

1gとは異なる重力環境で植物はどのように育つのだろうか —コケ植物を用いた宇宙実験(スペース・モス)から期待できること—

藤田 知道¹・久米 篤²・蒲池 浩之³・小野田 雄介⁴・

半場 祐子⁵・日渡 祐二⁶・唐原 一郎³

¹北海道大学・大学院理学研究院

〒060-0810 札幌市北区北10西8

²九州大学・大学院農学研究院

〒819-0395 福岡市西区元岡744

³富山大学・学術研究部・理学系

〒930-8555 富山市五福3190

⁴京都大学・大学院農学研究科

〒606-8585 京都市左京区北白川追分町

⁵京都工芸繊維大学・応用生物学系

〒606-8585 京都市左京区松ヶ崎橋上町

⁶宮城大学・食産業学群

〒982-0215 仙台市太白区旗立2-2-1

How plants grow under different gravity conditions besides 1g: Perspectives from space experiments exploiting moss as a model organism

Tomomichi Fujita¹, Atsushi Kume², Hiroyuki Kamachi³, Yusuke Onoda⁴,

Yuko T. Hanba⁵, Yuji Hiwatashi⁶, Ichirou Karahara³

¹Faculty of Science, Hokkaido University,

Kita 10 Nishi8 Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0810, Japan

²Faculty of Agriculture, Kyushu University

744 Motooka, Nishi-ku, Fukuoka 819-0395, Japan

³Faculty of Science, University of Toyama, 3190 Gofuku, Toyama, Toyama 930-8555, Japan

⁴Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto, Japan

⁵Faculty of Applied Biology, Kyoto Institute of Technology,

Matsugasaki, Sakyo-ku, Kyoto 606-8585, Japan

⁶School of Food Industrial Sciences, Miyagi University,

2-2-1 Hatatate, Taihaku-ku, Sendai, Miyagi 982-0215, Japan

Key words: Growth, International Space Station (ISS), moss,
Photosynthesis, *Physcomitrella patens*

DOI: 10.24480/bsj-review.11a6.00178

1. はじめに

陸上植物の祖先は水中から陸上に進出する過程で重力に適応した、という表現を見かけることがある。しかし、地球の生物にとって、重力(加速度)は最も変動しにくい環境要因の1つであり、地上でも水中でも重力はほぼ1gである。重力は質量×重力加速度の積であり、植物が成長すると質量が増加し、自らの体にかかる重力は増加するため、それに応じた体作りをするしくみを発達・進化させてきた。重力の方向は、植物の茎や根の伸長方向を決めるシグナルとなるが、これには細胞質内の細胞小器官の密度差によって生じる「浮力」が重要な役割を果たしている。たとえば、アミロプラストは密度が高いため細胞内で重力方向に移動し、平衡石(statolith)として上下方向を決める物理的なセンサーの一部を構成している。また、水中の植物は浮力によって自分の体を支えており、浮力は重力によって生じている。一方、陸上では気体密度が低いため、重力によって生じる浮力が無視できるほど小さくなる。そのため、陸上では重力、すなわち重さは質量に比例し、陸上植物の全体構造を支持するための機械的強度は、浮力を無視して評価される。

植物個体の形態学的特性は、個々の細胞の性質の違いよりも、組み合わせの違いに大きく影響され、複数の細胞によって構成されたマクロな形態には共通の法則性が見られる。たとえば、植物のシュートあるいは個体サイズのアロメトリーの一定性(両対数線形的成長関係)が種によらず幅広く成立していることが知られており、幹や枝などの支持組織では葉量に応じた一定の水通導性が維持され、枝葉を支持するのに必要な一定の機械的強度を保持している(Niklas 2016)。結果として、水通導と機械的強度の両方を満たすように、植物体全体で伸長成長と肥大成長が1g環境下で調節されている。1gという重力は、地球上の植物個体の生理生態学的特性や構造特性を決める共通の制約となっており、それら植物の外部形態は何らかの形で遺伝子によって調節されている。

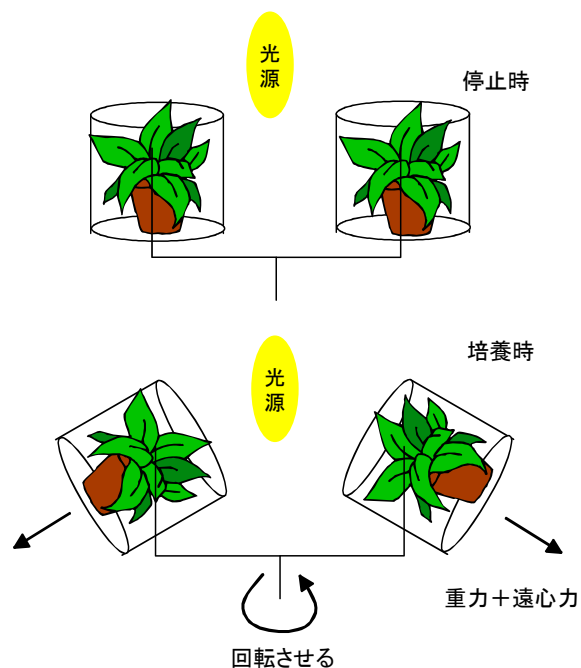


図1. 遠心栽培装置における過重力

支持形態形成は、重力に抵抗して体を構築し生命活動を営む反応であり「抗重力」とも呼ばれている。植物の成長過程は 1g に非常に良く適応しており最適化されているように見えるが、仮に植物が宇宙空間の μg や火星の 0.38g, あるいはスーパーアースの 2.0g の環境で長期間世代交代を続けたとすると、それぞれの g 環境に応じて異なった形態へ進化・適応していくことが予想される。従って、1g に対する適応を理解するためには、他の g 環境における植物との比較研究が有効な手段になることが予想される。しかし、光や温度、水分や栄養塩類を変化させた様々な栽培実験が行われてきたのに対して、重力(加速度)を変化させた栽培実験はほとんど行われてこなかった。

