

シロイヌナズナ属における自家和合性進化の遺伝的背景を探る

土松 隆志・清水 健太郎
チューリヒ大学植物生物学研究所

The genetic basis for the evolution of self-compatibility in *Arabidopsis*
Key words: *Arabidopsis*; genetic basis of adaptation; reproductive systems;
self-compatibility; selfing.

Takashi Tsuchimatsu & Kentaro K. Shimizu
Institute of Plant Biology, University of Zurich
Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zurich, Switzerland

1. はじめに

全被子植物のうち約7割に及ぶ種が、ひとつの花の中に雄（花粉）・雌（胚珠）の2つの性を持つ「両性花」をつけることが知られている (Yampolsky & Yampolsky 1922)。両性花をつける植物の中には自己の花粉と胚珠の交配によって種子をつくるのが可能な種が多くあり、このような繁殖様式を自殖（自家受精）と言う。これに対し、他個体同士の花粉と胚珠の交配は他殖（他家受精）と呼ばれる。植物が自殖を行う適応的な意義、自殖を促進あるいは回避するメカニズム、自殖が植物集団にもたらす進化的な影響などは、ダーウィン以来、生態学・進化学における中心的な課題である。

私たちは、分子遺伝学のモデル生物であるアブラナ科シロイヌナズナを用いて、分子レベルの知見からこのような生態学的・進化学的な問いに迫ろうとしている。本総説では、自殖研究の歴史をごく簡単に振り返り、私たちの研究とその今後の展望を紹介したい。

2. 自殖の適応的意義

自殖の有利な点・不利な点を最初に科学的に研究したのは、『種の起源』を著した進化生物学の祖ダーウィン (C. Darwin) である。ダーウィンは膨大な数の植物種について交配実験を行い、自殖を積極的に行う種が存在する一方で、多くの植物種は他個体由来の花粉で種子を結実させることを明らかにした。これに加えてダーウィンは、自殖由来の個体は他殖由来の個体に比べて一般に成長・繁殖能力が低いことを発見した (Darwin 1876)。植物やヒトを含む様々な生物において、自殖のような近親交配由来の子孫の成長率が低かったり遺伝病の発症リスクが高まったりする現象が知られており、これを近交弱勢と呼ぶ。近交弱勢は、集団中にごく低い頻度で存在する劣性有害突然変異がホモ接合で揃うことにより引き起こされる (総説として Charlesworth & Willis 2009)。

しかしながら、一方で自殖を行う植物も多く存在する。自殖には近交弱勢を補って余りある利点があるはずだと考え、ダーウィンが最終的に行き着いた仮説が「繁殖保証仮説」であった。ダーウィンは、隔離された集団などの交配相手が少ない状況や、送粉者の訪花頻度が不安定な環境

下では、一個体だけで種子を残せる自殖性は確実な繁殖を保証するという点で有利になるのではないかと考えた。その後、交配相手が減少してしまう可能性の高い長距離分散を経た種は自殖性のものが多いという一般的な傾向が、ベイカー (H.G. Baker) によって報告された (Baker 1955)。ベイカーの法則と呼ばれるこの傾向は、繁殖保証仮説を支持する証拠のひとつである。

自殖の適応的意義に関するもうひとつの重要な考察は、フィッシャー (R.A. Fisher) による「遺伝子の伝達効率」である (Fisher 1941)。ダーウィンは近交弱勢という自殖の不利さに着目していたが、フィッシャーはむしろ基本的には自殖の方が有利なはずだと考えた。他殖によって作られた種子では、父親 (花粉親) と母親 (胚珠親) は違う個体である一方、自殖によって作られた種子では父親も母親も同じ個体、自分自身である。つまり、自殖由来の種子は親の遺伝子からのみ構成されていることになる。しかし、他殖由来の種子では、半分は自分由来であるものもう半分はまったくの他個体由来である。このことは、他殖より自殖のほうが次世代への遺伝子の伝達効率が2倍良い、つまり進化的に有利であることを意味する。

