

# NAC 転写因子 VNS ファミリーが語る 陸上植物の通水細胞進化の物語

大谷美沙都<sup>1,2</sup>・出村拓<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス研究科

〒630-0192 奈良県生駒市高山町 8916-5

<sup>2</sup>理研 環境資源科学研究センター

〒230-0045 神奈川県横浜市鶴見区末広町 1-7-22

Misato Ohtani<sup>1,2</sup> & Taku Demura<sup>1,2</sup>

**Evolution of water-conducting cells in land plant;**

**lessons from VNS family gene encoding NAC transcription factor**

Keywords: land plant evolution, NAC transcription factor, VND, VNS, water-conducting cell

<sup>1</sup>Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology,

Ikoma, Nara, 630-0192 Japan

<sup>2</sup>RIKEN Center for Sustainable Resource Science,

Yokohama, Kanagawa, 230-0045 Japan

NAC 転写因子は植物特異的な転写因子群であり、発生や細胞分化、ストレス応答など幅広い植物生理過程に関与していることが知られている。本稿では、通水細胞 (water-conducting cell) 分化のマスタースイッチと考えられている NAC 転写因子 VNS ファミリーの最新の知見をもとに、陸上植物のボディプラン進化の過程で植物特異的な転写因子とその転写制御スキームがどういった役割を果たしてきたのかについて考察したい。

## 1. はじめに：通水細胞とは

地球史上、植物が陸上環境への進出と適応を成し遂げたことは、現在の地上生態圏につながる重要な第一歩であったと考えられている。それまで水中で暮らしていた植物が陸上化するにあたって、問題となった環境要素はさまざま考えられるが、中でも生存に必須な水の確保が大きな課題となつたことは想像に難くない。限られた水資源への適応の結果として、陸上植物は水を体内輸送することに特化した細胞、通水細胞を生み出すに至った。

現在の陸上植物がもつ、おもな通水細胞を図 1 に挙げた。通水細胞に共通の特徴は、いずれも死細胞であることである。これは、死細胞の方が生細胞よりも水の通道性が高いことから考えると納得のいく適応進化であろう (Sperry 2003)。現存の通水細胞の中でもっとも進化した形と言えるのが、被子植物がもつ道管細胞である。道管細胞は筒状の形状をした細胞で、上下の細胞とつながつて管状組織を形成する (図 1 a)。道管細胞分化の過程では、上下の細胞とのつなぎ目に穿孔 (せんこう) と呼ばれる完全に細胞壁が分解された大きな孔が空き、水を効率的に輸送できるようになっている。これに対して、裸子植物やシダ植物が主要な通水細胞としているのが仮道管と呼ばれる細胞である (図 1 b)。仮道管は紡錘形の細胞であり、細胞同士が連結することではなく隣の細胞と接す

る面に壁孔（へきこう）と呼ばれる穴を多数形成し、この壁孔を通して水を輸送する。一般的に仮道管細胞は道管細胞よりも著しく長い（化石種では長さが 3 cm に達する仮道管細胞も見つかっている；Cichan & Taylor 1992）が、細胞径は道管細胞のそれと比べて小さい。これは、仮道管の場合には水輸送機能ユニットが細胞単位であるため、細胞長が長い方が通水効率が上がるという水理的な理由によると考えられている（Tyree & Zimmermann 2002）。対して道管の場合には、道管細胞同士が連結した管状組織が通水機能ユニットとして働くため、径の大きな細胞をたくさん連結させて長く太い管を作ることでより通水効率を上昇させるという適応進化が起こったものと想像されており、その結果、道管細胞径の最大としては 0.5 mm、道管細胞がつながってできる一本の道管の長さは樹種によっては 10 m 以上に達するケースも報告されている（Tyree & Zimmermann 2002）。

以上に加えて、一部のコケ植物も通水細胞をもつことが知られている（図 1c）。コケの通水細胞は長軸方向にやや長い形態をしていることが多い、1) 原形質連絡が由来となった孔が存在する有孔タイプと、2) 孔は形成されない無孔タイプ、が知られている。苔類と蘚類ナンジャモンジャゴケ綱の一部の種がもつのはおもに 1) であり、蘚類マゴケ綱の一部は 2) を発達させている。とくによく発達している場合にはコケ植物の通水細胞（組織）はハイドロイドと呼ばれることがある、狭義に 2) の無孔タイプに限ってハイドロイドと呼ぶ場合もある（Ligrone et al. 2000, 2012）。成熟したハイドロイド細胞のサイズは、種によって大きく異なっており（200~1,500 μm 長、10~25 μm 径）、個体サイズや体制の種特性と関連が深いことが知られている（Ligrone et al. 2000）。

最後に、通水細胞の特徴をまとめた上で、細胞壁修飾の問題を取り上げておきたい。維管束植物がもつ道管・仮道管細胞の特徴として、厚い二次細胞壁（二次壁）を蓄積する点が挙げられる。二次壁は一次壁（細胞分裂のときに生み出される細胞壁で、全ての植物細胞がもっている）と細胞膜の間に二次的に形成される堅い構造体であり、セルロース、主にキシランなどのヘミセルロース、そしてリグニンといったバイオポリマーが、一次壁とは異なった強固な高次構造をとって蓄積している。二次壁は細胞に強い機械的強度や耐水性を付与することができ、これが、仮道管・道管細胞におけるより高い通水機能の一因であると考えられている。対して、コケ植物の通水細胞の細胞壁は種によって大きく異なっており、周辺の体細胞よりも薄い細胞壁をもつ場合もあれば、明瞭な肥厚を示す場合もある（Ligrone et al. 2000）。ただし肥厚細胞壁が起こる場合にも、例えスギゴケの

