



植物の＜見かけ＞はどう決まる：できてしまった姿

塚谷 裕一（理学系研究科・生物科学専攻）

東京大学・学術俯瞰講義2011年6月22日

*電子書籍で手に入ります。

※:このマークが付してある著作物は、第三者が有する著作物ですので、同著作物の再使用、同著作物の二次的著作物の創作等については、著作権者より直接使用許諾を得る必要があります。

たまたま生まれた植物の形質の中には、大変良くできている
ように思えるものも少なくない





アリ植物

アリノトリデ

Myrmecodia sp.

茎の基部を自ら肥大させ、その表面に棘を生やしつつ、内部に自発的に細胞死を起こして空洞を用意する。そこに蟻が住み着く仕掛けである。

たまたま生まれてきた植物の形態形質。
その中には、大変良くできている
ように思えるものも少なくない



ボルネオ島ランビルにて

溪流沿い植物



ヤブレガサウラボシ属の溪流型種 (*Dipteris lobbiana*)

溪流沿いの環境（増水時の洪水、晴天時の乾燥）に耐えうるような、形態的な収斂進化。特に熱帯雨林の地域では、コケ、シダ、種子植物などの 多数の系統から、非常に多くの例が記載されてきた。細く厚いという葉の適応形態が特徴。これはシダでは細胞伸長の変化による。枝も横に這い、根も特に発達する。



カリマンタンでの水位の変化



ヤブレガサウラボシ *Dipteris conjugata*



Dipteris lobbiana

が、よく分からないものも少なくない。



レースソウ。名前の通り、葉が
穴だらけになってレース状になる。
これはいったん作った細胞を自ら
死滅させて作る穴である。
意味は？

が、よく分からないものも少なくない。



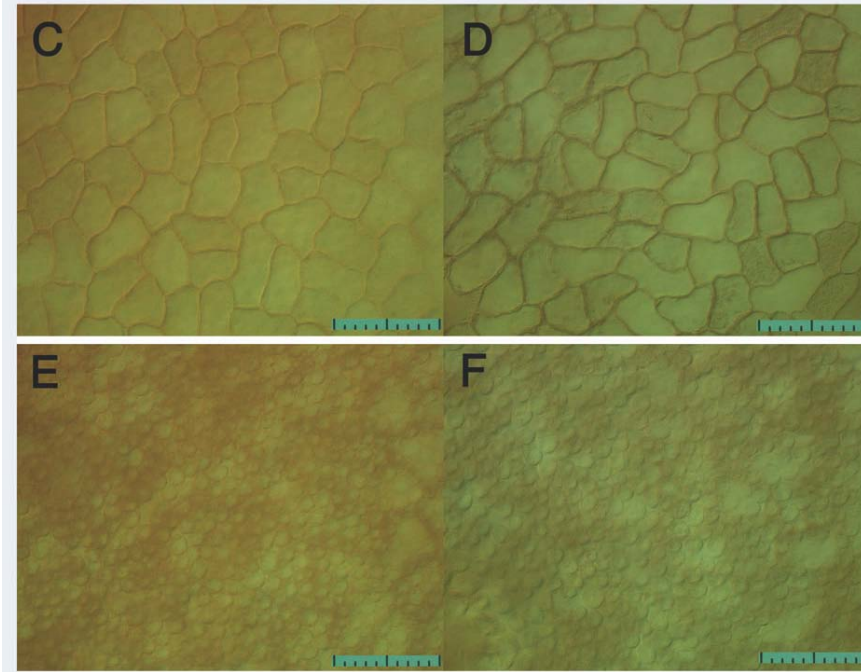
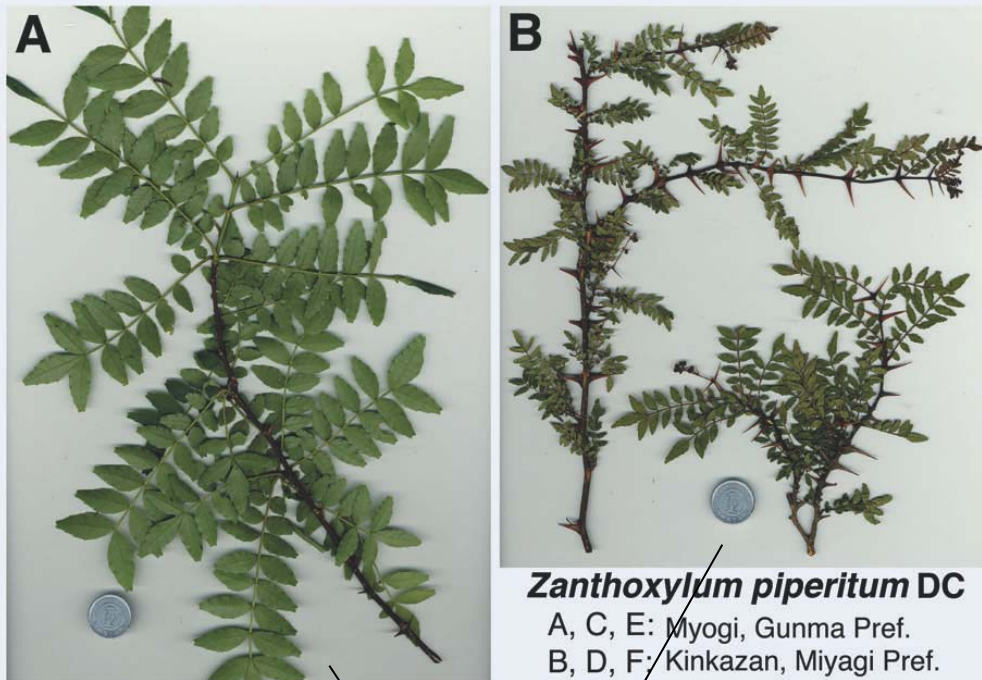
レースソウ。名前の通り、葉が
穴だらけになってレース状になる。
これはいったん作った細胞を自ら
死滅させて作る穴である。
自生地はマダガスカル島の川の中。
意味は？

形はとても難しいので、今回は自然界で進化してきたサイズを。



小さい方が良い場合：金華山

金華山では、シカによる食害という自然選択の結果、
サンショウのサイズが（細胞数の減少で）小さくなり、
トゲが長くなり、香りがきつくなっている。



Tsukaya (2002) *Int. Rev. Cytol* **217**:1-39を参照

屋久島でも小型化植物の進化が多数例知られている： ツルアリドオシ (*Mitchella undulata*) の屋久島での矮小化



† Yokoyama et al. (2003) Morphological and molecular variation of *Mitchella undulata*, with special reference to the systematic treatment of the dwarf form from Yakushima. *Journal of Plant Research* 116.4: 309-315.
p.310 Fig.1, p.312 Fig.4

金華山の他にも、日本各地の神社やお寺でオオバコの葉が小さくなっていることは、すでに江戸時代から知られていた。



．．．．．なぜ？

出典)『本草図譜』卷之十六

金華山の他にも、日本各地の神社やお寺でオオバコの葉が小さくなっていることは、すでに江戸時代から知られていた。



神社やお寺では、一生懸命草むしりや掃き掃除をしているからだと思われる。

でも状況さえ許せば、一般に大きいことは良いことである。



でも状況さえ許せば、一般に大きいことは良いことである。

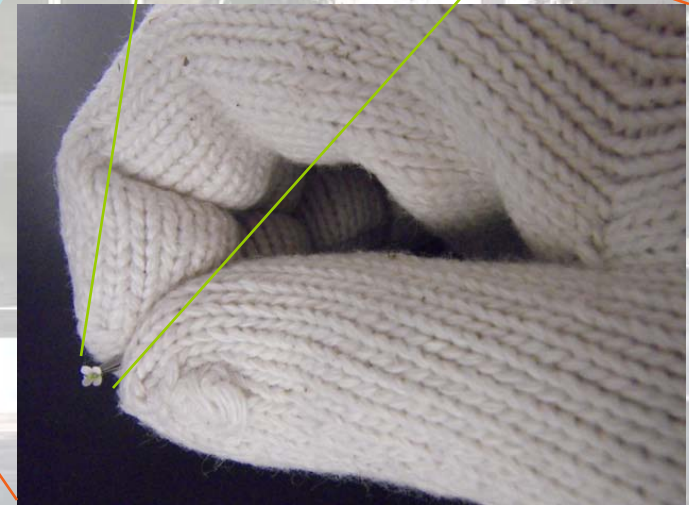
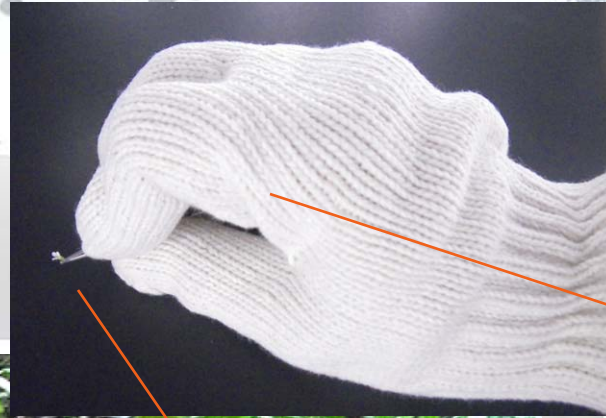


