

# 1 gの重力下における植物の形態形成と細胞壁の役割

横山 隆亮・西谷 和彦\*

我が国を含めた十数カ国が参加する国際宇宙ステーション (ISS) 建設の共同プロジェクトの進展は、人類の本格的な宇宙空間への進出を実感させるものである。近い将来、大気圏外宇宙空間や他の惑星上での生活を目指す人類にとって、植物は宇宙での必須の食糧資源となることは間違いない。また食糧などの物質資源としての有用性以上に、植物は、人類の生存環境に欠かせない必須のパートナー生命体である。植物のいない殺伐とした環境下での人類の健康な生活を想像することは困難である。圏外宇宙空間での人類の生活が夢物語ではなくなった今、宇宙における植物の資源化の基礎研究は、宇宙開発の基盤となる最も重要な課題であるといえる。

上記の宇宙開発を目指す研究の一環として、国際宇宙ステーション中に、長期に亘って植物の栽培実験を行うことが可能な実験施設と栽培システムが建設されている。これを用いて、1 gと微小重力あるいは、1 gと0.3 gなどの異なる重力環境下で同時に生育させた植物材料を用いた本格的な基礎研究が始まりつつある。宇宙開発の中での植物の基礎研究の役割が、これまで以上に大きくなってきたといえる。

我々の研究室では、圏外宇宙空間や他の惑星地表など、1 g以外の重力環境に最適化した植物の設計を最終的な目標として、細胞壁の構築関連遺伝子群に焦点をあて、植物の形態形成における重力シグナルの役割の解明を逆遺伝学の手法を用いて進めている。我々のこの研究は、第5回ライフサイエンス宇宙実験国際公募の実験課題“Reverse genetic approach to exploring genes responsible for cell-wall dynamics in supporting tissues of Arabidopsis under microgravity conditions”として採択され、目下、2006年の国際宇宙ステーションでの実験実施に向けて宇宙航空研究開発機構 (JAXA) の支援の下に、地上での準備実験を進めているところである。この課題は、植物の成長制御と支持構造形成の両面で中心的な役割を担う細胞壁に焦点を当て、その構築過程が、1 gの重力環境下にどのように最適化しているかを、765の細胞壁関連遺伝子群の包括的な解析を通して解明しようとするものである。本稿では、我々の宇宙実験について、その計画の背景と、そのねらいに焦点を絞って、植物科学以外の研究者を念頭において紹介したい。

## 「支える」ことの重要性

宇宙空間という特殊な環境下でも、必要な栄養と空気が、水、光が供給されれば、植物は地上と同様に栽培することができるものなのであろうか。この問題は、実用的な意味以外にも、基礎生物学として重要なテーマを含んでいるのであるが、これまでの植物科学では注目されることは少なかった。宇宙への進出計画が、これまで目立たなかったこの問題に光を当てたということになる。

植物と重力との関係についての研究の歴史自体は古い。すでに1880年にダーウィンはその著書「植物の運動」の中で植物の地上部が反重力方向に成長するさまざまな過程を詳細に記載し、その仕組みの解明をめざした実験や考察を行っている。<sup>1)</sup> ダーウィンの解明した植物の成長運動に関する数々の植物の重力反応が、植物の成長分化の制御において中心的役割を担う植物ホルモン、オーキシンの発見につながったことは広く知られている。蓋し、植物における重力シグナルの重要性を象徴する歴史的な研究成果であるといえる。近年の分子生物学の進歩によって、重力応答やオーキシンの輸送メカニズムの分子解剖が爆発的に進み、その重要性はオーキシンが発見された当初以上に基礎生物科学の分野で広く認識されるようになってきた。<sup>2)</sup>

一方で、反重力方向に成長していく植物が、自らを支えて立体的な形態を構築するしくみに関する研究は、重力刺激のシグナル伝達やオーキシンの作用機序の研究に比べれば、脚光を浴びることは少なかった。植物が重力を感知して、成長の方向を定める過程は、方向制御の問題として理解することができるが、高く成長していく体を支えるには伸長方向制御だけでなく、支持器官や支持組織の形成制御が必要になる。また逆に、微小重力や低重力環境下での植物栽培を考えた場合、1 gに最適化した感知システムと支持構造をもつ植物種が、最適な成長や形態形成を発揮できるとは限らない。このような疑問を解明するには、まず、1 g重力環境下に最適化した重力感知システムの仕組みの解明と同時に、1 g重力環境下での支持組織形成の分子過程の包括的な分子解剖が不可欠である。これが、我々のプロジェクトの着眼点である。

\* 著者紹介 東北大学大学院生命科学研究科 (教授) 〒981-8578 仙台市青葉区荒巻字青葉6-3  
TEL. 022-795-6700 FAX. 022-795-6669 E-mail: nishitan@mail.tains.tohoku.ac.jp

