

イネの小穂と分けつの形態形成に関する分子遺伝学的研究

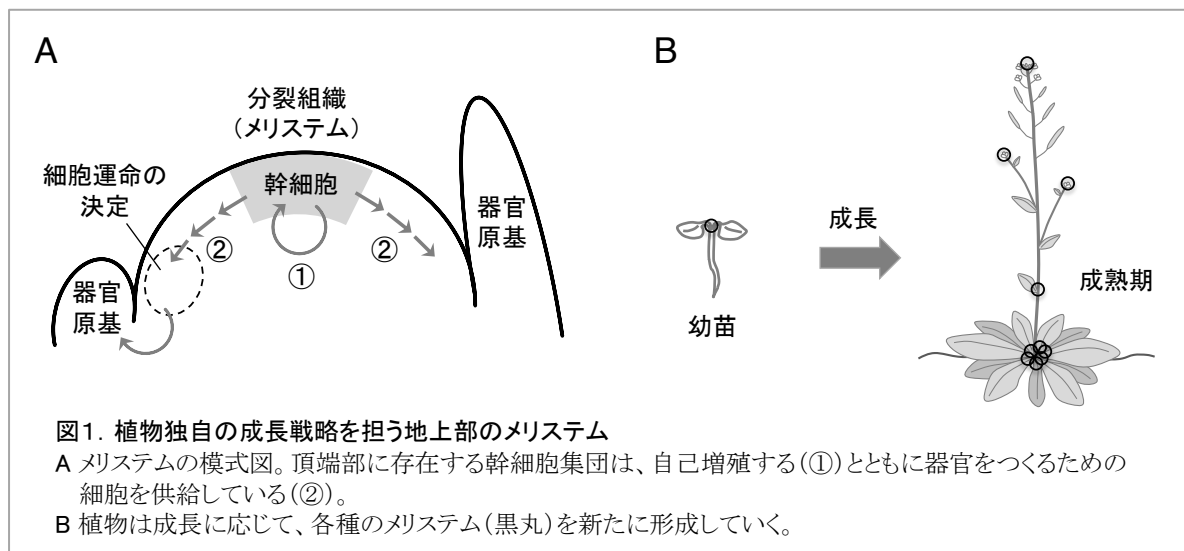
田中 若奈 (広島大学大学院統合生命科学研究科)

wakanat@hiroshima-u.ac.jp

植物の形態的特徴を制御する機構を理解することは、農作物の品種改良と生産性向上に向けて極めて重要である。形態的特徴に関わる有用遺伝子を活用した近代育種では、1940 - 1960 年代に推進された緑の革命が一定の成果をもたらした。これまでに私は、形態形成に関わる重要な遺伝子を同定しその機能を解明することにより、その成果を将来の品種改良に生かすことを期待して、形態形成機構に関する研究を実施してきた。具体的には、分子遺伝学的研究に適したイネ (*Oryza sativa*) を研究材料とし、イネの小穂 (花) の分化と分けつの形成を制御する重要な遺伝子を発見し、それらの制御機構を解明した。

