

発芽時の幼植物を光による害から守る新しい遺伝子を発見

概要

土の奥深くは光の届かない暗闇です。この深く暗い場所で発芽してしまった植物は、発芽後最初に現れる茎である胚軸をもやし状の形で伸ばし、その胚軸の先に付く最初の葉である子葉は葉緑体を持たない状態に保ちつつ、早く地表に出ようとします。そして、子葉が地表に出ると、子葉は緑化して光合成を始めます。光合成は、クロロフィル（葉緑素）が光エネルギーによって活性化することによって始まりますが、このようなクロロフィルの活性化が過剰になると、細胞に害を与える場合があります、クロロフィルは「諸刃の剣」のような物質であると考えられてきました。さらに、このような光による害（光ストレス）は暗い場所で発芽した植物が初めて光に出会う時によく生じる現象であることも観察されていましたが、植物が光による害を回避し健全に光環境へ順応する仕組みについては明らかになっていませんでした。

京都大学大学院生命科学研究科 立花 諒 日本学術振興会特別研究員（研究当時博士課程学生／現 英国ケンブリッジ大学博士研究員）、明間莉乃（研究当時修士課程学生）、中野雄司 教授、宮川拓也 准教授、山上あゆみ 助教、北海道大学 田中亮一教授、大阪公立大学 小林康一教授、吉原晶子（博士課程学生）らの共同研究グループは、暗所で発芽した幼植物が明所へと育つ環境が変わる際に、幼植物を光ストレスから守る新しい遺伝子 *BPG4 HOMOLOGOUS GENE 2 (BGH2)* を発見しました。研究グループは、2024 年に「光によって発現誘導される葉緑体ホメオスタシスファクター（恒常性因子）」*BPG4* を発見していましたが、この *BGH2* は *BPG4* の相同性遺伝子でありながら、逆に「暗所において誘導される」という特徴を持っていました。さらに *BGH2* は、クロロフィル生合成のマスター転写因子 *GLK1/2* の働きを暗所で抑制し、クロロフィル前駆体の過剰な合成を防ぐことによって、暗闇から初めて光に出会う植物が発生してしまう活性酸素発生やそれにより起きてしまう細胞死を抑制し、子葉の健全な緑化を促進する因子であることが明らかとなりました。

この研究成果は、植物が「暗闇から光へ」と適応する際に起こる葉緑体形成の分子メカニズムを明らかにすると同時に、植物の光ストレス耐性の制御や色素体制御による新植物の創製を目指す新技術開発、などに繋がると期待されます。

