

柿の「揺らぐ性別」の仕組みを解明 ～ エピジェネティックな記憶がつくる植物の柔軟性

概要

「性」の決定は生物がその進化の中で獲得した多様性を維持するための最重要機構の一つです。植物は「花」という単位で独立した性を持つことが出来るため、単一の種あるいは個体中においても、多様な性表現型を示しますが、その進化過程や制御機構については研究が進んでいませんでした。本研究では、私たちが普段口にする「柿」において、一つの個体の中で雄花と雌花を咲き分ける仕組みが、DNA 配列に依存しない「エピジェネティック」と呼ばれる DNA に書き込まれた記憶によって制御されていることを解明しました。野生近縁種から柿への進化過程において、本来は画一的に個体の性を制御する Y 染色体上の性決定遺伝子 *OGI* の不安定化と、その制御を受ける *MeGI* と呼ばれる雌化遺伝子におけるエピジェネティックスイッチが成立しており、それによって柿が新しい性表現を獲得したと考えられました。

本研究成果は、2016 年 12 月 12 日付け（米国時間）の科学雑誌「The Plant Cell」ならびに 2016 年 11 月 14 日付けの「Scientia Horticulturae」に発表されました。

1. 背景

植物の性別決定の仕組みは様々な植物において 100 年来研究されてきたテーマですが、その決定遺伝子は長らく見つかっていませんでした。しかし最近の私たちの研究から、「柿」を含むカキ属植物において、植物では初めて、性別を決定する遺伝子 *OGI* (雄木) が同定されました (赤木ら, 2014, *Science*)。この *OGI* は、Y 染色体上に存在し small-RNA をコードする非翻訳遺伝子であり、常染色体に存在し雌化の方向性を決定する *MeGI* (雌木) の発現を抑制することで雄化の機能を統御します。興味深いことに、一般に栽培される六倍体の「柿」 (*Diospyros kaki*, $2n = 6x = 90$, 以下「栽培ガキ」と表記) では、他の二倍体野生カキ属植物と同様に *OGI* 遺伝子が雄花に必須であるものの、同一個体において雌花も着生することができます。すなわち、広くカキ属植物では *OGI/MeGI* という共通の性表現の制御機構を有しながらも、栽培ガキは雄個体・雌個体という画一的な性別表現から「可塑的な性表現」を新しく成立させた種であると推察されていました。

2. 研究手法・成果

栽培ガキの揺らぎのある可塑的な性表現を制御する仕組みを明らかにするために、本研究では *OGI*、*MeGI* および両者をつなぐ small-RNA の動態を調査しました。栽培ガキの *OGI* は雄花着生のための必要遺伝子型ですが、mRNA/small-RNA いずれの形態においても安定的な発現は見られませんでした。これは「*Kali*」と名付けたレトロトランスポゾン SINE 様配列がプロモーターに挿入され、これに伴うエピジェネティックな不活化制御が起こっていることに依存していることが示唆されました。さらに、この *Kali* の挿入は多様な栽培ガキ品種で保存されており、この挿入による *OGI* の抑制は栽培ガキの種成立の段階におけるボトルネック、あるいは選抜要因となっていることが示唆されました。一方、本来は *OGI* の遺伝的制御の下で恒常的な small-RNA 蓄積が起こり発現抑制の生じ

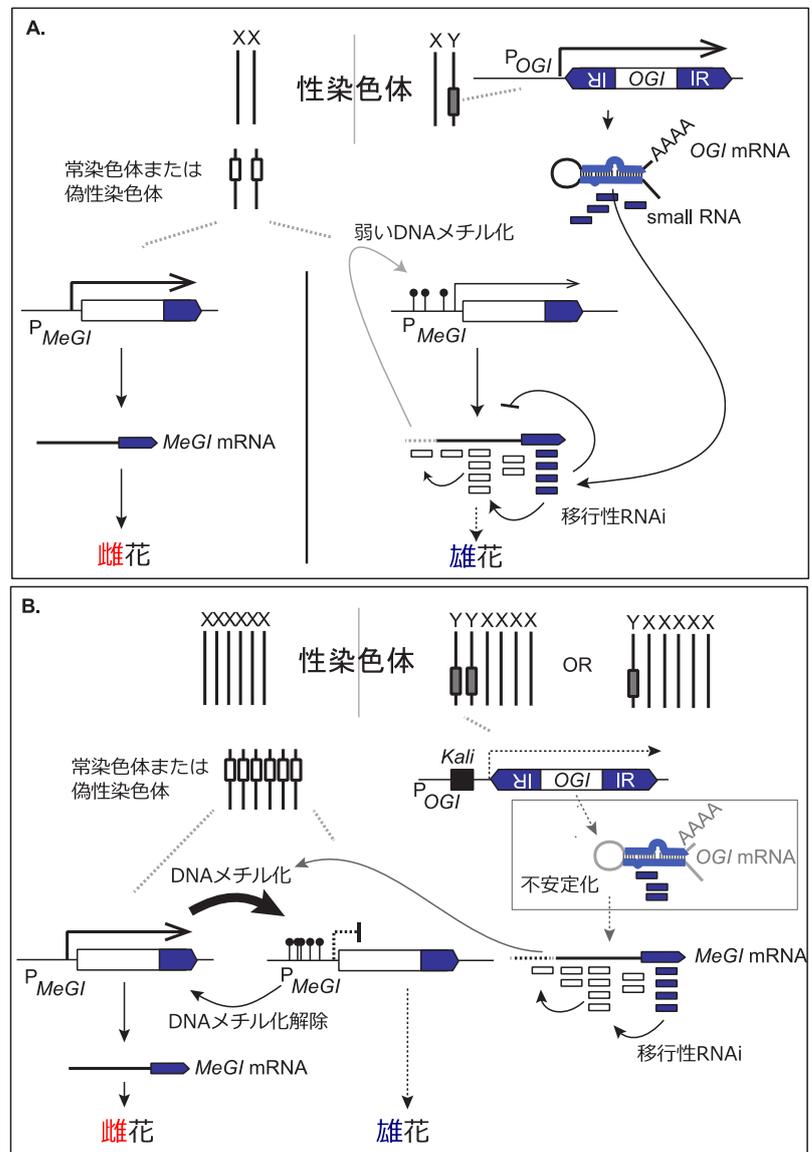
る *MeGI* において、栽培ガキでは *OGI* の発現が見られないにも関わらず、雄花特異的に *MeGI* の発現抑制が生じていました。雄花では *MeGI* の small-RNA が蓄積しており、これに伴って *MeGI* の遺伝子・プロモーター領域では強い DNA メチル化が生じていました。このうち、特に DNA メチル化は年周期全体を通して雄花器官特異的に保存されており、花の性表現と年周期単位で完全な相関性を示しました。興味深いことに、この雄花特異的な *MeGI* の DNA メチル化は栽培ガキのみに顕著な傾向であり、野生二倍体近縁種

