

植物の生殖細胞をつくる鍵因子を発見

—花粉の精細胞をつくる仕組みは花の咲かないコケ植物に起源があった—

概要

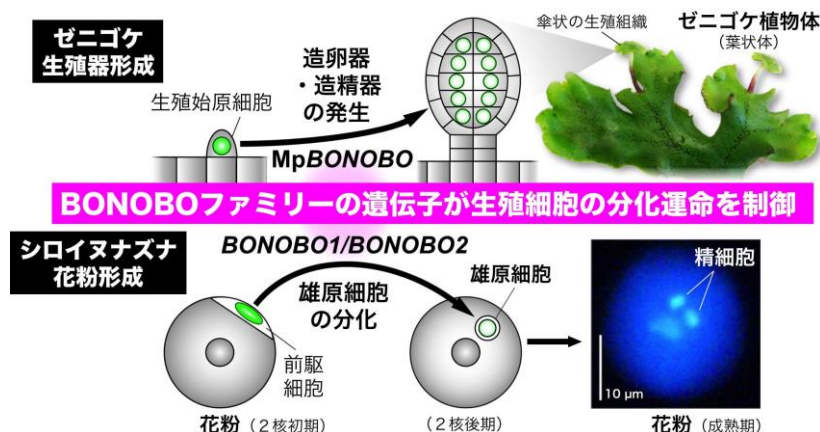
山岡尚平 京都大学生命科学研究科助教、河内孝之 同教授らの研究グループは、基礎生物学研究所（重信秀治特任准教授チーム）と共同で、植物の生殖細胞をつくるための鍵となる遺伝子を発見しました。まず、陸上植物の祖先的特徴をもつゼニゴケにおいて、突然変異体をもとに生殖器をつくる遺伝子を同定しました。そして、シロイヌナズナでその相同遺伝子の機能を調べた結果、花粉の精細胞（動物の精子に相当）をつくるうえで必須の役割をもつことがわかりました。これは植物の生殖細胞の形成メカニズムを明らかにする成果です。

花を咲かせる植物は、受粉することで種子をつくり、子孫を残します。これは、花粉の中で作られる「精細胞」が、雌しべの中の卵と受精することで起こります。しかし、精細胞をつくる分子メカニズムは、多くの部分が未解明のままになっています。

ゼニゴケは、卵と精子を特有の生殖器（造卵器と造精器）の中につくって受精を行います。今回の研究では、*BONOBO* と名付けた転写因子が、ゼニゴケにおいて生殖器をつくる過程をコントロールしていることを明らかにしました。*BONOBO* はほぼすべての陸上植物にあって遺伝子ファミリーを構成していました。さらにシロイヌナズナの *BONOBO* 相同遺伝子の解析を進めたところ、花粉の精細胞をつくるのに必要であることを突き止めました。これらのことから、*BONOBO* ファミリーは陸上植物の生殖細胞をつくるために必要不可欠であることがわかりました（図1）。一見まったく違うように見える花粉の精細胞とコケ植物の生殖器は、類似的な分子メカニズムを使ってつくられており、*BONOBO* は、約4億5千万年前に陸上植物が誕生したときから受け継がれてきた、陸上植物の生殖細胞形成の鍵となる遺伝子である、と考えられます。

この成果は、1月26日に米国の学術誌 *Current Biology* オンライン版に掲載されました。

図1 本研究の概要



1. 背景

陸上植物の約9割を占める花を咲かせる植物（被子植物）は、花粉をつくって有性生殖を行い、種子をつくりまわります。花粉には「精細胞」が2つあり、重複受精によって受精卵と胚乳を形成し、それらが発達して種子となります。精細胞は、雌しべが発生する過程で、減数分裂でできる花粉の前駆細胞が非対称に分裂し、小さい方の娘細胞が「雄原細胞」へと分化し、さらに等分裂によってペアとして生じます（図2）。これまで精細胞形成のメカニズムとして細胞の非対称分裂の必要性などが示されてきました。しかし、どのようにして「雄原細胞」の分化運命が決まるのか、その分子メカニズムは全く知られていませんでした。

すべての陸上植物の生殖細胞は、半数体の「配偶体」と呼ばれる組織からつくられます。配偶体は、被子植物では胚のうと花粉という非常に小さい組織ですが、コケ植物では植物のからだそのものであり、卵や精子は、植物体の一部として形成される造卵器・造精器の中につくられます。コケ植物は、進化的には陸上植物の祖先の特徴を残しており、その生殖細胞形成の様式は、被子植物の祖先型と考えられます。しかし、両者は一見まったく異なっており、分子レベルでの関係も明らかではありませんでした。