このことからフィッシャーは、近交弱勢と遺伝子の伝達効率のバランスでそれぞれの種の自殖率が決まると考えた。具体的には、近交弱勢の強さ (他殖由来の個体の適応度に対する自殖由来の個体の適応度の割合) が1/2以下のときは他殖を促進する性質が進化し、1/2以上のときは自殖を積極的に行う性質が進化するのではないかと予測である。「1/2」という値は自殖における「2倍」の遺伝子の伝達効率に由来する。つまり、伝達効率の有利さが近交弱勢の不利さに打ち勝つとき自殖が有利になるというわけである。

自殖の適応的意義に関する論文はその後も続々と出版された。中でも Lande & Schemske (1985) は、フィッシャーのモデルをさらに洗練し、実際の植物を用いて理論を検証する枠組みを提案した点で特に重要である。ここではその詳細には触れないが、Lande & Schemske (1985) とその後の研究史をまとめた総説として Goodwillie et al. (2005) を薦めたい。

3. 自殖性・自家和合性進化の遺伝的背景：シロイヌナズナを例に

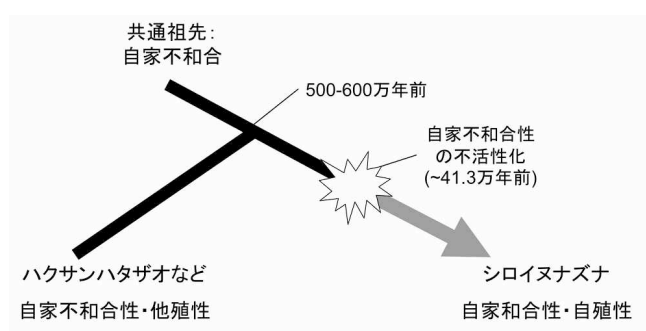


図1 シロイヌナズナにおける自家不和合性の不活性化と自殖の進化。

自殖の適応的意義に関する研究は、このように今まで盛んに行われてきた。その一方で、他殖的な種と自殖的な種の進化的な移行のプロセスに関する知見は依然として数少ない。自殖・他殖という性質は近縁種間でも顕著に異なる場合があることが一般に知られており、それらの種では過去に繁殖様式の進化的な変化があったはずである。具体的にどの遺伝子のどの変異によって、

いつ、どのような環境下で繁殖システムの移行が起きたのか。こういった問題に取り組むためには、生態学的な調査だけではなく、自殖性・他殖性に関わる遺伝子レベルの知見が欠かせない。そこで私たちは、アブラナ科シロイヌナズナ属に属し分子遺伝学研究のモデル生物として知られるシロイヌナズナに着目した。

シロイヌナズナは自殖性の種であり、野外でつける種子の約99%は自殖由来であると推定されている。その一方、ハクサンハタザオなどの近縁種は他殖性である(図1)。シロイヌナズナの近縁種が他殖性なのは、これらの種が「自家不和合性」と呼ばれるメカニズムを持っているためである。自家不和合性とは、自己の花粉と胚珠の交配を避ける遺伝的なしくみである。例えば、他殖性のハクサンハタザオでは、自己の花粉が柱頭についても花粉管を伸長させることができず、種子が形成されない。よって、シロイヌナズナでは、過去にこのシステムが不活性化することによって自家不和合性から自家和合性になり、自殖を行うようになったと考えられる(図1)。

シロイヌナズナ属では、この自家不和合性の鍵となる遺伝子、*SCR* (*SP11*とも呼ばれる)と*SRK*がすでに単離されている(Kusaba et al. 2001)。*SCR*は花粉側で発現し、*SRK*は柱頭側で発現する。自家不和合性を持つ他殖種においては、同個体由来の花粉が柱頭についたときに*SCR*・*SRK*間の特異的な相互作用が起こり、花粉管伸長が阻害される。

