

## 地上部（葉と茎）を無くしたら根で光合成をすればいい？ —環境に応じて柔軟に葉緑体を発達させるしくみを解明—

1. 発表者： 小林 康一（東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻 助教）  
岩瀬 哲（理化学研究所環境資源科学研究センター 研究員）

### 2. 発表のポイント：

- ◆植物の根は地上部を喪失した際に、傷害応答因子を介して植物ホルモンであるサイトカイニンのシグナルを強め、葉緑体の形成や光合成の活性化を行うことが分かりました。
- ◆光合成器官である地上部を失うという危機に対して、植物の根が光合成能力を高めるしくみを明らかにしました。
- ◆植物が環境に柔軟に適応しながら光合成による生産性を維持・拡大するしくみの解明に貢献します。

### 3. 発表概要：

色素体（注 1）は植物に特有の細胞内小器官であり、細胞ごとにさまざまな役割を担い、多様な細胞の機能を支えています。なかでも光合成を担う葉緑体は植物の成長に必要不可欠ですが、その発達が組織や細胞の機能に応じてどのように制御されるのかはよく分かっていませんでした。東京大学大学院総合文化研究科の小林康一助教、増田建教授、和田元教授と理化学研究所環境資源科学研究センターの岩瀬哲研究員、杉本慶子チームリーダーらの共同研究グループは、モデル植物のシロイヌナズナ（注 2）を用いた研究により、地上部（葉と茎）を失った場合、植物は傷害応答因子を介して植物ホルモンであるサイトカイニンの応答を高め、根における光合成能力を向上させることを明らかにしました。さらに、この応答に葉緑体の発達に関わる転写因子（注 3）が深く関与することも突き止めました。通常、根はエネルギー源を地上部が行う光合成に頼っていますが、地上部を失った際には植物ホルモンのバランスを変えることで組織の再生を促すとともに、葉緑体の発達や光合成の活性化を促進し、生き残る可能性を高めていると考えられます。

本研究は、植物が環境に柔軟に適応しながら光合成による生産性を維持・拡大するしくみの解明に大きく貢献するものです。

### 4. 発表内容：

#### ①研究の背景

植物細胞の最大の特徴の一つは、色素体とよばれる特有の細胞内小器官をもっていることです。色素体は植物細胞の機能に応じてさまざまなタイプに分化し、それぞれ独自の役割を持ちます（図 1）。光合成を担う葉緑体はその最も代表的なものであり、クロロフィル（注 4）を蓄積するため、特徴的な緑色をしています。光合成器官である葉の細胞ではもっぱら葉緑体が発達しますが、花弁や根などの光合成を行わない細胞では白色体や有色体などの別のタイプの色素体が発達するため、緑色は目立ちません。このように、光合成を行うかどうかは葉緑体の発達の有無によって決まりますが、それを細胞ごとに決めているしくみについては、まだよく分かっていません。本研究グループでは、モデル植物であるシロイヌナズナの根を材料に葉緑体の発達を調節するしくみの解明に取り組んでおり、これまでの研究から、地上部（葉と茎）を

失った植物体では葉緑体の発達が根で促進されること、この調節に植物ホルモンのオーキシンとサイトカイニン（注5）が深く関与することなどを明らかにしてきました（リンク1）。しかし、その詳細な制御機構、特にサイトカイニンが働くしくみについては、未解明な点が数多く残されていました。そこで本研究では、どのようなときにどのような経路でサイトカイニンシグナルが活性化し、それがどのように葉緑体の発達を引き起こすのかを調べました。

## ②研究内容

先行研究から、地上部を失ったシロイヌナズナの根はクロロフィルを蓄積し緑化することが分かっていたが、それによって光合成の機能がどのように変化するのは不明のままでした。そこで、光合成を可視化する装置を用いて地上部を切除した際の根の光合成活性を調べたところ、切除しない場合に比べ光合成の光利用効率が增加することが分かりました（図2）。また、切除をしていない根でも、サイトカイニンを与えることで緑化や光合成の活性化を誘導できることも明らかとなりました。

