

植物細胞壁の構造と機能の多様性

横山隆亮, 西谷和彦

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

Structural and Functional Diversity of Plant Cell Wall

Key words: primary cell wall; (1,3;1,4)- β -D-glucan; xyloglucan; rice

Ryusuke Yokoyama & Kazuhiko Nishitani

Graduate School of Life Sciences, Tohoku University

6-3, Aoba, Aramaki-za, Aoba-Ku, Sendai, Miyagi 980-8577, Japan

1. はじめに

植物細胞の表面には多様な分子の複雑な相互作用によって細胞壁が構築される。進化の過程において、植物は細胞壁の形質を改変することで多くの機能を獲得し、さまざまな環境に適応した多様な種を繁栄させた。約4億5千年前、水中で生息していた藻類の一部は、大気中でも体内の水分が蒸発しない外層を持った細胞壁を獲得することで、陸上への進出に成功した。陸に上がった植物は、厚い細胞壁で囲まれた道管を分化させることで、地中深くから吸い上げた水分を全身に供給することが可能になり、水辺から乾いた大地へと生息域を拡大した。さらに植物は厚い細胞壁を持つ繊維細胞などを発達させることで、重いからだを支えることが可能になり、巨大化することに成功した。このように細胞壁が特殊な機能を獲得することで、植物は新たな環境に適応してきたのである（横山&西谷 2011）。

一般に植物の細胞壁は、最初に細胞表面に構築される一次細胞壁と、細胞伸長終了後に一次細胞壁の内側で肥厚する二次細胞壁に分類され、道管や繊維細胞などの厚い細胞壁の大部分はこの二次細胞壁で構成されている（図2）。これまでの植物進化の研究においては、陸上植物の大型化のための細胞分化という観点から、特に道管や繊維細胞の二次細胞壁の獲得プロセスが注目されていた。しかしながら近年、すべての植物細胞の形状基盤となる一次細胞壁も長い植物の歴史の中で変遷してきた可能性が示され、植物種の多様化との関係が重要視され始めている（横山 2013）。一次細胞壁は細胞形成のあらゆる過程においてさまざまな役割を担うことから、一次細胞壁の形質と植物の形態・機能が密接に関連しているものと考えられる。本稿では、細胞壁の主要な構成成分の1つであるヘミセルロースに着目して、植物種間の相違点から推測されている一次細胞壁の進化プロセスについて概説する。また他の被子植物とは全く異なる構造を獲得したイネ科植物の細胞壁の最新の知見を紹介し、イネ科植

