

フィトクロムを介した植物の生長調節 —ジベレリンとの関連を通してみえる調節機構の一端—

農業・食品産業技術総合研究機構・花き研究所

生育開花調節研究チーム 久松 完

1. はじめに

植物にとって光は、光合成を行うために不可欠なエネルギー源であると共に、植物の発芽から開花に至る生長の過程において重要な情報源でもある。情報としての光は、赤色光 (R) 領域 (660 nm 前後) と遠赤色光 (FR) 領域 (730 nm 前後) に吸収極大をもつフィトクロム、青色光領域を主に吸収するクリプトクロムとフォトトリピン等の光受容体によって感受され、情報伝達系を通じて光形態形成、光生理反応を支配している⁸⁾。近年、分子生物学の進展に伴い光形態形成、光生理反応の分野の研究が急速に進展している。光受容体のうち、ここで紹介する R～FR 領域の光を主に感受する光受容体、フィトクロムは、暗黒下では、赤色光吸収型 (P_r 型)、R 光が照射されると構造を変えて遠赤色光吸収型

(P_{fr} 型) になる。また、FR 光が照射されると再度構造を変えてもとの P_r 型に戻る。一般に R 光が照射された後の P_{fr} 型が生理作用を誘導する際の活性型と考えられている (図-1)。フィトクロムを介した R～FR 領域の光による植物の様々な生長と発育調節が知られている。ここでは、様々な生長と発育調節のうち、限られた情報ではあるが、種子発芽ならびに伸長生長について植物ホルモンの一種、ジベレリン (GA) との関連を通して、植物の生長における光反応の複雑さの一端を紹介したい。

2. 好光性種子の発芽と R/FR 光および植物ホルモンの関連

R/FR 光に関連した生理反応の代表事例として種子の発芽現象がある。レタスの発芽現象の

遠赤色光領域 (FR: 730 nm 付近)

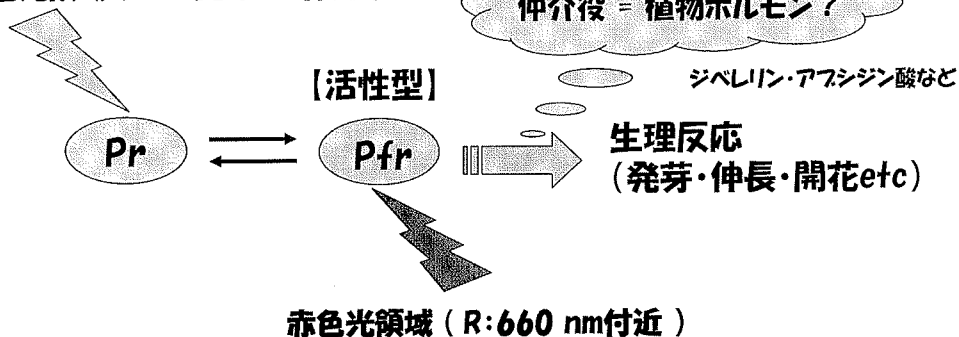


図-1 フィトクロムの赤 (R)・遠赤色 (FR) 光による可逆的变化 (例)

事例は、フィトクロムの発見の端緒となった現象としても有名である。レタス種子は、水分や温度等の条件が発芽に適した条件であっても暗黒条件下では発芽せず、発芽に光を要求する。この場合の発芽に必要な光とはR領域の光であり、数分間のR光照射でも効果がある。しかしながら、このR光照射の発芽誘導効果は、FR光の照射でキャンセルされる。このR光とFR光の効果は可逆的であり、最後に照射した光がR光かFR光かで発芽するかどうかが決定的である。モデル植物の代表であるシロイヌナズナでも、レタス種子の発芽でみられたR/FR光の照射に対する反応と同様の光応答反応がみられる。最近、レタスやシロイヌナズナの光発芽誘導の重要な機構として、光によるフィトクロムを介したジベレリン(GA)やアブシジン酸(ABA)の生合成・代謝¹⁾関連遺伝子の発現調節があることが明らかにされてきた^{1,5,7,8,9,10,11)}。以下にその概略を紹介する。

