

花卉表面に形成される毛状突起の機能

山田康志*・武田征士*

Function of trichomes on petal surface

Koji YAMADA* , Seiji TAKEDA*

要 旨：花器官の中で、花卉は色や形態が最も多様であり、その形づくりは花粉媒介動物の誘因などの役割のために重要である。アサガオとシロイヌナズナで、花卉（花冠）が屈曲する突然変異体が見つかった。それぞれ、花冠表面の分泌腺毛の発生異常と、花卉細胞で機能するワックス合成と輸送に異常があり、これらが花卉屈曲の原因であることが示唆された。ここから、花卉表面に潤滑油のような役割を果たす物質が分泌され、狭いつばみ中での花器官の摩擦を軽減することで、花卉がまっすぐ伸長するモデルが提唱されている。合弁花のアサガオと離弁花のシロイヌナズナで、花卉屈曲という同じような形態異常が示されたことから、この摩擦軽減のシステムは顕花植物に共通であることが予想される。そこで、複数の花卉園芸植物の入手可能な数品種について花卉表面の観察を行った。その結果、つばみの段階で花卉が露出している開放的なものには分泌腺毛が存在せず、がく片が花卉を覆っている閉鎖的なものでは、花卉表面もしくはがく片の内側に分泌腺毛が確認された。本研究から、つばみががく片に覆われる閉鎖的なものでは、分泌腺毛が形成され、花器官の摩擦軽減に関与していることが示唆された。

(2022年9月29日受理)

1 はじめに

花卉は花粉を媒介する昆虫や鳥を誘因する重要な役割をもつ。花粉媒介者との共進化、および生殖器官の保護のために進化を遂げ、花器官の中で最も色や形が多様である。また、園芸分野では奇抜な形や色など、自然界では生存に不利な形態と考えられるものが選抜され、様々な園芸品種が作出されている (Cronk, et al., 2008, Galliot, et al., 2006, Irish, 2009)。

アサガオ (*Ipomoea nil* (L.) Roth, syn. *Pharbitis nil* (L.) Choisy) とシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heyn) において、花卉が屈曲する突然変異体が報告されている (Shimoki et al., 2021, Takeda, et al., 2013, 2014)。野生型のアサガオでは花冠（花卉の集合体）の筒の部分が真っ直ぐ伸長し、漏斗型の花を形成するが、花卉が屈曲する「台咲」と呼ばれる系統では筒の部分が2回屈曲し、花の中央に「台」と呼ばれる構造を形成する (図1 A, B)。野生型の花冠の表面には分泌腺毛（分泌型毛状突起）が多数存在しているが、台咲系統では欠失もしくは減少している (Shimoki et al., 2021)。このことから、花冠の分泌腺毛が潤滑油のような役割をもつ物質を分泌し、狭いつばみの中の花器官間の摩擦を

軽減することで、花卉がまっすぐ伸長することが示唆された。

シロイヌナズナの *folded petals (fop)* 突然変異体は、アサガオ台咲と似た花卉屈曲を示すが、シロイヌナズナではそもそも花卉表面に分泌腺毛は形成されない (図1 C, D)。*fop* 突然変異体では、花卉表皮細胞で発現するワックスの生合成及び輸送に関わる遺伝子に変異があることが示された (Takeda et al., 2013, 2014)。シロイヌナズナでは、花卉の表層ワックスが花卉伸長をスムーズにしていることが示唆されている。

アサガオとシロイヌナズナは系統的に離れており、前者は合弁花、後者は離弁花であることから、花卉表面での摩擦軽減と花卉伸長のシステムは、顕花植物で広く保存されていることが予想された。そこで、本研究では日本の花卉生産量において上位を占めるユーストマヤアルストロメリア、プライダル等イベントでの需要が高く市場価値の高いルリトウワタやデルフィニウム、またつばみの段階でがく片が花卉を完全に覆っている閉鎖的な形状を持つナデシコやトレニアについて、花卉表面の分泌腺毛および毛状突起についての観察を行った。

