

解 説**根の形づくりににおける根端分裂組織中心細胞の役割****森上 敦**

中部大学応用生物学部環境生物科学科

要 旨

根は地下にあり人目につかないこと、根を利用する作物が少ないことから、根の形成に関わる研究者の数は必ずしも多くはない。しかし、根の形作りの解析は、植物の養分吸収効率に関わる基本的な知識であるはずである。近年モデル植物シロイヌナズナの根の研究などにより、静止中心細胞の役割を中心として根の形作りに関する分子機構が少しずつ明らかにされてきた。そして、その知見は植物の地上部の形作りの研究にも役立つようになっている。

1. はじめに

根は植物の隠された部分であり、量的にも質的にも、その存在が十分に評価されているとは思えない。

量的な事で言えば、多くの場合その勢力がどれくらいかは余り知られていない。地上部に葉や茎が繁る場合、それと同程度に地下では根が張っていると言われている。

また、その生育状態が見えないので、花や葉のように形の美しさやおもしろさが観賞の対象とされてきたわけではなく、また植物分類の判別要素として解析されてきたわけでもない。食用・薬用となるニンジン・ダイコン・サツマイモの様な根菜類を除いて、一般的には根は、単に水や微量養分の吸収する器官として取り扱われてきた。

しかし「根本」という言葉が、「根」と元々根を意味する文字「本」を重ね合わせて「一番大切な大もと」の意味を持つ熟語となっているように、古より根には大切なものが存在すると、漠然と信じられてきたように思われる。

別に古代の慧眼に従ったわけではないだろうが、植物の根は、植物の発生・形づくりのメカニズムの基本要素を見いだすのに都合良い特徴を持っている。

本稿では、根のかたちのでき方について、根端分裂組織の核となる静止中心細胞に関する知見を主にまとめる。

2. 根端分裂組織の構造と静止中心

近年の根の形作りの研究は主にシロイヌナズナとよばれる植物を材料に研究が進展している。

モデル植物であるシロイヌナズナの根は、植物の組織としては非常に単純である。表皮・皮層・内皮・内鞘と呼ばれる細胞種に分化した細胞層は中心にある維管束組織の周りにそれぞれ一層しかない。各細胞層は、ほぼ一定数の細胞数から成り立っており、細胞は、どれも縦方向に整列した細胞列中に位置するため、その細胞

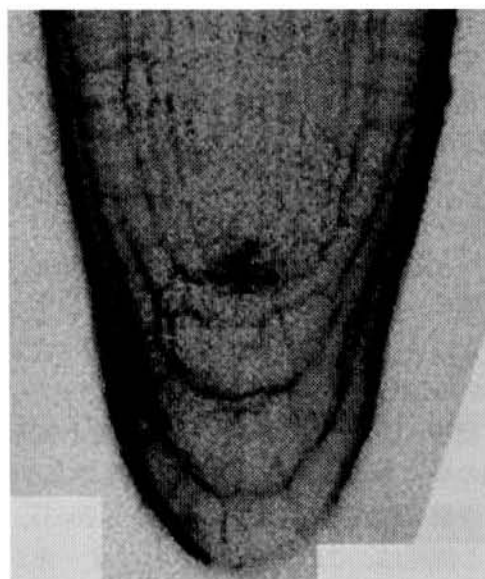


図1 シロイヌナズナ根端分裂組織

中央の黒い部分がAtQHB1::GFP遺伝子が発現する静止中心細胞

の系譜は容易に根の末端にある細胞群までたどることができる。すべての細胞系譜の終着点に位置するのが、各細胞層の始原細胞となる。これらの細胞群は盛んに細胞分裂を行い、根の組織に次々と新しい細胞を供給する役割を担っている。始原細胞群に取り囲まれた核となる位置に存在するのが静止中心と呼ばれる細胞である(図1, Dolan et al, 1993)。

3. 静止中心細胞の役割

静止中心細胞は、根端分裂組織の中心にあり、細胞分裂の速度が著しく遅い部分として最初に認められた。1950年代には、ラジオアイソトープ標識された核酸の取り込みが著しく低いことが確認されている(Clows, 1954)。高い分裂活性をもつ根端分裂組織内の中心に細胞分裂活性の低い細胞が存在することは奇異にも思われたが、分裂が止まっている細胞は放射線などによるDNA傷害に対して耐性が強いと考えられることから、静止中心の細胞は始原細胞が傷害を受けたさいの細胞の供給源と考えられてきた。

