

## 根の生長とジベレリン

名古屋市立大学教養部 谷本 英一

### はじめに

根の生長が外から与えたホルモンによって促進される例は少ない。茎の生長がジベレリン(GA)やオーキシンによって著しく促進されることは対照的である。茎においては、GAの伸長生長促進作用の仕組みは、おもに次の3点であると考えられている。

- (1) 細胞伸長に必要なオーキシンのレベルを上昇させる作用。<sup>7) 14)</sup>
- (2) 細胞の浸透濃度を上昇させ、細胞伸長に必要な吸水力を増大させる作用。<sup>6) 9)</sup>
- (3) 細胞壁微小管の配向およびセルロース繊維の配向を制御し、細胞壁の伸展性を高め、細胞壁の伸長能力を高く維持する作用。<sup>12) 13)</sup>

これらの知見の多くは、GAレベルが低いGA感受性の矮性植物を用いて研究されてきた。

一方、根の伸長機構の研究は茎に比べて少ない。特にGAに関する知見は少なく、10年前の書物では、根に対するGAの生理作用の図は白紙であった<sup>8)</sup>。さらに、GAは根の生長には関与しないのではないかと思わせる現象があった。それは、前述のGA感受性矮性植物の根は「矮性」ではなく、正常型の根とほとんど同じように生長することである。例を図1に示す。この写真は、エンドウのGA合成系の一遺伝子変異体 (*le*) とその野生型 (*Le*) の播種後9日の芽生えである。この変異体は、GA合成系の最終段階( $GA_{20} \rightarrow GA_1$ )の変換を司る遺伝子に欠陥があり、 $GA_1$ 含量が野生型のほぼ1/10量である<sup>11)</sup>。同様の現象は、トウモロコシの矮性変異体 $d_1$ でも観察された<sup>17)</sup>。これらの現象はいずれも「GAは根の生長には重要ではない」ことをうかがわせた。

しかし、近年GA合成阻害作用を有する特異性の高い、新しい矮化剤が市販されるようになり、GAの内性レベルを下げることにより、GAに対する根の伸長反応を観察できるようになった<sup>2) 3) 15) - 20)</sup>。本稿では、矮化剤の利用によって始まった、根の生長とGAに関する筆者らの生長生理学的研究<sup>15) - 20)</sup>の要点と、細胞壁の伸展性と糖組成を中心に、GAの生長促進作用の仕組みについて述べる。

### ジベレリン合成阻害剤とジベレリンによる根の生長制御

茎の伸長がGAによって促進される植物にGAを与えても、根の生長は影響を受けないことが多い。しかし、これらの植物に、GA合成阻害作用のある矮化剤(アンシミドールなど)を与えると、茎と根の生長阻害が起こる。このとき、根の伸長を阻害するアンシミドール(Anc)の濃度は、茎の伸長を阻害する濃度よりかなり高い(図2)<sup>15) 16)</sup>。一方、Ancの伸長阻害からの回復に必要なGA濃度は、逆に根の方が低く、茎の方が高い(図3)<sup>15) - 20)</sup>。これらの結果は、根の伸長には茎より低いレベルのGAが必要であることを示している。GAを、根以外に、子葉やシュートに与える実験の比較からもこのことが支持された<sup>18) 20)</sup>。

根に含まれるGA量を測定した例は少ないが、ヤナギの芽生えで、根とシュートのGA量を比較した最近の報告<sup>10)</sup>では、根の $GA_1$ 含量は地上器官の1/10量である。この結果も、「根の正常な生長は茎よりも少量の $GA_1$ で賄われている」という仮説<sup>15) - 18)</sup>を支持している。

### ジベレリンによる根の伸長促進の仕組み

はじめにふれたように、GAは茎の伸長をおもに3つの仕組みで促進しているらしいが、根ではどうであろうか。1)のオーキシン量の増加については、根では、オーキシンは過

剩でありオーキシンの増加は伸長を抑制するので、この仕組みは根には当てはまらないと思われる。2) の浸透濃度に関しては、水耕栽培の根では、水は十分供給されており、浸透濃度の上昇によって吸水力を高めることが根の伸長生長促進の要因となる可能性は低い。実際、根の先端部の浸透濃度を蒸気圧法で測定した結果、GAによって根の浸透濃度は増加していないことが分かった<sup>20)</sup>。そこで、GAによる根の生長促進作用は、3) の細胞壁にかかわる仕組みが重要であると考えられる。

