

光屈性 —カルシウムが制御する屈曲方向—

片岡博尚

光屈性 (phototropism) とは植物や細胞の成長方向が光の入射方向に対応して変わる現象をさす。成長方向が変化すれば、茎やシュート、あるいは細胞は屈曲する。そのため屈性というのである。屈性は一般的に成長方向が方向性をもつ外部の刺激 (つまりベクトル量) に応じて変わるものをさす。これとは別に、成長方向が外部ベクトルの向きと無関係に構造的に決まっているものは傾性という。屈性と傾性の違いは当然、細胞内の刺激伝達機構の違いに根ざしている。光屈性の生態的意味は、定着し自由に場所を移動できない植物や藻類が、それでも光合成が最適となる場所へ自らの形を変えて近づこうとする反応であることにある。

多細胞の植物や藻類も光屈性を示すが、光屈性の共通の機構を明らかにするためには、できるだけシンプルな実験系であることが望ましい。すなわち、実験に適した条件とは：1) 簡単に入手できるか培養できること；2) 大きい細胞で、早く成長すること；3) 光に敏感に反応すること；4) ほかの材料が持たない特別な能力をもつこと、などである。黄色植物に属する多核細胞、フシナシミドロ (*Vaucheria*) はまさにその意味で打ってつけの材料である。以下に *Vaucheria terrestris* sensu Götz var. *terrestris* (*V. frigida* Roth) C. A. Agardh (以下オカフシナシミドロと仮称する) を用いて得られた興味ある知見を紹介しよう。このような研究は先端成長をする他の藻類細胞にも適用できるので、是非挑戦していただきたい。

フシナシミドロの先端成長と光屈性

オカフシナシミドロは淡水産で、その体は隔壁のない、疎らに分岐する直径 50-80 μm の筒状の細胞でできている。各枝の先端で約 200 μm /時で先端成長をするが、ハネモのような極性はなく、両端が成長点となりうる。細胞先端の半

球状ドームの範囲に成長—つまり細胞壁の拡張能力—が限られている。成長能は最先端から基部に向かって急激に減少し、赤道部でほぼゼロとなる。この成長能の勾配はこの部分の原形質膜でのエクソサイトシス (分泌活動) の勾配を反映していると考えられる。細胞表面に付着させた樹脂粒の動きを解析することにより、ドームの側面へ成長点、つまり最大のエクソサイトシスの領域が片寄るため、そこに突起ができるように曲がるのである。このタイプの屈曲様式を突出屈曲 (bulging) と呼ぶ (片岡 1981 a,b ; 2001)。一方、微小光束を用いて、光感受域はドームの上部 1/3 ほどに限られていることがわかる。これらのことから、光の受容から屈曲までの光屈性の全ての反応が細胞の先端部で完了することがわかる。基部から先端への光情報の伝達はない。

成長中の先端の縦半分ずつを別の波長の光で照らすことで、簡単に作用スペクトルが得られる。左半分を波長と強度を固定した参照光で、他半を波長と強度を変えた試験光で、同時に照射し、先端がどちらへも曲がらなければ、試験光の効果は参照光と等しいと推定できる。そのときの試験光の強度の逆数を波長に対して目盛れば、光受容色素の量子効率に対応する作用スペクトルが得られる (Kataoka 1975a)。このように、一個の細胞で、正光屈性の種々の基礎的な特性を解析することができる (Kataoka 1980, 片岡 1983, 1991)。

ここで、正と負の光屈性について考察してみよう。正光屈性とは屈曲方向が光の入射方向を向いている場合、負光屈性とはその180度逆方向への屈曲をさす。では、光屈性を示す植物や細胞はどのようにして光の方向を知るのであろうか？ 植物や藻類の体に一方から入射した光は器官や細胞内を屈折、吸収、散乱、反射を繰り返しながら反対側の表面まで進む。光感受域で

