

2019年度 第5回 創発セミナー 報告

東京大学大学院総合文化研究科
都筑正行

大隅基礎科学創成財団の第二期 第5回創発セミナーは、田町の東京工業大学イノベーションセンターで行われました。

「植物の進化 -見えてきた謎と育種への応用-」というテーマで、植物分野の研究者お二人にご講演いただきました。育種は、農学的に価値の高い作物を作出するために人間の手で進化速度を速めることと言えます。植物を用いた研究から得た進化的知見の中から、育種への視座となるような内容をお話いただきました。

『葉緑体の働きと植物バイオマスの制御』

東京工業大学 バイオ研究基盤支援総合センター
准教授 増田 真二 氏

植物は自身が動くことができないため、外部の環境に応じて体の形を変化させることで、環境ごとに効率よく栄養やエネルギーを取り込むシステムを持っています。例えば光が届かない場所では茎を伸ばしたり葉を大きくしたりすることで、光が届く場所まで自身の体を大きくし、光合成に必要な光エネルギーを取り込むことができるようになります。このバランスは、体内の代謝バランスによって厳密に制御されていると考えられます。例えば同じゲノム配列を持ったシロイヌナズナの野生型を同じ条件で育てた場合、植物体の大きさはほとんど決まった大きさになります。



バイオマスという単語を近年よく耳にするようになったと思います。バイオマスとは産業的な価値のある生物の「かさ」のことを指し、植物の場合エネルギー生産の資源としての利用などを想定した言葉です。バイオマスを如何に増大させるか、というのはエネルギー生産を如何に効率的に、安価に行うことができるかに直結する重要な因子になります。基礎研究の分野でも、バイオマスを決定する因子を同定することを目的とした研究報告がなされています。世界各地に生育する94種類の異なるシロイヌナズナ野生種の代謝物を網羅的に同定するメタボローム解析を行い、それぞれの野生種ごとのバイオマスとの相関を解析した研究によって、葉緑体の代謝物とは負の相関、つまり代謝物の蓄積が多い場合、バイオマスは小さくなる傾向にあることがわかりました。

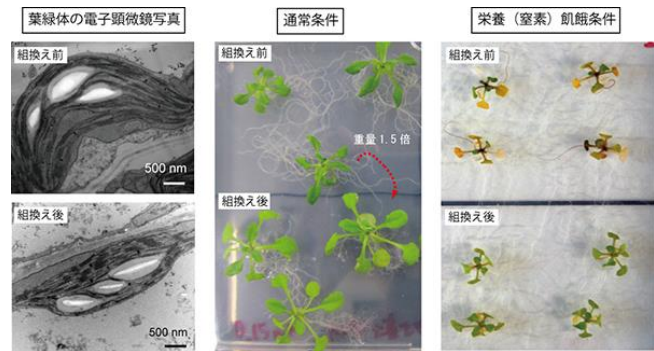
講演者の増田先生は葉緑体の専門家であり、葉緑体の代謝とバイオマスとのつながりを明らかにした研究について話されました。植物が、葉緑体が行う光合成からのエネルギーを利用して生きていることはよく知られています。現在私達が知っている葉緑体は植物の細胞内にオルガネラとして存在していますが、その起源は進化の過程において光合成細菌の一種であるシアノバクテリア（藍藻）が真核生物の細胞内に共生したものだと考えられています。シアノバクテリアは、光合成細菌の中でも唯一水から電子を取り出す光合成を行う群ですが、元々光合成は硫化水素から電子を取り出すレドックス系として出現したと考えられています。葉緑体が共生してから非常に長い年月が経っているため、多くの機能を宿主である植

物細胞に委ねていますが、今もなお葉緑体内には葉緑体自身のゲノムを持つ他、原核生物の遺伝子発現様式を持つなど、原核生物の特徴を色濃く残しています。

細菌は環境変化に応じて遺伝子発現や代謝様式を制御する機構として、緊縮応答と呼ばれるシステムを備えていることがわかっています。この緊縮応答は、ppGpp という代謝物を GTP と ATP から合成する機構で、ppGpp は遺伝子発現・代謝制御を行うことで環境変化に適応しています。近年ゲノム解析が進んだことにより、植物のゲノム上に ppGpp を合成する酵素のホモログが見つ

