

| | |
|------|-----------------------------|
| タイトル | 植物における葉の上下運動および回旋運動の概日性について |
| 著者 | 新沼, 協; NIINUMA, Kanae |
| 引用 | AN00228731(42): 81-91 |
| 発行日 | 2015-01-05 |

植物における葉の上下運動および回旋運動の概日性について

新 沼 協*

Circadian Rhythms of Leaf Movements and Circumnutations in Plants

Kanae NIINUMA*

要 旨

地球上の多くの生物は、約24時間周期の体内時計である概日時計を持ち、昼夜や季節等の周期的な環境変動に効率的に適応している。植物は移動手段を持たないため、発芽したその場から移動することはできないが、葉や茎などの様々な器官において運動を示し、多くの器官運動は概日時計に制御され概日リズムを示すことが報告されている。本稿では、葉の上下運動と回旋運動という二つの器官運動に注目し、その運動のメカニズムとこれらが示す概日リズムについて、既に報告した著者の関連研究とともに紹介する。また、これらの現象が概日リズムを示すことの生存上の意味について議論する。

1. 背景

地球上の全ての生物は環境に適応して生存している。環境には様々な種類があるが、昼夜や季節のように一定の周期で繰り返されるものであれば、その変化を予測することは比較的容易であろう。現に、我々人間はカレンダーや時計をつかって昼夜や季節の移り変わりを確認し、これから訪れる環境変化への準備を行っている。では、カレンダーや時計を持たない生物はどうか。ほぼ全ての生物は、約24時間周期のリズムを生み出す時計機構である概日時計を体内に持つことにより、昼夜や季節等の周期的な環境変化に従属するのではなく、それらを予測して効率的に適応している。たとえば、人の睡眠やショウジョウバエの羽化における概日

* 北海学園大学工学部生命工学科

* Department of Life Science and Technology, Faculty of Engineering, Hokkai-Gakuen University

性（約1日の周期性）、哺乳類の冬眠、鳥類・哺乳類等の季節変化に先立つ体毛の生え代わり、魚類・鳥類・哺乳類における生殖器官の成熟などのような光周性（季節ごとの日長変動に反応する性質）は、概日時計によって制御されている現象である。

高等植物でも多くの現象が概日時計により制御されており、花卉の開閉を含む多くの植物器官の運動¹⁾²⁾、胚軸や花茎の伸長³⁾⁴⁾、遺伝子の発現⁵⁾、光合成⁶⁾などの、様々な現象における概日性、さらに、花成における光周性⁷⁾などがその例である。モデル植物であるシロイヌナズナにおいてLHY (LATE ELONGATED HYPOCOTYL)、CCA1 (CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1)、TOC1 (TIMING OF CAB EXPRESSION 1)といった概日時計の中心因子が単離されて以降⁸⁾⁹⁾¹⁰⁾、多くの概日時計関連因子からなる概日時計機構のモデルが様々な植物でも示されて来ている¹¹⁾¹²⁾。植物の概日時計による制御を受ける現象の分子遺伝学的解析についてもシロイヌナズナを中心に進展しており、中でも光周性花成の制御機構に関する研究は一定の成功を収めてきた¹³⁾¹⁴⁾¹⁵⁾。その一方で、花成以外の概日時計により制御される現象については未解明な部分が多い。

本稿では植物において概日時計に制御される現象のうち、葉の上下運動と回旋運動という2つの器官運動に焦点をあて、メカニズムとその概日性について著者の研究を交えながら紹介するとともに、これらの運動が概日性を示すことの生存上の意味と今後の研究の展開について考察・議論する。

2. 葉の上下運動における概日リズム

概日リズムに関する初めての科学論文は、植物の葉の上下運動に関するものであった。1792年、フランスの科学者ドゥメラン (Jean-Jacques d'Ortous de Mairan) は、マメ科植物のオジギソウの葉における昼に開き夜に閉じるという現象が、連続的な暗条件に移動した後も約1日の周期を維持し続けることに気がついた¹⁶⁾。このことからドゥメランは、オジギソウは日の光などの外的環境に単に反応して葉を動かしているのではなく、時間を覚えているのではないかと考えた。現在では、葉の上下運動は概日リズムを示す典型的な現象の1つとして知られ、高等植物の概日リズム研究におけるリズムマーカーとして用いられている。

