



## 根の重力屈性 ～重力感知の新展開～



自然科学研究機構・基礎生物学研究所・植物環境応答研究部門  
西村 岳志, 四方 明格, 森田(寺尾) 美代

古くから、植物は重力の方向を感知して根や茎の成長する方向を調節することが知られている。その性質は重力屈性と呼ばれ、広く教科書に紹介されている。植物がどのようにして重力の方向を感知するのかは、これまでわかっていなかったが、近年その仕組みの一端が明らかにされた。本稿では、根で重力方向を感知する仕組みと、感知を起点として重力屈性を引き起こすオーキシン極性輸送に関する最新情報を解説する。

### 1. 根の重力屈性

多くの種子植物は、水分や栄養素を取り込むために自身を地盤に固定するが、それは根が重力に反応して成長した結果である。根が重力を感受して器官を屈曲させるまでの一連の反応は、①重力感受細胞での重力方向の感知、②重力感受細胞から周囲の細胞へのオーキシンを介した情報伝達、③オーキシンによる伸長部位における細胞成長の調節、の3ステップに分割して考えることができる(図1)。①の重力感受は根冠のコルメラ細胞で行われる。コルメラ細胞には、アミロプラストと呼ばれるデンプンが高度に蓄積した比重の

大きい色素体が複数存在しており、細胞はこのアミロプラストの沈降を感知することで重力方向の変化を認識する。②のステップでは、重力方向を認識したコルメラ細胞が重力方向へとより多くのオーキシンを排出することで、重力方向側(下側)とその反対側(上側)との間にオーキシンの濃度勾配が生じる。つまり、コルメラ細胞で感知された重力方向の情報は、根におけるオーキシンの濃度勾配として反映されることになる。最後に③伸長部位でオーキシンは濃度依存的に細胞伸長を負に調節し、オーキシン濃度の高い下側の成長は上側のそれより小さいために根が下方方向に向かって湾曲するように屈曲する。

### 2. 根における重力方向の認識

上述したように、コルメラ細胞はアミロプラストの沈降を何らかの方法で認識し、その情報をもとに細胞外へのオーキシンの排出が調節される。それでは細胞はどのようにしてアミロプラストの沈降を認識するのであろうか? アミロプラストが沈降した方向へとオーキシンが排出されることから、オーキシン排出の起こる細胞膜付近で何らかの仕組みがはたらくと想像できる。ある人は、細胞膜上に何らかのセンサーが存在し、アミロプラストが沈降してきてそのセンサーを刺激する、と考えるかもしれない。あるいは、アミロプラストそのものに重力を感知する何らかの仕組みがあると考えるかもしれない。この命題は、100年以上前にデンプン粒を含む顆粒構造(アミロプラスト)が重力方向に沈降することが報告されて以来の大きな謎であったが、最近その重要な一端が解き明かされた。そのカギは、アミロプラストと細胞膜の両方に分布するあるタンパク質の働きにあった。

そのタンパク質をコードする遺伝子は、重力屈性に

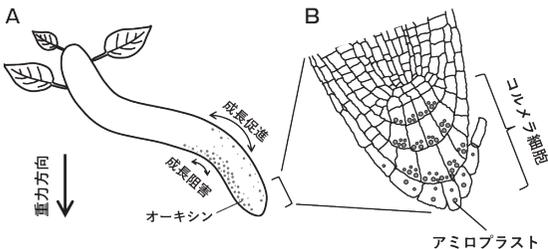


図1 芽生えの根の重力屈性と根冠コルメラ細胞  
A. 芽生えの重力屈性の模式図。  
B. コルメラ細胞と重力方向に沈降するアミロプラスト。アミロプラストは色素体の一形態であり、光合成の場合ある葉緑体や、花の色などに関わる有色体はその仲間。

異常を示すイネの変異体の研究から見つかった。この変異体では茎葉が垂れ下がり、その姿から *lazy1* 変異体 (*lazy*: 怠惰な、だらしない) と名付けられた。イネに限らず様々な植物種においても、*LAZY1* 遺伝子に類似性を持つ遺伝子が重力屈性に関わることが近年明らかになっている。研究材料としてよく利用される植物種であるシロイヌナズナでは、*LAZY1-LIKE* (*LZY*) 遺伝子と名付けられ、重力屈性におけるその役割が研究されてきた。シロイヌナズナには機能が重複した *LZY* 遺伝子が複数あり (*LZY* 遺伝子ファミリーと呼ぶ)、地上部でのみ働くもの、根でのみ働くもの、それらの両方で働くものがあることがわかっている (図2)。

