

植物におけるトレハロース代謝とその機能

誌名	応用糖質科学 : 日本応用糖質科学会誌 = Bulletin of applied glycoscience
ISSN	21856427
著者名	今井,亮三 島,周平 藪内,威志 加藤,英樹 松井,博和
発行元	日本応用糖質科学会
巻/号	1巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 147-152
発行年月	2011年4月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





植物におけるトレハロース代謝とその機能*

(2010年12月28日受付, 2011年2月8日採択)

今井亮三^{1,2,*}, 島 周平^{1,2}, 藪内威志^{1,2}, 加藤英樹¹, 松井博和²
(いまい りょうぞう, しま しゅうへい, やぶうち たけし, かとう ひでき,
まつい ひろかず)

Ryozo Imai,^{1,2,*} Shuhei Shima,^{1,2} Takeshi Yabuuchi,^{1,2} Hideki Kato¹ and
Hirokazu Matsui²

¹ 農業・食品産業技術総合研究機構・北海道農業研究センター
062-8555 札幌市豊平区羊ヶ丘 1

² 北海道大学大学院農学院
060-8589 札幌市北区北 9 条西 9 丁目

¹ National Agricultural Research Center for Hokkaido Region, NARO
1 Hitsujigaoka, Toyohira-ku, Sapporo 062-8555, Japan

² Graduate School of Agriculture, Hokkaido University
Kita-9, Nishi-9, Kita-ku, Sapporo 060-8589, Japan

要旨: トレハロースはグルコースが α, α -1,1 結合した二糖であり, 微生物や昆虫では, エネルギー源や乾燥等からの生体膜やタンパク質の保護物質として働くことが知られている。一方, 植物においてはトレハロースの検出が困難であったことから, 長い間トレハロースの生合成は否定されてきた。90 年代後半に植物から初めてトレハロース生合成遺伝子が単離され, 高等植物中にもトレハロースが存在することが明らかになった。しかし, 植物中の蓄積量は極微量であり, 貯蔵糖やストレス保護物質であることは考えにくい。最近の研究で, トレハロースの生合成が植物の発生やストレス応答において重要な調節機能をもつことがわかってきた。特にトレハロース 6-リン酸が植物の糖代謝において重要なシグナル物質であることが明らかになりつつある。本稿では, 植物においてトレハロース生合成が示すユニークな機能を紹介する。

キーワード: 植物, トレハロース, シグナル伝達, ストレス耐性***

1. トレハロースの生物機能

トレハロースはグルコースが α, α -1,1 結合した二糖であり, 天然二糖としてはショ糖について存在量が多いといわれている。トレハロースは細菌, 真菌, 無脊椎動物など, 生物界に広く見出される。昆虫では血糖として利用されており, エネルギー代謝の中心で恒常的に機能しているが, 多くの生物においては, 外界から過酷なストレスを受けたときに細胞内に蓄積する。トレハロースはその特異的な物性により, 乾燥による生体膜間の接触や相転移を抑制する機能^{1,2}, 熱や活性酸素によるタンパク質の変性を防ぐ機能^{3,4}などをもつ。また, 遊離のトレハロースに加えて, マイコバクテリアやコリネ型細菌など特殊な細菌の生体膜では糖脂質成分としても利用されている⁵。さまざまな生物機能の中で最も注目されているのは極度の乾燥に対する耐性の付与であろう。熱帯アフリカに生息するネムリユスリカ (*Polypedilum vanderplanki*) の幼虫は, 乾燥が続くとクリプトビオシスといわれる完全脱水状態になり, 代謝活動を停止した状態で生命を長期間維持することができる。水

が添加されると代謝活動は速やかに復活する。このクリプトビオシス誘導時に, 昆虫体内にはトレハロースが多量に蓄積することから, 極限乾燥耐性獲得の鍵物質と考えられている^{6,7}。最近, ネムリユスリカからトレハロース輸送体 (trehalose transporter: TRET) が初めて単離され, 脱水時のトレハロース蓄積への関与が示されている⁸。

2. トレハロース生合成

これまでに知られているトレハロースの生合成経路は図 1 に示す 5 つの経路である。このうち, 最も古くから知られるのは TPS-TPP 経路であり, 最も広範囲の生物群で見出されている。TPS-TPP 経路は, 長い間トレハロース生合成の唯一の経路と考えられていたが, 1995 年に丸田らによって土壌細菌より全く新しい経路 (TreY-TreZ) が発見された⁹。さらに, TreY-TreZ 経路は細菌, 古細菌では比較的広く分布し, 主要な合成経路の 1 つであることがわかった。可逆反応である TreS, TreP 経路の生合成への寄与はあまり明確ではない。また, 生物種により 2 つ以上の生

