

植物の運動に関する生理学的研究

阿 部 武（福島県立棚倉高等学校教諭）

はじめに

植物は動物に比べあまり運動しないと考えられているが、注意深く観察すると、ハエジゴクやオジギソウのように、活発に運動する植物がみられる。これらの植物では運動に先立ち、動物の神経と同様の電気を発生し、伝導し運動が引き起こされる。さらにハエジゴクでは20秒以内に感覚毛を2度刺激しないと捕虫葉が閉じないなど、原始的な「記憶」の様な現象さえ見出されている。

植物の運動の原動力は、木化していない細胞壁の収縮力と考えられる。ホウセンカやカタバミの実がはじけ、遠くまで種子が飛ばされるのも、この細胞壁の収縮力であるが、この運動は1回限りであり、細胞が死んでも生じる運動で、電気発生を伴わない。またアサガオやキュウリの巻きヒゲの運動や花の開閉運動は、部分的な生長の差により生ずる生長運動で、生きた細胞の反応によるが、くり返しや電気発生は関係しないようである。

この研究で取り扱った運動は、オジギソウに代表されるような、生きた細胞が刺激に反応し、電気を発生し、すばやく反応が起り、一定時間休ませると何度でも操返し反応が生じるグループで、「傾震性膨圧運動」と呼ばれる反応である。この報文では、オジギソウ主葉枕の運動を中心に、サギゴケ柱頭、ヤグルマギク花糸の運動をまじえながら運動のしくみについて考察したい。この研究は福島大学科学教育研究室研究生として昭和43年より小田健二教授の指導を受け行ってきたものである。

1. すばやい運動をする植物

刺激により活発に運動をする高等植物を、運動部位により区分すると、以下ようになる。

(a)葉枕が屈曲する運動

オジギソウに代表されるような運動で、運動部位は中心に木化した固い維管束をもち、囲りを柔

組織（運動細胞）がとりまいていて、枕状をしている。種々の刺激により興奮し、屈曲側の運動細胞が膨圧を減じ、葉や小葉の運動が生じる。この仲間はオジギソウの他に、マイカタバミ、オサバフクロ、などがある。この仲間はすばやい運動の他に、昼夜で葉を開閉する就眠運動も行うものが多い。

(b)捕虫葉が動くもの

ハエジゴクに代表されるような食虫植物の行う運動で、ムジナモやモウセンゴケなどがこのグループである。捕虫葉には感覚毛が数本あり、接触などの機械的刺激で活動電位が発生し、葉身が中央部を中心に左右から折りたたまれるように運動がおこる。この運動は葉身の内側の運動細胞の膨圧が急減することで生じるとされている。

(c)おしべの花糸が短縮する運動

ヤグルマギクが代表で、アザミやヒゴタイなど筒状花をもつキクの仲間の大部分が運動する。この仲間は刺激により、合着した葯の上部から花粉を押し出す運動をし、この時花糸が短縮している。

(d)おしべの花糸が屈曲する運動

メギがこの代表で、ヘビノボラズ、ヒイラギナンテン、マツバボタン、トガクシソウなどがこの仲間である。刺激を受けると花糸が急に内側又は外側に屈曲し、花粉を虫やめしべに押しつけるような運動である。

(e)めしべ柱頭が閉じる運動

サギゴケやノウゼンカズラがこの運動を行う。めしべの柱頭がY字型に開いていて、刺激を受けると閉じる運動で、内側の運動細胞の膨圧が急減する為に生じるものである。またランの仲間でおしべとめしべが合着した「ずい柱」が運動するものもあり、オーストラリア原産のストリディウムも長いずい柱を活発に動かすことで有名である。