暗黒下における両種の発芽がGA処理により誘導されることから、R光照射後の P_{fr} 型フィト

クロムがGA生合成を活性化することにより発芽を誘導していることが想定された。そこで、R光照射後の種子中のGAの詳細な分析やGA生合成関連遺伝子(図-2)の発現が詳細に検討され、R光照射数時間後には、種子中の活性型GA含量が暗黒下におかれた種子に比較して増大していること、活性型GA生合成の最終段階を司るGA3-酸化酵素遺伝子(GA3ox)の発現がR光照射で活性化され、そのR光照射による効果は、FR光照射により打ち消されることが示された(図-3)。一方、活性型GAの代謝(不活性化)に関わるGA2-酸化酵素遺伝子(GA2ox)は、GA3oxとは逆の光応答性を示し、R光照射でその発現が抑制され、FR光照射により発現が増大することが示されている^{1,8,9,10,11)}。このようにR光照射後の P_{fr} 型フィトクロムがGA生合成を活性化すると同時にその代謝を抑制し、発芽に必要な活性型GA含量を巧みに調節し、発芽を誘導していることが示された。なお、この短時間のR光照射による反応は主に光安定型のフィトクロムB(PHYB)を介したシグ

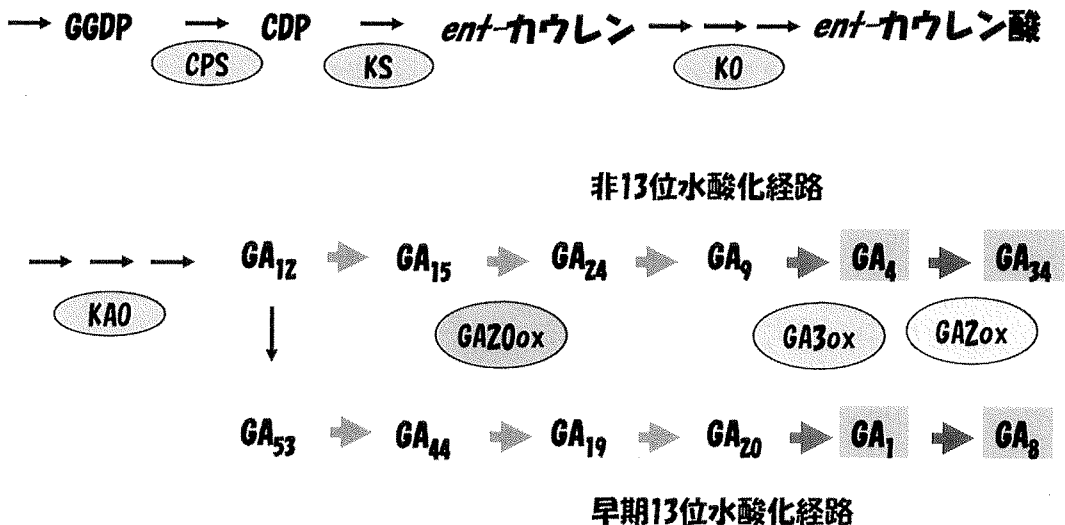
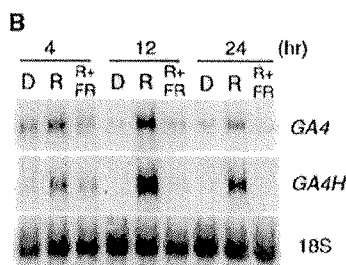
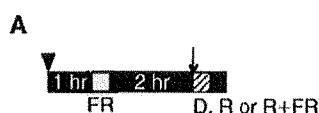
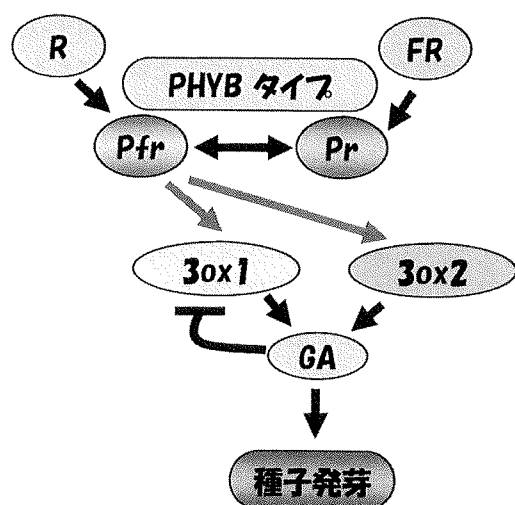