では花が大きいというのは？



世界最大の花 ラフレシア・アーノルディ。今年3月、スマトラで。

ラフレシアの花を作っている細胞の大きさは他の花の細胞と比べて？



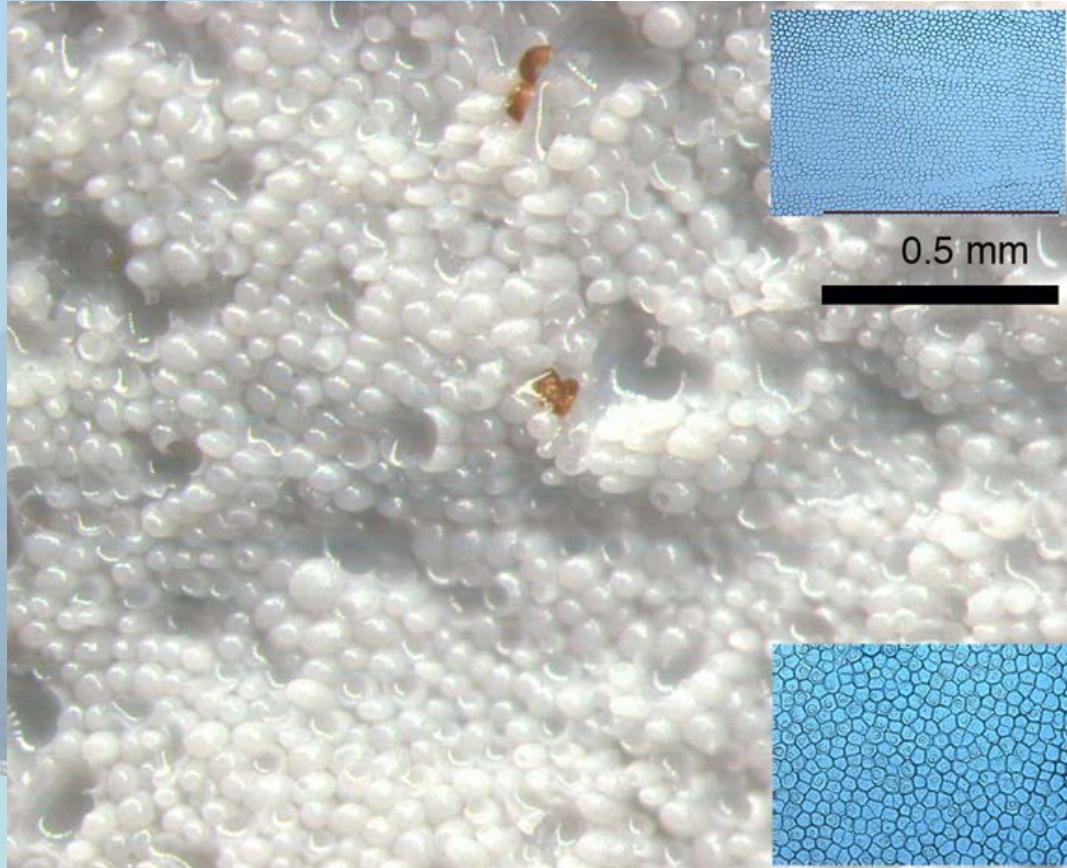


細胞の数が桁違いに違う

細胞の1つ1つの大きさが桁違いに違う

細胞の数と大きさと両方違う

どれでしょうか。



ところでラフレシアといえども巨大なものばかりではない。



Rafflesia pricei

マレーシア・キナバルにて

ではこんな大きさになったのはどういう進化の歴史からか

著作権の都合により、
ここに挿入されていた画像を削除しました。

Todd J. Barkman et al.(2008)
Accelerated Rates of Floral Evolution at the Upper Size Limit for Flowers.
Current Biology 18(19) pp.1508-1513
p.1509 Fig.1

ではこんな大きさになったのはどういう進化の歴史からか

著作権の都合により、
ここに挿入されていた画像を削除しました。

Todd J. Barkman et al.(2008)
Accelerated Rates of Floral Evolution at the Upper Size Limit for Flowers.
Current Biology 18(19) pp.1508-1513
p.1510 Fig.2