2. 研究手法・成果

コケ植物の一グループである苔類は、約4億5千万年前に藻類から進化し、陸上へ進出した祖先の植物の特徴を備えていると考えられています。苔類ゼニゴケは、河内教授らのグループによる最近のゲノム解析などから、陸上植物の分子メカニズムの祖先型をもつことがわかってきました。ゼニゴケはメスとオスの個体に分かれており（雌雄異株）、光環境に応じて、次世代を残すための有性生殖プログラムを開始し、それぞれが卵・精子をつくりだす造卵器・造精器を発生させます（図2）。今回、光環境にかかわらず有性生殖プログラムが常にオンになるゼニゴケの変異体について、次世代シーケンサー解析により原因遺伝子を発見し、*BONOBO* (*MpBONOBO*)と名付けました。*BONOBO* を活性化させると、ゼニゴケは光環境にかかわらず造卵器・造精器をつくりました。また、*BONOBO* は限られた細胞で蓄積し、その細胞は造卵器・造精器へと分化することがわかりました。これらのことから、*BONOBO* がゼニゴケの有性生殖プログラムの「マスター制御因子」であることがわかりました。

分子系統解析から、ゼニゴケ *BONOBO* の相同遺伝子は、ほぼすべての陸上植物がもっていることがわかりました。被子植物のモデルであるアブラナ科のシロイヌナズナには少なくとも2遺伝子 (*BONOBO1/BONOBO2*) あり、それらを同時にノックアウトすると、花粉前駆細胞の正常な非対称分裂ののち、花粉の精細胞だけが消失しました。さらに詳しい解析により、シロイヌナズナ *BONOBO* はその非対称分裂で生じる小さい娘細胞で一過的に蓄積し、それが雄原細胞に分化するために必要であることがわかりました（図2）。さらに、ゼニゴケの *BONOBO* は、シロイヌナズナ *BONOBO* の代わりに雄原細胞を分化させることができたことから、*BONOBO* の機能が進化的に保存されていることがわかりました。以上のことから、*BONOBO* は植物の生殖細胞の分化運命を決定する遺伝子であり、その機能は約4億5千万年前の陸上植物の誕生以来、受け継がれてきたことが明らかになりました。

3. 波及効果、今後の予定

卵と精子という生殖細胞がどのようにしてつくられるかは、生物学にとって基本的な問題です。また、植物の生殖メカニズムの研究は、農業・バイオテクノロジーの発展・技術開発に必要不可欠です。今後、BONOBOが制御する分子メカニズムをより具体的に明らかにすることで、植物の卵や精子・精細胞をつくる実行因子などを明らかにでき、植物の生殖についての基本的な知見が得られると期待されます。

また、今回の研究は、進化に注目して苔類ゼニゴケで研究を開始している点に特徴があります。植物の研究には主としてシロイヌナズナなどの被子植物が用いられてきました。しかし、被子植物では、シロイヌナズナの *BONOBO1* と *BONOBO2* のように機能が重複する遺伝子が複数存在している場合が多く見られます。そのため、このような遺伝子の一つに変異が生じても植物としては正常であることが多く、研究のきっかけとなる変異体を見つけることは困難でした。一方、ゼニゴケではそのような遺伝子の数が“1”であることが多く、変異体の発見や遺伝子の機能解析が容易です。今回の *BONOBO* の解析のように、遺伝子重複の少ないゼニゴケを有効に利用することで、植物研究に多数のブレークスルーが起こることが期待されます。

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・新学術領域研究「植物発生ロジックの多元的開拓」、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」、新学術領域研究「植物新種誕生の原理」、基盤研究(C)「植物の有性生殖器官形成の新奇マスター転写因子の同定と機能解析」、基礎生物学研究所「統合ゲノミクス共同利用研究」等の支援を受けました。

<用語説明>

BONOBO：遺伝子名“*BONOBO*”は、研究のきっかけとなったゼニゴケ変異体が生殖器を常につくることに困み、恒常的な性行動により社会を育む類人猿ボノボ（学名 *Pan paniscus*）に由来する。

