解 説

Agrochemistry and Biology Series

宇宙環境での植物生育をめぐる

菅 洋

東北大学遺伝生態研究センター

(平成3年11月20日受理)

Several Aspects on Plant Growth in Space Environment

Hiroshi SUGE

Institute of Genetic Ecology, Tohoku University, Aoba-ku, Sendai 980, Japan

はじめに

宇宙環境での植物生育の問題は、現在おおまかに言って二つの方向からの問題設定がある。一つは、いわゆる CELSS (Closed Ecological Life Support System) の問題として、宇宙に設定する閉鎖生態系の中で演ずる植物の役割に関するものであろう。植物は二酸化炭素を消費して酸素を放出するから、閉鎖生態系の環境浄化に重要な役割を演ずるだけでなく、将来は宇宙基地における食糧生産という本来的役割とも関連する。また花卉などは宇宙基地に生活する人間の心理的葛藤の緩和作用を持つものとしても役割を演ずるであろう¹⁾。

他の一つは、地球では得られない宇宙環境の特長を利用して、植物の持っている機能の本質を理解するための研究をなすということである。このどちらの面から考えるにせよ、宇宙環境での植物生育の問題点の第一は、宇宙環境における微少重力の問題であらう。もっとも、宇宙基地が月や火星に設置されると、前者では地球の 1/6、後者では約 1/2 の重力が存在するので重力はそんなに問題にならないだろうと言う人もある。しかし、さしあたり宇宙基地は月まで行けずに途中の空間に設営されるであろうから、両天体の引力の及ばない微少重力の世界が創造されることになるう²⁾。

ここでは、最近私たちが行なっている研究などを話題としながら、宇宙環境における植物生育をめぐる問題のいくつかを紹介したい。

植物は微少重力下で生活環を完結できるか

この問題も宇宙における植物生育をどの立場から見る

かで、相当内容が異なってくる。ともかく、宇宙空間で植物が発芽して、生育し花を咲かせて実を結ぶか（種子を作るか）どうかの問題に実験的に接近するということではソ連の独壇場である。アメリカの宇宙船は長期に宇宙に滞在していないのでいくら短い生活環の植物でもこの種の実験を行なうのは無理がある。

ソ連の宇宙船でも、最初のうちはなかなか宇宙空間で植物の生活環を完結させることは不可能であった。しかし、植物を生育させる装置の通気と光強度を改良することにより、とうとうシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) で種子から花を咲かせて実を結ばせることに成功した³⁾。この結果からみると、微少重力下でも、ともかく植物は花を咲かせ種子を作ることができるものと思われる。

地球上で無重力状態を長期に作ることは困難であるが、クリノスタットといって植物を回転させる装置がある。クリノスタット上では、植物は全方位から重力を受けるので静置したときのように一方向から重力を受けることはなく、いわば疑似的な無重力状態を創出しているといえよう。しかし、クリノスタット上で植物を回転しながら何か月も生活環を完結するのに十分な日数の間育てることは相当に困難である。

幸い、アサガオ (*Pharbitis nil*) の紫という系統は、限界暗期より長い1回の暗期により発芽後 3, 4 日目の子葉が花成誘導される性質を持っている。この系統を水平にしてクリノスタットで回転しながら、1回の誘導暗期を与えたものを、静置したものと比較してみると、水平にしてクリノスタットで回転しながら花成誘導したのも花芽形成は阻害されなかった (表 1)³⁾。

表1 アサガオ (Violet) の誘導暗期に与えたクリノスタットによる疑似無重力処理の花成誘導, 頂芽優勢, 上偏生長, 葉位および屈性に及ぼす影響

日 長 (時間)	処 理	個体当たり花蕾数 (処理個体数)	個 体 当 り 伸 長 側 芽 数	葉 位	重 力 屈 曲	上 偏 生 長
24	直立-安定	0±0 (12)	0	開	—	—
6	直立-安定	5.0±0.4 (10)	0	開	—	—
6	直立-振動	5.6±1.3 (12)	0	開	—	—
6	直立-クリノスタット	5.6±0.7 (11)	1.3	開	—	—
6	水平-安定	5.2±0.9 (12)	1.1	閉	+	—
6	水平-クリノスタット	5.3±0.9 (12)	1.6	開	—	+

葉位, 上偏生長の調査は 18 時間暗期の終了後に行なった³⁾.