* 本原稿は, 日本応用糖質科学会平成 22 年度大会の糖質関連酵素化学シンポジウムで一部発表された。

** 連絡先 (Tel. & Fax. 011-857-9382, E-mail: rzi@affrc.go.jp)

*** Key words: plant, trehalose, signal transduction, stress tolerance

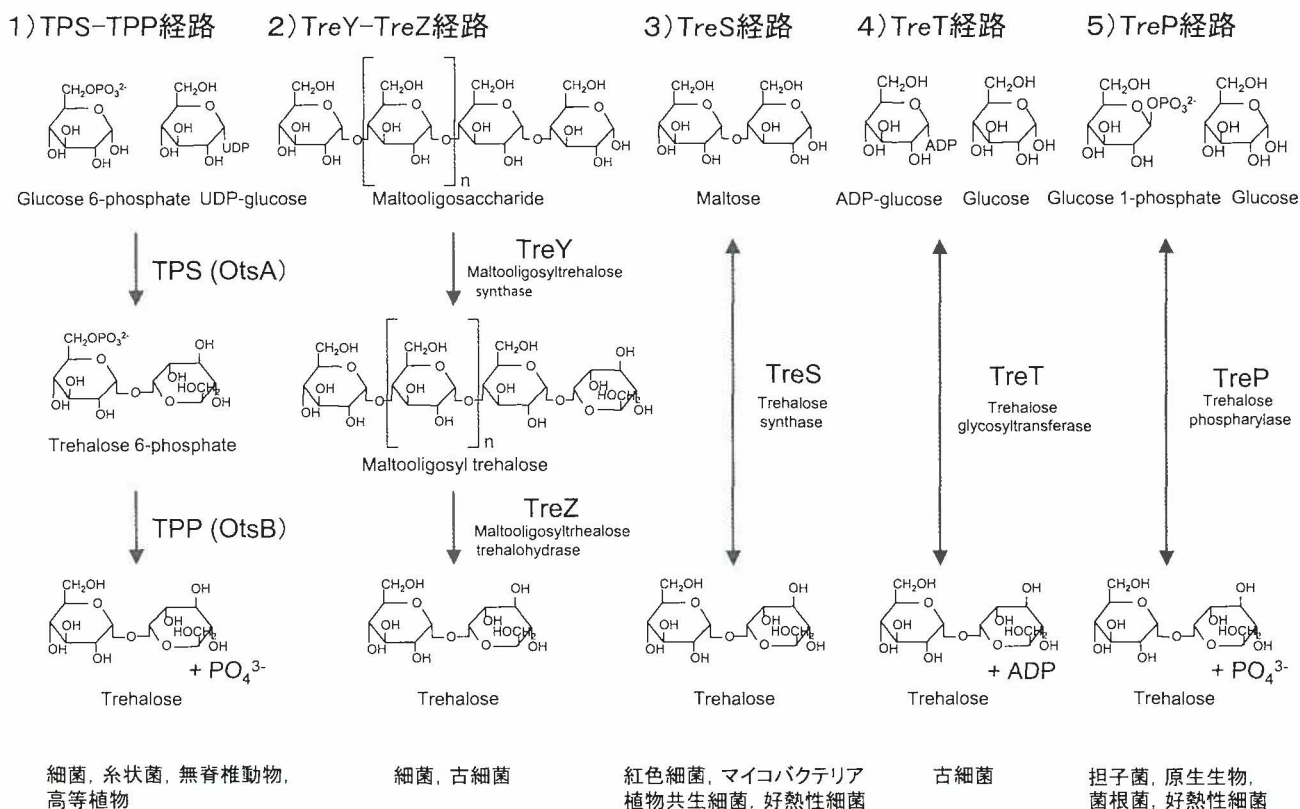


図1. トレハロースの生合成経路

合成経路をもつものもあり、それらが生理学的に使い分けられていることもわかってきた^{10,11)}。TPS-TPP経路では、まず trehalose-6-phosphate synthase (TPS, EC 2.4.1.15) により UDP-グルコースとグルコース 6-リン酸からトレハロース 6-リン酸 (Tre-6P) が生成される。続いて、trehalose-6-phosphate phosphatase (TPP, EC 3.1.3.12) により Tre-6P が脱リン酸化され、トレハロースが生成される。この経路は出芽酵母で最もよく研究されており、TPS と TPP は調節サブユニットとともにヘテロ三量体を形成している¹²⁾。トレハロースは trehalase (THL, EC 3.2.1.28) によって、2分子のグルコースに加水分解されるが、生合成の逆反応によっても分解される¹³⁾。