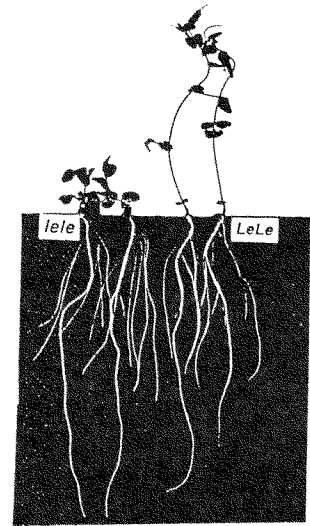


図1 ジベレリン合成遺伝子に欠陥をもつ矮性エンドウの茎と根の生長矮性変異体 (*le*) は、GA合成系の最終段階  $GA_{20} \rightarrow GA_1$  の変換を司る遺伝子の欠陥のため、 $GA_1$  の量が野生型 (*Le*) の1/10である。11) 播種後9日(蛍光灯連続照射光下23℃で水耕栽培) *Le205+le205-* の種子は、Dr. J.B.Reid (Univ. of Tasmania) から御提供頂いた。

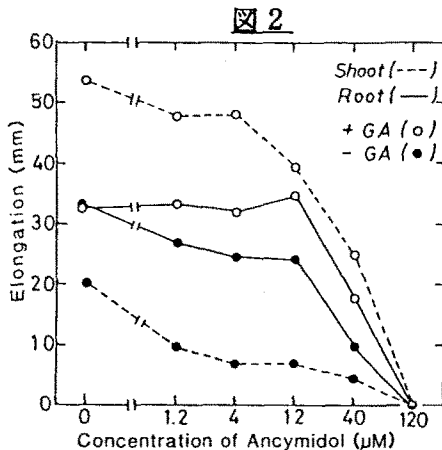


図2 矮化剤アンシミドールによるアラスカエンドウの伸長抑制と  $20 \mu M$   $GA_3$  による回復<sup>16)</sup> アラスカエンドウの2日目の芽生えを、種々の濃度の  $Anc \pm GA_3$  を含む水耕液で3日間育てたのち主根とシュートの伸長生長を比較した。

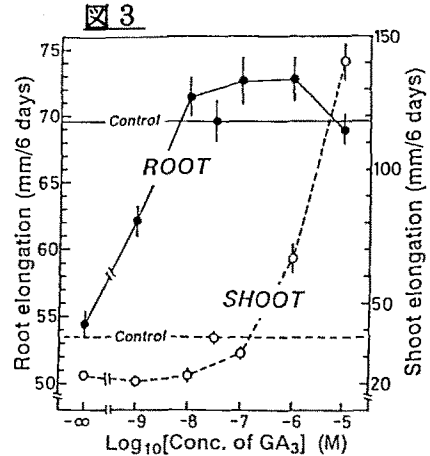


図3 アンシミドールによる矮性エンドウ (cv. Little Marvel) の伸長抑制と  $GA_3$  による回復<sup>20)</sup> 矮性エンドウの発芽2日目の芽生えを、 $Anc$ 存在下で、種々の濃度の  $GA_3$  を含む水耕液で6日間育て主根とシュートの生長を比較した。

細胞壁の伸展性に関する研究は、オーキシシンによる茎の伸長誘導時の細胞壁の伸展性増加の研究が蓄積されている。根の細胞壁の伸展性の研究は少ないので、先ず茎の系で確立された応力緩和法で伸展性を測定した(表1)<sup>20)</sup>。応力緩和法における細胞壁の伸展性を表すパラメータ・最小緩和時間や緩和速度にはGAは影響を与えないことが分かった。応力緩和法では、急激な引っ張りによって細胞壁に生じた応力が、緩和していくプロセスを解析する。そこで、細胞壁をゆっくりと引っ張ることによって、応力緩和法では現れない細胞壁の伸展性を測定した。根の先端部(2-7 mm)を0.5 mm/min の速度で引っ張ったときの応力を記録し、応力に対する伸長を計測したところ、GA処理(24 h)した根では、細

