

サイトカニン輸送による植物成長促進制御の 新たなしくみを発見

名古屋大学大学院生命農学研究科（研究科長：川北 一人）の榊原 均（さかきばらひとし）教授、大薄 麻未（おおすぎ あさみ）研究員（現トロント大学研究員）と理化学研究所（理研）環境資源科学研究センター（センター長：篠崎 一雄）生産機能研究グループの木羽 隆敏（きば たかとし）研究員らの研究グループは、植物ホルモンのサイトカニン輸送が成長促進をコントロールする新たなしくみを発見しました。

植物が外環境の変化に応答しながら個体として調和のとれた成長を続けることは、安定した生産性を維持するために非常に重要です。そのために植物は根や葉など離れた器官間での成長バランスを調節するしくみを備えています。植物成長の促進制御に関わるサイトカニンは、根と地上部間での情報伝達に関わる情報分子として重要な役割を担っています。これまで根から地上部へのサイトカニンの移動は、すべて前駆体の状態で道管内を輸送され、作用する場所で活性型に変換されて働くものと考えられてきました。

本研究では、道管内を輸送されるサイトカニンには前駆体と活性型の2種類の輸送形態があり、これらが地上部の成長制御において異なる役割を担っていることを明らかにしました。具体的には、活性型の輸送は主に葉面積の制御に関わるのに対し、前駆体の輸送は葉形成の速さの制御も行っていることを明らかにしました。さらに、根圏の窒素栄養環境によって2つの輸送比率が変わることも見出しました。本研究の成果は窒素栄養などの外環境の変化によって地上部の成長促進を巧みに調節するしくみを明らかにしたもので、肥料投与を抑えた条件でも収量が減らないような環境ストレスに強い作物生産技術開発への応用展開が期待されます。

この研究成果は、平成29年7月24日付（日本時間7月25日午前0時）英国科学雑誌「Nature Plants」オンライン版に掲載されました。

【ポイント】

- ・サイトカイニンの根から地上部への輸送は前駆体と活性型の両方が輸送される
- ・活性型は主に葉面積の制御に関わるのに対し、前駆体の輸送は葉形成の速さの制御にも関わる
- ・窒素肥料投与を抑えた作物生産性向上などへの応用展開が期待できる

【研究背景と内容】

動物は胚発生の段階で器官や肢体形成が起こりその構成が決定されると、その形は一生の間変わることはありません。一方、植物は胚発生後も体じゅうに幹細胞を含む未分化細胞群をもち、環境変化に応答しながら一生を通じて新たな器官を形成し続けます。よって、同じ遺伝型を持つ植物個体であっても、生育する環境によって最終的な形態(葉の枚数や大きさ、草丈や根の張り具合など)は大きく異なります。ただし、植物の器官形成は各場所が無秩序に起こっているわけではなく、植物の形態を生育環境に最適化するために、根や葉などの離れた器官間で情報のやり取りをし、ある器官の成長を促進したり、別の器官の成長を抑制したりすることで個体としてバランス調節をしています。この調節機構のおかげで植物は大きく変動する環境条件の中でも安定した成長を維持することができます。器官間での情報のやり取りには様々な情報分子が関わっていますが、その中の1つがサイトカイニンと呼ばれる植物ホルモンです。

サイトカイニンは細胞分裂の活性化因子として発見されたホルモンで、これまでに地上部の成長促進、葉の老化抑制や、器官間の窒素栄養情報の伝達、イネの粒数増など多様な作用を持つことが明らかにされてきました。器官間の情報伝達における根から地上部へのサイトカイニン輸送については、活性を持たないサイトカイニン前駆体のトランスゼアチンリボシド(tZR)として道管内を移動し、作用する場所で LOG と呼ばれる活性化酵素によって活性型のトランスゼアチン(tZ)に変換されて作用すると考えられてきました(図1)。この道管を介した根からのサイトカイニン輸送は、地上部器官の成長促進に重要な役割を担っていることはわかっていましたが、葉の大きさや枚数など、植物の複雑な形質を巧みに調節するしくみについてはほとんどわかっていませんでした。

