

植物が環境に適した根を作り出すメカニズムを解明 ～作物の根を栽培環境に最適化する品種育成への応用に期待～

【本研究のポイント】

- ・イネは根の皮層に通気組織^{注 1)}と呼ばれる空隙を形成し、大気中の酸素を根端部まで効率的に供給することで酸素の欠乏した冠水土壤^{注 2)}に適応している。そのため、他のイネ科の畑作物と比べて根に占める皮層の割合が大きい。
- ・モデル植物のシロイヌナズナでは、根端分裂組織^{注 3)}の皮層-内皮始原細胞^{注 4)}が並層分裂^{注 5)}することでそれぞれ1層の内皮^{注 6)}と皮層が生み出される。一方、イネの根端分裂組織では並層分裂が複数回起こることで、放射方向に複数の皮層が生み出される。
- ・イネの根では GRAS ファミリー転写因子^{注 7)}の SCARECROW(SCR)と SHORT-ROOT(SHR)^{注 7)}が内皮と皮層を生み出すだけではなく、皮層の細胞層数を制御して根の内部の組織のバランスを最適化する役割を果たすことが明らかになった。

【研究概要】

名古屋大学生物機能開発利用研究センターの李 京霞 研究員(当時)、同大学大学院生命農学研究科の三並 翔哉 博士前期課程学生、同大学生物機能開発利用研究センターの津田 勝利 特任講師、山内 卓樹 准教授の共同研究グループは、イネの GRAS ファミリー転写因子 SCARECROW(SCR)が SHORT-ROOT と協調的に根の内皮と皮層の分化を制御するとともに、放射方向の皮層細胞層数を制御する機能をもつことを解明しました。

モデル植物のシロイヌナズナの根端分裂組織では、皮層-内皮始原細胞が放射方向に並層分裂することで、それぞれ1層の内皮と皮層が生み出されます。一方、イネをはじめとする多くの植物種の根端分裂組織では皮層-内皮始原細胞が並層分裂を繰り返すことで放射方向に複数層の皮層が形成されます。

本研究では、イネの SCR が根の各組織を構成する放射方向の細胞層数のバランスを制御することで、生育環境に最適な組織サイズをもつ根を生み出すメカニズムの一端を解明しました。

本研究の成果は、2026 年 2 月 10 日付アメリカ植物生理学会の学会誌「Plant Physiology」電子版に掲載されました。

【研究背景】

根を構成する組織は、内側から中心柱、皮層および表皮の順に並んでいます(図 1)。中心柱内の道管は、土壌中から吸収した養水分を地上部に輸送する役割をもちます。一方、皮層に形成される通気組織は、水田のように酸素の欠乏した冠水土壤において、根端部への効率的な酸素供給に寄与します。そのため、冠水土壤に適応したイネ(*Oryza sativa*)では、コムギ(*Triticum aestivum*)やトウモロコシ(*Zea mays*)などの畑作物と比べて根に占める皮層の割合が大きくなっています(図 1)。つまり、根の各組織のサイズは、植物の成長だけではなく環境適応にも深く関与する重要な形質です。

シロイヌナズナの主根^{注 8)}の根端分裂組織では、皮層-内皮始原細胞が並層分裂することで各々層の内皮と皮層が生み出されます。一方、イネを含む全ての主要作物の主根(不定根)^{注 8)}では皮層-内皮始原細胞が並層分裂を繰り返すことで、皮層が放射方向に複数層形成されます(図 1)。これらのことから、イネをはじめとする主要作物の根において皮層細胞層数を制御するメカニズムを解明することで、根の組織サイズの最適化による作物の成長や環境ストレス耐性の強化が可能になると期待されます。