葉の運動のメカニズムは、葉枕によるものと、葉枕によらないものの2つに分けることができる。葉枕とは葉柄の付け根にある膨らんだ部分のことで、オジギソウ、インゲンマメ、ベニバナインゲン、アメリカネムノキなど多くの植物が葉枕によって葉を動かしており、その運動のメカニズムが研究されている¹⁷⁾。葉枕による葉の上下運動は、葉枕の上部（向軸側）と下部（背軸側）の体積が変化することによって起こる¹⁸⁾。葉の開いた状態の時には、葉枕の上部の体積は減少し葉枕の下部の体積は増加し、葉の閉じた状態のときには、葉枕の上部の体積は増加し葉枕の下部の体積は減少する¹⁹⁾。このことから葉枕による葉の上下運動が示す概日

リズムは、葉枕上部と下部の体積変化が概日時計によって制御されていることによるものであることがわかる。さらに、葉枕の上部と下部の細胞から作成されたプロトプラストは、それらの体積変化が本来の場所における葉枕の細胞と同様に概日リズムを示すことから、葉枕が自身の細胞の中に概日時計を持っていることが示されている²⁰⁾。

一方、多くの植物は葉枕のような葉を動かすための特殊な器官をもたないが、そのような植物においても葉の上下運動は確認されており、葉の上下運動は概日リズムを示す²¹⁾。トマトの実生を明暗条件下で生育した後連続明条件下におくと、昼には葉の位置が低くなり、夜には高くなるという概日リズムを示す(図1)。このような、葉枕のない植物における葉の上下運動は、葉柄の向軸側と背軸側の伸長の差異によって引き起こされる²²⁾²³⁾。ドーンブッシュらは

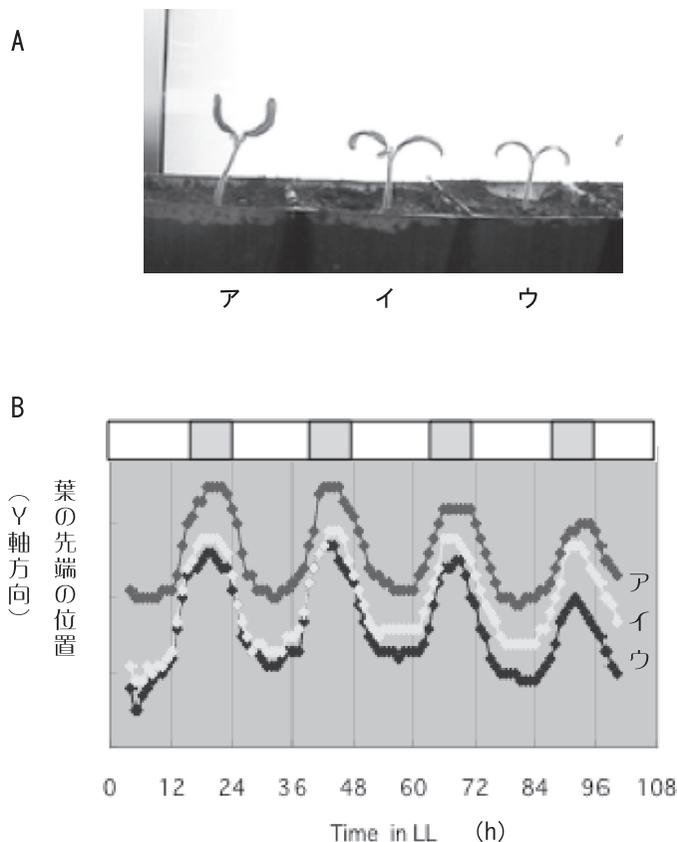


図1. トマトの子葉における葉の上下運動の概日リズム

トマトの種子を播種し、人工的な明暗条件(16時間明, 8時間暗)下で栽培した。子葉が展開した後に、明暗条件の暗期が終了したタイミングで植物を連続明条件下に移すとともに、真横から数日間撮影を行った。A)は実際に撮影した画像。B)は取得した画像から葉の先端の座標を取得しグラフ化したもの。上のバーは白い部分が主観的昼、灰色の部分が主観的夜を示している。ア~ウは、A)のア~ウの個体にそれぞれ対応している。

(niinuma et al. 2007. ¹¹⁾を改変し転載)

