

植物の抗重力反応

—シグナル受容, 変換・伝達, そして応答—

保尊 隆享

地球上で植物体を横たえると、茎は上方へ、一方根は下方へ屈曲する。重力屈性と呼ばれるこの現象は、植物の代表的な重力反応であり、上下方向に走る主軸の周りに葉や根を効果的に配置する植物の形態形成の基盤となっている。植物の重力反応というと、まずこのような重力形態形成があげられる。しかし、植物にはもう一つ重要な重力反応がある。それは、重力の力に抵抗し、対抗できる体を構築することである。この「抗重力: gravity resistance」の過程は、植物が陸に上がって直接重力に曝されるようになった数億年前から飛躍的に発達し、その後の植物の進化、繁栄を支えてきた。以上の2種の重力反応のうち、従来主に研究の対象となってきたのは重力屈性であり、抗重力のメカニズムはほとんど解明されていないかった。

著者らは、植物の抗重力反応を直接担うのは細胞を取り囲む細胞壁であろうと予測し、水浸法や遠心過重力を用いた地上実験によりこれを検証してきた。細胞壁は力学的強度に優れ、植物細胞の形や大きさを最も直接的に制御しており、植物体全体の形態や成長も基本的に細胞壁の性質に依存している。このような研究により、抗重力反応における細胞壁の役割が実証され、応答のしくみが明らかになった。¹⁻³⁾ 著者らは、さらに、スペースシャトルSTS-95においてRICE (BRIC-RC) 実験を実施し、地上実験に基づく予測を強く支持する結果を得た。¹⁻⁵⁾

抗重力反応は、他の環境応答と同様、シグナルの受容、変換・伝達、そしてシグナルに対する応答、の3つの過程に分けられる。細胞壁が司るのは最後の応答過程である。また、シグナルの受容にはメカノレセプターが関与することが明らかになった。そして、両者をつなぐシグナル変換・伝達機構の解明が、抗重力反応を理解する上での最大の懸案となっている。著者らは、現在、日本宇宙フォーラムの「宇宙環境利用に関する公募地上研究」の支援を受け、この問題に取り組んでいる。また、これに関連する研究課題「Role of microtubule-membrane-cell wall continuum in gravity resistance in plants」が第5回ライフサイエンス宇宙実験国際公募において採択され、実施のための準備を行っているところである。本稿では、以上の背景と現状をふまえて、植物の抗重力反応

の実態について解説する。

応答

イネ芽ばえを水中で生育させると、幼葉鞘の伸長成長が促進されるとともに肥大成長が抑制され、ひよろ長い形態をとる。このような成長パターンの変化は、主に低酸素やエチレンの蓄積などのガス環境の変化によってもたらされるが、水中では浮力のため自重が軽減されており、それによる微小重力も関わっている。同様の形態は、さまざまな水生植物でも見られ、植物が陸に上がる前の姿を反映していると考えられる。一方、植物の芽ばえを過重力環境下で生育させると、逆に伸長が抑制され、肥大が促進される。これらの結果は、植物が重力環境に応じて形態を変化させて、重力の力に対抗することを示している。実際、宇宙の微小重力環境で生育させたイネ幼葉鞘およびシロイヌナズナ胚軸の形態は、水生植物に似た形になった。¹⁻⁵⁾

重力環境が変わると、芽ばえ細胞壁の性質も大きく変化した。水中で生育したイネ幼葉鞘では細胞壁が柔らかくなり、強度が減少していた。宇宙で生育したイネ幼葉鞘およびシロイヌナズナ胚軸でも、同様に細胞壁強度が減少した。これに対して、過重力環境で生育した芽ばえでは、重力の大きさに応じた細胞壁強度の増加が認められた。¹⁻⁵⁾ 微小重力および過重力環境下で見られた細胞壁強度の変化は、主に不可逆的な性質の変化によっていた。このように、植物は成長パターンを変えるのと同時に細胞壁強度を増加させて、重力の力に対抗することが明らかになった。

細胞壁物性の変化は、構成多糖類のレベルと構造の変化によってもたらされる。宇宙および地上実験の結果より、重力が大きくなるにともなって、各器官の単位長さあたりの細胞壁多糖レベル、つまり細胞壁の厚みが増加することがわかった。一方、物性を決めるもう一つの主要因である多糖の分子量も、重力の大きさとともに増加した。ただし、レベルの上昇が多く細胞壁多糖で見られたのに対して、分子量の増加は双子葉植物ではキシログルカン、単子葉イネ科植物では1,3;1,4- β -グルカンのみで認められた。