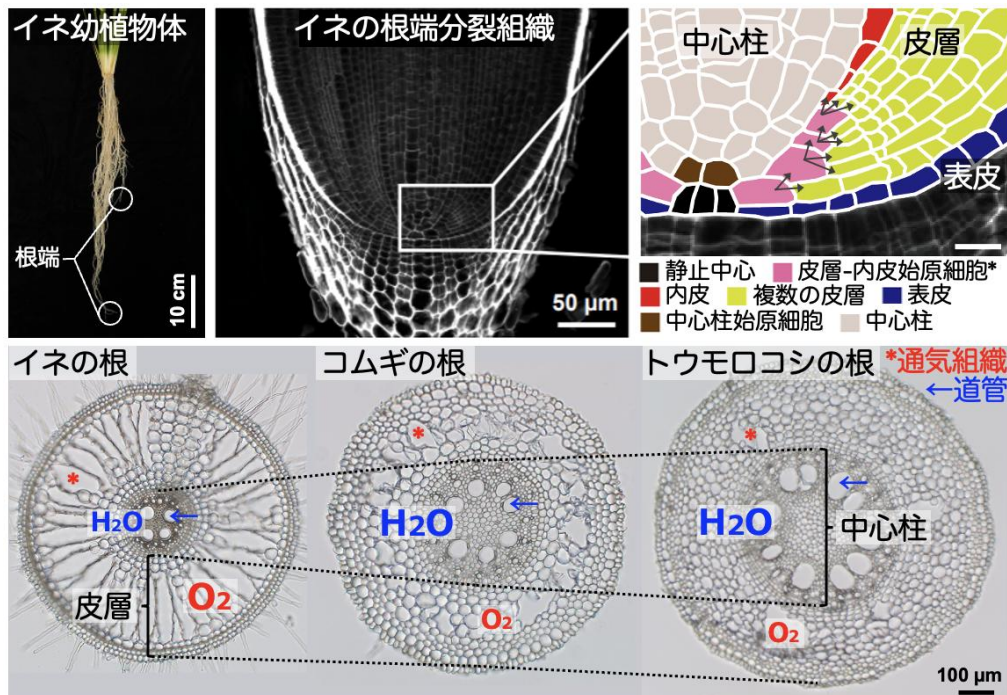


図 1. イネの不定根の根端分裂組織とイネ科植物種間にみられる根の組織サイズ比の違い

イネの不定根の各組織を構成する細胞は、根端分裂組織内の静止中心を取り囲む複数の幹細胞から生じる。イネの皮層細胞層は皮層-内皮始原細胞が複数回の並層分裂を繰り返すことで生じる。* ここでは、並層分裂によって将来の内皮細胞と皮層細胞を生み出す全ての幹細胞を皮層-内皮始原細胞と定義している。

植物における主根(不定根)の組織サイズ比には種間差がみられる。根のサイズ自体は地上部のサイズによって異なる。一方、水田のような冠水土壤に適応したイネでは畑作物のコムギやトウモロコシと比較して根に占める皮層の割合が大きい。冠水土壤では酸素が欠乏するため、イネは広範囲の皮層に通気組織を形成して酸素を効率的に輸送する機構を獲得したと考えられる。

植物の根における皮層の並層分裂は、GRAS ファミリーに属する転写因子である SCARECROW(SCR)と SHORT-ROOT(SHR)によって制御されます。SHR は中心柱で転写・翻訳され、根の外側に向かって細胞間を移動します(図 2 参照)。皮層-内皮始原細胞および内皮細胞では SCR が転写・翻訳され、SHR と複合体を形成して核に移行することで、疎水性の物質であるスベリン^{注 6 参照}の蓄積などの内皮細胞固有の性質を付与します。これらはシロイヌナズナの研究から明らかになっており、イネやその他の植物種が複数層の皮層を形成するメカニズムは未解明の点が残されていました。

【研究内容】

本研究では、植物が根に複数層の皮層を形成して根の組織サイズを適切に制御するメカニズムを解明するために、イネの GRAS ファミリー転写因子 SCARECROW(SCR)に注目しました。シロイヌナズナの SCR は 1 つですが、イネでは SCR1 と SCR2 というアミノ酸配列の類似性が高いホモログが存在します(図 2A)。SCR1 と SCR2 遺伝子は共に不定根の根端分裂組織を含む領域で最も高い発現を示すことから(図 2B)、両者が根端分裂組織で重複して機能することが示唆されました。そこで、SCR1 と SCR2 に加えて SHORT-ROOT1(SHR1)に蛍光タンパク質の green fluorescent protein (GFP)^{注 9}を結合させてタンパク質の組織局在および細胞内局在を解析しました(図 2C)。その結果、SHR1 は中心柱では転写因子が機能する場である核を含む細胞内全体に広がって局在しており、SCR1 と SCR2 が共に発現する内皮では核様の局在を示すことがわかりました。以上のことから、イネの SCR と SHR は基本的にはシロイヌナズナと同様のメカニズムで内皮と皮層を生み出すことが示唆されました。