3. 植物におけるトレハロースの検出

シダ植物である *Selaginella* など、下等の乾燥耐性植物では古くからトレハロースの存在が報告されていたが、高等植物におけるトレハロースの存在は当時の分析技術の限界もあり、否定的に考えられていた。高等植物における最初の報告は、ブナの樹液からペーパークロマトグラフ上でトレハロースと一致する非還元糖のスポットとして検出された¹⁴⁾。しかし、追試によりこの結果は否定され、微生物の混入が疑われた¹⁵⁾。その後トレハロースは微生物と相互作用する植物組織である根粒¹⁵⁾や菌根¹⁶⁾において高濃度で検出されることがわかった。しかし、これは根粒菌や菌根菌が産生するものであり、共生菌の植物組織内における生存において重要な機能を果たすことが示された。このよう

な状況から、高等植物においてトレハロースが合成されないのは、その機能をシヨ糖が置き換えているからであると考えられるようになった。実際に多くの植物においてシヨ糖が転流糖として糖代謝の中心を担っており、乾燥等の過酷なストレス環境下における蓄積やストレス耐性への関与も知られている。

4. 植物にトレハロース生合成遺伝子を導入する

トレハロースが細胞や生体膜、タンパク質等に対してストレス保護作用をもつことは前述した。この優れた特性をもつ糖を植物に蓄えさせることができれば、植物のストレス耐性が大幅に向上するのではないかと。そのような発想でいくつかの研究が行われた¹⁷⁻¹⁹⁾。すなわち、微生物由来のトレハロース生合成遺伝子を植物に導入し、植物にトレハロースを作らせようとしたのである。幸い TPS-TPP 経路の場合、基質となる Glc-6P と UDP-Glc は植物細胞内に十分量存在すると考えられる。最初の試みは、出芽酵母の TPS 遺伝子 (*TPS1*) をタバコに導入して行われた。形質転換タバコでは 0.8~3.2 mg/g (生重量) のトレハロースの蓄積が検出された¹⁹⁾。この系の場合 *TPS1* により生じた Tre-6P は植物自身の非特異的フォスファターゼによってトレハロースに変換されたと考えられた。実際に、導入遺伝子を発現する形質転換タバコは、乾燥ストレスに対する耐性が高まっていた。大腸菌の TPS (*OtsA*) と TPP (*OtsB*) の 2 遺伝子を導入したタバコ¹⁷⁾、*OtsA-OtsB* 融合遺伝子を発

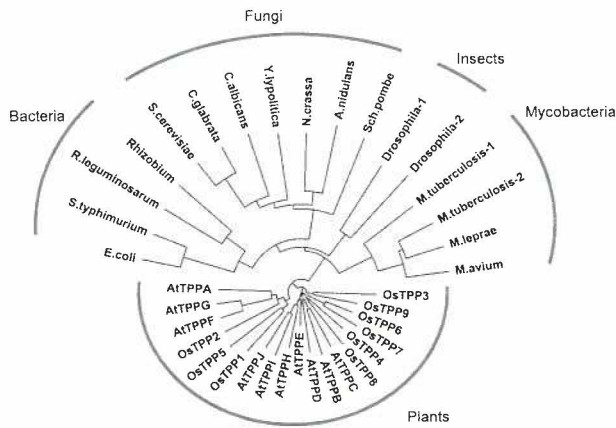


図 2. TPP の系統樹

シロイヌナズナ (*AtTPP*) およびイネ (*OsTPP*) の由来酵素の配列を昆虫、微生物由来酵素と比較した。植物のみに多重遺伝子族が形成されている様子がわかる。

