

大地環境変動に対する 植物の生存・成長突破力の 分子的統合解析

新学術領域研究 News Letter vol.5 JUNE 2014

目次

ごあいさつ	
研究組織	1
平成 25 年度の活動	4
総括班会議	4
第4回 領域会議	4
第5回 領域会議	5
第4回 若手の会	5
ストレス評価センター	6
サイエンスカフェ	6
名古屋大学祭 研究公開企画	6
公開実験講座	7
日本植物生理学会年会シンポジウム	7
ラボジョイントミーティング	7
若手海外渡航支援	8
研究紹介	13
計画班の研究紹介	13
公募班の研究紹介	23
論文ハイライト	35
新聞記事に取り上げられた論文	42
平成 26 年度の活動予定	43
イネ遺伝学・分子生物学ワークショップ	43
公開実験講座	43
ひらめき☆ときめきサイエンス	43
PCP特集号	43
第5回 若手の会	44
第6回 領域会議	44
公開シンポジウム	44

ごあいさつ

“光陰矢のごとし”、平成 22 年に発足した新学術領域研究「大地環境変動に対する植物の生存・成長突破力の分子的統合解析」(略称：植物の環境突破力) はあっという間に 4 年間が過ぎ、今年最終年度に突入しました。班員一同、身を引き締めて、「植物環境突破力」という新領域の形成に向けて一層努力していく所存です。

昨年度は 2 回目の公募で採択された 24 名の班員が加わり、計画班員とともに様々な研究が展開されました。特にうれしいことは、これまで推進してきた班員間の共同研究が実を結び、研究成果の論文発表が増えました。今後も研究材料や研究手法などを共有しながら、様々な共同研究を推進していきたいと思います。

本領域の“目玉”として、“モデリング”研究班を設けております。実験科学者にとってまだ馴染みの薄いモデリング研究をさらに推進するために、2 回目の公募時には関連の課題を多く採択しました。また昨年 6 月に仙台で開催された領域会議において、特別企画「モデリング研究とのマッチング」を実施し、多くの実験科学とモデリングの融合研究が生まれました。

本ニュースレターで紹介されているように、昨年度は多くの班員が優れた成果をあげて、新聞やテレビなどにも取り上げられました。またアウトリーチ活動として社会人や高校生向けの講演会を行いました。本領域主催のシンポジウムやラボジョイントミーティングも数件開催されました。若手研究者を育成するために、海外渡航経費を支援し、8 名の学生やポスドクに海外の学会で発表する機会を与えました。さらに昨年度開催された若手の会で特別企画として「3 世代で語り合う私の研究」を行い、世代間の交流を図り、大変好評を得ました。

最終年度の今年も様々な活動を計画しております。領域会議、若手の会に加え、シンポジウムやラボジョイントミーティング、アウトリーチ活動なども企画しています。また世界で活躍できる若手研究者を育成するために、引き続き国際学会参加のサポートを行う計画です。さらに “Plant and Cell Physiology” に本領域の成果を特集号として刊行する予定です。

引き続きご支援のほど、よろしくお願ひいたします。



2014 年 初夏

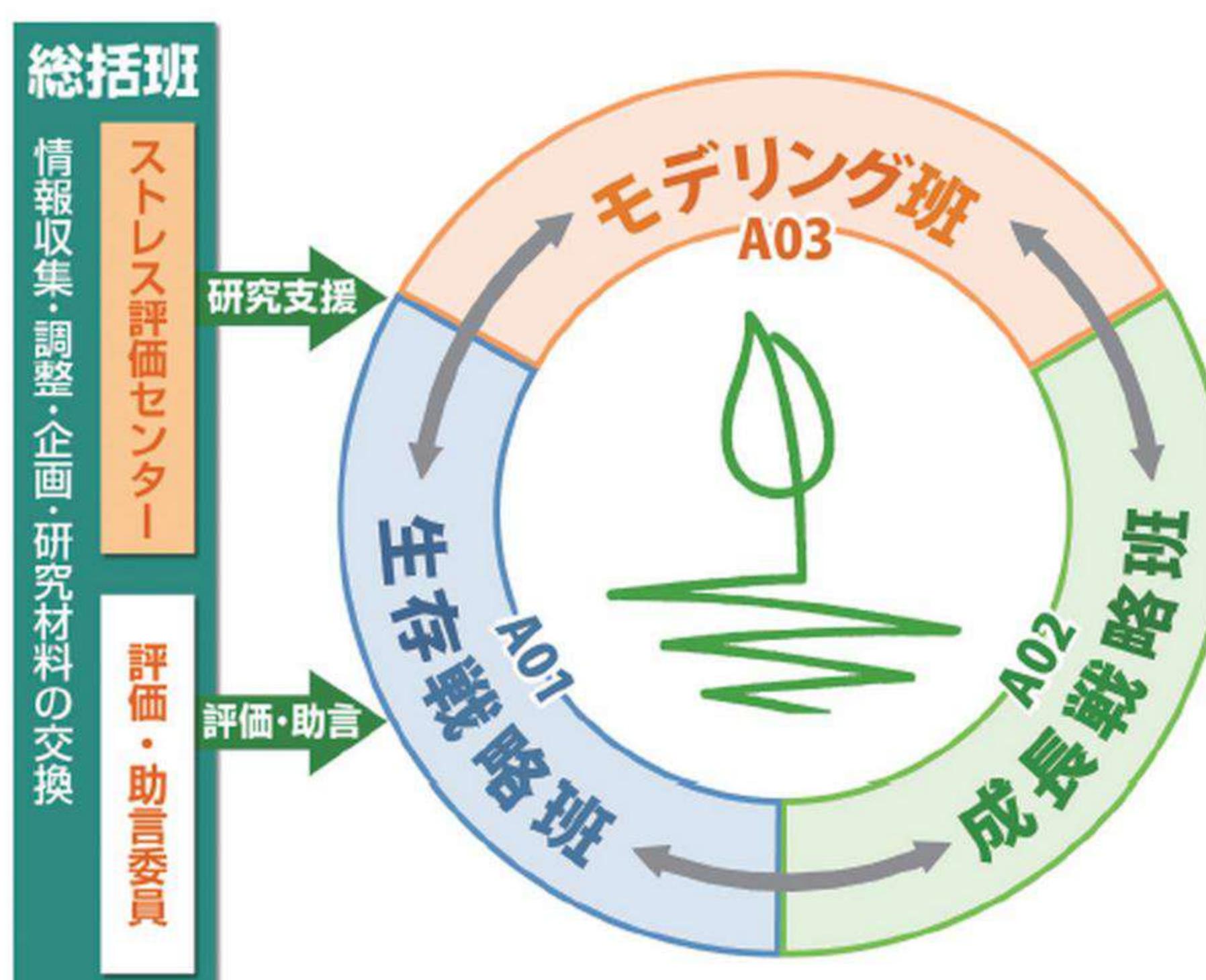
大地環境変動に対する植物の生存・成長突破力の分子的統合解析
領域代表 馬 建鋒 (岡山大学資源植物科学研究所)

総括班

芦刈 基行	名古屋大学生物機能開発利用研究センター・教授
梅田 正明	奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科・教授
木下 俊則	名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所・教授
経塚 淳子	東京大学大学院農学生命科学研究科・准教授
佐竹 晓子	北海道大学大学院地球環境科学研究院・准教授
篠崎 和子	東京大学大学院農学生命科学研究科・教授
杉本 慶子	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
内藤 哲	北海道大学大学院農学研究院・教授
馬 建鋒	岡山大学資源植物科学研究所・教授
山谷 知行	東北大学大学院農学研究科・教授

評価・助言委員

巖佐 庸	九州大学大学院理学研究院・教授
寺島 一郎	東京大学大学院理学系研究科・教授
中村 研三	中部大学応用生物学部・教授



研究項目 A01 一生存戦略研究一

計画研究班

木下 俊則 名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所・教授

研究課題名：環境変動に対する気孔開閉制御の分子機構

篠崎 和子 東京大学大学院農学生命科学研究科・教授

研究課題名：乾燥ストレスに対する植物の生存戦略の分子機構

内藤 哲 北海道大学大学院農学研究院・教授

研究課題名：栄養応答における新規転写後制御機構の解明

馬 建鋒 岡山大学資源植物科学研究所・教授

研究課題名：劣悪化する土壤環境に適応するための植物の知恵

山谷 知行 東北大学大学院農学研究科・教授

研究課題名：窒素飢餓環境に対するイネの生存戦略

公募研究班

石田 喬志 熊本大学自然科学研究科・特任助教

研究課題名：プロテオームによる環境変動に応答するSUMO化タンパク質の解析

石田 宏幸 東北大学大学院農学研究科・准教授

研究課題名：植物の栄養飢餓とオートファジー

伊藤 秀臣 北海道大学大学院理学研究院・助教

研究課題名：環境ストレス活性型転移因子による植物のゲノム変化と環境適応

坂本 敦 広島大学大学院理学研究科・教授

研究課題名：核酸塩基代謝の多機能性とストレス適応戦略における代謝中間体の役割解明

佐藤 雅彦 京都府立大学大学院生命環境科学研究所・准教授

研究課題名：環境シグナルを統合制御する新規転写因子VOZに関する研究

下嶋 美恵 東京工業大学バイオ研究基盤支援総合センター・助教

研究課題名：環境ストレスにおける脂質転換と環境順応力

関 原明 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

研究課題名：ヒストン修飾を介した植物の乾燥ストレス適応機構の解析

竹澤 大輔 埼玉大学大学院理工学研究科・准教授

研究課題名：コケ植物の変水性制御に関わる分子機構の解析

太治 輝昭 東京農業大学バイオサイエンス学科・准教授

研究課題名：耐塩性シロイヌナズナが有する塩馴化機構の解明

千葉由佳子 北海道大学大学院理学研究院・准教授

研究課題名：低温ストレス応答におけるmRNA合成と分解の協調的制御システム

西山 佳孝 埼玉大学大学院理工学研究科・教授

研究課題名：タンパク質合成系の改変による光合成の強光ストレス耐性の向上

堀江 智明 信州大学纖維学部・准教授

研究課題名：イネのOsHKT1依存の葉身内Na⁺濃度制御による塩抵抗性の分子機構の解明

宮地 孝明 岡山大学自然生命科学研究支援センター・准教授

研究課題名：環境ストレス耐性を付与するトランスポーターファミリーの網羅的解析

研究項目 A02 一成長戦略研究一

計画研究班

芦刈 基行	名古屋大学生物機能開発利用研究センター・教授
研究課題名：	深水条件下における節間伸長の分子機構
梅田 正明	奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科・教授
研究課題名：	根の成長を支える細胞増殖の相転換機構の解明
経塚 淳子	東京大学大学院農学生命科学研究科・准教授
研究課題名：	植物の分枝を制御するメカニズムの解析
杉本 慶子	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
研究課題名：	環境変動に応答した植物の細胞・器官サイズ制御

公募研究班

石崎 公庸	神戸大学大学院理学研究科・准教授
研究課題名：	環境変動下における生存戦略としての栄養繁殖機構の解析
伊藤 正樹	名古屋大学大学院生命農学研究科・准教授
研究課題名：	植物における細胞周期制御とストレス応答のクロストーク
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
研究課題名：	ジベレリン輸送を介した植物の生長制御機構の解析
野口 航	東京大学大学院理学系研究科・准教授
研究課題名：	低リンストレスに対する呼吸系応答戦略機構の解明
本瀬 宏康	岡山大学大学院自然科学研究科・准教授
研究課題名：	NIMA関連キナーゼによる形態形成と環境応答の協調機構の解析

研究項目 A03 一モデリング研究一

計画研究班

佐竹 瞳子	北海道大学大学院地球環境科学研究院・准教授
研究課題名：	植物システム制御の数理モデリング

公募研究班

栗津 瞳紀	広島大学大学院理学研究科・准教授
研究課題名：	植物の代謝・シグナル伝達における植物ホルモン間クロストークの数理モデル化
岩元 明敏	東京学芸大学教育学部・准教授
研究課題名：	ストレス環境が根端成長に及ぼす影響の数理モデル解析
最相 大輔	岡山大学資源植物科学研究所・助教
研究課題名：	栽培オオムギの地域適応を紐解く数理モデルの構築
櫻井 玄	農業環境技術研究所生態系計測研究領域・任期付研究員
研究課題名：	植物体内におけるケイ素吸収・輸送・集積過程のモデル解析
白石 文秀	九州大学大学院農学研究院・教授
研究課題名：	環境変動に伴う大規模代謝反応システムの応答を効率よく解析するための手法開発と応用
福田 弘和	大阪府立大学大学院工学研究科・准教授
研究課題名：	体内時計の同調臨界点における代謝不安定化機構のオミクス解析と数理モデル

総括班会議

第9回は、第4回領域会議（東北大学）の会期中の2013年6月18日に行いました。まず、領域代表の馬先生から、新たな公募班員も含めた平成25～26年度の新体制について説明がありました。また、平成25年度の若手の会、領域会議、アウトリーチ活動、学会等のシンポジウム企画について担当の班員から説明があり、詳細について話し合いました。続いて、計画班員の佐竹先生からモデリング班の研究進捗や共同研究の状況について説明があり、第4回領域会議で企画された「モデリング研究とのマッチング」についても議論が交わされました。

第10回は、第4回若手の会（宮城蔵王ロイヤルホテル）の会期中の2013年11月14日に行いました。まず、6月と8月に行われたアウトリーチ活動について報告があり、来年度に向けての取り組みについて議論しました。また、平成26年度の学会等のシンポジウム企画について話し合い、本領域の成果発表の場として適したシンポジウムを企画し、応募することになりました。一方、本領域メンバーを中心に企画する*Plant and Cell Physiology*特集号（2015年出版予定）についても議論し、編集者や執筆メンバー、特集号の構成等について意見収集を行いました。

第11回は、第5回領域会議（京都ガーデンパレス）の会期中の2014年3月10日に行いました。まず、平成25年度から始めた若手海外渡航支援基金について議論し、来年度も広く班員に呼びかけ、若手研究者支援を継続的に行っていくことを確認しました。また、平成26年度の若手の会、領域会議、ニュースレターやホームページ等について担当の班員から説明があり、様々な意見が出されました。特に、2015年3月に予定している最終の領域会議や、それに引き続き開催予定の公開シンポジウムについて協議し、計画班員の篠崎先生、経塚先生、杉本先生が中心となって企画を練ること、また今後審議を重ねていくことで了承されました。ところで、今年は最終年度にあたるため、取りまとめ経費を申請する予定です。総括班会議では本領域の総括としてどのような企画がふさわしいかを議論し、多くの意見が出ました。これについては今後さらに意見を集め、企画案を練っていく予定です。

第4回 領域会議

2013年6月17～19日、東北大学・片平キャンパス「さくらホール」

平成25年度の1回目となる領域会議が、東北大学片平キャンパスの片平さくらホールで開催されました。新たな公募班員も加わり、80名を超える参加者がありました。計画班員や公募班員から、これまでの研究成果や2年後の領域研究終了までを見据えた研究計画、モデリングに関する共同研究の計画などについて発表があり、活発な議論が交わされました。また会議2日目の夕方から、計画班員の佐竹先生の司会で特別企画「モデリング研究とのマッチング」として6件のマッチング例の発表があり、実験科学とモデリングの融合研究について意欲的な意見交換がなされました。

会議2日目の夜には、70名弱の方に参加して頂き、さくらホール近くのレストラン萩で懇親会を行いました。大学生協のレストランとは思えない程きれいな場所で、しかも料理やお酒の品揃えも良く、和気あいあいと過ごして頂きました。東北大学の日本酒「萩丸」も堪能して頂きました。

この領域会議の開催にあたり、協力して頂きました東北大学の山谷先生ならびに研究室の皆さんに、この場をお借りして感謝致します。



第5回 領域会議

2014年3月9～11日、京都ガーデンパレス

平成25年度の2回目となる領域会議を京都ガーデンパレスで開催しました。70名近くの参加者が集まり、計画班員と公募班員が平成25年度の研究成果を発表しました。同じメンバーが平成25年6月にも仙台で集まり研究計画を発表したので、今回は各グループの研究背景や目的をよく理解した上で、さらに突っ込んだ議論が交わされました。班員間の連携についても数多くの発表で触れられ、多くの共同研究が活発に行われていることを実感できました。

会議2日目の夜には京都ガーデンパレス内の宴会場で懇親会を開催し、リラックスした雰囲気の中で研究の話に花が咲きました。会期中は時折小雪も舞うあいにくの天候でしたが、雪化粧した京都御所を見つつ、心を落ち着けた状態で様々な議論に時間を忘れて没頭することができました。本新学術領域の最終年度に向けて大きな成果があがることを期待させる3日間でした。

この領域会議の開催にあたり、準備段階から多大なる協力をして頂いた、奈良先端科学技術大学院大学の梅田先生ならびに研究室の皆さんに心より感謝いたします。



第4回 若手の会

2013年11月13～15日、宮城蔵王ロイヤルホテル

第4回若手の会を宮城蔵王ロイヤルホテルにおいて開催しました。計画班員の山谷先生による取りまとめの下、総勢108名の班員と学生が参加して下さいました。評価・助言委員の寺島一郎先生や学術調査官の先生方にも参加して頂き、大変盛況な若手の会となりました。

82件のポスター発表がありましたが、今回はポスター発表者全員が3分間の口頭発表を行い、自分の研究内容について説明しました。短い時間で自分の発表内容をアピールするのは大変だったと思いますが、全員見事に決められた時間内で説明し、聞いている方も次々と繰り出される興味深い研究内容に真剣に耳を傾けていました。

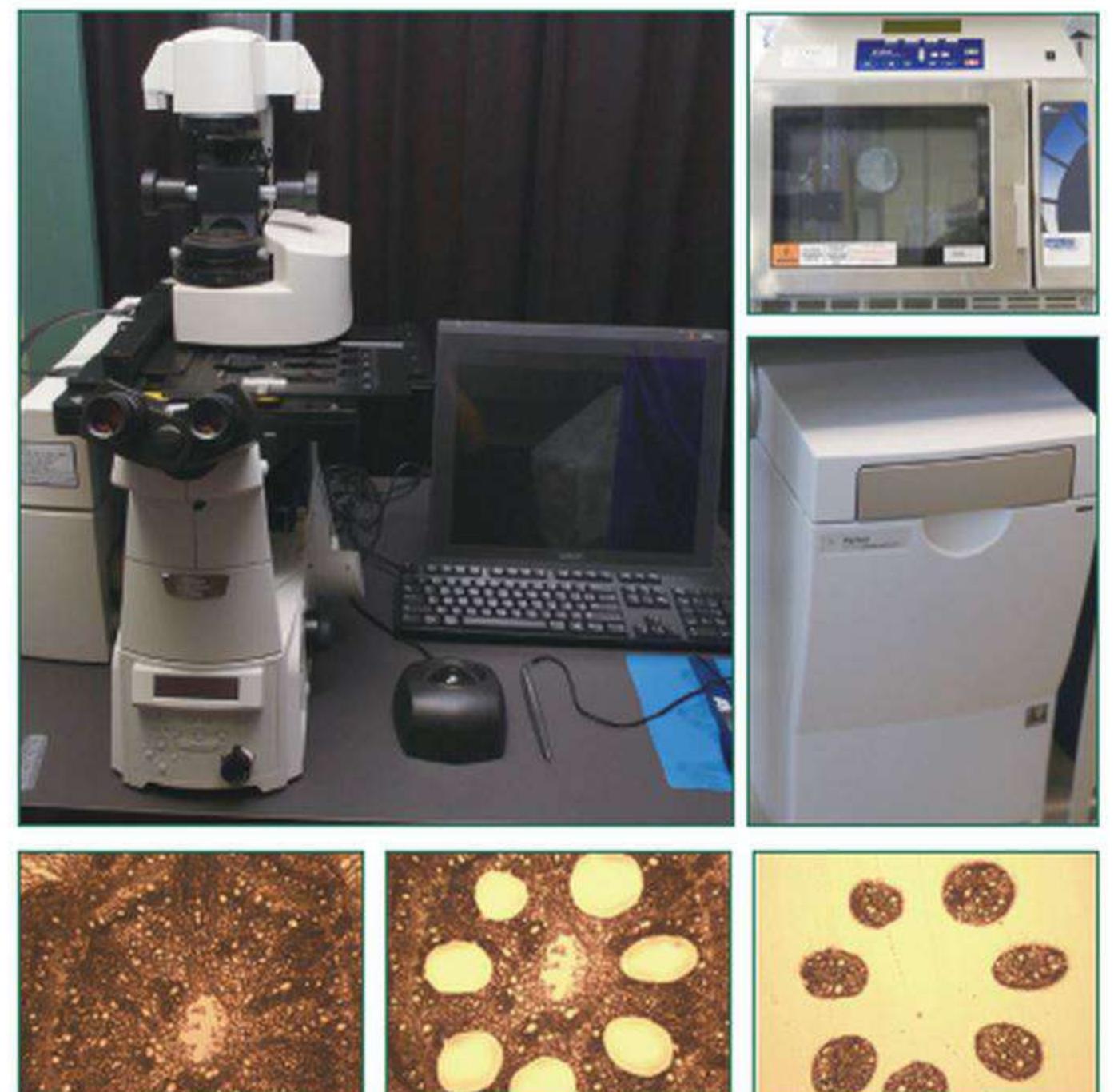
2日目の夜は特別企画「3世代で語り合う私の研究」を企画し、学生から教員までの幅広い年代に渡る4名の人達が、自分と研究との出会い、学生時代のエピソード、研究との向き合い方などを熱心に語って下さいました。普段は聞けないような話もたくさん飛び出し、ストレートな質問にも気さくに答えて頂きました。発表して下さった、山谷知行先生（東北大）、芦薈基行先生（名大）、有賀裕剛さん（東京農大）、高橋徳さん（東大）に心より感謝申し上げます。

夜の二次会は連日夜の1時過ぎまで続き、若手の皆さんの交流を深める上で大変有意義な会となりました。準備や当日のお世話を担当して下さいました、東北大学の山谷研究室の皆様に心よりお礼申し上げます。どうもありがとうございました。



ストレス評価センター

本領域では、組み換え植物の生育を様々な環境条件下で評価するために、岡山大学資源植物科学研究所にストレス評価センターを設けています。センターには組み換え植物育成装置に加え、レーザーマイクロダイセクション装置 (Applied Biosystems ArcturusXT) を装備しております。本装置は、UV レーザーによるカッティングと IR レーザーによるレーザーキャプチャーを組み合わせることで、様々な植物組織に適用できます。また、迅速なサンプルの固定と包埋を行うマイクロウェーブ装置と、抽出した RNA 等の品質を確認する Agilent バイオアナライザも導入されており、サンプルの固定から RNA 等の抽出までを一貫して行えます。特定の組織のトランск립トーム解析に活用されています。どうぞご活用ください。



サイエンスカフェ

2013年5月15日、パーク栄（名古屋）

名古屋市栄のパーク栄にて、社会人を対象に「植物の巧みな環境応答～スーパー植物の可能性～」と題してサイエンスカフェを行いました。計画班員の木下俊則先生が「植物の環境応答」について最新の研究動向を紹介するとともに、顕微鏡や赤外線サーモグラフィによる植物の観察も行い、研究が体験できるサイエンスカフェとなりました。



第54回 名古屋大学祭 研究公開企画

2013年6月9日、名古屋大学・IB電子館

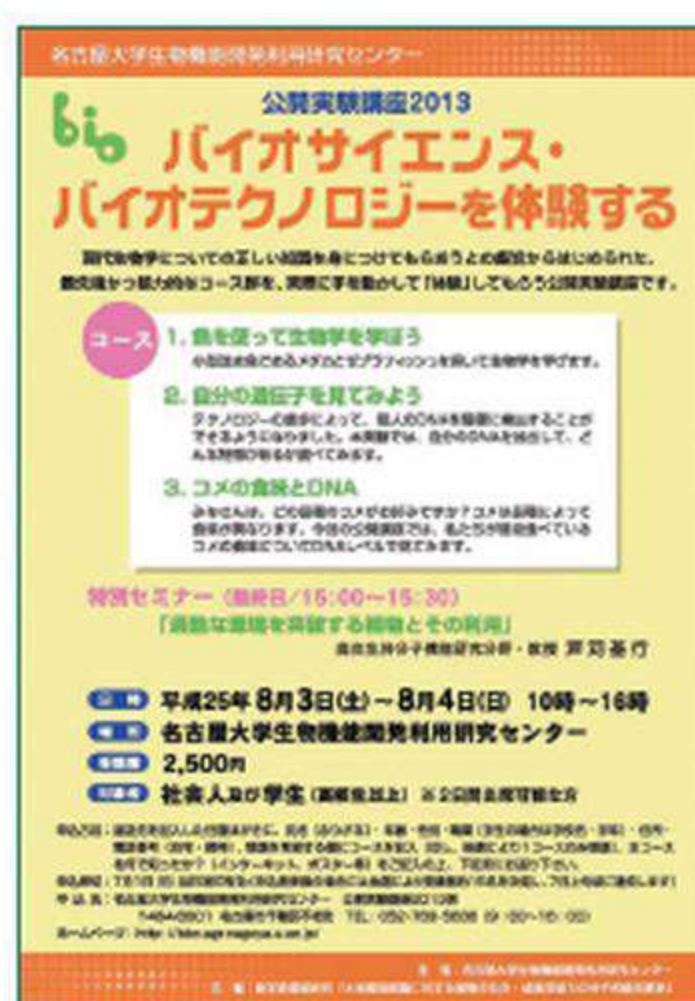
計画班員の芦苅基行先生が「バイオテクノロジーを利用した食糧増産へのチャレンジ」というタイトルで、小中高生や社会人の方々に植物科学研究を紹介しました。セミナーでは、アフリカやアジアで深刻な食糧問題があること、今後人口の増加とともにさらにこの食糧問題が深刻になると、植物科学研究がこの問題にどうのように貢献できるか、などについてわかりやすく紹介しました。



名古屋大学・生物機能開発利用研究センター公開実験講座 2013 ～バイオサイエンス・バイオテクノロジーを体験する～

2013年8月4日、名古屋大学・生物機能開発利用研究センター

計画班員の芦刈基行先生が「過酷な環境を突破する植物とその利用」というタイトルで、抽選で選ばれた高校生・社会人の方々に植物科学研究を紹介しました。セミナーでは、世界には過酷な環境があり、植物がどのような機能をもってこの過酷な環境に適応したかを紹介しました。



第55回 日本植物生理学会年会 シンポジウム「環境変動に対する植物の生存成長戦略：統合研究の新展開」

2014年3月20日、富山大学

第55回日本植物生理学会年会において、シンポジウム「環境変動に対する植物の生存成長戦略：統合研究の新展開」を本新学術領域との共催企画として開催しました。本領域研究の成果である、環境ストレス下での成長制御に関する実証的研究、必須栄養素の輸送を捉えた数理モデル、洪水応答や酢酸によるストレス耐性などの独創的な研究が紹介されました。雨模様の最終日午前中にも関わらず多くの聴衆を迎え、立ち見が出るほどの盛況ぶりでした。会場では活発な議論が繰り広げられ、有意義な研究交流がなされました。ご参加いただき、盛り上げてくださった皆さんに御礼申し上げます。



ラボジョイントミーティング 馬研究室 + 木下研究室

2013年8月1～2日、舞子ビラ（兵庫）

計画班の馬建峰研究室と木下俊則研究室のジョイントミーティングを行いました。両研究室から25名が参加しました。今回は「英語で話そう、私の研究」という企画をし、すべての発表を英語で行いました。また、モデリングを勉強するために、公募班員の櫻井玄氏（農環研）を招いて、「初心者のためのモデリング講座：How to do modeling?」というタイトルで講演していただきました。異なる分野の発表を通じてお互いに刺激を受け、研究手法や進め方について活発な議論が繰り広げられました。



若手海外渡航支援

本新学術領域では、若手研究者（学生や博士研究員）が海外で研究発表したり共同研究したりするのを支援するため、若手海外渡航支援基金を設けています。平成25年度に支援を受けた若手研究者の活動報告を掲載します。

綾野 まどか

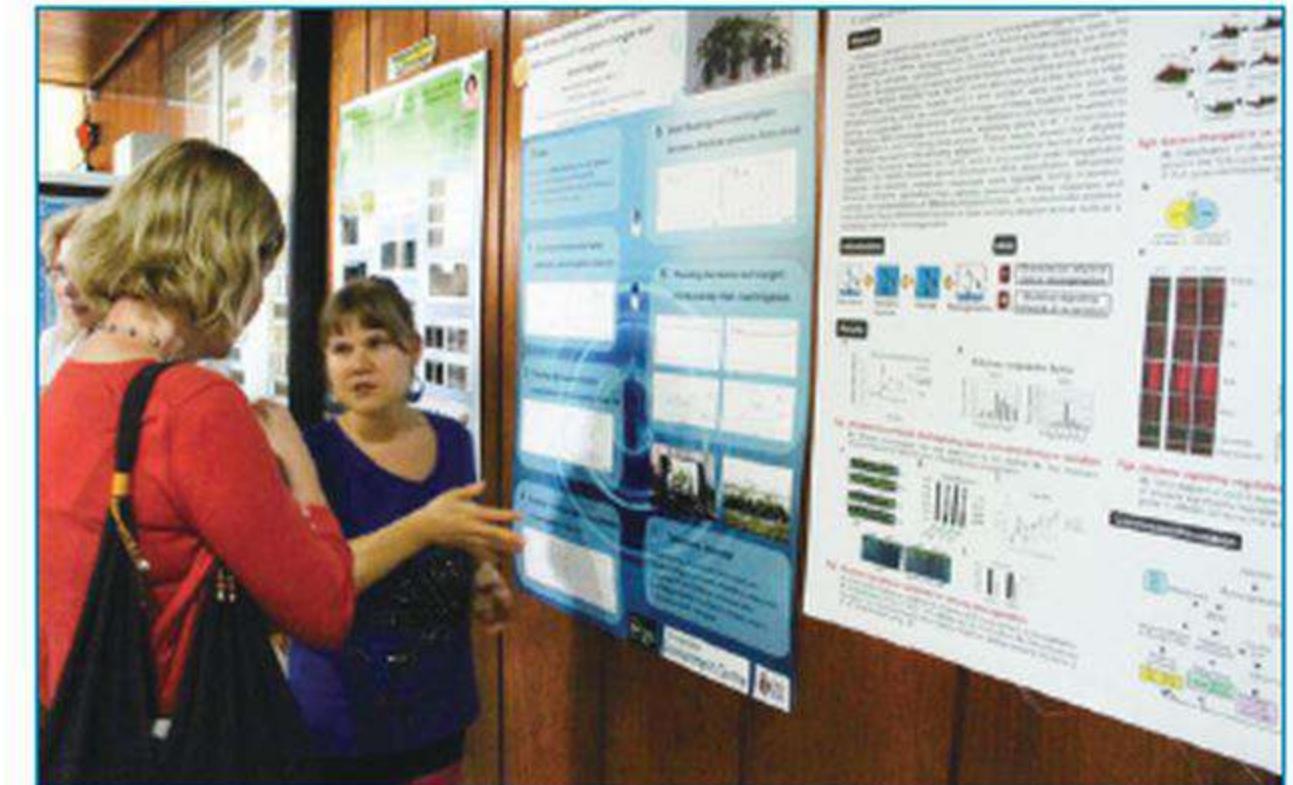
名古屋大学生物機能開発利用研究センター・研究員
(芦刈基行グループ)

フィリピンにある International Rice Research Institute (IRRI) に 2013 年 10 月 6 日～11 日まで滞在し、11th International Society for Plant Anaerobiosis 2013 Conference に参加しました。学会では本研究課題で行った研究成果を「Hormonal regulation mechanism about intercalary meristem activity」としてポスター発表しました。

本学会は水生植物や水田に生育する植物に特化研究集会です。学会では冠水時の植物の環境応答について、低 O₂ の受容機構、植物ホルモン Ethylene の作用機構についての分子生物学的解析、冠水時の植物の葉表面に発生する films が光合成に与える影響など、様々な研究発表が行われました。特に今回の研究集会ではイネを研究対象にしたものが多く、近年育種に応用されている深水耐性遺伝子 SUB1 制御機構についての発表が多く発表されており、とても勉強になりました。

自身の研究発表では、発表内容に対して鋭い指摘があり、

まとめ切れない結果についての不明瞭な点について解決策を考える良い機会になりました。さらに今後の研究進展についての議論が出来たことが有意義でした。研究ではデータの定量化が重要であることを痛感していますが、新規の測定技術について興味深い発表があり、手法や自分の研究に対する応用が出来るか否かなど、発表者に直接質問することが出来ました。海外参加者は非ネイティブの研究者も多く参加していましたが、お互いに英語を取得する苦労を話し合え、研究以外の交流も出来たことが海外の学会に参加する上での楽しみの一つとなりました。



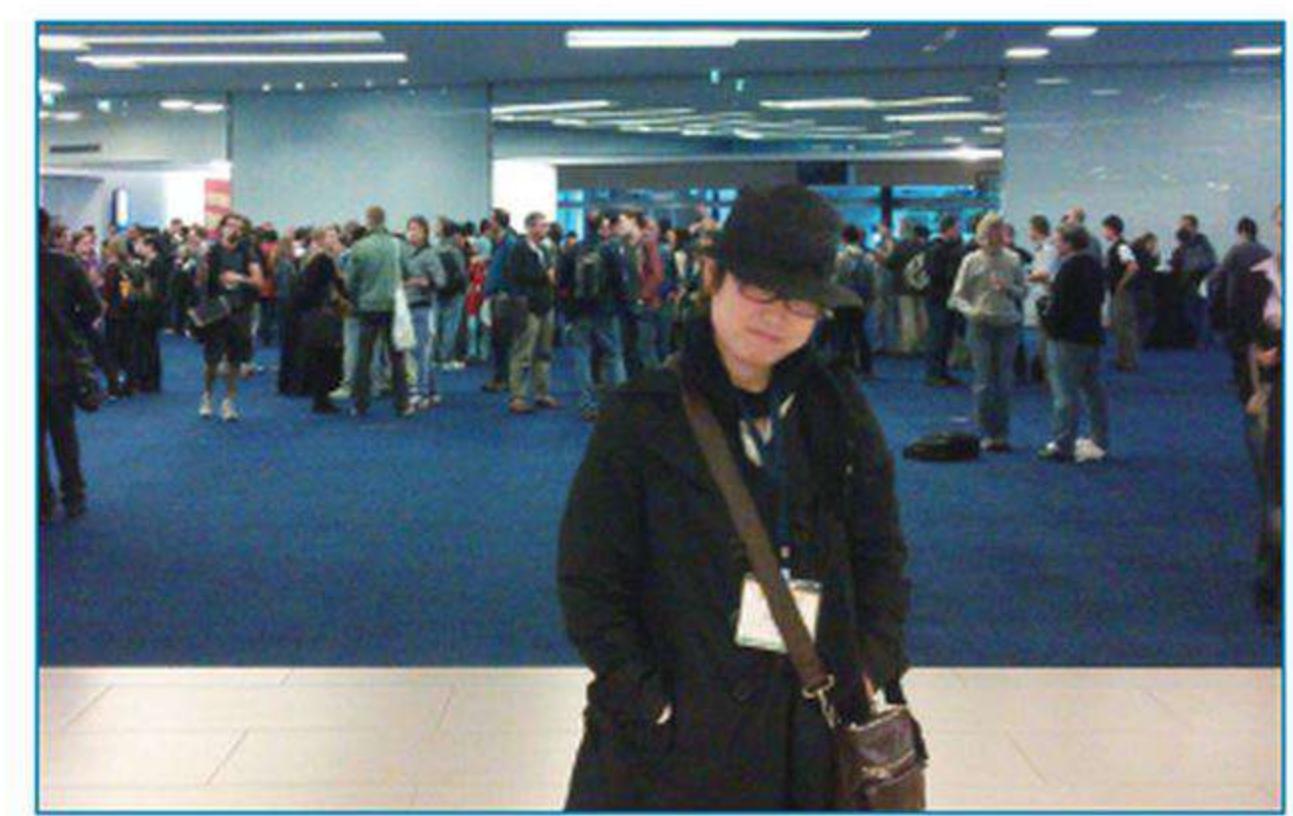
市川 美恵

京都府立大学大学院生命環境科学研究科・博士後期課程 3 年
(佐藤雅彦グループ)

2013 年 6 月 24 日から 28 日までオーストラリアのシドニーで行われた「24th International Conference on Arabidopsis Research」に参加しました。会場の目の前は港という最高のロケーションで、季節的には 11 月を思わせる少し肌寒いところでした。ポスターセッションにおいて、私はクラスリンの脱被覆に関わっているとされる SH3P タンパク質について発表しました。SH3P が塩ストレスや重力屈性に関与していることを拙い英語で頑張って伝えましたが、少しは伝わったのか、質問やコメントも頂けました。色々と足りない実験があることが分かり、実験計画の再考が必要を感じました。他のポスターの演者とも話をし、良い情報を得ることができました。時々雑談も挟みつつ、海外の方と交流できた事は、大変刺激になりました。いつかは、私も英語で口頭発表できるように努力しようと思います。

他の研究者の人達の発表では、タンパク質の相互作用をイ

メージングを用いて時空間的に観察した発表や、実験手法に関する発表に研究のヒントを得ることができました。私は、根を痛めずに阻害剤実験を行う方法を模索していましたが、良いヒントが得られました。篠崎先生の特別講演では、乾燥ストレスに関するお話を聞き、大変勉強になりました。また、Small ORF の論文を拝読していましたが、その論文には載っていないこともお話を頂き、とても興奮しました。以上、本学会に参加したことによって、様々な知識が得られ、よい経験ができたと思います。この経験を生かせるよう、日々精進しようと改めて感じました。



大濱 直彦

東京大学大学院農学生命科学研究科・博士課程2年
(篠崎和子グループ)

私は6月24日から28日にかけて、オーストラリアのシドニーで開催された24th International Conference on Arabidopsis Research (ICAR)に参加しました。この学会では、主にシロイヌナズナを研究材料とする研究者たちが集まり、様々な分野の研究に関して発表や意見交換が行われます。私も高温ストレス応答の制御に関する転写因子の解析という内容でポスター発表を行いました。質疑応答では英語力の向上の必要性を痛感させられましたが、自分とは異なる視点から植物を研究している人たちからの指摘、質問は、今後研究を進める上で大変参考になるものでした。

シンポジウムやワークショップでは様々な分野の発表がありましたが、特に普段触れる機会が少ない分野の発表を意識して聞きにいきました。中でも最新の技術を用いた研究は興味深く、こんなこともできるのか、と驚く場面が何度もありました。例えば、細胞の分化に関する研究発表では特定の種類の細胞だけを単離して解析する技術が用いられていました。それらの研究では、細胞の種類ごとにトランскriプトームやエピジェネティックな特徴の違いを調べており、幹細胞

の維持や分化の仕組みの解明につながる有用な手法であることが感じられました。また、今回のICARの口頭発表では、多くの枠が優れた研究をしている若手研究者に与えられており、その枠では自分と同じ学生も多く発表していました。彼らの発表する姿を見ていると、自分の研究もあのような優れたものにしていきたいという思いが沸き上がり、大変よい刺激を受けることができました。



黒羽 剛

名古屋大学生物機能開発利用研究センター・博士研究員
(芦薈基行グループ)

私は、2013年10月6日から11日に国際稲研究所 (International Rice Research Institute; IRRI) で開催されたフィリピン第11回植物の嫌気応答に関する国際会議 (The 11th International Conference on Plant Anaerobiosis; ISPA) に参加しました。本学会は、土壤の湛水、冠水など広範な場面で生ずる通気障害に対して、植物が引き起こす反応に興味を持つ研究者の集まりです。私は浮きイネを研究材料として、冠水における植物体の伸長メカニズムの解説を試みており、本学会では “Molecular mechanism of gibberellin biosynthesis in the internode elongation of submerged deepwater rice” というタイトルで口頭発表を行いました。私にとって国際学会での口頭発表は初めてであり、発表と質疑応答ともに緊張はしましたが、なんとか無事に終え国内外の研究者との情報交換を行うことができました。学会では様々な分野の最新鋭の研究発表が行われ、イネを用いた研究も多く見られたため、私自身の研究において多くの参考となる事柄がありました。また学会中には国際稲研究所のフィールドツアーも行われ、研究所敷地内の広大な

土地で育成している多種多様の系統や、膨大な数の貯蔵がある種子バンク等を見学することができました。以上のように、本渡航において充実した研究発表及び情報交換を行うことができました。最後に、今回の渡航の援助をしてくださった「植物の環境突破力」若手渡航支援に深く感謝致します。



反田 直之

東京大学大学院農学生命科学研究科・修士課程2年
(藤原徹グループ)

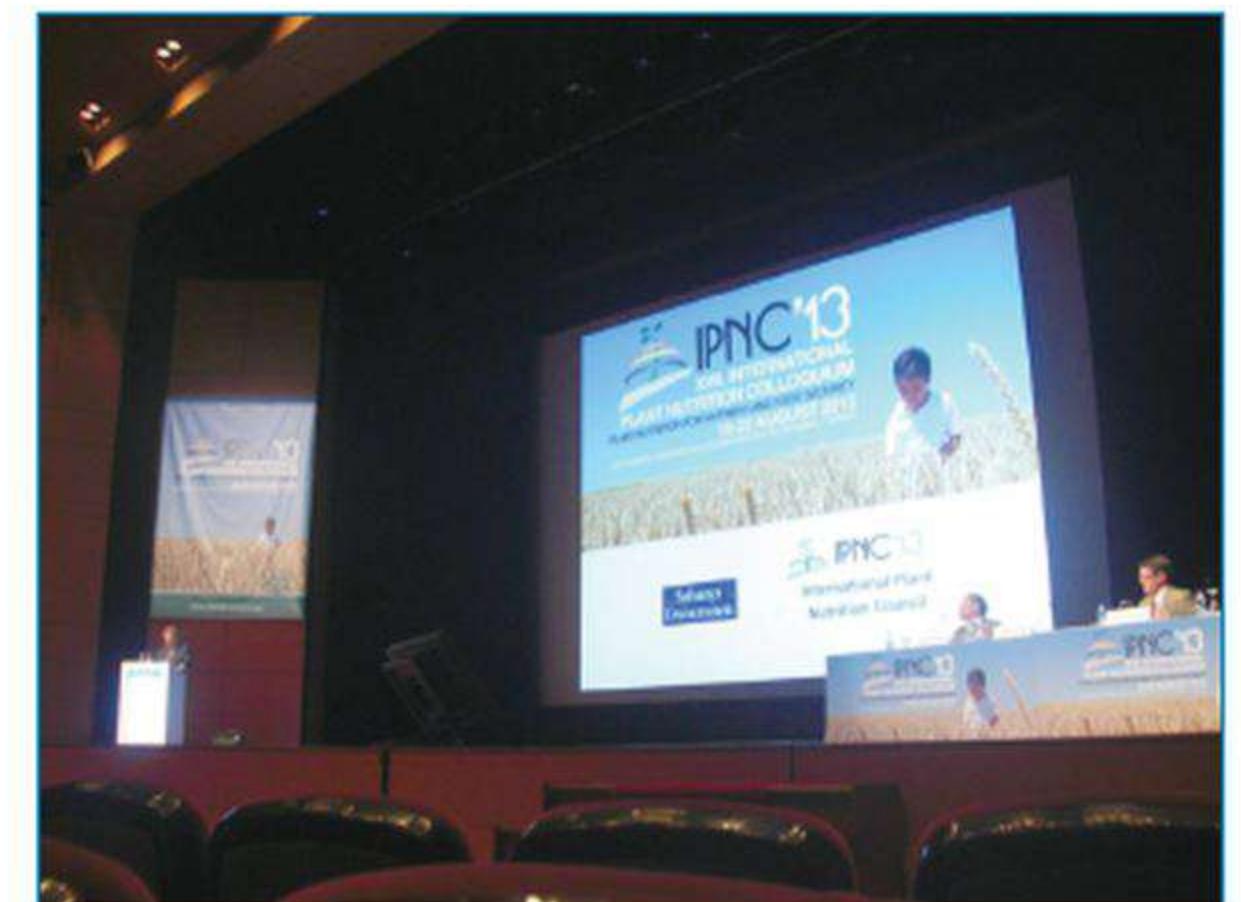
渡航期間は2013年8月16日から23日までで、その間にトルコ イスタンブールにて行われたIPNC'13(XVII INTERNATIONAL PLANT NUTRITION COLLOQUIUM)およびそのサテライト会議のBORON'13に参加、研究成果の発表をさせていただきました。

BORON'13はイスタンブールのThe Marmara Hotelにて17-18日に行われ、参加者はおよそ80人でした。発表はポスターのほか、5つのセッションからなる口頭発表で行われました。主にホウ素欠乏や過剰障害、ホウ素の輸送機構についてシロイヌナズナ、コムギ、オオムギ、ナタネやスイカなど様々な植物種を研究対象とした研究発表が行われました。私はシロイヌナズナにおけるホウ素過剰障害に関する研究成果についてポスター発表を行い、他の参加者から研究内容に関する質問や意見を頂き、議論を行いました。

IPNC'13はIstanbul Convention and Exhibition Centerにて19-22日に行われました。2つの会場で口頭発表が行われ、300題以上のポスター発表が行われました。私はRhizosphere Process Root Biology and Nutrient

Acquisitionセッションにて、根の生育が異常なシロイヌナズナ変異株に関する研究成果の発表を行いました。他の参加者の発表内容は多岐にわたるものでしたが、さまざまな植物種を対象とした、施肥や栽培方法による生育の違いを調べた生理学的研究が多く、分子生物学、遺伝学的な研究は比較的少なかったという印象を受けました。特別セッションとしてカリウムセッションが設けられ、カリウムの吸収や利用効率に関する研究内容が多く発表されていました。

両会議において、多くの日本国外の研究者と交流し、議論することができました。修士学生のうちにこのような貴重な経験ができたことを、「植物の環境突破力」若手渡航支援に深く感謝いたします。



高塚 大知

奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科・博士研究員
(梅田正明グループ)

私は2013年7月3日から6日にスペイン・バレンシアで開催された“Society for Experimental Biology 2013”に参加させて頂きました。日本では比較的馴染みの薄い学会ですが、ヨーロッパの研究者を中心としたとてもハイレベルな学会でした。特に私が携わっている植物の細胞周期研究分野においては、第一線の研究者が軒並み顔を揃えて、2日間に亘って最新の研究成果を報告するというとてもエキサイティングな時間を過ごすことができました。論文としては未発表の最新の知見も多く報告され、どのような研究が主流になってきているのかを把握できました。また、どのような技術を使うことができるのか、それらを使ってどのようなアプローチが可能なのか、日頃研究室に籠って研究しているだけでは得られない貴重な情報が多く得られ、とても実りの多い学会でした。また、自身の研究発表においても有意義な機会になりました。海外の研究者とそれぞれの研究成果を議論することも普段はなかなかできないことであり、多くの貴重なアドバイスを頂くことができたと同時に、自分の語学力・ディスカッション力の不足を痛感させられました。また一流

の研究者と自分の距離感を明確に感じることができ、より一層の精進を決意することができました。

この度はこのような貴重な経験を積むにあたり、若手渡航支援を頂き、ありがとうございました。



陳 志長

岡山大学大学院自然科学研究科・博士後期課程3年
(馬建鋒グループ)

The International Plant Nutrition Colloquium (IPNC) is held every four years since the early 1950's. It provides a forum for scientists, students and publics to increase the knowledge of the fundamental principles in the field of plant nutrition, to develop and optimize field practices and to improve public policies and management approaches. The colloquium has attracted many people from different countries, and has become the most important international meeting on fundamental and applied plant nutrition for the development of agriculture and environment.