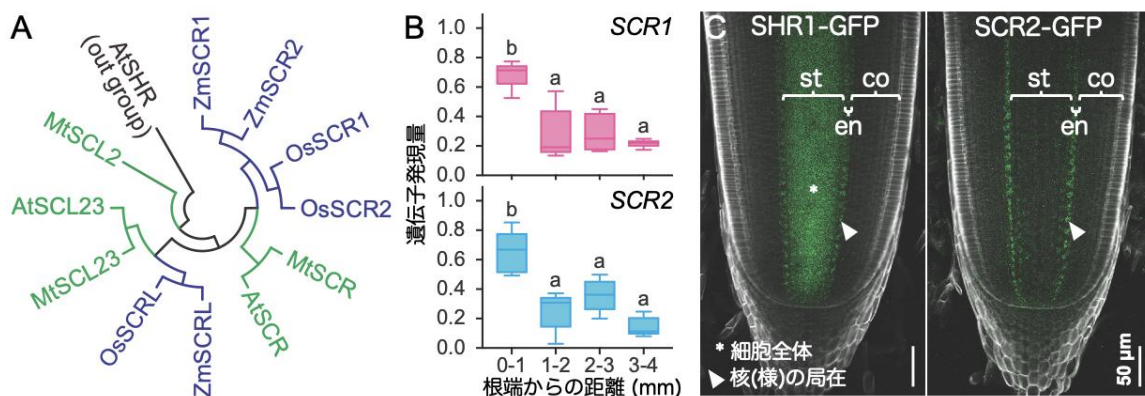


図 2. イネの SCR1 および SCR2 の遺伝子発現とタンパク質の組織および細胞内局在

(A)植物の SCR タンパク質の系統関係。シロイヌナズナの SCR は 1 つであるが、イネやトウモロコシなどでは類似性の高い SCR が 2 つずつ存在する。シロイヌナズナ(*At*)、タルウマゴヤシ(*Mt*)、イネ(*Os*)、トウモロコシ(*Zm*)。

(B)イネの SCR1 および SCR2 遺伝子の発現解析。根端から 1 mm 毎の遺伝子発現量を解析した。異なるアルファベットは一元配置分散分析の有意差を表す。

(C)蛍光タンパク質 GFP を用いたイネの SCR1 および SCR2 タンパク質の組織および細胞内局在の解析。SHR1 は中心柱では細胞全体に蛍光が観察されるが、内皮では SHR1 と SCR2 の蛍光が核様の局在を示す。st; 中心柱、co; 皮層、en; 内皮。

イネの SCR1 と SCR2 の機能を解明するため、ゲノム編集(CRISPR/Cas9 法)^{注10)}によって両遺伝子を同時に破壊した系統を作出しました(図 3A)。その際、SCR1 について野生型(正常)および 5 塩基の欠失(機能喪失)をもち、SCR2 について 27 塩基の欠失(機能低下)および 41 塩基の欠失(機能喪失)をもつ系統の後代をその後の実験に用いました。野生型の SCR1 を少なくとも 1 つもつ系統(*scr2-1* および *scr2-2*)は正常に生育しましたが、SCR1 の機能が喪失した上で、SCR2 の機能が低下(*scr1scr2-1*)または喪失した系統(*scr1scr2-2*)では、scarecrow(かかし)の由来の通り、根が短くなりました(図 3B)。同系統の不定根の横断切片を観察した結果、*scr1scr2-1* および *scr1scr2-2* では内皮細胞の形態が曖昧になり、皮層細胞の配列が歪むことがわかりました(図 4A)。そこで、内皮の特徴であるスベリンを染色したところ、1 層から 3 層の内皮が観察されました(図 4B)。以上のことから、イネの SCR1 と SCR2 が根の放射方向のパターン形成に重複して機能することが示されました。