研究グループは道管内を輸送されるサイトカイニンの組成を詳細に解析したところ、大部分を占める tZR の他にも tZ が微量に含まれることを見出しました。つまり、サイトカイニンの根から地上部への輸送は前駆体と活性型の両方が輸送されていることがわかりました。

つぎに、2種類の形態で輸送されることに生物学的な意味があるのか否かについて解析を進めました。そのために接ぎ木の技術を利用しました。サイトカイニンは植物成長にとって必須のホルモンであるため、サイトカイニン合成能が不全になったシロイヌナズナの変異体(*iptT*)やサイトカイニンの活性化段階のみが不全になった変異体(*logS*)では、ともに成長が著しく阻害され矮化し、葉間期(葉を作り出す間の期間)が長くなる表現型を示します(図2)。また、これらの変異体では茎頂分裂組織の細胞分裂活性が低下しているためにその組織のサイズが小さくなっています。次にシロイヌナズナの野生型(WT)を台木とし、穂木を *iptT* もしくは *logS* とした接ぎ木植物(それぞれ *iptT*/WT, *logS*/WT とする)を作成し、その成長具合を詳細に調べました。*iptT*/WT では地上部でサイトカイニンの合成はできませんが、根から輸送されてきた前駆体(tZR)を活性型に変えることができます。一方、*logS*/WT は地上部では前駆体(tZR)を活性型に変えることができませんので、根から輸送される活性型(tZ)のみに依存することになります(図3)。その結果、*iptT*/WT では *iptT* で見られた成長阻害の表現型が完全に回復していたのに対し、*logS*/WT では葉のサイズは回復していたものの、葉間期は回復しませんでした(図4)。より詳細に茎頂分裂組織を観察してみると、*iptT*/WT ではそのサイズが回復していたのに対し、*logS*/WT では回復していませんでした。輸送された前駆体が活性型として作用するためには LOG

が必要です。つまりこの結果は、根から輸送されたサイトカニンによる葉のサイズのコントロールには LOG の働きは必須ではなく、道管液中の tZ のみで十分であることを示しています。一方で茎頂分裂組織の活性に関連した形質、つまり葉を作り出す速度の調節は LOG の機能に依存していることから道管液中の tZR の輸送が必要であることを示しています。

さらに、道管液中の tZ と tZR 濃度の窒素栄養状態による影響を調べたところ、窒素栄養を添加することによって、tZ に対し tZR の濃度が顕著に増加しました(図5)。つまり、窒素栄養が十分な場合には葉を新しく作り出す速度をより促進していると考えられます。

【成果の意義】

これまでサイトカニンの作用が、量の変化だけでなく、サイトカニン分子の側鎖の修飾による「質」的な変化によって制御されることを明らかにしてきました(2013年プレスリリース：http://www.riken.jp/pr/press/2013/20131126_1/)。今回の研究で、さらに同じ側鎖構造をもつ分子でも、輸送時の形態で異なる作用を持つことを示すことができました。今回の発見は窒素栄養などの外環境の変化によって地上部の成長促進を巧みに調節するしくみを明らかにしたもので、窒素肥料投与を抑えた条件でも収量が減らないような環境ストレスに強い作物生産技術開発への応用展開が期待されます。