ある限り、どの細胞も光受容体をもっていると仮定すると、光の方向は器官や細胞の両側の光受容体が吸収する光の量に換算されていると推定できる。両側に光強度を測定するフォトメーターがあると考えればよい。非常に強い光があたれば、光に面した側のメータは振り切れてしまい、反対側へも最大値をさすに十分な光が届けば、もはやその植物は光の方向を検出できないことになる。たとえば短く強い光パルスをつウモロコシの幼葉鞘に一方から照射すると屈曲はゼロとなる。さらに長時間照射し続けると、強い光に慣れて(光適応)再び正屈曲を続けることができるが、負の光屈性は起こらない。実はほとんどの陸上植物は正光屈性しか示さないのである。陸上植物は強烈な直射日光にも耐えられるよう進化したはずなので、負光屈性が起こらないのは当然のように思える。しかし、陰樹と呼ばれる植物でも本当にそうなのか、詳しく調べられたことはない。

正と負の光屈性

ところが、フシナシミド口は光強度が上昇すると、正から負へと屈曲方向を変えることができることを Oltmanns がすでに 1892 年に報告している。実は、この著名な藻類学者こそが、向日性 (heliotropism) を光屈性 (phototropism) という語に改名したのである。私には、Oltmanns が光屈性に改名した本当の理由は、彼がフシナシミド口の正から負に変わる光屈性を観察していたから、と思えてならない。

では、フシナシミド口はどのようにして光が強すぎると判断し、屈曲方向を変えるのであろうか？ そのためにはまず、実験室で負光屈性を起こさなければならない。しかし、通常の実験室に備えてある光源を用いる限り、負光屈性を誘導するには最低数時間の照射が必要なため、長い間負光屈性の研究は不可能であった。しかし、あるひらめきのもとになって、私たちは正から負への切り替えに細胞質の遊離 Ca^{2+} レベルが密接に関係していることを発見した。そして、青色光強度に依存して細胞先端の成長域から流入し、一時的に上昇し細胞質の Ca^{2+} 濃度の上昇が

光屈性の大きさと方向の制御をしているという仮説を提唱している。

きっかけは、ドイツ・カールスルーエ工大で Weisenseel 博士とフシナシミド口の先端成長に関わるイオン電流を調べたときに始まる。振動電極法は Jaffe と Nuccitelli (1974) が開発した微小な細胞外電流を検出するための方法であるが、これを青色光が促進する先端成長の解析に適用したのである。フシナシミド口の先端で流れ込んでいる電流は成長速度と密接に関連しており、青色光によって一時的に増加する。成長速度の増加は電流の増加に数秒から 20 秒おくれて開始する。外液のイオン組成を変えるなどして、主にプロトン (H^+) が増加する流入電流を運んでいることを突き止めた (Kataoka and Weisenseel 1988)。外液から Ca^{2+} を取り除くと流入電流が増すことから、 Ca^{2+} 流入はその主因ではあり得ない。ところが不思議なことに、 Ca^{2+} チャンネルブロッカーで処理すると、青色光依存性電流は増えないが、繰り返し照射すると起こる流入電流の漸減がなくなったのである。 Ca^{2+} 流入を止めると電流流入が疲れを知らず繰り返すことを見て、私の頭に青色光照射側での局所的な Ca^{2+} 流入が光屈性反応の方向転換を起こしているかもしれないという考えが浮かんだのである。

