

イネ科植物の環境適応に貢献する根の解剖学的形質に関する研究

山内 卓樹 (JST さきがけ, 東京大学大学院農学生命科学研究科)

atkyama@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

植物は固着性生物であり、個体としての生命の維持や世代を超えた子孫の繁栄にとって危機的な環境から基本的には逃れることができない。そのため、植物は自然選択の過程において、個体を形づくる発生のしくみを外部環境に適応させることで形態的な多様性を拡大してきた。

はじめに

生物は酸素に依存した呼吸によって生命活動に必要なエネルギーを産み出している。植物は動物の循環系のように酸素を能動的に輸送する機構をもたないため、体内における酸素の輸送は酸素濃度の勾配による拡散に依存する¹⁾。長期間の降雨によって土壌が冠水した場合、植物は代謝経路を発酵系に変換する。しかし、発酵によるエネルギーの産生には限界があり、植物が長期的な冠水に適応するためには、土壌中の根の先端(根端部)まで酸素を運ぶことが必要である¹⁾。

根は、土壌に直接接触して成長する数少ない器官であり、中心柱の内部に発達した導管を通して土壌中から地上部への養水分の運搬を担う。一方、水田のように冠水した土壌では、根を通して地上部から土壌中に酸素が運ばれる。水田の周囲に育つ植物の根を観察すると、様々な組織が整然と配列されており、皮層細胞の崩壊により破生通気組織とよばれる空隙が大きく発達していることがわかる(図1)。多くの植物は、通気組織を通して根端部や土壌中への酸素の拡散速度を高めている。

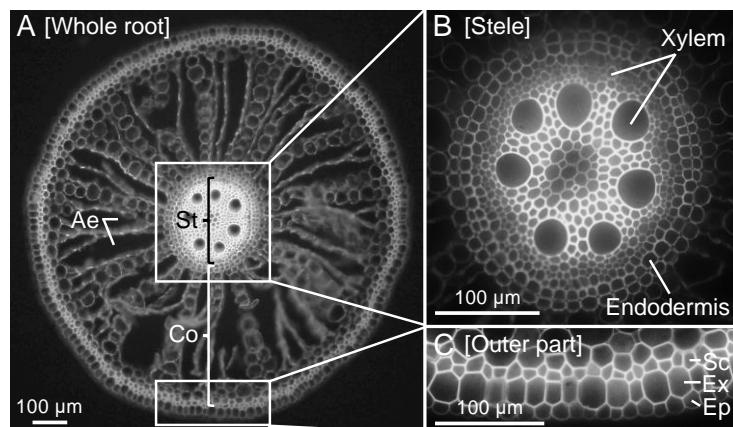


図1 イネ科植物の根の横断切片。(A) 根全体の写真。Co; 皮層(cortex)、St; 中心柱(stele)、Ae; 通気組織(aerenchyma)。(B) 中心柱付近の拡大写真。内皮(endodermis)の内側に導管(xylem)が発達する。(C) 外層(outer part)の拡大写真。Sc; 厚壁組織(sclerenchyma)、Ex; 外皮(exodermis)、Ep; 表皮(epidermis)。

イネ科植物の根の通気組織は、さらに恒常的通気組織と誘導的通気組織に分類される^{2,3)}。外部環境に依存せず形成される恒常的通気組織は、冠水環境に適応したイネやヨシなどの湿生植物にみられる。これは、常に酸素の欠乏に直面する湿生植物が通気組織形成を根の発生の過程に組み込んだ結果であると考えられる。一方、酸素の欠乏に応答して形成される誘導的通気組織は、湿生植物だけではなくトウモロコシやコムギなどの陸生植物(畑作物)にも共通する。

誘導的通気組織形成を制御する分子機構の解明

植物の成長や外部環境への応答は、植物ホルモンのはたらきにより緻密に制御されている。エチレンは農業技術にもなじみの深い気体状の植物ホルモンである。たとえば、バナナやキウイフルーツなどの果実の追熟を促すために輸送の過程でエチレンが使用されることがある。

誘導的通气組織形成にエチレンが関与することは知られていたが、その形成に関与する遺伝子は同定されていなかった。そこで、網羅的な遺伝子発現解析に取り組み、トウモロコシの根ではエチレンに依存して活性酸素種 (reactive oxygen species; ROS) の産生を担う NADPH オキシダーゼ (植物では respiratory burst oxidase homolog; RBOH とよばれる ; 図2) のはたらきが促され、ROS に応答して細胞死が誘導される可能性を示した⁴⁾。その後、コムギの誘導的通气組織の形成過程においても RBOH を介した ROS の生成が重要な役割をもつことを示唆する結果を得た⁵⁾。