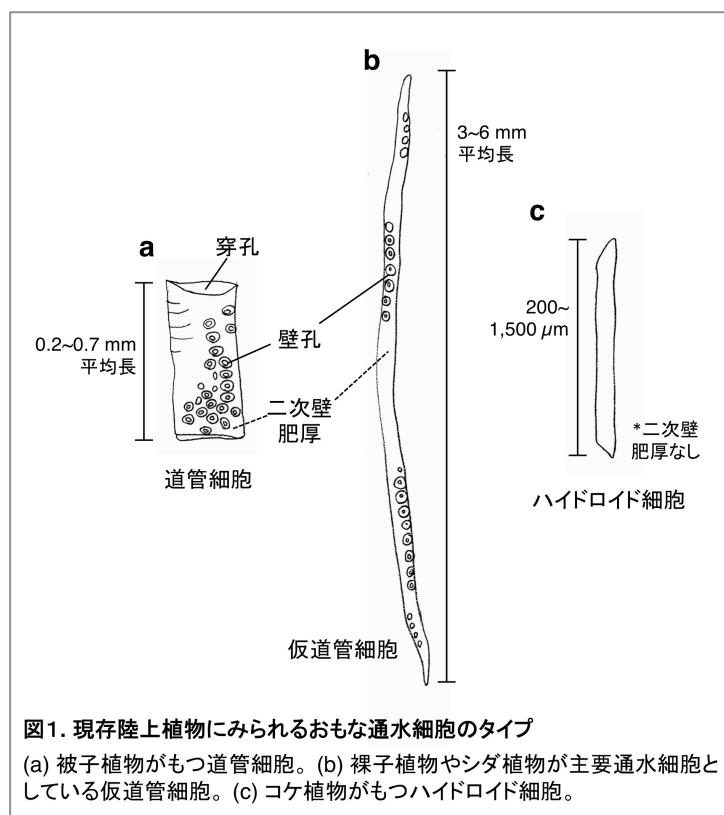


図1. 現存陸上植物にみられるおもな通水細胞のタイプ

(a) 被子植物がもつ道管細胞。(b) 裸子植物やシダ植物が主要通水細胞としている仮道管細胞。(c) コケ植物がもつハイドロイド細胞。

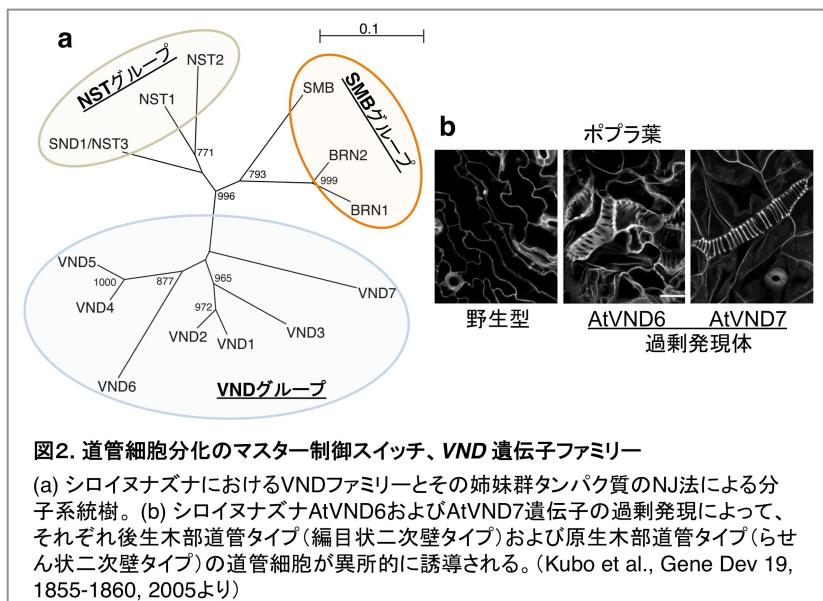
ハイドロイドの場合には、二次的に肥厚するわけではないので、二次壁とは呼べないことも報告されている (Ligrone et al. 2002)。さらに孔のでき方にも大きな違いがあり、道管細胞では壁孔は原形質連絡とは直接関連性がなく、二次壁の沈着が阻害されることで形成される。一方で、コケ植物の有孔通水細胞の孔は原形質連絡をその由来としている (Ligrone et al. 2000; Tyree & Zimmermann 2002)。コケ植物の通水細胞の場合には、種によるバリエーションが幅広いため一概には言えないが、少なくとも細胞壁修飾については維管束植物の通水細胞との相違点も多いようである。

このように、現行陸上植物の通水細胞であるハイドロイド、仮道管細胞、道管細胞は、いずれも通水という共通機能をもつものの、細胞学的、発生学的にはさまざまな共通点や相違点が存在する。これらが果たして進化的にどのように生まれてきたのか、これらの関係性が相同的なのか、相似的なのか、については、これまで多くの議論があり、いまだに決着がついていない問題ではあるが、最近、筆者達の一連の研究から、こうした進化的側面に関する示唆をもたらす解析結果が得られてきた。本稿では、以降、筆者達の研究成果を中心に通水細胞分化の分子制御機構の知見を紹介しつつ、通水細胞の進化について考察する。

