

根における破生細胞間隙形成の生物学的意義

仁木 輝 緒

拓殖大学 工学部

はじめに

植物は地上部にその茎葉の主要部分を配し、地中に根を張り巡らすという形態をしている。したがって、生存のために様々なストレスに対して、基本的にはその場で何らかの適応のための戦略が取られている。中には、この適応能に優ることにより、他の生物が容易に入り込めないような環境下を自らの生存の場としている植物もいる。

この稿では比較的マイナーなストレスである低酸素濃度ストレスに対して、植物が自らその体構造を変化させることにより適応を行っているのではないかと、という観点に立って稿を進めている。なお、ここで意味する破生細胞間隙 (Lysigenous intercellular space) とは離生細胞間隙 (Schizogeneus intercellular space) に対する用語であつて、細胞の崩壊により形成される空隙、空洞 (Cavity, Porosity, Hollowness) を意味する。

1. ダイコン、イネ、エンドウにおける空隙形成

上記3種はそれぞれアブラナ科、イネ科、マメ科の植物で、植生的にはイネは水生で、他2種は陸生である。すなわち、種も生育環境も異なる。そしてこれらは人為的に高度に選抜が繰り返されたものである。

1.1.1. ダイコン (*Raphanus* L.) の根における空隙 (症)

ダイコンは極めて短期間に肥大成長し、収穫でき、食膳に上がる物である。ところが、栽培においてトラブルがあると“ス入り”、あるいは“空洞症 (みずすい)”等の現象が起こる。これらの形成の原因は異なるものとされ、前者はいわゆる過熟現象として考えられている (この場合、基本的には空洞化は起こらない)。この“ス入り”に関しては高野 (1963; 1965)、萩屋 (1959) をはじめ数多くの研究者により調べられてきた。ス入り現象に関してはこの稿の議論から逸れてくるので、これ以上触れない。

1.1.2. ダイコンにおける空洞 (症) の発生メカニズム

後者のダイコンの空洞症とは、肥大根内部

の中心にそつて縦に空洞ができることである。空洞症は古くから調べられてきている。Kano et al. (1995) は、空洞の形成原因は高温時に播種・生育することにあるとした。すなわちダイコンの道管群は基本放射組織と直角方向に2分化するが、播種時期の地温が高いと2分化が早く引き起こされ、道管群間にメカニカルな歪みが生じ、柔細胞の破壊により間隙ができる。高い地温は間隙周辺細胞 (中心柱柔細胞) の分裂抑制と、間隙の周辺細胞のリグニン化を促進する。そのことにより、間隙は柔細胞により充填されず、間隙として残り、空洞として発達する、としている。この場合、最初の間隙形成要因は物理的力による細胞破壊 (崩壊) であるとしている。

1.2.1. イネ (*Oryza* L.) の根における空隙形成

イネは発芽後、根の皮層組織の柔細胞が崩壊し始め、その結果細胞壁が連なった大きな空隙が形成される。イネにおけるこれら空隙は湿生環境にある下部組織に、酸素ガスを送る働きをする。すなわち、このような通気組織 (Aerenchyma) を作ることにより酸素濃度の低い水中での生育を可能としているわけである。なお、同じイネでも陸生環境下ではこれら空隙の発達は低いとされている。

1.2.2. イネにおける空隙形成のメカニズム

Jackson et al. (1985) はイネにおいてはトウモロコシと異なり、通気組織の形成はエチレン、低酸素分圧等で影響を受けないことを報告している。彼らはイネにおいては、通気組織形成は通常 of 根の形態形成プロセスであるとしている。Kawai et al. (1998) はニュートラルレッド、エバンスブルー等の染色により、7層から構成される皮層柔細胞の内側から5番目の細胞から崩壊が始まることを観察している。そして、側根の周辺細胞は崩壊を免れたり、皮層の最内層や最外層の細胞は崩壊しないこと等より、細胞崩壊がアトランダムに起きるのではなく遺伝情報の厳密なコントロールに基づいて起こるのであろうとしている。イネにおいてのこの空隙形成のメカニズムは後述するように、分子レベルで解

