

「環境要因による植物の成長制御」

客員研究員 増田芳雄

はじめに

動物のように移動できない植物は環境要因の変化に敏感に反応しながら生活している。そのとき、植物ホルモンが環境信号を仲介するエフェクターとして働いていることが知られている。その意味において今日はまずホルモン、とくにオーキシンの発見に至る歴史的経過を説明し、環境要因としては重力をとりあげ、さらにわれわれの主食として重要であり、また他の穀類と環境に対する反応の異なるイネの成長を考察し、最後に植物細胞に対するオーキシンの作用に関する研究の現状について述べることにしたい。

1. オーキシンの発見に至る歴史的経過

「種の起源」で知られるCharles Darwinは晩年、植物の成長、運動の研究でも偉大な足跡を残した。すなわち、光屈性の研究である (Darwin, 1880)。暗所においた黄化オートムギ幼葉鞘に一方から光を当てると、幼葉鞘は光の方向に屈曲する。このとき幼葉鞘の先端を黒紙で覆って光が当たらぬようにすると、屈曲する部分に光が当たっても幼葉鞘は屈曲しない。この事実からDarwinは、一方から照射された光は幼葉鞘の“先端”で感受され、光の刺激は先端から屈曲する伸長部へ伝え、光屈性を引き起こすと結論した。

この刺激伝達の本体についてはその後長年理解されないまま20世紀まで時が経過した。1910年に至り、デンマークの植物学者ボイセン・イエンセン (P. Boysen-Jensen) は幼葉鞘の先端部を切除すると一方から光を照射しても幼葉鞘は屈曲しないが、切り取った先端部をもとの位置に戻して光を照射する、あるいは先端部と幼葉鞘の間に寒天片を挟んでも、幼葉鞘は光屈性を示すという画期的な発見をした。すなわち、彼の発見の重要な点は、先端部で感受された光刺激は傷口を通るだけでなく、寒天をも通過する、という事実で、伝達される環境の刺激はある種の物質であることを明かにしたのであった。

ボイセン・イエンセンは極めてすぐれた植物学者で、光屈性のような植物成長生理学的な研究において画期的な成果を挙げたのみならず、その植物生態学的研究においても後世に残る業績を残した。すなわち、これらの異なった分野における研究は次の2つの著作によって発表された。

1. Die Stoffproduktion der Pflanzen (1932)

2. Die Wuchsstofftheorie und ihre Bedeutung für die Analyse des Wachstums und der Wachstumsbewegungen der Pflanzen (1939)

はじめの研究は植物の物質生産を世界で初めて定量的に取り扱ったもので、この分野の後世の発展に著しく寄与した (門司正三、野本宣夫訳、1982)。

ボイセン・イエンセンの研究に続き、1919年、ハンガリーのパール (A. Pál) は、暗所において幼葉鞘の先端部を切除し、その先端部をもとの位置より片方に寄せて置くと、光を照射し

なくても幼葉鞘が屈曲することを発見した。すなわち、先端部から何等かの情報が傷口をとって下方に伝達され、それによって幼葉鞘の先端部を置いた側の成長が促進され、その結果、屈曲がおこると結論された。パールは、ボイセン・イエンセン同様、この情報がある種の物質と考え、これを“相関担体” (correlation carrier) と名付けた。これらのボイセン・イエンセンおよびパールによって得られた成果はやがて1928年、オランダのウエント (F. W. Went) の発見を導いた。すなわち、ウエントはオートムギ幼葉鞘先端部を切除し、これを寒天片に置き、先端部から成長を促進する物質、すなわち相関担体を拡散によって集めようと試みた。ウエントは先端部を切除した幼葉鞘の片側に寒天片を置いたところ、その側の成長が促進されて幼葉鞘は屈曲した。このようにウエントの研究は成功し、寒天片による屈曲の度合は、寒天片に置いた幼葉鞘先端部の数に比例して大きくなることがわかった。後に、彼は寒天片に含まれるオーキシンの量が幼葉鞘の屈曲と比例関係にあることを確かめ、この屈曲をオーキシンの生物検定法として確立し、「アベナ (オートムギの学名 *Avena*) 標準屈曲法」として長く研究者に利用された。以上、オーキシンの発見に至る光屈性の研究の経過を表1にまとめる。

表1. オーキシンの発見につながるオートムギ幼葉鞘の光屈性の研究の歴史。

Darwin	1880年	光の感受は先端部で、光刺激は伸長部に伝えられる
Boysen-Jensen	1910年	光刺激の伝達は傷口、寒天を通過しておこる
Paal	1918年	伝達される刺激は物質で、“相関担体” と命名
Went	1928年	この物質を寒天片に分離、成長素と命名

こうして最初の植物ホルモンの存在が確認され、分離されるに至った。オーキシンの化学的同定がなされたのは数年後のことであり、高等植物からオーキシンが単離されたのは第二次世界大戦後のことである。しかし、実は植物におけるホルモンの存在はすでに19世紀にドイツの植物学者ザックス (Julius Sachs) によって予言されていた。すなわち、光などの環境要因によって植物器官の分化が左右されるのは、ある種の物質的要因を介しておこる現象と考え、その生産と消長が環境要因によって支配されるとザックスは考え、これを器官形成物質 (Organbildende Substanzen) と名付けた。まさに卓見といえるわけで、19世紀における Darwin と Sachs の研究と卓見がボイセン・イエンセン、パールの発見を導き、そしてウエントの画期的発見につながったといえる。

