オーキシンの作用機作

— 研究の歴史と展望 —

増 田 芳 雄

Yosio MASUDA

大阪市立大学理学部

“We must therefore conclude that……; したがってわれわれは次のように結論しなくてはならない。すなわち、植物のめばえが横からの光に照射される時、何らかの影響がめばえの頂端部から下方に伝達され、それが下部の屈曲の原因となる”。これは Charles と Francis Darwin 父子の論文 (1880 年) の結語である。カナリア草の黄白化めばえを使ってその屈光性を実験的に観察し “The Power of Movement in Plant” (London) という標題で発表した。これが植物の生長相関におけるオーキシンの存在とその役割を予言した最初の論文である。英国における生長生理学の伝統は 1880 年の Darwin 父子の研究以来、地味に守られている。

Oxford 大学の G. E. Blackman と East Anglia 大学

G. E. Blackman

研究は米国のそのような華々しさはない。この両長老の直接間接の弟子たちが、現在英国で活躍している人たちであろう。Nottingham 大学の M. B. Wilkins は異例

M. B. Wilkins

の若さで最近正教授に任命された。オーキシンの移動の問題を研究しているが、研究活動より政治力によって出世したというねたみ半分の評価もあるようである。同じ Nottingham 大学には E. C. Cocking がいる。トマトのプロトプラストを使って、オーキシン作用によってプロトプラストが破裂するとき、まず細胞質膜の構造変化がおこることを指摘し、オーキシンの第 1 次作用点は原形質膜であると主張している。Bennet-Clark 門下の 1 人である N. P. Kefford は、California 工科大学, (Cal. Tech., Pasadena) で J. Bonner と仕事をし、のちにオーストラリア、そして今は Honolulu 大学にいる。細胞伸長の kinetics, inhibitor β の発見などの研究で有名だが、現在はサイトカイニンに興味をもっている。Oxford の Blackman 門下にはその研究エネルギーと美貌で有名な Daphne J. Osborne がいる。サイトカイニンの生理作用の研究では世界第一人者といえる Osborne は、最近準教授に任じられ、ますます研究にみがきをかけている。

このほか、Queen Elizabeth College の J. Edelman や London 大学の J. M. Palmer ら、カナダに渡った M. A. Venis ら、それに細胞壁の研究で有名な Leeds 大学の R. D. Preston およびその門下の D. H. Northcote やオーストラリアに移った A. B. Wardrop らは、英国の伝統を受けついで研究者たちであろう。日本と同じよ

の T. A. Bennet-Clark は、退官前の現在、英国における生長生理学の長老であろう。Blackman は守備範囲も広く、現在は I. B. P. (国際生物事業計画) において世界の食糧問題——植物の生産力ととりくんでいる。Bennet-Clark は生長におけるホルモンの作用機作という基礎研究に終始した。1961 年に家族の健康上の理由で、ロンドンの King's College から新設の East Anglia 大学へ移り、以来研究活動は停滞している。自由競争のあまりない保守的な大学制度のため、そして日本と同じく研究費が充分でないため、英国における生長生理学の

D. J. Osborne

うに、人事交流の少ない、そして大ボス支配のきびしい保守的な国民性と大学制度により、研究活動が身分と並列しないことなどが、英国におけるホルモン研究が地味になる原因かもしれない。その反面、流行を追わない long-term の研究が育まれる長所はあろう。Wilkins などは、人柄といい、またその行動といい、英国人というよりは多分にアメリカ的な性格をもっている (Yale 大学で数年間研究した)。英国の伝統もこれから少しずつ変わるかもしれない。

Darwin 父子の研究から 30 年後、デンマークの P. Boysen-Jensen は、カナリア草の代わりにアベナ幼葉鞘を使って 30 年前と同じ結論を得、1910 年ドイツの植物学会年報に発表した。英国や北欧ではオーキシンの研究に小麦が多く使われている。植物生理学の研究が農業生産とかなり密接に関連していることも原因であろうが、何となく国や研究グループによる好みがあるように思われる。Boysen-Jensen は伸長や相關研究にアベナを使った最初の人と思われる。Boysen-Jensen のアベナの伝統は北欧にはあまり伝えられず、後述のようにオランダからドイツに伝えられた。北欧のホルモン研究についてはすでに述べたが (植物生理, 1964), Hans Burström が停年近い現在、オーキシンの研究は北欧では盛んであるとはいえない。Burström のほか、オーキシンの構造と作用性を研究している Uppsala 大学の B. Åberg, inhibitor β をやっている Stockholm 大学の T. Hemberg, それに Bergen 大学からデンマークに帰っ

