

植物で初、雌雄異株性の性決定因子を柿において発見

概要

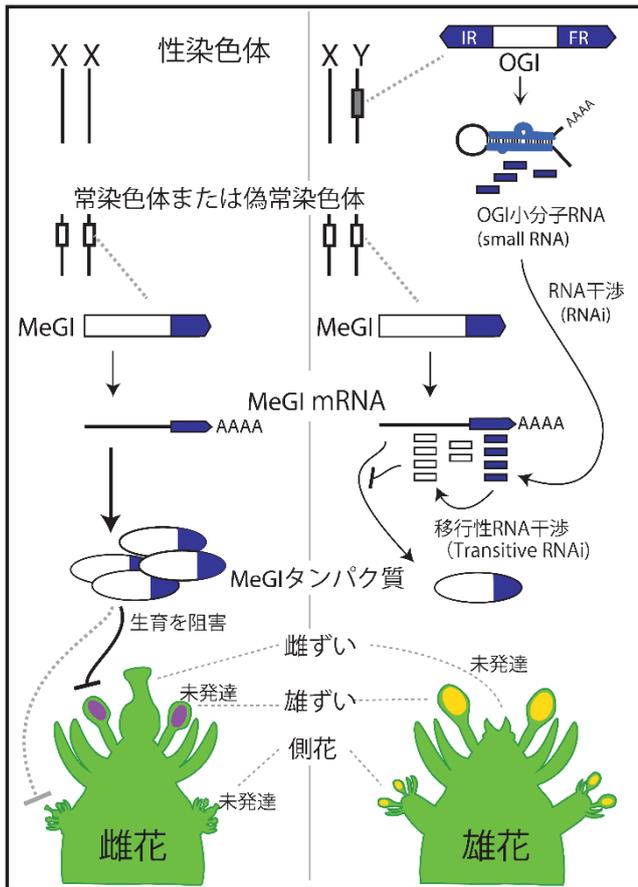
「性」の決定は生物がその進化の中で獲得した多様性の維持のための最重要機構の一つですが、雄と雌が明確に分離する（雌雄異株性）植物の性決定因子はこれまでいずれの植物種においても未同定でした。本研究は、雌雄異株性を示すカキ属植物種において、その性決定が哺乳類と同様に XY 型性染色体によって制御されることを明らかにし、Y 染色体上に存在する非翻訳 small RNA をコードする遺伝子がカキ属植物の性決定を統御している事を示しました。この性決定機構は、Y 染色体上の「OGI（雄木）」と名付けられた small RNA 遺伝子が、「MeGI（雌木）」と名付けた雌化（雄化の抑制）を行う遺伝子の発現を抑制し、雄化を誘導することで機能します。

1. 背景

生物はその長い進化過程の中で、種としての多様性を維持するための重要機構として雌雄性（性決定）を発達させてきました。この私たちにとってなじみの深い「性」は、生物種の間で特徴こそ共通しているものの、性決定の仕組みは種の間で異なっており、種の進化の中で独立して獲得された形質です。植物においても、その起源は両性花のみをつける両全性であるとされていますが、いくつかの植物種では多様性の維持のための雌雄性を獲得してきました。植物の雌雄個体が明確に分離する性表現型（雌雄異株性）は、多くの動物における性決定と同様に、性染色体によって制御されている事が示唆されてきましたが、その決定因子はいずれの植物種においても未同定でした。植物では性染色体の存在が初めて確認されてから既に 100 年近くが経ちますが、今回、ようやくその中に存在する明確な決定因子が発見されたこととなります。

2. 研究手法・成果

本研究では、まず、広く栽培されている柿 (*Diospyros kaki*) の近縁種であり雌雄異株性を示すマメガキ (*D. lotus*) の交配集団を用いて、カキ属の性決定が哺乳類などと同様に XY 型の性染色体によって制御されていることを解明しました。この性染色体上に存在すると考えられる性決定因子を同定するために、一般的にはゲノムマップと呼ばれる遺伝地図情報や整備されたゲノム情報が必要となりますが、カキ属植物はこれらの情報が全く整っていない、いわゆる「完全な非モデル植物」であるという問題がありました。そこで本研究では、次世代シーケンシング (NGS) 技術と呼ばれる大量遺伝情報解析法を適用し、非モデル植物の解析に特化した様々なアルゴリズムを構築することで、多くの問題を解決し、Y 染色体の雄特異的領域に存在する非翻訳 RNA（タンパク質をコードしていない遺伝子）「OGI（雄木）」が雄化に関わる性決定を担う最上流因子であることを解明しました（第 1 図）。OGI は小さな RNA 分子（small RNA）をコードする遺伝子であり、それとそっくりな DNA 配列を有する「MeGI（雌木）」と名付けた遺伝子を認識して、その転写産物（RNA）の分解反応におけるトリガーとして機能します。遺伝子組み換えによる機能解析から MeGI は雄器官の生育を阻害して雌化を促進することが明らかとなり、OGI は MeGI を分解してその機能を阻害することで雄化を誘導していることが示されました（第 1 図）。この OGI 遺伝子による性決定メカニズムは広くカキ属植物で保存されており、その起源はおおよそ



