

植物の記憶 (1)

短期記憶と長期記憶

公益財団法人日本植物調節剤研究協会
技術顧問

與語 靖洋

還暦を過ぎたころから、老人ボケを頓(とみ)に感じる。具体的には物覚えの悪さと記憶力の低下であるが、教科書や参考書を何冊も丸ごと暗記して大学受験に臨んだころにはもう戻れない。また、頭の回転速度の鈍化も加速度的に進み、頭の中に浮かんだことをメモするのに鉛筆が追いつかないことももうないであろう。

さて、「植物はそこまで知っている—感覚に満ちた世界に生きる植物たち—」と題した訳本を見つけた。原題は「What a Plant Knows - A Field Guide to The Senses (of Your Garden - and Beyond) ^(注1)」でDaniel Chamovitz氏の2012年の著作である。括弧内も含めて直訳すれば「植物が知っていること—あなたの庭に生える植物が持つ感覚の観察ガイドとその先—」であろうか。この本は、植物の持つ五感、といっても味覚はなく、代わりに位置感覚を入れ、それに記憶を加えて章立てされている。この本では植物の性質を安易に擬人化することを避けつつも、植物の持つ外部刺激に対する反応について理解しやすくすることを目的にヒトの感覚の用語を利用しているとあり、100報を超える原著論文や総説等をベースに執筆されたものである。

この本の6章のタイトルに、“植物は憶えている (What a Plant Remembers)”とある。その言葉通り、ここでは植物の“記憶”について書かれている。Chamovitz氏は、記憶を3つに分類して、植物には最下層の“手続き記憶”のみが存在するとしている。つまり、植物はヒトが持っている固有名詞や言葉の意味等の知識に関する“意味記憶”や、自分やその周辺に起こったまたはニュースなどで知った過去の出来事に関する“エピソード記憶”を持っていない。今回は、この植物が持つ手続き記憶について、短期と長期に分けて主に紹介する。

1. 短期記憶

(1) 捕虫葉 (insectivorous leaf)

最も短い短期記憶として、モウセンゴケ科の食虫植物ハエトリグサ (*Dionaea muscipula*, 別名: ハエトリソウ, ハエジゴク) が捕虫葉を閉じる反応 (閉合運動) がある (須

田ら 2021)。この2枚貝の貝殻のような捕虫葉の2つの列片の内側の中ほどにそれぞれ3本の感覚毛がある。その感覚毛の1つに虫が1回接触しただけでは葉は閉じないが、連続する2回目以降の接触で葉が閉じる。しかし、1回目と2回目の間隔が約30秒空くと葉は閉じない、すなわちこの植物は1分未満の短時間しか虫の接触という刺激を記憶できないことになる。またこの閉合運動には刺激の強さも重要で、そのカギを握るのがカルシウム (Ca) イオンである。Caイオン濃度が一定以上に達するとバネが作動して葉が閉じる。すなわち1回目の刺激だけではCaイオン濃度が不十分で、2回目の刺激を合わせることで閉合運動を作動させる濃度レベルに達する。一方、刺激の間隔が空くと葉が閉じないのは、1回目の刺激で上昇したCaイオン濃度が急速に低下し、2回目の刺激によってその濃度が増加しても作動させるレベルにまで達しないためと考えられている。また、この閉合運動は、接触の刺激を電流に置き換えて、累積電荷が一定以上に達しても起こる。おもしろいことに、ヒトの神経細胞におけるイオンチャンネルのカリウム (K) イオン通過阻害剤 (テトラエチルアンモニウムクロリド, バリウム, 亜鉛) を、ハエトリグサを育てているポットにあらかじめ土壌処理しておく、その後刺激しても葉は閉じない。また2,4-ジニトロフェノール (DNP) やペンタクロロフェノール (PCP) 等の脱共役剤 ^(注2) の土壌処理はさらに強力に作用する (Volkov *et al.* 2007)。