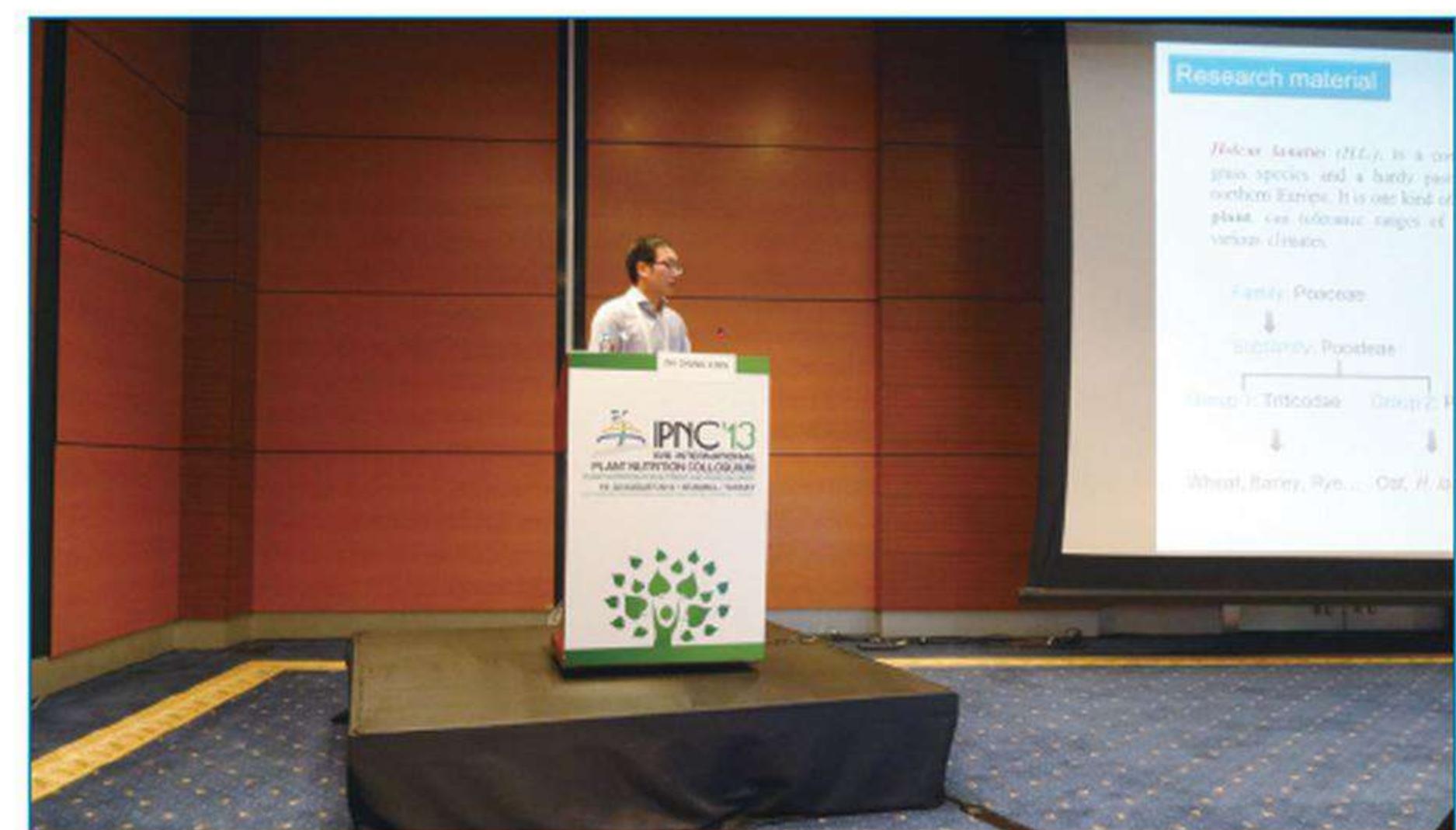
I have the opportunity to participate in the 17th IPNC under the support of the project of POWER TO OVERCOME ENVIRONMENT. The 17th IPNC was held in Istanbul, Turkey from August 19-22, 2013. It was chaired by Prof. Ismail Cakmak from Sabanci University in Turkey. 667 participants from 63 countries attended this colloquium. The 17th IPNC mainly focused on "Plant nutrition for nutrient and food security", providing 2 plenary, 19 keynote, 75 short oral presentations and more than 200 posters, which include the physiological, genetic and molecular, agro-ecological and environmental aspects of plant mineral nutrition.

Since my Ph.D. study focus on the molecular mechanisms of Al tolerance in plant, much attention was paid to Al detoxification mechanism by means of genetic and molecular approach. Al toxicity is the major limiting factor for plant growth on acidic soils, and Al-activated organic acid anions secretion is the most-documented mechanism for Al tolerance in plants. Researchers recently are interested in the genes responsible for organic acid anions transport. Several studies have examined that the expression level of these genes was altered by insertion of transposon-like or tandem repeated elements into the promoter regions. These insertions enable the plants (such as barley, sorghum, wheat) to better adapt to acidic soils. On 22th, I presented an oral presentation named "Regulation mechanism of *ALMT1* expression in two accessions of *Holcus lanatus* differing in Al tolerance" in the parallel session of element toxicity and remediation. In this study, a new mechanism was proposed that the high expression level of organic acid anions transporter gene is achieved by simply increasing the number of cis-acting elements of the specific transcription factor in the promoter region.

In this colloquium, many researchers pay attention on the increase of essential elemental efficiency and toxic metal tolerance by application of molecular approaches and technology. The plants with optimized properties could be acquired by transgenic and breeding technology. New technologies and approaches were developed to facilitate the basic research: luminescence observatory system was developed to analysis of root structure and physiology in soil; real-time radioisotope imaging system was developed to study plant nutrition; the advanced imaging techniques were used to study on plant tissues. These information and knowledge collected from both the presentation and poster sessions will give a great help to optimize my research procedure and broaden my research fields. Besides, the suggestions on government policies and management approaches for improving agronomic production and environmental risk were provided to some countries, such as China and Sub-Saharan Africa.

The 17th IPNC also provided a plenty of time for communication and discussion. Attendees have the opportunity to ask questions and discuss with the presenters with regard to their research contents. This colloquium established the Marschner Young Scientist Award for outstanding Ph.D students and early-career researchers with the potential to become future research leaders. Six winners were awarded and received financial support. In the end of the colloquium, the organizers awarded poster prizes to the presenters for their excellent posters. The next IPNC has been decided to be held in Copenhagen, Holland.

I really appreciate the project of POWER TO OVERCOME ENVIRONMENT for the finical support and the 17th IPNC organizers for giving me this opportunity to share my research findings and exchange the opinions to others.

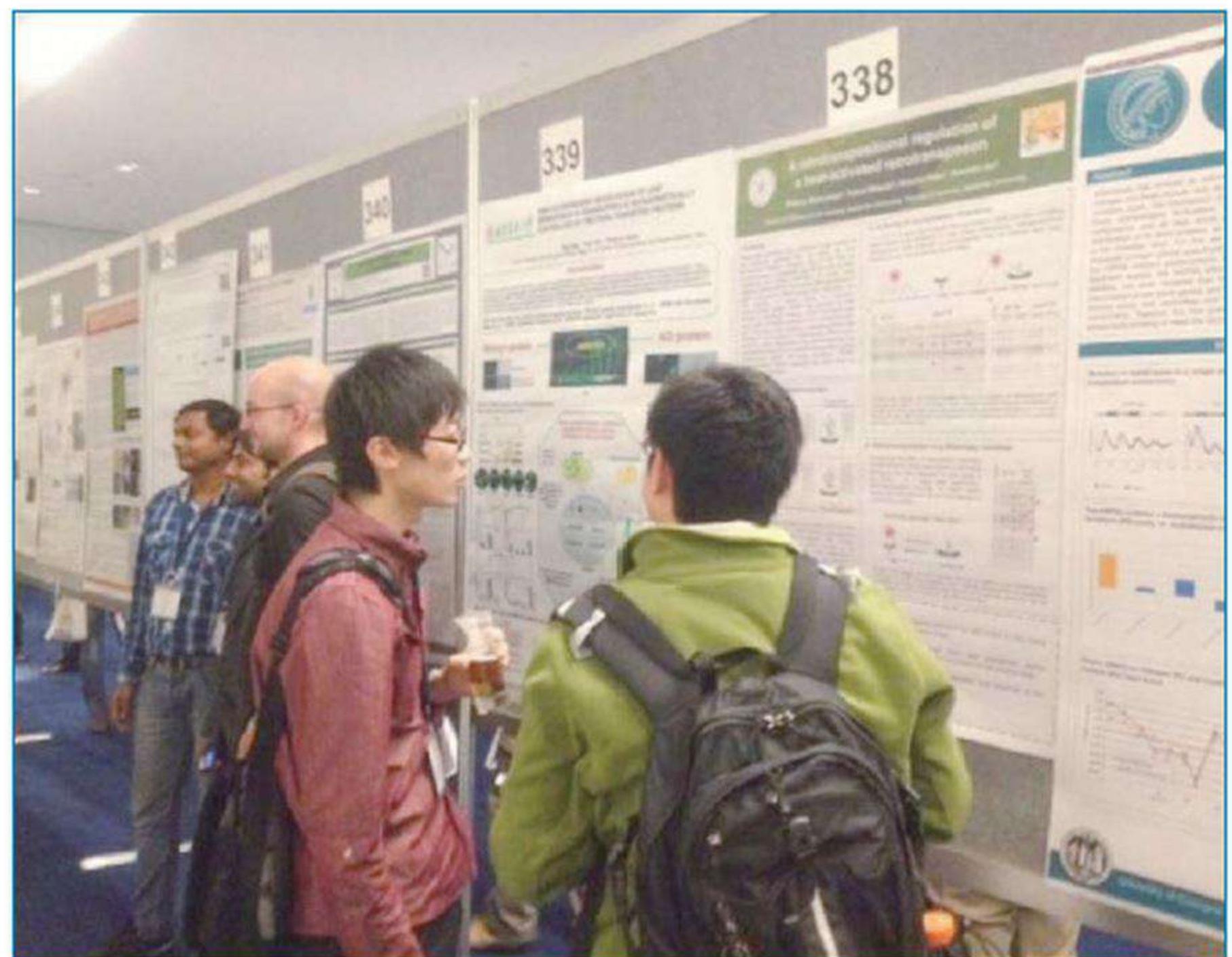


松永 航

北海道大学大学院生命科学院・博士後期課程1年
(伊藤秀臣グループ)

「植物の環境突破力」若手渡航支援を受け、2013年6月24日から28日に、オーストラリア、シドニーで開催された24th international Conference on Arabidopsis Research (ICAR2013)に参加させていただきました。本国際会議は、モデル高等植物として広く利用されているシロイヌナズナの研究者交流の場として、ほぼ毎年開催されています。私は、*A retrotranspositional regulation of a heat-activated retrotransposon*というタイトルでポスター発表を行い、シロイヌナズナで同定された熱活性型レトロトランスポゾンの転移制御機構について、多くの研究者と意見を交えながら議論を行いました。1時間という限られた時間の中で多くの方に来ていただき、今後の研究を進めていくにあたって、参考となる貴重なコメントを頂くことができました。また、各セッションやワークショップ等の講演においては、著名な研究者の発表を聞くことができ、よい刺激となりました。この

貴重な経験は今後、自身の研究発表に活かしていくことができると思っています。



第4回若手の会での集合写真

環境変動に対する気孔開閉制御の分子機構

研究代表者：木下 俊則（名古屋大学トランスフォーマティブ生命分子研究所）



植物の表皮に存在する気孔は、太陽光、特にシグナルとして作用する青色光に応答して開口し、植物と大気間のガス交換を促進し、乾燥ストレスに曝されると、植物ホルモン・アブシジン酸に応答して閉鎖し、植物体からの水分損失を防いでおり、植物の環境応答において極めて重要な役割を果たしています（図1）。これまでの研究により、青色光は孔辺細胞で発現する青色光受容体フォトトロピンによって受容され、細胞膜 H⁺-ATPase の C 末端からの 2 番目のスレオニンのリン酸化を引き起こすことによって活性化し、気孔開口の駆動力を形成することが明らかとなっていました。本領域では、気孔開閉のシグナル伝達の分子機構の解明、さらに、本研究で得られた成果をもとに、気孔開度を人為的に制御した植物体の作出を進め、様々な環境条件下での植物の生育に与する影響を調べ、植物の環境突破における気孔の役割を明確にすることを目的として研究を進めています。

これまでの気孔開度変異体の解析の結果、フロリゲン・花成ホルモンとして知られている *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) が気孔孔辺細胞にも発現しており、気孔開口の調節因子として機能することが明らかとなりました (Current Biology, 2011)。そこで、光周性花成誘導経路において *FT* の最も近いホモログである *TWIN SISTER OF FT* (*TSF*)、光周性経路の光受容体クリプトクロム、*FT* の発現を直接制御することが知られている上流因子 *CONSTANS* (*CO*)、さらに *CO* の発現制御を行うことが知られている概日時計因子 *GIGANTEA* (*GI*) の気孔開度調節への関与について、これら因子の突然変異体や形質転換植物を用いて詳細な解析を行い、*TSF* は *FT* と同様に気孔開度制御に関与していること、さらに、クリプトクロム、*GI*、*CO* は、孔辺細胞における *FT* や *TSF* の発現量を調節することによって気孔開度制御に関わっていることを明らかにしました (Ando et al., 2013)。これらの結果は、日長（光周性）による気孔開度の新たな調節機構の存在を示しており、現在、気孔開口に直接関わる *FT* の下流因子の同定に向けて、孔辺細胞における網羅的な発現解析を進めています。

さらに、気孔開度を人為的に制御した植物体の作出と表現型の解析を進め、気孔開口の駆動力を与えている細胞膜プロトンポンプの発現量をシロイヌナズナの孔辺細胞のみで増やすことで気孔開口が促進されることを見出しました。詳細な解析の結果、この形質転換体では光合成活性や生産量が増加することを見出し、気孔開度が光合成と生産量の制限要因となることを初めて実証しました (Wang et al., 2014)。一方、これまでの研究により、アブシジン酸 (ABA) による気孔

閉鎖に関与することが明らかとなった Mg-キラターゼ H サブユニット (CHLH) をシロイヌナズナの孔辺細胞に過剰発現する形質転換体を作出し、表現型の解析を行った結果、この植物体では ABA 高感受性の気孔閉鎖応答を示すことを見出しました。そこで、乾燥耐性試験を行った結果、野生株では枯死してしまう水ストレス条件下においても CHLH 過剰発現株は生存することが可能であることが明らかになりました (図2) (Tsuzuki et al., 2013)。本結果は、気孔開度を調節することで実際に乾燥に強い植物体を作出することができる事を実証するもので、今後、実用的な植物への展開が期待されます。

Ando E, Ohnishi M, Wang Y, Matsushita T, Watanabe A, Hayashi Y, Fujii M, Ma JF, Inoue S, Kinoshita T (2013) TWIN SISTER OF FT, GIGANTEA, and CONSTANS have a positive but indirect effect on blue light-induced stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* 162: 1529-1538.

Wang Y, Noguchi K, Ono N, Inoue S, Terashima I, Kinoshita T (2014) Overexpression of plasma membrane H⁺-ATPase in guard cells promotes light-induced stomatal opening and enhances plant growth. *Proc Natl Acad Sci, USA.* 111: 533-538.

Tsuzuki T, Takahashi K, Tomiyama M, Inoue S, Kinoshita T (2013) Overexpression of the Mg-chelatase H subunit in guard cells confers drought tolerance via promotion of stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 4: 440.

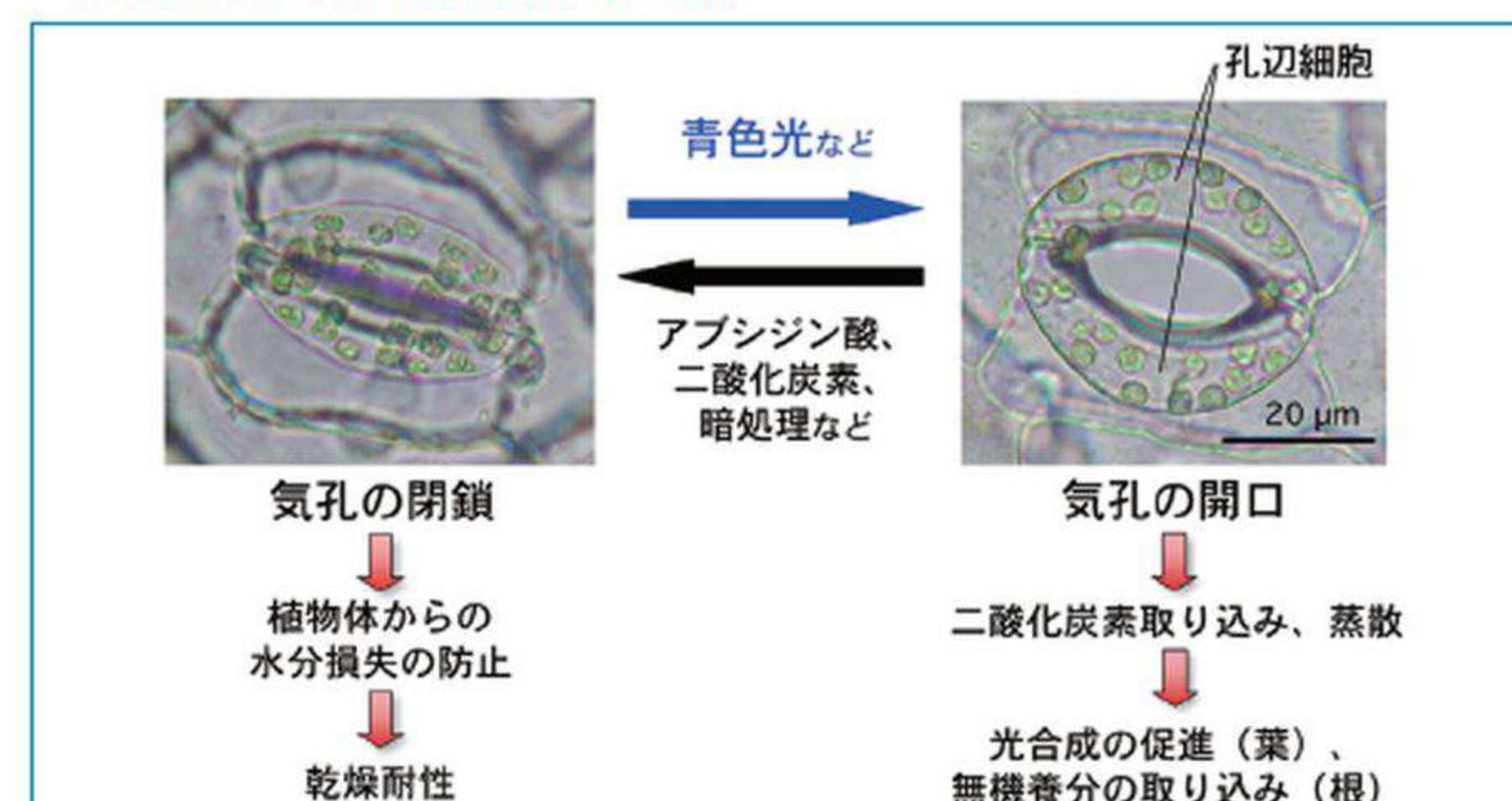


図1：気孔の開閉

植物の表皮に存在する気孔は、一对の孔辺細胞により構成されている。気孔は様々な環境シグナルに応答してその開度を調節し、植物と大気間のガス交換を調節している。

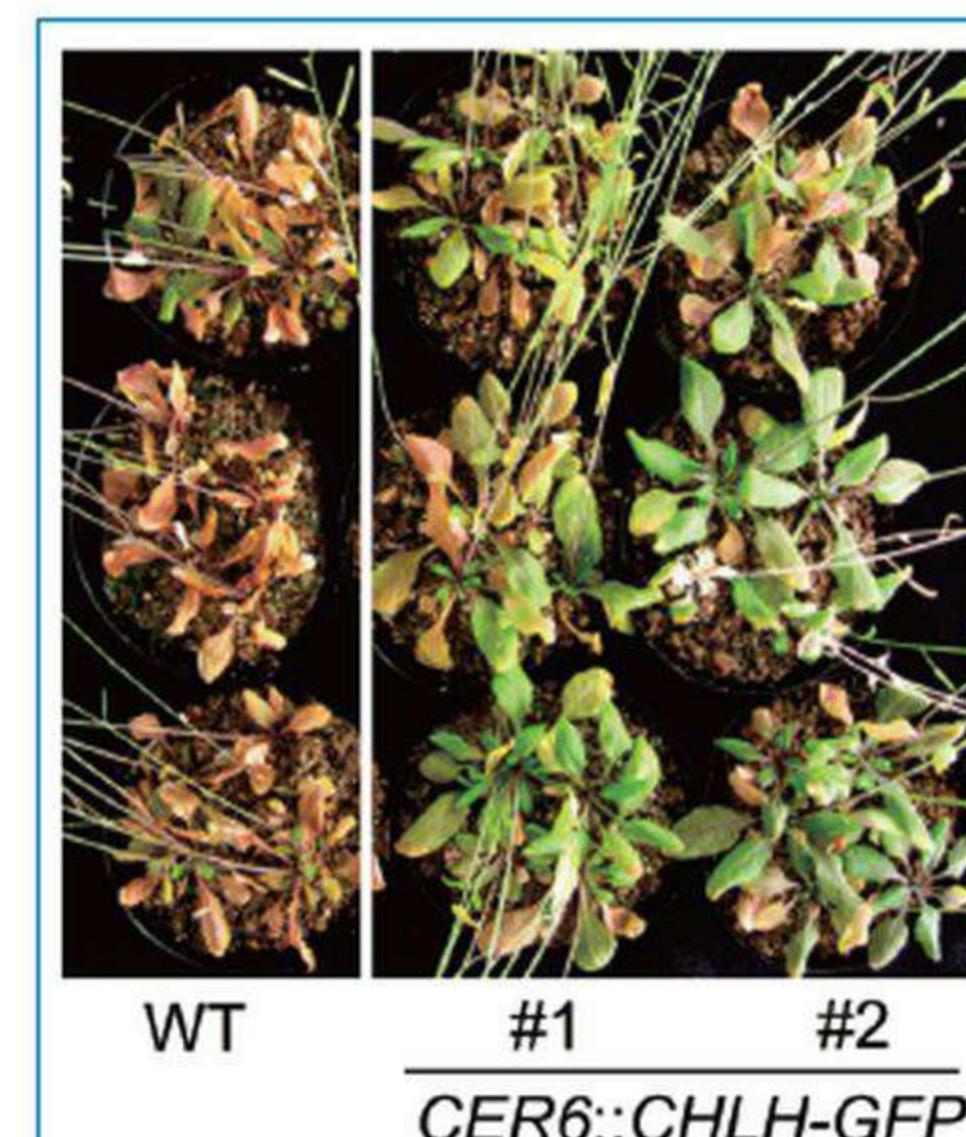


図2：CHLH 過剰発現株の乾燥耐性の評価
16時間明期・8時間暗期で3週間生育させた植物に対し、18日間給水を停止した時の植物体の写真。WTは野生株、CER6::CHLH-GFPはCHLH過剰発現株を示す。#1、#2は異なる形質転換体を示す。

乾燥ストレスに対する植物の生存戦略の分子機構

研究代表者：篠崎 和子（東京大学大学院農学生命科学研究科）
 研究分担者：溝井 順哉（東京大学大学院農学生命科学研究科）
 城所 聰（東京大学大学院農学生命科学研究科）



移動の自由がない植物は、生育環境の変化を速やかに感じ取り適応して生存・成長する突破力を獲得してきました。これまでに私たちは、環境ストレスを感じた植物が、転写因子を中心とした遺伝子発現のネットワークを活性化させ、耐性を身に付けることを明らかにしてきました。本研究では、乾燥や高温のストレスに応答して機能する転写因子に着目し、ストレス応答の遺伝子発現ネットワークの分子レベルでの解明を目指しています。シロイヌナズナや作物を材料に研究を進めていますが、今回はシロイヌナズナの乾燥や高温に応答した遺伝子発現において機能する転写因子、DREB2A の翻訳後制御に関する成果についてご紹介します。

DREB2A は、乾燥や高温のストレス下でプロモーターにある DRE 配列に作用し、耐性を向上させる様々な遺伝子の発現を活性化します。これらのストレス下では DREB2A 遺伝子の転写が誘導され mRNA が蓄積しますが、それだけでは標的プロモーターの活性化に十分ではなく、翻訳後制御の関与が必要であることが示唆されています。DREB2A タンパク質は通常条件下では不安定であることが明らかになっていますが、ストレス下での DREB2A の安定性の変化やその役割については不明でした。そこで、抗体を作製して植物体内での DREB2A タンパク質の蓄積量を解析しました。まず、野生型の植物で DREB2A タンパク質の蓄積量が乾燥や高温のストレス下で増加することを確かめました。DREB2A 遺伝子を構成的に過剰発現させた形質転換体でも、ストレスに応答して DREB2A のタンパク質蓄積量が増加しており、ストレス条件下では DREB2A タンパク質の安定性が高まることが示唆されました。この形質転換体では、通常の生育条件でもプロテアソーム阻害剤による処理を行うと DREB2A タンパク質が蓄積しましたが、標的遺伝子の発現は誘導されませんでした。また、DREB2A のタンパク質蓄積量が多い形質転換体ほど、ストレス下での標的遺伝子の発現は強くなりましたが、過剰発現によって標的遺伝子の発現パターンは変化しませんでした。以上のことから、DREB2A の安定化は標的遺伝子の発現誘導には十分ではないが、発現レベルの確保に必要な要素であることが示唆されました。すなわち、DREB2A による下流遺伝子の発現制御には安定化と活性化という別々の段階が存在しているのではないかと考えられます（図 1）。

DREB2A の安定性制御については、これまでに E3 リガーゼである DRIP1 と DRIP2 の関与を明らかにしています。DRIP1/2 の欠損変異体を用いた解析から、DRIP1/2 が乾燥や高温初期の DREB2A の安定性制御に関与している一方、

DRIP1/2 とは別の経路も関与していることが示唆されました。現在、DREB2A の安定化や活性化の分子機構を明らかにするため、植物体内で DREB2A と相互作用するタンパク質の探索を行っています。質量分析計を用いた DREB2A と共に免疫沈降されるタンパク質を同定するための系を確立し、DREB2A の分解に関与する因子の候補を単離しました。今後は得られた候補因子の機能解析を行うとともに、DREB2A 相互作用タンパク質のさらなる探索と解析を行っていきます。

Morimoto K, Mizoi J, Qin F, Kim JS, Sato H, Osakabe Y, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. (2013) Stabilization of *Arabidopsis* DREB2A is required but not sufficient for the induction of target genes under conditions of stress. *PLoS One* 8: e80457.

Maruyama K, Urano K, Yoshiwara K, Morishita Y, Sakurai N, Suzuki H, Kojima M, Sakakibara H, Shibata D, Saito K, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. (2014) Integrated analysis of the effects of cold and dehydration on rice metabolites, phytohormones, and gene transcripts. *Plant Physiol* 164: 1759-1771.

Reis RR, Andrade Dias Brito da Cunha B, Martins PK, Martins MT, Alekcevitch JC, Chalfun-Júnior A, Andrade AC, Ribeiro AP, Qin F, Mizoi J, Yamaguchi-Shinozaki K, Nakashima K, Carvalho Jde F, de Sousa CA, Nepomuceno AL, Kobayashi AK, Molinari HB. (2014) Induced over-expression of *AtDREB2A* CA improves drought tolerance in sugarcane. *Plant Sci*. 221-222: 59-68.

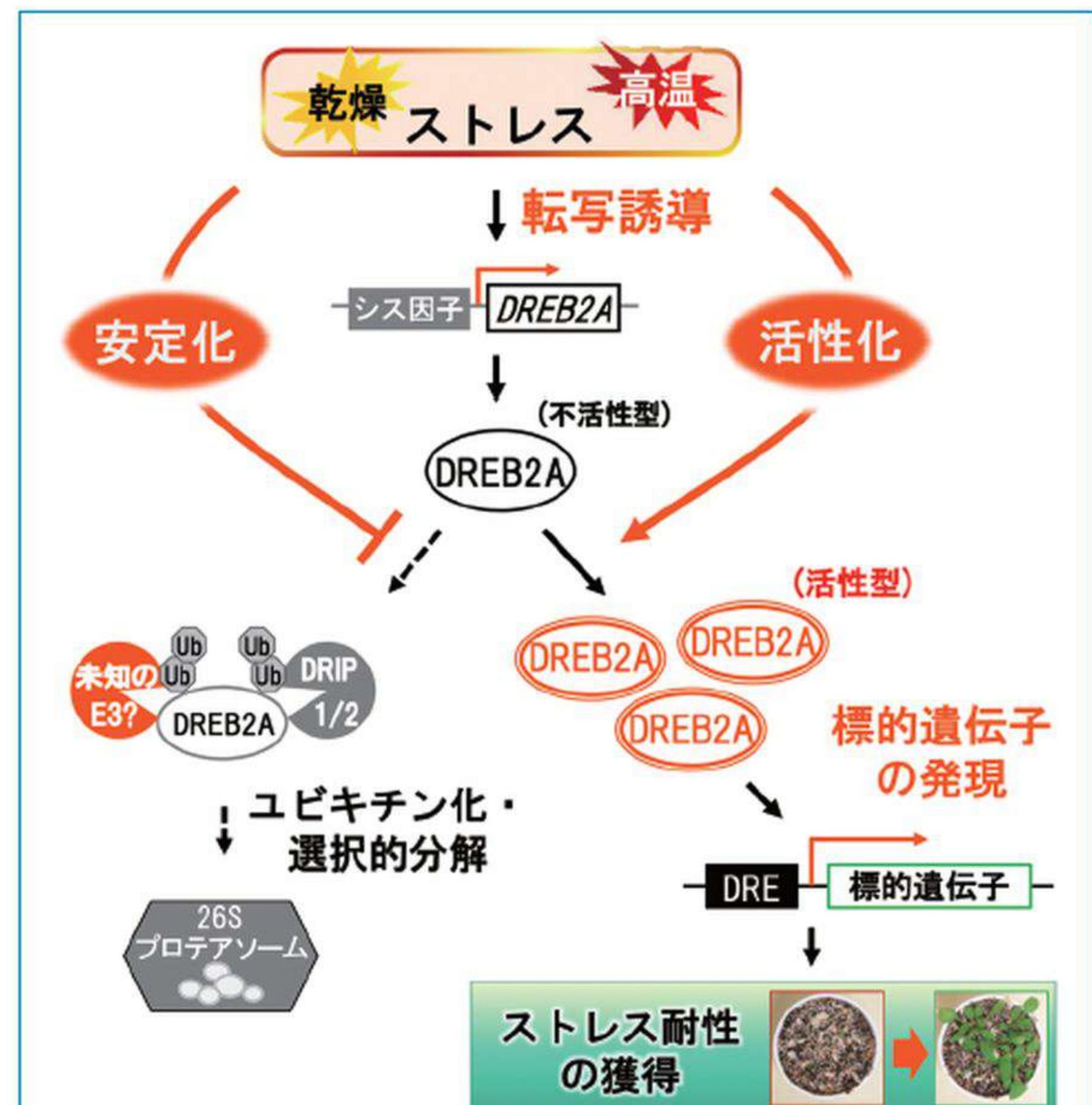
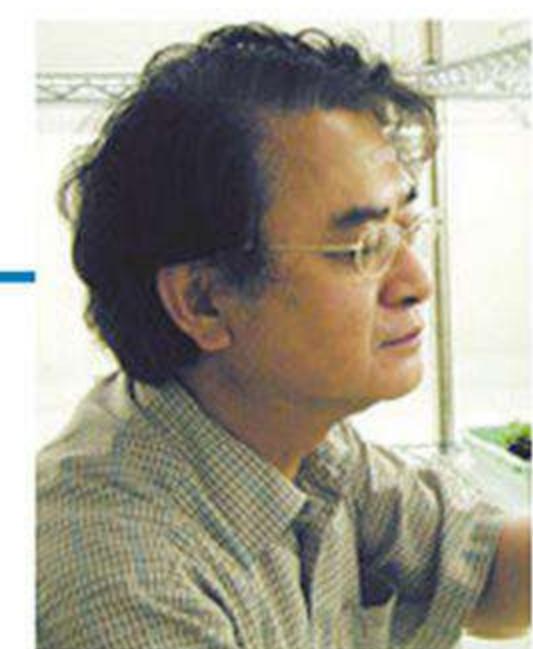


図 1 : DREB2A の翻訳後制御モデル

植物が乾燥や高温のストレスにさらされると、DREB2A 遺伝子の転写が誘導される。DREB2A は不安定なタンパク質だが、ストレスに応答した分解の抑制（安定化）によって、蓄積量が増加する。さらに蓄積した DREB2A が活性化されることが下流の標的遺伝子の発現にとって重要であることが示された。DREB2A の選択的分解では、E3 リガーゼの DRIP1/2 のほか、新規の因子が関与していることが明らかになってきた。

栄養応答における新規転写後制御機構の解明

研究代表者：内藤 哲（北海道大学農学研究院）



様々な環境条件下で植物が成長するには、環境変動に対して細胞内の恒常性を維持する機構が必要です。そのためには細胞内環境を機敏に感知して、それを即座に遺伝子発現制御に反映させる分子メカニズムが必要です。私たちは、シロイヌナズナのメチオニン生合成制御をモデル系として、「リボソームを舞台とした細胞応答」という観点からこの問題を取り組んでいます。

活発に翻訳している mRNA には多くのリボソームが乗つてポリソームを形成します。一方、翻訳中のリボソームが何らかの都合で立ち往生すると、後続のリボソームが渋滞して数珠つなぎ状態になります。渋滞して翻訳を続けられなくなったりボソームについての研究はほとんど行われていませんが、渋滞したリボソームは静的で何もしていないという訳ではありません。

メチオニン生合成の鍵段階を触媒するシスタチオニン-シンターゼをコードする *CGS1* 遺伝子の発現は、翻訳中に、メチオニンの代謝産物である S-アデノシルメチオニン (SAM) に応答した Ser-94 コドンでの翻訳停止と、これと共に mRNA 分解によってフィードバック制御されています(図1)。以前の研究で、SAM に応答した *CGS1* mRNA の分解は複数箇所で起こり、mRNA 分解中間体の末端位置は渋滞したリボソームと関係があると考えされました。

渋滞したリボソームの状態を明らかにするため、その停止位置および翻訳のどの段階で停止しているかを調べました。その結果、後続のリボソームは 9 コドン間隔で渋滞していることが分かりました。さらに、抗生物質のピューロマイシンとの反応性の解析により、渋滞したリボソームが翻訳伸長サイクルのどの段階で停止しているかを調べました (Yamashita et al., 2014; 「論文ハイライト」)。ピューロマイシン反応の数理的解析は、佐竹氏、藤原氏との共同研究で行ないました。

真核生物における通常の mRNA 分解では、poly (A) 鎖の短縮化が最初の反応であり、かつ、律速段階になっていると考えられています。シロイヌナズナのカルス培養系にメチオニンを添加すると細胞内で SAM に代謝され、*CGS1* mRNA 分解が誘導されますが、興味深いことに、*CGS1* mRNA 分解が誘導されると、*CGS1* mRNA の poly (A) 鎖がメチオニンを与えない条件よりも長くなることが分かりました。これは、一見、おかしな応答ですが、近年考えられている poly (A) 鎖の短縮化機構に照らして考えると、次のように説明できます (図1・左経路)。mRNA のキャップ構造には eIF4G/eIF4E からなる Cap 結合タンパク質複合

体が、また、poly (A) 鎖には poly (A) 結合タンパク質 (PABP) が結合し、両者を介して mRNA は環状構造を取ります。これにより、翻訳を終えたリボソームが同じ mRNA を翻訳することで効率よい翻訳を行なっていると考えられます。リボソームが翻訳を終えると、翻訳終結に関わる因子がやってきます。こうした因子と PABP および poly (A) 鎖分解酵素の相互作用によって、poly (A) 鎖が徐々に短くなっています。ところが、SAM に応答した *CGS1* mRNA 分解 (図1・右経路) では Ser-94 で翻訳停止して翻訳終結に至らないため、poly (A) 鎖が長いまま保持されると考えられます。そして、いったん、mRNA が切断されると、急速に poly (A) 鎖が除去されます (Yamashita et al., 2013)。この研究は、千葉氏との共同研究で行ないました。

Yamashita Y, Lambein I, Kobayashi S, Onouchi H, Chiba Y, Naito S. (2013) A halt in poly(A) shortening during S-adenosyl-L-methionine-induced translation arrest in *CGS1* mRNA of *Arabidopsis thaliana*. *Genes Genet. Syst.* 88: 241-249.

Yamashita Y, Kadokura Y, Sotta N, Fujiwara T, Takigawa I, Satake A, Onouchi H, Naito S. (2014) Ribosomes in a stacked array: Elucidation of the step in translation elongation at which they are stalled during S-adenosyl-L-methionine-induced translation arrest of *CGS1* mRNA. *J. Biol. Chem.* 289: 12693–12704.

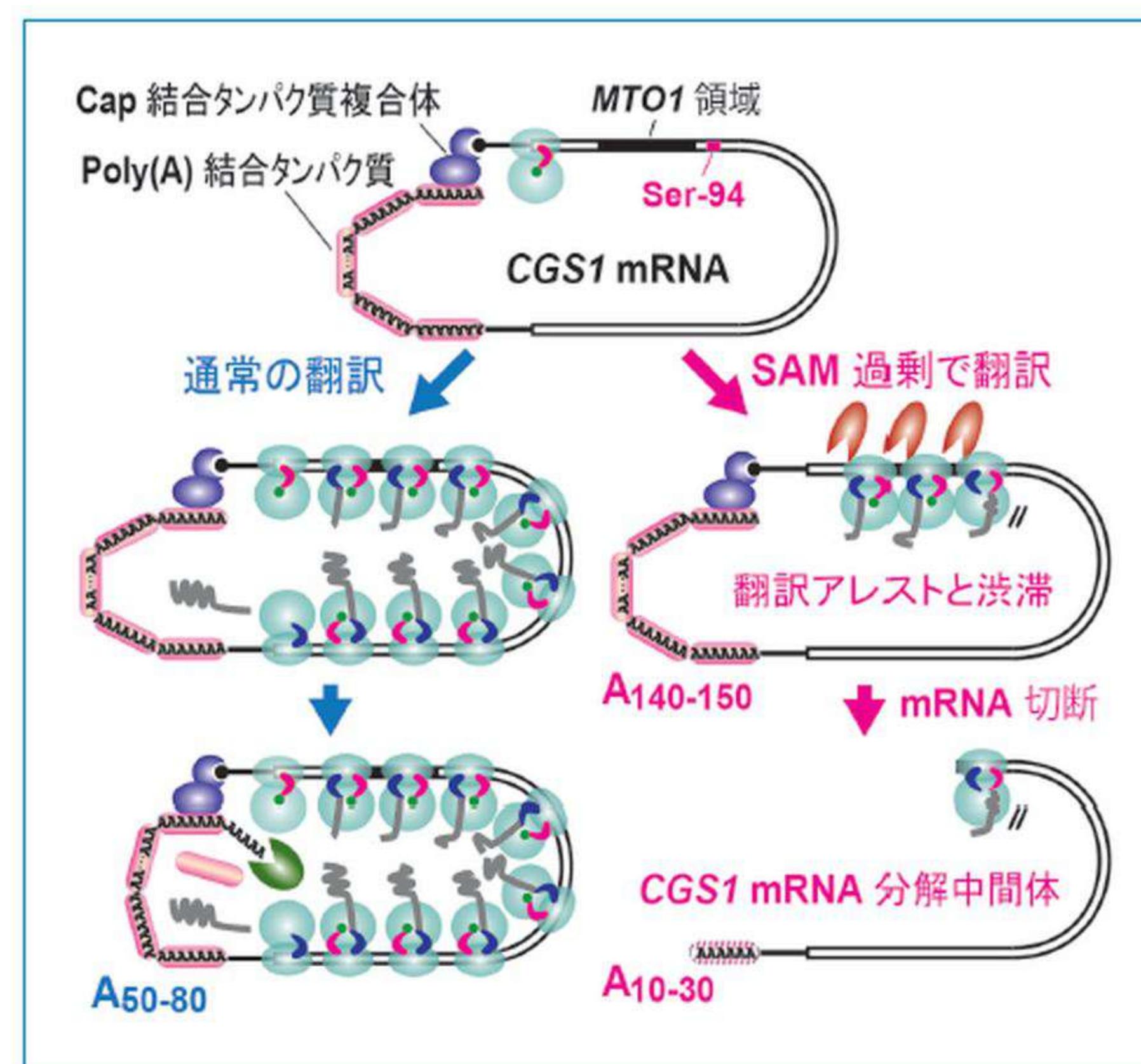


図1：翻訳中の mRNA は Cap 結合タンパク質複合体と poly (A) 結合タンパク質を介して環状構造をとる。左の経路：通常条件では、mRNA はリボソームによって活発に翻訳され、ポリソームを形成する。リボソームが翻訳終結すると poly (A) 鎖分解酵素 (緑の Pacman) が作用し、poly (A) 鎖は徐々に短縮される。右の経路：SAM が過剰の場合はリボソームが Ser-94 コドンで翻訳停止し、その後ろで渋滞を引き起こす。このとき、mRNA 上では翻訳終結が起こらないので poly (A) 鎖の短縮が抑制され、長い poly (A) 鎖が保持される。しかし、翻訳停止が引き起こす mRNA の切断 (赤の Pacman) をきっかけに環状構造が解け、poly (A) 鎖は急速に短縮化される。なお、MTO1 領域は SAM 応答に関わるシス配列。

劣悪化する土壤環境に適応するための植物の知恵

研究代表者：馬 建峰（岡山大学資源植物科学研究所）
 研究分担者：藤原 徹（東京大学大学院農学生命科学研究所）
 山地 直樹（岡山大学資源植物科学研究所）



酸性土壌は世界の耕地面積の4割を占める典型的な問題土壌で、現在も窒素肥料の過剰施与や酸性雨で増え続けています。酸性土壌にはアルミニウムイオン毒性をはじめ、マンガン毒性や必須栄養素の欠乏など様々な植物生育阻害要因が存在するため、作物生産性が低下します。しかし、一部の耐性植物は長い進化の過程で酸性土壌に適応する戦略を獲得してきました。本研究はこれらの植物が持つ巧みな酸性土壌突破力を分子レベルで解明することを目的としています。

イネはアルミニウム耐性の高い植物種で、これまでに我々はいくつかの耐性に関わる遺伝子を同定してきました。これらの遺伝子はART1という転写因子によって制御されています。本年度ではART1制御下の機能不明のOsCDT3という遺伝子の機能を解析しました。OsCDT3は僅か53アミノ酸からなるペプチドをコードしており、そのうちシスティン残基が14個も占めています。OsCDT3の発現を抑制すると、アルミニウム耐性が弱くなりました。またOsCDT3抑制株では、細胞壁と細胞膜に結合するアルミニウムが減り、細胞内のアルミニウムが増加しました。OsCDT3の発現はアルミニウムによって特異的に誘導されました。OsCDT3ペプチドはすべての根の細胞の細胞膜に局在していました（図1）。さらにOsCDT3はアルミニウム輸送能を持ちませんが、アルミニウム結合能を有していました。これらのこととは細胞膜に局在するOsCDT3がアルミニウムをキレートすることによって、細胞内へのアルミニウムの侵入を防ぎ、アルミニウム耐性に寄与すると考えられます。

一方、シラゲガヤ（白毛茅）は、ヨーロッパで牧草として利用されている多年生のイネ科植物で、pHの低い酸性土壌でもよく生育できます。酸性土壌によく適応するシラゲガヤ系統を中性土壌から採取した系統と比較した結果、酸性土壌の低pH耐性には違いがなく、アルミニウム毒性に対する耐性が異なっていることを突き止めました。また、その耐性の違いは根から分泌されるリンゴ酸の量によることを明らかにしました。リンゴ酸の分泌に関する遺伝子HIALMT1を単離したところ、両系統間で遺伝子コード領域の配列には差が認められませんでしたが、発現量に2倍以上の差がありました。さらにその発現量の違いは、HIALMT1遺伝子のプロモーター領域にあるシス因子の数に起因することを突き止めました（図2）。つまり、酸性土壌に良く適応する系統はプロモーター領域に転写因子であるART1と結合するシス因子の数が多く、HIALMT1の発現を

