

2020年9月7日

報道関係者各位

国立大学法人筑波大学  
学校法人帝京大学  
国立研究開発法人理化学研究所

## トマトが実をつけるためのエネルギー代謝の仕組みを解明

### 研究成果のポイント

1. トマトの着果に必要なとなるエネルギー代謝の仕組みを、転写、翻訳、代謝の統合解析により多角的に解明しました。
2. 受粉や植物ホルモン<sup>注1)</sup>の一種であるジベレリンの働きで制御される代謝の流れをモデル化し、急速な成長を伴う着果を可能にする代謝の全体像を明らかにするとともに、着果を制御する鍵遺伝子とバイオマーカー<sup>注2)</sup>となる遺伝子を特定しました。
3. 着果を促す仕組みの理解を深めた本研究の成果は、果実の生産性を向上させる新たな技術や育種素材の開発につながることを期待されます。

国立大学法人筑波大学 生命環境系 有泉亨准教授、篠崎良仁助教(現 東京農工大学 グローバルイノベーション研究院 特任助教)、江面浩教授、フランス国立農業研究所、ポルドー大学、神戸大学、九州大学、東京大学、帝京大学、理化学研究所、名古屋大学、千葉大学の研究グループは、トマトの子房において植物ホルモンによって制御された代謝の仕組みをモデル化することに成功し、果実の着果を支えるエネルギー代謝の全体像を明らかにしました。

着果は、花のめしべの子房が受粉をきっかけとして果実へと分化するプロセスです。トマトにおいては、受粉後に生成される植物ホルモンであるジベレリンの働きによって着果が促進されることが知られています。着果を始めたトマトの子房では活発な細胞分裂を伴う急速な成長が生じることから、着果を維持するためには、その成長を支えるエネルギー代謝が重要な役割を担うと考えられます。しかし、その全容や、受粉やジベレリンが代謝を制御する仕組みは明らかにされていませんでした。本研究では、ネットワーク解析<sup>注3)</sup>や力学モデル<sup>注4)</sup>の構築といった数理的な手法により、トマト果実の着果におけるエネルギー代謝の仕組みを明らかにしました。

本研究で明らかとなった代謝の仕組みやその制御の鍵となる遺伝子の情報を活用することで、トマトをはじめとした果実の生産性を向上させる技術や育種素材の開発が進むと期待されます。

本研究の成果は、2020年9月3日付「Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America」で公開されました。

\* 本研究は、日本学術振興会が助成する二国間共同研究、農林水産業・食品産業科学技術研究推進事業、テニュアトラック普及定着事業、科学研究費補助金・国際共同研究加速基金および特別研究員奨励費によって実施されました。

## 研究の背景

トマトは世界でもっとも多く生産されている果実で、様々な機能性成分を含み、高い経済価値と健康価値を有する重要な作物です。しかしながら、高温や低温による障害や日照不足によって着果不良が生じやすく、栽培期間を通じて高い収量を維持することは容易ではありません。トマトの着果を効率的に安定化させる技術や品種改良のための育種素材を開発するためには、未解明な点が多く残されている着果の仕組みについての理解を深めることが必要不可欠です。

トマト果実の着果は、受粉をきっかけとしてめしべの子房で生成される植物ホルモンである、ジベレリンにより促進されることが知られています。そのため、ジベレリンの働きが活性化された *procera*<sup>注5)</sup> と呼ばれる変異体は、受粉を必要としない単為結果性の着果を生じます。受粉や単為結果性による着果を始めた子房では活発な細胞分裂が生じ、わずか 4 日間で 10 倍以上の重さにまで成長することから、急速な成長を支えるエネルギー代謝が、着果と密接に関係していると考えられます。しかし、着果を始めたばかりの小さな子房の細胞内で行われている代謝の全容や、受粉やジベレリンが細胞内の代謝を変化させる仕組みは明らかにされていませんでした。そこで本研究では、ネットワーク解析や力学モデルの構築といった数理的な手法を用い、着果における代謝とその制御の仕組みについて包括的な解明を試みました。

