

モヤシは糖脂質で精巧な「ジャングルジム」を細胞内小器官の内部に作る ～暗闇で作られる微細な膜構造体の謎に迫る～

1. 発表者：

藤井 祥（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 博士後期課程3年）

和田 元（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 教授）

小林 康一（大阪府立大学高等教育推進機構 准教授）

2. 発表のポイント

- ◆暗所で発芽したモヤシは、細胞内小器官の内側にジャングルジム様の複雑な膜構造を作ります。本研究により、植物特有の糖脂質である DGDG がその膜構造の形成に不可欠であることが明らかになりました。
- ◆極めて精巧かつ微細な膜のジャングルジム構造がどのようにして作られるのか大きな謎でしたが、その過程において DGDG が重要な役割を果たすことを初めて明らかにしました。
- ◆モヤシは光合成を行うための準備としてジャングルジム構造を形成すると考えられ、その形成機構を解明することは、植物が効率的に光合成を行うための戦略の理解につながります。

3. 概要

被子植物の種子は暗いところで発芽するとモヤシになります。モヤシは葉緑体を持ちませんが、その前駆体であるエチオプラスト（注1）を形成しており、光が当たるとエチオプラストを急速に葉緑体へと分化させ、光合成を始めます。エチオプラストの内部には、ジャングルジムのような形状をした精巧な格子状の構造体が見られます。これはプロラメラボディとよばれ、その骨格は主に糖脂質（注2）で構成されていることが知られていました。しかし、プロラメラボディの構築に糖脂質がどの程度重要であるか、これまであまりよく分かっていませんでした。今回、東京大学大学院総合文化研究科の藤井祥大学院生、増田建教授、和田元教授、日本女子大学理学部の永田典子教授と大阪府立大学高等教育推進機構の小林康一准教授の共同研究グループは、主要な糖脂質の一つであるジガラクトシルジアシルグリセロール（DGDG）に着目し、DGDG を失った場合にプロラメラボディの構造がどのように変化するかをシロイヌナズナ（注3）という植物を材料に詳細に解析しました。その結果、DGDG をうまく作れなくなったシロイヌナズナのモヤシでは、ジャングルジム構造が緩く歪んだような形状になりました。このことは、DGDG がプロラメラボディの緻密な格子構造の形成に不可欠であることを示しています。さらに、プロラメラボディはクロロフィル（注4）合成の前段階にある色素を多く含みますが、DGDG の欠損はその色素の合成を低下させることも明らかとなりました。プロラメラボディの脂質は光合成の場であるチラコイド膜（注5）を作るのに必須の材料であることから、糖脂質によって支えられているジャングルジム構造は、光を浴びたモヤシが効率的に葉緑体を形成するうえで非常に重要な役割を担っていると考えられます。この研究をさらに進めることによって、植物が効率的に光合成を行うための戦略をより深く理解できるようになると期待されます。

4. 本文

研究の背景

被子植物の種子が土の中のような暗いところで発芽すると、莖（胚軸）が細長く、黄色い子葉をもつモヤシになります（図 1）。モヤシの子葉には、エチオプラストとよばれる葉緑体の前駆体があり、モヤシが光を浴びたとき、エチオプラストを葉緑体に分化させてすぐに光合成を始められるようにしています。エチオプラストを電子顕微鏡（注 6）で観察すると、その内部にジャングルジムのような格子状の構造が観察されます。この構造体はプロラメラボディとよばれ、中にクロロフィルの合成中間体であるプロトクロロフィリドを多量に含んでいます。モヤシが光を受けると、プロトクロロフィリドは速やかにクロロフィルへと変換され、それに伴ってプロラメラボディも光合成の場であるチラコイド膜に姿を変えます。最終的には、モヤシの黄色い子葉はクロロフィルによる緑色に変わり、光合成を行うようになります。このように、プロラメラボディの形成は植物の緑化に非常に重要であることが分かります。