では雌雄間の DNA メチル化の程度は相対的に低く保たれていました。DNA メチル化阻害剤を雄花・雌花の発生初期に処理した結果、雄花では柱頭の伸長・胚様体の形成・花粉稔性の低下といった明らかな雌化の影響がみられました。さらに、雌花化が見られた雄花では *MeGI* の small-RNA 蓄積量が有意に低下しており、*MeGI* における small-RNA の発生（蓄積）は同領域の DNA メチル化が起点となって維持されている可能性が示されました。すなわち、雄花への運命決定における *MeGI* の発現抑制は、small-RNA と DNA メチル化のポジティブフィードバックに起因しており、このうち、DNA メチル化における維持・解除の判定によって、次年度の花における性運命が決定するというモデルが考えられました（第1図）。以上より、二倍体野生種における安定な *OGI* による遺伝的で画一的な性制御が、六倍体の栽培ガキでは *OGI* の不安定化と *MeGI* におけるエピジェネティック

二倍体野生種

OGIプロモーターへのKali成立
MeGIにおけるエピジェネティック制御

六倍体栽培ガキ



第1図：二倍体野生種 (A) から六倍体栽培ガキ (B) の進化過程における「揺らぎのある性決定」の成立。二倍体種では Y 染色体を持つ個体は必ず雄花のみを着生する雄株となりますが、栽培ガキでは Y 染色体を持っていても *OGI* が不安定化しており、*MeGI* の DNA メチル状態の影響が卓越的になり、雄花・雌花への運命が決定します。

3. 波及効果

植物、特に柿のような木本性植物は、長い生活環においても移動を中心とした能動的行動は制限されるため、遺伝的で画一的な表現型制御にエピジェネティック制御層を追加することで表現型に柔軟性を持つことは大きな利点であると考えられていました。しかし、これまでその重要性が論じられながらも、エピジェネティック制御が形質制御のスイッチとして機能している例はほとんど報告されていませんでした。今回の結果は、性表現という生殖の根本的な機作において、エピジェネティック制御が植物の進化の過程で重要な役割を果たしていることを示したものになります。さらに、農作物において性表現は育種・栽培の両面から考慮すべき最重要形質の一つですが、今回の研究は、交雑や遺伝子組み換えなどによって遺伝情報（DNA 配列）を変えることなく、人為的に作物の性を改変・制御する可能性を示したものになります。

4. 今後の予定

今回、柿における柔軟な性表現の一因となる機構は同定したものの、その知見を農業に利用する段階までは漕ぎつけておりません。今後は、この機構のさらなる解明に加えて、実際的な利用法の検討も行っていく予定です。また、植物の性表現型や決定機構は進化の中で一定ではなく、植物種によって大きく機作が違います。本研究では、柿に加えてキウイフルーツやブドウなども考慮に入れて、他科植物の性決定との共通性や多様性についても検討していきたいと思えます。

<論文タイトルと著者>

Takashi Akagi, Isabelle M. Henry, Takashi Kawai, Luca Comai, Ryutarō Tao.

Epigenetic regulation of the sex determination gene *MeGI* in polyploid persimmon

(倍数体カキにおける性決定遺伝子 *MeGI* へのエピジェネティック制御)

The Plant Cell tpc.00532.2016; Advance Publication December 12, 2016; doi:10.1105/tpc.16.00532.

Takashi Akagi, Takashi Kawai, Ryutarō Tao

A male determinant gene in diploid dioecious *Diospyros*, *OGI*, is required for male flower production in monoecious individuals of Oriental persimmon (*D. kaki*)

Scientia Horticulturae 213 (2016): 243-251; doi.org/10.1016/j.scienta.2016.10.046

<用語解説>

エピジェネティック制御：DNA 配列の変化を伴わず、DNA の修飾や構造に依存した遺伝子発現制御。細胞分裂後も継承されるタイプのものもあり、後発的形質が次代に引き継がれることがある。

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。

DNA メチル化：エピジェネティック制御の一因となる現象であり、DNA シトシン残基へのメチル基の修飾によって遺伝子発現を調節する。タイプによっては small-RNA の蓄積によって誘導されることが示唆されている。