

植物の記憶 (2) エピジェネティック・プライミング

公益財団法人日本植物調節剤研究協会
技術顧問

與語 靖洋

生物は、環境という非定常の複雑系において、定期的または不定期に、外部から生物・無生物を含む質的および量的に異なる様々な刺激を受ける。植物は動けないため、それらの変化や刺激に対して適応または緩和する高い能力を潜在的に有している。「緒」No.8 (與語 2022a) では、これらに対する応答としての短期と長期の記憶について、“エピジェネティクス”との関連も含めて紹介した。またそれに先立って、DNA情報を基にしたセントラルドグマだけでは表現形質を説明できないこと (與語 2022b)、さらにメンデル性遺伝によらない除草剤抵抗性機構の存在について述べてきた (與語 2022c)。「緒」No.8の文末に、植物の記憶に関して、今後種・品種や遺伝の観点から取り上げると書いたが、今回は、後者の遺伝と関連が深い、近年話題になっている“エピジェネティック・プライミング”について概説する。

1. エピジェネティック・プライミング (epigenetic priming) とは

聞き慣れない言葉だが、遺伝子 (DNA塩基配列) の変化を伴わないエピジェネティクスと準備や呼び水等を意味するプライミングを組み合わせたものである。すなわち、変化や刺激に対する応答反応を、核等の生体内に“潜在的に蓄積”，言い換えれば“記憶”するメカニズムである。エピジェネティクスの様式には、DNAメチル化や様々なヒストン修飾、ノンコーディングRNA、環状DNA等がある。これらのうち、例えばDNAやヒストンの修飾がゲノム上のどの位置にどの程度存在するかは、遺伝と環境の両方の因子が相互作用した結果として生じ、成長の過程で細胞の表現形質、さらには運命を決定する。それを「エピジェネティック・ランドスケープ (epigenetic landscape, 後生的風景, 以下“EL”とする)」という。このELの違いによって、根、茎、葉、花等の各部位ではそこに運命づけられた細胞が増殖する。また、植物は外部刺激を受けると、応答する。その際、セントラルドグマを形成するDNAの塩基配列は変化しないものの、その情報は体細胞分裂の際、さらには減数分裂した後でも継承される。すなわち広義で“遺伝”する。

松永 (2020) は、エピジェネティック・プライミング (以下“EP”とする) の概念を導入することによって、セントラルドグマを基幹とした従来の研究手法や考え方に大きな変化がみられたとしている。つまり、従来の研究では、外部環境からの刺激等による表現形質の変化は、刺激を受ける前後のmRNA発現量の増減という遺伝子発現から解析するのに対して、EPでは、ELの変化を解析する。また、植物は発芽から開花・結実、さらには老化までの幅広い時間軸の中で、周辺環境から様々な刺激を受ける。そのため、動けない植物はそれらに柔軟に適応するための分子メカニズムを細胞内に潜在的に具備している。それがEPである。松永らはシロイヌナズナの変異体を利用して、このEPが植物の再生力にも関与することを明らかにしている。

2. 記憶とエピジェネティック・プライミング

植物が乾燥に晒されると萎れるが、その後の降雨によって回復する。植物はその経験を記憶しており、次に同様の環境に晒されると、その記憶の助けを借りて適応する。また、乾燥と降雨等による回復を繰り返し経験する中で、適応力はさらに向上する (Turgut-Kara *et al.* 2020)。この記憶にEPが関与している。

エピジェネティックによる記憶には、大きく分けて3つある (Gallusci *et al.* 2022)。何れの記憶も、外部環境に適応して表現形質が変化する (図-1)。以下に概説する。

一つ目は、“細胞記憶”である。植物は、成長の過程で様々な外部環境から刺激を受けて、大小様々にELを変化させる。ELの変化は体細胞分裂においてその記憶を維持する。

二つ目は“世代を超えた記憶”である。細胞記憶されたEL変化の一部は、次世代に引き継がれる。有性生殖では種子、栄養繁殖では塊茎等の繁殖器官がその役割を果たす。

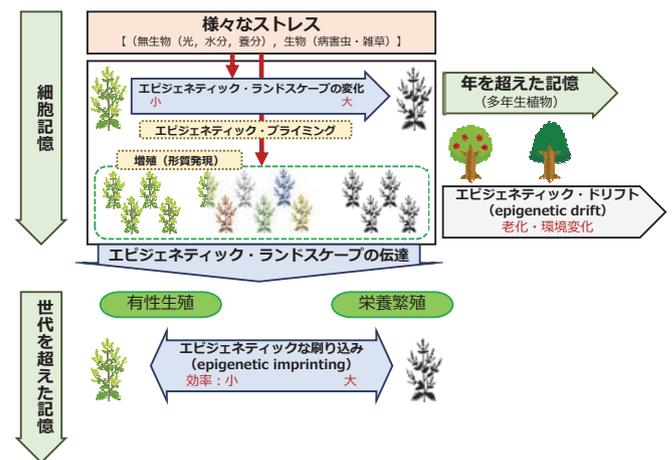


図-1 植物におけるエピジェネティック記憶 (Gallusci *et al.* 2022 の 図1 を和訳して改変)