析が最も進んでいるものである。

1.3.1. エンドウ(*Pisum L.*)の根における空隙形成

Lu et al. (1991)はエンドウを比較的高い温度(25℃)で発芽・生育をさせると根の中心柱柔細胞が崩壊して空隙(Cavity)が出来ることを見いだした。そして彼らはソラマメをはじめ、レンズマメ(*Lens culinaris L.*)、ヒヨコマメ(*Cicer arietinum L.*)等にもこのような条件下で中心柱柔細胞の崩壊が生じることを観察し(Rost et al., 1991),この現象はエンドウにのみ生じるものでないことを示した。

我々が追試を試みたところ、確かに低温(10℃)では生じないが、25℃では根の中心柱の柔細胞が崩壊し、空隙が形成されることが確認された(Niki et al., 1995; 仁木, 1996; Niki et al., 1998)。しかも、これら空隙は中心柱柔細胞の崩壊によって生じ、皮層柔細胞の崩壊は生じなかった。

1.3.2. エンドウに空隙を生じさせる要因

しかしながら、25℃で発芽・生育の根における空隙形成率は20~40%であった。100%とはならない。筆者らは播種の密植度、発芽・生育時の水の量等、根の成長量に関わる要因と空隙形成率との関わりを調べた(仁木ら, 1998; 1999)。その結果、与える水の量を多くする、あるいは湛水条件下で発芽・生育させると、全ての根に空隙が生じるようになった。さらに、はじめ比較的低湿度条件下(こ

の条件では空隙形成率は低い)で発芽・生育させた後、湛水処理を施すと極めて短時間(3時間程度)で、全ての根に空隙が形成されることも観察された。

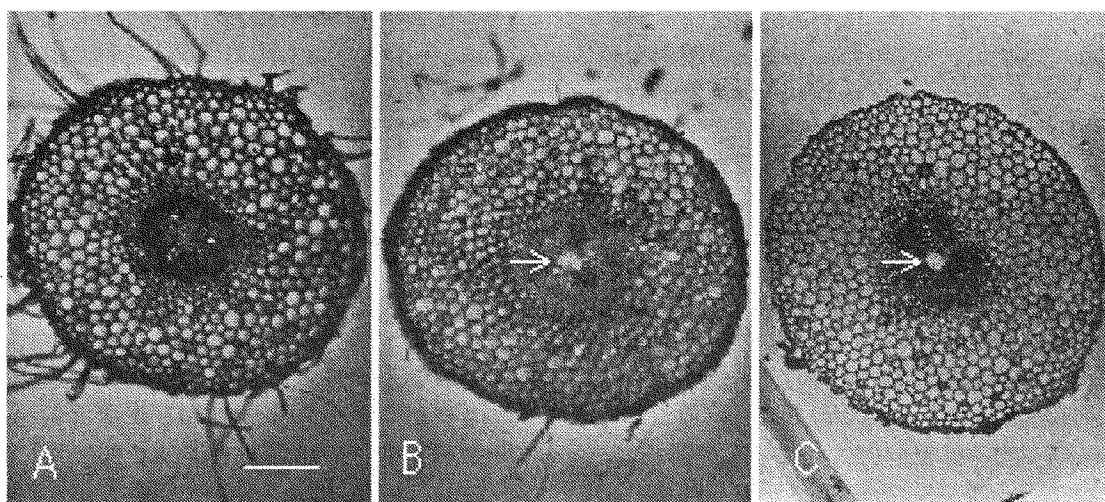
湛水処理の第一義的意義は、酸素濃度の低下を引き起こすことであろう。筆者らはこのことを確認する目的で酸素ガス/窒素ガス分圧比を変えること、つまり酸素濃度を下げていくと、同じ様に全ての根に空隙を形成させることができた(Gladish et al., 2000)。これらのことから空隙形成を誘導する要因に、低酸素濃度ストレスがあるということが示された。

2. 空隙形成の部位

エンドウにおいてはダイコンと同じように、空隙が中心柱に生じることを示している(第1図)。エンドウは湛水処理、酸素ガス/窒素ガス分圧比を変えること等により、容易に空隙が形成される。

第1表はこれまで報告されている植物のうち主なものを加え、空隙がどこに生じるのかを整理したものである。

植物によって空隙の形成部位が異なることが示される。現在の所、何故このように空隙の形成部位が異なるのか分からない。この中でイネ以外は何らかの要因(温度、低酸素濃度ストレス、湛水(灌水)処理、エチレン処理等)を与えることによって、はじめて細胞