イネの徒長を引き起こす“馬鹿苗病”から日本人科学者によって発見されたジベレリン、細胞分裂を引き起こすサイトカイニン、気孔の閉鎖や休眠を誘導し、成長を阻害するアブシジン酸、ガス状のホルモンであるエチレン、それに動物のようなステロイドホルモンであるブラシノステロイドなど、現在6種類の植物ホルモンが知られているが (増田芳雄ら、1971; 高橋信孝、増田芳雄、1994)、本稿では詳細は省略する。これらのいずれも、とくにアブシジン酸、エチレンは環境要因のエフェクターとして働くことが知られている。

2. 環境要因としての重力

茎の先端は天に向かい、根は地球の中心に向かい成長する。また、枝や葉、そして側根は一定の角度で斜めに伸びる。植物体を水平位置に置くとこれらの器官は位置変化による重力の加速度の方向を感知して、茎は上方に、根は下方に屈曲して成長する。このような植物器官の重力という環境要因に対する反応を「重力屈性」(gravitropism)と呼ぶ。植物は重力のほか、1.で述べた光、あるいは物理的接触、化学物質、水その他の環境刺激に反応する。刺激の方向に関係する屈曲反応を一般に「屈性」(tropism)といい、刺激の方向に無関係で、器官などの構造により刺激に反応する屈曲を「傾性」(nasty)という(増田芳雄、1987)。傾性には、器官の両側の成長の差による屈曲と、膨圧変化による早い屈曲運動があるが、ここでは触れない。

さて、重力屈性のうち、根におけるものが早くから研究された。ポーランドの植物学者チーシールスキー (T. Ciesielski、図1) は以下のような顕著な研究成果を1872年に発表した。すなわち、(1) 水平位置においた根の下方への(正の)屈曲は、根の伸長部でおこる、(2) 屈曲は伸長部の上側の成長が下側のそれより大きいためにおこる、(3) 根冠を切除すると重力屈性はおこらない、(4) しかし、根冠が再生すると根は再び重力屈性を示すようになる、(5) 一旦水平位置に置いた根を、屈曲の起る前に垂直位置に戻しても、根は水平位置に置いたときに示すであろう方向に屈曲する。



図1. チーシールスキー。

こうしてチーシールスキーは根の重力屈性における根冠の役割および屈曲反応の機構を明かにした。彼の重要な発見は、重力の刺激を感受するのは根冠であること、感受された重力の刺激は成長部に伝えられること、その結果おこる屈曲反応は根の成長部における両側の不均等な成長の結果である、という主な3点を見事に解明した。

その後の多くの研究で、根冠には平衡細胞と呼ばれる一群の細胞集団があり、これらの細胞は膜で囲まれたデンプン粒、すなわちアミロプラスト (amyloplast) という細胞小器官を持つ

ており、このアミロプラストが重力加速度の方向に応じて細胞内を移動することが刺激の感受となることが明かになってきた。アミロプラストの細胞内の移動がなぜ重力刺激の感受につながるのかについては多くの植物学者が研究してきた。なかでも、セイヨウカラシナの根における重力屈性を研究しているドイツのジーヴァース (A. Sievers) らは以下のような仮説を提唱した (Sievers and Hejnowicz, 1995)。すなわち、平衡細胞中ではアミロプラストは、核や膜系 (原形質膜、小胞体) と繋がった微小繊維 (microfilament) によって吊り下げられているため、重力加速度の方向に対し、上の繊維は引っぱられ、下の繊維は弛んでいる。もし、重力の方向が変わると、引っぱられたり、弛んだりする繊維も変わる。これが重力感受の機構であるという (図2)。幼葉鞘における重量感受と伝達については、古くは大野直枝のすぐれた研究がある (Ohno, 1908)。

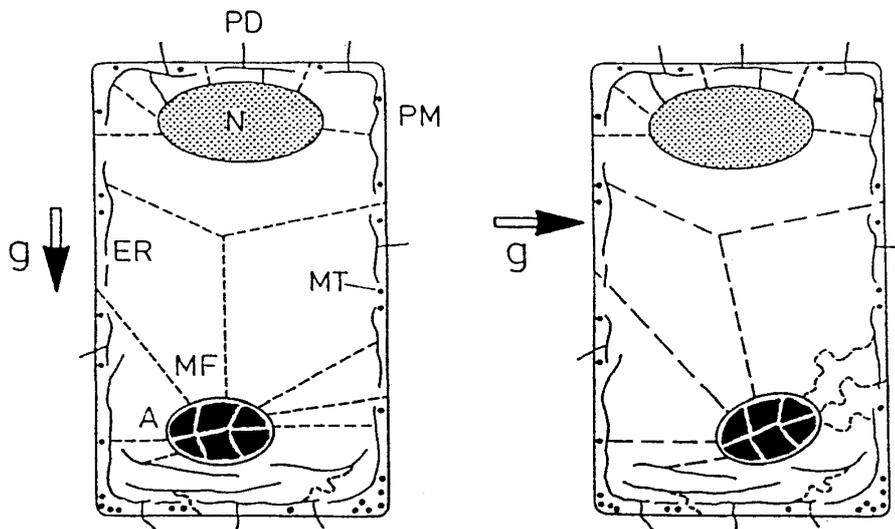


図2. 根冠の平衡細胞におけるアミロプラストの移動と微小繊維 (SieversとHejnowicz, 1995)。

A: アミロプラスト、ER: 小胞体、MT: ミトコンドリア、N: 核、PD: 原形質連絡、PM: 原形質膜、g: 重力の方向。

一般に、屈性反応は：

- (1) 刺激の感受
- (2) 刺激の伝達
- (3) 反応

の3段階から成っている。根における (1) は上に述べたように理解されているが、(2) に関しては現在でもまだ議論が一定していない。しかし、一つの仮説としては例えばスイスのピレー (P. E. Pilet) の提唱するものがある (Pilet, 1977, 1981; 図3)。すなわち、根冠では成長阻害ホルモンであるアブシジン酸 (ABA) が生成され、重力加速度の方向によって基部方向への移動が変化する。水平位置においた根では、ABAは下側に多く分布するためその部分の成長が上側より阻害され、その結果屈曲がおこるといふ。一般に、根におけるオーキシンは茎葉で生