図-2 高等植物のジベレリン生合成経路



GA4 = *AtGA3ox1* (Yamaguchi et. al., 1998)

GA4H = *AtGA3ox2*

図ー3 シロイヌナズナ種子におけるR/FR光によるGA3oxの発現誘導の可逆性

ナル情報伝達経路を通ることが示されている。

最近、この種子発芽誘導反応におけるフィトクロムによる光受容からGA生合成調節の仲介役として、フィトクロムと相互作用するbHLHタンパクの一種であるPIL5タンパクという因子が見いだされた。種子発芽が誘導されない条件では、PIL5タンパクによりGA3oxの発現が抑制され、GA2oxの発現は高く維持されているが、R光照射により種子発芽を誘導する条件では、PIL5タンパクが分解し、GA3oxの発現の抑制が解除され、GA生合成が誘導されるという機構の存在が示された。

さらに、GAと拮抗的に作用する植物ホルモンとしてABAが知られている。シロイヌナズナの種子発芽において、GAの場合と同様、ABAの生合成・代謝もフィトクロムを介した光による遺伝子発現レベルでの制御により調節されていることが示された⁷⁾。ABA生合成に関わるNCED遺伝子の一つ(*AtNCED6*)の発現がR光照射で抑制され、そのR光照射による効果は、FR光照射により打ち消されること、ABAの代

謝(不活性化)に関わる複数のABA 8'-水酸化酵素遺伝子(*CYP707A*)が、*AtNCED6*とは逆の光応答性を示し、R光照射でその発現が増大され、FR光照射により発現が抑制されることが示されている。このようにABAの生合成・代謝はGAの場合とは逆に、発芽誘導条件ではABA含量を低下させるような調節が行われている。なお、この反応もGAの場合と同様、PHYBを介したシグナル情報伝達経路を通ることが示されている。さらに、ABA生合成・代謝に関わる遺伝子の変異体の解析を通して、光による調節を受けたABA量により、部分的にはあるが、GAの生合成が遺伝子発現レベルで調節されていることが示され、この種子発芽過程における一連の光反応において、部分的にはあるが、ABAが光応答とGA生合成調節の仲介役を担っていることが示された。

3. 伸長生長とR/FR光およびGAとの関連

R/FR光による伸長生長の調節もGAが関連した生理現象と想定されている。R/FR光によ

るフィトクロムを介した伸長生長調節に関連した事例として, “End of Day FR (EOD-FR)” 処理による伸長生長促進がある。この処理は, 夕方には太陽光の光放射スペクトルのうちFR光の割合が増すことを模倣して, 明期の終わりにFR光を短時間照射する処理である。ここでは, 我々の取り組んだシロイヌナズナの葉柄伸長反応における“EOD-FR効果”とGA生成の関連について紹介したい³⁾。

