

サイエンスネット

物(化)生(地)...

数研出版株式会社

SCIENCE NET

Contents

- ▶ 特集 1 / 赤木剛士 …2 ▶ 特集 3 / 石川 壮 …10
▶ 特集 2 / 山崎健太 …6



カキ(柿)「禅寺丸」の雄花における人工的な雌花への誘導

岡山大学農学部 赤木剛士

私たちが普段口にしていく栽培ガキは、雄花・雌花を一個体中に着生する「雌雄異花同株」という性決定システムを持つ。これは、本来オス・メス個体が分離する野生カキ属種からの進化の中で生まれた新しい形質であり、性決定を統御している *OGI*(雄木)・*MeGI*(雌木)遺伝子へのエピジェネティック制御によって成立するものである。上の写真は、雄花への DNA 脱メチル化剤の処理によってエピジェネティック制御へ介入し、人工的に雌花(写真中央、結実したもの)を誘導した例である。

植物における「性」とは？

岡山大学農学部 赤木剛士

1. はじめに

「性」は動植物が共通して持っている、種内の遺伝的多様性を維持するための最も基本的なメカニズムである。動物における性(あるいは「性別」)は古くから研究が進んでおり、哺乳類ではXY型の性染色体によって雌雄個体が決定し、その他にもXO型染色体や鳥類で中心的に見られるZW型性染色体によって「画一的な個体単位の性」(つまりオス・メス)が制御されている。この「個体単位の性」は私たちヒトから見れば当たり前の現象であり、一部の例外的な変異体であるオス・メス半分ずつの個体などを除けば、動物において生物学的な性表現に揺らぎが見られることはない。一方、植物においては同様の概念は全く通用しない。植物(ここでは主に顕花植物のこと)は本来、一つの花の中に雌雄器官の両者を有する両全性であり、花という単位に独立した性表現を有することができるため、個体の中に複数の性を表現可能である。実際、植物の75%以上が両全性を示し、個体単位の性(オス・メス個体)を示すものは全体の5%程度にしか過ぎない。しかし、興味深いことに、性を有するこれら5%の種は、植物の進化においてまとまって出現したわけではなく、系統独立的に、一種の収斂進化として性を獲得してきたことが分かっている(図1)。

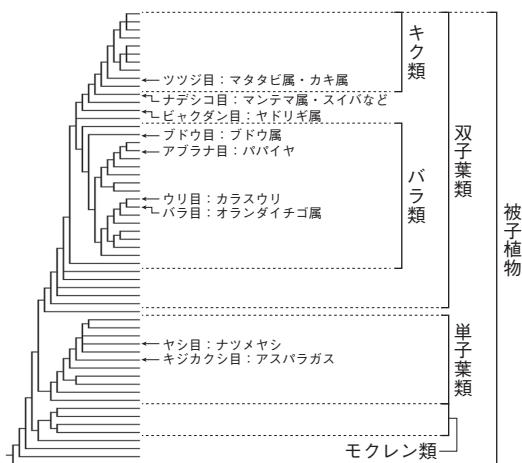


図1 被子植物の系統樹と「性」を持つ植物種の分布

ここでは、本来は両全性であった植物が、動物と同様の性染色体によって制御される「個体単位の性」をどのように手に入れ、どのような進化を遂げてきたのか、そのメカニズムを紹介するとともに、植物における性の進化が持つ植物・人間サイド両者の意義について考えていきたい。

2. 植物の性決定研究の歴史

植物の遺伝的な性決定の歴史は非常に長く、1903年にウリ科植物において、「遺伝する性」が初めて確認された。この遺伝的な性は動物と同様に、性染色体によって制御されていることが1923年に明らかになる。1923年には3種の植物において性染色体の報告がなされているが、そのうちの一つはコムギの祖先種発見者としても有名な木原均博士らによる「スイバ」の研究であった。その後、40種を超える植物で性染色体の同定が行われたが、性染色体上における性決定遺伝子は、その後100年近くも未発見であった。