イネの誘導的通气組織の形成過程では、酸素の欠乏に応答してエチレンの生合成に関与する遺伝子の発現量が増加し、根全体にエチレンが蓄積する⁶⁾。一方、過去の報告から通气組織の形成過程では、細胞内のカルシウムイオン濃度やタンパク質のリン酸化活性が上昇することが知られていた。これらを総合して、カルシウム依存性タンパク質リン酸化酵素 (calcium-dependent protein kinase; CDPK) が誘導的通气組織形成に関与するという仮説を立て、イネを材料として検証をおこなった⁷⁾。その結果、誘導的通气組織の形成過程では、CDPK が皮層特異的に発現誘導された RBOH を活性化して ROS の生成を促すことを明らかにした (図2)。多くのイネ科植物は、イネの誘導的通气組織形成に関与する RBOH と相同性の高いホモログをもつため、エチレンと ROS を介した通气組織形成の制御はイネ科植物に共通の機構であると考えられる⁷⁾。

恒常的通气組織形成を制御する分子機構の解明

恒常的通气組織は、重要な耐湿性形質の一つである^{2,3)}。これまでの研究から、恒常的通气組織形成はエチレンや ROS とは異なるシグナル伝達経路で制御されることが示唆されていた⁸⁾。植物ホルモンのオーキシンは、植物の形づくり (分化) に幅広く関わり、植物が光や重力を感知して成長方向を変化させる光屈性や重力屈性を担うことで知られる。オーキシシンシグナル伝達は、転写因子 auxin response factor (ARF) とオーキシン依存的に ARF による転写調節を阻害する auxin/indole-3-acetic acid (AUX/IAA; IAA) によって制御される (図2)。

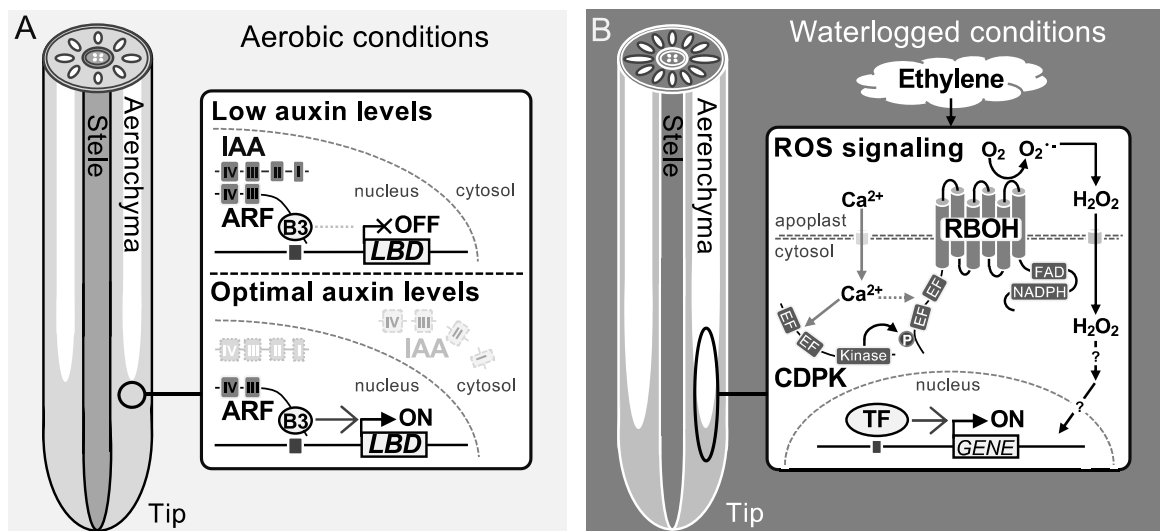


図2 イネの根における通气組織形成を制御する分子機構のモデル。(A) 恒常的通气組織の形成はARFとIAAによるオーキシシンシグナル伝達で制御される。核 (nucleus) でのARFによるLBD遺伝子の転写調節はIAAによって阻害されるが、適切なオーキシン濃度ではIAAが細胞質 (cytosol) において分解されるため、LBDの発現がONになる。(B) 誘導的通气組織の形成は、エチレンによって発現誘導されるRBOHがCDPKによって活性化され、細胞間隙 (apoplast) でROSの一種であるsuperoxide anion radical ($O_2^{\cdot-}$) が生成されることで開始する。 $O_2^{\cdot-}$ は、生体内で直ちに過酸化水素 (H_2O_2) に不均化され細胞質に運ばれることが示唆されているが、その後のシグナル伝達の詳細は未解明である。

