

本論文はすでに公開されています
 本情報はすぐにご利用いただけます

2023年9月29日

茎の節間は最後に生まれてくる — 茎の発生学への挑戦 —

■ 概要

節と節間からなる「茎」は、種子植物一般に見られる地上部の軸構造で、隣接する葉と腋芽と共に茎頂分裂組織⁽¹⁾から生み出されます。茎は育種において草丈調節の最重要ターゲットになっているにもかかわらず、茎の発生過程の理解は、葉・根・花などの他の主要器官と比べて大きく遅れていました。

情報・システム研究機構 国立遺伝学研究所の津田勝利 助教、前野哲輝 技術専門職員、野々村賢一 准教授らは、多角的な解析手法を用いてイネの茎の構造と発生過程を詳細に調べました。さらに、遺伝子工学の手法を用いて、葉・茎・腋芽を一単位とするファイトマー⁽²⁾を構成する細胞の各器官への運命決定⁽³⁾がどのように起こるのかを解析しました。その結果、「発生に先立つファイトマーの確立」→「節になる細胞の出現とそれに伴う葉と茎の運命分岐」→「腋芽の運命確立」→「最後に節間への運命決定がごく少数の細胞で起こる」という、段階的なステップを経て茎の発生が進むことがわかりました。

本研究は、長らく不明であった茎の発生において鍵となるイベントとその時系列を明らかにしました。今後、本成果が茎の発生を分子レベルで理解するための基盤となり、将来的には理想的な草型設計に向けた茎形質の改良につながることを期待されます。

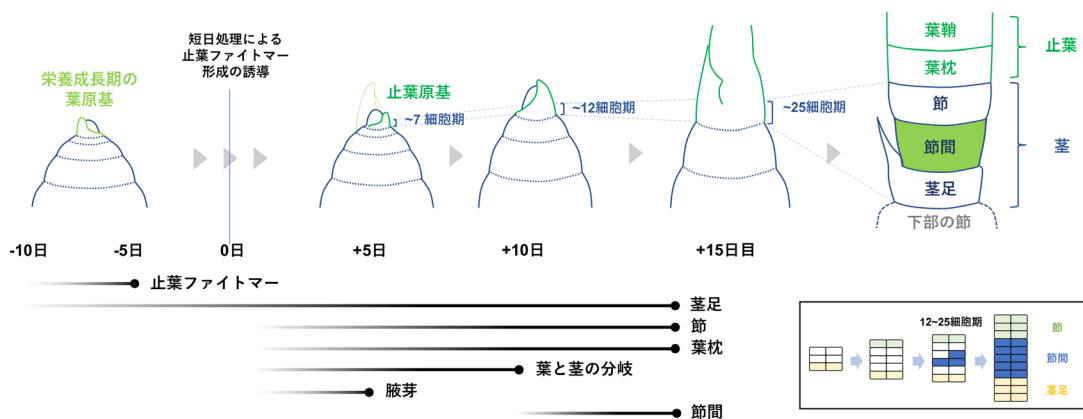


図1: イネの止葉ファイトマーにおける各器官の細胞運命決定の時系列

止葉⁽⁴⁾ファイトマーの運命はその発生開始の 10-5 日前に決定される。非伸長部(茎足や節・葉枕など)の運命決定は伸長部(葉鞘・節間)のそれよりも早期に開始する。腋芽の運命は止葉形成初期に確立する。節間になることが定まった細胞は、最も遅れて出現し始める。節間への運命決定はごく少数の細胞で始まる(右下部)。左下部黒線の左端は、運命が決定した細胞が現れ始めるタイミング、右端(黒丸)は、ある器官を構成する全ての細胞の運命が定まるタイミングを示す。

■ 成果掲載誌

本研究成果は、国際科学雑誌「Plant Cell」に 2023 年 9 月 28 日(日本時間)に掲載されました。

論文タイトル: Heat-shock inducible clonal analysis reveals the stepwise establishment of cell fates in the rice stem

(熱ショック誘導型クローナル解析によりイネの茎発生の段階的な細胞運命決定を明らかにした)