本研究成果は、2025 年 7 月 22 日（現地時間）に国際学術誌「*The Plant Cell*」に掲載されました。

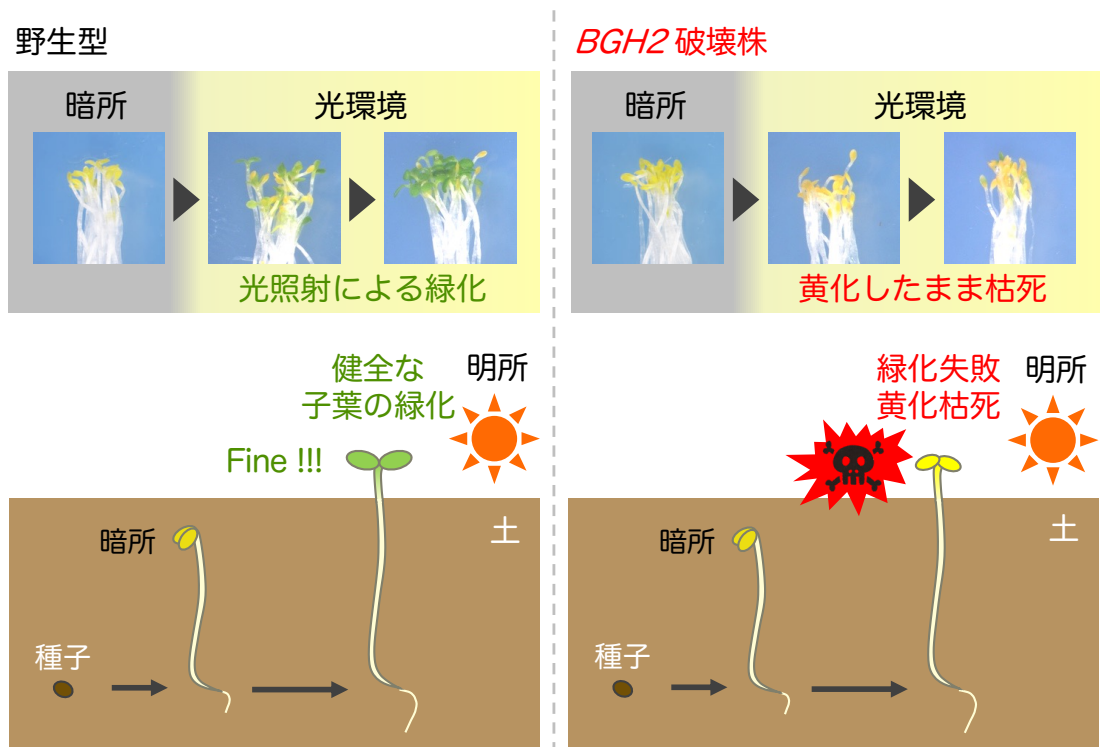


図 1. *BGH2* 破壊株では、正常な光環境への順応が行われず、黄化したまま枯死する

上段：野生型または *BGH2* 破壊株を暗所で生育させた後に連続光を照射したときの表現型

下段：野生型または *BGH2* 破壊株の光環境順応メカニズムの作業仮説

1. 背景

光は、光合成反応など植物の成長において必要不可欠な役割を果たしており、植物は周囲の光環境に巧みに適応する仕組みを持っていると考えられています。種子が土壌の深部のような暗所で発芽した植物は、光を求めて胚軸（発芽後最初に発生する茎）が徒長したもやし状の形態を示します。光合成の場として知られる葉緑体は、プラスチド（色素体）^{※2}と総称される細胞内小器官（オルガネラ）の一分化形態であり、このプラスチドは様々な形態に分化することが知られています。例えば、暗所発芽した植物の子葉（発芽後最初に発生する葉）の中では、プラスチドは葉緑体^{※1}ではなく暗所型のエチオプラストに分化しています（図2）。胚軸の先端にある子葉が土壌表面に到達し光を感知すると、エチオプラストから葉緑体への分化が進み、子葉は緑色へと変化します。これまでに、光照射に応じて多くの光合成関連遺伝子が一斉に活性化することによって、速やかにクロロフィル（葉緑素）^{※3}が生合成され、葉緑体の発達が進み、光合成反応が開始されることが明らかとされてきました。