はじめに

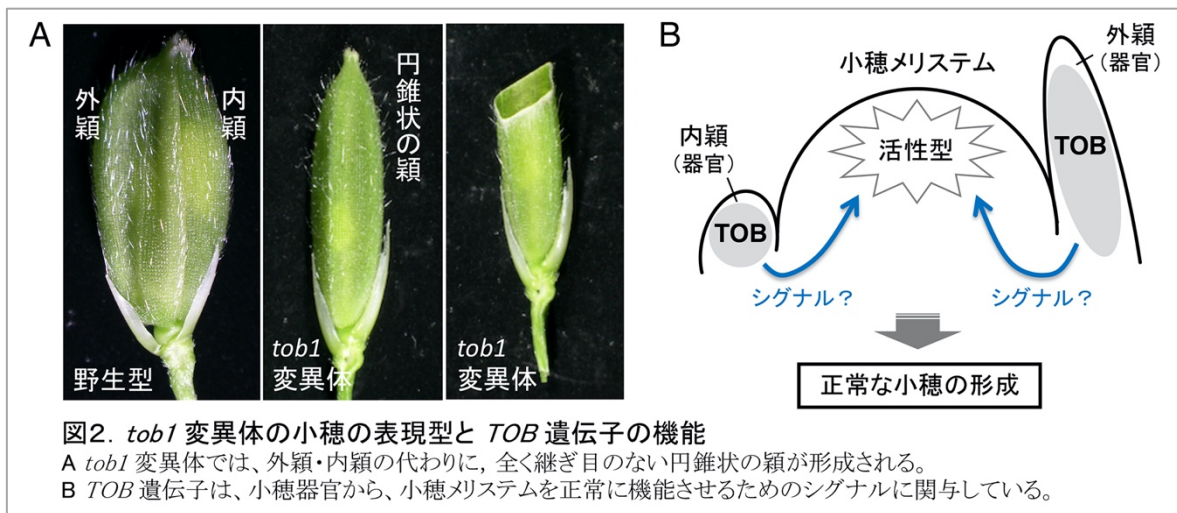
植物の形態形成は分裂組織 (メリステム) の働きに大きく依存している。その中には、側生器官として葉を形成するシュート頂 (茎頂) メリステムや、花器官を形成する花メリステムなどがある。それらメリステムには幹細胞が存在し、幹細胞は自己増殖するとともに、側生器官をつくるための細胞を供給している (図 1 A)。胚発生直後の植物は、地上部のメリステムとして茎頂メリステムのみを保持しているが、個体の成長にともなって、側枝をつくる腋芽 (えきが) メリステムや花をつくる花メリステムなどの 2 次的なメリステムを新たに形成する (図 1 B)。それらメリステムの働きによって、植物は大きく複雑な形態へと成長し、子孫を残すことが可能となる。私は、植物発生の根幹であるメリステムの役割に着目し、イネの小穂の分化と分けつの形成を制御する機構を、分子レベルで理解することを目指して研究を行ってきた。



穂の形づくりに重要な遺伝子の発見

側生器官の分化・形成には、メリステムから分化中の器官へのシグナルの存在とその重要性が、古くから指摘されていた。私は、側生器官からメリステムへの逆方向のシグナルが、植物の形態形成にとって非常に重要であることを発見した。この発見は、イネの *tongari-boushil* (*tob1*) という突然変異体を手がかりとした研究が発展してきたものである。

tob1 変異体では小穂（花）の器官の形態に多面的な異常が現れることが判明した^{1,2)}。例えば、外穎や内穎（籾殻になる器官）は、1つの融合した円錐状の形態になる（図2A）。この円錐状の形態があたかも「とんがり帽子」のような形状をしていることが、この変異体の名前の由来である。詳細な形態観察や分子レベルの解析から、*tob1* 変異体では、成長途中で小穂メリステムが縮小・消失したり、その形態が異常となっていることが示唆された¹⁾。したがって、*TOB1* 遺伝子は小穂メリステムの構造と機能を正常に維持するために働いていると考えられる。この変異体の原因遺伝子を単離した結果、*TOB1* 遺伝子は植物に特異的な転写因子をコードしていることが判明した。さらに、*TOB1* 遺伝子は、外穎や内穎を含む器官原基で発現するが、小穂メリステムでは全く発現しないことを明らかにした。以上の結果から、小穂器官から、小穂メリステムを正常に機能させるためのシグナルが発信されていること、*TOB1* 遺伝子はそのシグナルに関与していることが明らかになった（図2B）。



その後この研究を発展させ、*TOB1* 遺伝子を含む3つの近縁な *TOB* 遺伝子に着目して研究を行った。これら3遺伝子の機能を同時に抑制したノックダウン個体では、小穂の形態だけでなく、葉や分けつ、穂のブランチなど様々な器官の形態に異常が認められた³⁾。詳細な解析によって、そのノックダウン個体では、小穂メリステムに加えて、地上部全てのメリステムの構造と機能に異常が生じていることが示唆された。3つの *TOB* 遺伝子は、いずれのメリステムでも発現せず、それらの近傍の器官原基で発現していた。したがって、これら冗長的に機能する3つの *TOB* 遺伝子は、イネの全ての成長段階において持続的な形づくりを行うために、近傍の器官原基からメリステムへと斬新な働きかけをする遺伝子であることが明らかとなった（図2B）。3つの *TOB* 遺伝子の発現を抑制すると、極端な場合には、小穂が全くできなくなる。すなわち、*TOB* 遺伝子は、小穂メリステムの形成、最終的には種子（コメ）形成に非常に重要な働きをしていることが明らかになった。