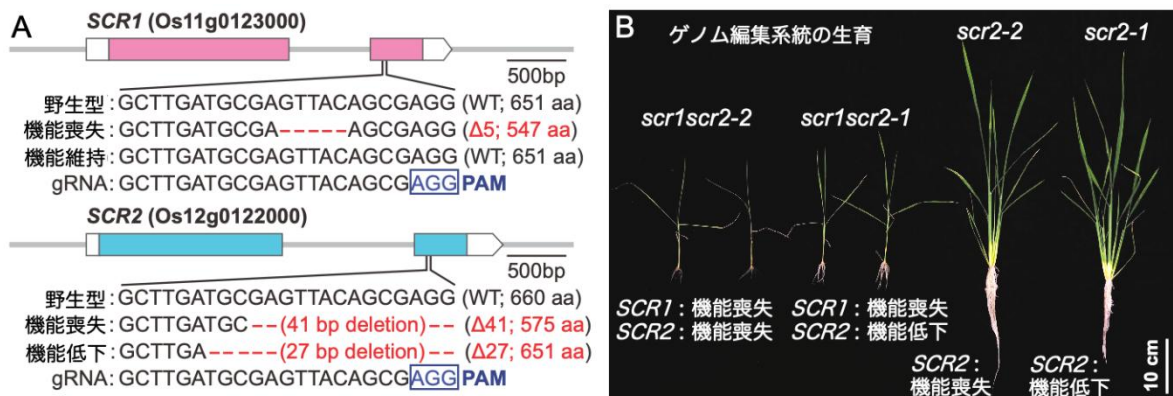


図 3. イネの SCR1 および SCR2 のゲノム編集系統の作出と各系統の生育

(A)CRISPR/Cas9 法によって SCR1 および SCR2 の機能が喪失または低下した系統を作出した。SCR1 に 5 bp の欠失($\Delta 5$; 機能喪失型)、SCR2 に 41 bp($\Delta 41$; 機能喪失型)または 27 bp($\Delta 27$; 機能低下型)の欠失が生じた系統から得られた後代をその後の解析に用いた。

(B)イネの SCR1 および SCR2 のゲノム編集系統を栽培した結果、*scr2-1* および *scr2-2* では正常に生育したが、*scr1scr2-1* および *scr1scr2-2* では生育が遅延し、根が短い scarecrow (かかし)様の表現型がみられた。

これまでに SCR が植物の根における放射方向の細胞層数の制御に関与することは報告されていませんでした。そこで、SCR1 と SCR2 のゲノム編集系統の皮層および中心柱の放射方向の細胞層数を解析したところ、*scr1scr2-1*では野生型(wild type; WT)と比較して中心柱の細胞層数が増加する一方、皮層の細胞層数が減少することがわかりました(図 4D)。また、中心柱の面積に有意差はみられないものの、皮層の面積が有意に減少しました(図 4C)。結果として、*scr1scr2-1*では皮層と中心柱の細胞層数および面積の比が顕著に小さくなることがわかりました(図 4E)。*scr1scr2-2* は根の状態に大きなばらつきがみられたものの、*scr1scr2-1*と同様の傾向がみられました。以上のことから、イネにおいて SCR1 と SCR2 は根の皮層と中心柱の細胞層数のバランスを制御する機能をもつことが明らかになりました。