大きさの進化は、時として暴走するものなのだろうか：ウツボカズラの例

中型の種類。ツボの高さ7-8センチ。



放送大学『植物の科学』で動画が見られます

大きさの進化は、時として暴走するものなのだろうか：ウツボカズラの例



放送大学『植物の科学』で動画が見られます

大きさの進化は、時として暴走するものなのだろうか：ウツボカズラの例

小型の種類。ツボの高さ4-5センチ。



放送大学『植物の科学』で動画が見られます

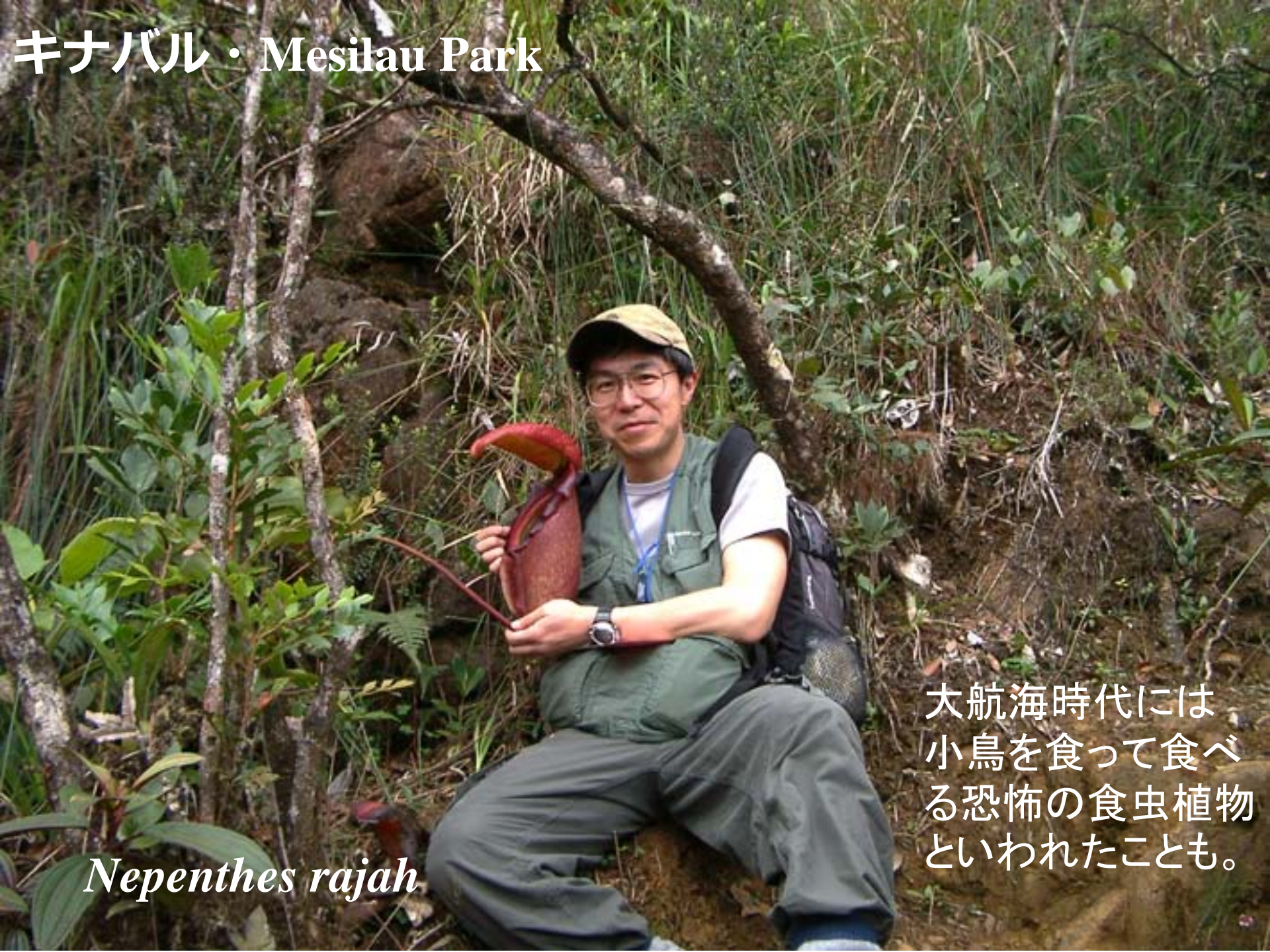
大きさの進化は、時として暴走するものなのだろうか：ウツボカズラの例



大きめの種類

放送大学『植物の科学』で動画が見られます

キナバル・Mesilau Park



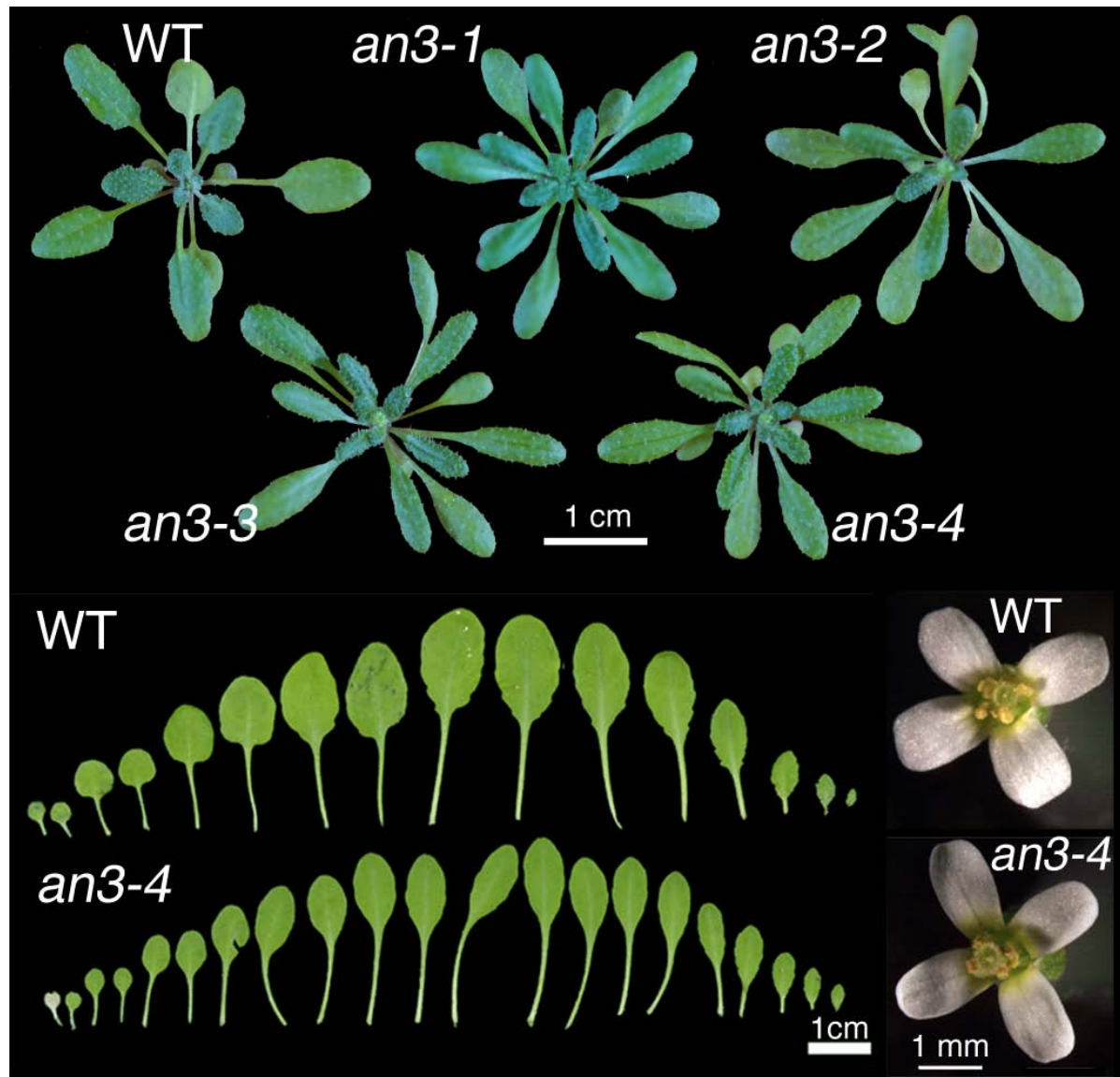
大航海時代には
小鳥を食って食べる
恐怖の食虫植物
といわれたことも。

Nepenthes rajah

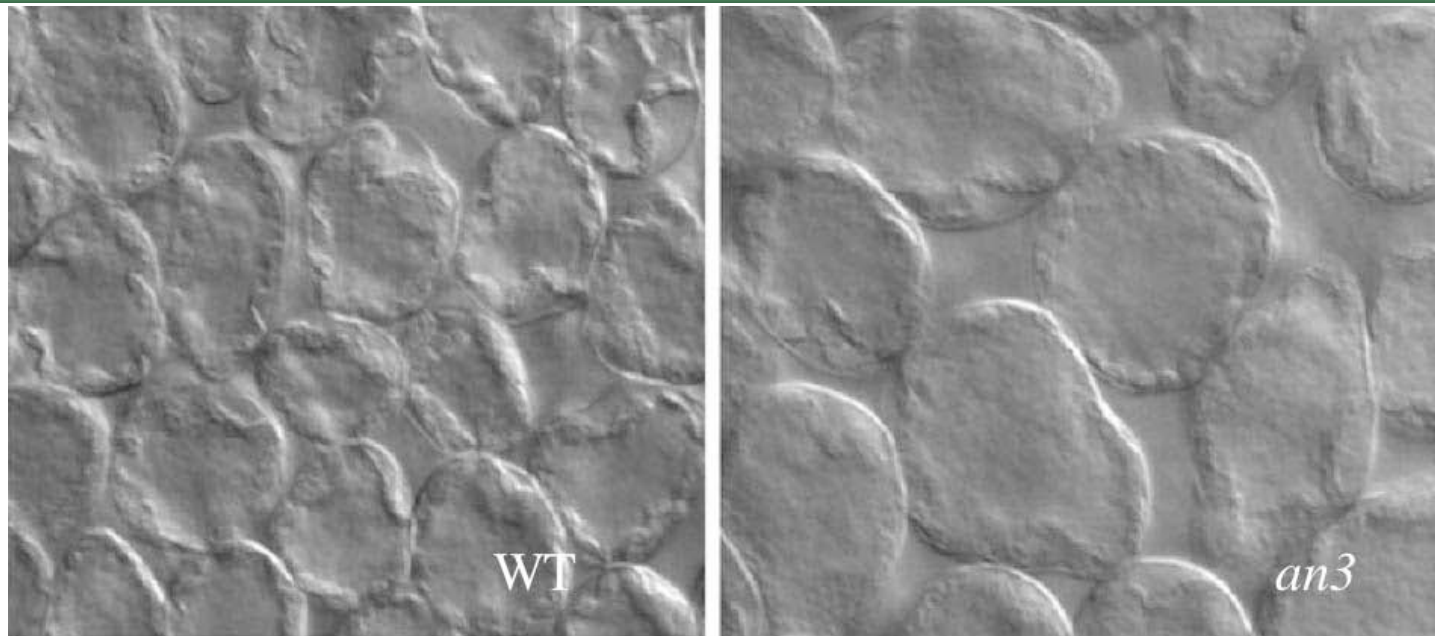
そもそも器官の大きさはどう決まっているのか。



*an3*変異体のケース



*an3*変異体のケース



† Horiguchi et al. (2005) The transcription factor AtGRF5 and the transcription coactivator AN3 regulate cell proliferation in leaf primordia of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* 43(1): 68–78. p.69 Fig1(b)(c)(d), p.73 Fig.6(c)
Copyright 2005 Blackwell Publishing Ltd.
This material is reproduced with permission of John Wiley & Sons, Inc.

AN3/GIF はヒトの SYT のホモログ。

AN3
At4g00850
At1g01160
Human
Mouse
Drosophila
C. Elegans
Dictyostelium

```

-----
-----
-----
-----
MSAVYSPQPPQQQPPQQQQQLQQQQQPPPPQQQQQQQQQLQQPPFNSAFNOQPPGSGVGPFGGGGGGI PGGGGILSMGMQQ
-----
1.....10.....20.....30.....40.....50.....60.....70.....80

```

AN3
At4g00850
At1g01160
Human
Mouse
Drosophila
C. Elegans
Dictyostelium

```

-----
-----
-----
-----
MCOHLMQMOPMM-AGYYPSN-----VTS DHIQQYLDENKSLIL
-----
MCOQSPQMI PMVLPSFPPTNN-----ITTEQIQYLDENKKLIM
-----
MCOQSPQMI PMV-PSIPPANN-----ITTEQIQYLDENKKLIM
-----
MGGNMSVAFAPRQRKGGE-----ITPAAIQKMLDDNNHLIQ
-----
MSVAFAPRQRKGGE-----ITPAAIQKMLDDNNHLIQ
-----
MSTSTPRGGANMQGGGGGGVPQQVNSAQIQKMLDENCGLIQ
-----
MRTNVP-----DQSTVQKLLDENSRLID
-----
MCSDTLTVCVPTNTNVTN-----IEHSM LAKIEENRHIIQ
-----
90.....100.....110.....120.....130.....140.....150.....160

```

AN3
At4g00850
At1g01160
Human
Mouse
Drosophila
C. Elegans
Dictyostelium

```

-----
-----
-----
-----
KIVESNSGKLS ECAENCARLQRNLMYLAATADSSQ-----FQF-----PS
-----
AILENOLGKLA ECAQYCALLQKNLMYLAATADAC-----FQF-----PAA
-----
AIMENOLGKLA ECAQYCALLQKNLMYLAATADAC-----PPP-----PTP
-----
CIMDSQNKGKTSECSQYQMLHTNLVYLATIASNQNMQS-----LLPAP-----PTO
-----
CIMDYQNKGKASECSQYQILHTNLVYLATIASNQNMQS-----LLPAP-----PTO
-----
TIQDFQSMGKAQECMSVHVALHRLNLVYLAQIADPAMNISQ-----ILPPPHILOTO
-----
IIQSYLHQSRAD EAIKHQQLLHRLNLHLNLADPFLLSLK-----DDGTA AAAALPDNPQOQPO
-----
TIWEKQNLGKLT ECEQFKRLHSLNLL LADPFLLSLK-----DDGTA AAAALPDNPQOQPO
-----
170.....180.....190.....200.....210.....220.....230.....240

```

AN3
At4g00850
At1g01160
Human
Mouse
Drosophila
C. Elegans
Dictyostelium

```

-----
-----
-----
-----
VHSQYGSAGGGMIQGE-----GG-SHYLQQQATQQQ-Q-----MTQCSLMAARSSMLYAQQ
-----
AMTPQAMAPNPSMOPPE-----SYFMOQHQA VGMAGMA-Q-----QIPPGIFPPRGPLOFGSP
-----
GPSFS-----TAVAAQMATPFSGMOPPE-----SYFMOQHQA VGMAGMA-Q-----QIPPGIFPPRGPLOFGSP
-----
NMPMG-----PGGMN-SSGPPPPPRSHNM-----PSGGMVGGGPPAPHMNQ-----MNGOMP GPNNHMPMGPGSP
-----
TMPMG-----PGGMS-SCPPPPPRSHNM-----PSGGMVGGGPPAPHMNQ-----MNGOMP GPNNHMPMGPGSP
-----
AMQGGGQTPPTGPHGMLGGPPQQQOQPPQG-----FVPGQPGQPPQMGMGQHGGGPFQGGPPVQMPFFYGAQOQPPQ
-----
PGASG-----PPAPHLQQQQPPQHSPPQGH-----PFPQGGLPAAHHRQ-----MMFPQAAPSPGGPMPPPHG
-----
SSPSPNNFNNNNNANNFELSPNSPQVAKSSPSONNPSTPIANTPTTTT TTAATATNTNTNMMSGSSGGVSPVSNQQQQ
-----
250.....260.....270.....280.....290.....300.....310.....320

```

AN3
At4g00850
At1g01160
Human
Mouse
Drosophila
C. Elegans
Dictyostelium

```

-----
-----
-----
-----
QQQQQPYATL-----LQHGLHHSQIG-----MSSSSGGGGSSGLHILQGEAGGFHDFGRGKPEMGSGGGGEG-----R
-----
HOF LDPQQQ-----LHQAAMQGHMG-----IRPMGLNNNNGLQHOMHHHETALAANNAGPNDASGGGKPDGTNMS
-----
LQFQDPQQQ-----QHQAAMQGHMG-----IRPMGMTNN-GMOHAMQQPETGLGQ-NVGLR-----GG-KQD
-----
NOLNMTNSS-----MNMPSSSHGSMGGYNHSHVPSQSMPVQNTMTSGQGPMPG-NYGRPRNMSMQPNQGPMMHQQPPSQOYN
-----
SOLSMNTNSS-----MNMPSSSHGSMGGYNHSHVPSQSMPVQNTMTSGQGPMPG-NYGRPRNMSMQPNQGPMMHQQPPSQOYN
-----
HPGLPPGAQQQSQQQQ-----QQQQQQQQQQQQQQQAAAAA AAAAAAQAQQQPPQVVSQAGPQQQ-----QQHPVYRN-A
-----
FAPPPMGGG-----VPPMMNHQAQQAQMRQQQQQNTQQAQPPFVYPPFGQAPQMSGQRMFFYFPPQGMF
-----
SIQSPSQSVQRSPSLSNSSSSLSLQNIQNTQNIQGLTNSLTQVKTIIQQYQSQNQQVPQDVLSRTHSEFYSMLQ
-----
330.....340.....350.....360.....370.....380.....390.....400

```

AN3
At4g00850
At1g01160
Human
Mouse
Drosophila
C. Elegans
Dictyostelium

```

-----
-----
-----
-----
G-----G-----SGDGGTLYLK-----SSDGN-----
-----
S-----GA-----DQCGSAA RGGGDAKTEGK-----
-----
GA-----DQCG-----KDDGK-----
-----
MPQG-----GG-----GHYQGGPPGMMGQVNGSHMMGQRIFFYRFPFQGGPQ-----QYSGQEDYYGDOYSHGGGPPPE
-----
MPFG-----GA-----GHYQGGQAPMGLMGQVNGSHMMGQRIFFYRFPFQGGPQ-----QYSGQEDYYGDOYSHGGGPPPE
-----
GGGGQF-----GAGQVPGQGGGPGVSVINPNAAPNQRFNNGFLSGPQNFQQQQQPPQPGGQPPNQQQQQQTGPGGGPQP
-----
GXF-----GG-----PPPPHHGYEGYPPPGAAPGYMR-----
-----
QQNLLQQQSLLLQQQCALLQQQVGNPMQSSNDMQFQTFFQNNMQQQQQPQTPTQTNTMQQFQTFOQNSMQPSQQPITQQE
-----
410.....420.....430.....440.....450.....460.....470.....480

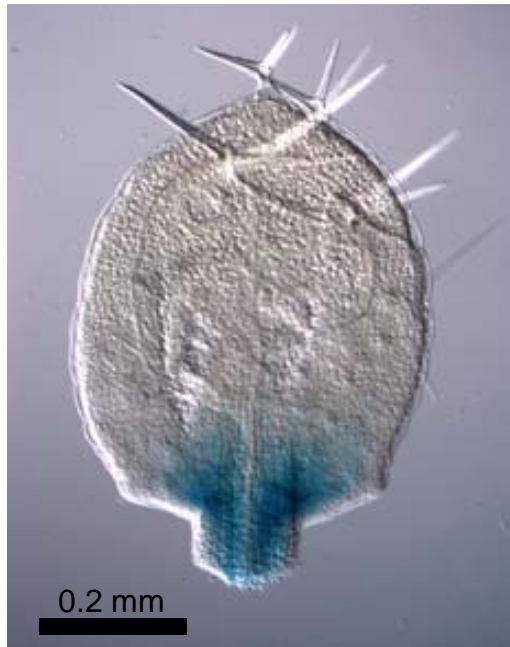
```