かったことから、植物にも緊縮応答が存在していることが示唆されますが、その実態は明らかではありませんでした。増田先生らは、ppGpp 合成酵素を過剰に発現したシロイヌナズナを作出し、植物における緊縮応答の影響を解析しました。すると、ppGpp が過剰に蓄積した個体では、葉緑体が萎縮していることがわかりました。一方で、驚いたことに植物体自体の大きさは、通常の野生型と比較して 1.5 倍程度にも大きく成長することがわかりました。植物体が大きくなった場合、水分量が増えた結果細胞が膨張している場合がありますが、この植物体は細胞の大きさは変わらず、細胞の数が増えていることがわかりました。つまり、バイオマスとして有用な細胞壁量が増大していることとなります。このことは、上述のメタボローム解析の結果を鑑みると、葉緑体が小さく代謝物が多いと、バイオマスは大きくなるという点で一致しており、植物体においてこの仮説が正しいことを示した例になりました。この植物体はまた、窒素飢餓状態でも緑色を保ち光合成を続けたことから、栄養飢餓状態における緊縮応答を起こし、環境変化に対応していることもわかります。

植物体は、元々光合成細菌であった葉緑体と共生し、葉緑体を利用して自身のエネルギーを得ているという考え方が一般的ですが、葉緑体を主体として考えるならば、ppGpp を代表とした代謝系を利用して、植物体のバイオマスをコントロールすることで葉緑体は自身を広げることができたのではないかと、という見方も提示されていました。葉緑体を抱える植物を題材とする研究ならではの視座を得ることのできるようなお話でした。



<https://www.titech.ac.jp/news/2015/032688.html> より転載

『作物の栽培化と育種』

名古屋大学 生物機能開発利用研究センター 植物遺伝子機能研究室
教授 芦苺 基行 氏



進化は、自然界において自然にかかる淘汰圧に対して適応できたものが生き残る自然選択の他に、我々人類が選抜などの手を加える人為選抜という形でも起きます。元々野生種として生育していた植物を、長い年月をかけて人類にとって好ましい形質を持つものを人間の手によって選抜していくことを栽培化と呼びます。栽培化によって誕生し

た、現在のトマトやトウモロコシ、イネといった作物の例が挙げられました。トマトやトウモロコシは、野生種との比較写真を見てみると、可食部が大きくなっていることが一目瞭然です。本講演のメインピックとなるイネについても、野生種は種子が落ちやすい形質を示しますが、栽培種は種子が落ちにくいという形質を持つことが説明されました。種子が落ちやすいという形質は、野生種にとっては自身の次世代を多く残すために重要ですが、イネ種子を食物として利用している我々人間にとっては、種子が落ちにくく収量の多い個体が好ましいのであり、まさに形質の好ましさが逆になっている良い例だと思えます。

イネは世界3大作物の1つとして挙げられますが、その地域ごとに適したイネを栽培しているということは、あまり馴染みがないかもしれません。ここで登場したのが、ベトナム、カンボジア、タイなど洪水が頻繁に見られる地域で栽培されている「浮きイネ」と呼ばれるイネです。一般的なイネは背丈を越すような水量になると生育できなくなってしまいますが、この浮きイネは水量に応じて背丈を伸ばし、種子が水から顔を出すように育つという形質を持っています。この性質は、洪水の多い地域では非常に重要です。ではこの形質は栽培の過程でイネが獲得したのかどうか、これが科学的な疑問となります。この疑問に答えるために、芦荻先生らは、複数の野生種と栽培種を用いて洪水耐性の形質が、栽培化の過程で獲得されたものかどうかを確かめました。すると驚いたことに、複数の野生種で深水環境において浮きイネの高く背丈を伸ばす性質が見られたので

す。つまりこの実験から、洪水耐性の形質はイネ野生種が元々持っていた形質であり、雨が少ない地域での栽培化の過程で洪水耐性の形質はいらなくなり失われた、ということが明らかになりました。生物の形質はゲノム DNA 上における違いによってもたらされることを考えると、ではどの DNA 領域、どの遺伝子が浮きイネの形質の原因となっているのか、それを突き止めようというのが次の目的になります。そのためにここでは戻し交配という手法が用いられます。浮きイネに対して、一般的な栽培種のイネを交配させます。その子供のイネは50%ずつ浮きイネと一般的なイネのDNAを受け継いでいます。この子供の中から浮きイネの形質を持つものを選び、再び一般的なイネを交配します。これを繰り返していくと、ほとんど一般的なイネのDNAを持ちつつ、浮きイネの形質を持つ個体が取れてきます。すると、この個体が持つ少ない浮きイネ由来のDNAの中に、浮きイネの形質の原因となる遺伝子が入っていることになるわけです。さらにこの後原因となる領域を絞っていくことで、浮きイネの原因遺伝子は大きく分けて3箇所（細かく分けると4箇所）に存在していることがわかりました。