それでは、モヤシのプロラメラボディはどのようにして作られるのでしょうか。これまでの研究から、脂質二重層（注 7）でできた筒状の膜構造が複雑につながりあい、立体的なジャングルジム構造を形作っていることが知られています。プロラメラボディの膜脂質の大部分は植物に特有の糖脂質で、ガラクトースを 1 分子結合したモノガラクトシルジアシルグリセロール（MGDG）と、2 分子結合したジガラクトシルジアシルグリセロール（DGDG）が、それぞれ全体の約 50%と 30%を占めます（図 2A）。ごく最近までモヤシにおけるこれらの糖脂質の役割は不明でしたが、昨年、私たちは、MGDG がエチオプラストの機能に重要であり、プロラメラボディの形成にも寄与していることを初めて明らかにしました（リンク 1）。いっぽう、DGDG の機能に関しては分からないままになっていました。

研究内容

本研究では、エチオプラストにおける DGDG の役割を明らかにすることを目指しました。そのために、モデル植物であるシロイヌナズナにおいて、DGDG を合成する能力の大部分を失った *dgd1* 変異体を利用しました。DGDG の減少によってエチオプラストやプロラメラボディの構造や機能がどのように変化するかを詳細に解析することで、DGDG の役割を明らかにするという戦略です。

暗所で 4 日間育成させたシロイヌナズナの野生株において、エチオプラストの構造を観察したところ、非常に規則的な格子構造をもつプロラメラボディが内部に観察されました（図 3）。ところが、DGDG の 80%を失った *dgd1* 変異体のエチオプラストを観察したところ、主要脂質の MGDG の量はほとんど変化しないにもかかわらず（図 2B）、プロラメラボディの格子構造が非常に歪んだ形状になっていることが分かりました（図 3）。このことは、DGDG がプロラメラボディの規則的な構造の形成に非常に重要な役割を果たしていることを示しています。また、この変異体では、エチオプラストに蓄積するプロトクロロフィリドの合成が抑制されていることも突き止めました。この結果は、DGDG がクロロフィル中間体の合成に必要であることを示唆しています。昨年の我々の研究から、MGDG もプロトクロロフィリドの合成に必要であることが分かっており、エチオプラストにおける色素の合成は膜環境に強く左右されると考えられます。

モヤシに光が当たってエチオプラストが葉緑体に分化するとき、プロラメラボディは葉緑体のチラコイド膜に転換され、光合成反応の場となります。モヤシは一刻も早く光合成を始めるため、エチオプラストにプロラメラボディという構造を形成して、光が当たるときに備

えていると考えられています。プロラメラボディの構造が歪んでしまうと、プロラメラボディからチラコイド膜への転換が効率的に行えなくなると予想されます。つまり、モヤシが DGDG を合成するには、正常なプロラメラボディを形成し、光合成に向けた準備を整えるという意義があるのではないかと考えられます。

社会的意義

モヤシは光が当たったあとの光合成への備えとして、エチオプラストの中にジャングルジムのような特殊な膜構造、プロラメラボディを構築しています。本研究によって、この精巧な構造物の形成には、DGDG という植物特有の糖脂質が不可欠であることが明らかとなりました。また、エチオプラストにおけるクロロフィル中間体の合成には糖脂質が必要であることが突き止められ、モヤシの生育全般における糖脂質合成の重要性が浮き彫りになりました。モヤシは頼りなげな存在の象徴として語られることもありますが、実は 2 種類の糖脂質によって精巧な構造体を内部に作り上げており、光が当たったあとに光合成を速やかに行えるように備えています。植物は、効率的に葉緑体を形成し光合成を行うためのさまざまな戦略を有していると考えられますが、プロラメラボディという緻密な構造の形成もその 1 つだと考えられます。この研究をさらに発展させることで、植物が効率よく光合成を行うための仕組みを解き明かすことができると期待されます。