この結果から, 植物の花成誘導反応そのものは微少重力環境下でも正常にあるいは少なくともそれに近い状態で生起するものと結論できそうである. これは, 将来宇宙環境で植物を生育させ食糧を生産しようと計画する者にとっては朗報であろう.

しかし, 実際に宇宙環境で食糧を生産するとなると他の要因も考慮に入れなければならない. 地球上で人類が利用している三大作物はコムギ, トウモロコシ, イネでいずれも単子葉植物である. これらの作物を宇宙基地の宇宙農園でも利用するとすると, 相当効率よい種子生産ができなければならない.

アメリカのユタ州立大学の Salisbury らは, 宇宙環境における作物生産は当然, 制御された環境を用いてなされるという観点から, 人工環境制御装置を使ってコムギを栽培し, 二酸化炭素濃度, 光強度, 温度等を理想に近いものに制御することにより, 人間の食糧として用いられることの可能なバイオマスの生産は, $24 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ に達することを実験的にたしかめ⁴⁾, これは現実の地球上の生産力の高い圃場収量の約 5 倍, また収量の世界記録からみてもその 2 倍に達するとしている. もしこの収量が得られれば, 宇宙飛行士が 1 日 3000 kcal の熱量の食事をするとすると, 約 $30 \sim 40 \text{ m}^2$ の宇宙農園があれば, それを連続使用することにより 1 人の生命を維持できると計算している⁵⁾. しかし, この場合, 重力の影響に関しては地上実験では困難があるとはいえ, まったく考慮に入れていない.

植物は微少重力下で正常に効率よく 種子を生産できるか

上述したように, 植物はともかく宇宙の微少重力下でも花を咲かせ種子をつくりそうなことは確認できた. しかし, 人間の食糧生産となるとたんになんとか生活環を完了するというだけでは駄目で, 狭い閉鎖生態系の中

で効率よい生産が必要である. 制御環境下で好適条件を与えれば, 変動の多い地球の自然条件下におけるよりも効率的な乾物生産を行ないうる可能性は, Salisbury 一派の研究でも明らかなようである⁴⁾.

微少重力はこれらの作物生産にどのような影響があるのであろうか. 地球上でこの問題を研究するには二つの方法があると思われる. 一つは上記のクリノスタットの利用であるが, 植物の全生活環の過程を大規模にクリノスタット上で行なわせることは, まったく不可能ではないにしても, きわめて非現実的である. 長期間, 大量の植物を育てるのにクリノスタットは今の段階では適した装置とはいえない.

もう一つの方法は, 重力に対する反応に異常をきたした突然変異種を利用することである. われわれは手はじめにオオムギの突然変異系統を用いてこの種の実験を行なった. この突然変異系統は農水省放射線育種場において, 山下淳博士より得られたものである. 同氏は竹林茨城 1 号という品種に 1 月から 3 月まで 64 日間 ^{60}Co よりの γ 線を 1 日当り 8 R の比率で生体照射した材料の M_3 世代約 60 万個体の中から, 1 個体の重力反応が異常と思われる突然変異体を選抜した. この変異系統は, 横重力屈性的生長を示したあかも蛇が地上を這うように思われたので *serpentina* と命名された. この変異はメンデル性の単因子劣性の形質であった (山下博士私信) (図 1).

この系統はしかし鉢に植えて植物体を地表面より高く保持すると, 節間伸長した茎は重力方向に向かって伸長し, あたかも「しだれ桜」のような生育を示した (図 2). ただ出穂後は, 最上位節あるいはその次の節でわずかに重力屈性を回復するのか少し重力と反対方向に立ち上る傾向を示す茎もあった^{6,7)}.