物の細胞壁研究を通して明らかになった細胞壁の比較研究の問題点等についても説明する。

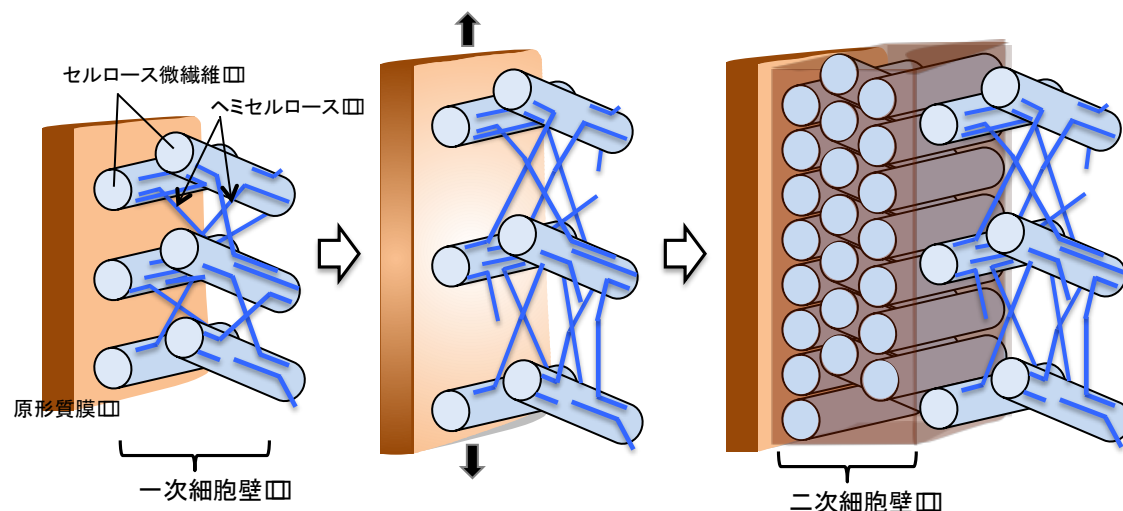


図1 細胞壁の立体モデル。セルロース微繊維とヘミセルロースの基本骨格(左)と細胞伸長時の基本骨格の伸展(中央)を示す。右は細胞伸長終了後に形成される二次細胞壁。

2. 一次細胞壁の基本構造

植物細胞は、動物細胞の細胞分裂と異なり、細胞板という新たな細胞壁を構築することで細胞質分裂を完了する。また植物細胞は周囲を覆う細胞壁を弛めることで肥大成長を行っている。このように細胞表面に最初に構築される一次細胞壁は細胞形成のあらゆる過程で機能し、植物体全体の形作りに大きく貢献している (Somerville et al. 2004)。

一次細胞壁の主要な構成成分は、グルコースが直鎖状に重合したセルロースで、通常は 30～36 本のセルロース分子がシート状の束になり結晶化している。このセルロース微繊維間をキシログルカンなどのヘミセルロースが架橋することで、一次細胞壁の格子状の基本骨格が形成される (図 1)。化学的に安定なセルロース微繊維間を切断や繋ぎ換えの容易なヘミセルロースで架橋することで、一次細胞壁は硬さだけではなく、伸展などを許容する柔軟性を兼ね備えているのである (Carpita and Gibeau 1993)。このセルロース微繊維とヘミセルロースから成る基本骨格の隙間に、ペクチンや構造タンパク質などの多様な分子が充填されることで一次細胞壁は完成する (McCann and Roberts 1991)。

3. 陸上植物の一次細胞壁の起源

セルロース微繊維はセルロース分子の並び方によってセルロース I とセルロース II に分類され、さらにセルロース I にはセルロース I β (単斜晶)とセルロース I α (三斜晶)という 2 つのタイプに分けられる。陸上植物の主要なセルロース微繊維はセルロース I β タイプであり、また陸上植物の直接の祖先と推測されるシャジクモ綱の緑藻もセルロース I β から成るセルロース微繊維を多量に含むことなどから、セルロース微繊維を主成分として構築される

