

地下茎による栄養繁殖を支えるメカニズム

別所-上原 奏子

東北大学・大学院生命科学研究科

〒980-8578 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-3

Regulating mechanism underlying the vegetative reproduction via rhizome

Kanako Bessho-Uehara¹

¹Graduate School of Life Sciences, Tohoku University, Aoba-ku, Sendai 980-8578 Japan.

Keywords: Rhizome, *Oryza longistaminata*, axillary bud, plant hormones, microRNA

DOI: 10.24480/bsj-review.14b2.00243

イントロ

被子植物は多様な繁殖方法を進化させてきたが、遺伝的均一性を保持しながら繁殖する栄養繁殖（無性生殖）と遺伝的多様性を広げる種子繁殖（有性生殖）に大別できる。とはいえ、多くの植物は栄養繁殖のみで全てのライフステージを乗り切るわけではなく、ある一定のライフステージを栄養繁殖によって過ごし、必要に応じて種子繁殖に切り替えるなど巧みな生活環をもつ。栄養繁殖に貢献する器官も多様で、根（塊根：サツマイモ）、茎（鱗茎：ニンニク、塊茎：ジャガイモ、球茎：サトイモ、匍匐茎：イチゴ、根茎：タケ）、葉（不定芽：カラコエ、鱗芽：オニユリ）など、植物種によって様々な器官を栄養繁殖に利用している。種子繁殖の研究は勢い盛んで、雌雄両者から出るシグナルの授受などについて多くの分子レベルでの研究がなされ、現在も日々新しい知見が生み出されている(Higashiyama et al. 2001; Okuda et al. 2009; Takeuchi and Higashiyama 2016; Susaki et al. 2022)。一方で、栄養繁殖の分子機構については、生物学的に興味深いにも関わらずその理解は乏しい。栄養繁殖器官の中には農作物として重要なものも多数あるため、栄養繁殖器官の発達に関わる遺伝子の同定や分子機構の解明を行うことで、農作物生産を効率的に進められる可能性がある。また一方で、タケなどに代表されるように栄養繁殖性の植物を除去することは容易ではなく、その分子機構を理解することで栄養繁殖を阻害する薬剤開発に貢献することも可能であることから、栄養繁殖器官の形成・発達機構の包括的理解を進める意義は大きい。栄養繁殖器官の1つである根茎については、これまでタケやイネを中心に、植物ホルモンや光・栄養条件変化に対する植物の応答という生理学的研究が進められている。また近年では、トランスクリプトーム解析を中心に多数のオミクス解析が進められ、その分子機構に迫ろうと試行錯誤がなされている。

本総説では地下茎，中でも野生イネ*Oryza longistaminata*の根茎を中心に，その形態的特徴，生理的実験から得られた内的・外的環境変化に対する地下茎形態の変化，さらに近年のオミクス解析により得られている分子レベルでの研究結果についてまとめる。また，遺伝学的研究についても概説し，地下茎研究を順遺伝学的に進めることの難しさについても触れる。最後に地下茎性作物をどのように人間生活に役立てるかという展望を示し，本総説の締めくくりとしたい。

1. 野生イネ*Oryza longistaminata*の地下茎形態と発達様式

土壌中にできる栄養繁殖器官で茎に由来するものは地下茎と呼ばれ，塊茎，鱗茎，球茎，根茎などさまざまなタイプが存在する。本稿ではその中でも根茎（比較的根を連想させる外観を持つが，茎頂メリステム（shoot apical meristem (SAM)を持つもの）を地下茎として記述する。

地下茎を持つ植物は数多く存在するが，イネの中にも地下茎を作る種がいる。イネ属（*Oryza*属）には，私たちの主食として利用されている2種の栽培イネ（*Oryza sativa*と*Oryza glaberrima*）と23種の野生イネが存在し，その多くは種子繁殖を行うが，*Oryza longistaminata*と*Oryza officinalis*は地下茎による栄養繁殖と種子繁殖の両方を行う。*O. longistaminata*はアフリカ原産の野生種で，太く長い地下茎を有する（図1）。*O. longistaminata*は栽培イネ*O. sativa*と同じAAゲノムグループに属し，*O. sativa*と交雑できるため遺伝解析が可能である。一方，CCゲノムグループに属する*O. officinalis*は*O. sativa*と交雑できないため，*O. longistaminata*が地下茎研究の材料として主に利用されてきた。

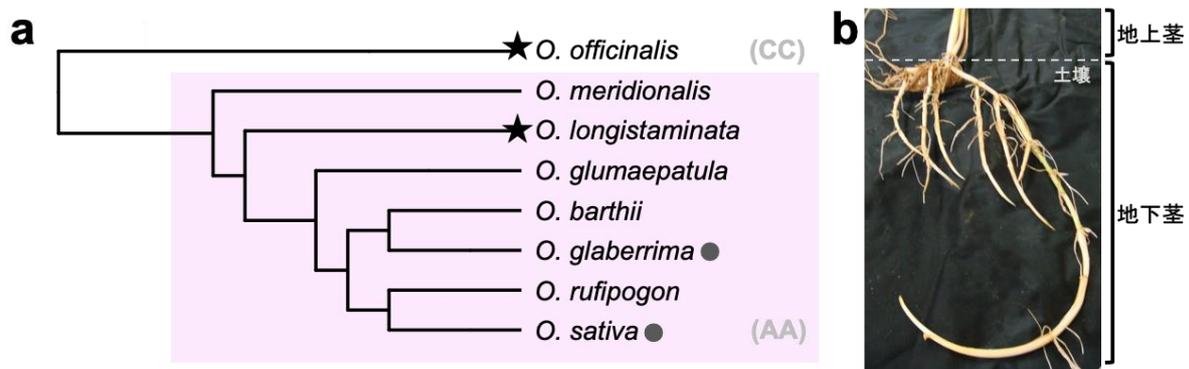


図1. *Oryza*属の系統関係およびその繁殖様式。(a) *Oryza*属の簡易系統樹。★マークは地下茎で主に栄養繁殖する種，それ以外は種子繁殖のみを行う種，●マークは栽培種2種を示す。ピンクの四角内はAAゲノムグループを，*O. officinalis*はCCゲノムグループに属することを示している。(b) *O. longistaminata*で観察される地下茎。

地下茎は地中を伸長するが，器官としては茎の特徴（SAMを持つ，葉を持つ，葉腋に着生する腋芽を持つ）を備えており，地上茎と同様，腋芽から発達する。*O. longistaminata*の地下茎となる腋芽は，地上茎の腋芽と形態的に大きく異なることが報告されている(Yoshida et al.