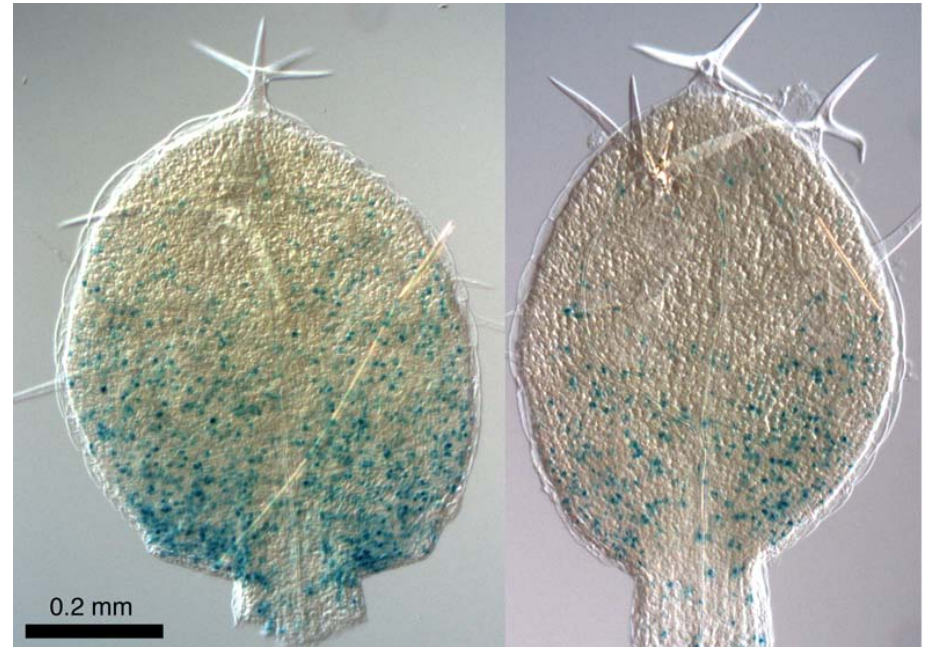
Horiguchi *et al.* (2005) *Plant J.* **43**: 68-78を参照

**AN3 は葉原基の基部で発現し、
葉原基における細胞分裂を正に制御する因子と考えられる**

AN3 expression



cycB1;2 expression



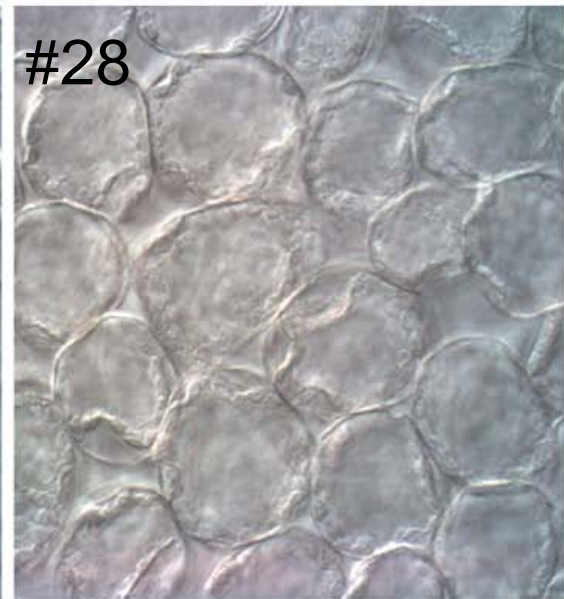
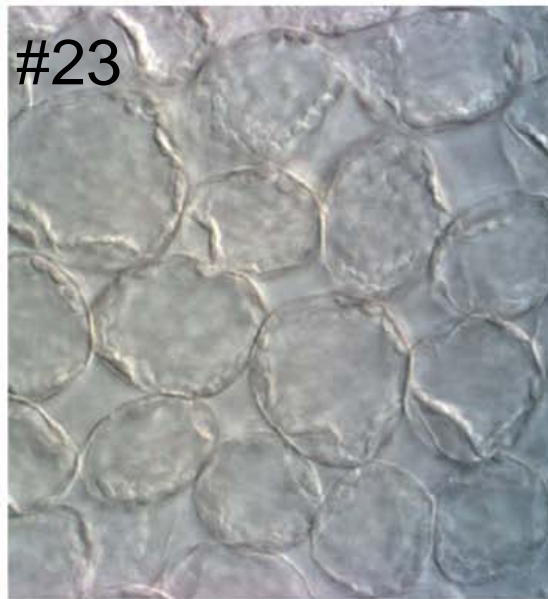
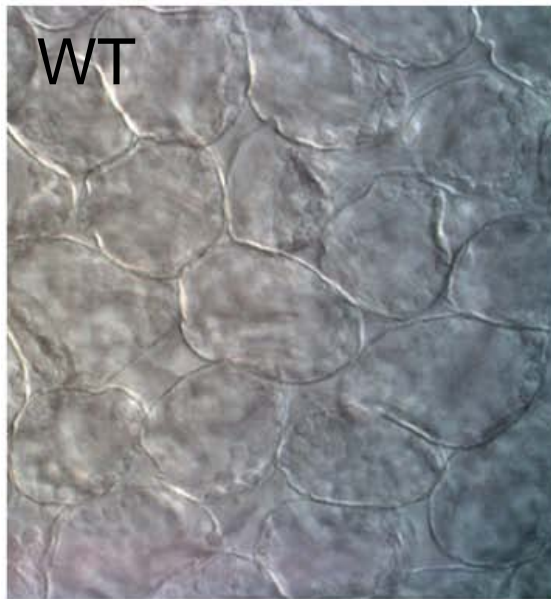
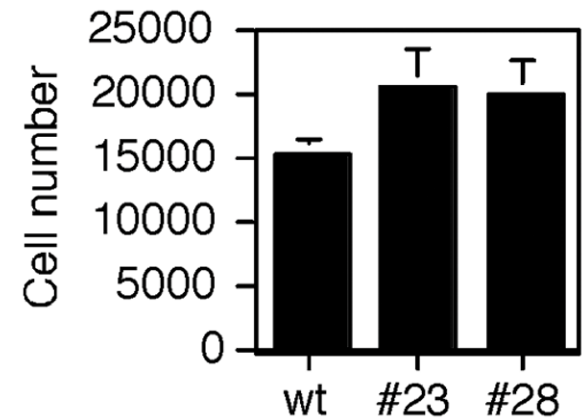
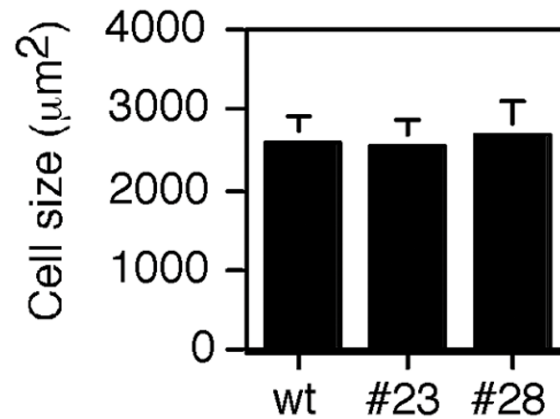
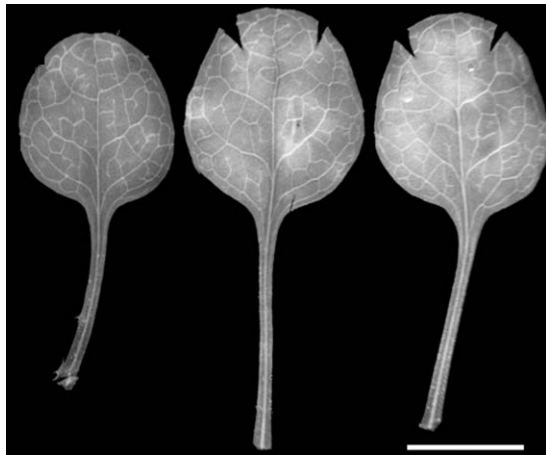
Wild type

an3

Horiguchi et al. (2005) *Plant J.* **43**: 68-78を参照

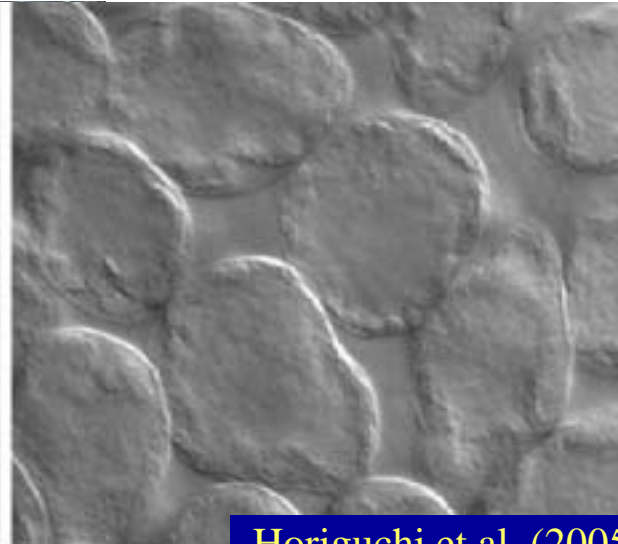
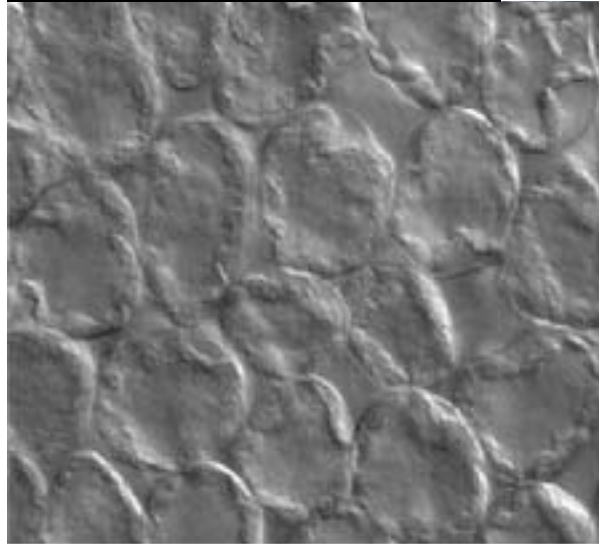
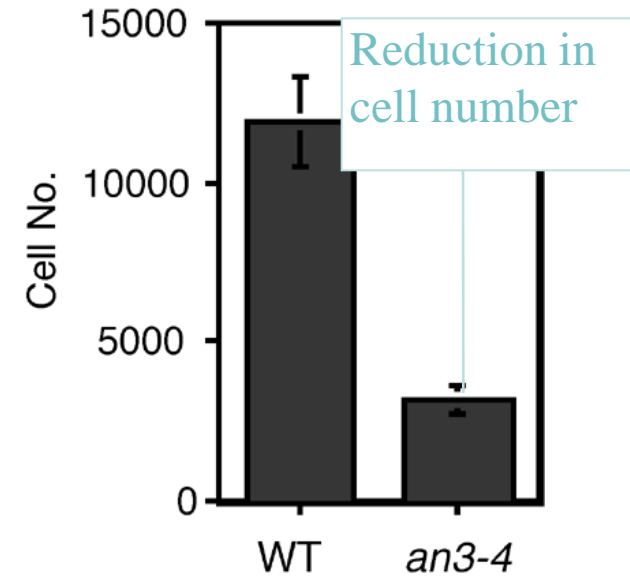
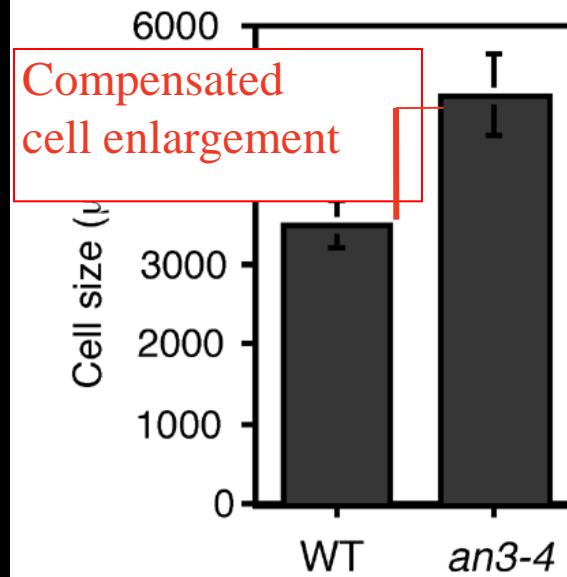
というのも、AN3 過剰発現は、単純に細胞数に比例して葉を大型化する