重力環境に応じてレベルおよび分子量が変化したキシログルカンおよび1,3;1,4-β-グルカンでは、代謝活性、特に分解活性の変化が起きていた。すなわち、過重力環境下では両多糖を分解する細胞壁酵素の活性が低下し、宇宙では逆に活性が上昇した。また、アズキ上胚軸では、エンド型キシログルカン転移・分解酵素ファミリーに属する1遺伝子の発現が重力環境に応じて変わり、キシログルカン分解活性の変化をもたらすことがわかった。従来、植物が重力に対抗する際には、細胞壁中の繊維成分であるセルロースが重要な働きをするといわれていた。しかし、著者らの宇宙および地上実験の結果は、双子葉植物ではキシログルカン、また単子葉イネ科植物では1,3;1,4-β-グルカンが、セルロースに代わって、「抗重力多糖」として機能することを示している。¹⁻⁵⁾ なお、両植物グループ間で抗重力多糖の種類が異なるのは、細胞壁構造の違いを反映している。

重力環境の変化により、細胞壁酵素活性ばかりでなく細胞壁の環境も影響される。たとえば、ふだん細胞壁のpHは弱酸性に保たれているが、過重力処理により最大約1単位上昇する。このpH上昇は、細胞膜上にあるプロトンポンプ(H⁺-ATPase)の活性低下によってもたらされる。一般に、抗重力多糖の分解酵素活性は弱酸性で最大となるので、細胞壁pHの上昇により細胞壁内での活性が大きく低下することになる。以上のように、重力刺激を受けた植物は、抗重力多糖の分解活性を低下させるとともに細胞壁pHを上昇させ、細胞壁強度を増加させて重力の力に対抗することが示された。

今までの宇宙および地上実験により、抗重力反応のさまざまな特性も明らかになってきた。

刺激と応答の量的関係 重力刺激の大きさと成長や細胞壁の性質の変化との量的関係を解析したところ、いずれの値も重力の大きさの対数に応じて変化した。作用が刺激量の対数に応じて表れる現象は、光のような他の環境シグナルや植物ホルモンの作用など、生物界で広く認められる。一般に、刺激量の対数に比例する反応が得られる際には、タンパク質性の受容体が関与する。^{2,3)} したがって、植物の抗重力作用における重力刺激の感受にもそのような受容体が関与している可能性が高い。

可逆性 数百gの重力刺激を数時間受けた芽ばえで起こる成長や細胞壁の性質の変化は、その後1g下に戻すことによってほぼ完全に回復した。すなわち、植物は柔軟に重力環境の変化に対応できることになる。この結果は、また、数百gの重力に対する植物の反応は不可逆的な損傷ではなく正常な生理的な反応であること、そし

て、宇宙で生育させた植物試料は軌道上で凍結や固定処理をして回収する必要があることを示している。

クロストーク 抗重力多糖であるキシログルカンおよび1,3;1,4-β-グルカンは、光などの他の環境シグナルやオーキシンなどの植物ホルモンに対する反応の際にも重要な働きを担っており、反応のメカニズムにも共通性が高かった。すなわち、これらの反応の間にはクロストークが見られる。^{2,6)} 両細胞壁多糖には、1) 多量に存在する、2) 高分子である、3) セルロース繊維と水素結合を形成して細胞壁内に架橋できる、そして4) 代謝回転が活発である、という共通点がある。これが応答を司るための共通条件となっていると考えられる。以上の結果は、また、他の環境シグナルや植物ホルモンが「重力代替因子」として機能し得ることを示している。

受 容

重力屈性においてシグナル受容から応答に至る過程は図1のように考えられている。すなわち、平衡細胞におけるデンプン体の沈降によってシグナルが受容され、それがオーキシン輸送過程の修飾を通して成長部域における不均等分布を生みだし、結果として偏差成長としての屈曲が引き起こされる、というものである。抗重力反応においても、重力屈性の場合と同様の機構で重力シグナルが受容されるのであろうか。その点を明らかにするため、重力屈性を示さないシロイヌナズナ系統の芽ばえに