通常の遠心装置を利用して g を増やそうとする場合、重力(加速度)の増加はできても光を当てることは考慮されていないため、植物を長期間栽培することができない。3次元クリノスタットは、様々な方向に回転して重力ベクトルを積算するとゼロになるような擬似微小重力環境を作出するが、これは重力ベクトルの分散を目的とした装置で、常に 1g がかかった状態であることには変わりなく、一定方向に重力を増加させることも想定されていない。そこで、低速回転型の遠心装置と光源を適切に組み合わせることによって、一定の遠心力を加えながら植物の上方(重力ベクトルの延長線上)から光を照射し、長期間植物を培養できる装置を開発し、2005年から様々な栽培実験を行っている(図1, Takemura *et al.* 2017a, Mori *et al.* 2017)。一方、地上で重力を減らして栽培することは不可能であり、宇宙空間での実験が必要とされた。

国際宇宙ステーション(ISS)日本実験棟「きぼう」において、2009年にシロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.)を用いた宇宙実験「微小重力下における高等植物の生活環」(Space Seed)が行われ、微小重力実験区(μg 区)、宇宙 1g 対照区、地上対照区における比較栽培実験が行われた(神阪 2011)。この実験系では、宇宙船内の μg 下で栽培実験を行うだけでなく、日本で開発された遠心装置付き栽培装置によって、宇宙 1g 対照区が設定された。この装置の導入によって、植物サンプルの打ち上げから回収までに生じるストレスや、宇宙船内の環境が植物の成長に及ぼす影響を 1g 対照区によってキャンセルし、 μg の影響を適切に評価することが可能になり、宇宙植物実験のレベルが劇的に上昇した。しかし、植物実験ユニット(PEU)の栽培スペースは極めて限られており、シロイヌナズナの栽培に必要なスペースは十分に確保できず、抽苔した花序柄が天井につかえて折れ曲がるなど、様々な制限があった。そこで、宇宙栽培実験を行うモデル植物として新たにヒメツリガネゴケ(*Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp. subsp. *patens*)を導入した。ヒメツリガネゴケであれば、PEU内で多数の茎葉体を栽培でき、統計学的な有意性を評価するための繰り返し数も確保できる。さらに、コケを加えて実験を行うことは系統間比較を行う上でも大きなメリットがある。実験を進めた結果、ヒメツリガネゴケは、地上の過重力環境での栽培実験や、宇宙実験におけるサンプルの打ち上げから回収までの過程を含めて、重力実験に適した様々な優れた特徴を持っていることが明らかになった。

本稿では、これまでヒメツリガネゴケによって行われてきた地上での過重力栽培実験によって明らかになったコケの重力応答について紹介すると同時に、2020年1月現在、ISSにおける実験が進行中の「宇宙におけるコケ植物の環境応答と宇宙利用(スペース・モス)」の概要について紹介する。

2. 過重力環境下におけるコケ植物の成長・形態・機械的強度

ヒメツリガネゴケを過重力環境下で長期間栽培すると、成長のしかたや形態はどのように変化するのだろうか。3 mm 程度の長さにカットした茎葉体を寒天培地に植えると、その周りに新しい茎葉体が多数生えてくる。図2は、1g と 10g で1カ月間生育したときの代表的な茎葉体の写真である。10g では、茎 (caulid) が短く、仮根 (rhizoid) がよく発達していることがわかる。さらに顕微鏡下で観察すると、茎は 10g の方が太く成長していることがわかった。このように、過重力環境下では、茎葉体の地上部 (shoot) の茎は太く短くなり、仮根の成長は促進されることがわかった (Takemura *et al.* 2017a, b)。仮根の成長が 10g で促進される理由はよくわからないが、過重力環境下で茎が太く短くなるのは、過重力に抗する形態変化としては理にかなっており、維管束植物でも同様な変化を示すことが知られている (Hoson & Soga 2003, Soga 2013)。このように、原始的な植物の特徴を多く備えたコケ植物においても、重力の違いを認識してその成長のしかたや形態を変化させる能力を備えていることが明らかになった。また、茎葉体の再生頻度も 1g と 10g の間で違いがみられた。1g では、1本の茎葉体断片から4週間で92本の茎葉体が生えてきたのに対し、10g では、171本と2倍近くの本数であった (Takemura *et al.* 2017a)。茎葉体は、仮根や原糸体の一部の細胞が分化して生じる。したがって、10g 環境下では仮根の成長が促進されるため、それに伴い茎葉体の数も増加したものと思われる。茎葉体の数の増加は、茎葉体の生育密度の増加を意味している。茎葉体が密集して成長すれば、それだけ茎葉体が倒れにくくなるため、ヒメツリガネゴケは集団として重力環境に適応する戦略をとっているのかもしれない。



図2. 1g と 10g で4週間生育したヒメツリガネゴケの茎葉体

次に、成長量の観点から過重力の影響を見てみると、4週間10gで生育したヒメツリガネゴケでは、茎葉体1本当たりの質量は、1gに比べて20%ほど少なかった(Takemura *et al.* 2017a)。質量の減少は一般には成長の阻害を意味しているが、10gでは、同じ質量であっても植物体の重さとしては10倍に増えるため、質量の減少にもかかわらず、自重による座屈が起きやすくなる。つまり1gと同じように成長してしまうと、自重に耐えきれず茎葉体が折れ曲がってしまう可能性がある。したがって、過重力環境下では、敢えて質量を減少させているのかもしれない。一方、興味深いことに、茎葉体全体での成長量は、10g環境下で1.5倍に増加していた。これは、上述したように茎葉体の本数が10gで多くなるためである。つまり、ヒメツリガネゴケの成長量は、全体で考えると過重力環境下で促進されていた。ヒメツリガネゴケを含め地球上の全ての生物は1g環境下で進化しているため、その成長は1gに最適化されていると予想されていた。ヒメツリガネゴケで観察された過重力による成長促進効果は、植物の成長における重力の影響を考える上で大変興味深い現象である。