P. Boysen-Jensen

た P. Larsen らが、現在斜陽の北欧におけるホルモン研究者である。Burström は H. Lundegårdh の門下としては異色で、またスウェーデンにおける生長生理学をになってきた人物だが、その門下としてすぐれた人材に恵まれていない。英国と同じく、北欧における縦割り制度とそれに結果する研究者間の相互批判の欠如は、時として偉大な人物をうみだすが、国全体の研究活性にはよい影響をもたらさないようである。

Boysen-Jensen の研究に遅れること 13 年、ドイツの H. Söding は、屈光性の原因となる刺激物質 (オーキシン) が細胞伸長を調節することを同じアベナ幼葉鞘を用いて 1923 年に発表した。ドイツにおけるオーキシンの研究は、こうして Söding の研究から始まった。しかし、その歴史はとぎれがちで、現在はずかしく L. Brauner が屈性の研究を続けている。また若手では Brauner 門下の M. H. Zenk が、München 大学から Bochum の Ruhr 大学に移って活躍を開始した。Brauner はユダヤ系ドイツ人のため、戦争中にトルコに亡命し、戦後再び München に戻った。このように、ドイツで Söding 以来の伝統をついだオーキシンのすぐれた研究者は大変少

H. Burström

L. Brauner

F. W. Went (Cal. Tech. の phytotron)
(芦田譲治教授提供)

ない。東独でも Rostock 大学の H. von Guttenberg の後任 E. Libbert がかりうじてがん張っている程度で、Halle の K. Mothes も大学を退官しアカデミー会員になってしまった。

Söding に 3 年遅れ 1926 年にオランダの F. W. Went は、いわゆる“アベナテスト”を確立することによってオーキシン研究の基礎を確立した。Went はやがて米国に移り、Pasadena の Cal. Tech. に留まったのち、St. Louis でファイトトロンを作り、現在は Nevada 大学の砂漠研究所にいる。Went がアベナテストを確立したオランダの Utrecht 大学植物学教室は、オーキシン研究の基礎を作った場所である。すなわち、1930～31 年には J. van Overbeek と A. N. J. Heyn は、アベナ幼葉鞘細胞壁の力学的性質がオーキシンによって変わることを見いだした。さらに、1933～34 年に F. Kögl たちは、はじめてオーキシンを分離精製した。

van Overbeek は 1959 年米国に渡り、Cal. Tech. に留まったのち、Shell 石油会社の研究所で研究を続け、オーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、それにアブサイジン酸（ドルミン）の研究の発展に寄与を続けたが、最近 Texas A. and M. 大学の生物学部の建設に参加した。Heyn は南米に移住し、現在は米国に移り再び細胞壁の研究をしているという。Utrecht 大学で戦後アベナ幼葉鞘のオーキシンによる生長に関する研究で学位をとった H. J. Ketellapper も米国に移った。オーキシンの作用機作の研究は現在していないが、Davis のキャンパスで開花や老化の問題ととりくんでいる。このように、Utrecht の教室は Went 以来数々の歴史的的研究によって名をあげてきたが、その衰退ぶりは大変淋しいことである。しかも、米国へ移った Utrecht の人たちがかならずしも一級の指導者となっていない現実を考えさせられる。このほか、欧州ではスイスの P. E. Pilet、フランス

Utrecht 大学植物学教室

J. van Overbeek, 右は L. Rappaport.

の Nitsch ががん張っている程度で、オーキシン研究の中心は完全に米国に移ってしまった。

オーキシン研究の歴史を作ったのは、以上述べたように、英国、オランダ、ドイツ、などのヨーロッパ諸国である。英国から移った K. V. Thimann, F. C. Steward やスウェーデン人だった F. Skoog (ほとんど米国で育った) らを除いて、ヨーロッパから移った人たちでアメリカでもすぐれた研究を続けている人は少ない。