## 2. 通水細胞分化のマスタースイッチ：VNS ファミリー

通水細胞分化に関する分子機構の研究は、主に道管細胞をターゲットとして行われてきた。分子生物学的研究の端緒を開いたのは、ヒヤクニチソウ葉肉細胞からの植物ホルモン添加による直接的な道管細胞への分化転換誘導系であり、この系によって多くの道管細胞分化関連遺伝子の同定や機能解析が行われた (Fukuda & Komamine 1980; Demura et al. 2002 など。詳細は Fukuda 1996 や Turner et al. 2007 の総説とその中に引かれている文献を参照)。また、シロイヌナズナやポプラといったモデル植物の飛躍的な実験環境整備に伴って、道管細胞分化や二次壁形成と連動した大規模トランスクリプトームデータが蓄積し、遺伝子情報の拡充が行われた (例えば Sterkey et al. 2004; Turner & Somerville 1997 など。詳細は Nakano et al. 2015 などの総説やその中に引かれている文献を参考のこと)。

こうした中、2005 年、シロイヌナズナ培養細胞を材料とした道管細胞分化誘導系を用いたトランスクリプトーム解析によって、7 つの遺伝子から構成される NAC 転写因子ファミリー、*VND* (VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN) 遺伝子ファミリーが同定された (Kubo et al. 2005; 図 2 a)。詳細な *VND* 遺伝子機能解析の結果、*VND* ファミリー内でもとくに *VND6* と *VND7* が、それぞれ、網目状の二次壁をもつ後生木部道管とらせん状の二次壁をもつ原生



木部道管の分化を制御するマスタースイッチ（鍵遺伝子）として働いていることが明らかとなった（Kubo et al. 2005; Yamaguchi et al. 2008; 図 2 b）。VND ファミリーの同定の報告から少し遅れて、道管細胞と同様に形成層分裂組織から作られる木質細胞（リグニンを含む二次細胞壁を発達させる細胞を木質細胞と呼ぶ）である木部纖維細胞の分化制御のマスタースイッチとして、VND ファミリーの姉妹遺伝子群に属する NST1 (NAC SECONDARY WALL THICKENING PROMOTING FACTOR1) および NST3/SND1 (SECONDARY WALL-ASSOCIATED NAC DOMAIN PROTEIN1) が同定された（Zhong et al. 2006; Mitsuda et al. 2007; 図 2 a）。木部を構成する道管細胞と纖維細胞は地上バイオマスの大部分を構成する木質バイオマスの主要供給源であることから、VND および NST/SND ファミリーがこれらの細胞の分化スイッチとして同定されたことは、基礎的にも応用的にも重要な発見であった。

シロイヌナズナでは、VND および NST/SND ファミリーの姉妹遺伝子として、さらに 3 つの NAC 転写因子が存在している。興味深いことに、これら SMB (SOMBRERO), BRN1 (BEARSKIN1) および BRN2 は、シロイヌナズナの根冠細胞の分化・成熟を制御していることが示された（Willemsen et al. 2008; Bennett et al. 2010; 図 2 a）。さらに SMB, BRN1 および BRN2 遺伝子の過剰発現は、VND や NST/SND ファミリーの遺伝子を過剰発現した場合と同様に、道管細胞様の二次壁沈着の異所的誘導を引き起こすことも分かった（Bennett et al. 2010）。以上の結果は、VND, NST/SND, SMB グループからなる NAC 転写因子サブグループは共通して、道管（様）細胞の分化を誘導する潜在的な能力を有していることを示している。すなわち、植物進化の早い段階でこのサブグループの共通祖先となる NAC タンパク質が道管細胞分化制御能力を獲得しており、その後、進化が進むに従って VND, NST/SND, SMB 各グループの機能分化が起きたと想像できる。こうした分子機能の共通性から、著者たちは、このサブグループを VNS (VND, NST/SND, SMB-related protein) ファミリーと呼ぶことを提唱している（Ohtani et al. 2011; Xu et al. 2014; Nakano et al. 2015）。図 3 には、ゲノム