Ca^{2+} による光屈性の制御

あるとき、偶然に、フシナシミド口の細胞先端を弱い青色刺激光で一方向から照射するのと

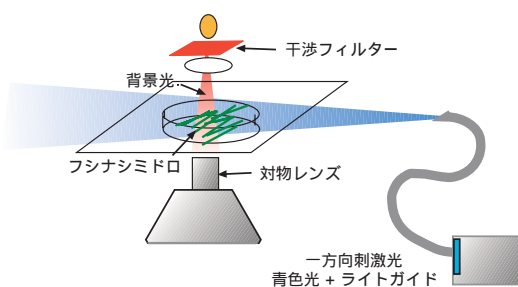


図 1. 背景光同時照射法。倒立顕微鏡の照明装置を背景光に使う。干渉フィルターを挿入して波長を変える。横一方向からの刺激光の波長と強度は固定しておく。

同時に、先端全体を強い青か青緑の背景光で照射すると、先端は一方向青色刺激光から逃げる方向に曲がることを見つけた。そこで、ほぼ水平から一定の強度と波長の青色光を、上から波長と強度を変えた背景光を照射して、負光屈性を解析するための“背景光同時照射法”を組み立てた (Kataoka 1988)。これに振動電極法実験で得たヒントを組み合わせ、背景光の強度と外液のカルシウム濃度と負の光屈性の関係を探ったのである (図 1)。背景光が赤のときは、どんなにその強度が高くて一方向からの青色光へ向かう正屈曲が起こるが、背景光が青・緑であると、その強度と外液のカルシウム濃度の積に依存して、正屈曲の角度が減少し、ついには負屈曲が現れた。一方向青色光の強度は変わらないので、これは流入する Ca^{2+} 量が光強度に依存して増加することと、その結果たる (一時的な) 細胞内 Ca^{2+} レベルの上昇が負方向の屈曲を仲介したことを意味する。この Ca^{2+} の作用は特異的で、他の 2 価カチオンは無効が無害であった。背景光強度が低いか、あるいは外液 Ca^{2+} 濃度が低いと正屈曲しか起こらないという事実は、正光屈性も僅かだが Ca^{2+} を必要とすることを強く示唆する (Kataoka 1988)。

Ca^{2+} が通るチャンネルをチャンネルブロッカーを加えることで人為的に閉じると、強い背景光の効果がうち消される (Kataoka 1990)。たった 2 本の塩化ランタンを 4mM の Ca^{2+} と共存させるだけで、負光屈性が起こらなくなったのである。有機 Ca^{2+} チャンネルブロッカーである、ヴェラパミル、ニフェディピンやニトレンジピンも同様で、赤色背景光を用いた時と完全に等しい大きさの正屈曲を起こした。逆に、赤の背景光のもとでイオノフォア A23187 の添加したところ、大変興味深い結果が得られた。1 μM の A23187 の存在下で、5 分間一方向から青色光 (456 nm, 1.7 Wm^{-2}) を照射すると、やや小さい正屈曲が起こったが、10 分間の照射では屈曲が逆転し、小さいながらも負屈曲が現れたのである。このことは、あらかじめイオノフォアで作られた穴を通して一定量の Ca^{2+} が細胞内に導入されておれば、いわばゲタを履かせたことにな

り、少ない光量で照射側の細胞質 Ca^{2+} レベルが速やかに上昇し、負屈曲が起こったと説明できる。

このことは、人為的に Ca^{2+} レベルを上昇させなくとも、もし強烈なパワーの青色光源が使えれば、背景光の助けなしでも一方向照射単独で負光屈性を起こせることを期待させる。そこで、高強度の連続発振アルゴンイオンレーザー (457.9 nm) をこの目的に使った (Kataoka と Watanabe 1993)。その結果、オカフシナシドロは光強度が 60 Wm^{-2} 以下では Ca^{2+} 濃度にかかわ

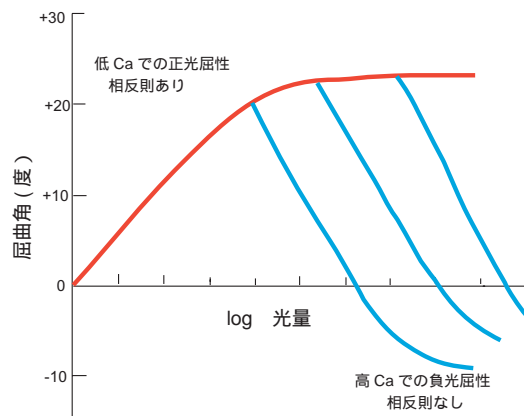


図2. レーザーを用いた光屈性。低 Ca^{2+} では正屈曲しか起きない。屈曲角は \log 光量 (= 強度 \times 照射時間) に比例する。高 Ca^{2+} では屈曲角は光強度に依存して減少する。