米国におけるオーキシン研究の歴史は、1930 年、オランダの Utrecht から H. Dolk, 英国の London から K. V. Thimann が同時に Cal. Tech. に移ったときに始まる。この 2 人に数年遅れて F. W. Went が、Utrecht から当時オランダ領インドの Java をへて Cal. Tech. に加わった。Dolk はまもなく事故で亡くなり、Went がその後任となった。1937 年に Went と Thimann は、オーキシンの初期の研究をまとめて“Phytohormones”を書いた。1930 年代前後の黎明期に、オランダを中心としたヨーロッパと Cal. Tech. でいかにすぐれた研究が行なわれたかが、この本を読むとよくわかる。Cal. Tech. はしたがって、米国におけるオーキシン研究のメッカであった。

左上：J. Bonner
 左下：Cal. Tech. の Biology Division (勝見允行博士提供)
 右上：J. H. Cherry
 右下：左は J. L. Key, 右は D. J. Morré, 後は Purdue 大学の Lilly Hall.

Dolk と Thimann の弟子に J. Bonner と F. Skoog
 があり、それぞれ 1934 年と 1936 年に Ph. D をとっている。
 J. Bonner は、その後終始 Cal. Tech. に留まって
 オーキシンの研究を行ない、その門下から多くのホルモ
 ン研究者をうみだした。A. W. Galston と J. B. Hanson
 は、Ph. D をとったのち Cal. Tech. で Bonner の研究
 に参加し、1950～53 年にかけて、それぞれ Yale 大学
 と Illinois 大学に移り、さらに若手の研究者を育て
 た。たとえば、現在第一線で活躍している J. H. Cherry
 (Purdue 大学) と J. L. Key (Purdue 大学から 1969 年
 Georgia 大学に移った) は、いずれも 1959 年に Hanson
 のもとで Ph. D をとっている。Yale の Galston は、
 そのエネルギーと明快な頭脳によって多くの研究を行な
 い数々の仮説を提唱してきたが、才に走って勇み足が多
 いという評判がある。近年、植物ホルモンのベトナムに

おける使用を批判し、別の意味
 で名をあげている。Cal. Tech.
 における J. Bonner の弟子には、
 アブサイジン酸の F. T. Addi-
 cott (California 大学)のほか、
 L. Ordin (California 大学)、
 R. Cleland (California 大学
 → Washington 大学)、D. J.
 Morré (Purdue 大学) らが
 おり、いずれも活発な研究を行
 なっている。周知のように、
 Bonner は 1960 年代に入って
 オーキシン研究から事実上手を
 引いて分子生物学の分野に入っ
 たので、Morreé たち以後の弟
 子はオーキシンの分野には少な
 い。Ann Matthyse が最近興味
 ある仕事をしたが、彼女も近く
 Harvard へ移る予定で、オー
 キシンの仕事はしないらしい。

米国におけるオーキシン研究
 の伝統は Cal. Tech. において
 始まり、それは Bonner 一門に
 より継承された。F. Skoog は
 1937 年に Harvard 大学に移っ
 たが、1940 年には John's Hop-
 kins 大学に、そして戦争中は
 陸軍に籍をおいた。戦後 1946
 年に Wisconsin 大学に戻って、

サイトカイニンの専門家として現在に至っている。その
 門下には C. O. Miller (Indiana 大学) をうみ、Madison
 はサイトカイニン研究の中心の観を呈している。Cal.
 Tech. におけるオーキシン研究の創始者の一人 K. V.

A. W. Galston と共同研究者の R. Kaur-Sawhney. (左)

K. V. Thimann (左から2人目) と P. M. Ray (同3人目).
Santa Cruz の図書室.

B. M. Sweeney

Harvard 大学の Biological Laboratories.
前に立っているのは A. W. Ruesink.

Thimann は、戦後 1946 年 Harvard 大学に移り、約 20 年間ここで研究と後継者の育成につとめた。Harvard 大学の Thimann 門下から J. Torrey, W. R. Briggs のほか A. C. Leopold (Purdue 大学), P. M. Ray (Michigan 大学 → California 大学 → Stanford 大学), S. P. Burg (Miami 大学), M. H. Goldsmith (Yale 大学), L. D. Noodén (Michigan 大学) らがでている。Thimann 自身は 1965 年に California 大学の新しいキャンパス Santa Cruz に移り、弟子の中から P. M. Ray を Michigan 大学から呼んで生物教室を創設し、現在に至っている。今年 8 月、ワシントン州 Seattle で開かれた第 11 回国際植物学会でも Thimann は学会会長を務め、文字どおり米国植物生理学会の大御所である。Ray は Santa Cruz に正教授として迎えられたが、創設期の教室で研究が充分できないという理由で Stanford 大学に移ったということだ。Harvard 大学における Thimann 門下としては、このほかプロトプラストの A. W. Ruesink (Indiana 大学) がいる。また、Cal. Tech. 時代に原形質流動の仕事をした B. M. Sweeney は、長く Yale 大学にいたが、最近 California 大学へ移ったというはなしである。Cal. Tech. におけるもう 1 人の創始者 F. W.

