

## 論壇

## 植物遺伝子研究の発展と環境ストレス耐性作物の開発

東京農業大学総合研究所教授

東京大学名誉教授

篠崎和子

## 1 農耕と作物の栽培化

人類は約1万年前に西アジアの肥沃な地域でムギやマメの栽培やヤギやヒツジの飼育などの農耕や牧畜を始め、これが世界に広がっていったとされている。現在の私たちにとって必要な食料は、1万年もの間、栽培や飼育が繰り返される中で、より人類にとって利用しやすい種が選抜されてきた結果生まれた作物や家畜である。私たちが栽培するイネは、アジアの主要穀物であり世界人口の約半分の主食を支える人類にとって最も重要な作物の一つになっている。野生イネと栽培イネとを比較すると、栽培化により草丈が低くなり穂数や種子数が増加した。また、野生イネでは種子が自然に落下するのに対して、栽培イネでは脱粒性や休眠性が喪失している。多様な気候の幅広い地域で栽培されるようになると、早生で日長感受性が無い栽培イネが選抜された。さらに東アジアでは、モチのような粘り気のある食べ物が好まれるため、モチ性を持つイネ品種が選抜されたりした。トウモロコシは野生種のテオシンテから栽培化されたことが知られている。メキシコのテオティワカン遺跡から出土したトウモロコシの実のサイズは、7000年前から500年前にかけて時代を追って大きくなっていった。このように栽培化によって人類にとって優良な植物の種子が選抜され、次の世代がより多く生まれることによって作物種が確立していった。近年では、コムギやイネを用いて多収穫品種の育成が盛んに試みられ、多量の施肥によっても倒伏しない多収性短稈品種が開発された。これは「緑の革命」と呼ばれ、コムギやイネの収穫量は大幅な増加を示し、食糧供給が改善されて多くの地域で飢餓が軽減された。

## 2 植物ゲノム科学の進展と栽培化に関連した原因遺伝子の同定

1986年に葉緑体ゲノムの全配列の解読が発表され、植物のゲノム解析は飛躍的に進んだ。それまでは植物の個々の生理現象に関わる遺伝子を単離して解析する研究手法が行われていたが、植物や作物のゲノムの塩基配列をまるごと解読してコードされているすべての遺伝子を推定することが可能になった。日米欧の国際共同研究によって、シロイヌナズナの全ゲノムシーケンス解読プロジェクトが開始し、2000年にはシロイヌナズナのゲノム配列が99.99%の精度で決定された。日本からは、かずさDNA研究所が参加して27%の配列を決定

している。また、2004年にはイネゲノムの精密解読が終了し、作物ゲノム解析の発展につながっていった。日本は国際共同研究をリードして約半分のイネゲノム解読を行った。その後、ゲノム機能解読のための完全長 cDNA や遺伝子破壊変異体などのリソース整備が飛躍的に進み、遺伝子の機能解析が急速に進展していった。2010年代に入ると、さらにゲノムシーケンス解析技術の革新が起こり、ナノテクノロジーによる次世代シーケンサーが開発され、多数の植物や作物種のゲノム配列が次々と決定されている。このように現在では、様々な植物や作物でゲノム解読が容易に行える時代となった。その結果、遺伝子の機能を統合的に解析する逆遺伝学的な解析が可能となった。