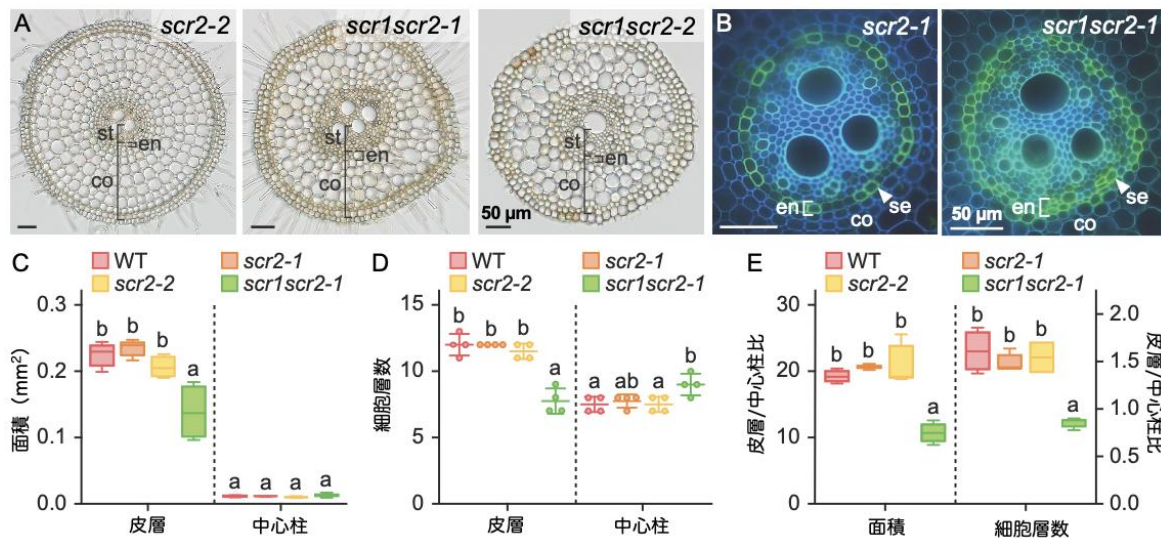
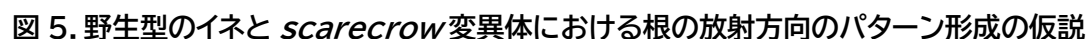


図 4. イネの *SCR1* および *SCR2* のゲノム編集システムの根の組織構造

(A)イネの *SCR1* および *SCR2* の機能が喪失または低下した系統について根の横断切片を作製した結果、*scr1scr2-1* および *scr1scr2-2* では内皮細胞や皮層細胞の配列の異常がみられた。(B)根の横断切片を用いて内皮に蓄積するスベリンを黄色の蛍光で検出した結果、*scr2-1* では一層の正常な内皮が観察されたが、*scr1scr2-1* では 1-3 層の配列の乱れた内皮がみられた。st; 中心柱、co; 皮層、en; 内皮、se; スベリン化した内皮細胞。(C—E)野生型(WT)およびゲノム編集システムの皮層および中心柱の面積(C)、細胞層数(D)および皮層と中心柱における面積と細胞層数の比(皮層/中心柱比)。*scr1scr2-1* のみで皮層/中心柱比が有意に低下した。異なるアルファベットは一元配置分散分析の有意差を表す。

本研究では、イネの *SCR1* と *SCR2* が根の放射方向のパターン形成を制御することを明らかにできましたが、いくつかの不明な点が残されています。例えば、*SCR1* と *SCR2* の機能を完全に喪失した *scr1scr2-2* の根において内皮固有の性質であるスベリンの蓄積がみられました。この点は、*SCR* と重複して内皮の分化を制御する *AtSCL23* と類似性の高い *OsSCRLike* (*OsSCRL*) の関与が想定されます。また、*SCR* と *SHR* がどのように複数層の皮層を形成するのかという疑問も残ります。今後は、*SHR1* のホモログである *SHR2* を含めた総合的な解釈が必要だと考えています。一方、ゲノム編集システム (*scarecrow* 変異体; *scr1scr2-1* および *scr1scr2-2*) において皮層と中心柱の細胞層数のバランスが変化することは、シロイヌナズナの *SCR* と *SHR* のモデルを基にある程度説明することができます(図 5)。このモデルでは、中心柱から放射方向の外側に移動する *SHR* が *SCR* と出会った細胞で核に移行されて細胞間の移動を停止し、その細胞に内皮の個性を与えます。*scarecrow* 変異体では、*SCR* が存在しないため、*SHR* が移動を続けることで中心柱と内皮の細胞数が増加し、皮層が減少することが想定されます(図 5)。将来的には、*SCR1* と *SCR2* のゲノム編集システムにおける根端分裂組織での並層分裂の過程を解析することで、イネをはじめとする主要作物が複数層の皮層を形成するメカニズムをより詳細に理解していきたいと考えています。



【成果の意義】

イネの発生学の観点からは、イネが皮層-内皮始原細胞(および内皮)から複数層の皮層を生み出す仕組みの多くが未解明です。今回の発見から SCR1 と SCR2 の関与が明らかになったことで、SCR が転写調節する関連遺伝子の同定や皮層サイズと環境ストレス耐性の関連性の評価につなげていきたいと考えています。さらに、植物の組織サイズ比(皮層と中心柱のサイズ比)は、同一個体においても冠水や乾燥などの環境要因に応答して変化することがわかっているため、組織サイズの可塑性を制御するメカニズムを解明することも将来の目標として研究を展開しています。