Went は、1927 年に Utrecht 大学で Ph. D をとって、28 年から 5 年間 Java の植物園 (Buitenzorg) に籍をおいたが、1933 年に Thimann と Dolk のグループに加わりオーキシンの研究を続けた。しかし、彼の興味はホルモンから植物の生長に影響する外的環境に移り、より植物生態学的になった。このため、ファイトロン建設に努め、さらに最近では Nevada の砂漠研究所に移り、オーキシンの研究からは遠ざかったようにみえる。

以上述べたように、Cal. Tech. において始まった米国のオーキシン研究は、やがて Thimann が Harvard に移って、第 2 次大戦後は Harvard 学派が隆盛を誇った。この東西 2 学派およびそれらの分家たち、すなわち Yale 大学の Galston, Purdue 大学の Leopold, Illinois 大学の Hanson らが、米国におけるオーキシン研究の花を咲かせた。これらに加え、最近第三勢力が台頭してきたが、これも元をたどれば Cal. Tech. からでたものといえる。1939 年に Berlin 大学で学位をとった Anton Lang は、1949 年まで Tübingen の Kaiser-Wilhelm 研究所 (現在の Max-Planck 研究所) において、1949 年にカナダ Montreal の McGill 大学へて

A. Lang (右手前) と J. L. Key (A. Lang の向い).
黒板の右前は J. E. Varner. (MSU にて)

1950~52 年 Cal. Tech. に参加した。1952~59 年の間は California 大学に籍を置いたが、1959 年から再び Cal. Tech. に戻った。そして、1965 年 Michigan 州立大学の Plant Research Laboratory の創設に参加した。Cal. Tech. から J. A. D. Zeevaart (オランダ人), H. Kende (イスラエル人), Baltimore から J. E. Varner を呼んで、この米中西部の Laboratory を強化した。こうして、西に Cal. Tech., 東に Harvard, 中央に Wisconsin および Michigan State University (MSU) と、オーキシンあるいはホルモン研究の 4 大中心が確立された。しかし、Cal. Tech. は Bonner がホルモン研究を離れ、Harvard 大学は Thimann が Santa Cruz に移ったことによって、一時は MSU が米国におけるホルモン研究をリードするようみえた。おもしろいもので、Thimann が去ったあとでもエリート Ivy League の代表である Harvard の名声と実力は少しも衰えず、現在でも W. R. Briggs や J. Torrey らによって Harvard 大学は支えられている。新興国家米国は今でも古い伝統にあこがれをもち、アメリカ人は西部を開いたパイオニア精神をもつと同じに、欧州や東部に対するコンプレックスを抱いているという。また、黒人やユダヤ人に対する偏見とねたみも意外と根深く、これらのアメリカ的性格が Harvard など東部の名声と力を保つ原因の 1 つになっているという人もいる。米国におけるオーキシン研究は、ヨーロッパの伝統を引きついで、その広大な収容力と経済力によって世界をリードしてきた。

以上、研究者のうごきから述べたように、オランダを中心としたヨーロッパにおける初期の研究は屈光性に始まり、N. G. Cholodny, Went, そして Söding らの研究によって“オーキシン”の概念が 1930 年までに確立した。1930 年代に入ると、Kögl らによってオーキシンの本体が明らかにされ、その細胞伸長における働きがわかってきた。この時期には、多くの研究者は組織レベルにおけるオーキシンの“生長促進”作用に注意を集中していた。しかし、Cal. Tech. に移った Thimann と彼の学生だった Skoog, それに加わった Went は、1925 年に発表された英国の R. Snow の論文がきっかけとなって“生長相関”に関心をもった。すなわち、側芽抑制をみることによって、オーキシンが生長促進ばかりでなく、生長阻害にも働くこと、つまりオーキシンが一般に生長調節をつかさどっていることを知った。さらに、葉や芽の影響によって発根がおこる、つまり器官形成にもオー