らず正屈曲しか起きないこと、正屈曲は相反則が成立すること (屈曲角度は光強度 \times 照射時間で決まる)、光強度が 60 Wm^{-2} 以上では、外液の Ca^{2+} 濃度と光強度に強く依存して (相反則は成立しない) 正屈曲の減少と負屈曲がおこることが明らかになった (図 2)。

負屈曲は必ずしも長い照射時間を必要としないのである。細胞内 Ca^{2+} がどの程度上昇するのは将来の課題である。また、これらの結果の最も単純な解釈は正光屈性用と負光屈性用の異なる閾値と異なるキネティクスをもつ 2 種類の光受容系があると仮定することだろうが、それを支持する証拠はまだない。

フシナシドロの光屈性についてさらに詳しく

くは以下の HP を参照されたい。

<http://www.ige.tohoku.ac.jp/outou/outou-j/kataoka-j.html>

<http://www.ige.tohoku.ac.jp/outou/outou-e/kataoka-e.html>

文献

- Jaffe, L. F., Nuccitelli, R. 1974. An ultrasensitive vibrating probe for measuring steady extracellular currents. *J. Cell Biol.* 63:614-628.
- Kataoka, H. 1975a. Phototropism in *Vaucheria geminata* I. The action spectrum. *Plant Cell Physiol.* 16:427-437.
- Kataoka, H. 1980. Phototropism: determination of an action spectrum in a tip-growing cell. In *Handbook of Phycological Methods III. Developmental & Cytological Methods.* ed. Gantt, E., Cambridge Univ. Press. Cambridge. pp. 205-218.
- 片岡博尚 1981a. 屈性反応 In 植物生理学 8 . 環境情報 . 古谷雅樹編 . pp. 211-245. 朝倉書店, 東京 .
- 片岡博尚 .1981 b. 下等緑色植物の光屈性 .In 光運動反応 . 古谷雅樹編 .pp.147-176. 共立出版 . 東京 .
- 片岡博尚.1983.屈性運動.In 実験生物学講座16.植物生理学 II. 勝見允行, 増田芳雄編 .pp. 254-265. 丸善, 東京 .
- Kataoka, H. 1988 Negative phototropism in *Vaucheria terrestris* regulated by calcium I. Dependence on background blue light and external Ca-concentration. *Plant Cell Physiol.* 29: 1323-1330.
- Kataoka, H. 1990. Negative phototropism of *Vaucheria terrestris* regulated by calcium II. Inhibition by Ca²⁺-channel blockers and mimesis by A23187. *Plant Cell Physiol.* 31: 933-940.
- 片岡博尚.1991. 屈性 .In 現代植物生理学 4 . 環境応答 . 新免輝男編 .pp. 64-84 朝倉書店 . 東京 .
- Kataoka, H., Weisenseel, M. H. 1988. Blue light promotes ionic current influx at the growing apex of *Vaucheria terrestris*. *Planta* 173:490-499.
- Kataoka, H., Watanabe, M. 1993. Negative phototropism in *Vaucheria terrestris* regulated by calcium III. The role of calcium characterized by use of a high-power argon-ion laser as the source of unilateral blue light. *Plant Cell Physiol.* 34:737-744.
- 片岡博尚.2001. 光走性と光屈性 .In 朝倉植物生理学講座5.環境応答.寺島一郎編 .pp. 17-39. 朝倉書店 . 東京 .
- Oltmanns, F. 1892. Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. *Flora (Jena)* 75:183-266.

(東北大学大学院生命科学研究所)