

サイエンスネット

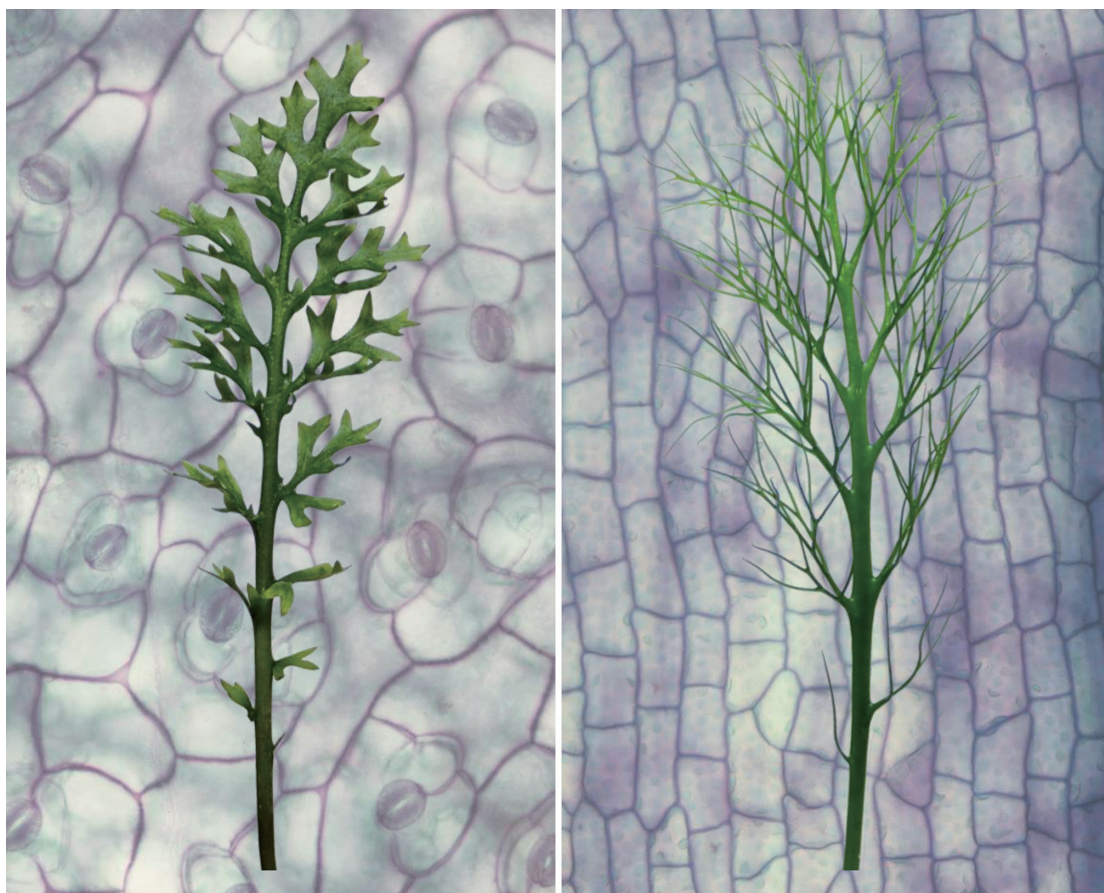
物(化)生(地)...

数研出版株式会社

SCIENCE NET

Contents

- ▶ 特集 1 / 池松朱夏, 木村成介 …2
- ▶ 特集 2 / 石田和弘 …4



ロリッパアクアティカの気中葉の表皮(左)と水中葉の表皮(右)。

両者はクローン個体同士であるが、陸上と水中という生育環境により機能が大きく異なる葉を分化させる。

京都産業大学生命科学部 池松朱夏, 木村成介

陸上に適応して多様化した植物は、再び水中へ帰還して水草となった。水陸両生植物ロリッパアクアティカは、その進化の途上にある植物で、陸上と水中で葉の機能を切り替えることでどちらの環境でも生育することができる。筆者らはこの植物が水没した際の応答を解析し、水没認識と葉の機能の運命転換のメカニズムを明らかにした。驚くべきことに、ロリッパアクアティカは水没から 1 時間以内に水中に適した機能へ葉の分化運命を切り替えていた。そこには一見静的に見える植物のもつ環境変化への迅速な対応能力と、水中に適応するための進化の道筋が示されている。(→特集 1 p.2 ~ 3)