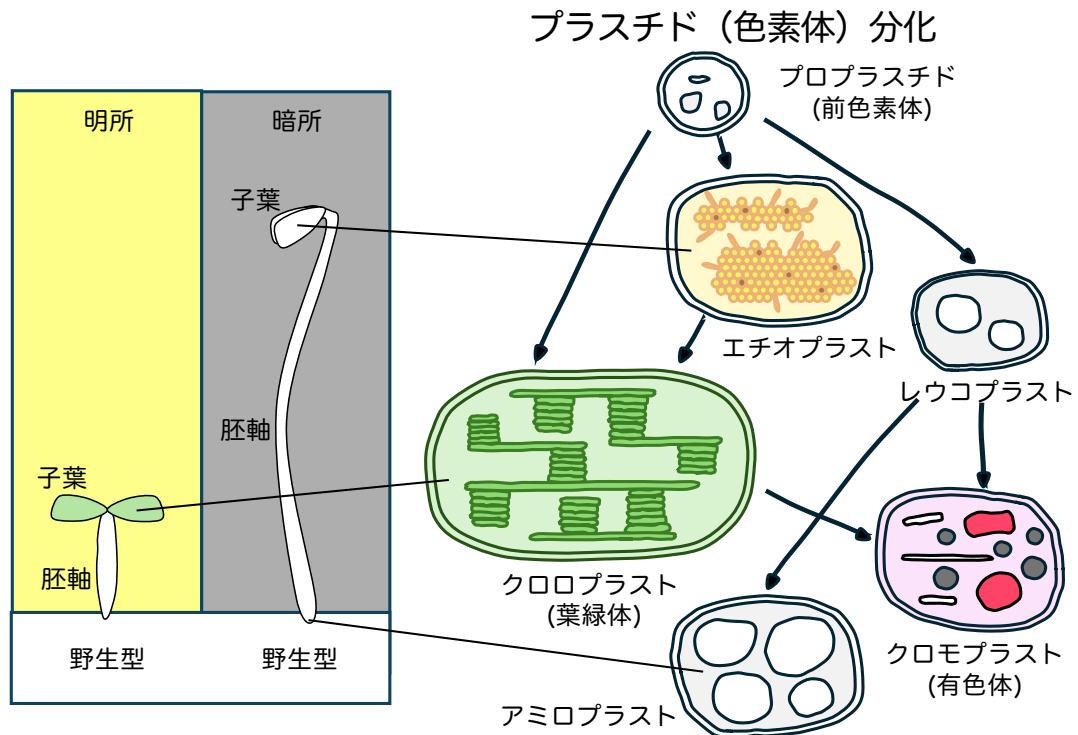


図2.植物固有の細胞内小器官プラスチド（色素体）は、器官や環境に応じて多様に分化する

一方、光が持つ強大なエネルギーは時に活性酸素分子種 (ROS)^{※4} を生み出し、植物にとって有害に働く場合があることが知られています。クロロフィルやその前駆体は、光合成を駆動する光エネルギーの吸収に重要な働きを持つ分子である一方、光増感作用により植物に深刻な傷害を与える物質でもあります。特に、暗所で生育した植物内に過剰にクロロフィル前駆体 (Pchl_{ide})^{※5} が蓄積すると、光環境に移行した際に深刻な光酸化ストレスが引き起こされ、植物体が枯死してしまう現象はよく知られています。これらの知見より、ROS 発生による枯死を回避しながら光に応答した迅速な緑化を行うために、暗所におけるクロロフィル生合成の精密な調節を行うことは不可欠であると考えられてきましたが、その詳細な分子メカニズムについては明らかにされていませんでした。

中野雄司教授らの研究グループは、これまでの研究において光環境中で機能する葉緑体ホメオスタシスファクター（恒常性因子）として BRZ-INSENSITIVE-PALE GREEN 4 (BPG4) を発見し、その機能を報告しました (Tachibana et al., *Nat. Commun.*, 2024)。BPG4 は陸上植物全体に高度に保存された遺伝子ファミリーを形成しており、モデル植物シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) においても 3 種の相同性遺伝子が存在することが明らかとなっていました。本研究は、この BPG4 の相同性遺伝子 BPG4 HOMOLOGOUS GENE 1/2/3 (BGH1/2/3) の詳細な機能の解明を目指すところから始まりました。

2. 研究手法・成果

本研究では、先行研究において同定された光によって遺伝子発現が誘導される葉緑体ホメオスタシスファクター BPG4 の相同性遺伝子 BGH2 は BPG4 とは真逆の暗所によって遺伝子発現が誘導される性質を持ち、暗所におけるエチオプラストのホメオスタシスファクターとして機能することを発見しました。BGH2 は、BPG4 と類似したクロロフィル生合成酵素遺伝子発現の抑制機能を持っているにもかかわらず、光環境ではほ

とんど機能しておらず、暗所で発芽した植物の子葉で働いていました。暗所で生育した **BGH2** 破壊型突然変異体は、過剰にクロロフィル前駆体 (**Pchl**ide) を蓄積しており、それにより光照射時に大量の **ROS** が発生し、緑化できずに枯死することが明らかとなりました。