一次細胞壁の基本構造は、植物が陸上に進出する以前に獲得されたものと推測される（図 2 A と B）。

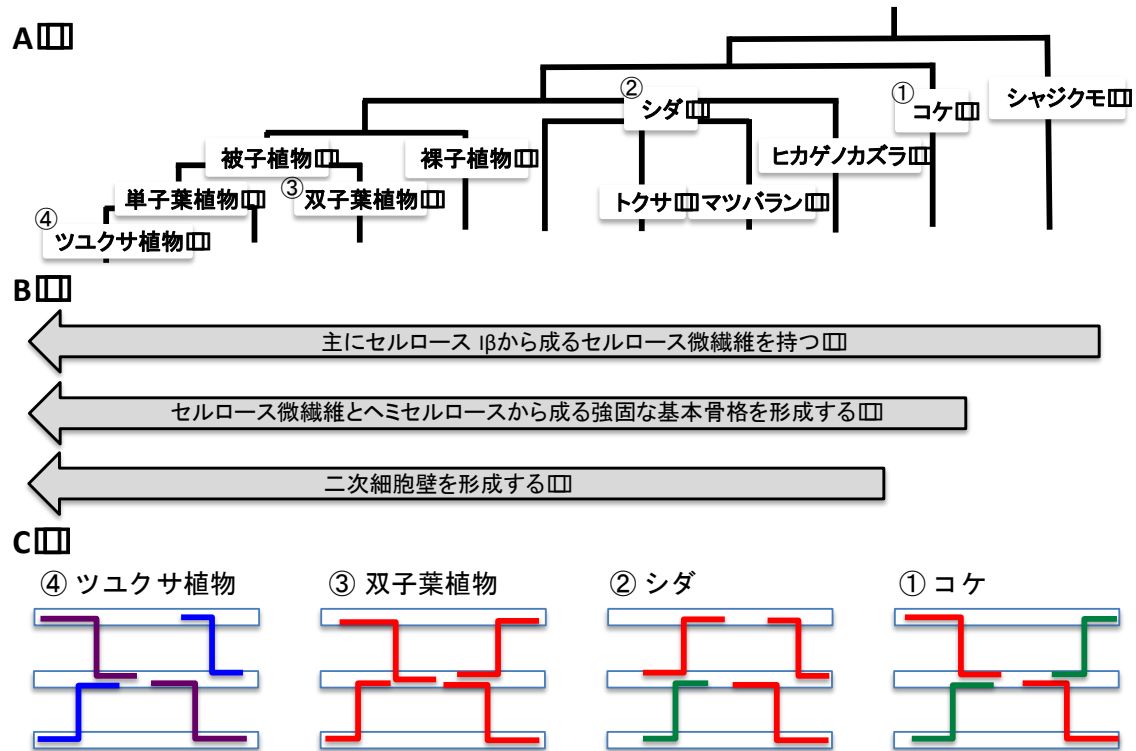


図2 植物の系統と細胞壁の構造、一次細胞壁の基本骨格との関係。

A: 植物の系統樹。B: 細胞壁の共通する構造。Bの矢印の領域は、系統樹に対応した細胞壁の共通点を示している。C: 各植物種における一次細胞壁の基本骨格。マンナン（緑）、キシログルカン（赤）、グルクロノアラビノキシラン（紫）、1,3:1,4-β-D-グルカン（青）。

一方、セルロース微繊維間を架橋するヘミセルロースは、植物種の間で大きく異なっている（図 2 C; Popper and Tuohy 2010）。多くの陸上植物の主要なヘミセルロースであるキシログルカン（XG）は藻類ではほとんど使われていないものと考えられる。アオミドロではグルコースとキシロースから成るキシログルカンと類似の多糖が見つかり（Ikegaya et al. 2008）、また最近、オウシャジクモでもキシログルカンが造精器の一部の細胞で確認されている（Domozych et al. 2009）。さらにハコネシャジクモでキシログルカンの主鎖を合成する *CsIC* と類似の遺伝子が見つかり（Del Bem and Vincentz 2010）、センジシャジクモではエンド型キシログルカン転移酵素／加水分解酵素遺伝子が単離されたことから（Van Sandt et al. 2007）、植物は陸に上がる前にキシログルカンの合成機能を獲得していたものと考えられる。しかしながら、その含有量などから考えてセルロース微繊維との架橋構造を形成するためのヘミセルロースとして機能している可能性は低く、キシログルカンがセルロース微繊維を架橋して基本骨格を形成するようになったのは、コケやシダ以降の陸上植物と考えるのが妥当かもしれない。シャジクモ藻類の細胞壁はキシログルカンの代わりにマンノースを含む多糖を多量に含んでいることから、マンナンなどの多糖が基本骨格を構成している可能性がある。あるいは水中という環境では強固な格子状の基本骨格は必要ないため、セルロース微繊維間を微量の多糖が繋いでいる程度なのかもしれない。

