

# 植物ホルモン、オーキシンの作用

## Auxin action

Judy Callis



植物ホルモンであるオーキシンが植物の成長に影響を及ぼす性質は、農業や園芸の分野でずっと以前から便利に使われてきている。なかなか正体のわからなかったオーキシン受容体が見つかり、植物細胞がこのホルモタンパク質を「認識」し、それに応答するしくみが浮かびあがってきた。

Nature 435 (436-437)/26 May 2005

植物生物学の研究には 125 年の歴史があるというのに、この無邪気なマザーグースの歌の問いかけに我々はいまだに答えられずにいる。

カラス麦やエンドウ豆や大麦が育つ  
カラス麦やエンドウ豆や大麦が育つ  
あなたか私か誰か、知っている？  
カラス麦やエンドウ豆や大麦はどうやって育つ？

答えられない理由の一つとして、植物の生育には少なくとも 8 群の化学物質がかかわっており、これらが生育や発達、環境への応答を調整していることがあげられる。その 1 群であるオーキシン類（この名は「育つ」を意味するギリシャ語の *auxein* に由来）の働きはなかでも抜きん出ている。オーキシンを生合成できない植物はこれまで見つかっていないため、オーキシンは植物が生きていくうえで欠かせないものだと考えられている<sup>1</sup>。これらのタンパク質は植物で細胞の成長や分裂、専門化に作用することでさまざまな生育プログラムを制御している。だが、作用の標的となる細胞がオーキシンの存在を「感知」するしくみはいまだによくわかっていない。長年の研究にもかかわらず、オーキシンの直接の受容体が見つかっていなかったからだ。Dharmasiri のチーム<sup>2</sup>と Kepinski と Leyser の 2 人組<sup>3</sup>は *Nature* 2005 年 5 月 26 日号の p. 441 と p. 446 で、これまで知られていなかった受容体が関与するオーキシン感知機構を突き止めて報告している。

植物がオーキシンにどうやって応答するのかという疑問は 1880 年からすでにもたれており、チャールズ・ダー

ウィンはこの年、植物体内を移動する成長促進物質が存在することを報告している<sup>4</sup>。1930 年代になって、この物質がインドール-3-酢酸 (IAA) であることが突き止められた<sup>1</sup>。IAA は現在、オーキシン類の中で最も広く存在する物質だと考えられている。しかし、オーキシンの働くしくみがわからなくても、農業分野では安全かつ有効な除草剤として、また園芸分野ではたとえば挿し木の根の発達を促進させる物質として長く使われてきた (図 1)。除草剤にする場合、まさしく「過ぎたるは及ばざるがごとし」で、オーキシン濃度が高すぎると植物は死んでしまう。

20 年前に植物のオーキシン結合タンパク質 (ABP1) が発見され<sup>5</sup>、これにより植物のオーキシン感知機構の解明が大きく前進した。ABP1 を欠く植物は発育中に細胞が正常に伸長せず、基本的な植物体構造をつくりあげることができずに、やがて萎縮してしまう<sup>5</sup>。とはいえ、こうした植物でも細胞分裂は起こっていることから、細胞分裂を制御するオーキシン経路はまだ働いていることになる。精力的な探索の果て、ついに今回、意外なオーキシン感知機構が見つかった<sup>2,3</sup>。これに関与する重要なタンパク質は数年前からすでに研究されていたものだが、今回やっと、オーキシンを直接「感知する」という予想外の能力をもつことがわかった。

オーキシンは遺伝子発現に急速な変化を引き起こすが、この応答ではオーキシン応答因子 (ARF) と Aux/IAA タンパク質という 2 群のタンパク質がすでに見つかっている<sup>6</sup>。Aux/IAA タンパク質をコードする遺伝子は当初、「初期応答遺伝子」の性質に当てはまるように思われた。