この系統を正常な親系統の竹林茨城 1 号と比較しながら生長解析を行なったところ, その生育形態のため生産

図 1 胚を下側にして播種しても正常系統は重力に反応して垂直に定位するが (A), 突然変異系統は胚のおかれた方向に伸長して、垂直方向に定位できない (B)⁸⁾

構造の立体的配置はまったく異なり、とくに出穂後の穂の分布にそれが著しい。正常系統では当然のことながら、穂は草冠上部に分布するが、突然変異系統では穂は地表近くから草冠上部まで全層にわたって分布し、とくに地表面に近い層に多く分布した⁸⁾。

単位乾物当りの一定期間内の乾物生産量を示す相対生長率 (RGR) や、単位葉面積当りの一定期間内の乾物生産を示す純同化率 (NAR) の値は、突然変異系統は正常系統と大差なかったにもかかわらず、最終種子生産は正常系統の約 60% にすぎなかった。正常系統では、茎はほぼ直立し、大略地表面と 90 度すなわち垂直になっているが、突然変異系統では穂はほぼ地表面と水平に近いものから垂直に近いものまで、多様な角度をもって分布

していた。そして多くの場合、穂の下側に位置した穎花は不稔となっていた (図 3)⁸⁾。

節間伸長期に鉢植えとした植物を上下逆転させると、正常系統では当然のことながら重力屈性により茎は上方に向かって背地的に屈曲し、穂は再び地表面と垂直に位置するようになった (図 4A と C)。ところが、突然変異系統もこのように上下逆転させたものは、穂は地表面に対してほぼ垂直に位置するように配置した (図 4B と D)。その生理的原因については今のところ不明で今後の研究課題であろう⁸⁾。

このように上下逆転させ、ほぼ垂直に定位した穂の種子稔性は、正常品種を上下逆転させ屈地性により背地的に垂直に定位した穂の種子稔性と統計的に有意差のない数値まで、種子稔性が回復した。これに対して上下逆転せずそのまま放置した突然変異系統においては、穂は地表面となす角度においてほぼ水平のものからほぼ垂直に近いものまで連続的に分布し、しかもその穂の地表面となす角度と種子稔性の間には、相関がみられ角度が垂直に近いほど種子稔性が高いことが認められた⁸⁾。これらの結果から、種子稔性の低下はおそらく開花後の花粉の飛散あるいは受精等と関係あるのではないかと推察されたのである⁸⁾。

地球の重力環境下では、植物は倒伏等によって水平に近い状態におかれても、重力に反応して背地性により立ち上り生殖器官を地表とは垂直に定位する。花器内の生殖に関与する器官の構造や配置は、このような条件下で子孫を残せるように適応進化してきたものである。も

図 2 出穂期の正常系統 (A) と突然変異系統 (B)⁶⁾

図3 突然変異系統の穂は垂直なものは正常な稔性を示す(A)が水平に近いものは穂の下側の稔性が悪い(B)⁹⁾

図4 正常系統と突然変異系統の倒置実験⁹⁾

正常系統標準 (A), 正常系統倒置 (C), 突然変異系統標準 (B), 突然変異系統倒置 (D).

し、宇宙空間の微少重力環境下で、植物がうまく定位できないとしたら、重力の存在する地球上でこの重力に対する反応性を失った突然変異系統が示したような行動を、正常な植物もとる可能性がないだろうかということになる。もしそうだとすると宇宙環境において食糧生産を考えるとときには考慮を入れなければならない重要な視点だということになる。

もっとも、受精という生殖過程を経ずただ地球から種子を供給して宇宙農園では栄養器官の収穫だけを目的とする葉菜のようなものの栽培を考えるのであれば、耳よりなデータもある。それは、宇宙環境における植物生産を効率的に行なうため空間をいかにうまく利用するかを研究するため、レタスやカブを用いて実験した結果で

は、植物を上下逆さに生育させても、とくに光強度を確保したときは、乾物生産に正常に位置させたものと有意の差は認められなかったという⁹⁾。したがって、南極基地等で試みられたように隊員に新鮮な緑色野菜を供給する目的でなされる葉菜の栽培などには宇宙農園における微少重力はあまり障害とならないのではないと思われる。

微少重力環境下で植物の定位を何で行なうのか

宇宙空間の微少重力環境下で植物が定位反応を行なうとき、重力に期待できないとすれば何を利用できるのであろうか。植物の環境反応の中で重力とともに研究されてきたのは光に対する反応である。光に対する反応すなわち屈光性は微少重力環境下においても植物の定位反応として機能するかどうかの問題がある。

