

# In their neighbour's shadow

## お隣さんの陰で

Jiří Friml and Michael Sauer

植物は日陰から逃れることができないため、分子的解決法に頼って日の当たる場所を探す。その行動は極めて過激であり、自らの発生の再プログラム化が伴う。

Nature Vol.453 (298-299) / 15 May 2008

生物が生存するためには、絶え間なく変化し続ける環境に適応する必要がある。動物は、闘争や逃避など、主に行動的な適応応答に依存している。しかし、移動することのできない植物は、環境変化に応じて体形や代謝を調節しなければならない。こうした適応応答では植物ホルモンが重要な役割を担い、さまざまな生理プロセスや発生プロセスを左右している。植物の適応に必ずといっていいほど関与しているホルモンは、オーキシンである。オーキシンは、細胞伸長や胚軸形成から果実の成熟まで、いくつもの発生段階で作用している<sup>1</sup>。このほど *Cell* の論文で、2組の研究チーム (Taoら<sup>2</sup>とStepanovaら<sup>3</sup>) が、オーキシン合成の第一段階を触媒する酵素の同定を発表した。その反応は、周辺光の変化、および別の植物ホルモン「エチレン」の変化の双方に応答して生じる。

植物の発生には、極めて多様な仕掛けがある。永久的な幹細胞集団によって生涯を通じた生長することができ、後胚発生によって葉や花などの新たな器官を形成でき、偏差生長によって発生中の植物が光を求め、根が水を求めて伸長することができる。これにより、例えば隣の植物体と日光を奪い合うことになった場合、相手の生長を直接阻害するのではなく、自らの生長を調整して目的を達成する。実際、十分な光が得られなくなると、莖の伸長、花数の減少、早期開花を引き起こす生理的応答、「避陰反応」が生じる。

このプロセスはすべて植物ホルモンによるものであるが、植物ホルモンは動物ホルモンと同じく、必ずし

もホルモンが合成された場所で作用するわけではない。しかし、動物とは異なり、植物は循環器系をもたないため、ホルモンを効果的に分散することはむずかしい。そのため、植物ホルモンは動物ホルモンほど産生部位が限定されておらず、またその作用は、通常、複数のホルモン経路の活性化とクロストークに依存している。植物のホルモン経路は全般に分子レベルでひとつひとつよく研究されているが、ホルモンのクロストークに関する研究は緒に就いたばかりである。

オーキシンでは、(オーキシン勾配を形成する)空間的な濃度勾配が特定の発生応答に不可欠である<sup>1</sup>。これまでの研究で、細胞のオーキシン量を局所的に操作する(オーキシンを含む水滴の投与や、オーキシン合成の局所的活性化などによる)ことにより、このホルモンの増加が発生プログラムを開始させることが裏づけられている<sup>4,5</sup>。そこで、現在の植物生物学では、オーキシン勾配がどうやって形成されるのかということが中心的な問題となっている。その答えは1つではない。第1に、特別なオーキシン輸送タンパク質による方向性をもったホルモン輸送が挙げられる。この輸送タンパク質が細胞内で偏在することにより、細胞間で方向性のあるオーキシン移動が生じ、不均一なオーキシン分布が作り出される<sup>6</sup>。オーキシン量の空間的極大は局所的なオーキシン合成でも形成されるが、このプロセスに関与する生化学的経路は複雑で、未解明の部分が多い。Taoら<sup>2</sup>とStepanovaら<sup>3</sup>は、局所的なオーキシン合成に不可欠で植物の発生を大きく左右する酵素を同定した。