4. 一次細胞壁の多様性

初期の陸上植物は現在のコケまたはシダ植物に近縁のものであったと考えられている。コケの細胞壁はシャジクモ藻類と同様にマンノースを含む多糖を多量に含んでいる (Sarkar et al. 2009)。しかしながら両種の細胞壁の決定的な違いは、コケの細胞壁にはキシログルカンが十分に存在するという点である。コケのキシログルカンは、側鎖付加のパターンなどが他の陸上植物のキシログルカンとは異なるものではあるが、基本的にはセルロース微繊維を架橋しているものと考えられる。陸で生活を始めた植物は、水の中よりも強靱な細胞壁が必要であったため、セルロース微繊維とキシログルカンの基本骨格を構築するようになったのかもしれない。またコケの細胞壁では、種子植物の主要なペクチンの1つであるラムノガラクトツロナン I や、構造タンパク質のヒドロキシプロリン・リッチ・タンパク質なども見つかり、基本骨格形成に伴い、その隙間を埋める多様な多糖やタンパク質も合成されるようになったのかもしれない。

シダ植物の細胞壁では、マンノースを含む多糖の割合は減少し、キシログルカンの含有率が増大している。シダ植物から派生したと考えられる裸子植物、さらに被子植物では主要なヘミセルロースはキシログルカンとなり、より強固なセルロース微繊維とキシログルカンの基本骨格を構築するようになったと考えられる。また裸子植物と被子植物では、ペクチンなどの多様化も進み、ホモガラクトツロナン、ラムノガラクトツロナン I, II が基本骨格の隙間に充填されている。このように多くの裸子植物と被子植物の一次細胞壁は、セルロース微繊維とキシログルカンの基本骨格に多様なペクチンや構造タンパク質が充填された構造から成り、タイプ I 細胞壁と呼ばれている (Carpita 1996)。

被子植物は多様な種に分化する過程で単子葉植物群という一大分類群を形成した。さらに単子葉植物の一部はツクサ亜綱の植物群として派生したが、この一群の植物種はタイプ I 細胞壁とは全く別の一次細胞壁を構築するようになった (Yokoyama and Nishitani 2004)。この一次細胞壁は、タイプ II 細胞壁と呼ばれ、主要なヘミセルロースがキシログルカンからグルクロノアラビノキシランや 1,3:1,4- β -D-グルカンに置き換わっている。またペクチンや構造タンパク質も著しく減少し、代わりにフェニルプロパノイド類が利用されている。こうしてツクサ亜綱の植物の細胞壁は、基本骨格に多様な分子を充填するという構造は維持しているものの、セルロース微繊維以外の構成分子は殆ど置き換えてしまったものと考えられる。

5. イネ科植物のヘミセルロースの機能の多様性

ツクサ植物においてセルロース微繊維を架橋するキシログルカンが他のヘミセルロースに置き換わった理由は明らかになっていない。裸子植物や他の被子植物の成長・形態形成では十分に役割を果たしていた一次細胞壁の基本骨格を根本から置き換える利点があったはずであるが、ヘミセルロースの置換による基本骨格の特性の違いなどは全く分かっていない。ツクサ植物における新規細胞壁の獲得の理由を理解するためには、イネ科植物におけるグ

ルクロノアラビノキシランや 1,3:1,4- β -D-グルカンの機能解明が重要であると考えられる。

イネ科植物における各ヘミセルロースの機能解明については現在進行中であるが、幾つかの興味深い研究成果も報告されている。特にイネ科植物特有の多糖と考えられていた 1,3:1,4- β -D-グルカンについては、基本骨格の形成だけではなく多面的な機能を植物にもたらしめている可能性が示されている。イネやコムギにおける 1,3:1,4- β -D-グルカン量を調べた研究では、伸長成長に伴う 1,3:1,4- β -D-グルカン量の急速な増減が確認され、キシログルカンと同様に細胞伸長における一次細胞壁の伸展との関連性があると考えられた (Gibeau and Carpita, 1991; Chen, et al. 1999)。しかし一方で、伸長後の葉等でも貯蔵物質として蓄積し、エネルギー源として利用されている可能性も示されている (Roulin and Feller 2001)。また 1,3:1,4- β -D-グルカン合成酵素遺伝子の欠損した突然変異体では、成長伸長への影響よりも植物組織の物理的強度や病原抵抗性などへの影響が顕著にみられることが報告されている (Vega-Sánchez et al. 2012)。