宇宙空間でこの種の研究を行なえばよいが、地上でクリノスタットを用いた疑似微少重力下で行なわれた実験によると、アベナ子葉鞘の光屈性は重力の影響を受けるようで、クリノスタットの回転軸の角度を変えて、子葉鞘の伸長方向のGを0から1までのさまざまな値をとるようにセットすると、光屈性を生ずる最少照射光量は0Gの場合の最少照射光量は1Gの場合に比べて、1けたから2けた小さいことが予想される結果が得られている。このように、重力の影響が小さいほど光屈性反応の光刺激感受性が增大するが、一定の重力刺激のもとでは光刺激受容から屈曲が生ずるまでの時間は、照射光量の多少にかかわらずほぼ一定であった¹⁰⁾。これらの結果は、光屈性に重力が影響していることを示すと思われ、微少重力環境下では地上の1G環境下よりも少ない光量で屈光性がおこることが予想されるので、宇宙空間の微少重力下での植物の定位反応に光は有効に利用できるであろう。

光のほかに宇宙の微少重力環境下で植物が定位にどのような要因を利用できるのであろうか。最近いわゆる水分屈性が新しい視点から注目されてきている。相当古い時代から植物の根が水分の勾配に反応して屈曲する性質を有することが指摘されていたが、通常の重力の存在する環境下では、この重力に対する反応が大きいため、それにマスクされて水分屈性をはっきりした形で示すことには困難が多かった。

この問題に解決の糸口を与えたのは、重力に対する反応性を失った突然変異系統の利用であった。このような特殊な系統の利用と水分勾配をうまく設定できるような実験系の確立および微細な屈曲反応を、テレビカメラを利用した連続測定によって解析する方法の組合せによ

り、植物の根における水分屈性の存在が明確な形で姿をあらわしたのである¹¹⁾。

解析的研究によると、重力屈性を示す根の水分屈性には少なくともおよそ $3\% \text{ RH cm}^{-1}$ 以上の水分勾配が必要であり、仮に根の直径を 1 mm とすると、根は $0.3\% \text{ RH}$ の水分差を感受可能であると推定されるが、水分勾配に対する感受性は植物の種類、とくに重力反応の強弱によって大きく異なっていると思われる¹²⁾。

水分の差を感受する器官は、重力屈性の場合と同様に根の先端の根冠で、屈曲は水分の少ない側よりも多い側での伸長の抑制がより大きいためおこる。重力刺激に反応しての屈曲は、刺激を与えてから 30 分後に見られるようになるが、水分勾配に対する屈曲は連続した水分勾配を与えて 4~5 時間後にあらわれる。ある種の化学物質は重力屈性と水分屈性の両方を阻害するので、刺激の感受の機構はこの両方で異なっているが、屈曲反応には共通した部分もあると推定されている¹¹⁾。

これらの研究は、微小重力環境下で植物が重力を根の伸長方向の定位に使えない場合、水分に対する屈性は根群の正常な形成に対して重要な役割を演ずることが予想され、この反応の宇宙基地などの微小重力下での植物栽培における植物とくに根の定位反応における重要性が考えられる。

植物は振動などにどのように反応するか

宇宙環境で植物を生育させる場合、遠い将来に月や火星などに設置された宇宙基地で、最初の種子の段階から植物を育てることを考えたとき以外は、宇宙空間にある宇宙基地や現在のスペースシャトルによる航行の際には、多かれ少なかれ機械的な振動に遭遇することになる。機械的振動は、植物に一種の物理的ストレスあるいは、機械的ストレスとして働き、その成長過程に大きな影響を与えることになる¹³⁾。

1967 年頃から物理的ストレスは、一般には植物の縦方向の生長を抑制し、横方向への生長を促進するという生長方向の変更をもたらすことが明らかにされてきている。その結果、植物は矮化し茎が太くなるという形態変化を示す^{1,13)}。

これらの形態変化は、エチレン生成の増大を主とするアブシジン酸の増加、ジベレリンの減少などの植物ホルモンの動態の変化に起因するところが大きい。エチレンの場合は、1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸合成酵素の制御を通してその生成が増大する。エチレンは一般に、陸上植物では生長を抑制するので、アブシジン酸の増大やジベレリンの減少などと相まって植物に矮化す

