

写真は植物体の遺伝子の発現を計測する装置。円盤状の試料台が回転し、直径35ミリメートルのケースで育てている植物の遺伝子発現を40分ごとに5日間にわたり計測できる。装置は10ページからの記事に登場する大阪府立大学の福田弘和准教授が開発した。

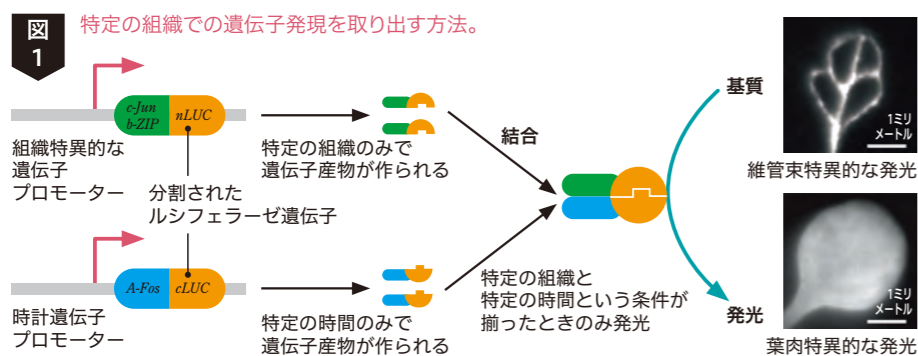
概日時計から見えてきた植物が生き抜く知恵

植物の概日時計にも、動物と同じような役割分担や時計同士の序列はあるのか。未解明だったこの問いに挑んだのが、京都大学大学院生命科学研究科の遠藤求准教授だ。植物の概日時計の本質に迫るべく、独自の解析法を駆使し、研究を重ねている。

動物とは異なる植物の体内時計

多くの生物は時間を計る仕組みを持つ。体内時計と呼ばれるこの仕組みのうち、1日、つまり約24時間周期のリズムを刻むのが概日時計だ。「成長や花の形成といった植物の生理機能は、ほぼ全て概日時計の影響を受けます。例外は虫に食べられたので防御物質を出すといった緊急避難的な反応です。1日1回の反応では間に合わないで、概日

時計を介さずに行われるのでしょう。概日リズムを生み出すのは、「時計遺伝子」と呼ばれる一群の遺伝子が互いに発現を促進、あるいは抑制する複雑な回路を形成し、約24時間に1回、遺伝子が転写されるようリズムを刻む仕組みだ。関与する時計遺伝子は動物と植物で異なるものの、仕組み自体に大きな違いはない。一方、体内の時計を統合する仕組みは、動物と植物で異なる。哺乳類では肝臓など末梢器官の時計はそれぞれ役割が異なるが、脳の視交叉上核が基準となる中枢

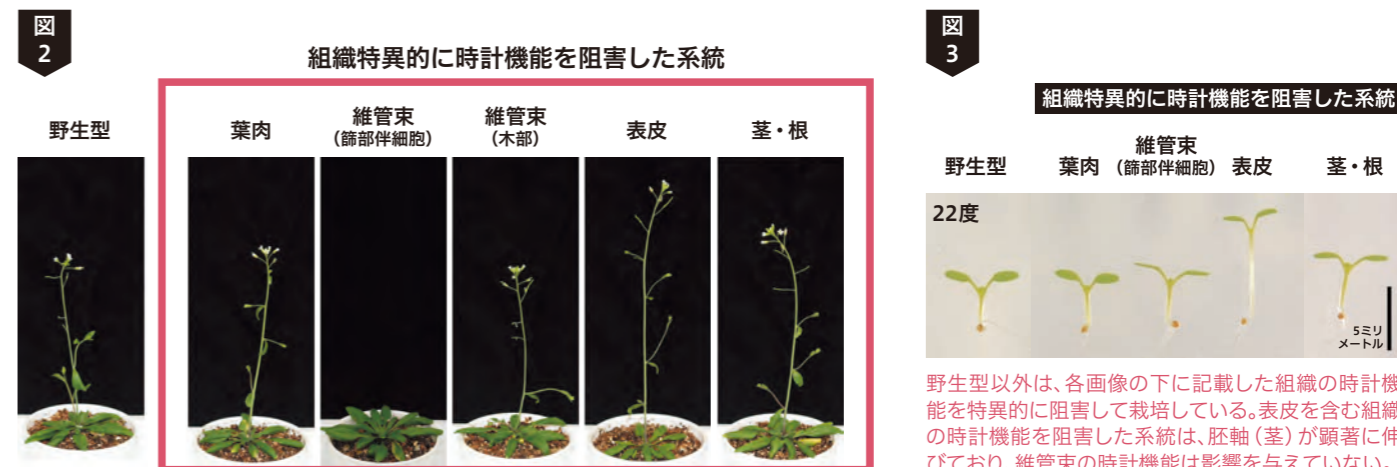


えんどうもとむ **遠藤 求** 京都大学 大学院生命科学研究科 准教授
2007年 京都大学大学院理学研究科博士課程修了。博士(理学)。京都大学大学院理学研究科特別研究員、米カリフォルニア州立大学サンディエゴ校博士研究員、京都大学生命科学研究科助教などを経て、15年より現職。

