

## 多核細胞の光形態形成—核を寄せて形を作る—

片岡博尚

青色光で誘導される分枝形成はフシナシミドロのもう一つの成長に関連する重要な光反応である。類似の反応はイワツタなどほかの藻類多核細胞でもみられ (Kataoka1975a), 一般的な現象と思われる。フシナシミドロの筒状細胞の基部の狭い領域を適当な強度の青色光で照射すると, 早ければ4時間で青色光照射域の中央に新たに成長点が形成され, これが枝となって成長を開始する。成長や光屈性が青色光だけで起こると同様, 分枝形成にも青色光だけが有効である。しかし, 両者が同じ光受容体を使っているのか別の光受容体があるのかはまだわからない。

フシナシミドロはどうして枝をだす?

フシナシミドロはまばらに分岐している。分岐の部位や頻度は当然種によって異なるが, そのほかに生育地の光強度やその空間的分布に大きく依存する。オカフシナシミドロ (*Vaucheria terrestris* sensu Götz var. *terrestris* (*V. frigida* Roth) C. .A. Agardh) は谷間の湿った土の上などに生える。3月頃から急速に枝分かれしながら成長して, 直径20 cm以上のマット状となるが, 傷を受けない限り, 1個体は連続した原形質でできた1個の多核の細胞でできている。5月半ばになると, 落葉樹が芽吹いて地表は暗くなると, マットは消えてしまう。もし, 細胞の一部が陰になるとその部分では十分な光合成ができない。光りの当たる部分に葉緑体を集め, そこから枝を分化させれば, 適当な光条件の環境へ速やかに生活域を広げること役立つだろう。これが青色光で誘導される分枝形成 (= 光形態形成) が生態的に重要な意義をもつゆえんである。

葉緑体の集合と核の集合

この光細胞形態形成反応の仕組みを探るなかで, 驚くべき発見をしつつある (片岡 1999,

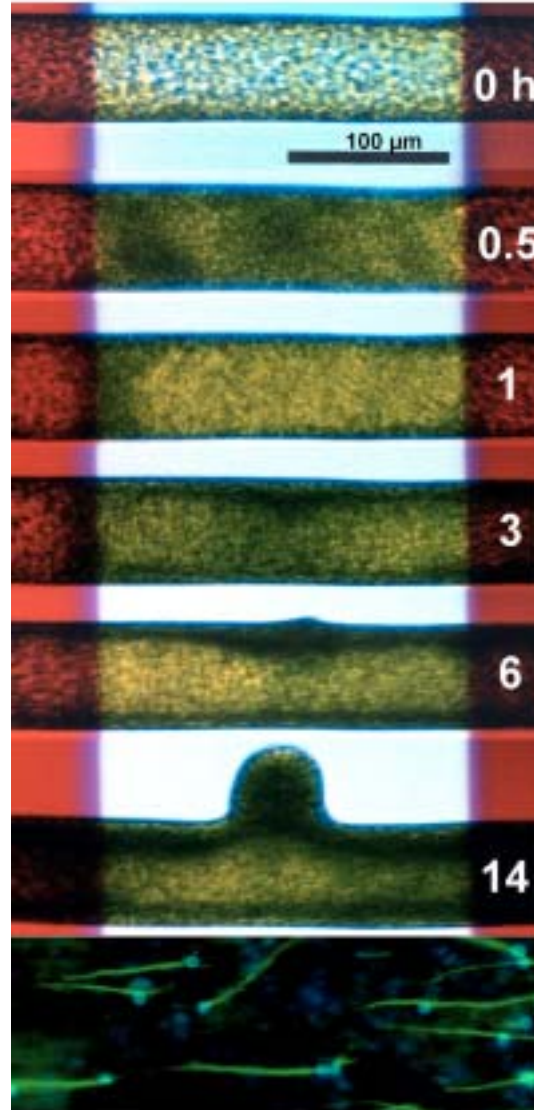


図1. オカフシナシミドロの青色光部分照射による分枝誘導。右の数字は時間を表す。青色光照射域は写真撮影時だけ赤色光も照射されたため白く見えている。最下部は核 (DAPI 染色) とそこから伸びた微小管束 (蛍光標識抗体) を示したものの。

Takahashi et al. 2001)。図 1 に枝が出るまでの様子を示す。青色光照射域で始まる葉緑体の集合は 30-40 分で一段落する。これは一種の弱光定位運動(片岡 1981a)であるが、この初期の葉緑体集合は薄い原形質の層の中で起こっている。集まった葉緑体はそこで止まらずに照射域の中を繰り返し往復していることが駒取りしたビデオでわかる。約 1 時間後、照射域がいったん明るくなる。なぜだろう? 電子顕微鏡で観察すると、それまではせいぜい 2-3 層の厚さで細胞表面に平行に並んでいた葉緑体が、1 時間以後には 90 度横転して、細胞表面に直角に 4-5 層、あるいはそれ以上並んでいた。そのため視野が明るくなったわけだが、葉緑体の回転によって、深部に集まった葉緑体にも光合成をするに十分な光が届いているのだろう。なんと巧妙な仕組みであろうか! これも新発見でさらに詳しい研究が待たれるが、本題からずれるので、ここではこれ以上ふれない。