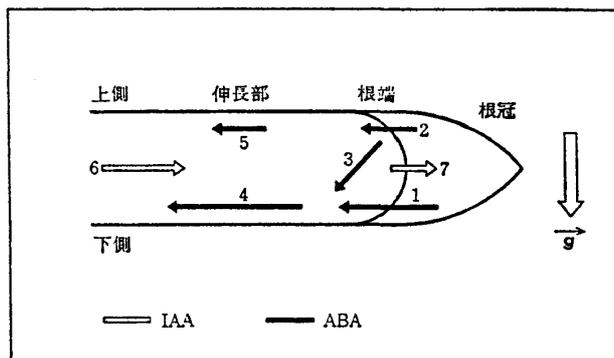


図3. 水平位置に置いたトウモロコシ根における2種類のホルモンの移動 (Pilet, 1977)。
成長阻害ホルモンABAの生成は根冠下側で多い (1+2)。その横移動は根端においてのみおこる (3)。その結果、ABAの分布は不均等になり (4+5)、重力屈性がおこる。また、オーキシンIAAが茎葉から根へ達し、求頂的に移動し (6+7)、根冠に蓄積する。

産されたものが求基的に移動したもので、根ではオーキシンは中心柱を通過して先端部、根冠に達する、と考えられている。しかし、幼葉鞘などと異なり、根ではオーキシンは屈性そのものには直接関係ないとピレーは考えている。これに反し、根の重力屈性における刺激伝達の役目はABAでなく、オーキシンIAAが担っていると考え人もいる。一般に根に対しては、茎で促進的な濃度のオーキシンは阻害的に作用するので、これが根の下側の成長を阻害するため屈曲が起るといふ。また、オーキシンによって他の阻害ホルモンであるエチレンが生成され、そのエチレンが根の下側の成長を阻害するため屈曲がおこる、と考える人もいる。根における植物ホルモンの作用については多くの研究が行われているが (たとえば総説、谷本英一、1996)、このように、刺激伝達に関しては現在のところまだ十分に理解されていない。

茎や幼葉鞘の重力屈性における (1) 重力の感受機構もよくわかっていない。これら地上器官には根における平衡細胞をもつ根冠のような特殊な部分がないが、先端に限らず、基部にいたるまで重力の刺激を感受する能力をもっている。一つの可能性は、維管束の回りに「澱粉鞘細胞」があり、これらの細胞内にはデンプン粒が存在するので、これらの細胞が根における平衡細胞の役割を担っていると思われる。光屈性の場合と同様、地上部における重力屈性反応を引き起こす刺激伝達の役割を果たしているホルモンはオーキシンであるという実験的証拠は古くから得られている (たとえば Iwami and Masuda, 1976)。

3. クリノスタット (clinostat)

私たちが地球上で研究する限り、常に $1xg$ の重力の加速度の下にある。したがって、重力屈性の研究を行うとき、対照として $0xg$ の状態を作ることには地上では不可能である。 $0xg$ に近い状態を得るためには宇宙空間において実験をしなくてはならない。事実、宇宙科学の進歩とともに、スペースシャトルにおいて実験が行われるように現在ではなってきた。しかし、宇宙実験の機会はあまり多くないし、研究者が宇宙に行って研究することも簡単にはできない上、宇

宙実験には膨大な費用がかかる。19世紀以来、地上で疑似無重力状態をシミュレートする試みが行われてきたが、もっとも普及した方法はクリノスタットを用いる方法である。はじめイギリスの園芸家ナイト (T. A. Knight) は1806年、回転する水車に植物体を固定して重力と遠心力を相殺して疑似無重力状態を作る試みをしたが、彼は重力の加速度を遠心力と同様、基本的には同じ“力”であることを認識するという卓見を持っていた (Knight, 1841)。その後、水平に置いた軸を1分間に2-3回転というゆっくり回転させて重力を相殺する装置をドイツのザックスが最初に作り (1882)、さらにペファー (W. Pfeffer 1881) が改良した一軸のクリノスタットは今世紀になっても広く用いられてきた (図4)。

