

『ダーウィンが提唱した自殖の進化』を解く鍵は花粉遺伝子の変異
(シロイヌナズナの自殖性は花粉側自他識別因子の変異が原因だった)」

1. 発表概要：

- ・シロイヌナズナの自殖能力の獲得は、花粉自家不和合性遺伝子 *SCR(SP11)* の突然変異が原因
- ・*SCR(SP11)* の突然変異を元に戻した遺伝子を導入したシロイヌナズナは、自己花粉を排除
- ・応用的には、作物の品種改良の効率を高めたり、野生植物種の保全への貢献の可能性

2. 発表内容：

【概要】

近交弱勢を防ぎ、植物種の多様化に寄与したしくみのひとつである「自殖」と「他殖」を制御する「自家不和合性^{1(注)}」。標記研究では、その自家不和合性の鍵遺伝子の変異が、アブラナ科植物シロイヌナズナを自殖可能な自家和合性種に進化させたことを証明し、またその鍵遺伝子を改変することで再び自家不和合性にすることに世界で初めて成功しました。この成果は、東京大学大学院総合文化研究科・土松隆志大学院生のほか、東北大学大学院生命科学研究科・五十川祥代大学院生、諏訪部圭太博士研究員、渡辺正夫教授と、スイス・チューリヒ大学の清水健太郎准教授ら国内外の 8 つの大学の共同研究によるものです。

自由に移動することができない植物は、様々な環境に適応する能力を進化させてきました。このような遺伝的多様性は進化の素材となるものであり、「自家不和合性」はその維持機構のひとつといえます。自家不和合性は、自己花粉を排除し、非自己花粉で受粉・受精するシステムで、様々な植物種が有しています。アブラナ科植物^{2(注)}の祖先はもともと自家不和合性で、現在ではキャベツ、ハクサイ、ダイコンなどの自家不和合性の種(しゅ)と、シロイヌナズナ(アブラナ科モデル植物)、ナズナ(ぺんぺん草)などの自家和合性の種が知られています。アブラナ科植物の自家不和合性は、めしべの先端にある柱頭細胞表面のめしべ側自家不和合性因子である受容体タンパク質 *SRK* と花粉側自家不和合性因子である花粉表面のタンパク質 *SCR(SP11)* が同じ対立遺伝子特異的に結合すること(同じハプログループ同士で結合すること)で誘起されることを、東北大のグループはこれまでに明らかにしてきました。しかしながら、どのような過程を経てシロイヌナズナやナズナなどが自家和合性になったのか、その進化にはどのような遺伝子が関係しているのかという問題は、現在まで謎でした。

今回、この研究グループは 19 のシロイヌナズナの自然変異種で交配実験を行い、7 つの変異種でめしべ側自家不和合性因子である *SRK* 遺伝子が機能していることを明らかにしました。さらに、花粉側自家不和合性因子の *SCR(SP11)* 遺伝子内において生じていた 2 つの変異を人工的に修復し、花粉を包むおしべの最

内層の細胞(タペート細胞)で働くプロモーターに連結して、めしべ側自家不和合性因子 *SRK* が機能している自然変異種に遺伝子導入しました。その結果、自家和合性であったシロイヌナズナを自家不和合性にすることに、世界で初めて成功しました。

ダーウィンは 1876 年に、交配相手が少ない条件下では自殖が繁殖に有利な性質となるという仮説を提唱していました。今回明らかにした遺伝子配列から、シロイヌナズナの自家和合性の広まった時期を推定したところ、氷河期と間氷期の周期によって分布が急速に変化し、交配相手が少なかったと考えられる時期に一致することがわかりました。この結果はダーウィンの仮説を裏付けるものです。

将来的にこの実験成果を応用することにより、作物の品種改良の効率を高めたり、野生植物種の保全への貢献の可能性が期待できます。

本研究成果は、英国の科学雑誌「Nature」の電子版(Advance Online Publication, AOP): (<http://www.nature.com/nature/index.html>)に、日本時間の 4 月 19 日午前 2 時(ロンドン時間の 4 月 18 日午後 6 時)に掲載予定です。