植物の緑化とは、発芽後に最初に発生する子葉やその後に現れる本葉が光照射によってクロロフィル（葉緑素）の合成と共に緑色を示すことを表します。特に暗所発芽植物における緑化とは、暗所発芽した黄色い子葉が、光に出会う時に急速にクロロフィル生合成を行い緑化する現象で、光順応緑化とも表現することが出来ます。光環境下においては、このクロロフィル生合成酵素遺伝子群の発現は、**GLK1・GLK2** と呼ばれる転写因子によって促進されることが知られていました。また、中野雄司教授らは、これまでの研究において **BPG4** タンパク質は光環境において **GLK** タンパク質と直接結合し、**GLK** によるクロロフィル生合成酵素遺伝子群の発現を直接阻害していることを明らかにしていました。そこで、暗所誘導型 **BPG4** 相同性因子である **BGH2** と **GLK** タンパク質の関係性を調べたところ、**BGH2** タンパク質は暗環境において **GLK** タンパク質と直接結合し、**GLK** によるクロロフィル前駆体 (**Pchl**ide) 生合成を阻害していることが明らかとなりました。また、光シグナル伝達のマスター転写因子としては、光受容体フィトクロムの相互作用因子である **PIF** 転写因子が広く知られていますが、**BGH2** 遺伝子の発現は、**PIF** によって活性化されていることが明らかとなりました。すなわち、**BGH2** は、暗所において **PIF** 転写因子に活性化され、**GLK** 転写因子の抑制を介してクロロフィル前駆体 (**Pchl**ide) の量を最適なレベルに維持することにより、暗所におけるエチオプラストの発達を適正に抑制し、その結果としてエチオプラストのホメオスタシス（恒常性）を維持し、植物が適切に暗環境から光環境に順応するのを助ける機能を持っていると考えられました。

一方、タンパク質機能としては葉緑体もしくはエチオプラストの発達抑制という類似した機能を持つ **BPG4** と **BGH2** が、光に応答した遺伝子発現においては **BPG4** が光誘導性、**BGH2** は暗所誘導性という、真逆の制御を受けている仕組みについては謎が残っていました。そこで、**BPG4** が光によって誘導される分子メカニズムを解析したところ、**BPG4** の遺伝子発現は **PIF** と **GLK** という二つの転写因子ファミリーによって光環境で活性化されていることが明らかとなりました。また、**BGH2** は **PIF** によって暗所で発現が抑制されていることも明らかとなりました。特に、**GLK** 転写因子による **BPG4** の活性化は、**GLK** は自らの抑制因子である **BPG4** を活性化することにより自身の転写活性を抑制するフィードバック制御機構として機能していると考えられます。このフィードバック制御により明所において **GLK** 転写因子の活性が精密に制御され、葉緑体のホメオスタシス（恒常性）が維持されると考察されました。

これらの知見を統合した結果、暗所では **BGH2** が **PIF** の下流で活性化することによって暗所における **GLK** の過剰な活性化を抑制し、明所では **BPG4** が **GLK** と **PIF** の下流で活性化することによって明所における **GLK** の過剰な活性化を抑制していると考察されました。すなわち **BPG4** と **BGH2** は光環境と暗環境において役割分担をすることにより、**BPG4** は葉緑体、**BGH2** はエチオプラスト、それぞれの恒常性（ホメオスタシス）を維持するホメオスタシスファクターとしての機能を持っていることが明らかとなりました。**BGH2** は **BPG4** の相同性タンパク質として発見した経緯からも、合わせて **BPG4** ファミリー遺伝子群として捉えることが出来ます。すなわち **BPG4** ファミリー遺伝子は、葉緑体とエチオプラストを含むプラスチド（色素体）の恒常性を広く維持することによって、植物が様々な光環境に適切に順応する上で、非常に重要な働きを果たしている因子群であることを明らかとした新しい発見であると考えられます。