キシンが働いていることを知った。以後しばらくの間、植物の生長調節はオーキシン中心に考えられてきたが、やがてジベレリン、サイトカイニンおよびアブサイジン酸が見いだされ、オーキシン万能の時代は去った。すなわち、植物の生長分化の調節は単にオーキシンのみならず、多くの他のホルモン類などの要因によって複雑に行なわれていることが明らかになってきた。ある生長現象をとりあげても、これらホルモン類の作用は反対、相乗、あるいは互いにまったく異なる。たとえば、カイネチンはカルスの生長にはオーキシンと共同で働くが、側芽の生長に対してはオーキシンと反対に働くし、根の生長に対してはオーキシンと同様に阻害的に作用する。同様に、ジベレリンは黄白化した茎の伸長生長をオーキシンと同じく促進する。しかし、無傷の植物の茎の伸長に対してはオーキシンよりジベレリンがより有効である。また、発根に対してはオーキシンと反対の作用を示す。さらに、休眠など多くの場合、アブサイジン酸が“生長促進ホルモン”と拮抗して働いていることが明らかとなった。とくに、高濃度のオーキシンが働くときはエチレンを生成し、そのエチレンが生長分化に働く例も最近わかってきた。したがって、植物体の生長分化の制御は、多くのホルモンの 1 次のおよび 2 次、3 次的作用によって複雑に行なわれている。ホルモンによる生長の制御機構は、それぞれのホルモンが第 1 次的にどのような働きをもつかを知らなければ理解できない。

1950 年代までの多くの研究は、細胞伸長(屈性を含め)を調節するオーキシンがなにをするか、という問題を中心にして展開された。その作用機作に関し、とくに細胞壁の変化が長年注目されてきた。Heyn と van Overbeek の研究に始まり、Brauner, それに Preston, Bennet-Clark らの英国グループ、また米国では Cal. Tech. の Bonner のグループが、この問題ととりくみできた。オーキシンを幼葉鞘などの組織切片に与えると、細胞伸長とともに細胞壁の力学的性質が変化する。死細胞に対してはオーキシンはこのような働きを示さないことから、オーキシンが第 1 次的には原形質に働きかけることは当然で、多くの研究者はまた、オーキシンによる原形質の変化に注目した。Thimann と Sweeney がいち早く、オーキシンがきわめて短時間内にアベナ幼葉鞘細胞の原形質流動速度を変化させることを観察した。さらに、米国の H. T. Northen は原形質の粘性がオーキシンによって変わることを、ドイツの von Guttenberg らおよび日本のいくつかの研究は、原形質透過性がオーキシンで変化することを報告した。オーキシンが原形質

膜に働きかける可能性は、この当時あまり注目されなかったが、最近ではプロトプラストを用いた実験によって再び注意を集めている。

これらの断片的な研究成果は、オーキシンの作用機作の理解には必ずしも充分なものとはいえなかった。他のホルモン類との相互作用、およびそれによる植物の生長調節機構の統一的理解は、オーキシンの働きが理解されなければ不可能であろう。微生物においてタンパク合成の制御機構が確立された 1960 年以前に、米国と日本でオーキシン作用におけるリボ核酸の意義が示唆された。他方、Went に始まりオーストリアの H. Linser、オランダの H. Veldstra、スウェーデンの B. Åberg らは、オーキシン作用とその構造上の必要条件をしらべ、細胞内のオーキシン受容体を推定しようとした。また、Bonner らは、オーキシンによる伸長生長の kinetics と抗オーキシン作用から、いわゆる“二点接着説”を検討し、オーキシン受容体に関して種々の説がでた。

1960 年前後に至り、伸長生長を誘導するオーキシンの 1 次的な作用として細胞壁が再び注目をあつめた。英国の Bennet-Clark が、1956 年に細胞壁のゆるみ機構に対する新しい見解を述べたのがきっかけとなり、いわゆるカルシウム説とペクチンメチルエステル化説が流行した。キレート剤による伸長生長の誘導が英国の O. V. S. Heath らによって報告され、またアメリカではメチルエステル説がしばらく検討された。しかし、多くの化学的研究結果はこれらの説に有利な証拠を与えず、現在ではこれらの説によって説明される機構が一般的なものとは考えられていない。細胞壁に関しては、1966～67 年にかけて重要な報告がなされた。MSU の A. Kivilaan と R. S. Bandurski は、小麦幼葉鞘切片をオーキシンで処理し、細胞壁分画を分離して緩衝液中でこの分画をインキュベートしたところ、オーキシン処理をしたものは対照に比べ多量の多糖類分解物の単糖やオリゴ糖を遊離した。これらの糖類は、 β -1,3-グルカンに由来していることから、細胞壁中にある多糖類分解酵素の合成、あるいはその活性化がオーキシンによって促進された、と彼らは解釈した。