* 京都府立大学大学院生命環境科学研究科応用生命科学専攻

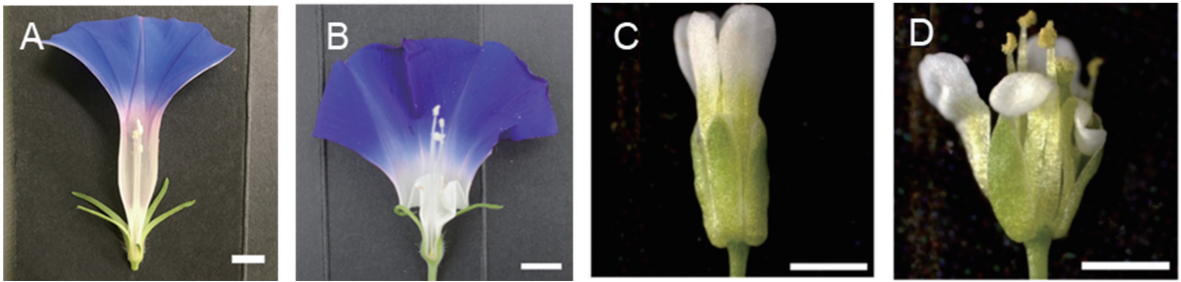


図1. 花弁が屈曲する変異体。野生型アサガオ（東京古型標準）。(B) 台咲アサガオ (Q513 系統)。(C) 野生型シロイヌナズナ。(D) *fop-1* 突然変異体。(A,B) Shimoki, et al., 2021 より引用、スケールバー = 1cm。(C,D) Takeda, et al., 2014 より引用、スケールバー = 1mm

2. 材料と方法

1) 材料

花弁表面の観察には、トレニア (*Torenia fournieri*) *1、ナデシコ (*Dianthus superbus* var. *longicalycinus*) *2、ユーストマ (*Eustoma grandiflorum*) *2、アルストロメリア (*Alstroemeria* sp.) *2、デルフィニウム (*Delphinium* sp.) *2、ルリトウワタ (*Tweedia caerulea*) *2 を用いた。*1 は京都府立大学植物育種学研究室より譲渡されたもの、*2 は一般生花店で購入した。

2) 方法

サンプルの花器官、つぼみ、つぼみからがく片を除去し取り出した花弁をデジタルカメラ DMC-LX100 (Panasonic)、実体顕微鏡 S8AP0 (Leica)、および走査型電子顕微鏡 (JSM-IT200、日本電子) を用いて観察を行った。花弁・花冠については背軸側、がく片は向軸側を観察した。

3. 結果

トレニア (アゼナ科)

5 枚の花弁が融合した花冠をもつ合弁花で、つぼみの段階では花弁は完全にながく片に覆われており、開花直前にながく片の上部から花弁が露出していくような構造をしている (図 2 A,B)。花弁表面において非常に多くの分泌腺毛が確認されたが、非分泌型の毛状突起は確認できなかった (図 2 C, D)。トレニアは合弁花で、アサガオと花冠の形状が類似していることから、アサガオと同様の分泌腺毛を用いたメカニズムを用いて花冠の伸長をスムーズにさせていると考えられる。

ナデシコ (ナデシコ科)

花弁を 5 枚持つ離弁花で、つぼみの段階では花弁は完全にながく片に覆われており、開花直前にながく片の上部から花弁が露出していくような構造をしている (図 2 E,F)。花弁表面には分泌・非分泌型いずれの毛状突起も確認できなかった (図 2 G)。一方で、がく片の内側

に分泌型の毛状突起が確認された (図 2 H)。ナデシコでは、がく片の内側からの分泌物により、花弁伸長を制御していると考えられる。

ユーストマ (リンドウ科)

離弁花であり品種によって花弁数は様々だが、今回は花弁数が 10~20 枚と振れ幅の大きい八重品種を用いた。がく片は細長い形をしており、つぼみの一部のみを覆っていた (図 2 I, J)。花弁表面には分泌型、非分泌型の毛状突起のどちらも確認できなかった (図 2 K, L)。一方、花弁表面は非常に粘性の高い物質があり、何らかの分泌物があることが示唆された。