作物ゲノムの解読に加え、情報解析能力の向上によって統計遺伝学的解析が可能になったことから、作物でも生理形質の原因となる遺伝子の解明が飛躍的に進展した。その結果、これまで人類が行ってきた栽培化では、結果的に遺伝子の選抜が行われていたことが証明され、選抜された生理形質と遺伝子の機能との関係が次々と解明されていった。例えば「緑の革命」における育種で開発された多収性短稈品種の形質は、植物ホルモンのジベレリンの生合成や情報伝達に関わる遺伝子の変異に由来することが明らかになっている。イネの IR8 などの半矮性を示す短稈品種の原因遺伝子 *SD1 (Semi-Dwarf1)* では、ジベレリンを合成する GA20 酸化酵素の機能が欠損していることが明らかにされた。また、コムギの短稈品種では、ジベレリン情報伝達の鍵因子である DELLA タンパク質をコードしている遺伝子である *Rht1* と *Rht2* に変異が起こっており、このため草丈が低くなっていることが示された。トウモロコシはテオシンテと比較して大きな実を付けるが、これを支える太い主稈を持ち枝分かれが少ない。栽培化の過程で、実が大きく枝分かれが少ない草型が選抜されてきたと推測される。この枝分かれを制御する遺伝子として TCP ファミリー転写因子をコードする *TB1 (Teosinte Branched1)* が同定された。トウモロコシの *TB1* 遺伝子の上流に挿入された転移因子が発現量を増加させることで枝分かれを制御していることも明らかにされている。モチ性を持つ粘り気のあるイネは、粘り気の少ないウルチと貯蔵デンプンが異なっている。ウルチ性のイネはアミロース含有率が20%前後でアミロペクチン含量が80%前後であるのに対して、モチ性イネはアミロースをほとんど含まず、アミロペクチンが100%近くになっている。原因遺伝子はアミロース合成のキー酵素である顆粒性澱粉合成酵素をコードする *WAXY* 遺伝子であり、欠失やトランスポゾンの挿入によることが明らかにされている。人類は野生植物を作物として栽培化する長い歴史の過程で、食料として優れた生理形質を持つ系統を繰り返し選抜してきたが、栽培化の結果として遺伝子の組換え操作を行ってきたとも考えることができる。

### 3 環境ストレス耐性を付与した遺伝子組換え作物の開発

人工的に遺伝子の組換えを行う遺伝子組換え技術は、植物に新たな有用形質を付与できるため、人類が抱える食料問題や環境問題の解決のための手段として期待されている。近年ではこの技術を用いることにより、農薬の働きを持つ物質を作物内で産生させることで、病害虫耐性や除草剤耐性を付与した遺伝子組換え作物が開発されて栽培されている。その結果、

作物の劇的増産を果たしている。しかし、遺伝子組換え作物は一部の人々によって危険なものとして誤解されているのが現状である。実際には、ヒトや環境に対する遺伝子組換え作物の安全性は、厳しい調査を受けて承認されたものだけが栽培を許可されており、安全性が確保されている。近年、地球温暖化等の影響により異常気象が頻発しており、深刻な農業被害が報告されている。なかでも乾燥や塩害などの水ストレスや高温や低温などの温度ストレスは、作物の生育や収量に大きな影響を与えている。そのため、これらの環境ストレスに強い耐性を示す作物の作出が急務となっている。

我々は環境ストレス耐性作物の開発を最終目的として、植物が本来持つ環境ストレスに対する応答や耐性の獲得機構を解明することを目指して研究を行ってきた。特に乾燥ストレスに注目して、モデル植物のシロイヌナズナやイネを用いて乾燥ストレスによって誘導される遺伝子群を単離した。水分子を細胞内に汲み込む働きを持つ水チャンネルタンパク質やストレス下で発生した活性酸素を除去する解毒酵素、細胞中の高分子を保護する機能を持つ LEA タンパク質や、プロリンや糖などの適合溶質の生合成に必要な酵素などの様々な機能を示す多数の遺伝子が単離された。これらの耐性遺伝子を植物に導入して耐性植物を作出する研究が我々を含む多くの研究グループで行われている。適合溶質の生合成の酵素遺伝子をタバコやシロイヌナズナやイネ等に導入して、乾燥や塩ストレスに対する耐性を示す植物が得られている。適合溶質のトレハロースやオリゴ糖の合成酵素の遺伝子を用いた研究で、乾燥や低温ストレスに対する耐性の向上が報告されている。この他、LEA タンパク質の遺伝子をコムギやイネに導入して乾燥耐性が向上した例やシャペロンの機能を持つ *HSP* 遺伝子をタバコやシロイヌナズナに導入して乾燥や高温に強くなることが示された。このように環境ストレス耐性の獲得に働く遺伝子を植物に導入することで耐性の向上が示されている。

