連載・植物の不思議を訪ねる旅

フロリゲン・クウェストエ

東京大学・法政大学名誉教授 日本メンデル協会会長

長田 敏行

前稿(50巻11号)では、光周条件を検知して葉で作られ、 茎頂へ移行して花成をもたらすシグナルがあるとして、それ が1937年にチャイリャヒャン(M. Chailakhayan)によ りフロリゲンと名付けられたが、同時に他の二人の研究者で あるメルヒャース(G. Melchers)とクイパー(J. Kuiper) により花成ホルモンとよばれたと述べた。その追跡にはきわ めて多くの研究者がかかわり、数多の論文が発表されたが、 一向にその正体は明らかにならず、一時はその存在すら疑わ れたこともあった。その解明への突破口は、1990年代になっ てモデル植物シロイヌナズナを用いた分子遺伝学的研究が進 展し、ゲノム情報が明らかになってもたらされたと述べた。

その分子遺伝学的研究とは、長日植物シロイヌナズナでコンスタンス変異が見つかったことに始まり、この変異植物は恒常的に(Constant)に花成反応を全く示さない。該当する遺伝子 CO(Constans)が見つかったので、その発現を調べると、遺伝子発現は恒常的に見られるものの、昼はそのレベルが高く、夜は低いという周期的変動を示していた。さらに、COの遺伝子産物であるタンパク質は、暗期に分解されることがわかったが、光周条件が繰り返されることにより、CO は蓄積されていき、そのタンパク質レベルがある閾値以上になると花成に至るという結果が得られた。すなわち、花芽形成と一定のレベル以上の CO タンパク質の存在状態とは

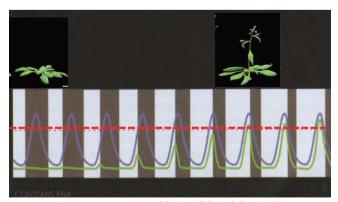


図-1 コンスタンス遺伝子の遺伝子産物と花成 CO遺伝子の転写産物レベル(紫色)は、日周的変動をしている。一方、翻訳産物である CO タンパク質は作られるが、暗期に分解される。光周条件の繰り返しとともに、その量が増して(緑色)、ある閾値(赤色)に達すると花成に至る。

並行関係にあるということがわかった(図-1)。それでは、 CO はフロリゲンであるかというと、それはそうではない。 なぜなら、CO は葉で発現するだけで、移動は認められない からである。そこで、CO遺伝子と花成をつなぐものがさら に探索された。その結果、花成にかかわることが見出されて いた遺伝子群の中から FT (Flowering Locus がいくつか見つ かっていたが、その 内の Tという座位の遺伝子) 遺伝子が それをつなぐものであるらしいということで、研究が詰めら れた。確かに、FT は花成条件の下では葉で発現され、茎頂 のみでの発現が確認されている FD (Flowering Locus D) と結合すると、花成に至るのであろうと推定された。このこ とから、FT は移動してFD と結合し、花成に至ると考えら れ、FTこそフロリゲン遺伝子であるということになったが、 それは 2005 年の夏であった。その時点では、FTの転写産 物である RNA が移動するのか、遺伝子産物のタンパク質が 移動するのかはまだ決定されていなかった。前稿で述べたよ うに、その直後の2006年1月にチュービンゲンでその話を ヴァイゲル(D. Weigel) 教授から伺ったのである。ところ が、2005年秋に転写産物(RNA)が移動するという論文が 出て、一見もっともらしいので、一時はそれで決定かと思わ れたが、その研究を担当した中国人ポスドクがデータを捏造 したことが判明して(当人は無実を主張しているらしいが), 振り出しに戻ってしまった。

そして、2007年5月には、EMBO(欧州分子生物学機構)の植物分子生物学ワークショップがベルギーゲント大学であり、私もEMBOのアソシエート・メンバーであるので、参加を誘われて出席した。そこで、ドイツマックス・プランク育種学研究所のクープランド(G. Coupland)教授が発表したのは、FTタンパク質に緑色蛍光タンパク質 GFPをつけたものは、シロイヌナズナの花成誘導される長日条件では葉から茎頂へ移行するというもので、レーザー顕微鏡でその移動が観察されたと発表され、これこそフロリゲンであると高らかに宣言された。そして、帰国すると Science 誌にその論文が載っており、より詳細を知ることになったが、その

