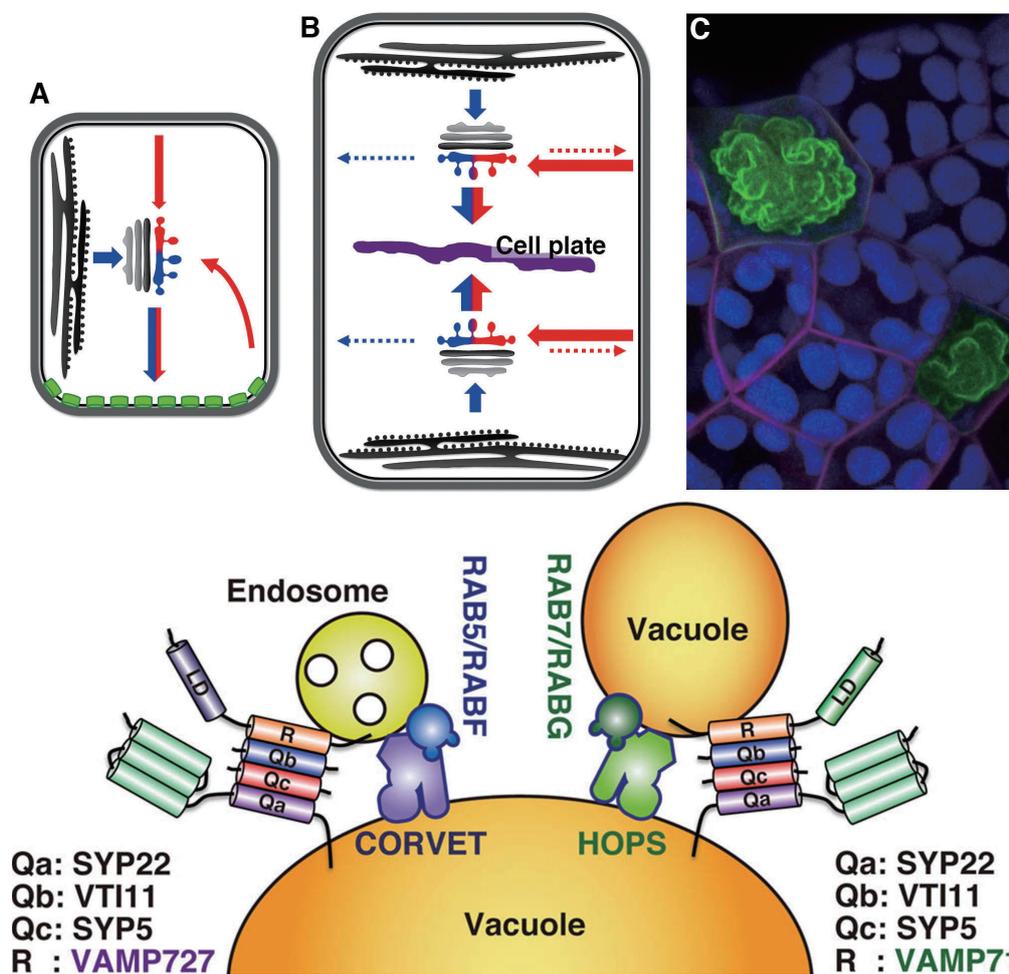


# 植物の膜交通研究から探る

## 細胞内輸送のメカニズムと進化

真核生物の細胞内には、小胞体やゴルジ体など様々なオルガネラがあり、それぞれが独自の機能を果たすことで生命現象が成り立っている。これらのオルガネラ間では小胞や細管を介した膜交通と呼ばれるメカニズムによって物質が運ばれている。膜交通の基本的なメカニズムは真核生物において広く保存されているが、個々の系統に注目すると、進化の洗練を受けてそれぞれが独自の膜交通の仕組みを獲得していることが明らかになりつつある。われわれは、シロイヌナズナとゼニゴケを用いて、植物における膜交通の普遍性と独自性を明らかにするべく研究を行なっている。また近年急速な発展がみられるAI技術を基礎生物学に援用するためのフレームワークの構築も行っている。