そこで次に、地上部を失った際の根の緑化応答がどのような情報伝達経路によって引き起こされるのかを調べました。その結果、傷害によって誘導される **WIND1** という転写因子が深く関与することを突き止めました。**WIND1** は傷害時に傷口でサイトカイニンシグナルを活性化し、カルスの形成や組織の再生を誘導します（リンク2）。本研究から、根では地上部を失うとサイトカイニン応答性が顕著に高まること、**WIND1** の機能が抑制された場合はその応答がおこらず、緑化も弱まることが明らかとなりました。さらに、**WIND1** の下流で働くサイトカイニン応答制御因子の機能欠損変異体（注6）では、地上部切除による根の緑化応答がほとんどみられませんでした。

これらの結果から、地上部の切除により誘導された **WIND1** がサイトカイニンシグナルを活性化し、根の緑化や光合成能力の向上を引き起こすことが示唆されました。また、サイトカイニンシグナルの下流では、**GNL** という葉緑体の発達に関わる転写因子が強く誘導されることを突き止めました。**GNL** を人工的に過剰発現させた形質転換体（注7）では根が顕著に緑化し、光合成能力も大幅に向上したことから（図2）、この転写因子が根での葉緑体発達において重要な役割を担うことが明らかとなりました。

通常、根の細胞では地上部から輸送されてくるオーキシンの作用により葉緑体の発達が抑制されていますが、地上部を失った際にはオーキシンによる抑制が解除され、葉緑体の発達が促されることを先行研究で明らかにしました（リンク1）。本研究では、それに加え、地上部の喪失により活性化されたサイトカイニンシグナルが、根での葉緑体発達や光合成の活性化を促進することを突き止めました。エネルギーの供給源である地上部を失うことは、植物にとって最大の危機です。その際には、主要ホルモンであるオーキシンとサイトカイニン双方のシグナル強度のバランスを変えることで組織の再生を促すとともに、葉緑体の発達や光合成の活性化を促進し、生き残る可能性を高めていると考えられます（図3）。

## ③社会的意義

光合成を担う葉緑体の機能制御は植物の発達において非常に重要です。この研究を今後さらに進めていくことで、植物の多様な生存戦略の理解が深まるだけでなく、将来的には植物の生産性の向上につながることも期待されます。

（本研究は、独立行政法人日本学術振興会の科学研究費補助金の研究助成 24770055, 26711016, 24570042, 16K07393 を受けて行われました。）

(リンク 1) 東京大学大学院総合文化研究科プレスリリース「白い根を緑に ―根で葉緑体の分化を調整する仕組みを解明―」

(<http://www.c.u-tokyo.ac.jp/info/news/topics/20120315111706.html> 2012年3月15日)

(リンク 2) 理化学研究所プレスリリース「植物細胞の脱分化を促進するスイッチ因子を発見」

(<http://www.riken.jp/pr/press/2011/20110311/> 2011年3月11日)

## 5. 発表雑誌：

雑誌名：「Plant Physiology」

論文タイトル：Shoot removal induces chloroplast development in *Arabidopsis* roots via cytokinin signaling

著者：Koichi Kobayashi\*, Ai Ohnishi, Daichi Sasaki, Sho Fujii, Akira Iwase, Keiko Sugimoto, Tatsuru Masuda and Hajime Wada

DOI 番号：10.1104/pp.16.01368

アブストラクト URL：<http://www.plantphysiol.org/content/early/2017/02/13/pp.16.01368>

## 6. 問い合わせ先：

東京大学 大学院総合文化研究科広域科学専攻 生命環境科学系

助教 小林 康一（こばやし こういち）

Tel/Fax：03-5454-6628

Email：[kkobayashi@bio.c.u-tokyo.ac.jp](mailto:kkobayashi@bio.c.u-tokyo.ac.jp)

HP：<http://hajimewada.c.u-tokyo.ac.jp/>

## 7. 用語解説：

(注1) 色素体

植物や藻類に見られる細胞内小器官（オルガネラ）で、光合成を始め、さまざまな物質の合成や貯蔵を行なう。太古にシアノバクテリア（ラン藻）が植物の祖先となる細胞に内部共生したことにより誕生したと考えられている（細胞内共生説）。

(注2) シロイヌナズナ

学名は *Arabidopsis thaliana*。アブラナ科シロイヌナズナ属の1年草。モデル実験植物として植物で初めてゲノム解読が行われ、多くの変異系統やデータベースが世界各国の研究機関で維持、管理されている。