一方、「なぜ、どうやって植物は性を成立させたのか?」という理論的な命題に関しては、多くの進化学者たちが考察を重ねており、特に、イギリスの研究者で生殖進化学の大家であるDeborah Charlesworth, Brian Charlesworth 夫妻が1978年に発表した「二因子説」と呼ばれる進化理論は有名である¹⁾。難解な話が多いので詳細は割愛するが、「両全性だけであるよりも、両全性とメスが混在している方が集団の生存に有利である」という話に始まり「オス器官を維持する遺伝子の変異によってX染色体が成立した」、「メス器官を抑制する遺伝子が新たに誕生してY染色体が成立した」というものである。この理論に関しても、長年にわたって証明が試みられてきたが、決定的な結果が得られないままであった。

こういった経緯の中、2014年になって植物では初めて性決定遺伝子が発見された。興味深いことに、これは長い性決定研究の歴史を持つ植物でも、全ゲノム解読がなされたモデル植物でもない、しかし私

たち日本人にとっては非常に馴染み深い「カキ(柿)」における発見であった。

3. 植物における性決定の仕組み —「カキ」

植物の性決定遺伝子が最初に発見されたのは、私たちが普段口にする栽培ガキの近縁野生種「マメガキ」であった。性染色体さえ同定されていなかったカキ属植物であったが、「次世代シーケンシング」と呼ばれる(もっとも今ではとくに「当世代」である)ゲノム配列解析技術の応用によって瞬く間にY染色体にコードされる性決定遺伝子が同定された。面白いことに、カキ属植物における性決定遺伝子は、タンパク質をコードしない(いわゆるセントラルドグマから外れた)非翻訳 small RNA 遺伝子であり、これと相同な DNA 配列の「メス化を統御する遺伝子」を分解する機能を有していることが明らかになった。これらの遺伝子はその機能と日本語による語呂を合わせて *OGI*(雄木), *MeGI*(雌木)と命名され、Y染色体の性決定遺伝子 *OGI* が *MeGI* によるメス化を食い止めることでオス化を誘導しているというメカニズムが明らかになった(図2)²⁾。

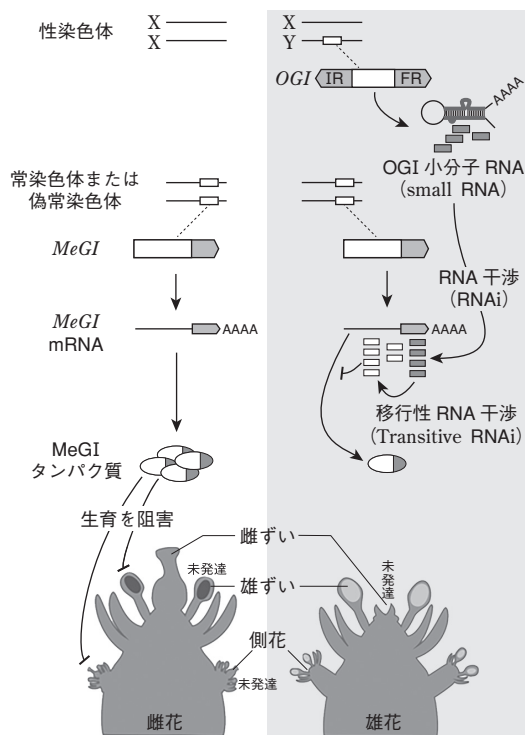


図2 カキ属植物における性決定システム
[Akagi et al. 2014, Science²⁾ より改変]

ところで、私たちが普段口にする栽培ガキは六倍体種であり、一つの木の中に雌花しか着生しないもの(メス個体)と、一つの木の中に雄花・雌花の両者を着生するもの(雌雄異花同株)が混在している。実はこの揺らぎのある性決定メカニズムも性決定遺伝子 *OGI/MeGI* に依存するものであり、両遺伝子の発見は、DNA 配列の変化を介さない「エピジェネティック制御」と呼ばれる仕組みによって制御されていることが分かっている。この両遺伝子の花単位におけるエピジェネティックスイッチの ON/OFF のパターンによって雄花・雌花への発生パターンが決まっている。