Blatt たちはフシナシミドロ (*V. sessilis*) の青色光照射域から電流が流出すること、そして、葉緑体集合に先立って繊維構造の細網化が起こることを報告した(Blatt 1983; Blatt and Briggs 1980; Blatt and Weisenseel 1980; Briggs and Blatt 1980)。彼等はこの外向き電流を起電性プロトンポンプの活性化に関連づけ、これを照射域でのアクチン繊維の細網化の原因であると推定した。葉緑体を運搬するアクチン繊維が壊れたため、照射域に葉緑体が捕捉されるであろうというわけである。しかし、アクチン繊維が壊れる直接的証拠は得られていない。ヒザオリ (*Mougeotia*) の葉緑体はアクチンフィラメントに引っ張られて動く (Mineyuki et al. 1995)。フシナシミドロではアクチンを観察することはまだ成功していない。はるかに難しそうである。

重要なことは原形質表層での葉緑体集合が完了したあとで、核や葉緑体を含む内層原形質(エンドプラズム)が照射域への移動を開始することである。DAPI で蛍光染色すると、照射域には最終的に隣接する遮蔽領域の 2 倍以上の核が集まることが観察される。照射域での原形質の厚みは時間と共に増し、中心液胞を分断するこ

ともある。早いものでは 3 時間後に、将来の成長点である透明斑が照射域中央に現れる。透明斑とは分泌小胞が蓄積し、そのため葉緑体が排除された領域である。成長している細胞先端に常に見られる透明帽と相同の先端成長のための装置である。4-7 時間後、透明斑は外に向かって突出し、やがて新しい枝として活発な先端成長を始める。透明斑の下に集まっていた多量の原形質(核や葉緑体を多量に含む)は新しい枝に流れ込み、太い中心液胞が再びその場を占めるようになる。

#### 核を引っ張る微小管束

では、何が核を照射域へ運ぶのであろうか? DAPI と蛍光標識チユビユリン抗体を使って 2 重染色すると、非照射域や照射前には 60  $\mu\text{m}$  以上の長さのまっすぐな太い微小管束が細胞軸に平行に走っており、なんとその一端に必ず一つの核が付着しているのが観察された(図 1 最下)。電子顕微鏡で観察すると、西洋梨形をした核の前の中心小体近くから、鞭毛構造をとらない 30-40 本の微小管束が伸びていた。生きた細胞を観察すると、核は葉緑体の下を細胞軸にほとんど平行に移動しており、核の前方におそらく微小管束であろう繊維状の物体が見えた。おそらく、核から生えた微小管束こそが、核を引っ張って照射域へ運ぶ構造であろう。海産のフシナシミドロ (*V. litorea*) で大変よく似た核微小管複合体を Ott (1992) が報告しているが、このユニークな構造はフシナシミドロ属にしか見つからない。照射域では微小管束は方向が乱れ、多少とも波打ち、長さとも太さも減少している。これは、核が狭い空間に詰め込まれるにつれ、付着した微小管束の配向も乱れ、また、破壊されている状態と考えられる。微小管を失った核はもはや動けない。微小管が消える核分裂期には核は動かず、したがって枝も誘導されない!

さて、では、枝が形成されるのにどちらが必要不可欠なのだろう、葉緑体の集合か、それとも核の集合か? 様々な阻害剤を用いた研究から以下のようなことが明らかになってきた。

1) ATPase阻害剤, アンカプラー, Cキナーゼ阻害剤などは葉緑体集合を阻害する。葉緑体が集まらなると枝はできない。

2) アクチン阻害剤サイトカラシンA, や微小管脱重合剤は葉緑体集合を許すが, 核の集合を阻害し, 枝はできない。

3) 転写阻害剤アクチノマイシン, 光合成阻害剤DCMUは葉緑体集合も核集合も許すが, 枝はできない。

4) 小胞輸送の阻害剤プレフェルゼン,  $Ca^{2+}$ チャンネルブロッカーは, 枝の発生位置や枝のその後の成長を乱す。

1)以下のすべての阻害剤が枝の発生を阻害することから, 葉緑体集合が絶対必要であることがわかるが, 2)以下のことから, 葉緑体集合だけでは不十分であり, 多数の核が照射域に集まることこそが, 必要不可欠な条件であるとわかる。集合した葉緑体は光合成を通じてエネルギーを補給することで重要だが, 光形態形成そのものに不可欠なわけではない。集合した核による既存の細胞壁溶解酵素や成長点の形成に必要な物質の合成を経てはじめて枝が作られるのである。では, どのような遺伝子が発現するのか, その発現は青色光によって調節されているのかは, 将来の重要な研究課題である。

