

## 植物の葉器官のサイズ制御の長年の謎を証明

「動植物の体のサイズを決める仕組みの理解、ひいては作物収量向上への貢献も」

### 発表者

Ferjani Ali (東京学芸大学生命科学分野 准教授)

多部田 弘光 (東京学芸大学大学院教育学研究科修了 現 東京大学大学院総合文化研究科博士2年 / 理化学研究所 環境資源科学研究センター代謝システム研究チーム 研修生)

渡邊 俊介 (理化学研究所 環境資源科学研究センター適応制御研究ユニット 基礎科学特別研究員)

福田 啓太 (東京学芸大学教育学部初等教育教員養成課程理科選修卒業 現 小学校教諭)

郡司 玄 (東京学芸大学 研究員)

浅岡 真理子 (元東京学芸大学 研究員 現 神奈川大学特任助教)

平井 優美 (理化学研究所 環境資源科学研究センター 代謝システム研究チーム チームリーダー)

瀬尾 光範 (理化学研究所 環境資源科学研究センター 適応制御研究ユニット ユニットリーダー)

塚谷 裕一 (東京大学大学院理学系研究科 生物科学専攻 教授)

### 研究の概要

私たちの体を構成する器官の大きさは厳密に制御されています。植物の葉も例外ではなく、ある一定の大きさになるようにプログラムされています。葉における細胞増殖と細胞成長、ひいてはその結果として生まれる葉サイズは、何らかの未知のシステムによって器官全体で統制されていますが、その仕組みは未だに解明されていません。

今回、東京学芸大学の Ferjani Ali 准教授、理化学研究所環境資源科学研究センターの瀬尾光範ユニットリーダー、平井優美チームリーダー、東京大学の塚谷裕一教授ら共同研究グループは、何らかの異常により細胞数が減少した際に、細胞サイズが顕著に肥大することで、葉面積が維持されるかのように見える「補償作用」現象に焦点を当てました (図1)。これは2002年以来、長いことその仕組みが謎とされてきた難問です。研究グループが独自に単離したモデル植物シロイヌナズナの *fugu5* 変異体は、子葉を構成する細胞の数が野生型に比べておおよそ半減していますが、その結果として、個々の葉肉細胞のサイズが大きくなる「補償的細胞肥大」(注1)を起こします。

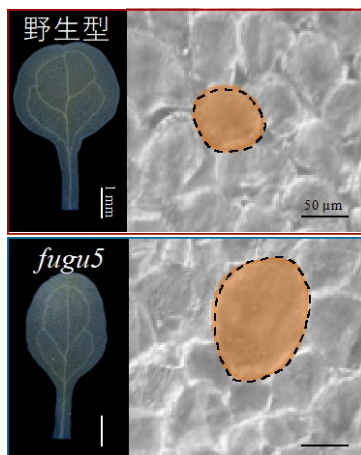


図1 左は子葉の写真。右は子葉を構成する葉肉細胞の写真。*fugu5* 変異体では細胞サイズが顕著に肥大している。

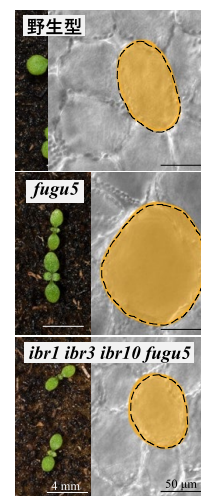


図2 左は植物体の全体、右は葉肉細胞の写真。*ibr* 変異によって *fugu5* の補償的細胞肥大は完全に抑制された。

本研究グループはこの *fugu5* 変異体を用いて、補償的細胞肥大がどのように起こるのかを、分子遺伝学的解析を駆使した戦略によって明らかにしました (図2)。その結果、*fugu5* で見られる補償的細胞肥大には、IBA (注2) から合成される植物ホルモンであるオーキシシン (注3) が重要であり、そこでつくられたオーキシシンの細胞内シグナル伝達 (注4) によって細胞サイズの著しい増大が引き起こされていることを、新たに見出しました (図3)。今回の発見は、1880年にダーウィンが発見した植物成長ホルモンであるオーキシシンについて、その内生量の変動が葉面積の精妙な調節にも関与することを新たに示すとともに、オーキシシンの濃度調節機構が植物の器官発生に重要であることを証明する画期的なものです。