2016)。地上茎腋芽は扁平で主茎に沿って生育するが、地下茎腋芽は丸く玉ねぎのような形態をしており、鱗片葉に包まれている。また、地下茎腋芽はある程度発達した後、着生している葉鞘を貫通して伸長し、そのまま地中を節間伸長することで成長する(図2)。通常、イネ地上茎の節間伸長は栄養成長期には起こらず、生殖成長期いわゆる穂がつく時期に伸長する。*O. longistaminata*の地下茎は栄養成長期においても節間伸長することが1つの特徴と言える。ある程度節間伸長した地下茎は地上に向かって屈曲し、その後、地上へ出て地上茎になる(この段階を「地上茎化」と呼ぶ)。その後、地下茎に着生する土壤中の腋芽が地下茎として伸長することで、栄養繁殖が継続する。地下茎は「鱗片葉」と呼ばれる、葉鞘と非常に短い葉身からなる葉を持つ(Toriba et al. 2020)。鱗片葉は葉緑体を持たず、硬い葉鞘から構成されており、土壤中を伸長していくのに適した構造となっている。地下茎が地上に出ると、長い葉身をもった地上葉が抽出し、葉緑体を生産し始める(Toriba et al. 2020)。地下にいるうちは硬い鱗片葉に保護されることによって地盤を掘り進むことができ、地上に出たら光合成を行うため葉身を大きく広げていると考えられる。このように地下茎たる性質は腋芽時点から表出しており、地上へ出ていく段階になると、形態的にも生理的にも地上茎へ切り替わると予想される(図2)。

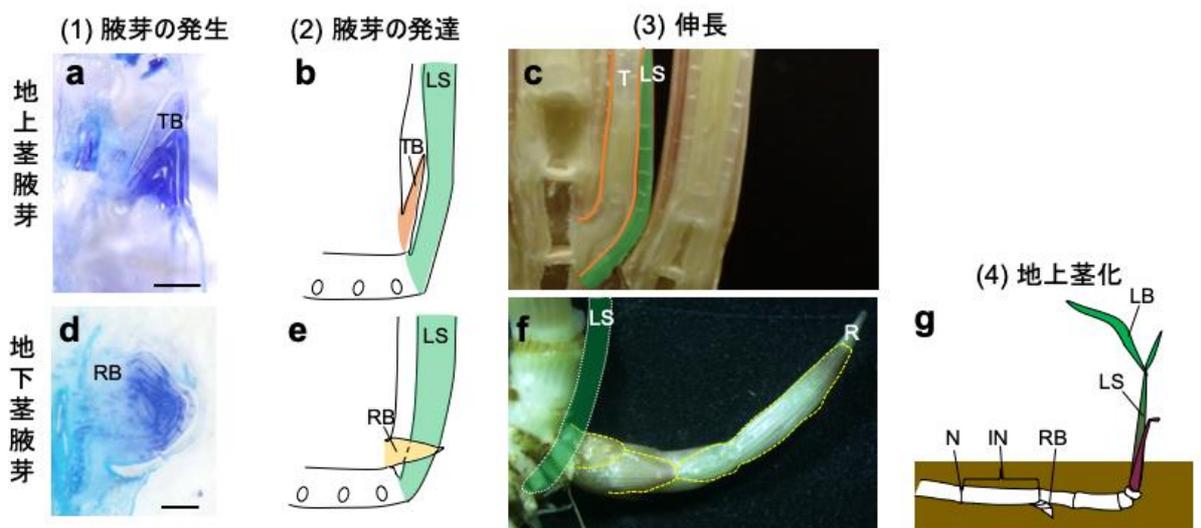


図2. *O. longistaminata*における地上茎および地下茎の発達段階。TB, tiller bud (分蘖芽=地上茎になる腋芽); RB, rhizome bud (地下茎になる腋芽); T, tiller (分蘖=地上茎); R, rhizome (地下茎); N, node (節); IN, internode (節間); LS, leaf sheath (葉鞘); LB, leaf blade (葉身)。地上茎腋芽(a)は、伸長する段階になると主に葉を伸長させ、親株の葉鞘を突き破ることは無い(b, c)。一方、地下茎腋芽(d)は、発達時に親株の葉鞘を突き破り(e)、その後節間伸長によって伸長する(f)。(f)において黄色破線で示しているのが鱗片葉で、葉身はほぼ退化している。その後、地下茎は地上に向かって屈曲し、地上に出た後は葉身を持つ葉を発達させる(g)。地下茎の各節にできる地下茎腋芽が(d-f)のように発達し、栄養繁殖が持続する。

2. 野生イネ*Oryza longistaminata*における遺伝学的研究

前述したように*O. longistaminata*はモデル植物である*O. sativa*との交雑が可能であることから、この2種の交雑後代を用いて地下茎形成に関わる遺伝子座乗領域の同定を試みた研究が複数報告されている。例えば、Huらは*O. longistaminata*と*O. sativa*を交雑したF₂集団を用いたQTL解析*により12本あるイネ染色体のうち、第3染色体と第4染色体上に*O. longistaminata*の地下茎形成に関わる原因遺伝子があると報告している(Hu et al. 2003)。また、同論文においてソルガム野生種の地下茎形成に関わる原因遺伝子座もイネ第3染色体とシンテニー関係にあるソルガム染色体上に座乗していることが示されている。これまでに我々のグループでも*O. longistaminata*と*O. sativa*を交雑したF₂やF₃を用いて地下茎形成に関わるQTL解析を行ったが、上記の第3、第4染色体上のQTLを含む5つ以上のQTLが検出され、またその寄与率は最も大きいものでも11.1%であった(unpublished data)。また、Liらが近年報告した*O. longistaminata*と*O. sativa*のF₂を用いたQTLでも12個のピークが検出されており、その寄与率は最大のもので10.5%であった(Li et al. 2022)。さらに、*O. sativa*と*O. longistaminata*のF₁に*O. sativa*を戻し交雑した1世代目であるBC₁F₁において地下茎を持つ個体の割合が162個体中1個体であったという観察結果もある(Tao et al. 2008)。これらの結果は、地下茎形成は効果の大きい少数の遺伝子座に制御されているのではなく、効果の小さい多数の遺伝子座によって制御されていることを示唆している。