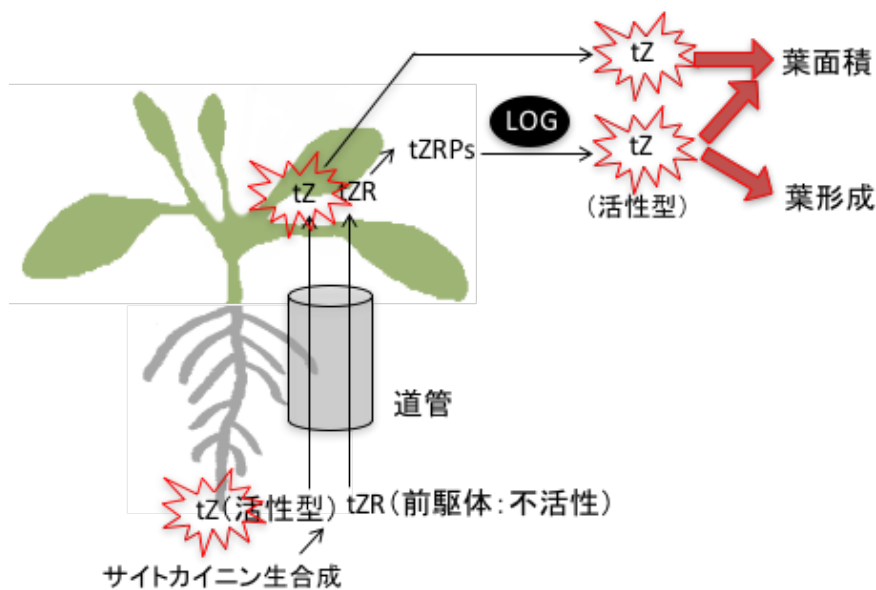


図1 道管を介した根から地上部へのサイトカニン長距離情報伝達モデル

根から輸送されるサイトカニンは全て活性を持たない前駆体(トランスゼアチンリポシド:tZR)として道管内を移動し、作用する場所でLOGと呼ばれる活性化酵素によって活性型(トランスゼアチン:tZ)に変換されて作用すると考えられてきた。今回、活性型のtZでも輸送され、それは葉面積の調節に関わることを明らかにした。この複数の作用経路によって地上部の複雑な形質を調節している。

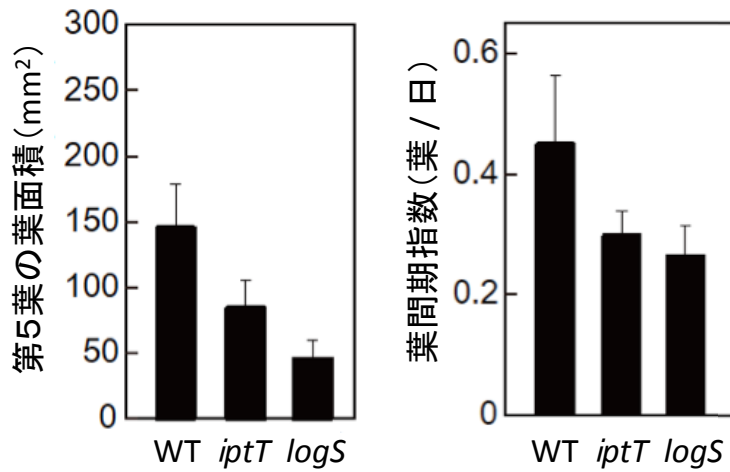


図2 *iptT* 変異体、*logS* 変異体における成長阻害に関する表現形質
iptT, *logS* 変異体ではともに葉面積が小さくなり、葉間期が長くなる。

