

イネ子葉鞘における回旋転頭運動の重力依存性の解析

東北大・院・生命科学 宮沢 豊, 富田 優太, 藤井 伸治, 高橋 秀幸

(独) 農業生物資源研 阿部 清美

Relationship between graviresponsiveness and shoot circumnutation in rice coleoptiles

Yutaka Miyazawa, Yuuta Tomita, Nobuharu Fujii, Hideyuki Takahashi (Tohoku University)

Graduate School of Life Sciences, Tohoku University, Katahira 2-1-1, Aoba-ku, Sendai 980-8577

E-Mail: miyazawa@ige.tohoku.ac.jp

Kiyomi Abe (NIAS)

Abstract: Circumnutation is a helical growth movement of tips of shoots and roots observed among various plant species. Circumnutation is considered to help plant organs find suitable environmental cues. Using agravitropic mutants, we have revealed that graviresponse is necessary for circumnutation in dicotyledonous plants such as *Arabidopsis* and morning glory. However, its mechanism in monocotyledonous plants is currently unknown. To investigate the relationship between graviresponsiveness and circumnutation in monocots, we used agravitropic mutant of rice, *lazy1*, and compared its circumnutation with that of wild-type. Coleoptile of wild-type rice exhibited obvious circumnutation when it was vigorously growing. On the other hand, the coleoptile of the *lazy1* did not show obvious circumnutation despite the entire growth of coleoptile was similar to wild-type. These results suggest that circumnutation is closely related to gravitropic response. Furthermore, we found that treatment of an inhibitor of auxin efflux drastically reduced circumnutation in wild-type coleoptiles. Thus, it is suggested that circumnutation requires gravity-regulated auxin efflux in rice coleoptiles.

Key words: Auxin, circumnutation, coleoptile, gravitropism, rice

植物は地球上に普遍的に存在する重力に応答し、自身の姿勢制御を行っている。このような重力依存的な成長は重力形態形成と呼ばれ、根系の発達や茎葉の繁茂という、植物の独立栄養に必要な体制を築くために重要な機能である。重力形態形成の中で最も研究が進んでいるのが重力屈性であり、重力屈性の発現により植物は根を重力方向に、シュートを反重力方向へと伸長させる。また、根やシュートの先端部は、連続的に偏差成長部位を変化させることで、螺旋状に回旋しながら伸長する。これは首振り運動に類似することから回旋転頭運動と呼ばれているが、その原動力やメカニズムはほとんどわかっていない。一方で、この回旋転頭運動に重力屈性が関与することを示す報告があるものの、ダーウィン (Darwin and Darwin, 1881) 以来の論争となっており、その決定的証拠は得られていなかった。このような状況下で私たちの研究室では、重力屈性を欠損したシダレアサガオが重力感受に必要な内皮細胞を正常に分化せず、重力屈性だけでなく回旋転頭運動も発現できないことを見いだした (Kitazawa *et al.*, 2005)。さらに、シロイヌナズナの重力屈性突然変異体が回旋転頭運動にも異常を示すことも明らか

にし、双子葉植物では、回旋転頭運動が重力応答に依存する現象であることを示した (Hatakeda *et al.* 2003, Kitazawa *et al.* 2005)。回旋転頭運動は双子葉植物のみならず、単子葉植物においても観察される現象であるが、重力応答様式が双子葉植物と異なる単子葉植物においても回旋転頭運動に重力応答が必要であるかどうかはわかっていない。

そこで本研究は、回旋転頭運動の重力応答依存性の普遍性を明らかにすることを目的として、単子葉植物のイネの芽生えを用いて、回旋転頭運動と重力応答の関係を解析した。そのため、重力屈性突然変異体であるもつれ亀の尾 (*lazy1*) および *LAZY1* 遺伝子に変異のある秋田寝太郎の重力屈性能と回旋転頭運動の関係を調べるとともに、重力屈性を阻害することの知られているオーキシシン輸送阻害剤およびクリノスタット回転が回旋転頭運動に及ぼす影響を解析した。

イネ幼葉鞘の重力屈性能を評価するために、種子を暗所 28°C で催芽し、44 時間齢 (Stage I)、68 時間齢 (Stage II)、92 時間齢 (Stage III) の 3 つの発育ステージに分け、それぞれのステージに達したイネ芽