シロイヌナズナの葉柄伸長反応における“EOD-FR効果”では, 数分間のFR光照射で伸長促進効果がある(図-4)。このFR光照射の

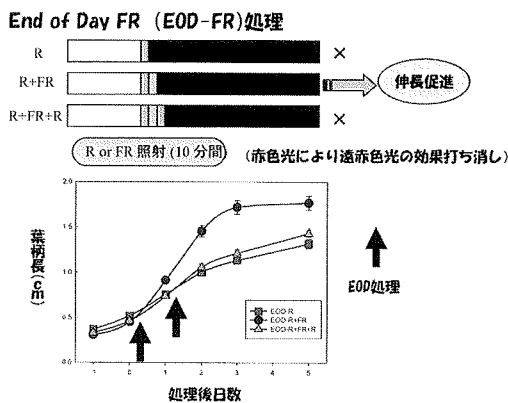
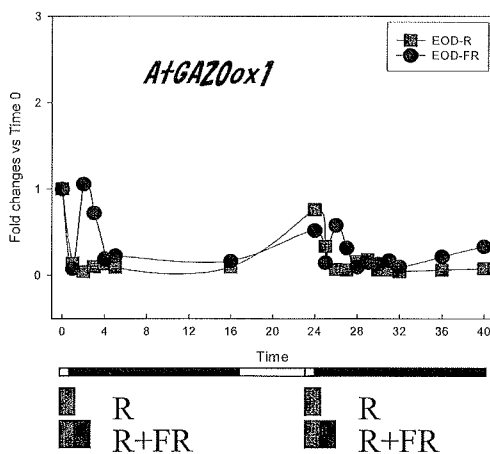


図-4 シロイヌナズナ葉柄におけるR/FR光による伸長調節 (EOD 反応)



伸長促進効果も後にふれるように種子発芽の場合と同種のフィトクロムを介した反応であるにも関わらず, 種子発芽誘導の場合とは逆にFR光照射の後のR光の照射でその効果がキャンセルされる。この時にFR光照射による伸長促進効果は, FR光に応答した活性型GA生成の増大が寄与している。この場合, 鍵となるGA生成遺伝子は, GA20-酸化酵素遺伝子 (*GA20ox*) である。シロイヌナズナの葉柄において, *AtGA20ox1*, *AtGA20ox2*の発現がFR光照射により一過的に誘導されること, R光照射によりその誘導効果が打ち消されることが示された(図-5)。また, 各遺伝子欠損変異体やRNAi発現抑制組換え体を用いた解析から, “EOD-FR反応”では, 特に*AtGA20ox2*が重要な役割を担っていることが示された。なお, 種子発芽でR光照射に応答した *GA3ox* は, 葉柄ではR光にもFR光にも応答しなかった。このFR光に反応した反応はPHYAタイプ, PHYBタイプどちらのフィトクロムを介した反応であるかを探るため, *phyA* ならびに *phyB* 欠損変異体のEOD-FR反応について解析を行った。その結果, *phyA* 欠損変異体では, 野生型と同様の葉柄伸長反応なら