ヒメツリガネゴケの茎葉体の茎は、過重力環境下で太く成長するため、曲げに対する抵抗が増加していることが予想された。そこで、実際に、茎の3点曲げ試験を行った。図3の写真は、葉(phyllid)を取り除いた茎葉体を材料試験機で測定している様子である。茎葉体を3mm幅の支えの上に置き、中央部に上から力を加え、荷重(N)と茎がたわんだ量(mm)の時間経過をコンピューターで記録した。このような測定から、10gで生育した茎葉体の茎は、曲がりにくさ(曲げ剛性)が増加しており、茎の物理的特性が過重力栽培により変化することが確認された。曲げ剛性の増加の原因は、茎の太さの増加(断面二次モーメントの増加)だけでなく、茎の質的な変化(弾性係数の増加)の可能性が考えられるため、より詳細な分析をしたところ、茎の弾性係数(ヤング率)は、1gと10gで生育したもので有意な差は見られなかった。これは、茎の細胞壁の硬さは過重力環境にはあまり影響を受けないことを示唆している。すなわち、ヒメツリガネゴケの茎葉体は、茎の断面形状(断面二次モーメント)を変化させることで過重力環境に適応しているものと思われる。維管束植物では、茎の断面形状の変化に加えて、細胞壁の硬さが過重力処理によって増加することが知られており、マトリックス多糖の分子サイズやリグニン合成などが重力に応じて制御されていることが報告されている(Tamaoki *et al.* 2006, Wakabayashi *et al.* 2009, Soga 2013, Hoson & Wakabayashi 2015)。コケ植物のサイズは維管束植物に比べるとかなり小さく、リグニンも持っていない。コケ植物では、細胞壁の硬さを制御する機構があまり発達していないのかもしれない。今後、 μg 環境で生育したヒメツリガネゴケの解析が進めば、コケ植物がどのように重力環境に適応しているのかがわかってくるだろう。

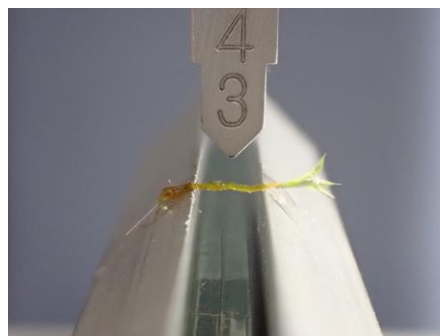


図3. 茎葉体の3点曲げ試験の様子

3. 過重力環境下におけるコケ植物の光合成・葉緑体・細胞壁

光合成は、植物の成長を決める最も重要な要因のうちの1つである。もし、過重力環境下でコケ植物の光合成が変化するのであれば、その変化はコケ植物の成長に大きな影響を与えることが予想される。しかし、コケ植物の光合成に対する過重力環境の影響については、先行研究が全くなかった。

コケ植物における光合成の過重力応答の鍵となるのは、植物体内へのCO₂拡散に関与する形態的な因子、特に細胞壁の厚さの変化であることが予想された。その理由としては、(1) 維管束植物の過重力応答を調査した先行研究から、細胞壁のリグニン蓄積量の増加や厚さの増大が観察されていること(Nakabayashi *et al.* 2006, Wakabayashi *et al.* 2009), (2) 細胞壁の厚さは、植物体内における葉緑体の分布と並んで、コケ植物や維管束植物の光合成速度を制限する最も重要な形態的な因子であること(Waite & Sack 2010, Hanson *et al.* 2014, Carriquí *et al.* 2015, Tosens *et al.* 2016)が挙げられる。ヒメツリガネゴケにはリグニンは存在しないが、リグニン様のポリフェノール化合物が存在することから(Espiñeira *et al.* 2011), 過重力環境下では維管束植物と同様にコケ植物の細胞壁は厚くなり、光合成速度は抑制されるという予想が立てられた。

そこで、ヒメツリガネゴケを8週間、10gの過重力、光照射下で栽培し、栽培終了後、栽培容器あたりの光合成解析を行い、さらに茎葉体について光学顕微鏡・電子顕微鏡を用いた形態観察を行った。予想に反して、過重力環境においてヒメツリガネゴケの光合成速度は増加していた(図4a, Takemura *et al.* 2017a, b.)。さらに、やはり予想に反して、過重力環境では葉および茎の細胞壁の厚さの増加は観察されなかった。一方、過重力環境では葉の葉緑体のサイズが増加するという、予想していなかった結果が得られた(図4b, c)。

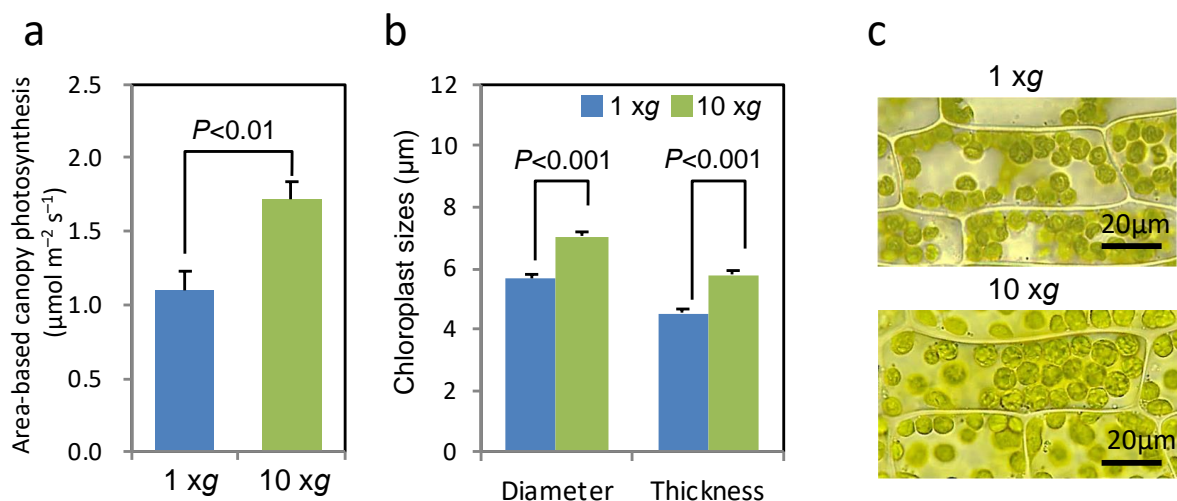


図4. 8週間、過重力環境(10g)とコントロール環境(1g)の光照射下で栽培したヒメツリガネゴケの光合成速度(a)、葉緑体のサイズ(b)および葉緑体の光学顕微鏡写真(c)。Takemura *et al.* 2017a, bを改変。