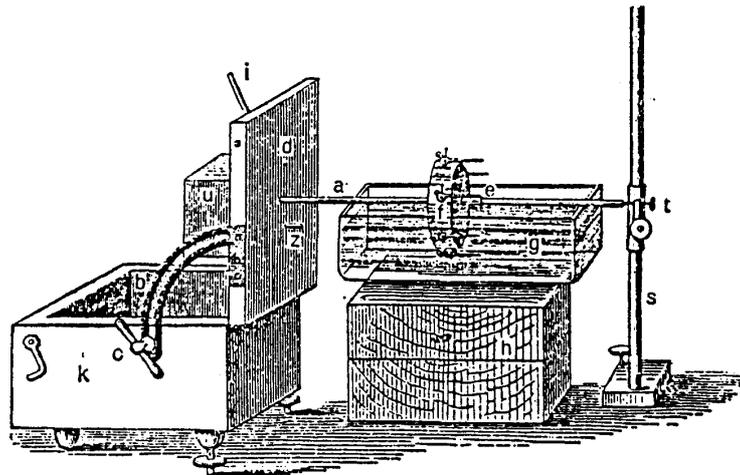


図4. ペファーのクリノスタット。

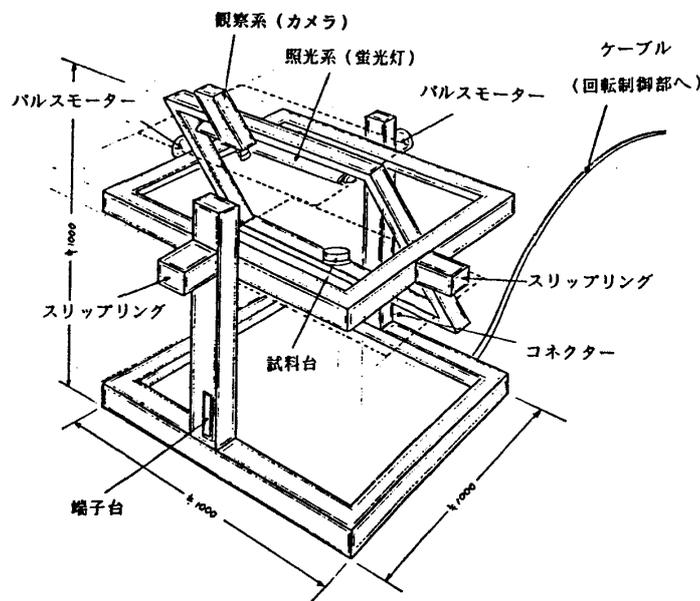


図5. 3次元クリノスタット。

一軸を回転させる彼等のクリノスタットは、水平に置いた植物軸 (茎や根) に万遍なく重力加速度がかかるので、植物軸は重力の方向が一定しないため、反応することなく、屈曲しない。しかし、この場合、重力の加速度は2次元方向から植物体にかかっているため、より良いシミ

ュレーションを得るためには、2次元でなく3次元方向で重力を相殺するほうが良いことになる。このような発想で、私たちは大阪市立大学理学部植物生理学研究室において、文部省宇宙研究所の協力を得、軸2本を直交させ、コンピューターを用い、乱数表によって2本の軸を回転させ、3次元方向に重力加速度を相殺する新しい3次元(3-D)クリノスタットを試作した(Hoson et al. 1992b、図5)。ジーヴァースらのセイヨウカラシナ根を用いた宇宙実験D-1ミッションにおいて得られた平衡細胞の反応と、私たちの3-Dクリノスタットを用いて得られた平衡細胞における反応が極めて類似していたので、地上で疑似微小重力をシミュレートする実験には私たちの3-Dクリノスタットが十分利用できることがわかった(Hoson et al., 1997)。現在この新クリノスタットはしだいに多くの研究機関で製作され、地上における研究に広く用いられるようになってきている。

4. イネ幼葉鞘の成長

以上、重力屈性につて考察し、環境刺激の感受と伝達について今までの研究を振り返ってきた。環境刺激の結果おこる反応は成長反応である。屈性の場合それは器官両側の不均等な成長速度のためであるが、以下に特殊な成長を示すイネ幼葉鞘を用いて行った私共の研究成果について述べたい。

半水生植物であるイネは重要な穀類で、とくにわが国ではその生理、遺伝などがくわしく研究されている(Masudaらの総説、1998)。イネはオートムギ、コムギあるいはトウモロコシなど他の穀類植物と異なった特殊な成長を示す。すなわち、半水生であるため水中においてその幼葉鞘は気中におけるより早い成長を示す(図6)。しかし、水中に空気を送るとイネ幼葉鞘の成長は阻害され、気中に近い成長しか示さない。イネ幼葉鞘がなぜ水中でよく成長するかに

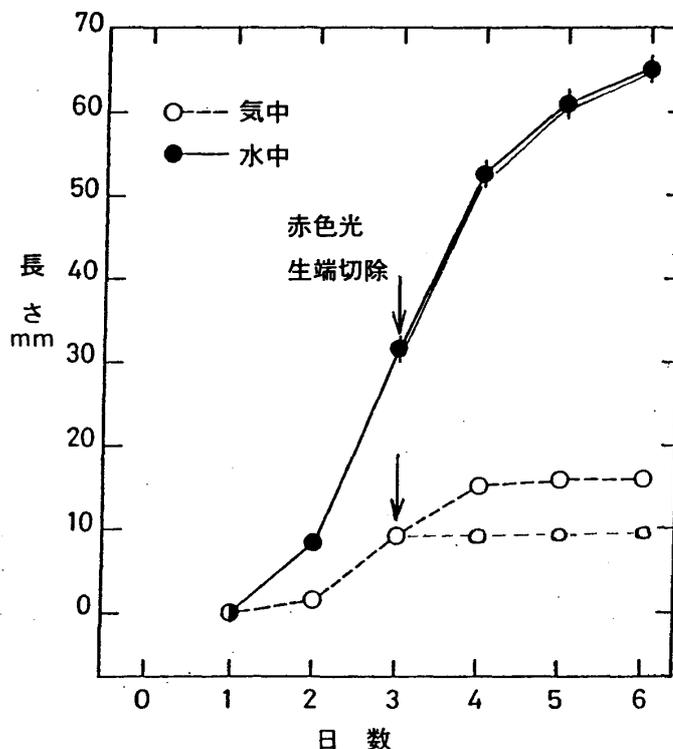


図6. 気中および水中におけるイネ幼葉鞘の成長。

については幾つかの環境要因の違いによることが考えられる。すなわち、(1) 酸素分圧が小さい、(2) エチレンが発生する、(3) 浮力がかかり自重が約6分の1になる、などが考えられる。幼葉鞘の光などに対する反応も水中では気中とは異なる。たとえば、赤色光は気中で成長する幼葉鞘の成長を急速に阻害するが、水中では赤色光の成長阻害作用は認められない (Pjon and Furuya, 1974)。また、気中で成長中の幼葉鞘の先端を切除してオーキシンの供給を絶つと、成長は直ちに停止するが、水中で裁頭 (先端切除) しても幼葉鞘は無傷のものと同じ速度で成長を続ける (Masuda et al., 1970)。