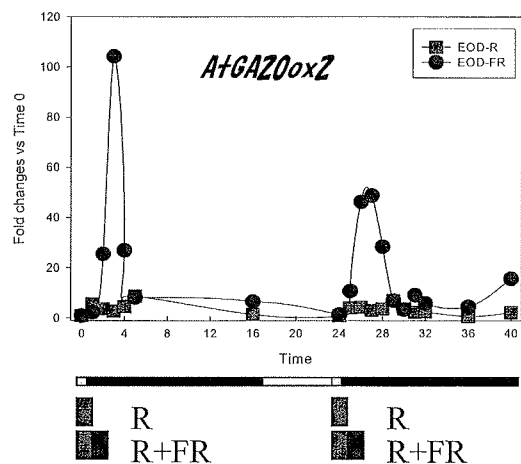


図-5 シロイヌナズナ葉柄におけるR/FR光による *GA20ox* の発現調節 (EOD) の反応

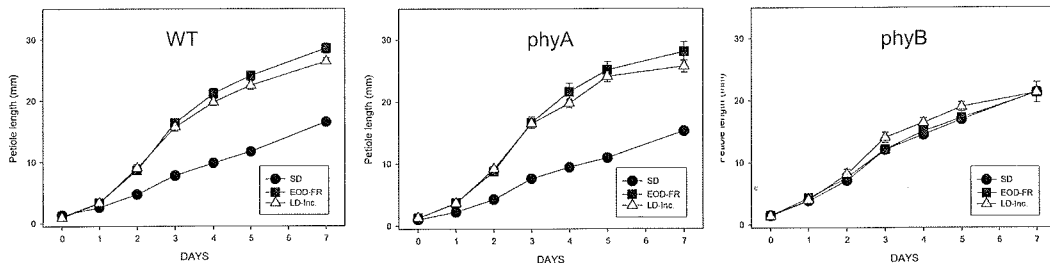
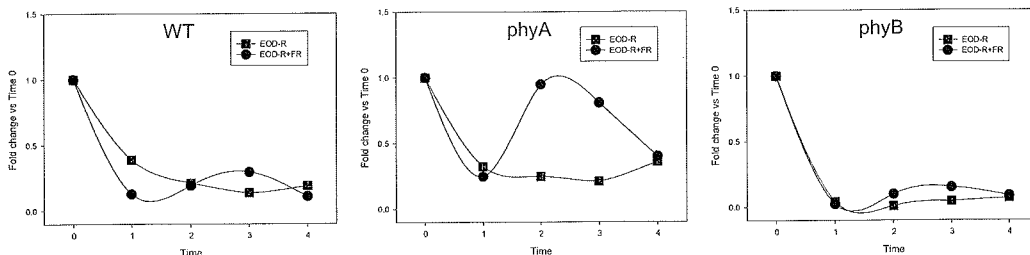


図-6 シロイヌナズナ葉柄における EOD - FR および長日処理 (FR - rich 光源) による伸長促進効果

AtGA20ox1 の発現



AtGA20ox2 の発現

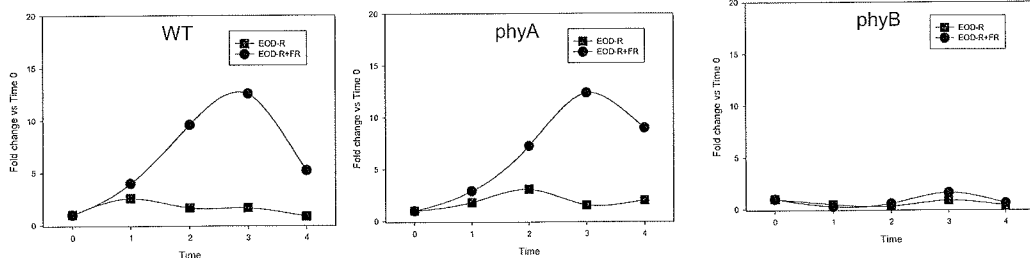


図-7 シロイヌナズナ葉柄における EOD - FR による *GA20ox* 発現誘導効果

びに *GA20ox* の発現変動がみられた。他方, *phyB* 欠損変異体では, EOD-FR 反応が観察されなかったことから, この短時間のFR光照射による反応は主にPHYBを介したシグナル情報伝達経路を通ることが示された(図-6, 図-7)。なお, PHYBを介したシグナル情報伝達はGA生合成ばかりでなく, 伸長反応において, 活性型GAへの応答性にも影響し, P_{fr} 型の存在は伸長抑制に作用することが知られている⁶⁾。以上のようにシロイヌナズナの葉柄の伸長反応では, FR光照射により促進反応がみられる。このことは, 種子発芽の場合とは逆に, R光照射後の P_{fr}

型フィトクロムがGA生合成を抑制していると解釈できる(図-8)。また, 種子発芽でみられたようにGA以外の植物ホルモンが仲介役として存在し, GA生合成を調節している可能性も

