

コケ植物の卵細胞を生み出す遺伝子を発見

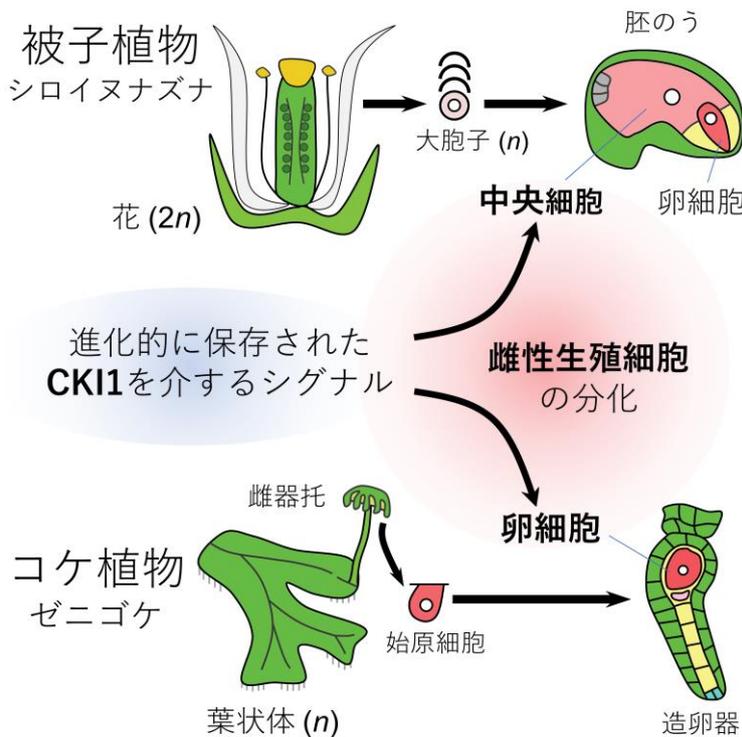
—陸上植物の生殖細胞をつくる機構とその進化—

概要

陸上植物は、藻類の一種を共通祖先として進化してきましたが、コケ植物と、花を咲かせる被子植物では生殖細胞の発生の様式が大きく異なります。被子植物では、雌しべに生じる胚のうの中に卵細胞と中央細胞を、また雄しべで生じる花粉の中に精細胞をつくりませんが、コケ植物では、造卵器・造精子器とよばれる生殖器官を形成し、その中にそれぞれ卵細胞と鞭毛をもつ精子をつくります。これらの組織の発生と生殖細胞の分化のメカニズムは、未だ多くの部分が不明のままになっています。

京都大学大学院生命科学研究所 包昊南 研究員（元博士課程学生）、孫芮 研究員（元博士課程学生）、岩野恵 研究員、吉竹良洋 助教、山岡尚平 准教授、河内孝之 教授らのグループは、安喜史織 奈良先端科学技術大学院大学 助教、梅田正明 同 教授、西浜竜一 東京理科大学 教授らと共同で、コケ植物のゼニゴケが、被子植物の胚乳の元になる細胞である中央細胞の分化に関わる *CKI1* 遺伝子と相同な遺伝子を用いて、造卵器の発生において卵細胞のもとになる細胞の分化を制御していることを発見しました。*CKI1* を介したメカニズムは、陸上植物の共通の祖先において誕生し、約4億7000万年前に分かれて進化してきた被子植物とコケ植物において、それぞれの雌の生殖細胞の分化に重要な役割を果たしてきたと考えられます。

本成果は、2024年1月31日に国際学術誌「*Current Biology*」にオンライン掲載されました。



1. 背景

現在の地球上には、約 35 万種の陸上植物が存在します。そのうち約 30 万種以上は被子植物であり、約 2 万種はコケ植物です。これらは、約 4 億 7000 万年前に、藻類の一種を共通の祖先として進化してきました。コケ植物は、その進化の最初期に、維管束植物（水や栄養素を運ぶ通道組織である維管束をもつ植物）と分かれて独自の進化を遂げてきました。被子植物は、約 2 億年前に維管束植物の中から誕生し、現在の地球において繁栄しています。被子植物とコケ植物は、共通の祖先から進化したにも関わらず、生殖の様式が大きく異なります。被子植物は、花の雌しべ・雄しべの中に、減数分裂を介して、ゲノムを 1 組だけもつ単相(n)の多細胞組織（配偶体）である「胚のう」と「花粉」をつくります。そして、花粉の中には 2 個の雄の生殖細胞である「精細胞」を、胚のうの中には「卵細胞」と「中央細胞」と呼ばれる 2 種類の雌の生殖細胞を分化させます。2 個の精細胞は、花粉管を通じて胚のうへと運ばれ、卵細胞と中央細胞とそれぞれ受精すること（重複受精）により、胚と胚乳が生じ、種子を形成します。胚乳は種子に栄養を蓄える重要な役割をもちます。一方、コケ植物は、成熟した植物個体自体が単相(n)の配偶体であり、そこに「造卵器」と「造精器」を形成し、その中に「卵細胞」と鞭毛をもつ「精子」を分化させ、水を介して受精を行います。しかしながら、生殖の様式の大きく異なるコケ植物において、雌側の生殖細胞を分化させる分子機構は全く明らかにされていませんでした。