## 研究内容と成果

受粉または単為結果性による着果を始めたトマト子房について、遺伝子転写産物、翻訳タンパク質および代謝産物を網羅的に分析するマルチオミクス解析<sup>注6)</sup>を行なった結果、いずれの着果でも多くの分子で共通した変化がみられました。このことから、着果における転写、翻訳、代謝の多くはジベレリンの働きによって制御されていることが分かりました(図1)。さらに、着果で変化する糖類を含む中心代謝<sup>注7)</sup>産物(約100種)と遺伝子転写産物(約12,000種)の分析データを合わせて統合ネットワーク解析を行い、中心代謝に関わる多くの遺伝子と強いつながりをもつ遺伝子の一つとして、転写因子をコードするSIHB15A遺伝子を同定しました。ゲノム編集技術<sup>注8)</sup>を利用してSIHB15A遺伝子の機能を失ったトマト植物体を作成したところ、中心代謝に関わる多くの遺伝子の転写産物量の増加や、単為結果性による着果が促進されました。SIHB15A遺伝子は、着果が進むにしたがって転写産物量が減少したことから、着果を促進する中心代謝のブレーキ役として受粉前の子房で機能していることが明らかとなりました。

統合ネットワーク解析により、着果時には特に糖代謝が活性化することが判明しました。着果時の糖類の変動は、葉から子房へショ糖(スクロース)として供給された光合成産物を代謝する流れ(代謝フラックス)に変化が生じたためと考えられます。受粉やジベレリンの働きが変化させる糖代謝フラックスの全体像をとらえるため、糖類の蓄積量と糖代謝に関わる36種類の酵素活性データをもとに、着果における糖代謝の力学モデルを構築しました。その結果、着果前の子房ではスクロースリン酸合成酵素が活発に働くことでスクロース蓄積を維持し、細胞へのスクロース流入を促すシンク強度<sup>注9)</sup>を抑えていることが分かりました。一方、着果を始めた子房では、スクロースの液胞への再分配や活発な代謝が生じ、シンク強度の上昇に寄与していました。また、スクロースの代謝産物を、エネルギー生産を担う解糖系や植物の骨格となる細胞壁の成分合成へと供給する経路では、スクロースの分解によって作られるフルクトースを代謝する酵素であるフルクトキナーゼが重要な役割を果たしていると予測しました。そこで、フルクトキナーゼをコードする主要な遺伝子のうち、着果で転写産物量と翻訳タンパク質量がもっとも増加するFRK2遺伝子の転写産物量をRNAi技術<sup>注10)</sup>により減少させたところ、着果が抑制されることを確認しました。以上の結果から、着果において、受粉やジベレリンが多くの中心代謝に関連した酵素の働きを、転写を皮切りとして変化させ、子房のシンク強度やエネルギー生産を高めるといふ、代謝の仕組みの全体像が明らかとなりました(図2)。

## 今後の展開

本研究により、受粉がジベレリンの働きを通じて制御するエネルギー代謝の全体像が明らかとなりました。また、着果における重要性が示されたフルクトキナーゼをコードする FRK2 遺伝子は、転写レベル、翻訳レベル、酵素活性レベル、代謝フラックスレベルにわたって利用できる、汎用性の高い着果のバイオマーカーであると言えます。フルクトキナーゼをはじめとした糖代謝フラックスの活性化は、着果の安定性および果実の生産性を高める新たなアプローチとなることが期待されます。本研究で得られた SIHB15A 機能欠損体の活用も有効な手段となりますが、SIHB15A が転写を制御する遺伝子や中心代謝を活性化する仕組みについては明らかとなっておらず、さらなる研究を進めていきます。