の時計として働き、全身の時計を同期させる。植物にはこのような仕組みはなく、個々の細胞が同一のリズムを刻み、全身の時計が同期すると考えられてきた。

独自の手法で見えた組織ごとの時計の違い

1984年に時計遺伝子の1つであるピリオドがショウジョウバエで発見されて以降、植物でも時計遺伝子が次々と発見された。しかし、組織や器官の時計の間での役割分担や支配関係の有無は調べられてこなかった。遠藤さんは、そこに切り込んだ。「光を感知する受容体は全身で発現していますが、葉と根では役割が違います。時計遺伝子も全身で発現していますが、何らかの役割分担があり、発現のリズムは異なるのではないかと考えました。そこで、組織ごとのリズムを調べ、それぞれの時計の性質を知ることから始めました」。開発したのは、特定の組織での遺伝子発現リズムのみを非侵襲で取り出す方法



野生型以外は、各画像の上に記載した組織の時計機能を特異的に阻害して栽培している。維管束の篩部伴細胞の時計機能を壊したものは、野生型が花をつける時期になっても花が咲かない。

だ。ホタルなどが持つルシフェラーゼという酵素は、基質と反応し発光する。このルシフェラーゼの遺伝子を2つに分割し(mLUC、cLUC)、1つは組織特異的な遺伝子の発現を調節する領域(プロモーター)、もう一方は時計遺伝子のプロモーターに連結し、特定の組織、特定の時計遺伝子という条件が揃った時にだけ、分割されたルシフェラーゼの両方が作られるようにした。分割されたルシフェラーゼは、それぞれに融合したc-Jun bZIPとA-Fosというたんぱく質の働きにより結合し、本来の酵素活性を持つようになる(図1)。ルシフェラーゼの発光を測定することで、特定の組織での時計遺伝子の発現リズムを取り出すことができるのだ。組織を単離する必要がないため、より自然な状態で遺伝子の発現リズムを調べられるのが特長だ。遠藤さんはモデル植物のシロイヌナズナで、葉の中で主に光合成を行う「葉肉」と水や栄養分の通り道である「維管束」の時計遺伝子「TOC1」の発現を測定した。その結果、同じ遺伝子であるにも関わらず、葉肉と維管束では発現量や発現リズムが異なっていた。植物の時計にも、動物の時計のような組織ごとの違いが存在したのだ。

他の時計を調律する優位な時計はあるのか

では、植物にも脳のように他の時計を調律する時計が存在するのだろうか。この問いに答えるため、遠藤さんは組織間での時計の関係を調べることにした。通常は周期的に発現する時計遺伝子を常時、強制的に発現させて、その組織のリズムを消失させるという方法で、維管束

の時計を失った個体と、葉肉の時計を失った個体を用意し、それぞれで葉肉と維管束の概日リズムを計測したのだ。「葉肉の時計を失った個体では維管束の概日リズムは正常でしたが、維管束の時計を失った個体では維管束だけでなく葉肉の概日リズムも失われました。維管束の時計が葉肉の時計に影響するという階層性が見られたのです」。さらに、光合成産物の輸送に関わる維管束篩部の時計を壊した個体では、葉肉や表皮、茎といった組織の時計を壊した時には見られない変化が確認できた。「維管束篩部の時計を壊した時だけ、開花が遅れたのです。根が吸い上げた水や栄養を運ぶ維管束木部の時計を壊しても、開花は遅れません。開花は日が長くなると誘導されますから、維管束篩部の時計は日の長さに応じて開花を制御していると考えられます。この時計が壊れると日の長さを測れず、適切な開花の時期がわからなくなってしまうのです」(図2)。

これらの結果からは、シロイヌナズナでは維管束の概日時計が他の組織の時計より優位に見える。しかし、各組織の概日時計と細胞伸長との関係を調べると、表皮の時計を壊した個体では野生型と比べ顕著な細胞伸長が見られた一方、維管束の時計を壊した個体では変化が見られなかった(図3)。また、細胞の伸長が見られるのは、この植物にとって常温にあたる16~27度の時であることも確かめられた。「維管束と表皮では、概日時計の役割が異なることが示されました。維管束の時計は日の長さを感じて花芽の形成を制御し、表皮の時計は温度を感知して細胞伸長を制御しているのです」。

移動の自由がない植物の知恵

維管束と葉肉の関係だけに注目すると、維管束の時計が葉肉の時計を支配しているように見える。しかし、報告されている同様の関係をまとめると、見えてくるのは単純な階層性ではなく、複雑な関係だ。「脳のように特定の組織が完全に上位にあるわけではないのです。植物では各組織の概日時計は半独立的に時を刻んでいますが、何らかの仕組みによって互いに影響し合い、全体として統合されていると考えられます」。脳という中枢で集中的に制御されている哺乳類に対し、植物は時計の中枢を各組織に分散させているのだ。「植物は環境が変化しても逃げられないので、適応するために鋭敏に反応します。しかし、冬なのに暖かな日もあれば、昼間なのに曇って薄暗い日もあります。そんな時、1つの時計に機能を集約していると判断を誤りやすい。そこで組織ごとに半独立的に時計を分散させ、失敗の少ない中庸的な応答をしているのではないのでしょうか」。遠藤さんの目標は、環境の変化を植物全体で統合し、応答する仕組みの解明だ。環境への応答と時計遺伝子の関係を解明できれば、農業への応用も期待できる。例えば、温度への応答を司る組織で時計遺伝子を制御することで、冷涼な気候が必要な作物を夏場でも収穫できるかもしれないのだ。特定の組織だけに働きかけるので、副作用も減らすことができる。生物が意識することなく刻み続けている時間。その本質に迫ろうとする遠藤さんの視線は、その先にある産業応用にも注がれている。