

水性シダ、アカウキクサにおける根のアブシジョン：  
そのメカニズムと生理的役割

上田英二（大阪府立大学先端科学研究所）

はじめに

多くの植物で小さな根が枯死し地中に脱離する現象は広く認められる。しかし、このような現象は、後に述べるアブシジョンと呼ばれる生理的な過程とは大きく異なる。根が地上部器官のようにアブシジョンと呼ばれる過程によって丸ごと脱離する現象は極めて珍しく、水性シダ、アカウキクサ (*Azolla*) 以外には見られない。アカウキクサは、恐らく地球上に現存する唯一の植物であろうと思われる。アカウキクサはアカウキクサ科の水性シダで、温帯から熱帯地方にかけて広く分布し、河川、池、水たまりなどに浮遊している。この植物は共生窒素固定を行う生物としても知られ、東南アジアでは緑肥として広く農業に利用されている。アカウキクサ胞子体は、根、根茎、小葉からなり、一個体の大きさは1～3 cm くらいである。通常、胞子体で増殖し、枝 (branch) と根のアブシジョンによって分裂する。増殖速度は速く最適条件では2～3日で2倍になる。根は、根茎の枝の基部から生え、水中にのびる。根は、その令の増加とともにのび最大5～6 cm、直径0.5mm 位になる。

アブシジョンのメカニズムに関する研究は、いろいろな植物において、その地上部器官、例えば、葉、枝、果実、花などを用いて行われてきた。これまでの研究から、アブシジョンは、共通のメカニズム、つまり、離層を構成する数層の細胞におけるセルラーゼの新規合成とその分泌、セルラーゼによる細胞壁の分解、及びその結果起こる細胞の肥大化と分離の過程などを含む、積極的な生理的な過程であると考えられている<sup>1)</sup>。アカウキクサの根の脱離に関しては、古く1935年 Rao<sup>2)</sup> によって離層細胞が観察されて以来、通常のアブシジョンと同じ様式で起こるものと推察されてきた。しかし、アカウキクサ自体を用いたアブシジョンの研究は、この植物が農業的にまた生態的に重要な生物種であるにも関わらず、全く行われてこなかった。近年私たちの研究によって、アカウキクサの根のアブシジョンは通常知られているアブシジョンとは異なるいくつかの興味深い特徴があることわかってきた<sup>3, 4, 5, 6, 7, 8)</sup>。ここでその一端を紹介したい。

時間のかかるアブシジョンと急速に起こるアブシジョン

アカウキクサの根の基部には離層を構成する数層の離層細胞が観察される。離層細胞の形はアカウキクサの種により異なり、*Azolla filiculoides* では写真の様に大型で扁平な細胞として顕微鏡下容易に識別することができる(写真 A)。アカウキクサでは、令がある程度に達すると、離層細胞の細胞壁中葉 (middle lamella) が次第に消失し始める(写真 B)。令が更に進行すると一次壁 (primary wall) の分解も認められる様になり、やがて、離層細胞の膨潤や遊離を伴う根の脱離が認めらる。アカウキクサでは、他の植物と異なり、middle lamella の部分的消失が認められ始めてから、primary wall の