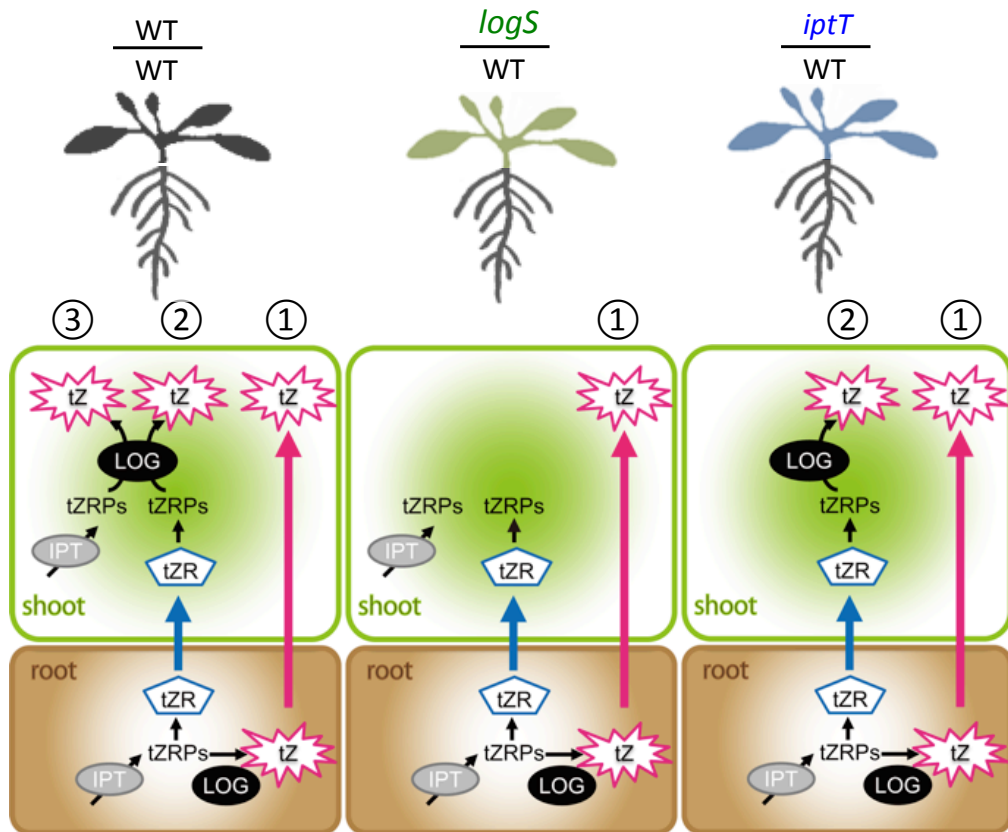


図3 *logS*/WT 接ぎ木植物、*iptT*/WT 接ぎ木植物におけるサイトカイニン生合成経路の概略
 野生型では①、②、③の経路が働いているのに対し、*logS*/WT 接ぎ木植物では①のみ、*iptT*/WT 接ぎ木植物では①、②のみが働いている。

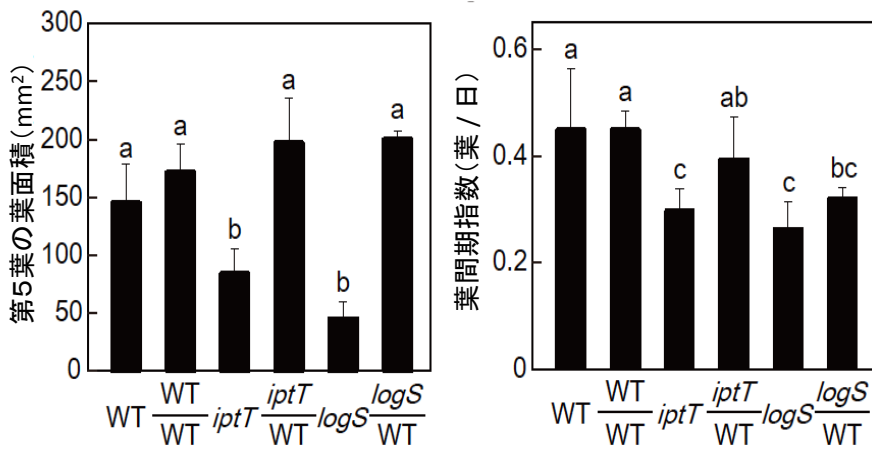
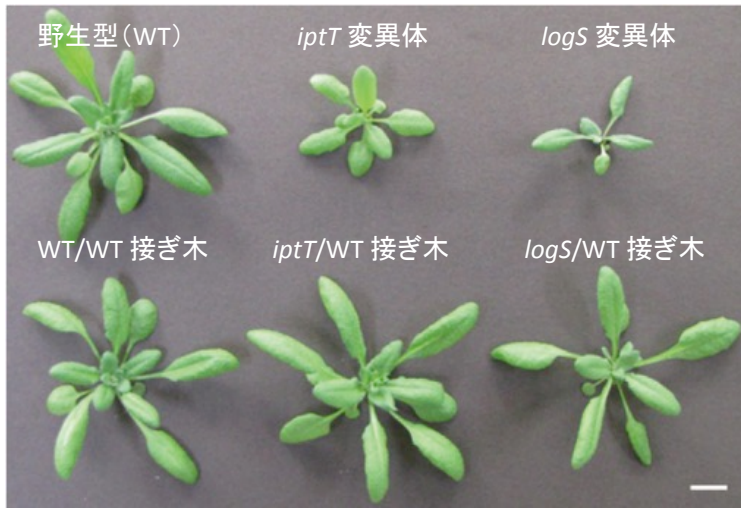