6 / 8

【用語説明】

注 1)通気組織:

破生通気組織は、葉や茎、根の柔組織に形成される空隙である。イネ科植物やマメ科植物など農業場重要なさまざまな植物種の根において、皮層細胞の選択的な細胞死による(破生)通気組織の形成が観察される。

注 2)冠水土壤:

冠水土壤は、長期的な降雨や水田転換畑のように水はけが悪い性質によって、土壤中に存在する気相が水に置き換わった状態を表す。冠水土壤では、植物の根や微生物の呼吸によって酸素が消費され、湿害が発生して畑作物の収量が低下する。

注 3)根端分裂組織:

根の先端部分に存在する幹細胞(分裂活性の高い細胞)を多く含む組織であり、根端メリステムとも呼ばれる。静止中心と呼ばれる分裂活性をもたない細胞の周囲に位置する複数の幹細胞によって構成される。

注 4)皮層-内皮始原細胞:

根端分裂組織に隣接する幹細胞の1つであり、根の放射方向に並層分裂して内皮細胞と皮層細胞を生み出す役割を果たす。

注 5)並層分裂:

植物の地上部と根を縦方向につなぐ頂端-基部軸に対して平行(放射方向)に起こる細胞分裂。一般的に並層分裂は組織の増加につながるため、伸長成長や組織の肥大に寄与する垂層分裂(頂端-基部軸に対して垂直に分裂する)と区別される。

注 6)内皮:

植物の根の皮層の最も内側の細胞層として定義される。道管や師管を囲む1層の細胞からなり、脂肪酸骨格のスベリンや高分子のフェノール性化合物のリグニンなどの疎水性の物質を蓄積して養分や水分の輸送を制限する機能をもつ。

注 7)GRAS ファミリー転写因子:

GRAS ファミリー転写因子は、植物に特有の転写因子のファミリーであり、植物ホルモンのシグナル伝達や根の組織構造の形成を始めとする発生に深く関わる。SCARECROW(SCR)と SHORT-ROOT(SHR)は根の内皮-皮層始原細胞において内皮と皮層を生み出す並層分裂を制御する機能をもつ。

注 8)主根と不定根:

イネの不定根は冠根とも呼ばれ、幼根(種子胚の発生過程で形成され、双子葉植物では後に主根となる)以外の主な根である。イネの幼根は生育の過程で機能を失うが、複数の不定根から構成される“ひげ根状の根系”を形成する。主根および不定根から二次的に側根が形成される。

注 9)green fluorescent protein(GFP):

オワンクラゲに由来する緑色蛍光タンパク質であり、標的遺伝子のプロモーターや標的タンパク質に直接結合させることで遺伝子やタンパク質が発現する組織や細胞内の局在(細胞内小器官などの機能部位にタンパク質が偏在すること)を解析するために利用される。

注 10)CRISPR/Cas9 によるゲノム編集:

clustered regularly interspaced short palindromic repeats / CRISPR associated proteins 9(CRISPR/Cas9)は、標的とする遺伝子の塩基配列に相補的な短い RNA と細菌由来の DNA 切断酵素を用いてゲノム上の狙った遺伝子の機能を簡易的に高効率に改変するゲノム編集技術である。

【論文情報】

雑誌名:Plant Physiology

論文タイトル:SCARECROW functions in the root radial patterning in rice to organize multiple cortical cell layers(イネの根において SCARECROW は放射方向のパターン形成を通して複数層の皮層を生み出す役割を果たす)

著者:Jingxia Li, Shoya Minami, Katsutoshi Tsuda, Takaki Yamauchi
(李京霞、三並翔哉、津田勝利、山内 卓樹)下線は本学教員

DOI: doi.org/10.1093/plphys/kiaf677

URL: <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaf677>



東海国立大学機構は、岐阜大学と名古屋大学を運営する国立大学法人です。
国際的な競争力向上と地域創生への貢献を両輪とした発展を目指します。

東海国立大学機構 HP <https://www.thers.ac.jp/>