シロイヌナズナのロゼット葉における葉の生長と葉の上下運動を同時に測定することができる 3D live-leaf growth analysis systemを開発し、葉の生長と上下運動のタイミングにはずれがあることを明らかにした²⁴⁾。胚軸は伸長の分子機構に関する研究が進んでいる器官であり、胚軸伸長も概日リズムを示すことがわかっている。胚軸伸長における概日リズムにはPIF 4 (PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4) と PIF 5 (PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 5) の関与が明らかになっているが、この研究から葉の生長のリズム性においてはこれら因子が関与していないことが明らかになった。

上述の様に、葉の上下運動およびその概日リズムは葉枕の有無に関わらず、多くの植物で共通して見られる。このことから、植物はこの運動によりきつと何か利益を得ているのではないかと考えるのも自然なことといえよう。では葉の上下運動およびその概日リズムは、植物にとってどのような意味があるのだろうか？

その意味について、葉枕をもつ植物においてはいくつかの説が示されてきている。ダーウィンは、葉枕をもつ11種類の植物の葉をピンでコルクに固定して開いたままにする実験を行い、「葉の上下運動は葉の上側表面が夜間に熱放散で冷却されるのを防ぐ」のに役立つという説を示した²⁵⁾。また、生物時計の父といわれるビュニングは、ツルマメやラッカセイなどを用いて実験を行い、「概日時計が月明かりによって不本意に同調することを防ぐ」ために役立っているという説を示した²⁶⁾。葉枕による葉の上下運動を制御するホルモンのような物質が存在するのではないかと考えられてきており、これまでにいくつかの植物から葉枕に作用して葉を開かせる覚醒物質と葉を閉じさせる就眠物質がそれぞれ単離されているが²⁷⁾²⁸⁾、上田らは、マメ科植物メドハギの覚醒物質であるレスペデジン酸カリウムの構造を一部の変えた安定な人工覚醒物質を合成し²⁹⁾、これを利用して葉を開いたままにする実験を行った。覚醒物質の処理によって開いたままになった植物は8日目には枯死したことから、彼らは周期的に葉を閉じるという現象はクチクラ蒸散の減少に寄与していると推定している。また、近年、いくつかの植物で葉枕が欠損する変異体が報告されている³⁰⁾³¹⁾。マメ科のモデル植物の1つであるウマゴヤシにおいて得られた*plp* (*petiolule-like pulvinus*) 変異体では、葉枕が葉柄のように変化しており、野生型で見られる葉の上下運動が消失して葉が開いたままになる³²⁾。この変異体では、野生型に比べてストレス関連遺伝子の発現が特に真夜中で異なっており、葉の投影面積が約15%減少し地上部の生重量も減少していたことから、葉の上下運動による生長へのメリットが示唆された。

このように葉枕による葉の上下運動およびその概日リズムの意味については様々な説が示されているが、定説は未だにない。その理由の1つとしては、これらの研究にそれぞれ異なる植物が使われていることが考えられる。葉の上下運動と一口に言っても、オジギソウのように1

つの葉が2～4枚の小葉にわかれ、さらにその小葉が左右対称の小羽片にわかれた、その小羽片までぴったりと閉じるものもあれば、ウマゴヤシのように3枚の小葉がまるで蕾の様に閉じるものもある。このことから、葉枕を使った上下運動の概日性の意味は植物種によって異なっているのかもしれない。

では、葉枕をもたない植物はどうだろうか？シロイヌナズナやトマトにおける葉の上下運動の様子を見てみると²⁶⁾³³⁾、葉枕をもつ植物のようにしっかりと葉を閉じるわけではなく、葉枕をもつ植物に比べ葉の動きも小さい。このことから蒸散の減少に寄与できるとは考えにくく、また、同様の理由から、葉の上下運動によって「葉の上側表面が夜間に熱放散で冷却されるのを防ぐ」ことや、「概日時計が月明かりによって不本意に同調することを防ぐため」という目的の達成も難しそうである。葉枕のない植物における葉の上下運動については、葉枕を持つ植物のものにくらべ、そのメカニズムには未解明な部分が多いが、シロイヌナズナでは温度を上げるとロゼット葉の角度が高くなり（地面から離れる）、この時に葉の温度が低下するこ