ただし、現在では、静止中心細胞の役割はそれにとどまらず、始原細胞群を正しく配置するための土台として機能しているのではないかと考えられている。土台が次々と分裂して形を変えたのでは、始原細胞の配置も刻々と変わることになり、安定して根の形態を作り続けることが難しいからである(van den Verg et al, 1998)。

さらにレーザーを用いた巧妙な細胞破壊の実験により、静止中心は、接触する始原細胞群を未分化状態に保ち、動物の幹細胞の様に次々と細胞分裂を繰り返す状態を継続させる働きを持つことが明らかになっている(van den Berg et al, 1997)。

このように静止中心細胞は根端分裂組織の中でも特別な機能を担っているが、その特別な機能をもつ分化状態は、細胞系譜によって決定されているわけでは無い。植物の中軸を下方に向かう植物ホルモン(オーキシン)の流れは植物組織の中にあたかも座標軸があるかのように、位置情報を形成する(Benkova et al, 2003)。静止中心細胞は、この位置情報の中でオーキシンの濃度が最大値となる細胞(根冠始原細胞)のすぐ上部に形成される(Sabatini et al, 1999)。このような形で静止中心は決定されるため、オ

ーキシンの流動を阻害する薬剤などによる処理などにより静止中心の位置は容易に移動することがある。

4. 静止中心細胞内で働く遺伝子

静止中心細胞では、アスコルビン酸酸化酵素の活性が高いことが示されている(Jiang et al, 2003)。この現象は、*Root meristem less* 変異株の解析により示されたように、その分裂活性を保つためには根端組織の細胞内に還元性物質の蓄積が必要なことと関連しているかもしれない(Vernoux et al, 2000)。

静止中心細胞の機能を作り出す遺伝子の候補として、いくつかの転写因子が同定されている。*Scarecrow (SCR)* 遺伝子は、内皮形成に必要な遺伝子として同定された遺伝子であるが、この遺伝子は静止中心細胞でも発現して、その機能の一端を担っているようである。またわれわれは、根特異的発現をするホメオボックス様遺伝子の解析から、静止中心特異的に発現する*QHB1* 遺伝子を見いだしている(Kamiya et al, 2003)。この遺伝子は胚発生の初期から根の原基となる領域で発現が行われることから、根の形成に必須の遺伝子と考えられる。イネではこの遺伝子を異所的に過剰発現すると、冠根の形成が阻害される。*QHB1* 遺伝子の構造は、茎頂分裂組織の中心細胞形成に関わる*WUSCHEL* 遺伝子に非常によく似た構造をもつことから、茎頂分裂組織と根端分裂組織の構築が非常によく似たシステムをもつことを示唆していて興味深い。

5. 静止中心細胞が組織学的に明白でない変異株

植物の根の構造は多様である。シロイヌナズナやイネの根は始原細胞が層状構造をもつ閉鎖型分裂組織と呼ばれる構造をしているが、エンドウの様に根端分裂組織が明白な層構造を持たず静止中心が存在しない開放型分裂組織を持つ植物の根も存在する。成長途上で閉鎖型分裂組織から開放型分裂組織に変わる植物もある。2種類の組織構造については、将来的には統合した理解をめざす必要があるが、現時点では植物種ごとの解析が進められている。

解析が進む閉鎖型分裂組織を持つタイプのシロイヌナズナなどのいくつかの植物において、静止中心細胞の形成機能および機能解明には、

変異株を用いた遺伝学的な解析が有効である。

静止中心細胞がはっきりと識別できなくなる変異株は、発芽後の根の伸長がほとんど起こらないタイプのものと、明白な静止中心細胞が識別できないが、根の伸長はゆっくりと続くタイプとに分けられる。

前者の変異株としては、*hobbi* (*hbt*) 変異株がある。この*hbt*変異株は、胚発生は完了するが、発芽した幼根の伸長が起こらない。その根端組織の構造を調べると、静止中心の特徴を示す細胞が見られなくなっていた。この変異の原因遺伝子は分裂酵母で細胞分裂の進行に関わるCDC27に構造上よく似た遺伝子である (Blilow et al, 2002)。このことは、静止中心の維持と分裂活性の維持に関連があることを示すと考えられる。