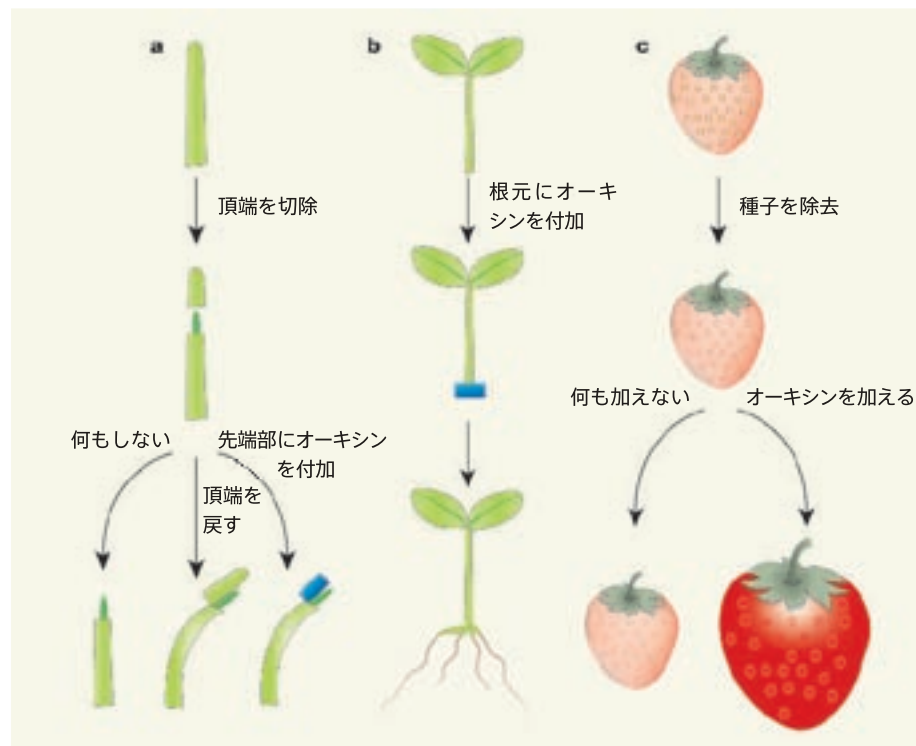
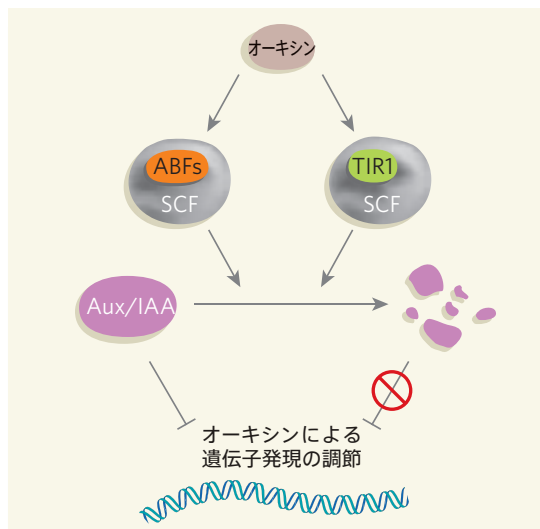


図1 苗条（びょうじょう）、根、果実 — 植物の生育にオーキシンの及ぼす作用。a、イネ科草本の実生には子葉鞘とよばれる鞘があり、最初に出る葉を包んでいる。子葉鞘の成長は頂端に依存しており、頂端を取り除くと成長が止まる。頂端を非対称な形に戻すと、成長促進作用は下方に働くが横方向には働かず、片側が他方の側より速く成長するため実生は屈曲する。オーキシンは頂端に代わって、この作用を及ぼせる。b、オーキシンによって切り枝に根を生やすことができる。c、イチゴの実の拡大と成熟は、形成中の種子が作り出すオーキシンに依存している。種子を取り除くと、実はほとんど成長しない。オーキシンを使うと成長を正常に回復できる。

オーキシンにさらすと、Aux/IAA タンパク質遺伝子の発現が急速に増すからだ。このモデルからすると Aux/IAA タンパク質は、細胞分裂や成長に直接かかわる因子類をコードする「後期応答遺伝子」の発現を調節していることになる。ところが、Aux/IAA タンパク質は実際にはオーキシンが誘導する遺伝子発現を抑制すること<sup>7</sup>や、オーキシンが高濃度だと Aux/IAA タンパク質の破壊が加速されること<sup>8,9</sup>が明らかになった。だとすると、Aux/IAA タンパク質は単に応答下流への正の伝達物質として働くだけでなく、負の調節因子としても働き、オーキシンが感知される場合に Aux/IAA タンパク質の存在量は少なくとも最初は低くなければならない。では、オーキシンは Aux/IAA タンパク質の破壊の変化にどう関与しているのだろうか。