ハエトリグサの捕虫葉はその後捉えた虫がもがくことでさらに刺激を受けて、狭窄運動で虫を絞めつけるとともに、消化酵素を分泌して、溶け出した栄養素を吸収する。

ちなみに指で触ると葉を閉じるオジギソウ (*Mimosa pudica*) においても、ハエトリグサと同様にイオンの流入や流出によって膨圧が変化するモデルが提唱されている。

(2) 巻きひげ (tendrils)

次につる性植物の特徴である巻きひげの反応である。マメ科植物のエンドウ (*Pisum sativum*) の巻きひげは、明条件で障害物に接触するとすぐに巻きつくが、暗条件ではこの反応が起らない。しかし、暗条件でも接触したことは1~2時間記憶しており、後で光を当てるとその時に障害物がなくてもすぐ巻きつき始める (Jaffe 1977)。つまり、巻きひげが巻きつくための回転運動には、接触刺激とともに光が必要である。さて、雑草にもマメ科 (カラスノエンドウ) 以外に、ウリ科 (アレチウリ) やブドウ科 (ヤブガラシ) 等があり、このような巻きひげの反応は雑草害を甚大にする要因の一つとなっている。

2. 長期記憶

(1) 頂芽優勢 (apical dominance)

頂芽が優先的に成長する一方、側芽の成長が抑制される現象のことを“頂芽優勢”といい、ほとんどの植物がこの性質を有している。アマ (*Linum usitatissimum*) の子葉から出る最初の頂芽を切除すると側芽が2つ出る。そこで、一方の子葉を除去した後で頂芽を除去したところ、残った子葉側の側芽しか出ない。熱帯アメリカ原産のキク科・一年生雑草であるコセンダングサ (*Bidens pilosa*) も同様で、片方の子葉を傷つけるだけでも、その後頂芽を除去すると、もう片方の子葉側の側芽しか育たない。この子葉を傷つけられたことを記憶している時間は、2週間程度である。逆に片方の子葉に針を刺して数分後に子葉を2つとも除去してから頂芽を除去しても、同様の反応が起こる。このことから子葉から芽への情報は思いの外早く伝わるようである (Thelliera *et al.* 2000)。図-1はその反応を模式化したものである。植物は、子葉の切除や傷つけ等の非対称処理の信号を“検知”して、本来対称に出芽する側芽に対して、子葉が元気な側の側芽を優先的に成長させるよう“記憶の格納”をする。このことを“対称性の破れ”という。非対称処理は、その“記憶の呼び起こし”にも関与して、片方の側芽だけが出芽することになる。記憶の呼び起こしは低温処理や水ストレス、さらには頂芽を切除しても起こる。一方、この頂芽の切除は、“頂芽優勢の消失”すなわち成長を休止していた側芽の出芽を誘発する。それらが組み合わさった“最終的反応”として、元気な子葉側の側芽がより多く出芽す

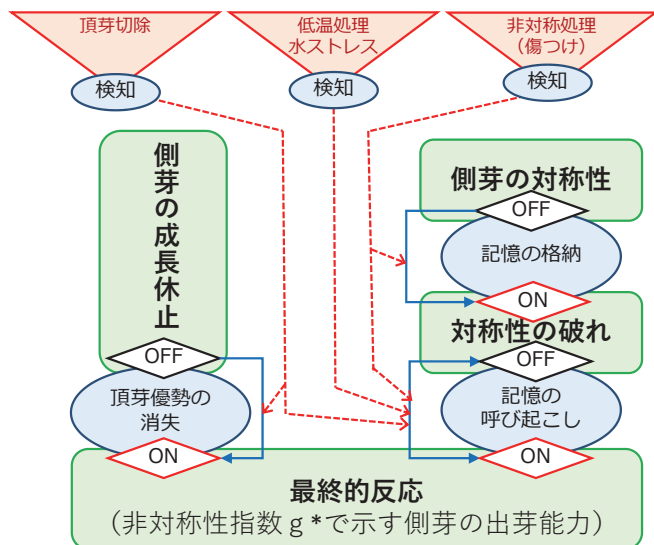


図-1 植物における外部刺激と記憶

(Thelliera *et al.* 2000 の図 5 と図 10 を組み合わせて和訳・改定)

