

総 説

植物の生殖成長における伸長器官の「下方成長」について

津島 美穂, 中村 輝子
日本女子大学理学部物質生物科学科

(2003年11月13日受理)

1. はじめに

植物の茎や根の重力応答反応においては、植物が傾くとその傾斜刺激が感受され、重力刺激が化学的生体情報へと変換され、さらに作用部位に伝達されて、その結果として、生体反応（成長運動）がひき起こされるという情報の流れがあると考えられている。しかし、その重力感受のメカニズムは未だに解明されてはいないが、近年は様々な植物種を用いて遺伝子レベルの解析が行われている。

高等植物の地上部の伸長器官は、栄養成長期においては一般には負の重力屈性を示すが、生殖成長期には、重力方向へと伸長して下方成長するものがある。これらとしては、ヒナゲシおよびホテイアオイの花茎およびラッカセイの子房柄が研究されてきた（図1）。本総説においては、このような植物の生殖成長期における、伸長器官の下方成長について考察したい。

2. 重力屈性

(1) 重力感受

エンドウ等の草本植物の根における重力感受組織は、一般には根冠のコルメラ細胞である。コルメラ細胞内には、デンプンを蓄積した色素体であるアミロプラストが存在し、これが重力方向へ沈降することで重力刺激が感受されると考えられている。このことは、エンドウやトウモロコシにおける根冠除去やシロイヌナズナにおけるコルメラ細胞のレーザー破壊により、根の伸長は阻害されないものの重力屈性が失われること^{1,2)}、またシロイヌナズナなどのデンプン合成不能突然変異体の根の重力屈性が非常に弱くなること³⁻⁵⁾ などから明らかにされた。一方、茎においては、シロイヌナズナの皮細胞を欠いた突然変異体、*sgr1* (*Shoot gravitropism 1*)、*sgr7* では重力屈性能が失われること、また前述したデンプン合成不

能突然変異体、*pgm* (*phosphoglucumutase*) でも重力屈性が弱まることから、シロイヌナズナの花茎においては、1層の内皮細胞に重力方向に沈降するアミロプラストが存在し、これが重力を感受することが報告されている⁶⁻⁸⁾。したがって、茎の重力感受組織は、内皮デンプン鞘細胞であり、ここに存在する沈降性アミロプラストが重力方向を感受していると考えられている。

上記のように重力感受のメカニズムは、重力感受細胞であるデンプン鞘細胞やコルメラ細胞に含まれるオルガネラ（比重が大きいアミロプラスト）が平衡石（スタトリス）として重力方向に沈降し、重力を感受するという「デンプン平衡石説 (Starch-statolith hypothesis)」^{9, 10)}が、多くの研究者らによる様々な植物種の研究により、広く支持されている。沈降したアミロプラストが小胞体に接触し、その小胞体に蓄積されているカルシウムイオンが流出することで、細胞内のカルシウムイオンの濃度変化が生じ、生理的刺激になる等のことが考えられてきた¹¹⁾。

一方では、アミロプラスト以外のオルガネラも重力センサーとして働く可能性が示唆されている¹²⁻¹⁷⁾。平衡細胞内では、アミロプラストのみならず、その他の葉緑体、核などの比較的大きなオルガネラが、アクチンフィラメントにより吊り下げられており、細胞膜へとその重力刺激が伝達されることが考えられている。これらのオルガネラ全体が重力に反応し、少しでも動くことでアクチンフィラメントを介して生じる圧力が、重力刺激として細胞膜のイオンチャンネルを活性化させるという考えから、この説は「原形質圧モデル (Protoplast pressure model)」¹⁸⁾といわれている。

これまで述べてきたことは草本植物に関してであるが、近年の樹木研究により、樹木の特徴である二次肥大成長においても、その発達に重力が大きく影響を及ぼしていることが示されている¹⁹⁾。また、草本植物におけると同様に樹木においても、沈降性アミロプラストが重力セン