高め、その結果、リンゴ酸の分泌が多くなり、アルミニウムを無毒化する力が強くなっています。

イネはマンガン過剰耐性も強い種です。イネの節に存在するマンガン輸送体OsNramp3は、環境中のマンガン濃度が低い時には、少ないマンガンを優先的に成長の活発な新葉や穂に分配し、濃度が高くなると、素早く分解され、その結果、過剰なマンガンが古い葉に分配されることを明らかにしました。また銅に感受性のシロイヌナズナ変異株の生理実験と分子遺伝学実験を進めたところ、原因遺伝子は植物のペプチドホルモンの硫黄付加に関する酵素でした。この変異株は銀に対する感受性にも異常が見られたことから、エチレンの関与が示唆され、エチレンの発生量を測定したところ、変異株においてはエチレン生成が増加する傾向にありました。これらの結果はこのペプチドホルモンがエチレン発生に影響を及ぼしていることを示唆していると考えています。

今後も他の班員と共同研究を進めながら、植物の酸性土壌耐性の分子機構を統合的に解明していきます。

[Yamaji N, Sasaki A, Xia JX, Yokosho K, Ma JF. \(2013\) A node-based switch for preferential distribution of manganese in rice. *Nat. Commun.* 4:2442.](#)

[Xia JX, Yamaji N, Ma JF. \(2013\) A plasma membrane-localized small peptide is involved in rice Al tolerance. *Plant J.* 76: 345–355.](#)

[Chen ZC, Yokosho K, Kashino M, Zhao FJ, Yamaji N, Ma JF. \(2013\) Adaptation to acidic soil is achieved by increased cis-acting element numbers regulating ALMT1 expression in *Holcus lanatus*. *Plant J.* 76: 10–23.](#)

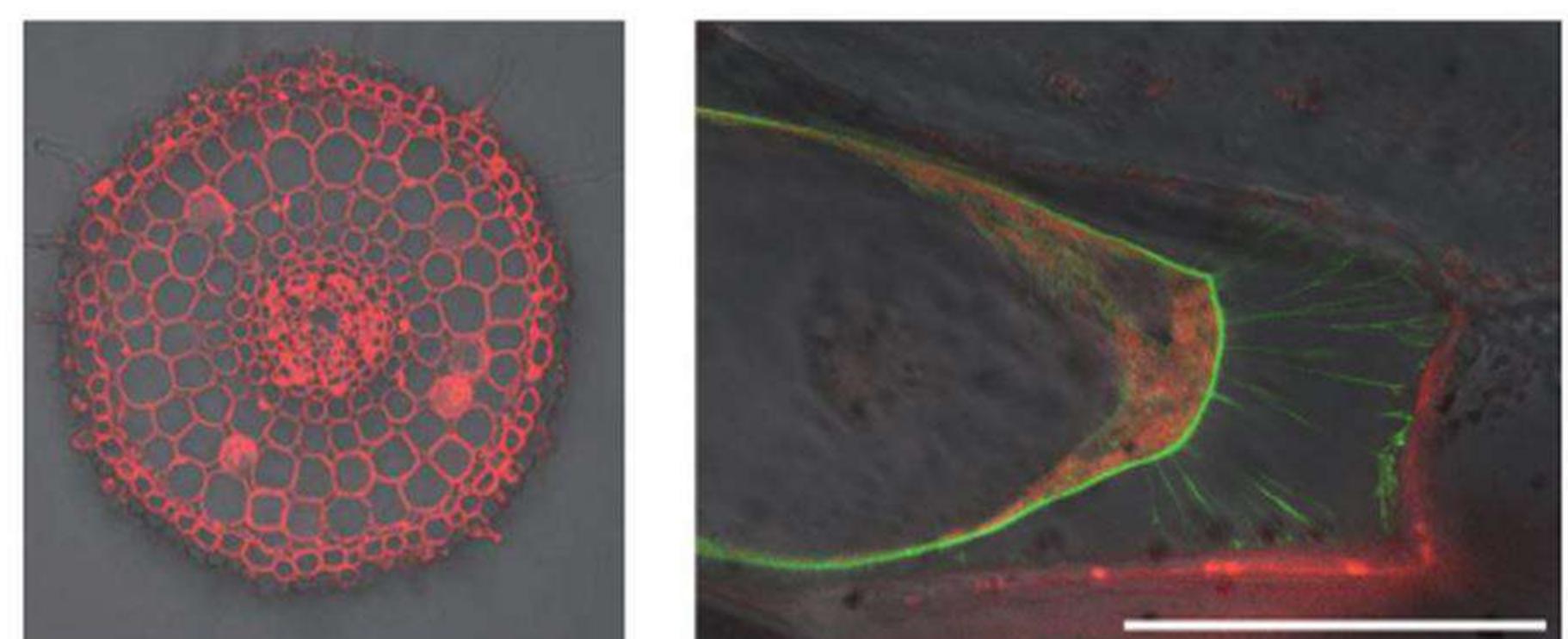


図1：OsCDT3の局在性
OsCDT3は根の全ての細胞に存在し（左）、細胞膜に局在しています（右）。

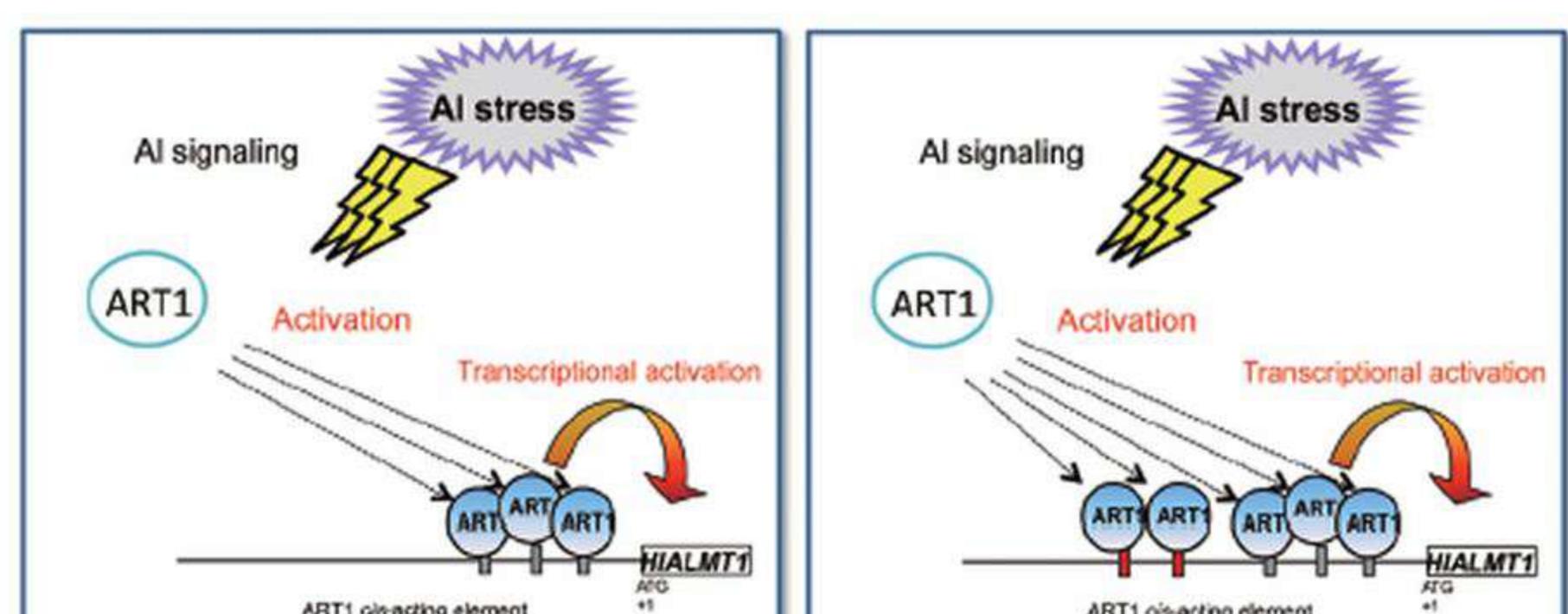


図2：HIALMT1の発現制御機構
リンゴ酸の分泌に関するHIALMT1遺伝子のプロモーター領域にある転写因子ART1の結合するシス因子の数は耐性系統で多く、感受性系統で少ない。

窒素飢餓環境に対するイネの生存戦略

研究代表者：山谷 知行（東北大学大学院農学研究科）
研究分担者：草野 都（筑波大学生命環境系）



本研究では、窒素飢餓環境に対するイネの生存戦略を解明することを目的としています。水田で成育するイネの主な窒素源は NH_4^+ です。また、穂に蓄積する窒素の 80% 以上は、老化器官からの転流に由来しています。このように、窒素は収量を規定する非常に重要な栄養素です。さて、この NH_4^+ の供給が極端に制限された環境で、例えば施肥に依存せず灌漑水や土壤溶液中の希薄な NH_4^+ に依存した場合、イネはどういう生存戦略をとり世代を完結できるのでしょうか。この窒素環境への応答機構を解明し、イネの窒素飢餓環境に対する突破力を明らかにするために、① NH_4^+ の過不足情報を受容する機構、② NH_4^+ の吸収・同化機構、③ 窒素環境が成長や生産性に関わる機構の研究を進めています。窒素利用全体を律速する NH_4^+ の同化には、三種類のサイトゾル型グルタミン合成酵素 (GS1) と二種類の NADH グルタミン酸合成酵素 (GOGAT) が関わっています。イネの一生を、飢餓環境を模倣できると考えられるこれらの酵素の遺伝子破壊変異体を用いて、圃場での表現型の観察やシステムズ植物学的手法もあわせ、イネのもつ環境突破力の解明を進めています。

昨年度は、イネの根において NH_4^+ 情報の受容機構に関する候補分子の一つである ACTPK1 が、恐らく NH_4^+ 情報に応答・リン酸化反応を介して、 NH_4^+ 吸収の抑制に寄与していることを明らかにしました。一方、根における NH_4^+ の初期同化には GS1;2 が機能していることや、この遺伝子破壊変異体は穂数の抑制に結びつくことを明らかにしました (Funayama et al., 2013)。これまでの遺伝子破壊変異体を用いた研究成果を総合し、根における NH_4^+ の初期同化には GS1;2 と NADH-GOGAT1 が (図 1)、老化器官からの窒素転流と若い器官での再利用には GS1;1 と NADH-GOGAT2 が機能していること (図 2) がほぼ判明し、総説を公表しました (Yamaya and Kusano, 2014)。また、GS1;1 が窒素と炭素代謝バランスの鍵となることも、あわせて公表しました。変異体を用いた結果等から、窒素飢餓環境でのイネは、利用する窒素の総量を、穂数を減少させることによって制御して、次世代となる正常な種子を残す努力をしています。イネは、成育や生産性にとって最も多量に必要とする無機元素である窒素の供給量に応じて、個体の、特に分けつ数を制御することで、老化器官からの窒素転流を効率よく活かし、次世代の種子を確保する、いわゆる窒素欠乏環境を突破する能力を発揮しているものと推察されます。

今後は、窒素情報受容機構の詳細をさらに解析とともに、穎果特異的に発現する GS1;3 の機能解析を進めます。同時に、GS1;2 変異体の分けつ発達抑制機構に関する研究

を、東大の経塚先生と共同で進める予定です。また、老化器官から穂への窒素転流に関するモデリングを、北大の佐竹先生との共同研究で進め、他のイネ科作物への応用を試みる予定です。

Funayama K, Kojima S, Tabuchi-Kobayashi M, Sawa Y, Nakayama Y, Hayakawa T, Yamaya T. (2013) Cytosolic glutamine synthetase1;2 is responsible for the primary assimilation of ammonium in rice roots. *Plant Cell Physiol* 54: 934-943.

Yamaya T, Kusano M. (2014) Evidences supporting distinct functions of three cytosolic glutamine synthetases and two NADH-glutamate synthases in rice. *J. Exp. Bot. in press*.

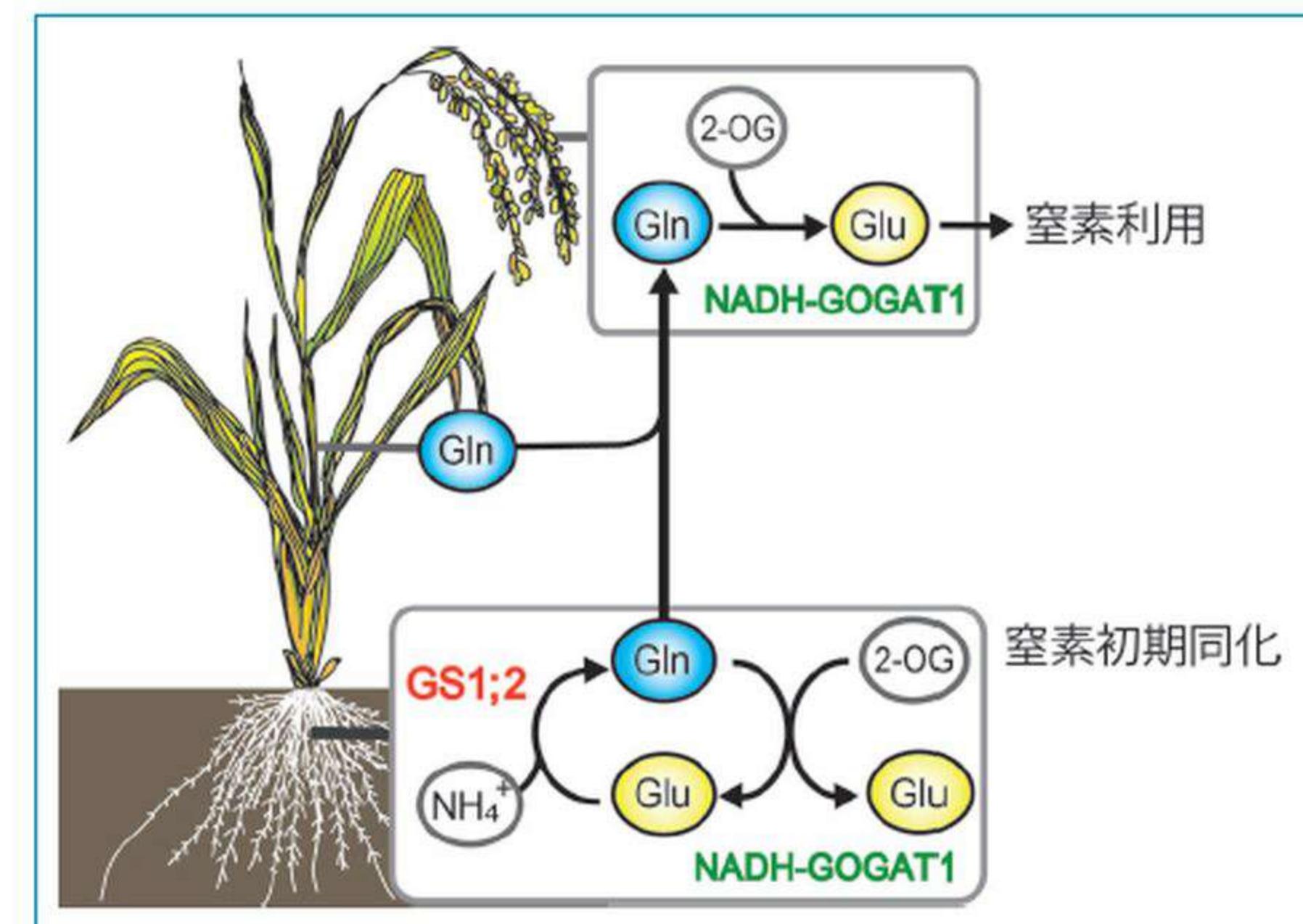


図 1：イネの根におけるアンモニウムの初期同化機構
サイトゾル型グルタミン合成酵素 1;2 (GS1;2) と NADH グルタミン酸合成酵素 1 (NADH-GOGAT1) が機能すると考えられる。NADH-GOGAT1 はシンク器官での窒素の再利用でも重要な機能も果たしている。(出展：Yamaya and Kusano, J Exp Bot 2014, 一部改変)、Glu、グルタミン酸；Gln、グルタミン；2-OG、2-オキソグルタル酸

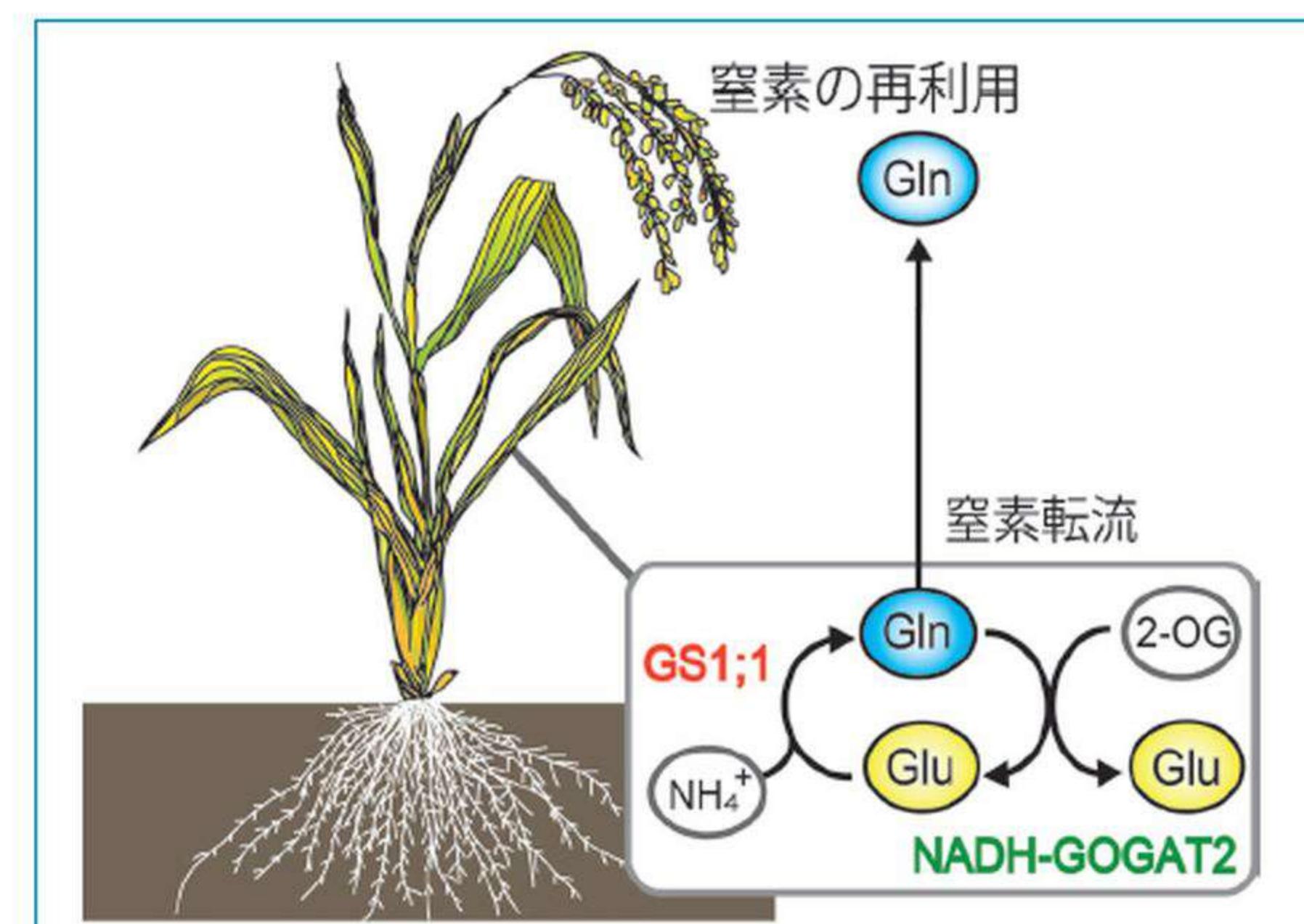


図 2：イネの老化器官からの窒素転流機構
GS1;1 と NADH-GOGAT2 が機能すると考えられる。(出展：Yamaya and Kusano, J Exp Bot 2014, 一部改変)、Glu、グルタミン酸；Gln、グルタミン；2-OG、2-オキソグルタル酸

深水条件下における節間伸長の分子機構

研究代表者：芦苅 基行（名古屋大学生物機能開発利用研究センター）



東南アジアのデルタ地帯に生育する浮きイネは、通常の栽培条件では1m程度の草丈ですが、水位の上昇に応答して茎を伸長させ水面に出た葉から酸素を得ることにより、洪水環境下で生き抜くことができます。これは、移動することの出来ない植物が節間伸長性を利用して過酷な環境を突破した一例です。本研究ではこの浮きイネの節間伸長の分子メカニズムを明らかにすることを目的としています。2013年度には、(1) 浮イネの深水依存的な節間伸長性を発揮できるタイミングを明らかにしました。また、これまでに見出した3つの主要なQTLとジベレリンの関係を明らかにしました。(2) 浮イネが一般的なイネと異なりジベレリン高感受性であることを見出すとともに、遺伝学的な解析を行い浮イネのジベレリン応答性を制御するQTLを見出しました。(3) イネ第1染色体に座乗する浮きイネQTLを同定するために、ポジショナルクローニング法を用いてQTL座乗領域を約30kb領域に特定しました。この領域に2つの遺伝子が座乗しており、その1つがGA合成酵素遺伝子のGA20酸化酵素遺伝子(GA20ox2)でありました。一般的なイネ(T65)では深水依存的なGA20ox2の発現上昇が見られないのに対して、浮イネでは深水条件もしくは、エチレンの投与によってGA20ox2の発現が著しく上昇することが明らかとなり、この発現の差はT65と浮イネのGA20ox2プロモーター領域の配列の違いに起因し

ていると推測されました。(4) イネ第3染色体に座乗する浮きイネQTLの同定を目的としたポジショナルクローニングを進め、1つの候補遺伝子を見いだしSnorkel3と名付けました。T65ではSnorkel3に1bpの欠失があることでフレームシフトが生じ機能を欠損していると推測されました。そこで、T65のSnorkel3アリル(T65型)と浮イネのSnorkel3アリル(C9型)をミナトカモジグサに導入したところ、浮イネのSnorkel3アリルを導入した個体のみ著しい節間伸長を示しました(図1)。2014年度には、まず、第1染色体に座乗する浮きイネQTLの同定を目指します。具体的には浮きイネのGA20ox2遺伝子をT65に導入した形質転換体の作成及び機能獲得の有無の検証、さらに、トランジェントアッセイ等を用いた詳細な発現機構の解析を行う予定です。また、イネ第3染色体に座乗するSnorkel3の機能解析も進めます。さらに、浮きイネのコレクションを用いたゲノムアソシエーション解析や染色体置換系統群(CSSL)を用いて深水反応やジベレリン応答性を制御する新規QTLの探索を進めたいと考えています。

Furuta T, Uehara K, Shim R, Shim J, Ashikari M, Takashi T. (2014) Development and evaluation of chromosome segment substitution lines (CSSLs) carrying chromosome segments derived from *Oryza rufipogon* in the genetic background of *Oryza sativa* L. *Breed. Sci.* 63: 1-8.



図1: Snorkel3を導入したミナトカモジグサ

根の成長を支える細胞増殖の相転換機構の解明

研究代表者：梅田 正明（奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科）



様々な環境ストレスは植物体内で活性酸素を産生させることにより、核ゲノムを傷つけることが知られています。近年、アルミニウムやホウ素が過剰な土壌ではDNA損傷が蓄積していることも明らかになってきました。DNA損傷は遺伝情報にエラーを生じる要因となることから、動植物を問わず、DNA損傷ストレスを克服するメカニズムは生存・成長戦略にとって不可欠なものです。私達はこれまでの研究で、DNA損傷がシロイヌナズナの根においてDNA倍加を誘起することを明らかにしてきました。DNA倍加を誘導すると、細胞を殺さずに細胞分裂を停止させることができます。DNA損傷ストレスへの対処法としては優れた戦略といえます。ストレスがない環境下では、植物ホルモンの一つであるサイトカインが通常の細胞周期をDNA倍加周期へと変換させる役割をもっていますが（Takahashi et al., 2013）、DNA損傷時にも同様な機構が働いているかについては、現在解析を進めています。

ところで、DNA損傷時には細胞分裂そのものも抑制され、ストレスがひどい場合には細胞周期をG2期で停止させてしまいます。これは、細胞周期を停止させることによりDNA修復に必要な‘時間稼ぎ’をしているのであり、一種のプログラム化された応答反応といえます。私達は昨年度、DNA損傷時に転写因子SOG1が活性化されること（Yoshiyama et al., 2013）、SOG1がCDKインヒビター遺伝子の発現を直接誘導すること（Yi et al., 2014）の二点を明らかにしました。しかし、SOG1やCDKインヒビターの下流でどのようなメカニズムが働きG2期停止が起こるかは、全くわかつていませんでした。

そこで、私達はサイクリンBなどのG2/M期遺伝子の発現制御に関わる転写因子MYB3Rに着目し、研究を進めてきました。シロイヌナズナには転写活性化に働くMYB3R4と、転写抑制に働くMYB3R3, MYB3R5が存在し、いずれもG2/M期遺伝子のプロモーターに含まれるシス配列（MSAエレメント）を認識することが知られています。私達は、転写抑制型のMYB3R3, MYB3R5がCDKによりリン酸化されるとプロテアソームにより分解されること、DNA損傷時は逆に安定化すること（図1）、またそれらのノックアウト変異体はDNA損傷を受けても細胞周期を停止できないことを見出しました。転写活性化型のMYB3RはCDKによりリン酸化されると活性化されることが知られているので、DNA損傷がある時とない時では転写活性化型と転写抑制型のMYB3R間でスイッチングが起こり、G2/M期遺伝子の発現とG2期停止が制御されていることが明らかとなりま

した（図2）。MYB3Rにより制御されるG2/M期遺伝子の中にはサイクリンBなども含まれているので、このようなCDKによるリン酸化を介した制御機構は転写の誘導と抑制を素早く切り替える上で有効な手段であると考えられます。（本研究は班員の伊藤正樹先生との共同研究です。）

Takahashi N, Kajihara T, Okamura C, Kim Y, Katagiri Y, Okushima Y, Matsunaga S, Hwang I, Umeda M. (2013) Cytokinins control endocycle onset by promoting the expression of an APC/C activator in *Arabidopsis* roots. *Curr. Biol.* 23: 1812-1817.

Yi D, Kamei CLA, Cools T, Vanderauwera S, Takahashi N, Okushima Y, Eekhout T, Yoshiyama KO, Larkin J, Van den Daele H, Conklin P, Britt A, Umeda M, De Veylder L. (2014) The *Arabidopsis thaliana* SIAMESE-RELATED cyclin-dependent kinase inhibitors SMR5 and SMR7 control the DNA damage checkpoint in response to reactive oxygen species. *Plant Cell* 26: 296-309.

Yoshiyama KO, Kobayashi J, Ogita N, Ueda M, Kimura S, Maki H, Umeda M. (2013) ATM-mediated phosphorylation of SOG1 is essential for the DNA damage response in *Arabidopsis*. *EMBO Rep.* 14: 817-822.

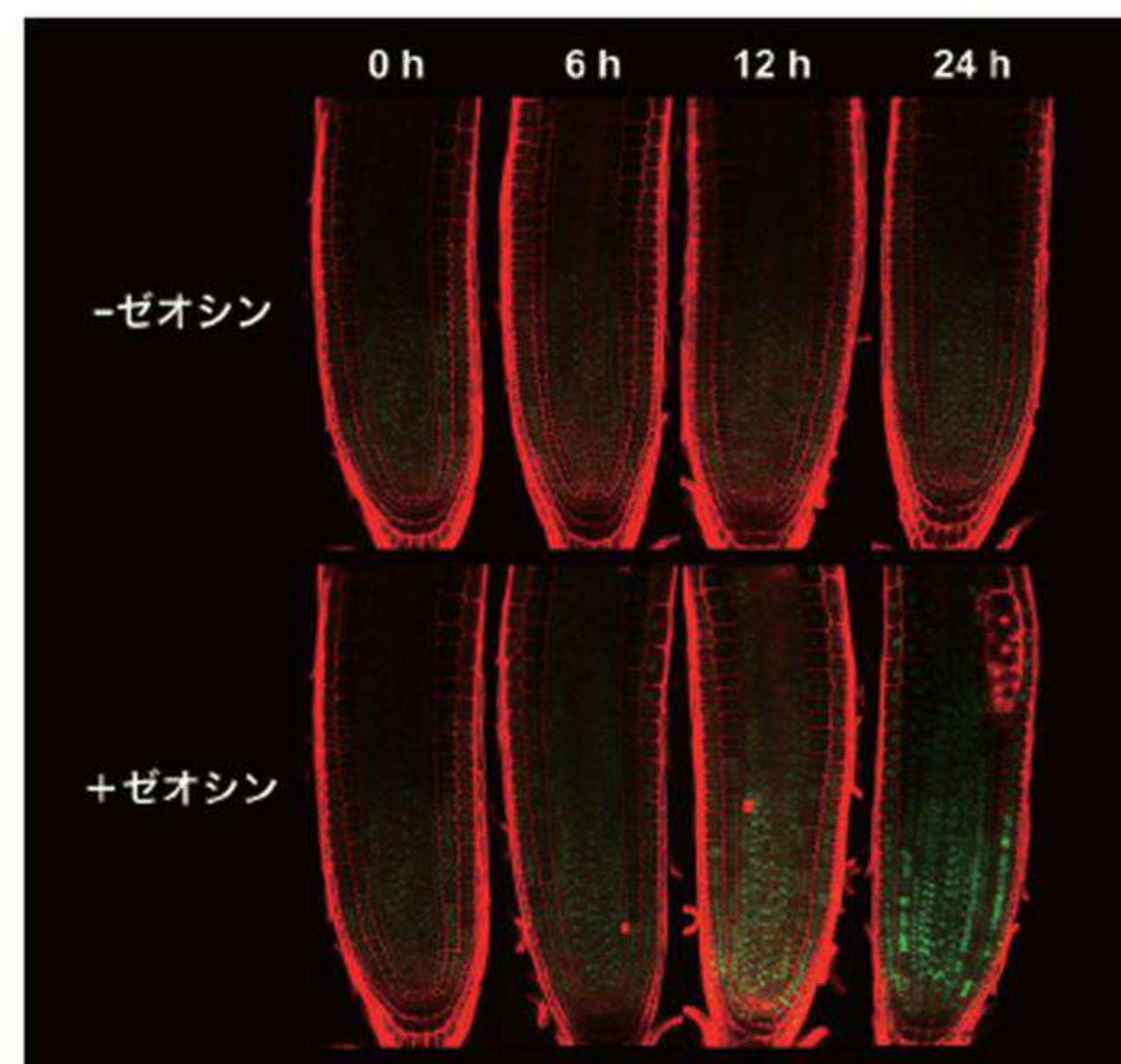


図1：DNA損傷によるMYB3R3タンパク質の安定化
DNA二本鎖切断を誘導するゼオシンでシロイヌナズナの根を処理すると、12時間後からMYB3R3-GFP融合タンパク質の蓄積が観察される。

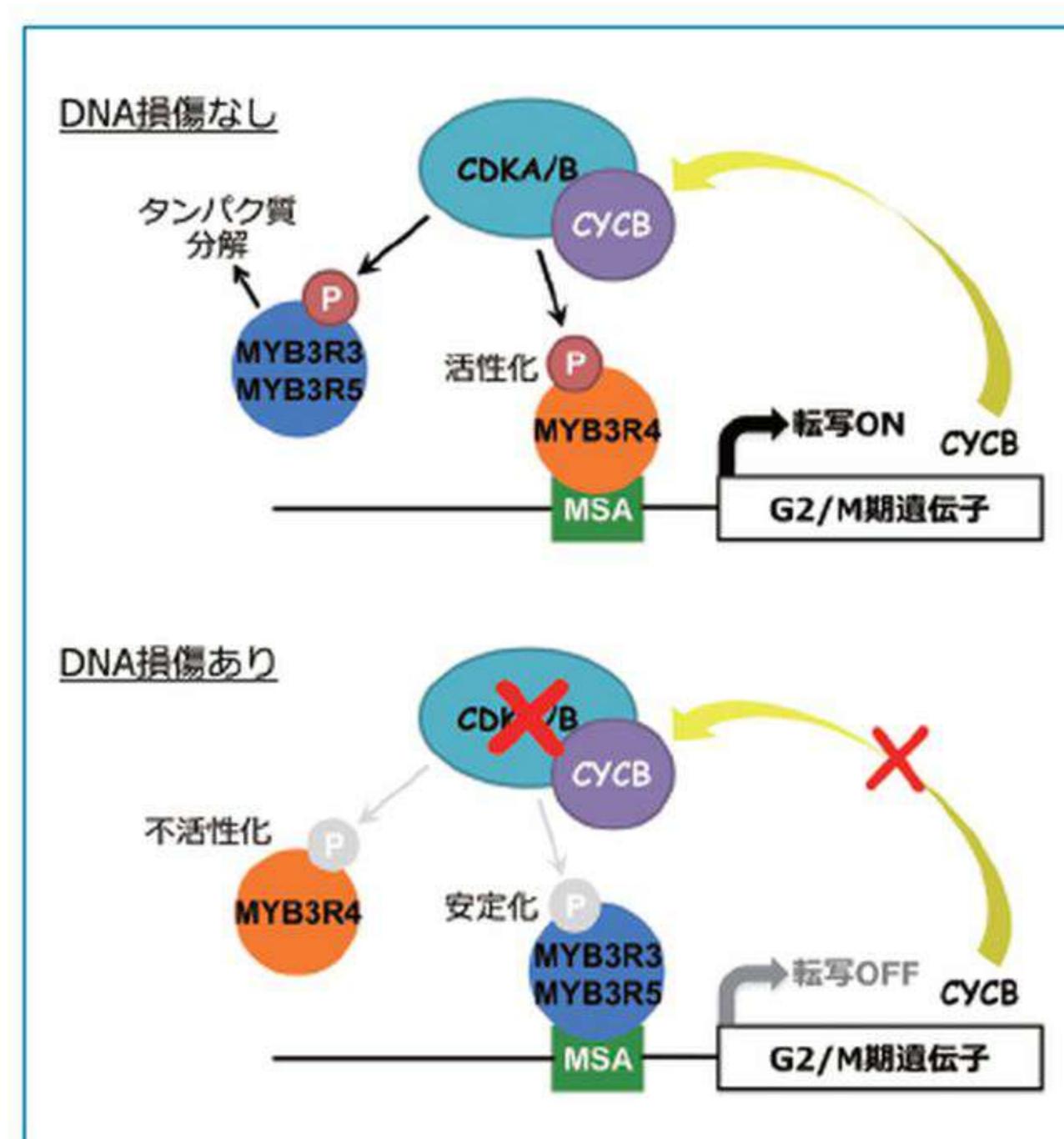
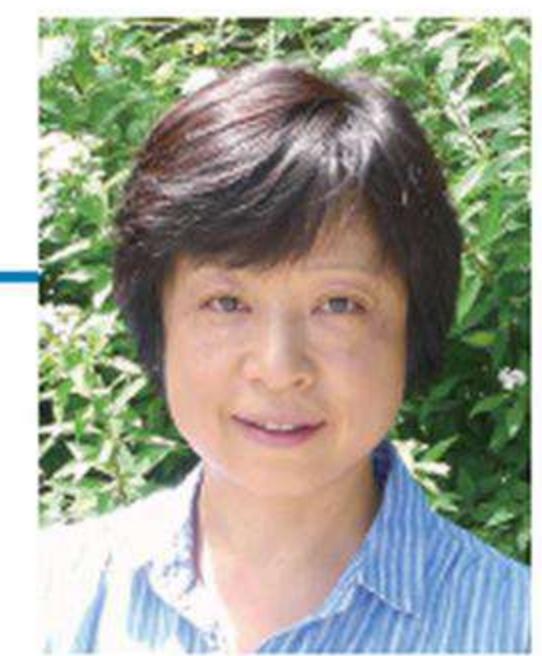


図2：DNA損傷によるG2期停止の分子機構
MYB3R4は転写活性化型、MYB3R3, MYB3R5は転写抑制型のMYB3R。CDKA/BはA型およびB型CDK。CYCBはサイクリンB。

植物の分枝を制御するメカニズムの解析

研究代表者：経塚 淳子（東京大学大学院農学生命科学研究所）



植物は枝分かれを繰り返しながら大きく複雑な形に育ちます。また、花も特殊化した枝です。植物が環境と調和して効率よく成育し、最適な繁殖を達成するために分枝（枝分かれ）パターンをコントロールすることが非常に重要です。枝分かれは葉の付け根につくられた芽（腋芽）が伸びたもので、腋芽はすべての葉の腋に形成されます。ところが、腋芽のすべてが枝に成長するわけではなく、腋芽は形成された後に休眠し、伸長するための条件が整うと休眠が解除されて伸長します。すなわち、植物は成長段階や環境などの情報を的確に読み取り、それに合わせて腋芽の状態（伸長・休眠）を柔軟に変化させます。つまり、腋芽の休眠は植物が環境を生き抜くために進化させた環境突破力なのです。腋芽成長の制御にオーキシンとサイトカイininが関わっていることはよく知られていました。また、最近、ストリゴラクトンが腋芽を休眠させるホルモンであることが報告されました。このように、腋芽の成長を制御するメカニズムの解明が急速に進んでいますが、なぜ、あるいはどのように芽の伸長が停止するのかは知られていません。そこで、私たちは腋芽の休眠を分子レベルで理解することを目的として研究を進めてきました。

解析には植物の生育状態を一定に保ち、腋芽の休眠を確実に解析するために、イネの水耕栽培実験系を使っています。腋芽が休眠を開始する際には腋芽全域で細胞分裂が停止し、腋芽はそれ以後伸長しません。休眠開始以後の腋芽を継続して観察したところ、伸長を停止した腋芽でも葉の枚数が増加する、すなわち腋芽の分裂組織（メリシステム）は新しい葉を分化させ続けていました。メリシステム活性の指標である *OSH1* 遺伝子の発現も維持されていました。興味深いことに、分化した葉の原基では細胞分裂が観察されましたが、その後、若い葉での細胞分裂は停止しました。したがって、腋芽の成長停止の原因は、メリシステムが活性を停止して葉が分化しないことではなく、形成された葉での細胞分裂の停止であると結論しました。また、植物を水耕栽培から土へ移植すると、休眠腋芽はすぐに成長を再開しました（図1）。若い葉での細胞分裂は移植後6時間以内に再開されました。これらの観察から、分化した葉での細胞分裂の停止が腋芽の伸長停止（休眠）の原因であり、休眠腋芽でもメリシステム活性が維持されているため、生育条件が好適になると葉での細胞分裂が再開し芽は迅速に生育を再開するという腋芽休眠の全貌を明らかにすることができます。

レーザーマイクロダイセクション/マイクロアレイ法に

より休眠開始/休眠解除に伴う腋芽での遺伝子発現変化を解析したところ、休眠開始/解除では多くの遺伝子が逆の発現変動を示すこと、アブシジン酸（ABA）とジャスモン酸（JA）関連遺伝子、リボソームタンパク質遺伝子、細胞周期制御遺伝子の発現変動が特徴的でした。

最終年度には、マイクロアレイデーターの総合的な解析を終了し、顕著な変動を示した遺伝子や特徴的な遺伝子の機能解析を完了する予定です。さらに、ストリゴラクトンの信号伝達の解析は腋芽休眠の総合的理理解には不可欠であることから、私たちのグループではストリゴラクトンの受容体である DWARF14 (D14) の機能に関する研究を進めてきました。これまでに、D14 が細胞間を移行することを明らかにしました。そこで、この細胞間移行が環境情報の分枝パターンへのインプットに貢献しているという可能性を検証します。

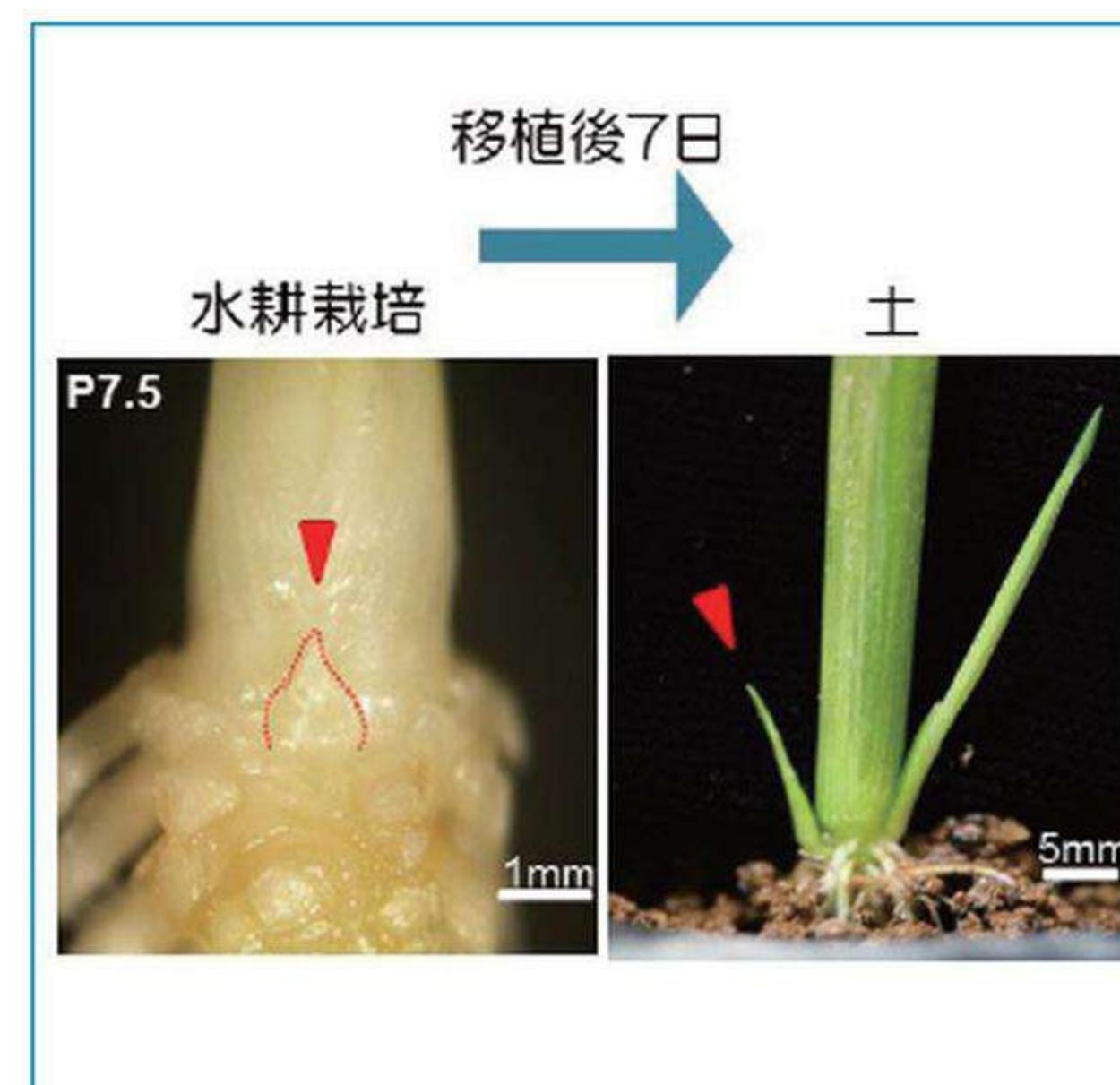


図1：腋芽休眠解除
植物を水耕栽培から
土に移すと若い葉での細胞分裂が再開し、
腋芽の伸長が開始した。
左：水耕栽培のイネ。
葉を取り除くと腋芽（赤矢頭、腋芽の輪郭を赤点線でなぞった）。
右：土に移して7日後。
休眠腋芽が伸長した（赤矢頭）。

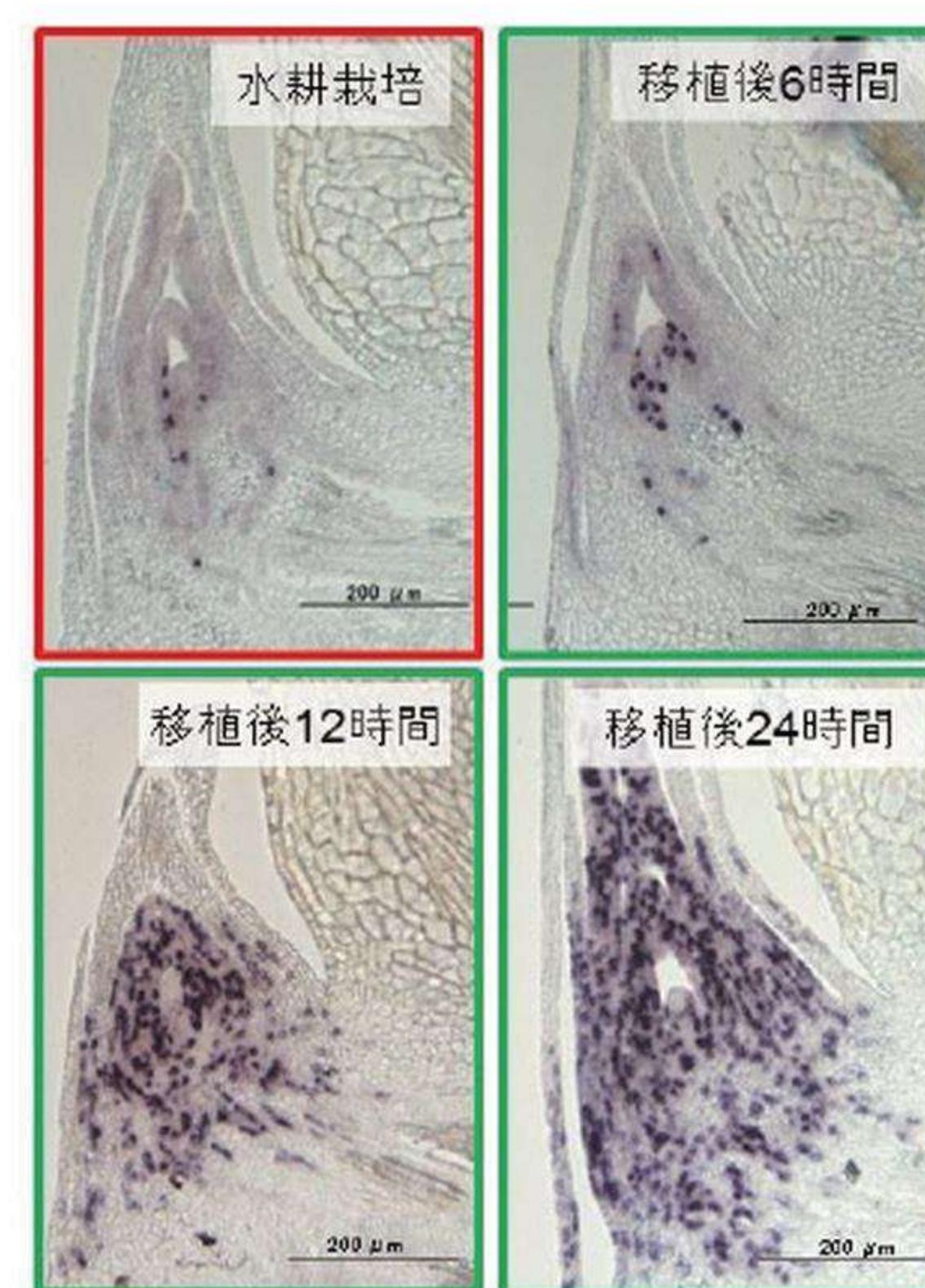


図2：休眠解除に伴う腋芽の若い葉での細胞分裂再開
水耕栽培、土に移植後6、12、24時間後の腋芽。
ヒストンH4遺伝子をプローブとしたin situハイブリダイゼーション。

環境変動に応答した植物の細胞・器官サイズ制御

研究代表者：杉本 慶子（理化学研究所環境資源科学研究中心）



植物の成長は光、温度、乾燥、栄養といった環境要因によって大きく影響を受けます。一般的に不良環境に生育する植物の器官成長は遅延、停滞しますが、最近の研究からこうした変化が受動的な成長阻害としてではなく、積極的な成長戦略として起きることが分かってきています（Braidwood et al., 2014）。私たちはこれまでに細胞の伸長成長を抑制する分子機構を明らかにしてきており、こうした能動的な成長制御が環境変動下での巧みな成長戦略の一環として機能するのではないかと考えています。

シロイヌナズナをはじめとする多くの植物では、細胞が増殖期から分化期へ移行するのに伴って、DNA複製と細胞分裂を交互に行う細胞分裂周期から、細胞分裂を伴わずDNA複製のみを行う核内倍加周期へ転換します。いったん核内倍加周期に移行した細胞は核内のDNA量を上昇させながら分化を続け、それに伴って細胞も伸長成長します。私たちは最近植物に特有なトライヘリックス型転写因子GTL1がanaphase-promoting complex/cyclosome(APC/C)のアクティベーターとして働くCCS52A1遺伝子の発現を低下させることによって核内倍加周期を終了し、その結果細胞成長を抑制することを見いだしました（Breuer et al., 2012, 2014）。GTL1遺伝子は植物の葉、根など主要な器官に発現しており、また過剰発現によってこれらのどの器官の細胞成長も抑制することが分かっています。一方でGTL1の機能を欠損した変異体の表現型は通常の生育条件下では葉の毛細胞に限られる事から、他の細胞種においては別の制御因子が冗長的に機能していることが予想されます。そこで今年度はGTL1と高い相同性を示すDF1遺伝子にも注目し、分子遺伝学的な解析を進めました。その結果、DF1遺伝子も過剰発現させた場合にはGTL1と同様の強力な細胞成長抑制作用を持つ事を発見しました。例えばシロイヌナズナの野生型の根毛は単一細胞からなり、通常500μm近くまで成長しますが、根毛細胞で特異的に遺伝子発現を誘導する事の出来るEXPANSINプロモーターを用いてGTL1もしくはDF1を過剰に発現させると、根毛の成長が著しく抑制されます（図1）。また逆にGTL1とDF1を両方欠損したgtl1 df1二重変異体においては、根毛成長が抑制されず、最終的に野生型の二倍以上の長さにまで成長することから、根毛においてはGTL1とDF1が協調的に細胞成長を抑制することが分かりました。これらの結果は、GTL1とDF1の量を変化させるだけで根毛の成長を促進したり、抑制することが出来る事を示しています。この仕組みは環境条件の変化によって根毛成長を調節するために利用されている可

能性があり、今後はその分子機構を解明していきたいと考えています。

GTL1、DF1それぞれの単独欠損変異体は野生型と同様の器官成長をするのに対し、gtl1 df1二重変異体は地上部の器官成長にも異常がみられることが見いだしました（図2）。これは、GTL1とDF1が植物の器官成長制御に広く関与することを示しています。またこれまでの遺伝学的解析からこうした器官成長制御にはCCS52A1遺伝子ではなく、新規の下流遺伝子の発現調節を介することも見えてきました。そこで現在はGTL1、DF1それぞれについて全ゲノムクロマチン免疫沈降解析を行い、GTL1とDF1が直接結合する下流遺伝子の網羅的な同定を進めています。今後は、GTL1やDF1とこれらの下流遺伝子との機能関係を検証し、植物の器官成長の多面的な制御機構を明らかにしていく予定です。

Breuer C, Braidwood L, Sugimoto K. (2014) Endocycling in the path of plant development. *Curr. Opin. Plant Biol.* 17: 78-85.

