植物の左右性

Left-right asymmetry in plants

奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科

橋本 隆 Takashi HASHIMOTO

Key words: left-right; asymmetry; helical growth; Arabidopsis; microtubule

はじめに

生物界における左右性のテーマは古くから生物学者を魅惑してきた。左右性は動物において顕著であるが、植物にも見られる。脊椎動物の胚発生では、左右軸が他の二つの体軸を指標に正確に決定され、その分子機構もかなり解明されてきている。植物では左右非対称性は遺伝的な制御下にある場合と、そうでない場合がある。遺伝的制御の最もわかりやすい例はつる性植物などの蔓、巻きひげ、茎などのねじれである¹⁾。つる性植物は一般的に一方向の巻き性を示し、巻き付く支柱に沿って右巻き、または左巻きのヘリックスを形成する(図1)。例えば、ホップやスイカズラは左巻きであり、アサガオを含むヒルガオ科や他の多くの

植物は右巻きである。花卉のねじれにも左右性が見られる場合がある。一つの花のそれぞれの花弁を基部から先端部へとたどっていくと、時計回りまたは反時計回りの渦巻きを描くことができる。花卉のねじれ方向は植物種によって決まっている場合とそうでない場合がある²⁾。決まっている例としては、反時計回りのチョウセンアサガオや時計回りのオレアンダーなどがある。植物系統分類と巻きの方向性は必ずしも一致しない。

一方、スパイラル葉序・花序(spiral phyllotaxy)の方向性は遺伝的に決まっていない。タバコの葉を茎の基部から先端部へと向かって順に追っていくと、ヘリックスを描くことができる(図1)。花のヘリックス様配置はねじばな(*Spiranthes australis*)などに見られる。右巻きや左巻きの個体を自家受粉すると、その後代に右巻きと左巻きの個体が1対1の比率で出現することから、葉序・花序のねじれ

図1 自然界に見られるねじれ

(A) つる性植物のねじれ。キキョウ科の植物(*Codonopsis forrestii*)が木本性植物にからみついている。*C. forrestii*の茎は右巻きのヘリックスを形成する。

(B) タバコ(*Nicotiana tabacum*)の葉の配置に見られるスパイラル葉序。葉を茎の基部から先端部へとたどると(番号によって示す)、右巻きまたは左巻きのヘリックスを描く。この写真の植物は右巻きの葉序を示すが、右巻きと左巻きの植物は同じ頻度で見られる。

図 2 シロイヌナズナねじれ変異株

野生型植物の葉、花弁は放射対称であり、根などの軸組織の表皮細胞は縦軸方向に細長く伸長する。左巻き変異株 *lefty1*, *lefty2* では葉、花弁は時計回りにねじれ、根などの軸組織の表皮細胞は左巻きにねじれて伸長する。一方、*spiral1*, *spiral2* 変異株では対称的に右巻きにねじれて伸長する。

方向には遺伝的要因は関係しないことがわかる。この場合の左右性は器官分化の問題であり、茎頂分裂組織の脇に葉や花などの新しい器官分裂組織が分化する際に、古い器官に対してどの位置に形成されるかということで巻きの左右性が決まる。シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) では、胚発生時に一対の子葉原器が完全には対称の位置に形成されず、偶然に左右どちらかにわずかにずれて形成されることにより、後の葉序の左右性が決まるとされている³⁾。

これに対し、蔓、茎、花弁などのねじれは細胞の伸長方向が器官の軸方向から左右どちらかにずれることに起因する。この場合は、偶然ではなく、遺伝的要因がかかわっている場合がある。