また、これまでに、*O. sativa*遺伝背景に*O. longistaminata*の染色体断片が置換した、染色体部分置換系統群(CSSL, chromosome segment substitution lines)が作出されている(Ogami et al. 2019)。CSSLとは背景親の染色体の一部を供与親の染色体に置き換えたもので、供与親由来の染色体断片の一部が重複するよう連続的に並べられ、全系統群で供与親の染色体全体を網羅するように作出された系統群のことを指す。しかし、*O. sativa*と*O. longistaminata*のCSSLを育成し、地下茎表現型を調査したところ、*O. longistaminata*の各染色体の1部分を持つだけでは地下茎は形成されることが明らかとなった(unpublished data)。この結果は地下茎形成は単一遺伝子座ではなく、複数の遺伝子座によって制御されているという前述の仮説を支持している。また、CSSL同士を交雑することにより、複数の候補QTL領域を*O. longistaminata*型ホモで固定したQTLピラミディング系統を作出したが、4つの候補QTL領域を*O. longistaminata*型ホモで持つ系統においても地下茎形成は確認されなかったことから、地下茎に必要な領域は少なくとも4つ以上存在すると考えられる(unpublished data)。また一方でSacksらが示したように地下茎の形成は環境による影響を受けやすく(Sacks et al. 2006)、栽培環境の違いにより地下茎形成個体の出現頻度に差が生じたことで、研究結果が不安定で複雑なものになった可能性は否定できない。これまで、30年以上にわたって*O. longistaminata*の地下茎形成に関する遺伝学的研究は行われてきたが、未だに原因遺伝子の同定に至っていないことから、地下茎形成には非常に複雑な遺伝機構が存在すると考えられる。

さらに、地下茎形成に関わる遺伝的要因を明らかにする障壁として、稔実した種子を得るのが難しいという点も挙げられる。*O. longistaminata*は地下茎によって栄養繁殖する種であるため、多くの種子は不稔であり、また他個体と交雑する他殖性も高く、稀に得られる少数の種子も遺伝的に均一では無い。イネにおける遺伝子導入やゲノム編集には種子由来のカルス

を利用するが、*O. longistaminata*ではカルス形成や再分化の成功率は極めて低い。このような技術的ボトルネックにより、同定された候補領域に座乗するどの遺伝子が地下茎形成の原因であるのかについては未だ明らかとなっていない。しかし、この数年でイネ野生種の形質転換の成功例も多数報告されており(Sato et al. 2021; Yu et al. 2021; Zhang et al. 2022a), CRISPR/Cas9を用いたゲノム編集も一層勢いを強めている(Xiang et al. 2022; Abdullah et al. 2022)。複数系統の*O. longistaminata*のゲノム情報が明らかになったことも(Reuscher et al. 2018; Li et al. 2020; Kajiya-Kanegae et al. 2021), 地下茎形成の原因遺伝子領域をゲノム比較解析により明らかにする追い風となっている。このような技術や情報の蓄積から、地下茎形成の原因遺伝子が同定される未来はくると期待している。

*QTL解析：Quantitative trait lociの略で、量的形質に影響を与える染色体上の領域を絞り込む解析手法のこと。2系統の交雑後代（F₂以降）の表現型と遺伝子型をデータとして取得し、相互の関連を統計学的に検定する連鎖解析により表現型に寄与する遺伝子領域を絞り込む手法のこと。

3. 地下茎発達における生理学的研究（植物ホルモン、光、栄養）

植物の形態形成を制御する内的要因として植物ホルモンや代謝産物が、外的要因として光や栄養条件が知られている。これまでに報告されている地下茎発達に関わる内的・外的要因について図3にまとめた。

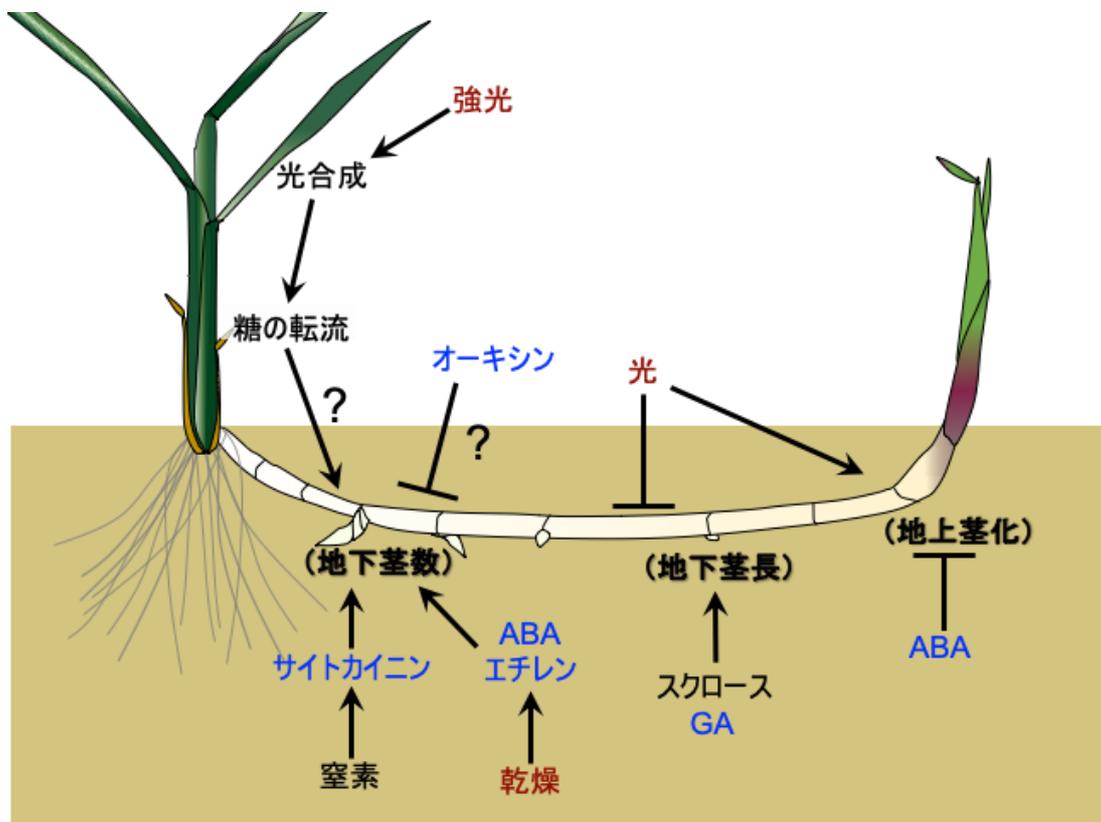


図3. 地下茎発達に関わる内的および外的要因。地下茎の各発達段階における促進および抑

制に関わる要因を図示した。また、仮説としてあるもののまだ実験的に証明されていない要因については(?)として図示した。植物ホルモンは青色、非生物ストレスは赤色で示した。図中のイラストは*O. longistaminata*を示しているが、地下茎発達に関わる要因は複数の地下茎性植物の研究から明らかになったものであり、*O. longistaminata*に限定するものではない。