さて、実はカキ属植物における性決定の仕組みは、前述した性決定モデル「二因子説」とは異なる「一因子」によるものであった。もっとも、二因子説の提唱者である Deborah Charlesworth 博士は一因子の可能性も提案していたのだが、この相違は大きな論争を呼び、一般人からすると割とどうでも良いであろう「植物の性を決める因子は1つか2つか?」という議論があちこちで繰り返られていたのを鮮明に覚えている。そんな中、ついに二因子説を証明する性決定因子が同定されることとなる。これが、アスパラガスとキウイフルーツにおける性決定因子の発見である。

4. 植物における性決定の仕組み —「アスパラガス・キウイフルーツ」

カキの性決定遺伝子の発見から3年後の2017年、アスパラガスにおいてY染色体に座乗する性決定遺伝子 *AspTDF1* と *SOFF* が発表された。これらの遺伝子はそれぞれ「オス器官の維持」と「メス器官の抑制」に関与しており、これは二因子説における遺伝子の機能と完全に一致していた³⁾。

さらに遅れること1年、キウイフルーツにおいても *Shy Girl*, *Friendly Boy* と名付けられた性決定を司る2つの遺伝子が発見された(図3)⁴⁾。これら2つの遺伝子の進化過程を他科植物種の相同遺伝子群と比較すると、キウイフルーツ(マタタビ属)のメス器官を抑制する機能を持つ *Shy Girl* はマタタビ属に特異なゲノム倍化によって派生しており、遺伝子倍化後に積極的にメス器官抑制の新機能を獲得した遺伝子であることが判明した。他方、*Friendly Boy* は、本来植物が共通して有していたオス器官維

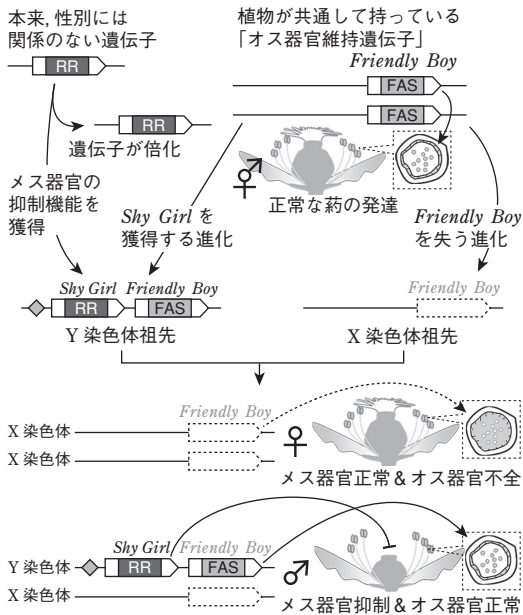


図3 マタタビ属植物における性決定システム
[Akagi et al. 2019, *Nature Plants*⁴⁾より改変]

持遺伝子が、マタタビ属特異的にX染色体(Y染色体の対立染色体)で機能しなくなった遺伝子であることが明らかになった。つまり、キウイフルーツの *Shy Girl*, *Friendly Boy* はいずれも系統特異的な進化によって誕生した新機能の遺伝子であり、この過程は、植物が系統ごとに独立した性決定メカニズムを成立させてきた進化モデルの一つと言える。非常に興味深いことに、キウイフルーツで提唱されたこの性決定二遺伝子の進化モデルは、1978年に発表された二因子説の中で既にほのめかされている。40年以上も前の、DNA と言う概念さえもまだ浅かった時代の推論が現代の最新ゲノム進化学に手が届いていることに驚きを隠し得ない。