重力感知のメカニズムを理解するには、重力感受細胞内での *LZY* タンパク質の振る舞いを知ることが重要であった。シロイヌナズナのコレメラ細胞では *LZY* タンパク質はアミロプラストに見出され、アミロプラストが重力に従って重力方向側の細胞膜へと近づくと、*LZY* タンパク質はアミロプラストが近接した細胞膜上にも分布するようになる。この結果、細胞膜上では重力方向側へのみ *LZY* タンパク質は分布する。また、重力方向が変化した時、アミロプラストは新たな重力方向に向かって沈降するが、アミロプラ

ストが元の重力方向側の細胞膜から離れるのに伴い、そこに分布していた *LZY* タンパク質は速やかに消失する。そして、新たにアミロプラストが近接する細胞膜上に改めて分布するようになる。上述の *LZY* タンパク質が消失する仕組みはわかっていないが、この仕組みがあることで *LZY* タンパク質が細胞膜上では常に重力方向側だけに分布し、細胞が重力方向を迅速に認識できると考えられる (図3-A)。 *LZY* タンパク質がアミロプラストから細胞膜上にどの様に移行するかは、まだわかっていない。アミロプラストから常に拡散する *LZY* タンパク質が細胞膜への近接に伴い移行するのか、あるいは何かしらの細胞膜への輸送経路を利用するのか、今後の重要な課題である。

なぜ *LZY* タンパク質が細胞内で重力方向側の細胞膜に分布することが重要であるかという点、*LZY* タンパク質は自らが分布する細胞膜上の場所へと、タンパク質の輸送に関わる因子を運んでくるからである。その因子はさらに、オーキシン排出タンパク質あるいはオーキシン排出を促進する因子などを運んでくると考えられている。アミロプラスト沈降による *LZY* タンパク質の細胞膜分布を介して重力方向側の細胞膜へと運ばれてきたオーキシン輸送関連タンパク質が、重力方向へのオーキシン排出を促進するというのが現時点で最も有力な考え方だろう (図3-B)。

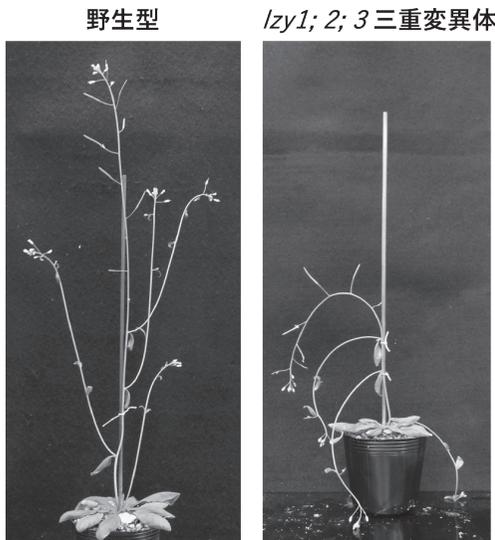


図2 シロイヌナズナ *lzy* 変異体  
シロイヌナズナの地上部では *LZY1*, *LZY2*, *LZY3* が機能する。*lzy1;2;3* 三重変異体は花茎が垂れ下がった「*lazy*」な表現型を示す。

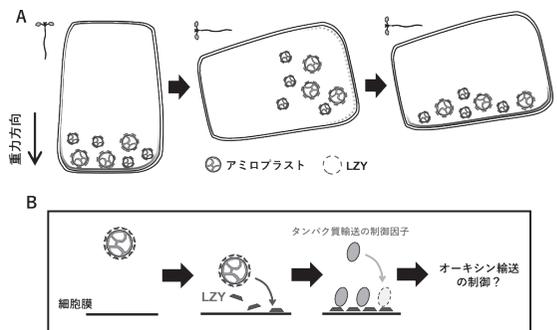


図3 *LZY* の重力に応じた分布の変化

- A. 植物を横倒しにすると、コレメラ細胞のアミロプラストは新たな重力方向に向かって再び沈降する。細胞膜上に分布していた *LZY* は消失し、新たな重力方向にアミロプラストが沈降して接近した細胞膜上に *LZY* が観察される。
- B. *LZY* はアミロプラストから細胞膜上に移行し、タンパク質輸送の制御因子を自らが分布する細胞膜上に呼び込む。続いて、オーキシン輸送に関わる因子を介して、重力方向へのオーキシンの排出を調節すると考えられている。

LZY タンパク質は根だけでなく茎などの地上部でも機能するが、地上部においても根と同様の仕組みで重力方向が認識されるのだろうか。地上部のアミロプラストは根のそれとは異なり、葉緑体にデンプンが蓄積したものであるが、根と同様にその沈降が重力方向の認識に重要であることがわかっている。しかしながら、地上部の重力感受細胞における LZY タンパク質の観察にはいまだ成功しておらず、その重力方向変化に伴う動きやオーキシン輸送制御因子との関連は今後明らかにする必要があるだろう。