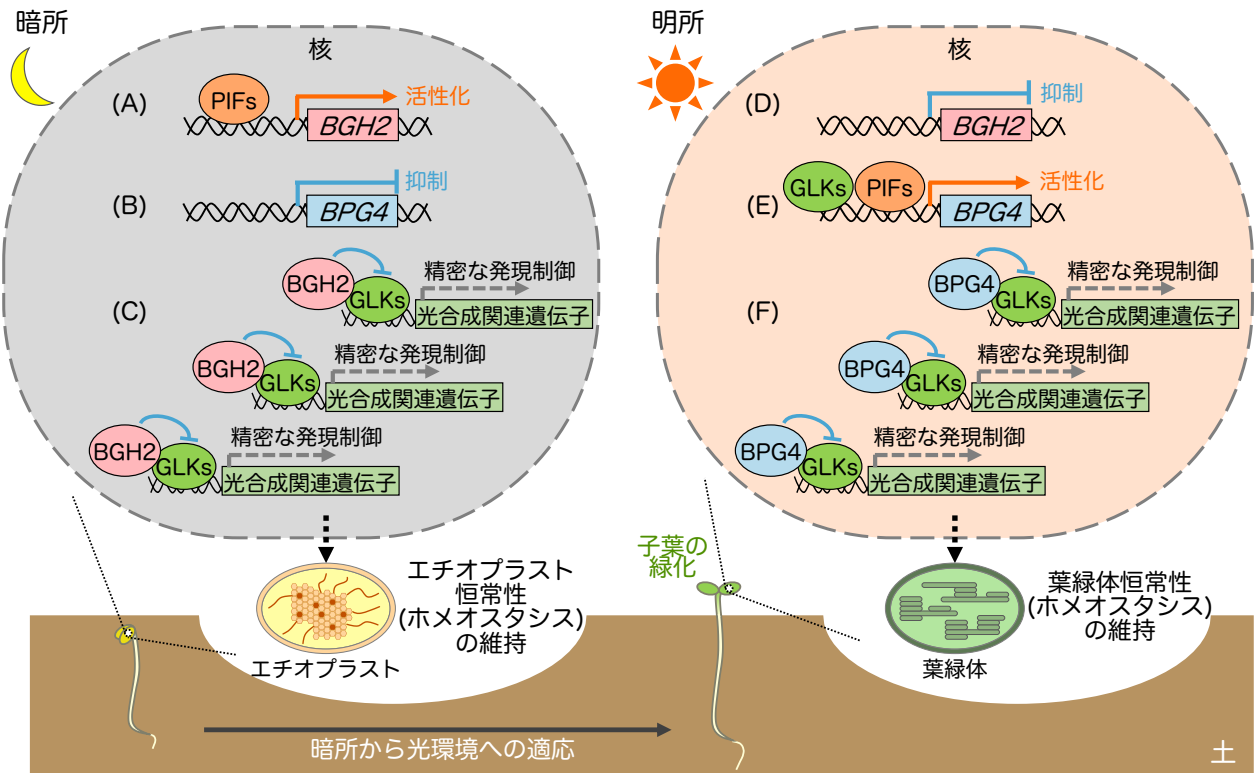


図 3. BGH2 と BPG4 の葉緑体/エチオプラスト発達制御における分子機能の作業モデル

左：暗所においては、*BGH2* 発現は PIF 転写因子により活性化されており (A)、*BPG4* の発現は抑制されている (B)。*BGH2* は GLK 転写因子の転写活性を阻害することにより光合成関連遺伝子の発現を微調整し、適切なクロロフィル前駆体 (Pchlide) の量を保ち、ROS の発生を抑え、暗所でのエチオプラストの恒常性 (ホメオスタシス) を維持する (C)。これにより、光への適切な順応が可能になり、土壌深くなどの暗条件下で発芽した植物は、健全な子葉の緑化に伴う適切な光環境順応を実行できる。