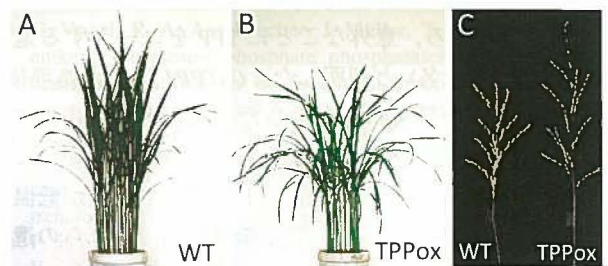
現するイネ²⁰も作出され、ともにトレハロースの蓄積とともに乾燥耐性が向上した。これらの一連の研究から、植物中にトレハロース生合成遺伝子を導入することにより植物の乾燥耐性が向上することがわかった。しかしながら、いずれの場合も植物中のトレハロース蓄積量が乾燥重量換算で0.1%程度であり、菌類や乾燥耐性生物で観察される数%から数10%というレベルには及ばない。植物においては何か別のメカニズムによって耐性獲得がなされているようである。また、*TPS1* や *OtsA* のみを発現すると植物体の矮化、頂芽優勢の減少など、形態学上の表現型も観察されたことから、Tre-6Pが植物中で何らかのシグナルになっている可能性も示唆された。

5. 植物のトレハロース生合成遺伝子

高等植物におけるトレハロース生合成の有無は、長い間不確定であったが、トレハロース生合成遺伝子のクローニングによって、その存在は決定的となった。植物最初のトレハロース生合成遺伝子のクローニングは1998年に相次いで報告された。WiemkenらのグループはシロイヌナズナのTPP遺伝子*AtTPPA*および*AtTPPB*を出芽酵母のTPP遺伝子変異株 (*Δtps2*) を相補する遺伝子としてクローニングした²¹。また、Blázquezらは出芽酵母のTPS遺伝子変異株 (*Δtps1*) を用いて*AtTPS1* 遺伝子をクローニングした²²。2000年にシロイヌナズナのゲノム配列が公開されると、意外な事実が浮かび上がった。TPSと予想される遺伝子とTPPと予想される遺伝子がそれぞれ10コピーも存在していたのである。これらの遺伝子は、酵母では1コピー、昆虫でも1または2コピーである(図2)。仮に、高等植物においては多重遺伝子によりトレハロース合成量が発生や環境によって細かく調節されているとすると、トレハロースには高度な制御機能が推定されるのである。

図 3. トウモロコシ *ramosa3* の雌穂が示す形態異常

雌穂が短く、付け根から新たな雌穂が形成されている(秋田県立大学・佐藤(永澤) 奈美子博士のご厚意による提供)。

図 4. *OsTPP1* 過剰発現イネが示す形態異常

(A, B) 野生株 (WT) と *OsTPP1* 過剰発現株 (TPPox) の草姿。過剰発現体は葉身が長くなるため、垂れ葉となる。(C) 穂の形態比較。過剰発現体では穂長が伸びる。

6. トレハロースと植物の発生、形態形成

植物におけるトレハロース生合成遺伝子の重要性は遺伝学的解析により明らかにされた。シロイヌナズナのTPS遺伝子の1つ*AtTPS1*のノックアウト変異体は、種子形成の魚雷型ステージ(胚に養分の蓄積が起こる段階)で異常が生じ、胚性致死となった²³。この変異体に、正常の*AtTPS1* 遺伝子を種子特異的に発現させると、胚性致死の回避が可能で、正常な種子を得ることができたが、発芽後の植物体は*AtTPS1*の発現がないため、矮性化してしまった²⁴。この結果は、*AtTPS1*の機能が胚発生のみならず、植物の生長においてきわめて重要なものであることを示している。また、トウモロコシの*ramosa3* (*ra3*) 変異体はTPP遺伝子の1つに変異がある²⁵。*ra3*では花序の分岐に異常が生じ、図3に示すように異常な形の穂を形成する。多重遺伝子族を形成しながら1つの遺伝子の破壊で表現型が生じるのは、個々の遺伝子に独自の機能があるためであろう。筆者らも、イネのTPP遺伝子の1つ*OsTPP1*(後述)の過剰発現体を解析したところ、発芽時のABA過感受性、光合成活性の低下、垂れ葉(葉身が長い)、穂長の伸長など多くの表現型を観察した(図4)。おそらく、Tre-6Pあるいはトレハロースが種々の生理応答を調節しているため、過剰発現により多面的な変化が観察されたのであろう。