過重力によりヒメツリガネゴケの葉緑体サイズが増加するメカニズムは不明であるが、結果として大気からの CO₂ の取り込みが促進され (Carriquí *et al.* 2019), 光合成速度の上昇に貢献したと考えられる。細胞壁の厚さが増加しなかったため、大気からの CO₂ の取り込みの抑制は生じなかったと考えられる。さらに、茎葉体数が増加したことも、栽培容器あたりの光合成速度の向上に貢献したと考えられる。

以上のように、コケ植物であるヒメツリガネゴケの過重力実験により、これまで維管束植物では得られていなかった新しい光合成の過重力応答が明らかになった。現在、宇宙ステーションを用いた μ g 実験を実施中であり、過重力実験の結果と併せて様々な重力環境下におけるヒメツリガネゴケの光合成や成長応答のメカニズムについて解明していく予定である。

4. 過重力環境下におけるコケ植物の細胞質流動・細胞骨格の変化

過重力環境下では、ヒメツリガネゴケの茎葉体や仮根の形態変化が起こり、特に仮根は 10g 環境下により著しく伸長し、仮根バイオマスが増加する (Takemura *et al.* 2017a)。仮根は糸状構造の多細胞性組織であり、糸状構造の先端に存在する仮根頂端細胞 (rhizoid apical cell) が先端成長 (tip growth) により伸長しながら分裂 (cell division) することによって成長する (図 5)。従って、過重力環境下での仮根バイオマスの増加は、仮根頂端細胞の先端成長と分裂が促進されたためと考えることができる。仮根のような糸状構造では、頂端細胞の先端成長や分裂が規則的に起こることから、糸状組織は伸長や分裂といった細胞レベルの現象を高精度で解析できる。そこで、仮根と同じような糸状構造の原糸体 (protonema) を用いて、細胞伸長や分裂に対する過重力の影響を調べた。原糸体も糸状組織の先端部に存在する原糸体頂端細胞 (protonemal apical cell) が先端成長しながら、分裂することにより形成される。原糸体を 10g 環境下で 3 週間栽培したところ、1g 環境下に比べて細胞長軸の長さが小さくなる一方、細胞短軸の長さは大きくなった。このことは過重力環境下では、原糸体の先端成長と分裂のバランスが 1g 環境下とは異なることを示している。原糸体の先端成長や分裂は細胞骨格を介して制御されるため (Doonan *et al.* 1988), 過重力に応じて細胞骨格が組織化され、先端成長と分裂が変化したと考えられる (図 5 b)。

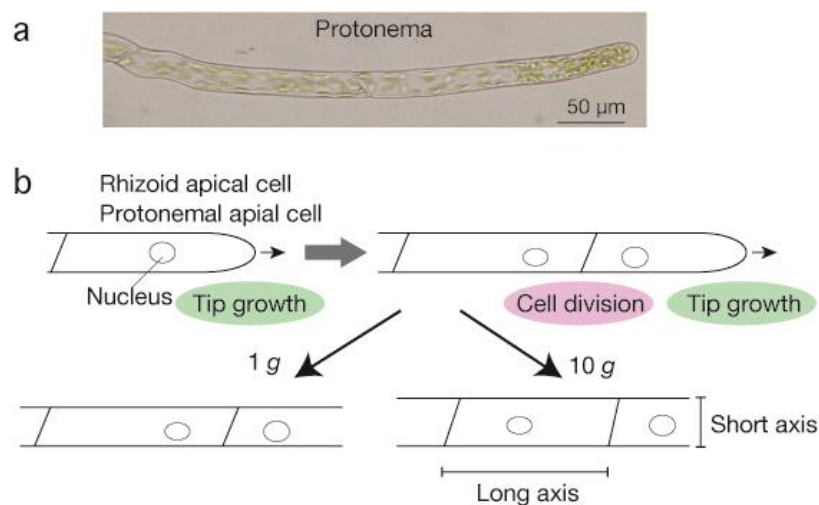


図 5. 仮根および原糸体の成長 (a) と過重力下の変化 (b)

シャジクモ類カタシャジクモ (*Chara globularis* Thuiller) の仮根頂端細胞では、1.4 - 6.0g の過重力環境下によって平衡石の細胞内分布が変化すること、平衡石の移動はアクチン繊維に依存することが示されている (Braun & Sievers 1993)。ヒメツリガネゴケにおいても過重力環境下で細胞小器官の細胞内分布が変化する可能性があるが、10g 環境下で 3 週間生育した原糸体では、核の位置は 1g 環境下と有意差がみられなかった。過重力環境下での細胞小器官の局在を調べるためには、遠心顕微鏡を用いた連続観察が有効であり、細胞骨格可視化系統 (Hiwatashi *et al.* 2014) を用いて、過重力環境下での核、葉緑体、細胞骨格の動態観察が進行中である。特に、過重力による葉緑体運動の動態解析は、なぜヒメツリガネゴケ仮根のバイオマスが増加するかに対してヒントを与えてくれるかもしれない。ヒメツリガネゴケでは、細胞内攪拌作用をもつ細胞質流動がなさそうである (Vidali *et al.* 2009)。その代わりとして、細胞骨格を介した葉緑体運動が細胞内を攪拌する役割を持つと考えられている (Sato *et al.* 2001)。シロイヌナズナでは、細胞質流動の細胞内攪拌作用によって物質輸送が促進されると、植物体バイオマスが増加することがわかっている (Tominaga *et al.* 2013)。過重力環境下の仮根で葉緑体運動が活性化されるとすれば、シロイヌナズナの細胞質流動と同様に細胞内攪拌作用によって物質輸送が促進されて、仮根バイオマスが増加するのかもしれない。