上述の水中における環境要因のいずれか、あるいはすべてにより、幼葉鞘は水中で速やかに成長するが、それは刺激伝達と、それによって生ずる成長反応の結果である。まず、刺激伝達を担う植物ホルモンの量の変化についてみると、以下のようになる。かつて東北大学の大脇頼子 (Ohwaki, 1970) は、水中生育の幼葉鞘の含むオーキシシン (IAA) 量のほうが気中のそれより多いことを報告した。彼等の結果はWentのアベナ試験法という生物試験を用いてIAAの定量を行った。私たちは機器分析を用いて改めてこれらの幼葉鞘におけるIAA量を定量したところ (Hoson et al. 1992a)、成長速度の大きい水中型のイネ幼葉鞘のIAA量の方が気中のそれより小さいことがわかった (図7)。私たちの結果は、水中におけるイネ幼葉鞘の早い成長はオー

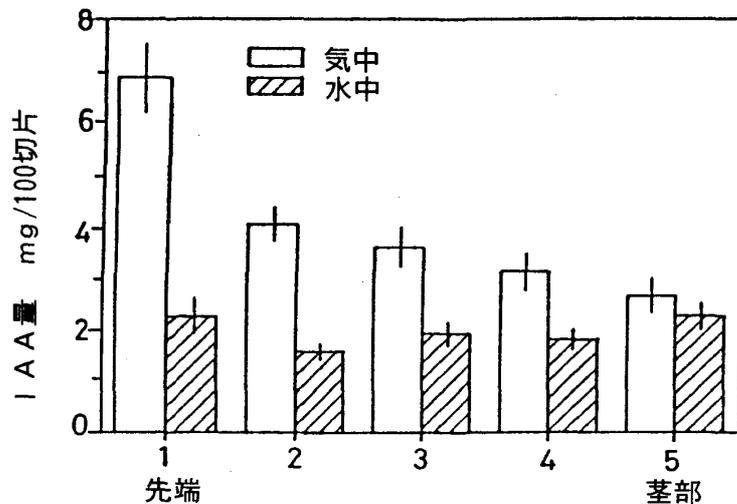


図7. 気中および水中で生育するイネ幼葉鞘におけるIAA量 (Hoson et al. 1992)。量。

キシンの量が多いためでないことを示唆している。考え方を変え、この植物は気中では成長が阻害されている、という可能性を調べるため、次に阻害ホルモンであるABA量の定量を行った (Hoson et al., 1992b)。その結果を図8に示すが、予想どおりABAの量は水中より気中において成長する幼葉鞘において高かった。

さらに、細胞成長において重要な働きをしている細胞壁にも水中、気中両型の幼葉鞘に違いが見られた。すなわち、幾つかの細胞壁の変化のうち、細胞壁多糖類と結合して架橋を作り、力学的に伸展性を低下させるフェノール化合物のあり方に違いが見られた。細胞壁に存在し、

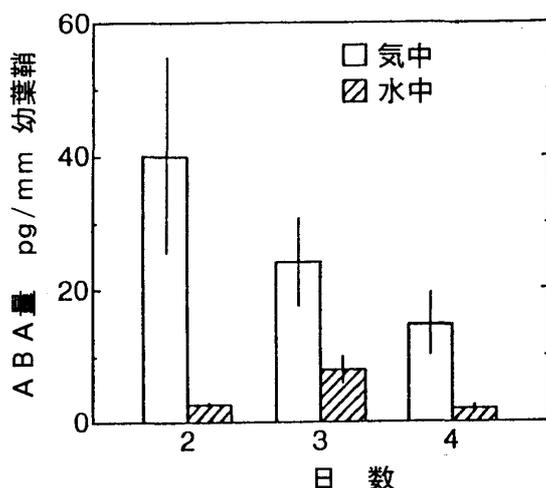


図8. 気中および水中で生育するイネ幼葉鞘におけるABA量 (Hoson et al., 1993)。

多糖類分子とエステル結合するフェノール化合物のうち、フェルラ酸 (FA) および架橋を作った二量体となったジフェルラ酸 (DFA) の量を比較すると、水中型にくらべ気中型の幼葉鞘の細胞壁には多量のFA およびDFAが含まれていた (Tan et al., 1991, 1992; 総説は、神阪盛一郎, 1989; 図9)。これらの結果から、半水生植物イネの幼葉鞘は水中においてよく成長するが、気中においては阻害ホルモンを多量に合成し、成長が阻害されるが、その一つの原因は細胞壁多糖類分子と結合したフェノール化合物フェルラ酸の架橋による細胞壁の硬化によるものと推察される。FAからDFAへの架橋生成は過酸化酵素によって触媒されるので、水中にくらべ酸素の豊富な気中ではこの過酸化反応が起り易いとも考えられる。