## 植物の陸上への適応

高等植物はどのようにして、現在のような重力感知システムと支持構造を発達させてきたのであろうか。4億年以上前、まだ、水辺を離れることのできなかった植物は、体内の水の蒸発を防ぐクチクラ層を表皮細胞の細胞壁の外郭に形成する能力を獲得した。これにより、陸上に進出した植物は瞬く間に地表を覆い尽くした。空前の繁栄を成し得た植物は、陸の表面で、エネルギー源である太陽の光と二酸化炭素、それに土壌の水の奪い合いを始めた。動物とは異なり、移動能力を持たない生命戦略を選択してきた植物は、お互いの生存競争の場を大気空間の中に求め、背丈を伸ばし、枝を広げる競争を始めた。こうして陸上植物は、1gの重力下で自重を支えながら、より高く、広く枝を伸ばして大型化する方向への進化圧を受けながら、形態の進化を進めた。動物の骨のような骨格組織を持たない植物は、自らを支える支柱を作り出すために、個々の細胞を取り囲む「細胞壁」を進化させた。植物は成長していく上部器官を支えるために下部に位置する組織の細胞壁を肥厚させると共に硬化させる仕組みを獲得したのである。

また、単に支えるだけでなく、植物は高く成長するために必要なさまざまな独特の機能も獲得した。植物が背丈を伸ばすには、水や養分を吸収する根と光合成を行う葉と間の距離が必然的に長くなる。地表より遥かに高い場所に位置する光合成器官や生殖器官に栄養分や水を輸送するには、大きな静水圧がかかり、それに抗して水を上部に押し上げるには、陰圧に耐える特殊な管の発達が必須であった。この「道管」と呼ばれる輸送管も細胞壁が特殊化して形成されたものである。こうして植物が陸上で現在のような形態へと進化する過程において、細胞壁構築の進化は、決定的な役割を担ってきたのである。

## 植物細胞壁の多様性

近年の研究で植物細胞壁の進化の歴史も単純ではないことが明らかとなってきた。すなわち、一見どの植物も同じ細胞壁を持つようにみえるが、その性質は植物種によって大きくことなる。<sup>3)</sup>たとえば細胞の周囲に最初に構築される一次細胞壁は、主に2種類のタイプに分類される(図1)。<sup>4,5)</sup>アサガオやヒマワリなどが属する双子葉植物はタイプI細胞壁と呼ばれる一次細胞壁を構築する。タイプI細胞壁は結晶化したセルロース微繊維とそれを架橋するキシログルカンのネットワークを基本構造として、その間隙をペクチンや構造タンパク質が埋めている。

## タイプI細胞壁

## タイプII細胞壁

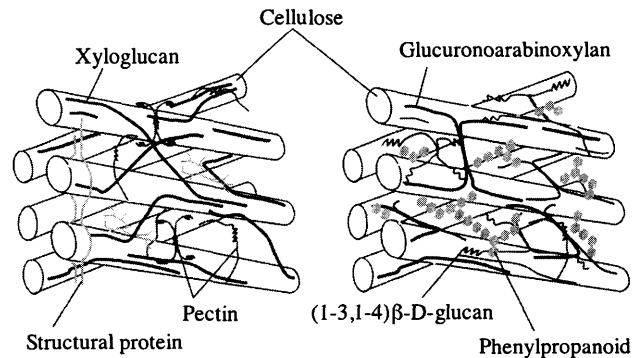


図1. タイプIとII細胞壁の構造モデル

一方、イネなどの一部の単子葉植物ではタイプII細胞壁という一次細胞壁を構築する。タイプII細胞壁では、キシログルカンはほとんど存在せず、代わりにグルクロノアラビノキシランや(1→3, 1→4)β-D-グルカンがセルロース微繊維とネットワーク構造を形成していると考えられている。タイプIIの細胞壁ではペクチンや構造タンパク質含量も少なく、フェニルプロパノイドなどの化合物によってネットワークの間隙が埋められている。

このように基本構造から異なるいくつかのタイプの細胞壁が、さらに個体の中でも組織または細胞ごとに個別の役割を果たすために特殊化している。<sup>6)</sup>支持組織における細胞壁の硬化や肥厚は、このような特殊化の一つと考えることができる。

## 細胞壁の構築メカニズム

支持組織における細胞壁はどのように構築されるのか、またその構築機構はどのように制御されているのか。これまでの地上実験で、我々は支持組織における細胞壁構築に重要な役割を担う細胞壁関連遺伝子群の同定に焦点を定めて研究を進めてきた。実験材料には、モデル実験植物であるシロイヌナズナを選択した。分子生物学の実験を行う上で、ゲノム情報や変異体が整備されているシロイヌナズナを用いる利点は言うまでもないが、加えて、この植物の花茎は成長する上部組織とその直下の支持組織を分けることが容易であり、我々が目指す研究の目標に非常に適した材料であることが研究の過程で明確になってきた。この植物を材料にして、我々は、独自に開発したオリゴDNAチップを用いたマイクロアレイ法によって、花茎の支持領域で高発現する細胞壁関連遺伝子群を同定した(表1)。<sup>7)</sup>この中には、細胞壁の肥厚