従来考えられていたように、細胞壁はいわゆる死物でなく、酵素あるいは構造タンパク、あるいは核酸すらもっていることがしだいに明らかにされてきた。したがって、細胞壁における多糖類の代謝回転も意外に活発で、California 大学の Ordin らや神戸大学の和田によって

も、オーキシンによるアベナ幼葉鞘細胞壁の部分的分解の促進が報告された。増田と和田は、カビから分離精製した β -1,3-グルカン分解酵素がアベナ幼葉鞘切片の伸長を誘導し、その細胞壁の力学的性質を変化させることを 1967 年に見いだした。Cleland は同じ酵素標品を用いてその効果を確認したが、E. T. Reese の分離した酵素標品に同じ作用はないと報告した。しかし、Reese の酵素も実験条件によってはアベナ幼葉鞘切片の伸長をひきおこすことが、1969 年夏、増田との立合い実験でわかった。細胞の伸長生長誘導における細胞壁多糖類分解の意義とオーキシンの役割は、今後慎重に検討されるべき問題点の 1 つになろう。無傷のエンドウ茎のオーキシンによる肥大生長においては、セルラーゼの合成誘導がおこるという報告がカナダの G. A. McLachlan によってなされている。また、Ray は電顕オートラジオグラフィ法によって、細胞壁多糖類（セルロース以外の）の合成が細胞質と形態的に接していない細胞壁内部でおこり、その合成がオーキシンによって促進されることを見いだした。MSU の D. T. A. Lamport は、カルス細胞を用い細胞壁中にヒドロキシプロリンを多量に含む構造タンパク様のタンパクが存在することをみとめ、“エクステンシン”と名づけ、細胞壁の力学的性質の変化はこのタンパクの S-S 橋によると推論した。これと並んで、プロリン、ヒドロキシプロリン含タンパクの細胞生長における意義が Cleland らによって検討されている。

オーキシン作用におけるリボ核酸の意義が指摘されたのち、1963～64 年ごろから、オーキシンによって細胞の伸長生長が誘導されるとき、リボ核酸、タンパクの合成がおこる必要があることが主張され始めた。この考えは、核酸、タンパクの阻害剤を用いた実験に基づいており、Harvard 大学の Thimann とその弟子 Noodén、Purdue の Key らによる報告が注目された。これらの阻害剤は、核酸、タンパクの合成やオーキシンによる伸長生長を阻害するだけでなく、細胞壁の力学的性質の変化をも阻害することが、増田、和田および Key、Morre らによって報告された。したがって、伸長生長の直接的誘因と考えられる細胞壁の変化に、核酸、タンパクの合成が必要と考えられるに至った。Key らおよび増田ら、あるいは G. A. McLachlan らの研究によると、オーキシン作用に関係したリボ核酸はいわゆる伝令型らしいという実験結果が多い。しかし、オーキシンを細胞に長時間与えると、単に伝令型ばかりでなく、リボソーム型のリボ核酸の合成も促進される。オーキシンの働きによってまず合成されるリボ核酸は伝令型らしいが、この問題

も今後の詳細な検討を必要とする。オーキシンによって伝令リボ核酸の合成が刺激されるとき、オーキシンは果たして新しい遺伝子の読みとり、つまり新しいタンパクの合成をひきおこすのか、あるいは単に合成をスピードアップするのか、という疑問がおこる。多くの研究を総合すると、両者ともおこらしい。では、その結果オーキシンの働きによって合成されるのはどのようなタンパクか、というのが次の問題になる。ジベレリンによる大麦種子の α -アミラーゼ合成の機構についてはかなりくわしくわかってきたが、オーキシンの場合についてはわれわれは無知にひとしい。さきに述べた細胞壁多糖類の分解や合成に関する酵素、あるいはエクステンシンのような構造タンパクなどが想像される。McLachlan は、エンドウ莢においてオーキシンがポリリボソームの形成を促進し（伝令リボ核酸の合成によって）、さらにポリリボソームの系でセルラーゼが合成されることを報告した。オーキシン作用に特異的なタンパクとその合成機構が、今後の重要な研究課題の1つであることに疑いはない。