(リンク 1) 東京大学大学院 総合文化研究科 トピックス【研究発表】『モヤシは将来の光合成に備え、まず糖脂質を作る ～長年闇に包まれていた脂質の役割が明るみに～』
(<http://www.c.u-tokyo.ac.jp/info/news/topics/files/20170727pressrelease.pdf>)

5. 発表雑誌：

雑誌名：「*Plant Physiology*」(オンライン版) 2018 年 8 月 6 日掲載

論文タイトル：Digalactosyldiacylglycerol is essential for organization of the membrane structure in etioplasts

著者：Sho Fujii, Koichi Kobayashi*, Noriko Nagata, Tatsuru Masuda and Hajime Wada

DOI 番号：10.1104/pp.18.00227

アブストラクト URL：<http://www.plantphysiol.org/content/early/2018/06/26/pp.18.00227>

6. 問い合わせ先：

大阪府立大学 高等教育推進機構

准教授 小林 康一 (こばやし こういち)

Tel: 072-254-9749

E-mail: kkobayashi@las.osakafu-u.ac.jp

HP: <https://sites.google.com/view/kobayashi-lab/>

7. 用語解説：

(注 1) エチオプラスト

被子植物が暗所で芽生えたときに、子葉の細胞中で発達する細胞内小器官 (図 1 参照)。内部に規則的なジャングルジム様の膜構造であるプロラメラボディをもつ。光が当たると急速に葉緑体へと発達する。

(注 2) 糖脂質

分子の中に糖を含む脂質。植物や藻類の葉緑体では、3 種類のグリセロ糖脂質が全膜脂質の 90%程度を占める。

(注 3) シロイヌナズナ

アブラナ科シロイヌナズナ属の 1 年草。学名は *Arabidopsis thaliana*。モデル実験生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 4) クロロフィル

葉緑素とも呼ばれる植物の緑色色素で、光合成に必要な光エネルギーを集める機能をもつ。

(注 5) チラコイド膜

葉緑体の内部にみられる扁平な袋状の膜構造で (図 1 参照)、光合成の初期反応の場である。脂質が作る膜に、クロロフィルやタンパク質が蓄積している。

(注 6) 電子顕微鏡

電子線を当てることで可視光よりもはるかに高い分解能で試料の微細構造を見ることができると顕微鏡。

(注 7) 脂質二重層

一般的な生体膜を構成する、脂質を骨格とする膜構造。脂質分子が極性頭部を外側に、疎水性尾部を内側にして並び、2 重の層を形成している (図 1 参照。極性頭部を丸で、疎水性尾部を 2 本の線で表している)。葉緑体のチラコイド膜やエチオプラストのプロラメラボディもこの膜構造を基本に形成される。

