樹木形態形成の重力による制御

中村輝子

日本女子大学理学部・理学研究科

1. はじめに

海から陸へと上陸した植物は、地上環境に適応して何百年も生きのびて、地上最大最長命を誇る生物、すなわち樹木へと進化をとげた。

一方人類は、その進化の過程で樹木を様々な目的に利用することにより、その生存を可能とし更に生活を豊かなものとしてきた。

樹木の二次木部(木材)こそは、地球重力に逆らって巨大な樹体を持ち上げて、上方へと成長させることのできる組織、すなわち支持組織である。樹木が風や遺伝病(しだれ性等)のために傾くと、そのような傾斜刺激により、あるいは外生の植物ホルモン等により誘導される特殊な二次木部である、あて材により姿勢制御が行なわれる。あて材形成に関しては、筆者らによる、シダレザクラの枝におけるジベレリン投与による引張あて材誘導の研究をも含めて、前著においてすでに紹介がなされた(中村、吉田2000)。

一方草本植物に関しては、山下雅道氏が考案された疑似微小重力環境作出装置である三次元クライノスタット(山下ら1997)を用いて、重力形態形成に関する実験が行なわれ、その結果が宇宙実験により支持されてきた(保尊ら1997、2000、高橋ら2000)。このようにして「自発形態形成」や「ネガティブコントロール」等の発芽時幼植物の重力形態形成に関する貴重な知識を与えることができた。

草本植物に関してえられた重力形態形成についての研究成果に興味をもち、成長に要する時間や空間が草本植物に比べると莫大ではあるが、あえてサクラ幼植物を三次元クライノスタット上の疑似微小重力下で培養して地上予備実

験を行なってきた。そして草本植物の宇宙実験の結果や、樹木の傾斜刺激の実験と照らし合わせて、重力による樹木形態形成制御に関する納得できる結果がえられたので、ここに紹介することとする。

2.1 微小重力下の茎の通直性および真円性の消失

疑似微小重力環境下で育てられた樹木の茎においては、表1にまとめられているように、支持機能を担う、二次木部および師部の機械的強度に関する諸要素の著しい変化が認められた(Nakamuraら1999)。このような変化により、木部の機械的強度の著しい減少がひきおこされていると考えられる。さらに、横断面においては繊維細胞や道管の茎中心部から放射状に並ぶ配列の著しい乱れが観察され、茎構成組織のリング状配列は著しく変型しているのが観察された。また、放射断面においては道管要素の接続もまっすぐではなく、曲がった状態のものが多

表1 地上と微小重力下における樹木の茎の発達比較

	茎成長方向	茎肥大方向	木部幅	分裂活性	二次木部繊維細胞		二次師部韌皮繊維	
					細胞壁	傾角	細胞壁	
地上	重力と平行 (通直性)	重力と垂直 (真円性)	大	高い	発達	小	発達	
微小重力下	不揃い (通直性喪失)	不定 (真円性喪失)	小	低い	発達不全	大	発達不全

図1 4週齢の三次元クライノスタット上ヤマザクラ幼植物 A: 地上対照、B: 三次元クライノスタット上植物 矢印: 基部節間(伸長成長完了、二次肥大成長中節間) バー: 60mm (Adv. Space Res., 27(5), 957-960, 2001 より一部改変転載)

図2 樹木の成長、組織及び沈降性アミロプラスト(第18回宇宙利用シンポジウム、18、184-187、2002より一部改変転載)

図3 共焦点レーザー走査顕微鏡透過型イメージ画像 矢印：沈降性アミロプラスト G：重力の方向、a：表皮、b：皮層、c：デンプン鞘細胞(内皮)、d：じん皮繊維、e：二次師部柔細胞、f：形成層、g：道管、h：二次木部繊維細胞(図1と同じく一部改変転載)

図4 内皮デンプン鞘細胞中の沈降性アミロプラスト 矢印：IKI染色による同アミロプラスト A：地上対照、B：三次元クライノスタット上植物(図1と同じく一部改変転載)

く認められた。このような結果は、二次木部の形態形成が地球重力により制御されており、その結果として、その組織の同心円状配列からなる茎が、上方へとまっすぐに成長することを可能としていると考えられる(図1A)。一方疑似微小重力環境下では地上対照でみられるような通直性の喪失(図1B)すなわち伸長方向の定まらない茎の成長、および茎横断面の真円性の喪失がひき起こされたと考えられる。

2.2 微小重力下の茎における沈降性アミロプラストの分散

樹木の地上対照植物の基部節間においても、草本植物の場合と同様の、重力センサーである内皮デンプン鞘細胞中の沈降性アミロプラストの存在を確認した(図2、3および4A)。内皮デンプン鞘細胞中には数個の直径約4 - 6 μm の沈降性アミロプラストが存在しており、このアミロプラストは大きなデンプン粒を2 - 3個含みラメラ構造をも有していることが明かとなった。一方、三次元クライノスタット上の同節間においては、図4Bに示すように、アミロプラストは細胞中に分散していた。

図5 図1 Aの植物を、垂直位から水平位に置換した時の沈降性アミロプラストの挙動 A：2分後 B：10分後 C：60分後(図1と同じく一部改変転載)