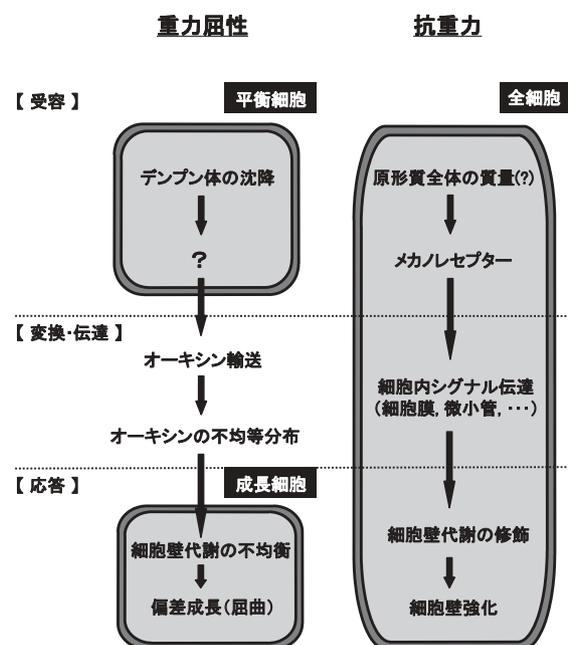


図1. 植物の2つの重力反応過程

対する過重力の影響を調べたところ、そのような突然変異系統も正常系統と同様に過重力に反応することがわかった。^{3,7)} また、根における平衡細胞の存在部位である根冠を除去して重力屈性能を失わせても抗重力反応は正常におこった。^{3,8)} 一方、メカノレセプター（機械的刺激受容チャンネル）の阻害剤を芽ばえに与えたところ、重力屈性は正常であったが、過重力による成長および細胞壁の変化はまったく認められなかった。^{3,7,8)} 以上の結果から、重力屈性と抗重力反応におけるシグナル受容は別々の機構によっており、抗重力反応では平衡細胞ではない（沈降性デンプン体を持たない）通常の細胞でもシグナルが受容されることが明らかになった。抗重力反応では、重力シグナルは原形質全体の質量として作用し、これが細胞膜上にあるメカノレセプターによって受容されるものと考えられる（図1）。^{2,9)}

変換・伝達

個々の細胞で受容された重力シグナルは、その細胞内で変換、処理され、応答である細胞壁物性の変化を誘導する可能性が高い。シグナル受容と応答とをつなぐシグナルの変換、伝達機構を解明するため、著者らは、過重力環境下で特異的に発現が誘導されるシロイヌナズナ遺伝子をディファレンシャル・ディスプレイ法およびcDNAマイクロアレイにより探索、同定した。その結果、細胞膜ステロールの合成に関わるヒドロキシメチルグルタリル-CoAレダクターゼ（HMGR）と微小管の構成要素である α -チューブリンをコードする遺伝子の発現が、重力シグナルに応じて顕著に高まることが明らかになった。^{9,10)} それに対応した細胞構成成分の変化も見いだされた。

シグナル変換・伝達における膜ステロールと微小管の役割を解明するため、HMGRの阻害剤や微小管脱重合剤を植物芽ばえに与えたところ、重力刺激による形態変化や細胞壁強度の増加が見られなくなり、抗重力作用が阻害された。また、HMGRや微小管の構成タンパク質であるチューブリンをコードする遺伝子を欠損させたシロイヌナズナ突然変異系統では、矮化、ねじれ、不稔などさまざまな形質変化が起こるが、そのような植物を過重力環境下で生育させると、形質が強調される傾向が認められた。抗重力反応におけるシグナル変換・伝達機構の詳細については現在解析中であるが、前述のプロトンポンプの活性調節と合わせて、細胞膜と微小管が深く関わることを示された（図1）。

おわりに

本稿で述べたように、植物の抗重力反応の概要はほぼ明らかになった。しかし、各過程の細部、特にシグナル変換・伝達の詳細については、まだ未解明な点が数多く残されている。著者らは、公募地上研究と宇宙実験により、その全容の理解をめざしている。地球上の1gの下では、細胞膜、微小管、そして細胞壁の合成や構築に欠損のある突然変異系統は、さまざまな形質異常を示す。宇宙の微小重力環境では、そのような形質が軽減され、変異系統も正常な生活環を営むことが期待される。このように、突然変異系統は植物の重力反応の解析に有用である。特に、実験装置やクルータイムなどのリソースに厳しい制約がある宇宙において科学的に意味のある成果を得るためには、突然変異系統の有効な活用が必要である。

最近、スペースシャトル飛行が再開されたが、老朽化によるトラブルが目立ち、物資の補給・輸送をそれに頼っている国際宇宙ステーション（ISS）の前途にも暗い影を投げかけている。また、ISSでの実験が、必ずしも科学の最先端を反映しないとの批判もある。しかし、ISSには、幅広い分野にインパクトを与え得ること、そして真の国際協力によりその進展が図られていることなど、他では見られない長所も多い。実際、著者らの実験も欧州宇宙機関が製作した植物育成装置（EMCS）を用いて行われることになっている。最後のフロンティアとも称される宇宙を積極的に利用するばかりでなく、その成果を地上での科学や応用に反映させてブレークスルーをもたらすためにも、宇宙実験の機会を確保し続けることが重要である。

本稿で述べた公募地上研究および宇宙実験の推進に対する宇宙航空研究開発機構ならびに日本宇宙フォーラムの支援に感謝する。

文 献

- 1) 保尊隆享：植物の化学調節，**34**，226 (1999).
- 2) 保尊隆享ら：宇宙生物学，**17**，135 (2003).
- 3) Hoson, T. and Soga, K.: *Int. Rev. Cytol.*, **229**, 209 (2003).
- 4) 保尊隆享：生物工程学，**80**，300 (2002).
- 5) 保尊隆享：日本バイオレオロジー学会誌，**17**，87 (2003).
- 6) Hoson, T.: *J. Plant Res.*, **115**，277 (2002).
- 7) Soga, K. et al.: *Planta*, **218**，1054 (2004).
- 8) Soga, K. et al.: *Funct. Plant Biol.*, **32**，175 (2005).
- 9) Hoson, T. et al.: *Adv. Space Res.*, in press.
- 10) Yoshioka, R. et al.: *Adv. Space Res.*, **31**，2187 (2003).