す。栄養繁殖はクローンの増殖なので、有性生殖に比べて、ELの変化、別の言葉ではゲノムインプリンティング (genomic imprinting, ゲノム刷り込み) を確実かつ効率的に行うことができる。

三つ目は“年を超えた記憶”である。多年生植物においては、細胞記憶したELの一部を複数年にわたって記憶する。

その他にも、細胞記憶が成長段階や周辺環境の変化に応じて、異なる表現形質として発現することがある。このことをエピジェネティック・ドリフト (epigenetic drift) という。ヒトの話だが、例えば一卵性双生児が異なる環境で生活すると、有効汗腺数や顎の形態等に違いが生じることが報告されている。

3. 雑草におけるエピジェネティック・プライミング

ノハラガラシ (*Sinapis arvensis*) は、アブラナ科雑草であり、世界各地に分布する。ここで取り上げるストレスは、除草剤ではないものの、モンシロチョウ (*Pieris rapae*) の幼虫に食害されたとき、この植物はどのように応答するだろう (Sobral *et al.* 2021)。

ノハラガラシは、害虫に食害されると、形態的には毛状突起の密度が高まり、内生的にはグルコシノレートが増加する。毛状突起は幼虫の食行動を物理的に抑制し、グルコシノレートの代謝産物であるイソチオシアネートは食害に対する忌避効果を示す。

これら形態および内生の変化は幼植物で大きい (図-2の同世代の誘導能)。いったん食害を受けた植物 (母型, F1) の子孫 (F2) は、食害を受ける前から防衛反応が高まる (図-2の世代を超えた誘導)。

さらにF1とF2における食害の有無の組み合わせ (図-2の世代を超えた準備 (プライミング)) では、毛状突起の数は幼植物の場合、F1で食害を受けていない場合は大きく増

加するが、F1で食害を受けているとF2の毛状突起の数が元々多いので、増加率は高くない。一方、成植物ではF1における食害の有無にかかわらず、F2において食害を受けると毛状突起の数はある程度増加する。次に、内生変化であるグルコシノレートについては、幼植物も成植物も、F1における食害の有無が含有量の主要因になる。

これらの結果から、親世代における経験は、その世代におけるストレス応答だけでなく、そのストレス経験を子孫に伝え、特にその応答は幼植物で明確であることが示された。何れにせよ、これらのストレス応答に対して、EPが何らかの関与をしていることは明らかである。

これまで「緒」において、“手続き記憶”、“短期・長期記憶”、“ストレス記憶”等について言及してきた。植物の記憶に関する研究を調べると、植物が複雑な環境変化に対して、極めて巧妙な応答メカニズムを具備していることがわかる。そのメカニズムは、メンデル性遺伝としてゲノム内遺伝子のDNA配列に記憶させたものが根幹にあり、病虫害や環境変動等、影響の時期や大きさが予測できないストレス等に適応できるようにエピジェネティックな応答が存在するのであろうか。また、この二つのメカニズムは互いにどのように関連しているのであろうか。そのあたりを俯瞰しながら、植物の記憶についてももう少し情報を集めてみたい。

参考文献等

Gallusci, P. *et al.* 2022. Deep inside the epigenetic memories of stressed plants. Trends in Plant Science, in press.

松永幸大 2020. 遺伝子発現変化を伴わない潜在的分子メカニズム—エピジェネティック・プライミングによる植物再生. Plant Morphology 32, 53-57.

Sobral, M. *et al.* 2021. Phenotypic plasticity in plant defense across life stages: Inducibility, transgenerational induction, and transgenerational priming in wild radish. PNAS 118 (33), e2005865118.

Turgut-Kara, N. *et al.* 2020. Epigenetic memory and priming in plants. Genetica 148, 47-54.

與語靖洋 2022a. 植物の記憶(1) 短期記憶と長期記憶. 植調 56(7), 21-23.

與語靖洋 2022b. セントラルドグマと形質発現. 植調 56(2), 7-9.

與語靖洋 2022c. メンデル性遺伝によらない除草剤抵抗性. 植調 56(5), 16-18.



図-2 ノハラガラシにおけるエピジェネティック・プライミング (Sobral *et al.* 2021 の 図1 と図3 を和訳して改変)