Braidwood L, Breuer C, Sugimoto K. (2014) My body is a cage: Mechanisms and modulation of plant cell growth. *New Phytol.* 201: 388-402.

Noir S, Bomer M, Takahashi N, Ishida T, Tjir-Li T, Balibar V, Shanahan H, Sugimoto K, Devoto A. (2013) Methyl-jasmonate controls leaf growth by repressing cell proliferation and the onset of endoreduplication while maintaining a potential stand-by mode. *Plant Physiol.* 161: 1930-1951.

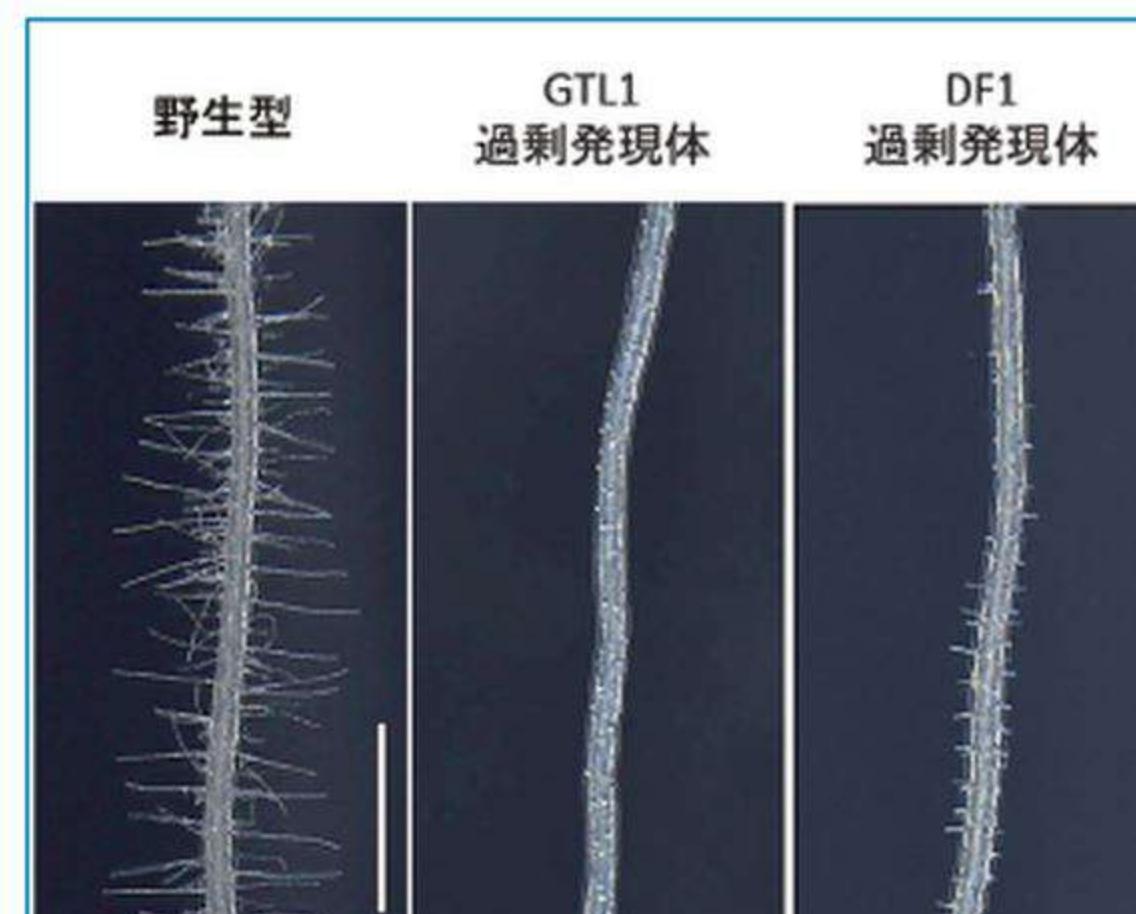


図1: GTL1遺伝子とDF1遺伝子は共に根毛細胞の成長を抑制する。シロイヌナズナの根毛細胞は最終的にほぼ同じ長さにまで成長する。根毛細胞で特異的に遺伝子発現を誘導するEXPANSINプロモーターを用いてGTL1、DF1遺伝子をそれぞれ発現させると、細胞成長が著しく抑制される。

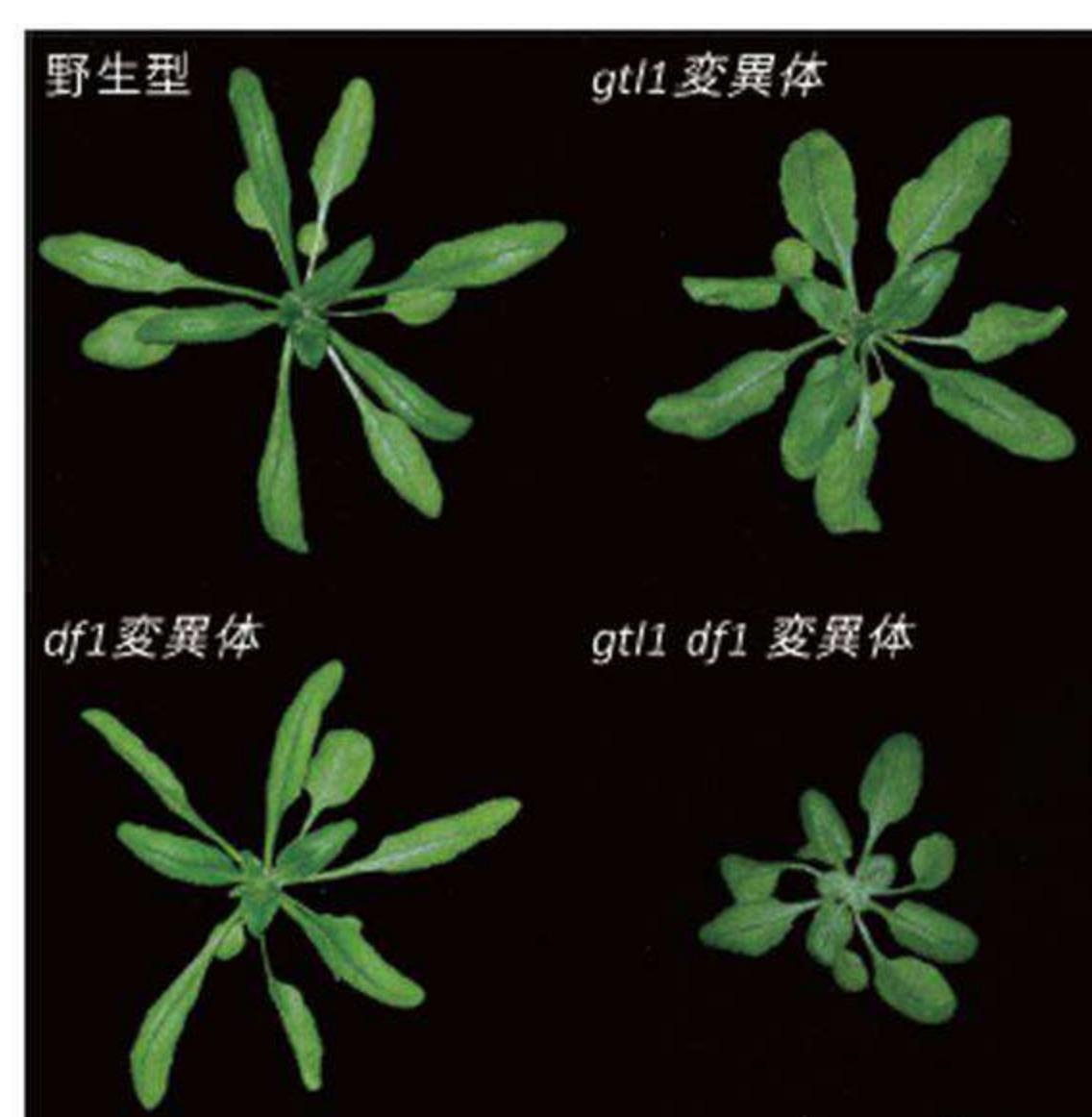


図2: GTL1遺伝子とDF1遺伝子は協調して植物の器官成長を制御する。GTL1、DF1それぞれの単独欠損変異体(gt1変異体、df1変異体)は野生型と同様の成長を示すのに対し、両方の遺伝子を欠損した二重変異体(gt1 df1変異体)は成長異常を示す。

植物システム制御の数理モデリング

研究代表者：佐竹 晓子（北海道大学大学院地球環境科学研究院）



本研究課題では、数学モデルとコンピューターシミュレーションを用いて、植物個体の成長生存および繁殖戦略の分子メカニズムを明らかにすることを目的としています。これまで概日時計による巧みなデンプンマネジメントの数理モデルや、温度変動環境下における開花時期予測手法の開発を行ってきました (Satake et al., 2013)。ここではH25年度の成果として、イネの玄米登熟モデルを用いた分析について、報告します。

イネの玄米数や大きさを制御する遺伝子情報をもとに、収量の高い品種を作出するための育種研究が、近年盛んに行われています。しかし、光合成能や成長期間（ソース能）は固定したまま玄米数や大きさ（シンク能）を増加させると、各玄米の登熟度が低下し、総収量が減少することが報告されています。数理モデルによってソース能とシンク能に依存した玄米登熟度を予測できれば、総収量を最大化するイネ穂構造を数理モデルによって提案することが可能になります。そこで、我々はイネのショ糖転流と玄米登熟を捉えた師管栄養輸送モデルを開発しました（計画班員：山谷博士、芦劔博士との共同研究）。

師部におけるショ糖転流の駆動力は、ショ糖濃度勾配によって生じる膨圧差によって生じると考える圧流説が現在支配的です。本研究ではこの圧流説を採用し、ソース葉と複数のシンク（玄米）が師管（エッジ）で連結されたグラフとして複合的師管ネットワークをモデル化し、各ソースとシンクにおけるショ糖ダイナミクスを離散空間常微分方程式系によって記述しました（図1）。収量を最大化する玄米配置を

探索するために、玄米数は固定し玄米配置のみが異なるイネ穂ネットワークを仮想的に3種類作出し、ネットワーク間で収量比較を行いました。その結果、一次枝梗のみあるいは少数の二次枝梗を発達させたネットワークにおいて高い収量が予測されましたが、三次枝梗まで発達させたネットワークでは未熟な玄米が認められ収量は改善されません（図2）。また、高い収量が予測されたイネ穂ネットワークでは、ネットワーク上の全ての玄米が均質な登熟動態を示すものでした。ソース能を増加させた場合にも同様の結果が得られたことから、ソース能とシンク能に加え、ソースと複数のシンクを結ぶ師管ネットワークに依存したショ糖転流の効率性（転流効率）が収量增加に重要な役割を果たすことを意味しています。

H26年度は、昨年度に引き続き師部輸送モデルを花成シグナルであるフロリゲンの輸送動態に応用し、花成に伴った葉や繁殖器官への資源分配の変化を再現し、その適応的意義を明らかにします（計画班員：木下博士との共同研究）。

Satake A, Kawagoe T, Saburi Y, Chiba Y, Sakurai G, Kudoh H. (2013) Forecasting flowering phenology under calimte warming by regulatory dynamics of flowering-time genes. *Nature Commun.* 4: 2303.

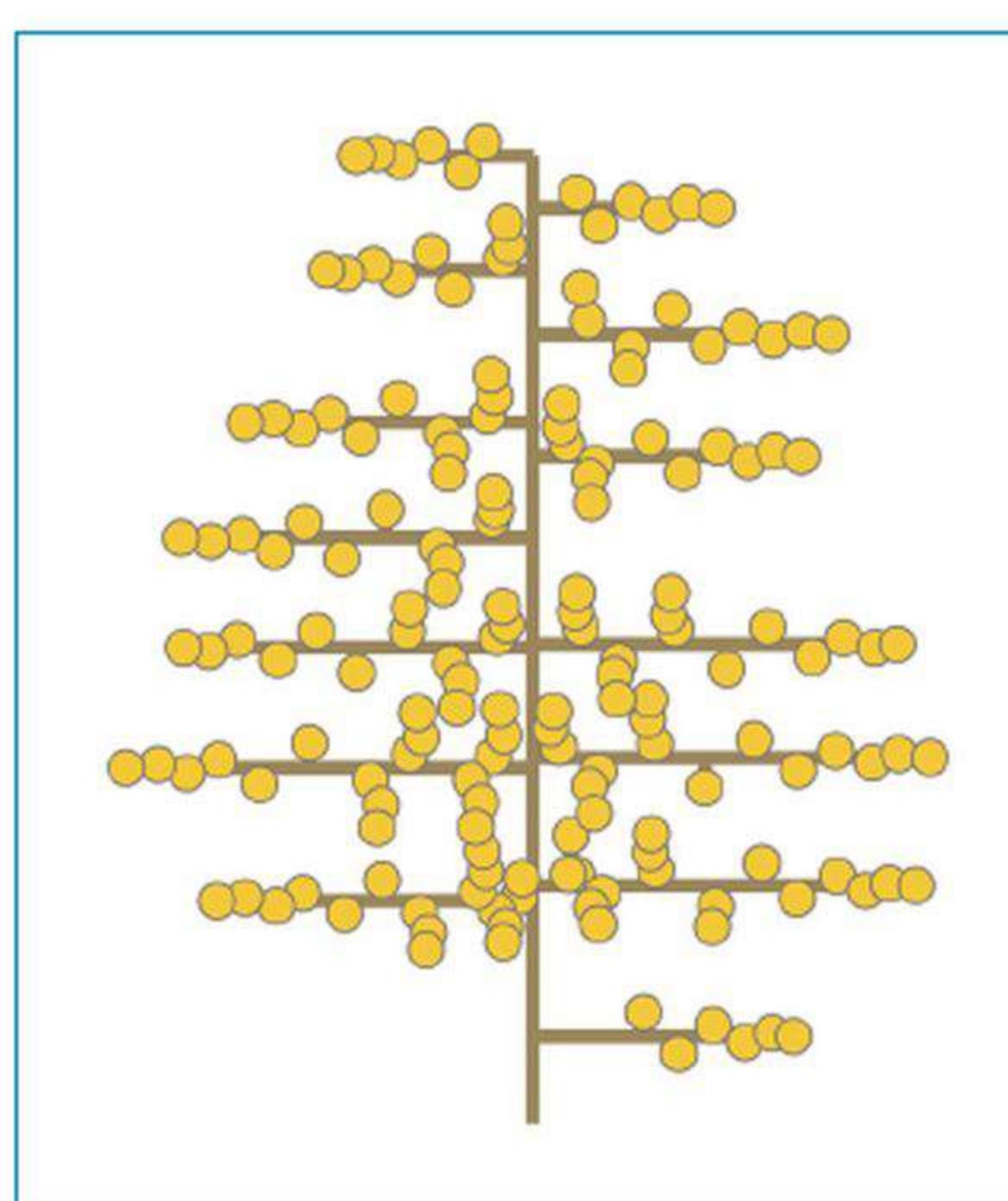


図1：コシヒカリの穂構造を用いて玄米登熟を再現した結果

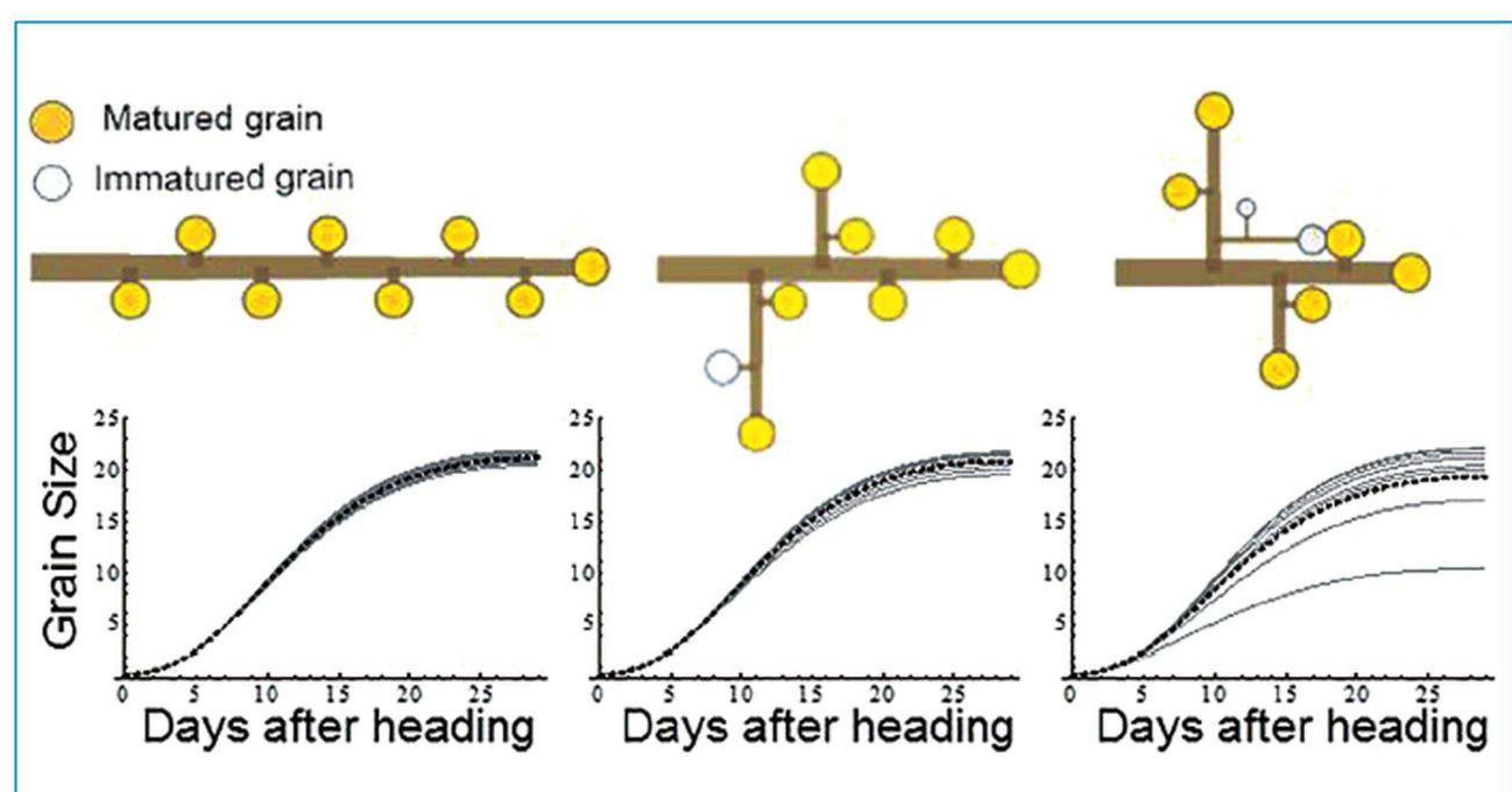


図2：3種類の玄米配置ネットワークで予測された登熟プロセス
実線は各玄米のサイズ変化を表しており、点線はその平均値 (mg)。

プロテオームによる環境変動に応答するSUMO化タンパク質の解析

研究代表者：石田 喬志（熊本大学自然科学研究科）

タンパク質の翻訳後修飾は細胞のふるまいを制御する役割を担う重要な分子メカニズムです。SUMO (Small Ubiquitin-related modifier) は真核生物に保存された低分子ペプチドで、これまでの研究から個体発生プログラムの制御や種々の環境ストレス応答、病原菌の感染応答に関与し植物の安定的な生長を下支えしていることが知られています。しかし、植物SUMOの研究は発展途上であり、より詳細な解析が期待されています。

私達はこれまでの研究で、植物細胞からSUMO化修飾されたタンパク質を精製・同定する手法の開発を行ってきました。新学術領域「植物環境突破力」では、この手法の改良に取り組み、より高効率・高純度のSUMO化タンパク質精製を可能とする組換え植物や培養細胞系統を作出してきました。今後は、新規開発系統を活用した研究の展開を予定しています。各種ストレス条件や生長に応じて変動するSUMO化タンパク質を網羅的に同定し、さらに、この中から直接的に生長制御へつながるものを見抜く計画です。悪条件に

対応し、その中でも安定的な生長を実現するために植物が作り上げてきた分子メカニズムに迫ることを目標としています。これにより、SUMOという視点から植物がどのように細胞機能を変化させてその生長を実現させているかを明らかにしていきたいと考えています。

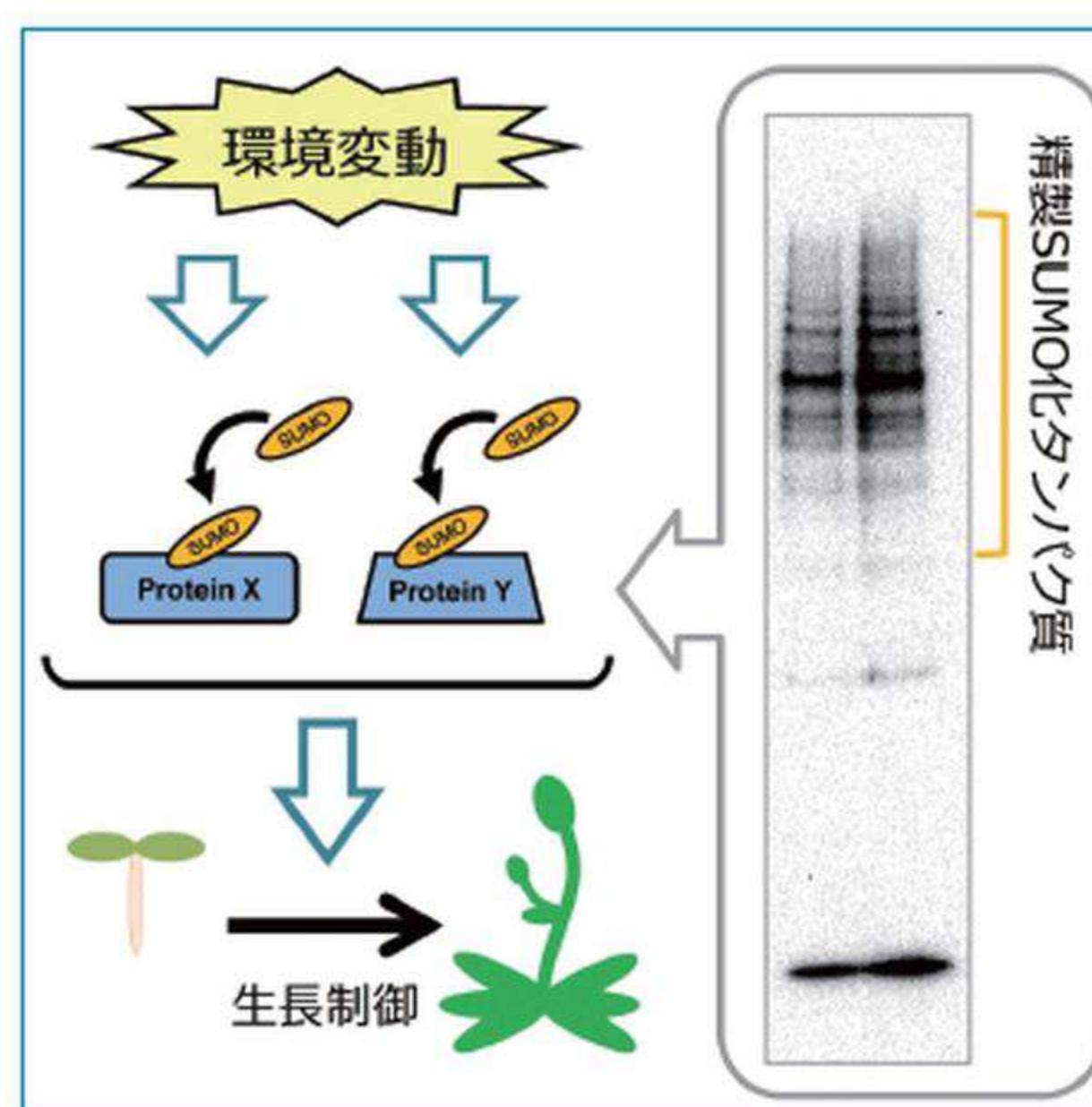


図1：植物の環境応答と生長制御へのSUMOの関与。
SUMOは様々な外部刺激に応答してタンパク質の翻訳後修飾を行い、これによって植物は安定的な生長を遂げることができる。私たちは環境変動によって変化するSUMO化タンパク質を精製し、詳細な解析を行うことで植物が持つ生長制御メカニズムを解明することを目指している。

植物の栄養飢餓とオートファジー

研究代表者：石田 宏幸（東北大学大学院農学研究科）

独立栄養生物である植物にとって、同化栄養素やエネルギーの体内での効率利用・リサイクルは、栄養欠乏や光合成が制限されるストレス環境下での生存戦略の一つとして重要です。私たちは、真核生物に普遍的に備わる細胞自己分解システム「オートファジー」が、様々なストレス環境下での植物の突破力発現に果たす役割について明らかにしようと研究を進めています。植物の葉では、同化窒素の多くが葉緑体に分配され Rubisco などのタンパク質として光合成を担っています。私たちは、窒素のリサイクル機構として重要な老化葉における Rubisco の分解に、オートファジーが関与していることをシロイヌナズナで明らかにしました。またイネのオートファジー欠損変異体 (*Osatg7-1*) では、老化葉におけるタンパク質の分解が遅延し、個体内の窒素転流が抑制されていることがわかりました。*Osatg7-1* では、低窒素栄養条件になるほど野生型に比べバイオマスや窒素利用効率が低下しており、オートファジーを介した窒素リサイクルがイネの成長に重要な役割を果たしていることが明らかとなりまし

た。今後は、イネについても窒素以外の栄養欠乏や光合成制限下での生存に対するオートファジーの役割について解析を進めていく予定です。

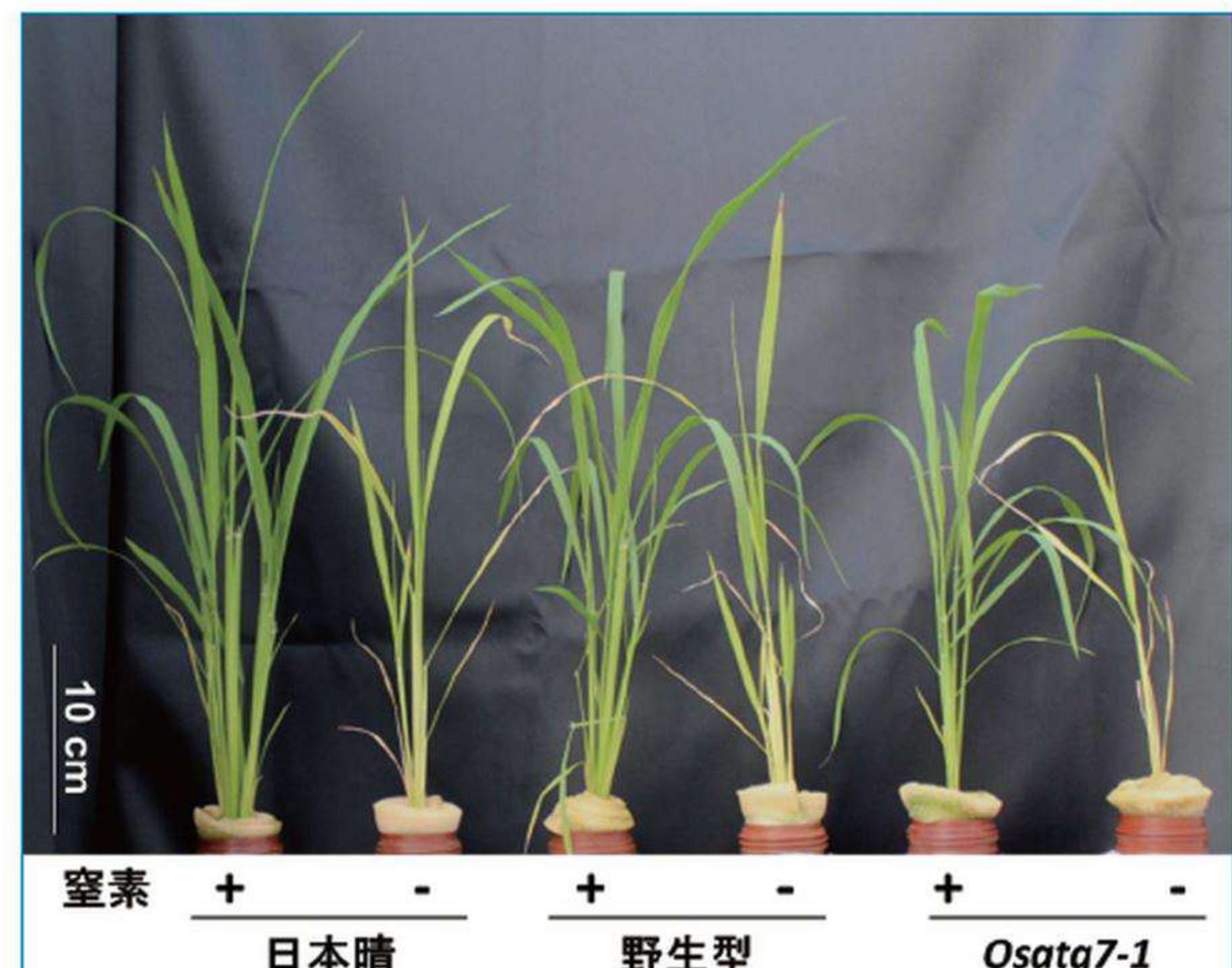


図1：窒素欠乏条件下でのイネオートファジー欠損変異体 (*Osatg7-1*) の成育

環境ストレス活性型転写因子による植物のゲノム変化と環境適応

研究代表者：伊藤 秀臣（北海道大学大学院理学研究院）

環境ストレスは遺伝子や転写因子（トランスポゾン）の発現に影響を与えることが報告されています。“動く遺伝子”トランスポゾンは様々な生物に広く存在しゲノムの主たる構成要素となっていますが、多くのトランスポゾンは遺伝子間領域やヘテロクロマチンに存在し不要な因子と考えられてきました。ところが、近年トランスポゾンがゲノムの安定化に重要な働きをしていること、近傍の遺伝子の発現を調節していることなどが報告されるにつれその重要性が明らかになってきました。このことは環境の変化に伴って活性化したトランスポゾンがゲノム構造の変化や近傍の遺伝子発現に変化をもたらし、その結果生物種に多様性を生みだす可能性を示唆しています。私たちは、環境ストレスが植物に与える影響について「ゲノム構造の変化と環境適応」という側面からアプローチし、ストレス条件下で活性化するトランスポゾンとそれを制御する宿主側の因子の解析を行うことにより大地・大気環境の変動に対処するために植物がもつ巧妙な生存戦略について理解しようとしています。本研究では、私たちが同定

した“高温ストレスで活性化するトランスポゾン”を用いて環境ストレスにより活性化したトランスポゾンと宿主ゲノムにおける遺伝的なゲノム変化とエピジェネティックな変化を総合的に理解する試みを行っています。私たちが現在までにおこなった研究結果から、高温ストレスで転写したトランスポゾンは、宿主植物の子孫集団の中でストレス耐性を獲得した個体を誕生させることができました。この研究で期待される成果は、環境ストレス耐性作物作成への応用も可能な大変重要な研究課題であると考えられます。

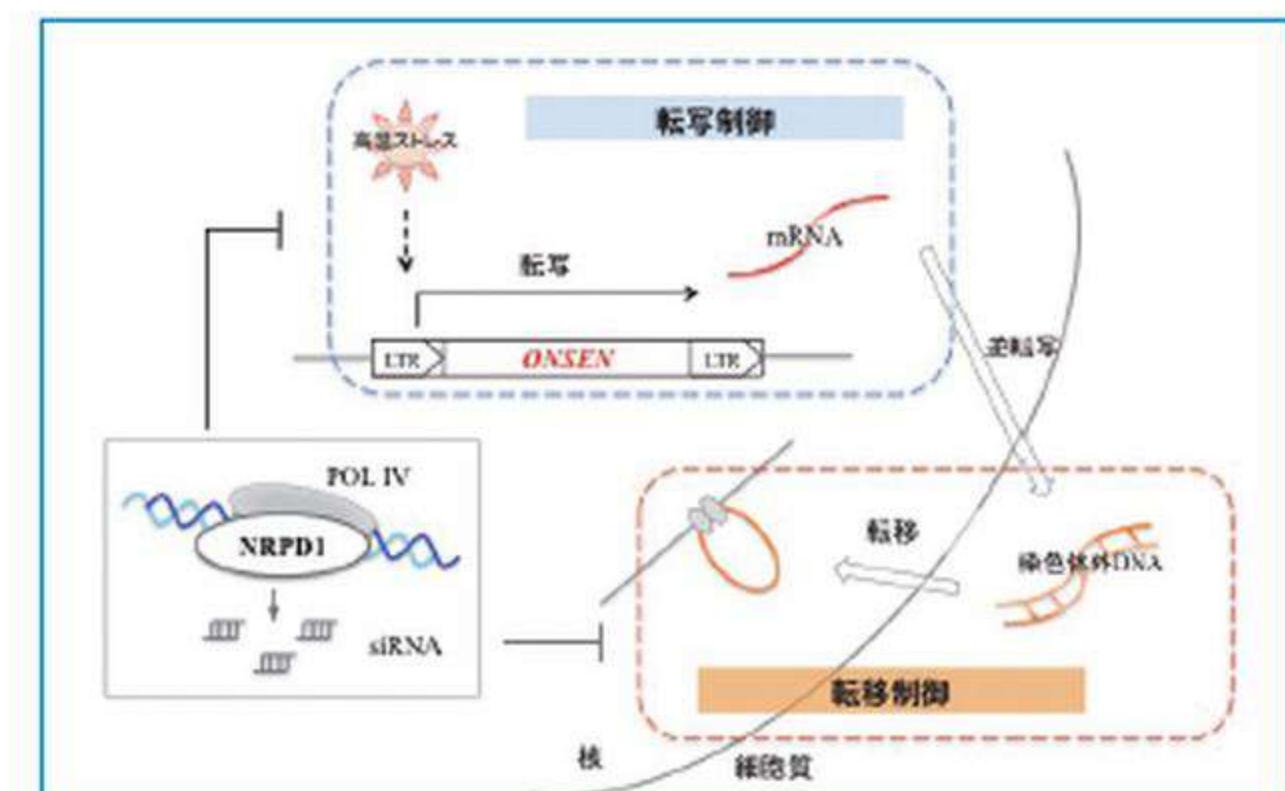


図1：高温ストレスで活性化するトランスポゾンONSENの転写及び転移活性モデル。ONSENの活性化は植物特異的に保存されているRNAポリメラーゼ(POLIV)を介した経路により生成される小分子RNA(siRNA)により制御されている。

核酸塩基代謝の多機能性とストレス適応戦略における代謝中間体の役割解明

研究代表者：坂本 敦（広島大学大学院理学研究科）

固着生活を営む植物は、多様で複雑な代謝系を駆使し、変動環境への適応や過酷環境下の生存を図っています。本研究では、複数の生理機能を具える單一代謝の多機能性に焦点をあて、生育環境の変化に応じて代謝の役割を合目的に使い分ける強かな植物の環境突破戦略の実態に迫ります。私たちはその具体例として、植物三大栄養素の1つである窒素の体内リサイクルに働く核酸塩基の分解代謝が、乾燥などのストレスに対する適応にも機能することを見出しました。そのメカニズムとして、ストレス条件下で蓄積する代謝中間体アラントインが、アブシジン酸などの植物ホルモンの産生を亢進し、遺伝子レベルでストレス応答を惹起することを明らかにしました(Watanabe et al., 2014a)。一方、植物がこの代謝中間体を作れなくなると、乾燥や活性酸素への感受性が高まることも示しました(Watanabe et al., 2014b)。これらの研究から、代謝中間体の蓄積という一見阻害的な生理現象に隠された、代謝の多機能性に基づく巧妙な植物のストレス適応機構を明らかにしつつあります。このように、私たちは代謝機能に秘められた未開拓で

植物ならではの生存戦略の解明を目指しています。

Watanabe S, Matsumoto M, Hakomori Y, Takagi H, Shimada H, Sakamoto A. (2014a) The purine metabolite allantoin enhances abiotic stress tolerance through synergistic activation of abscisic acid metabolism. *Plant Cell Environ.* 37: 1022–1036.