分げつを作りだす腋芽メリステムの形成機構の解明

植物の枝分かれ（ブランチ）形成は、植物の形態を決める重要な要因である。イネ科植物のブランチを「分げつ」と言う。分げつは、イネの成長に応じて形成され、成熟期には 10 本以上の分げつが形成される。通常イネでは、ほぼ分げつ数に相当する穂が形成されるため、分げつ形成はコメの収量を左右する重要な一因である。分げつは、イネの成長段階において継続的に新生される腋芽メリステムに由来している。分げつ形成を制御する機構には不明な点が多く、とくに、イネなどの単子葉植物では、分げつのもととなる腋芽メリステムが形成されるしくみが最近までほとんど知られていなかった。私は、イネの腋芽形成開始時期の幹細胞維持が腋芽メリステムの形成に必須であることを見出すとともに、その幹細胞維持を司る遺伝子制御ネットワークを明らかにした。本研究は、分げつが形成されない *tillers absent1 (tab1)* 変異体の解析が発端となって進展してきた（図 3 A）。

野生型において腋芽メリステムが形成される過程では、形成開始時期に幹細胞集団が出現し、腋芽メリステム完成期までそれら細胞が維持される^{4,5)}。一方 *tab1* 変異体では、形成開始時期から幹細胞が維持されないため、腋芽メリステムが形成されないことが判明した（図 3 B, C）⁵⁾。*TAB1* 遺伝子自体は腋芽形成の開始時期から中期頃まで発現していた⁴⁾。以上より、*TAB1* 遺伝子は、腋芽形成開始時期の幹細胞の維持に必須であり、その幹細胞維持を通じて腋芽メリステムの形成を進行させる鍵遺伝子であることを明らかにした。さらに研究を進展させ、*FLORAL ORGAN NUMBER2 (FON2)* 遺伝子が、*TAB1* 遺伝子の発現を抑制することにより、幹細胞維持の抑制因子として機能していることも見出した（図 4）⁵⁾。すなわち、イネでは、腋芽メリステムの形成過程において出現した幹細胞は、促進因子 *TAB1* と抑制因子 *FON2* の機能の適度なバランスによって維持されていることを明らかにした。その他にも、*TAB1* 遺伝子と相互作用する遺伝子の同定や^{4,6,7)}、幹細胞維持に関する新しい知見をもたらすことによって⁸⁾、イネの腋芽メリステムの形成機構に関する理解を前進させた。本研究で同定した遺伝子については、今後分げつ数増加をもたらすイネ品種の作出に向けて有用な遺伝資源になる可能性が期待される。