* : 非対称性指数 (g) = $(nB - nA) / N$

n : 頂芽を除去した後の側芽の数 (nA と nB は何れかの子葉側)

N : 総数 (nA + nB)

g は 0 ~ 1 の間で、0 に近いと対称性、±1 に近いほど非対称性が高い。

る。これらの現象を“形態形成記憶”といい、果樹、庭木、盆栽等の剪定にはこの性質を利用する。

(2) 春化 (vernalization)

植物は季節を感じて開花・結実する。長日植物は冬の低温を経験することによって、春に温かくなった後に花芽形成が誘導される。このことを“春化”，人為的に行う行為を春化处理という。この花芽形成を司っている遺伝子の1つが“開花遺伝子 (Flowering Locus C, FLC)”である。紛らわしいが、FLCは開花に対して抑制的に働く。つまり花成ホルモンであるフロリゲン遺伝子 (Flowering Locus T, FT) や転写因子である *Suppressor of Overexpression of CO1 (SOC1)* の発現を抑制する。そのため、低温を経験し、FLCの発現を抑制することによって開花する。しかし、実際の開花には春化以外にも、光条件、個体の成長度合い、植物ホルモン、さらには関連する転写因子を含む遺伝子やタンパク質等の様々な“光周性因子^(註3)”が関与する。そのためそれらの条件が揃う春を迎えるまでの間、低温の経験をおそらく1ヶ月以上記憶する必要がある。この花成のメカニズムはとても複雑なので詳細は割愛するが、ここにもDNAのメチル化を介した“エピジェネティクス” (興語 2022) が関係している。

次に春夏秋冬と関連した日長との関係に目を移してみよう。小麦のような長日植物の場合、秋撒きして幼植物段階で冬の夜長を過ごした後、“限界暗期”よりも夜の時間が短くなる、逆に言えば1日は24時間なので、“限界日長”よりも昼の時間が長くなることで花芽形成が促進される。春化は、冬の低温を経験した後、この日長応答性に対する抑制が解除される現象である。頂芽優勢で述べた言葉を借りれば、長日植物では、低温によって格納された花芽形成の記憶が、日長によって呼び起こされ、最終的反応として春以降に開花する。このような現象は、小麦だけでなくアブラナ科等の長日植物に一般にみられるものの、この限界暗期の時間は植物や品種によって微妙に異なる。

少し話は変わるが、小麦には冬小麦と春小麦がある。別の言い方をすれば、秋播種では出穂するものの、春播種では栄養成長に留まり、茎葉が繁茂するだけの“秋播性”品種と、春播種でも生殖成長に移行して出穂する“春播性”品種がある。春化は前者の秋播性が消失して生殖生長に入る準備とも言える。逆に後者の春播性品種においては、低温の経験は花芽形成のために記憶する要因ではない。さて、日本には寒地から暖地までである。暖地において冬の低温が春化の誘導に不十分な場合、開花に春化が不要な春播性品種が冬に播種されることもある。一方、低温が厳しすぎると

秋に播種した小麦が冬越しできないため、カナダや北海道の一部等では春播性品種を雪解け後に播種する。なお、水稻等の短日植物の場合は、逆に限界暗期以上になることで花芽形成が誘導されるが、このような光条件との関係は、この本の第1章の“植物は知っている (What a Plant Sees)”に書かれている。

(3) 植物は環境を細胞レベルで記憶する

植物の主に葉の裏側に存在する気孔は1対の孔辺細胞で構成されており、明条件で開き、二酸化炭素を取り込むことで光合成を促進する。赤色光は光合成を介して細胞膜のプロトンポンプを活性化し、水素イオンを放出する。青色光はフォトトロピンに受容され、最終的にKイオンの取り込みを誘導し、浸透圧の上昇とともに水が取り込まれて、孔辺細胞の体積が増加することによって、気孔が開く。