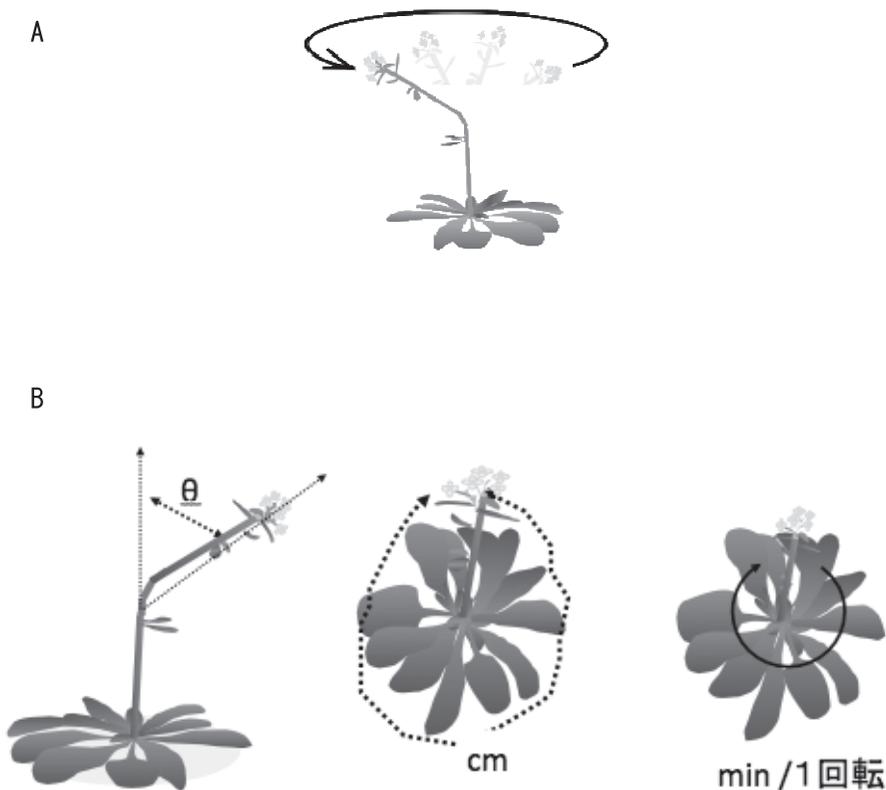


図2. 回旋運動のイメージと解析指標

A) シロイヌナズナ花茎における回旋運動のイメージ. B) 回旋運動の解析に用いられる一般的な指標. 左から、回旋運動の角度、回旋周期、1回の回旋にかかる時間を示している. 著者らの研究では一番右の1回の回旋にかかる時間を用いている.

とが示されている³³⁾。これが葉枕を持たない植物において共通しているかどうかは葉枕をもつ植物の例から考えて、異なる植物を用いたさらなる研究が必要であろう。

このように、葉枕の有無にかかわらず葉の上下運動の概日性は多くの植物が共通して示す現象であり、植物の生長における意味については様々な説が示されてはいるものの、全ての植物における共通した生存上の意味は未だ示されておらず、今後の研究が期待される。

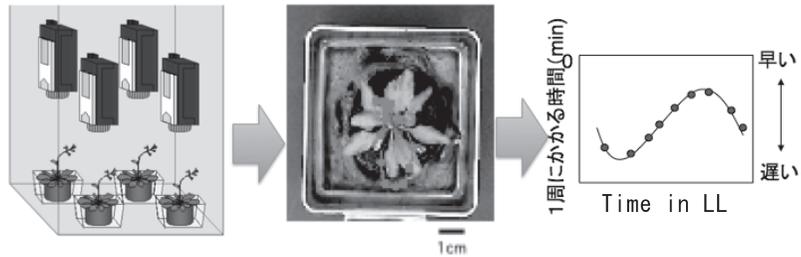
3. 植物の回旋運動における概日リズム

回旋運動は多くの植物種において観察される、莖や根等の生長器官の先端が円または楕円の軌跡を描く現象である³⁴⁾ (図 2A)。概日性は多くの植物器官の運動が示す特徴の一つである。しかし、上記の回旋運動については多様なリズムを示すことが報告されているものの³⁵⁾、概日リズムについては明確になっていなかった。その理由の一つに、回旋運動が複雑な生理現象である³⁶⁾ことが挙げられる。回旋運動は膨圧による可逆的な伸長部位が器官内を移動する事により生じると考えられている³⁵⁾がその詳細なメカニズムは未解明である。さらに、回旋運動のパターンは植物種、器官、生育段階によって異なり³⁶⁾³⁷⁾、温度・光強度・機械的刺激等様々な外的刺激にも影響を受ける³⁸⁾³⁹⁾。