著者: Katsutoshi Tsuda, Akiteru Maeno, and Ken-Ichi Nonomura

(津田勝利、前野哲輝、野々村賢一)

■ 研究の詳細

● 研究の背景

節と節間の繰り返し構造からなる茎は、種子植物一般に見られる地上部の軸構造で、特にタケなどで日本人にもなじみ深い器官です。節間は光獲得のために葉を持ち上げる物理的支柱となる一方、節は葉や根系を繋いで水・養分の交換をおこなうために維管束ネットワークを発達させます。また、茎は農作物の背丈を決定する器官なので、有名な緑の革命では茎が短くなる矮性変異が穀物の倒伏を防ぐために利用されてきました。このように、植物学、育種学の両面から重要な茎ですが、その形態形成メカニズムの研究はほとんど進んでいません。これは主に、多くの植物種で節と節間は形態的特徴に乏しく境界が不明瞭であることが一因と考えられます。一方で、イネは他の多くの植物と異なり、節・節間の区別が明瞭です(図 2)。そこで本グループはイネが茎発生の研究の良いモデルになると考え、その発生過程の詳細を解析することにしました。

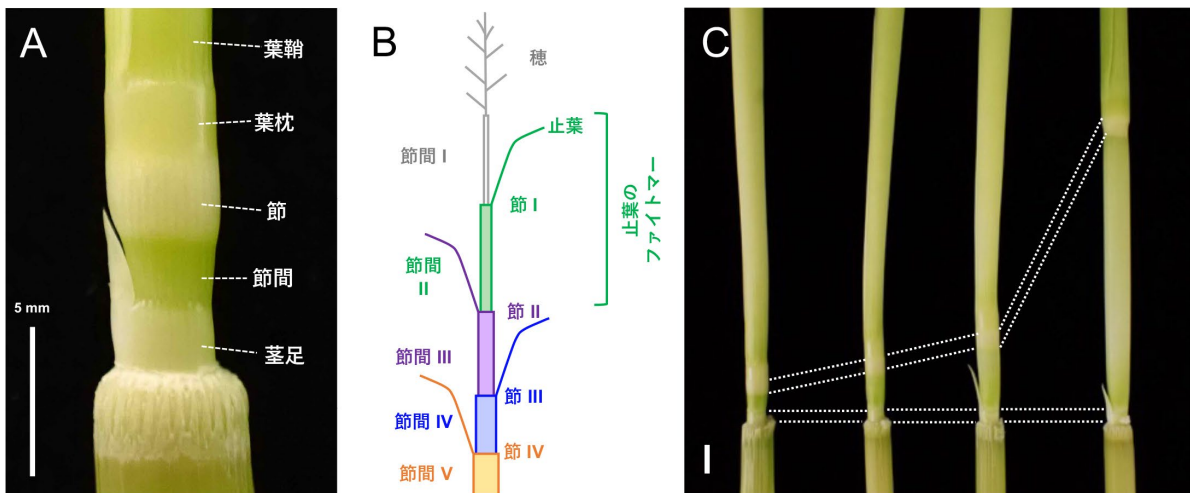


図 2: イネの止葉ファイトマーの構成

(A)伸長開始前の若い止葉ファイトマー。上から順に止葉(葉身(写真外)+葉鞘+葉枕)・腋芽・茎

(節+節間+茎足)から構成され、各領域の境界は明瞭であるところがイネの特徴。

(B)植物の地上部はファイトマーの積み重ねで構成されている。

(C)節間が伸長する様子。隣接する節・茎足は伸長しない。

● 本研究の成果

本研究グループはまず、イネの茎の発生過程を組織学および micro CT を用いて詳細に記述しました。その

結果、葉・茎・腋芽を一単位とする組織は初期発生では「葉と茎」「節と節間」などを明瞭に区別することが難しいことがわかりました。そこで、熱ショックで簡単に誘導できるクローナル解析系⁽⁵⁾をイネで構築し、茎発生のさまざまな段階で色素遺伝子を発現する細胞をランダムに誘導することで、前駆細胞から各器官への運命決定が起こる時期を推定することにしました(図3)。