どのようにして枝の発生位置がほぼ照射域の中央に決定されるかという点もおもしろい課題である。それはすべての核からの距離の和が最小となる部位なのか, それともmRNAの濃度が最大となる部位なのか? 青色光照射域では約2時間後に大きな内向き電流が外向き電流にとって代わり, この内向き電流が持続したときのみ枝が誘導されるという(Kicherer 1985)。この内向き電流葉成長点でのものと相同であると考えられる(Kataoka and Weisenseel 1988)。2時間後に電流流入が起こることは, 集合した核によって新しく作られたイオンチャンネル分子が早くも原形質膜へ展開されたことを意味するかもしれない。分子生物学手法を導入してこれらを明らかにしようとしている。核微小管複合体を動かす原形質の中のモータータンパクの実体とその機構を明らかにすることも急がれる課

題である。

多核細胞は核分裂をせずに形をつくれる

さて, この光形態形成反応で働いている原理は, 多細胞生物にはない全く異なるものであることに気がつかれただろうか? ふつう, 多細胞植物の形態形成では分裂組織の新生が必要である。つまり, 新しい器官や組織を作るためには, その場所に核分裂と引き続く細胞分裂によって原基が造られなければならない。私たちは, これを当然のことと受け止めてきた。しかし, 新しい形を作るために本当に必要なことは細胞分裂そのものではなく, 多量に必要な蛋白質を作るための核を集めることであるかもしれない。多細胞生物では狭い領域に必要な数の核を集めるには細胞分裂をするしかない。一方, 多核細胞は核間に仕切がないので, 必要な核密度を隣接領域から核をかき寄せることで簡単にすばやく達成することができる。細胞周期を回転させてつぎのM期を待つ必要はない。これは多核細胞にしかできない芸当であるが, この能力こそが, 多核細胞が存在する理由であり, 生態的に有利な形質ではなからうか? 私たちの筋肉も多核細胞になっている。素速い運動をするにも, 多核である方が便利であるに違いない。最近阿形(2002)は, 扁形動物プラナリアの全能性幹細胞は体内を動き回り増殖しているが, 不適な環境条件になると多くの全能性幹細胞は死滅するものの, 生き残った耐性のある幹細胞が増殖し個体が新しい環境に適応できることを見いだした。そこで, 彼はこれは細胞レベルの適応であると主張している。もちろんプラナリアは多核細胞ではないが, フシナシミドロのような多核細胞でもし類似の現象があれば, それは細胞レベルどころか, 核レベルの適応を見ることになる。

フシナシミドロなど多核細胞の光細胞形態形成反応についてさらに詳しくは以下の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

- 阿形清和. 2002. 21 世紀のプラナリア研究 (1). 科学 72 : 164-168.
- Blatt, M. R. 1983. The action spectrum for the chloroplast movements and evidence for blue-light-photoreceptor cycling in the alga *Vaucheria*. *Planta* 159:267-276
- Blatt, R., Briggs, W. R. 1980. Blue-light-induced cortical fiber reticulation concomitant with chloroplast aggregation in the alga *Vaucheria sessilis*. *Planta* 147:355-362.
- Blatt, M. R., Weisenseel, M. H. 1980. Blue light stimulates a local electric current efflux in the alga *Vaucheria sessilis*. *Carnegie Inst. Wash. Year Book* 1979:123-125
- Briggs, W. R., Blatt, M. R. 1980. Blue light responses in the siphonaceous alga *Vaucheria*. In *The Blue Light Syndrome*. (ed. Senger, H.) pp. 261-268, Springer Verlag, Berlin.
- Kataoka, H. 1975a. Phototropism in *Vaucheria geminata* II. The mechanism of bending and branching. *Plant Cell Physiol.* 16:439-448.
- 片岡博尚 1981a. 葉緑体の定位運動 In 光運動反応. 古谷雅樹編. pp. 206-241. 共立出版, 東京.
- 片岡博尚. 1999. フシナシミドロにおける屈光性と分枝誘導の光シグナリング. In 光シグナルトランスダクション. 蓮沼仰嗣・木村成道・徳永史生編. pp. 80-88. シュプリンガーフェアラーク東京, 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.
- Kicherer, R. M. 1985. Endogene und blaublicht-induzierte Ionenströme bei der Alge *Vaucheria sessilis*. Dissertation to Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg.
- Mineyuki, Y., Kataoka, H., Masuda, Y., Nagai, R. 1995. Dynamic changes in the actin cytoskeleton during the high-fluence rate response of the *Mougeotia* chloroplast. *Protoplasma* 185: 222-229.
- Ott, D. W. 1992. The role of cytoskeleton in organelle translocation in *Vaucheria longicaulis*. In *The Cytoskeleton of the Algae*. Ed. By Menzel, D. M., pp. 255-272. CRC Press, Boca Raton, Ann. Arbor, London, Tokyo.
- Takahashi, F., Hishinuma, T., Kataoka, H. 2001. Blue light-induced branching in *Vaucheria*. Requirement of nuclear accumulation in the irradiated region. *Plant Cell Physiol.* 42: 274-285.

(東北大学大学院生命科学研究科)