6. 1,3:1,4- β -D-グルカンの新規機能

当研究室においても、1,3:1,4- β -D-グルカンを特異的に加水分解する酵素を過剰発現した形質転換体を作成し、1,3:1,4- β -D-グルカン量を減少させることによる植物体への影響を調べたが、突然変異体と同様に植物組織の物理的強度が著しく低下していた。また興味深いことに、この物理的強度の低下はケイ素存在下で生育させた場合にのみ顕著にみられることが明らかになった (Kido et al. submitted)。イネ科植物ではケイ酸を積極的に体内に取り込み、細胞壁等にシリカを形成することで組織の物理的強度や病害抵抗性を獲得していることが知られている

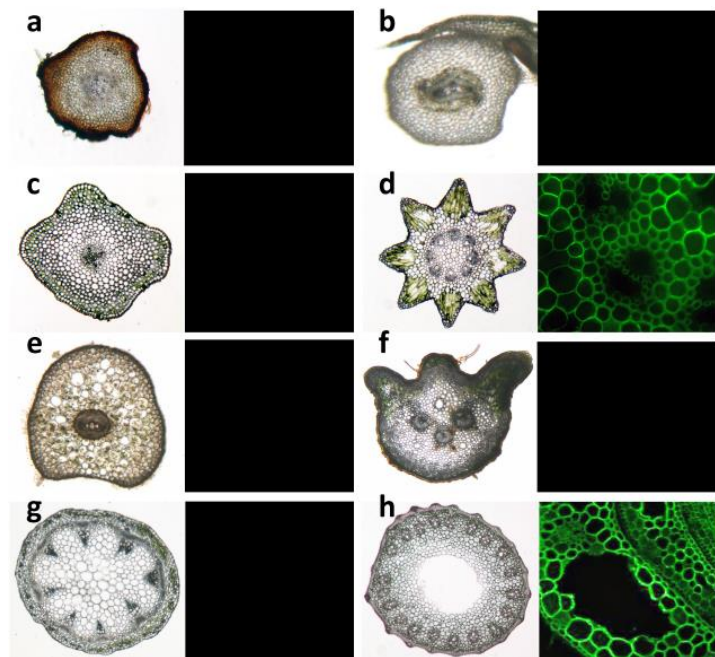


図3 様々な植物種の組織切片(左)とMLGの蓄積(右)。□ a; 𪛗ギゴケ(コケ植物)、b; 𪛗ヌカタヒバ(シダ植物ヒカゲノカズラ門)、c; 𪛗マツバラ(シダ植物マツバラ綱)、d; 𪛗ギナ(シダ植物トクサ綱)、e; 𪛗セイヨウタマシダ(シダ植物シダ綱)、f; 𪛗ノテツ(裸子植物)、g; 𪛗ノロイヌナズナ(被子植物双子葉植物綱)、h; 𪛗イネ(被子植物ツユクサ亜綱)□

(Currie and Perry 2007)。我々の研究成果は、1,3:1,4- β -D-グルカンがこのシリカの蓄積に関与していることを示すものであると考えられる。陸上植物の中で、イネ科植物と同様にシリカを蓄積することで物理的強度や病害抵抗性をもつものとして、トクサ綱のシダ植物が知られている (Takahashi and Miyake 1997)。近年、これまでイネ科植物に特有の多糖と考えられて

いた1,3:1,4- β -D-グルカンがトクサ綱のシダ植物において発見された(図3; Sørensen et al. 2008; Fry et al. 2008)。1,3:1,4- β -D-グルカンとシリカをもつ植物種の一致は、1,3:1,4- β -D-グルカンのシリカ蓄積における機能を支持する結果である一方で、なぜ進化的にかけ離れたイネ科植物とトクサ植物だけがこのような仕組みを獲得したかという新たな興味深い疑問も生じている。