過重力環境下の細胞では、どのような分子センサーが重力を感受し、細胞内でどのようなシグナルへと変換しているのだろうか？ カタシャジクモの重力屈性実験ではメカノセンサーとしてカルシウムイオンチャネル、シロイヌナズナやアズキの過重力実験では機械受容イオンチャネルの関与が示唆され、また Ca^{2+} が細胞内セカンドメッセンジャーとしてはたらくことが考えられている (Braun & Richter, 1999, Soga *et al.* 2004, 2005)。ヒメツリガネゴケの機械刺激応答において、センサーとして機械受容イオンチャネルが、セカンドメッセンジャーとして Ca^{2+} が関与することが示唆されている (Sato *et al.* 2003)。ヒメツリガネゴケでは、既に Ca^{2+} センサー-GCaMP を用いた Ca^{2+} イメージングが可能となっていることから (Kleist *et al.* 2017)、機械受容イオンチャネルの遺伝子機能解析や Ca^{2+} のイメージング解析を行うことで、これらの因子が過重力環境下での重力感受、シグナル伝達に関与するかを検証できると考えられる。

5. 過重力応答 (抗重力応答)；被子植物とコケ植物の比較

被子植物の生活環においては、特に地上部では空気中で重力に抗して自身の形を保つ必要があるため、まず栄養成長段階であるシュートの成長に注目して短期間の過重力刺激を与える実験が行われた。最も典型的な抗重力応答としては、草丈が低く茎は太くなり、その際に一次細胞壁レベルでの変化を伴うことが示されている。具体的には、真正双子葉類では過重力でエンド型キシログルカン転移・分解酵素ファミリーに属する遺伝子の発現低下がおり、キシログルカン分解活性が低下し、キシログルカンの分子量が増加する。単子葉イネ科植物では(1→3),(1→4)-β-グルカンの分子量が増加する。これらにより一次細胞壁が伸びにくくなる。そして宇宙での微小重力下ではこれらとは概ね逆のことが起こる (Hoson *et al.* 2014, Hoson & Wakabayashi 2015)。過重力下で茎の成長阻害が起こるのは表層微小管の配向が変わるためである (Soga *et al.* 2006)。ヒメツリガネゴケにも、架橋性多糖キシログルカンの調節に

関わると推測されるエンド型キシログルカン転移酵素/加水分解酵素の遺伝子ファミリーが存在することから (Yokoyama *et al.* 2010), これらが重力の影響を受ける可能性は考えられる。

二次細胞壁レベルでは、真正双子葉類においては過重力下でリグニン化に関係する遺伝子の発現促進が起こり (Tamaoki *et al.* 2009), リグニン化が促進される (Wakabayashi *et al.* 2009)。この時、実際に木部二次壁も強化されるが、その反応にメカノセンサーが関与することも示唆されている (Nakabayashi *et al.* 2006)。微小重力下では、細胞壁結合フェノール成分としてジフェルラ酸やリグニンの増加が抑制されることがイネで報告されている (Wakabayashi *et al.* 2015)。斜面に生えた樹木の幹や斜めに伸びる枝においては抗重力応答としてはあて材形成という現象が古くから知られる (Nakamura *et al.* 1999, Karahara *et al.* 2009)。興味深いことにヒメツリガネゴケにも *steroid* とよばれる、被子植物の繊維に相当すると考えられる細胞があり、その形成には被子植物に広く存在し二次細胞壁形成に関わる NAC 転写因子が関与することが示されている (Xu *et al.* 2014)。これらの調節機構が重力の影響を受けるのか否かは、コケ植物と被子植物の違いを理解するための鍵となるだろう。

被子植物の生殖成長については、シロイヌナズナにおいて、過重力下では生殖成長に関する多くの遺伝子の発現レベルが影響を受けること (Tamaoki *et al.* 2014), また花粉管の成長が影響を受け種子形成が阻害されることが報告されている (Musgrave *et al.* 2009)。被子植物とは異なり、コケ植物の生殖成長は体外の水を必要とするが、水の挙動は重力環境により変化するので、被子植物とは違う形で生殖成長が影響を受ける可能性が推測される。また、花粉管と同じく先端成長をする細胞からなる原糸体や仮根が過重力・微小重力の影響を受けるとすれば、そのしくみが花粉管と共通するものか否かは興味深い。

6. 「宇宙におけるコケ植物の環境応答と宇宙利用(スペース・モス)」の概要

以上のように、地上で過重力栽培を実施し、ヒメツリガネゴケが 10g 程度の過重力により形態や成長、生理応答を変化させることを明らかにしてきた。それでは実際の宇宙の μg 環境ではコケ植物はどのように育つのだろうか。過重力環境とは逆の応答が起こり、葉緑体が小さくなり、細胞質流動が減少し、結果として光合成活性が低下し成長量が抑制されるかもしれない。他の植物でもヒメツリガネゴケと同様に成長量が抑制されることになれば、月や火星あるいは宇宙船内で人類が長期滞在し、植物を栽培する上では望ましいものではないだろう。現在、次世代シーケンサーを用いて 1g と 10g のそれぞれで栽培したヒメツリガネゴケの遺伝子発現を網羅的に比較し、10g 栽培で見られた形態や成長生理応答の変化がどのような遺伝子、あるいは遺伝子群の発現変動によるものかを明らかにしようと解析を進めている。10g で見られた遺伝子の発現変動を真似ることで、宇宙でも光合成が活性化され成長量が低下しないコケ植物の開発が可能になるかもしれない。

ヒメツリガネゴケは小型で、ISS における宇宙実験にも優れた材料である。我々は、ヒメツリガネゴケを約 6 cm 四方の植物栽培装置に移植し、「きぼう」実験棟の細胞培養装置にある PEU 内で 1 ヶ月間栽培した(図 6)。 μg 下での成長を観察し、培養終了後に地上にサンプルの一部を回収し解析を行っている。「きぼう」実験棟には 1g を発生させる遠心装置付き栽培装置が同じ細胞培養装置内に設置されており、 μg 栽培の対照実験区として比較解析できる (矢野 2020)。