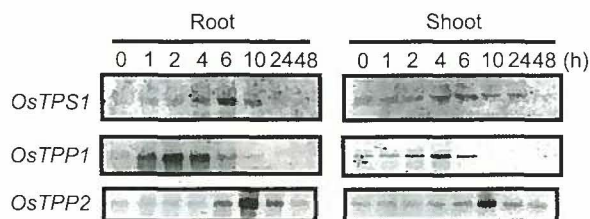


図5. 低温 (12°C) ストレスに応答したトレハロース生合成遺伝子の発現

イネ幼苗を 12°C で処理後、根および茎葉組織を回収し、ノーザン解析を行った。

7. トレハロースとストレス応答

2001年に筆者らは初期型イネマイクロアレイ (9,000 スポット) を用いて、イネ根組織における低温初期応答遺伝子を解析した。低温処理後最も顕著に発現誘導される遺伝子を調べたところ、意外なことに TPP をコードする遺伝子 (*OsTPP1* と命名) と判明した。*OsTPP1* は低温処理後 2 時間で約 35 倍の発現誘導を示した。同じアレイには TPS をコードする遺伝子 (*OsTPS1*) も搭載されていたが、こちらも 3.5 倍誘導されており、トレハロース生合成が低温シグナルにより活性化することが示唆された。これらの遺伝子の低温ストレス下の発現をノーザン解析したところ、*OsTPP1* が低温処理後 2 時間、*OsTPS1* が 6 時間をピークとする一過的な誘導を示した (図 5)。細胞内トレハロース量をイオンクロマトグラフィーにより定量したところ、遺伝子発現に呼応する形で一過的な蓄積が確認された²⁶⁾。また、*OsTPP1* は低温以外にも乾燥、塩ストレスやストレスホルモンであるアブシジン酸によって誘導された²⁶⁾。このような環境ストレスによるトレハロース生合成遺伝子の発現誘導はトウモロコシ²⁷⁾、ワタ²⁸⁾でも明らかになった。トレハロースまたは Tre-6P が、ストレス環境下における細胞応答を制御するシグナル分子として機能しているのではないかと考えられる。

8. イネ TPP 酵素の機能性と特徴

2005年にイネゲノム情報が公開されると、シロイヌナズナ同様イネのトレハロース生合成遺伝子も多重遺伝子族を形成しており、TPS が 10 コピー、TPP が 9 コピー存在することが明らかとなった (図 2)。イネの全 TPP 遺伝子の単離を試みたところ、通常の条件下で生育させたイネの根、葉、穂、および幼苗組織を用いた RT-PCR では、*OsTPP1*、*OsTPP2* 以外転写物は検出されなかった²⁹⁾。他の TPP 遺伝子は特異的な条件下でのみ発現するものと推測される。これまで、植物由来のトレハロース合成酵素について酵素学的解析がなかったことから、*OsTPP1* および *OsTPP2* タンパク質を組み換え体として大腸菌より精製し、酵素学的性質を解析した²⁹⁾。以下の点が明らかとなった。i) イネ由来の TPP 酵素は、微生物由来の酵素に比べ、基質特異性が著しく高く、Tre-6P 以外の糖リン酸に対して

表 1. TPP の酵素学的パラメータの比較

	k_{cat} (s^{-1})	K_m (mM)
<i>OsTPP1</i>	6.52	0.092
<i>OsTPP2</i>	13.4	0.19
<i>E. coli</i>	14.3	2.5
<i>M. smegmatis</i>	—	1.6

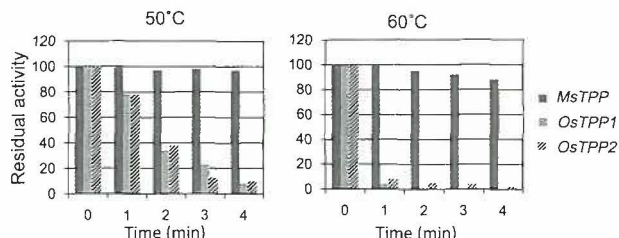


図6. 組換え *OsTPP1*、*OsTPP2* 酵素の熱安定性

大腸菌より精製した組換え *OsTPP1*、*OsTPP2* を各温度で処理後の残存活性を示した。*Mycobacterium smegmatis* (*MsTPP*) は文献値³⁰⁾を用いた。

全く活性を示さない。ii) Tre-6P に対して顕著に低い K_m 値をもつ (表 1)。iii) 熱に対して不安定である (図 6)。植物酵素がもつこのような性質は、細胞内の低い基質濃度や遺伝子発現における速やかな応答など植物独自の生理応答を矛盾なく説明できるのではないだろうか。