さまざまな植物種の地下茎発達について、植物ホルモンとの関わりに着目して研究が行われてきた。シバムギ (*Elymus repens*) の地下茎における植物ホルモン内生量を測定した結果、地下茎の伸長段階ではジベレリン (GA) が多く蓄積していること、またサイトカイニン (CK) によって地下茎数は上昇するもののGAは逆に地下茎数を抑制することが報告されている(McDowell and Gang 2013)。芝生種として有名なトールフェスク (*Festuca arundinacea*) では、サイトカイニンの一種であるBAPが地下茎形成を促進し、GAが地下茎の伸長を促進することが報告されている(Ma et al. 2016)。同様の現象は*O. longistaminata*においても観察されており、CK処理によって地下茎数が増加し(Kawai et al. 2022)、GA処理により地下茎の節間伸長が促進される (unpublished data)。また*O. longistaminata*の地下茎形成において、オーキシンは成長抑制因子として働き、GAは促進因子として働くという報告もある(Hu et al. 2011)。*Kohleria eriantha* (イワタバコ科) では、土壌中の水分量が少ない場合には地上茎の発達は抑制され、地下茎の発達は促進される。しかし、逆に土壌中の水分量が多い場合にはそのパターンは逆になる(Almeida et al. 2005)。加えてエチレン阻害剤である硝酸銀の投与により地下茎数は減少し、アブシシン酸 (ABA) の投与により増加することから、乾燥によるABAやエチレンの誘導が*K. eriantha*の地下茎発達に寄与していると予想される(Almeida et al. 2005)。また、地下茎は土壌細菌等に常に囲まれているためか、ヨシ (*Phragmites australis*) の地下茎では病害応答に関わるサリチル酸が高蓄積している(Drzwiecka and Mleczek 2017)。

地下茎は土壌中で発達することから、通常は光が照射されない。しかし、地上で感知した日長のリズムが地下茎発達を制御する例も報告されている。例えば、ハス (*Nelumbo nucifera*) の地下茎であるレンコンにおいては短日条件下で地下茎の肥大が促進され、長日条件下では逆に伸長が促進される(Masuda et al. 2007)。また、地上部に照射する光の強さを弱めると地上茎の数が増え、逆に強めると地下茎の生育を促進する(McIntyre 1970)。では、地下茎に直接光を与えた場合はどうなるだろうか? ナガハグサ (*Poa pratensis*) の地下茎に直接光を3週間当てた場合、地下茎節間の長さは暗黒下のものに比べて有意に短くなり、葉身をもつ葉が増える(Nyahoza et al. 1974)。また、ギョウギシバ (*Cynodon dactylon*) の地下茎に赤色光を照射すると地下茎が地上茎へと変化する(Willemoës et al. 1987)ことから、特定波長の光が地下茎を地上茎化させる鍵になっているとも考えられる。

さらに、地下茎が地上茎へと転換する際に鍵となる因子として、光だけでなくスクロースも重要であることが示されている(Bessho-Uehara et al. 2019)。*O. longistaminata*親株から切除した地下茎にコントロールとして水を与えた処理区およびグルコースやマルトースを与えた処理区では、地下茎はすぐに地上に向かって屈曲するが、スクロースを投与した処理区では

水平方向に伸長を続ける。自然条件下の地下茎においてもスクロースおよびデンプンの濃度勾配は基部から先端にかけて減少することから、スクロースの減少がシグナルとなり、地下茎から地上茎へと変化して自ら光合成を開始するのかもしれない。

McIntyreは土壌の栄養条件や温度によってもその発達は変化すると述べている(McIntyre 1967)。土壌中に窒素化合物が十分にある場合には*O. longistaminata*の地下茎腋芽の発達が促進されて地下茎数が増加するが、これは窒素供給によりCK合成が促進されるためだとされている(Shibasaki et al. 2021)。また、空間的に不均一な窒素栄養条件に晒された場合には、窒素が不足する側のラメット（親株と地下茎で繋がってはいるものの、独立して光合成を行う植物体）からシグナル因子であるCEP1タンパク質が地下茎を介して移動し、窒素が豊富な側のラメットでより多くの窒素を吸収・同化することが、近年明らかとなった(Kawai et al. 2022)。このことは、栄養豊富な土壌にあるラメットの成長を優先させることで、群落として不均一な窒素栄養環境に巧みに応答しながら成長することを示唆している。

これらの生理学的解析により植物ホルモンや光、栄養といった複数の要因が複雑に作用し、地下茎発達に影響を与えるということが明らかとなってきた。

4. 地下茎発達に関するオミクス研究（ゲノム、トランスクリプトーム、プロテオーム、メタボローム）

シーケンシング技術や分析技術の隆盛により、非モデル植物においてもゲノム解読や網羅的遺伝子発現解析（トランスクリプトーム解析）、プロテオーム解析、メタボローム解析が行われるようになり、その数は日々増加している。例えば、*O. longistaminata*のトランスクリプトーム解析により、地下茎特異的にGA合成酵素の発現やオーキシン応答遺伝子群の発現が上昇することが報告されている(Hu et al. 2011)。また、ソルガムの野生種である*Sorghum halepense*の地下茎先端にはGA反応に関わるシス調節因子が多く発現し(Jang et al. 2006)、別のソルガム野生種である*S. propinquum*の地下茎節間部にはCK応答因子が高発現している(Zhang et al. 2014)。ヨシ（*P. australis*）の地下茎先端部では、ABAやエチレンの代謝および応答に関わる遺伝子が多数高発現している(He et al. 2012)。これらは上述した植物ホルモンの蓄積パターンとも一致する部分があり、特にGAやCKは地下茎発達において重要な役割を果たしていると考えられる。また、両ソルガム野生種の地下茎先端部では、転写または翻訳後調節遺伝子の発現が増加しており(Zhang et al. 2014)、*O. longistaminata*の地下茎先端では、AP2, bHLH, NAM, TCP, YABBYファミリーなどの転写因子が特異的に発現していること(Hu et al. 2011)から、多くの遺伝子群が網羅的に発現変動していることがうかがえる。

*O. longistaminata*のゲノムは2015年に解読され(Zhang et al. 2015)、2018年にはより高精度なゲノムが公開された(Reuscher et al. 2018)。*O. longistaminata*のゲノムサイズは約360 Mbであり、*O. sativa*のゲノムサイズ（約380 Mb）とほぼ変わらないが、ゲノムの約40%がリピート配列であることが明らかとなった。2018年以前のトランスクリプトーム解析は*O. sativa*のゲノム配列にマッピングされることが多かったが、地下茎を作る原因遺伝子領域は*O. longistaminata*のみが持つ遺伝子かもしれない。そう考えると今後は*O. longistaminata*のゲノム

をトランスクリプトーム解析時の参照配列とすることで、これまでに見つかっていない *O. longistaminata* 特異的な地下茎関連遺伝子の発現変動を捉えることができると期待される。