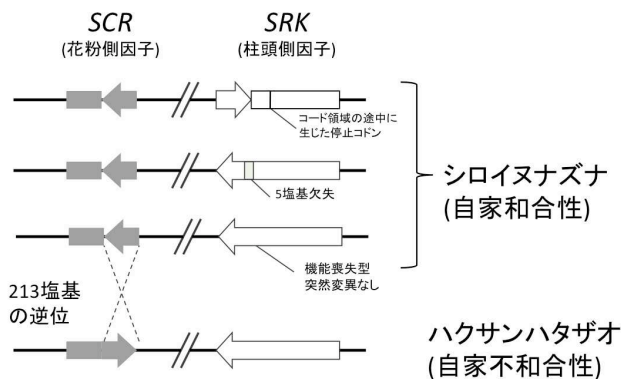


図2 シロイヌナズナの花粉側因子 *SCR* および柱頭側因子 *SRK* 上に生じた突然変異。ヨーロッパの様々な地点から採集されたシロイヌナズナの*SCR*および*SRK*のうち代表的な配列を、近縁種で自家不和合性をもつハクサンハタザオの配列と比較した。*SCR*上の213塩基の逆位が種内で広く共有されている一方、*SRK*上に機能喪失型突然変異の見られない系統もいくつか発見された。

その一方で、少なくとも12系統のシロイヌナズナにおいて、配列上はどこも壊れていない正常な*SRK*が見つかった(Tsuchimatsu et al. 2010)。この12系統は、シロイヌナズナの種全体の4%ほどの系統に相当する。これに対し機能型の花粉側遺伝子*SCR*はどの系統からも見つからず、コード領域の最後に213塩基の逆位が見られることがわかった(Tsuchimatsu et al. 2010)。この逆位変異はシロイヌナズナにおいて95%以上と高い割合で共有されていたのに対し、それ以外のいくつかの突然変異はいずれも頻度が低かった。さらに、逆位を元に戻した花粉側遺伝子*SCR*のDNA配列をPCRによって人工的に作成し、正常な柱頭側遺伝子*SRK*をもつシロイヌナズナの系統のひとつに遺伝子導入したところ、遺伝子導入個体において自家不和合反応が観察されることがわかった(Tsuchimatsu et al. 2010, 共同研究者である東北大学の諏訪部圭太博士[現・三重大学]・五十川祥代氏・渡辺正夫博士による実験)。

これらの結果は、花粉側遺伝子 *SCR* 上に生じた逆位変異がシロイヌナズナにおける過去の自

シロイヌナズナでは、これら *SCR* と *SRK* のいずれかに機能喪失型の突然変異を起こることによって自家不和合性が不活性化し、高い自殖率が進化した可能性がある。これを確かめるために、私たちはヨーロッパに分布するシロイヌナズナの様々な種内系統について *SCR* と *SRK* の塩基配列を決定し、またそれらを近縁種のハクサンハタザ

オの配列と比較した。その結果、図2のようにいくつかの機能喪失型突然変異が *SCR*・*SRK* 上に見つかった(Shimizu et al. 2008)。まず、柱頭側遺伝子 *SRK* 上には、フレームシフトなどの機能喪失型突然変異が多く見つかった。

自家不和合性の進化に関わった突然変異のひとつであることを示す。*SCR*・*SRK* 上に見つかったその他の様々な変異は、この逆位変異が生じた後、二次的に蓄積した変異であり、自家不和合性の進化の直接の原因となった変異ではないと考えられる。私たちの研究は、野外集団において自家不和合性の進化に関わった突然変異を分子レベルで同定し、その突然変異がほぼ種全体に広がったことを確かめた世界初の報告である。