(注3) 転写因子

DNA上の転写を制御する領域（プロモーターやエンハンサーなど）に結合し、DNAの遺伝情報をRNAに転写する過程を促進、または抑制するタンパク質の一群。遺伝子の発現を制御するという基本的機能を持ち、細胞内の多くの反応で重要な役割を果たしている。

(注4) クロロフィル

植物のもつ緑色の色素で、葉緑素とも呼ばれる。光合成において光エネルギーを吸収する役割を持つ。

(注5) 植物ホルモン、オーキシン、サイトカイニン

植物ホルモンは、植物によって生産され低濃度で植物の生理過程を調節する成長調節物質の総称。オーキシンやサイトカイニンもこの中に含まれる。オーキシンは最初に発見された植物ホルモンであり、植物の成長や分化などに重要な作用を示す。サイトカイニンは、オーキシン存在下で細胞分裂や茎葉形成を促進する一群の因子と定義され、老化の抑制や側芽の成長促進など幅広い効果を持つ。

(注6) 機能欠損変異体

DNA の塩基配列の変化 (変異) により、その DNA が担う遺伝子機能が正常に発揮されなくなった細胞や個体のことをいう。

(注7) 形質転換体

遺伝情報を担う DNA を細胞外部から導入することで、遺伝的な性質を改変した細胞や個体のことをいう。

## 8. 添付資料 :

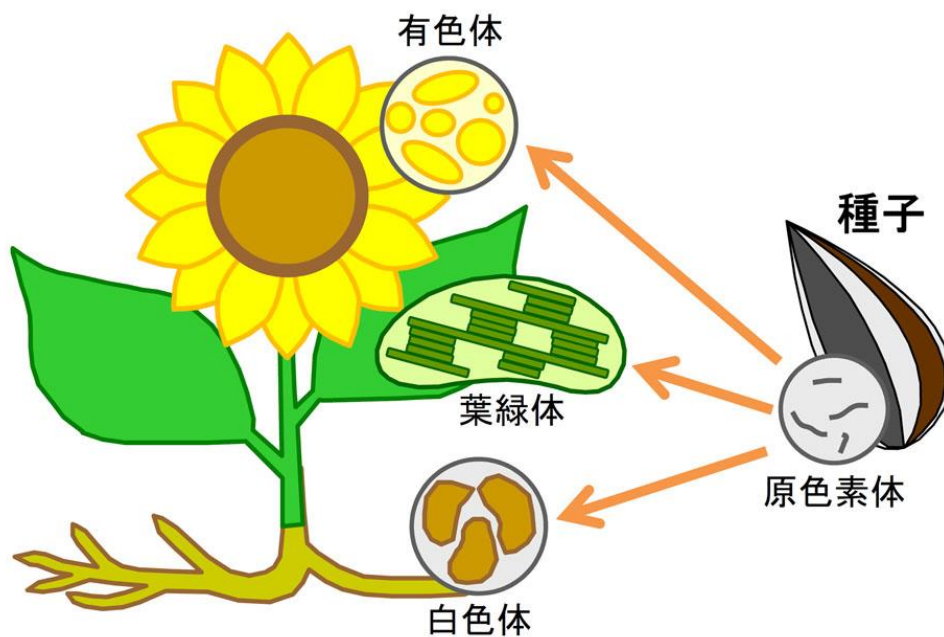


図1 植物の成長に伴う細胞内での色素体の分化

種子や分裂組織の細胞では色素体は原色素体という未分化な形態に退化しているが、発芽後、植物の成長に伴い多様な器官が形成される過程で、色素体も各器官の細胞の役割に応じてさまざまな機能を持った形態へと分化する。例として、葉の細胞ではクロロフィルを多量に含んだ葉緑体が発達するが、大根などの根の細胞では無色の白色体が、トマトの果実やヒマワリの花弁の細胞などではカロテノイドを蓄積した有色体が主に発達する。