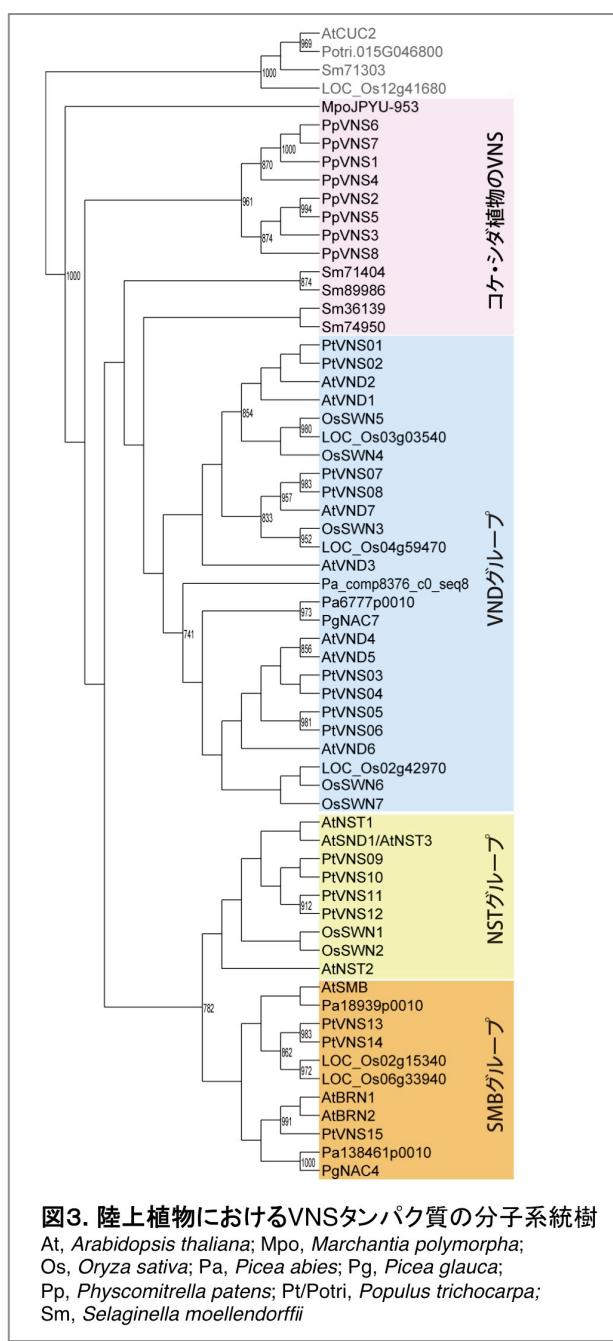


図3. 陸上植物におけるVNSタンパク質の分子系統樹  
At, *Arabidopsis thaliana*; Mpo, *Marchantia polymorpha*; Os, *Oryza sativa*; Pa, *Picea abies*; Pg, *Picea glauca*; Pp, *Physcomitrella patens*; Pt/Potri, *Populus trichocarpa*; Sm, *Selaginella moellendorffii*

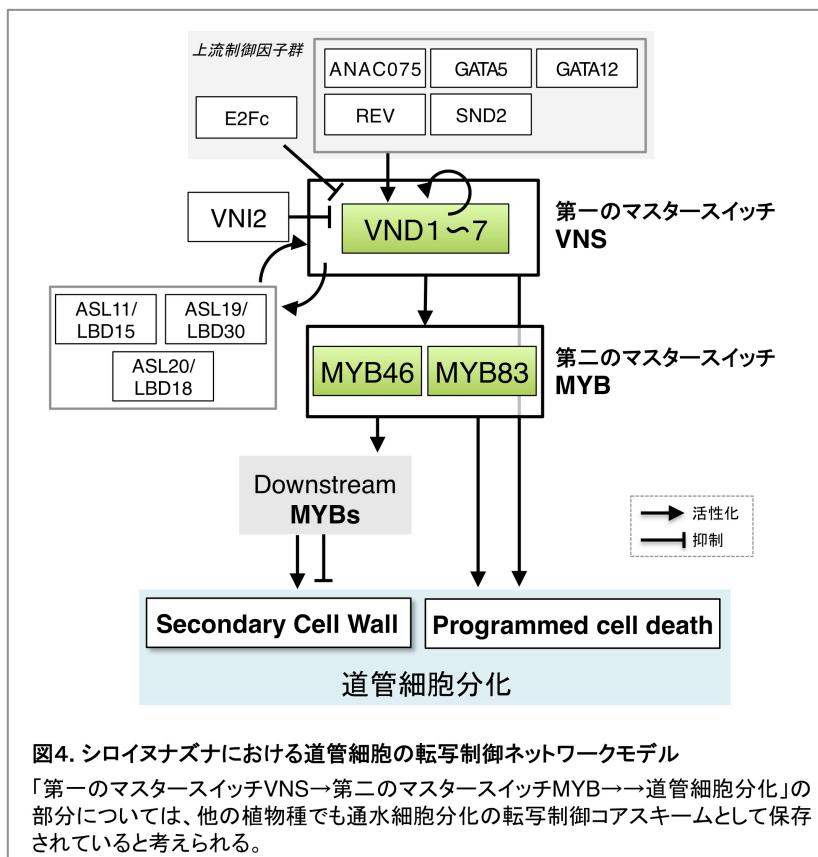
解読が行われた主な植物種における VNS タンパク質の分子系統樹を示した（Nakano et al. 2015）。

VNS タンパク質は陸上植物に広く保存されており、コケ・シダ植物の VNS タンパク質との関係性などから考えて、植物進化上最初に出現した VNS タンパク質は、VND タイプに近い配列を持っていたことが推測される。また、現在までにゲノム配列が解読されている裸子植物には、NST/SND グループに属する VNS が存在していない（Nakano et al. 2015）。被子植物特異的に NST/SND タイプの VNS 遺伝子が進化したのか、あるいは裸子植物系統で NST/SND タイプの VNS 遺伝子が欠落したのか、今後の詳細解析が必要であるが、以上の事実は仮道管と道管細胞の違いを考える上でも興味深い点である。

