

イネの水田での生育を支える通気組織形成の仕組みを解明 ～イネ科畑作物の耐湿性育種に向けた新たな道筋～

名古屋大学大学院生命農学研究科の中園 幹生 教授、東京大学大学院農学生命科学研究科の山内 卓樹 特任研究員（科学技術振興機構 さきがけ専任研究者）、名古屋大学農学国際教育センターの犬飼 義明 教授らの研究チームは、イネ（水稻）が水田で旺盛に生育するために重要な機構である恒常的通気組織^{（注1）}の形成が、植物ホルモンのオーキシシン^{（注2）}により適切に制御される仕組みを解明しました。

昨今の異常気象により、局所的な大量の降雨による農作物の被害が深刻化していますが、本研究の成果によって、コムギやトウモロコシなどの農業上重要なイネ科畑作物の根に恒常的通気組織を形成する能力を賦与し、土壌の冠水に負けない高い耐湿性をもつ作物品種を育成するための新たな道筋が示されました。

この研究成果は、令和元年9月24日付（日本時間4時）米国科学雑誌「Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America」オンライン版に掲載されました。

この研究は、日本学術振興会（JSPS）科学研究費補助金、科学技術振興機構（JST）戦略的創造研究推進事業（さきがけ）の支援を受けて行われました。

【ポイント】

- ・ イネが環境に依存せず根の成長にともない形成する恒常的通気組織の制御にオーキシニンシグナル伝達^(注3)が関与することを解明しました。
- ・ 恒常的通気組織は不定根（冠根）^(注4)に二次的に形成される側根^(注4)と同様に AUX/IAA タンパク質^(注3)および ARF 転写因子^(注3)のはたらきにより形成されますが、両者は組織ごとに異なるタイミングで適切に制御されている可能性を示しました。
- ・ コムギやトウモロコシなどの農業上重要なイネ科畑作物の根に恒常的通気組織を形成する能力を賦与して、耐湿性の高い作物品種を育成するために有用な手がかりを得ました。

【研究背景と内容】

植物の根は、土壌中の酸素を利用した呼吸により成長と生命活動の維持に必要なエネルギーを絶えず産み出しています。多くの植物の根は、冠水により土壌中の酸素が欠乏した環境ではエネルギーを十分に産生できないため、その成長と機能は著しく阻害されます。

イネ科植物は、根の皮層^(注5)に通気組織と呼ばれる空隙を形成する能力を備えており、通気組織は地上部から根端部への酸素の拡散を促進する役割を担っています（図1）。コムギやトウモロコシなどの畑作物の根は、排水性の良い畑のように土壌中に酸素が豊富に存在する好気的環境では通気組織（恒常的通気組織）をほとんど形成しませんが、土壌の冠水に反応して通気組織（誘導的通気組織）を形成します（図1左）。しかし、降雨により土壌が冠水した際、通気組織を誘導する前に酸素の欠乏による傷害を受けるため、湿害による畑作物の収穫量の低下は国内でも深刻な問題です。一方、水田で栽培されるイネ（水稻）は、好気的環境でも恒常的に通気組織を形成するため、土壌の冠水に直ちに順応することができます（図1右）。以上のことから、恒常的通気組織形成は耐湿性を左右する極めて重要な形質であると考えられており、その仕組みを理解することは冠水応答および耐湿性に関連する研究分野において長らく重要な課題とされてきました。

本研究では、AUX/IAA (IAA) タンパク質を介したオーキシニンシグナル伝達が恒常的に阻害される *iaa13* 変異体^(注6)を実験材料に用いました。野生型のイネ（品種「台中65号」）と *iaa13* 変異体を、空気を送り続けて酸素濃度を高く維持した水耕液で栽培して、根の各部位から横断切片を作製しました。その結果、*iaa13* 変異体では通気組織形成の程度が野生型のイネと比べて顕著に低いことがわかりました（図2左上）。また、

同一の栽培条件において側根形成は通気組織形成よりも根端に近い（細胞の若い）部位で開始されることがわかりました（図2中上）。さらに、根端部へのオーキシンの輸送を阻害したところ、通気組織形成が顕著に抑制されたため、恒常的通気組織形成にオーキシンが関与することが確認されました。