生えを、暗黒下で横倒しにし、その 24 時間後の屈曲角度を測定した。その結果、野生型の幼葉鞘は、いずれのステージにおいても完全な重力屈性を示した。一方、*lazy1* と秋田寝太郎の重力屈性は Stage I で既に不完全になっており、ステージが進むにつれてさらに低下し、Stage III では完全に失われることが明らかになった。次に、Stage I から Stage III までの 72 時間、暗黒下で垂直置きにしたときの幼葉鞘の回旋転頭運動と伸長量を解析した。その結果、野生型では、Stage I の後期、Stage II の全過程、Stage III の前期で明瞭な回旋転頭運動がみられたが、変異体の *lazy1*、秋田寝太郎ではいずれのステージにおいても回旋転頭運動はみられなかった。また、このときの幼葉鞘の伸長量を測定した結果、野生型と突然変異体の間に差はなく、Stage I の前期と Stage III の後期ではほとんど伸長がみられなかった。したがって、Stage I の後期から Stage III の前期で突然変異体の回旋転頭運動がみられない原因は、重力応答の低下による可能性が考えられた。一方、Stage I の前期、Stage III の後期で回旋転頭運動を示さないのは、そのための十分な伸長を伴っていないためであると考えられた。また、回旋転頭運動と重力屈性を比較すると、後者に比較して前者の方で伸長量に依存する程度が大きいと考えられた。*lazy1* の幼葉鞘では、重力に応答したオーキシン輸送に異常のあることが報告されている (Godbolé *et al.*, 1999)。そこで、野生型の芽生えをオーキシンの極性輸送阻害剤の NPA で処理し、その時の回旋転頭運動を解析した。その結果、重力屈性を低下させない濃度の NPA を処理した場合でも、回旋転頭運動の振幅は大幅に抑制され、幼葉鞘の先端が一回転するのにかかる時間も長くなった。また、野生型と比べて、重力屈性が有意に低下する濃度の NPA を処理した時は、回旋転頭運動がまったく見られなかった。オーキシン輸送を阻害する NPA の処理により、重力屈性だけでなく回旋転頭運動も停止することから、重力応答依存的なオーキシンの輸送と回旋転頭運動には密接なかわりがあると推測された。さらに、植物体に対する重力方向を連続的に攪乱することで、人為的に重力屈性を消去するクリノスタット回転によっても、回旋転頭運動は著しく抑制された。

野生型および重力屈性突然変異体ともに、Stage I 前期と Stage III 後期の幼葉鞘はほとんど伸長せず、回旋転頭運動も示さない。一方、幼葉鞘の伸長期に相当する Stage I の後期から Stage III の前期においては、野生型で明瞭な重力屈性と回旋転頭運動が見られるが、突然変異体は重力屈性を徐々に消失する

とともに回旋転頭運動を示さない。これらの結果から、回旋転頭運動の発現は十分な伸長能力を必要とすること、器官の偏差成長に必要となる伸長能に対する依存性が重力屈性に比べて回旋転頭運動で、より大きいことが考えられた。さらに、NPA 処理によってオーキシン極性輸送が阻害されると、回旋転頭運動も消失した。この場合、NPA に対する感受性は重力屈性に比べて回旋転頭運動で大きかった。また、クリノスタット回転により重力応答をかく乱すると回旋転頭運動が著しく抑制されたことから、単子葉植物のイネの幼葉鞘においても、重力応答が回旋転頭運動に重要な役割を果たし、その因果関係には重力応答依存的なオーキシンの動態変化が関与するものと考えられた。

参考文献

- 1) Darwin C and Darwin F (1881) The power of movements in plants. John Murray, London
- 2) Kitazawa D, Hatakeda Y, Kamada M, Fujii N, Miyazawa Y, Hoshino A, Iida S, Fukaki H, Morita MT, Tasaka M, Suge H, Takahashi H (2005) Shoot circumnutation and winding movements require gravisensing cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America* 102: 18742-18747
- 3) Hatakeda Y, Kamada M, Goto N, Fukaki H, Tasaka M, Suge H, Takahashi H (2003) Gravitropic response plays an important role in the nutational movements of the *Pharbitis nil* and *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum* 118: 464-473
- 4) Godbolé R, Takahashi H, Hertel R (1999) The lazy mutation in rice affects a step between statoliths and gravity-induced lateral auxin transport. *Plant Biology* 1: 379-381