第1図 エンドウ(*Pisum sativum L. cv. Alaska*)根に形成される空隙。

25℃で発芽・生育させた。共に10~12cmに成長した根を用い、根の先端から9cmの部位を観察(横断面像)。

- A: 空隙を形成していない根(徒手切片)
- B: 空隙形成を起こしている根(徒手切片)
- C: 同上(B)をプラスチック包埋し作製した薄切片像

崩壊が起こり、空隙(間隙)を生じるものである。

3. 細胞崩壊の分子メカニズム

破生細胞間隙の形成は構成細胞の崩壊(死)による。それでは細胞崩壊に関して、どのような理解がなされてきたであろうか。これまで細胞死に関してはネクローシス的な考え方がなされてきた。Kano et al. (1995) はダイコンの根中心柱柔細胞崩壊に関して、物理的な力により崩壊するとした。つまり、ネクローシス的な見方である。

一方、最近細胞の死に関して遺伝子関与の証拠があげられ、数多くの研究が進められてきている。いわゆるアポトーシスとしての細胞死である。空隙形成時に見られる細胞崩壊に、この形式での細胞死の証拠が示されてきた。したがって、細胞崩壊(死)の分子メカニズムを明らかにするためには、崩壊細胞で発現する遺伝子群の解析が重要となろう。近年皮膚細胞、維管束系細胞で特異的な発現を示す遺伝子が単離されてきている。たとえばトウモロコシでは *pZRP3* という遺伝子が単離され、皮膚細胞に特異的に発現していることが示された(John et al., 1992)。また、Umeda et al. (1994) は遺伝子下流で働く各種酵素活性を灌水処理後 24 時間で最大となるグループ、10 時間後に最大になるグループとに分け、地上部が空気にさらされると最初のグループの活性が速やかに減少していくことを明らかにした。Samararjeewa et al. (1995) は塩ストレス下で通気組織形成が抑制される時、アデニル酸キナーゼ活性が特異的に上昇すること、そしてこれが維管束部で発現することを明らかにした(Kawai et al., 1995)。これらの酵素を支配する遺伝子の発現が細胞死とどのように繋がっていくのか、さらに死に関わる新たな遺伝子が存在しないのか、今後の研究課題である。

この他、さらに別な見方も必要となろう。すなわち、ある要因が直接遺伝子に作用し細

胞死を誘導するのか、植物ホルモンの関与はないのか、である。いくつかの植物では、エチレンの関わりが示されている。エチレンは内生的、外生的に容易に形成されるものである。植物における死の分子メカニズムを解明する上で、エチレンの関わりは重要である。要因→(エチレン発生?)→遺伝子の発現→各種分解酵素の活性、という図式が近い将来分子レベルで明らかになるであろう。

4. 空隙形成の生物学的考察

ダイコンは空洞の発達に伴い、空隙の周辺細胞がリグニン化する。さらにイネ、エンドウと異なり根自身を食する物である。つまり、空隙形成は商品的価値を減ずることになる。しかしながら、空隙形成はダイコンにどのような影響を与えているのであろうか。少なくとも、空隙形成によってダイコン自体が枯死するという事はない。

一方イネ、エンドウにおいても空隙形成により、成長が抑制された、または枯死を誘導された、という報告はない。したがって、組織細胞の崩壊・空隙形成は植物にとってマイナスとはならないものであろう。マイナスでないとしたら空隙形成はプラスに働いているのであろうか。イネは水環境で生育するために根に酸素を送る必要がある。そのための器官を形成するのにこのような遺伝子の発現を恒常的に行っていると考えられる。本稿にあげたダイコン、エンドウは共に畑作物、つまり陸生植物である。これらは高温、低酸素濃度ストレス、灌水処理によって容易に細胞崩壊を起こす。形成原因から考え得るに、空隙形成の合目性はイネに見られると同様、通気組織としての役割を果たすために生じたものではないだろうか。この観点から、ダイコンにおいてもさらなる研究が必要となろう。

植物においても、細胞死のシステムは遺伝情報に組み込まれていると考えられる。イネの場合は発生学的または計時的に発現するプログラム死を予想させる。ダイコン、エンド

第1表 主な植物の空隙形成部位.

空隙形成部位(組織)	植物名
皮層組織	イネ (<i>Oryza sativa</i> L.) トウモロコシ (<i>Zea mays</i> L.) ダイズ (<i>Glycine max</i> L) ツルマメ (<i>G. soja</i> Siebet zucc)
中心柱	ダイコン (<i>Raphanus sativus</i> L.) ソラマメ (<i>Vicia faba</i> L.) エンドウ (<i>Pisum sativum</i> L.)