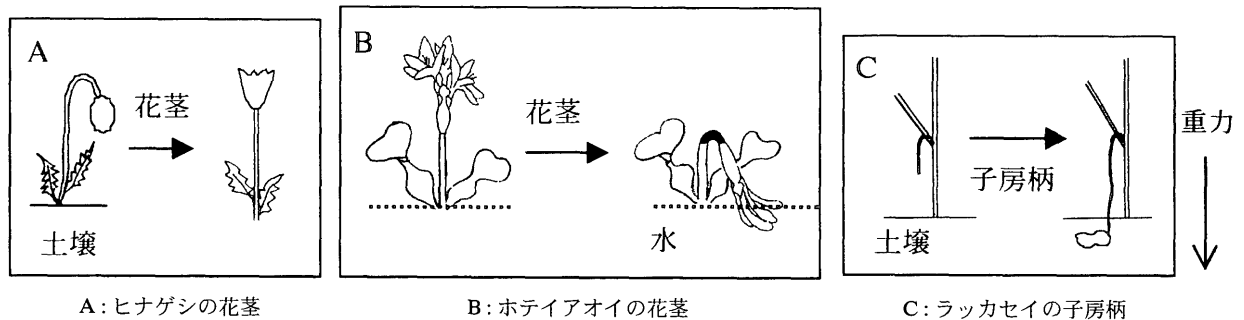


図1 様々な植物の下方成長

サーとして機能している可能性も示唆されている²⁰⁻²³⁾。

(2) 重力刺激伝達物質

重力刺激を伝達する主な役目は、植物ホルモンのオーキシシンが担っていると考えられ、Cholodny-Went 説で知られるオーキシシンの不均等分布による偏差成長により屈曲が生ずるという考えが一般的である²⁴⁾。横倒しにされた植物が重力刺激を受けると、オーキシシンは極性輸送するため重力方向へと移動する。その結果、重力側のオーキシシン濃度が高まり、その部分において、茎では細胞伸長が促進され負の重力屈性が、根では抑制され正の重力屈性が誘導されると考えられている。

重力形態形成とオーキシシンとの関係は、キュウリ芽生えのペグ形成においても研究されている。ペグとは、発芽直後に胚軸と根の境界領域 (TR 領域) に形成される突起状組織であり、このペグが発芽の際に下側の種皮を抑え、胚軸が伸長することで子葉が種皮から抜け出ることを容易にしている²⁵⁾。キュウリの種子を水平において発芽させると、ペグは重力刺激側のみに形成される。垂直位や宇宙実験によると、ペグは両側に形成されることから、ペグ形成は重力によるネガティブコントロールと考えられている²⁶⁾。また、ペグが形成される重力刺激側において、内生オーキシシン量が多いこと²⁷⁾ やオーキシシン制御遺伝子の発現が多いこと^{28, 29)} などからペグの重力形態形成にオーキシシンの濃度勾配が関係することが示唆される。キュウリにおいても、ペグの TR 領域が重力感受部位であり、沈降性アミロプラストが存在する³⁰⁾。そのアミロプラストにより感受された重力刺激が皮層に伝達され、その部分でのオーキシシン濃度の増加により、ペグが形成されることが考えられている。

最近では、シロイヌナズナ、エンドウおよびキュウリのペグ等で、オーキシシンの輸送に関わるキャリア蛋白質がクローニングされ、オーキシシンとりこみキャリアおよび排出キャリアが細胞内に極性をもって分布していることが分かってきており、重力応答に関わるオーキシシン輸送のメカニズムにおける、分子レベルの解析が進んでい

る^{27, 31-33)}。

3. 生殖成長期における茎の下方成長

(1) ヒナゲシ

ヒナゲシ (*Papaver rhoeas* L.) においては、花蕾の形成後、その直下の花茎が下方へ屈曲し花蕾が下垂する。やがて、花茎の屈曲部の下部が伸長し、花蕾は下垂したまま成長する。花茎の伸長が停止すると、下垂した花蕾は上方に向い、直立後開花する³⁴⁾ (図1A)。このような屈曲の原因には二説が考えられ、一つは、正の重力屈性であること、二つめは、花蕾の重さを若い花茎が支えきれないためということであった。花蕾の重みが花茎にかからないようにしたところ、花茎は屈曲しなかった。また、花茎の細胞壁の力学的性質を調べると、若い花茎の細胞壁は極めて柔らかく変形しやすいが、成長とともに細胞壁の力学的性質は変化し、変形を受けにくくなり直立することが分かった^{35, 36)}。これらは、若い花蕾において生成された多量のオーキシシンが花茎に移動するために、花茎の細胞壁が柔らかくなり変形しやすいと考えられた。さらに花蕾直下へのオーキシシン輸送阻害剤、2,3,5-トリヨード安息香酸 (TIBA) 投与により、下垂は起こらないことから、ヒナゲシの花蕾の下垂は直下の花茎の性質がオーキシシンにより制御されていることが示唆された^{36, 37)}。