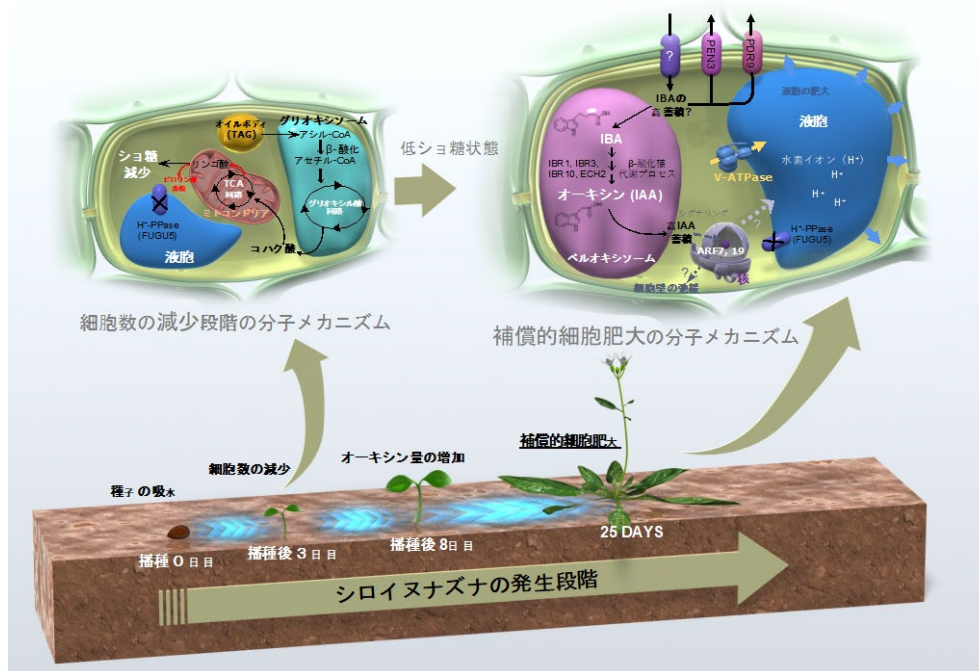


図3 補償作用の分子メカニズム。補償的細胞肥大はオーキシシンと複数の細胞小器官が協同的な働きによって制御されている。

葉のサイズはなぜこれほどまでに精妙な仕組みで調整されているのでしょうか。そのヒントは葉の役割にあります。葉は、光合成をする部位として、できるだけ広い面積を持つことが求められる器官です。そのため、細胞分裂が何らかの異常で低下した際には、補償作用のような仕組みによって、細胞サイズの調整を介してなるべく葉の面積を保つことが必要なのでしょう。今回の発見は、植物の器官サイズの理解のみならず、植物の生産性を理解する上でも大変重要な一歩と言えます。またひいては、動植物を超えた生物の体や器官のサイズの調節機構の理解にとっても重要な貢献となります。

近年、世界の人口増加に伴う飢餓が問題視されています。本研究グループは以上のように、器官サイズ制御の仕組みの一端を明らかにすることに成功しました。今、世界に流通する野菜の多くは葉を主な可食部としています。穀類や果物などの収穫量も、もとをたどれば葉における生産性、葉のサイズの制御に強く依存しています。したがって今回の知見は将来的に、葉の成長促進効果によるバイオマスの増大や作物収量の上昇などに貢献できる可能性があります。したがって今回の研究は、国際連合が2016年に定めた17項目の「持続可能な開発目標 (SDGs)」のうち「2. 飢餓をゼロに」への貢献が期待されます。

研究論文は国際学術誌である *PLOS genetics* に2021年8月6日付けで、朝 3:00 に公開されます。「August 5, 2021 at 11:00 AM Pacific Time / 2:00 PM Eastern Time / 7:00 PM British Time」。  
論文 URL: <https://journals.plos.org/plosgenetics/article?id=10.1371/journal.pgen.1009674>  
DOI: 10.1371/journal.pgen.1009674

## 研究の内容

*fugu5* 変異体の子葉では細胞数の減少と、それによって引き起こされる補償的細胞肥大が見られます。本研究グループの先行研究より、この補償的細胞肥大には代謝酵素（注5）の一種である ECH2 が重要であることまでは判明していましたが、その詳細な分子基盤は明らかになっていませんでした。

本研究ではまず、代謝酵素 ECH2 のもつ機能の1つであるオーキシンの濃度調節機構（オーキシンホメオスタシス：注6）に着目しました。補償的細胞肥大は、オーキシンの細胞内濃度の変化によって制御されているのではないかと、いう仮説です。その検証のために本研究では、オーキシン前駆体の一つである IBA を活性型オーキシンである IAA へと変換する3つの代謝酵素 IBR1、IBR3、IBR10（以下 IBR1,3,10）に着目し、*fugu5* 変異体との四重変異体をつくり、細胞形態を観察しました。その結果、これらの代謝酵素が機能を失った状態では、補償的細胞肥大は完全に抑制されていることがわかりました。この結果は、補償的細胞肥大には代謝酵素 IBR1,3,10 による IBA から IAA への代謝変換が重要であることを示しています（図2）。

さらに、オーキシンのシグナル伝達に関与するタンパク質 ARF7 と ARF19 に着目し、*fugu5* との三重変異体をつくり観察した結果、こちらでも補償的細胞肥大は完全に抑制されていました。すなわち、補償的細胞肥大には ARF7 と ARF19 を介したオーキシンのシグナル伝達が必須であることがわかりました。そこで、野生型と *fugu5* 変異体のオーキシン内生量を、葉の発生の過程で継時的に測定すると、*fugu5* では一過的に顕著なオーキシン量の増加が確認できました。