これまで、被子植物シロイヌナズナにおいて、中央細胞の分化には、*CYTOKININ INDEPENDENT 1 (CKI1)* とよばれる遺伝子が必要であることが知られていました。*CKI1* は遺伝子ファミリー^{*1}を構成する進化的に広く保存された遺伝子であり、生殖の様式の大きく異なるコケ植物にも存在しますが、なぜコケ植物がこの遺伝子を保持しているかは不明でした。

2. 研究手法・成果

本研究では、*CKI1* 遺伝子ファミリーについて、従来よりも詳しい分子系統解析^{*2}を行い、*CKI1* の相同遺伝子が藻類と陸上植物において広く保存されていること、ゼニゴケはゲノム中に *MpCKI1* の 1 遺伝子のみを持つことを明らかにしました。ゲノム編集^{*3}により、ゼニゴケの *MpCKI1* 遺伝子を欠失させたところ、造卵器の発生において、卵細胞の形成が見られなくなることが分かりました（図）。これは、造卵器の発生初期での細胞分裂のパターンに異常が生じるとともに、卵細胞の元となる細胞系列の分化が見られなくなることによるものでした。

また、シロイヌナズナの *CKI1* タンパク質は、二成分制御系^{*4}と呼ばれる情報伝達の分子機構を介して機能することが知られています。二成分制御系は、被子植物では植物ホルモンの 1 種であるサイトカイニンの情報伝達に関わっており、ゼニゴケもその相同遺伝子を持っています。そこで、ゼニゴケの二成分制御系の遺伝子をゲノム編集により欠失させたところ、*MpCKI1* 遺伝子を欠失した場合と同様に、卵細胞形成の異常が生じることがわかりました（図）。これらのことから、*CKI1* は陸上植物の祖先である藻類において誕生し、コケ植物と被子植物が分岐した後も受け継がれ、いずれの系統でも、主に二成分制御系を介して、メス側の生殖細胞の分化に関わってきたこと、ゼニゴケでは造卵器の発生において卵細胞の元になる細胞の分化を制御していることが明らかになりました。

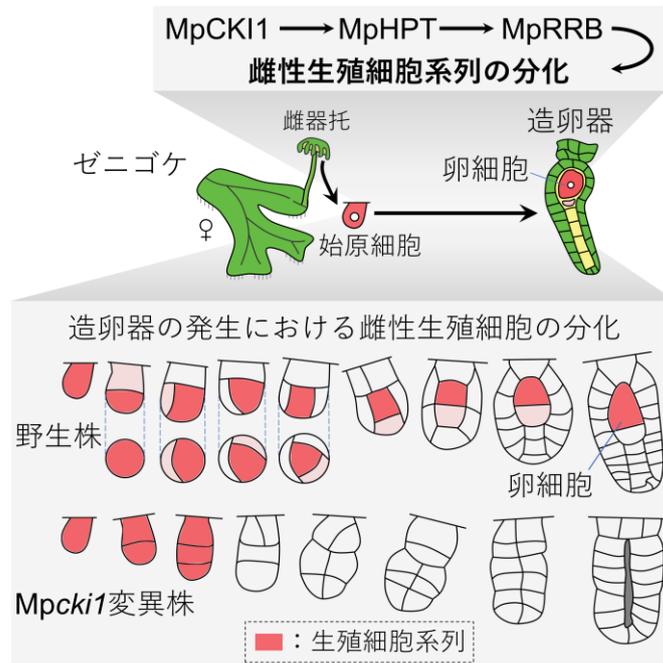


図 ゼニゴケの造卵器における雌性生殖細胞分化と MpCKI1 の役割の模式図

被子植物の CKI1 は中央細胞の発生に必要であることが知られていた（1 ページ目の図参照）。ゼニゴケの *MpCKI1* 遺伝子の機能を失った変異株では生殖細胞系列が維持されず、正常な造卵器を発生できない。MpCKI1 は下流の二成分制御系の因子（MpHPT、MpRRB）を介して機能する。