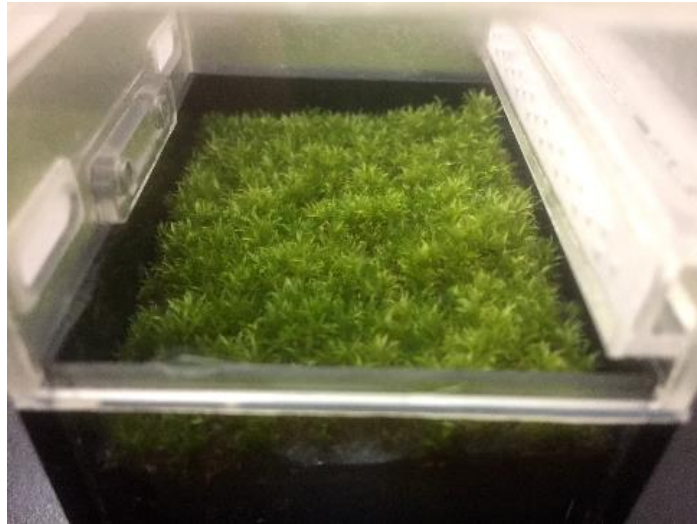


図6. 植物栽培装置（約6cm四方）で育つヒメツリガネゴケ

図7は、2019年7月に1回目の宇宙実験を実施し、地上に生きたまま持ち帰ったヒメツリガネゴケを研究室で再培養したものである。また2019年12月に2回目の宇宙実験を開始している。科学的に信頼性の高いデータを得るために実験の再現性を見ることは重要である。これら2回の独立した実験において、仮根や茎葉体の成長、光合成活性、細胞内の構造、さらに遺伝子発現は、どのように変化しているのだろうか？ 今後の解析を通じてヒメツリガネゴケが1gとは異なる μg 環境や過重力環境でどのように成長できるのかを明らかにし、そのしくみの理解に迫りたい。そして植物がこれまでに経験したこともない環境にどのようなしくみで適応できるのか、その一端の理解にも迫りたい。

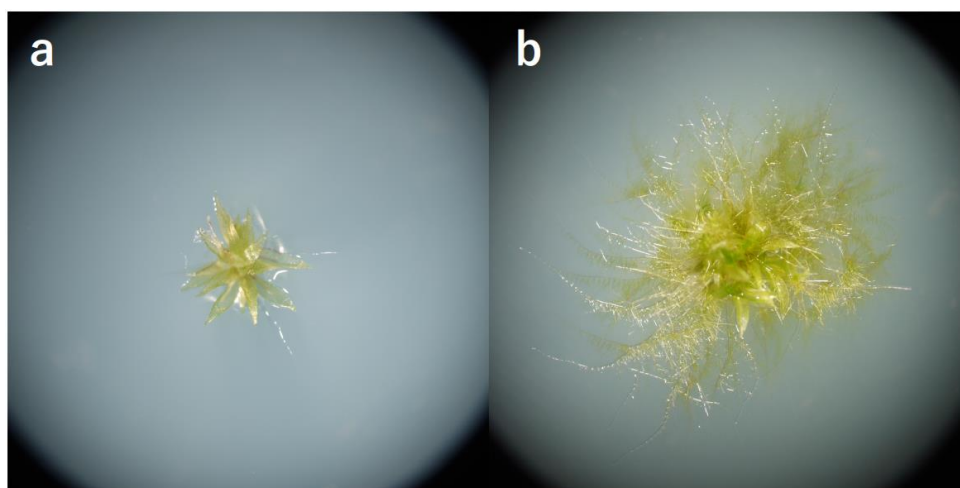


図7. 宇宙実験から帰還したヒメツリガネゴケの地上での成長の様子。培養開始1日目(a), 14日目(b)

7. おわりに：極限環境に強いコケ植物／コケ植物を用いた宇宙実験

コケ植物は、地上の様々な極限環境に広くよく適応した植物群である。南極で最も多く見つかる陸上植物はコケ植物である (Bramley-Alves *et al.* 2014)。また都会のアスファルト上、高山の岩場、直射日光が当たり、気温差、湿度差の激しい環境にも、その環境に適応したコケを見ることができる。このようにコケ植物の細胞が持つ乾燥耐性やストレス耐性能力は極めて優れているが、このような能力は維管束系の獲得とともに失われていったと考えられている (Oliver *et al.* 2000)。またコケ植物はクマムシなど小動物の格好の住処となっており、地表の生態系の安定性に重要な役目を果たしている。コケ植物がある地表では、土壌などの流出を防ぐことが可能であり、保水力も優れている (Coe *et al.* 2014)。地上の過重力栽培実験やスペース・モスによる宇宙の微小重力実験により、コケ植物がどのように重力環境の変化に応答し成長するのか、その分子基盤が我々の研究を1つの端緒として明らかにされていくだろう。これらの秘密が遺伝子レベルで解明されその生理応答が理解できた時、ゲノム編集技術などを用いることで、微小重力下でも成長が落ちない、むしろそのような環境でも旺盛な成長をし続けるコケ植物を開発することも可能になろう (スペース・モス)。スペース・モスは、宇宙における地表環境の土壌化に利用できるだろう。またスペース・モスは体が極めて小さいため空気浄化の緑のフィルターとして利用できるかもしれない。一般にコケ植物は食べられないものと考えられているが、実際にヒメツリガネゴケを食したところ緑藻と似た味をしていた。主食にはならないが宇宙においても副食として調味料的な役割を期待できそうである。

コケ植物ヒメツリガネゴケと被子植物シロイヌナズナの発現遺伝子のおおよそ 2/3 は類似したものである (Nishiyama *et al.* 2003)。だとすればヒメツリガネゴケで明らかになったことを今後シロイヌナズナや作物の栽培に応用することも重要な試みとなる。宇宙実験により得られた知識、例えば光合成活性や成長の新しい制御のしくみなどは、地上の不毛の地に植物を増やすための新たな方策の1つとして重要な貢献につながるはずである。小さなコケ植物の力を借りながら、また他の宇宙実験などの成果とも統合することで、我々を含めた地球生命体全体の永続性の実現を科学の力により加速できることに大きな期待を寄せている。

