



東京大学
THE UNIVERSITY OF TOKYO

UNIVERSITY OF
Southampton



京都大学
KYOTO UNIVERSITY



東京農業大学



東京工業大学
Tokyo Institute of Technology



LUDWIG-
MAXIMILIANS-
UNIVERSITÄT
MÜNCHEN

植物の細胞の中でのコミュニケーション ～葉緑体から核へのシグナル伝達に関わる制御因子の機能を解明～

1. 発表者：

清水 隆之（東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻 助教）

Sylwia M. Kacprzak（研究当時：University of Southampton 研究員、現：Lund University ポスドク）

望月 伸悦（京都大学大学院理学研究科 助教）

長谷 あきら（京都大学大学院理学研究科 教授）

渡辺 智（東京農業大学生命科学部 准教授）

島田 友裕（研究当時：東京工業大学化学生命科学研究所、現：明治大学農学部 専任講師）

田中 寛（東京工業大学化学生命科学研究所 教授）

林 勇樹（東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻 助教）

新井 宗仁（東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻 教授）

Dario Leiser（Ludwig-Maximilians-Universität München 教授）

Haruko Okamoto（研究当時：University of Southampton 講師、現：University of Sussex 専任講師）

Matthew J Terry（University of Southampton 教授）

増田 建（東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻 教授）

2. 発表のポイント：

- ◆ 被子植物シロイヌナズナ（注1）を用いて、葉緑体（注2）から核へのシグナル伝達に関わる制御因子 GUN1（注3）の機能を明らかにしました。
- ◆ 葉緑体の機能が低下すると、その情報を核に伝えることは40年以上前から知られていましたが、その仕組みはよく分かっていませんでした。特に、その中心的な役割を担う情報伝達因子である GUN1 がどのような機能を果たすかは謎でした。今回、GUN1 がシグナル分子の生合成や伝達に働くことを明らかにしました。
- ◆ この成果は、光合成の場である葉緑体形成の仕組みを明らかにすることで、農産物やバイオマスの生産向上や安定化につながることを期待されます。

3. 発表概要：

植物が光合成を行う葉緑体は、太古に原始的な藍藻が真核生物に共生（細胞内共生）して誕生しました。細胞内共生の際に、共生体の多くの遺伝子は宿主の核ゲノムに移行しましたが、葉緑体は独自の DNA ゲノムを残しています。従って、葉緑体の形成には、核ゲノムの葉緑体タンパク質をコードする遺伝子と、葉緑体ゲノムの遺伝子が協調して発現することが非常に重要です。通常、葉緑体の機能が低下すると、核にその情報が伝わり、核ゲノムの葉緑体関連の遺伝子発現が低下することが知られています。しかし、葉緑体の機能が低下しても、核ゲノムの遺伝子発現が

低下しない一連の変異体が単離され、2つのゲノムが共役していないことから *gun* (*genomes uncoupled*)変異体と名付けられました。一連の *gun* 変異体の解析から、ヘム（注4）が葉緑体から核にシグナルとして伝達されるという仮説が提案されましたが、その中心的な役割を担う GUN1 タンパク質については、その機能が明らかではありませんでした。東京大学大学院総合文化研究科の清水隆之助教、増田建教授のグループは、University of Southampton の Matthew J Terry 教授、Ludwig-Maximilians-Universität München の Dario Leiser 教授、京都大学大学院理学研究科の望月伸悦助教、東京大学大学院総合文化研究科の新井宗仁教授、東京工業大学化学生命科学研究所の田中寛教授、東京農業大学生命科学部の渡辺智准教授らのグループとともに、GUN1 の機能解析に取り組み、GUN1 がヘム合成酵素の活性を調節すること、またヘムと結合して、そのシグナル伝達を調節することを明らかにしました（図1）。この成果は40年以上の間、謎とされてきた、葉緑体から核へのシグナル伝達の機能を明らかにする第一歩と言えます。本研究の成果は、葉緑体形成のメカニズムの解明に繋がり、葉緑体における光合成機能の改変による、農産物やバイオマスの生産性向上や安定化につながることを期待されます。

4. 発表内容：

<背景>

植物の葉緑体形成は、核コードの葉緑体関連遺伝子の環境・発達によるシグナル（アンテログレードシグナル）と、葉緑体から核へのレトログレードシグナル（RS）によるバランスで制御されています。RSは葉緑体の分化・機能状態に依存して核ゲノムの葉緑体関連遺伝子の発現を制御するシグナルを核に伝達すると考えられています。

これまでRSについては、葉緑体の光合成機能が欠損しても核ゲノムの葉緑体関連遺伝子の発現が抑制されないシロイヌナズナ *gun* 変異体を主に用いて解析が行われ、プラスチド内のヘム合成酵素フェロキラーゼ1により合成されるヘムがRSとして機能することが示されています。東京大学大学院総合文化研究科の増田建教授のグループは、植物から初めてフェロキラーゼ1の単離に成功し、その解析から植物細胞ではヘムが葉緑体でのみ合成され、細胞内のミトコンドリアなどのオルガネラに輸送されること、さらにフェロキラーゼ1がプラスチド外に輸送されるヘムを合成していることをこれまで明らかにしています。

一方、GUN1は、プラスチド内でRSの中心的な働きをもつ情報伝達因子と考えられています。これまでに、GUN1は葉緑体内のフェロキラーゼ1と結合すること、またGUN1タンパク質量が分解により厳密に制御されていることが示されています。さらに最近、GUN1が葉緑体タンパク質の輸送やRNA editingに関与することが報告されました。しかし、これまでの研究からは、GUN1がどのようにプラスチドの分化・機能状態を感知して、核にRSを伝達するのか、全く明らかではありませんでした。