トクサ (*Equisetum hyemale*) の地下茎を用いたプロテオーム解析の結果、地下茎の先端領域と伸長領域では異なるタンパク質が検出され、先端領域ではRNA結合タンパク質、アシルキャリアタンパク質、KHドメインタンパク質が、伸長領域ではホスホマンノムターゼ、ガラクトマンナン-ガラクトシルトランスフェラーゼ、エンドグルカナーゼなど糖代謝関連酵素が高蓄積していることが明らかとなった (Balbuena et al. 2012)。また、*O. longistaminata* を含む6種の地下茎性植物を用いたプロテオーム解析の結果によると、全ての植物種の地下茎先端および伸長領域両方において60Sリボソームタンパク質、26Sプロテアーゼ制御タンパク質、プロリンの異性を触媒する酵素FKBP62などが高蓄積していることが報告されている (Salvato et al. 2015)。これらの結果とトランスクリプトームの結果を合わせて考えると、地下茎先端や伸長領域では転写翻訳が活発に起きていることがうかがえる。

また、メタボローム解析の結果によると、タケの地下茎組織にはフルクトース、スクロース、グルコース-1-リン酸などの糖類や、アスパラギン、グルタミン、メチオニンなどのアミノ酸が蓄積していることが明らかになった (He et al. 2014)。また、デンプン枝切り酵素、トレハロース6-リン酸合成酵素、 β -グルコシダーゼといった糖代謝酵素が成長したタケの地下茎に多く含まれていたことから (Wang et al. 2010)、タケ地下茎成長時にはこれらの糖が重要な働きをしていると考えられる。この結果は *O. longistaminata* 地下茎が地下で成長し続けるためにスクロースが重要であるという知見と共通するよう見受けられる (Bessho-Uehara et al. 2019)。

このようにマルチオミクス解析の結果を照合することで、地下茎発達を現場で支える下流遺伝子やホルモン、代謝産物のダイナミクスがわかりつつある。

5. 地下茎発達および多年生に関する分子機構

地上茎と地下茎における発達の分子メカニズムはどの程度共通しているのだろうか？近年、地上茎、地下茎ともに葉形態の変化に *BOPI* という遺伝子が重要な働きをしていることが明らかとなった (Toriba et al. 2019; Toriba et al. 2020)。*BOPI* 遺伝子はイネ葉鞘において強く発現し、葉身を作る段階になるとその発現は消失する (Toriba et al. 2019)。すなわち、イネ地上茎での *BOPI* の発現は1葉齢 (葉鞘からなり、葉身がほとんど発達しない葉) に限定されている。しかし、*O. longistaminata* の地下茎においてはその発現時期が延長され、地上茎へと転換するまでは *BOPI* が高発現したままであることが示された (Toriba et al. 2020)。このため、地下茎に着生する葉は葉鞘のみの固い鱗片葉であり続け、固い地盤中を伸長することができると考えられる。また、*BOPI* が地下茎において高発現しているのは *microRNA156*

(*miR156*) が常に高発現しているためということも同時に示されており、*miR156-BOPI* の遺伝子発現パターンの変化が新規形態の獲得に繋がったことが示唆された (図4a)。さらに Toribaら (2020) は地下茎を持つ *O. longistaminata* と *O. sativa* の F₂ を用いることによって形質転

換に成功し、*BOP1*と地下茎鱗片葉の形態変化との関係を実験的に証明している(Toriba et al. 2020)。野生イネである*O. longistaminata*を直接形質転換することは難しいものの、*O. sativa*との交雑後代を用いることでその障壁を突破した好例といえる。

ジャガイモの塊茎は*miR172*によって誘導されることが知られている(Martin et al. 2009)。また、*miR156*を過剰発現させたジャガイモでは*miR172*の発現量が減少し、形成される塊茎の数量が減少する(Bhogale et al. 2014)。多くの植物種において*miR172*は生殖成長期の、*miR156*は栄養成長期のマーカーとして機能することが示されており、この2つのmiRNAはアンチパラレルな発現パターンを示す(Wu et al. 2009)。また、一般的に*miR172*の発現が上昇することで花成スイッチの抑制が外れ、花芽形成が促進される(Zhu and Helliwell 2011)。ジャガイモの塊茎に話を戻すと、花成を促進する鍵因子である*Flowering locus T (FT)*のパラログ、*StSP6a*が塊茎を誘導することが示されている(Teo et al. 2016)。これらの結果を合わせて考えると、塊茎形成は*miR156*によって抑制され、*miR172*と*FT*パラログによって促進される(図4b)、すなわち栄養成長と生殖成長を制御する鍵因子群の拮抗作用により塊茎形成が調節されていると言い換えることができる。

また、イチゴの匍匐枝は地上にできる茎だが、地面と水平に伸長し栄養繁殖に貢献するという点で地下茎と共通する。二倍体イチゴ(*Fragaria vesca*)の匍匐枝形成においては*GA20ox4*というGA合成遺伝子の発現上昇が重要であり、匍匐枝の成長と反比例して花の成長は抑制される(Tenreira et al. 2017)。また、*Terminal Flower 1 (TFL1)*は*FT*と同じファミリーに属する遺伝子だが、その機能は逆に花成を抑制する。*TFL1*の変異体イチゴはWTに比べて花の数が増加し、逆に匍匐枝の数が減少するが、GAを処理することにより匍匐枝の数が増え逆に花が減るという結果もある(Guttridge and Thompson 1964)(図4c)。すなわち、生殖成長に寄与する花をつける茎と、栄養成長に寄与する匍匐枝になる茎はどちらも腋芽に由来し、その数は一個体の中でバランスを取るよう制御されていると言える。さらに、イチゴのGA生合成の調節には日長が関与しており、GA量の蓄積と腋芽の相転換が日長に依存して変化することが示されている(Tenreira et al. 2017)。

地下茎性植物ではないが、*Cardamine flexuosa*という多年生のアブラナ科植物では、地上部が花を咲かせている、すなわち生殖成長に移行している時期においても、地際に近い腋芽では*miR156*を強く発現させることで腋芽を栄養成長状態で維持し、花が枯れたあとはすぐに腋芽を発達させ、多年生草本として生活するということが知られている(Zhou et al. 2013)(図4d)。このようなmiRNAを介した栄養成長期の維持機構は、栄養繁殖性植物と多年生植物とで共通しているのかもしれない。

地下茎と地上茎は、生育環境が大気中と土壌中という違いから光、酸素濃度、病虫害など、大きく異なる生物学的および非生物的要因にさらされており、その発達制御機構は一部共通しつつも、内的な遺伝子動態は大きく異なると予想される。実際、コンロンソウ

(*Cardamine leucantha*) 地下茎の遺伝子発現は、地上部(茎頂部分・葉)と根の中間的なパターンであるということが示されている(Araki et al. 2020)。さらに、植物個体内で栄養成長と生殖成長のバランスをとる過程で、栄養生殖器官である地下茎や匍匐茎の発達・成長が制