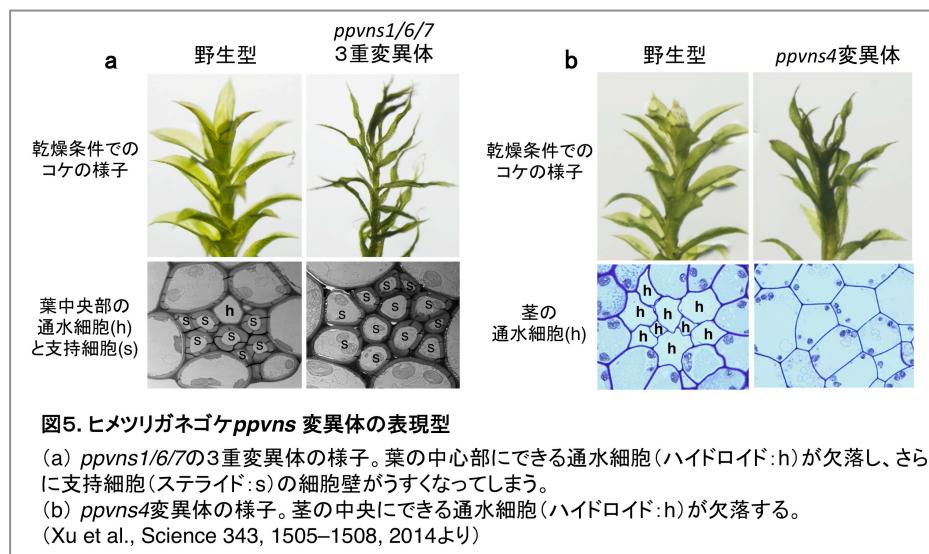
2010 年前後には、複数の研究グループによって VND6 および VND7, SND1/NST3 のダイレクトターゲット遺伝子群が明らかにされた（Ohashi-Ito et al. 2010; Zhong et al. 2010; Yamaguchi et al. 2011）。これらの研究によって、VNS タンパク質によって二次壁形成や細胞死に関わる遺伝子が直接的に正の発現制御を受けていると同時に、MYB を中心に多くの転写因子が VNS の下流で機能していることが示された。現在考えられている、シロイヌナズナにおける道管細胞の転写制御ネットワークモデルを図 4 に示した。シロイヌナズナ、ポプラ、ユーカリ、イネ、ブラキポデイウム、タルウマゴヤシ、トウモロコシなどモデル被子植物の VNS 遺伝子の機能解析から、これらの植物ではおおまかに「第一のマスタースイッチ VNS→第二のマスタースイッチ MYB→道管細胞分化」の流れが保存されていることが分かっており、少なくとも被子植物においては、この部分を通水細胞分化の転写制御コアスキームと見なすことができそうである。さらにシロイヌナズナ研究から、VNS の上流・下流とともに多くの転写因子が存在し、これら転写因子が転写レベル・タンパク質レベルで複雑に相互作用しながら、適切な細胞分化の制御に機能していることが分かりつつある（Yamaguchi & Demura 2010; Nakano et al. 2015; Taylor-Teeple et al. 2015）。通水細胞は死細胞であり、細胞分化がある程度進んでしまうと細胞運命を変えることは出来ない。このため、分化のマスタースイッチ VNS の活性を制御するために複雑かつ精緻な分子メカニズムが発達しているのかもしれない。

### 3. ヒメツリガネゴケ VNS 機能解析から分かったこと

さて、図 3 の分子系統樹が示すとおり、VNS ファミリー遺伝子は原始的な陸上植物とされるコケ



植物ゲノムにも存在している。そこで著者らは、VNS 機能に関する進化的な知見を得るために、モデルコケ植物であるヒメツリガネゴケ (*Physcomitrella patens*) を材料とした解析を行ってきた。ヒメツリガネゴケゲノムには 8 つの VNS 遺伝子 (*PpVNS1*~*PpVNS8*) が存在しており、分子系統樹解析からは、これらはコケ植物系統内で独立して放散したことが示されている (Xu et al. 2014; 図 3)。発現解析の結果、*PpVNS* 遺伝子は葉の中肋や茎の中心領域など、通水細胞であるハイドロイドが存在する部分で発現していることが明らかとなった。このうち、葉の中肋で強く発現する *PpVNS1*、*PpVNS6*、*PpVNS7* に関する三重変異体 *ppvns1* *ppvns6* *ppvns7* を作製したところ、この変異体では通水細胞であるハイドロイドの形成が不全になること、またそのためにハイドロイドを通じた水の輸送が起こらなくなることが分かった (図 5 a)。さらに、茎で発現する *PpVNS4* の変異体では、茎のハイドロイドが欠失し、茎内部の通水機能がほぼ完全に失われていた (図 5 b)。これらの変異体を乾燥条件 (相対湿度 75%) に置くと、野生型に比べて早い段階で萎れてしまう (図 5)。これらのことから、*PpVNS* がコケの通水細胞形成に必須の遺伝子であること、さらに言えばハイドロイドがヒメツリガネゴケの体内通水において重要であることが、初めて実験的に明らかになった (Xu et al. 2014)。



以上の知見は、コケ植物と維管束植物の最近共通祖先植物の段階で、既に VNS が通水細胞分化の制御因子としての機能を有していたことを示唆している。興味深いことに、*PpVNS* 遺伝子をヒメツリガネゴケ内で過剰発現すると、全身的なプログラム細胞死が誘導される (Xu et al. 2014)。つまり、コケ植物 VNS 遺伝子の第一義的な分子機能はプログラム細胞死誘導能であると解釈することができよう。現在の陸上植物がもつ通水細胞は基本的には全て死細胞であることを合わせて考えても、VNS ファミリー遺伝子進化の端緒は、高い通水機能のためにプログラム細胞死を細胞分化プログラムに組み込む点にあったのかもしれない。また、さらに興味深い点として、上述の *ppvns* 変異体では、葉の中肋に存在するステライド細胞（細胞壁が肥厚し、器官支持に機能すると考えられているコケの支持細胞）の細胞壁肥厚が減少する (*ppvns1* *ppvns6* *ppvns7*; 図 5 a)、あるいは、胞子体フット領域に作られる転送細胞（細胞壁が内側に突出することで細胞表面積を増大させ、細胞間の物質転送を行うと考えられている細胞）の分化が異常になる (*ppvns4*) ことも示された (Xu et al. 2014)。ステライド細胞もトランスファー細胞も細胞壁の大きな修飾が起こる細胞であることから、*PpVNS* にはプログラム細胞死誘導能に加えて細胞壁修飾制御能力があると考えられる。ヒメツリガネゴケの場合にはハイドロイドは厚壁化しないが、コケ植物でも種によっては厚い壁をもったハイドロイド細胞が作られる (Ligrone et al. 2000)。このことを考えると、原始型陸上植物のかなり早い段階、少なくともコケ植物と維管束植