Watanabe S, Kounosu Y, Shimada H, Sakamoto A. (2014b) Arabidopsis xanthine dehydrogenase mutants defective in purine degradation show a compromised protective response to drought and oxidative stress. *Plant Biotechnol. in press.* doi: 10.5511/plantbiotechnology.14.0117a

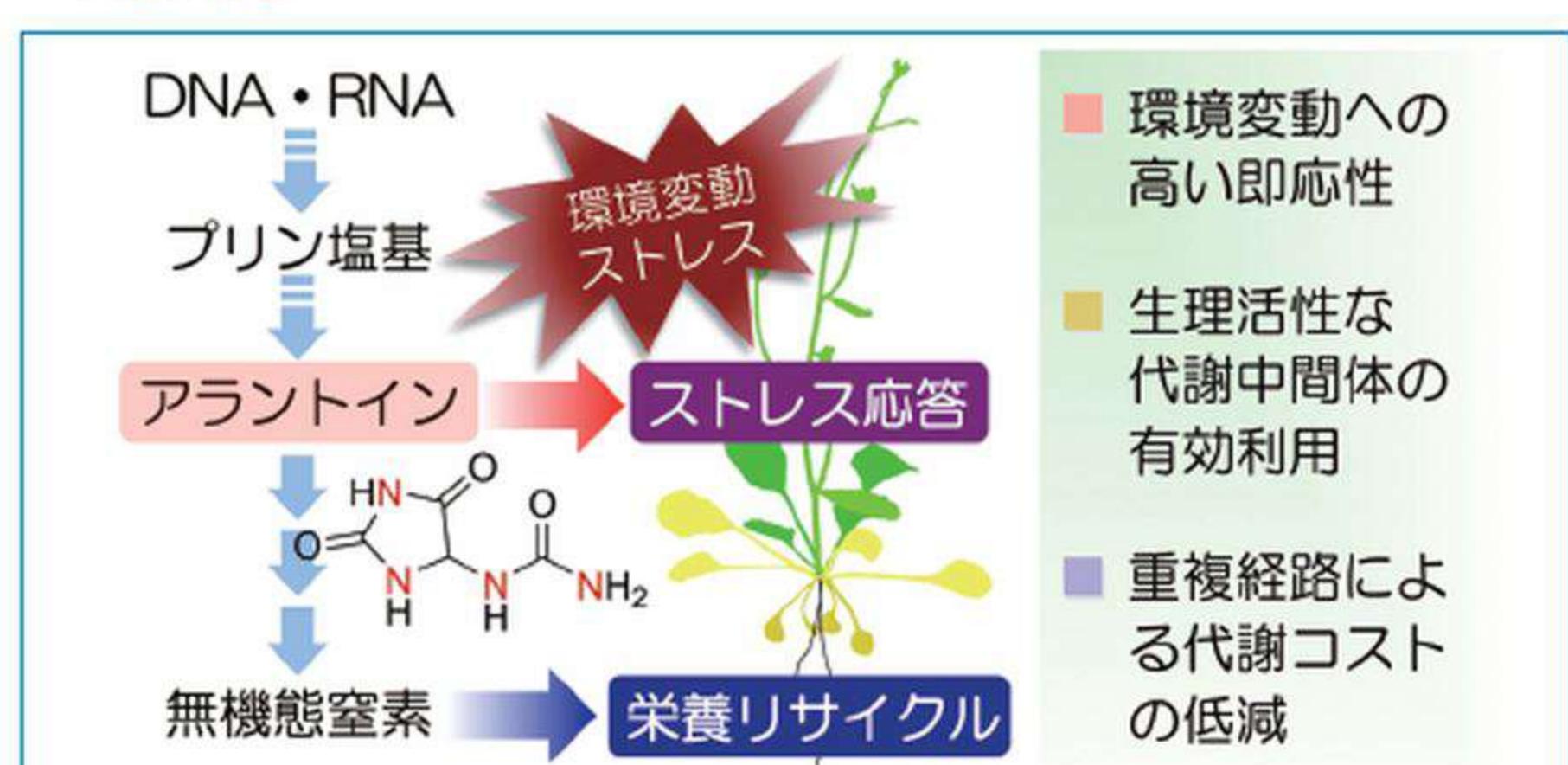


図1：核酸塩基（プリン塩基）の分解にみられる代謝の多機能性とストレス適応におけるその生理学的意義

環境シグナルを統合制御する新規転写因子 VOZ に関する研究

研究代表者：佐藤 雅彦（京都府立大学生命環境学部）

VOZ (VASCULAR PLANT ONE-ZINC FINGER) 1/2 は、非生物学的ストレスと生物学ストレスに対する遺伝子発現応答を制御する機能があることを、現在までの研究によって明らかにしています。本研究課題では、VOZ が環境シグナルをどのように感知し、下流の遺伝子を制御しているか明らかにすることを目的としています。昨年度は、マイクロアレイ解析によって、*VOZ1*, *VOZ2* ともに登熟時の種子で発現が大幅に上昇していることを明らかにしました。シロイヌナズナ *voz1voz2* 二重変異体と野生型株の種子を比較したところ、野生型株と比較して、細長く、更に種皮の色が薄くなっていました。*voz1voz2* 二重変異体の発芽率を野生型株と比較したところ、MS 培地にショ糖を添加した状態では、発芽率に差はないものの、ショ糖を添加していない MS 培地では、*voz1voz2* は、発芽直後の成長が著しく阻害されました。更に *voz1voz2* 種子では、2S アルブミン含有量が、大幅に減少しており、ショ糖がない条件での発芽直後の成長阻害は、登熟時の種子貯蔵タンパク質の発現の減少

によるものであることが示唆されました。今後は、VOZ が、種子登熟時に 2S アルブミンの発現を制御しているか否かについて解析を進めてゆく予定です。

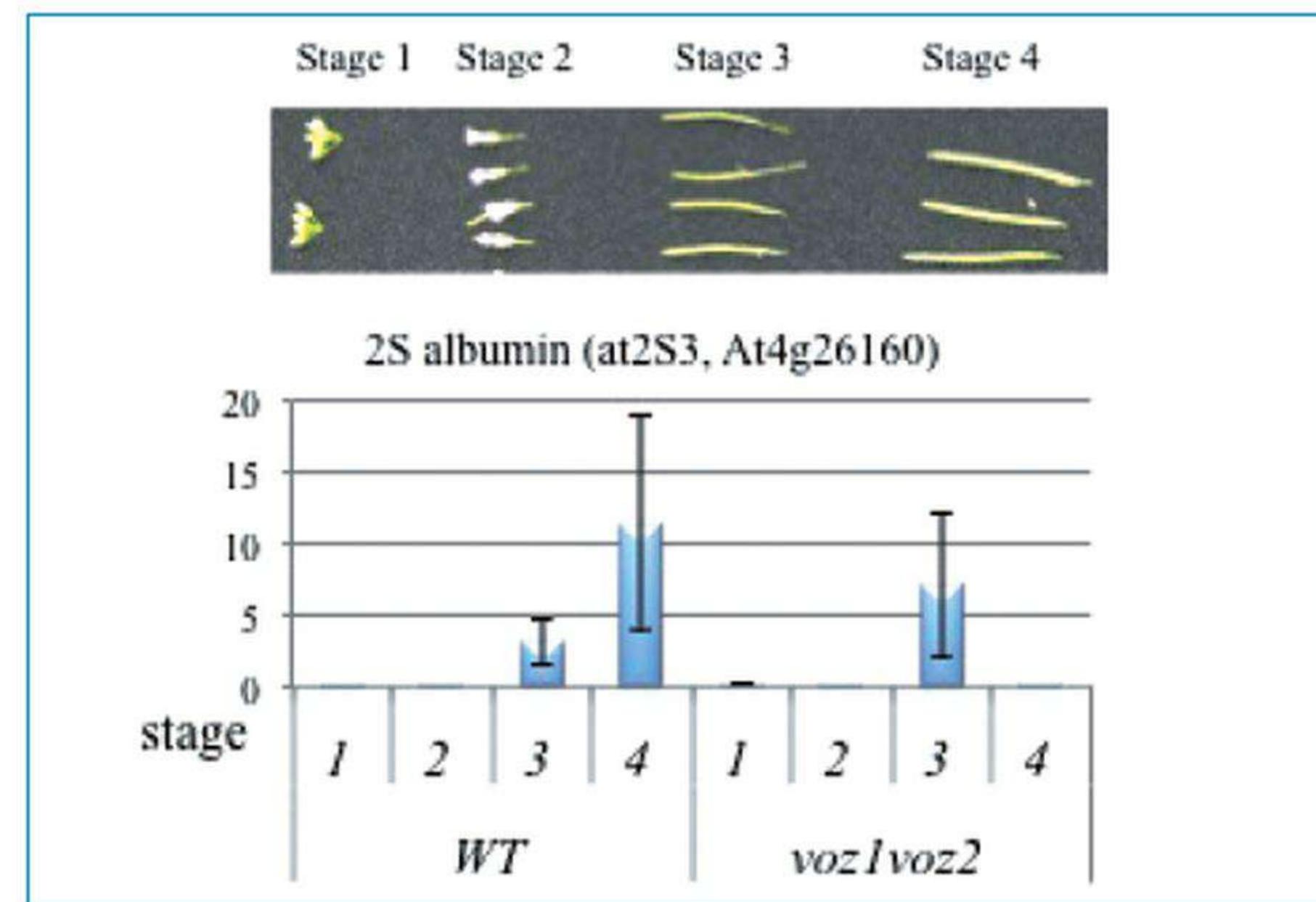


図1：シロイヌナズナ種子の登熟時における 2S アルブミン遺伝子の発現
voz1voz2 二重変異体では、種子の発達の最終段階で 2S アルブミン (at2S3, At4g26160) の発現が極度に低下している。

環境ストレスにおける脂質転換と環境順応力

研究代表者：下嶋 美恵（東京工業大学バイオ研究基盤支援総合センター）

植物は、環境変動に応じてその脂質組成を大きく変化させ、ストレスに適応しようとしますが、近年、この“環境ストレスと脂質転換”はより多面的であり、植物は環境ストレスに順応するために巧妙に脂質転換を調節していることがわかつてきました。本研究は、植物の進化も考慮しながら、脂質転換による環境ストレス順応のメカニズムの全容を解明することを目的としています。植物葉緑体およびシアノバクテリアを構成する主要脂質はガラクトースを含む糖脂質モノガラクトシルジアシルグリセロール (MGDG) ですが、植物とシアノバクテリアでは MGDG 生合成経路が異なります。植物では、ジアシルグリセロール (DAG) から MGDG が生成されますが、シアノバクテリアでは、まずモノグルコシルジアシルグリセロール (MGlcDG) が生成され、グルコース部分の異性化により MGDG が生成されます（図1）。最近の我々の研究により、シアノバクテリア型 MGDG 合成経路の代わりに、植物型 MGDG 合成経路を導入したシアノバクテリア形質転換体では低温ストレス耐性が著しく低下している

ことがわかりました (Yuzawa et al., 2014)。このことから、膜の脂質組成だけでなく、脂質生合成経路そのものが、植物やシアノバクテリアが環境ストレスに適応する上で重要な役割を担っている可能性が示唆されました。

Yuzawa Y, Shimojima M, Sato R, Mizusawa N, Ikeda K, Suzuki M, Iwai M, Hori K, Wada H, Masuda S, Ohta H. (2014) Cyanobacterial monogalactosyldiacylglycerol-synthesis pathway is involved in normal unsaturation of galactolipids and low-temperature adaptation of *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochim. Biophys. Acta.* 1841: 475-83.

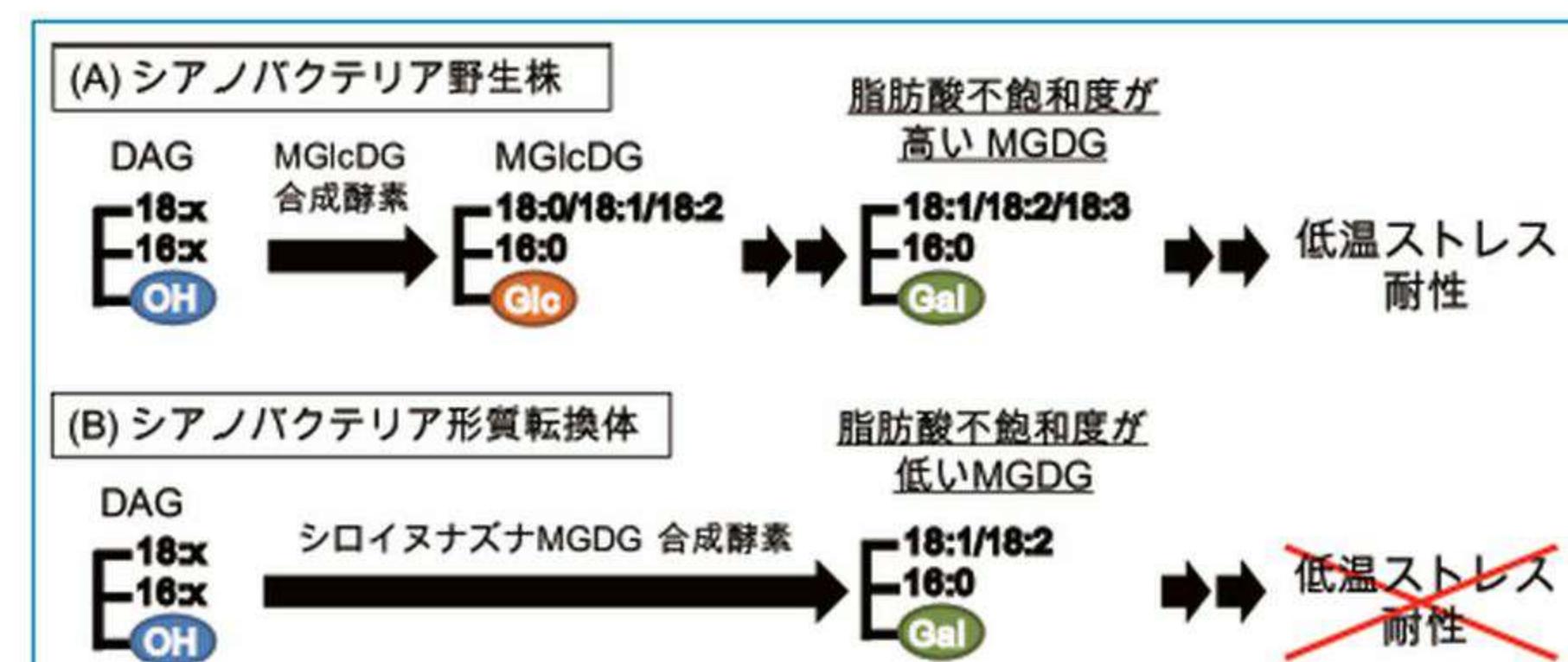


図1：シアノバクテリアにおける糖脂質生合成経路の違いと低温ストレス耐性
(A) シアノバクテリア (野生型)、(B) シアノバクテリア型糖脂質合成経路の代わりに植物型糖脂質合成経路を導入したシアノバクテリア形質転換体

ヒストン修飾を介した植物の乾燥ストレス適応機構の解析

研究代表者：関 原明（理化学研究所環境資源科学研究センター／横浜市大）
連携研究者：金 鍾明（理化学研究所環境資源科学研究センター）

地球規模の環境劣悪化に対応するため、劣悪環境下でもより多くの収穫が期待できる作物の開発は将来につながる重要な課題です。

私たちはこれまでに、1) シロイヌナズナのヒストン脱アセチル化酵素 HDA6 の変異株が酢酸発酵経路の活性化を通して乾燥ストレスに対して耐性を示すこと、2) 比較的高濃度の酢酸を直接シロイヌナズナに与えるだけで著しい乾燥ストレス耐性を付与できること、を明らかにしています。このことは、「酢酸」が、植物の乾燥応答の key 因子の一つであり、植物が環境変動を突破し、生存するために機能することを明らかにした初めての成果です。また、昨年度の解析から酢酸でシロイヌナズナを処理すると約 1,800 個の遺伝子の発現が誘導されることを明らかにしています。

本研究では、*hda6* 変異株における乾燥ストレス耐性獲得機構の解明を目指してさらにトランスクリプトームの詳細な解析を続けます。そして、これまでに得られた研究成果を原著論文として発表します。また、班員との共同研究(高速シーケンサー等を用いた解析)を通して本領域のさらなる発展にも貢献していきたいと思っています。

ケンサー等を用いた解析)を通して本領域のさらなる発展にも貢献していきたいと思っています。

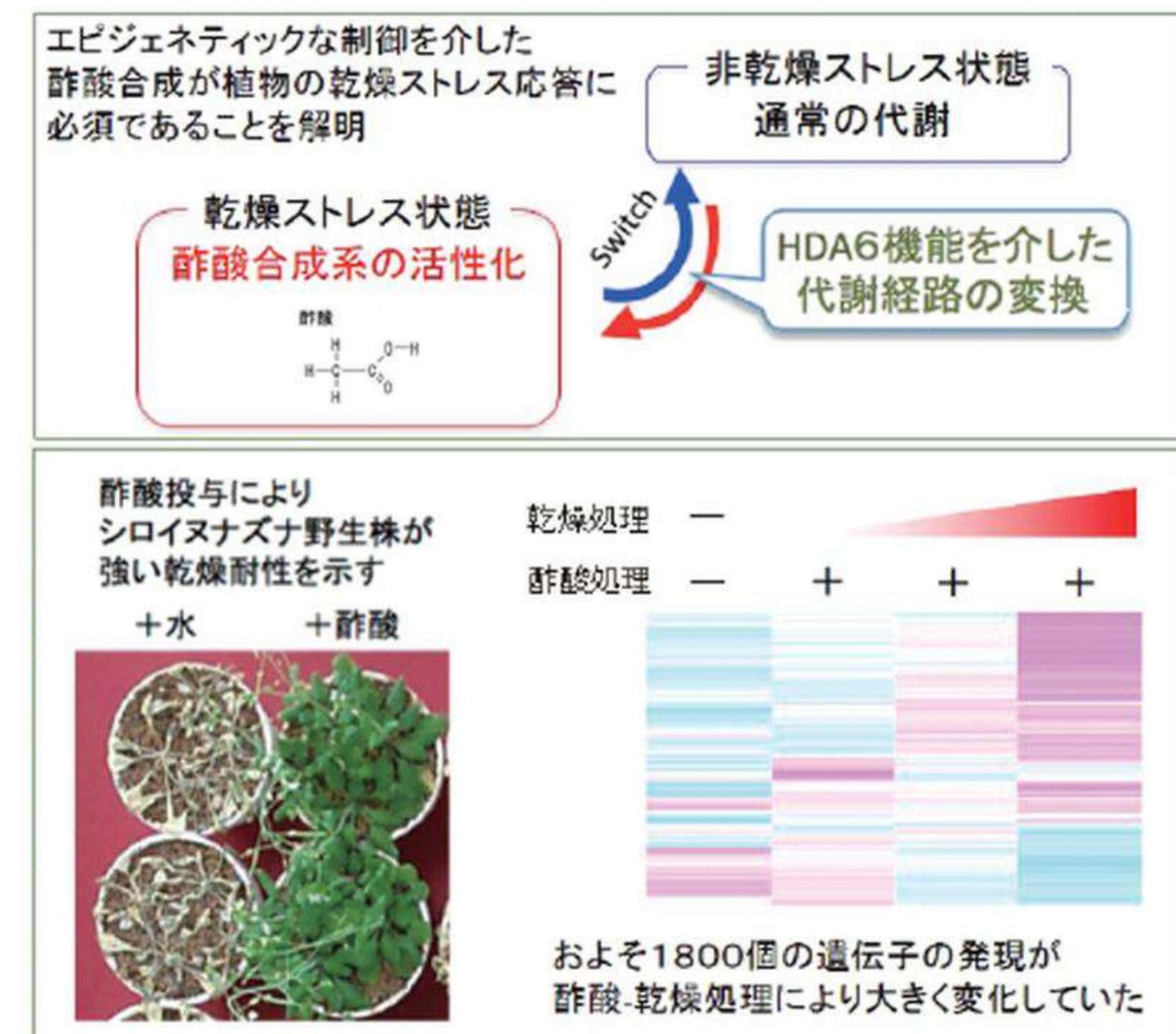


図 1：植物の乾燥ストレス耐性獲得には HDA6 により直接制御される酢酸合成経路の活性化が重要である。

コケ植物の変水性制御に関わる分子機構の解析

研究代表者：竹澤 大輔（埼玉大学大学院理工学研究科）

蘚類、苔類などのコケ植物は、組織内外の水ポテンシャルを平衡化する「変水性」により高い脱水耐性を発揮し、厳しいストレス環境を克服しています。本研究ではコケ植物の変水性の制御におけるアブシジン酸 (ABA) の役割と、ストレス応答の分子機構を明らかにすることを目的としました。ABA は種子植物において乾燥や低温応答に関わる植物ホルモンですが、コケ植物における機能は十分に解明されていません。昨年度は蘚類ヒメツリガネゴケの ABA 合成欠損株および ABA 非感受性変異株を用いて、高浸透圧耐性や乾燥耐性における ABA の役割を解析しました。ABA 合成欠損株では、野生株と比べて高浸透圧に対する応答が低下し、高浸透圧により野生株で誘導される乾燥耐性や凍結耐性がおこりませんでした。また、ABA 非感受性変異株の解析では、原因となる遺伝子 (*PpPAR1*) の候補を同定し、変異株に野生型 *PpPAR1* 遺伝子を導入することで、ABA 応答的な凍結耐性を回復することができました(図 1)。今後は *PpPAR1* にコードされるタンパク質の調節機能を解析するとともに、他の変

異株についても解析を進め、乾燥や高浸透圧、低温特異的な応答に関わる調節機構を明らかにしたいと考えています。

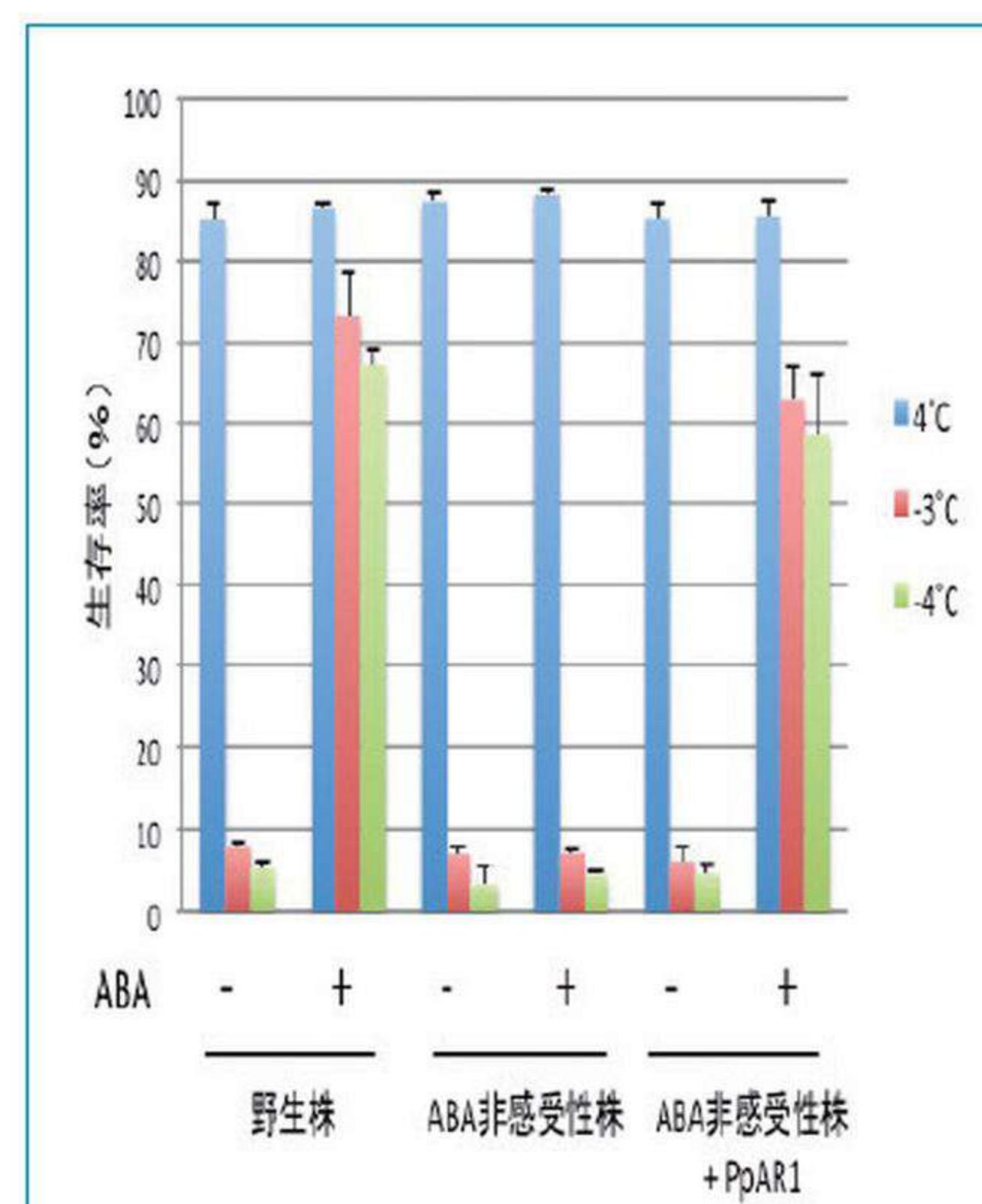


図 1：ヒメツリガネゴケの ABA 応答における *PpPAR1* 遺伝子の役割
野生型 *PpPAR1* 遺伝子を導入した ABA 非感受性変異株では、ABA 処理により誘導される凍結耐性が回復した。

耐塩性シロイヌナズナが有する塩馴化機構の解明

研究代表者：太治 輝昭（東京農業大学バイオサイエンス学科）

干害・塩害・冷害は、植物が水を吸えなくなるストレス（浸透圧ストレス）により引き起こされる、農業上最も被害の大きな害として知られています。これまでの非常に多くの精力的な研究により、植物が浸透圧ストレスに対してどのように応答するのか遺伝子レベルで明らかになってきましたが、自然界で浸透圧ストレスに耐性を示す植物がどのようなメカニズムでその能力を獲得してきたのかは不明でした。

モデル植物として広く利用されているシロイヌナズナは、日本にも自生種が数種類あるように、世界中の様々な地域に生息し、その数は1000以上と言われています。これまでの研究により、私たちは浸透圧ストレスに耐性を示すシロイヌナズナは、生育に影響を及ぼさない程度の塩ストレスを一定期間経ることで、海水と同程度の塩（浸透圧）にも耐性を示す「塩馴化能」が優れていること、さらに200種のシロイヌナズナを用いた Genome wide association study により、塩馴化能が1遺伝子座に制御されていることを明らかにしました。現在はこの塩馴化能を制御する遺伝子座の同

定と併せて、塩馴化能獲得に至るシグナル伝達経路を明らかにするため、塩馴化能を欠損した変異株のスクリーニングとその原因遺伝子の同定を行っています。

pool	M1	M2	mutants
64	5800	125700	1

図1：塩馴化能欠損変異株のスクリーニング

塩馴化能を有する浸透圧耐性シロイヌナズナ種子にイオンビームを照射することにより突然変異を誘導し、その次世代種子を用いて、塩馴化能を欠損した Col-0（野生型）と同様、浸透圧耐性を示さない変異株をスクリーニングしている。黄色で囲んだ個体が候補株。これまでにいくつかの候補株を単離し、1つについては次世代においても浸透圧耐性を欠損した変異株を取得している。

低温ストレス応答における mRNA 合成と分解の協調的制御システム

研究代表者：千葉 由佳子（北海道大学大学院理学研究院）

移動という回避手段を持たない植物にとって、急激な環境の変化は大きなストレスであり、隨時、適応していくなくてはなりません。その中でも低温は、迅速に対応しなくてはならない主要な環境ストレスのひとつです。昨年度の研究において、低温ストレスに応答した mRNA 分解率と蓄積量の経時変化を、転写阻害剤とマイクロアレイを組み合わせた mRNA decay array という手法を用いて網羅的に測定しました。その結果、興味深いことに CBF/DREB という低温ストレス応答に主要な働きを持つ転写因子の下流の遺伝子群が、その発現レベルを上昇させる一方で、分解を促進していることがわかりました。mRNA 分解の制御が mRNA 蓄積量の増減に加え、環境変化への応答時間にも関わる重要な制御段階であることを考えると、迅速な mRNA 量の増加を実現するために、とても合理的な制御を行っていることが考えられます。今後、測定値である mRNA 分解率と蓄積量の経時変化から、数学的アプローチによって mRNA の合成速度の推定を行います。我々の研究は、この新しい研究方策によ

り、低温に応答した様々な遺伝子の mRNA 蓄積量の変化に、mRNA 分解制御が転写制御とともにどのように関わっているのか明らかにすることを目指しています。

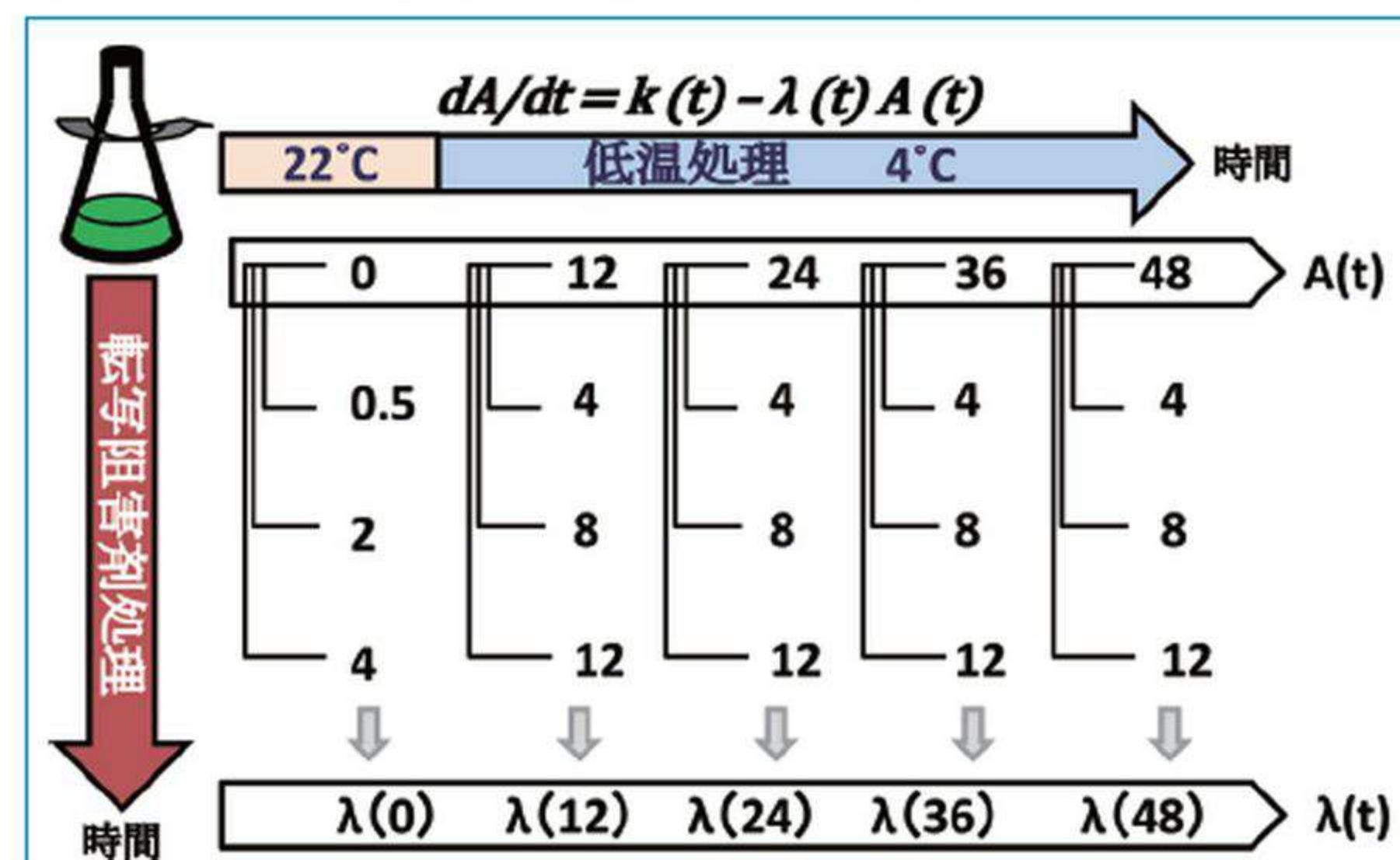


図2：mRNA decay array の概要

低温処理前後のそれぞれの培養細胞に転写阻害剤を加えた後、図の縦軸に示された時間において培養細胞を回収しマイクロアレイ用の RNA を抽出した。この実験によって、低温処理後の mRNA 蓄積量の変化 ($A(t)$) および mRNA 分解率の変化 ($\lambda(t)$) が測定できる。転写速度 ($K(t)$) は $dA/dt = K(t) - \lambda(t)A(t)$ をもとに数学的手法により推定する。

タンパク質合成系の改変による光合成の強光ストレス耐性の向上

研究代表者：西山 佳孝（埼玉大学大学院理工学研究科）

光合成の光エネルギー変換や電子伝達の過程では活性酸素が不可避的に発生します。強光ストレス下では活性酸素の発生が著しく促進し、細胞内は酸化ストレス状態になります。このような酸化ストレス条件下ではタンパク質合成が阻害され、光化学系IIの光阻害が促進します。近年、シアノバクテリアを用いた研究から、活性酸素により翻訳因子EF-GやEF-Tuの特定のシステイン残基が酸化されタンパク質合成が阻害されることが明らかになりました（図1）。しかし、このような阻害機構が植物の葉緑体で起きているかどうかは不明です。そこで本研究では、シロイヌナズナの葉緑体におけるタンパク質合成阻害機構を解明し、光合成の強光ストレス耐性を向上させることを目的としました。葉緑体EF-GおよびEF-Tuに関して、過剰発現体や標的システイン残基を改変した植物体を作製しました。これらの形質転換植物において光化学系IIの光阻害を解析した結果、EF-G過剰発現体、EF-Tu過剰発現体、EF-Tu改変体のいずれにおいても光化学系IIの光阻害の緩和が見られました。これらの結果から、

シロイヌナズナ葉緑体においても翻訳因子の酸化感受性がタンパク質合成の阻害要因となり、光化学系IIの強光ストレス耐性に影響を及ぼすことが示唆されました。

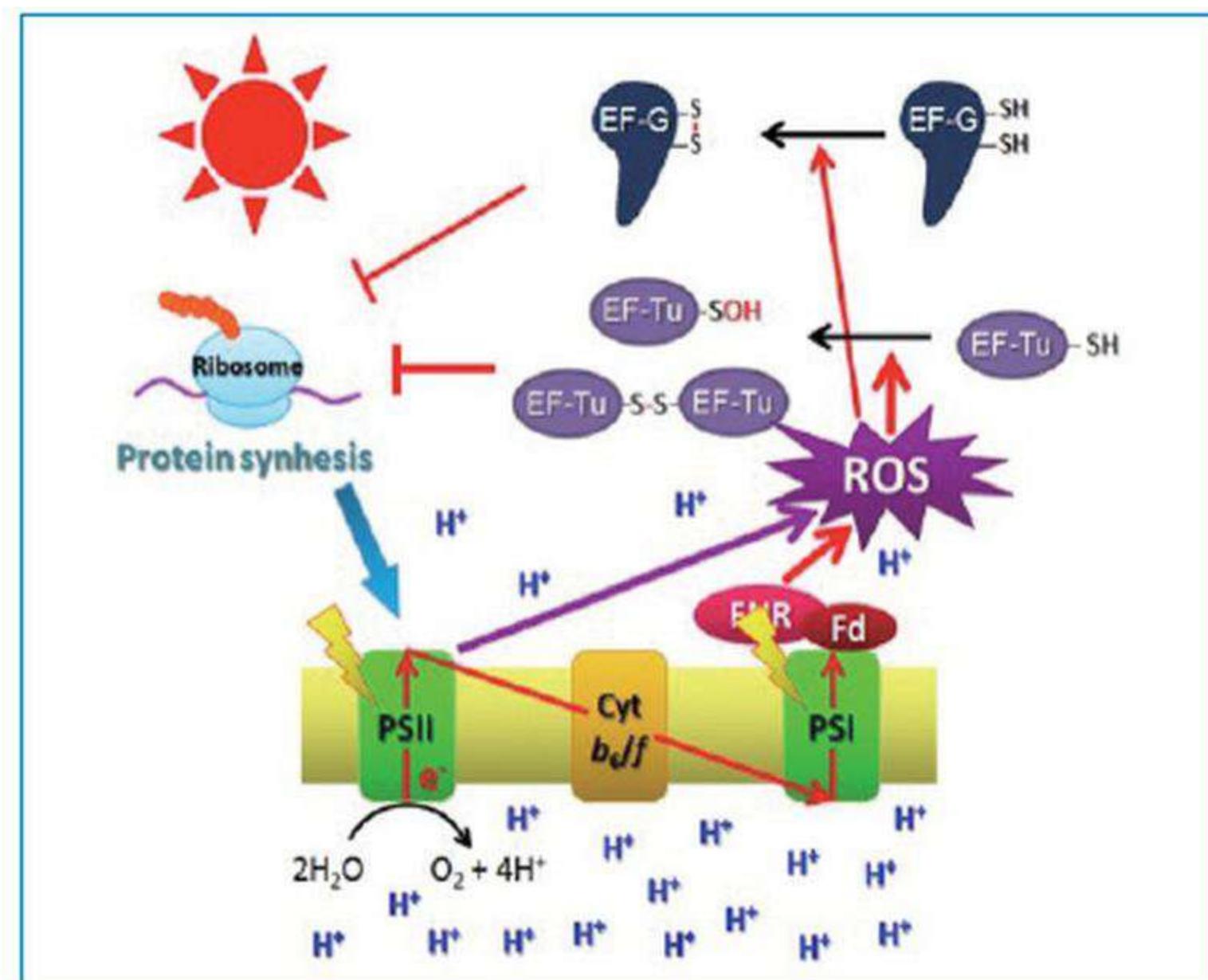


図1：活性酸素によるタンパク質合成と光合成の阻害機構
強光ストレス下では、光化学系から活性酸素（ROS）が過剰に発生して、翻訳因子EF-GやEF-Tuを酸化し、タンパク質合成を抑制する。その結果、光化学系の修復が阻害され光阻害が促進する。

イネのOsHKT1依存の葉身内Na⁺濃度制御による塩抵抗性の分子機構の解明

研究代表者：堀江 智明（信州大学繊維学部）

HKT型Na⁺輸送体が媒介するNa⁺の葉身内高蓄積の防止は、植物が塩ストレスに抵抗性を示すための必須機構の一つです。本研究は、イネ (*Oryza sativa*) のOsHKT輸送体が司る耐塩性の分子機構の全容解明を目指しています。イネの同機構には、分子系統的に近縁な二つのOsHKT1輸送体が関与する可能性が示唆されており、本課題の主要な研究標的です。昨年度までの研究成果により、個々のOsHKT1輸送体は、イネの塩ストレス下におけるNa⁺恒常性と塩耐性に大きな影響を与える事が判明しました（図1）。本年度は、昨年度までに準備した両OsHKT1輸送体の機能に欠陥のあるイネ株も利用して、更に詳細な両輸送体の機能解析を行い、各OsHKT1輸送体がどのような部位・組織でどのような役割を持つことでイネの耐塩性に寄与するのか明らかにしたいと思います。また昨年度までに得られた興味深い各現象に関する再現性を得る事にも集中し、最終年度の集大成として、これまでの研究成果を少しでも良い形で公表する事に全力を注ぎたいと考えています。

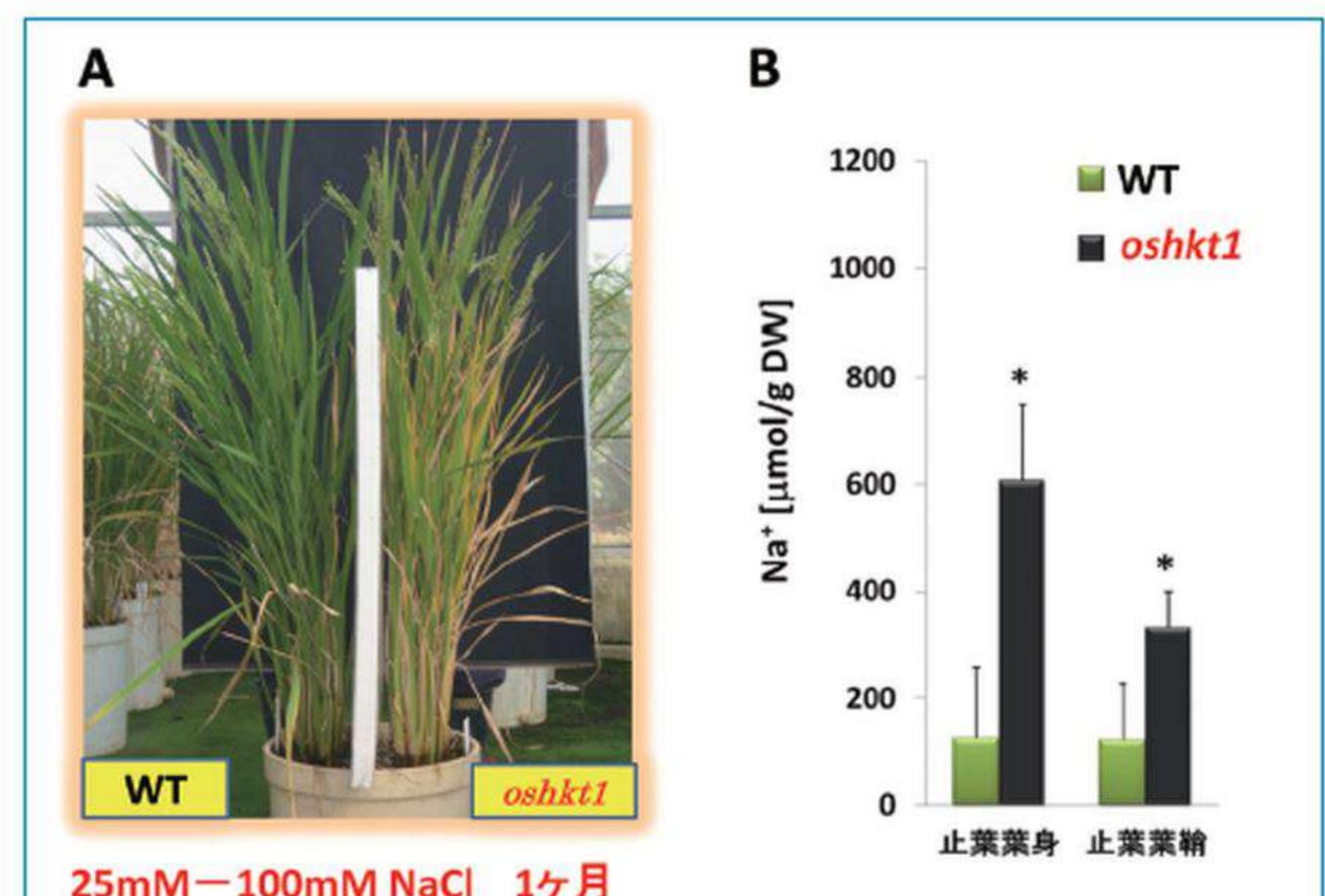


図1：*OsHKT1* 遺伝子破壊イネ株 (*oshkt1* 植物) の塩ストレス下における表現型
同一ポット内で土植え栽培した発芽後約3ヶ月の野生型および*oshkt1*植物を準備し、塩ストレス（25 mM NaClから始まり段階的に濃度を100 mMまで上げる）を約1ヶ月間施した。（A）その際の野生型（左）、および*oshkt1*植物（右）の視覚的表現型を示している。変異イネ株の方が、古い葉を中心によりダメージを受けていた。（B）上記塩ストレス後の各植物の止葉葉身・葉鞘に蓄積したNa⁺の量を測定した。変異イネ株においては、それらの試料中に野生型よりも顕著に高濃度のNa⁺が含まれていた。

環境ストレス耐性を付与するトランスポーターファミリーの網羅的解析

研究代表者：宮地 孝明（岡山大学自然生命科学研究支援センター）
連携研究者：黒森 崇（理化学研究所環境資源科学研究センター）

植物は様々な環境ストレスに対して、ストレス耐性物質を生合成し、標的部位へ輸送し、そこで生理作用するというストレス耐性化機構を備えています。アスコルビン酸（光・酸化ストレス）、アブシジン酸（乾燥）・サリチル酸、ジャスモン酸（病原体感染）などのストレス耐性物質はその典型例です。これまで、生合成と生理作用の分子標的は明らかにされてきましたが、ストレス耐性物質を標的部位へ運ぶトランスポーターはほとんど不明なままでした。本研究課題では、我々

が開発した普遍的なトランスポーター輸送活性評価法を用いて、新規ストレス耐性物質トランスポーターの同定とその生理的意義の解明を進めています。この研究は、環境ストレスの耐性化機構の全貌を明らかにすること、ストレス耐性植物の作出することに繋がります。昨年度は、新しいストレス耐性物質トランスポーターを同定することに成功しました。本年度も引き続き、新規ストレス耐性物質トランスポーターを探索し、植物の環境ストレス耐性機構の解明を目指します。

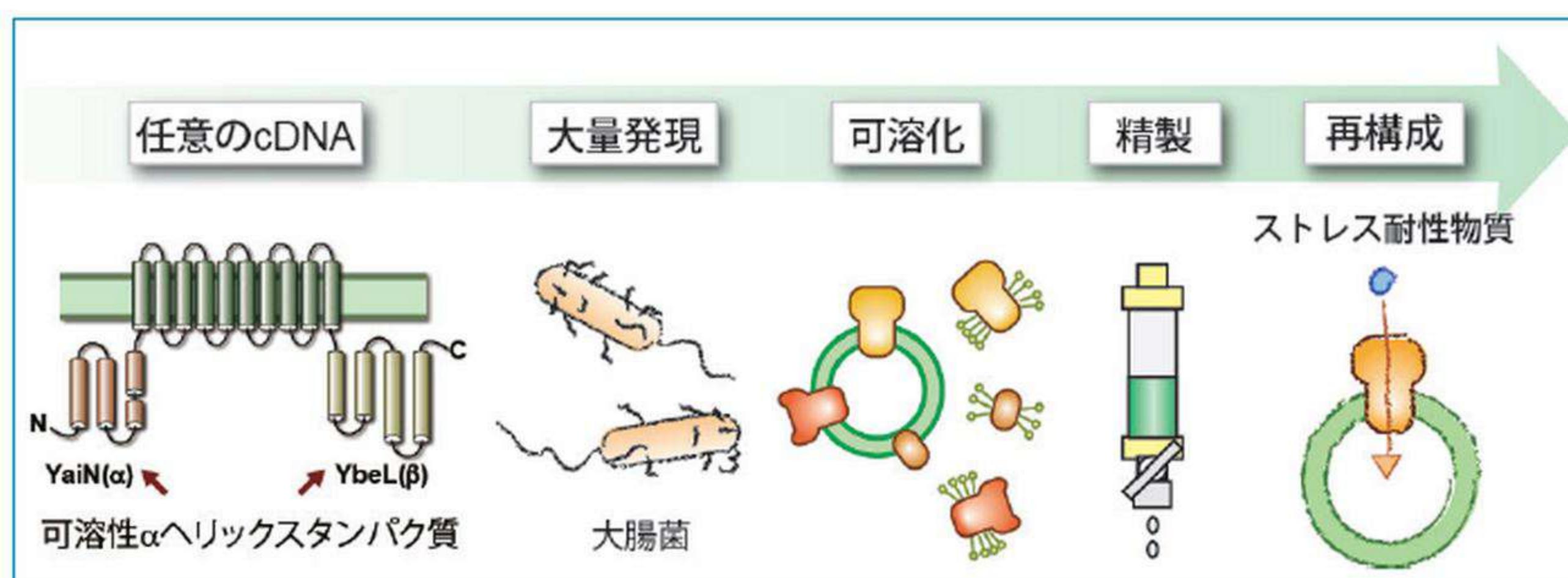


図1：トランスポーターの輸送活性測定法
大腸菌にストレス耐性物質トランスポーターの候補遺伝子を大量発現させ、膜画分を界面活性剤にて可溶化し、アフィニティー精製する。これを人工膜小胞に再構成し、輸送活性測定する。この方法は、あらゆるタイプのトランスポーターの機能を定量的に評価することができる。

環境変動下における生存戦略としての栄養繁殖機構の解析

研究代表者：石崎 公庸（神戸大学大学院理学研究科）
連携研究者：河内 孝之（京都大学大学院生命科学研究科）
西浜 竜一（京都大学大学院生命科学研究科）

植物には、交配／受精による有性生殖の他に、栄養器官に分化した細胞から個体を再生する栄養繁殖を行うものが多く存在します。陸上植物進化の基部に位置するゼニゴケは受精による有性生殖に加え、栄養成長期に杯状体という器官を分化し、内部に多数のクローン個体（無性芽）を形成する栄養繁殖を行うことで、環境変化に際しても巧みに生存し旺盛に増殖します。本研究では、植物における栄養繁殖器官の発生メカニズムの解明を目的とし、ゼニゴケの栄養繁殖をモデルに解析しています。昨年度、これまで解読を進めてきたゼニゴケの全ゲノム配列情報を活かし、次世代DNAシークエンサーによるトランスクリプトーム解析を行いました。その結果、杯状体および無性芽を含む組織で特異的に発現上昇する複数の制御遺伝子候補を見出すことに成功しました。系統解析から、それらのうちの1つは植物の腋芽形成を制御するR2R3型MYBファミリーの転写因子であることがわかり、ゼニゴケでその遺伝子を欠損させると杯状体が全く形成されなくなることが明らかとなりました。これらの結果から、栄

養繁殖と腋芽形成には共通する制御メカニズムが存在すると考えられます。今年度、これらの研究を発展させ、植物における栄養繁殖制御の分子メカニズムの解明を目指します。

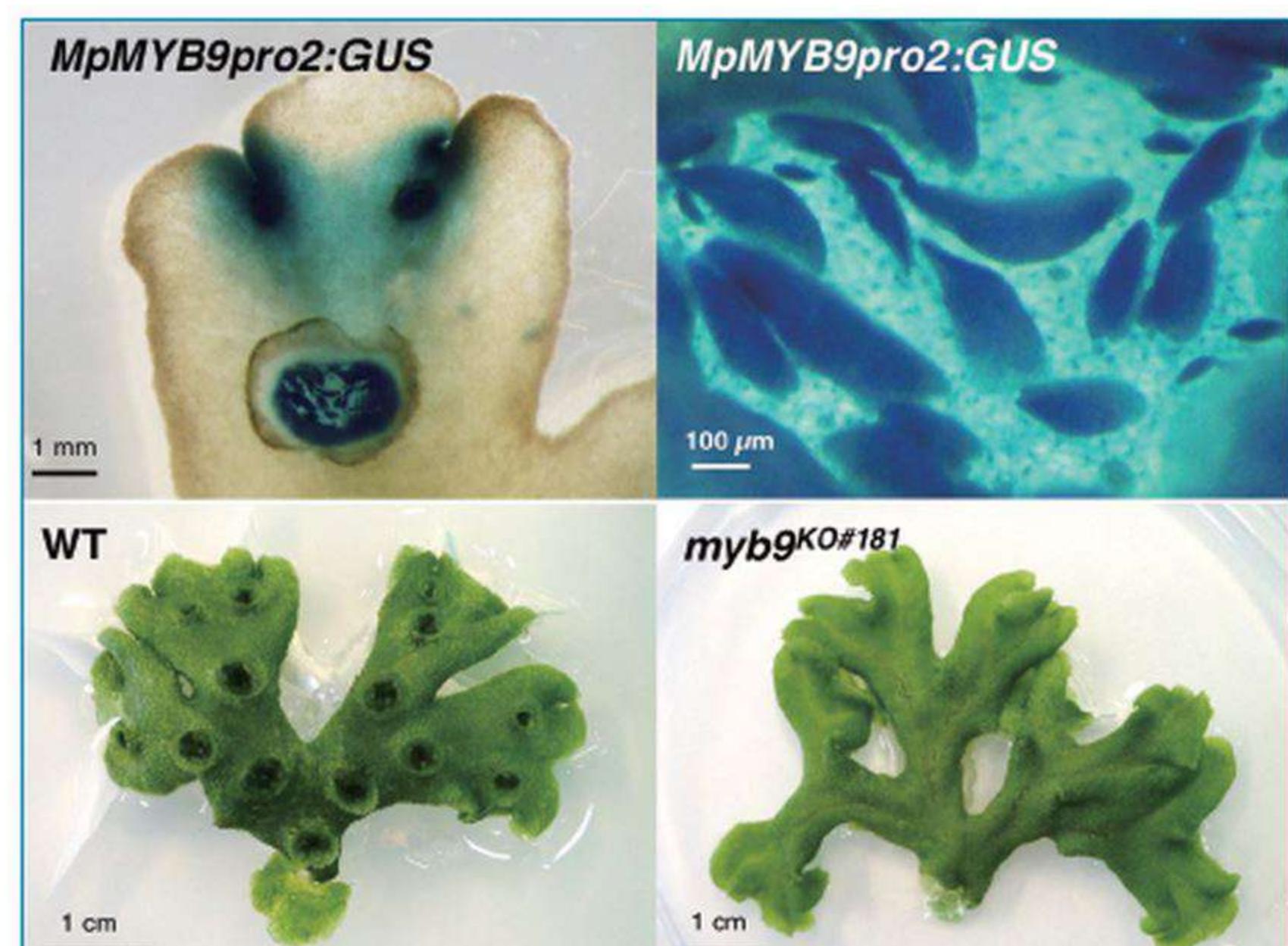


図1：*MpMYB9* は杯状体形成に必須である。
(上段) *MpMYB9* の発現パターン。発生中の杯状体底部と無性芽で強く発現する。
(下段) *MpMYB9* ノックアウト変異体の表現型。杯状体を全く形成しない。

植物における細胞周期制御とストレス応答のクロストーク

研究代表者：伊藤 正樹（名古屋大学大学院生命農学研究科）

植物は不利な環境に置かれると、ストレスに対する抵抗性を獲得すると同時に、自ら積極的な機構により細胞増殖を低下させて成長を抑制することが知られています。このようなストレスに応答した細胞増殖の制御には、細胞周期制御の上流因子が関与することが予想されます。私たちは細胞周期の上流因子として R1R2R3-Myb 転写因子に注目して研究を行っています。R1R2R3-Myb 転写因子には転写活性化因子として働くグループと、転写抑制因子として働くグループがあり、細胞周期の G2/M 期に働く遺伝子群の転写を正または負に制御しています。野生型シロイヌナズナを塩ストレス下で生育させると、成長の抑制と細胞質分裂に特有の異常が生じること、またこのような異常が抑制型 Myb の変異によって緩和されることがわかりました。R1R2R3-Myb 転写因子は塩ストレスにより何らかの制御を受け、下流の G2/M 期遺伝子群の発現を制御することにより、ストレス下での成長抑制に寄与している可能性があります。この仮説を検証するとともに、分子メカニズムについての研究を展開します。抑

制型 Myb の発現は塩ストレスにより大きく影響を受けないことから、塩ストレス下における他のタンパク質との複合体形成などについて検討していく予定です。

Ito M. (2014) Expression of mitotic cyclins in higher plants: transcriptional and proteolytic regulations. *Plant Biotech. Rep.* 8: 9-16.