謝辞

本稿で紹介した研究成果の一部は、Japan Aerospace Exploration Agency (JAXA) の「きぼう」利用フィジビリティスタディの支援を受け「宇宙におけるコケ植物の環境応答と宇宙利用 (スペース・モス)」として実施中のものである。また宮城大学指定研究費 (特別推進研究) の支援を受けた。ISS 内における実験遂行には、ISS クルーらに多大な貢献をいただいた。宇宙環境利用科学委員会のワーキンググループとしてスペース・モスの立ち上げから今日に至るまで JAXA, NASA, 研究室に所属する学生など多くの関係者より多大なる支援をいただいた。宇宙実験はこれらの方々の献身的な協力なくしては成し得ない。これらすべての皆様に心から感謝の意を表したい。また図6, 図7の写真を提供いただいた横井真希氏 (北大・大学院生命科学院), 山下祐輝氏 (北大・理学部) に厚く謝意を表す。

引用文献

- Bramley-Alves, J., King, D.H., Robinson, S.A. & Miller, R.E. 2014. Dominating the Antarctic environment: bryophytes in a time of change. In: Hanson, T.D. & Rice, K.S. (eds.) *Photosynthesis in bryophytes and early land plants*. pp. 309-324. Springer Netherlands, Dordrecht
- Braun, M., & Sievers, A. 1993. Centrifugation causes adaptation of microfilaments: studies on the transport of statoliths in gravity sensing *Chara* rhizoids. *Protoplasma*. 174, 50-61.
- Braun, M., & Richter, P. 1999. Relocalization of the calcium gradient and a dihydropyridine receptor is involved in upward bending by bulging of *Chara protonemata*, but not in downward bending by bowing of *Chara* rhizoids. *Planta*. 209: 414-423.
- Carriqui, M., Cabrera, H.M., Conesa, M., Coopman, R.E., Douthe, C., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Ribas-Carbo, M., Tomás, M., & Flexas, J. 2015. Diffusional limitations explain the lower photosynthetic capacity of ferns as compared with angiosperms in a common garden study. *Plant Cell Environ.* 38: 448-460.
- Carriqui, M., Flexas, J., Mark, K., Roig-Oliver, M., Niinemets, Ü., Tosens, T., Brodribb, T.J., Waite, M., Gill, W., Ribas-Carbó, M., Coopman, R., Sack, L., & Perera-Castro, A. V. 2019. Anatomical constraints to nonstomatal diffusion conductance and photosynthesis in lycophytes and bryophytes. *New Phytol.* 222: 1256-1270.
- Coe, K.K., Sparks, J.P., & Belnap, J. 2014. Physiological ecology of dryland biocrust mosses. In: Hanson D., Rice S. (eds) *Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. In: Hanson, T.D. and Rice, K.S. (eds.) *Photosynthesis in bryophytes and early land plants*. pp. 291-308. Springer Netherlands, Dordrecht
- Doonan, J.H., Cove, D.J., & Lloyd, C.W. 1988. Microtubules and microfilaments in tip growth - Evidence that microtubules impose polarity on protonemal growth in *Physcomitrella patens*. *J Cell Sci.* 89: 533-540.
- Espiñeira, J.M., Novo Uzal, E., Gómez Ros, L. V., Carrión, J.S., Merino, F., Ros Barceló, A., & Pomar, F. 2011. Distribution of lignin monomers and the evolution of lignification among lower plants. *Plant Biol.* 13: 59-68.
- Hanson, D.T., Renzaglia, K., & Villarreal, J.C. 2014. Diffusion limitation and CO₂ concentrating mechanisms in bryophytes. In: Hanson, T.D. and Rice, K.S. (eds.) *Photosynthesis in bryophytes and early land plants*. pp. 95-111. Springer Netherlands, Dordrecht
- Hiwatashi, Y., Sato, Y., & Doonan, J.H. 2014. Kinesins have a dual function in organizing microtubules during both tip growth and cytokinesis in *Physcomitrella patens*. *Plant Cell.* 26: 1256-1266.
- Hoson, T., & Soga, K. 2003. New aspects of gravity responses in plant cells. *Int Rev Cytol.* 229: 209-244.
- Hoson, T., Soga, K., Wakabayashi, K., Hashimoto, T., Karahara, I., Yano, S., Tanigaki, F., Shimazu, T., Kasahara, H., Masuda, D., & Kamisaka, S. 2014. Growth stimulation in inflorescences of an *Arabidopsis* tubulin mutant under microgravity conditions in space. *Plant Biol.* 16 (S1): 91-96.

- Hoson, T., & Wakabayashi, K. 2015. Role of the plant cell wall in gravity resistance. *Phytochemistry*. 112: 84-90.
- 神阪盛一郎. 2011. 国際宇宙ステーション/「きぼう」利用科学実験テーマ実験成果報告書. 宇宙航空研究開発機構, http://iss.jaxa.jp/kiboexp/theme/first/spaceseed/spaceseed_seika.pdf
- Karahara, I., Tamaoki, D., Nishiuchi, T., Schreiber, L., and Kamisaka, S. 2009. Effects of altered gravity conditions on lignin and secondary wall formation in herbaceous dicots and woody plants. *Biol Sci Space*. 23: 177-182.
- Kleist, T.J., Cartwright, H.N., Perera, A.M., Christianson, M.L., Lemaux, P.G., & Luan, S. 2017. Genetically encoded calcium indicators for fluorescence imaging in the moss *Physcomitrella*: GCaMP3 provides a bright new look. *Plant Biotechnol J*. 15: 1235-1237.
- Mori, A., Kamachi, H., Karahara, I., Kume, A., Hanba, Y.T., Takemura, K., & Fujita, T. 2017. Comparisons of the effects of vibration of two centrifugal systems on the growth and morphological parameters of the moss *Physcomitrella patens*. *Biol Sci Space*. 31: 9-13.
- Musgrave, M. E., Kuang, A., Allen, J., & van Loon, J.J.W.A. 2009. Hypergravity prevents seed production in *Arabidopsis* by disrupting pollen tube growth. *Planta*. 230: 863-870.
- Nakabayashi, I., Karahara, I., Tamaoki, D., Masuda, K., Wakasugi, T., Yamada, K., Soga, K., Hoson, T., & Kamisaka, S. 2006. Hypergravity stimulus enhances primary xylem development and decreases mechanical properties of secondary cell walls in inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana*. *Ann Bot*. 97: 1083-1090.
- Nakamura, T., Sassa, N., Kuroiwa, E., Negishi, Y., Hashimoto, A., Yamashita, M., & Yamada, M. 1999. Growth of *Prunus* tree stems under simulated microgravity conditions. *Adv Space Res*. 23: 2017-2020.
- Niklas, K.J. 2016. *Plant evolution: an introduction to the history of life*. The University of Chicago Press. pp. 577
- Nishiyama, T., Fujita, T., Shin-I, T., Seki, M., Nishide, H., Uchiyama, I., Kamiya, A., Carninci, P., Hayashizaki, Y., Shinozaki, K., Kohara, Y. & Hasebe, M. 2003. Comparative genomics of *Physcomitrella patens* gametophytic transcriptome and *Arabidopsis thaliana*: implication for land plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 100: 8007-8012.
- Oliver, M.J., Tuba, Z. & Mishler, B.D. 2000. The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. *Plant Ecology*, 151: 85-100.
- Sato, Y., Wada, M., & Kadota, A. 2001. Choice of tracks, microtubules and/or actin filaments for chloroplast photo-movement is differentially controlled by phytochrome and a blue light receptor. *J Cell Sci*. 114: 269-279.
- Sato, Y., Wada, M., & Kadota, A. 2003. Accumulation response of chloroplasts induced by mechanical stimulation in bryophyte cells. *Planta*. 216: 772-777.
- Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., & Hoson, T. 2004. Gravid perception in growth inhibition of plant shoots under hypergravity conditions produced by centrifugation is independent of that in gravitropism and may involve mechanoreceptors. *Planta*. 218: 1054-1061.

- Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., & Hoson, T. 2005. Mechanoreceptors rather than sedimentable amyloplasts perceive the gravity signal in hypergravity-induced inhibition of root growth in azuki bean. *Funct Plant Biol.* 32: 175-179.
- Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., & Hoson, T. 2006. Hypergravity induces reorientation of cortical microtubules and modifies growth anisotropy in azuki bean epicotyls. *Planta.* 224: 1485-1494.
- Soga, K. 2013. Resistance of plants to gravitational force. *J Plant Res.* 126: 589-596.
- Takemura, K., Kamachi, H., Kume, A., Fujita, T., Karahara, I., & Hanba, Y.T. 2017a. A hypergravity environment increases chloroplast size, photosynthesis, and plant growth in the moss *Physcomitrella patens*. *J Plant Res.* 130: 181-192.
- Takemura, K., Watanabe, R., Kameishi, R., Sakaguchi, N., Kamachi, H., Kume, A., Karahara, I., Hanba, Y.T., & Fujita, T. 2017b. Hypergravity of 10g changes plant growth, anatomy, chloroplast size, and photosynthesis in the moss *Physcomitrella patens*. *Microgravity Sci Technol.* 29: 467-473.
- Tamaoki, D., Karahara, I., Schreiber, L., Wakasugi, T., Yamada, K., & Kamisaka, S. 2006. Effects of hypergravity conditions on elongation growth and lignin formation in the inflorescence stem of *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res.* 119: 79-84.
- Tamaoki, D., Karahara, I., Nishiuchi, T., De Oliveira, S., Schreiber, L., Wakasugi, T., Yamada, K., Yamaguchi, K., & Kamisaka, S. 2009. Transcriptome profiling in *Arabidopsis* inflorescence stems grown under hypergravity in terms of cell walls and plant hormones. *Adv Space Res.* 44: 245-253.
- Tamaoki, D., Karahara, I., Nishiuchi, T., Wakasugi, T., Yamada, K., & Kamisaka, S. 2014. Effects of hypergravity stimulus on the global gene expression during reproductive growth in arabidopsis. *Plant Biology.* 16: 179-186.
- Tominaga, M., Kimura, A., Yokota, E., Haraguchi, T., Shimmen, T., Yamamoto, K., Nakano, A., & Ito, K. 2013. Cytoplasmic streaming velocity as a plant size determinant. *Dev Cell.* 27: 345-352.
- Tosens, T., Nishida, K., Gago, J., Coopman, R.E., Cabrera, M., Carriquí, M., Laanisto, L., Morales, L., Nadal, M., Rojas, R., Talts, E., Tomas, M., Hanba, Y., Niinemets, Ü., & Flexas, J. 2016. The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: mesophyll CO₂ diffusion as a key trait. *New Phytol.* 209: 1576-1590
- Vidali, L., Rounds, C.M., Hepler, P.K., & Bezanilla, M. 2009. Lifeact-mEGFP reveals a dynamic apical F-actin network in tip growing plant cells. *PLoS one.* 4, e5744.
- Waite, M., & Sack, L. 2010. How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New Phytol.* 185: 156-172.
- Wakabayashi, K., Nakano, S., Soga, K., & Hoson, T. 2009. Cell wall-bound peroxidase activity and lignin formation in azuki bean epicotyls grown under hypergravity conditions. *J Plant Physiol.* 166: 947-954.
- Wakabayashi, K., Soga, K., Hoson, T., Kotake, T., Yamazaki, T., Higashibata, A., Ishioka, N., Shimazu, T., Fukui, K., & Osada, I. 2015. Suppression of hydroxycinnamate network formation in cell walls of rice shoots grown under microgravity conditions in space. *PLoS one.* 10: e0137992.

- Xu, B., Ohtani, M., Yamaguchi, M., Toyooka, K., Wakazaki, M., Sato, M., Kubo, M., Nakano, Y., Sano, R., & Hiwatashi, Y., Murata, T., Kurata, T., Yoneda, A., Kato, K., Hasebe, M., & Demura, T. 2014. Contribution of NAC transcription factors to plant adaptation to land. *Science*. 343: 1505-1508.
- 矢野幸子. 2020. 植物科学と宇宙実験-シャトル実験, ISS 実験, 有人宇宙探査-, *BSJ Review* 11A10: 106-119.
- Yokoyama, R., Uwagaki, Y., Sasaki, H., Harada, T., Hiwatashi, Y., Hasebe, M., & Nishitani, K. 2010. Biological implications of the occurrence of 32 members of the XTH (xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase) family of proteins in the bryophyte *Physcomitrella patens*. *Plant J*. 64: 645-656.