WT AN3OE



100 μm

ところがan3 機能欠損は、細胞数減少に伴い、 葉の個々の細胞サイズの異常肥大をもたらす =補償作用=



Palisade layer
Left: wt
Right: *an3*

補償作用は一方向性。細胞数の減少=>細胞の異常肥大

Organ shape and size: a lesson from studies of leaf and morphogenesis Tsukaya

Table 1

Genetic evidence for a possible compensatory system(s) in leaves

Possible casual relationship	Examples of mutants that support causality	Reference(s)
Increase in cell volume → decrease in cell number	<i>ABP1</i> overexpressor	[40]
Decrease in cell number → increase in cell volume	<i>pfl2</i>	[16]
	<i>Cdc2</i> overexpressor	[33]
	<i>ant</i>	[34]
	<i>ICK1</i> overexpressor	[35]
	<i>KRP2</i> overexpressor	[36..]
	<i>gpa1</i>	[37..]
	<i>gai</i>	[38]
Decrease in cell volume → increase in cell number	No reports	
Decrease in cell volume → no effect on cell number	<i>axr2</i>	[41]
	<i>rot3</i>	[24]
	<i>AtEXP10</i> antisense	[22]
	<i>AtHB13</i> overexpressor	[42]
Increase in cell number → decrease in cell volume	No reports	
Increase in cell number → no effect on cell volume	<i>ANT</i> overexpressor	[34]
	<i>CycD2</i> overexpressor	[43]

Modified and corrected from Tsukaya [2003]. The compensatory system, which seems to involve a seesaw-like relationship, is in bold. Abbreviations: *ABP1*, *AUXIN-BINDING PROTEIN1*; *AtEXP10*, *A. thaliana EXPANSIN10*; *AtHB13*, *A. thaliana Homeobox13*; *axr2*, *auxin resistant2*; *Cdc2*, cell division cycle2; *CycD2*, *Cyclin D2*; *gai*, *gibberellic-acid insensitive*; *ICK1*, *Cyclin-dependent Kinase Inhibitor1*; *rot3*, *rotundifolia3*.

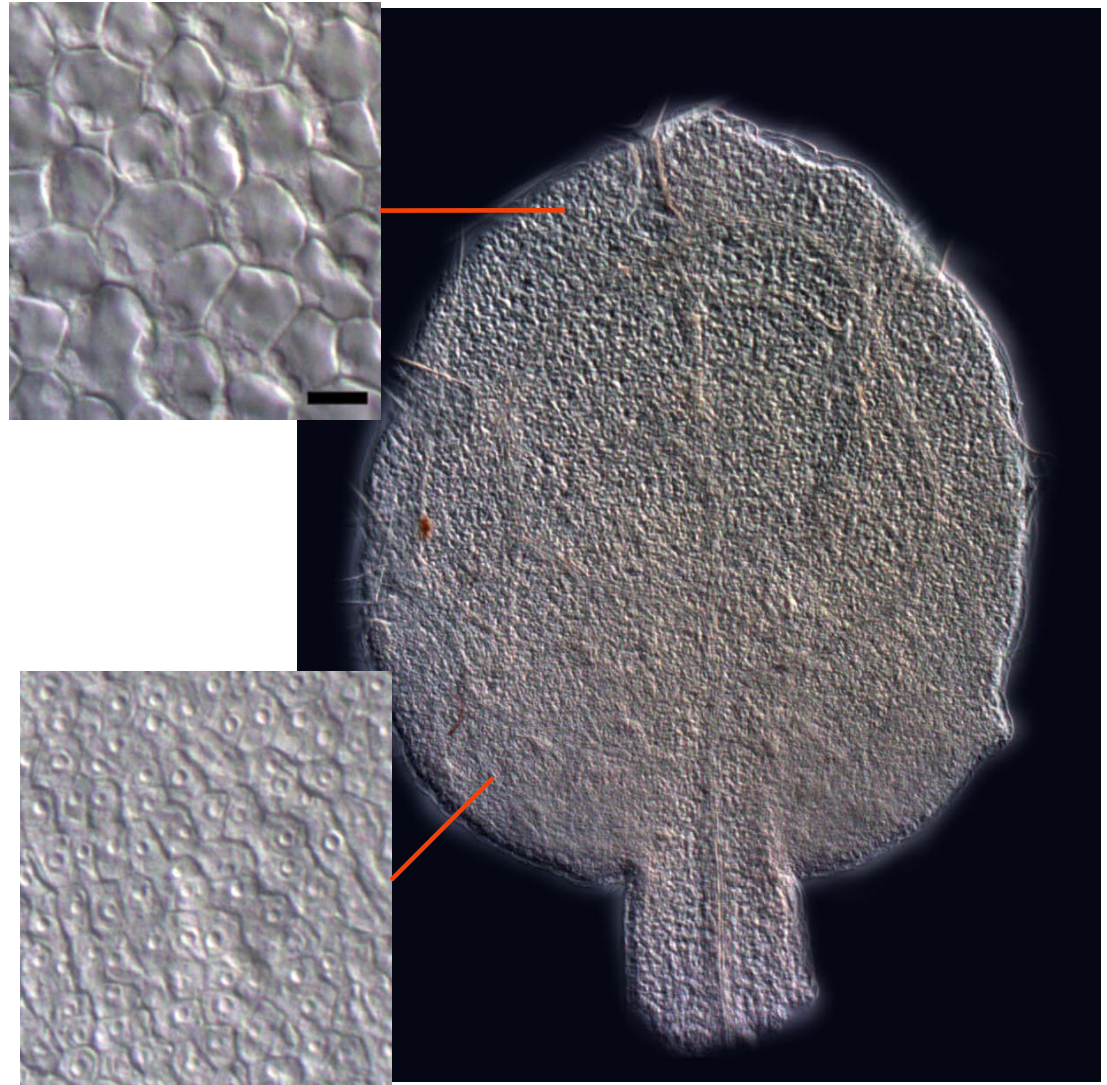
Tsukaya (2003) *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 57-62より作

補償作用とはなんだろうか。

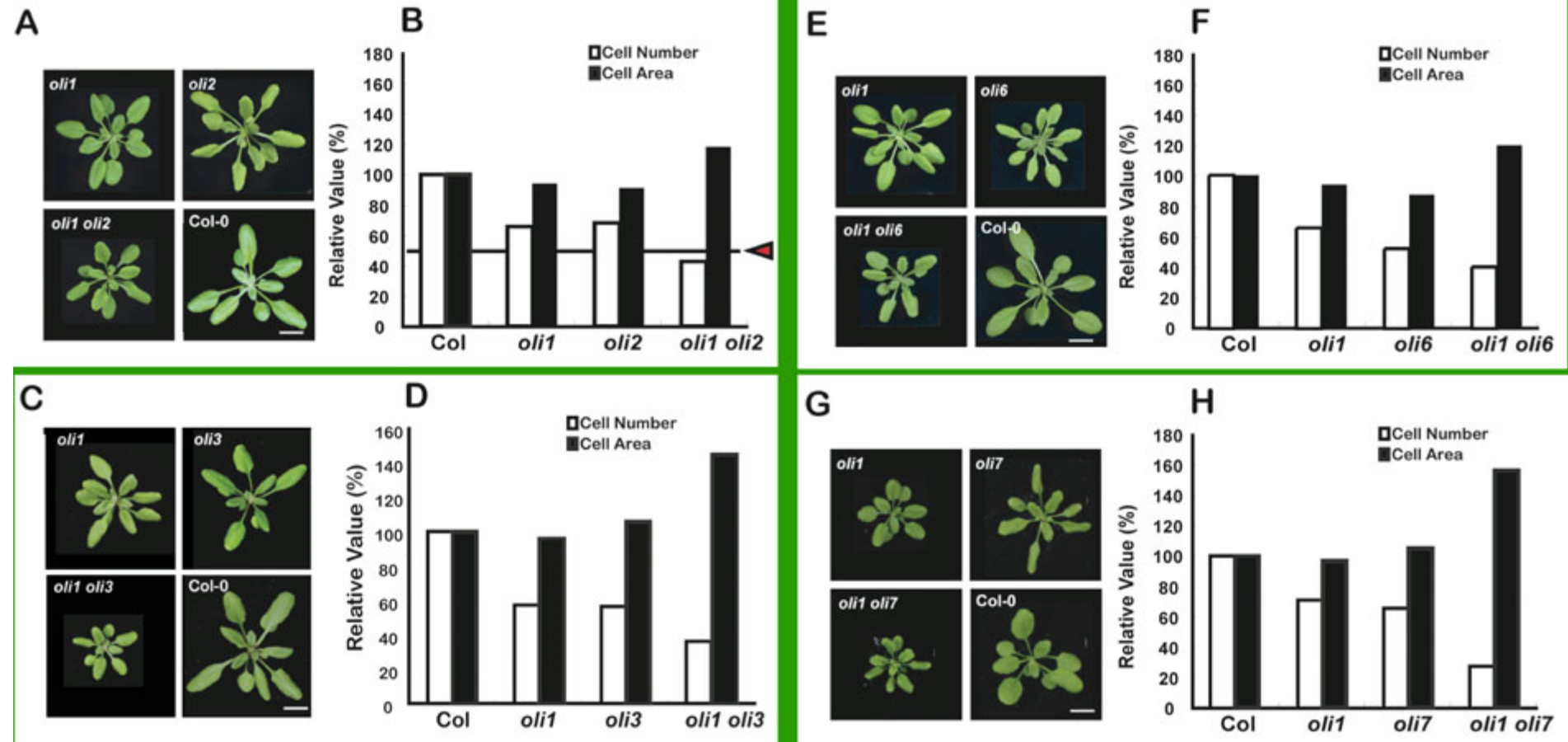
細胞体積の異常肥大
(compensated cell enlargement)