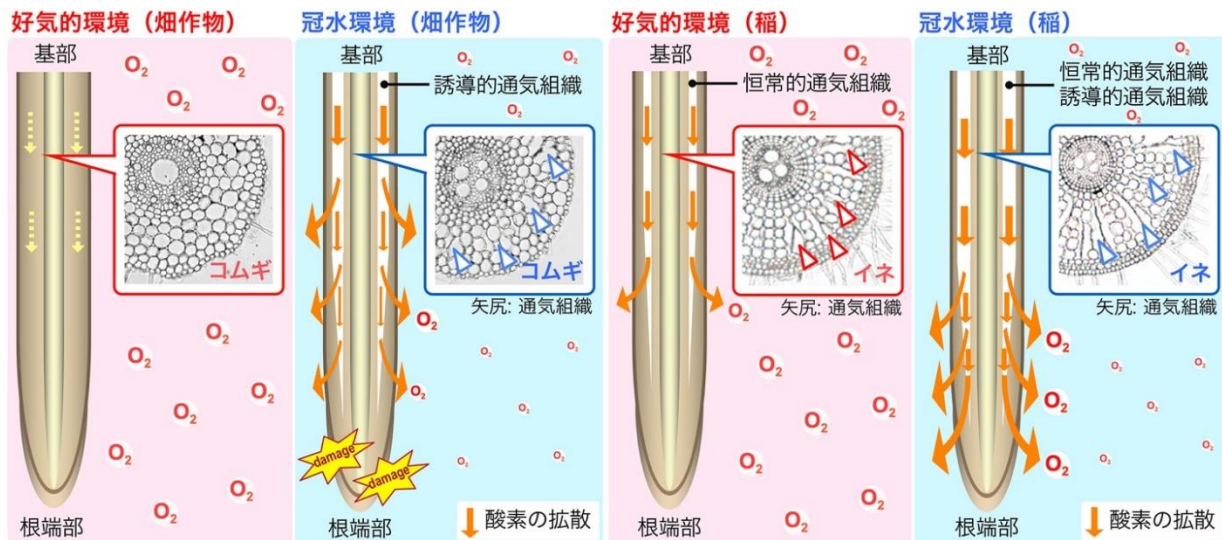


図1. イネ科作物の根における通気組織形成

コムギやトウモロコシなどの畑作物の根では、排水性の良い畑のような好気的環境において通気組織はほとんど形成されない。そのため、土壌の冠水に反応して誘導的に通気組織を形成する前に根端部が傷害を受ける。一方、イネの根は好気的環境においても恒常的に通気組織を形成するため、土壌が冠水した際にも直ちに根端部に酸素を供給することができる。

次に、野生型と *iaa13* 変異体の根における遺伝子発現量の比較により、転写因子 auxin response factor (ARF19) と lateral organ boundaries domain (LBD1-8)^(注3) を同定しました。さらに、レーザーマイクロダイセクション法^(注7) により、根の各組織を単離して（図2右上）、遺伝子の発現量を比較したところ、*ARF19* および *LBD1-8* は *IAA13* と同様にイネの根の側根と皮層の両方で強く発現することが示されました（図2下）。また、大腸菌や酵母を用いた実験から、*IAA13* と *ARF19* が結合することや *ARF19* が *LBD1-8* の遺伝子発現を調節する領域（ARF 結合領域; auxin response element; AuxRE）に結合することがわかりました（図3右）。これらのことから、恒常的通気組織形成には *IAA13* と *ARF19* を介した *LBD1-8* の転写調節が必要であるという仮説を立てました（図3右）。そこで、*LBD1-8* の転写量が低下した *iaa13* 変異体において *LBD1-8* の転写量を増加させたところ、*iaa13* 変異体の通気組織形成と側根形成が回復することが確認できました。