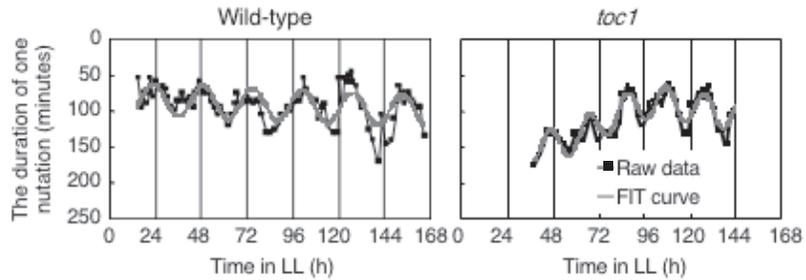
著者はこの回旋運動も概日リズムを示すのではないかと考え、これを証明するため以下の研究を行った⁴⁰⁾。複雑かつ不安定な回旋運動のパターンを安定して解析するため、次のような方法を用いた。1) 回旋運動の指標として、回旋運動の速度を用いる：回旋運動の実験には通常、「屈曲角度」、「回旋軌跡の長さ」、「回旋運動の速度」などが指標として用いられるが (図 2B)、標準的な方法は決まっていない。回旋運動は生長器官で起きるため、通常伸長という現象と回旋運動を区別して観察するのは難しい。その点、回旋速度という指標は可逆的な膨圧の増加する面が移動することを反映しており、他の指標に比べ縦方向の伸長による影響が少ないと考えられた。2) 概日リズム関連遺伝子欠損変異体における回旋運動のリズムを比較する：遺伝子欠損変異体を用いることは、その遺伝子によって現象が制御されている事を明らかにするために信頼しうる手段である。

シロイヌナズナ花莖が回旋運動を示すことは著者の所属した研究グループによって既に報告されており³⁸⁾、シロイヌナズナでは様々な遺伝子欠損変異体が整備されていることから、本実験に多くの遺伝子欠損変異体が存在するシロイヌナズナの概日リズム関連遺伝子欠損変異体を用い、回旋運動が概日リズムを示すことを確認することとした。シロイヌナズナを12時間明期12時間暗期の条件下で生育した後に、連続明条件下で回旋運動の様子を真上から撮影、取得した画像から回旋速度の変動を解析したところ (図 3A)、野生型シロイヌナズナにおける回旋運動速度は、主観的明期の終わりに最も遅くなり、主観的暗期の終わりに最も早くなりこの回旋速度の変化周期は約24時間の周期を示した (図 3BおよびC)。さらに、2つの概日リズム

A



B



C

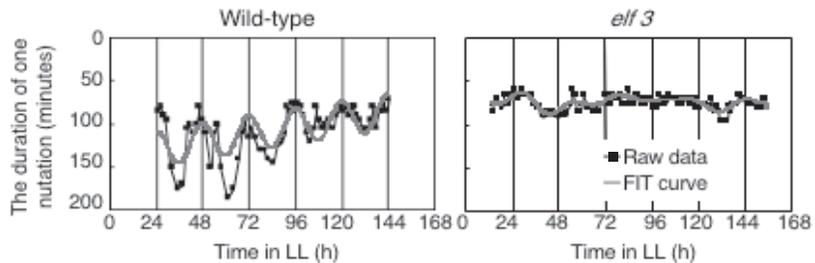


図 3. 回旋運動速度の概日リズム

A) 明暗条件下で生育したシロイヌナズナを連続明条件に移動すると同時に、真上から撮影を行い花茎の回旋運動の動きを解析した。B) *toc1* 機能欠損変異体およびC) *elf3* 機能欠損変異体における回旋運動は、各変異体に典型的な概日リズム異常を示した。

(niinuma et al. 2005. ⁴⁰)を改変し転載)

関連遺伝子 *TOC1* (*TIMING OF CAB EXPRESSION 1*) と *ELF3* (*EARLY FLOWERING 3*) 欠損変異体を用いて同様の実験を行った。 *TOC1* はシロイヌナズナの概日時計において中心振動体の一つと考えられている遺伝子であり、この遺伝子の欠損変異体では、遺伝子の発現や葉の上下運動⁴¹⁾などの概日リズム周期が野生型に比べて短縮することが知られているが、回旋運動の速度もまた、*toc1* 変異によってその周期が短縮されることがわかった (図 3 B)。また、*ELF3* は概日時計の光入力系で働いていると考えられており、これをコードしている遺伝子の欠損

