

植物におけるトリテルペノイドの 生物学的、生理学的役割が明らかに！ ～水の中での効率的な酸素輸送に貢献～

【本研究のポイント】

- ・ダイズは、土壌中の水分が過剰になると適応するために、二次通気組織^{注1)}と呼ばれるスポンジ状の組織を作る。
- ・ダイズは、二次通気組織に、ルペオールやベツリン酸といったトリテルペノイド^{注2)}を高蓄積させていることを発見した。
- ・トリテルペノイドの植物における生物学的、生理学的な役割は、組織の撥水性に関与し、通気組織を介した酸素輸送に貢献することが明らかになった。

【研究概要】

国立大学法人東海国立大学機構 名古屋大学大学院生命農学研究科の高橋 宏和准教授らの研究グループは、国立大学法人大阪大学大学院工学研究科の關(せき)光准教授、村中 俊哉 教授、国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構の島村 聡 上級研究員らとの共同研究で、**ダイズの二次通気組織におけるトリテルペノイドの生物学的、生理学的機能を新たに発見しました。**

本研究では、土壌が水浸しになってしまうストレス環境で、ダイズがその形成を誘導する白いスポンジ状の二次通気組織に、ルペオールやベツリン酸といったトリテルペノイドが高蓄積していることを発見しました。この二次通気組織は、水中での酸素輸送に重要で、植物がその一部を水に水没させても、二次通気組織を通して根に酸素を運搬することができます。本研究では、トリテルペノイドが二次通気組織の撥水性に寄与し、効率的な酸素輸送を介して、過湿ストレスへの適応に重要であることを明らかにしました。このことは、これまで植物においてその機能が不明であった**トリテルペノイドが環境ストレス耐性に重要な役割を果たす可能性を新たに示唆しています。**

本研究成果は、2023年6月5日付国際科学雑誌「New Phytologist」に掲載されました。

【研究背景と内容】

日本においてダイズは、重要な畑作物ですが、その8割以上が元々水田として使われていた水田転換畑で栽培されています。水田転換畑は、水はけが悪いため雨が降ると水が溜まりやすく、その影響で作物の根は酸素不足に陥り、生育障害が出ます。これを「湿害」と呼びます。ダイズは6～7月に播種するため、幼苗期がちょうど梅雨の時期と重なり、湿害の発生が大きな問題となっています。そのため、ダイズの耐湿性の向上は重要な育種目標となっていました。しかし、ダイズは土が水浸しになってしまう「過湿ストレス」に対して、全く適応機構をもっていないわけではありません。ダイズは、過湿ストレスにさらされると、胚軸や根に白いスポンジ状の「二次通気組織」と呼ばれる組織を形成します(図 1a)。この組織は、水面の少し上まで形成されることから、水没した根に酸素を供給するための酸素の取り込み口と酸素の輸送経路として重要な役割を果たします(図 1b)。しかし、これまでにこの二次通気組織に関する分子生物学的な知見はほとんどなく、二次通気組織がどのように酸素輸送に貢献しているかは不明なままでした。そこで本研究では、二次通気組織ではいったいどのようなことが起こっているのかを明らかにすることに取り組みました。