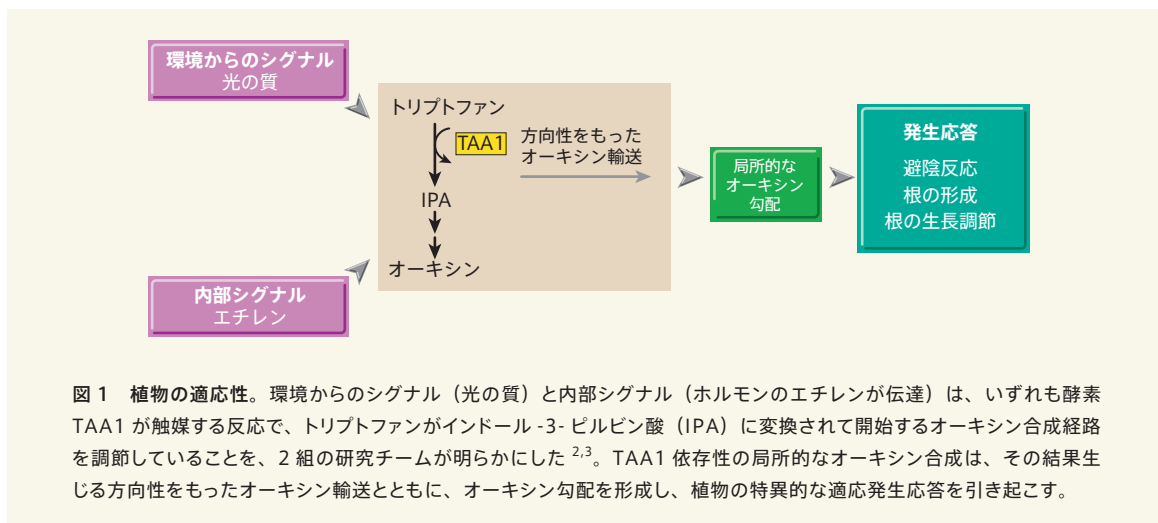


図1 植物の適応性。環境からのシグナル（光の質）と内部シグナル（ホルモンのエチレンが伝達）は、いずれも酵素TAA1が触媒する反応で、トリプトファンがインドール-3-ピルビン酸（IPA）に変換されて開始するオーキシシン合成経路を調節していることを、2組の研究チームが明らかにした<sup>2,3</sup>。TAA1依存性の局所的なオーキシシン合成は、その結果生じる方向性をもったオーキシシン輸送とともに、オーキシシン勾配を形成し、植物の特異的な適応発生応答を引き起こす。

Taoらはまず遺伝子スクリーニングを行い、シロイヌナズナで避陰反応を行わない変異を同定し、TAA1遺伝子を見つけた。この遺伝子の変異すると、日陰条件での伸長阻害が起こる。また、*taa1*変異株ではオーキシシン量が少なく、野生株とは対照的に、日陰に置いてオーキシシン産生量が増加しない。しかし、変異株に外部からオーキシシンを供給すると、避陰反応が回復する。

次にTaoらは、TAA1タンパク質について生化学的解析、構造解析を行い、この酵素がアミノ酸「トリプトファン」をオーキシシン前駆体「インドール-3-ピルビン酸」に変換する反応を触媒することを明らかにした（図1）。また、TAA1の発現は、主として葉縁部に限られた局所的なもので、日陰条件ではその発現が増加することも明らかにした。この知見は、*taa1*変異株にみられる避陰反応の欠如と整合するものである。

Stepanovaら<sup>3</sup>は、オーキシシン生合成でTAA1が担う役割の確認に加え、発生段階でのこの酵素の重要性を探った。その結果、TAA1機能の喪失を部分的に補う関連遺伝子が2つ発見された。この3つの遺伝子がすべて不活性化状態になると植物体に与える影響は重篤で、三重変異株では胚発生時から重度の障害が表れ、根が形成されなくなる。3つの変異の組み合わせによっては植物体が生存可能なこともあるが、*YUCCA*遺伝子の変異と似たオーキシシン欠損関連の特徴が、すべての発生段階でやはり強く発現していた。（*YUCCA*遺伝子も局所的なオーキシシン生合成に関与する遺伝子をコードしている<sup>7</sup>。）

Stepanovaらはこれとは別な角度からも、TAA1を同定した。もう1つの重要な植物ホルモン「エチレン」に対する応答の組織特異的なモジュレーターのスクリーニングから同定したのである。*taa1*変異株はエチレン感受性を示さないが、外部からオーキシシンを投与すると感受性が回復し、オーキシシンとエチレンとのクロストークに関して推測されていたこと<sup>8-10</sup>が裏づけられた。

総合すると、今回の2報の論文は、オーキシシン生合成の中心的要素を明示し、ホルモンのクロストークとともに特異的な発生応答の重要性を示している。TAA1とYUCCAの変異株は部分的に重複した特徴をもつことから共通の作用経路を指し示しており、生化学的観点から、YUCCAに対してTAA1がオーキシシン生合成経路のどこで作用するかという問題は興味深い。TAA1の空間的・時間的な調節と、さまざまな環境条件での関連遺伝子の発現を理解することは、植物がもつシグナル伝達クロストークの仕組みの解明というホットなテーマからも大いに関心がもたれる。 ■

Jiří Friml, アリゾナ大学 (米)

Michael Sauer, スペイン国立バイオテクノロジーセンター

1. Tanaka, H. et al. *Cell Mol. Life Sci.* **63**, 2738–2754 (2006).
2. Tao, Y. et al. *Cell* **133**, 164–176 (2008).
3. Stepanova, A. N. et al. *Cell* **133**, 177–191 (2008).
4. Reinhardt, D. et al. *Nature* **426**, 255–260 (2003).
5. Dubrowski, J. et al. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* (in the press).
6. Vieten, A. et al. *Trends Plant Sci.* **12**, 160–168 (2007).
7. Cheng, Y. et al. *Genes Dev.* **20**, 1790–1799 (2006).
8. Swarup, R. et al. *Plant Cell* **19**, 2186–2196 (2007).
9. Stepanova, A. et al. *Plant Cell* **19**, 2169–2185 (2007).
10. Růžička, K. et al. *Plant Cell* **19**, 2197–2212 (2007).