右：明所においては、*BGH2* 発現は抑制されており (D)、*BPG4* 発現は PIF 転写因子および GLK 転写因子によって活性化されている (E)。GLK 転写因子による *BPG4* 発現の活性化は、GLK の転写活性を適切に維持するためのフィードバック制御として機能していると考えられ、*BPG4* は適切なクロロフィル量を保ち、ROS の発生を抑え、葉緑体の恒常性 (ホメオスタシス) 維持に寄与している (F)。

3. 波及効果、今後の予定

光が持つ強いエネルギーを最適に光合成に利用するために、葉緑体/エチオプラストの過剰な発達を防ぐ因子の存在が予測されていましたが、長らくそのような因子は同定されていませんでした。本研究で発見した *BGH2* は暗所環境下でエチオプラストの過剰発達を防ぐ機能を持ち、同研究グループが 2024 年に発見した明所環境下で葉緑体の過剰発達を防ぐ機能を持つ *BPG4* と、暗所と明所で役割分担することによって、広くプラスチド (色素体) の恒常性を維持していると考えられました。

本研究の *BGH2* と *BPG4* の標的である GLK 転写因子は農業上有用な形質を生み出す因子として近年脚光を浴びています。イネやトマトにおいて、*GLK* 遺伝子を高発現させた植物では、穀物収量や糖/カロテノイドなどの栄養素の含有量が増加することが報告されています。さらに、近年 *BPG4* ファミリーは、クロロフィルだけではなくカロテノイドやアントシアニンなどのクロロフィル以外の色素の生合成に関与することが報

告されています。ニンジンにおける **BGH2** 相同性因子は、ニンジンの栽培化（カロテノイド高蓄積化）の原因遺伝子であり、カロテノイド生合成を抑制していることが近年明らかとなりました。

また、**BPG4** はマメ科のダイズなどにも近い遺伝子ファミリーが存在していることも明らかになっています。ダイズ種子は植物性タンパク質含量も高く、近年育種による品種改良やゲノム編集のターゲットとして注目される作物種です。すなわち、ダイズなどの **BPG4** ファミリーのゲノム編集などを介して、葉緑体/色素体の機能を改良し、光合成活性の上昇、収量増加、種子や果実などにおける栄養素含量の向上を達成できる可能性も期待されます。

このように **BGH2** と **BPG4** の発見は、葉緑体/色素体の発達制御機構を明らかにする手掛かりとなるなどの基礎研究としての波及効果に加えて、光合成活性/収量/栄養含量が向上した新植物創製に繋がる応用研究としての波及効果が期待されます。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は、以下の研究費などの支援を受けて実施されました。

日本学術振興会 科学研究費助成事業 (24H00502, 23H04960, JP23KJ1200)、生研支援センター・戦略的イノベーション創造プログラム (SIP) 第3期「豊かな食が提供される持続可能なフードチェーンの構築」(JPJ012287)、科学技術振興機構 (JST) 次世代研究者挑戦的研究プログラム (JPMJSP2110)。

<研究者のコメント>

植物は、光合成反応の実行装置である葉緑体/色素体を環境に応じて巧みに制御することで光合成効率を最大化しています。今回、光環境で機能する葉緑体制御因子 **BPG4** の相同性因子 **BGH2** が、逆に暗所で機能し、暗所での色素体恒常性制御において非常に重要な役割を果たすことができました。光環境と暗環境それぞれにおいて葉緑体/色素体の恒常性を維持する **BPG4** と **BGH2** の発見は、植物の葉緑体制御機構の解明において重要な意義を持つと考えています。さらに、これらの因子の編集を通じて、収量・栄養価が増加したスーパー植物が作出できることが期待されます。これからも、植物が持つ力を通じて、光合成の神秘を解明しながら、自らの研究成果を人類が抱える諸問題の解決に繋げていけるように、研究に取り組んでいきたいと思っています。（立花諒）

