【解説】

植物の根毛を作る遺伝子の働き

根毛・非根毛型を決めるしくみの遺伝的解析

富永るみ

植物は、動物のように餌を探しに出かけたり、より良い環境を求めて移動したりできない。そのため、細胞の形や機能を大胆に変えるしくみを備えることで、柔軟に環境に適応し、繁栄してきた。表皮細胞は、植物が外界に接する最前線であるため、環境に応じて特殊な器官を形成するような進化を遂げている。たとえば根毛は、根の表皮細胞の一部が外側に伸長して形成された器官であり、土中からの水分や養分の吸収に重要な役割を果たす。根毛形成を制御できれば、農作物への波及効果も期待される。本稿では、表皮細胞分化にかかわる遺伝子 *CPC* の機能を中心に、これまでに明らかにされてきた根毛・非根毛型を決めるしくみについて解説する。

根毛細胞と非根毛細胞

植物は、土中から水分や養分を効率良く吸収する能力を進化させることで、さまざまな環境に適応し生き延びてきた。ほとんどの植物の根の表面には、うぶ毛のような根毛が生えている。根毛は、根の表皮細胞の一部が突出して形成された器官であり、根の表面積を大きくすることで水分・養分の吸収効果を上げる。また、植物体の

支持や地上部の成長においても重要な役割を果たす⁽¹⁾。維管束植物の根毛形成パターンは、以下の3つのタイプに分けられる。根のすべての表皮細胞から、ランダムに根毛が形成されるタイプ (Type 1)、根毛細胞と非根毛細胞が縦横交互に市松模様のように形成されるタイプ (Type 2)、根毛細胞列と非根毛細胞列が主根の軸に沿って交互にストライプ状に形成されるタイプ (Type 3)、の3つである⁽²⁾。モデル植物のシロイヌナズナは Type 3 に属し、根毛細胞列と非根毛細胞列がストライプ状に規則的に配置され、通常、根の横断面に8個の根毛細胞が形成される (図1)。根端分裂組織で生じた若い表皮細胞が、根毛細胞に分化するか非根毛細胞に分化するかの運命は、1層内側にある皮層細胞との位置関係により決定される。皮層細胞同士のつながり目の外側に位置する表皮細胞、つまり、2つの皮層細胞に接する表皮細胞は根毛細胞に分化し、一つの皮層細胞にしか接していない表皮細胞は非根毛細胞に分化する⁽³⁾ (図1)。規則的な根毛・非根毛細胞形成パターンが壊れ、通常よりも根毛が多くなったり少なくなったりしたシロイヌナズナ突然変異体を解析することにより、次々と根毛分化関連遺伝子が明らかにされてきた。ここで言う突然変異体と

Plant Root Hair Cell Differentiation: Hair Cell and Hairless Cell Fates are Genetically Determined
Rumi TOMINAGA, 広島大学大学院生物圏科学研究科

◇◇◇ コ ラ ム ◇◇◇

植物の葉や茎に生えているトライコームは、そのトゲトゲした形によって、害虫から植物体を守る役割を果たしている。実際に、トライコームのないシロイヌナズナ突然変異体の葉は、野生型の葉よりも昆虫に食べられやすくなる。また、葉をかじられるなどの損傷を受けたシロイヌナズナは、その後に生えてくる葉により多くのトライコームを作ることが知られている。

トマトの葉や茎の表面にも、うぶ毛のようなトライコームがびっしりと生えている。乾燥した過酷な地域で栽培される種類のトマトのトライコームには、強い日差しや乾燥から身を守る日傘のような役目もある。ふさふさとしたトライコームによって、紫外線による細胞の損傷や、表皮からの水分蒸発を防いでいる。トマトには、タイプⅠ～Ⅶの7種類ものトライコームが生えている（コラム図）。過酷な環境から身を守るため、あるいは病害虫への抵抗のため、多くの異なる形状のトライコームを発達させたと考えられる。シロイヌナズナのトライコームは一つの細胞からできているが、トマトのトライコームはどれも多細胞からできている。大きくて長いタイプⅠとⅡ、中くらいのサイズのタイプⅢとⅣ、細長いトゲ状のタイプⅤ、やや小型のタイプⅥ、さらに小型のタイプⅦがトマトの葉や茎に混在している。タイプⅠ、Ⅳ、ⅥとⅦは、先端に腺性の細胞をもっている。この腺細胞内には、テルペンなどの二次代謝産物が含まれて