変異体では、様々な現象が概日リズムを消失することが知られている⁴²⁾⁴³⁾。この*elf3*機能欠損変異体では、回旋運動は示したものの、その速度の変動に関しては概日リズムが消失し無周期となった(図3C)以上のように、*toc1*および*elf3*機能欠損変異体の回旋運動の速度変化周期の特徴は、すでに知られている二つの変異による概日リズムへの影響と一致し、回旋運動は、他の概日リズムを示す現象と同様に*TOC1*および*ELF3*を含む概日システムによって制御されていることが明らかになった。

葉の上下運動とは異なり、植物の回旋運動における「動くメカニズム」は未解明な部分が多く、「Internal oscillator model」(内生的因子による回旋運動の制御)、「Gravitropic overshoot model」(屈地性の連続による)、およびそれら二つをあわせたモデルが提唱されてきた²⁷⁾⁴⁴⁾⁴⁵⁾。回旋運動が概日リズムを示すという事実は、回旋運動の速度が概日時計によって制御を受け得るような内生的因子によってコントロールされることを示唆している。

では、回旋運動は植物にとってどのような利益がある現象なのだろうか(そもそも利益はあるのだろうか)? 前述の様に、回旋運動は様々な伸長器官および生育段階において観察される。芽生えで見られる回旋運動は、芽生えが土を破って出てくる時に土を押し退けるのに効果的であると考えられている²⁷⁾。

花茎ではどうだろうか。著者らが解析を行ったシロイヌナズナ花茎では、測定時の接触刺激によって回旋運動を示さないものが頻繁に見られた。植物の花茎が回旋運動を示さない原因としては、伸長する部位が移動しないか、もしくは、細胞の伸長量が十分でないために花茎の屈曲が生まれなかったということが考えられる。植物では接触ストレスによってエチレン合成が促進され植物の微小管配向が変化することで、細胞の伸長が抑制されることが知られている⁴⁶⁾⁴⁷⁾ので、接触による回旋運動の抑制は、回旋運動の屈曲部位が移動しなくなったというよりも、伸長が抑制されたために屈曲しなかったためであろう。雨や風、他の生物による接触刺激があると考えると、自然条件下では回旋運動を示さない個体や期間があることは十分予想される。

植物は伸長時に伸長部位の細胞の細胞壁を“ゆるませる”ことが知られている。植物が生長する時に全ての伸長域が一度にゆるむよりも、伸長域を分割して少しずつゆるませる方が安定であるため伸長部位の移動が起り、その結果として回旋運動が起きているという説がある²⁷⁾。シロイヌナズナの花茎の伸長は、概日リズムをしめすことが知られており⁴⁾、上記のことを併せて考えると、もしかしたら、花茎が示す回旋運動は植物が花茎が概日リズムを示しながら安定に伸びるための副産物であり、動くこと自体は植物が自然の中で生きるために必須ではないのかもしれない。

植物における器官運動は、分類学の父と称されるリンネや先述のダーウィンによってその現

象が早くから記述されており、概日リズムを示すことも報告されていたにも関わらず、その現象の制御機構や意味は未解明な部分が多い。ダーウィンは植物の動きをガラス板に写し取って研究を行い、その成果を彼の著書「植物の運動力」にまとめているが、その中で「もしいろいろな大きさの半球形のガラスが手に入っていたら、より正確な結果が得られただろう」と述べている²⁷⁾。現在、我々は半球形のガラス以上に高度な、デジタル画像データの取得やコンピューターによる画像解析等を利用することができる。葉の上下運動や回旋運動に関する新たな知見を得るために、今後はこれらの解析手法を利用しながら各器官運動のみが異常になった様々な植物種の変異体を用いて実験を行うことが必要であろう。また、自然条件下での実験を行うことにより、これら器官運動が示す概日性の本当の意味を明らかにすることができるかもしれない。