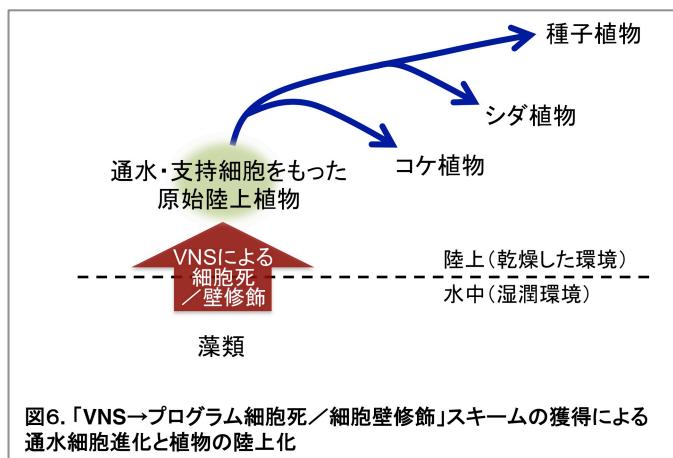
ると、全身的なプログラム細胞死が誘導される (Xu et al. 2014)。つまり、コケ植物 VNS 遺伝子の第一義的な分子機能はプログラム細胞死誘導能であると解釈することができよう。現在の陸上植物がもつ通水細胞は基本的には全て死細胞であることを合わせて考えても、VNS ファミリー遺伝子進化の端緒は、高い通水機能のためにプログラム細胞死を細胞分化プログラムに組み込む点にあったのかもしれない。また、さらに興味深い点として、上述の *ppvns* 変異体では、葉の中肋に存在するステライド細胞（細胞壁が肥厚し、器官支持に機能すると考えられているコケの支持細胞）の細胞壁肥厚が減少する (*ppvns1* *ppvns6* *ppvns7*; 図 5 a)、あるいは、胞子体フット領域に作られる転送細胞（細胞壁が内側に突出することで細胞表面積を増大させ、細胞間の物質転送を行うと考えられている細胞）の分化が異常になる (*ppvns4*) ことも示された (Xu et al. 2014)。ステライド細胞もトランスファー細胞も細胞壁の大きな修飾が起こる細胞であることから、*PpVNS* にはプログラム細胞死誘導能に加えて細胞壁修飾制御能力があると考えられる。ヒメツリガネゴケの場合にはハイドロイドは厚壁化しないが、コケ植物でも種によっては厚い壁をもったハイドロイド細胞が作られる (Ligrone et al. 2000)。このことを考えると、原始型陸上植物のかなり早い段階、少なくともコケ植物と維管束植

物の最近共通祖先植物の段階では、VNS ファミリー遺伝子はプログラム細胞死誘導能力に加えて細胞壁修飾制御活性を保有していた可能性が高い。通水細胞には高い陰圧がかかるため、より通水機能を高めるためにはこうした圧力に抵抗性のある特殊化細胞壁を作り出す必要があるという意味では、プログラム細胞死誘導と細胞壁修飾制御がともに VNS というマスタースイッチの下流で制御される仕組みが進化してきたのは納得できる事実であろう。以上のヒメツリガネゴケ *PpVNS* の解析から、VNS による通水細胞分化が現行の陸上植物のおそらく全てに共通するメカニズムであることが明らかとなった (Xu et al. 2014)。これは、これまで進化的な関係性が不明であったコケ植物のハイドロイドと、維管束植物の道管細胞が、とともに同じファミリー遺伝子の働きによって作られていることを端的に示す重要な知見となった。

#### 4. 通水細胞進化における VNS を基点とする転写制御スキームの発展

*PpVNS* 遺伝子をシロイヌナズナで過剰発現させると異所的道管細胞分化が引き起こされる (Xu et al. 2014) ことからも明らかのように、VNS 自身の基本的な転写因子機能は陸上植物のかなり早い段階で確立されており、以降、VNS は進化過程で連続と通水細胞分化に関連した役割を担ってきたことが想像される。前々項で紹介した通り、被子植物では、道管細胞分化のコア転写制御スキームとして、「第一のマスタースイッチ VNS→第二のマスタースイッチ MYB→道管細胞分化」の流れが見出されてきた (Yamaguchi & Demura 2010; 出村・大谷 2015; Nakano et al. 2015)。興味深いことに、ヒメツリガネゴケ *PpVNS7* 誘導的過剰発現時のトランスクリプトーム解析の結果、シロイヌナズナ VNS の下流遺伝子のホモログと考えられる遺伝子の多くが、ヒメツリガネゴケでも *PpVNS* の下流に存在していることが示された (Xu et al. 2014)。*PpVNS* 下流で保存されていたシロイヌナズナ道管細胞分化関連遺伝子のホモログ遺伝子としては、第二のマスタースイッチと考えられている MYB 転写因子のホモログ、プログラム細胞死に関わるシスティンプロテアーゼ遺伝子 XCP1 のホモログ、および細胞壁主要構成成分であるセルロース合成酵素遺伝子である CesA のホモログ、フェノールプロパノイド合成経路酵素遺伝子群などが含まれている。すなわち、VNS 自体の分子機能のみならず、VNS→MYB といった枠組を始め、道管細胞分化で見られる VNS による転写制御スキームの大まかな雛形が、コケ植物と維管束植物の最近共通祖先の時点で既に確立されていたと考えられる。