さらに、穀類植物の幼葉鞘細胞壁に多い非セルロース性多糖類のうち、細胞壁の力学的性質に関係の深い β -グルカンの量が水生型幼葉鞘細胞壁では成長中に部分分解されやすこともわかり、このことも水中型幼葉鞘の細胞壁が伸展しやすい原因と考えられる (Zarra and Masuda, 1979)。

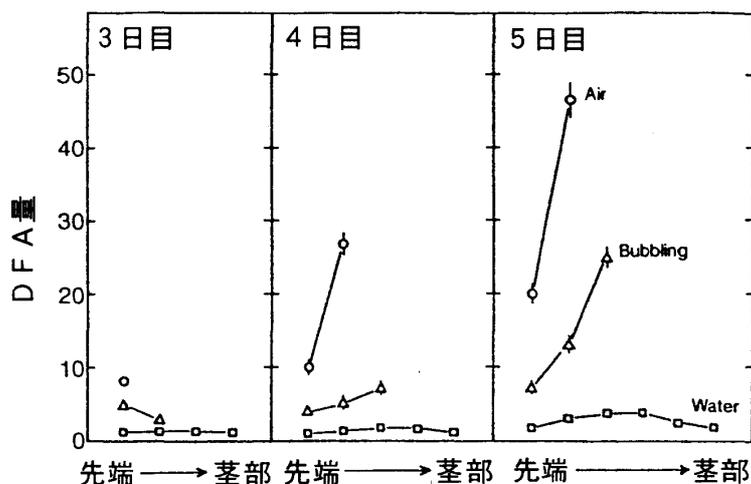


図9. 気中および水中で生育するイネ幼葉鞘細胞壁におけるDFA量の変化 (Tan et al., 1992)。

5. 細胞成長に対するオーキシンの作用

植物の成長に影響する環境要因の作用は、上に述べたように、刺激の感受、刺激の伝達、そして最後に反応として現われるが、この反応は一般には成長反応である。そして、この成長反応の調節は多くの場合、ホルモンによって行われる。私が長年取り組んできた課題はホルモン、とくにオーキシンの細胞成長に対する作用であった。

細胞成長は基本的には液胞液の浸透圧による吸水で起るが、これを制限するのは細胞壁の力学的性質である（山本良一、1999）。細胞壁が力学的に伸展しやすいと細胞は早く成長するが、それはとくにオーキシンによって引き起こされる。1874年に初めて細胞壁の力学的性質を測定したのはオランダのドフリース（Hugo de Vries）であった。しかし、オーキシンが細胞壁の力学的性質を変化させる（緩める）ことを最初に発見したのはやはりオランダのハイン（A. N. J. Heyn）で、それは1930年のことであった。1年遅れて1931年にドイツのゼーディング（H. Söding）も同様の発見を行った。こうして、20世紀に入り、多くの植物学者がいろいろな方法を用いて、結局のところハインと同様の結論を得た。

彼等の方法、すなわち器官切片を曲げる、引っばるなどして可逆的および不可逆的変形を測定する方法では、変形が大きい場合は細胞壁が伸び易く、小さい場合は伸び難いことはわかるが、その変化の原因の解析にはこれらのパラメーターだけでは不十分である。私たちは力学的変化を引き起こす背景としての多糖類分子の変化を推定し、両者の対応を知るため、物理的に解釈可能な方法を求めた。その結果、細胞壁が粘弾性をもつことを利用し、モデルを用いて細胞壁の応力緩和を研究した（Yamamoto et al., 1970）。自動引っばり試験機を用いて、急速に細胞壁資料に歪（伸張）を与えたときに資料に応力が生じるが、一定の応力が得られたときに引っばりを停止すると、生じた応力は指数関数できに緩和する（図10左）。したがって、応力緩和は対数時間に対して直線的に起り、細胞壁の応力緩和はマックスウェルの粘弾性モデルを用いて解析することができ、このときの応力は次の式で表わすことができる（Yamamoto et al., 1974；総説、たとえば増田芳雄、1990）：

$$S = B \log \frac{t + T_m}{t + T_o} + C$$

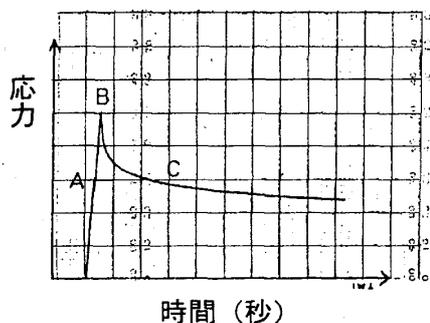
(Sは応力、tは時間、Bは緩和速度、T_mは最大緩和時間、すなわち緩和の終了する時刻、T_oは最小緩和時間、すなわち緩和の始まる時刻、Cは残存応力)（図10右）。私たちの行った多くの実験から、T_oの値は細胞壁の伸展能力を表わし、この値がオーキシンによって速やかに小さくなることが判った（たとえば Masuda, 1978, 1990）。一般に応力緩和時間は緩和を示す粘弾性体の[粘性/弾性率]を表わすので、T_o値が低下することは、粘性が低下するか、あるいは弾性が大きくなるかの、あるいは両者が同時に起ることを意味する。実験によって調べると、オーキシンによって成長する茎や幼葉鞘の細胞壁ではオーキシンはその弾性を増加させることはなく、むしろ粘性を低下させ、このとき非セルロース性多糖類分子の平均分子量を低下させることがわかった（Sakurai et al., 1979）。この事実は、オーキシンの働きにより、何等かの機構により特定の細胞壁多糖類分子の分解や転移を触媒する酵素の合成あるいは活性化が起り、その結果、細胞壁の力学的性質が変化し、細胞の吸水を引き起こす、という成長の機作が考えら

