

植物の概日リズム—植物が感じる時間—

名古屋大学大学院生命農学研究科 中道範人

1. はじめに

多くの植物の花芽形成(花成)は、その植物種に特定の季節に見られる。開花時期の一致によって、他の個体との交雑の可能性を高め、同一種内の遺伝的多様性を担保する。この季節依存的な花成のために、植物は環境の日長を測定している。日長測定のためにはどんなしくみが必要だろうか？1936年、ドイツのエルビン・ビュニングは、日長測定のための基礎として概日時計(生物時計や体内時計ともよばれる)を提唱した。単純化して述べると、植物が「主観的に」夕方だと感じている時刻に十分な光入力があると、長日の季節だと解釈するというものだ。概日時計制御下で夕方ピークのリズムを示す鍵因子の発現量あるいは活性が、光条件下で閾値を超えると長日反応すると仮定しても良い(図1)。ビュニングは、季節に応じた一斉開花という、種の繁殖に重要なイベントに概日時計の生物学的意義の1つを見出したといえる。

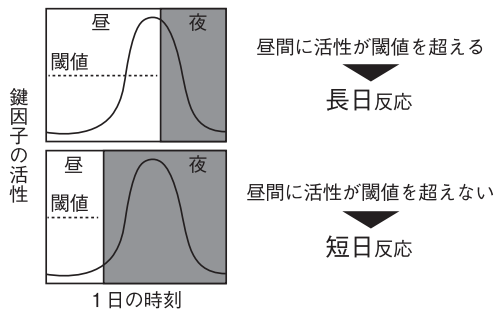


図1 概日時計による日長測定のプロセス

2. 概日リズムとは

概日リズムは、温度や光など昼夜で変化する環境への適応の結果として現れる現象である。植物に限っても、多様な現象が概日リズムを示す。例えば、葉の上下運動、開花、茎の伸長や旋回運動などが目視できるリズム現象として知られてきた。科学史上、最も古い記述は、1729年のフランス科学アカデミーの記録に残っている天文学を専門にするド・メイランによる暗室での葉の上下運動の概日リズムであった。近年の測定技術の発展に伴い、代謝、環境スト

レス応答、虫への抵抗性なども概日リズムを示すことが報告されるようになった。先述した光周性も、「光の感受性」がリズムを示すと解釈すれば、概日リズムの1つと捉えることができる。ただし、これらの現象が全ての植物で共通してリズムを示すというわけではない。どの現象がリズムを示すかは、その植物がどのような環境に適応してきたかの結果に過ぎないからだ。光周性花成だけを取り上げても、長日植物も短日植物も存在していることから、概日時計による光周性制御のメカニズムや生理的・生態学的な意義は多様であることが理解されよう。近年、ショートリードDNAシーケンサーの登場によって、多様な生物種におけるゲノム全体の転写産物総体(トランスクリプトーム)レベルのリズムが捉えられるようになってきている。転写物やその他の生体分子の網羅的な解析は、これまで見過ごされていたリズムの発見につながるだろう。

概日リズムには、共通している3つの性質がある。1つ目は、「自由継続性」であり、これによって外部環境の時間の手がかりが遮断された環境下(例えば、ずっと同じ光環境)でも、約1日周期の運動を継続する。ただし、与える光や温度によっては振幅が低下して、リズムが観察されない場合もある。概日リズムの2つ目の性質は、光や温度などの環境の時刻情報を手がかりとした「時刻位相のリセット」とよばれるものである。入力した刺激の種類や強さ、入力された時刻によって、位相の変化は異なる。大雑把な表記になるが、夜の前半に入力した光は位相を後退させ(時計の針を戻す)、夜の後半に入力した光は位相を前進させる。これにより、外部環境に合うように概日リズムを調節することができる。3つ目の概日リズムの性質は、「周期の温度補償性」とよばれるもので、外環境の温度が変動しても、ほぼ一定の周期を保たせる性質である。この性質によって、多様な環境下でも生物は正確なリズムを刻むことができる。以上、3つの性質を持つ概日リズムを生み出す根源を、概日時計(生物時計・体内時計)とよぶ。概日リズムを示すさまざまな生理現象は、概日時計

の出力系ともいわれる。

多様な生物種に概日リズムが認められたため、その源である概日時計はおそらく共通の遺伝子が担うと考えられていた。しかし、シアノバクテリア、アカバシカビ、クラミドモナス(緑藻)、シロイヌナズナ(被子植物)、ショウジョウバエ、マウスなどを扱った研究から、概日時計の制御に関わる遺伝子(時計遺伝子)は、これらの生物種で必ずしも共通していないことが分かった。シアノバクテリアでは、3つのタンパク質によって概日時計が試験管内で再構成されたため、概日時計の中心はこれらのタンパク質だということが判明している。真核生物の概日時計は、複数の時計遺伝子による転写翻訳を介した制御に依存していると考えられている。ただし、いずれのタイプの概日時計であっても、「時間差のあるネガティブフィードバック」が、時計のしくみとしては共通である。