以上の結果は、通水細胞進化という観点から見ても非常に示唆的であった。というもの、例えばコケ植物細胞壁には維管束植物二次壁に多く含まれるフェノール性ポリマーであるリグニンは含まれていない(種によってはリグニン経路の中間物質にあたるフェルラ酸を作ることや、フェノール性物質が壁に蓄積していることは分かっている; Ligrone et al. 2008)。にもかかわらず、*PpVNS7* をヒメツリガネゴケで過剰発現させると、リグニン生合成につながるフェニルプロパノイド経路の酵素遺伝子群の発現



を誘導することが分かったからである。このことから、コケ植物の段階ではリグニンモノマー合成に至る全代謝経路は獲得されていなかったが、その後、VNS 遺伝子の制御下反応であるという枠組はそのままに（あるいは後ほど独立して獲得される形で）リグニン生合成機構が進化し、シダ植物進化の段階では細胞壁のリグニン化が通水細胞分化プログラムの新たな素過程として組み込まれた、という過程を想定することができる。つまり、現在の維管束植物に見られる複雑な通水細胞分化過程は、コケ植物と維管束植物の最近共通祖先にあたる原始型陸上植物が獲得していた「VNS→プログラム細胞死／細胞壁修飾」というスキームをベースに、VNS 下流の分子イベントが多様化・複雑化することで成立してきたと考えられよう（図 6）。ヒメツリガネゴケは残念ながら胞子体にハイドロイドを分化させないが、胞子体で発現する *PpVNS4* がフット領域の転送細胞分化に関与していることは先に述べた（Xu et al. 2014）。コケ植物も種によっては胞子体のフットの中心域にハイドロイドを分化させるので、原則的にはコケ植物では配偶体世代・胞子体世代問わず、「VNS→細胞死／細胞壁修飾」という共通のスキームが使われていると見なすことができる。現在の植物進化学的な見方では、コケ植物の祖先が分岐した後に現れたシダ植物と種子植物の最近共通祖先において、胞子体の永続的な細胞増殖能力が獲得され、胞子体の大型化・多機能化が加速したと推測されている（Ligrone et al. 2012）。こうした変化が余剰物質生産を可能にし、リグニンなどの新たな二次代謝経路の進化の呼び水となることは想像に難くない。リグニン化した二次壁は通水細胞の圧力強度を飛躍的に上昇させ、長距離の水輸送を可能にし、古代の木生シダの繁栄へと繋がったと考えられている（Sperry 2003）。こう考えると、現生の陸上植物の通水細胞のバリエーションは全て、最初の陸上植物が獲得した VNS 機能を土台としつつ、長い進化の過程で下流分子イベントが発展・多様化することで生み出されてきたものである、と整理することができる。

## 5. おわりに：いつ、どこから、どうやって？

以上、本稿では通水細胞分化のマスター制御転写因子 VNS の分子機能という視点から、陸上植物の通水細胞の進化について考えてきた。これまでの実験生物学的研究から得られた分子的知見によって、現存陸上植物が共通した通水細胞分化の分子基盤スキームをもっていることが分かつてきただけでなく、一方で、通水細胞進化の全貌を明らかにするには、まだ多くの鍵情報が足りていないのも事実である。

例えば、本稿ではコケ植物の中でも蘚類であるヒメツリガネゴケの結果を中心に議論を展開したが、蘚類より進化上早期に維管束植物の系統から分岐したと考えられている苔類ゼニゴケのゲノムにも、VNS 遺伝子が存在していることが分かつていている（Xu et al. 2014; Nakano et al. 2015; 図 3）。ゼニゴケにおける VNS 分子機能の解明は、VNS による細胞分化の仕組みの変遷をさらに遡って論じる上で重要な課題である。また、木生シダ繁栄をもたらしたのはリグニンを含んだ仮道管の進化であったが、先述のように仮道管はコケ植物のハイドロイドとは異なる特徴を多くもっている（図 1）。仮道管分化はいかにして可能になったのか、さらにいえば、どういった VNS 機能の強化・修飾が仮道管を生み出す原動力となったのか、また、その際に胞子体世代が優勢となったことがどういった影響を与えたのか、など、仮道管分化の分子機構については分かつてない点が多い。これらについては、現存のシダ植物や裸子植物の仮道管分化の分子機構を明らかにしていくことで、議論の手掛かりを得る必要があるだろう。また、もっと大きな問い合わせとして、VNS が属する植物特異的な転写

因子群、NAC ファミリー遺伝子がいったいどのように進化してきたのか、その中からどのように VNS 遺伝子が現れてきたのか、という問題もある。近年の次世代シーケンス技術の進展はさまざまな生物種のゲノム情報取得を可能にしているが、こうした比較ゲノム学的なアプローチが、VNS ファミリー進化についての新たな知見をもたらす可能性は高い。

いつ、どこから、どうやって、VNS 遺伝子が生まれ、さまざまな通水細胞を作りだし、陸上植物の繁栄とひいては陸上生物圏の発展につながっていったのか。さらにこうした通水細胞の進化が、植物のボディプランの進化とどのように関連してきたのか。上記に挙げたようなさまざまな研究の進展によって、こうした植物通水細胞進化の道のりの謎がさらに解き明かされることを期待したい。