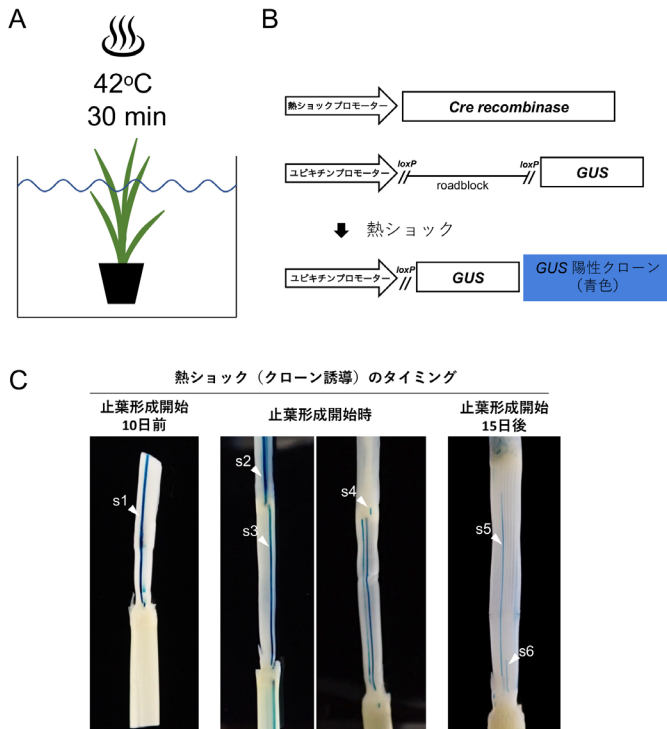


図3: 熱ショック誘導型クローナル解析系

(A) 42 度のお湯にイネを浸けることで GUS クローン(C の青部)を誘導できる。

(B)クローナル解析系のしくみ。熱ショックを与えると Cre 組み換え酵素が発現し、ユビキチンプロモーター下のロードブロックが除去され GUS が常時発現ようになる。この組み換えイベントはランダムに低頻度で起きるので、その後クローンが細胞分裂により広がった領域(セクター)を青色に可視化できる。

(C)誘導された GUS セクターの例。止葉形成開始の 10 日前に誘導されたセクターは、ファイトマー全体に及ぶものが多い(s1)。

止葉の形成開始と同時に誘導されたセクターは節～葉(s2)、茎(節～茎足)(s3)、節(s4)に限定され、細胞運命が大まかに茎と葉に分かれてくる様子が見られる。止葉形成開始の 15 日後になると、節間内部に限定されたセクターが観察されるようになる(s5,6)。

その結果、(1)発生に先立つファイトマーの運命確立、(2)節の出現に伴う葉と茎への細胞運命の分岐、(3)腋芽の確立、(4)節間になる少数の細胞の出現、という段階的なステップを経てそれぞれの器官の運命が定まることがわかりました(図1)。

一番の驚きは、葉と共に生じると漠然と考えられてきた節間が、実は最も遅れて、しかもごく限られた数の細胞から発生してくることが示された点です。植物は食害・倒伏など物理的な障害を避けるためにあえて茎の成長を抑制することもあれば、一方で光獲得や花粉飛散など生存に関わる際は促進することもあります。節間を最後に発生させることは、植物のそのような柔軟な生存戦略を支える上で根幹となる仕組みと言えるでしょう。

● 今後の期待

茎は、植物において唯一基本的な発生メカニズムが解明されていない主要器官であり、植物発生学の最後の砦と言えます。本研究は茎の初期発生で起こるイベントの時系列を明らかにしました。今後、茎発生の各ステップに焦点を絞って分子レベルの研究を展開することが可能となります。茎は単に伸びるだけでなく、養分交換や重力屈性などさまざまな機能を備えています。それらの発生制御メカニズムを明らかにしていくことで、将来的にはより機能的な作物設計へとつながると期待されます。