さらに我々は単離された遺伝子のストレスによる発現誘導の制御機構や、ストレスの受容から遺伝子発現に至るシグナル伝達系に関して研究を行った。乾燥や低温や高塩濃度などの環境ストレスによって誘導される遺伝子のプロモーター解析から、発現誘導に必要な塩基配列である DRE と名付けたシス因子を見いだした。さらに、この塩基配列に結合する転写因子である 2 種類の DREB1 と DREB2 を同定した。植物が環境ストレスを受容すると細胞内でこれらの転写調節因子が合成され、その働きで多数のストレス誘導性遺伝子が発現するために、環境ストレス耐性が獲得されることを明らかにした。これらの転写調節因子は植物の環境ストレス耐性獲得のマスタースイッチであることも実証した。さらに、DREB1 は主に低温ストレス応答で機能するのに対して、DREB2 は乾燥や高温ストレス応答で機能することを示した。一方、植物ホルモンの一つであり、ストレス耐性獲得に機能することが知られているアブシシン酸によって制御される環境ストレス応答の仕組みについても研究を進め、アブシシン酸によって制御される新たな転写調節因子である AREB を見いだした。AREB がストレス下で活性化するためのリン酸化の機構を解明して、AREB も環境ストレス耐性のマスタースイッチの一つとして機能していることを明らかにした。さらに、環境ストレス応答では NAC 型転写因子や MYB や MYC 型転写因子など、多様な転写因子が機能していることも見いだした。このよう

に、我々の研究によって植物が持つ環境ストレス耐性の分子機構の全体像が明らかになっていった (図 1)。

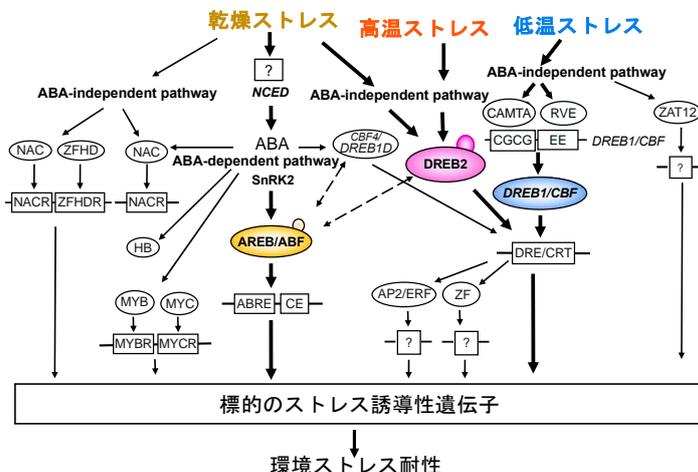


図 1 環境ストレスの受容からストレス誘導性遺伝子の発現に至るシグナル伝達機構

楕円は転写制御因子を示し、長方形はそれぞれの転写因子が結合する塩基配列であるシス因子を示す。

環境ストレス応答で機能するこれらの転写因子の多くは、シロイヌナズナやイネ中で高発現すると多くのストレス耐性遺伝子の発現を高めることから、高いストレス耐性を付与することが示された。これらの遺伝子の働きを強めることによって種々の作物や樹木など様々な植物種の環境ストレス耐性を増強することができると期待されたことから、メキシコやフィリピン、インドやブラジルなどの研究機関と共同研究を進めた。イネ・コムギ・ダイズ・ピーナッツなど多くの作物種に *DREB1* や *DREB2*、*AREB* などのマスター遺伝子を一部改変して導入することによって乾燥・低温・高温・高塩濃度などの過酷な環境ストレス下でも耐性を示し、十分な収穫が望める品種が得られている (図 2)。海外の共同研究機関では、これらの品種を用いた圃場試験も行われている。こうした研究の積み重ねが人類の食料問題の解決に役立ち、地球環境の修復のために貢献することを強く願っている。



図 2 国際共同研究によって *DREB1A* 遺伝子や一部改変した *DREB2A* 遺伝子 (*DREB2ACA*) を導入した作物は強い乾燥ストレス耐性を示した。