この応答経路の成分であることがすでに明らかに

なっていた「輸送抑制因子応答1」タンパク質 (TIR1) が今回、応答経路のきわめて重要なつなぎ目にあたるということが実証された<sup>2,3</sup>。TIR1 は以前、オーキシンへの応答異常を示す変異植物を探す遺伝的スクリーニングで単離されている。TIR1 のタンパク質アミノ酸配列には「F-box」というモチーフが1個あることから、その機能が示唆された。この短いアミノ酸配列は、SCF という名 (3つのサブユニットである SKP1, cullin, F-box タンパク質の頭文字をとったもの) のタンパク質複合体の一部を構成するタンパク質群で見つかっている。SCF 複合体はタンパク質にユビキチン分子を共有結合的に付加する反応を触媒し、これらのタンパク質を破壊へと導く。このユビキチン経路は生物種間で高度に保存されており、すべての動物、菌類、植物で見つかっているが細菌にだけはない。綿密な生化学的研究から、TIR1 が実際に、植物で Aux/IAA



**図2 オーキシンの作用のモデル。**オーキシンは、輸送抑制因子応答1 (TIR1) かそれとよく似たオーキシシン結合因子 (ABFs) のどちらかを含む SCF 複合体に直接作用する。この SCF が、オーキシシン応答を行う遺伝子類を直接抑制している Aux/IAA タンパク質の破壊反応を触媒する。このようにして Aux/IAA の抑制作用が取り除かれ、オーキシシン応答が可能になる。

タンパク質と相互作用する<sup>8</sup> SCF 複合体の一部を構成することが確認されている<sup>10</sup>。では、オーキシシンは SCF 複合体とどんなやり取りをして Aux/IAA タンパク質の破壊に変化を起こすのだろうか。動物や菌類の系で SCF 活性を制御するために確立された過去の例は、どれも利用できそうになかった。

Dharmasiri のチーム<sup>2</sup>と Kepinski と Leyser の 2人組<sup>3</sup>は、Aux/IAA タンパク質の存在下でオーキシシンが簡単に TIR1 に結合し、ともかく TIR1 活性を変化させることを示した。植物の TIR1 を昆虫<sup>2</sup>またはカエル (アフリカツメガエル)<sup>3</sup>などの動物細胞で作らせると、オーキシシンはやはり Aux/IAA の存在下で TIR1 に結合する。これは、TIR1 もしくは TIR1 と Aux/IAA の組み合わせだけで、この経路でのオーキシシン感知に必要な十分な成分であることを意味する。したがって、オーキシシン感知機構は SCF が関与する経路の中でも特異な存在だ。標準的な SCF 経路では、標的タンパク質の共有結合的な修飾により SCF 複合体との相互作用が促進される。オーキシシン応答では標的タンパク質の修飾がみられない。むしろ Aux/IAA タンパク質の破壊を増加させる原因は、TIR1 を含む SCF 複合体に非共有結合的にオーキシシンが結合することに

よって複合体が変化することにある (図2)。

今後取り組むべき課題は多い。SCF-オーキシシン-Aux/IAA の相互作用の生化学的性質や、SCF によるオーキシシン感知と ABP1 によるオーキシシン感知との関係は、さらに研究を続ける値打ちが確実にある。オーキシシンと SCF の相互作用から、生育過程で起こる多種多様なオーキシシン応答を説明できるだろうか。冒頭のわらべ歌に遠からず答えられるようになることを願おう。「そうさ、あなたも私も知ることができる、カラス麦とエンドウ豆と大麦がどうやって育つかを！」

カリフォルニア大学 (米)、Judy Callis

- Woodward, A. W. & Bartel, B. *Ann. Bot.* **95**, 707–735 (2005).
- Dharmasiri, N., Dharmasiri, S. & Estelle, M. *Nature* **435**, 441–445 (2005).
- Kepinski, S. & Leyser, O. *Nature* **435**, 446–451 (2005).
- Darwin, C. *The Power of Movement in Plants* (Murray, London, 1880).
- Napier, R. M., Davis, K. M. & Perrot-Rechenmann, C. *Plant Mol. Biol.* **49**, 339–348 (2002).
- Hagen, G. & Guilfoyle, T. *Plant Mol. Biol.* **49**, 373–385 (2002).
- Tiwari, S. B., Wang, X. J., Hagen, G. & Guilfoyle, T. J. *Plant Cell* **13**, 2809–2822 (2001).
- Gray, W. M., Kepinski, S., Rouse, D., Leyser, O. & Estelle, M. *Nature* **414**, 271–276 (2001).
- Zenser, N., Ellsmore, A. & Callis, J. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **98**, 11795–11800 (2001).
- Gray, W. M. *et al. Genes Dev.* **13**, 1678–1691 (1999).