Araki S, Kato K, Suzuki T, Okumura T, Machida Y, Ito M. (2013) Cosuppression of *NtmybA1* and *NtmybA2* causes downregulation of G2/M phase-expressed genes and negatively affects both cell division and expansion in tobacco. *Plant Signal Behav.* 9: e26780.

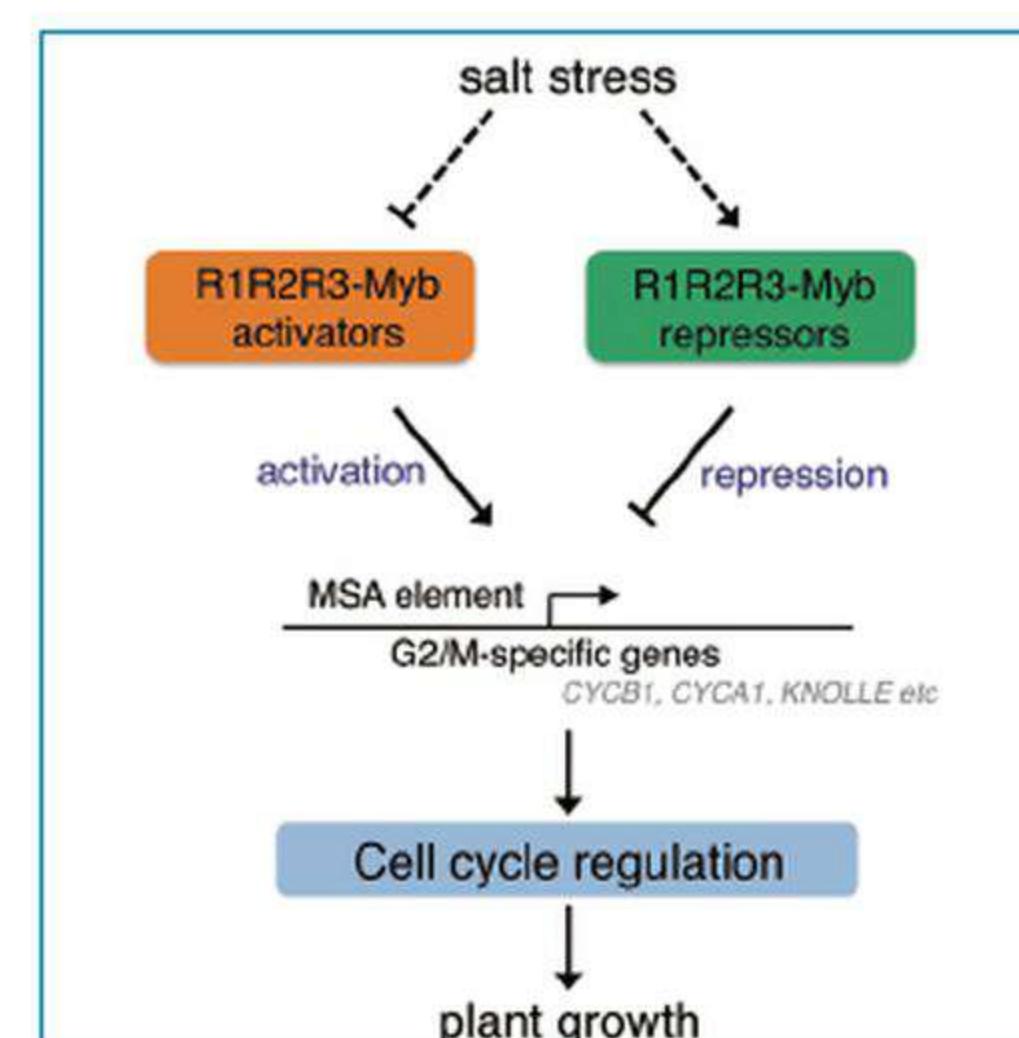


図 1 : R1R2R3-Myb 転写因子には、転写活性化因子として働くものと抑制因子として働くものの両方があり、細胞周期の G2/M 期制御に関わる遺伝子の発現を正または負に制御している。塩ストレスによる植物の成長抑制に、これらの Myb 転写因子が関与している可能性について検討し、そのメカニズムについて多面的なアプローチを行う。

ジベレリン輸送を介した植物の生長制御機構の解析

研究代表者：瀬尾 光範（理化学研究所環境資源科学研究中心）

私たちは、ジベレリン (GA) 受容体と DELLA タンパク質の GA 依存的な相互作用を検出する酵母 two-hybrid 系を応用したスクリーニングにより、GA を細胞内に取り込む活性を持つタンパク質を見つけました。今までに、4種類の似したタンパク質 (GIT1-4) を GA 輸送体候補として解析を進めています。プロモーター・レポーター系を用いた解析から、*GIT1* および *GIT2* は薬で発現していること、*GIT3* および *GIT4* は維管束組織で発現していることが明らかになりました。この様な発現パターンと一致するように、*git1 git2* 二重変異体では薬の解裂異常を伴う稔性の低下が観察され、*git3 git4* 二重変異体においては芽生えの成長阻害が観察されました。また、少なくとも *GIT1* および *GIT2* の GA 輸送活性に関しては、それぞれのタンパク質を発現させた酵母細胞と GA 溶液を混合し、一定時間後に細胞内に取り込まれた GA を質量分析器 (LC-MS/MS) で測定する直接的なアッセイにより確認しました。今後は *git* 変異体における GA 蓄積量の変化などを検討することとともに、タンパク質

の基質特異性等の生化学的な解析をおこなうことで、GIT の生体内での GA 輸送体としての機能を明らかにします。

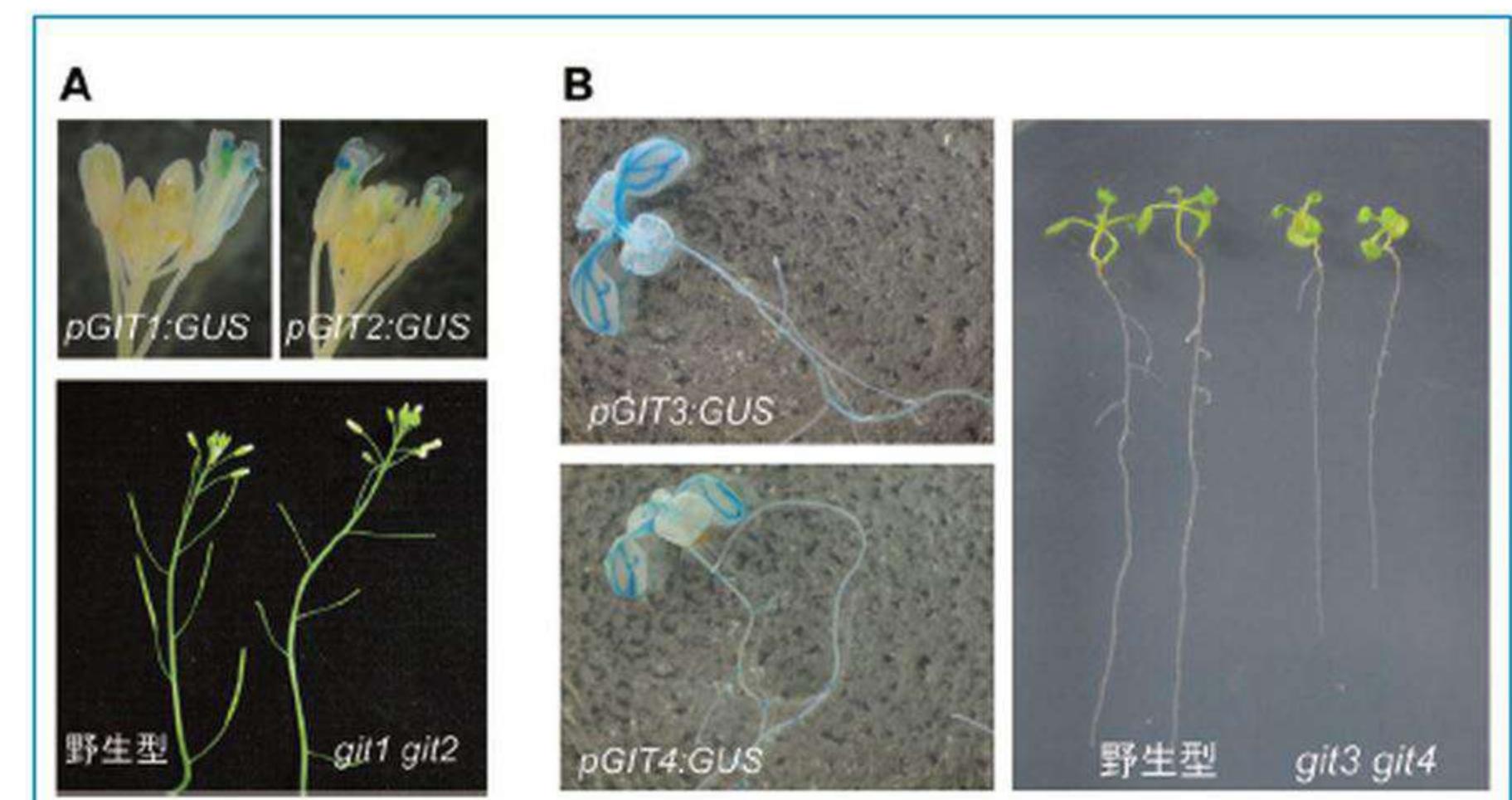


図 1 : GIT プロモーター活性および *git* 変異体の表現型
(A) *GIT1* もしくは *GIT2* プロモーター支配下で *GUS* 遺伝子を発現する形質転換体 (それぞれ *pGIT1:GUS* および *pGIT2:GUS*) における *GUS* 活性、および *git1 git2* 二重変異体の表現型。
(B) *GIT3* もしくは *GIT4* プロモーター支配下で *GUS* 遺伝子を発現する形質転換体 (それぞれ *pGIT3:GUS* および *pGIT4:GUS*) における *GUS* 活性、および *git3 git4* 二重変異体の表現型。

低リンストレスに対する呼吸系応答戦略機構の解明

研究代表者：野口 航（東京大学大学院理学系研究科）

リンは、植物の成長にとって必須な無機栄養です。私たちの班ではモデル植物シロイヌナズナと有機酸を多量に分泌するクラスター根をつける植物を用いて、リン獲得のための応答戦略の解明を目的としています。昨年度は、クラスター根をもつシロバナルピナスとクラスター根をもたない近縁種のホソバルピナスを用いて、低リンへの応答を解析しました。低リン下では、シロバナルピナスはクラスター根をつくり、ホソバルピナスは根への分配を増加していました。成長に影響する要因として根の呼吸に注目しました。ホソバルピナスでは、根の呼吸消費を抑え、かつ効率の高い呼吸を行っていました。シロバナルピナスのクラスター根の構成コスト（1gの根を作るのに必要なグルコース量）が最も高く、ホソバルピナスの根の構成コストは低い結果になりました。低リン下では、ホソバルピナスはコストの低い根を多くつくることでリンを獲得する戦略をとり、シロバナルピナスでは、コストは高いけれどもリン獲得能力の高いクラスター根をつくるという戦略をとることがわかりました。今年度は、シロイヌ

ナズナ呼吸鎖変異株を用いて、呼吸系の応答とリン獲得戦略との関係を調べたいと考えております。

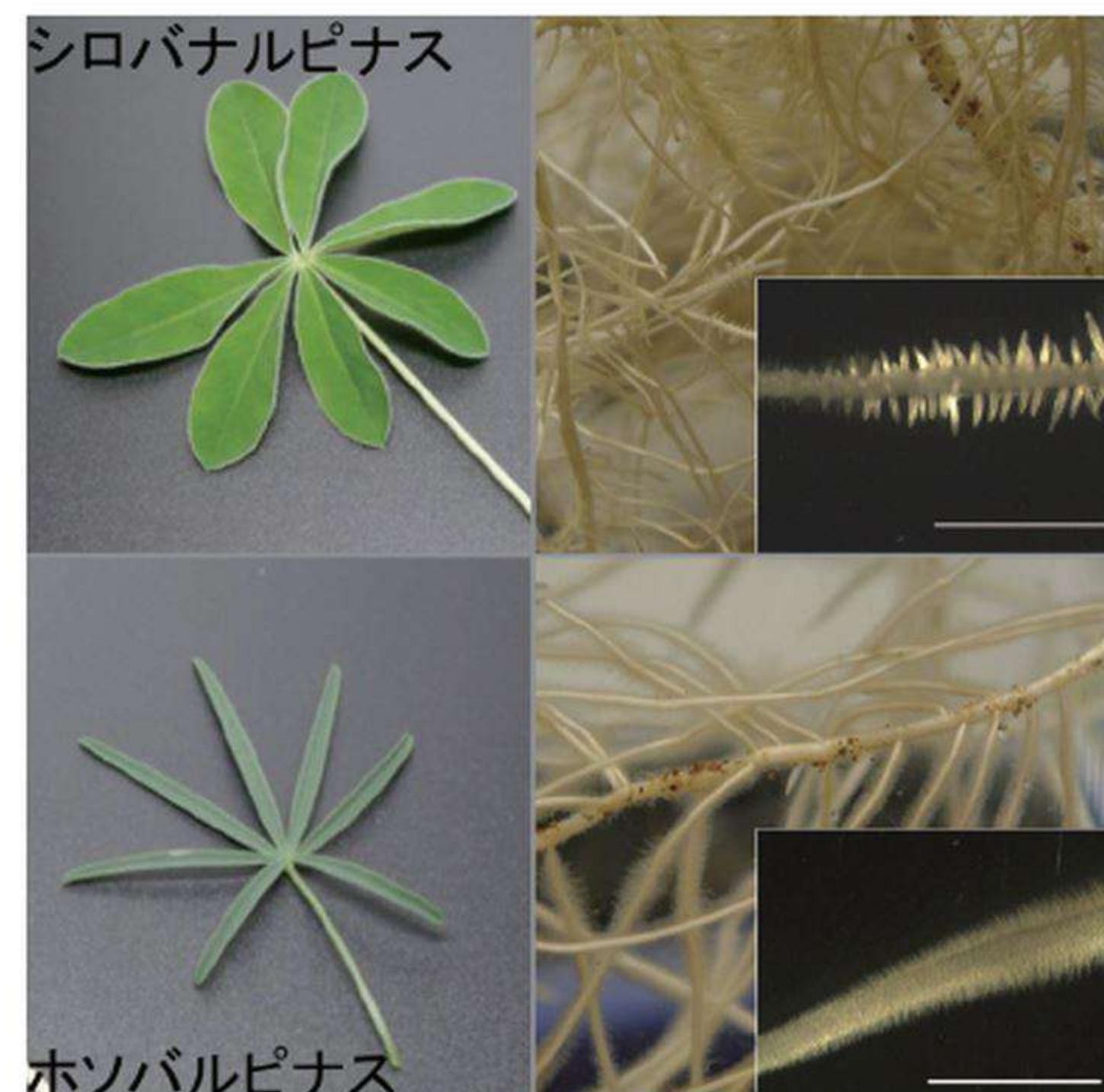


図1：シロバナルピナスとホソバルピナス
シロバナルピナスは低リン環境でクラスター根を形成するが、
近縁のホソバルピナスは形成しない（根の拡大図のスケールは1cm）。

NIMA 関連キナーゼによる形態形成と環境応答の協調機構の解析

研究代表者：本瀬 宏康（岡山大学大学院自然科学研究科）

NIMA 関連キナーゼ (NEK) は、真核生物に広く保存されたタンパク質リン酸化酵素で、菌類や動物では主に細胞分裂を制御しています。植物の NEK の機能はほとんど解っていませんが、私たちのシロイヌナズナ NEK ファミリーの研究から、細胞の伸長と分裂、環境応答に関わることが明らかになりました。NEK ファミリーの中で、中心的な機能を果たす NEK6 は、チューブリンをリン酸化して、微小管構造を制御することが示唆されています。現在、NEK によるチューブリンのリン酸化が、細胞の伸長と分裂においてどのような役割を果たしているのかを明らかにしつつあります。また、NEK ファミリーは転写制御補因子と相互作用して、ストレス応答や花成に関わることが示唆されています。植物の NEK がどのような仕組みで環境応答を仲介しているのかについて、遺伝子発現や細胞内での機能の観点から解析し、環境に柔軟に適応できる植物の発生プログラムの一端を明らかにしたいと考えています。

Tong W, Yoshimoto K, Kakehi J, Motose H, Niitsu M, Takahashi T.
(2014) Thermospermine modulates expression of auxin-related genes
in *Arabidopsis*. *Front. Plant. Sci.* 5: 94

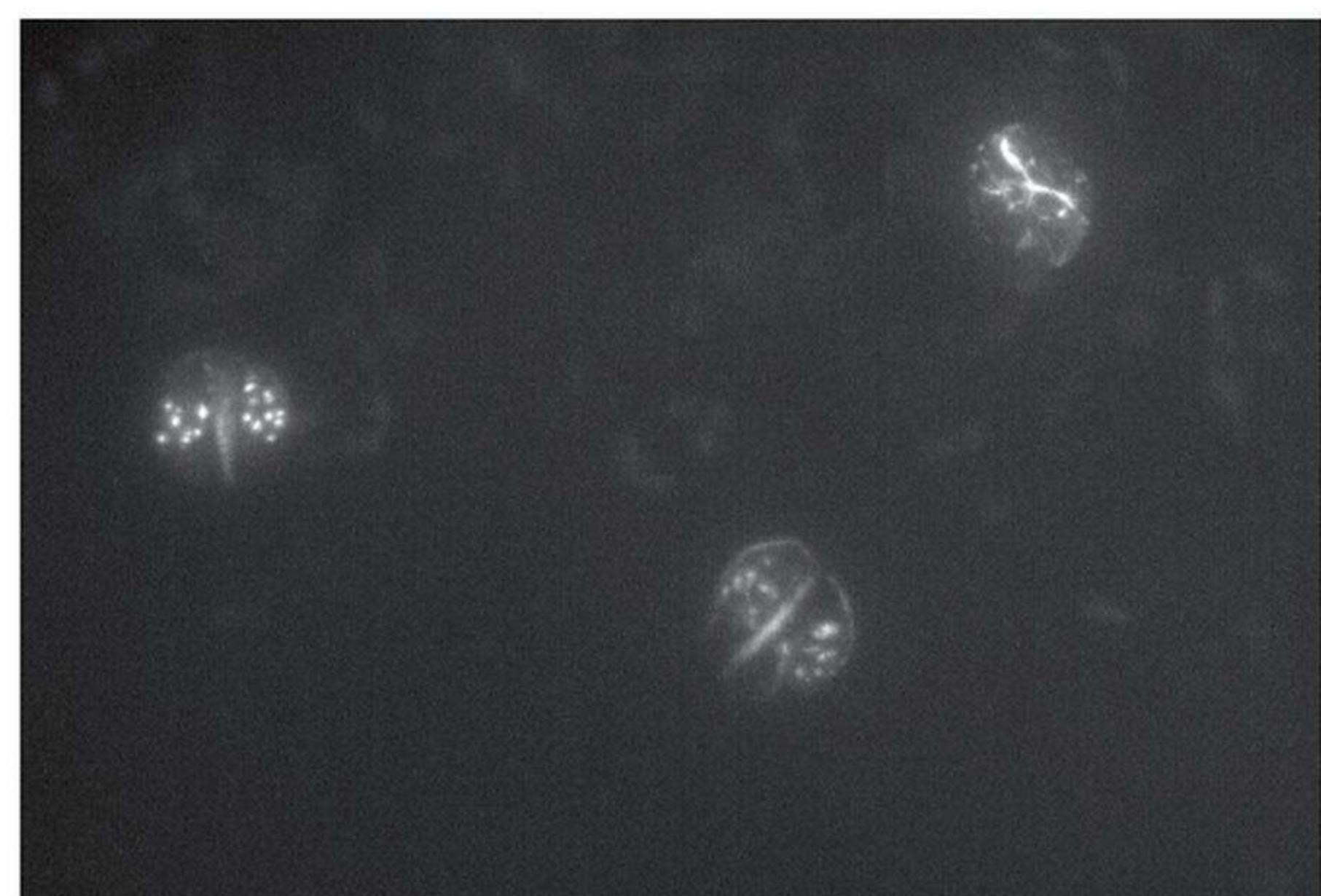


図1：NEK の孔辺細胞における局在
蛍光タンパク質と結合した NEK を発現する植物体において、孔辺細胞を観察した。NEK は核の表面の微小管形成中心と表層微小管に局在する。

植物の代謝・シグナル伝達における植物ホルモン間クロストークの数理モデル化

研究代表者：栗津 晓紀（広島大学大学院理学研究科）
連携研究者：坂本 敦（広島大学大学院理学研究科）

本研究の目的は、植物の生長とストレス応答の要を担う、「植物ホルモン代謝におけるホルモン同士の相互調節」および「シグナル伝達過程におけるホルモン作用間クロストーク」の関係を明らかにするため、実験データの解析に基づく代謝物・遺伝子間制御関係の推定と、その動態のモデル化を行うことです。これまでには、公共データベース上のシロイヌナズナの網羅的遺伝子発現データを用い、オーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、エチレン、プラシノステロイド、アブシシン酸、ジャスモン酸、サリチル酸の代謝における、ホルモン間相互関係について考察しました。

右図は、個々のホルモン代謝経路の構造に基づく化学動力学的関係と、そこで作用する酵素の遺伝子発現データから、各ホルモン量の時間変動を推定し、それらの直接的な相関関係の推定を試みたものです。今後は実験結果をより再現できるよう解析手法の改良を続け、更にこれらのホルモンによる、下流の遺伝子の制御構造の推定を進めます。またホルモン代謝関連遺伝子を制御する上流因子の推定を

試み、実験的にアプローチが困難な関係や、未知の関係の探索も進める予定です。

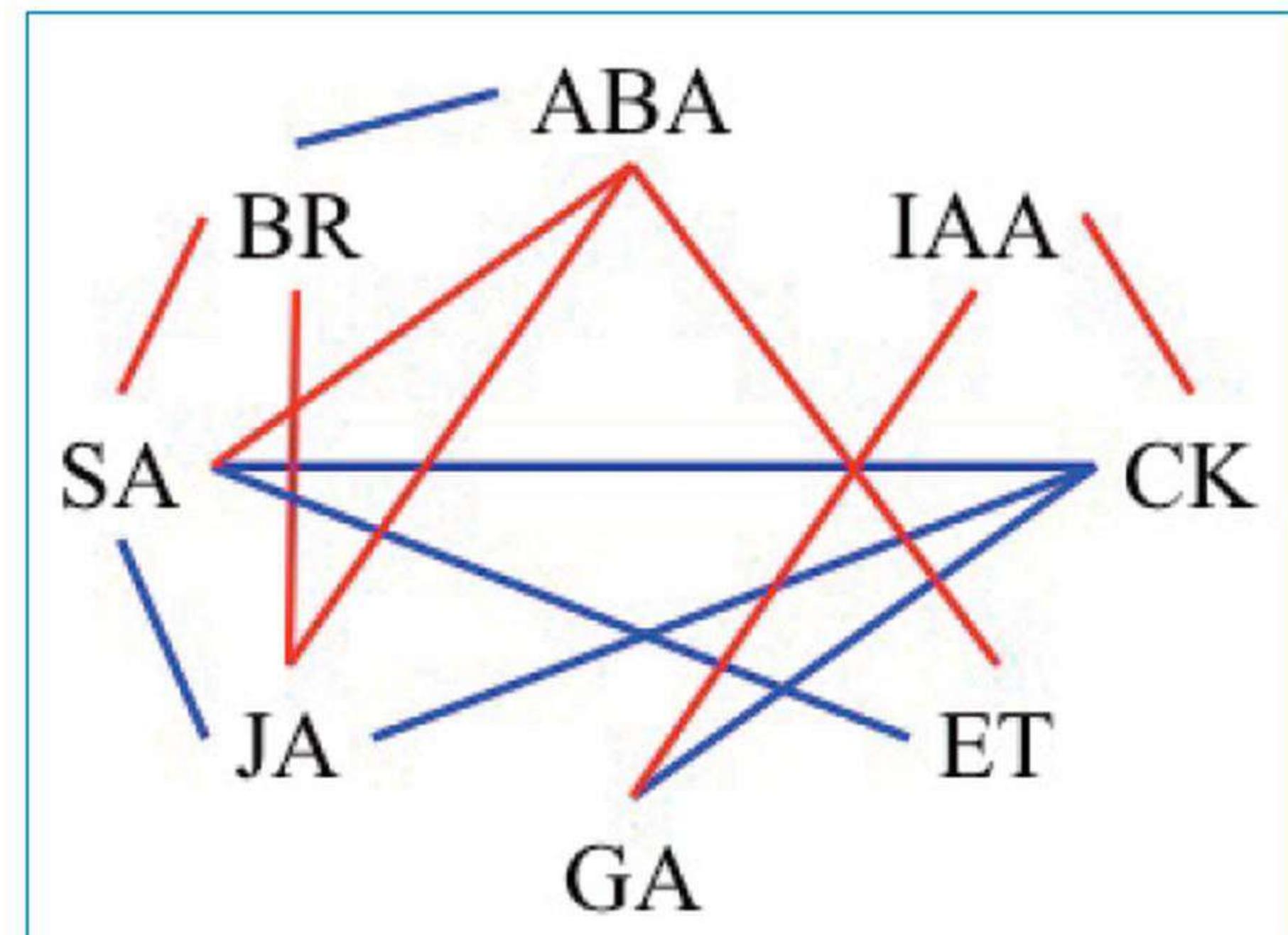


図1：本研究で推定された、シロイヌナズナ地上部における植物ホルモン量の変動の相関関係の一例。赤線は正、青線は負の相関を表している。

ストレス環境が根端成長に及ぼす影響の数理モデル解析

研究代表者：岩元 明敏（東京学芸大学教育学部）
連携研究者：朽名 夏麿（東京大学新領域創成科学研究科）

私達はシロイヌナズナ根端を対象として、様々なストレス環境下で、成長における細胞増殖と体積増大がどのように変化するかを、細胞動力学的手法と独自の数理モデル (Iwamoto et al., 2006 を改訂) を組み合わせて解析しています（図1）。

昨年度は数理モデル解析の改善に取り組み、これまで進めて来たゲノムベースでの解析が、より実際の成長に即したものになるようにしました。特に、核内倍加の影響をより正確に取り入れることで、ゲノム複製速度とゲノム量が成長に合った形で算出できるようになりました。

また、この改善した手法で、細胞周期の進行に関与する遺伝子の調節因子である Myb 転写因子の変異体の解析に取り組み、三重変異体 *myb3r1/3/5* では野生型よりも細胞増殖の活性が持続していることを明らかにしました。同時に、アルミニウムが根端成長に与える影響の解析も行い、アルミニウム添加条件では根端成長における細胞増殖が低下していることを示唆する結果も得ました。

今年度はこれまでの本学術領域での成果を総合し、この数理モデル解析を、ストレス環境が成長に及ぼす影響を解析するためのツールとして完成させることを目指します。

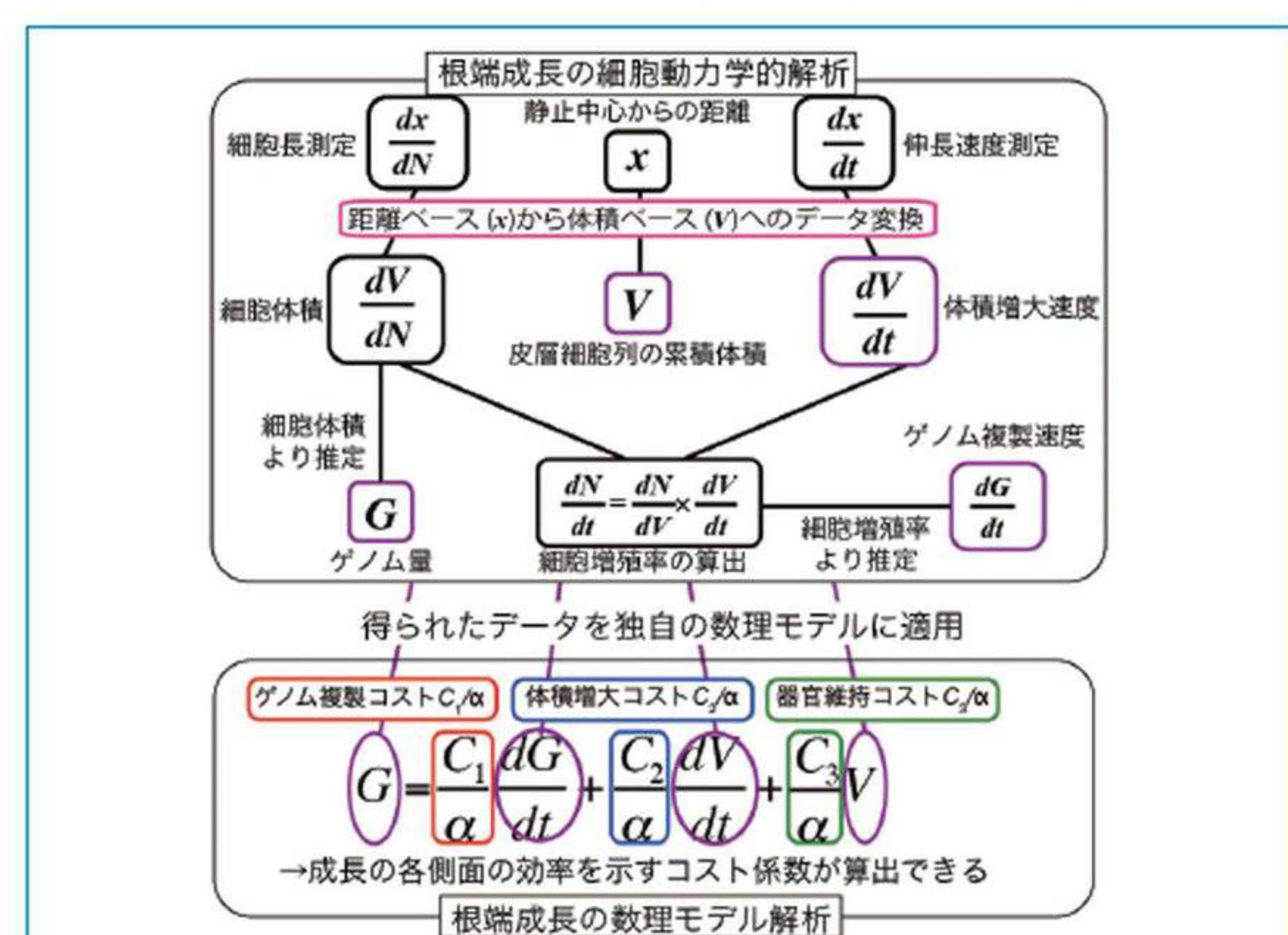


図1：本研究における根端成長解析の流れ
本研究ではこのように細胞動力学的手法と数理モデルを組み合わせて、シロイヌナズナ根端を対象とした成長解析を行っている。

栽培オオムギの地域適応を紐解く数理モデルの構築

研究代表者：最相 大輔（岡山大学資源植物科学研究所）

世界的人口爆発と地球温暖化が進行する中、将来の安定的な食料生産に育種的に対応する上で、植物の環境機構の理解とそれに基づく収量予測の実現は重要な課題です。本課題では、春化経路を持つ作物であるオオムギを材料に、この課題に取り組んでいます。

オオムギは中東から西南アジア一帯に自生する野生オオムギから栽培化され、世界中で栽培されています。世界中から収集したオオムギの低温の感受性（春化要求性）は、質的（要求数か非要求数か）にも量的（春化の程度）にも栽培地域毎に大きく異なっています。私達はこれまで系統毎に限界播種日を調べて、この量的な違いを5段階（I～V）に分類してきました。限界播種日は2月上旬から3月末にかけて10日毎に圃場に播種し、6月上旬迄に到穂しない最も早い日と定義します。昨年度は、春化要求性程度III～Vの6系統の5年分の限界播種日データを用いて、Chilling Unitモデルによる低温の閾値温度（T）と低温期間（CDD）を推定することに成功しました（図1）。

今年度は、オオムギの開花時期制御の鍵となる遺伝子（春化要求性・日長反応性）の発現動態を温度制御下、圃場栽培条件下でそれぞれ調査し、気温・日長データとを合せてオオムギ開花時期制御の数理モデルを構築し、変動環境下における開花予測に取り組みます。

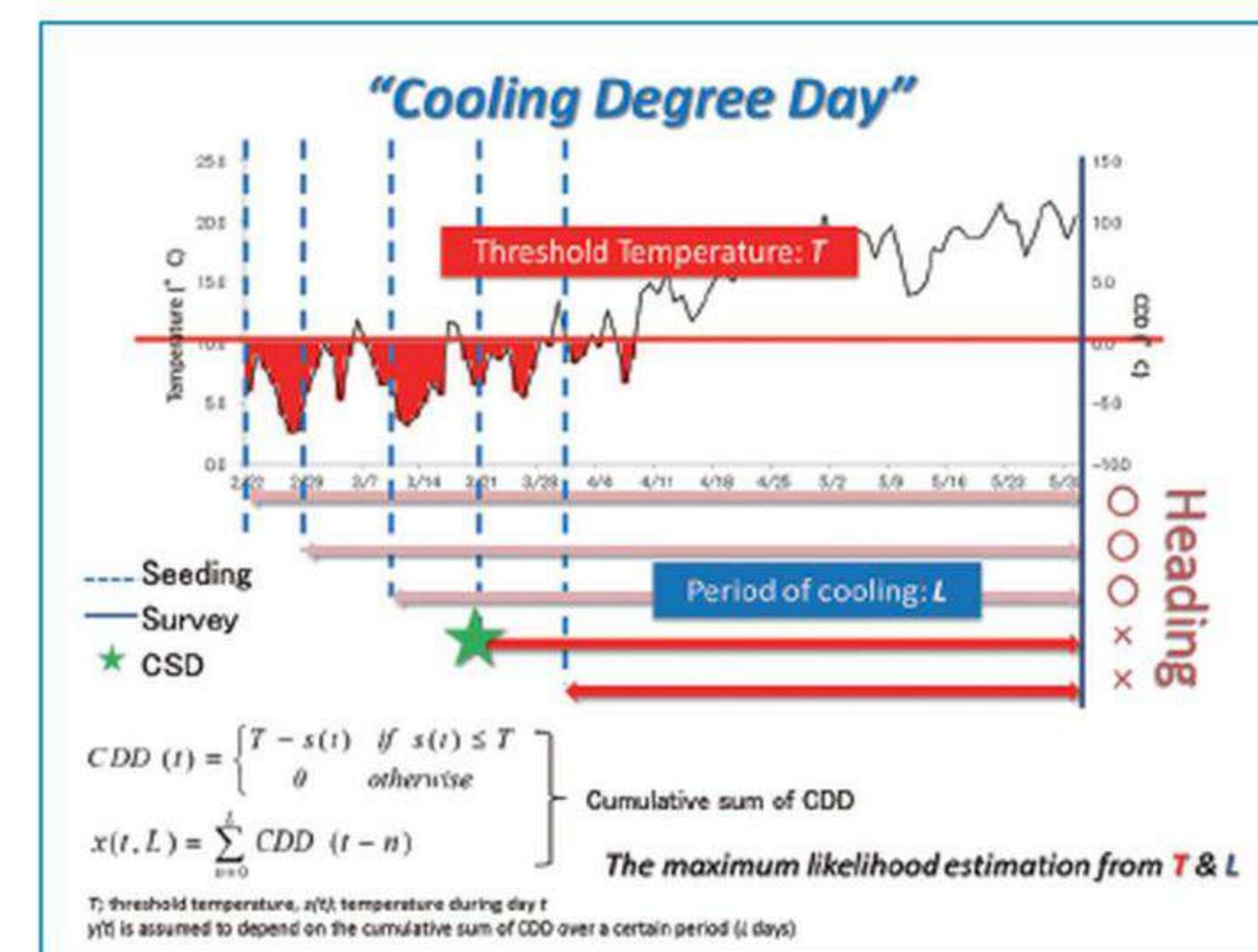


図1：低温の閾値温度（T）と低温期間（CDD）の推定に用いた Chilling Unit モデル
5年分の限界播種日（Critical Seeding Day; CSD）データを用いて、系統毎に限界播種日までの閾値温度（T）以下の積算温度を最尤推定した。低温期間（Cooling Degree Day; CDD）は5年分の出穂データを用いたロジスティクス回帰分析によって推定した。

植物体内におけるケイ素吸収・輸送・蓄積過程のモデル解析

研究代表者：櫻井 玄（農業環境技術研究所生態系計測研究領域）

作物においてケイ素は重要なミネラルであり、作物の病害や倒伏を防ぐ上で重要な役割を果たします。従って、植物体内でケイ素がどのように吸収・輸送され、そして蓄積されるのかを明らかにすることは、すぐれた収量安定性の品種開発などのために重要な課題です。

植物において、特にイネは、他の作物よりも多くのケイ素を吸収します。なぜイネでは高いケイ素吸収能力が実現されているのかを明らかにすることを目的として、本研究ではまず、これまでのケイ素の吸収・輸送に関わる分子生物学的な知見をもとに、イネの根におけるケイ素吸収過程の数理モデルを作成しました。作成された数理モデルは、実験データと統計的に融合することにより、イネにおけるケイ素の吸収を精緻に再現することができるようになりました。

このモデルを利用したシミュレーション実験の結果、ケイ素吸収においてイネの根に特有の外側のカスパリー線（根の障壁の役割を担う機関）が重要な役割を果たしていることが分かりました。このモデルを利用して、どのようなメカニズ

ムがケイ素輸送に重要なのかを今後さらに明らかにすることによって、品種改良改良などにおける知見を得ていくことができると期待されます。

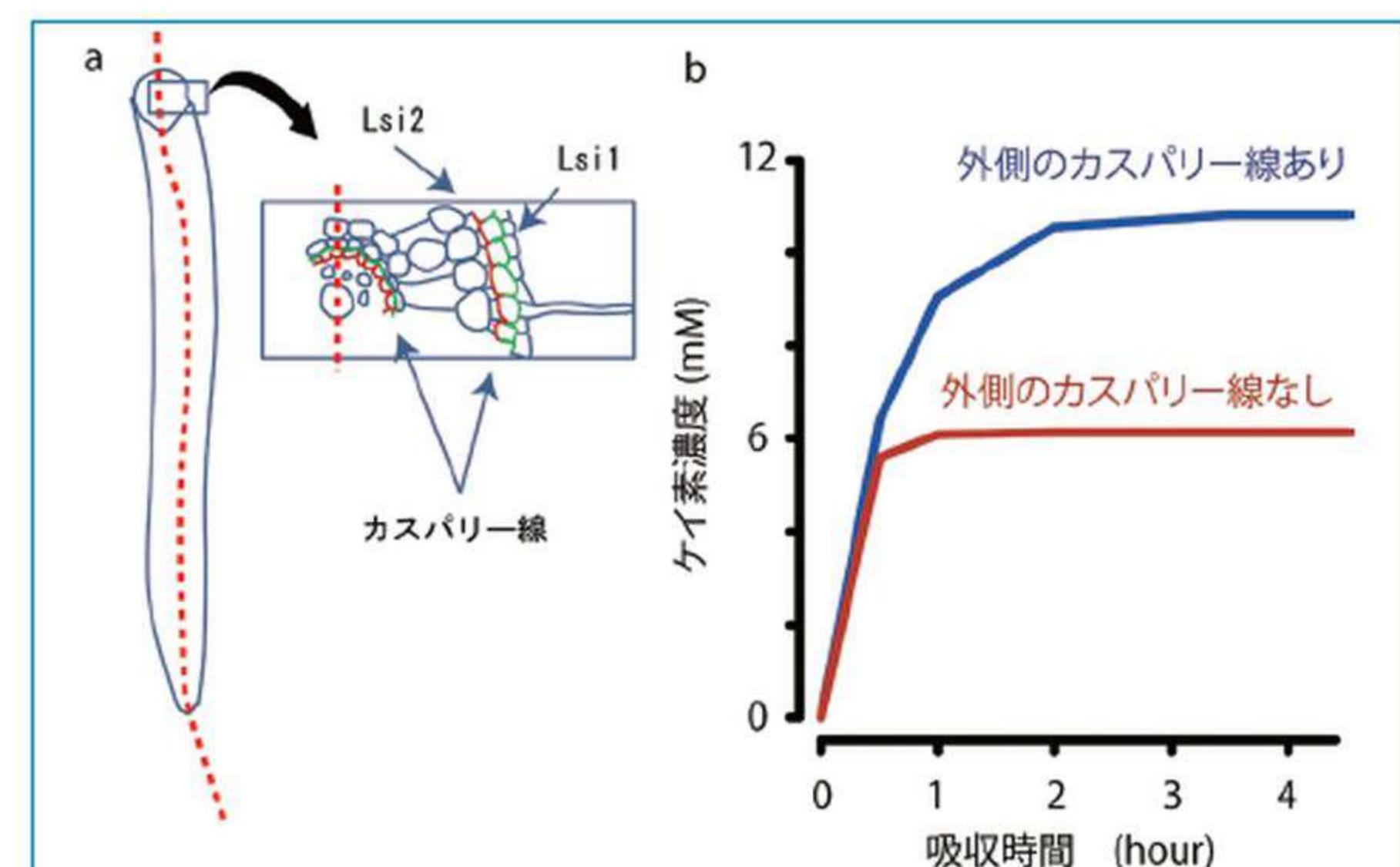


図2：イネの根の外側のカスパリー線を除去するシミュレーション実験の結果
a) イネの根の模式図。緑色はケイ素を受動的に輸送する Lsi1 トランスポーター、赤色はケイ素を能動的に輸送する Lsi2 トランスポーターの位置を示している。赤色と緑色で囲まれた部分がカスパリー線である。外側のカスパリー線をシミュレーション実験によって除去すると、ケイ素吸収能が半減することが分かった。

環境変動に伴う大規模代謝反応システムの応答を効率よく解析するための手法開発と応用

研究代表者：白石 文秀（九州大学大学院農学研究院）

植物の代謝反応現象を調べるには、反応ネットワークに対する数式モデル構築が必要です。しかし、測定値には測定誤差が含まれ、また測定不能な代謝物もあります。そこで様々な状況に対応できるように、つぎの3つの数式モデル構築法を確立しました。1番目は、代謝物プールから流出する流束が必ずその代謝物の濃度に依存することに着目し、流出流束をその濃度のみの関数として表す方法です (Iwata et al., 2013)。代謝物濃度の挙動を迅速に知りたいときには有用です。2番目は、S-システム型式中の速度パラメーターをNewton-Raphson (N-R) 法で迅速に決定する方法です (Iwata et al., 2014)。計算が少ない回数で収束するのが特長です。3番目は、S-システム型式を無次元化した後にパラメーターを決定する方法です。無次元化やネットワーク構造に基づく束縛条件の適用により、決定すべき速度定数の数を激減できるのが特長です。どの方法で決定した数式モデルも代謝物濃度の時間変化をうまく表すことができます。今後はシロイヌナズナのメタボロミクスデータに対して数式モデル

を構築し、その特徴を明らかにします。

Iwata M, Shiraishi F, Voit EO. (2013) Coarse but efficient identification of metabolic pathway systems. *Int. J. Syst. Biol.* 4: 57-72.