3. 植物の概日時計

主にシロイヌナズナを材料とした研究によって、植物の概日時計のしくみが明らかとなってきている(図2)。明け方に転写翻訳される *CCA1* と *LHY*、午前中から夜半にかけて発現する *PRR9*, *PRR7*, *PRR5*, *TOC1*、夕方から夜半にかけて発現する *LUX*, *ELF3*, *ELF4* が転写制御レベルのネガティブフィードバックを形成する。*CCA1* と *LHY* は他の遺伝子の転写を抑制し、*PRR9*, *PRR7*, *PRR5*, *TOC1* は *CCA1* と *LHY* の転写を抑制し、*LUX*, *ELF3*, *ELF4* は Evening Complex 複合体を形成して *PRR9* と *PRR7* を抑制する。

これに加えて、*LNK1*, *LNK2*, *RVE4*, *RVE6*, *RVE8* からなる転写活性化複合体や、*LWD1*, *LWD2*, *TCP21* らによる別の転写活性化複合体などが、上述した転写抑制型の遺伝子たちの転写を誘導する。以上の転写調節因子たちが互いの転写を時刻依存的に制御する構造「転写翻訳フィードバック」が、シロイヌナズナの概日時計の機能に必要である²⁾。

モデル植物のシロイヌナズナで得られた概日時計のしくみは、多くの農作物が属する被子植物に普遍的なのだろうか？ 残念ながら実験手法の限界から、シロイヌナズナ以外の被子植物の概日時計のしくみについては、ほとんど解析されていない。しかし、シロイヌナズナの時計遺伝子が由来と考えられる遺

伝子(相同遺伝子・ホモログ)が被子植物に保存されていること、それら遺伝子の発現時刻がシロイヌナズナの時計遺伝子と似通っていることなどから、シロイヌナズナの概日時計の知見は、農作物にも適用できる可能性が高い。

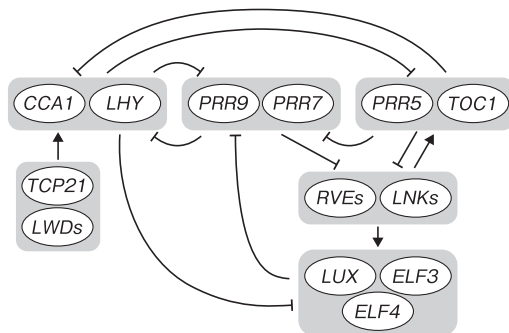


図2 シロイヌナズナの概日時計に関連した転写翻訳フィードバックループ

時計機能に関わる転写因子たちは、時計遺伝子だけの発現を制御しているだけでなく、直接的に時計の出力系の鍵となる多様な遺伝子(鍵遺伝子)を制御する。この制御システムが、植物の概日時計が多様な生命現象に概日リズム性を与えるしくみと考えられている。例えば、明け方に合成される *CCA1*, *LHY*, *RVE4*, *RVE6*, *RVE8* らは、乾燥や低温ストレスへの応答や花芽形成の鍵となる複数の遺伝子を抑制する。昼間に合成される *PRR9*, *PRR7*, *PRR5* は、低温ストレス応答、細胞の伸長、花芽形成の鍵遺伝子を制御する。Evening Complex 複合体は、光合成関連、低温ストレス、細胞成長の鍵遺伝子を制御する。制御システムから予想されるように、シロイヌナズナの時計遺伝子変異体では、出力系現象の形質が大きく変わる。*cca1* 変異体、*lhy* 変異体や Evening Complex を構成する因子の変異体は早咲きになり、*prp9*, *prp7*, *prp5* 変異体は遅咲きとなる。*CCA1* あるいは *LHY* の過剰発現体は遅咲きになり、*PRR9*, *PRR7*, *PRR5* それぞれの過剰発現体は早咲きになる。時計関連遺伝子の変異もしくは過剰発現によって花成時期が変化することは、ジュニグが着想した「光周性反応の基礎としての概日時計」ともよく合致する。本解説では詳しくは述べないが、適切な日長条件における概日時計のはたらきによって花成ホルモンが生産されるしくみもシロイヌナズナでは明らかとなっている。