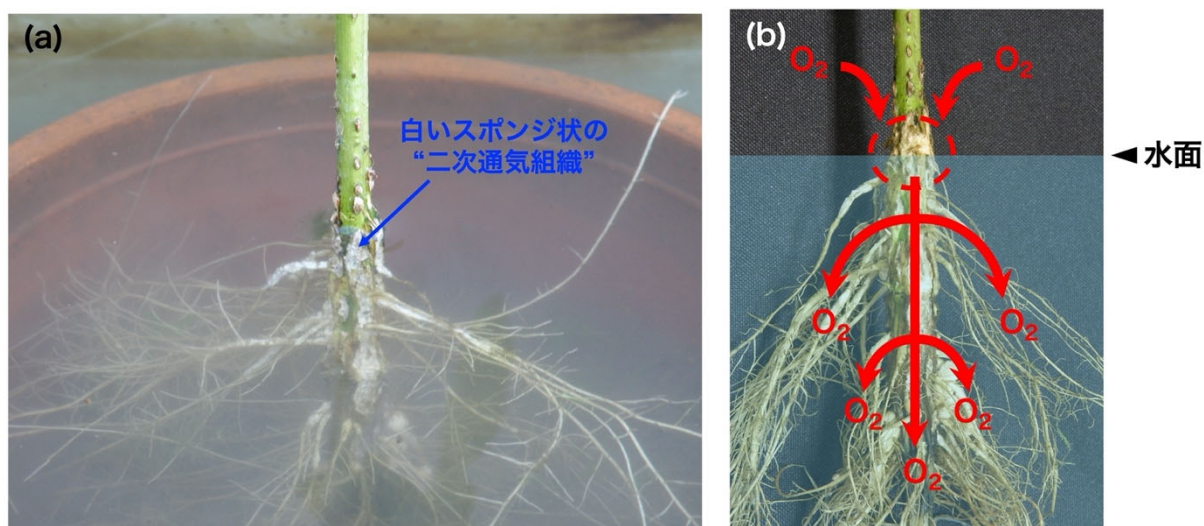


図 1. ダイズが形成する二次通気組織とその機能

(a)ダイズを栽培したポットごと水に沈め、2週間ほどたつと水中にある胚軸や根に白いスポンジ状の二次通気組織(青矢印)が形成される。(b)二次通気組織は水面の少し上まで形成されることから、そこから酸素を取り込んで、根へと輸送する。酸素の輸送を模式的に赤矢印で示した。

二次通気組織における組織特異的な遺伝子発現解析

これまでの形態学的な解析から、この白いスポンジ状の組織は二次分裂組織と二次通気組織という二つの組織からできていることは分かっていました。しかし、二つの組織は隣り合っているため、そのままでは区別して解析することができませんでした。そこで、Laser Microdissection 法^{注3)}を用いてそれぞれそれぞれの組織を単離し、マイクロアレイ^{注4)}による網羅的な遺伝子発現解析を行いました。その結果、二次通気組織ではトリテルペノイド生合成経路が活性化されていることが明らかとなり、さらに定量を行ったところ二次通気組織では、ルペオールやバツリン酸といったトリテルペノイドが高蓄積している

ことが明らかとなりました。これらのトリテルペノイドは、抗がん作用や抗炎症作用などの薬理学的作用を有することから、動物細胞ではよく研究されていましたが、植物においてその役割は不明なままでした。

二次通気組織に蓄積するトリテルペノイドの機能解明

二次通気組織に蓄積していたルペオールやベツリン酸は、2,3-オキシドスクアレンからルペオール合成酵素(Lupeol synthase)を介して合成されることが明らかとなりました(図 2)。そこで、ダイズにおけるこれらトリテルペノイドの機能を明らかにするために、ルペオール合成酵素の変異体を用いて解析を行いました。変異体では、二次通気組織の形成に影響はなかったものの、二次通気組織においてルペオールやベツリン酸の蓄積は観察されませんでした。ルペオールやベツリン酸は疎水性の化合物であることから、細胞表面に蓄積し、細胞外ワックス成分として組織の撥水性に寄与している可能性があったので、クライオ走査型電子顕微鏡を用いて野生型と変異体の二次通気組織の細胞表面の構造を観察したところ、野生型ではワックスの結晶状の構造が観察されたのに対して、変異体では全く観察されませんでした(図 3)。このことは、ルペオールやベツリン酸が水浸しになっても水が二次通気組織内に侵入すること防いでいる可能性を示しています。さらに、根への酸素輸送能を評価したところ、変異体では根への酸素輸送能が著しく低下していることが明らかとなりました(図 4)。またこれにより、変異体は土が水浸しになった状態では根を深くはることができず、水面付近に根をはらせるようになることもわかりました。これらの結果から、二次通気組織に蓄積するルペオールやベツリン酸などのトリテルペノイドは、水没した環境下で二次通気組織に組織撥水性を付与し、根への効率的な酸素輸送を保持することで、適切な根の発達に寄与していることを示しています。

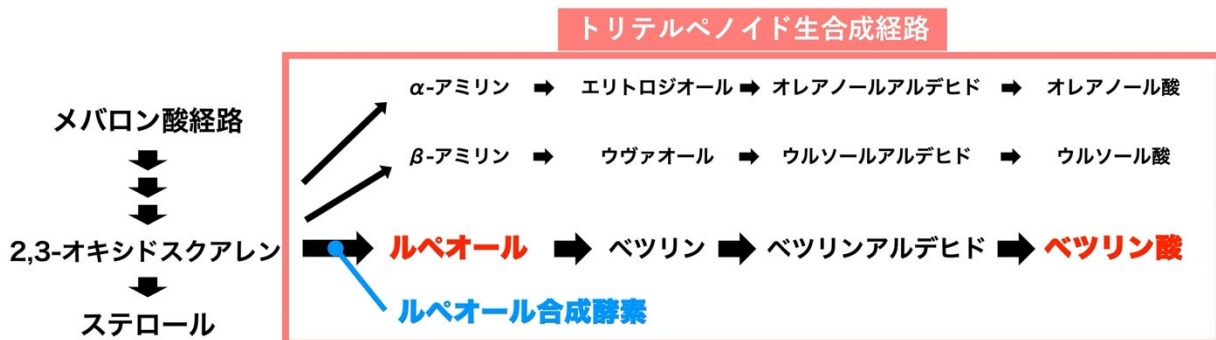


図 2. トリテルペノイド生合成経路

ルペオールとベツリン酸が二次通気組織に高蓄積していた。本研究では、生合成経路の中でルペオール合成酵素の機能解析を行うことで、トリテルペノイドの二次通気組織における機能を明らかにした。