(2) ホテイアオイ

ホテイアオイ (*Eichhornia crassipes*) は、南米原産のミズアオイ科の水生植物である。水質汚濁の原因でもある窒素やリンをよく吸収することから、水質浄化のために利用されている。しかし、繁殖力が非常に旺盛で、船の航行を妨げたり、冬枯れ後に、腐敗して水質を悪化させたり、悪臭を放つといった欠点もある。ホテイアオイは、株元からストロン (走出枝) を横に伸ばし個体を増やす栄養生殖が主であるが、水中の栄養分が不足してくると、花茎を伸ばし、その先端に穂状に花をつけるといった有性生殖をも行う^{38, 39)}。花茎ははじめは上方へと伸

長するが、開花が完了すると、花茎上部が徐々に重力方向へと屈曲し始め、およそ24時間以内にはほぼ完全に下方へ曲がり、花は水中に没するという性質をもつ (図1B)。

ホテイアオイを疑似微小重力環境を作出する、1軸の回転クリノスタットまたは2軸の3次元(3D)クリノスタットに搭載し、重力方向を分散させると、下方屈曲はおこらない⁴⁰⁻⁴²⁾。さらにこの植物体を地上環境に戻した場合は、重力方向への屈曲反応が誘導されるので、ホテイアオイの花茎の下方屈曲は、正の重力屈性であると考えられる^{41, 42)}。この花茎のアミロプラストは、地上では常に重力方向に沈降し、疑似微小重力下では細胞内で分散することが示されている⁴²⁾。オーキシンの関与についてみると、花序を除去または無傷の植物体にオーキシン輸送阻害剤、TIBA等を投与した場合には、下方屈曲が阻害された^{43, 44)}。また、このような屈曲は、花茎の凸側の細胞伸長と、場合によっては凹側での細胞収縮も関与していることが示されている⁴⁰⁾。さらに、内生オーキシン、インドール酢酸(IAA)の定量結果より、花序においては非常に高いレベルのIAAが存在すること、屈曲部位においては、花茎屈曲の開始直前のステージで急激にIAAレベルの高まりがみられ、その後屈曲反応の進行に伴い減少すること、また、屈曲開始初期の凸側において、凹側よりも著しい高レベルのIAAが存在することが分かった⁴¹⁾。これらのことから、ホテイアオイの花茎屈曲は、花序から供給されたオーキシンが、花茎の屈曲部位上側に偏在し、その部分の表皮細胞の偏差成長が引き起こされ、正の重力屈性反応が誘導される可能性が示された^{41, 43, 44)}。

興味深いことに、花茎上部に位置する花序の小花柄は、花茎の正の重力屈性時においても負の重力屈性を示し、疑似微小重力下では、様々な向きを示す。これらは、花茎と小花柄では重力応答系が異なっていることを示唆している⁴¹⁾。

(3) ラッカセイ

ラッカセイ (*Arachis hypogaea*) は、茎の葉軸に花をつけるが、地中で果実や種子を成熟させるために、受精後子房柄が分化成長して、土壌の中に子房が侵入するという仕組みをもっている (図1C)。この子房柄は、地上部で分化する伸長器官であるにもかかわらず、その伸長方向は根のように正の反応を示す。

子房柄におけるデンプン鞘は、維管束を取り囲む最も内側の1~3細胞層であり、受精後の子房柄にアミロプラストが出現する。水平位の子房柄においては、沈降性アミロプラストは下方へ沈降し、子房柄の下方成長が認められたが、子房柄のデンプン鞘を除去したものおよび1軸

の回転クリノスタットに搭載したものにおいては、屈曲が阻害されることが報じられている⁴⁵⁾。これらの結果より、子房柄の下方屈曲は正の重力屈性であることや、アミロプラストが重力センサーの候補であることが示唆された。また、子房柄における重力感受部位は、子房柄の伸長帯(先端から2~5mm)を含む先端から2~8mmに位置する介在分裂組織であることも明らかにされた^{45, 46)}。

上記の子房柄の下方屈曲においても、オーキシンの関与が示唆されている⁴⁷⁾。IAAモノクローナル抗体を用いた免疫学的手法によると、垂直位の子房柄においては、IAAが子房柄の周辺、皮層全体および表皮に認められた。一方、水平位においては、IAAが上側皮層または表皮において徐々に増加する可能性が示され、下側ではその可能性は認められなかった^{48, 49)}。このような結果にもとづいて、IAAの不均等な局在が、伸長帯における上下側間の組織の不均等な成長をひきおこし、下方屈曲の誘導に関与していると考えられている。