後者の変異株として、常時では無いにしろ、細胞列が乱れて明白な細胞層構造が根端分裂組織に見られない変異株群が存在する。このタイプの変異株は、根端分裂組織ばかりでなく茎頂分裂組織にも形態的異常が見られるものが多く、細胞分裂機構の側面から、根の構築に関する知見をもたらすものと思われる。

tonneau (*ton*) 変異株は、細胞分裂面形成に欠損があり、個々の細胞の形態が異常になるばかりでなく、細胞層が増加している変異株である (Traas et al, 1995)。この変異株は、根・茎・葉・花といった全ての器官は形成することができることから、少なくとも外見的に静止中心を核とした細胞の層構造が壊されても最低限の植物としての営みは維持することができるようである。

fasciata (*fas*) 変異株は、地上部が高頻度で帯化を引き起こす変異株として単離された変異株であるが、根の構造にも異常が見られている。内皮特異的に発現するSCR::GFPマーカー遺伝子の発現が乱れることから、分化状態の維持の機構に問題があると解釈されている。原因遺伝子はクロマチン重合因子のサブユニット遺伝子であり、エピジェネティックな機構が関わっている可能性があるが、まだ詳細はわかっていないことが多い (Kaya et al, 2001)。

6. 根端分裂組織の細胞列が乱れる *tonsoku* 変異株

tonsoku (*tsk*) 変異株は、変異株解析の初期に根の先端が割れて、あたかも豚足の様な形状の根になっていた事から名付けられた変異株である (Suzuki et al, 2004)。この変異株は外見的には根の成長が遅い事など全般的に*fas*変異株に似た特徴を持つ。根の内部構造を調べると、しばしば細胞分裂の方向に異常が見られるなどにより、細胞の配置が乱れていた (図2)。そのため、この変異株の根では細胞列をたどることによって静止中心細胞を同定することはできない。また*fas*変異株同様に、SCR::GFPマーカー遺伝子の発現が乱れるばかりでなく、静止中心細胞に特異的に発現するQC46マーカーの発現が広く拡がるなど、細胞分化状態の異常が検出される。原因遺伝子は、1300アミノ酸残基ほどの比較的大きな機能未知のタンパク質をコードする。*tsk*変異株は茎頂分裂組織の構造変異株 *mgoun3* (Guyomarch et al, 2004)、DNA障害剤高感受性変異株 *brushey* (Takeda 私信) とアレルであることが最近判明している。

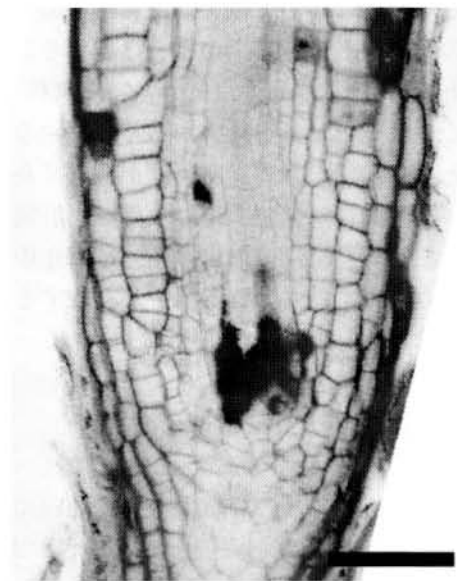


図2 *tonsoku* 変異株の根の構造

先端部分の細胞配置が異常になっている

DNA修復関連遺伝子の異常が、茎頂および根端分裂組織の構造をおかしくして、植物に形態異常をもたらす例として、*mim* 変異株 (Mengiste et al, 1999)、*atmre11* 変異株 (Bundock and Hooykaas, 2002) などが報告されている。また *tsk* とよく似た形質を示す変異株として単離し

たss93株はその原因遺伝子ホモログがショウジョウバエのDNA障害剤高感受性株の原因遺伝子 (Harris et al, 1996) であることから、DNA修復関連の変異株と考えられる。

DNA修復関連遺伝子の異常が、どのような機構により植物の分裂組織の異常を引き起こすかについては興味深い問題であるが、これらの変異株において、明白な静止中心が失われても根の成長が遅いながらも続けられることは、注目されて良いと思われる。

先に述べたように、少なくとも閉鎖型分裂組織における発生学的な実験では、静止中心は不可欠な存在のはずである。それが、直接的に分裂組織の構築に関与しないDNA修復系の遺伝子の異常により、開放型分裂組織と同じではないにしろ静止中心を持たない分裂組織が維持されることは、根の形成の研究に新しい視点をもたらすはずである。

これまで、シロイヌナズナの根の形成の研究は、胚発生から発芽後ごく初期の根の構築についての解析が主流である。しかし、エコタイプが異なるがWSラインを用いた解析では、長く生育させた根においては、始原細胞の協調的な分裂の様式が発芽後初期の根とは異なることが示されている (Rost et al, 1996)。tsk変異株でも、初期の根は正常である場合が多く、異常な構造の根となるのは、ある程度時間が経ってからである。根端分裂組織の維持の機構は、胚発生を含めた根端分裂組織の形成機構とは静止中心細胞の依存度において異なる部分が存在するのかもしれない。