おり、トマト独特の香りの元となるとともに、病害虫を寄せつけない効果をもたらす。7種類のトライコームタイプの中では、タイプⅥの割合が最も高く、腺細胞内の化学物質の効果により高い防虫・抗菌機能を発揮しているようだ。このようにしてトマトは、いろいろなサイズや腺性のトライコームを装備することで、環境や病害虫からの攻撃に対抗していると考えられる。トライコームの機能に着目した研究を進めることで、過酷な環境での栽培や減農薬栽培に有利な作物の作出が実現するかもしれない。

は、遺伝子に変異が起きた（遺伝子が壊れた）ため、表現型が変化した個体のことである。

根毛分化を制御する転写因子複合体

野生型のシロイヌナズナに比べ、極端に根毛が少ない突然変異体が見つかり、「気まぐれ」にしか根毛を作らないという意味で、*caprice* (*cpc*) 突然変異体と名づけられた（図2）。ちなみにシロイヌナズナでは、突然変異体名は斜体小文字3文字表記（*cpc*）、遺伝子名は斜体大文字3文字表記（*CPC*）、タンパク質はノーマル大文字3文字表記（CPC）で表す決まりなので、以下はこのルールに従って表記する。根毛が少ない*cpc*突然変異体の原因遺伝子は、94アミノ酸からなるMyb転写因子をコードしていた。転写因子とは、文字どおり対象となる遺伝子の転写活性化、あるいは不活性化を制御する、細胞分化にとって重要な因子である。この*CPC*遺伝子をシロイヌナズナ中で過剰に発現させると、野生型の倍以上の根毛を形成した⁽⁴⁾（図2）。過剰発現体の作成は遺伝

図1 ■ シロイヌナズナの根の横断面

2つの皮層細胞（灰色）に接する表皮細胞（黒）は根毛細胞に、それ以外の表皮細胞（白）は非根毛細胞に分化する。

子機能を調べる際によく使われる手法であり、カリフラワーモザイクウィルスの35Sなどの強力なプロモーターを利用し、目的の遺伝子を植物体で過剰に発現させたも

野生型

cpc 突然変異体

CPC 過剰発現体

図2 ■ シロイヌナズナの根毛形成パターン

野生型に比べ、*cpc* 突然変異体は根毛が少なく、CPC 過剰発現体は根毛が多い。

図3 ■ 根毛・非根毛細胞における転写因子の働き

非根毛細胞では WER と GL3 を含む転写因子複合体が *GL2* 遺伝子のプロモーターに結合し、*GL2* の転写を活性化するため非根毛細胞が形成される。CPC は非根毛細胞から根毛細胞に移行し、GL3 と複合体を形成する。その結果 *GL2* は発現せず、根毛が形成される。

のである。CPC 遺伝子が壊れた *cpc* 突然変異体では根毛が減り、逆に CPC 遺伝子過剰発現体では根毛が増えたことから、CPC が根毛を作るための遺伝子であることが明らかになった。

一方、根毛の多い突然変異体として、*werewolf* (*wer*), *glabra2* (*gl2*), *glabra3* (*gl3*) 突然変異体などが単離されている。*wer* 突然変異体の原因遺伝子である WER は、2つの連続して並んだ Myb リピートをもつ R2R3-Myb 転写因子をコードしていた。WER は、bHLH 型タンパク質である GL3 とタンパク質間相互作用により Myb-bHLH 転写因子複合体を形成し、下流の *GL2* 遺伝子の転写を活性化する (図3)。*GL2* 遺伝子はホメオドメイン型転写因子をコードしており、非根毛細胞においてさらに下流の根毛形成関連遺伝子群の発現を制御し、根毛の形成を抑制する。CPC は WER の一部とよく似た配列をもっており、CPC が WER の代わりに GL3 とくっついて Myb-bHLH 転写因子複合体を形成すると、*GL2* 遺伝子のプロモーターに結合できず、*GL2* が発現しないため根毛が形成されることになる⁽⁵⁾ (図3)。