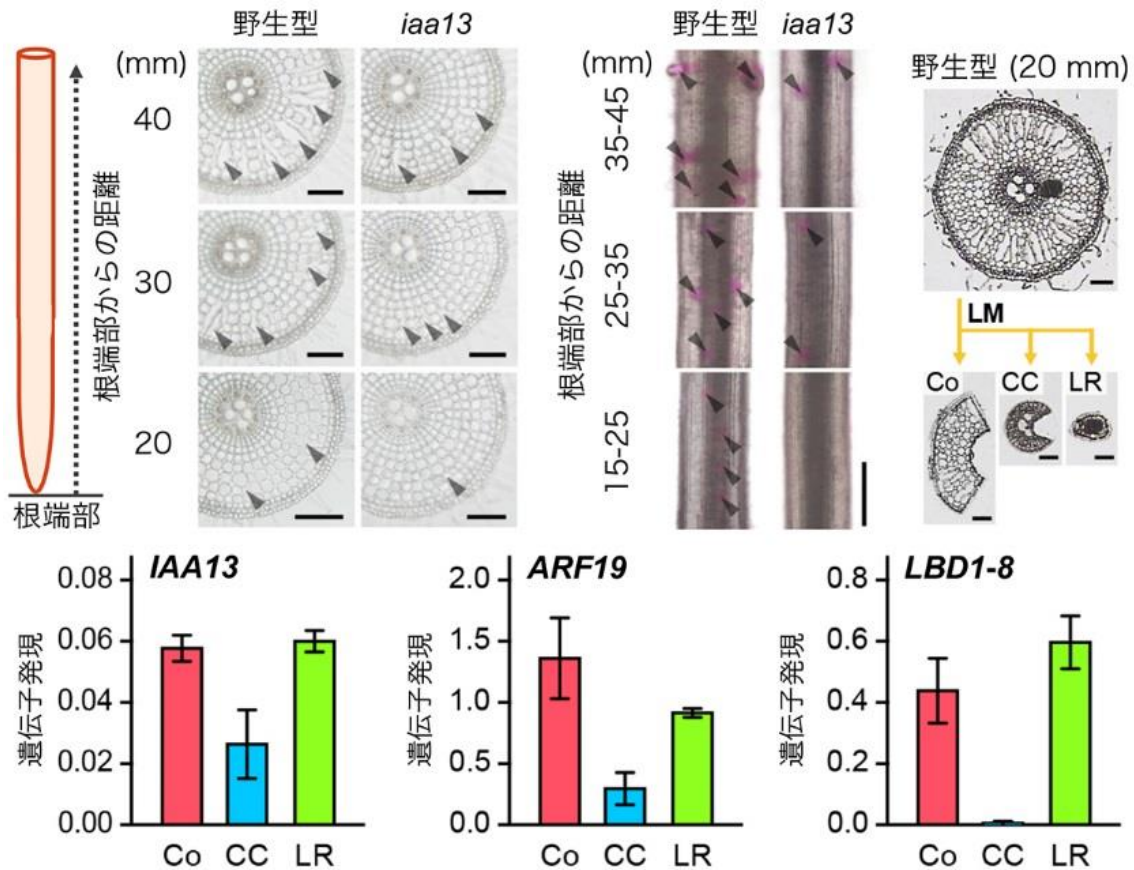


図 2. イネの根の通気組織形成、側根形成および根の各組織における遺伝子発現の解析

野生型と *iaa13* 変異体を好気条件で栽培して各解析を行った。(左上) 根の各部位での通気組織形成。矢尻: 通気組織。横棒 (スケールバー): 100 μ m。(中上) 根の各部位での側根形成数の解析。矢尻: 側根原基 (赤色)。縦棒 (スケールバー): 500 μ m。(右上) レーザーマイクロダイセクション (LM) による根の各組織の単離。Co: 皮層, CC: 根の中心部 (中心柱), LR: 側根原基。横棒 (スケールバー): 50 μ m。(下) 各組織における遺伝子の発現量の比較。

以上の結果を総合して、イネの根において恒常的通気組織および側根の形成が制御される仕組みを提案しました (図 3 右)。恒常的通気組織形成および側根形成は、共通して AUX/IAA および ARF を介したオーキシシンシグナル伝達により制御されます。その一方で、側根形成および通気組織形成の根の部位ごとの解析などから、皮層^(注5)と内鞘^(注5)では通気組織形成と側根形成がそれぞれ異なるタイミングで適切に制御されていることが示唆されました。このような緻密な制御機構を獲得したことで、イネの根は通気組織を介して地上部から根端部に効率よく酸素を供給するとともに、側根から養水分を吸収して地上部へ運び、水田のように冠水した土壌でも旺盛に成長できることがわかりました。

