

## 主論文の要約

論文題目 *ERECTA* 受容体ファミリー遺伝子によるシロイヌナズナ胚軸の二次成長制御機構の解明

氏名 池松朱夏

植物の肥大成長は側方分裂組織である形成層の働きにより維管束組織の細胞が増加し、中心柱領域が拡大する現象で、二次成長と呼ばれる。モデル植物であるシロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana*)では胚軸という胚発生で形成される組織が発芽直後から典型的な二次成長を継続し、二次成長研究の良いモデルとなる。一方でシロイヌナズナの細胞膜結合型の受容体をコードする *ERECTA*(*ER*)、*ER-LIKE1*(*ERL1*)、*ERL2*の3遺伝子からなる *ER* ファミリー遺伝子は、花茎の形態形成や気孔分化の密度制御など植物の発生において多岐にわたる機能が報告されてきた。本研究は *ER* ファミリー遺伝子のうち *ER* および *ERL1* が二次成長途上の胚軸中心柱で発現すること、*ER* および *ERL1* が冗長的に中心柱の過剰な拡大を抑制していること、木部における繊維細胞の分化開始時期を調節していることを明らかにしたものである。さらに、繊維細胞分化開始時期について、花成や植物ホルモンであるジベレリン(GA)、Class-I *KNOTTED1*-like homeobox 転写因子である *BREVIPEDICELLUS* (*BP/KNAT1*)との関係性を解析し、*ER* および *ERL1* が二次成長において各事象が正常に進行するよう相転換の時間的な制御にも機能していることを指摘したものであり、これらの結果は以下のように要約される。

### 1. 胚軸中心柱において *ER* および *ERL1* が発現する

*ER* ファミリー遺伝子のうち、胚軸中心柱では継続して *ER* および *ERL1* が発現していた。そこで、単独変異体 *er* 並びに *erl1* と、二重機能欠損変異体である *er erl1* の胚軸を解析したところ、*er erl1* の胚軸で二次成長に異常が見られた。この結果から *ER* および *ERL1* が冗長的に胚軸の二次成長を制御していることが示唆され、続いて詳細な解析が行われた。

### 2. *ER* および *ERL1* は胚軸中心柱の特に木部の過剰な拡大を抑制する

*er erl1* の胚軸を経時的に解析したところ、胚発生には異常が見られず野生型と同様であるが、発芽直後から中心柱における細胞増殖が亢進し、野生型と比較して急激な領域の拡大が二次成長を通じて起こることが明らかになった。特に維管束の木部組織の拡大が顕著であり、野生型と比較して3倍近い面積を有していた。この結果から *ER* と *ERL1* が発芽直後から継続して中心柱における過度な拡大を抑制する機能を持つことが示された。

### 3. *ER* および *ERL1* は木部組織における繊維細胞分化の開始時期を制御する

*er erl1* 木部の詳細な観察により、*er erl1* では繊維細胞分化のマスター転写因子である *NST1* と *NST3* の異所的な発現を伴って、野生型よりも早い時期から繊維細胞が分化することが明らかになった。この繊維細胞の分化は、木部の二次成長における特徴的な相変異として知られてお

り、繊維細胞分化以前を Phase1、以降を Phase2 として区別する。この結果から *ER* と *ERL1* が中心柱の拡大の抑制とは独立に、正常な Phase1 から Phase2 への移行時期まで繊維細胞分化を抑制する機能を持つことが示された。

#### 4. *ER* および *ERL1* は花成後 GA 応答の閾値を高めることで繊維細胞分化を抑制する

*ER* と *ERL1* がどのように繊維細胞分化の開始時期を制御するかを明らかにするため、繊維細胞の分化に関与することが知られている GA や花成との関係性を解析した。その結果、*er erl1* における早期の繊維細胞の分化は野生型と同様 GA 依存的であることが示された。この GA 依存的な繊維細胞分化は花成後でなければ誘導されないことから、花成が GA 応答性の獲得に必須であることが確かめられた。さらに、野生型においても過剰量の GA の投与によって早期の繊維細胞分化が誘導されることから、*ER* と *ERL1* はなんらかの方法で GA の活性を抑えていると考えられた。そこで GA の生合成遺伝子の発現量の定量や、内性の GA 量の測定を行ったが、最終的には内性の GA を欠乏させた条件での GA 投与実験で、*er erl1* が野生型よりも 100 倍低い濃度の GA 投与で繊維細胞を分化させたことから、*ER* と *ERL1* が GA 応答の閾値を高めることで繊維細胞の分化を抑制していることが示唆された。

#### 5. *bp* 変異は *er erl1* における繊維細胞分化と木部の拡大の促進を抑圧する

*BP* 転写因子は繊維細胞分化に重要な働きを持つこと、また花茎の形態形成において *ER* との遺伝的相互作用を示唆する報告がある。そこで胚軸における *ER*、*ERL1* と *BP* の関係性を解析したところ、*er erl1* における早期の繊維細胞の分化が *BP* 依存的であること、また同時に *er erl1* における木部領域の拡大も *bp* 変異で抑圧されたことから、木部組織の拡大と繊維細胞分化の両方を *ER* と *ERL1* が *BP* 依存的な機構によって制御していることが明らかになった。また *bp* 変異体は花成後も GA 投与に反応しないので、花成による GA 応答性の獲得にも *BP* が必要であることを示している。

以上、本論文は *ER* および *ERL1* が胚軸の二次成長において二つの大きな機能を持つことを明らかにした。本研究で得られた知見は二次成長における形成層の活性の制御という植物の本質的で重要な機能の解明において大きな足がかりになると考えられる。さらには花成に伴う繊維細胞分化を適切な期間遅延させるという時間的な制御については、今後さらなる解析を進めることで同様の時間経過を伴うような制御機構を解明する上で良いモデルケースとして重要な位置を占めることが期待される。

Reference: Ikematsu S, Tasaka M, Torii KU and Uchida N

ERECTA-family receptor kinase genes redundantly prevent premature progression of secondary growth in the Arabidopsis hypocotyl.

New Phytologist 2016 in press.