さて、キウイフルーツの性決定遺伝子の発見は、農業の観点からも1つのブレイクスルーを引き起こした。キウイフルーツには雌雄の株が存在し、これは栽培・育種いずれの面からも多くの課題を抱えている。例えば、キウイフルーツはメスの個体(品種)だけでは結実せず、開花期が完全に揃うオス個体を受粉樹として植える必要があり、新品種の育成においても必ず雄株と雌株を交雑させる必要があるため、交雑の組み合わせに大きな制限がある。このような問題に対して、性決定遺伝子自体の遺伝子組み換えおよび遺伝子編集を行うことによって、既に両性花

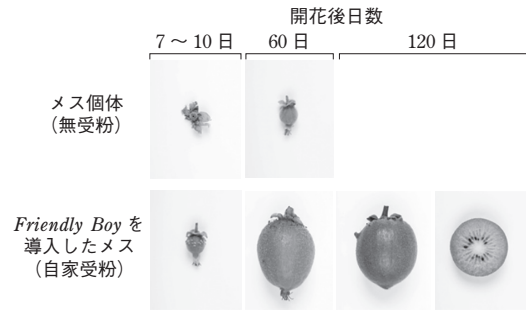


図4 *Friendly Boy* 遺伝子の導入により作出された両性キウイフルーツ

のキウイフルーツが作出されている(図4)。これらの個体は自家受粉によって着果し、遺伝的には「オスとオス」または「メスとメス」の交雑なども可能である。

5. 植物の性とヒトの共進化 —「パパイヤ・ブドウ」

キウイフルーツの雌雄株の問題でも見られるように、植物の性は、往々にしてヒトによる農業の営みの上では厄介ものとして扱われがちである。近代農業のキホンは「同質(均一)なものを大量安定生産すること」であり、この概念は、種内の多様性を維持するために存在する性とは真っ向から対立する。そのため、本来は性を持っていた幾つかの作物種では、歴史的に両性花が人為選抜された例があり、パパイヤやブドウなどでは、その人為選抜の痕跡がゲノム中に残されている⁵⁾。

パパイヤには雄株・雌株が存在しているが、これらに加えて一部の雄個体群から派生したと考えられている両全性個体群がある。これらの両全性個体群は、Y染色体を持つにもかかわらず両性花を着生する。これは、Y染色体における性決定二遺伝子のうちのひとつ「メス器官抑制の遺伝子」が消失しているためだと考えられている。面白いことに、両全性個体群ではこの遺伝子消失領域(およそ5 Mbp)において、遺伝的多様性が著しく低下しており、これは *selective sweep* と呼ばれる歴史的人為選抜の有力な痕跡であると考えられている(図5)。

私たちが普段食べたりワインにしたりしている栽培ブドウは、基本的には全て両性花を着生する両全性個体であるが、ブドウを含むブドウ属には本来、雄株・雌株が存在している。これもパパイヤと同様

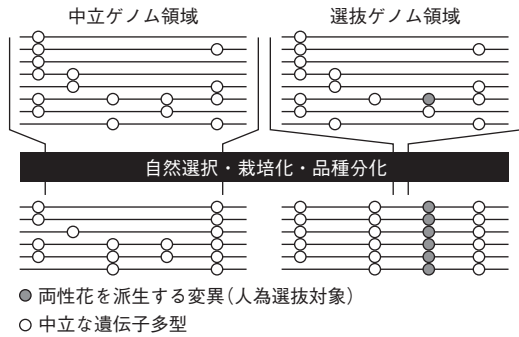


図5 遺伝子の選択による selective sweep
両性花を生み出す変異遺伝子が優先的に選択された場合を示した。変異遺伝子周辺が「揃った」構造になる。

に「メス器官抑制の遺伝子」を消失させるような選択がかかっているためであると考えられている。実際、栽培ブドウでは、野生種において性決定遺伝子群が存在する Y 染色体領域に、有意な遺伝的多様性の低下が認められている。