参考文献

- 1) Bunning E (1967) *The Physiological Clock*. New York : The Heidelberg Science Library, Springer-Verlag
- 2) Meidner H and Mansfield TA (1968) The role of rhythms in stomatal behaviour. *ZnPhysiology of Stomata*. McGraw-Hill, NewYork, pp 102-169
- 3) Dowson-Day MJ and Millar AJ (1999) Circadian dysfunction causes aberrant hypocotyl elongation patterns in *Arabidopsis* *Plant Journal* 17 : 63-71.
- 4) Jouve L, Greppin H and Agosti RD (1998) *Arabidopsis thaliana* floral stem elongation : evidence for an endogenous circadian rhythm. *Plant Physiol Biochem* 36 : 469-472
- 5) Schaffer R, Landgraf J, Accerbi, M, Simon V, Larson M and Wisman E (2001) Microarray Analysis of Diurnal and Circadian-Regulated Genes in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 13 : 113-123.
- 6) Dodd AN, Salathia N, Hall A, Kevei E, Toth R, Nagy F, Hibberd JM, Millar AJ and Webb AA (2005) Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science* 309 : 630-633
- 7) Yanovsky MJ and Kay SA (2003) Living by the calendar : How plants know when to flower. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 4 : 265-275
- 8) Millar AJ, Carré IA, Strayer CA, Chua NH and Kay SA (1995) Circadian clock mutants in *Arabidopsis* identified by luciferase imaging. *Science* 267 : 1161-1163
- 9) Schaffer R, Ramsay N, Samach A, Corden S, Putterill J, Carre IA and Coupland G (1998) The late elongated hypocotyl mutation of *Arabidopsis* disrupts circadian rhythms and the photoperiodic control of flowering. *Cell* 93 : 1219-1229
- 10) Wang ZY and Tobin EM (1998) Constitutive expression of the CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1) gene disrupts circadian rhythms and suppresses its own expression. *Cell* 93 : 1207-1217
- 11) Niinuma K, Nakagawa M, Calvino M and Mizoguchi T (2007) Dance of plants with the circadian clock. *Plant Biotechnology* 24 : 87-97
- 12) Chen ZJ (2013) Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. *Nature Reviews Genetics* 14 : 471-482
- 13) Hayama R and Coupland G (2003) Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering. *Curr Opin Plant Biol* 6 : 13-19
- 14) Mizoguchi T, Putterill J and Ohkoshi Y (2006) Kinase and phosphatase : the cog and spring of the circadian clock.

- Int Rev Cyt 250 : 47–72
- 15) Song YH, Ito S and Imaizumi T (2013) Flowering time regulation : photoperiod– and temperature–sensing in leaves. *Trends in Plant Sci.* 18 : 575–583
 - 16) de Mairan JJ (1729) Observation botanique. *Histoire de l’Académie Royale des Sciences Paris.* 35–36
 - 17) Engelmann W and Johnsson A (1998) Rhythms in organs movement. In *Biological rhythms and photoperiodism in plants.* Edited by Lumsden, P. J. and Millar, A. J. pp. 35–50
 - 18) Satter RL, Geballe GT, Applewhite PB and Galston AW (1974) Potassium flux and leaf movement in *Samanea saman* : I Rhythmic movement. *J Gen Physiol* 64 : 413–430
 - 19) Coté GC (1995) Signal transduction in leaf movement. *Plant Physiol* 109 : 729–734
 - 20) Mayer WE and Fischer C (1994) Protoplasts from *Phaseolus coccineus* L. pulvinar motor cells show circadian volume oscillations. *Chronobiol Int* 3 : 156–164
 - 21) Engelmann W, Simon K and Phen CJ (1992) Leaf movement rhythm in *Arabidopsis thaliana*. *Z Naturforsch* 47 : 925–928
 - 22) Polko JK, van Zanten M, van Rooij JA, Marée AF, Voeselek LA, Peeters AJ and Pierik R (2012). Ethylene–induced differential petiole growth in *Arabidopsis thaliana* involves local microtubule reorientation and cell expansion. *New Phytol.* 193 : 339–348.
 - 23) Rauf M, Arif M, Fisahn J, Xue GP, Balazadeh S and Mueller–Roeber B (2013). NAC transcription factor speedy hyponastic growth regulates flooding–induced leaf movement in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 25 : 4941–4955.
 - 24) Dornbusch T, Michaud O, Xenarios I and Fankhauser C. (2014) Differentially Phased Leaf Growth and Movements in *Arabidopsis* Depend on Coordinated Circadian and Light Regulation. *Plant Cell.* 2014
 - 25) Darwin C and Darwin F (1880) *The Power of Movement in Plants.* John Murray, London.
 - 26) Bünning E and Moser I (1969) Interference of moonlight with the photoperiodic measurement of time by plants, and their adaptive reaction. *Proc Natl Acad Sci USA.* 62 : 1018–1022.
 - 27) Ueda M and Yamamura S (2000) Chemistry and Biology of Plant Leaf Movements. *Angew Chem Int Ed Engl.* 39 : 1400–1414
 - 28) Ueda M and Nakamura Y (2006) Metabolites involved in plant movement and ‘memory’ : nyctinasty of legumes and trap movement in the Venus flytrap. *Nat. Prod. Rep.* 23, 548–557.
 - 29) Ueda M, Sawai S and Yamamura S (1999) Sugar–derivatives of potassium lespedezate, artificial leaf–opening substances of *Lespedeza cuneata* G. Don, designed for the bioorganic studies of nyctinasty. *Tetrahedron Lett.* 40 : 3757–3760
 - 30) Marx GA (1987) A suite of mutants that modify pattern formation in pea leaves. *Plant Molecular Biology Reporter* 5 : 311–335.
 - 31) Kawaguchi M (2003) SLEEPLESS, a gene conferring nyctinastic movement in legume. *Journal of Plant Research* 116 : 151–154.
 - 32) Zhou C, Han L, Fu C, Chai M, Zhang W, Li G, Tang Y and Wang ZY (2012) Identification and characterization of petiolule–like pulvinus mutants with abolished nyctinastic leaf movement in the model legume *Medicago truncatula*. *New Phytol.* 196(1) : 92–100.
 - 33) Bridge LJ, Franklin KA and Homer ME (2013) Impact of plant shoot architecture on leaf cooling : a coupled heat and mass transfer model. *J R Soc Interface* 10 : 20130326
 - 34) Shuster J and Engelmann W (1997) Circumnutations of *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Biol Rhythm Res* 28 : 422–440
 - 35) Buda A, Zawadzki T, Krupa M, Stolarz M and Okulski W (2003) Daily and infradian rhythms of circumnutation intensity in *Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 119 : 582–589.
 - 36) Lubkin S. (1994) Unidirectional waves on Rings : Models for chiral preference of circumnating plants. *Bull.*