樹木の重力形態形成

図6 樹木の重力応答（図2と同じく一部改変転載）

表2 樹木の重力応答

図5に示すように(Nakamuraら2001)、地上対照の植物を垂直位から水平位に置換すると、沈降性アミロプラストの垂直方向への再沈降が行なわれた。また幼植物にサイトカラシンDやEGTAを処理することにより、沈降性アミロプラストの移動が阻害されると同時に、負の重力屈性が阻害されることが観察された。このような結果は、草本植物の場合と同様に、重力刺激伝達に細胞骨格およびイオンチャネル等が関与している可能性を示していると考えられる。

これらの結果により、草本植物の伸長成長におけると同様に、樹木二次木部の肥大成長においても、沈降性アミロプラストが重力センサーとして機能する可能性が示唆された(菅野ら2001、中村ら2002)。

そして、オーキシンやジベレリンの関与の可能性も示されているものの、刺激の伝達に関しては今後の研究を必要とする。

重力感受については表2に示すように、草本植物と同様の機構の存在が示されたが、一方実際に生体反応が引き起こされるまでの反応時間は草本植物に比べて樹木においては著しく長い時間を必要とする。これは重力刺激が形成層始原細胞の分裂活性を高め、さらに木部および師部母細胞の分裂をうながし、その結果として組織が発達して重力に反応した茎の成長がもたらされる時間が長いことに起因していると考えられる。

いずれにしても、草本植物と木本植物では重力刺激感受の仕組みは似ているが、その生体反応が著しく異なることを示すものである(図6)。

3. おわりに

このようにして、樹木の支持機能をになう二次木部の発達、草本植物と同様の重力センサーにより感受された地球重力により制御されていることがあきらかとなった。重力感受に関わる遺伝子については、すでに草本植物においてみだされているSCR遺伝子が、同様に機能している可能性がある(Sassaら2002、森田ら2002)。

草本植物における、一次組織の表皮細胞や皮層細胞による偏差成長とは異なり、樹木の二次木部の傾いた茎の上側と下側の肥大成長の違いにより生ずる偏心成長による生体反応のメカニズムについては、さらに詳しく検討される必要がある。樹木においては、重力刺激を感受して二次木部が発達し、姿勢制御をするまでには、数日から1カ月近い時間を要し、その重力屈性は草本植物の数時間後には明確になる重力屈性とは著しく異なるものである。

樹木形態形成の重力による制御のさらに詳しい研究のためには、是非とも宇宙実験が必要である。

引用文献

Hoson, T., Kamisaka, S., Masuda, Y., Yamashita, M. and Buchen, B. (1997) Evaluation of the three-dimensional clinostat as a simulator of weightlessness. *Planta*, **203**, S187-S197.

- Hoson, T. et al. (2000) Growth regulation mechanism in higher plants under microgravity conditions. *Biol. Sci. Space*, **14**(2), 75-96.
- 森田 (寺尾) 美代、田坂晶生 (2002) 植物はどのようにして重力方向を知るのか. *蛋白質 核酸 酵素*, (47)12, 1690-1694.
- Nakamura, T., Sassa, N., Kuroiwa, E., Negishi, Y., Hashimoto, A., Yamashita, M. and Yamada, M. (1999) Growth of *Prunus* tree stems under simulated microgravity conditions. *Adv. Space Res.*, **23**(12), 2017-2020.
- 中村輝子、吉田正人 (2000) 樹木と重力. *宇宙生物科学*, **14**(3), 123-131.
- Nakamura, T., Negishi, Y., Funada, R., and Yamada, M. (2001) Sedimentable amyloplasts in starch sheath cells of woody stems of Japanese cherry. *Adv. Space Res.*, **27**(5), 957-960.
- 中村輝子、根岸容子、菅野真実、船田良、山田晃弘 (2002) サクラの重力センサーについて. *第18回宇宙利用シンポジウム*, **18**, 184-187.
- Sassa, N., Matsushita, Y., Nakamura, T. and Nyunoya, H. (2001) Molecular characterization and in situ expression pattern of pea SCARECROW gene. *Plant and Cell Physiol.*, **42**(4), 385-394.
- 菅野真実、根岸容子、福田幸子、本多珠巳、山田晃弘、中村輝子 (2001) ヤマザクラの茎の肥大成長部位における沈降性アミロプラスト. *宇宙生物科学*, **15**(3), 256-257.
- Takahashi, H., Kamada, M., Yamazaki, Y., Fujii, N., Higashitani, A., Aizawa, S., Yoshizaki, I., Kamigaichi, S., Mukai, C., Shimizu, T., Fukui, K. (2000) Morphogenesis in cucumber seedlings is negatively controlled by gravity. *Planta*, **210**, 515-518.
- 山下雅道、山下明子、山田晃弘 (1997) 3D - クライノスタットとその動作特性. *宇宙生物科学*, **11**(2), 112-118.

なかむら てるこ
日本女子大学理学部物質生物科学科
大学院理学研究科
〒112-8681 東京都文京区目白台 2-8-1
E-Mail: teruko-n@fc.jwu.ac.jp

Control of Morphogenesis of Woody Plant by Gravity on Earth

Teruko Nakamura

Faculty of Science, Japan Women's University, 2-8-1, Mejirodai, Bunkyo-ku, Tokyo 112-8681, Japan

Abstract

Using the weeping branch of Japanese flowering cherry tree and its woody stem of the seedling grown under simulated microgravity condition by three dimensional clinostat, it was elucidated that the morphogenesis of its secondary xylem supporting the plant itself to grow upward is seriously controlled by gravity on earth with a sedimentable amyloplast as its sensor. Space experiment of woody plant is expected to elucidate such problem.

Keywords: earth, gravity, morphogenesis, secondary xylem, woody stem