細胞分裂の低下

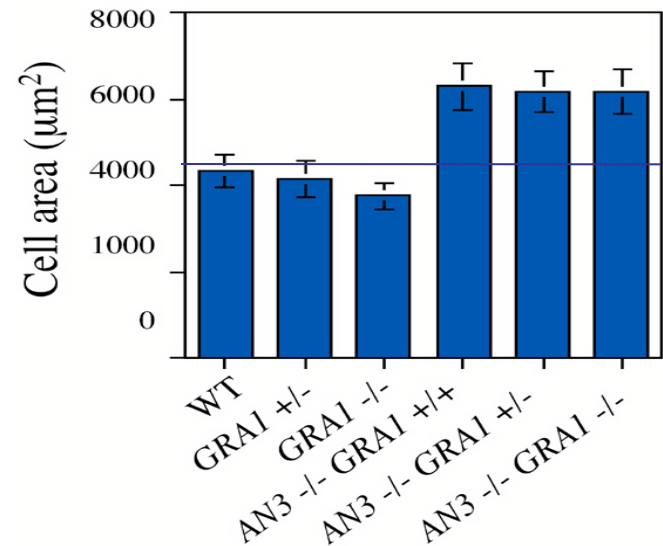
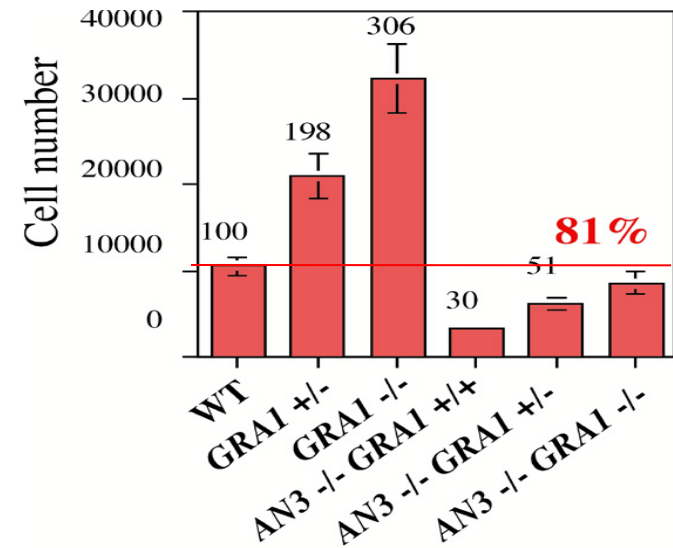
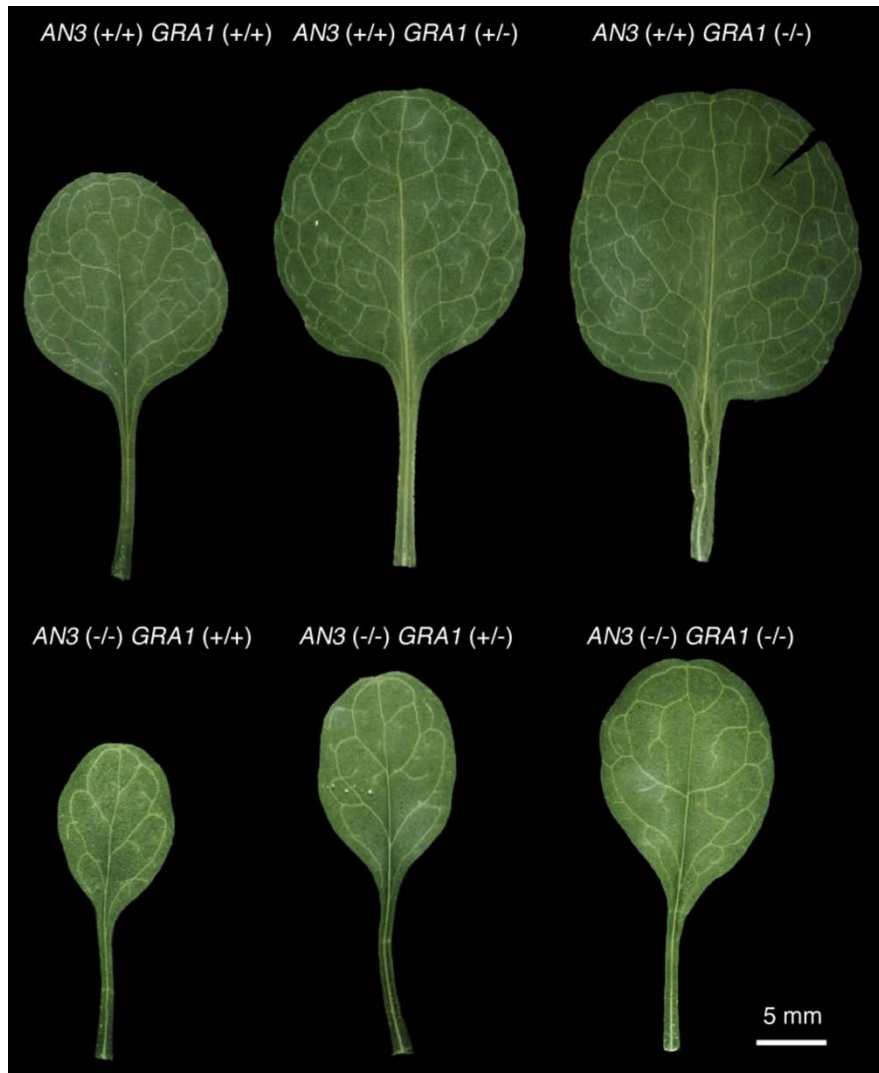


oli 変異体の解析から、補償作用の発露には、ある程度以上の細胞数の減少が必要であることが示唆された。



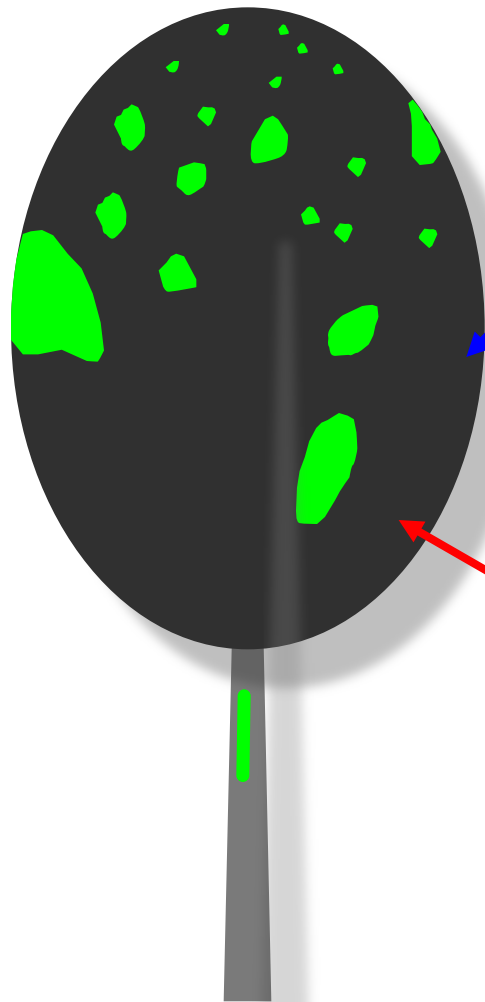
Fujikura *et al.* (2009) *Plant J.* **59**: 499を参照