水陸両生植物:姿を変える植物から学ぶ生物の環境応答

京都産業大学生命科学部 池松朱夏, 木村成介

1. 植物の陸上進出と水中への帰還

生命は太古の海で誕生した。光合成を行う生物の出現によって成層圏にオゾン層が形成されると、有害な紫外線に晒されていた陸上でも生物が安全に生育できるようになった。今から約4億5千万年前に、この陸上というフロンティアへ最初に進出したのは植物で、淡水に生育するシャジクモ類が祖先であったとされる。陸上進出した当初は水辺に分布していた植物は、その後、体全体を覆う脂質ポリマーからなる「クチクラ層」を発達させたり、ガス交換のための「気孔」を獲得したりなど、より乾燥した環境でも生育できるように進化した。現在では約30万種の多様な植物が陸上で繁栄している。

興味深いことに、陸上植物の一部は再び水中へと帰還した。乾燥の心配がなく競合相手が藻類しかない水中は、陸上植物にとって次のフロンティアとなったのである。水中に戻った植物は水草と総称されている¹⁾。陸上植物の水中への帰還は、さまざまな系統で独立して200回程度起こっており、収斂進化の典型例である。乾燥から身を守る必要がないため、多くの水草は厚いクチクラ層や気孔を作らず、表皮からの浸透拡散によってガス交換を行っている。

2. 水陸両生植物とはなにか

陸上植物は水中で長期間生存できず、また、水草は陸上で生活できない。これは、ガス交換が、陸上植物では気孔から大気を取り込む「肺呼吸」形式で、水草では表皮から水中の溶解酸素・二酸化炭素を取り込む「鰓呼吸」形式であるという違いによるところが大きい。では陸上植物は、どのようにして水中へ帰還できたのであろうか。その進化を紐解くヒントは、河川や湖沼の水辺や湿地など、陸上と水中の間の湿環境に生育する水陸両生植物にある。この植物は、陸上では気孔を持つ葉を、水中では水草に似た葉を形成する。つまり、環境に合わせてガス交換方式を切り替えることで陸上と水中のどちらでも生育することができるのである。環境に合わせて葉の機能や形態を変化させるこの能力を「異形葉性」と呼ぶ。

アブラナ科に属する水陸両生植物であるロリッパアクアティカ (*Rorippa aquatica*) は、顕著な異形葉性を示す植物である(図1)。この植物は、水中では葉身が細い羽状の葉を発生し、また、気孔の形成はほぼ完全に抑制される。生育温度や光の強度・波長などの影響で、発生する葉の形が変化するなど興味深い性質を示す。筆者らは、この植物を研究材料とすることで、植物の環境応答(水没に対する応答)のメカニズムの研究を進めてきた。

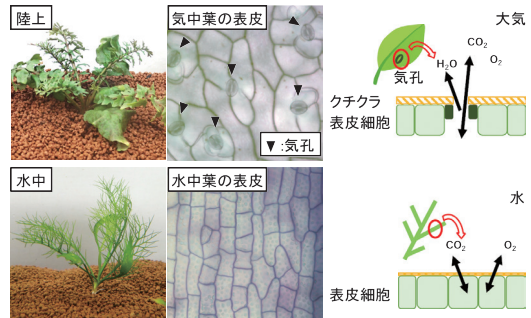


図1 ロリッパは2つの機能の異なる葉を使い分ける

3. 気中葉から水中葉への運命転換の仕組み

3.1 水没に応答した迅速な運命転換

筆者らは、ロリッパアクアティカの葉の表皮における気孔形成に着目した。まず、気中で育てたロリッパアクアティカを水没させて経時的に観察すると、気中葉として成長中であった若い葉が、水没後4日目には気孔形成を抑制して既に水中葉に運命転換していた。次に、この運命転換の仕組みを明らかにするため、RNA-Seq解析という手法を用いて、水没に応答して転写量が変化する(運命転換に関与が予想される)遺伝子の特定を試みた。解析の結果、植物ホルモンや光環境応答に関係する遺伝子に多くの変動が見られた。気孔の形成に着目すると、水没後1時間で *SPCH* や *MUTE* など重要な遺伝子の発現が減少し始め、24時間後にはほとんど発現しなくなることがわかった。(気孔形成のメカニズムはモデル植物のシロイヌナズナを用いて詳しく研究されている。研究では、*SPCH* と *MUTE* という転写因

子をコードする遺伝子が若い葉の未分化な表皮細胞で発現することが、気孔の形成に必須であると明らかにされている²⁾。)ロリッパアクアティカでは、水没によりこれらの遺伝子の発現が抑制されることが水中での気孔の形成を抑制する直接の原因であり、さらに言えば、気中葉から水中葉への運命転換は水没後1時間以内という非常に早い段階で起こることが明らかになった。