4. 穀物の栽培地域の拡大に関わった遺伝子変異

冒頭で述べたように、多くの植物は概日時計を使って日長を測りとり、特定の季節に花芽形成を誘導する(光周性花成)。例えば、コムギ、オオムギ、シロイヌナズナ、エンドウマメなどは日長が長くなると花成が誘導される。これらは長日植物とよばれる。一方で、日長が短くなると花成が誘導される植物(短日植物)として、イネ、コスモス、ダイズなどが知られている。また日長に依存せず花成する中日植物として、トマト、トウモロコシ、ナスなどが知られているが、実はこれらの植物は栽培化や育種の結果として多くの品種が日長非感受性になっただけである。実際、トマトやトウモロコシの原種は短日植物だ。なお、ここで紹介したものは一年生の草型の植物ばかりであり、花成に引き続いて開花と結実が見られる(一斉開花)。桜や梅の一斉開花は、つぼみの開花が同調の主な原因であり、花成そのものは前年の冬が来る前には完了している。

特定の季節での一斉開花は、他個体との交雑のチャンスを高め、種内の遺伝的多様性を高める。自然界では大きなメリットのある光周性花成だが、人間の視点では、デメリットになることもある。光周性応答が強い品種は、ある日長以上(以下)でしか、花成をしない。そのため、原産地と日長が大きく変わるような地域では継続的に栽培することが困難になることが容易に想像できよう。事実、栽培化された農作物の「東西」への伝播は、緯度が大きく変わる「南北」への伝播と比べて圧倒的に早かった。しかしながら現在では、原産地とは全く異なる緯度でも作物が栽培化されている。これは日長応答性を鈍感にした品種ができ、それを使っているからである³⁾。

肥沃な三日月地帯とは、古代メソポタミアで穀物の栽培化や大型動物の家畜化が起こった地域である。コムギはその代表的な栽培化穀物の1つである。この地域は地中海の東にあり、季節の特徴として乾燥した夏と湿った冬がある。秋の終わりに種まきをすることで、冬の前までにはある程度まで生育し、越冬した後は春と夏の間にさらに成長して、やがて花成し収穫されるというサイクルは、栽培化前の野生種の季節応答を反映している。なおコムギ自体は、複数のイネ科植物による種間雑種の形成を経て誕生しているが、その詳細については本解説では割愛する。

古代中国(春秋戦国時代末期、今から2200年ほど前)の文献には、コムギと思われる穀物の栽培の記載が存在する。もちろん、このコムギはメソポタミアから伝来したものである。興味深いことに、古代中国の文献では、春の終わりにから夏の初めにかけて収穫したという記述が残っている。つまり、ここで登場しているコムギは、元々のコムギよりも花成が圧倒的に早い。日本でも、平安時代の和歌に詠まれているように、コムギの収穫は春の終わりであり、現代では梅雨に入る直前に収穫時期が来ることが多い。東アジア全体では、降雨は夏が多く冬は少ないという、原産地のメソポタミアとは全く異なる気候である。したがって、持ち込まれたコムギは、東アジアの気候に十分に適した植物ではなかったと考えられる。そして、東アジア地域では、気候にあった早咲きの品種が偶然に誕生し、それを人々が好んで使ってきたことを示唆している。つまり、早咲き形質は、原産地とは異なる気候の地域での持続的な栽培を可能にした。

東アジアで誕生していた早咲きの品種のうちの1つのアカコムギは、明治の開国後にヨーロッパに持ち出されていた。1920年代、酷暑のためにコムギの収穫量が低下することがイタリアで問題となっていた。この問題を解決するために、まずは乾燥に耐えるコムギの品種を作出するアプローチが取られていた。しかし育種家のナザレノ・ストランベリは、乾燥耐性を付与するのではなく、早咲き品種を作り、酷暑になる前に収穫する戦略を描いた。この品種改良プログラムで、食味は良くないが早咲きであるアカコムギと、食味は良いが遅咲きのヨーロッパのコムギをかけ合わせた結果、食味が良く早咲きのコムギの品種が生み出された。この早咲きコムギは、期待通りにイタリアでの収量の増加に寄与した。さらに、このコムギから派生した品種たちは、旧ソ連やアルゼンチンなどにおいて1950-80年代のコムギの収量を3倍ほどにしたことが知られている。2010年代のデータでも、東ヨーロッパのいくつかの国では、早咲き形質を持つものが主要な品種として栽培されている。

この早咲き形質の原因は、シロイヌナズナの *PRR7* の相同遺伝子である *PPD-D1* の転写調節領域の変異であった。この変異により、通常は朝に転写される *PPD-D1* が一日中転写されるようになった。