では数が問題なのか。否。細胞数の多い*gra1*変異体は、*an3*変異による補償作用を打ち消せない

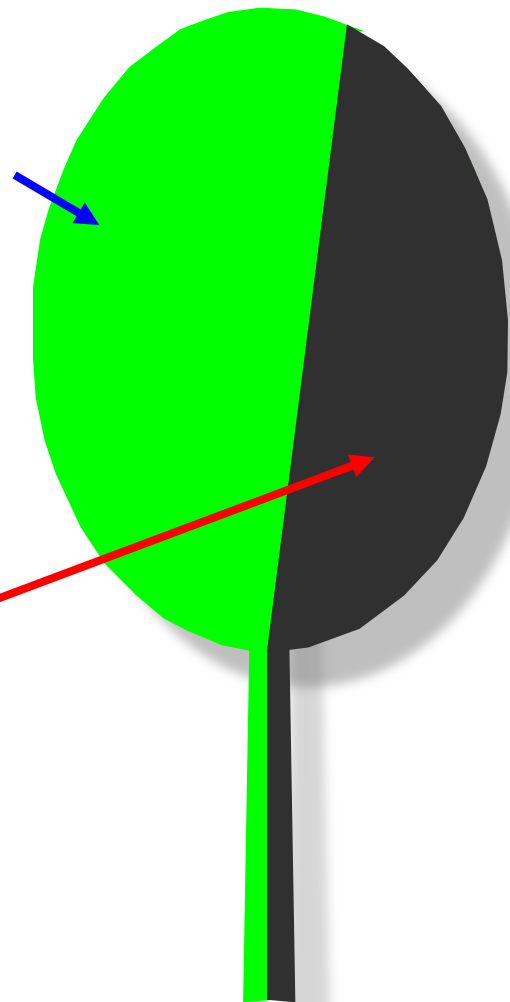


クローン解析による追求

Spotted chimera



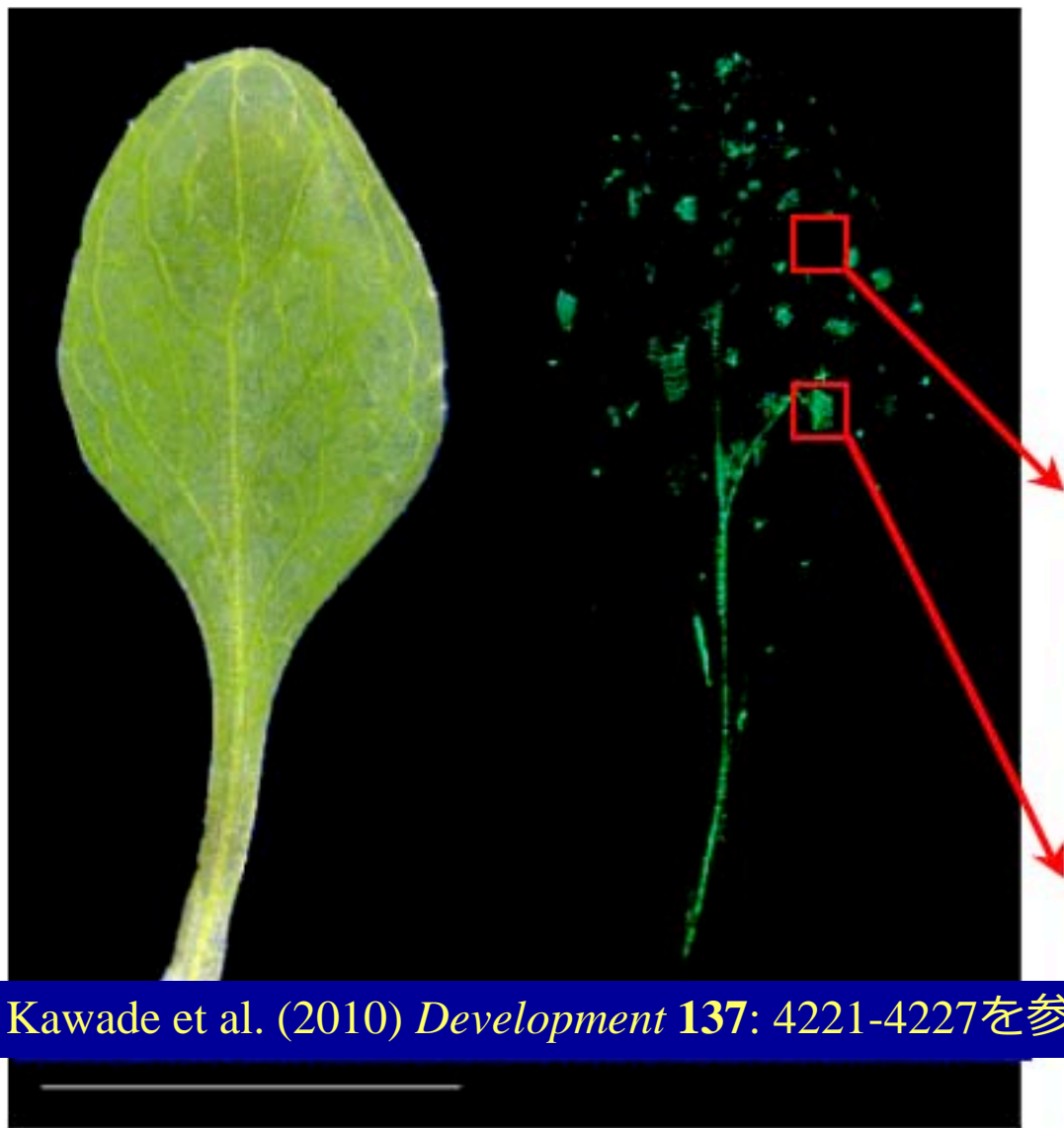
Sectorial chimera



Compensation-
exhibiting cells

Wild-type
cells

*an3*でAN3 をキメラ状に発現させると：

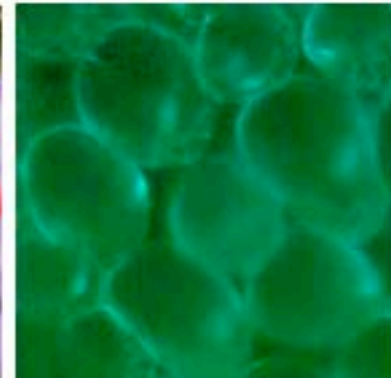
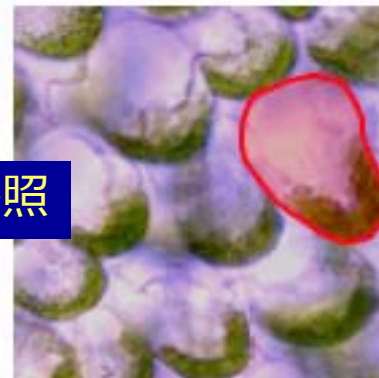
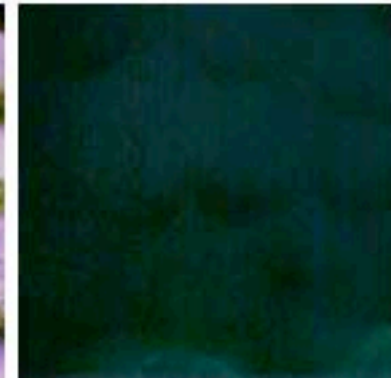
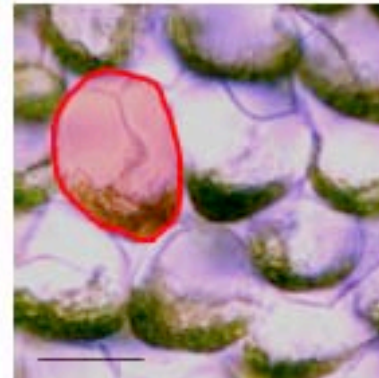
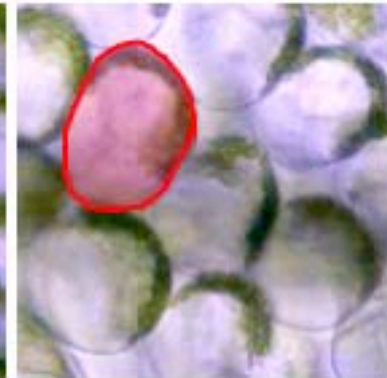
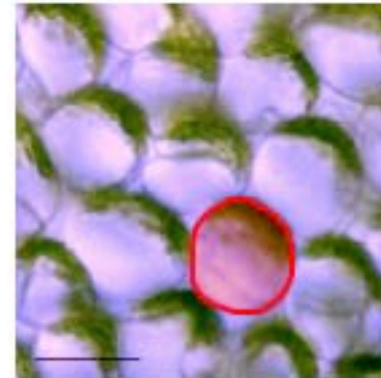


Bar = 5 mm

Bars = 50 μ m

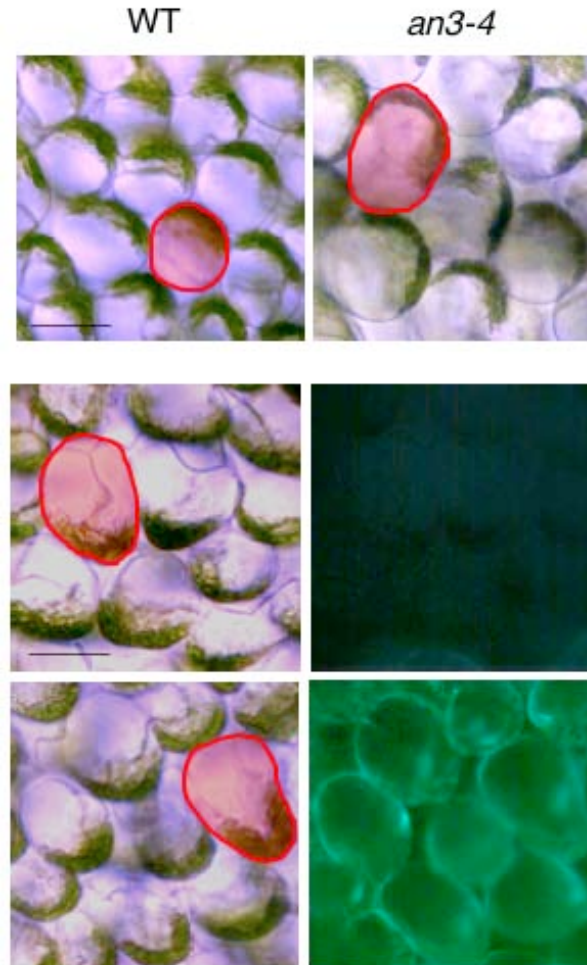
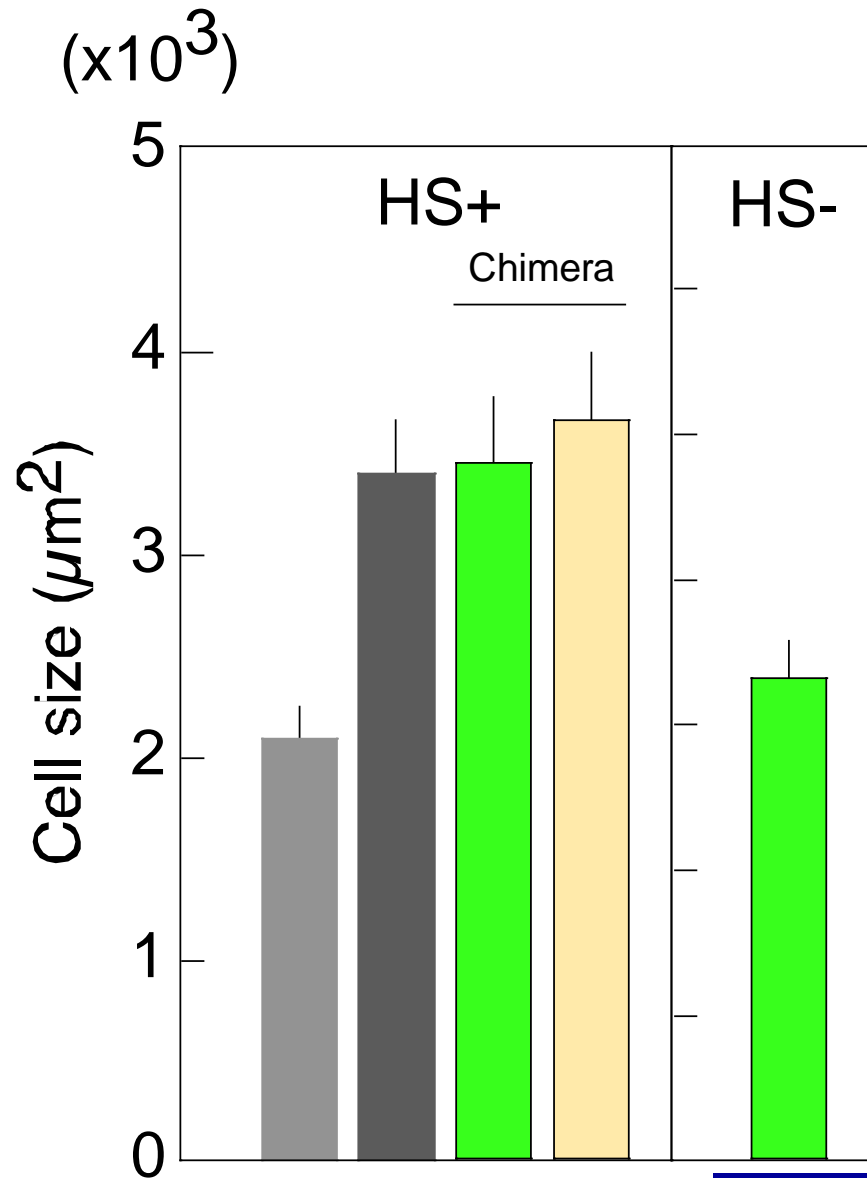
WT