ダイズ、ツルマメ; 島村ら (1998), ソラマメ; Rost et al. (1991) のデータによる。

ウの場合は、要因(環境)によって引き金が引かれ、このプロセスが開始する“真の”あるいは“狭義”のアポトーシス死であると考えられる。その意味で、根における空隙形成のメカニズム解明は植物の細胞死に対して多くの情報を提供することになろう。

引用文献

- Gladish, D.K., Niki, T. 2000. Factors inducing cavity formation in the vascular cylinders of pea roots (*Pisum sativum* L., cv. Alaska). *Environ. Exp. Bot.* 43: 1-9.
- 萩屋 薫, 高木健夫 1959. 根菜類の「すいり」現象の研究(第6報). *園芸誌* 28: 109-114.
- Jackson, M.B., Fenning, T.M., Jenkin, W. 1985. Aerenchyma (Gas-space) formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.) is not controlled by ethylene or smaller partial pressures of Oxygen. *J. Exp. Bot.* 36: 1566-157.
- John, I., Wang, H., Held, B.B. 1992. *Plant Mol. Biol.* 20: 821-831.
- Kano, Y., Fukuoka, W. 1995. Effects of soil temperature on hollowness in Japanese radish (*Raphanus sativus* L. cv. 'Gensuke'). *Scientia Horticulturae* 61: 157-166.
- Kawai, M., Uchimiya H. 1995. Tissue specific localization of adenylate kinase in rice (*Oryza sativa* L.) plants. *J. Plant Physiol.* 146: 239-242.
- Kawai, M., Samarajeewa P.K., Barrero, R.A., Nishiguchi, M., Uchimiya, H. 1998. Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots. *Planta* 204: 277-287.
- Lu, P., Gladish, D.K., Rost, T.L. 1991. Temperature-induced cavities and specialized parenchyma cells in the vascular cylinder of pea roots. *Amer. J. Bot.* 78: 729-739.
- Niki, T., Gladish, D.K., Lu, P., Rost, T.L. 1995. Cellular changes precede cavity formation in the vascular cylinders of Pea roots (*Pisum sativum* L., cv. "Alaska"). *Int. J. Plant Sci.* 156: 290-30.
- 仁木 輝緒 1996. 培地中の水の量によるエンドウ根組織中の空隙形成率の変化. *拓殖大学理工学研究報告 Vol. 5. No. 4: 331-333.*
- Niki, T., Rost, T.L., Gladish, D.K. 1998. Regeneration of tissue following cavity formation in the vascular cylinders of *Pisum sativum* (Fabaceae) primary root. *Amer. J. Bot.* 85: 17-24.
- 仁木 輝緒, ダニエル K. グラディシュ, 梶 隆 1998. 湛水処理によるアラスカエンドウ根の成長量と空隙の形成部位. *拓殖大学理工学研究報告 Vol.6 No.3: 7-40.*
- 仁木 輝緒, ダニエル K. グラディシュ, 梶 隆 1999. 湛水処理によるアラスカエンドウ根の成長量、及び組織細胞の構造変化. *拓殖大学理工学研究報告 Vol.7. No.1: 73-78.*
- Rost, T.L., Lu, P., Gladish D.K. 1991. The occurrence of vascular cavities and specialized parenchyma cells in the roots of cool-season legumes. *Bot. Acta* 104: 300-305.
- Samarajeewa, P., Kawai, K., Anai et al. 1995. Sodium chloride stimulate adenylate kinase level in seedling of salt-sensitive rice varieties. *J. Plant Physiol.* 47: 277-280.
- 島村聡, 望月俊宏, 井之上準 1997. 数種マメ科作物胚軸根における破生細胞間隙の形成. *日作紀* 65: 551-552.
- Takano, T. 1963. Studies on the pithiness of radish. I. Relationship between the degree of pithiness and organic constituents in radish root. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.* 32: 114-120.
- 高野泰吉 1965. ダイコンのすいり現象に関する研究(第6報). *園学誌* 35: 34-308.
- Umeda, M., Uchimiya, H. 1994. Differential transcript level of genes associated with glycolysis and alcohol fermentation in rice (*Oryza sativa* L.) under submergence stress. *Plant Physiol.* 106: 1015-1022.

Title : Biological Significance of Cavity Formation in Roots

Author : Teruo NIKI