リボ核酸の合成を誘導するオーキシンの作用機作は、もう1つの重要な課題である。MSU の Varner らは、エンドウの核においてジベレリンがリボ核酸の合成を誘導する実験において、核を分離するときにこのホルモンをホモジェネートに加えておかないとホルモン作用があらわれないことを見いだした。すなわち、核以外、つまり細胞質の要素がホルモン作用に必要なことがわかる。この事実は、細胞質のある要素がジベレリン作用に必要な要素として必要なのか、あるいは核を分離するとき核を無傷に保つためにこのホルモンが必要なのか、のいずれかによるのであろう。しかし、リボ核酸合成に対するホルモン作用が、遊離した核や染色体分画に対する直接的作用によってはあらわれにくいことは事実で、何か細胞質的な要素を必要とする。Cal. Tech. の Ann Matthyse の実験では、オーキシンによる染色体分画におけるリボ核酸合成には、染色体分画そのものの非ヒストン性タンパクを必要とするという。また、Purdue 大学の J. H. Cherry, T. J. O'Brien らによると、このタンパク要素は核あるいは染色体由来のものか、細胞質由来のものかは明らかではないが、硫酸 40~80% 飽和で沈澱するタンパク分画であるとしている。核におけるリボ核酸合成をひきおこすオーキシン作用に細胞質要素が必要だとすると、*in vivo* ではオーキシンはまず細胞質に働くという可能性がでてくる。アベナ幼葉鞘にオーキシンを与えると、10 分以内にリボ核酸の合成が促進される。

この速さは、オーキシンが細胞質あるいはその表面（原形質膜）または核膜を介して核の活性に影響すると考えるほうにわれわれを傾かせる。

アベナなどの幼葉鞘に生理濃度のオーキシンを与えると、11~12 分で伸長生長がおこり始める。しかし、Bochum 大学の Zenk の実験によると、 10^{-3} M 程度の高濃度のオーキシンを与えると 2~3 分の潜在期で伸長生長がおこる。また、California 大学の D. Rayle によると、溶液にオーキシンを添加しないでも、pH を中性付近から 3 に変えると急速に伸長がおこる。pH を 3 から 7 にすると伸長率は徐々に低下するが、次に再び 3 にしても今度は伸長の誘導はおこらない。したがって、高濃度のオーキシンによって短時間内におこる伸長生長の誘導は、果たしてオーキシンの特異作用によるものかどうかに問題が残る。pH 3 によって伸長生長がおこるとき、細胞壁の力学的性質も変化することを Rayle は見だしている。したがって、細胞壁の力学的性質が変わるような処理を行えば、それが物理化学的過程であっても伸長生長がおこる可能性がある。

1937 年に書かれた Went と Thimann の “*Phytohormones*” には、Utrecht と Cal. Tech. における研究で明らかにされた数々の興味ある事実によって、オーキシンの働きのあらましと問題点が提示された。問題点の多くは 30 数年をへた今日でも未解決で残されているばかりでなく、新しいホルモンが発見されるにつれ新たな問題点があらわれてきた。

これらのうち最大の疑問は、ホルモン類の相互作用であろう。植物の発生、生長、分化のある断面が、ある特定のホルモンによって変化したとしても、その変化がその特定のホルモンの特異作用によっておこったのかどうかを証明するきめ手は少ない。東京大学の倉石と Iowa 大学の R. M. Muir は、倭性植物を使った実験から、ジベレリンは体内オーキシンの量を変化させることによって植物の生長を制御するとなえた。また、van Overbeek は、オーキシンこそ三枚目で、植物の生長調節を実際に行なっているのはジベレリンであり、オーキシンは体内ジベレリンを介して働くといっている。筆者は現在でもオーキシンが植物の生長調節の主役であると考えているが、主張する根拠をとくにもっているわけではない。アブサイジン酸は、一般にオーキシンによる伸長促進を抑えるが、ジベレリンによるそれは抑えない。しかし、 α -アミラーゼの合成を誘導するジベレリン作用は

