

植物が春を認識して開花期間を決める仕組み

西尾 治幾

自然環境において、環境要因は一年を通して複雑に変動している。特に春は、短期的な気温の変動が激しい季節である。しかし、多くの植物が気温変動に惑わされずに、春の適切な期間開花する。植物は、春を認識して開花期間を決めるために、どのような仕組みを用いているのだろうか。

一年草のモデル植物であるシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) では、複数の花成誘導メカニズムが知られている。中でも春化応答は、植物による春の認識と密接に関わる仕組みである。春化応答の鍵となる遺伝子の一つが、花成抑制因子である *FLOWERING LOCUS C (FLC)* である^{1,2)}。植物が低温を経験する前は、FLCタンパク質が、花成促進因子 *FLOWERING LOCUS T (FT)* のプロモーターに結合し、FTの発現を抑えている¹⁾。ところが、植物に長期間の低温処理（春化处理）を施すと、FLC発現が低くなり、FTの発現および花成が可能となる¹⁾。この低温によるFLCの発現抑制は、ヒストンタンパク質の化学修飾（ヒストン修飾）による制御を伴う^{1,2)}。ヒストン修飾は活性化型と抑制型をとり、そのバランスがFLCの働きを決める。植物を暖温で育てている間は、FLCの転写開始点（TSS）周辺に活性化型ヒストン修飾が蓄積し、FLCが活発に発現している^{1,2)}。ところが、植物を長期間の低温にさらすと、FLCの3'末端から *COOLAIR* と呼ばれるアンチセンスRNAが発現し、FLCの発現が抑制される^{1,2)}。また、低温期間に比例して、FLCのTSS周辺に抑制型ヒストン修飾が徐々に蓄積する^{1,2)}。その後、暖温に戻すと、抑制型ヒストン修飾がFLC領域全

体に広がり、FLCの抑制状態が維持され、長日条件下においてFT発現および花成が誘導される^{1,2)}。

一年草のシロイヌナズナは、生殖に全資源を投資し、枯死する。一方、多年草では、生殖後も生育するため、花成誘導と同時に、花成後に再び栄養成長に戻るための仕組みが働き出す。具体的には、FLCが再活性化し、FT発現および花成の抑制が再開する。たとえば、ヨーロッパの高山地帯に生育する多年草 *Arabis alpina* では、植物を長期低温から暖温に戻すことで、FLCオルソログである *PEP1* の発現抑制および抑制型ヒストン修飾の蓄積がリセットされる³⁾。日本に自生するシロイヌナズナ属の多年草ハクサンハタザオ (*Arabidopsis halleri subsp. gemmifera*) でも、FLCオルソログ *AhgFLC* の低温による発現抑制は一過的である^{4,5)}。

冒頭で述べたように、自然環境において、春は気温変動が激しく、暖温と低温の両方が存在する。したがって、春における低温は、多年草のFLC発現を抑え、再活性化を妨げるように思われる。ところが実際には、ハクサンハタザオの自然集団における研究から、*AhgFLC* は春の低温に応答せず、不可逆的に再活性化されることがわかっている（図1a, b)⁵⁾。これは、冬から春にかけて *AhgFLC* 領域全体に蓄積した抑制型ヒストン修飾が、低温に応答するアンチセンスRNAである *AhgCOOLAIR* の発現を抑制していることが原因のようである（図1c)⁵⁾。この仕組みにより、ハクサンハタザオは、春に花を咲かせつつ、同時に栄養成長に戻る準備をし、開花期間を決めていると考えられる。

自然環境は複雑であるため、実験室環境で再現することは困難である。ハクサンハタザオ *AhgFLC* の研究のように、生物進化の過程で作られた遺伝子の働きを自然環境で解析する試みは、工場で作られた新製品を実際の使用状況で検証する過程に似ている。その成果の一つとして、植物が複雑に変動する環境に惑わされずに、春を認識する仕組みが明らかになりつつある。

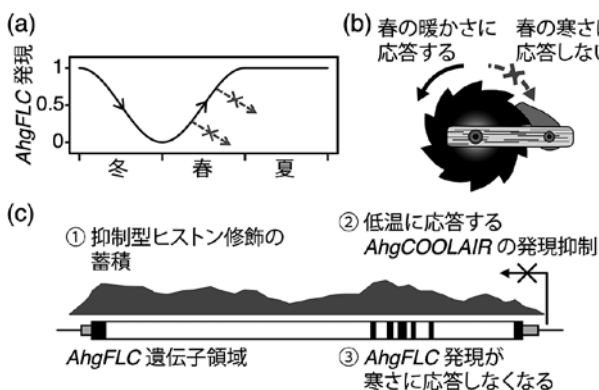


図1. (a) *AhgFLC*発現の季節変化の模式図。春の発現上昇時は不可逆的となる。(b) 春の不可逆的制御の概念図。ラチェット歯車のように逆行しない。(c) 植物が春の寒さに応答しなくなる仕組み。遺伝子上の山は、抑制型ヒストン修飾の量を示している。

- 1) Amasino, R. M. and Michaels, S. D.: *Plant Physiol.*, **154**, 516 (2010).
- 2) Whittaker, C. and Dean, C.: *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.*, **33**, 555 (2017).
- 3) Wang, R. et al.: *Nature*, **459**, 423 (2009).
- 4) Aikawa, S. et al.: *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **107**, 11632 (2010).
- 5) Nishio, H. et al.: *Nat. Commun.*, **11**, 2065 (2020).