図4 *iptT* 変異体、*logS* 変異体の野生型台木との接ぎ木実験

iptT, *logS* 変異体で見られる葉面積縮小と葉間期の長期化は、野生型 (WT) 台木に接ぎ木した場合、*iptT*/WT では両形質ともに回復するものの、*logS*/WT では葉面積のみ回復した。

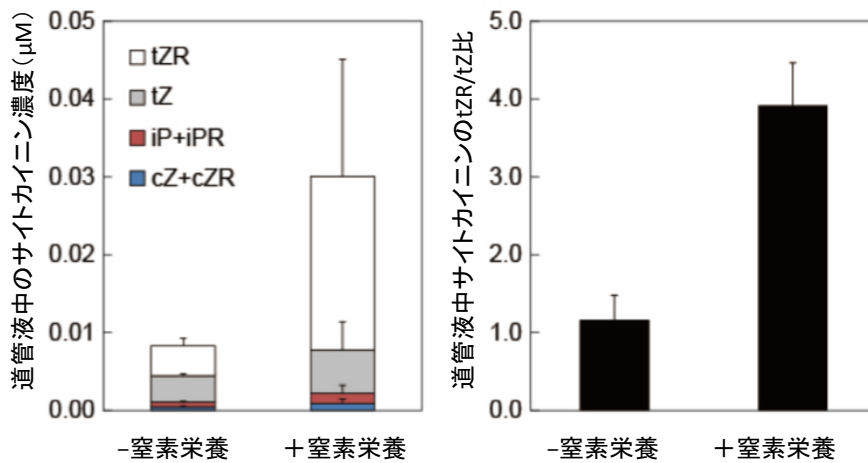


図5 窒素栄養添加による道管液中サイトカイニン濃度と組成の変化

窒素栄養制限下に置いたシロイヌナズナに硝酸塩を与え、8時間後の道管液中のサイトカイニン濃度と組成を解析した。+窒素栄養で tZR の濃度が増加し、濃度比も顕著に増加した。

【用語説明】

サイトカイニン

植物の成長の促進、葉の老化抑制などの調節や、窒素栄養情報の伝達に関わる植物ホルモンの一種。作られた細胞の近傍で作用する「局所」シグナルとして働くだけでなく、道管や師管を介して移動し作用する「長距離」シグナルとしても重要な役割を持つ。シロイヌナズナにはイソペンテニルアデニン型とトランスゼアチン型のサイトカイニンが存在し、後者は茎や葉など地上部の成長を促進する作用をもつ。

道管

植物体内における物質輸送を担う内部組織で、主に水と無機養分、植物ホルモンの運搬を担う。蒸散流や根圧が運搬の駆動力となる。

茎頂分裂組織

植物の茎の先端部分に存在する幹細胞を含む未分化状態の細胞群で活発に細胞分裂を行っている。茎頂メリステムとも呼ばれる。この組織から葉などの地上部すべての器官が形成される。

接ぎ木

遺伝的に異なる 2 つの植物個体を、人為的に接着して 1 つの個体にする方法。根として用いる植物体を台木、地上部として用いる植物体を穂木と呼ぶ。台木と穂木の間では道管や師管がつながっているため、道管や師管を介した物質輸送の実験系として利用される。また接ぎ木は、病害虫による被害を低減する目的でナスやキュウリなどの果菜類の栽培でも盛んに用いられている。

【論文名】

Asami Osugi, Mikiko Kojima, Yumiko Takebayashi, Nanae Ueda, Takatoshi Kiba, and Hitoshi Sakakibara (2017) “Systemic transport of *trans*-zeatin and its precursor have differing roles in shoots of *Arabidopsis*” *Nature Plants* 3: 17112.

DOI: 10.1038/nplants.2017.112