御されるということも明らかとなってきた。これらの結果を合わせて考えると、地下茎の発達制御機構を議論する際には、地上茎との比較や長期的なタイムスパンでの観察が重要な鍵となるであろう。また、種を超えて地下茎発達（および多年生）に関わる共通因子として miRNA や花成関連因子が浮かび上がってきた（図 4）。アスパラガス属においては側枝で葉の発生に関わる遺伝子群が転用されることにより仮葉枝と呼ばれる葉状の器官が発達すること (Nakayama et al. 2012) からも、遺伝子の転用が栄養繁殖器官の発達に寄与している可能性は十分にある。今後、種を超えた地下茎比較研究を行うことで、地下茎発達に関わる新規遺伝子や新規の遺伝子転用が見つかるかもしれない。

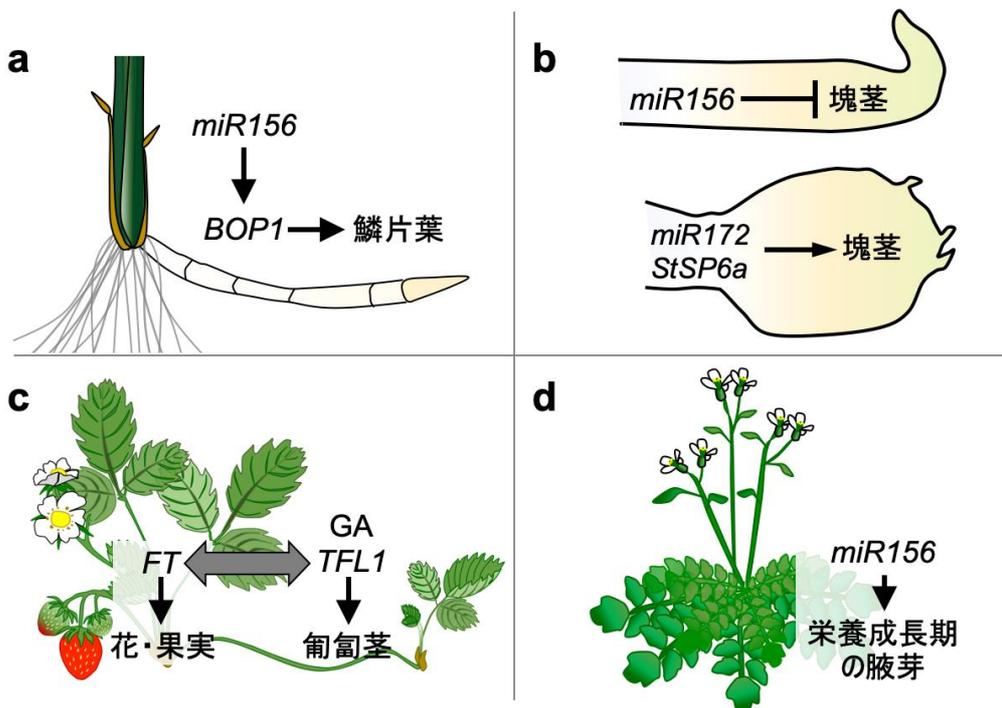


図 4. 栄養繁殖器官の発達および多年生に関わる miRNA や花成因子を介した栄養成長期の維持機構。

(a) *O. longistaminata* 地下茎の発達と miRNA の関わり。(b) ジャガイモ塊茎発達に関わる miRNA と FT パラログの *StSP6a*。(c) 2 倍体イチゴ *Fragaria vesca* 匍匐枝発達に関わる因子。(d) 多年生植物 *Cardamine flexuosa* における *miR156* を介した栄養成長状態の腋芽の維持。

6. 地下茎で増えるイネの将来展望

イネといえば 3 大穀物の 1 つであるが、地下茎で増えるイネは農業に役立つのだろうか？

地下茎で増殖する植物はタケやシバに代表されるように、駆除の難しい雑草というイメージがあるかもしれない。なぜなら地下茎には沢山の腋芽があり、その殆どは休眠状態だが、地上部の刈り込みなどによって休眠が打破されれば、地下茎として伸長し増殖するからだ。また、タケの地下茎が人家の床下を掘り進み、家を破壊するなど、人間にとっては不利益を

もたらすような報道もある。しかし、これら地下茎は栄養繁殖という性質と多年生という性質を併せもつ。現在の農業においては、より少ない資源での作物生産や土壌の健全状態の維持が課題とされており、作物の多年生化はその解決策の1つとして重要視されてきた。昨年、*O. sativa*と*O. longistaminata*の交雑後代において、短い地下茎を持ち、多年生の形質を維持しつつも種子収量を維持した系統（多年生イネ）が報告された(Zhang et al. 2022b)。毎年田植えの必要がある一年生イネでは、田植えのたびに労力が必要であったのに対し、多年生イネは一度田植えをすれば、出穂・登熟した種子（を含む地上茎）を刈り取ることで地下茎腋芽から新たな地上茎が成長し、再度田植えをする必要がなく、4年間で8回連続の収穫が可能であった。また、面積あたりの収量は、一年生イネでは平均 6.7 Mg/ha、多年生イネでは平均 6.8 Mg/haであった。このことは多年生イネを植えることによって、農家の労働力を削減しつつ、収量は維持・向上できることを示している。一方この論文の中でZhangらは、多年生イネを選抜する過程で花粉稔性や結実率の高いものを選抜していくと、地下茎の数は減少し、地下茎の長さは短くなることを報告している(Zhang et al. 2022b)。項目5でも触れたように、一個体の中で栄養成長に寄与する器官と生殖成長に寄与する器官の間にはトレードオフが存在し、多年生イネではそのバランスがギリギリ保たれていると見なせる。そのため、種子を収穫する作物種においては、栄養成長に寄与する器官の発達は種子の収量減少につながるとして、地下茎を導入するような試みはこれまであまりなされてこなかった。しかし、Zhangらの研究により収量と地下茎性、ひいては多年生の維持が可能であることが示された。まだ一報のみの報告ではあるが、この論文を皮切りに多くの作物の地下茎化および多年生化による収量増産（もしくは維持）の報告が相次げば、地下茎を利用した新しい多年生作物による農業革新が起きるかもしれない。

地下茎形成は複雑な分子機構によって制御されていると考えられ、それを紐解くことは容易ではない。しかし、地下茎形成に関わる遺伝子を明らかにすることは植物の発生と進化に関する基礎知識を向上させるだけでなく、植物に多年生形質を付与し、生産性を高められる可能性がある。ゲノム解析やオミクス解析にあわせて、形質転換系の確立を行うことで、栄養繁殖形質に関わる形態形成、発達、生理、生態に関わる分子レベルでの研究が発展することが期待される。