表1. シロイヌナズナの花基基部で高発現する細胞壁関連遺伝子群

| 遺伝子ファミリー名                                 | 遺伝子数 |
|-------------------------------------------|------|
| Cellulose synthase                        | 3    |
| Callose/glucan synthase                   | 1    |
| Glycosyltransferase                       | 1    |
| Xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase | 3    |
| $\beta$ -1,4-Glucanase                    | 2    |
| Expansin                                  | 1    |
| $\beta$ -Galactosidase                    | 4    |
| $\alpha$ -Xylosidase                      | 1    |
| $\beta$ -Xylosidase                       | 1    |
| $\beta$ -1,3-Glucanase                    | 1    |
| Chitinase                                 | 2    |
| Polygalacturonase                         | 3    |
| Pectinesterase                            | 5    |
| Peroxidase                                | 4    |
| Laccase                                   | 5    |
| Arabinogalactan protein                   | 3    |
| Extensin                                  | 1    |
| Glycine-rich protein                      | 3    |
| Wall-associated receptor kinase           | 1    |

に必要なセルロース合成酵素やリグニン沈着に関与する過酸化酵素等が含まれていた。また興味深いことに、多糖の分解酵素や構造タンパク質等も同定された。これらの遺伝子群について、その産物の機能を解析することが、支持組織における細胞壁構築メカニズムの解明につながると期待できるので、目下、その機能解明を分子遺伝学と細胞生物学的手法で進めている。

我々が同定した遺伝子の多くが重力刺激に対する応答を示すことも、最近の研究で明らかになった。2006年に予定している国際宇宙ステーション実験棟での我々の実験では、これらの遺伝子群に焦点を当て、その発現と細胞壁構築の過程が、微小重力環境下でどのように進行するかを、mRNA、タンパク質、細胞壁化学の視点から進める計画である。これらの解析により、支持組織の細胞壁構築に関わる遺伝子群の転写制御やタンパク質の分泌、細胞壁の高次構造の構築が、1 g 重力に最適化された重力感知システムを通して、どのように制御されているかが明らかになるものと期待している。また、シロイヌナズナを用いて 1 g 重力に制御される支持組織形成に関わる細胞壁遺伝子群の発現制御とタンパク質機能が明らかとなれば、この知見を基にして、イネなどの細胞壁構造を異にする栽培植物の 1 g 環境下で支持組織形成過程

の解明の手がかりが得られるものと考えている。これらの知見を基にして、さらに他の植物種との相違点を検証することも今後の課題であろう。

### おわりに

圏外宇宙空間や他の惑星の地表において、効率よく作物を栽培して、そこに循環型の人類生存環境を構築する計画はすでに具体的なプロジェクトとして動きだしている。宇宙での栽培に最適化した植物の開発は、この宇宙開発のための基盤事業として重要な課題になると我々は考えている。2006年に国際宇宙ステーションでの実験を予定している我々の研究課題は、この計画を進める上で基盤となる知見を得ることを目的としたものである。特に、支持組織の細胞壁構築制御に関わる重力感知システムの研究は、宇宙での植物工学の基盤整備に直結した課題である。この知見を基にして、1 g 以外の重力環境下で効率よく生育する植物をデザインすることにより、圏外宇宙空間の多様な重力環境下に最適化したさまざまな植物資源の開発が可能になると期待できる。

宇宙開発の基盤技術の開発という点では、本研究計画はまさしく応用研究であるが、同時に、基礎科学としても重要なテーマを含んでいることははじめに述べた通りである。新しい研究領域を開拓する上で、基礎研究と応用研究の区分が意味をなさないことは、今さらここで述べるまでもない。特に、宇宙環境に最適化した植物のデザインを最終目標に定めた本研究のアプローチは、これまでの植物科学の範疇にはないものである。したがって、その研究の過程では、これまでの植物科学が研究対象としていなかった現象に関するさまざまな新規の知見が明らかになるものと考えられる。

宇宙開発の国際プロジェクトが植物科学の新領域開拓につながることを期待されるところである。

### 文 献

- 1) Darwin, C. and Darwin, F.: *The Power of Movement in Plants*, John Murray (1880).
- 2) Blancaflor, E. B. and Masson, P. H.: *Plant Physiol.*, **133**, 1677 (2003).
- 3) Carpita, N. C. and Gibeaut, D. M.: *Plant J.*, **3**, 1 (1993).
- 4) Carpita, N. C.: *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **47**, 455 (1996).
- 5) Yokoyama, R. and Nishitani, K.: *Plant Cell Physiol.*, **45**, 1111 (2004).
- 6) Nishitani, K.: *J. Plant Res.*, **115**, 303 (2002).
- 7) Imoto, K. et al.: *Plant Mol. Biol.*, **58**, 177 (2005).