9. まとめ：トレハロースは依然神秘の糖

トレハロース生合成が植物においてさまざまな生理現象を制御していることは明らかになったが、シグナルの実体が Tre-6P なのか、それともトレハロースなのかは、現時点では確定していない。両者が別々の制御因子として働いている可能性も考えられる。決定的な実験が困難である 1 つの大きな理由は、Tre-6P 量の正確な定量が困難な点である。Tre-6P は細胞内の存在量がきわめて低いうえ、糖リン酸どうしの分離が困難である。酵素法、ヘキソキナーゼ阻害法による間接的な定量法が試みられてきたが、信頼性は低い。最近、Lunn らがイオンクロマトグラフィーと四重極質量分析の組み合わせにより植物内 Tre-6P の正確な定量に初めて成功した³⁰⁾。シロイヌナズナの葉組織における Tre-6P 量は、これまでの見積りよりはるかに低く、12~149 ng/g (生重量) であるとされた。これは糖代謝の中間代謝物よりは 3 オーダーほど低く、植物ホルモン並の濃度である。2 つめの理由は、生合成遺伝子の多重性である。遺伝子間の機能重複があるため、変異体を用いた遺伝学的解析が困難になっている。しかし、これまでの研究結果を総合的に考えると Tre-6P がシグナルであることは間違いないであろう。Shluepmann らはシロイヌナズナに大腸菌由来の TPS、TPP、トレハラーゼ、Tre-6P 加水分解酵素をコードする遺伝子をそれぞれ発現させ、Tre-6P 濃度を野生型より上昇または下降させた植物体を作出した³¹⁾。Tre-6P のレベルは、ショ糖利用能力に関して正の相関、葉のサイズ、頂芽優勢に関して負の相関を示した。トレハラーゼを

発現させた植物では Tre-6P レベルに変化はなく、野生型と同様の表現型を示した。つまり、これらの表現型がトレハロースのレベルには依存していないことがわかった³¹⁾。酵母では、Tre-6P はヘキソキナーゼを阻害することで糖シグナルの調節に関与する。しかし、シロイヌナズナのヘキソキナーゼは Tre-6P で阻害されない³²⁾。植物における Tre-6P のターゲットは SnRK1 のようである。SnRK1 は酵母の SNF1、哺乳類の AMPK と同じグループに属する Ser/Thr タンパク質キナーゼであり、糖代謝に関与する。Tre-6P はシロイヌナズナの SnRK1 の活性を低濃度で阻害した³²⁾。また、Tre-6P の上昇により誘導される遺伝子と SnRK1 で抑制される遺伝子に共通性がみられた³²⁾。一方、トレハロース自体のシグナル機能も否定されてはいない。ストレス耐性の獲得に関してはトレハロースが関与している可能性が高い。