シロイヌナズナのねじれ変異株

このような左右性は古くから植物形態学者や分類学者の研究対象となってきたが、左右性を生じる分子機構は全くわかっていなかった。筆者らはモデル植物のシロイヌナズナを用いて、分子遺伝学的なアプローチから左右性の問題に取り組んでいる⁴⁾。シロイヌナズナの軸組織や花弁は放射対称であり、左右性は見当たらない。しかし、変異株の中には右巻きや左巻きといった一定方向のねじれを示すものがあることを発見した。筆者らは右巻きの変異株を *spiral* 系統、左巻きの変異株を *lefty* 系統と呼んでいる (図 2)。これらねじれ変異株の根、胚軸、茎、花弁などは右または左にねじれて伸長する。固い寒地培地上で幼植物を育てると、根は培地上を右または左方向に傾いて伸長するた

め、容易に見分けることができる。

spiral1 および *spiral2* の細胞生物学的解析から、ねじれは伸長が盛んな組織に見られ、内側の細胞層が外側の細胞層よりも横方向に肥大し、軸組織の内側の細胞層の縦方向の長さが外側の細胞層より短くなるため、この内外の伸長差を補正するために外側の細胞層 (表皮細胞層) が一定方向 (*spiral* では右巻き方向) に傾くと考えられた⁵⁾。すなわち、ねじれ変異株の細胞は縦方向 (軸方向) に正確に伸長することができず、微小管を抗体染色してみると表層微小管の配向異常がその原因であると考えられた。

微小管の変異により左巻き細胞伸長が起こる

左巻きの変異株 *lefty1* と *lefty2* では根、胚軸、葉柄、花弁などの伸長組織が左巻きにねじれて伸長する⁶⁾。 *lefty* は本質的に半優性の変異であり、*lefty1* と *lefty2* は程度に若干の差があるが同様のねじれ形質を示す。原因遺伝子を主に遺伝子地図に基づきクローニングしたところ、*lefty1* と *lefty2* ではそれぞれ α チューブリン 6 (*TUA6*) と α チューブリン 4 (*TUA4*) の遺伝子の塩基配列が 1 塩基置換されていた。シロイヌナズナでは六つの α チューブリン遺伝子が発現しているが⁷⁾、*TUA6* と *TUA4* のアミノ酸配列は非常に類似しており (450 残基中 2 残基のみが異なる)、両変異株では同じ 180 番目のセリンがフェニルアラニンに置換されていた。この残基は酵母、動物、植物の α チューブリンでセリンまたはアラニンによく保存されており、チューブリン二量体内で α チューブリンが β チューブリンと接触する領域に存在する⁸⁾。セリンがより大型のアミノ酸に置換されることにより、チューブリン二量体の構造・安定性が変化したと考えられる。さらに、*lefty* 変異を抑制するサプレッサーを単離したところ、*TUA6* または *TUA4* のヌル変異であった。すなわち、*lefty* は α チューブリンのドミナント・ネガティブ変異である。

植物体根の伸長細胞では表層微小管は伸長軸 (すなわち根の主軸) に対して直角方向に配向しているが、*lefty* 細胞では右巻きのヘリックス構造をとっていた。野生型の微小管を破壊しない低濃度の微小管薬剤で *lefty* 変異株を処理すると、変異株の表層微小管はほとんど脱重合されてしまうことから、*lefty* の表層微小管は野生型に比べ不安定になっていると考えられる。

さらに、*lefty1* 型の α チューブリンに myc タグを付けたタンパク質 (*TUA6*^{S180F}-myc) を野生型シロイヌナズナ植物体で発現させたところ、*TUA6*^{S180F}-myc は微小管に取り込まれ、右巻きの表層微小管ヘリックスを形成した。また、この形質転換植物体は *lefty* と同様の左巻きねじれ形質を示した。したがって、変異したチューブリン二量体

図3 ねじれの方向性モデル

伸長領域の野生型表皮細胞は潜在的な左巻き状態(L)から潜在的な右巻き状態(R)へと変化する経路(太い矢印)とSPR1とSPR2が関与するNの安定化(図に示す)または不安定化の経路の働きにより中立状態(N)に保たれている。R方向へ向かう経路は低濃度の微小管薬剤や *lefty* 変異により抑制される。LおよびRの状態の表皮細胞では表層微小管の機能が変化しており、それぞれ右巻きおよび左巻きのヘリックス構造をとる。器官軸に対して直角方向の微小管束をもつN細胞は長軸方向に伸長するが、LおよびR細胞はそれぞれ左および右にずれて伸長する。内皮や皮層などの内部細胞は表層微小管の機能異常により感受性であり、LおよびR状態の内部細胞は肥大する。