アルストロメリア (ユリズイセン科)

花弁を 6 枚持つ離弁花で、がく片は非常に小さく、つぼみの段階で花弁のほぼ全てが露出している (図 2 M, N)。花弁表面には分泌型、非分泌型の毛状突起のどちらも確認できなかった (図 2 O)。花弁の上部には円錐形の肥大した細胞が多く確認された (図 2 P)。

デルフィニウム (キンボウゲ科)

花弁を 6 枚持つ離弁花で、つぼみ段階で花弁が常に露出しており、がく片は非常に小さかった (図 2 Q, R)。全ての花弁表面において、多くの非分泌型の毛状突起が確認できた (図 2 S)。分泌腺毛は確認できず、表面には多くの気孔 (孔辺細胞) が確認できた (図 2 T)。

ルリトウワタ (キョウチクトウ科)

花弁を 5 枚持つ離弁花で、つぼみは発生のごく初期の段階では額に覆われているが後につぼみの上部が露出するような形態となっていた (図 2 U, V) 全ての花弁表面において多くの非分泌型の毛状突起が確認できた (図 2 W)。つぼみの段階で花弁が重なって折りたたまれているような構造をしており、その花弁が重なり合っている部分には、毛状突起は確認できなかった (図 2 X)。分泌腺毛はいずれの箇所においても確認できなかった。