アブサイジン酸によって抑制される。ウキクサの生長はアブサイジン酸によって阻害されるが、サイトカイニンによってその阻害は打ち消される。伸長生長のような特定の単純な系を数種類えらび、アブサイジン酸のような阻害ホルモンあるいは抗オーキシンのような抗ホルモン物質を用いて詳細な研究を行なえば、ある特定の生長現象のどの部分が、どの時期に、どの特定のホルモンによって調節されているかがわかるかもしれない。

もう1つの問題は、オーキシンの作用性と化学構造の関係である。さきにも触れたように、現在は Uppsala の Åberg が依然として枚挙学をやっているが、Went の提唱した5つの構造上の必要条件、二点接着説、あるいは、Leiden の H. Veldstra の構造と膜透過性の可能性の域は越していない。わずかに、Harvard 時代 Thimann が W. L. Porter と提唱した δ^+ (デルタプラス) と $-\text{COOH}$ の距離 $5.5 \text{ \AA}$ が、オーキシン類に共通した構造上の特徴であるとなえた説が注目に値する。Veldstra の膜の問題と関係するかは別として、このよ

うな研究はオーキシンの細胞受容体とオーキシン作用に新しい鍵を与えるかもしれない。

第3の問題点は細胞壁である。細胞壁の力学的性質の変化が、伸長生長誘導の直接的なひきがねになるとすると、それが物理的、化学的にどのような変化であるかを正確に知らなくてはならない。この目的のためには細胞壁のくわしい形態が認識されるべきであり、そこではじめて、オーキシン→細胞壁の変化 というみちすじが正しく理解されるであろう。

1969 年に出版された Wilkins 編の書物で、Thimann はオーキシンについて述べている。これを読むと、1937 年以来、オーキシンの働きについてわれわれはより深い、そして広い知識を得たといえよう。その反面、上に述べたような新しい問題があらわれ、われわれは自らの無知をさらに改めて思いしらされている。今後、若い研究者が (アメリカでは Thimann や Bonner の孫弟子、曾孫弟子が活躍しはじめています) 日本でも多数あらわれて、特徴のあるすぐれた研究を進めることが期待される。

< 生物コーナー >

核小体におけるリボゾームの生合成

村 松 正 実

古くから細胞学者の注目を集め、かの Vincent によって enigmatic structure と形容された核小体 (仁; nucleolus) は、最近 10 年間の目覚ましい研究によって、その神秘のベールは次々と剥ぎとられ、今やその機能は比較的単純に集約されるべきものになってしまった。すなわち、近代分子生物学は、核小体をリボゾームの生産工場として定義してしまったのである。リボゾームは、よく知られているように、RNA と蛋白質とからなる粒子であり、メッセンジャー RNA (mRNA) に対して蛋白合成の場を提供するものである。そして、それには大小2つのサブユニットがあり、動物の場合、大サブユニットは約 60 S (S: 沈降定数) で 28 S のリボゾーム RNA (rRNA) を含み、小サブユニットは約 40 S で 18 S の rRNA を含んでいる。この 28 S と 18 S RNA は、まったく異なる塩基配列を持つ RNA であることが知られている。

さて、バクテリアのような procaryotic な生物におけるリボゾーム合成と、動物細胞のような eucaryotic な生物におけるそれとでは、大きな違いのあることが明らかになった。リボゾーム RNA のシストロンの重複度 (redundancy) が、バクテリアの数個に対して動物細胞では数百個あるいはそれ以上であるということは、ゲノムの大きさ、あるいは細胞の大きさからみて当然であるとしても、それからリボゾーム RNA がよみ取られ、作られて行く過程が非常に異なるらしい。詳しいことは省略するが、バクテリアでは、rRNA は初めから成熟した RNA とほとんど同じ大きさに作られる。ところが、動物細胞 (これは eucaryotic である酵母からすでにそうらしいのだが) では、まず 45 S という巨大な RNA として作られる。この RNA は、分離した核小体の中の主要成分として抽出、単離することも可能である。想像されるように、この RNA は 28 S と 18 S RNA の両方を含むポリシストロニックな分子であり、その上それらの間にリボゾームにならない部分 (non-ribosomal sequence) も含んでいる。45 S という沈降定数から計算される分子量は約 4.5×10^6 であり、28 S と 18 S RNA の分子量はそれぞれ 1.5×10^6 および 0.6×10^6 と考えられるから、それらを差し引いた残り (少なくとも 50 %) はリボゾーム RNA にならないで終るのである。45 S RNA の中に 28 S または 18 S RNA が 1 対以上