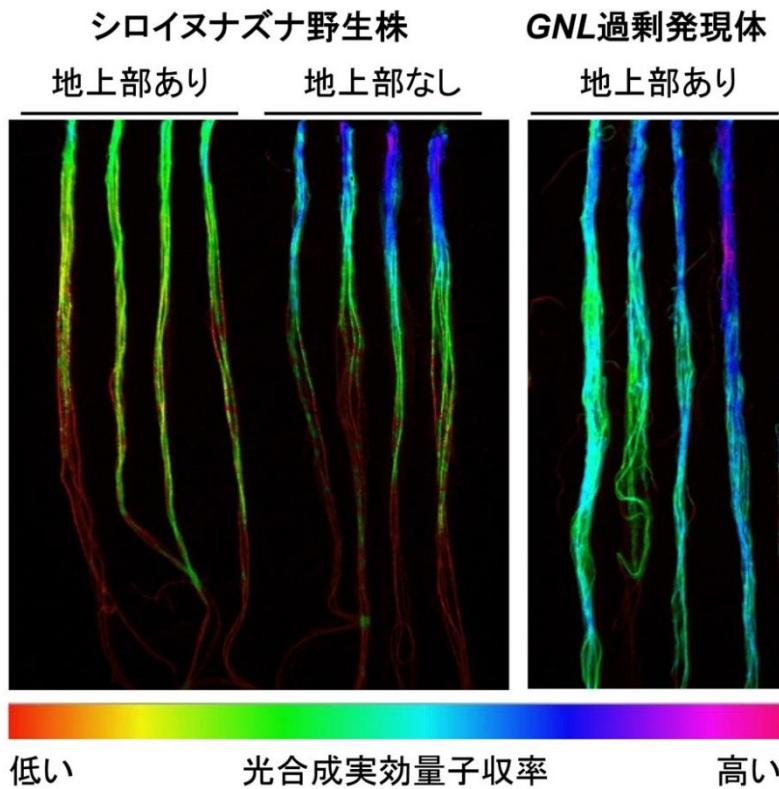


図2 可視化したシロイヌナズナの根の光合成活性

光合成の電子伝達活性を反映する光化学系IIの実効量子収率をクロロフィル蛍光イメージング装置で可視化した画像。「地上部あり」は地上部を切除することなく育てた個体、「地上部なし」は地上部を切除したのち、根のみを7日間育てたもの。野生株では地上部の切除により光合成の量子収率が向上しているのが分かる（図では、青から紫の領域が拡大）。さらに、GNLを人工的に過剰発現させた個体では地上部を切除しなくても光合成量子収率が高くなっている。

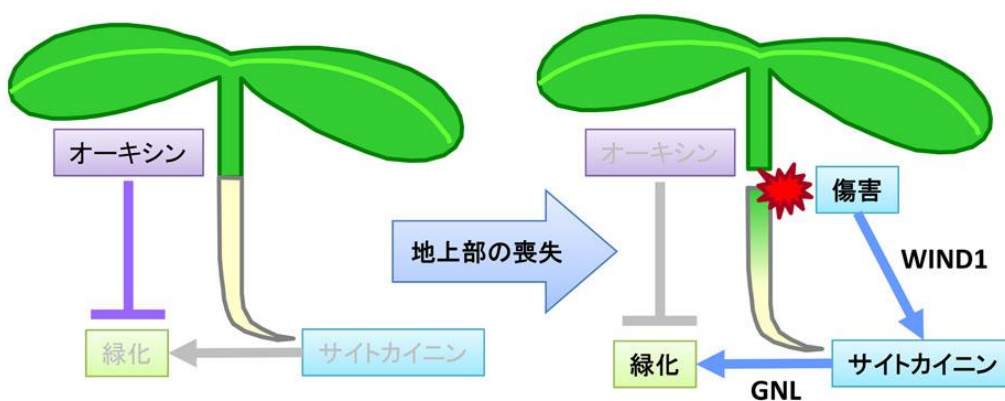


図3 地上部の喪失に応答した根の緑化モデル

通常、根では地上部から輸送されるオーキシシンによって葉緑体の発達は抑制されている。しかし、地上部を失った際は地上部からのオーキシシンの輸送が途絶え、葉緑体の発達抑制が解除される。一方、根の切り口で誘導された傷害応答因子 WIND1 がサイトカイニンシグナルを活性化し、葉緑体発達に関わる転写因子 GNL を誘導する。これら 2 つの植物ホルモンのシグナル強度のバランスが変わることで根の緑化や光合成能力の向上が引き起こされる。