3. 波及効果、今後の予定

本研究により、これまでその多くが不明であったコケ植物の造卵器と卵細胞形成の初期過程の分子機構の一端が明らかになりました。また、CKI1 が制御する被子植物の中央細胞の起源に対する示唆も含んでいます。今後は、CKI1 がどのようなメカニズムにより活性化するのか、CKI1 を介した二成分制御系がどのような遺伝子発現を制御するのかを詳しく調べることで、陸上植物の生殖細胞分化の全容とその進化の過程が解明されると期待されます。植物の有性生殖のメカニズムの解明は、農業・育種における新しい技術の開発やバイオテクノロジーの発展につながると期待されます。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は科学研究費補助金 国際先導研究「植物生殖の鍵分子ネットワーク」、新学術領域研究「細胞システムの自立周期とその変調が駆動する植物の発生」、基盤研究(S)「陸上植物の性分化：遺伝的頑健性と可塑性のメカニズム」、基盤研究(A)「性決定遺伝子同定に基づく半数体生物の U/V 性決定システムの制御機構の解析」、新学術領域研究「植物新種誕生の原理」、学術変革領域研究(B)「細胞運命操作による植物生殖システムのリモデリング」、大隅基礎科学創成財団研究助成などの支援を受けて行われました。

<用語解説>

※1 **遺伝子ファミリー**：生物の種の中と種の間において、相同性の高い配列をもつ遺伝子のグループのこと。類似の機能をもつことが多い。生物の進化の中で、祖先種で誕生した1つの遺伝子が、重複したのち少しずつ

異なる配列をもつようになり、それが分かれた生物種の間で受け継がれることで、遺伝子ファミリーが形成されていくと考えられている。

※2 **分子系統解析**：生物は単一の祖先から分かれて進化してきたという仮説に基づき、塩基配列あるいはアミノ酸配列の変化をもとに、遺伝子ひいては生物種を分類し、それらの系統を推定する解析。本研究では藻類・コケ植物・シダ植物・裸子植物・被子植物の *CKI1* とその近縁の遺伝子のアミノ酸配列の変化を比較し、*CKI1* 遺伝子ファミリーの構成を明らかにした。

※3 **ゲノム編集**：ゲノム DNA の一部の配列を欠失・挿入・置換させることにより、遺伝子の構造を変化させ、その機能を改変・欠失させる技術のこと。2012年に報告された CRISPR/Cas9 システムは、効率の高さと汎用性から主要なゲノム編集技術として広く用いられるようになった。

※4 **二成分制御系**：細菌、菌類、植物などにみられる情報伝達（シグナル伝達）の分子機構で、環境からの刺激などにより活性化してヒスチジン残基をリン酸化する酵素（センサーキナーゼ）と、そのリン酸を受け取ることで活性化し、遺伝子の転写を制御するタンパク質（レスポンスレギュレーター）の2つの「成分」（制御因子）で基本的に構成される。

<研究者のコメント>

この研究は、「裸子植物イチョウの雌性配偶体で被子植物の中央細胞の起源を探す」という内容の論文を研究室セミナーで紹介したことから始まりました。中央細胞の起源を探し求め、ゼニゴケで進化的に保存されたシグナル伝達経路を発見することができました。被子植物の中央細胞分化を制御するシグナル伝達と相同な経路が、ゼニゴケの卵細胞発生にも重要な役割を果たしていることは、大変興味深いことです。（包昊南）

中央細胞は種子の栄養を蓄える胚乳の生みの親とも言える細胞です。中央細胞の発生に重要とされる遺伝子が、見かけも大きく異なるコケ植物の造卵器発生に関わるとは思いもよらないことでした。陸上植物の生殖細胞の発生の仕組みには進化に秘められた共通性があるのかもしれませんが。（河内孝之）

<論文タイトルと著者>

タイトル： Conserved CKI1-mediated signaling is required for female germline specification in *Marchantia polymorpha*

（ゼニゴケにおける雌性生殖細胞の特性化には進化的に保存された CKI1 を介するシグナル伝達が必要である）

著者：包昊南¹、孫芮¹、岩野恵¹、吉竹良洋¹、安喜史織²、梅田正明²、西浜竜一^{1,3}、山岡尚平¹、河内孝之¹

¹京都大学 大学院生命科学研究科

²奈良先端科学技術大学院大学 バイオサイエンス領域

³東京理科大学 創域理工学部 生命生物科学科

掲載誌： *Current Biology* DOI：10.1016/j.cub.2024.01.013