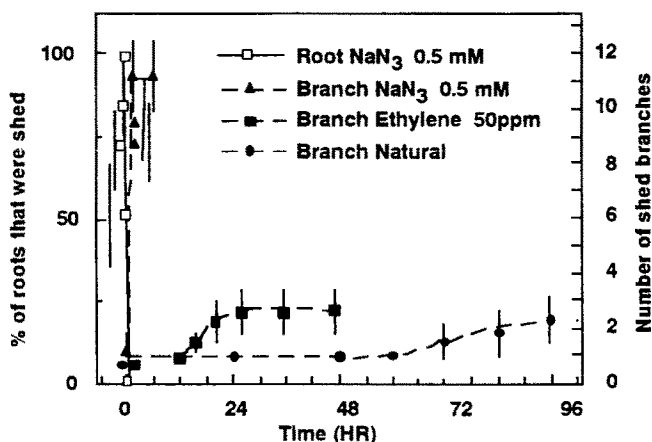
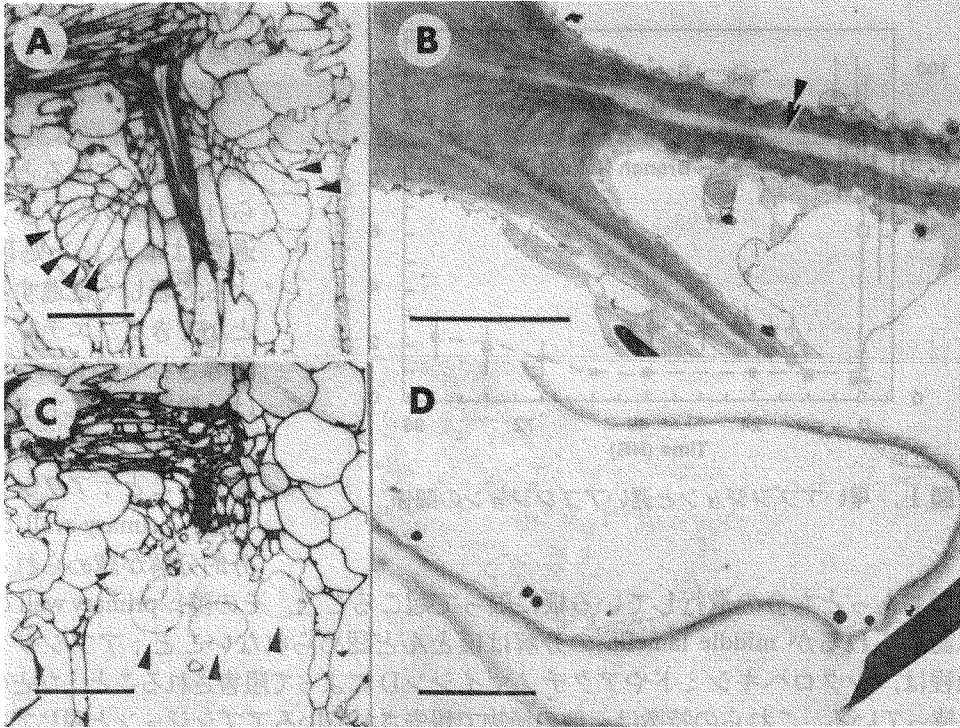


図1. 早いアブシジョンと遅いアブシジョンの関係

の中でももっとも急の進行している根に限って起こること、その際、primary wallの分解は認められるが middle lamella の分解はほとんど認められないこと；アブシジョンの過程は、シクロヘキシミドやアクチノマイシンDによって阻害されること；などの特徴を持っている。これらの特徴は、他の植物で報告されているアブシジョンと同じであるかまたは大きく矛盾しない。アカウキクサの根で見られる、自然に起こるアブシジョン及びエチレンによって誘導されるアブシジョンの過程は、他の植物で観察されている通常のアブシジョンと同じ様式で (cellulase の新規合成を伴う一連の反応を経て) 起こると考えらる。

これに対して、アカウキクサでは通常の植物では見られない急速に起こるアブシジョンの様式が存在する。アカウキクサをある種の化学物質 azide, 2,4-dinitrophenol, CCCP などのいわゆる呼吸阻害剤で処理すると、薬剤処理後 30 分以内 (sodium azide 0.5 mM 処理の場合は 10 分以内) に 10 mm 以上の根についてほぼ 100 % の頻度で根の脱離を引き起こす。呼吸阻害剤処理による急速な脱離の過程は、離層細胞 middle lamella の急速な消失とそれに伴う離層細胞の膨潤や分離などの過程を含む生理的な反応であり、形態学的には時間のかかるアブシジョンの過程と大きな差がない(写真 C, D)。しかし、急速に起こるアブシジョンは、非常に短い時間で起こること；離層細胞 middle lamella の部分的消失が認められるすべての根について脱離が起こること；primary wall の分解はあまり認められないこと；シクロヘキシミドやアクチノマイシン D によって阻害されないことなど；先に述べた時間のかかるアブシジョンとは異なる特徴を持っている。このことは、2つのタイプのアブシジョンは、異なるメカニズムによって起こることを示唆する。2つのタイプのアブシジョンの関係を図1に示す(注。2つのタイプのアブシジョンは根だけでなく branch でも同時に起こる。根と branch のアブシジョンは同じメカニズムで起こっているものと推察される。図では、根のデータが現在未だ不十分なところがあるので、一部 branch のデータを用いた)。

分解ととそれに続く根の脱離が起こるまで10日以上かかるので、アブシジョンの過程は非常にゆっくりしていると考えられる。アブシジョンの過程はエチレン処理によって著しく促進することができる。エチレンで誘導されるアブシジョンは、脱離するまで10-20時間のラグタイムを要すること；アブシジョンは、primary wall の部分的分解が認められる根



アカウキクサ (*Azolla filiculoides*) 根の離層細胞の顕微鏡写真 A, B; 未処理, 基部には離層細胞が見られる(矢印). 離層細胞 middle lamella は一部消失している(2重矢印). C, D; 0.5 mM sodium azide, 30分処理, 離層細胞は遊離している(矢印). 遊離した細胞の middle lamella 部分は消失している. しかし, primary wall の変化はあまり見られない. Bar は, それぞれ, 100 $\mu$  (A, C), 5 $\mu$  (B, D) を示す. 写真 C, D は, 中村澄夫氏 (神奈川県大, 生物) の撮影による.