- Math. Biol. 56 : 795–810.
- 37) Baillaud L (1962) Mouvements autonomes des tiges, vrilles et autres organes, à l'exception des organes volubiles et des feuilles. *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 17 : 562–634
 - 38) Vanden Dressche, T (2000) Nutations in shoots and in *Desmodium* lateral leaflets, nyctinastism and seismonastism in *Mimosa pudica*. Comparison and evolution of morphology and mechanism. *Biol. Rhythm Res.* 31 : 451–468.
 - 39) Someya N, Niinuma K, Kimura M, Yamaguchi I and Hamamoto H (2006) Circumnutation of *Arabidopsis thaliana* inflorescence stems. *Biol. Plant.* 50 : 287–290
 - 40) Niinuma K, Someya N, Kimura M, Yamaguchi I and Hamamoto H (2005) Circadian rhythm of circumnutation in inflorescence stems of *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol* 46 : 1423–1427
 - 41) Somers DE, Webb AA, Pearson M and Kay SA (1998) The short-period mutant, *toc1-1*, alters circadian clock regulation of multiple outputs throughout development in *Arabidopsis thaliana*. *Development* 125 : 485–494
 - 42) Zagotta MT, Hicks KA, Jacobs CI, Young JC, Hangarter RP and Meeks-Wagner DR (1996) The *Arabidopsis* ELF 3 gene regulates vegetative photomorphogenesis and the photoperiodic induction of flowering. *Plant J* 10 : 691–702
 - 43) Hicks KA, Millar AJ, Carré IA, Somers DE, Straume M, Meeks-Wagner DR and Kay SA (1996) Conditional circadian dysfunction of the *Arabidopsis* early-flowering 3 mutant. *Science* 274 : 790–792
 - 44) Israelsson D and Johnsson A (1967) A theory for circumnutations in *Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.* 20 : 957–976
 - 45) Hatakeda Y, Kamada M, Goto N, Fukaki H, Tasaka M, Suge H and Takahashi H. (2003) Gravitropic response plays an important role in the nutational movements of the shoots of *Pharbitis nil* and *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.* 118 : 464–473
 - 46) Braam J. (2005) In touch : plant responses to mechanical stimuli. *New Phytol.* 165 : 373–89.
 - 47) Jie Le, Filip Vandenbussche, Tinne De Cnodder, Dominique Van Der Straeten and Jean-Pierre Verbelen (2005) Cell Elongation and Microtubule Behavior in the *Arabidopsis* Hypocotyl : Responses to Ethylene and Auxin. *J Plant Growth Regul* 24 : 166–178