過去の研究から、酸素の豊富な畑条件で栽培したイネの根では、通気組織と側根原基の形成が始まる部位に強い相関があることが報告されていた。そこで、AUX/IAA 内のアミノ酸置換によって ARF の機能が恒常的に阻害されたイネの側根形成の変異体 *iaa13* の通気組織形成能を評価した⁹⁾。その結果、*iaa13* 変異体では野生型と比べて側根とともに恒常的通気組織の形成が顕著に阻害されることが明らかになった。また、これらのことはオーキシンの極性輸送阻害剤を処理することで再現された。さらに、ARF に転写調節を受ける下流の転写因子 lateral organ boundaries domain (LBD) の発現量を *iaa13* 変異体において回復させた結果、側根形成と恒常的通気組織形成が野生型と同程度に回復した。以上のことから、恒常的通気組織形成は ARF、IAA および LBD を介したオーキシンスIGNAL伝達によって制御されることを明らかにした (図2)。

根の組織構造と環境適応の相関の発見

植物の根を構成する組織は内側から順に中心柱、皮層および表皮に分けることができる (図1参照)。中心柱に含まれる導管は、地上部への養水分の輸送を担う。一方、皮層に形成される通気組織は根端部への酸素供給を担う。イネ科野生植物種のフィールド調査から、皮層/中心柱の面積比 (cortex/stele ratio; CSR) および通気組織/皮層の面積比 (aerenchyma/cortex ratio; ACR) と土壌水分含量には高い相関があることを明らかにした。

そこで、これらの定量的指標 (CSR と ACR) を作物の耐性育種に応用するための足掛かりとして、イネ科作物の CSR と ACR の種間差を調査した¹⁰⁾。イネ、コムギおよびトウモロコシを好気的条件 (aerobic conditions) と低酸素条件 (low-oxygen conditions) で水耕栽培した結果、コムギとトウモロコシの生育は低酸素条件で抑制されたのに対して、イネではむしろ促進された。イネの CSR と ACR はコムギやトウモロコシと比べて好気的条件でも顕著に大きく、低酸素条件ではさらに大きくなった (図3)。つまり、イネは皮層に広範囲に通気組織を形成する (ACR が大きい)