2000-5000 万年以上前に遡ると考えられました。これは植物の性決定機構獲得の歴史としては非常に古いものであり、性染色体の進化やその維持について今後新たな知見を生み出すものと期待されています。

上記の通り、本研究は植物の雌雄異株性を制御する性決定因子とその作用機作を同定した初めての報告となります。また同時に、非モデル生物での NGS を利用した解析で実際に原因となる遺伝子を特定した希有な例でもあります。

第 1 図： OGI/MeGI システムによるカキ属植物の性決定メカニズム。雄個体では Y 染色体上にある OGI (Oppressor of meGI) が小分子 RNA となって相同な MeGI (Male Growth Inhibitor) の発現を抑制する。MeGI は雄しべの発達を阻害するため、発現量が多いと雌花になるが、OGI によって抑制されると雄花になる。

3. 波及効果

作物の性決定は農業生産において、栽培・育種の両面において最重要形質の一つです。例えば、雄花がなければ受粉が出来ませんが、雌花がなければそもそも収穫する実がなりません。場合に応じたバランスが大事になります。これまでは雌雄異株性の根本的な機構の情報が不十分であるため、その遺伝的・環境的な制御の可能性は限られていましたが、本研究では柿を例としてその最上流決定遺伝子が同定されており、この発見と得られた知見を応用して、多くの農作物において性表現型について的人為的な選抜・改変・制御が可能になってくると考えられます。また、性染色体についても、植物で初めて決定遺伝子本体を同定したことにより、その決定因子ごく近傍での具体的な進化・歴史的な動態を定義することが可能になると考えられます。

4. 今後の予定

植物の性表現型は進化の中で一定ではなく、ゲノムの倍数化や栽培化の影響を受けて変化していくことが知られています。カキ属植物でも、皆様ご存知、日本でよく栽培されている「柿」では、OGI 遺伝子によって雄化が制御されているものの、かなり複雑な性表現型を示します。今後は、このような多様性を持った性決定のメカニズム解明や、その成立・進化について考えていくとともに、他科植物の性決定との共通性について検討していきたいと思いを。

<論文タイトルと著者>

1. Takashi Akagi, Kei Kajita, Takanori Kibe, Haruka Morimura, Tomoyuki Tsujimoto, Soichiro Nishiyama, Takashi Kawai, Hisayo Yamane, Ryutarō Tao*.

Development of molecular makers associated with sexuality in *Diospyros lotus* L. and their application in *D. kaki* Thunb.

(マメガキにおける雌雄性判別分子マーカーの開発とカキへの適用)

The Horticulture Journal (旧 *Journal of the Japanese Society of Horticultural Science*) 83(3): 214-221, June 2014

[DOI] doi: 10.2503/jjshs1.CH-109

[URL] https://www.jstage.jst.go.jp/article/jjshs1/83/3/83_CH-109/_pdf

2. Takashi Akagi, Isabelle M. Henry, Ryutaro Tao*, Luca Comai*.

A Y-chromosome encoded small RNA acts as sex determinant in persimmons.

(Y 染色体にコードされる小分子 RNA がカキにおける性決定因子である)

2014 年 10 月 31 日 (米国時間) 発行の *Science* 誌に掲載

<用語解説>

雌雄異株性：雄個体と雌個体が明確に分離する性決定様式。動物では一般的であるが、植物ではマメガキのように雄株と雌株が明確に分離するものから、一個体の中に雌花と雄花を着花するものや両性花を含めて着花するものなど複雑な性表現も存在する。

XY 型性決定：雄ヘテロ型の性決定様式であり、Y 染色体を持つ個体が雄となる性決定様式。遺伝子型は雄が XY、雌が XX となる。

small RNA：遺伝子が発現する際、特徴的な構造や外部からの干渉により小分子となるものがある。この小分子 RNA (small RNA) はタンパク質に翻訳されることなく、相同な遺伝子配列を認識して、その発現や翻訳を阻害することが知られている。

次世代シーケンシング (NGS) 技術：近年、塩基配列 (DNA など) の解読技術が大幅に進歩し、「次世代シーケンサー」と呼ばれる解読装置が使われるようになった。しかし、従来の遺伝情報解析法ではここで得られる膨大な情報を扱うことは出来ず、専門的な技術と解析法の開発が必要となる。