4. まとめ

固着生活を強いられる植物の生殖成長期にみられる正の重力屈性は、様々な環境に適応進化して獲得された、生殖成長の様式であると考えられる。

ホテイアオイにおいては、栄養生殖が主であるが、水中の栄養状態によっては有性生殖も必要となる。水生植物のホテイアオイは虫媒花で自家不和合性であり、結実水中でおけるといわれている³⁸⁾。このようなことから、種子を水中に散布し子孫を残すために、下方屈曲をひきおこすのではないかと考えられる。しかし、日本では結実がみられることは稀なようで、その原因は、適当な訪花昆虫がいないこととも関係があらう³⁸⁾。

ラッカセイにおいては、子房柄が下方屈曲し、土中に侵入しなければ果実や種子が成熟できず、子孫を残すことができない。光は子房柄の伸長を促進し、胚や莢の形成を阻害する。逆に暗黒は子房柄の伸長を阻害し、莢内の子房の発達を促進することが報告されており⁵⁰⁻⁵²⁾、胚や莢の成長には暗黒で湿潤環境が必須であると考えられる。

ヒナゲシの花茎屈曲は重力屈性ではなく、花茎が自重を支えきれずに示す下方成長である。一方ホテイアオイの花茎およびラッカセイの子房柄にみられる下方成長は、正の重力屈性であり、これらはオーキシンの偏差分布による偏差成長により引き起こされることが明らかにされた。また、沈降性アミロプラストが正の重力屈性においても、重力センサーとして機能することが示唆された。このような生殖成長期での伸長器官の正の重力屈性におけるオーキシン分布と重力感受との関係については、ま