転写因子：遺伝子の本体である DNA から RNA への転写を促進あるいは抑制することで遺伝子の機能発現を調節するタンパク質。

遺伝子ファミリー：構造上互いによく似た遺伝子の一群のこと。コードされるタンパク質のアミノ酸配列の相同性が高い遺伝子の一群。

重複受精：被子植物特有の受精形式で、花粉管により胚のうへ運ばれた2つの精細胞が、1つは卵細胞と受精し、もう1つが胚のうの中央細胞と受精すること。前者は受精卵となり胚発生を開始してのちに幼植物体となる。後者は胚乳へと分化し、胚発生のための養分供給源として機能する。

減数分裂：各相同染色体のペアが分配されることで、染色体数が半減する核分裂。特に生殖細胞形成において、1組の相同染色体（2倍体、すなわちゲノム2セット分）が分かれてゲノム1セットずつとなる核分裂としてよく知られている。

半数体：ゲノムを1セットのみもつ核の状態（核相）。単相ともいう。陸上植物は、2倍体の「胞子体」と半数体の「配偶体」を交互に繰り返す「世代交代」を行うという生活環を示す。

次世代シーケンサー解析：短いDNA断片を大量かつ同時に解析する手法。短時間で全体のゲノムDNAや網羅的な遺伝子発現状態の解析が可能。

<論文タイトルと著者>

タイトル : Generative Cell Specification Requires Transcription Factors Evolutionarily Conserved in Land Plants

著者 : Yamaoka, S., Nishihama, R., Yoshitake, Y., Ishida, S., Inoue, K., Saito, M., Okahashi, K., Bao, H., Nishida, H., Yamaguchi, K., Shigenobu, S., Ishizaki, K., Yamato, K.T., Kohchi, T.

著者所属 : 京都大学・大学院生命科学研究科、基礎生物学研究所、神戸大学・大学院理学研究科、近畿大学・生物理工学部

掲載誌 : *Current Biology*

<イメージ図>

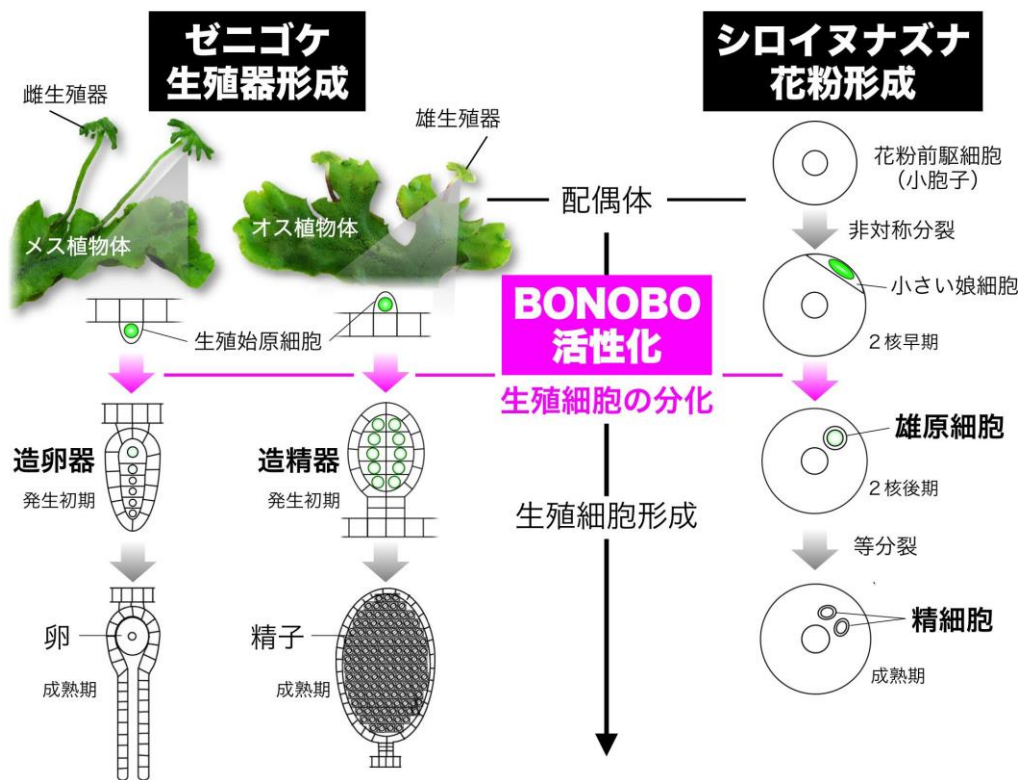


図 2 ゼニゴケとシロイヌナズナの生殖細胞形成と BONOBO の働き