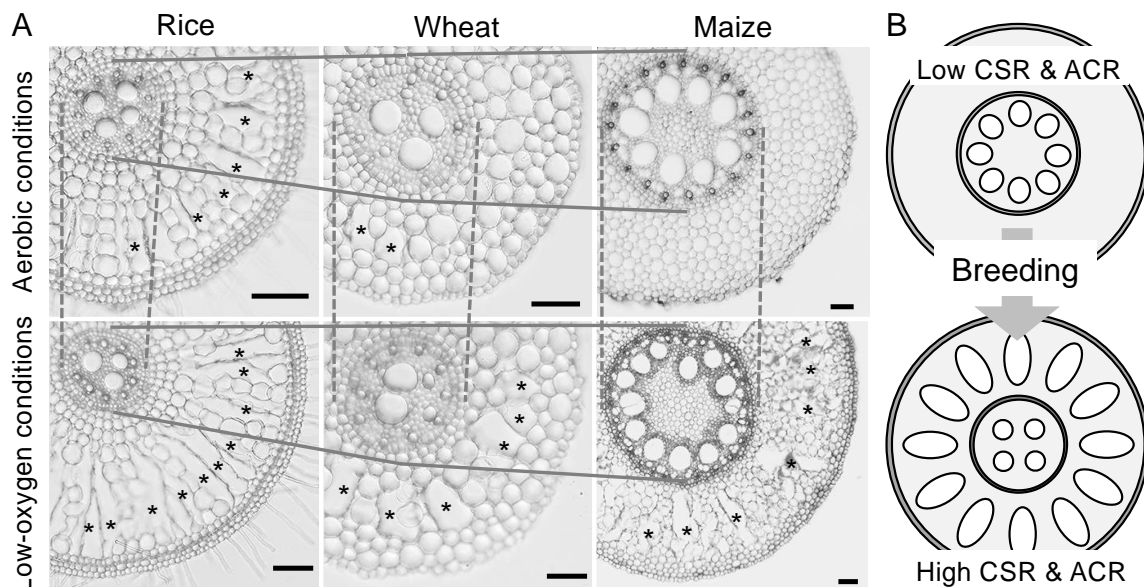


図3 イネ科作物の根の組織サイズ比の種間差とその耐性育種への応用。(A) 根の横断切片の写真。左から順にイネ (rice)、コムギ (wheat)、トウモロコシ (maize)。上段は好気的条件 (aerobic conditions)、下段は低酸素条件 (low-oxygen conditions)。スケールバー; 100 μ m。横方向の実線は皮層/中心柱の面積比 (CSR) の種間差、縦方向の点線はCSRの環境依存的な変化をあらわす。星印は、通気組織を示す。(B) 根の組織サイズ比の育種への応用のイメージ図。耐湿性を高めるためには、CSRとACRを大きくする方向に育種することが求められる。

だけではなく、通気組織を形成する場である皮層を大きくする（CSR が大きい）ことで水田のような冠水土壤に適応してきたといえる。一方、低酸素条件での CSR と ACR の値の増加は、イネほど顕著ではないが、コムギやトウモロコシの根でもみられた（図 3）。このことから、畑作物も土壤の冠水に応答して皮層と通気組織を可能な限り広範囲に発達させることで、生命の維持や子孫の繁栄にとって危機的な環境を耐え抜くしくみをもつことが明らかになった¹⁰⁾。

おわりに

これまでの研究成果をもとに、現在はイネ科畑作物の一つであるソルガムの根の解剖学的形質の系統間差と環境ストレス耐性の相関を評価するとともに、系統間差を基にした遺伝学的解析を進めています。今後、根の解剖学的形質の適応的意義とそれらの形質を制御するしくみを一つずつ理解していくことで、深刻化する気候変動に対して頑健な作物の育成、ひいては持続可能な農作物生産に微力ながら貢献していきたいと考えております。

謝辞

本賞の受賞にあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科よりご推薦を頂きました。関係者の皆様方に心よりお礼申し上げます。本研究の遂行にあたり、ご指導頂きました名古屋大学・植物遺伝育種学研究室の中園幹生教授、東京大学・植物分子遺伝学研究室の堤伸浩教授に深くお礼申し上げます。また、研究の遂行にご協力頂いた共同研究者の皆様方ならびに学生諸氏にも改めてお礼申し上げます。最後に、本研究の一部にご支援頂いた国立研究開発法人科学技術振興機構ならびに日本学術振興会にもこの場を借りてお礼申し上げます。

引用文献

- 1) 山内卓樹:農業技術大系・作物編、農文協、東京、246:147-2-147-17 (2016).
- 2) Yamauchi T., Shimamura S., Nakazono M. and Mochizuki T.: *Field Crop Res* 152:8-13 (2013).
- 3) Yamauchi T., Colmer T.D., Pedersen O. and Nakazono M.: *Plant Physiol* 176:1118-1130 (2018).
- 4) Rajhi I., Yamauchi T., Takahashi H., Nishiuchi S., Shiono K., Watanabe R., Mliki A., Nagamura Y., Tsutsumi N., Nishizawa N.K. and Nakazono M.: *New Phytol* 190:351-368 (2011).
- 5) Yamauchi T., Watanabe K., Fukazawa A., Mori H., Abe F., Kawaguchi K., Oyanagi A. and Nakazono M.: *J Exp Bot* 65:261-273 (2014).
- 6) Yamauchi T., Shiono K., Nagano M., Fukazawa A., Ando M., Takamure I., Mori H., Nishizawa N.K., Kawai-Yamada M., Tsutsumi N., Kato K. and Nakazono M.: *Plant Physiol* 169:180-193 (2015).
- 7) Yamauchi T., Yoshioka M., Fukazawa A., Mori H., Nishizawa N.K., Tsutsumi N., Yoshioka H. and Nakazono M.: *Plant Cell* 29:775-790 (2017).
- 8) Yamauchi, T., Tanaka A., Mori H., Takamure I., Kato K. and Nakazono M.: *Plant Cell Environ* 39:2145-2157 (2016).
- 9) Yamauchi T., Tanaka A., Inahashi H., Nishizawa N.K., Tsutsumi N., Inukai Y. and Nakazono M.: *Proc Natl Acad Sci USA* 116:20770-20775 (2019).
- 10) Yamauchi T., Abe F., Tsutsumi N. and Nakazono M.: *Front Plant Sci*10:259 (2019).