【背景】

ハクサイ・キャベツ・ダイコンなど多くのアブラナ科作物は「自家不和合性」という自殖を妨げ他殖を促進するメカニズムを持っています。実際に、ハクサイ・キャベツ・ダイコンなどの品種改良には、自家不和合性の形質を利用した効率的な F₁ 雑種育種が行われています。一般に自殖によってできた種子は、近交弱勢^{3(注)}の効果により成長が悪く、繁殖能力が低いことが知られています。自家不和合性は自分の花粉を排除して自殖による種子が形成されるのを防ぎ、同種の別個体由来の花粉による種子を積極的に作るシステムであり、様々な植物種を用いて世界中で精力的に研究されてきました。アブラナ科植物では、おしべとめしべの間の分子認識反応によりこのメカニズムが誘起されます。この認識に関与するおしべ側自家不和合性遺伝子 *SCR(SPII)* とめしべ側自家不和合性遺伝子 *SRK* は、東北大のグループによって明らかにされました。一方、同じアブラナ科に属するモデル植物シロイヌナズナは自家和合性であり、主に自殖で繁殖します。シロイヌナズナの自殖性への進化には、*SCR(SPII)* や *SRK* の突然変異が関わっていたことが予想されていましたが、それが実際にどのような遺伝子変異であったのかは明らかにされていませんでした。進化論を唱えたダーウィンも注目していた、自家不和合性から自家和合性への進化の最初のステップは何なのか？ 世界中の植物科学研究者が長年追いかけてきた謎のひとつです。

【研究内容】

本研究ではまず、シロイヌナズナの自然変異種めしべに、シロイヌナズナの近縁野生種であるハクサンハタザオ(*Arabidopsis halleri*)の 2 種類のハプログループ(対立遺伝子のタイプ)をもつ花粉の交配実験を行いました。そのうちハプログループ A タイプのハクサンハタザオの花粉管は、19 のうち 7 つのシロイヌナズナ自然変異種めしべに侵入できませんでした。これら 7 つの自然変異種では、めしべ表面で花粉の自他識別を行うハプログループ A タイプの *SRK* 遺伝子

が機能していました(図 1)。この結果から、自家和合性のシロイヌナズナの中でも、めしべ側自家不和合性因子はいまだに機能していることが明らかとなり、花粉側自家不和合性遺伝子の *SCR(SPII)* をおしべ側で機能させることさえできればシロイヌナズナを自家不和合性に戻すことができる可能性を示唆しました。

次に、この *SRK* が機能しているハプログループ A の *SCR(SPII)* の遺伝子構造を決定し、自家不和合性であるハクサンハタザオの *SCR(SPII)* 遺伝子と比較したところ、遺伝子のうち、アミノ酸に翻訳される第 2 エクソンの部分で 213 塩基の逆位 (遺伝子配列がひっくり返る突然変異) と遺伝子重複変異が生じていることがわかりました。ハプログループ A の *SCR(SPII)* 遺伝子からできるタンパク質には、*SCR(SPII)* の機能に重要なアミノ酸である 8 個のシステインが配されています。これらの突然変異が生じた *SCR(SPII)* では、そのうち 5 つを欠落していました。さらに、これらの突然変異を元に戻せば、8 個のシステインを回復させることがわかりました(図 2)。

そこで、*SRK* 遺伝子が機能している自然変異種のひとつ Wei-1 系統を使って、変異を修復した *SCR(SPII)* を人工的に作成し、おしべのタペート細胞で働くプロモーターに連結して、遺伝子導入を行いました。その結果、自家和合性であった Wei-1 系統は自家不和合性となり、シロイヌナズナの自己の遺伝子をひとつ改変しただけで自家不和合性に戻すことに、世界で初めて成功しました(図 3)。

私たちはさらに、世界各地で採集したシロイヌナズナの DNA を網羅的に調査し、ほとんどの個体がこの *SCR(SPII)* の逆位を持っていることを確かめました。これらの結果は、この *SCR(SPII)* の逆位がシロイヌナズナを自家和合性に進化させたことを示すものです。自家和合性の進化は野生植物の中で何度も繰り返してきたことが古くから報告されてきましたが、この研究はその進化を遺伝子配列のレベルで詳細に解明した世界で初めての報告になります。

【今後の発展】

本研究では、自然界において自家不和合性から自家和合性が進化する過程の一端を明らかにしました。ダーウィン以来、進化学者は生物が様々な環境に驚くほど精緻な適応を遂げてきたことを発見してきましたが、その進化の道筋を遺伝子レベルで明らかにできた研究例はいまだにほとんどありません。この研究のように実験室の中で蓄積されてきた分子生物学の知見を野生生物に応用することで、生物のめくるめく多様性の進化の謎を解き明かせるようになることが期待されます。