植物の生殖成長における伸長器官の「下方成長」について

だ十分に解明されてはいないが、興味深いものである。これらの点もまた、重力感受および伝達に関する今後の検討課題と考えられる。

参考文献

- 1) Juniper BE, Groves S, Landau-Schaochar B and Audus LJ: *Nature* **209** 93 (1966)
- 2) Blancaflor EB, Fasano JM and Gilroy S: *Plant Physiol.* **116** 213 (1998)
- 3) Kiss JZ and Sack FD: *Plant Physiol.* **94** 1867 (1990)
- 4) Kiss JZ, Guisinger MM, Miller AJ and Stackhouse KS: *Plant Cell Physiol.* **38** 518 (1997)
- 5) Kiss JZ, Katembe WJ, Edelman RE: *Physiol. Plantarum* **102** 493 (1998)
- 6) Fukaki H, Fujisawa H, and Tasaka M: *Plant Physiol.* **110** 945 (1996)
- 7) Fukaki H, Wysocka-Diller J, Kato T, Fujisawa H, Benfey PN and Tasaka M: *Plant J.* **14** 425 (1998)
- 8) 森田 (寺尾) 美代, 田坂昌生: *宇宙生物科学* **17** 108 (2003)
- 9) Sack FD: *Int. Rev. Cytol.* **127** 193 (1991)
- 10) Sack FD: *Planta* **203** S63 (1997)
- 11) Sievers A, Behrens HM, Buckhout TJ and Grandmann D: *J. Plant physiol.* **114** 195 (1984)
- 12) Hader DP, Rosum A, Schafer J and Hemmersbach R: *J. Plant Physiol.* **146** 474 (1995)
- 13) Hader DP: *Planta* **203** S7 (1997)
- 14) Perbal G, Driss-Ecole D, Tewinkel M and Volkmann D: *Planta* **205** S57 (1997)
- 15) Baluska F and Hasenstein KH: *Planta* **203** S69 (1997)
- 16) Sievers A, Kruse S, Kou-Huang LL and Wendt M: *Planta* **179** 275 (1989)
- 17) Hensel W: *Planta* **177** 296 (1989)
- 18) Staves MP: *Planta* **203** S79 (1997)
- 19) Nakamura T, Sassa N, Kuroiwa E, Negishi Y, Hashimoto A, Yamashita M and Yamada M: *Adv. Space Res.* **23** 2017 (1999)
- 20) 中村輝子, 根岸容子, 米山恵未, 佐々奈緒美, 山田晃弘: IGE シリーズ 28 宇宙植物科学の最前線 東北大学遺伝生態研究センター 仙台 167 (2000)
- 21) 中村輝子, 吉田正人: *宇宙生物科学* **14** 123 (2000)
- 22) Nakamura T, Negishi Y, Funada R and Yamada M: *Adv. Space Res.* **27** 957 (2001)
- 23) 中村輝子: *宇宙生物科学* **17** 144 (2003)
- 24) Went FW and Thimann KV: "*Phytohormones*" Macmillan Co., New York, NY (1937)
- 25) Takahashi H: *Planta* **203** S164 (1997)
- 26) Takahashi H, Kamada M, Yamasaki Y, Fujii N, Higashitani A, Aizawa S, Yoshizaki I, Kamigaichi S, Mukai C, Shimazu T and Fukui K: *Planta* **210** 515 (2000)
- 27) 藤井伸治, 高橋秀幸: *宇宙生物科学* **17** 126 (2003)
- 28) Fujii N, Kamada M, Yamasaki Y and Takahashi H: *Plant. Mol. Biol.* **41** 731 (2000)
- 29) Kamada M, Fujii N, Aizawa S, Kamigaichi S, Mukai C, Shimazu T and Takahashi H: *Planta* **211** 493 (2000)
- 30) Takahashi H, Suge H and Scott TK: *Biol. Sci. Space* **7** 124 (1993)
- 31) Kamada M, Fujii N, Higashitani A and Takahashi H: *Biol. Sci. Space* **16** 153 (2002)
- 32) 山本興太郎, 立松 圭: 植物の形作り 蛋白質核酸酵素 共立出版 東京 **47** 1695 (2002)
- 33) 上田純一, 宮本健助: *宇宙生物科学* **17** 116 (2003)
- 34) Kohji J, Hajimoto H and Masuda Y: *Plant Cell Physiol.* **20** 375 (1979)
- 35) Kohji J, Nishitani K, Yamamoto R and Masuda Y: *Plant Cell Physiol.* **22** 413 (1981)
- 36) 増田芳雄: 植物生理学講義—古典から現代— 培風館 東京 **36** (2002)
- 37) Kohji J, Hajimoto H, Yamamoto R and Masuda Y: *Plant Cell Physiol.* **23** 1329 (1982)
- 38) 角野康郎: 植物の生き残り作戦 井上 健編 平凡社 東京 **168** (1996)
- 39) 田中法生: おもしろくてためになる植物の雑学事典 大場秀章監修 日本実業出版社 東京 **177** (2001)
- 40) Kohji J, Yamamoto R, and Masuda Y: *J. Plant Res.* **108** 387 (1995)
- 41) 中山依子, 高橋理穂, 中川由里子, 津島美穂, 山本良一, 中村輝子, 増田芳雄: *宇宙生物科学* **11** 248 (1997)
- 42) Tsushima M, Miyakawa R and Nakamura T: *Biol. Sci. Space* **17** 247 (2003)
- 43) Kohji J, Yamamoto R, Fujii S, Mantani S and Masuda Y: *J. Plant Physiol.* **150** 679 (1997)
- 44) 津島美穂, 菅野真実, 増田芳雄, 中村輝子: *宇宙生物科学* **16** 177 (2002)
- 45) Moctezuma E and Feldman LJ: *Ann. Bot.* **84** 709 (1999)
- 46) Shushu DD and Cutter EG: *Can. J. Bot.* **68** 955 (1990)
- 47) Moctezuma E and Feldman LJ: *Am. J. Bot.* **85** 1369 (1998)
- 48) Moctezuma E: *Ann. Bot.* **83** 235 (1999)
- 49) Moctezuma E and Feldman LJ: *Planta* **209** 180 (1999)
- 50) Ziv M and Zamski E: *Ann. Bot.* **39** 579 (1975)
- 51) Zamski E and Ziv M: *Ann. Bot.* **40** 631 (1976)
- 52) Shakamovitz N, Zamski E and Ziv M: *Plant growth Regul.* **16** 37 (1995)

Downward Growth of Plants in Reproductive Growth

Miho Tsushima and Teruko Nakamura
Department of Chemical and Biological Sciences,
Faculty of Science, Japan Women's University

(Received: November 13, 2003)

Abstract: The stem of higher plant generally shows the negative gravitropism in the vegetative growth. On the other hand in the reproductive growth, there are some plants, such as the peduncle of poppy and water hyacinth and the gynophore of peanut in which the downward growth shown toward gravity direction. The downward growth of such stems in the reproductive growth is discussed from a viewpoint of the gravitropic response.