### Members

教授

上田 貴志

助教

海老根 一生

金澤 建彦

特任助教

南野 尚紀

技術課技術職員

林 晃司

博士研究員

FENG Yihong

桐根 美佳

総合研究大学院大学

大学院生

八野田 奨

東條 宏史

技術支援員

山本 真由子

義則 有美

事務支援員

大久保 雅代

### 植物細胞における膜交通経路の多様化

(上図) 分泌経路は細胞内から細胞膜および細胞外への輸送経路で、多くの生物にとって特定の輸送シグナルを必要としないデフォルト輸送経路である。一方、陸上植物ではこの経路で機能する分子群に著しい多様化が見られ、それらが極性輸送 (A) や分裂期の細胞に出現する細胞板への輸送 (B) など、植物に特徴的な様々な現象に関与していることが示されている (文献6より改変)。(C) ゼニゴケ葉状体細胞において、分泌経路ではたらく膜融合因子 (SNARE) の一種であるMpSYP13B (マゼンタ) が細胞膜に局在するのに対し、パラログであるMpSYP12B (緑) は油体膜に主に局在する。このことは、分泌経路で機能するSNARE 分子の機能が進化の過程で多様化していることを示している (文献2、6より改変)。

(下図) シロイヌナズナの液胞膜で機能する膜融合装置

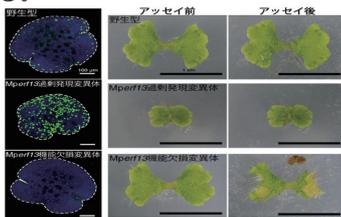
シロイヌナズナの液胞膜では、VAMP71-SYP22 を介した液胞膜同士の融合のほか、植物固有の膜融合因子であるVAMP727 とSYP22 を介したエンドソーム-液胞間の膜融合があり、そこではRAB5-CORVET 複合体が機能する (文献5)。

## 植物に特徴的なオルガネラと膜交通

真核細胞の中には、小胞体や液胞など、機能の異なる多様なオルガネラが存在する。膜交通は、小胞や細管状の輸送中間体を介したオルガネラ間の物質輸送システムである。ここではRAB GTPase、SNARE、被覆複合体などの鍵因子が機能しており、これらの因子の多様化が、オルガネラの多様化と密接に関連していると考えられている。当部門では、膜交通とオルガネラ機能の多様化の観点から、植物の膜交通のなりたちと制御機構の研究を進めている。

液胞は、植物の細胞体積の9割以上を占めることもある巨大なオルガネラで、動物のリソソームと同様に不要タンパク質の分解を担っている。これに加え植物の液胞は、タンパク質の貯蔵や膨圧の発生など、植物に特有の機能も有している。このような多様な液胞機能の発現には、液胞ではたらくタンパク質や液胞に貯蔵されるタンパク質を、正確かつ大量に液胞に輸送する仕組みが必要である。ここでは、植物が進化の過程で独自に獲得した膜交通の制御因子が重要なはたらきを担っていることが明らかになってきた。我々は現在、特に植物固有の液胞輸送経路について、その獲得の歴史と制御メカニズムを明らかにするべく研究を進めている。

並行して、陸上植物の基部で分岐した苔類ゼニゴケを用いた研究も進め、シロイヌナズナの研究から得られた知見と比較することにより、陸上植物における膜交通の多様化の仕組みを解明することも目指している。例えば、ゼニゴケを含む苔類のみで見られるオルガネラである油体は、その由来や機能が長年にわたり謎であった。我々は、膜融合の実行因子であるSNAREタンパク質MpSYP12Bが、油体を含む細胞のみで発現し油体膜に局在することを発見した。さらに解析を進めた結果、一般的には細胞外および細胞膜方向へ物質を輸送する分泌経路の方向性を、一時的に細胞内方向へ方向転換することで、油体が形成されることを見出した。また、順遺伝学的スクリーニングにより、油体発生のマスター転写因子であるMpERF13を同定し、油体が被食者に対する防御に役立つことをオカダンゴムシを用いた被食アッセイにより証明した(文献2)。現在も油体形成過程における分泌経路の方向転換機構の解明を進めている。