謝辞

本稿に述べた研究の一部は平成25年度～平成30年度において科学技術振興機構、戦略的創造研究推進事業（CREST）「二酸化炭素資源化を目指した植物の物質生産力強化と生産物活用のための基盤技術の創出」における研究課題「作物の地下茎による栄養繁殖化に向けた基盤技術の開発（芦荻基行代表）」に支援していただき、達成することができた。CRESTメンバーとの議論を通じて、多くの着想や課題解決に至ったことから、ここに感謝の意を表す。また、遺伝学的解析においては山本英司博士、古田智敬博士、丹羽千紘修士の多大なるお力添えをいただいた。本稿の作成にあたっては芦荻基行博士、別所-上原学博士から多くのコメントをいただいた。この場を借りて、心より感謝申し上げる。

引用文献

- Abdullah M, Okemo P, Furtado A, Henry R (2022) Potential of Genome Editing to Capture Diversity From Australian Wild Rice Relatives. *Front Genome Ed* 4:875243. doi.org/10.3389/fgeed.2022.875243
- Almeida JAS de, Kascheres C, Pereira M de FDA (2005) Ethylene and abscisic acid in the control of development of the rhizome of *Kohleria eriantha* (Benth.) Hanst. (Gesneriaceae). *Braz J Plant Physiol* 17:391–399. doi.org/10.1590/S1677-04202005000400007
- Araki KS, Nagano AJ, Nakano RT, et al (2020) Characterization of rhizome transcriptome and identification of a rhizomatous ER body in the clonal plant *Cardamine leucantha*. *Sci Rep* 10:13291. doi.org/10.1038/s41598-020-69941-9
- Balbuena TS, He R, Salvato F, et al (2012) Large-Scale Proteome Comparative Analysis of Developing Rhizomes of the Ancient Vascular Plant *Equisetum Hyemale*. *Front Plant Sci* 3:. doi.org/10.3389/fpls.2012.00131
- Bessho-Uehara K, Nugroho JE, Kondo H, et al (2019) Correction to: Sucrose affects the developmental transition of rhizomes in *Oryza longistaminata*. *J Plant Res* 132:569–569. doi.org/10.1007/s10265-019-01112-y
- Bhogale S, Mahajan AS, Natarajan B, et al (2014) *MicroRNA156*: A Potential Graft-Transmissible MicroRNA That Modulates Plant Architecture and Tuberization in *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*. *Plant Physiology* 164:1011–1027. doi.org/10.1104/pp.113.230714
- Drzewiecka K, Mleczek M (2017) Salicylic acid accumulation as a result of Cu, Zn, Cd and Pb interactions in common reed (*Phragmites australis*) growing in natural ecosystems. *Acta Physiol Plant* 39:182. doi.org/10.1007/s11738-017-2480-z
- Guttridge CG, Thompson PA (1964) The Effect of Gibberellins on Growth and Flowering of *Fragaria* and *Duchesnea*. *J Exp Bot* 15:631–646. doi.org/10.1093/jxb/15.3.631
- He R, Kim M-J, Nelson W, et al (2012) Next-generation sequencing-based transcriptomic and proteomic analysis of the common reed, *Phragmites australis* (Poaceae), reveals genes involved in invasiveness and rhizome specificity. *American Journal of Botany* 99:232–247. doi.org/10.3732/ajb.1100429
- He R, Salvato F, Park J-J, et al (2014) A systems-wide comparison of red rice (*Oryza longistaminata*) tissues identifies rhizome specific genes and proteins that are targets for cultivated rice improvement. *BMC Plant Biol* 14:46. doi.org/10.1186/1471-2229-14-46
- Higashiyama T, Yabe S, Sasaki N, et al (2001) Pollen Tube Attraction by the Synergid Cell. *Science* 293:1480–1483. doi.org/10.1126/science.1062429
- Hu F, Wang D, Zhao X, et al (2011) Identification of rhizome-specific genes by genome-wide differential expression Analysis in *Oryza longistaminata*. *BMC Plant Biol* 11:18. doi.org/10.1186/1471-2229-11-18

- Hu FY, Tao DY, Sacks E, et al (2003) Convergent evolution of perenniality in rice and sorghum. Proc Natl Acad Sci USA 100:4050–4054. doi.org/10.1073/pnas.0630531100
- Jang CS, Kamps TL, Skinner DN, et al (2006) Functional Classification, Genomic Organization, Putatively cis-Acting Regulatory Elements, and Relationship to Quantitative Trait Loci, of Sorghum Genes with Rhizome-Enriched Expression. Plant Physiol 142:1148–1159. doi.org/10.1104/pp.106.082891
- Kajiya-Kanegae H, Ohyanagi H, Ebata T, et al (2021) OryzaGenome2.1: Database of Diverse Genotypes in Wild Oryza Species. Rice 14:24. doi.org/10.1186/s12284-021-00468-x
- Kawai M, Tabata R, Ohashi M, et al (2022) Regulation of ammonium acquisition and use in *Oryza longistaminata* ramets under nitrogen source heterogeneity. Plant Physiology kiac025. doi.org/10.1093/plphys/kiac025
- Li W, Zhang Q, Zhu T, et al (2020) Draft genomes of two outcrossing wild rice, *Oryza rufipogon* and *O. longistaminata*, reveal genomic features associated with mating-system evolution. Plant Direct 4:. doi.org/10.1002/pld3.232
- Li W, Zhang S, Huang G, et al (2022) A Genetic Network Underlying Rhizome Development in *Oryza longistaminata*. Front Plant Sci 13:866165. doi.org/10.3389/fpls.2022.866165
- Ma X, Xu Q, Meyer WA, Huang B (2016) Hormone regulation of rhizome development in tall fescue (*Festuca arundinacea*) associated with proteomic changes controlling respiratory and amino acid metabolism. Ann Bot 118:481–494. doi.org/10.1093/aob/mcw120
- Martin A, Adam H, Díaz-Mendoza M, et al (2009) Graft-transmissible induction of potato tuberization by the microRNA *miR172*. Development 136:2873–2881. doi.org/10.1242/dev.031658
- Masuda J, Ozaki Y, Okubo H (2007) Rhizome transition to storage organ is under phytochrome control in lotus (*Nelumbo nucifera*). Planta 226:909–915. doi.org/10.1007/s00425-007-0536-9
- McDowell ET, Gang DR (2013) A Dynamic Model for Phytohormone Control of Rhizome Growth and Development. In: Gang DR (ed) Phytochemicals, Plant Growth, and the Environment. Springer New York, New York, NY, pp 143–165
- McIntyre GI (1967) ENVIRONMENTAL CONTROL OF BUD AND RHIZOME DEVELOPMENT IN THE SEEDLING OF *AGROPYRON REPENS* L. BEAUV. Can J Bot 45:1315–1326. doi.org/10.1139/b67-139
- McIntyre GI (1970) Studies on bud development in the rhizome of *Agropyron repens*. 1. The influence of temperature, light intensity, and bud position on the pattern of development. Can J Bot 48:1903–1909. doi.org/10.1139/b70-279
- Nakayama H, Yamaguchi T, Tsukaya H (2012) Acquisition and Diversification of Cladodes: Leaf-Like Organs in the Genus *Asparagus*. Plant Cell 24:929–940. doi.org/10.1105/tpc.111.092924
- Nyahoza F, Marshall C, Sagar GR (1974) Some aspects of the physiology of the rhizomes of *Poa pratensis* L. Weed Res 14:329–336. doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01070.x

