

ストレス環境条件下での細胞分裂活性の維持に必要なイネの因子を解明

－植物の環境ストレス耐性機構の新たな理解－

【ポイント】

- ・ストレス環境条件下でのイネの成長および生存を支える因子を特定
- ・植物のストレス耐性メカニズムの新たな理解
- ・環境適応戦略の変化と被子植物の進化との関係を紐解くヒント

【概要】 イネやコムギなどの単子葉穀物は世界人口を支える主要な食糧となります。近年の地球環境の変化やバイオ燃料の需要増は世界の食糧供給に影響を及ぼし始めていますが、食糧増産のためには、環境変化に伴うストレス(環境ストレス)に対する耐性に関わる植物遺伝子の特定や、耐性に寄与するメカニズムの解明が求められています。名古屋大学生物機能開発利用研究センターの武田真准教授らは、農業生物資源研究所および理化学研究所の研究グループと共同で、ストレス環境下での細胞分裂活性を維持するための鍵となるイネの因子 *RSS1* を特定しました。本研究成果は、英国科学雑誌「*Nature Communications*」(英国時間 4 月 12 日付)に発表されました。

【主たる共同研究者】

日本学術振興会特別研究員 小川大輔博士 (筆頭著者)
名古屋大学生物機能開発利用研究センター 服部束穂教授
名古屋大学大学院生命農学研究科 佐藤豊准教授
理化学研究所 榊原均博士
農業生物資源研究所 廣近洋彦博士、宮尾安藝雄博士

【背景】

植物は動物のような移動能を持たないため、生育環境に適応するための様々なシステムを獲得しています。温度や湿度が大きく変化した時や土壌の塩濃度が高くなった場合など、ストレス環境下におかれた際に、高等植物がその生育を維持するためには、メリステムと呼ばれる組織での細胞の分裂活性を維持することが重要となります。これは、植物の胚発生後の成長が頂端あるいは側性の分裂組織の活性に大きく依存するからです。多くの植物は、展開した成熟葉が枯れてしまっても、メリステムでの細胞分裂と、それに引き続いて起きる細胞分化とによって、地上部の殆どの組織を再生させることができます。また、イネやコムギのような単子葉穀物では、地上部の基部組織より生え始める不定根が根系の多くを占めるため、大部分の植物組織が地上部に形成されるメリステムからつくられています。

メリステムは、分裂活性の低い未分化な幹細胞と、新たな細胞を供給する分裂活性の高い細胞により形成されます。細胞の分裂活性は、近傍にある細胞の分化と協調して制御される

ことが知られています。しかしながら、細胞の分裂活性が、ストレス環境条件下でどのように維持されるかについては、これまで殆ど理解されていませんでした。

【研究の内容】

植物が継続的に成長発達するためには、メリステムでの細胞の分裂活性を維持していく必要があります。メリステムの細胞は分裂することで増加し、分化の段階が進むことで減少しますが、分裂により供給される細胞の数が、分化していく細胞の数を下回ると、メリステム細胞の減少や喪失が起こり、成長できなくなります。したがって、植物がメリステムを維持するためには、細胞の分裂が分化と協調して起きることが重要となります。今回の論文では、ストレス環境下での細胞の分裂活性の維持に必要とされるイネのタンパク質因子 *RSS1* の役割について報告しています。

RSS1 をコードする遺伝子 (*RSS1*) が機能できない劣性変異体 *rice salt sensitive 1* (*rss1*) は、通常の生育条件下では野生型と同様に生育するものの、高濃度の塩の存在下では顕著な生育阻害を呈します(図1)。塩ストレス存在下で生育させた *rss1* 変異体の根端組織を観察すると、細胞分裂の盛んな分裂領域や細胞伸長の起きる伸長領域において、野生型よりも細胞数が少ないことがわかりました。このような現象は、細胞分裂阻害剤の存在下で野生型イネを生育させたときにも起こります。*RSS1* 遺伝子の転写活性は分裂細胞で特に高く、*RSS1* タンパク質は細胞周期の時期に依存して分解されます(図2)。この分解には、サイクリンAなどの細胞周期調節因子と同様に、D-ボックスと呼ばれるアミノ酸配列や APC 複合体-26S プロテアソーム経路が関わるということがわかりました。これらのことは、*RSS1* の機能が細胞分裂と深く関わることを示唆しています。