文献

- 1) J. H. Crowe, L. M. Crowe and D. Chapman: Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms: The role of trehalose. *Science*, **223**, 701–703 (1984).
- 2) A. S. Rudolph and R. O. Cliff: Dry storage of liposome-encapsulated hemoglobin: a blood substitute. *Cryobiology*, **27**, 585–590 (1990).
- 3) M. A. Singer and S. Lindquist: Thermotolerance in *Saccharomyces cerevisiae*: the Yin and Yang of trehalose. *Trends Biotechnol.*, **16**, 460–468 (1998).
- 4) N. Benaroudj, D. H. Lee and A. L. Goldberg: Trehalose accumulation during cellular stress protects cells and cellular proteins from damage by oxygen radicals. *J. Biol. Chem.*, **276**, 24261–24267 (2001).
- 5) E. Lederer: Cord factor and related trehalose esters. *Chem. Phys. Lipids*, **16**, 91–106 (1976).
- 6) M. Watanabe, T. Kikawada, N. Minagawa, F. Yukuhiro and T. Okuda: Mechanism allowing an insect to survive complete dehydration and extreme temperatures. *J. Exp. Biol.*, **205**, 2799–2802 (2002).
- 7) M. Watanabe, T. Kikawada and T. Okuda: Increase of internal ion concentration triggers trehalose synthesis associated with cryptobiosis in larvae of *Polypedilum vanderplanki*. *J. Exp. Biol.*, **206**, 2281–2286 (2003).
- 8) T. Kikawada, A. Saito, Y. Kanamori, Y. Nakahara, K. Iwata, D. Tanaka, M. Watanabe and T. Okuda: Trehalose transporter 1, a facilitated and high-capacity trehalose transporter, allows exogenous trehalose uptake into cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 11585–11590 (2007).
- 9) K. Maruta, T. Nakada, M. Kubota, H. Chaen, T. Sugimoto, M. Kurimoto and Y. Tsujisaka: Formation of trehalose from maltotigosaccharides by a novel enzymatic system. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, **59**, 1829–1834 (1995).
- 10) A. Wolf, R. Kramer and S. Morbach: Three pathways for trehalose metabolism in *Corynebacterium glutamicum* ATCC 13032 and their significance in response to osmotic stress. *Mol. Microbiol.*, **49**, 1119–1134 (2003).
- 11) F. Makihara, M. Tsuzuki, K. Sato, S. Masuda, K. V. Nagashima, M. Abo and A. Okubo: Role of trehalose synthesis pathways in salt tolerance mechanism of *Rhodobacter sphaeroides* f. sp. *denitrificans* IL 106. *Arch. Microbiol.*, **184**, 56–65 (2005).
- 12) W. Bell, W. Sun, S. Hohmann, S. Wera, A. Reinders, C. De Virgilio, A. Wiemken and J. M. Thevelein: Composition and functional analysis of the *Saccharomyces cerevisiae* trehalose synthase complex. *J. Biol. Chem.*, **273**, 33311–33319 (1998).
- 13) F. Oesch and H. Meier: Trehalose in the cambial sap of *Fagus sylvatica* L. *Phytochemistry*, **6**, 1147–1148 (1967).
- 14) A. E. S. Gussin: Does trehalose occur in angiospermae? *Phytochemistry*, **11**, 1827–1828 (1972).
- 15) J. G. Streeter: Carbohydrates in soybean nodules: II. Distribution of compounds in seedlings during the onset of nitrogen fixation. *Plant Physiol.*, **66**, 471–476 (1980).
- 16) M. Niederer, W. Pankow and A. Wiemken: Trehalose synthesis in mycorrhiza of Norway spruce: an indicator of vitality. *Eur. J. For. Pathol.*, **19**, 14–20 (1989).
- 17) O. J. Goddijn, T. C. Verwoerd, E. Voogd, R. W. Krutwagen, P. T. de Graaf, K. van Dun, J. Poels, A. S. Ponstein, B. Damm and J. Pen: Inhibition of trehalase activity enhances trehalose accumulation in transgenic plants. *Plant Physiol.*, **113**, 181–190 (1997).
- 18) C. Romero, J. M. Bellés, J. L. Vayá, R. Serrano and F. A. Culiáñez-Maciá: Expression of the yeast trehalose-6-phosphate synthase gene in transgenic tobacco plants: pleiotropic phenotypes include drought tolerance. *Planta*, **201**, 293–297 (1997).
- 19) K. Holmström, E. Mäntylä, B. Welin, A. Manda and E. Palva: Drought tolerance in tobacco. *Nature*, **683**–684 (1996).
- 20) A. K. Garg, J.-K. Kim, T. G. Owens, A. P. Ranwala, Y. D. Choi, L. V. Kochian and R. J. Wu: Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 15898–15903 (2002).
- 21) G. Vogel, R. A. Aeschbacher, J. Müller, T. Boller and A. Wiemken: Trehalose-6-phosphate phosphatases from *Arabidopsis thaliana*: identification by functional complementation of the yeast tps 2 mutant. *Plant J.*, **13**, 673–683 (1998).
- 22) M. A. Blázquez, E. Santos, C. L. Flores, J. M. Martínez-Zapater, J. Salinas and C. Gancedo: Isolation and molecular characterization of the *Arabidopsis* TPS 1 gene, encoding trehalose-6-phosphate synthase. *Plant J.*, **13**, 685–689 (1998).
- 23) P. J. Eastmond, A. J. H. van Dijken, M. Spielman, A. Kerr, A. F. Tissier, H. G. Dickinson, J. D. G. Jones, S. C. Smeekeens and I. A. Graham: Trehalose-6-phosphate synthase 1, which catalyses the first step in trehalose synthesis, is essential for *Arabidopsis* embryo maturation. *Plant J.*, **29**, 225–235 (2002).
- 24) L. D. Gómez, A. Gilday, R. Feil, J. E. Lunn and I. A. Graham: AtTPS 1-mediated trehalose 6-phosphate synthesis is essential for embryogenic and vegetative growth and responsiveness to ABA in germinating seeds and stomatal guard cells. *Plant J.*, **64**, 1–13 (2010).
- 25) N. Satoh-Nagasawa, N. Nagasawa, S. Malcomber, H. Sakai and D. Jackson: A trehalose metabolic enzyme controls inflorescence architecture in maize. *Nature*, **441**, 227–230 (2006).
- 26) M. H. R. Pramanik and R. Imai: Functional identification of a trehalose 6-phosphate phosphatase gene that is involved in transient induction of trehalose biosynthesis during chilling stress in rice. *Plant Mol. Biol.*, **58**, 751–762 (2005).
- 27) Y. Zhuang, G. Ren, G. Yue, Z. Li, X. Qu, G. Hou, Y. Zhu and J. Zhang: Effects of water-deficit stress on the transcriptomes of developing immature ear and tassel in maize. *Plant Cell Rep.*, **26**, 2137–2147 (2007).
- 28) S. A. Kosmas, A. Argyrokastritis, M. G. Loukas, E. Eliopoulos, S. Tsakas and P. J. Kaltsikes: Isolation and characterization of drought-related trehalose 6-phosphate-synthase gene from cultivated cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Planta*, **223**, 329–339 (2006).
- 29) S. Shima, H. Matsui, S. Tahara and R. Imai: Biochemical characterization of rice trehalose-6-phosphate phosphatases supports distinctive functions of these plant enzymes. *FEBS J.*, **274**, 1192–1201 (2007).
- 30) J. E. Lunn, R. Feil, J. H. M. Hendriks, Y. Gibon, R. Morcuende, D. Osuna, W.-R. Scheible, P. Carillo, M.-R. Hajirezaei and M. Stitt: Sugar-induced increases in trehalose 6-phosphate are correlated with redox activation of ADP glucose pyrophosphorylase and higher rates of starch synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem. J.*, **397**, 139–148 (2006).
- 31) H. Schluppmann, T. Pellny, A. van Dijken, S. Smeekeens and M. Paul: Trehalose 6-phosphate is indispensable for carbohydrate utilization and growth in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **100**, 6849–6854 (2003).
- 32) Y. Zhang, L. F. Primavesi, D. Jhurreea, P. J. Andralojc, R. A. C. Mitchell, S. J. Powers, H. Schluppmann, T. Delatte, A. Winkler and M. J. Paul: Inhibition of SNF 1-related protein kinase