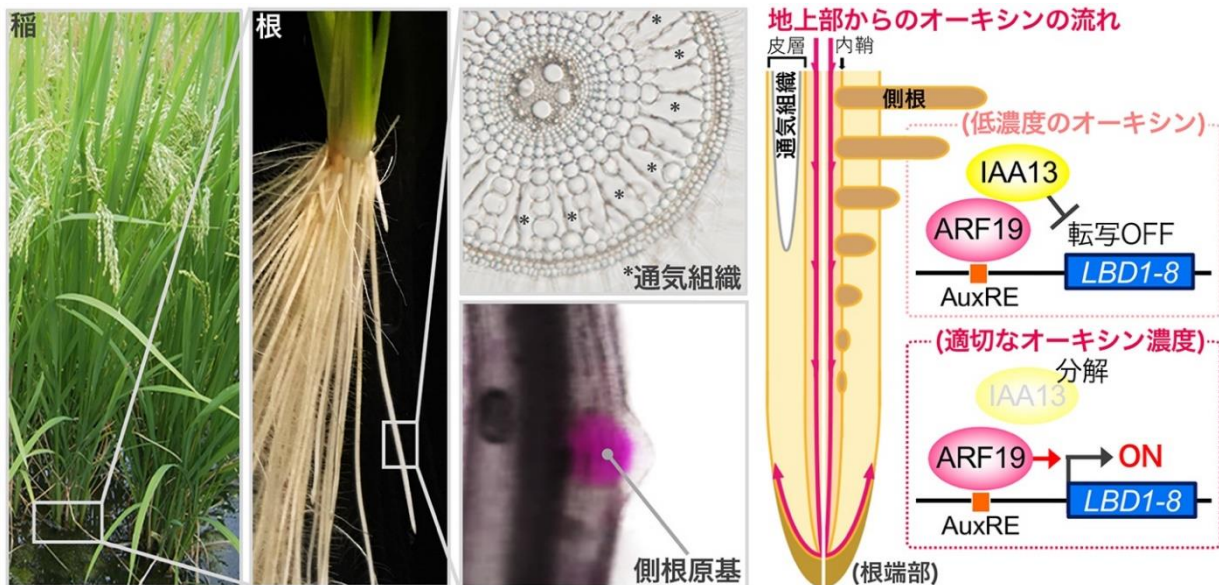


図 3. イネの根の通気組織形成と側根形成のしくみ

イネの根における恒常的通気組織の形成は、ARF19 および IAA13 を介したオーキシシンシグナル伝達により制御される。細胞内のオーキシシンが低濃度である場合、ARF19 に結合した IAA13 が *LBD1-8* 遺伝子の発現（転写）を OFF にする。一方、適切なオーキシシン濃度では、IAA13 が分解されることで *LBD1-8* の発現（転写）が ON になり、通気組織形成や側根形成が起こる。

【成果の意義】

恒常的通気組織は、イネなどの耐湿性の高い湿生植物のみに観察されるため、冠水した土壤に適応するために最も重要な形質の1つであると考えられてきました。そのため、恒常的通気組織が形成される仕組みを解明することは、世界的に湿害が深刻なイネ科畑作物の耐湿性を強化するために極めて重要な課題といえます。本研究の成果から、コムギやトウモロコシなどの農業上重要なイネ科畑作物に恒常的通気組織を形成する能力を賦与して、高い耐湿性をもつ作物品種を育成するために有用な手がかりが得られました。

【用語説明】

1) 恒常的通気組織：通気組織は、根の皮層細胞の崩壊により形成される空隙です。イネ科植物に形成される通気組織は、環境に依存せず根の成長にともない形成される恒常的通気組織と酸素の欠乏に応答して形成される誘導的通気組織に分けられます。前者はイネなどの湿生植物にみられ、後者は畑作物を含むイネ科植物全般にみられます（図1参照）。

2) オーキシシン：植物の成長を調節する植物ホルモンの一群です。イネの根では、インドール-3-酢酸（Indole-3-acetic acid; IAA）が主な機能を担っています。

3) オーキシンスIGNAL伝達：転写 (DNA を mRNA に写し取ること) の ON/OFF を決めるタンパク質である転写因子 ARF に結合して、その機能を阻害するタンパク質 AUX/IAA がオーキシン応答的に分解されて調節されるシグナル伝達経路です。本研究では、IAA13 と ARF19 により転写因子 *LBD1-8* の転写が ON になることを示しました (図3参照)。

4) 不定根 (冠根) と側根：幼根 (胚発生時に形成される根で、双子葉植物では後に成長して主根となる) 以外の根を不定根と呼びます。イネは複数の不定根から構成される“ひげ根状の根系”を形成します。このイネの不定根を冠根と呼びます。一方、主根または不定根から枝分かれして、側方に伸びる根を側根と呼びます。

5) 皮層と内鞘：根の外層組織 (表皮など) と維管束を含む中心柱の間に存在する柔組織を皮層と呼びます。イネ科植物の場合は、皮層の細胞が崩壊することで通気組織が形成されます。一方、根の中心柱の最外層の柔組織を内鞘と呼びます。内鞘の柔組織の細胞が分裂を繰り返して増殖することで側根が形成されます。

6) *iaa13* 変異体：イネ (品種「台中 65 号」) の *IAA13* 遺伝子に変異 (DNA を構成する塩基配列の変化) が起こり、オーキシン応答的な分解が阻害される変異体です。それにより、オーキシン応答的な遺伝子の転写調節が正常に起こらない状態になっています。

7) レーザーマイクロダイセクション法：レーザーを利用して、固定した組織切片から特定の部位 (組織) を切り出し、部位 (組織) 特異的な遺伝子やタンパク質の発現および代謝産物の蓄積などを解析する手法です (図2参照)。

【論文情報】

雑誌名： Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America

論文タイトル： Fine control of aerenchyma and lateral root development through AUX/IAA- and ARF-dependent auxin signaling.

著者： Takaki Yamauchi, Akihiro Tanaka, Hiroki Inahashi, Naoko K. Nishizawa, Nobuhiro Tsutsumi, Yoshiaki Inukai, Mikio Nakazono.

DOI : [10.1073/pnas.1907181116](https://doi.org/10.1073/pnas.1907181116)