名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所植物生理学グループは、長日条件(明/暗:16/8時間)で育てた植物が、短日条件(明/暗:8/16時間)で育てた植物に比べて、気孔が大きく開くことを示した(Aoki *et al.* 2019; 木下ら 2019)。さらに植物が育つ日長を長日から強制的に短日に変更すると、少なくとも1週間は気孔が開く状態が持続ことを示した。実はこれらの反応にも花芽形成における光周性因子であるFTやSOC1が関与し、SOC1がFTを介して気孔開度を促進する可能性がある。さらに、長日から短日条件に変更した際、FTの発現は1週間で低下するものの、SOC1の発現は高いレベルで維持することから、そこに記憶システムが存在、つまり気孔が日長条件という環境情報を細胞レベルで記憶していることになる。この気孔開度に関連した遺伝子の発現制御も、関与する遺伝子からも推測できるように、花芽形成と同様にヒストンの修飾、すなわちエピジェネティクスが関与する。

ちなみにシロイヌナズナには少なくとも11の光受容体があり、日長以外にも、発芽、屈折、夕暮れや朝焼け等を感じするが、その時感知する光波長は異なり、さらに遠赤外光から紫外線まで幅広く、スイッチをON/OFFしたり、記

憶したりする。

さて、今回は植物の短期記憶と長期記憶について紹介した。このような感覚に関連した遺伝子には、植物と動物で共通のものがあるものの、光、水、養分等に対する他の植物との競合も含めて、“動けない”植物だからこそ持っている反応や記憶もある。その成長や形態形成の反応のメカニズムが明らかになれば、抑草剤を含む植物成長調整剤の開発にもつながるであろう。また、今回示した植物の反応は、その種または品種に特徴的なものであり、かつ遺伝すると考えられている。そのことについては次回取り上げたい。

参考文献等

- Aoki, S. *et al.* 2019. Regulation of stomatal opening and histone modification by photoperiod in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*, 9:10054.
- Chamovitz, D. 2012. *What a Plant Knows - A Field Guide to The Senses of Your Garden - and Beyond*. Oneworld Publications, pp.224.
- ダニエル・チャモヴィッツ著(矢野真千子訳) 2017. 「植物はそこまで知っている - 感覚に満ちた世界に生きる植物たち. 河出書房新社(文庫本). pp.199.
- Jaffe, M. J. 1977. Experimental separation of sensory and motor functions in pea tendrils. *Science*, 195(4274), 191-192.
- 木下俊則ら 2019. 植物は自分のおかれた環境を細胞レベルで記憶する. プレスリリース(2019年7月18日)
- 須田 啓ら 2021. カルシウムイオンを介したハエトリソウの記憶機構. *植物科学最前線* 12:89.
- Thelliera, M. *et al.* 2000. Long-distance transport, storage and recall of morphogenetic information in plants, The existence of a sort of primitive plant 'memory'. *Life Sciences*, 323, 81-91.
- Volkov, A. G. *et al.* 2007. Closing of Venus Flytrap by Electrical Stimulation of Motor Cells. *Plant Signaling & Behavior*, 2(3), 139-145.
- 與語靖洋 2022. メンデル性遺伝によらない除草剤抵抗性. *植調* 56(5), 16-18.

注1) 括弧内は、更新・拡大版(2017年)では削除されている。

注2) 酸化的リン酸化において、電子伝達系とATP合成の両反応を阻害することなく、共役を阻害する化合物。Uncoupler。

注3) 生物が季節変化に係る日長を認識して、それぞれの形態形成を含

む生命活動を行う形質である光周性に関連する因子のこと。植物の光周性反応には、花芽形成、塊茎・根茎等の栄養繁殖器官形成、節間伸長、落葉、色素形成等がある。花芽形成だけでも数多くの因子が存在し、促進・抑制・反応の統合等に関与する。