Iwata M, Sriyudthsak K, Hirai MY, Shiraishi F. (2014) Estimation of kinetic parameters in an S-system equation model for a metabolic reaction system using the Newton-Raphson method. *Math. Biosci.* 248: 11-21.

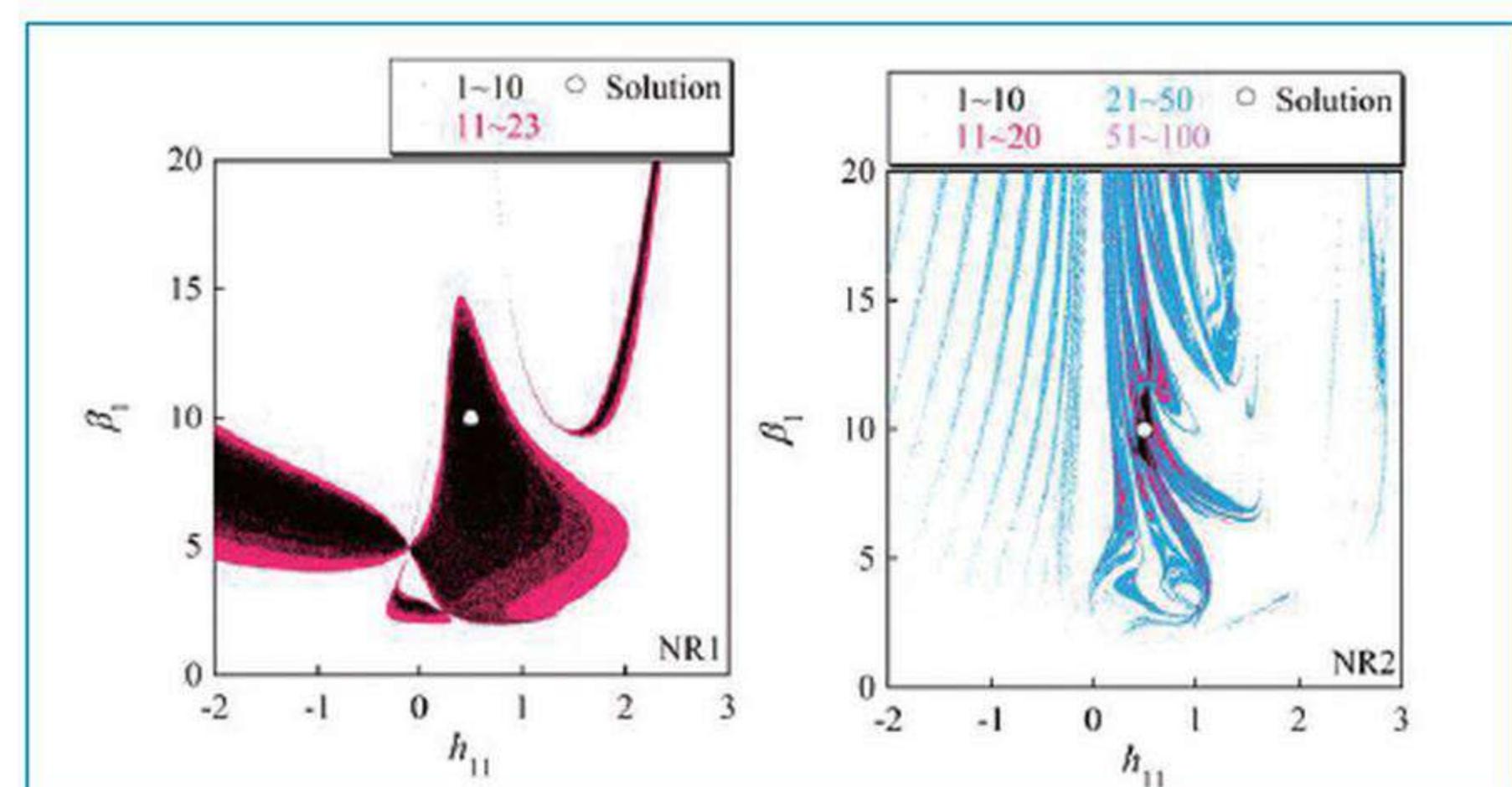


図1：N-R法によるS-system型式中の速度パラメーター推算における収束領域と回数

同問題に対して、従来法では 10^5 回程度の反復計算が必要であるが、本研究で開発したN-R法アルゴリズムでは非常に少ない反復回数でパラメーターを推算する。

体内時計の同調臨界点における代謝不安定化機構のオミクス解析と数理モデル

研究代表者：福田 弘和（大阪府立大学工学研究科）

体内時計は24時間よりも多少短い（または多少長い）周期の光サイクルにも同調できますが、短すぎる（長すぎる）と同調できなくなります。この同調から非同調へ転移する臨界点を「同調臨界点」と呼んでいます。そこでは体内時計は不安定化し、生育が非常に不均一になることが分かっています。本研究では、同調臨界点における環境ストレスの解明を目的とし研究を行っています。

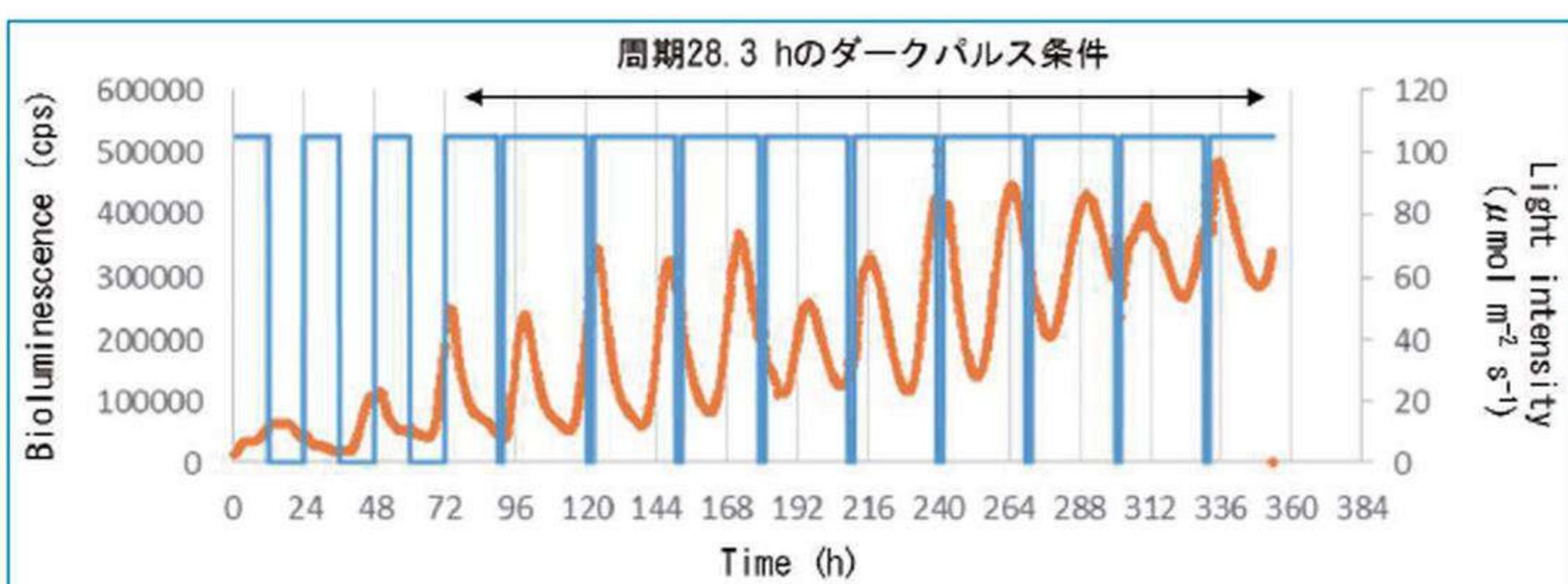
これまで、ルシフェラーゼ・レポーターアッセイによる時計遺伝子CCA1の発現リズム解析により、非24時間周期の

光サイクル条件における概日リズムの不安定現象を観察しました。また、糖代謝モデルを利用し、ショ糖飢餓／過剰によるストレス応答の視点で生育不良のモデリングを検討しました。

今後は、トランスクリプトーム解析によるストレス応答遺伝子群の同定、メタボローム解析による糖代謝産物の評価を行い、分子データに基づく数理モデルの構築を目指します。ここでは、単に遺伝子や代謝などの分子実態に基づくモデリングを行うだけでなく、体内時計の制御を念頭に置いた数理モデルの構築を目指します。具体的には、時計遺伝子CCA1の時系列解析による体内時計の振幅情報ならびに位相情報の抽出を行い、非線形力学の理論的枠組みを利用した制御志向のモデルをサブモデルとして導入します。

Higashi T, Kamitamari A, Okamura N, Ukai K, Okamura K, Tezuka T, Fukuda H. (2014) Characterization of circadian rhythms through a bioluminescence reporter assay in *Lactuca sativa* L. *Environ. Control Biol.* 52: 21-27.

図1：非24時間周期の光サイクルによって不安定化した概日リズム
遺伝子組換えシロイヌナズナ CCA1:LUC を用いた計測。



環境中のマンガン変動に対処するイネの仕組み

A node-based switch for preferential distribution of manganese in rice

Naoki Yamaji, Akimasa Sasaki, Ji Xing Xia, Kengo Yokosho, Jian Feng Ma
Nature Communications 4 :2442, 2013.

マンガン (Mn) は光合成や様々な酵素の活性などに必要な金属で、植物の生育に欠かせない必須元素ですが、過剰に蓄積しても生育障害を引き起こします。植物の正常な生育に必要なマンガンの量は乾物重あたり僅か 50-100mg/kg です。しかし、土壤中の可溶性マンガン濃度は大きく変動します。特にイネが栽培される水田環境では、水を張っていない状態では土壤溶液中のマンガン濃度は 1 μ M 以下で、湛水状態では 200 μ M 以上になります。植物は移動できないため、健全な生育のためにこのような大きな変動に対処しなければなりません。今回、我々はイネが節 (せつ) に存在するマンガンの輸送体 OsNramp3 によって、その変動するマンガン濃度に対処している仕組みを突き止めました。

イネのマンガンの吸収は細菌から動植物まで広く存在する Nramp 輸送体ファミリーに属する OsNramp5 が担っています (Sasaki et al., 2012)。OsNramp5 は根の外皮と内皮細胞の遠心側に偏在しています。OsNramp5 は恒常に発現しており、環境中のマンガンに応答しません。吸収されたマンガンは節で各器官への配分を行いますが、節で高く発現している OsNramp3 がその役割を果たしています。OsNramp3 は OsNramp5 と同じく、Nramp ファミリーに属しています。OsNramp3 を酵母変異体 *smf1* に発現させたところ、*smf1* のマンガン吸収を相補したことから、マンガンの輸送体であることが確認されました。GFP 融合遺伝子を一過的に導入したタマネギ表皮細胞では細胞膜への局在が観察されました。節の免疫組織染色では OsNramp3 タンパク質は肥大維管束周縁部の木部転送細胞に局在していました。また分散維管束の節部での局在も観察されました。OsNramp3 の発現は培地の Mn 濃度や他の必須ミネラルの欠乏に対する応答性は見られませんでしたが、培地の Mn 濃度に応答してタンパク質は素早く応答しました。すなわち、Mn 欠乏条件で最も強いシグナルが検出されましたが、Mn 過剰条件ではわずか 4 時間でタンパク質が消失しました (図 1)。T-DNA 挿入による遺伝子破壊株では Mn 欠乏条件下において葉身の黄化と根端の壞死が観察されました。また Mn の分配様式を葉位別に詳しく分析した結果、マンガン欠乏条件下では、野生型イネの場合、吸収したマンガンが優先的に新葉に配分されるのに対して、破壊株では新葉への Mn 分配が減少し、古い葉への配分が増加しました。一方、マンガン過剰条件下では、野生型と破壊株との間にマンガンの分配の違いは見られず、いずれも蒸散量に応じた分配が観察されました。これらのこととは OsNramp3 が環境中のマンガン濃度の変化を感じて、まるでスイッチのように機能している

ことを示しています。すなわち環境中のマンガン濃度が低い時には、OsNramp3 は少ないマンガンを優先的に成長の活発な新葉や穂に分配する働きをします (図 2)。しかし、環境中の濃度が高くなると、OsNramp3 タンパク質は素早く分解され (図 2)、その結果、過剰なマンガンは古い葉に分配されます。

なお、古い葉に蓄積する高濃度のマンガンの無毒化に OsYSL6 と OsMTP8.1 が関与していることが明らかになっています (Sasaki et al., 2011; Chen et al., 2013)。OsYSL6 はニコチアナミン - マンガン複合体をアポプラストからシンポプラストへ輸送させ、OsMTP8.1 はそれに続き、マンガンを液胞に隔離して、無毒化を行います。

参考論文

- Chen Z, Fujii Y, Yamaji N, Masuda S, Takemoto Y, Kamiya T, Yusuyin Y, Iwasaki K, Kato S, Maeshima M, Ma JF, Ueno D. (2013) Mn tolerance in rice is mediated by MTP8.1, a member of the cation diffusion facilitator family. *J. Exp. Bot.* 64: 4375-4387.
Sasaki A, Yamaji N, Yokosho K, Ma JF. (2012) Nramp5 is a major transporter responsible for manganese and cadmium uptake in rice. *Plant Cell* 24: 2155-2167.
Sasaki A, Yamaji N, Xia JX, Ma JF. (2011) OsYSL6 is involved in the detoxification of excess manganese in rice. *Plant Physiol.* 157: 1832-1840.

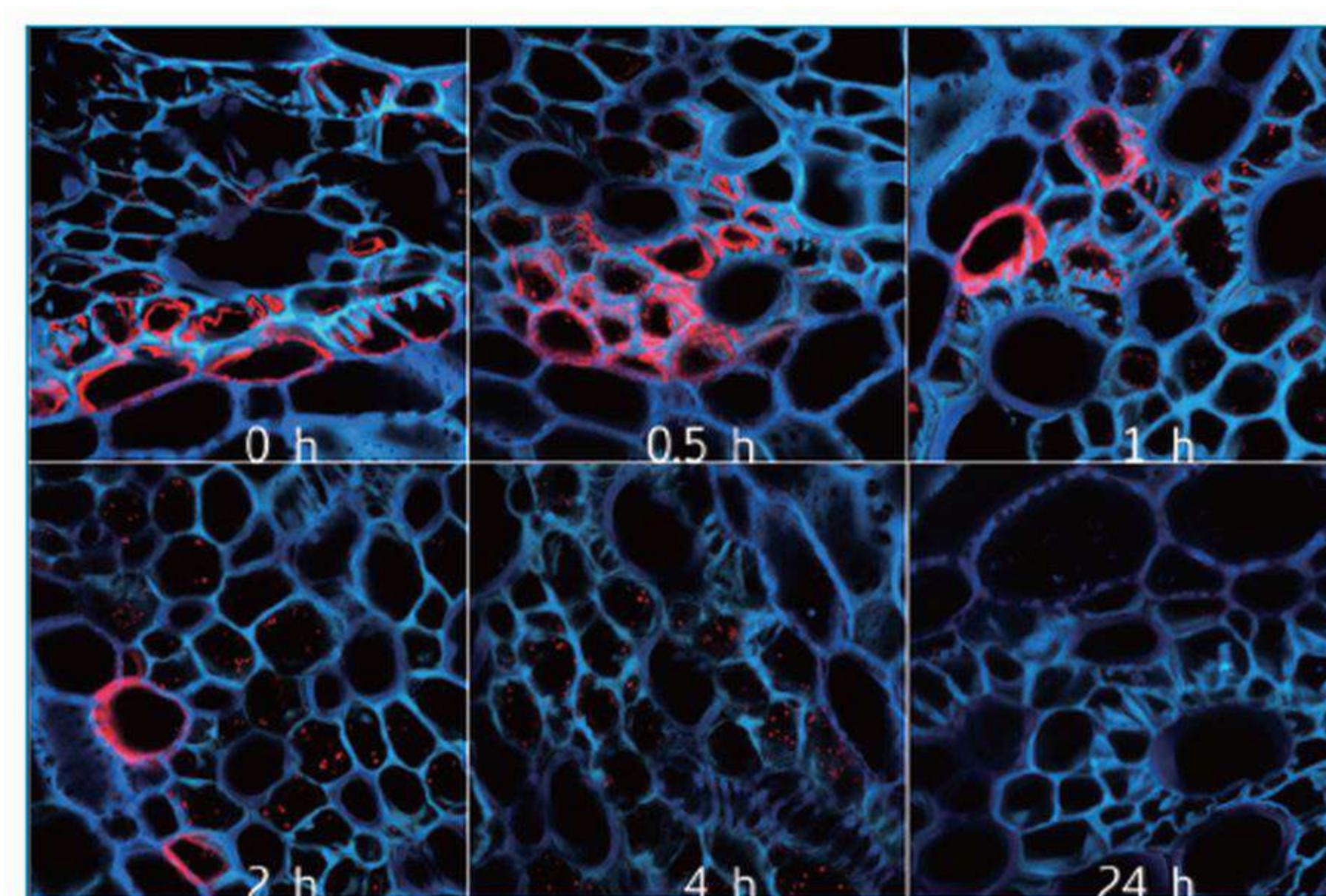


図 1：環境中のマンガン濃度に応答してマンガン輸送体 OsNramp3 が分解する様子。

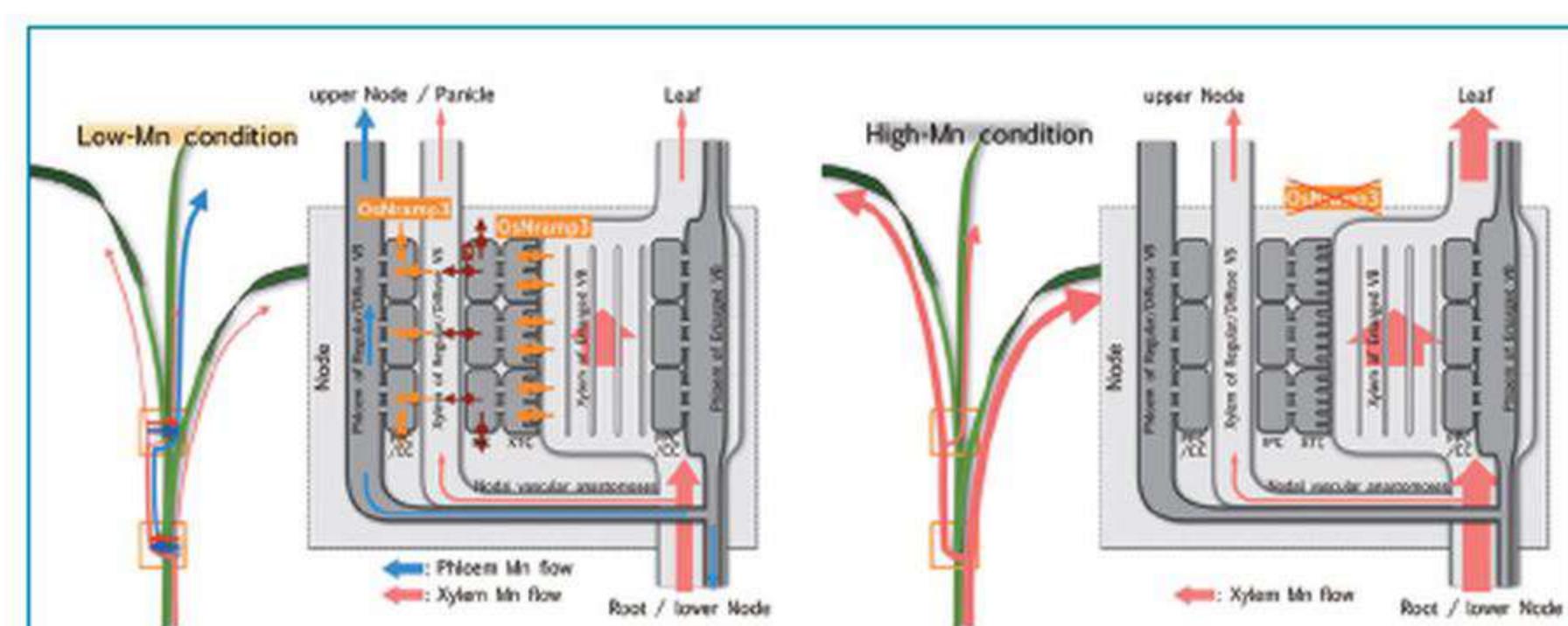


図 2：節に局在する OsNramp3 がマンガンの分配における役割。左はマンガン欠乏時、右はマンガン過剰時の役割を示してある。

気孔開口促進による植物の光合成活性と生産量の増加

Overexpression of plasma membrane H⁺-ATPase in guard cells promotes light-induced stomatal opening and enhances plant growth

Yin Wang, Ko Noguchi, Natsuko Ono, Shin-ichiro Inoue, Ichiro Terashima, Toshinori Kinoshita
Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 111: 533-538, 2014.

植物は光合成を行うことで自らの成長・繁殖のエネルギーを得るとともに、二酸化炭素の吸収、蒸散や酸素の放出を行うことで地球の大気環境を整えています。植物における二酸化炭素の唯一の取り込み口となっているのが、植物の表面に存在する気孔とよばれる微細な孔（あな）です。気孔は、一对の孔辺細胞により構成され、葉の表面に 1mm² 当たり約 50 個～数百個存在しており、太陽光下で開口します。これまでの研究により、光による気孔開口には、青色光受容体フォトトロピン、気孔開口の駆動力を形成する細胞膜プロトンポンプや内向き整流性カリウムチャネルが主要な働きを担っていることが明らかになってきました（図 1）。

植物が太陽光のもとで盛んに光合成を行っているとき、多くの二酸化炭素を必要としますが、気孔の孔を通る際に生じる抵抗（気孔抵抗）が二酸化炭素取り込みの主要な制限要因となっており、光合成が制限されていると考えられています。しかしながら、気孔開度が本当に植物の光合成や生産量の制限要因となっていることは明確に実証されていませんでした。また、植物の光合成活性をより向上させるためには、気孔の開き具合を大きくし、気孔抵抗を低下させることができ解決法として考えらますが、これまで人為的に気孔の開口のみを大きくする技術は報告されていませんでした。

本研究では、光による気孔開口反応に関わる上記の主要因子を、気孔を構成する孔辺細胞のみで発現を誘導する GC1 プロモーターを用いて、モデル植物シロイヌナズナの孔辺細胞だけで発現量を上昇させ、気孔開口を促進させることができるかどうかを調べました。その結果、気孔開口の駆動力を形成する細胞膜プロトンポンプの孔辺細胞での発現量を約 1.5 倍増加させることで、光による気孔の開口が野生株よりも約 25% 大きくなることを発見しました。一方、プロトンポンプ過剰発現株は、光刺激のない状態や気孔を閉じさせる植物ホルモン・アブシジン酸存在下では、野生株と同様に気孔が閉鎖しており、光刺激により気孔開口が促進されたときのみ、気孔が大きく開口することがわかりました。

次に、光合成蒸散測定装置を用いて詳細な解析を進めたところ、プロトンポンプ過剰発現株では、二酸化炭素吸収量（光合成活性）が約 15% 増加していることを見出しました。そこで、植物の生産量について調べた結果、播種後 25 日目の栄養成長期の植物において、地上部の重量が野生株と比べ 1.4 ~ 1.6 倍増加しており、播種後 45 日目の種子を付けた状態の植物の種子や莢を含む花茎の乾燥重量は、約 1.4 倍増加していました（図 2）。また、過剰発現株では、野生株と同様な乾燥応答や乾燥耐性が見られることもわかり、過剰

発現株が野生株と同様の水分環境で生育可能であることが示唆されました。一方で、その他の因子（青色光受容体フォトトロピンと内向き整流性カリウムチャネル）の場合は、気孔の開口促進や植物の生産量増加を引き起こしませんでした。

当初は、ともかく気孔を大きく開かせればいいと考え、恒常活性化型のプロトンポンプを用いて、常に大きく気孔が開いた植物体の解析も進めていましたが、水不足の状況でないにも関わらず、この植物体の生産量は野生株と同じかそれ以下になることがわかり、夜など光合成を行っていない時は気孔を閉じさせることが生産量増加に必要であることが示唆されました。

以上の結果は、細胞膜プロトンポンプが気孔開口の制限因子であり、気孔開度が光合成と生産量の制限要因であることを実証する初めての成果となりました。さらに、本研究により、人為的に気孔の開口を大きくすることで植物の生産量を増加させることに世界で初めて成功しました。本技術は、植物に普遍的な気孔開口のメカニズムを利用しているため、応用範囲が広いと考えられ、今後、バイオ燃料用植物や農作物にこの技術を適用することで有用植物の生産量（収量）や二酸化炭素吸収量の増加に貢献したいと考えています。

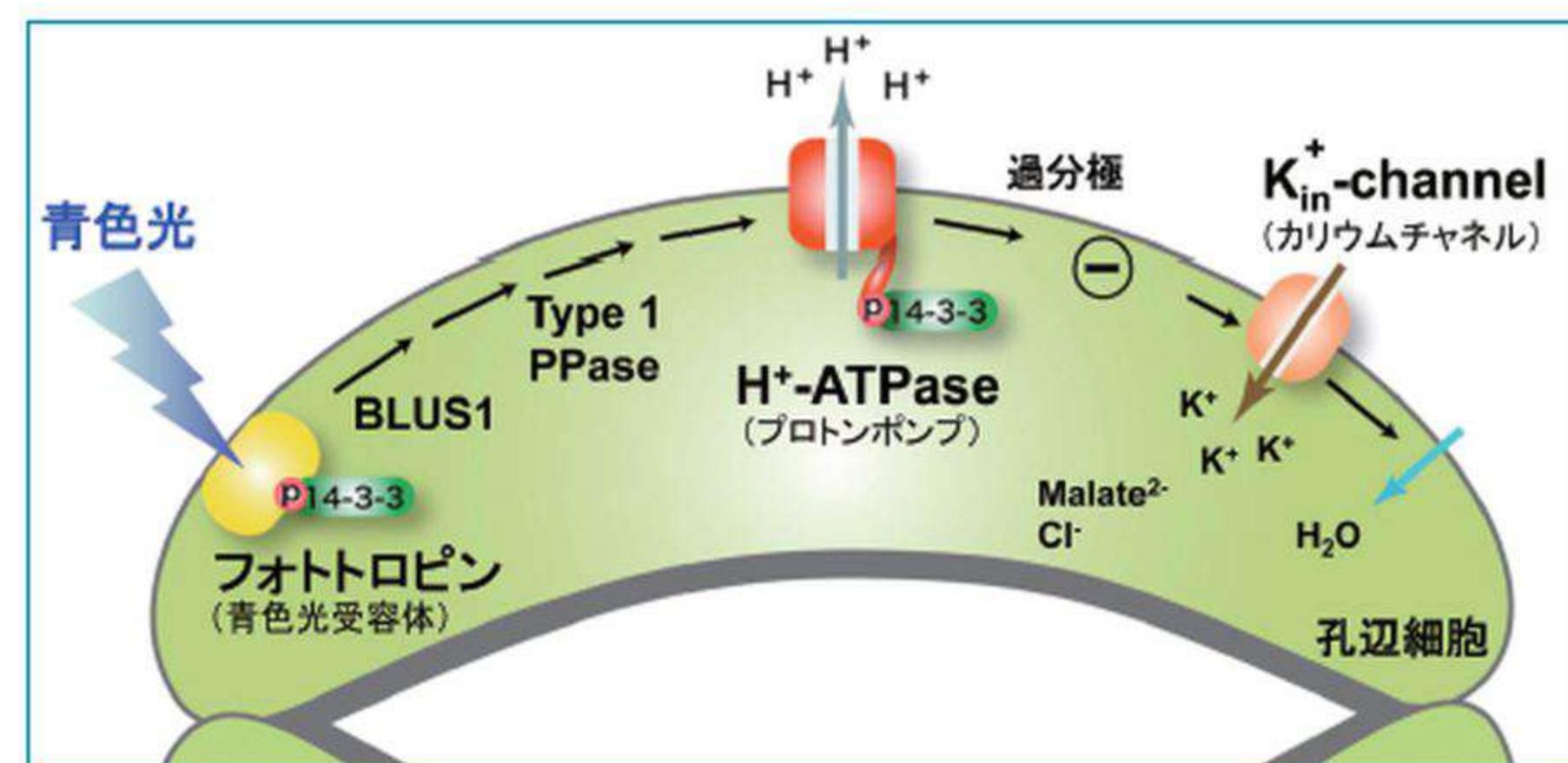


図 1：光による気孔開口の分子メカニズムモデル
太陽光に含まれる青色光は、フォトトロピンに受容され、細胞膜プロトンポンプを活性化し、カリウム取り込みの駆動力を形成する。細胞内に大量に取り込まれたカリウムは、浸透圧を上昇させ、水が取り込まれ、孔辺細胞の体積が増加することで気孔が開口する。

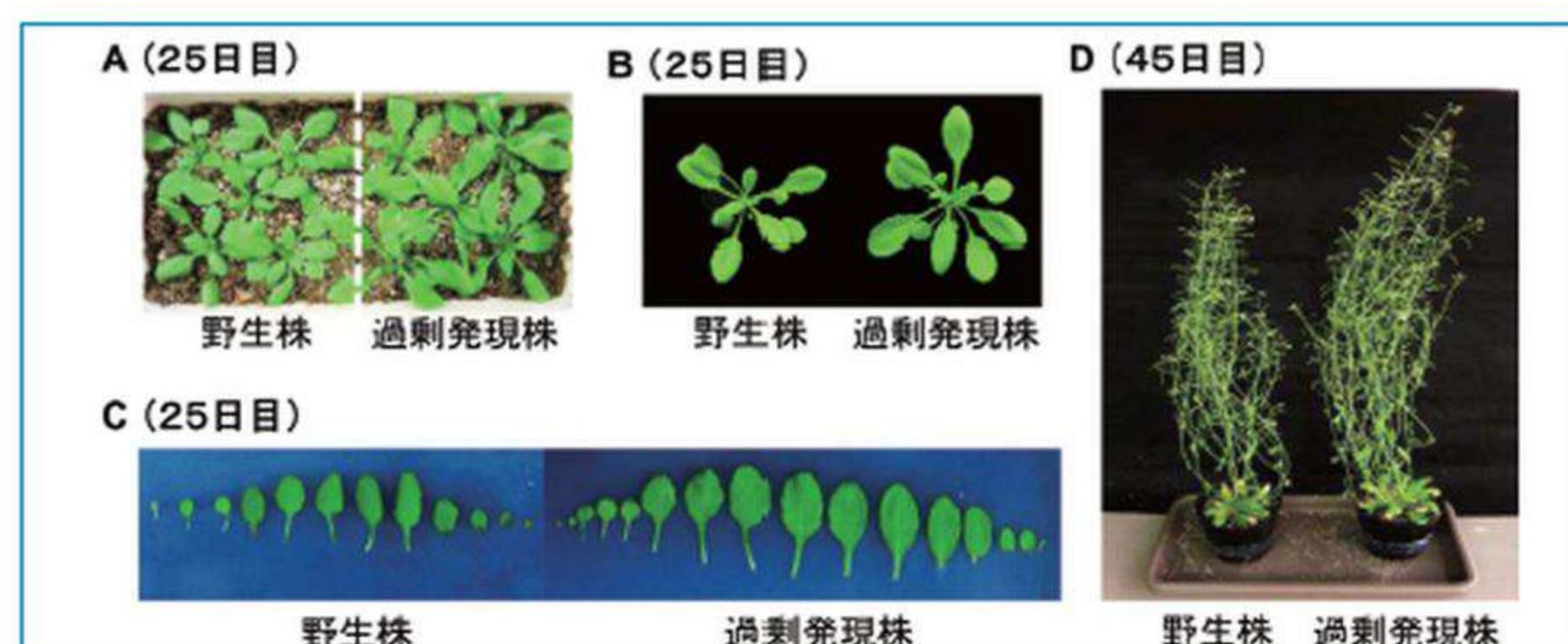


図 2：シロイヌナズナの野生株とプロトンポンプ過剰発現株の植物体の表現型の比較
プロトンポンプ過剰発現株は、野生株と比べて、ひとまわり大きく育ち、播種後 25 日目において地上部の生重量と乾燥重量が 42 ~ 63% 増加していた（A ~ C）。播種後 45 日目においては、花茎が長くなり、多くの花をつけ、種子の収量が増加した。種子や莢を含む花茎の乾燥重量は、野生株と比べて 36 ~ 41% 増加していた（D）。

渋滞したリボソームの数珠つなぎ：シロイヌナズナ *CGS1* mRNA における S-アデノシルメチオニンに応答した翻訳停止によって渋滞したリボソームは翻訳伸長サイクルのどの段階で停止しているのか

Ribosome in a stacked array: Elucidation of the step in translation elongation at which they are stalled during S-adenosyl-L-methionine-induced translation arrest of *CGS1* mRNA

Yui Yamashita, Yoshitomo Kadokura, Naoyuki Sotta, Toru Fujiwara, Ichigaku Takigawa, Akiko Satake, Hitoshi Onouchi, Satoshi Naito
Journal of Biological Chemistry 289: 12693-12704, 2014.

遺伝子発現の転写後制御は、細胞内外の環境に敏感に応答する方策です。高等植物におけるメチオニン生合成の鍵段階を触媒するシタチオニンγ-シンターゼをコードする *CGS1* 遺伝子の発現は mRNA 分解によって調節されます。この制御機構では、メチオニンの代謝産物である S-アデノシルメチオニン (SAM) がエフェクターとして働きます。また、*CGS1* mRNA にコードされる「MTO1 領域」と名付けた、十数アミノ酸からなる配列がシス配列として機能します。コムギ胚芽の試験管内翻訳系を用いた研究によって、SAM は *CGS1* mRNA を翻訳中のリボソームを Ser-94 コドンで一時停止させることができます。また、*CGS1* mRNA の分解には SAM によって一時停止したリボソームが引き起こす、リボソームの渋滞が関係することが示唆されています。本研究では、リボソームの一時停止がいかにして mRNA の分解を引き起こすのか、その機構を探るため、試験管内翻訳系を用いた解析を行いました。

本論文では、翻訳の一時停止とともに渋滞した後続のリボソームがどのコドンで停止しているのか、また、渋滞したリボソームが翻訳伸長サイクルのどの段階で停止しているのかを調べました。リボソームでの翻訳伸長反応は、(1) デコーディング、(2) ペプチド転移反応、(3) リボソームの転座からなります (図 1)。以前の研究で、SAM に応答して Ser-94 コドンで停止したリボソームは、転座前の段階で停止していることを明らかにしています (Onouchi et al., 2005)。

リボソームによる翻訳途上のペプチドを「同義コドン置換法」と名付けた方法で同定することによって、2 つ目、3 つ目のリボソームは、それぞれ Val-95、Ala-76 で停止している、つまり、リボソームが 9 コドン間隔で数珠つなぎになっていること明らかになりました。プライマー伸長法で mRNA 分解中間体の 5' 末端を詳細に解析した結果から、リボソームの停止位置と *CGS1* mRNA の切断位置が非常によく対応していることが示され、渋滞したリボソームに挟まれた位置で mRNA の切断が起こると考えられます (図 2)。

また、アミノアシル-tRNA のアナログであるピューロマ

イシンとの反応速度は、翻訳伸長の各段階で変化します。そこで、ピューロマイシンとの反応速度を測定することによってリボソームの状態を解析しました。その結果、渋滞したリボソームのピューロマイシン反応は、強く抑えられており、リボソームが転座の段階で停止していると考えされました。ただし、SAM によって一時停止した先頭のリボソームよりは有意に反応が早いことも示されました。これらの結果から、先頭のリボソームが転座前の段階で停止しているのに対して、これに追突したリボソームは転座途上の「ハイブリッド状態」と呼ばれる段階で停止していると考えされました (図 2)。

近年、リボソームの渋滞が mRNA 分解の標的となる例が *CGS1* mRNA 以外でも知られるようになってきました。本論文は、渋滞したリボソームの状態を明らかにした最初の報告であり、リボソームが追突によって数珠つなぎ状態で渋滞することが遺伝子発現の調節に関与する先駆的な研究です。

参考論文

Onouchi H, Nagami Y, Haraguchi Y, Nakamoto M, Nishimura Y, Sakurai R, Nagao N, Kawasaki D, Kadokura Y, Naito S. (2005) Nascent peptide-mediated translation elongation arrest coupled with mRNA degradation in the *CGS1* gene of *Arabidopsis*. *Genes Dev.* 19: 1799-1810.

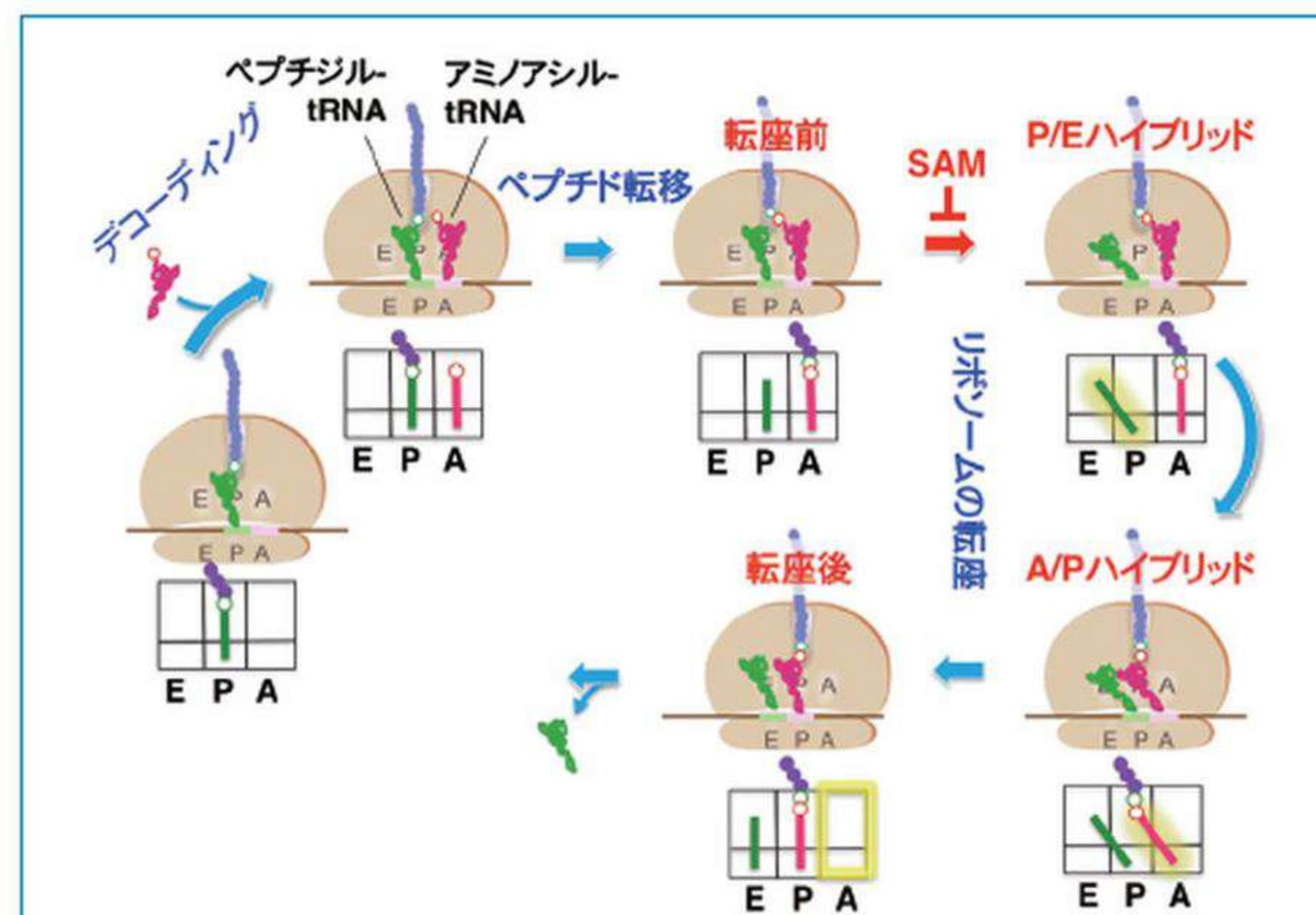


図 1：リボソームにおける翻訳伸長反応。mRNA のコドンに対応するアミノ酸を付けたアミノアシル-tRNA がリボソームの A 部位に入るデコーディング、P 部位に位置する翻訳途上のペプチドを付けたペプチジル-tRNA との間でペプチド結合を形成して A 部位の tRNA にペプチドが転移するペプチド転移、リボソームが次のコドンに移る転座の各段階からなる。転座段階は、さらに大・小サブユニットで tRNA の位置が異なる「ハイブリッド状態」を経て進行する。

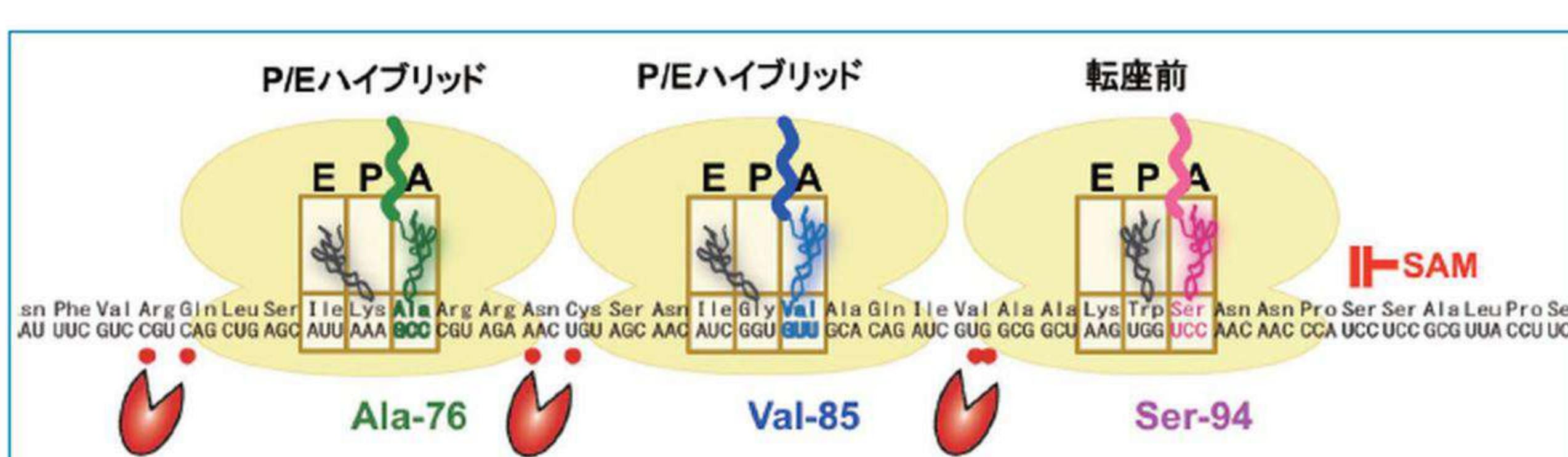


図 2 : SAM によって引き起こされる *CGS1* mRNA 上で渋滞したリボソームの状態。Ser-94 で一時停止したリボソームの後ろに、9 コドン間隔で後続のリボソームが数珠つなぎになる。先頭のリボソームの 90% は転座前の段階で停止しており、渋滞したリボソームの大部分は転座途上のハイブリッド状態で停止していると考えられる。*CGS1* mRNA の分解中間体の 5' 末端位置 (赤丸) は、渋滞したリボソームに挟まれた位置に対応する。

表皮における極長鎖脂肪酸合成は細胞増殖を抑制することで器官成長を調節する

Synthesis of very-long-chain fatty acids in the epidermis controls plant organ growth by restricting cell proliferation

Takashi Nobusawa, Yoko Okushima, Noriko Nagata, Mikiko Kojima, Hitoshi Sakakibara, Masaaki Umeda
PLOS Biology 11: e1001531, 2013.