$$S = \gamma \cdot G \cdot \exp(-t/\tau) = S_0 \exp(-t/\tau)$$

ここで S : 応力, γ : 歪, G : 弾性率, t : 時間,

S_0 : $t = 0$ のときの応力, τ : 緩和時間。

τ は η/G (η : 粘性)



$$S = B \cdot \log \frac{t + T'_m}{t + T'_0} + C$$

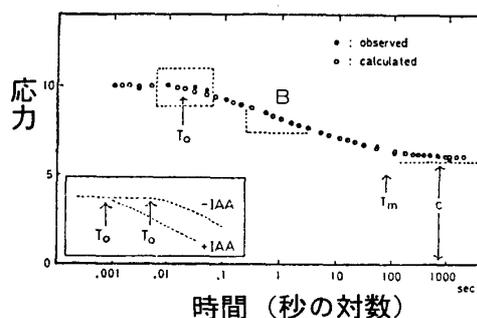


図10. 応力緩和曲線（左）と対数時間軸に対する応力緩和とその解析（Yamamoto et al. 1974）

れる。事実、これらの変化に関与する酵素の同定やその合成の調節機構も次第に明かにされつつある（たとえば Hoson et al., 1991, 1992a; Nishitani and Tominaga, 1992；総説、保尊隆享、1990；西谷和彦、1993、桜井直樹、1994；神阪盛一郎、1994など）。また、成長が継続するためには細胞の容積拡大とともに細胞壁成分の合成も伴っていることが実験的に知られている（Inouhe et al., 1987）。

むすび

以上重力などを例として概観したように、植物は常に各種の環境要因の影響のもとに生存しており、その変化に対応する戦術を獲得している。その機構、すなわち環境要因変化の刺激は植物によってまず感受され、次にこの刺激は伝達され、そして植物は反応する。第1のステップには感受デンプン粒（重力）あるいは色素（光）などが関与し、第2のステップではホルモンが刺激伝達の役割を担っていることが多い。そして最終的に植物の環境刺激に対する反応は、早い膨圧変化によるものを除き、成長の変化という表現によっておこる。しかし、第1と第2のステップはどのように連携しているのかはまだ十分に判っていないし、ホルモンによる成長の調節に基本的な役目を果たしている細胞壁の変化の実態はかなり判ってはきたが、細胞壁構成分子のくわしい構造変化とそれに関与する酵素、さらにこれら酵素反応に対するホルモンの作用機構に関しては不明な点が多く残っている。

現在、世界の研究者たちが分子生物学の手段を取り入れて活発に研究を続けているので、近い将来、植物の環境要因に対する反応と、成長の制御の機構も理解されると期待される。

謝辞

私の半世紀近い植物成長生理学の研究生活を支え、協力してくれた大阪市立大学および帝塚山短期大学の同僚、大学院学生諸君、実験助手の皆さんにこの機会に厚くお礼申し上げる。また、研究費を提供してくれた大阪市、帝塚山学園、文部省、日本学術振興会、山田科学振興財団、その他に感謝の意を表したい。また、定年退職にあたり講演会「生物学者が見た環境」を開催し、私たちの研究の一端を述べる機会を与えて頂いた帝塚山学園人間環境科学研究所に感謝する。

引用文献

- Boysen-Jensen, P. (1910) Über die Leitung des phototropischen Reizes in Avena Koleoptilen. Ber. Deut. Bot. Ges. 28:120.
- Ciesielski, T. (1872) Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Beitr. Biol. Pflanzen 1:1–30.
- Darwin, C. (1881) The Power of Movement in Plants. D. Appleton & Co., New York.
- de Vries, H. (1874) Über die Dehnbarkeit wachsender Sprosse. Arbeit. Bot. Inst. Würzburg 1:5191-545.
- Heyn, A. N. J. (1930) On the relation between growth and extensibility of the cell wall. Proc. Roy. Acad. Amsterdam 33:1045-1058.
- Hoson, T., Y. Masuda, Y. Sone and A. Misaki (1991) Xyloglucan antibodies inhibit auxin-induced elongation and cell wall loosening of azuki bean epicotyls but not of oat coleoptiles. Plant Physiol. 96:551-557.
- Hoson, T., Y. Masuda and D. J. Nevins (1992a) Comparison of the outer and inner epidermis. Inhibition of auxin-induced elongation of maize coleoptiles by glucan antibodies. Plant Physiol. 98:1298-1303.
- Hoson, T., S. Kamisaka, Y. Masuda and M. Yamashita (1992b) Change in plant growth processes under microgravity conditions simulated by a three-dimensional clinostat. Bot. Mag. Tokyo 105:53-70/
- Hoson, T., Y. Masuda and P. E. Pilet (1992) Auxin content in air and water grown rice coleoptiles. J. Plant Physiol. 139:685-689.
- Hoson, T., Y. Masuda and P. E. Pilet (1993) Abscisic acid content in air and water grown rice coleoptiles. J. Plant Physiol. 142:593-599.
- Hoson, T., S. Kamisaka, Y. Masuda, M. Yamashita and B. Buchen (1997) Evaluation of the three dimensional clinostat as a simulator of weightlessness. Planta 203:187-197.
- 保尊隆享 (1990) オーキシシンによる細胞壁代謝の調節。植物の化学調節、25：40–56。