### 3. オーキシン極性輸送

器官の伸長部位にオーキシンの濃度差が形成されることで屈曲が引き起こされるという仮説は、「コロドニー・ウェント説」として広く知られている。このオーキシンの濃度差はオーキシンが輸送されることによって形成される。根ではコルメラ細胞から重力方向に排出されたオーキシンは細胞から細胞へと基部側（地上部側）に輸送される。このような方向性を持った能動的な輸送をオーキシン極性輸送と呼び、水の流に伴う受動的な輸送と区別される。オーキシン分子 (indole-3-acetic acid; IAA) は pKa4.75 の弱酸であり、溶液中では pH に依存してカルボキシル基がイオン化する解離型 (COO<sup>-</sup>) と非解離型 (COOH) の2つの形態を示すことが、オーキシン極性輸送において前提となる。酸性条件の細胞外では IAA は比較的膜透過性の高い非解離型となり、単純拡散により細胞内へ侵入することができる (図 4A)。一方で、中性条件に近い細胞内では脂溶性の低い解離型となり、細胞外へ出るためには輸送タンパク質などの働きが必要となる。

オーキシンを細胞内から細胞外へと排出する機能をもつタンパク質は PIN ファミリータンパク質と呼ばれ、細胞で偏って分布することで、オーキシンの方向性をもつ輸送を実現する (図 4B)。最近、PIN タンパク質は確かにオーキシン分子を認識して細胞外へ排出し得ることが、タンパク質の結晶構造解析から示された。また近年では、PIN タンパク質の細胞内分布やオーキシン排出活性を調節する因子も見つかっており、PIN タンパク質を介した精緻なオーキシン輸送制御の仕組みがあることが知られている。一方で、オーキシンの細胞内への取り込みもまた極性輸送に貢献する。上述のように非解離型オーキシンは単純拡散により比

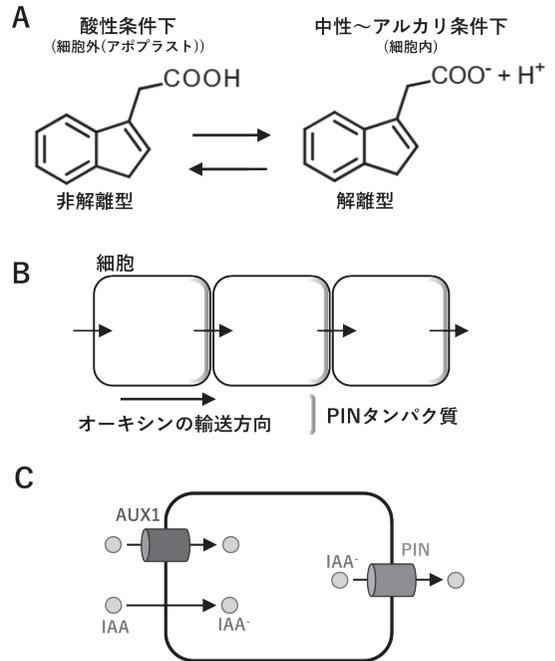


図 4 オーキシンの極性輸送

- 天然オーキシンである IAA の解離型と非解離型。
- オーキシン極性輸送を可能とするオーキシン排出タンパク質 (PIN) の細胞内分布の模式図。膜タンパク質である PIN は輸送方向の細胞膜へ偏って分布することで、一方への輸送が可能となる。
- オーキシンの取り込みと排出に関わる AUX1 と PIN。非解離型オーキシンは拡散により細胞内に入ることできるが、AUX1 の働きにより効率的に細胞内に取り込まれる。

較的自由に細胞内へ入るが、AUX1 ファミリータンパク質はオーキシンの積極的な取り込みを担い、より正確な極性輸送を助ける (図 4C)。PIN タンパク質と AUX1 タンパク質の働きにより伸長部位へと届けられたオーキシンは、オーキシン受容体を介した細胞内情報伝達により細胞伸長を調節し、組織の屈曲を引き起こす。

### 4. 重力方向に応じた枝や根の様々な伸長角度

教科書などでは、重力屈性は図 1 のように、横倒しになった芽生えの根が真下に、地上部が真上に向かって屈曲する反応として紹介されている。これは、単子葉や双子葉の芽生えが示す、傾斜刺激後の比較的短時間のうちに鉛直方向に沿って成長する重力屈性が研究対象として好まれたという背景があるからだろう。一方、ひとたび外を見渡してみれば、枝葉は斜めに展開

し、地中では側根が傘を広げたような姿をしていることがわかる。このように、根や茎など各器官は重力に対して一定の角度を保ちながら成長する傾向がある。斜めに伸長する側枝や側根が、植物が傾いた場合には元の斜めの角度に戻ろうとすることは興味深く、精密な制御のもと成長角度が維持されていることが窺える(図5-A)。しかし、斜めに伸長する器官の角度がどのように決まり、維持されるのか、その仕組みについての知見は少ない。シロイヌナズナ側根ではコルメラ細胞における重力方向の認識とそれに続くオーキシンの極性輸送が重要であるとする報告がある。これは一見「コロドニー・ウェント説」を支持するように思えるが、この説を用いて斜め方向の成長を説明することは難しい。なぜなら、傾斜しているという刺激がコル