CPC タンパク質アミノ酸配列のほとんどの部分を占める R3-Myb 領域は、R2R3-Myb である WER タンパク

図4 ■ WER から CPC への進化モデル

WER の R3 領域が、アミノ酸置換や、R2 領域の欠失などにより、根毛形促進機能を獲得し、CPC に進化したと考えられる。

質の R3-Myb 領域のアミノ酸配列とよく似ている。そこで、CPC と WER の機能の違いが、どのアミノ酸の違いに由来するのかを明らかにするために、お互いの R3-Myb 領域の全部または一部を入れ替えたキメラを作成し、根毛形成における作用を調べた。その結果、WER は僅かなアミノ酸配列の置換でも本来の根毛形成抑制機能を失うのに対し、CPC は、R3-Myb 領域全体を WER の配列に入れ替えても CPC タンパク質として機能し、根毛形成を促進できることがわかった⁽⁶⁾。以上の結果などから、CPC は、WER がアミノ酸置換や R2-Myb 領域の欠失などにより *GL2* プロモーターへの結合能を失ったため、本来の WER とは逆の根毛形成促進という新機能を獲得したものであると推察された (図4)。つまり植物は、根毛をなくす働きをもつ R2R3-Myb 遺伝子 WER から、根毛を作る働きをもつ R3-Myb 遺伝子 CPC を進化させ、環境に応じて根毛の数を調節していると考えられる⁽⁶⁾。

CPC タンパク質の細胞間移行

CPC の解析を進めていくうちに、CPC タンパク質の興味深い性質が明らかになってきた。CPC タンパク質は、非根毛細胞から根毛細胞に細胞間移行して働いていた⁽⁷⁾。根毛を作る遺伝子である CPC は、当然、根毛細胞で転写、翻訳されて働いていると予想された。しかし CPC 遺伝子が発現している場所を、Promoter::GUS、

野生型

cpc cpl3 try 三重変異体

CPC 過剰発現体

図5 ■ シロイヌナズナのトライコーム形成パターン

CPCファミリーの三重変異体 (*cpc cpl3 try*) では、野生型に比べトライコームが多く形成される。逆にCPC過剰発現体では、トライコームが全くなくなる。

Promoter::GFPなどのレポーター遺伝子を使った実験や、*in situ* hybridizationによる転写産物の局在解析により調べると、CPCは非根毛細胞だけで発現していることがわかった⁽⁶⁾。一方、CPCタンパク質が存在する場所を、CPC-GFP融合タンパク質の局在や免疫染色法により調べると、CPCタンパク質は根毛細胞の核に存在することが確認された。これらのことから、CPCは、非根毛細胞で作られ、隣の根毛細胞の核まで移行して機能していることが示唆された⁽⁷⁾ (図3)。なぜCPCがわざわざ隣の細胞から移動して根毛を作るのかについては、今のところ明確な答えは出ていない。根毛細胞列と非根毛細胞列をくっきり正確に形成するためであろうと考えられているが、ほかの因子とのかかわりも含め、今後の研究の進展が待たれる。

CPCホモログ遺伝子の機能

CPCとよく似た配列をもつホモログ遺伝子として、CPCのほかに6つの遺伝子がシロイヌナズナで見ついている。これらのホモログ遺伝子の過剰発現体も、CPC遺伝子の過剰発現体 (図2) と同様に根毛が増えたので、CPCと似た根毛形成促進機能を保持していることが確認された。そのため、これらのホモログタンパク質もCPCと同様に非根毛細胞から根毛細胞に移行して働くと予想された。そこで最近筆者らは、CPCホモログの一つであるCPC-LIKE MYB3 (CPL3) の細胞間移行について調べた。CPL3は、表皮細胞の分化だけでなく、開花や核相の変化など多面的な影響を及ぼす遺伝子である⁽⁵⁾。CPL3を、CPCプロモーター制御下で非根毛細胞特異的に発現させたところ、CPL3タンパク質は非根毛細胞特異的に局在したので、CPL3は細胞間移行しないことが明らかになった⁽⁹⁾。残りの5つのCPCホモログ遺伝子についても、CPCと共通の機能を維持しつつ独自の機能を獲得した可能性があるが、予備実験などから、細胞間移行できるのは、CPCだけであることを示唆するデータを得ている。CPCがどのようなメカニズムで細胞間を移動しているのか、その詳細については、今のところ謎である。細胞間を移行して根毛を作る