上記のように、かなり多くの高等植物の葉や花で運動が観察できる。これらの植物では、運動に

際し活動電位を発生し、運動細胞の膨圧変化が生じていると思われるが、現在までのところ数種の植物についてしか、くわしい研究がなされていない。

2. 活動電位の発生と運動開始

現在まで研究されているすばやい運動をする仲間、すべて運動時に活動電位の発生があり、電位発生が運動をひき起す要因になっていると考えられている。

(a) オジギソウ主葉枕

オジギソウは葉に限らず、茎でも葉柄、葉枕とどこでも動物の神経と同じ活動電位を発生することができる。以前の研究では運動を目印に、伝わりが研究されてきたが20世紀に入り電気的測定法が開発され、詳しい伝導のようすがわかってきた。現在では3種の伝わりが知られており、速い方からr波、m波、s波で、いずれも運動をひき起こす。r波は伝導のしくみは不明だが、非常に速く伝わり、電位変化を伴わないとされている。m波は動物の神経と同様の伝わりで2~5cm/secで、生きた細胞が伝える。s波は植物体を傷つける刺激で発生し、0.3cm/secで伝わり、死んだ部分や水柱も伝わることから、刺激物質の流れといわれている。これらの伝わりのうちs波だけが葉枕を越えて伝わり、通過後m波を発生させる。

主葉枕の下垂運動が主として下側柔組織の膨圧急減によりひき起されることは、半分に分けた葉枕を使う実験で確かめられていた。しかし運動開始と活動電位の関係については1960年頃までは良く解っていなかった。私達はまずこの点をはっきりさせる為の実験を行った。主葉枕の電位変化をフデに銀・塩化銀線を巻いた電極で外部誘導で測定し、運動の開始を光電管を用い電位変化に変換し同時記録をとった。この結果、主葉枕は2~3cm/secで伝わる独自の活動電位(m波)を発生し、活動電位の開始から0.05~0.1秒ほど遅れて下垂運動が始まることがわかった。主葉枕の活動電位は葉柄や茎で観察される単峰性のもものと違い、急な立上りと3秒ほど続く後電位をもつ波形である。

主葉枕の活動電位を詳しく調べる目的で、細胞内誘導による記録をとった。ガラス毛细管で作った微小電極をオイルピストン付のマニプレーターで運動細胞に刺入し、電位変化を測定した。主葉枕片を長時間生かして実験に使う為、シャジクモ

用人工池水を用いた。実験の結果、運動細胞は平均-120mVの静止電位をもち、刺激により110mVほどの活動電位を発生することが解った。主葉枕組織全体としては、下側のみが接触などの機械刺激に敏感に反応し、運動に伴い変色も見られるが、細胞内電極では主葉枕の上側の細胞からも活動電位が記録できた。上下の主葉枕の違いは、細胞壁が上側の細胞で厚いこと、同じ浸透圧変化で上側の伸び縮みが小さいことなどで、急激な膨圧運動で屈曲するのに有利な適応らしい。

主葉枕が運動時に発生する力を測定することから、運動の原動力を調べる目的で実験を行った。主葉枕全体(正常)では、運動時に約5.6g・cmの力(トルク)を発生するが、下側半分の主葉枕でも4g・cmの力が発生し、刺激により支える力が急減することが判った。この事から主葉枕下側は下垂運動に重要な役割をもつことがわかる。正常な葉枕では、上側半分の柔組織が吸水による膨圧で下側を強く押している、下側がこれを支えており、刺激により下側の運動細胞が活動電位を発生し、膨圧が急減することで、今までのつり合いが破れ、下垂運動が生じることになる。これは鉢植えの植物体を横にしたり、逆さにして実験しても正常に運動することから、重力により葉が下るのではなく、積極的に葉枕が屈曲して運動が生じていることがわかる。また正常な材料で、葉柄の回復の過程で元の位置より行きすぎがみられることや、振動がおこること、また上側半分の葉枕だけでは葉が下垂したままで回復しないことなどより、上下それぞれの柔組織の押す力が運動及び回復の原動力と考えられる。

(b) ヤグルマギク花糸

ヤグルマギク筒状花の5本の花糸は、上部の葯の部分で合着していて、中央をめしべが通っている。直径200 μ m長さ2mmの花糸が刺激により短縮することで、葯の内側より花粉がめしべにより押し出され、上部より出てくる運動がみられる。花糸は非常に弾力性に富み、2倍ほどに引き伸ばしても元にもどるほどである。外部誘導により花糸の活動電位を調べてみると、60mVほどの単純な単峰性の電位変化が記録でき、活動電位の開始から0.14~0.2秒ほど遅れて短縮運動が開始される。収縮の大きさは平均6%で最大13%、花糸は収縮により太さが8~10%ほど増加している。収縮のスピードは平均42 μ m/secで非常にすばやく、刺激