- Inouhe, M., R. Yamamoto and Y. Masuda (1987) UDP-Glucose level as a limiting factor for IAA-induced cell elongation in *Avena* coleoptile segments. *Physiol. Plnat.* 69:49-54.
- Iwami, S. and Y. Masuda (1976) Distribution of labeled auxin in geotropically stimulated stems of cucumber and pea. *Plant Cell Physiol.* 17:227-237.
- 神阪盛一郎 (1989) 細胞壁中の多糖-フェルラ酸複合体の構造と機能。植物の化学調節、24 : 82-93。
- 神阪盛一郎 (1994) 植物の形態形成における細胞壁の役割。遺伝、別冊6号、25-32頁。
- Knight, T. A. (1841) A selection from the physiological and horticultural papers. London.
- Masuda, Y., C. J. Pjon and M. Furuya (1970) Phytochrome action in *Oryza sativa* L. V. Effect of decapitation and red and far-red light on cell wall extensibility. *Planta* 90:236-242.
- Masuda, Y. (1978) Auxin-induced cell wall loosening. *Bot. Mag. Tokyo, Special Issue* 1:103-123.
- Masuda, Y. (1990) Auxin-induced cell elongation and cell wall changes. *Bot. Mag. Tokyo* 103:345-370.
- Masuda, Y., S. Kamisaka and T. Hoson (1998) Growth Behaviour of rice coleoptiles. *J. Plant Physiol.* 152:180-188.
- 増田芳雄、勝見允行、今関英雅 (1971) 植物ホルモン。朝倉書店。
- 増田芳雄 (1987) 植物生理学 (改訂版)。培風館。
- 増田芳雄 (1990) 細胞壁の力学的性質の研究のあと。植物の化学調節25 : 210-213。
- 門司正三、野本宣夫訳 (原著 P. Boysen-Jensen) (1982) 植物の物質生産。東海大学出版会。
- Nishitani, K. and R. Tominaga (1992) Endo-xyloglucan transferase, a novel class of glycosyltransferase that catalyzes transfer of a segment of xyloglucan molecule to another xyloglucan molecule. *J. Biol. Chem.* 267:21058-21064.
- 西谷和彦 (1993) エンド型キシログルカン転移酵素 (EXT) と細胞生長。植物の化学調節、28 : 135-144。
- Ohno, N (1908) Über das Abklingen von geotropisehen and heliotropischen Reizvorgängen. *Jahrb.f.wiss.Bot.*45:601-643.
- Ohwaki, Y. (1970) Diffusible and extractable auxin in relation to the growth pattern of coleoptiles. *Sci. Rep. Tohoku Univ. IV Ser.* 35:91-99.
- Páal, A. (1919) Über phototropische Reizleitungen. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 32:499-502.
- Pfeffer, W. (1881) Pflanzenphysiologie, ein Handbuch. Leipzig.
- Pilet, P. E. (1977) Growth inhibitors in growing and geostimulated maize roots. in "Plant Growth Regulation" ed. P. E. Pilet, Springer Verlag, pp.115-128.
- Pilet, P. E. (1981) Root cell gravireaction: hormone interaction. *The Physiologist*, 24S:25-28.
- Pjon, C. J. and M. Furuya (1974) Phytochrome action in *Oryza sativa* L. VII. Effect of light and aeration on coleoptile growth under submerged conditions. *Plant Cell Physiol.*

15:663-668.

Sachs, J. (1882) Vorlesungen über pflanzenphysiologie. Leipzig.

Sakurai, N., K. Nishitani and Y. Masuda (1979) Auxin-induced changes in the molecular weight of hemicellulosic polysaccharides of the *Avena* coleoptile cell wall. *Plant Cell Physiol.* 20:1349-1357.

桜井直樹 (1994) 植物細胞壁の伸長に伴う変化。植物の化学調節、29 : 65-78。

Sievers, A. and Z. Hejnowicz (1995) Gravierperzeption und das Cytoskelett. *Jahrb 1994 Deut. Akad. Naturfors. Leopoldina (Halle/Saale) LEOPOLDINA(R 3) 40 : 257-266.*

Söding, H. (1931) Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile. *Jahrb. wiss. Bot.* 74:127-151.

高橋信孝、増田芳雄 (編著) (1994) 植物ホルモンハンドブック (上下)。培風館。

Tan, K. S., T. Hoson, Y. Masuda and S. Kamisaka (1991) Correlation between cell wall extensibility and the content of diferulic and ferulic acids in cell walls of *Oryza sativa* coleoptiles grown under water and in air. *Physiol. Plant.* 83:397-403.

Tan, K. S., T. Hoson, S. Kamisaka and Y. Masuda (1992) Rice coleoptile growth under water and in air-Possible effect of buoyancy on growth and cell walls. *Human and Environm. Sci.* 1:141-149.

谷本英一 (1996) 植物の根に関する諸問題 (38) — 植物ホルモンによる生長制御。農業および園芸、71 : 1037-1043。

Went, F. W. (1928) Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. trav. bot. neerl.* 25:1-116.

Yamamoto, R., K. Shinozaki and Y. Masuda (1970) Stress-relaxation properties of plant cell walls with special reference to auxin action. *Plant Cell Physiol.* 11:947-956.

Yamamoto, R., K. Maki and Y. Masuda (1974) Auxin and hydrogen ion actions on light-grown pea epicotyl segments. III. Effect of auxin and hydrogen ions on stress-relaxation properties. *Plant Cell Physiol.* 15:1027-1038.

山本良一 (1999) 植物細胞の生長。培風館。

Zarra, I. and Y. Masuda (1979) Growth and cell wall changes in rice coleoptiles growing under different conditions. I. Changes in turgor pressure and cell wall polysaccharides during intact growth. *Plant Cell Physiol.* 20:1117-1124.