胞壁の伸展性が増加していることが分かった。

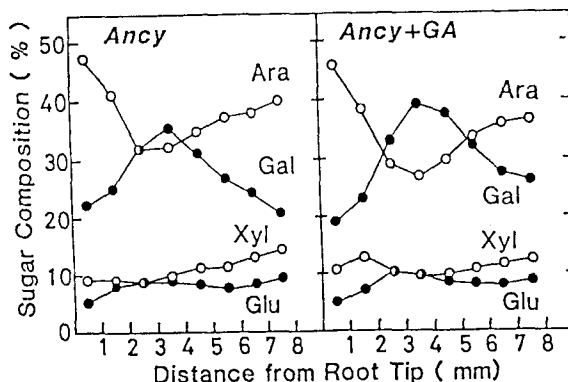
表 1 根の細胞壁の伸展性に対するジベレリンの効果<sup>20)</sup>

テンシロン引っ張り試験器で、矮性エンドウ(cv Little Marvel)の根を、2種類の異なる速度で引っ張り、応力緩和テストと荷重伸展テストを行い、ジベレリンの効果と比較した。Anc(30 $\mu$ M) $\pm$ GA(0.1 $\mu$ M)処理は水耕24hである。

引っ張り速度 (mm min <sup>-1</sup> )		早い引っ張りによる応力緩和テスト			
		最小緩和時間	緩和速度		
20	Anc	25.0 $\pm$ 0.8	4.84 $\pm$ 0.09		
	GA+Anc	25.1 $\pm$ 0.9	4.50 $\pm$ 0.11		
	(GA effect)	(100 %)	(93 %)		
遅い引っ張りによる荷重伸展テスト(伸展性 $\mu$ m)					
引っ張り速度 (mm min <sup>-1</sup> )		0.8 $\rightarrow$ 8g 荷重による伸び		8 $\rightarrow$ 0.8g 荷重軽減による縮み	
0.5	Anc	376 $\pm$ 19	-222 $\pm$ 11		
	GA+Anc	519 $\pm$ 21	-314 $\pm$ 10		
	(GA effect)	(138 %)	(141 %)		

図4 矮性エンドウ (cv Little Marvel) の根の細胞壁中性糖の組成に対するジベレリンの効果<sup>19)</sup>

発芽2日目の根を30 $\mu$ MのAnc $\pm$ 0.1 $\mu$ MGA<sub>3</sub>を含む水耕液で6日間育て、根の先端から1mm間隔で細胞壁を調整し、トリフルオロ酢酸で加水分解溶出される中性糖をガスクロで定量し、主な構成糖(アラビノース、ガラクトース、キシロース、グルコース)の構成比を%で表した。



細胞壁の伸展性増加には、いくつかの原因が考えられている。茎では、セルロース繊維間の架橋構造、特にキシログルカンの変動が注目されている。根の細胞壁に関しては、基礎的な分析データが不足しているため、まず、細胞壁の各成分の定量分析を行い、GAの効果は、どの細胞壁成分に大きく現れるかを調べた。根の先端部分において、GA処理したものは、Anc単独処理に比べセルロース含量が少なく、ペクチン、ヘミセルロース含量が相対的に多いことが分かった。さらに、細胞壁多糖類を構成する中性糖の組成を分析すると、根の先端から基部に向かって、糖の種類によって固有の分布を示した。検出された7種の中性糖のうち、アラビノースとガラクトースが最も多く、先端部から基部に向かって特徴的な分布パターンを示した(図4)。GA処理した根では、アラビノースとガラクトースの割合が変化していることが明らかになった(図4)<sup>19)</sup>。これらの結果は、GAによって促進される根の伸長生長過程において、細胞壁の伸展性の増加とセルロースおよびマトリックス多糖に変化が起きていることを示している。現在、これらの多糖類の分子量分布を中心に分析を進めている。

細胞壁の伸展性を高める原因の一つは、セルロース繊維の配向であると考えられている。セルロース繊維が細胞の伸長方向に対して横向きであれば、伸長しやすく、縦向きであれば伸長しにくい。この配向は、細胞壁微小管が決めると考えられている<sup>12)13)</sup>。根の先端部の若い伸長細胞では、この微小管とセルロース繊維が伸長方向に対して横向きに配向しており<sup>4)5)</sup>、この配向を、GAが制御していることが、矮性トウモロコシなどで観察されて

いる<sup>1)2)</sup>。セルロース繊維の配向や密度とマトリックス多糖の分子構造がおりなす相互作用の解明が細胞壁の伸展性増大の仕組みを理解するための重要な課題である。