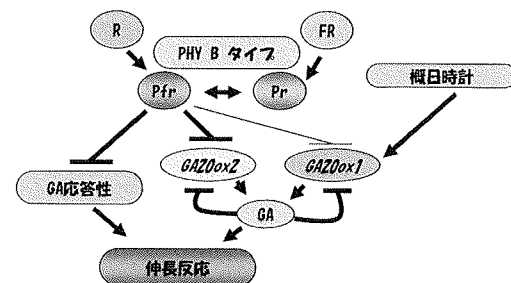


図-8 シロイヌナズナ葉柄における R/FR 光による *GA20ox* の発現調節モデル

想定される。

R/FR 光による伸長生長調節に関連したもう一つの事例として、隣接する植物の陰から逃れようと茎伸長を促進する植物の反応、“避陰反応”が知られている⁸⁾。“避陰反応”の原因は、植物の葉など緑色組織を透過した光はクロロフィルによる吸収のため、FR 光に対する R 光の割合が減少し (R/FR 比が小さい光環境)、フィトクロムの平衡状態が P_r 型に傾くためであると考えられている。これまでに、この現象を活用し、R/FR 比を改変する被覆資材を用いた植物の草丈調節の検討が行われ、その生育調節への利用の可能性が示されている (図-9)²⁴⁾。なお、高 R/FR 比の条件では、活性型 GA への応答性が低下し伸長抑制に作用し、少なくとも R/FR 比による伸長生長調節の一要因に活性型 GA への応答性が関与していることが示されている²⁾。また、長日処理による伸長生長の促進が知られている

が、シロイヌナズナの葉柄伸長反応の場合、日長延長に用いる光源の違いによりその効果が著しく異なる。低 R/FR 比の光源 (白熱電球; R/FR 比=0.8) を用いた場合には伸長促進効果が大きく、高 R/FR 比の光源 (白色蛍光灯; R/FR 比=4.5) を用いた場合には伸長促進効果がほとんどない³⁾。この事例でも、GA 生合成遺伝子のうち *GA20ox* の発現調節が関与しており、低 R/FR 比の光源による日長延長を行った場合に *AtGA20ox1*, *AtGA20ox2* の発現が増大する。この場合も“EOD-FR 効果”の場合と同様、特に *AtGA20ox2* が重要な役割を担っているようである。おそらく、低 R/FR 比の光源による光照射によりフィトクロムの平衡状態が P_r 型に傾き引き起こされる現象であり、“避陰反応”の場合も同様の機構が作用していると推察される。