したがって、コムギの *PPD-D1* は、花成を誘導する遺伝子と解釈される。

早咲きの形質の利点は以上に述べたが、遅咲きの形質も地域によっては利点となることがある。一年生の植物は、花成が誘導されるまでは葉を作り続けるため、生育に適した場所では遅咲き形質の方が1個体あたりの収量は増える。その理由で、オオムギの遅咲き形質の品種は西ヨーロッパや北アメリカで好んで利用されている。この遅咲きの原因は、*PRR7* の相同遺伝子である *PPD-H1* の変異であった。したがって、*PPD-H1* は花成を誘導するはたらきがあると解釈できる。

シロイヌナズナ、コムギ、オオムギでは、*PRR* の相同遺伝子が花成を誘導するはたらきをする。これらの植物は双子葉と単子葉であるため、一見すると花成に対する *PRR* のはたらきは被子植物で普遍的かと思われるかも知れない。しかし、*PRR* の花成に対するはたらきが異なる植物もいる。

アジアイネは、中国南部で栽培化されたと考えられている。野生のアジアイネは、短日植物であり、夏に日長が長くなりすぎる緯度の地域では花が咲かない。野生のアジアイネの栽培北限は 31° であり、これは鹿児島よりも南である。しかし、栽培化されたイネは現代の日本で育てられている。つまり日本の栽培イネは日長応答性が鈍感になっており、本来は花成誘導されない長日条件でも花成していると考えられる。日長応答性が鈍くなった原因として、複数の遺伝子変異が知られている。その中に、*PRR* の相同遺伝子 (*Hd2*) の機能喪失型の変異がある。以上、変異によって花成が早まるため、イネにおける *PRR* は花成を抑制していると解釈できる。

詳細なメカニズムは分かっていないが、花成抑制型の *PRR* と花成誘導型の *PRR* の差を分けているのは、その植物が短日植物か長日植物かの差である。花成抑制型の *PRR* は、イネをはじめとして短日植物のものである。一方、花成誘導型の *PRR* は、シロイヌナズナ、コムギ、オオムギなど、全て長日植物のものである。シロイヌナズナの *PRR5* は花成を誘導するが、この遺伝子をイネで発現させると花成が抑制される。このことから、*PRR* 自体に花成の促進と抑制能があるのではなく、機能する植物種の短日性・長日性によって、*PRR* の花成への影響が左右されると考えられる。なお、他の時計遺伝子も、

このような短日性・長日性で、花成への機能逆転が認められる³⁾。

表 *PRR* および *PRR* の相同遺伝子の花成への効果

植物種	遺伝子名	花成への効果	日長応答性
シロイヌナズナ コムギ オオムギ	<i>PRR7</i> <i>PPD-D1</i> <i>PPD-H1</i>	促進	長日植物
ダイズ イネ ソルガム	<i>Tof11, Tof12</i> <i>Hd2</i> <i>Ma1</i>	抑制	短日植物

5. 化合物 概日時計の理解と調節を目指して

私たちの研究室は、植物の概日時計のメカニズムの理解と制御を目指して、概日時計を調節できる化合物の発見を起点とした研究に取り組んでいる²⁾。これまで複数の時計調節化合物を発見しており、その化合物群の中の1つの *PHA767491* は植物の時計周期を延長する。*PHA767491* は、動物の *CDK9* 阻害剤として知られていたが、植物での標的タンパク質は不明であった。そこで *PHA767491* をビーズ担体に結合させ、その化合物ビーズに結合するタンパク質をシロイヌナズナのタンパク質抽出溶液からスクリーニングしたところ、*CKL* タンパク質群が見つかった。また *CKL* は、*PRR5* と *TOC1* をリン酸化することで、安定性に影響を与えていた。したがって、この研究によって、新たな時計関連タンパク質 *CKL* を発見することができた。興味深いことに、*CKL* は動物の概日リズムに関わる *CK1* タンパク質との配列相同性が非常に高い。これまで動物と植物の概日時計はそれぞれ独立して進化したと考えられていたが、共通した *CK1/CKL* が概日時計に関わるという発見は、動物・植物の概日時計の進化シナリオに一石を投じた⁴⁾。概日時計は花成制御の基盤であるため、化合物による概日時計の調節、また化合物処理を模倣する変異を開発することで、農業的に価値のある品種が誕生することも十分に期待できる。

参考文献

- 1) マメから生まれた生物時計 田澤仁 学会出版センター
- 2) Nakamichi *et al.* (2022) *New Phytologist* 235, 1336-1343.
- 3) Maeda and Nakamichi. (2022) *Plant Physiol.* 190, 952-967.
- 4) Uehara *et al.* (2019) *PNAS* 116, 11528-11536.