3.2 エチレンによる水没感知システム

陸上植物にとって水没は緊急事態であるから、これを認識して応答する仕組みが存在する。植物ホルモンであるエチレンの蓄積である。気体のホルモンであるエチレンは、植物体が陸上にある場合は植物組織から空气中に拡散していく。一方、植物が水没すると逃げ場を失うため、植物の組織内に蓄積する。この物理現象をトリガーに、陸上植物は代謝を低下させて低酸素環境を凌いだり、茎を伸ばして水面上に葉を出すことでガス交換を回復させようとしたりするなど、水没時に生存するための応答を起こす。しかし、陸上植物には、基本的に水没時に気孔形成を積極的に抑制する仕組みは存在しない。

それでは、エチレンはロリッパアクアティカにおいてどのように機能するのだろうか。陸上で育てているロリッパアクアティカにエチレンを作用させたところ、陸上であるにもかかわらず気孔の形成が抑制され、水中葉が形成された。つまり、ロリッパアクアティカでは、エチレンの蓄積で水没を認識するだけでなく、気中葉から水中葉への運命転換そのものがエチレンのシグナルにより駆動されていたのである。このことから、ロリッパアクアティカは水中へ進出する進化の中で、エチレンによって気孔形成を抑制し、葉の形も変化させる制御のメカニズムを獲得したことが明らかとなった。

3.3 赤色光による運命転換の制御

日長や照射される光の波長域などの光環境の変化は、植物にとって花成や避陰反応といった環境応答の制御に重要である。研究途上で偶然に、ロリッパアクアティカは暗所では水没応答を起こすことができないという興味深い発見があった。なぜ水没応答には光が必要なのだろうか。波長域ごとに解析してみると、水没応答には照射される光に赤色光が含まれる必要があることが明らかとなった。赤色光を照射すると、エチレンの生合成に関わる遺伝子が強く

誘導される。このような応答は近縁種では知られていない。ロリッパアクアティカは、体内に存在するエチレンの量を恒常的に増やして素早く水没に応答するために、赤色光によりエチレンの合成を促進する新たなシグナル伝達経路を獲得したと考えられる。

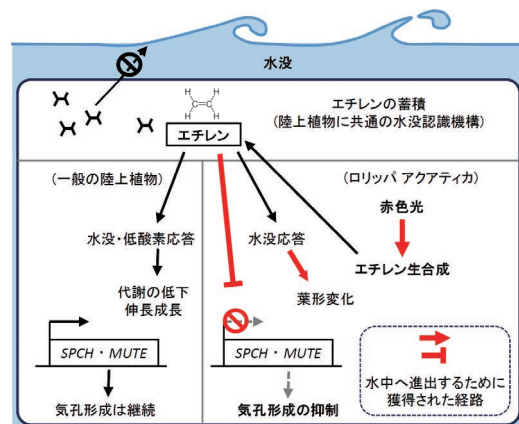


図2 エチレンと赤色光による異形葉性のメカニズム³⁾

4. 植物の環境応答

地面に根を張って生活をしている植物は、周囲の環境が変化しても逃避できない。植物には静的なイメージが付きまとうが、移動できないからこそ、周囲の環境の変化に機敏に応答することで生き抜いているのである。一般に、生物が環境に応答して表現型を変化させることを表現型可塑性という。本稿で紹介した、水陸両生植物が示す異形葉性も表現型可塑性の例である。植物は、動物とは異なり成長の過程で器官発生が一生続く。そのため、環境変化に対して、器官発生を制御すること、つまり表現型可塑性で対応していることが多く、高校生物の教科書でも数多くの例が紹介されている。ロリッパアクアティカは、水没や温度変化による異形葉性、葉の断片からの栄養繁殖の観察など、探究活動の教材としても有用である⁴⁾。「移動できない植物」に注目して、生物の環境応答について考えてみるのも良いのではないだろうか。

参考文献

- 1) 田中法生 2012 異端の植物「水草」を科学する - 水草はなぜ水中を生きるのか? - ベレ出版
- 2) Pillitteri et al. (2007) Nature 445: 501-505
- 3) Ikematsu et al. (2023) Current Biology 33: 543-556
- 4) 郡司玄, 天野瑠美, 金子真也, Ferjani Ali, 木村成介 (2019) 「アブラナ科植物 *Rorippa aquatica* の再生能力に注目した栄養生殖の教材化と授業実践」生物教育 60: 137-147