■ 用語解説

(1) 茎頂分裂組織

茎の先端に位置するドーム状の未分化な組織で、先端に茎頂幹細胞を有する。茎頂幹細胞は側方へ娘細胞を生み出し、娘細胞が分裂増殖を経てファイトマー発生に寄与する細胞群となる。幹細胞から生み出された娘細胞は、新たに生じた娘細胞によりドームの側面・基部へと押し出され、分化した細胞群としてドームから切り出される形でファイトマーの発生が開始し、後に葉・茎・腋芽へと分化する(図4)。

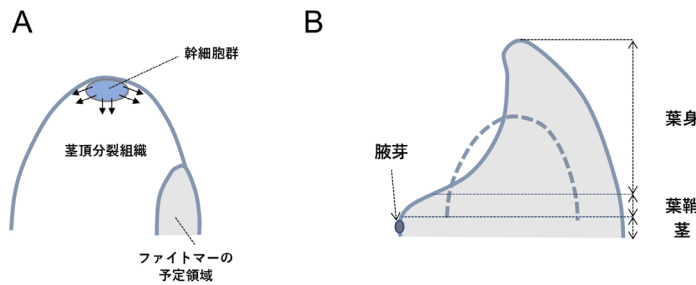


図4: 茎頂分裂組織からのファイトマーの発生

(A) 茎頂分裂組織は茎の先端に位置するドーム上の未分化な組織で、頂端部に幹細胞群が存在する。

そこから生まれた娘細胞は自身の分裂と新たに生み出された娘細胞により側方・基部へと押し出されていく(矢印)。茎頂分裂組織の側面の細胞群がファイトマーの予定領域となり、盛り上がるようにして原基が発生する。

(B) 発生途中のファイトマー。茎頂分裂組織をフード状に取り囲むように成長している。上部のほとんどが葉身になる部分で、葉鞘と茎になる部分はまだ未発達。腋芽に運命が定まった細胞はすでにできているが、節間のそれはこの時点では生じていない。

(2) ファイトマー

葉・茎・腋芽を一つの単位とする発生ユニットのこと。これらの器官は茎頂分裂組織からファイトマー単位ごとに形成されてくる。植物の地上部はファイトマー単位の積み重ねでできている(図2C)。

(3) 運命決定

細胞が最終的にどの器官・組織に分化するかという意味での行き先。幹細胞から生み出された娘細胞が増殖し器官形成に至る過程で将来の分化先が次第に決定されていくと考えられる。

(4) 止葉

最後に形成される葉のこと。止葉より上には葉は作られず、穂とその直下の節間Iのみが形成される。日本の栽培イネは短日処理(日長を短くすること)により止葉と穂の形成を人為的に誘導できるため、この実験では止葉の形成を誘導する前後で熱ショックを与えてクローンを誘導している。

(5) クローナル解析

色素合成遺伝子などを用いて任意の細胞を遺伝的に標識し、その子孫の細胞集団(クローン)の分布を調べる解析。発生過程のある時点で標識された細胞が、その後の増殖・分化を経て最終的にどの組織・器官に至るかを解析できる。標識された細胞由来の細胞集団が最終的に複数の器官・組織にまたがっていれば、クローンを誘導した時点ではまだその細胞の運命は決まっていなかったと判断し、特定の器官の中に限定されていなければ、その細胞の運命は決まっていたと判断する。

■ 研究体制と支援

本研究は、情報・システム研究機構 国立遺伝学研究所・植物細胞遺伝研究室(野々村賢一 准教授)にて、津田勝利助教が中心となっておこなわれました。

この研究は、新学術領域研究「植物多能性幹細胞」(18H04845・20H04891)、学術変革領域(A)「挑戦的両性花原理」(23H04754)、および科研費(22H02319・21H04729)の支援を受けておこなわれました。

■ 問い合わせ先

<研究に関すること>

- 国立遺伝学研究所 植物細胞遺伝研究室
助教 津田勝利(つだ かつとし)

<報道担当>

- 国立遺伝学研究所 リサーチ・アドミニストレーター室 広報チーム

※Zoom 会議での取材にも対応できますので、Zoom 会議をご希望の場合には、その旨お知らせください。

配付先

文部科学記者会、科学記者会、三島記者クラブなど