## 参考図

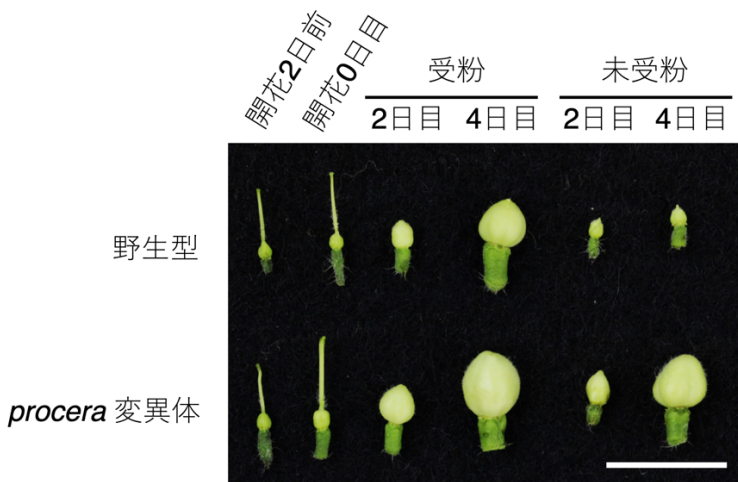


図 1 トマト野生型と *procera* 変異体の着果

通常のトマト野生型では、開花 0 日目に受粉したためしべの子房は急速に成長しましたが、受粉しなかった場合は着果しませんでした。一方、ジベレリンの働きが活発となっている *procera* 変異体では、受粉しなかった場合にも単為結果性によって着果が生じました。スケールバーは 1 cm。

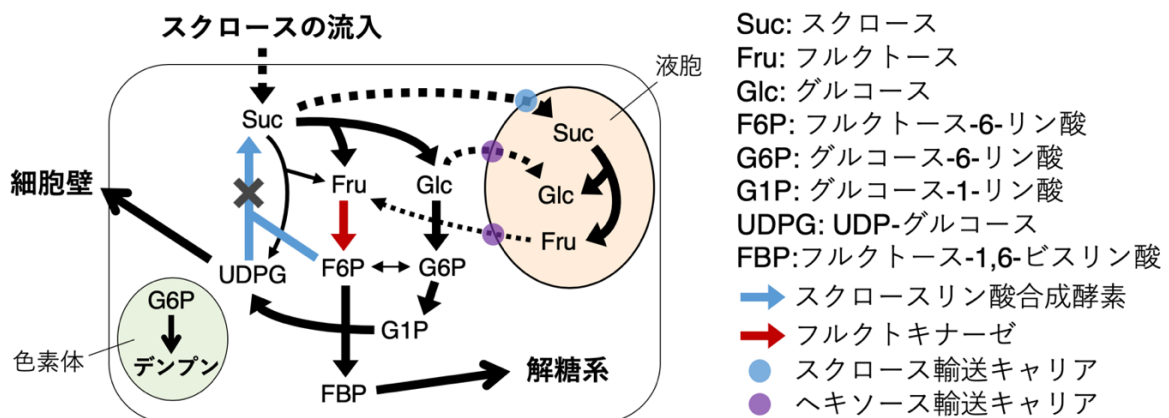


図 2 力学モデルに基づく、着果時の細胞における糖代謝の全体像

着果を始めた子房の細胞では、スクロースリン酸合成酵素によるスクロース生成(青矢印)が遮断される一方、スクロースからヘキソース(フルクトースとグルコース)への活発な分解が始まるとともに、液胞へと再分配されます。フルクトキナーゼ(赤矢印)は、細胞質および液胞内に蓄積したフルクトースを利用してエネルギー代謝を促す中心的な役割を担っています。

## 用語解説

### 注1) 植物ホルモン

植物の体内で生成され、非常に低濃度で生理的な作用を調節する機能を持つ物質のうち、植物で普遍的に存在することが知られている物質です。植物ホルモンの一種であるジベレリンは着果の促進のほか、一般的に植物の成長を促進させる働きをもっています。

### 注2) バイオマーカー

生物の状態や過程を表す指標となる物質をバイオマーカーと言います。元々は医学分野で病理学的過程や薬理的応答を評価する物質を指しますが、植物分野でも近年、生物の状態を表す指標として使われ始めています。