- l activity and regulation of metabolic pathways by trehalose-6-phosphate. *Plant Physiol.*, **149**, 1860–1871 (2009).
- 33) S. Klutts, I. Pastuszak, V. K. Edavana, P. Thampi, Y. T. Pan, E. C. Abraham, J. D. Carroll and A. D. Elbein: Purification, cloning, expression, and properties of mycobacterial trehalose-phosphate phosphatase. *J. Biol. Chem.*, **278**, 2093–2100 (2003).

質疑応答

[質問] 京都大院 芦田

動物細胞内でトレハロースを合成させるとオートファジーが誘導されるというレポートがある。トレハロースを蓄積するイネの株 (の細胞) でオートファジーが誘導されている可能性はあるか。

[回答]

植物細胞内でトレハロースを蓄積することでオートファジーが誘導されるという報告は今のところありません。

[質問] 日大 春見

ストレス応答には短時間で反応するものと少し遅れて反応するものが知られているが、イネの低温ストレスで発現してくる TPS と TPP は前者の例と考えられますか。またトレハロースよりも Tre-6P の方がストレス応答に重要だとすると、TPS と同時に Tre-6P をトレハロースに脱リン酸する TPP が発現してくる必要性はないような気がします。TPP はどのような役割をもっているのでしょうか。

[回答]

TPS, TPP は短時間で応答するものと考えられます。Tre-6P レベルは合成と分解によってタイトに制御されてい

るようです。ストレスがかかったとき、真っ先に TPP が誘導され Tre-6P レベルを下げる必要があるのかも知れません。ブレーキのような働きが考えられます。その後すぐに TPS が誘導され、元のレベルに戻されるのではないかと考えられます。

[質問] 秋田県立大 鈴木

トレハロース, トレハロース 6-リン酸は特殊な生理機能を示し、一方、同じ二糖 (非還元糖) のスクロースは物流・貯蔵に関わっている。生物界でなぜこのような機能分化 (役割分担) が生じたのか。

[回答]

トレハロースを物流・貯蔵に利用する形が最初であり、進化の過程で光合成を取り込む際にショ糖がその機能を取って代わった (追いやった) ということでしょうか。脊椎動物ではトレハロースは完全に姿を消しています。

[質問] 林原生化研 西本

トレハロース合成系は植物に広く存在していると考えてよろしいでしょうか。微生物において、トレハロースの分解に関与している 'Trehalose Synthase' の遺伝子は、植物に見いだされているのでしょうか。

[回答]

よろしいと思います。すべての植物とはいいい切れませんが、トレハロース生合成系をもたない植物は今のところ報告例がないと思います。Trehalose Synthase に相当する遺伝子は見いだされていません。