### おわりに

根の生長とGAの生長生理学的研究は、特異性の高いGA合成阻害剤を用いて、80年代の後半に始まったが<sup>15)16)</sup>、90年代に入って、トマトやトウモロコシのGA欠損変異体を用いた細胞学的研究が行われ<sup>1)3)</sup>、根の伸長生長においても、GAは細胞壁微小管の配向制御を通じて重要な役割を果たしていることが明らかになってきた。一方、これらの研究から推察された、根と茎のGA要求性の相違については、確たる証拠はまだ得られていない。根のGA含量はシュートにくらべて生重量あたりでは低いらしいが<sup>10)</sup>、伸長細胞一つ一つのGA含量を測定することは困難であり、各組織や器官のGA要求性を議論するには、最終的には、GAの作用点(受容体の数や能率)の解明を待たねばならない。しかし、当面研究可能な課題としては、根と茎の先端部の伸長初期の組織のGA濃度の測定、および、外から与えたGAが根と茎の伸長細胞にどのように分布するのかを測定することがあげられる。

細胞壁の伸展性維持機構の解明は、植物の生長原理を理解するために重要であり、オーキシンによる茎の伸長機構の解明が先行している。細胞壁の酸生長に必要な蛋白因子やキシログルカンのつなぎ換え酵素や加水分解酵素などの役割が注目されている。細胞壁の多糖類組成や中性糖構成から見て、根の細胞壁の伸展性増加も茎と類似の仕組みであろう。GAは、オーキシンの作用とは異なる変化を細胞壁にもたらしているらしいので、根の細胞壁の伸展性増加の原因解明から新しい細胞壁の伸展メカニズムが見つかるかもしれない。根の特徴を生かした細胞壁の伸展系を確立し、茎の系とは違った仕組みが見つかることを楽しみに根を育てている。

### 引用文献

- 1) Baluska, F., Parker, J. S. and Barlow, P. W. (1992) *J. Cell Sci.* 103:91-200.
- 2) Baluska, F., Parker, J. S. and Barlow, P. W. (1993) *Planta* 191:149-157.
- 3) Butcher, D. N., Clark, J. A. and Lenton, J. R. (1990) *J. Exp. Bot.* 41:715-722.
- 4) Hogetsu, T. and Oshima, Y. (1986) *Plant Cell Physiol.* 27: 939-945.
- 5) Hogetsu, T. (1986) *Plant Cell Physiol.* 27: 947-951.
- 6) Katsumi, M., Kazama, H. and Kawamura, N. (1980) *Plant Cell Physiol.* 21:933-937.
- 7) Kuraishi, S. and Muir, R. M. (1962) *Science* 137:760-761.
- 8) Matthyse, A. G. and Scott, T. K. (1984) *In* Hormonal regulation of development II, *Encyclopedia of Plant Physiology New Series* Vol 10:pp 239.
- 9) Miyamoto, K. and Kamisaka, S. (1988) *Physiol. Plant.* 74:669-674.
- 10) Olsen, J. E., Moritz, E. and Junntila, O. (1994) *Physiol. Plant.* 90:378-381.
- 11) Ross, J. J., Reid, J. B. Gaskin, P. and MacMillan, J. (1989) *Physiol. Plant.* 76: 173-176.
- 12) 柴岡弘郎 (1984) 「植物の細胞伸長と細胞壁微小管」 植物の化学調節 19:2-9.
- 13) 柴岡弘郎 (1993) 「ジベレリンによる細胞伸長方向の制御」 植物の化学調節 28:1-7.
- 14) Tanimoto, E., Yanagishima, N. and Musuda, Y. (1967) *Physiol. Plant.* 20:291-298.
- 15) Tanimoto, E. (1987) *Plant Cell Physiol.* 28:963-973.
- 16) Tanimoto, E. (1988) *Plant Cell Physiol.* 29:269-280.
- 17) 谷本英一(1988) 「根の生長と植物ホルモン」 植物の化学調節 23:16-31.
- 18) Tanimoto, E. (1990) *In* Gibberellins. Edited by Takahashi, N. et al. pp. 229-240. Springer-Verlag, New York.
- 19) Tanimoto, E. (1992) *In* Plant Cell Walls as Biopolymers with Physiological Functions. Edited by Masuda, Y., Yamada Science Foundation, Osaka. pp. 105-110.
- 20) Tanimoto, E. (1994) *Plant Cell Physiol.* 35: in press.

Root growth and gibberellin  
Eiichi TANIMOTO