8. 添付資料：

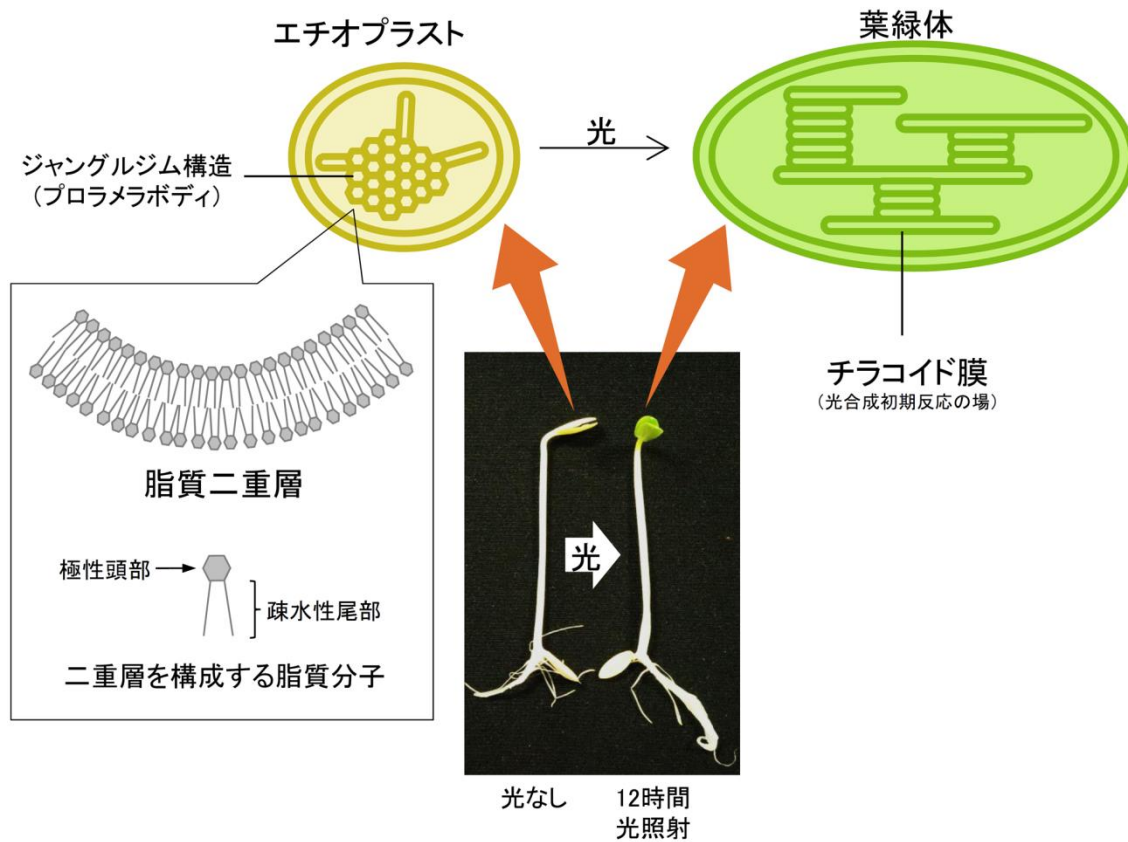


図1 エチオプラストの膜構造

暗いところで芽生えた被子植物（モヤシ）の細胞内には、エチオプラストとよばれる葉緑体の前駆体が形成される。エチオプラスト内には、プロラメラボディとよばれる、脂質二重層を骨格としたジヤングルジムのような膜構造が作られる。モヤシに光が当たると、エチオプラストは葉緑体へと分化し、プロラメラボディは扁平な構造をもつチラコイド膜へと転換される。