メラ細胞で入力され続けるなら、オーキシンの濃度勾配を維持し続け、側根は鉛直方向に到達するまで屈曲し続けることになるはずだが、現実には斜めにまっすぐ伸長しているからだ。それではどのようにして斜め方向の成長を維持しているのであろうか？ 重力屈性と反対方向に成長する力 (AGO; Anti-Gravitropic Offset) を想定することで、重力屈性と AGO のバランスにより斜め方向への成長が保たれると説明する仮説が提案されている (図5-B)。この仮説は未だ概念的なものであり、さらなる研究が必要である。

## 5. 様々な重力感受の仕組み

本稿では植物の重力屈性について、主にシロイヌナズナの研究から得られた知見をもとに、アミロプラストの沈降による重力方向の感知からオーキシン輸送が調節されるまでを解説した。一方、実際には重力方向の感知はアミロプラスト沈降から LZY タンパク質の経路だけで説明できるわけではない。デンプン合成能を失った変異体では、アミロプラストは比重が小さくなり容易には沈降しない。これらの変異体は重力屈性が減弱するものの、完全に消失するわけではない。このことは、アミロプラストの沈降に依存しない重力方向の認識機構の存在を示唆している。

アミロプラストに依存しない重力感知は、より多岐に渡る植物種でその存在が示唆されてきた。たとえばコケ植物では、アミロプラストが観察されない場合にも重力屈性を示すことが知られている。また陸上植物に近縁な藻類とされるシャジクモは、沈降性の構造体を持たない部位でも重力屈性を示す。昨今は様々な生物種を用いて分子遺伝学的な研究を行うことが可能となっており、今後より多様な重力感受の発見と解明が進むことを期待したい。

## 参考文献

- 1) M. T. Morita : Ann. Rev. Plant Biol., **61**, 705 (2010)
- 2) G. Haberlandt : Ber. Deut. Bot. Ges., **18**, 261 (1900)
- 3) T. Yoshihara & M. Iino : Plant Cell Physiol., **48**, 678 (2007)
- 4) M. Taniguchi et al. : The Plant Cell, **29**, 1984 (2017)
- 5) M. Furutani et al. : Nat. Commun., **11**, 76 (2020)
- 6) T. Nishimura et al. : Science, **381**, 1006 (2023)
- 7) J. Chen et al. : Cell, **186**, 4788 (2023)
- 8) I. Kulich et al. : eLife, **12**, RP91523 (2023)
- 9) J. Digby & R. D. Firn : Plant Cell Environ., **18**, 1434 (1995)

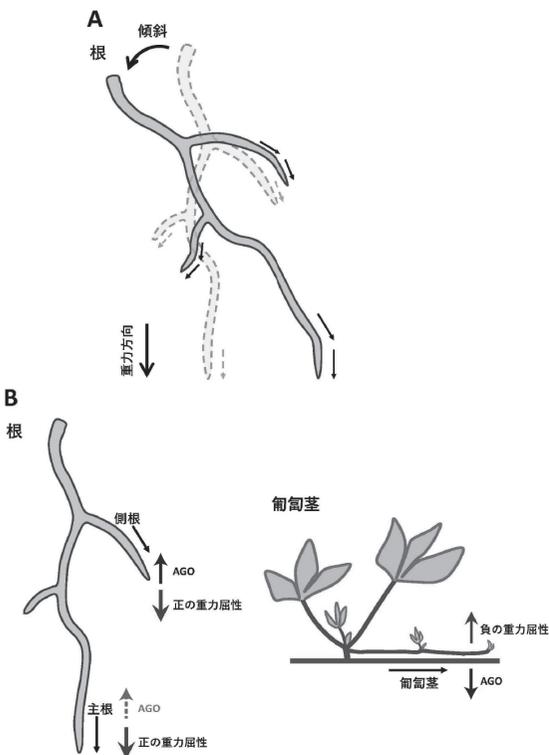


図5 様々な成長角度の概念図

- A. 根を傾けると、主根は鉛直方向に、側根は元の角度に戻るように成長方向を変える。
- B. 様々な角度の成長を説明する AGO の概念。主根では重力屈性に対して AGO は極めて弱く、鉛直方向への成長となる。側根では、AGO が主根より大きく、重力屈性ととのバランスにより斜め方向への成長が制御される。匍匐莖のように横に成長する場合、重力屈性と AGO が拮抗していると想定すれば理解しやすい。