大気中の二酸化炭素増大による地球温暖化・気候異常変動が深刻化する現代において、大気中の二酸化炭素を吸収し植物体に固定する葉緑体を含む色素体の制御機構、それらの細胞内小器官を支え制御する植物個体レベルの成長制御機構の研究は一層重要になると考えられます。本研究によって発見した暗所発現型 **BGH2** は、先に発見した明所発現型 **BPG4** の相同性遺伝子ファミリーの一員であり、このことは **BPG4** 遺伝子ファミリーが明所から暗所まで幅広く色素体の健全な発達の制御に貢献する鍵遺伝子ファミリーであることを示したという基礎研究の観点から重要な発見になると考えています。さらに、この **BPG4** 遺伝子ファミリーは、植物成長制御技術の開発においても役立つ可能性が期待出来る遺伝子と考えられ、地球環境改善・食糧増産などに貢献する応用研究へも発展させることが可能だと考えています。（中野雄司）

<用語解説>

※1.葉緑体

植物固有のオルガネラであり、光合成反応の場として働く。内部には、光合成電子伝達が行われるチラコイ

ド膜や炭素固定反応が行われるストロマが存在する。近年、光合成効率を最大化するために環境に応じて発達が厳密に制御されることが明らかとなってきた。

※2. プラスチド（色素体）

プラスチドは和訳で色素体とも呼ばれ、独自のゲノムを持つ植物細胞に固有のオルガネラ。光合成を行う葉緑体、暗所で生育した黄化植物のエチオプラスト、主に根に存在しデンプンを多量に含むアミロプラスト、果実などに存在しカロテノイドを多量に含む有色体(クロモプラスト)、などの総称である。これらの始源体と位置付けられる初期分化形態は、プロプラスチド（原色素体）と呼ばれ、高等植物では、茎頂の分裂細胞などに存在し、細胞分化に伴って上記の各色素体に分化する。各タイプの色素体は植物の生育条件や生活環のなかで相互に変換する場合がある。

※3. クロロフィル（葉緑素）

光合成明反応において光エネルギーを吸収し化学エネルギーへ変換する初期段階を担う化合物。

※4. 活性酸素分子種 (ROS)

酸素分子が関与し、反応性が高い不安定な酸素化合物の総称を指す。これらは、生体内で様々な反応を引き起こし、細胞に酸化ストレスを与える可能性がある。主な活性酸素種には、スーパーオキシド、過酸化水素、ヒドロキシルラジカル、一重項酸素などが存在する。遊離のクロロフィルなどからは、一重項酸素が非常に生成しやすいと考えられている。

※5. クロロフィル前駆体 (Pchl_{id})

クロロフィルは、グルタミン酸に始まりおよそ 15 の酵素反応によって合成される。最終ステップ付近のプロトクロロフィライド (Pchl_{id}) を還元するためには光照射が必要であるため、暗所で生育した植物はクロロフィルを合成できず、代わりに Pchl_{id} が蓄積する。

<論文タイトルと著者>

タイトル Dark-inducible BGH2 maintains plastid homeostasis to adapt for the light environment by suppressing GLK transcription factors

（暗所誘導性因子 BGH2 は、GLK 転写因子を抑制することにより、光環境へ適応するために色素体の恒常性（ホメオスタシス）を維持する）

著者 Ryo Tachibana^{1,†}, Rino Akema¹, Akiko Yoshihara², Chihiro Ujihara¹, Kaisei Nishida¹, Shunshu Ri¹, Ayumi Yamagami¹, Takuya Miyakawa¹, Koichi Kobayashi², Ryouichi Tanaka³, Takeshi Nakano^{1,*}

所属 ¹Laboratory of Plant Chemical Biology, Graduate School of Biostudies, Kyoto University, Kitashirakawa-Oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto, 606-8502, Japan

²Department of Biology, Graduate School of Science, Osaka Metropolitan University, 1-1 Gakuen-cho, Naka-ku, Sakai, Osaka 599-8531, Japan

³Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Kita-ku, Sapporo, 060-0819 Japan

[†]Present address: Department of Plant Sciences, University of Cambridge, Cambridge CB2 3EA, UK

掲載誌 The Plant Cell

DOI <https://doi.org/10.1093/plcell/koaf180>