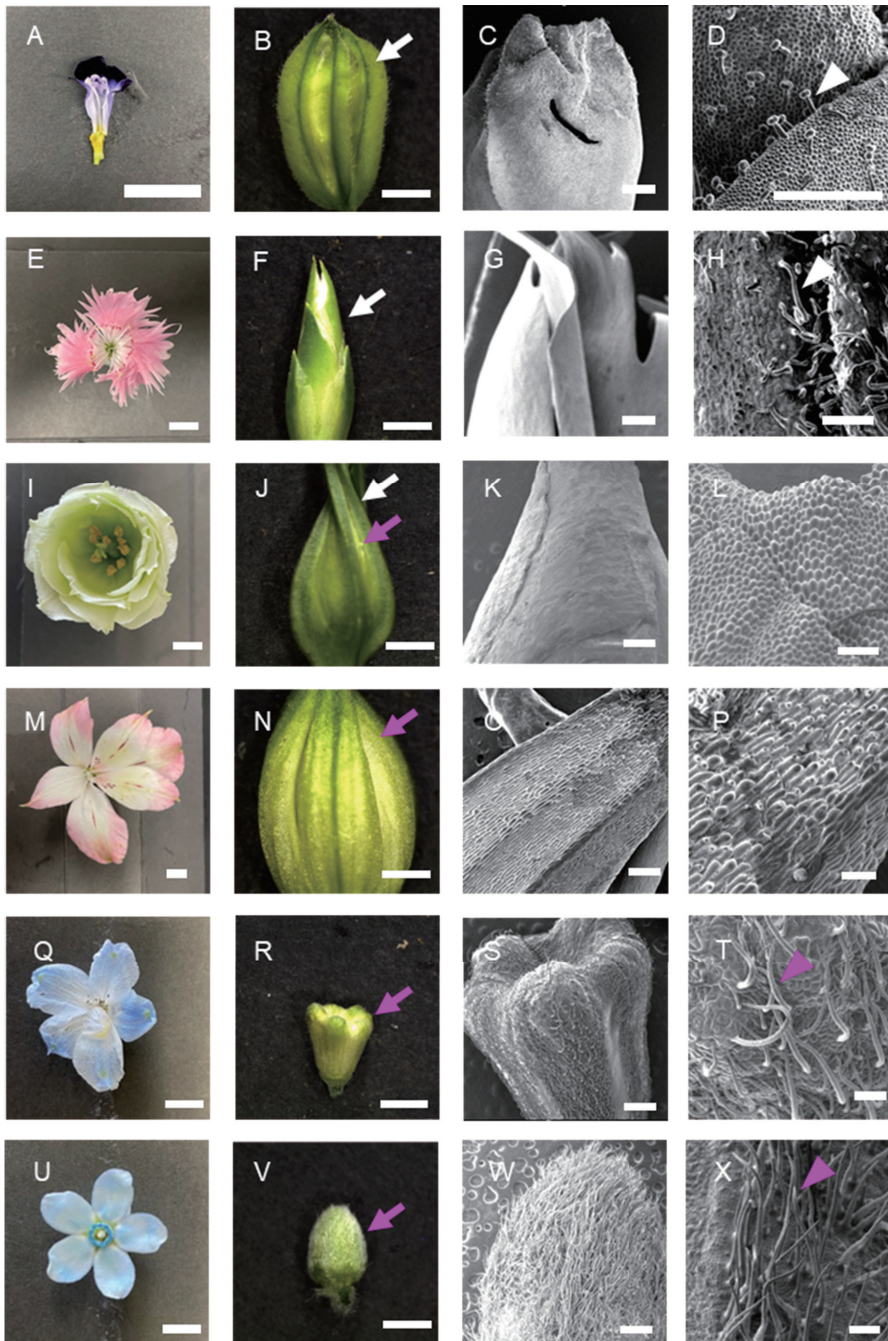


図2. 花卉の毛状突起の観察結果。(A-D) トレニア、(E-H) ナデシコ、(I-L) ユーストマ、(M-P) アルストロメリア、(Q-T) デルフィニウム、(U-X) ルリトウワタ。A, E, I, M, Q, U: 花、スケールバー 1cm。B, F, J, N, R, V: つぼみ、スケールバー 1mm。C, D, G, H, K, L, O, P, S, T, W, X: 電子顕微鏡による花卉表面構造。H: がくの内側の電子顕微鏡像。C, G, K, O, S, W: スケールバー 500 μ m、D, H, L, T, W: スケールバー = 200 μ m。P: スケールバー = 200 μ m。白矢印 = 萼、マゼンタ矢印 = 花卉、白矢頭 = 分泌腺毛、マゼンタ矢頭 = 非分泌型毛状突起

4. 考察

今回調査した園芸品種の多くは、がく片が極めて小さく、つぼみの初期段階で花卉が露出するなど、がくと花卉の相互作用が起きにくい構造をしていた。つぼみの段階でがく片が花卉を覆っているのはトレニア、ナデシコのみだった。がくと花卉が接触しているトレニアやナデシコでは、花卉の表面やがくの内側に分泌腺毛を形成す

るなど、摩擦を軽減する機能を持つことが示唆された。このことから、つぼみががく片に覆われている閉鎖的なものと、花卉が露出している開放的なものによって、花卉表面の毛状突起の形態が異なることが示唆された(表1)。

アサガオの台咲品種やシロイヌナズナの *fop* 突然変異体では、雌しべや雄しべが野生型よりも露出しており、

表 1 つばみと花卉・がく片表面の毛状突起

植物名	合弁・離弁	花卉枚数	つばみ	分泌腺毛	非分泌	備考
トレニア	合弁花	5	閉鎖的	有り	無し	
ナデシコ	離弁花	5	閉鎖的	有り	無し	分泌腺毛はがくの内側にのみ存在
ユーストマ	離弁花	10~20	開放的	無し	無し	花卉表面に分泌物あり
アルストロメリア	離弁花	6	開放的	無し	無し	
デルフィニウム	離弁花	6	開放的	無し	有り	
ルリトウワタ	離弁花	5	開放的	無し	有り	

生殖器官が損傷する可能性がある。一般に、ミツバチなどの訪花昆虫の訪問頻度が高くなるほど、雌しべの損傷割合が高くなることが知られている (Saez et al., 2014)。アサガオの台咲品種やシロイヌナズナの *fop* 突然変異体は人為的に保存されているが、自然界では花卉が屈曲する種は、これまでのところ確認できていない。これは、花卉屈曲という形態異常が、自然界では生存において不利になる可能性を示している。