7. 一次細胞壁の組織特異性

近年、ツユクサ植物のヘミセルロースに関するもう1つの重要な研究成果が出ている。これまで知見では、ツユクサ植物の細胞は全てタイプII細胞壁であり、タイプI細胞壁に特徴的なキシログルカンとはほとんど使われていないと考えられていた。しかし近年のゲノム解読によって、イネもキシログルカンの代謝に関わる多数の遺伝が存在していることが明らかになり(Yokoyama 2004; Yokoyama and Nishitani 2004)、再びイネにおけるキシログルカンについての詳細な分析がわかれた。キシログルカン分子を特異的に認識す

モノクローナル抗体を用いた組織免疫学的解析が行われ、イネの大部分の細胞の細胞壁ではキシログルカンが検出できないが、師管の細胞壁だけには多量のキシログルカンが蓄積していることが判明した(図4; Brennan and Harris 2011)。ツユクサ植物は大部分の細胞の細胞壁をタイプIからタイプIIへと交換したが、師管の細胞だけは、キシログルカンとセルロース微繊維の基本骨格が重要な役割を果たしているため、タイプI細胞壁を維持したものと考えられる。

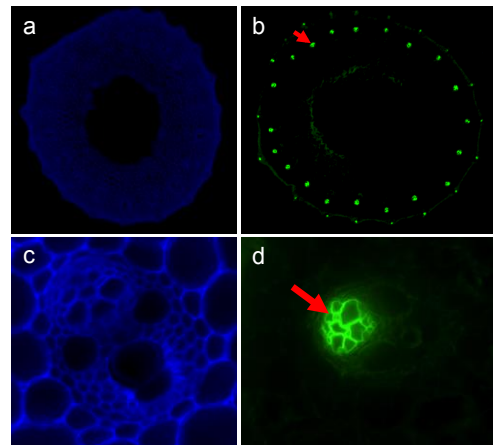


図4 イネの茎におけるキシログルカンの分布。a カルコフラーで染色したイネの茎の横断面。b 間接蛍光抗体法を用いて染色したイネの茎のキシログルカンの分布。c, d それぞれaとbの維管束を拡大したもの。矢印は師管を示す。□

る
で
細
グ
て
に
子
et al.
お
行
る

8. 今後の展望

イネのキシログルカンの研究成果は、1つの植物種においても、幾つものタイプの細胞壁が存在することを明確に示すことのできた良い例なのかもしれない。従来の生化学的分析では、植物組織・器官の全体を材料としていることから、幾つものタイプの細胞壁の混合成分から細胞壁構造を推測していた可能性もある。今後は細胞レベルで一次細胞壁の構成成分や構造を分析し、細胞の形成や機能分化における一次細胞壁の役割を明らかにすることが必要であろう。各植物種において個々の細胞・組織が獲得してきた細胞壁の特性を理解することで、はじめて細胞壁という視点から、植物が辿ってきた進化の道筋を知ることが可能になるのかもしれない。