また同様の細胞形態の解析から、IBA 排出キャリア（注7）である PEN3 と PDR9 の欠損は、*fugu5* の補償的細胞肥大をさらに促進することがわかりました。この結果は、IBA を基質として合成される活性型オーキシンの量の変動が、細胞サイズの変動と密接に関わり合っていることを示しています。本研究により、これらの分子遺伝学的解析をまとめることで、補償作用の分子メカニズムの一端を明らかにし、その仕組みを模式図に示すとおり提唱しました（図3）。

## 研究の成果と今後の期待

*fugu5* 変異体における細胞数の減少に伴う補償的細胞肥大は、IBA を基質として合成されるオーキシンの濃度上昇とシグナル伝達によって引き起こされることを、今回明らかにしました。さらに、複数の多重変異体を使った細胞形態の解析より、オーキシン濃度の細胞内の変動が細胞サイズの大きさと連動することを新たに発見しました。20年近く謎であった補償作用という、器官サイズ制御の核心部が、植物ホルモンのホメオスタシスという観点から理解できるようになったと言えます。これらの葉サイズ制御に関する知見は、動植物の体のサイズを決める仕組みへのさらなる理解および将来的に作物収量の増加への貢献が期待されます。

## 注釈

注1) 補償的細胞肥大

補償作用を起こす変異体で観察される過剰な細胞肥大のこと（Compensated Cell Enlargement; CCE ともいう）。

注2) IBA

インドール-3-酪酸の略称。オーキシンの前駆体であり、代謝反応により生体内で活性をもつオーキシンである IAA へと変換される。

注3) オーキシン

ここではインドール-3-酪酸 (IAA) のこと。代表的な植物ホルモンの1つであり、植物体に低濃度で存在し、発生制御のさまざまな局面や環境応答などにも関与している。

注4) 細胞内シグナル伝達

細胞内において、植物ホルモンなどの機能をもつ分子が対応する受容体に働きかける過程のこと。

働きかけを受けて、遺伝子の発現や細胞の機能変化が進行する。

注5) 代謝酵素

生体内で進行する化学反応である代謝反応を担う酵素群のこと。

注6) オーキシンホメオスタシス

代謝反応や極性輸送を駆使してオーキシン濃度を一定に保つ作用のこと。ECH2の機能としてオーキシン前駆体の一つであるIBAから活性型オーキシンIAAへの変換が重要である可能性が今回考えられたため、本研究でここに注目した。

注7) IBA排出キャリア

細胞内から細胞の外へIBAを輸送させる機能を持つ膜タンパク質のこと。IBA排出キャリアの欠損変異体は、細胞内にIBAがとどまることで高オーキシン濃度の表現型を示す。

## 発表雑誌・公開URLなど

国際誌 PLOS genetics 誌 2021 年 8 月 6 日付けで、朝 3:00 にオンライン版で掲載。

「August 5, 2021 at 11:00 AM Pacific Time / 2:00 PM Eastern Time / 7:00 PM British Time」。

研究論文は以下の URL にて公開されます:

<https://journals.plos.org/plosgenetics/article?id=10.1371/journal.pgen.1009674>

DOI: 10.1371/journal.pgen.1009674

## 論文タイトル

「An Auxin Signaling Network Translates Low-Sugar-State Input into Compensated Cell Enlargement in the *fugu5* Cotyledon」

## 著者

Hiromitsu Tabeta, Shunsuke Watanabe, Keita Fukuda, Shizuka Gunji, Mariko Asaoka, Masami Yokota Hirai, Mitsunori Seo, Hirokazu Tsukaya, Ali Ferjani

## 研究グループ

本研究は、Ferjani Ali (東京学芸大学生命科学分野 准教授)、瀬尾光範 (理化学研究所環境資源科学研究センター ユニットリーダー)、平井優美 (理化学研究所環境資源科学研究センター チームリーダー) および塚谷裕一 (東京大学大学院理学系研究科 教授) の研究グループの共同研究として実施されました。

## 研究サポート

本研究は、日本学術振興会科学研究費助成事業・基盤研究 (B) 「ピロリン酸の過剰蓄積が植物の発生に及ぼす影響の時空間的解析」 (研究代表: Ferjani Ali、課題番号 16H04803)、新学術領域研究 植物発生ロジックの多元的開拓「葉の発生ロジックの多元的開拓」 (研究代表: 塚谷裕一、研究分担者: Ferjani Ali、課題番号 25113002)、「植物個体発生を支える代謝ネットワークの解明」 (研究代表: 平井優美、課題番号 25113010)、新学術領域研究 植物の力学的最適化戦略に基づくサステナブル構造システムの基盤創成「植物構造システム形成における内生・外生プログラムによる力学的最適化」 (研究分担者: Ferjani Ali、課題番号 18H05487)、新学術領域研究 細胞システムの自律

周期とその変調が駆動する植物の発生「細胞の動的挙動にもとづく葉の発生堅牢性とその多様化の機構」(研究代表：塚谷裕一、課題番号 19H05672)、特別研究員奨励費「植物の葉器官のサイズ制御を司る内生代謝プログラムの解明」(研究代表：多部田弘光、課題番号 20J20901)の研究助成を受けて行われました。