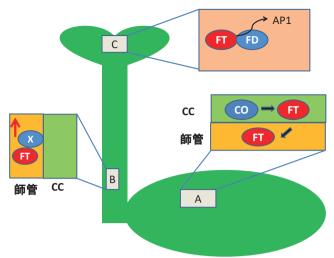


図-2 フロリゲンの模式図

A: フロリゲンは、葉において CO の制御下にコンパニオン細胞(CC)で作られ、師管 へ移動する。B: フロリゲン(FT)は、X と結合して、師管を移動し茎頂へ到達する。C: 茎頂では、FT は FD と結合して AP1 を作り、花芽形成にいたる。なお、花成には多くの因子が関係しているが、この図ではそれらは省いた。

論文と並んで奈良先端科学技術大学院大学島本 功教授らの イネでの同様な成果が発表された。イネではFT 遺伝子のホ モローグは Hd であるが、やはり GFP で標識された Hd タン パク質は花成条件下で茎頂へ移動した。ここで注目すべきは、 シロイヌナズナは長日植物であるが、イネは短日植物である ことである。前稿で述べたように、この事実は初期の花成条 件の研究結果ともよく符合するものである。すなわち、フロ リゲンがあるとすると、それは長日でも短日でも同じであろ うといった主張の証左になるということである。さらに、そ れまでに、移動するのが RNA でなく、タンパク質であるこ とは、古典的に示されているタバコとトマトの接ぎ木実験で も証明された。これでフロリゲン仮説が提案されてから70 年後に、それがFT タンパク質であると証明されたのである。 花成現象は、一連の出来事が連続しておこる過程であり、植 物種も多いのでヴァリエーションはあり、なお若干の未同定 の点もあり、日本で花成がよく調べられていたアサガオで は、基本骨格は同じであるが、やや変化があるということが 分かっている。しかし、これで主要な出来事は明らかとなっ たわけで、その一連の出来事をまとめて図-2に示す。

その結果、FT と FD の共同作用により、API (Apetalea 1) が発現するのであるが、これは花芽形成のホメオティク遺伝子の最初のプレイヤーであり、花器官の形成にいたる。高校の生物学の教科書にも載っている ABC モデルの要素であり、花器官は形成され、花成に至る。がく片はA遺伝子により形成され、花弁はA遺伝子とB遺伝子により、おしべはB遺伝子とC遺伝子によってであり、C遺伝子により心皮が形成される。それにより、葉器官が花へと転換するわけで、かつて文豪ゲーテ(J.W. von Goethe)が述べた「花は葉の

変形である」と述べた「植物変形論」の体現とみることができる。なお、ゲーテは、文豪であり、詩人でもあるが、自然科学にも多くの研究に労力を費やし、生物学においては形態学の創始者である。特に比較形態学での業績が知られており、ヒトの間顎骨の発見などがあげられる。上記の花は葉の変形であるという説も、彼の花器官、花の変異を多く調べての主張であり、イタリア旅行中に形を整えたものである。そして、その結果形成される花を我々は愛でるのであり、また、受精の結果生じる産物の種子にはデンプンが蓄えられているので、人類はそれをエネルギー源としてきたのである。そのエネルギー源の基としての作物の誕生が文明の始まりであるとは、世界史の冒頭で述べられていることであるが、これについては多くの本に描かれているのでそれらを参照されたい(ベーカー 1975)。

ここで、FT タンパク質がフロリゲンであることが示されたことで、話としてはいささか先を急ぎすぎる感もあるが、まさに強制的に花をつけさせる研究が発表されているので、その概要を紹介する。多くの植物に感染する(それをホストレンジが広いという)が、ウイルスとしては毒性の低い、弱毒ウイルスであるリンゴから分離されたアップル・レイテント・スフェリカル・ウイルス(Apple Latent Spherical Virusであり ALSV と略す)があるが、この SLSV と FT を結合して植物へ導入すると、たとえばトルコギキョウでそのまま花成誘導が可能となった。リンゴへ導入すると、通常花成には数年かかるのに、当年で実現されたという研究結果も発表されている。作物は長年を経て作られたものであるので、ここに示されたような即効性の効果が育種的にどのような意味があるかは今後の問題ではあるが、FT が発現すると花をつけるということは明瞭に示されているので、例として紹介する。

かくして、フロリゲン仮説が提出されてから、70年目に それが FT タンパク質であると証明された顛末の概略を紹介 した。

文献

ベーカー, H.G. 1975「植物と文明」(阪本寧男,福田一郎訳),東大出版会,東京,276pp.