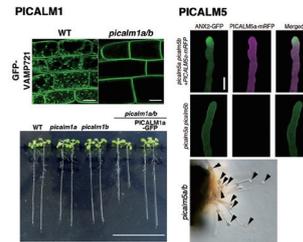


**図1. 油体の形成と機能。**  
油体形成マスター転写因子MpERF13の過剰発現変異体では油体が異所的に形成され、機能欠損変異体では油体が全く形成されない。オカダンゴムシを用いた被食アッセイでは、油体を持たない変異体が多く被食される(文献2より改変)。

## 膜交通の多様化は多様な植物機能に関与する

進化の過程における膜交通の多様化は、植物の様々な生理機能の発現と密接に関連している。例えばクラスリン依存的なエンドサイトーシスにおいてアダプターとして機能するPICALMは、植物の進化の過程で劇的に多様化している。我々はこれま

で、シロイヌナズナを用いてこれらのPICALMの機能分化の解析を進め、PICALM1が栄養成長期に細胞膜からのタンパク質の回収を担うことで、様々な栄養器官の成長や発生に重要な役割を果たすのに対し(文献3)、PICALM5が花粉管で細胞膜からのタンパク質の回収を担う、生殖過程に重要なタンパク質であることを突き止めた(文献4)。現在も引き続き、シロイヌナズナとゼニゴケを用いたPICALMの多様化と植物の進化との関連を明らかにするべく研究を進めている。さらに、ゼニゴケが雄性配偶子として運動能をもつ精子を形成し、その発生過程においてダイナミックなオルガネラの再編成が起こることに注目している。最近、オートファジーが精子変態の過程で余剰なミトコンドリアの分解を担うことを見出した(文献1)。引き続き、精子変態時に起こる様々なオルガネラの再編成の仕組みと意義を明らかにするべく解析を進めている。



**図2. PICALMはシロイヌナズナの多様な発生段階で機能する**  
(左図) PICALM1が欠失すると、栄養器官における細胞膜からのタンパク質(VAMP721)の回収がうまくいかず生長が阻害される(文献3より改変)。(右図) PICALM5の変異体では、伸長中の花粉管で特定のタンパク質(ANXUR)を細胞膜から回収できず花粉管が伸長中に破裂する(文献4より改変)。

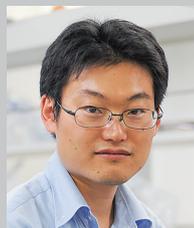
## 参考文献:

- Norizuki, T., Minamino, N., Sato, M., Tsukaya, H. and Ueda, T. (2022). Spermiogenesis occurs through dynamic rearrangement and autophagic degradation of mitochondria in *Marchantia polymorpha*. *Cell Reports in press*.
- Kanazawa, T., Morinaka, H., Ebine, K., Shimada, T.L., Ishida, S., Minamino, N., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Kohchi, T., Nakano, A., and Ueda, T. (2020). The liverwort oil body is formed by redirection of the secretory pathway. *Nat Commun.* 11, 6152. \*Selected as a featured article in *Nat Commun*.
- Fujimoto, M.\*, Ebine, K.\*, Nishimura, K.\*, Tsutsumi, N., and Ueda, T. (2020). Longin R-SNARE is retrieved from the plasma membrane by ANTH domain-containing proteins in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 117, 25150-25158. \*These authors equally contributed to this work.
- Muro, K., Matsuura-Tokita, K., Tsukamoto, R., Kanaoka, M.M., Ebine, K., Higashiyama, T., Nakano, A. and Ueda, T. (2018) ANTH domain-containing proteins are required for the pollen tube plasma membrane integrity via recycling ANXUR kinases. *Commun. Biol.*, 1, 152
- Takemoto, K., Ebine, K., Askani, J.C., Krüger, F., Ito, E., Goh, T., Schumacher, K., Nakano, A. and Ueda, T. (2018). Distinct sets of tethering complexes, SNARE complexes, and Rab GTPases mediate membrane fusion at the vacuole in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 115, E2457-E2466.
- Kanazawa, T., and Ueda, T., (2017). Exocytic trafficking pathways in plants: why and how they are redirected. *New Phytologist* 215, 952-957.

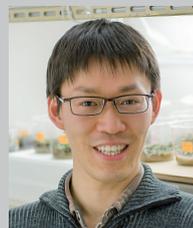
教授  
上田 貴志



助教  
海老根 一生



助教  
金澤 建彦



特任助教  
南野 尚紀