このように「本来は雌雄株が存在した植物種において、栽培化のステップで両全性個体が人為的に選択された」という可能性は、他にも多くの作物で示唆されており、今後、全ゲノム解読などが進めば、より多くの植物種でその証拠が明らかにされると思われる。

6. 未だミステリー： 植物における性成立の一般性

キウイフルーツにおける系統特異的な性決定遺伝子進化と関連して、実は、カキの *OGI/MeGI* 遺伝子もカキ属に特異的な進化過程によって生まれたものであることが最近になって明らかになった。カキ属の全ゲノム解読によって、およそ 6000 万～7000 万年前に現在のカキ属の祖先に特異的な全ゲノム倍化が起こったことが分かっている⁶⁾。この全ゲノム倍化に際して *OGI/MeGI* の祖先となる遺伝子が倍化し、その一方が適応進化として性決定機能を積極的に獲得したことが明らかになった。この時期は隕石衝突による最終大量絶滅期(恐竜の絶滅期)と一致しており、環境適応としての移動ができない植物では、ゲノム倍化によって新しい適応機能を獲得した種のみが生存した可能性が示唆されている(図6)。カキにおける性決定システムも、その環境適応の一環として、カキ属の祖先特異的に獲得された可能性が考えられる。

カキと同様に、アスパラガスやナツメヤシ、野生イチゴ、野生ブドウなどにおいても、その性決定遺伝子または性決定遺伝子候補群が、系統特異的な全ゲノム倍化や大規模な遺伝子倍化によって派生した可能性が考えられている。しかし、その進化過程や年代・形態は完全に独立しており、例えば野生イチゴでは、ゲノム内で頻繁に倍化する転移因子(トランスポゾン)中に性決定遺伝子が含まれるため、同一種内であっても現在進行形で新しい性決定システムが作り出されている。これらを見るに、「系統特異的なゲノム・遺伝子倍化」が植物の独立した性決定システムの成立に共通しているように見えるものの、その具体的な駆動メカニズムはまだ謎に包まれている⁷⁾。

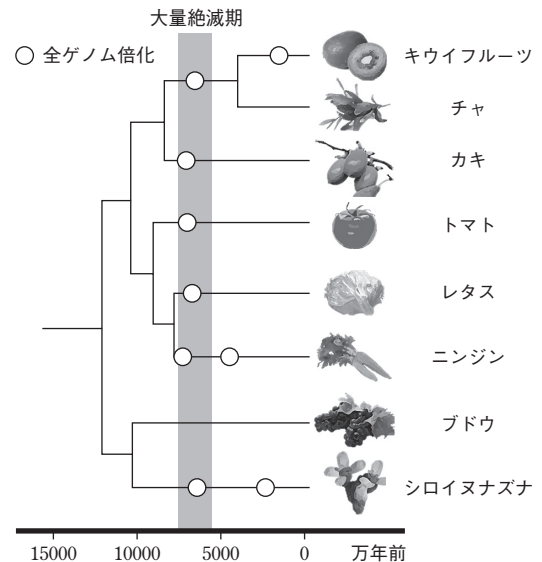


図6 様々な植物種における歴史的な全ゲノム倍化
[Akagi et al. 2020, *PLOS Genetics*⁶⁾ より改変]

参考文献

- 1) D. Charlesworth & B. Charlesworth (1978) *Amer. Natural.* 112: 975-997.
- 2) Akagi et al. (2014) *Science.* 346: 646-650.
- 3) Harkess et al. (2017) *Nature Comm.* 8: 1279.
- 4) Akagi et al. (2019) *Nature Plants.* 5: 801-809.
- 5) Henry et al. (2018) *Ann Rev Plant Biol.* 69: 553-575.
- 6) Akagi et al. (2020) *PLOS Genet.* 16: e1008566.
- 7) 赤木剛士 (2019)「植物の性」-「遺伝子から解き明かす性の不思議な世界」田中実 編著. 一色出版, p.421-474.