## 引用文献

- Bennett, T., van den Toorn, A., Sanchez-Perez, G.F., Campiho, A., Willemse, V., et al. 2010. SOMBRERO, BEARSKIN1, and BEARSKIN2 regulate root cap maturation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 22: 640–654.
- Cichan, M.A. & Taylor, T.N. 1982. Vascular cambium development in *Sphenophyllum*: A Carboniferous arthropophyte. *IAWA Bull* 3: 155–160.
- Fukuda H. 1996. Xylogenesis: initiation, progression, and cell death. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 299–325.
- Fukuda H. & Komamine A. 1980. Establishment of an experimental system for the tracheary element differentiation from single cells isolated from the mesophyll of *Zinnia elegans*. *Plant Physiol.* 65: 57–60.
- 出村拓・大谷美沙都 2015. セミナー室/植物細胞壁の情報処理システム. 植物細胞壁：細胞壁形成の設計図～転写制御機構～. 化学と生物 (53): 313–318.
- Demura, T., Tashiro, G., Horiguchi, G., Kishimoto, N., Kubo, M., et al. 2002. Visualization by comprehensive microarray analysis of gene expression programs during transdifferentiation of mesophyll cells into xylem cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 15794–15799.
- Kubo, M., Udagawa, M., Nishikubo, N., Horiguchi, G., Yamaguchi, M., et al. 2005. Transcription switches for protoxylem and metaxylem vessel formation. *Genes Dev.* 19: 1855–1860.
- Ligrone, R., Carafa, A., Duckett, J.G., Renzaglia, K.S. & Ruel K. 2008. Immunocytochemical detection of lignin-related epitopes in cell walls in bryophytes and the charalean alga *Nitella*. *Plant Syst. Evol.* 270: 257–272.
- Ligrone, R., Duckett, J.G. & Renzaglia, K.S. 2000. Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. *Philos. Trans R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 355: 795–813.
- Ligrone, R., Duckett, J.G. & Renzaglia, K.S. 2012. Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective. *Ann. Bot.* 109: 851–871.
- Ligrone, R., Vaughn, K.C., Renzaglia, K.S., Knox, J.P. & Duckett, J.G. 2002. Diversity in the distribution of polysaccharide and glycoprotein epitopes in the cell walls of bryophytes: new evidence for the multiple evolution of water-conducting cells. *New Phytologist* 156: 491–508.
- Mitsuda, N., Iwase, A., Yamamoto, H., Yoshida, M., Seki, M., et al. 2007 NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19: 270–280.
- Nakano, Y., Yamaguchi, M., Endo, H., Rejab, N.A. & Ohtani, M. 2015. NAC-MYB-based transcriptional

- regulation of secondary cell wall biosynthesis in land plants. *Front. Plant Sci.* 6: 288.
- Ohashi-Ito, K., Oda, Y. & Fukuda, H. 2010. *Arabidopsis* VASCULAR- RELATED NAC-DOMAIN6 directly regulates the genes that govern programmed cell death and secondary wall formation during xylem differentiation. *Plant Cell* 22: 3461–3473.
- Ohtani, M., Nishikubo, N., Xu, B., Yamaguchi, M., Mitsuda, N., et al. 2011. A NAC domain protein family contributing to the regulation of wood formation in poplar. *Plant J.* 67: 499–512.
- Sperry, J.S. (2003) Evolution of water transport and xylem structure. *Int. J. Plant Sci.* 164: S115-S127.
- Sterky, F., Bhalerao, R.R., Unneberg, P., Segerman, B., Nilsson, P., et al. 2004. A *Populus* EST resources for plant functional genomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 13951–13956.
- Taylor-Teeple, M., Lin, L., de Lucas, M., Turco, G., Toal, T. W., et al. 2015. An *Arabidopsis* gene regulatory network for secondary cell wall synthesis. *Nature* 517: 571–575.
- Turner, S., Gallois, P. & Brown, D. 2007. Tracheary Element Differentiation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58: 407–433.
- Turner, S.R. & Somerville, C.R. 1997. Collapsed xylem phenotype of *Arabidopsis* identifies mutants deficient in cellulose deposition in the secondary cell wall. *Plant Cell* 9: 689–701.
- Tyree, M.T. & Zimmermann, M.H. 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Second ed., Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Willemse, V., Bauch, M., Bennett, T., Campiho, A., Wolkenfelt, H., et al. 2008. The NAC domain transcription factors FEZ and SOMBRERO control the orientation of cell division plane in *Arabidopsis* root stem cells. *Dev. Cell* 15: 923–922.
- Xu, B., Ohtani, M., Yamaguchi, M., Toyooka, K., Wakazaki, M., et al. 2014. Contribution of NAC transcription factors of plant adaptation to land. *Science* 343: 1505–1508.
- Yamaguchi, M. & Demura, T. 2010. Transcriptional regulation of secondary wall formation controlled by NAC domain proteins. *Plant Biotechnol.* 27: 237–242.
- Yamaguchi, M., Kubo, M., Fukuda, H. & Demura, T. 2008. VASCULAR- RELATED NAC-DOMAIN7 is involved in the differentiation of all types of xylem vessels in *Arabidopsis* roots and shoots. *Plant J.* 55: 652–664.
- Yamaguchi, M., Mitsuda, N., Ohtani, M., Ohme-Takagi, M. & Demura, T. 2011. VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN 7 directly regulates the expression of broad range of genes for xylem vessel formation. *Plant J.* 66: 579–590.
- Zhong, R., Demura, T. & Ye, Z. H. 2006. SND1, a NAC domain transcription factor, is a key regulator of secondary wall synthesis in fibers of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 18: 3158–3170.
- Zhong, R., Lee, C. & Ye, Z. H. 2010. Global analysis of direct targets of secondary wall NAC master switches in *Arabidopsis*. *Mol. Plant* 3: 1087–1103.