続いて浮かんでくる疑問は、この原因遺伝子がどのようなはたらきを持つか、ということです。植物の育成には植物ホルモンと呼ばれる化学物質が重要なはたらきを持ちますが、今

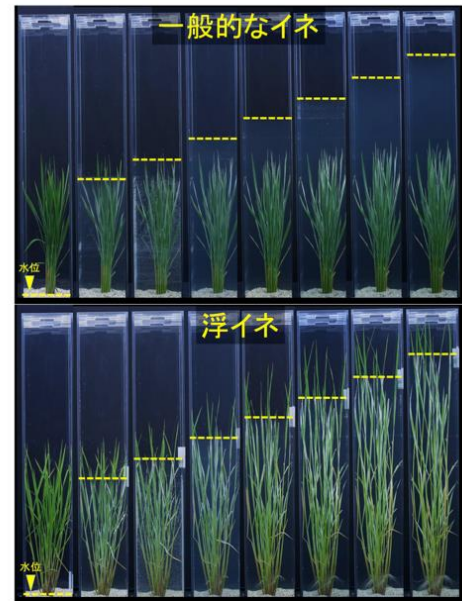


図1. 深水処理による伸長性の比較
一般的なイネは水位の上昇に伴った伸長ができない。一方、浮イネは水位の上昇に伴い節間(イネの茎)と葉を伸長させることで葉先を常に水面に出し、呼吸を確保している。水位は1日毎に10cm上昇させた。
<http://motoashikari-lab.com/intro/sk/> より転載

回着目するのはジベレリンです。ジベレリンには様々な構造がありますが、その中で GA₄ と GA₁ と呼ばれる構造を持つもののみが植物において活性のある種類のジベレリンです。先程の原因遺伝子の配列を調べると、そのうちの1つがこのジベレリン合成経路に位置する *GA20ox2* であることがわかりました。では *GA20ox2* 遺伝子のどのような違いが浮きイネの形質をもたらしているのでしょうか。一般的なイネと浮きイネの *GA20ox2* にはいくつか塩基配列の違いがありました。1種類目は、遺伝子の発現状態を決める上流のプロモーター配列、もう1種類としてタンパク質の配列の違いをもたらすような変異が2箇所ありました。まずプロモーター配列の違いを調べると、浮きイネでは深水処理を施した際に *GA20ox2* の発現量が顕著に上昇することがわかりました。詳細を見ると深水処理によりエチレンが蓄積し、エチレン応答性の遺伝子の影響で発現が誘導されることがわかりました。これにより、*GA20ox2* の量が上昇することが浮きイネの形質をもたらすことが1つ目のメカニズムです。もう1つは、タンパク質配列の違いによって浮きイネの *GA20ox2* は、一般的なイネにおいて優勢な GA₁ の合成よりも、GA₄ の合成経路をより好むという差があることがわかりました。実際に浮きイネに GA₄ を添加した実験で、背丈が大きく伸びることが示されました。このように、2種類の変異により *GA20ox2* の高い発現量と GA₄ 合成の高い酵素活性こそが、浮きイネの草丈伸長の原因となっていることが突き止められました。

この *GA20ox2* についてはさらに対になる話があります。20世紀後半に様々な農業技術の向上により穀物生産量が2倍に増えるなどした「緑の革命」では、丈が短い IR8 と呼ばれるイネ品種が、その収量の高さからミラクルライスと呼ばれ活躍しました。この IR8 の原因遺伝子 *SD1* は長らく不明でしたが、同じく *GA20ox2* であることも芦荻先生らの仕事により明らかになっています。*sd1* 変異は *GA20ox2* の機能欠損変異体であり、浮きイネとは反対に背丈が低いことで倒れにくくなるという形質が収量に優位にはたらいたのです。合わせて考えてみれば、人類は環境に応じて収量を上げたり、生存しやすいグループを育てたりすることで *GA20ox2* (*SD1*) 遺伝子を活用してきたということがわかります。

また、野生種を見るだけでなく、栽培種と野生種を比較することで植物の進化の本質が却って見えてくる、といったお話もされていました。生命の本質と、人と作物の歴史である栽培化・育種をつなぐような、様々な視点からの話題を提供して頂けたと思います。

【総合討論/質疑応答】

その後の質疑応答では、企業の方からの質問も多く出されるなど、活発な議論が見られました。栽培化は偶然現れた個体を選抜していくこと、育種は変異を能動的、人為的に加えたりすることで進化を加速させることである。では、この進化とは何か、ということを考えさせられる内容でした。また個人的には、6倍体のコムギは劣勢変異より優勢変異が形質に影響を与えることが多い、などよく考えれば合点がいく知見を得ることができたのがとても印象的でした。