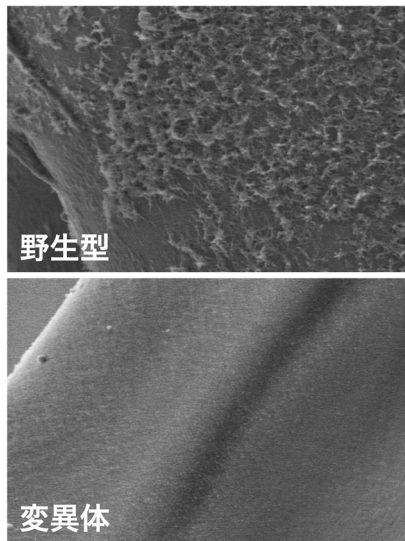


図 3. 二次通気組織の細胞表面の構造

クライオ走査型電子顕微鏡を用いて、野生型及び変異体の二次通気組織の細胞表面を観察したところ、野生型では結晶状の構造が観察されたが(上図)、変異体では観察されなかった(下図)。

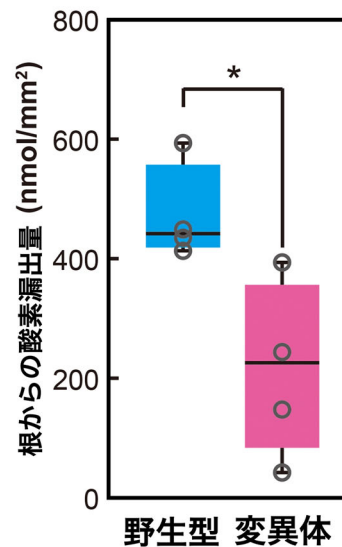


図 4. 根への酸素輸送能の評価

根から漏れる酸素量を計測することで、二次通気組織を介した酸素輸送能を評価した。その結果、野生型に比べ、変異体において有意に酸素輸送能が低下していた。

【成果の意義】

本研究では、二次通気組織が耐湿性に重要であり、そこにトリテルペノイドが深く関与しているという新しい知見を得ることができました。その過程で、これまで謎が多かった植物におけるトリテルペノイドの役割の一旦を明らかにしました。また、組織撥水性に寄与し過湿ストレスに対する適応に重要な役割を果たすことから、ダイズの耐湿性の向上という目標に対して、トリテルペノイドが品種改良のための重要な要因の一つになる可能性があります。

本研究は、科研費、サントリー生命科学財団、不二たん白質研究振興財団、日本学術振興会・学術変革領域研究(A)『不均一環境と植物』の支援のもとで行われたものです。

About *New Phytologist*

New Phytologist is a leading international journal focusing on high quality, original research across the broad spectrum of plant sciences, from intracellular processes through to global environmental change. The journal is owned by the New Phytologist Foundation, a not-for-profit organisation dedicated to the promotion of plant science. <https://www.newphytologist.org/>

【用語説明】

注 1)二次通気組織:

一部のマメ科植物に形成されるスポンジ状の組織で、酸素輸送に関わる。

注 2)トリテルペノイド:

6つのイソプレンから構成される炭素数 30 の化合物。

注 3)Laser Microdissection 法:

顕微鏡で観察しながら目的組織だけを UV レーザーで切り取り回収できる技術。

注 4)マイクロアレイ:

多数の遺伝子の発現をサンプル間で比較する解析手法。

【論文情報】

雑誌名:New Phytologist

論文タイトル:Triterpenoids in Aerenchymatous Phellem Contribute to Internal Root Aeration and Waterlogging Adaptability in Soybeans

著者:Hirokazu Takahashi¹, Chisato Abo¹, Hayato Suzuki², Jutapat Romsuk², Takao Oi¹, Asako Yanagawa¹, Tomoka Gorai¹, Yukari Tomisaki², Mana Jitsui¹, Satoshi Shimamura³, Hitoshi Mori¹, Akito Kaga⁴, Masao Ishimoto⁴, Hikaru Seki², Toshiya Muranaka², and Mikio Nakazono¹

所属:名古屋大学大学院生命農学研究科¹, 大阪大学大学院工学研究科², 農研機構 東北農業研究センター³, 農研機構 作物研究部門⁴

DOI: 10.1111/nph.18975

URL: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nph.18975>