後5～10秒で短縮は終了しその後10秒ほどで回復が始まり27℃20分で元の長さにもどる。正常な材料で着着した葯が首を振るように見えるのは、5本の花糸が順に反応する為で、花糸間の活動電位の伝導はなく変形を花糸中央部の突起などが感受し、次々に興奮するものと思われる。

(c) サギゴケ柱頭

サギゴケのめしべの柱頭は、先端1mmほどがY字形に開いており、刺激により活動電位を発生し閉じる運動がおこる。柱頭の運動部分は厚さ50 μm ほどあり、内側に多くの突起をもち、この突起が刺激を受容し電気を発生するものと思われる。柱頭部分の活動電位は、急な立上りとこれに続く後電位からなり、オジギソウ主葉枕に似た電位変化である。運動は10秒ほどで終り、この後15～20分で元の状態にもどり、再び反応する。柱頭の運動を写真に撮り詳しく調べてみると、下側唇弁の内側は運動により20%ほど短縮しているが、外側はほとんど変化がみられない。このことから唇弁の運動は細胞の膨圧により引き伸ばされていた内側が、刺激による興奮で膨圧が急減し、短縮することで生じると考えられる。運動の速さは、オジギソウやヤグルマギク花糸と同程度で、細胞液放出の速さにより上限が決まっているように見える。

3. 運動組織の短縮と細胞液の放出

オジギソウ主葉枕の活動電位や運動開始の測定では鉢植えの植物を使用した。運動をさらに詳しく研究する為に、主葉枕下側柔組織片を用いて実験を行った。この柔組織片は維管束を含まず、全部が運動細胞と考えられ、下側に表皮をつけてある。大きさは5mm \times 0.6mm \times 1.5mmほどで、シャジクモ用人工池水中で長時間にわたり正常な活動電位を発生し、急激な短縮運動をくりかえすことができる。短縮の大きさは、長さの変化を差動トランスにより電位変化に変換し、1 μm の変化までレコーダーやシンクロスコープで記録した。この結果、短縮運動は主葉枕片の活動電位発生から、0.05秒ほど遅れて始まり、5秒ほどで終り、この後5～10分(28～32℃)で元にもどることが判った。収縮の大きさは最大50 μm (全体の1%)、平均27 μm であるが、植物ホルモン・IAAを添加することで収縮の大きさが3～10倍増加することが判った。

主葉枕組織片を種々の濃度のマンニトール溶液に入れ、細胞の浸透圧を変える実験を行うと、

0.5～0.6モル以上では組織片の長さは変化せず、刺激により活動電位は発生するが、収縮運動が生じなくなることが判った。この実験結果から、運動細胞の浸透圧は0.5～0.6モルと推定され、活動電位が発生しても運動が生じないことから運動の原動力は引き伸ばされていた細胞壁の収縮力によること、さらに正常な運動では膨圧減少が運動のひきがねになると考えられる。

組織片の短縮運動が起る時、運動細胞の体積減少に対応した細胞液の放出がみられるはずである。放出されるイオンの種類や濃度変化については、アイソトープや組織化学的方法により研究されているが、放出の絶対量及び含まれるイオンの絶対量については不明であった。放出されるイオン量と細胞内の量を詳しく調べることで、運動のしくみが推定できると考え実験を行った。主葉枕柔組織片の切口に沿って脱イオン水又は蒸留水を流し、刺激により興奮し運動細胞が放出する細胞液を、この脱イオン水にとかし出し、その中に含まれる塩素イオン及びカリウムイオンを銀塩化銀電極やガラス・イオン電極で測定しようとするわけである。放出イオン測定と同時に、組織片の収縮、活動電位も測定した。この結果、1回の興奮に伴い、カリウムイオン、塩素イオンとも平均200pmol/mgほど放出されることが判った。放出イオン量と組織片収縮の関係はほぼ比例しており、20nmol/100 μm ほどであった。細胞に含まれているイオン濃度に比べかなり濃い液が運動に伴い放出されることがわかった。このことは、運動に際し細胞液そのものが大量に放出される可能性も考えられ、活動電位に伴いイオンが移動し、水が移動するというよりは、細胞膜に大きい構造変化が生じるとした方が説明しやすい。