### 注3) ネットワーク解析

大規模データを構成する要素のつながりをネットワークとして表現し、その構造を分析する手法です。本研究では転写産物間の相関性、代謝産物間の相関性、そして転写産物と代謝産物間の相関性を統合的に分析しました。

### 注4) 力学モデル

力学モデルは動的現象を、測定データや知見をもとに単純化した系です。本研究では、測定データをもとに最適化計算された糖代謝の流れを図式化し、糖代謝における力学モデルの構築を行いました。

### 注5) *procera* 変異体

着果を促進する作用を持つジベレリンの働きを抑制するタンパク質である PROCERA の機能が大きく低下したトマト植物体で、通常着果に必要な受粉が無くても果実が実る単為結果性を持ちます。トマトの葉においてジベレリンによって制御されている遺伝子のほとんど(~95%)は PROCERA を介して制御されていることが分かっています。

### 注6) マルチオミクス解析

生体内の特定の分子種を網羅的に分析する手法をオミクス解析と呼びます。マルチオミクス解析は分析対象を様々な分子種に拡大し、得られた情報を統合的に解析する手法です。本研究では、転写産物を対象としたトランスクリプトミクス、タンパク質を対象としたプロテオミクス、代謝産物を対象としたメタボロミクス解析を行い、着果の仕組みを統合的に分析しました。

### 注7) 中心代謝

解糖系や TCA 回路などのエネルギー生産に関わる代謝経路や、生体を構成するアミノ酸代謝経路などの生命活動において中心的な役割を担う代謝経路の総称です。

### 注8) ゲノム編集技術

ゲノム中の標的とした箇所を改変することにより、遺伝子の配列および形質を変化させる技術です。本研究では標的とした SIHB15A 遺伝子内に一塩基置換によって終止コドン(タンパク質の生合成を停止させる塩基配列)をつくりだし、遺伝子機能を破壊しました。

### 注9) シンク強度

果実などのシンク器官(光合成産物を受け取って成長する器官)が、ソース器官(光合成産物を供給する器官)である葉からの光合成産物を引きつける力をシンク強度と呼びます。

## 注10) RNAi 技術

真核生物が広くもつ RNA 干渉(RNA interference, RNAi)と呼ばれる現象を利用した技術で、標的とする遺伝子の転写産物に相補的な二本鎖 RNA を導入することで、分解などによる標的遺伝子の働きの抑制を引き起こします。

### 掲載論文

【題名】 Fruit setting rewires central metabolism via gibberellin cascades

(着果はジベレリンシグナル伝達を通じて中心代謝を再編成する)

【著者名】 篠崎良仁(農工大)、Bertrand P. Beauvoit(ボルドー大)、高原優(筑波大)、羽尾周平(筑波大)、江面健太郎(筑波大)、Marie-Hélène Andrieu(ボルドー大)、西田敬二(神戸大)、森一樹(九州大)、鈴木穰(東京大)、久原哲(九州大)、榎元廣文(帝京大)、草野都(筑波大)、福島敦史(理研)、森哲哉(理研)、小嶋美紀子(理研)、小林誠(理研)、榊原均(理研・名古屋大)、斉藤和季(理研・千葉大)、大谷祐矢(筑波大)、Camille Bénard(ボルドー大)、Duyen Prodhomme(ボルドー大)、Yves Gibon(ボルドー大)、江面浩(筑波大)、有泉亨(筑波大)

【掲載誌】 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America

(DOI: 10.1073/pnas.2011859117)

### 問い合わせ先

【研究に関すること】

有泉 亨(ありいずみ とおる)

筑波大学 生命環境系 准教授

【取材・報道に関すること】

筑波大学広報室

〒305-8577 茨城県つくば市天王台 1-1-1

Email: kohositu@un.tsukuba.ac.jp

Tel: 029-853-2040

帝京大学本部広報課

〒173-8605 東京都板橋区加賀 2-11-1

E-mail: kouhou@teikyo-u.ac.jp

Tel: 03-3964-4162

理化学研究所 広報室

〒351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

E-mail: ex-press@riken.jp