が微小管原繊維に野生型二量体とともに組み込まれ、伸長細胞では右巻きヘリックス構造をもつ表層微小管束を形成する。表層微小管に沿ってセルロース微繊維が細胞壁中に形成され、セルロース微繊維に直角方向に細胞が伸長すると考えられることから⁹⁾、右巻きの表層微小管をもつ細胞では左巻き方向にねじれる力がかかるものと考えられる。

ねじれの方向性モデル

ねじれ変異株の解析から、植物細胞の伸長の方向性を説明するねじれ方向性モデルを提唱した(図3)。*lefty* 変異や野生型を低濃度の微小管薬剤で処理することにより、表層微小管は右巻きのヘリックスを形成し、細胞は左方向へ

伸長する。右巻き変異ではこれとは逆に左巻きヘリックスに表層微小管が配置され、細胞は右方向へ伸長する。右巻き変異株を *lefty* 変異と掛け合わせたり、低濃度の微小管薬剤で処理すると、左巻きになることから、左巻きが右巻きに対して優性である。細胞が左巻きのときの表層微小管(右巻きヘリックス)は正常時よりも不安定であると考えられる。右巻き細胞の表層微小管がどのような状態であるのかは不明であるが、より安定化された微小管が左巻きヘリックスを形成する可能性がある。SPIRALタンパク質は器官軸に対して直角に配向する表層微小管を安定化しているか、微小管を不安定化している可能性がある。遺伝学的解析から、SPR1とSPR2は同様な標的を別の経路で制御していると考えられる。

微小管機能がわずかに変化するとヘリックス構造を形成するが、さらに阻害されると表層微小管の配向は無秩序性を増し、細胞は方向を失って肥大する。根や茎などの軸組織では、内皮や皮層などの内部細胞が表皮細胞に比べて微小管の機能阻害に対してより感受性であると仮定すると、内部細胞が表皮細胞より肥大し、軸がねじれる現象が説明できる。

モデル植物を用いたねじれ変異株の研究は自然に存在するねじれの原因を考えるうえで参考になるばかりでなく、植物細胞の表層微小管がどのような機構で縦軸(伸長軸)に対して直角に配向されるのかを解明するのに役立つであろう。

- 1) M. Gardner: "The New Ambidextrous Universe: Symmetry and Asymmetry from Mirror Reflections to Superstrings," Freeman, New York, 1990, pp. 54-57.
- 2) P. Endress: *Int. J. Plant Sci.*, **160**, S3-S23 (1999).
- 3) R. Woodrick, P. R. Martin, I. Birman, and F. B. Pickett: *Development*, **127**, 813-820 (2000).
- 4) T. Hashimoto: *Phil. Trans. R. Soc. London B*, **357**, 799-808 (2000).
- 5) I. Furutani, Y. Watanabe, R. Prieto, M. Masukawa, K. Suzuki, K. Noai, S. Thitamadee, T. Shikanai, and T. Hashimoto: *Development*, **127**, 4443-4453 (2000).
- 6) S. Thitamadee, K. Tuchihaara, and T. Hashimoto: *Nature*, **417**, 193-196 (2002).
- 7) S. Kopczak, N. A. Haas, P. J. Hussey, C. D. Silflow, and D. P. Snustad: *Plant Cell*, **4**, 539-547 (1992).
- 8) E. Nogales, S. G. Wolf, and K. H. Downing: *Nature*, **391**, 199-203 (1998).
- 9) T. H. Griddings and L. A. Stachelin: "The Cytoskeletal Basis of Plant Growth and Form," Academic Press, San Diego, 1991, pp. 85-100.