主葉枕の運動に伴い放出される細胞液により、葉枕部の細胞間隙が減り、暗色に変化することが知られている。運動の時放出される細胞液がどこまで広がるかを知る目的で、細胞間隙の広さを測定した。その方法は運動細胞と等張の0.5モル・マンニトール液中で減圧により細胞間隙にマンニトール液を入れ、重量の増加量から推定する方法をとった。この結果、主葉枕の細胞間隙は全体の約4%を占めていることがわかった。また主葉枕基部を切った時、あふれ出る液は、植物を麻酔するとほとんど出ないことから、運動に伴い細胞から出る細胞液と思われ、この量も葉枕全体の3～5%に相

当することがわかった。さらに主葉枕片の収縮の大きさから、体積減少量を計算により求めると3~6%となり、いずれも4%前後におちつく。このことから運動に伴い放出される細胞液の大部分は細胞間隙にとどまり、すぐ運動細胞に再吸収されると考えられる。

オジギソウの運動細胞を顕微鏡下で観察しつつ刺激を与え、運動に伴う変化を観察する研究は、以前よりなされておられ、運動に伴い小さい液胞が出現、消失するなどの報告があるが、興奮に伴う変化かどうかははっきりしない。この点を確かめようと、テレビカメラを使用し、ハンギング・ドロップに主葉枕切片を入れ、電気刺激を与え観察を行った。この結果、興奮に伴い、細胞の光透過性が減少し、タンニン液胞の変形が観察された。しかし材料が小さく、組織片の収縮から考えても0.5~1.5 μm の変形しか生じないので、内部の変化を光学的にとらえるのはむずかしい。今までの実験結果や他の形究者の結果から考えて、顕微鏡でとらえられる形態変化は、運動の結果生じた現象、あるいは回復過程に関係したものと考えられる。

ヤグルマギク花糸の運動細胞は大形で、直径10 μm 、長さ75 μm あり、刺激により大きく長さが変わることから観察しやすい材料である。オジギソウ運動細胞と同様、顕微鏡下で刺激を与えると、太さはほとんど変化せず長さが最大24%収縮する運動が観察できた。太さの変化がほとんどないことから、長さの変化はそのまま体積変化と考えられ、かなり多量の細胞液が、細胞膜を通して放出されていることになる。花糸をそのまま観察しつつ刺激すると、細胞間隙の気泡の移動や、細胞液浸入による変色が観察できることなどから、大量の細胞液が運動に伴い膜を出入りしていることがわかる。

4. 運動細胞の興奮に伴う抵抗変化とカルシウム・イオンの働き

興奮性細胞の膜抵抗、容量、活動電位の大きさを測定することにより、興奮に伴う膜を通るイオン量を推定することが出来る。そこでオジギソウ運動細胞の膜抵抗及び興奮に伴う膜抵抗変化を、二連微小電極により測定した。オジギソウ主葉枕の下側柔組織を葉柄をつけて人工池水中に入れ、葉枕の運動細胞にオイルピストン付きマニプレーターで二連電極を刺入した。電極の一方から高抵

抗を通してパルス電流を流し、細胞膜を通して流れ出る時の電圧降下量から膜抵抗を求めた。また興奮に伴う膜抵抗の変化を測定した。この結果オジギソウ主葉枕運動細胞は平均250 $\Omega \cdot \text{cm}^2$ の膜抵抗をもち、興奮時に平均して50%、最大5%に減少し、3~5秒後に元の値にもどることがわかった。高等植物の細胞膜の膜抵抗は測定例が少く比較がむずかしいが、この値は小さい方であった。電子顕微鏡で観察される多くの細胞質連絡がその原因とも考えられ、これは細胞から細胞への活動電位の伝導に有利に働いているものと思われる。