人類による野生植物の栽培化における歴史の中でも同様に、自家不和合性を失った作物は数多くあります。ここでの研究を応用してそのような作物に再び自家不和合性の形質を持たせられれば、品種改良の効率を高める可能性が期待されます。また、自家和合性がどのような環境に適応してきたのかを理解することは、自家和合性の植物種の保全方法を考える上で重要な基礎ともなります。

【本研究内容についてコメント出来る方】

- (1) 日向康吉 (東北大学名誉教授)
- (2) 矢原徹一 (九州大学大学院理学研究院 教授)

3. 発表雑誌 :

Tsuchimatsu, T*., Suwabe, K*., Shimizu-Inatsugi, R., Isokawa, S., Pavlidis, P., Städler, T., Suzuki, G., Takayama, S., Watanabe, M⁺, & Shimizu, K.K.⁺ (2010) Evolution of self-compatibility in *Arabidopsis* by a mutation in the male specificity gene. *Nature* (doi:10.1038/nature08927).

土松隆志^{1,2,*}, 諏訪部圭太^{3,4,*}, 清水(稲継)理恵¹, 五十川祥代^{3,5}, Pavlos Pavlidis⁶, Thomas Städler⁷, 鈴木剛⁸, 高山誠司⁹, 渡辺正夫^{3,5,+}, 清水健太郎^{1,+} (1. スイス・チューリヒ大学植物生物学研究所, 2. 東京大学大学院総合文化研究科, 3. 東北大学大学院生命科学研究科, 4. 三重大学大学院生物資源学研究科, 5. 東北大学理学部, 6. ミュンヘン大学, 7. スイス連邦工科大学チューリヒ校, 8. 大阪教育大学教養学科, 9. 奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科), 「花粉側自家不和合性因子の変異によるシロイヌナズナの自家和合性への進化」

* : 2名がいずれも第一筆頭者, + : 責任著者

この研究は英国・科学雑誌「Nature」電子版(Advance Online Publication, AOP): (<http://www.nature.com/nature/index.html>)に、日本時間の4月19日午前2時(ロンドン時間の4月18日午後6時)に掲載予定です。

4. 注意事項 :

本件の取り扱いについては、下記の解禁時間以降でお願い申し上げます。

新聞 : 日本時間 4月19日(月)朝刊
テレビ・ラジオ・インターネット : 日本時間 4月19日(月)午前2時

5. 問い合わせ先 :

伊藤 元己 (いとう もとみ)
東京大学大学院総合文化研究科 教授
〒153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1

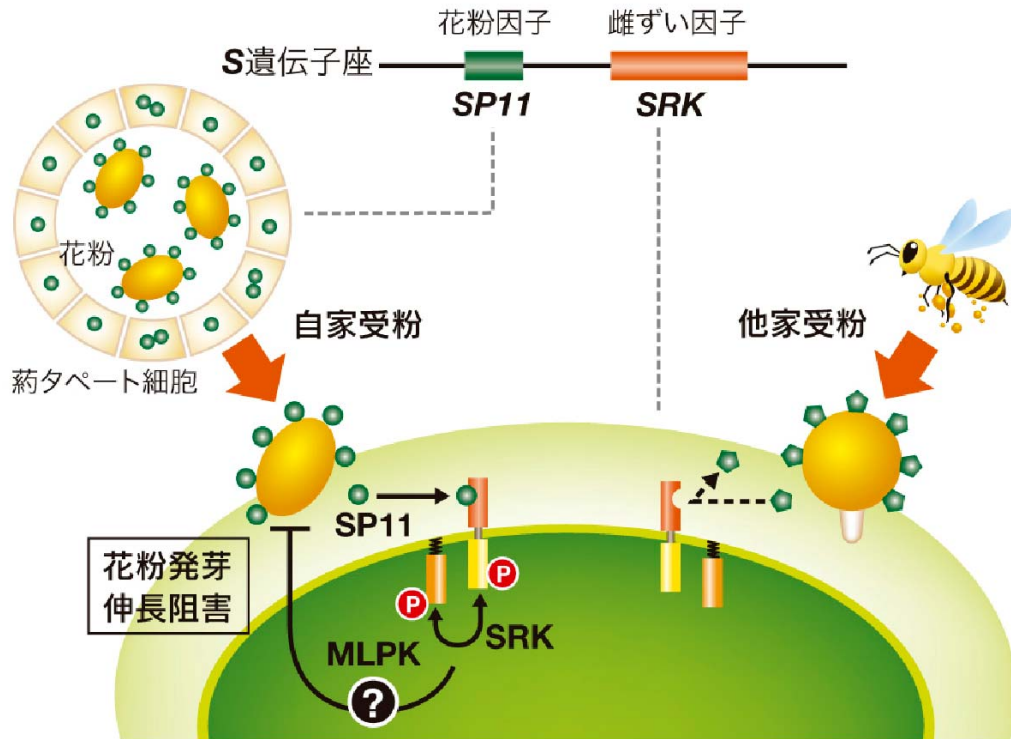
6. 用語解説 :