CPCと、非根毛細胞にとどまるホモログが、実際にどのような役割を果たしているのかについても、今後の検討課題である。

トライコームの形成制御機構

ところで、根毛形成を制御するCPCやCPCホモログ遺伝子は、葉や茎の表皮細胞が分化してできるうぶ毛のような器官であるトライコーム (毛状突起) の形成も同時に制御している。トライコームは、害虫による食害、紫外線、乾燥などから植物体を守る役割を果たす。防虫・抗菌作用のある物質をトライコームに溜め込むことで身を守る植物もいる。ミントやホップの独特の匂い物質も、トライコームに蓄積する。綿の繊維は種子の表皮から生えたトライコームそのものである。近年「塩味のする野菜」として売り出されているアイスプラントは、葉のトライコームに塩分を溜め込んでいる。シロイヌナズナのトライコームは、葉の表皮細胞が突出し、1細胞で3本に枝分かれした角をもつ構造を作る。葉の表面にまばらに生え、通常、束になって形成されることはない。CPCファミリー遺伝子を同時に3つ壊した*cpc cpl3 try*三重変異体では、トライコームが増え、束状になったトライコームクラスターが形成される (図5)。興味深いことに、*cpc*突然変異体のように根毛が少なくなると、トライコームは多くなり、逆に、CPC過剰発現体のように根毛が多くなると、トライコームはなくなる傾向がある (図5)。これは、環境の変化に応じて、害虫から身を守るためのトライコームを重点的に作るか、あるいは水分や養分を吸収するための根毛を重点的に作るか、一つの遺伝子発現の変化により、限られた材料を有効に使って生き残ろうとする植物の戦略かもしれない。

おわりに

モデル植物シロイヌナズナで明らかにしたCPC遺伝子の機能を、農業作物へ応用することがこれからの課題である。筆者らはすでにトマトにおけるCPCホモログ遺伝子を同定し、解析に着手している⁽¹⁰⁾。シロイヌナ

ズナのCPC遺伝子をトマトで過剰発現しても、根毛やトライコームが変化しないことなどから、作物への応用展開は容易ではないと痛感している。将来的には、環境に応じた根毛やトライコーム形態をもつ作物の作出が期待される。

文献

- 1) N. Tanaka, M. Kato, R. Tomioka, R. Kurata, Y. Fukao, T. Aoyama & M. Maeshima: *J. Exp. Bot.*, **65**, 1497 (2014).
- 2) L. Dolan: *Ann. Bot. (Lond.)*, **77**, 547 (1996).
- 3) L. Dolan, C. M. Duckett, C. Grierson, P. Linstead, K. Schneider & E. Lawson: *Development*, **7120**, 2465 (1994).
- 4) T. Wada, T. Tachibana, Y. Shimura & K. Okada: *Science*, **277**, 1113 (1997).
- 5) R. Tominaga-Wada, T. Ishida & T. Wada: *Int. Rev. Cell Mol. Biol.*, **286**, 67 (2011).
- 6) R. Tominaga, M. Iwata, K. Okada & T. Wada: *Plant Cell*, **19**, 2264 (2007).
- 7) T. Kurata, T. Ishida, C. Kawabata-Awai, M. Noguchi, S. Hattori, R. Sano, R. Nagasaka, R. Tominaga, Y. Koshino-Kimura, T. Kato *et al.*: *Development*, **132**, 5387 (2005).
- 8) T. Wada, T. Kurata, R. Tominaga, Y. Koshino-Kimura, T. Tachibana, T. Goto, M. D. Marks, Y. Shimura & K. Oka-

da: *Development*, **129**, 5409 (2002).

- 9) R. Tominaga-Wada & T. Wada: *J. Plant Physiol.*, **199**, 111 (2016).
- 10) T. Wada, A. Kunihiro & R. Tominaga-Wada: *PLoS ONE*, **9**, e109093 (2014).

プロフィール

富永 るみ (Rumi TOMINAGA)

＜略歴＞1990年鹿児島大学理学部生物学科卒業／1992年同大学院修士課程修了／1996年広島大学大学院生物圏科学研究科博士後期課程修了／2001年京都大学大学院農学研究科博士後期課程修了／同年理化学研究所研究員／2008年基礎生物学研究所研究員／2010年宮崎大学IR推進機構特任助教／2013年広島大学大学院生物圏科学研究科講師、現在に至る＜研究テーマと抱負＞植物の表皮細胞分化のしくみを分子生物学および細胞生物学的手法により明らかにする。将来的には、根毛やトライコーム機能を強化した植物の作出を目指す

Copyright © 2017 公益社団法人日本農芸化学会
DOI: 10.1271/kagakutoseibutsu.55.333