活動電位の大きさと、膜抵抗から計算によって求めた膜容量を使い、活動電位発生時に移動するイオン量を求めてみると、実験で測定される量の方が数千倍も多いことがわかった。このことは、大量のイオンが活動電位発生に伴う膜の構造変化に伴って放出されることを意味し、活動電位発生は膜の構造変化のひきがねになっていると考えられる。細胞の興奮時に大きく膜抵抗が減少するのも、膜に穴があくような変化(柴岡氏の考え)が生じるとすると説明しやすい。主葉枕の運動に伴いATPが減少するという報告や神経細胞、ゾウリムシの細胞膜などの変化から類推すると、活動電位発生に伴い細胞膜の細胞液放出のチャンネルがATPのエネルギーで開閉すると考えると、説明できる。

動物の筋肉収縮やせん毛の運動、シャジクモの原形質流動停止など生体の運動ではカルシウム・イオンがその運動を調節しているという報告がある。同様な考えはオジギソウでも数人により報告されている。そこでこれを確かめる為に主葉枕下側柔組織片を使い、カルシウム・キレート剤、EGTAやEDTA、カルシウム・ブロック剤、マンガン・イオンやランタニウム・イオンを与え、運動と活動電位を測定する実験を行った。この結果、カルシウム・イオンの細胞内流入をおさえる処理により、活動電位の波形は後電位のない、鋭いスパイク状となり、短縮運動が生じなくなることがわかった。同様の処理で動物の神経細胞では後電位がなくなることや、ゾウリムシではせん毛の逆転運動がおこらなくなるという報告がある。これらのことから類推してみると、オジギソウ運動細胞では興奮に伴い活動電位が発生し、この時カルシウム・イオンの流入がおこり、カルシウム・イオンがその受容タンパクと結合しATPを消

費しつつ細胞液放出チャンネルを開き、これにより細胞液放出がおこり運動がおこると、現在までの実験結果をうまく説明することができる。また運動細胞の活動電位の後電位は、細胞液放出やこれに伴う細胞の運動に密接に関係しているものと考えられ、ランタニウムやEGTA処理で活動電位が発生しても運動が生じない時や、一度運動した細胞が不応期の為不完全な活動電位で運動が生じない時、後電位が小さいことが観察されることから推定される。

5. まとめ

以上オジギソウを中心にすばやい運動のしくみについて実験結果と考察をのべてきたが、これらをまとめると運動は以下のようにして生じると考えることができる。

- (a)運動の生じやすい部分(葉枕、柱頭、花糸など)に運動細胞が集中し、高濃度の塩類を含み膨圧により細胞壁を引き伸ばしている。
- (b)刺激を受容し活動電位を発生し、運動部分に活動電位がひろがる。
- (c)運動細胞の膜の透過性が増大し、細胞液の放出がおこり膨圧が減少し、今まで引き伸ばされていた細胞壁が収縮する。
- (d)多くの細胞が一斉に反応することで組織の収縮が生じ、また対抗していた押す力のつりあいが破れ屈曲が生じ、閉葉運動、短縮運動、屈曲運動などがひきおこされる。

今までの実験結果や他の研究者の報告をもとに運動のしくみを考察してきたが、今後、細胞レベルで興奮に伴うイオンの動きや、膜の構造変化の実体などさらに実験により明らかにしたい。紙面の都合で引用文献はあげなかったが、私達の実験結果の詳細については以下の論文を読んでほしい。

6. 文献

- (1) Oda, K. and T. Abe. 1972. Action potential and rapid movement in the main pulvinus of *Mimosa pudica*. Bot. Mag. Tokyo 85:135-145.
- (2) Abe, T. and K. Oda. 1976. Resting and action potentials of excitable cells in the main pulvinus of *Mimosa pudica*. Plant cell Physiol. 17:1343-1346.
- (3) Abe, T. 1980. The shortening and action potential of the cortex in the main pulvinus of *Mimosa pudica*. Bot. Mag. Tokyo 93:247-251.
- (4) Abe, T. 1981. Chloride ion efflux during an action potential in the main pulvinus of *Mimosa pudica*. Bot. Mag. Tokyo 94:379-383.
- (5) Abe, T. and K. Oda. 1982. Changes in membrane resistance during excitation in the excitable cells of *Mimosa pudica* L. Sci. Rep. Fukushima Unive. 32:43-48.
- (6) Abe, T. 1985. Effects of osmotic concentration and IAA on the rapid shortening of the cortex in the main pulvinus of *Mimosa pudica*. Bot. Mag. Tokyo 98:439-447.