1. 自家不和合性

自家不和合性とは、雌雄両生殖器官が機能的、形態的に正常であるにもかかわらず、自己花粉を排除して非自己花粉で受精し結実する形質であり、近交弱勢の出やすい自殖由来の種子ができるのを防ぐシステムのひとつである。多くの被子植物ではひとつの花の中におしべとめしべが同居しているため、自己花粉がめしべに付きやすい構造をしている。この構造は他個体の花粉を受粉(他家受粉)させるには都合が良くない性質と言える。自家不和合性種では、もし自己花粉がめしべについてした場合に

でも（自家受粉）、積極的にこれを排除し、受精を回避できるよう分子レベルの自己・他者の認識機構を持っている。

アブラナ科植物の自家不和合性は、*S* 遺伝子と呼ばれる遺伝子座によ

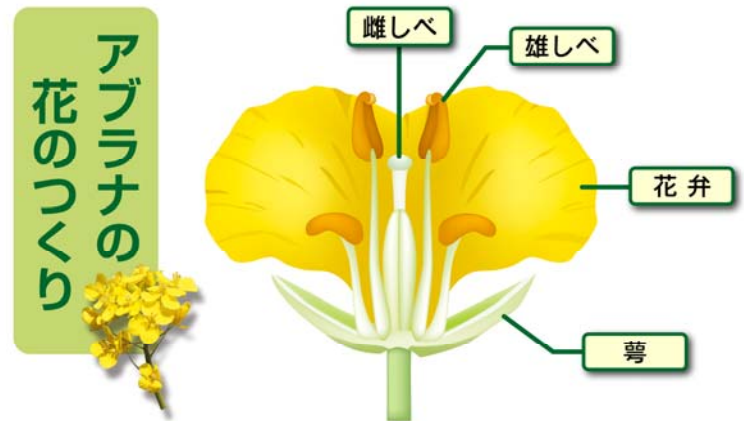


って制御されている。自家不和合性の種内には複数のハプログループ (*S* 対立遺伝子)が存在し、異なるハプログループを持つ個体同士でしか受精できない。*S* 遺伝子座の上には、めしべ側自家不和合性遺伝子 *SRK* と花粉側自家不和合性遺伝子 *SCR*(*SP11*)とがある。*SP11* はおしべ先端の葯タペート細胞で発現し、花粉表面にそのタンパク質が移動する。めしべの先端に花粉が付着したとき、自己 (同じハプログループ)の *SRK* と *SP11* は鍵と鍵穴のような関係で結合するが、非自己花粉 (異なるハプログループ)の場合には結合しない。結合したというシグナルはめしべの細胞内に伝達され、その花粉を排除する機構が働くため、結果的に自己花粉は受精できない。上に、東北大学の研究グループが明らかにしてきた、アブラナ科植物の自家不和合性の模式図を示す (図版ファイルは <http://dolphin.c.u-tokyo.ac.jp/~t-tsu3/Arabidopsis/> からダウンロードすることができます)。

2. アブラナ科植物

アブラナ科植物には、キャベツ、ハクサイ、ダイコンなどの多くの重要な作物が含まれる。しかし、ワサビなど辛みを持つ野菜のほか、身近な雑草であるぺんぺん草(ナズナ)もアブラナ科植物である。多くの研

究者に頻繁に用いられるモデル植物であるシロイヌナズナもこの科に属しており、2000年には高等植物として世界で初めて全遺伝子配列が決定された。上に典型的なアブラナ科の花の構造(ハクサイ)を模式的に示す(図版ファイルは <http://dolphin.c.u-tokyo.ac.jp/~t-tsu3/Arabidopsis/> からダウンロードすることができます)。



3. 近交弱勢

ヒトを含む多くの動植物において知られている、自殖や近親婚などの近親交配によってできた子孫の成長や繁殖能力が低下する現象を指す。ダーウィンがさまざまな植物種を用いて膨大な交配実験を行った結果から、近交弱勢の存在を報告したことがよく知られている。