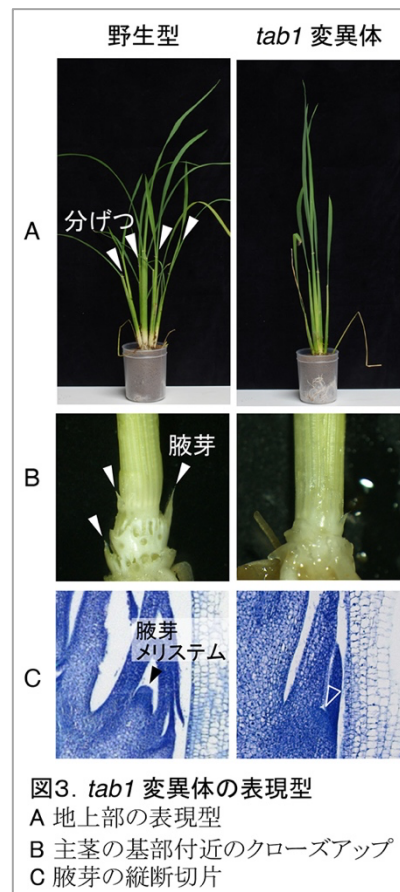


図3. *tab1* 変異体の表現型
A 地上部の表現型
B 主茎の基部付近のクローズアップ
C 腋芽の縦断切片

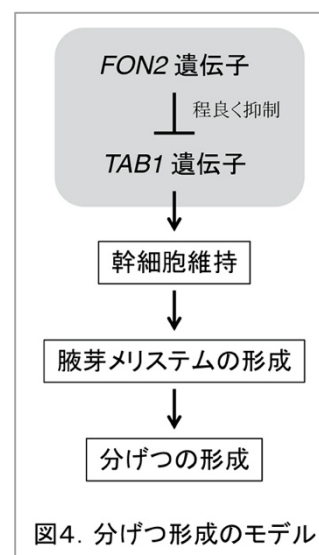


図4. 分げつ形成のモデル

おわりに

私はこれまで、小穂や分けつの形づくりに重要な遺伝子を同定してきたが、それら形態形成機構に関しては未解明な点が多く存在している。今後も、突然変異体などを活用して、遺伝子制御ネットワークをさらに明らかにし、形態形成に関する理解を深めていこうと考えている。加えて、新しいテーマにもチャレンジしていきたい。植物には、内在的な形づくりの制御機構だけではなく、外部の環境に応答して形態形成を行うしくみもある。例えば、低温ストレスによって、分けつ形成が阻害されることが知られている。これまでの発生学研究で培ってきた実験技術や考え方を活用し、イネが外部環境に対して、どのように応答して形づくりを行っているのかということ进行を明らかにし、将来的には、明らかにした機構を活用して、外部環境に影響されないイネ品種の開発にチャレンジしたいと考えている。

謝辞

本賞の受賞にあたり、広島大学生物生産学部よりご推薦頂きました。三本木至宏学部長、富永み教授をはじめ関係者の皆さまに厚く御礼申し上げます。

本研究は、学生時代から現在に至るまで、東京大学大学院理学系研究科の平野博之名誉教授のご指導、ご協力のもとで行いました。平野先生には、心より感謝申し上げます。ポストドク時代に、イネの研究を行うことをご了承頂きました東京大学大学院新領域創成科学研究科の河野重行名誉教授に深く感謝申し上げます。また、本研究を実施する上でお世話になりました共同研究者の皆さまや研究室関係者の皆さまにも、この場を借りて御礼申し上げます。

最後に、いつも温かく見守ってくれている家族に感謝します。

引用文献

- 1) Tanaka W. et al. (2012) The *YABBY* gene *TONGARI-BOUSHII* is involved in lateral organ development and maintenance of meristem organization in the rice spikelet. *Plant Cell*, 24, 80-95.
- 2) Tanaka W. et al. (2012) Formation of two florets within a single spikelet in the rice *tongari-boushi* mutant. *Plant Signaling & Behavior*, 7, 793-795.
- 3) Tanaka W. et al. (2017) Three *TOBI*-related *YABBY* genes are required to maintain proper function of the spikelet and branch meristems in rice. *New Phytologist*, 215, 825-839.
- 4) Tanaka W. et al. (2015) Axillary meristem formation in rice requires the *WUSCHEL* ortholog *TILLERS ABSENT1*. *Plant Cell*, 27, 1173-1184.
- 5) Tanaka W. and Hirano H.-Y. (2020) Antagonistic action of *TILLERS ABSENT1* and *FLORAL ORGAN NUMBER2* regulates stem cell maintenance during axillary meristem development in rice. *New Phytologist*, 225, 974-984.
- 6) Ohmori Y., Tanaka W. et al. (2013) *WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN4* is involved in meristem maintenance and is negatively regulated by the CLE gene *FCP1* in rice. *Plant Cell*, 25, 229-241.
- 7) Tanaka W. et al. (2019) Class I KNOX gene *OSHI* is indispensable for axillary meristem development in rice. *Cytologia*, 84, 343-346.
- 8) Tanaka W. and Hirano H.-Y. The roles of two *FLORAL ORGAN NUMBER* genes, *FON1* and *FON2*, differ in axillary meristem development. *Cytologia*, in press.