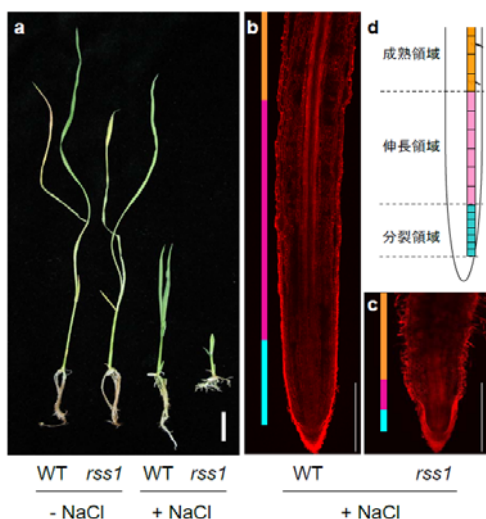


図1 *rss1* 変異体は、高い塩ストレス感受性を示す。(a) 150 mM NaCl を含む、または含まない培地で生育させた野生型(WT)と *rss1* 変異体。(b,c) 150 mM NaCl を含む培地で生育させた WT と *rss1* 変異体の種子根の先端部。蛍光色素で染色し、共焦点レーザー顕微鏡を用いて観察した。(d) 根端の領域の模式図。それぞれ、細胞が盛んに分裂する領域、細胞が伸長する領域、細胞伸長が止まり細胞の成熟する領域を示す。スケールバーは 2 cm (a)と 500 μ m (b,c) を示す。

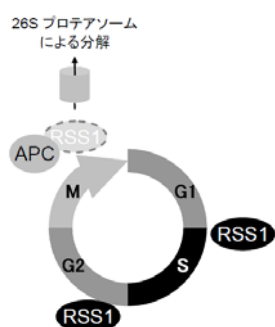


図2 *RSS1* の細胞周期に依存した分解。M 期から G1 期にかけて、*RSS1* は APC 複合体を介した分解経路に入る。S 期: DNA 合成期。M 期: 細胞分裂期。

塩ストレス存在下で生育させた *rss1* 変異体の地上部の分裂組織を調べると、細胞分裂時に発現する遺伝子の発現量が野生型よりも低下することや、DNA が複製される細胞の頻度が低下することがわかりました。また、細胞周期のS期や、G2-M期に発現する遺伝子の発現する組織が縮小し、発現する細胞の数も減少していました(図 3)。これら2つのマーカー遺伝子の発現がいずれも低下していたことから、変異体ではG1期からS期の移行が停止する細胞が増えているものと考えられました。また変異体では、頂芽メリステムの維持や細胞分裂に関わる植物ホルモン(サイトカイニン)の1つ、トランスゼアチンの量が減少していました。サイトカイニンを *rss1* 変異体に与えると、塩ストレスによる枯死を防ぐ効果がみられました(図 4)。これらのことから、RSS1によるストレス環境下での分裂細胞の保持や植物個体の生存には、細胞周期の制御とサイトカイニンの作用とが大きな役割を果たすことが示唆されます。さらに、RSS1はタンパク質脱リン酸化酵素PP1の触媒サブユニットと結合することがわかり、このことから、RSS1は何らかの調節タンパク質のリン酸化状態の制御に関わるものと推定されています。

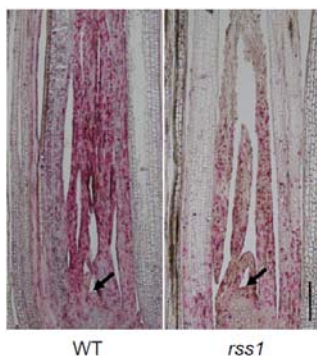


図 3 150 mM NaCl を含む培地で生育させた野生型(WT)と *rss1* 変異体の地上部の基部組織における細胞周期マーカー遺伝子の発現。赤色はS期で特異的に発現する *Histone H4* 遺伝子、紫色はG2-M期で特異的に発現する *Cyclin B2* 遺伝子の発現をそれぞれ示す。矢印は頂芽メリステムの位置を示す。スケールバーは 200 μ m を示す。

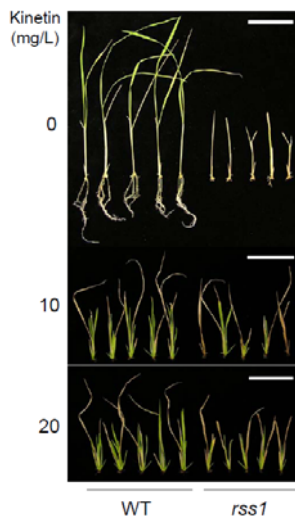


図 4 1 週間齢の野生型(WT)と *rss1* 変異体の幼苗の地上部を切り分け、150 mM NaCl と 0、10、20 mg/L の活性型サイトカイニン(カイネチン; Kinetin) を含む培地にてそれぞれ生育させた。*rss1* 変異体の切り戻し個体は塩ストレス存在下では生存を続けられないが、カイネチンを添加することで生存率が向上する。スケールバーは 5 cm を示す。