変動する外部環境の変化に応じて器官成長を制御する仕組みは、植物の生存戦略にとって欠かせません。器官成長は細胞増殖と細胞伸長により支えられていますが、その制御機構については不明な点が多く残されています。加えて、植物組織を構成する細胞層間におけるシグナル伝達についても、ごく限られた知見しか得られていませんでした。今回、我々は本論文において、植物の表皮細胞における極長鎖脂肪酸の合成が、細胞増殖の制御を介して器官成長を調節していることを明らかにしました。

極長鎖脂肪酸 (very-long-chain fatty acid; VLCFA) は炭素数 20 以上の脂肪酸として定義されており、色素体で合成される炭素数 16 もしくは 18 の脂肪酸を最初の基質として、小胞体において炭素鎖の伸長反応を経て合成されます。シロイヌナズナにおいて、VLCFA の合成に不可欠な生合成酵素として PATICCINO2 (PAS2) がこれまでに報告されていました。PAS2 を部分的に欠損した *pas2* 変異体では VLCFA 合成が顕著に低下し、細胞増殖の活性化をはじめとした種々の形態異常を組織全体的に示します。その一方で、我々は PAS2 が表皮細胞特異的に発現していることを見つけました。さらに、表皮特異的発現を誘導するプロモーターを用いた解析から、この表皮特異的な PAS2 の発現が、正常な形態形成にとって必要かつ十分であることを突き止めました。続いて、VLCFA 合成を軽度に低下させた場合の表現型を観察するために、VLCFA 合成の阻害剤を用いた検討を加えました。その結果、VLCFA 合成の低下は細胞増殖の活性化を介して器官成長を促進することを明らかにしました(図 1)。

そこで、地上部において細胞増殖を活性化させる植物ホルモン、サイトカインに着目した解析を加えました。その結果、VLCFA 合成の低下に伴い、維管束特異的に発現するサイトカイン合成系遺伝子の発現が上昇するとともに、内生サイトカイン量が増加することがわかりました。そこで、サイトカインの合成酵素を欠損する変異体や、維管束特異的にサイトカインの分解酵素を発現させる植物体を用いた解析を行いました。その結果、これらの植物体では、VLCFA 合成の低下による細胞増殖の活性化ならびに器官成長の促進が引き起こされなくなることがわかりました。したがって、表皮における VLCFA に由来するシグナルが、維管束におけるサイトカイン合成を細胞非自立的に抑圧することで、器官成長を調節しているというモデルが導き出されました(図 2)。これは、表皮と維管束(軸)という二つの主要な組織間におけるシグナル伝達が存在するという、これま

でに報告のない機構の存在を示唆しています。

VLCFA はリン脂質やスフィンゴ脂質の原材料となる他、陸上植物の地上部表面を覆う細胞外バリアである、クチクラ層を形成する上で欠かせない脂肪酸であることが知られています。加えて、VLCFA 合成は環境ストレスにより誘導されることが報告されており、耐病性の発揮にも寄与していることが明らかになってきています。したがって、植物は VLCFA 合成を介して、生育環境の変化に応じた防御策を講じながら器官成長の度合いを調節するという戦略をとっていると考えられます。現在、表皮における VLCFA 合成がどのように維管束におけるサイトカイン合成の制御を行っているのかについて、その仕組みを解明しようとしています。

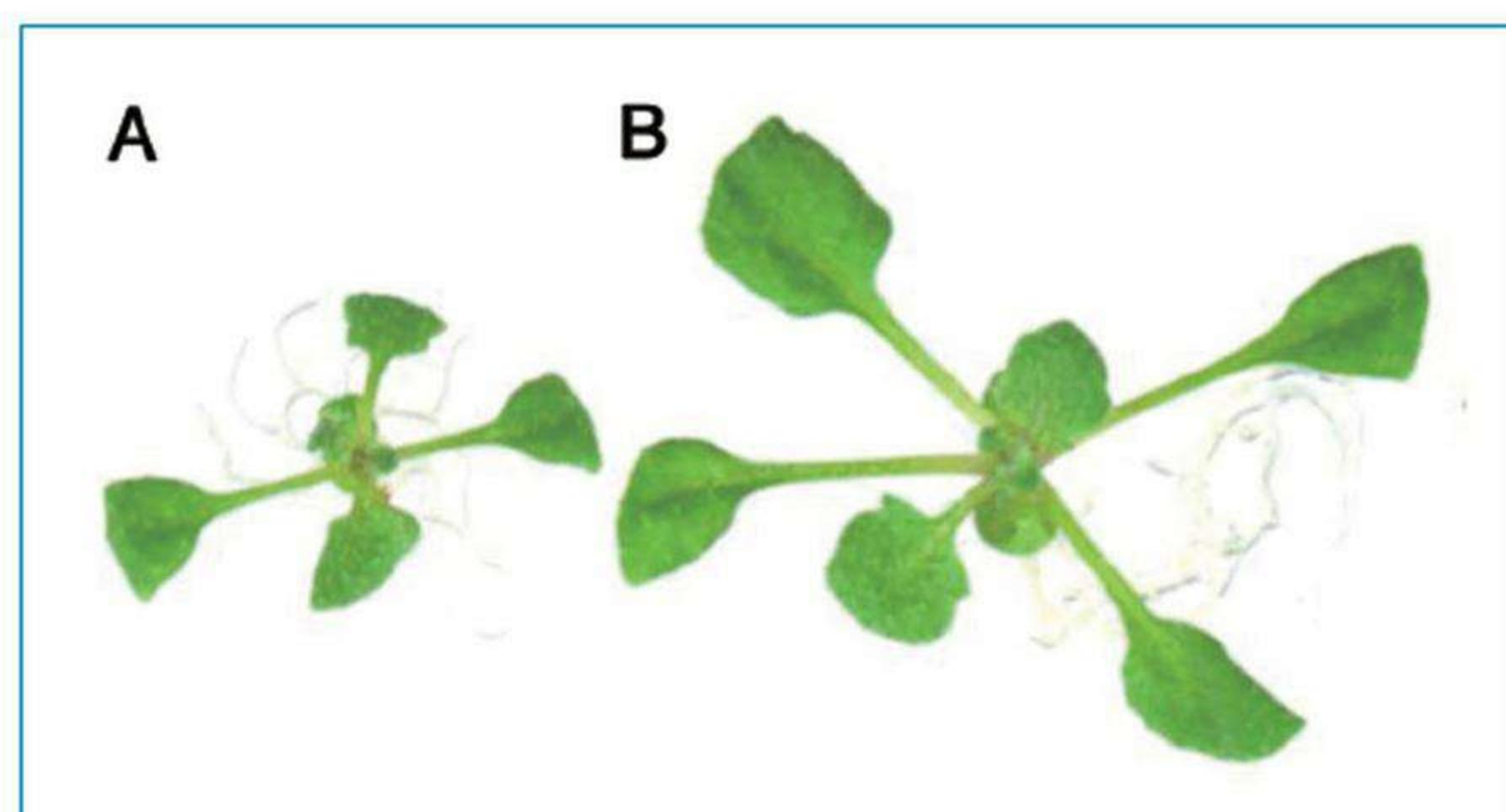


図 1 : VLCFA 合成の低下は器官成長を促進させる
低濃度の VLCFA 合成阻害剤処理を行った植物体 (B) は無処理の植物体 (A) に比べて器官サイズが増大する。このとき、細胞増殖のみが活性化しており、細胞伸長は影響を受けない。

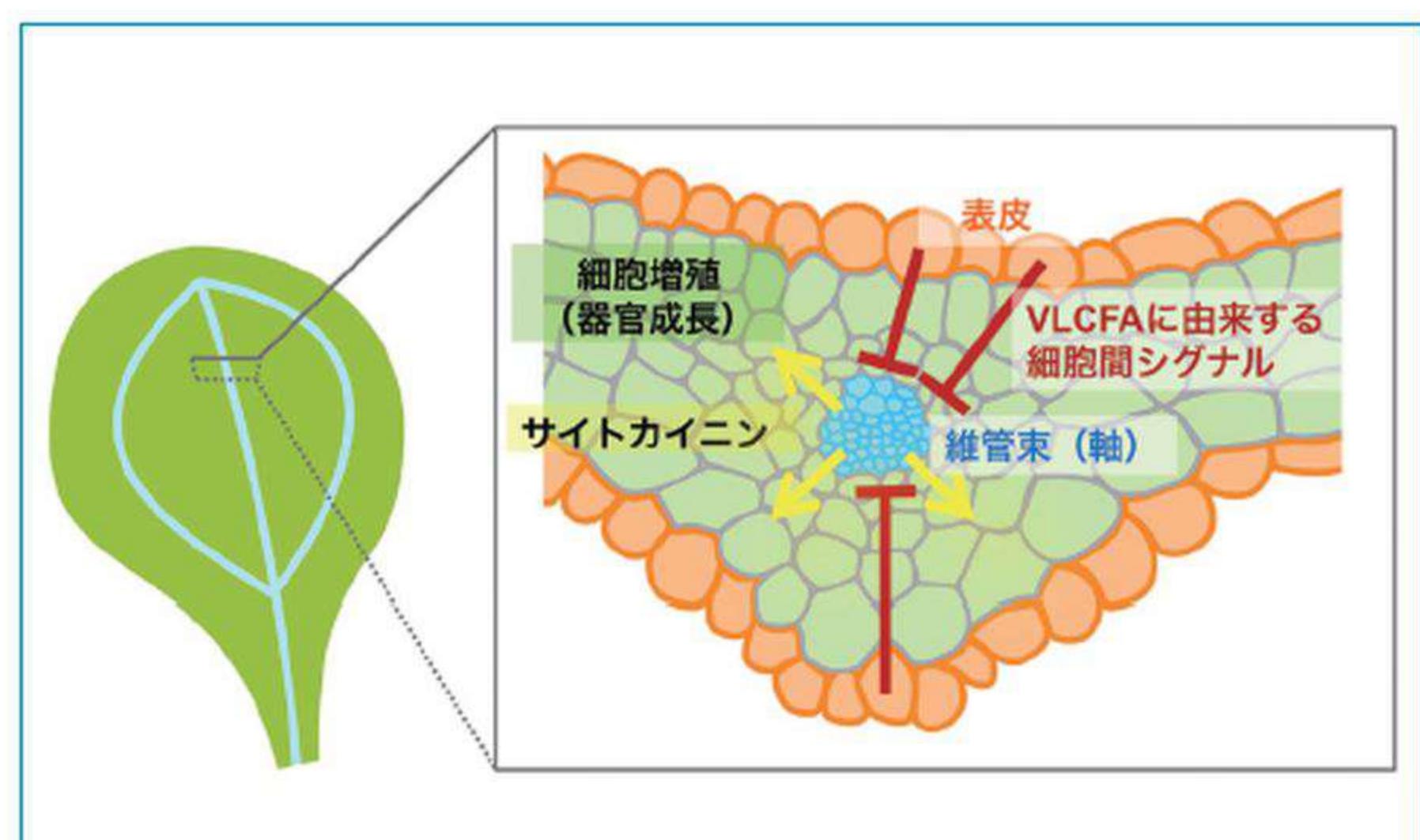


図 2 : 表皮における VLCFA 合成を介した器官成長の制御モデル
表皮で合成される VLCFA 由来の細胞間シグナルを介して、維管束(軸)におけるサイトカイン合成が抑制される。これにより、細胞増殖ならびに器官成長が過度に進行しないよう調節していると考えられる。

サイトカイニンは APC/C 活性化因子の発現を活性化することにより細胞分裂から核内倍加への移行を制御する

Cytokinins control endocycle onset by promoting the expression of an APC/C activator in *Arabidopsis* roots

Naoki Takahashi, Takehiro Kajihara, Chieko Okamura, Yoonhee Kim, Youhei Katagiri, Yoko Okushima, Sachihiro Matsunaga, Ildoo Hwang, Masaaki Umeda
Current Biology 23: 1812-1817, 2013.

植物は動物と異なり、移動しながら栄養分を探すことができないため、地中に根を張り巡らすことで成長に必要な物質を取り込んでいます。こうしたことから、植物の根は地中で驚くべき長さにまで成長します。また、植物の根は水分や栄養分を吸収するとともに、植物体を支える重要な器官でもあるので、その成長は植物体全体の成長を大きく左右することになります。

植物の根は先端部分に根端分裂組織と呼ばれる組織を持っている、細胞はそこで盛んに分裂を行っています。そして、根端分裂組織から出て分裂を停止すると、今度は核内倍加を行うことにより細胞を肥大化させます。核内倍加とは、一つの細胞内で染色体が複製を繰り返す現象で、細胞の成長（肥大化）をもたらすことが知られています。根の成長は、根端分裂組織での細胞分裂と核内倍加への移行のタイミングによって決まるので、細胞分裂から核内倍加へ移行するタイミングが根の成長スピードに大きく影響を与えることになります。しかしながら、細胞分裂から核内倍加への移行を制御するメカニズムについての知見はありませんでした。

本研究では、核内倍加の制御機構を明らかにするために、シロイヌナズナにおいて核内倍加を促進する因子である CCS52A1 に注目し、その制御について解析を行いました。CCS52A1 は E3 リガーゼである APC/C の活性化サブユニットとして働き、G2/M 期特異的なサイクリンをユビキチン化し、タンパク質分解を促進します。興味深いことに、CCS52A1 遺伝子は根端分裂組織では発現せず、核内倍加が引き起こされる移行領域で強く発現しています（図 1）。CCS52A1 を欠損した植物では核内倍加への移行が遅延することで DNA 量の増加が阻害され、その結果、根端分裂領域が拡大することから、CCS52A1 遺伝子の転写量が核内倍加制御に重要であると考えられています。そこで、CCS52A1 の転写を制御する因子を探査したところ、サイトカイニンシグナルの初発応答因子である ARR2 転写因子が、CCS52A1 遺伝子の発現を直接活性化することが明らかになりました。ARR2 タンパク質は CCS52A1 遺伝子と同様に根の移行領域で蓄積していたことから、サイトカイニンが ARR2 タンパク質を介して、移行領域での核内倍加を促進していることが示されました。

これまでの研究で、根端分裂組織の大きさはサイトカイニンとオーキシンという 2 つの植物ホルモン間の拮抗的な作用により制御されることが知られていました。すなわち、サイトカイニンシグナルの下流で ARR1/12 転写因子が活性化され、オーキシンシグナルの負の制御因子である SHY2

遺伝子の転写を誘導することでオーキシンの活性が抑制され、結果として根端分裂組織での分裂活性が低下し、核内倍加への移行が促進されることが報告されていました。そこで、ARR2-CCS52A1 と ARR1/12-SHY2 の 2 つの経路の関係を遺伝学的に調べたところ、2 つの経路は独立に働くことで根端分裂組織の大きさをコントロールしていることを明らかにしました。ARR2 および ARR1/12 タンパク質は根の移行領域で主に蓄積しますが、ARR2 は核内倍加の促進、ARR1/12 はオーキシンシグナルの抑制というそれぞれ別々の経路を制御することから、両者がバランスよく機能することで最終的な根端分裂組織の大きさを決めていることを突き止めました（図 2）。本研究の結果から、これまで知られていなかった根端分裂組織の大きさと根の成長を調節する全く新奇な機構が明らかになりました。

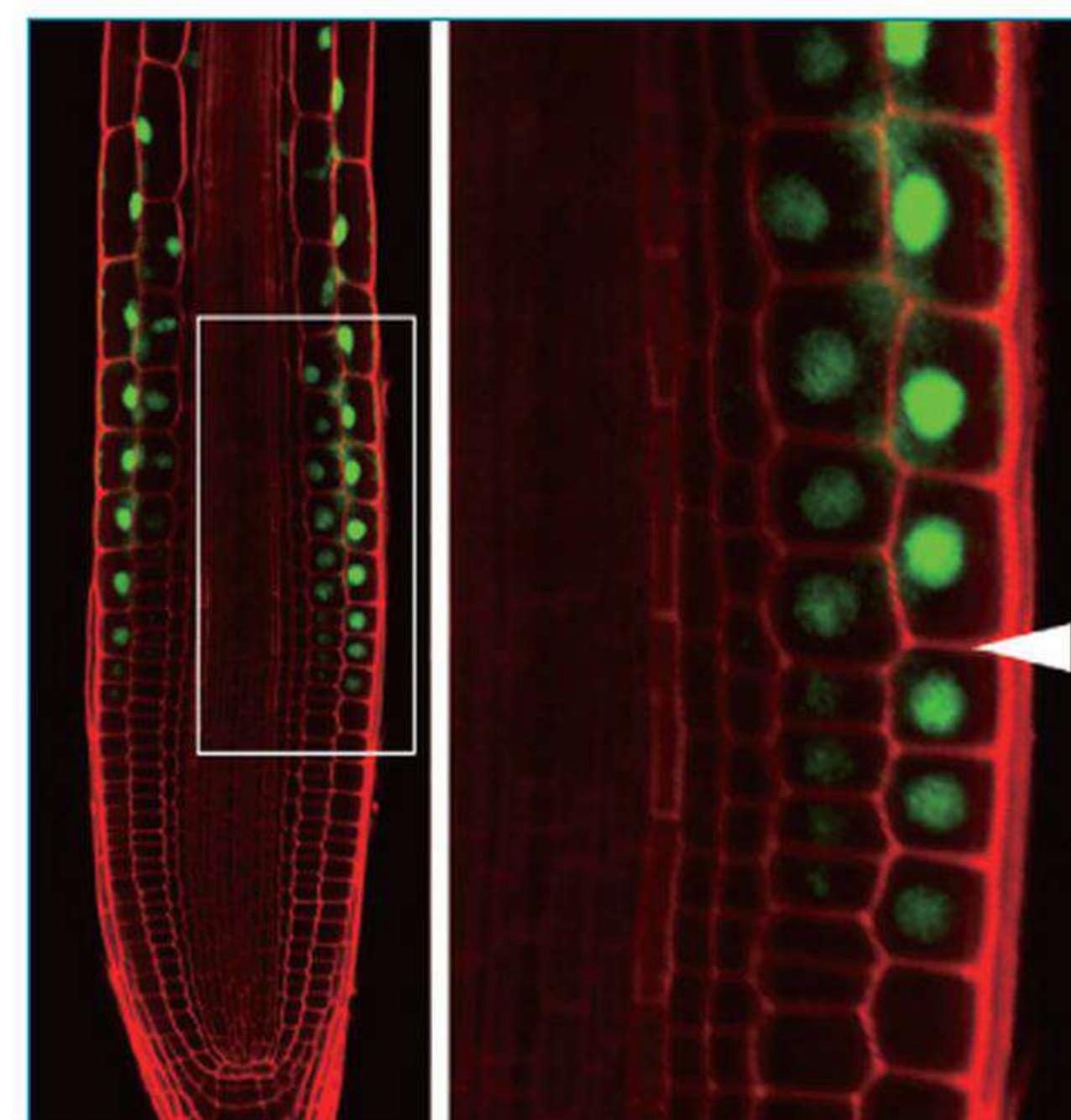


図 1: CCS52A1 遺伝子の発現様式
CCS52A1 遺伝子のプロモーター制御下でヒストン H2B:GFP タンパク質を発現させることにより、CCS52A1 遺伝子の発現場所を調べた。CCS52A1 遺伝子は根端分裂領域と細胞伸長領域の境界（矢頭）付近で発現し始める。

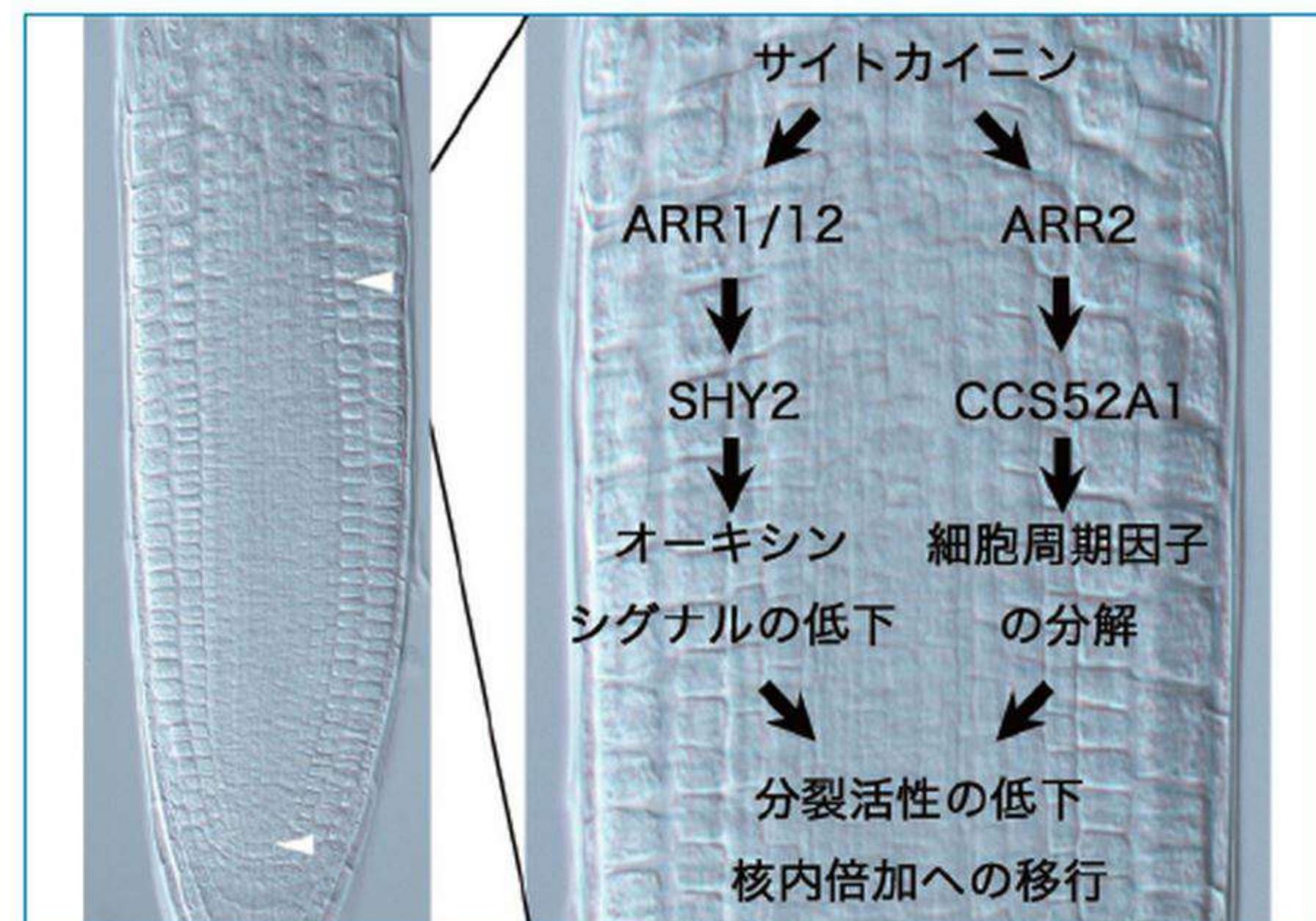


図 2: サイトカイニンによる細胞分裂および核内倍加の制御
サイトカイニンは ARR1/12 および ARR2 転写因子を活性化することにより、SHY2, CCS52A1 という異なる因子の転写を活性化する。その後、オーキシンシグナルの低下および細胞周期因子の分解を促進することにより、核内倍加への移行を引き起こす。

地球温暖化世界で生じる開花フェノロジー変化を開花遺伝子発現量から予測する

Forecasting flowering phenology under climate warming by modelling the regulatory dynamics of flowering-time genes

Akiko Satake, Tetsuhiro Kawagoe, Yukari Saburi, Yukako Chiba, Gen Sakurai, Hiroshi Kudoh
Nature Communications 4: 2303, 2013.

植物にとって花成は、種子を実らせて次世代を残すために重要なイベントです。植物が生き延びるために獲得したさまざまな環境ストレス耐性も、適切な時期に開花し、健全な種子が作られることによって次世代へと伝えられます。また、固着性の植物にとって、高い移動性を備えた種子を作ることは、不適な環境から逃れ、より適した生息地に分布を拡大するためにも、重要な意義を持っています。植物の生活環を考えたとき、いつ栄養成長から生殖成長へ転換するかは、植物環境突破力の集大成といつても良いほど重大で慎重に検討すべき意志決定問題です。

越冬の後、春に開花する植物では、長期間の低温を経験して初めて花芽形成が誘導されます。このことは春化と呼ばれ、春まきと秋まき小麦の違いに代表されるように古くから知られていた現象です。近年、春化の分子メカニズムが解明されたことによって、植物の温度応答の仕組みが分子レベルで次々とわかつてきましたにも関わらず、自然環境でみられる複雑な温度変化のもとで植物がどのように季節の移り変わりに応答し適切な時期に開花できるのかは、未解明のままでした。

本研究では、春化に依存して開花時期が決まるアブラナ科植物ハクサンハタザオを用いて、室内実験・数理モデル・野

外実験という異なるアプローチを統合し、遺伝子発現量に立脚した開花時期予測モデルの開発に成功しました。まず、温度操作実験を行い様々な温度環境下で長期間開花遺伝子の発現量を追跡しました。得られたデータを用いて、開花遺伝子制御の数理モデルを構築しパラメータを推定することで、野外の複雑な変動温度環境のもとでも遺伝子発現量の季節変化を精度良く予測する手法を確立しました(図1)。

新しく開発されたモデルは、春化において重要な開花調節遺伝子 *FLC* 遺伝子とフロリゲンとして知られる *FT* 遺伝子という、たった二つの遺伝子で構成されたシンプルなモデルであるにも関わらず、複雑な自然条件で観察された遺伝子発現量の季節変化と、開花の開始および終了時期を精度良く再現することができました。将来の地球温暖化によって開花時期に生じる変化を予測したところ、開花の開始および終了時期の双方が温暖化とともに早期化することが示されました。開花終了時期の前進が開始時期よりも早く進むため、開花期間が温暖化とともに短縮され、最終的には約 5°C の温度上昇によって開花すらしなくなることが予測されました(図1)。

ブロッコリーや大麦など、我々の身近な作物は類似した開花遺伝子の制御関係を保存しているため、本研究で開発し

た手法を直接応用することができます。このことは、地球温暖化に対して、自然生態系だけでなく、農業生態系がどのように応答するかを予測する技術を提供できることを意味しており、生物多様性の維持や安定した食料生産に貢献するグリーンイノベーションに幅広く役立てることができます。

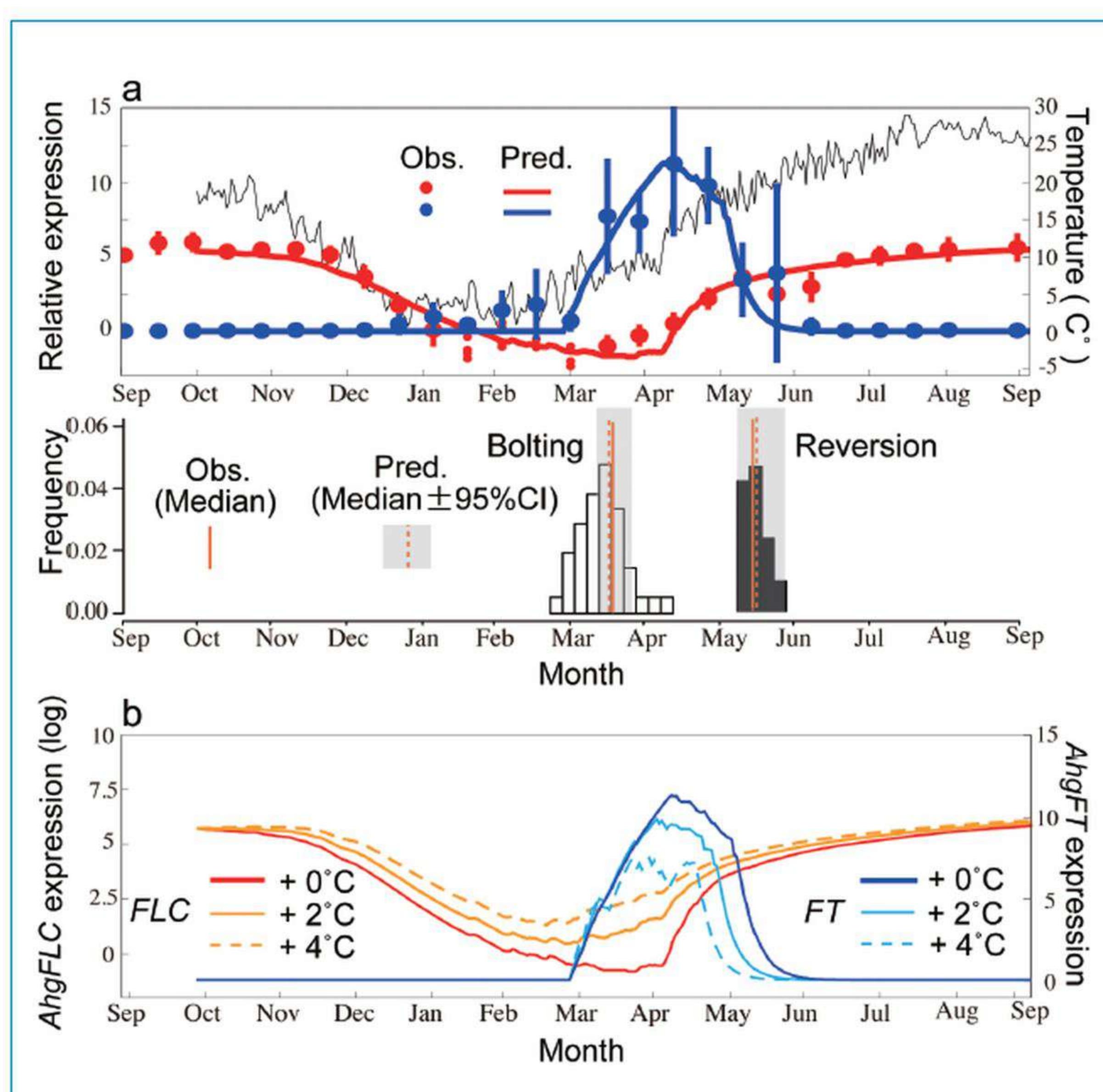


図1：環境変化への植物の開花時期応答の予測と検証。(a) *FLC* 遺伝子（赤）と *FT* 遺伝子（青）の相対発現量の季節変化と繁殖開始（抽だい, bolting）と繁殖終了（栄養成長への逆転, reversion）時期。線は予測値、点は実測値を示す。(b) 温度上昇への応答。

離生細胞間隙形成を制御する E3 ユビキチンリガーゼ NOPPERABO1

Essential role of the E3 ubiquitin ligase NOPPERABO1 in schizogenous intercellular space formation in the liverwort *Marchantia polymorpha*

Kimitsune Ishizaki, Miya Mizutani, Masaki Shimamura, Akihide Masuda, Ryuichi Nishihama, Takayuki Kohchi
The Plant Cell 25: 4075-4084, 2013.

植物では、細胞と細胞の間が気体で満たされた細胞間隙をもつ組織（通気組織）が多く見られます。体液の循環によるガス交換の仕組みをもたない植物にとって、根や葉の組織内部に張り巡らされた細胞間隙は、呼吸や光合成の基質である酸素 (O_2) や二酸化炭素 (CO_2) を植物体内に行き渡させる上で重要な組織構造です。接着している細胞同士が乖離することで形成される細胞間隙は離生細胞間隙と呼ばれますが、その発生の分子メカニズムについてはほとんど知見がありませんでした。本論文では、新興モデル生物である苔類ゼニゴケの突然変異体を利用して離生細胞間隙形成制御の仕組みの一端を明らかにしました。

ゼニゴケとその近縁種は、葉状体の上側に、巨大な細胞間隙をもつ光合成同化組織である気室を形成します。ゼニゴケ属の気室については 100 年以上も前から解剖学的な研究の蓄積があり、葉状体先端部に近い領域の表皮細胞間に離生細胞間隙が形成されることから、その発生が始まるとされています。我々は、まず約 10,000 株の T-DNA タグラインのスクリーニングから、葉状体の背側に気室が全く形成されない *nopperabo1* (*nop1*) 変異体を単離しました（図 1）。*nop1* 変異体の表現型を詳細に解析すると、葉状体先端部において離生細胞間隙の形成が全く観察されないことが分かりました。次に *nop1* の原因遺伝子を単離するため、野生型株との交配による連鎖解析を行ったところ、挿入された 1 コピーの T-DNA が表現型と連鎖していることが明らかとな

り、TAIL-PCR 法により挿入された T-DNA タグ近傍のゲノム断片を単離することに成功しました。得られたゲノム断片の領域にコードされていた野生型の遺伝子を、*nop1* 変異体に導入すると気室形成を回復したことから、この遺伝子を *nop1* 変異体の原因遺伝子 *NOPPERABO1* (*NOP1*) と同定しました。

NOP1 がコードするタンパク質は、E3 ユビキチンリガーゼとして機能することが知られている U-box ドメインを N 末端側にもち、C 末端側にタンパク質相互作用に寄与すると考えられているアルマジロ (Armadillo : ARM) リピートモチーフをもつ PUB-ARM ファミリーに属することが分かりました。そこで、大腸菌を使って *NOP1* 組換えタンパク質を発現・精製し、*in vitro* アッセイで E3 ユビキチンリガーゼ活性を調べました。その結果、*NOP1* が U-box ドメイン依存的に E3 ユビキチンリガーゼとして機能しうることを確認することができました。また C 末端に蛍光タンパク質遺伝子を融合した *NOP1* 遺伝子を *nop1* 変異体に導入した形質転換体を作製し、*NOP1* が細胞膜に局在することを明らかにしました。

以上の結果から、細胞膜に局在する E3 ユビキチンリガーゼを介した特異的タンパク質分解（ユビキチン-プロテアソーム系）が、ゼニゴケにおける離生細胞間隙の形成を促進することが示唆されました。今回、ゼニゴケから発見した *NOP1* に近い PUB-ARM 型の E3 ユビキチンリガーゼは、

陸上植物に広く保存されています。今後、この仕組みを更に深く解明することにより、細胞間隙の形成頻度や大きさを制御して、光合成能力が改良できる可能性があります。また、この研究は新興モデル生物の苔類ゼニゴケにおいて変異体から原因遺伝子を同定した順遺伝学研究の初めての報告例としても評価されました。

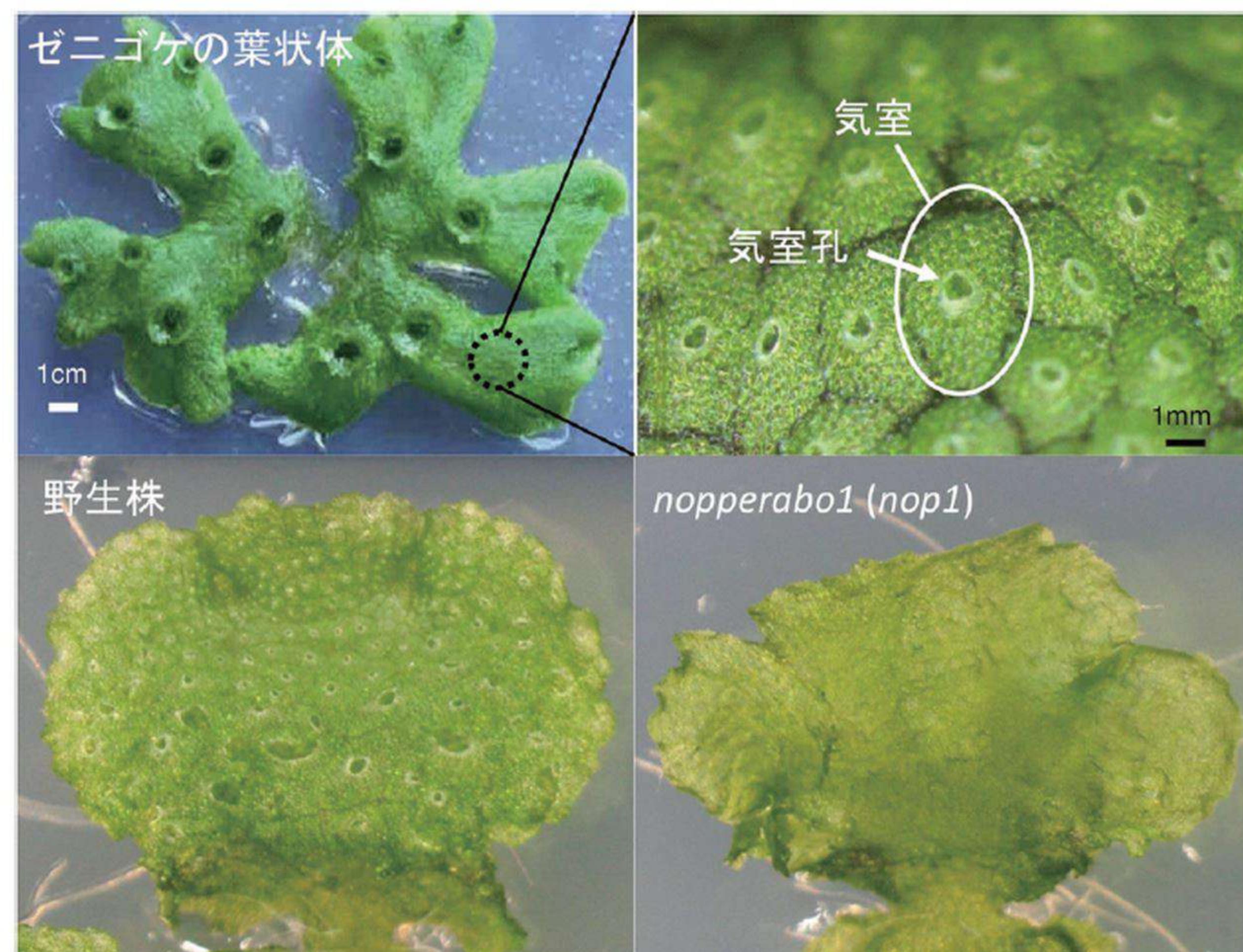


図 1：ゼニゴケの気室と *nop1* の表現型
 (上段) ゼニゴケは葉状体の背側（上面）に形成される気室、その中央に気室孔をもつ。
 (下段) *nopperabo1* (*nop1*) 変異体の表現型（右）。野生型に見られる気室がまったく形成されない。

新聞記事に取り上げられた論文

馬 建鋒

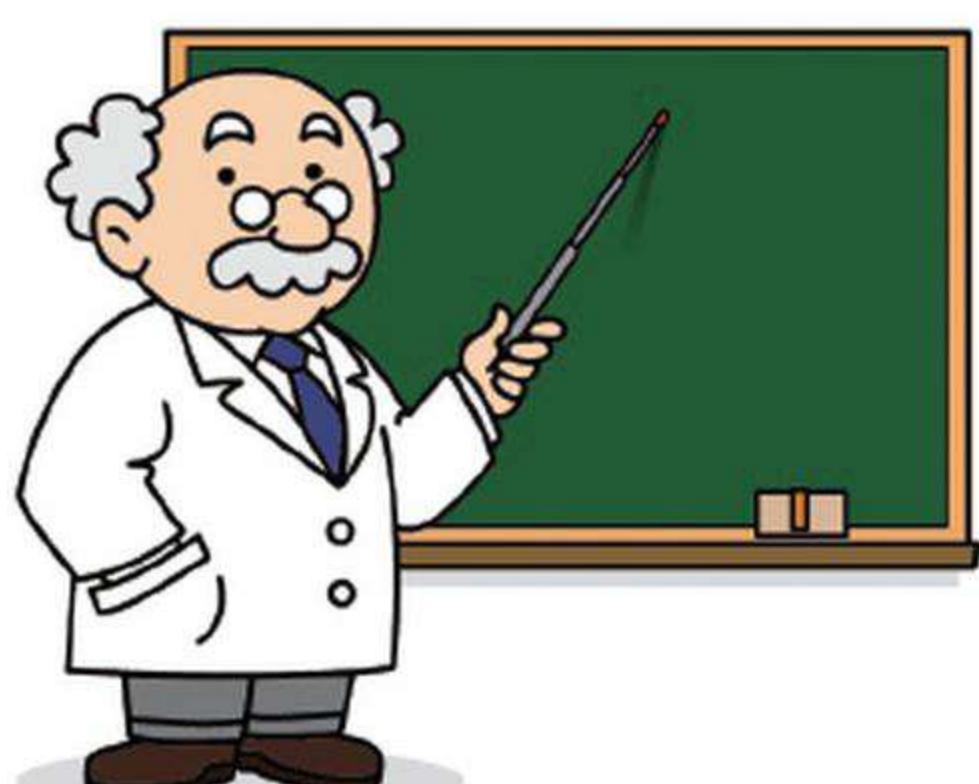
- 山陽新聞：2013年10月27日 『植物生育へマンガン供給 調節タンパク質発見』
日刊工業新聞：2013年9月24日 『植物の栄養分分配の仕組み 岡山大が一端解明』
山陽新聞：2013年5月16日 『植物成長促す遺伝子 働き高め収量拡大も』
日本経済新聞：2013年5月14日 『イネのたんぱく質 亜鉛を振り分け』

木下 俊則

- 科学新聞：2014年1月17日 『気孔拡大で植物の生産量増加』
毎日新聞：2013年12月28日 『植物の気孔広げ光合成促進』
信濃毎日新聞：2013年12月24日 『植物の光合成 気孔広げ促進』
日本経済新聞：2013年12月24日 『「気孔」広げて光合成を促進』
朝日新聞：2013年12月24日 『気孔ガバッ 収量アップ』

梅田 正明

- 化学工業日報：2013年9月24日 『植物根の成長で新発見』
奈良新聞：2013年9月13日 『根の成長 調節可能に』
産経新聞：2013年9月13日 『根の成長スピード調整 新たなタンパク質発見』
日経産業新聞：2013年4月11日 『微量の除草剤 雑草に逆効果?』
奈良新聞：2013年4月11日 『大きさ一定に保つ新たな仕組み解明』
読売新聞：2013年4月11日 『薄めた除草剤 成長促進』
毎日新聞：2013年4月11日 『植物の生長機構解明 シグナルで細胞増殖調節?』
日本経済新聞：2013年4月10日 『微量の除草剤、逆効果』
朝日新聞：2013年4月10日 『除草剤、1000倍に薄めたら「成長剤」』



イネ遺伝学・分子生物学ワークショップ2014

日時：2014年7月11日（金）～12日（土）

場所：東京大学弥生講堂

イネ遺伝学・分子生物学ワークショップを本新学術領域との共催で開催します。計画班員の経塚淳子先生がオーガナイザーの一人として参加されます。本ワークショップは、イネ研究に関する最新の成果発表と情報交換を行う場として重要なものです。興味のある方は是非ご参加下さい。

名古屋大学・生物機能開発利用研究センター公開実験講座2014

～バイオサイエンス・バイオテクノロジーを体験する～

日時：2014年8月3日（日） 15:00～15:30

場所：名古屋大学・生物機能開発利用研究センター 510 講義室

昨年に引き続き、今年も名古屋大学・生物機能開発利用研究センターの公開実験講座で、計画班員の芦刈基行先生が特別セミナー「科学で植物を改变する」を行います。本新学術領域との共催企画です。興味のある方は奮ってご参加下さい。

ひらめき☆ときめきサイエンス KAKENHI

身近な不思議発見隊 ～おコメができるまで大研究 2014～

日時：2014年8月24日（日）

場所：東京大学農学部（弥生キャンパス）

「ひらめき☆ときめきサイエンス KAKENHI」は、小～高校生が科研費の研究成果に直に触れることにより科学の面白さを感じてもらおうという、日本学術振興会支援のプログラムです。今回は計画班員の経塚淳子先生が中心となり、本新学術領域との共催企画として開催します。小学5、6年生を対象に、イネの発生段階の観察や種子の観察を行います。また、簡単な講義や受講者による研究発表も行う予定です。

PCP特集号

本新学術領域の研究成果の一部を、国際誌 *Plant and Cell Physiology* の2015年4月号に Special Focus Issue “Strategies for Plant Survival and Growth”として出版予定です。ゲストエディターを、本新学術領域メンバーの佐竹暁子、櫻井玄、木下俊則が担当します。

第5回 若手の会

日時：2014年11月5日（水）～7日（金）

場所：レイクフォレストリゾート

<http://www.lfr.co.jp>

第5回となる若手の会を、京都府南山城村にあるレイクフォレストリゾートで開催します。会場には天然温泉やスポーツ施設もあるので、研究発表だけでなく、様々な場を通じて若手研究者間の交流を深めて頂ければと考えています。初日と最終日は京都駅と会場を結ぶ送迎バスを用意する予定です。内容の詳細は改めてご連絡します。計画・公募班員の研究室の学生、ポスドク、若手教員の方々は奮ってご参加下さい。

第6回 領域会議

日時：2015年3月11日（水）～12日（木）

場所：東京大学農学部 中島董一郎記念ホール

<http://www.a.u-tokyo.ac.jp/nakashima/index.html>

本新学術領域の最終の研究成果発表会となる、第6回領域会議を来年3月に東大で開催します。全班員に平成26年度の研究成果を発表して頂きます。

公開シンポジウム

日時：2015年3月13日（金）

場所：東京大学伊藤国際学術研究センター 伊藤謝恩ホール

<http://www.u-tokyo.ac.jp/ext01/iirc/hall.html>

第6回領域会議に引き続き、同じ東大の敷地内に立つ伊藤国際学術研究センター・伊藤謝恩ホールにて、公開シンポジウムを開催する予定です。プログラム等の詳細は追ってご連絡します。班員の先生方は参加をよろしくお願い致します。また、班員以外の方々も奮ってご参加下さい。