an3-4



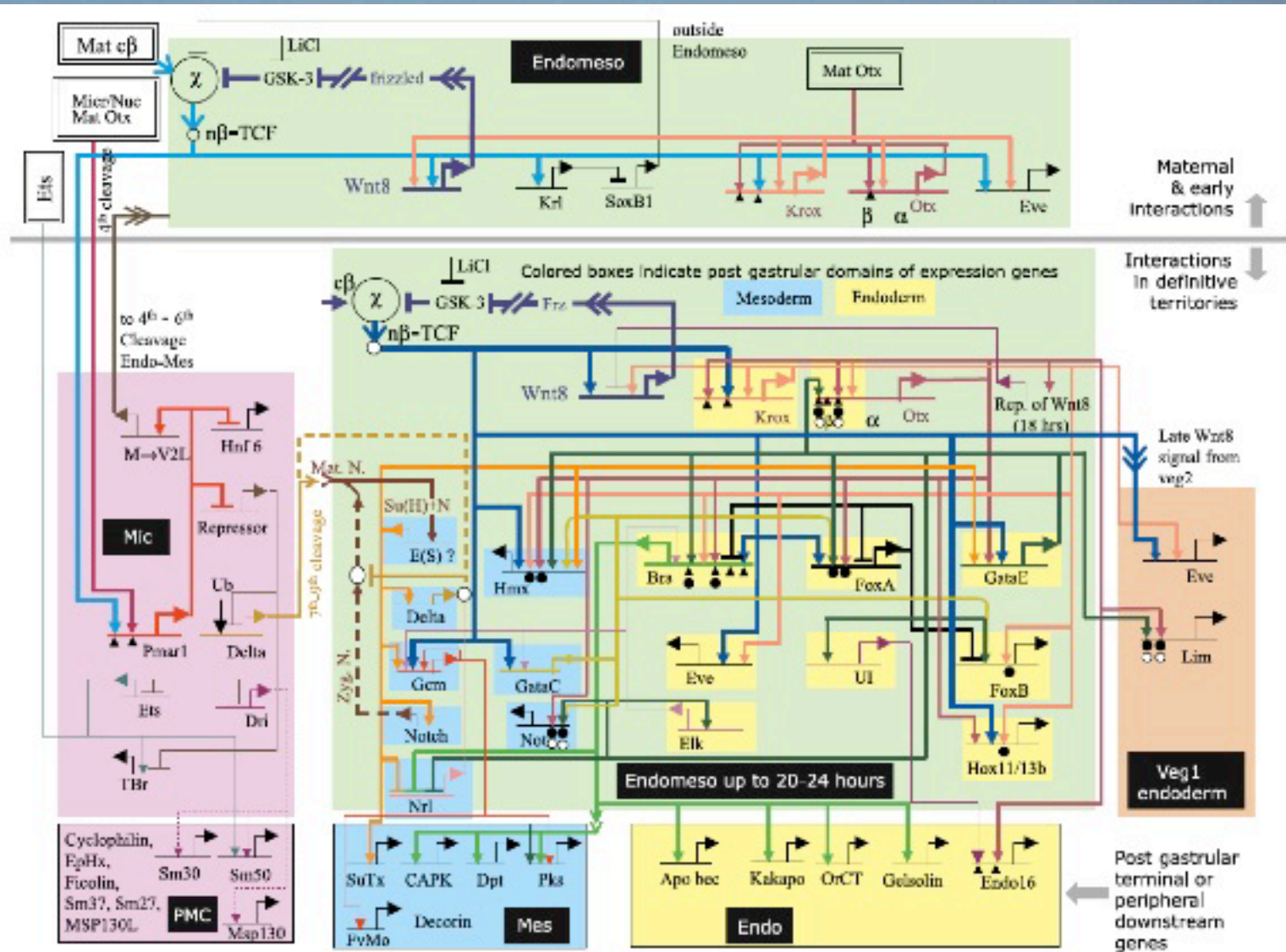
Kawade et al. (2010) *Development* **137**: 4221-4227を参照

すべての細胞が補償作用を示した



■ WT ■ *an3-4*
■ AN3 o/x in *an3-4* / CRE AN3-out
■ *an3-4* in *an3-4* / CRE AN3-out

要は、細胞増殖経路と細胞伸長経路とは混線していて、その混線がある過程で細胞間を伝わるという仕組みになっているようだ。



ウニの
発生の
ある
1時間
断面での
遺伝子
経路図

生命というものが、進化の過程でランダムな変異を取り込みつつ、複雑化してきたものだとすると、その結果だけを見て、その意味を知ろうとするのは大変難しいだろう。

しばしば、“意味”はないのかもしれない。

それでも背景にあるものを知ろうとするならば、系統進化を考慮に入れて考えるほかはない。



路線図なら、全体を見渡して要らなくなった路線や重複した路線、無駄な路線を廃止すればいいが…
生物のシステムはそうはできない。

→でも我々ならできる、というのが最後2回のお話である。

器官の大きさの制御には謎がまだまだ多い。植物は容易に核DNA量をそのまま2倍、3倍と増やして倍数体になって器官サイズを大きくするが



器官の大きさの制御には謎がまだまだ多い。植物は容易に核DNA量をそのまま2倍、3倍と増やして倍数体になって器官サイズを大きくするが



Increase in organ/cell size

Increase in stress tolerance

Longer growth period

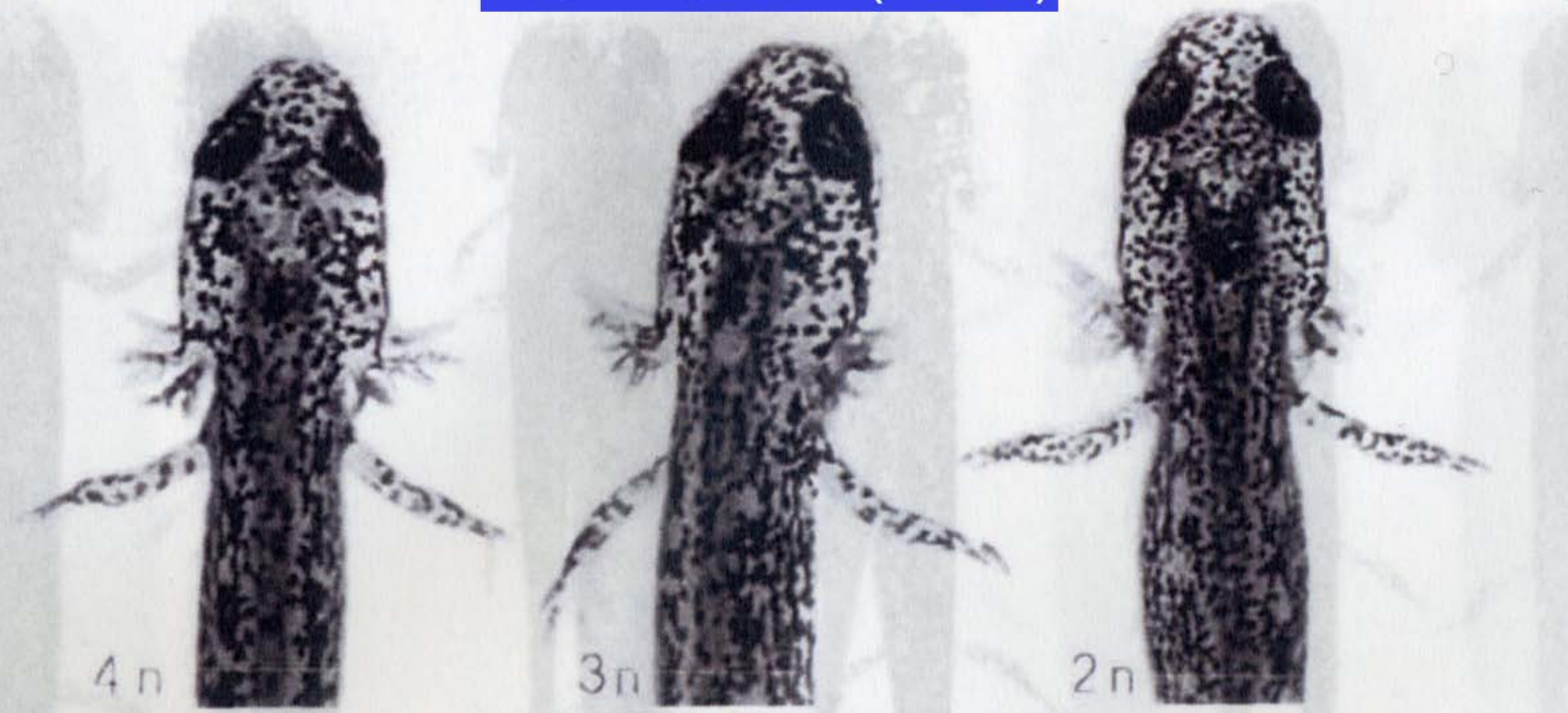
Increase of secondary metabolites



動物では不思議なことも起こす

386

The Journal of Heredity
Fankhauser (1939)



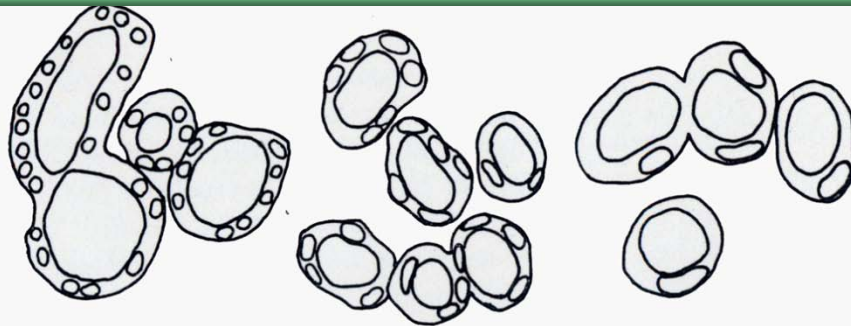
DIFFERENCES IN PIGMENT CELLS

Figure 23

Eurycea bislineata

The anterior parts of a tetraploid, a triploid, and a diploid larva, enlarged to show the increase in size, and decrease in number, of pigment cells that go parallel with the increase in chromosome number. (9X.)

By the way, the term “compensation” had also been used for a phenomenon observed in polyploid animals



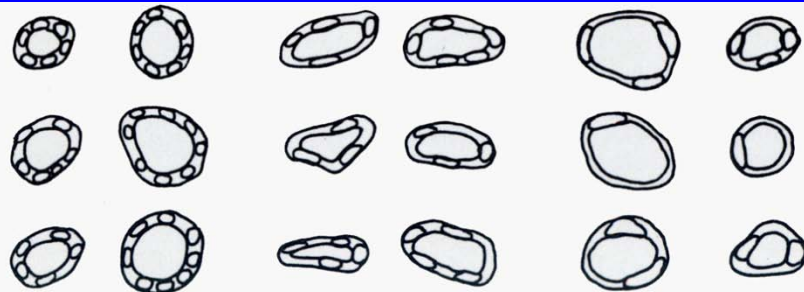
HAPLOID

DIPLOID

PENTAPLOID

Fig. 1 Cross sections of pronephric tubules from a haploid larva (35 days old), from a diploid (40 days, first indication of hindlimb buds), and from a pentaploid (40 days, slightly less advanced in development than diploid). Size of tubules and diameter of wall remain approximately the same in spite of differences in cell size, through changes in cell shape. $\times 245$.

† G. Fankhauser(1945) Maintenance of normal structure in heteroploid salamander larvae, through compensation of changes in cell size by adjustment of cell number and cell shape. *Journal of Experimental Zoology* 100(3) : 445-455, p.448 Fig.1.
This material is reproduced with permission of John Wiley & Sons, Inc.



HAPLOID

DIPLOID

PENTAPLOID

Fig. 2 Cross sections of pronephric ducts of the same larvae, taken at different levels. Similar adjustment of cell number and cell shape as in pronephric tubules. $\times 245$.

† G. Fankhauser(1945) Maintenance of normal structure in heteroploid salamander larvae, through compensation of changes in cell size by adjustment of cell number and cell shape. *Journal of Experimental Zoology* 100(3) : 445-455, p.448 Fig.2.
This material is reproduced with permission of John Wiley & Sons, Inc.

著作権の都合により、
ここに挿入されていた画像を
削除しました。

G. Fankhauser (1952) Nucleo-Cytoplasmic Relations in
Amphibian Development.
International Review of Cytology 1: 165-193, p.167