<研究内容>

東京大学大学院総合文化研究科の清水隆之助教、増田建教授のグループは、GUN1変異株および過剰発現株の解析を行い、GUN1がヘムなどのテトラピロール代謝を調節することを見出しました。さらにGUN1が直接ヘムと結合できること、および、フェロキラーゼ1活性を活性化で

きることを発見しました。以上のことから、GUN1 が RS として機能するヘムの合成および伝達を制御することが初めて明らかになりました。この成果は 40 年以上の間、謎とされてきた、葉緑体から核へのシグナル伝達の機能を明らかにする第一歩と言えます。

<社会的意義>

本研究の成果は、これまで全く明らかになっていなかった、植物の細胞の中でのコミュニケーションの仕組みを明らかにしたといえます。植物の光合成の場である葉緑体の形成は、光合成による植物の生産性に直結することから、今後の農産物やバイオマスの生産向上や安定化につながる技術の第一歩となるものです。これまで 40 年以上明らかになっていなかった謎を解き明かす、大きな発見であるといえます。

5. 発表雑誌：

雑誌名 「*Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.*」

(11 月 15 日 (金) 掲載)

論文タイトル：The retrograde signaling protein GUN1 regulates tetrapyrrole biosynthesis

著者：Takayuki Shimizu, Sylwia M. Kacprzak, Nobuyoshi Mochizuki, Akira Nagatani, Satoru Watanabe, Tomohiro Shimada, Kan Tanaka, Yuuki Hayashi, Munechito Arai, Dario Leister, Haruko Okamoto, Matthew J. Terry, Tatsuru Masuda

DOI 番号：10.1073/pnas.1911251116

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

教授 増田 建 (ますだ たつる)

7. 用語解説：

注 1 シロイヌナズナ

アブラナ科の被子植物。2000 年に植物として初めてゲノム配列が解読された。多くの変異系統が維持されており、モデル生物としての利点を多く備えていることから、研究材料としてよく用いられている。

注 2 葉緑体

植物の細胞内で光合成を担う細胞内小器官。植物の生育初期に原色素体から発達して形成する。葉緑体内部ではチラコイド膜が発達しており、光合成を行う装置が埋め込まれている。光合成装置は核ゲノムの遺伝子と、葉緑体ゲノムの遺伝子がコードするタンパク質から構成されている。

注 3 GUN1

一連の *gun* 変異体の原因遺伝子の 1 つ。葉緑体に存在するタンパク質であり、特徴的な反復配列を有している。最近、葉緑体の中のさまざまなタンパク質と結合することが報告されているが、

その機能は明らかではなかった。

注4 ヘム

ポルフィリンに鉄が配位した錯体。動物では血色素とよばれ、ヘモグロビンの補酵素として酸素運搬に関わる。植物細胞でも合成され、酸化還元反応や電子伝達、細胞内情報伝達など多様な役割を有している。

8. 添付資料：

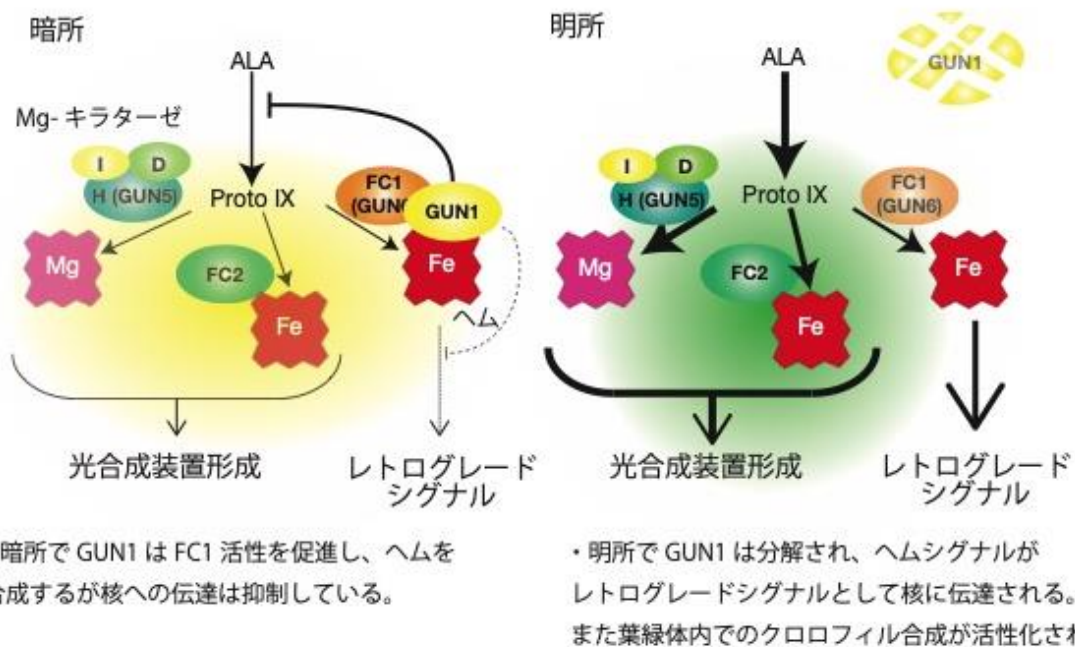


図1：(左) 暗所では GUN1 はテトラピロール代謝を抑制している。また同時にフェロキラーターゼ1 (FC1) と結合して、その活性を活性化するが、シグナルであるヘムと結合することで、シグナルの伝達は抑制されている。(右) 明所では、GUN1 は分解され、暗所で合成されたヘムがレトログレードシグナルとして核に伝わる。核での葉緑体遺伝子の発現が誘導されることで、葉緑体への分化が促進される。