るものと考えられる。このような物理的刺激による生長抑制は、宇宙空間における制御環境下での植物生育において、光量不足その他原因による徒長をおさえるのに有効に使われる可能性があるし、打ち上げの際の振動がどのような影響があるかなどについても研究する必要がある^{1,13)}。

一方、われわれの最近の研究によると、特定の振幅の振動は植物の生長を促進する場合があることが明らかにされた。すなわち、カセットテープに録音した 50 Hz の

図 5 50 Hz の振動によるイネ (A) とキュウリ (B と C) の初期伸長促進

イネ (A) の上段は標準、下段は振動処理、キュウリは標準 (B) と振動処理 (C)。

振動をカーステレオを通して再生し、特殊なスピーカーを通して機械的振動として取り出し、スピーカーに取りつけた振動板を通して植物に振動を与えた結果、供試したイネ、キュウリなどの発芽や根の初期生長が促進されることがわかった (図5)¹⁴⁾。

半水生植物のイネの場合、陸上植物とちがってエチレンは子葉鞘などの芽ばえ器官の伸長を促進するので¹⁵⁾、上述の50 Hzの振動による生長促進は振動などによって発生するエチレン生成の増大に起因することでも説明できようが、キュウリなどの陸上植物でも、とくに根の伸長促進がみられるので、これらの伸長促進の機作について今後さらに検討する必要がある興味ある問題である。

おわりに

宇宙環境下で植物を生育させる場合、当然のことながら完全に制御された環境下でなされることになる。そのためには、現在地球上で行なわれているいわゆる野菜工場の設置のために蓄積された技術がおおいに役立つであろう。しかし、主要食糧の生産をも宇宙農園で行なうとすると、葉菜中心の現在の野菜工場設置のための情報だけでは不十分であり、主要禾穀類の制御環境下での生育、栽培、生産力に関する基礎は情報の蓄積が必要不可欠であろう。

さらに、その場合地球上では実験困難な微少重力に対する植物の反応を、食糧とくに主要禾穀類の生産という立場から見る視点をつけ加える必要がある。この問題は、世界的にもまだほとんど検討されていない。本稿では、われわれの行なっている実験を話題としながら、これらの問題を考察する上での必要と思われる観点について述べてみた。もちろん、今後研究しなければならない問題は山積しているが、この問題について興味を持たれる方が少しでも増えれば本稿の目的は達せられたと思っている。

引用文献

- 1) 高橋秀幸, 菅 洋: 宇宙船の植物学, 学会出版センター, 1987
- 2) T. W. Halstead & F. R. Dutcher: *Ann. Rev. Plant Physiol.* **38**, 317 (1987)
- 3) 高橋秀幸, 菅 洋: 宇宙生物科学 **3**, 361 (1989)
- 4) B. G. Bugbee & F. B. Salisbury: *Plant Physiol.* **88**, 869 (1988)
- 5) F. B. Salisbury: *Hort Science* **21**, 661 (1986)
- 6) 菅 洋, 高橋秀幸, 柿崎洋生, 山下 淳: 宇宙生物科学 **3**, 363 (1989)
- 7) İ. Türkan & H. Suge: *Jpn. J. Genet.* **66**, 41 (1991)
- 8) H. Suge & İ. Türkan: *Jpn. J. Crop. Sci.* **40**, 427 (1991)
- 9) M. Kiyota, Y. Kitaya, I. Aiga, K. Yabuki, M. Fujii, Y. Tamori, K. Horaguchi & M. Morita: *CELSS J.* **2**, 51 (1990)
- 10) 三好泰博: 平成元年度宇宙基地利用基礎実験費研究成果報告, 168 (1990)
- 11) H. Takahashi & H. Suge: *Physiol. Plant.* **82**, 24 (1991)
- 12) 高橋秀幸, T. K. Scott, 菅 洋: 日本宇宙生物学会第5回大会プログラム, 予稿集 15 (1991)
- 13) 菅 洋: 宇宙生物科学 **1**, 9 (1987)
- 14) H. Takahashi, H. Suge & T. Kato: *Plant Cell Physiol.* **32**, 729 (1991)
- 15) H. Suge: "Biology of Rice," ed. by S. Tsunoda & N. Takahashi, Japan Sci. Soc. Press, Tokyo/Elsevier, Amsterdam, p. 133, 1984