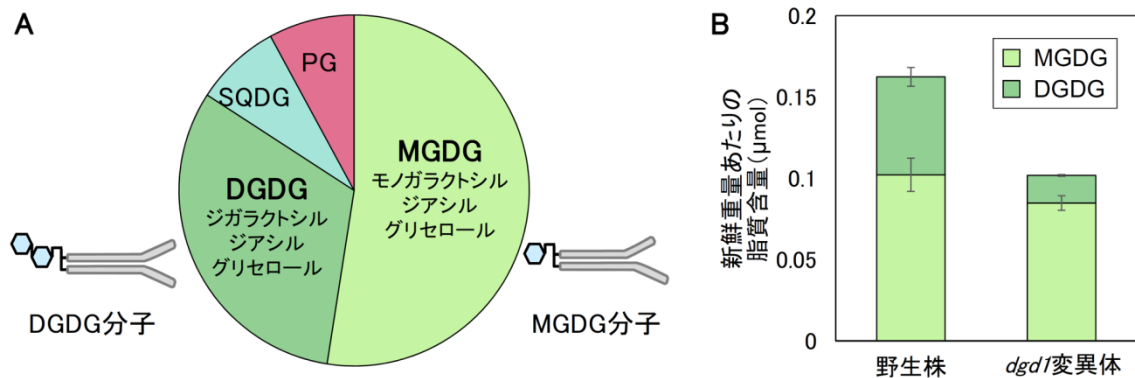


図2 エチオプラストの脂質

A. プロラメラボディの膜脂質組成。モノガラクトシルジアシルグリセロール (MGDG) とジガラクトシルジアシルグリセロール (DGDG) に加えて、スルホキノボシルジアシルグリセロール (SQDG) という糖脂質が存在する。また、10%程度ではあるがホスファチジルグリセロール (PG) というリン脂質も存在する。脂質組成に加え、MGDG と DGDG の分子の模式図を示した。淡青色の6角形は極性頭部の糖を、灰色の棒は疎水性尾部の脂肪酸を示す。

B. シロイヌナズナ野生株と DGDG 合成能力の大部分を失った *dgd1* 変異体のモヤシにおける MGDG と DGDG の含量。変異体では DGDG 含量が極端に低下している。

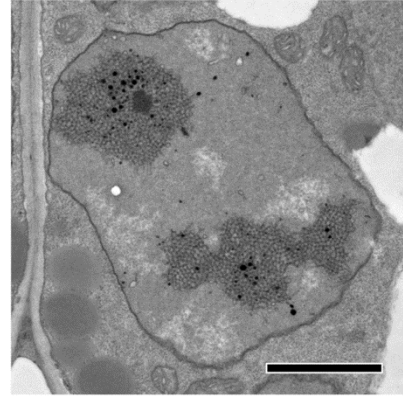
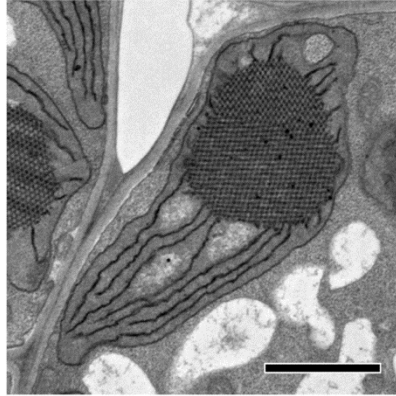
野生株

DGDGを合成できる通常の植物

dgd1

突然変異によりDGDG合成能力の大部分を失った変異体

エチオプラストの全体像



プロラメラボディの拡大像

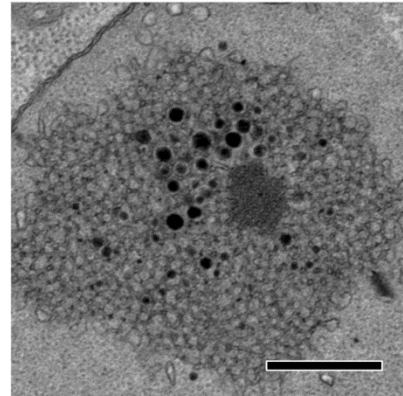
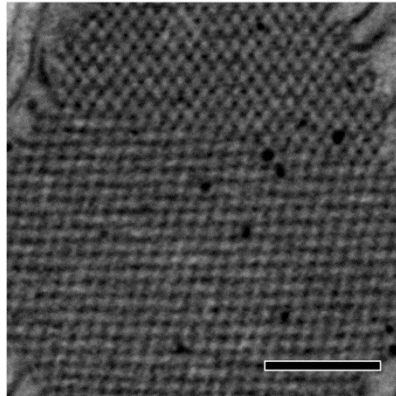


図3 エチオプラストの電子顕微鏡像

DGDGを合成できる野生株では、非常に規則的なプロラメラボディが観察される(左)。断面を観察しているため、角度により格子状、もしくは蜂の巣状の構造として見えるが、実際には立体的なジャングルジムのような形態である。いっぽう、DGDG合成能力の大部分を失った *dgd1* 変異体では、プロラメラボディの構造が著しく歪んだ(右)。全体像の写真中のバーは1 μm 、拡大像のバーは500 μm を表す。