呼吸阻害剤による離層細胞の急速な膨潤や分離の過程は, detached root を用いて再現することができた. そこで, 私たちは, この detached root の系を用いることによって急速に起こるアブシジョンのメカニズムの解析を行った. 現在のところ以下の結果を得ている. 呼吸阻害剤による detached root の離層細胞の膨潤や分離の過程は, pH 4 - pH 6 の緩衝液が共存するとその過程は阻害されるのに対して pH 6.5 以上の pH の緩衝液は促進的に作用する. pH 6.5 以上の pH の緩衝液は, 呼吸阻害剤なしでも呼吸阻害剤存在時と同じ形態学的反応, つまり, 離層細胞 middle lamella の急速な消失とそれに伴う離層細胞の膨潤や分離を引き起こす. この過程は, 非常に短時間 (5分以内) で起こり, シクロヘキシミドやアクチノマイシンDでは阻害されないが, パパインではほぼ完全に阻害される. これらの結果から, 私たちは現在, 急速な脱離の過程は次のように起こると推察している. 呼吸阻害剤は, 細胞膜のイオンの透過性を変えることによって, 離層細胞外側近傍の pH を上昇させる. このことが, 恐らく, 細胞

壁に存在する細胞壁分解酵素を活性化させ、middle lamellaを急速な分解を引き起こす。更に、離層細胞の細胞壁の強度の減少や細胞接着力の減少を引き起こし、細胞の膨潤や分離を引き起こす。結果として急速に根が脱離するのではないかと考えている。この過程では polygalacturonase が関与しているかもしれない。この仮説の妥当性を調べるためには、今後更に、この現象に関する生化学的な検討が必要であろう。急速なアブシジョンに関しては、例が非常に少ないが他の植物でも観察されている。例えば、*Geranium* の花卉ではある種の刺激の後2-3分で脱離が完了することが報告されている。アカウキクサ以外で起こる急速なアブシジョンについての詳しいメカニズムに関しては現在のところ全く不明である。しかし、アカウキクサの場合と何らかの共通性があるかもしれない。

### アカウキクサの根及び枝のアブシジョンの生理学的意味

アカウキクサの根は水中で複雑に絡み合っており、それぞれの個体は容易に水面を移動することができない。根の脱離は、それぞれの個体の自由度を増加させ、風や水面の移動に伴う自身の移動を容易にすると考えられる。従って、根の脱離は、アカウキクサが水面に広がって繁殖するための戦略として機能しているものと考えられる。一方、アカウキクサで見られる急速な根の脱離の現象が、アカウキクサで実際機能しているか否かは明らかではない。しかし、アカウキクサが生育する池の水が汚染されたとき(呼吸阻害などの生育阻害が起こったとき)、急速に根を脱離して新しい環境への迅速な移動を可能にしているのかもしれない。

### 引用文献

1. Osborne, D. J. 1989. Abscission. *Critical Reviews in Plant Sciences* 8: 103-129.
2. Rao, H. S. 1935. The structure and life-history of *Azolla pinnata* R. Brown with remarks on the fossil history of the hydropterideae. *Proceedings of the Indian Academy of Science Sect. B*, 2: 175-200.
3. Kitoh, S., Shiomi, N and Uheda, E. 1993. The growth and nitrogen fixation of *Azolla filiculoides* Lam. in polluted water. *Aquatic Botany* 46, 129-139.
4. Uheda, E and Kitoh, S. 1994. Rapid shedding of roots from *Azolla filiculoides* plants in response inhibitors of respiration. *Plant & Cell Physiol.* 35, 37-43.
5. Uheda, E., Nakamura, S. and Kitoh, S. 1994. Events associated with the rapid separation of cells from detached roots of *Azolla filiculoides* depend on pH. *J. Exp Bot.* 45, 1451-1457.
6. 上田英二. 1994. 根のアブシジョンについて. 44-45. 根研究会刊.
7. Uheda, E., Nakamura, S. and Kitoh, S. 1995. Aspects of the very rapid abscission of *Azolla* branches: anatomy and possible mechanism. *International J. Plant Sci.* In Press.
8. Uheda, E., Kitoh, S. and Shiomi, N. Abscission of *Azolla* branches induced by ethylene. Submitted

### Abscission of root in *Azolla*

Eiji Uheda (Research Institute for Advanced Science and Technology, University of Osaka Prefecture)