さらに RSS1 は、塩ストレスだけでなく低温や高温ストレス環境下での生育、あるいは生存にも重要であることがわかりました。今後、RSS1 が関わるストレス耐性機構の解明が進むことで、環境ストレスに強い植物の創出に貢献できるものと期待されます。RSS1 のホモログ遺伝子は、イネの属する単子葉植物以外に原始的被子植物や裸子植物にも存在していますが、これまでに真正双子葉植物からは見つかっていません(図 5)。このことは、真正双子葉植物の進化の過程において異なる環境適応メカニズムが適用されたことを反映するものと考えられます。このように、RSS1 は被子植物の進化を紐解く上でも興味深い因子と云えます。

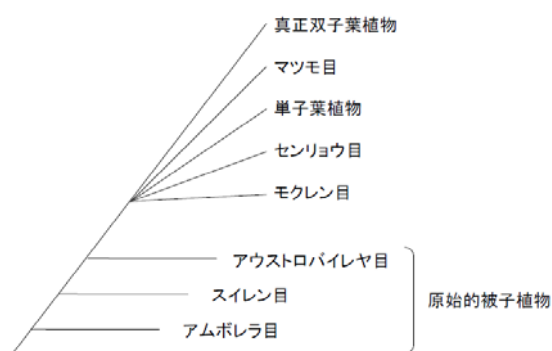


図 5 被子植物の進化。これらの進化系統のうち、真正双子葉植物からは RSS1 の遺伝子ホモログがみつかっていない。

【成果の意義】

- ・ストレス環境下での植物細胞の分裂活性を維持する仕組みの理解につながります。
- ・植物の塩ストレス耐性や高温・低温ストレス耐性を向上させるための新たな知的基盤を与えます。さらなる研究の進展によって、塩害などの環境ストレスに強い作物の開発への応用が期待できます。例えば、塩害のために生育不良が起きやすい土地でも健全に育つ農作物をつくることで、収量の確保に貢献できる可能性が考えられます。

【用語説明】

(1) 環境ストレス: 生育に必要な環境要因が適切な範囲を超えたときに、生体の組織や細胞にかかる負荷。植物の場合、代表的なものとして乾燥ストレス、塩ストレス、高温ストレス、低温・凍結ストレスなどがあげられます。

(2) メリステム: 植物の未分化な幹細胞と分裂細胞からなる組織。通常は地上部の頂芽や側芽、および根の先端に存在します。葉や花は、地上部のメリステムで分裂してできた細胞が分化することによってつくられます。根の組織は、根端のメリステムで分裂してできた細胞が分化することにより形成されます。

(3) 不定根: 根とは異なる組織に分化した細胞が、その分化状態を脱して、新たに細胞分裂と細胞分化を経て形成する根。

(4)D-ボックス:サイクリン A などの細胞周期の調節を行なうタンパク質に保存された 9 つのアミノ酸からなる配列。細胞周期の M 期から G1 期にかけてのタンパク質分解に関わる。

(5)APC 複合体: D-ボックス配列をもつタンパク質に、ユビキチンと呼ばれる小さなタンパク質を多数結合させる(重合させる)酵素複合体。ユビキチンの重合は、タンパク質の分解のためのシグナルとしてはたらくことが知られている。

(6)26S プロテアソーム:ユビキチンが重合したタンパク質を分解する複合体。

(7)サイトカイニン:植物ホルモンの1つであり、細胞分裂や頂芽のメリステムの維持に関わる。ストレスによる老化を負に制御する。

【論文発表】

タイトル:RSS1 regulates the cell cycle and maintains meristematic activity under stress conditions in rice.

全著者名:Daisuke Ogawa, Kiyomi Abe, Akio Miyao, Mikiko Kojima, Hitoshi Sakakibara, Megumi Mizutani, Haruka Morita, Yosuke Toda, Tokunori Hobo, Yutaka Sato, Tsukaho Hattori, Hirohiko Hirochika, Shin Takeda

掲載雑誌: *Nature Communications*

【研究助成】

生物系特定産業技術研究機構 基礎研究推進事業

名古屋大学生命農学研究科 21 世紀 COE プログラム

科学研究費補助金 [18075007]

農林水産省 アグリ・ゲノム研究の総合的な推進 [MP2146] [IP5002]

農林水産省 新農業展開プロジェクト[AMR0002]

日本学術振興会特別研究員奨励費

(本資料中の図は *Nature Communications* 誌提供のものを一部改変しています)