引用文献

- Brennan, M., & Harris, P.J. 2011. Distribution of fucosylated xyloglucans among the walls of different cell types in monocotyledons determined by immunofluorescence microscopy. *Mol. Plant* 4:144-156.
- Carpita, N.C. 1996. Structure and biogenesis of the cell walls of grasses. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 445–476.
- Carpita, N.C., & Gibeaut, D.M. 1993. Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant J.* 3: 1–30.
- Chen, L., Kamisaka, S., & Hoson, T. 1999. Breakdown of (1-3), (1-4) β -D-glucans during development of rice coleoptiles in air and under water. *J. Plant Physiol.* 155: 234-239.
- Currie, H.A., & Perry, C.C. 2007. Silica in plants: biological, biochemical and chemical studies. *Anal. Bot.* 100: 1383-1389.
- Del Bem, L.E.V., & Vincentz, M.G.A. 2010. Evolution of xyloglucan-related genes in green plants. *BMC Evo. Biol.* 10:341
- Domozych, D.S., Sørensen, I., & Willats, W.G.T. 2009. The distribution of cell wall polymers during antheridium development and spermatogenesis in the Charophycean green alga, *Chara corallina*. *Ann. Bot.* 104: 1045–1056.
- Fry, S.C., Nesselrode, B.H.W., Miller, J.G., & Mewburn, B.R. 2008. Mixed-linkage (1→3,1→4)- β -d-glucan is a major hemicellulose of *Equisetum* (horsetail) cell walls. *New Phytol.* 179: 104–115.
- Gibeaut, D.M., & Carpita, N.C. 1991. Tracing cell wall biogenesis in intact cells and plants: selective turnover and alteration of soluble and cell wall polysaccharides in grasses. *Plant Physiol.* 97: 551-561.
- Ikegaya, H., Hayashi, T., Kaku, T., Iwata, K., Sonobe, S., & Shimmen, T. 2008. Presence of xyloglucan-like polysaccharide in *Spirogyra* and possible involvement in cell-wall attachment. *Phycol. Res.* 56: 216–222.
- McCann, M.C., & Roberts, K. 1991. Architecture of the primary cell wall. In: Lloyd CW, ed. The cytoskeletal basis of plant growth and form. Toronto, Canada: Academic Press, 109–129.
- Popper, Z.A., & Tuohy, M.G. 2010. Beyond the green: understanding the evolutionary puzzle of plant and algal cell walls. *Plant Physiol.* 153: 373–383.
- Sarkar, P., Bosneaga, E., & Auer, M. 2009. Plant cell walls throughout evolution: towards a molecular understanding of their design principles. *J. Exp. Bot.* 60: 3615-3635.
- Somerville, C., Bauer, S., Brininstool, G., Facette, M., Hamann, T., Milne, J., Osborne, E., Paredes, A., Persson, S., Raab, T., et al. 2004. Toward a systems approach to understanding plant cell walls. *Science* 306: 2206–2211.
- Sørensen, I., Pettolino, F.A., Wilson, S.M., Doblin, M.S., Johansen, B., Bacic, A., & Willats, W.G.

2008. Mixed linkage (1→3),(1→4)-β-D-glucan is not unique to the *Poales* and is an abundant component of *Equisetum arvense* cell walls. *Plant J.* 54: 510-521.
- Roulin, S., & Feller, U. 2001. Reversible accumulation of (1-3,1-4)-betaglucan endohydrolase in wheat leaves under sugar depletion. *J. Exp. Bot.* 52: 2323–2332.
- Takahashi, E., & Miyake, Y. 1977. Silica and plant growth. In: Proc Intl Sem Soil Env.Fertilizers Man Intensive Agric, pp 603-611.
- Van Sandt, V.S.T., Stieperaere, H., Guisez, Y., Verbelen, J.P., & Vissenberg, K. 2007. XET Activity is Found Near Sites of Growth and Cell Elongation in Bryophytes and Some Green Algae: New Insights into the Evolution of Primary Cell Wall Elongation. *Ann. Bot.* 99:39-51.
- Vega-Sánchez, M.E., Verhertbruggen, Y., Christensen, U., Chen, X., Sharma, V., Varanasi, P., Jobling, S.A., Talbot, T., White, R.G., Joo, M., Singh, S., Auer, M., Scheller, H.V., & Ronald, P.C. 2012. Loss of cellulose synthase-like F6 function affects mixed-linkage glucan deposition, cell wall mechanical properties, and defense responses in vegetative tissues of rice. *Plant Physiol.* 159: 56-69.
- Yokoyama, R., & Nishitani, K. 2004. Genomic basis for cell-wall diversity in plants. A comparative approach to gene families in rice and Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.* 45: 1111–1121.
- Yokoyama, R., Rose, J.K.C., & Nishitani, K. 2004. A surprising diversity and abundance of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolases in rice. Classification and expression analysis. *Plant Physiol.* 134:1088-1099.
- 横山隆亮、西谷和彦 (2011) 細胞壁の進化 遺伝 66: 28-33
- 横山隆亮 (2013) 一次細胞壁モデル. 西谷和彦・梅澤俊明 (編著) 植物細胞壁. pp113-116. 講談社サンエントフィク. 東京.