分泌腺毛が確認されたトレニアに関しては、既に形質転換法が確立しており、また花器官の形状もアサガオに類似していることから、分泌腺毛遺伝子をノックアウトすることで、台咲の形質を作出できる可能性がある。今後、アサガオ台咲の原因遺伝子を解明することができれば、トレニアでも同様の形質を獲得できることが期待される。一方、ナデシコにおいては花卉表面ではなく、がくの内側にのみ分泌腺毛が存在していたことから、花卉表面とがくの内側において、分泌腺毛形成を制御している遺伝子が別であることが推察された。

一般に、毛状突起は植物の葉や茎の表面に存在する構造物であり、その形状や大きさ、分泌型非分泌型などから7種類に分類されている (Tisier, 2012)。その多くは病害虫の物理・化学防除や表面温度調節などに寄与していると考えられているが (Johnson, 1975, Kennedy, 2003, Wagner et al., 2004)、今回の結果から、花卉の分泌腺毛が顕花植物の花卉伸長に関与している可能性が示された。一方で、非分泌型の毛状突起は、つばみから露出した花卉部分の表面に多く見られたことから、葉や茎表面と同様、病害虫の物理的な防除に寄与していると考えられる。

今後、より多くの花について、花卉表面構造の調査を継続することで、花卉やがく片表面の分泌腺毛の機能が明らかにできると考えている。花卉表面に分泌腺毛が存在していることが確認でき、形質転換によって分泌腺毛の消失が可能になれば、花卉屈曲という新たな鑑賞価値を持つ園芸品種の作出が期待できる。

謝 辞

供試材料であるアサガオの種子を提供していただきました九州大学大学院理学研究院生物科学部門・仁田坂英

二准教授、基礎生物学研究所モデル生物研究支援室・星野敦助教、トレニアを分譲していただきました本学植物育種学研究室・大坪憲弘准教授、ならびに研究助言をいただいた本学細胞工学研究室メンバーに感謝申し上げます。

引用文献

- 朝顔百科編集委員会 (2012)「朝顔百科」誠文堂新光社 ISBN: 978-4-416-71201-6
- CRONK, Q.; OJEDA, I. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. *J Exp Bot*, 59, n. 4, p. 715-727, 2008.
- GALLIOT, C.; STUURMAN, J.; KUHLEMEIER, C. The genetic dissection of floral pollination syndromes. *Curr Opin Plant Biol*, 9, n. 1, p. 78-82, 2006.
- IRISH, V. F. Evolution of petal identity. *J Exp Bot*, 60, n. 9, p. 2517-2527, 2009.
- JOHNSON, H. B. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review*, 41, n. 3, p. 233-258, 1975.
- KENNEDY, G. G. Tomato, pests, parasitoids, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Annu Rev Entomol*, 48, p. 51-72, 2003.
- SÁEZ, A.; MORALES, C. L.; RAMOS, L. Y.; AIZEN, M. A. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology*, 51, n. 6, p. 1603-1612, 2014.
- SHIMOKI, A.; TSUGAWA, S.; OHASHI, K.; TODA, M. et al. Reduction in organ-organ friction is critical for corolla elongation in morning glory. *Commun Biol*, 4, n. 1, p. 285, 2021.
- TAKEDA, S.; IWASAKI, A.; MATSUMOTO, N.; UEMURA, T. et al. Physical interaction of floral organs controls petal morphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, 161, n. 3, p. 1242-1250, 2013.
- TAKEDA, S.; IWASAKI, A.; TATEMATSU, K.;

- OKADA, K. The Half-Size ABC Transporter FOLDED PETALS 2/ABCG13 Is Involved in Petal Elongation through Narrow Spaces in *Arabidopsis thaliana* Floral Buds. *Plants (Basel)*, 3, n. 3, p. 348-358, 2014.
- TISSIER, A. Glandular trichomes: what comes after expressed sequence tags? *The Plant Journal*, 70, n. 1, p. 51-68, 2012.
- WAGNER, G. J.; WANG, E.; SHEPHERD, R. W. New approaches for studying and exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Ann Bot*, 93, n. 1, p. 3-11, 2004