- Ogami T, Yasui H, Yoshimura A, Yamagata Y (2019) Identification of Anther Length QTL and Construction of Chromosome Segment Substitution Lines of *Oryza longistaminata*. *Plants* 8:388. doi.org/10.3390/plants8100388
- Okuda S, Tsutsui H, Shiina K, et al (2009) Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells. *Nature* 458:357–361. doi.org/10.1038/nature07882
- Reuscher S, Furuta T, Bessho-Uehara K, et al (2018) Assembling the genome of the African wild rice *Oryza longistaminata* by exploiting synteny in closely related *Oryza* species. *Commun Biol* 1:162. doi.org/10.1038/s42003-018-0171-y
- Sacks EJ, Dhanapala MP, Tao DY, et al (2006) Breeding for perennial growth and fertility in an *Oryza sativa*/*O. longistaminata* population. *Field Crops Research* 95:39–48. doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.021
- Salvato F, Balbuena TS, Nelson W, et al (2015) Comparative Proteomic Analysis of Developing Rhizomes of the Ancient Vascular Plant *Equisetum hyemale* and Different Monocot Species. *J Proteome Res* 14:1779–1791. doi.org/10.1021/pr501157w
- Sato Y, Tsuda K, Yamagata Y, et al (2021) Collection, preservation and distribution of *Oryza* genetic resources by the National Bioresource Project RICE (NBRP-RICE). *Breed Sci* 71:291–298. doi.org/10.1270/jsbbs.21005
- Shibasaki K, Takebayashi A, Makita N, et al (2021) Nitrogen Nutrition Promotes Rhizome Bud Outgrowth via Regulation of Cytokinin Biosynthesis Genes and an *Oryza longistaminata* Ortholog of FINE CULM 1. *Front Plant Sci* 12:670101. doi.org/10.3389/fpls.2021.670101
- Susaki D, Izumi R, Oi T, et al (2022) F-actin regulates the polarized secretion of pollen tube attractants in *Arabidopsis* synergid cells. *The Plant Cell* koac371. doi.org/10.1093/plcell/koac371
- Takeuchi H, Higashiyama T (2016) Tip-localized receptors control pollen tube growth and LURE sensing in *Arabidopsis*. *Nature* 531:245–248. doi.org/10.1038/nature17413
- Tao D, Hu F, Yang Y, et al (2008) A rhizomatous individual obtained from interspecific BC₁F₁ progenies between *Oryza sativa* and *O. longistaminata*. pp 151–152
- Tenreira T, Lange MJP, Lange T, et al (2017) A Specific Gibberellin 20-Oxidase Dictates the Flowering-Runnering Decision in Diploid Strawberry. *Plant Cell* 29:2168–2182. doi.org/10.1105/tpc.16.00949
- Teo C-J, Takahashi K, Shimizu K, et al (2016) Potato Tuber Induction is Regulated by Interactions Between Components of a Tubergen Complex. *Plant Cell Physiol* pcw197. doi.org/10.1093/pcp/pcw197
- Toriba T, Tokunaga H, Nagasawa K, et al (2020) Suppression of Leaf Blade Development by BLADE-ON-PETIOLE Orthologs Is a Common Strategy for Underground Rhizome Growth. *Current Biology* 30:509-516.e3. doi.org/10.1016/j.cub.2019.11.055

- Toriba T, Tokunaga H, Shiga T, et al (2019) BLADE-ON-PETIOLE genes temporally and developmentally regulate the sheath to blade ratio of rice leaves. *Nat Commun* 10:619. doi.org/10.1038/s41467-019-08479-5
- Wang K, Peng H, Lin E, et al (2010) Identification of genes related to the development of bamboo rhizome bud. *Journal of Experimental Botany* 61:551–561. doi.org/10.1093/jxb/erp334
- Willemoës JG, Beltrano J, Montaldi ER (1987) Stolon differentiation in *Cynodon dactylon* (L.) pers. mediated by phytochrome. *Environmental and Experimental Botany* 27:15–20. doi.org/10.1016/0098-8472(87)90051-7
- Wu G, Park MY, Conway SR, et al (2009) The Sequential Action of miR156 and miR172 Regulates Developmental Timing in *Arabidopsis*. *Cell* 138:750–759. doi.org/10.1016/j.cell.2009.06.031
- Xiang Z, Chen Y, Chen Y, et al (2022) Agrobacterium-Mediated High-Efficiency Genetic Transformation and Genome Editing of Chaling Common Wild Rice (*Oryza rufipogon* Griff.) Using Scutellum Tissue of Embryos in Mature Seeds. *Front Plant Sci* 13:849666. doi.org/10.3389/fpls.2022.849666
- Yoshida A, Terada Y, Toriba T, et al (2016) Analysis of Rhizome Development in *Oryza longistaminata*, a Wild Rice Species. *Plant Cell Physiol* 57:2213–2220. doi.org/10.1093/pcp/pcw138
- Yu H, Lin T, Meng X, et al (2021) A route to de novo domestication of wild allotetraploid rice. *Cell* 184:1156–1170.e14. doi.org/10.1016/j.cell.2021.01.013
- Zhang J, Zeng P, Yu H, et al (2022a) Protocol for genome editing in wild allotetraploid rice *Oryza alta*. *STAR Protocols* 3:101789. doi.org/10.1016/j.xpro.2022.101789
- Zhang S, Huang G, Zhang Y, et al (2022b) Sustained productivity and agronomic potential of perennial rice. *Nat Sustain* 6:28–38. doi.org/10.1038/s41893-022-00997-3
- Zhang T, Zhao X, Wang W, et al (2014) Deep transcriptome sequencing of rhizome and aerial-shoot in *Sorghum propinquum*. *Plant Mol Biol* 84:315–327. doi.org/10.1007/s11103-013-0135-z
- Zhang Y, Zhang S, Liu H, et al (2015) Genome and Comparative Transcriptomics of African Wild Rice *Oryza longistaminata* Provide Insights into Molecular Mechanism of Rhizomatousness and Self-Incompatibility. *Molecular Plant* 8:1683–1686. doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.006
- Zhou C-M, Zhang T-Q, Wang X, et al (2013) Molecular Basis of Age-Dependent Vernalization in *Cardamine flexuosa*. *Science* 340:1097–1100. doi.org/10.1126/science.1234340
- Zhu Q-H, Helliwell CA (2011) Regulation of flowering time and floral patterning by miR172. *Journal of Experimental Botany* 62:487–495. doi.org/10.1093/jxb/erq295