7. 側根形成と静止中心細胞形成

「根のかたち」を述べる際、これまで述べてきたような根一本ごとの形状について問題にする場合と、根の張り方を問題とする場合がある。根の張り方には、側根形成による根の分岐が重要な要因となる。内鞘細胞が不等分裂を起こすことにより新しい側根原基の形成が始まる (Malamy and Benfey, 1997)。これに、オーキシンの流動に関わるオーキシン輸送体の局在が関わっていることはわかっている (Benkova et al, 2003)。この後、少なくともオーキシン誘導性遺伝子の発現が誘導されるが、この他に、どのような遺伝子が側根原基形成に関わっているか

についての知見は乏しい。QHB1遺伝子は側根形成の非常に初期段階からその発現が確認されることから、静止中心細胞の特徴を持つ細胞はやはり、側根原基形成時にも中心的な役割を果たしていると予想される。

8. おわりに

植物の地下部の形作りの研究者は、地上部の研究者に比べて少ないが、その根の構造の単純さゆえに、地上部の形作りに通じる知見を多数もたらしてきている。全ゲノムの配列が決定されたモデル植物シロイヌナズナを用いた根の解析は国際的に協力関係にある。これにより、かつては漠然としていた植物の地下部の解析に光が当たり、それが将来の生物生産に役に立つようになればと考えている。

tonsoku変異株およびss93株の解析は名古屋大学大学院生命農学研究科中村研三研究室との共同研究で行われている。本稿執筆にあたり同研究室の鈴木孝征君、稲垣宗一君には未発表のデータを含めて協力頂いた。

参考文献

- Freyer, R., Neckermann, K., Maier, R.M., Kossel, H. 1995. Structural and functional analysis of plastid genomes from parasitic plants: loss of an intron within the genus *Cuscuta*. *Curr Genet* 27 : 580-586.
- Furuhashi, K., Kanno, M., Morita, T. 1995. Photocontrol of parasitism in a parasitic flowering plant, *Cuscuta japonica* Choisy, cultured in vitro. *Plant Cell Physiol.* 36 : 533-536.
- Furuhashi, K., Tada, Y., Okamoto, K., Sugai, M., Kubota, M., Watanabe, 1997. Phytochrome participation in induction of haustoria in *Cuscuta japonica*, holoparasitic flowering plant. *Plant Cell Physiol.* 38 : 935-940.
- Furuhashi, K., Yamada, K., Wakasugi, T., Watanabe, M. 1999. Multistep photo-con-

trol on the induction of haustoria in *Cuscuta Japonica*. XVI Inter. Bot. Cong. (Ab) 669.

Haberhausen, G., Zetsche, K. 1994. Functional loss of all *ndh* genes in an otherwise relatively unaltered plastid genome of the holoparasitic flowering plant *Cuscuta reflexa*. Plant Mol Biol 24 : 217-222.

Haidar, M.A., Orr, G.L., Westra, P. 1997. Effects of light and Mechanical stimulation on coiling and prehaustoria formation in *Cuscuta* spp. Weed Research 37 : 219-228.

Lynn, D. G., Steffens, J.C., Kamut, V.S. 1981. Isolation and chracteri zation of the first host recognition substance for parasitic angiosperms. J Ame Chem Soc 103 : 1868-1870.

Ramasubramanian, T. S., Paliyath, G., Rajagopal, I., Maheshwari, R., Mahadevan, S. 1988. Hormones and *Cuscuta* development: In vitro induction of haustoria by cytokinin and its inhibition by other hormones. J Plant Growth Regul 7 : 133-144.

Riopel, J. L., Timko, M. P. 1995. Haustorial initiation and differentiation. in Parasitic Plants Ed Press, C. and Graves, D. pp. 39-79.

Tada, Y., Sugai, M., Furuhashi, K. 1996. Haustoria of *Cuscuta japonica*, a holoparasitic flowering plant, are induced by the cooperative effects of far-red light and tactile stimuli. Plant Cell Physiol 37 : 1049-1053.

Wolfe, K. H., Morden, C. W., Palmer, J. D. 1992. Function and evolution of a minimal plastid genome from a nonphotosynthetic parasitic plant. Proc Natl Acad Sci USA 89 : 10648-10652.

Title : Roles of. central cells of root meristem in root development

Author : Atsushi Morikami (chubu Univ.)

Keywords : root : development : meristem