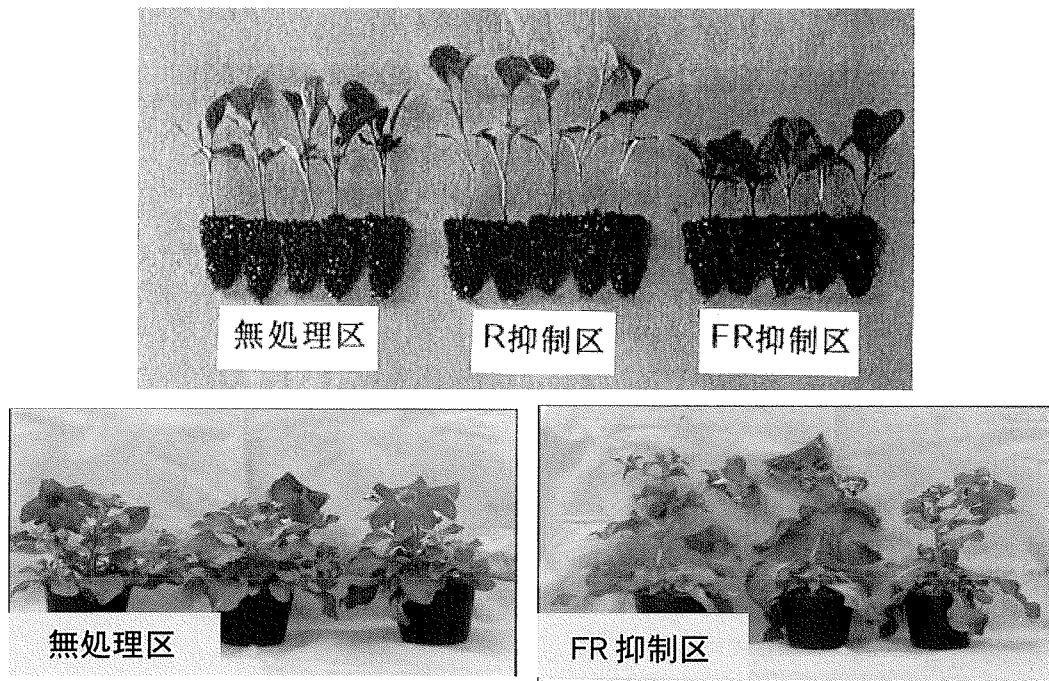


図-9 避陰反応活用事例：光質変換（選択的光吸収）フィルムの利用
ハボタン苗（上段）、ペチュニア（下段）

4. おわりに

ここでは、情報としての光によるフィトクロムを介した様々な植物の生長調節のうち、種子発芽と葉柄の伸長生長といった限られた事例を取り上げた。この二つの事例に限った場合でさえ、同じ分子種のフィトクロムのon/offの切り替えが逆に作用し、種子発芽では、on状態で促進作用、葉柄の伸長生長ではoff状態で促進作用が見られるように、植物の光形態形成、光生理反応は限られた光情報を限られた光受容体が感受しているものの、その情報は複雑に伝達され生理反応が表れることは明らかである。この複雑な機構についてモデル植物を用いて解析し、理解することは今後の応用技術開発にとって非常に重要なことであり、さらなる理解の深化を期待する。一方、我々花き園芸の分野では、電照ギクに代表されるように古くから生産場面において生育調節に光が利用されてきた。花き類や野菜類の生産現場は、温室等の施設を利用した集約栽培が多く行われており比較的生産現場に新しい技術を導入しやすい土壌であると考えられる。先述のように、モデル植物の光応答に関する研究（ソフト）の進展と共に新しい光源や光質を改変する資材（ハード）の開発も急速に進展しており、これらソフトとハードの研究開発の進展を基に新たな栽培技術の開発が期待されている。実際生産されている農・園芸作物も同じ植物であるため、モデル植物から得られる情報が即活用できる場面もあるものの、一方で農・園芸作物は多種多様であるために、その生育調節機構も多様であることも容易に想像でき

る。そこで、モデル植物から得られる膨大な基礎情報を、農・園芸作物の生産現場で活用可能な応用技術開発に繋げるためには、一種の翻訳作業のような基礎と応用を繋ぐ位置づけでの農・園芸作物を対象とした研究がますます重要になると考える。

参考文献

- 1) 福田裕穂ら編 (1998) 「植物ホルモンのシグナル伝達」, 植物細胞工学シリーズ 11. 秀潤社, 東京.
- 2) Hisamatsu, T. et al. (2002) J. Hort. Sci. & Biotech. 77: 1-8.
- 3) Hisamatsu, T. et al. (2005) Plant. Physiol. 138: 1106-1116.
- 4) Kubota, S. et al. (2000) J. Japan. Soc. Hort. Sci. 69: 403-409.
- 5) Oh, E. et al. (2006) Plant J. 47: 124-139.
- 6) Reed, J. W. et al. (1996) Plant. Physiol. 112: 337-342.
- 7) Seo, M. et al. (2006) Plant J. 48: 354-366.
- 8) 和田正三ら編 (2001) 「植物の光センシング」, 植物細胞工学シリーズ 16. 秀潤社, 東京.
- 9) Yamaguchi, S. et al. (1998) Plant Cell, 10: 2115-2126.
- 10) Yamaguchi, S. and Y. Kamiya (2002) J. Plant Growth Regul. 20: 369-376.
- 11) Yamauchi, Y. et al. (2007) Plant Cell Physiol. 48: 555-561.