この結果は何を示唆するだろうか。自家不和合性は *SCR* と *SRK* を含む多くの遺伝子によって成り立つ複雑なシステムである。ひとたび自家不和合性が進化したら、システム全体が中立化し、それぞれの遺伝子に突然変異が蓄積していくと考えられる。しかし実際には、花粉側遺伝子 *SCR* の突然変異を人工的に修復するだけで自家不和合性が復活した。すなわち、少なくとも種内の数%の系統については、*SCR* の逆位以外は正常なままであったということである。これは、シロイヌナズナにおける自家不和合性の不活性化が比較的最近に起きたことを示唆する。もし長い時間が経っていたら、*SCR* の逆位以外にも多くの突然変異が蓄積していたはずである。他の研究グループによる同義置換率・非同義置換率の比に基づいた解析によると、シロイヌナズナにおける自家不和合性の進化は、もっとも古くて 413,000 年前程度と推定されている (図 1, Bechsgaard et al. 2006)。この値は、近縁種との分岐年代 (約 500-600 万年前) よりも一桁少ないオーダーである。

シロイヌナズナが自家不和合性を失ったと考えられる数万年～数十万年前、シロイヌナズナが分布するヨーロッパでは、ちょうど氷期・間氷期のサイクルの中で動植物の分布が大きく拡大・縮小していたと考えられている。分布が大きく変化する状況下では、交配相手が不足し、十分な他家花粉が得られなかったかもしれない。そのような環境の下では、一団体だけで子孫を残すことができる自殖性は、繁殖保証の観点から有利になりうる。また、分布の急激な拡大に伴って生じる強い遺伝的ボトルネックは、分布拡大の最前線の集団において近交弱勢の値を低下させる効果があることが近年指摘されている (Pujol et al. 2009)。近交弱勢が分布拡大をきっかけに低下することがあれば、遺伝子の伝達効率の高さで自殖は他殖よりも有利になり、他殖を促す自家不和合性は不活性化する方向へ淘汰圧が働いたであろう。このように、私たちの発見は、ダーウィン、フィッシャーらの仮説を分子レベルから支持するものである。自家不和合性・自殖性の進化が最近の分布拡大とともに起きたことは同じくアブラナ科のルベラナズナでも報告されており (Guo et al. 2009)、シロイヌナズナに限らない一般的な傾向かもしれない。さらなる研究の蓄積が待たれる。

4. 展望

シロイヌナズナにおいて見られた他殖から自殖へという進化の方向性は、他の分類群においても一般的である。すなわち、主に自家不和合性の進化をきっかけにして他殖種から自殖種が何度も繰り返し起源するものの、その逆の進化はあまり起こらないと考えられている (Stebbins 1974)。このような進化の不可逆性はなぜ生じるのかを、今後の展望として最後に考えてみたい。

現在のところ大きく 2 つの要素が重要であると考えられている (Stebbins 1974, Takebayashi & Morrell 2001)。一つ目は、自家不和合性が不活性化するのは簡単だが、ひとたび不活性化するとその復帰は困難であるという点である。いったん不活性化した自家不和合性が復帰するためには、同じ遺伝子の同じ箇所にもう一度元通りにする突然変異が生じる必要がある。この確率は、自家

不和合性に関わる遺伝子群のどこかひとつに変異が起きる確率に比べるとずっと低いはずである。複雑なシステムの獲得と喪失に見られるこのような非対称性は、一般にドロウの法則と呼ばれる。

もう一点は、自殖集団における遺伝的多様性の減少にともなう絶滅率の上昇である。自家和合突然変異が集団に広まりどの個体も自殖を行うようになると、組み換えの減少や遺伝的浮動の効果により、集団の遺伝的多様性が減少すると考えられる。適応進化の原動力である遺伝的多様性が失われると、常に変化する生物的・無生物的環境に対応できず、自殖集団は他殖集団より絶滅しやすいことが予想される。

自殖性は、遺伝子伝達効率・繁殖保証などの短期的な有利さから集団中に広まるものの、集団レベルの進化のポテンシャルを低下させ絶滅率を高める点で、長期的には不利な性質かもしれない。一度進化したら戻れない、あとは絶滅を待つばかりという意味で、自家和合性とそれにとともなう自殖の進化は「進化のデッドエンド」とも言われる。ただし、この予測は十分に検証されたとはいいがたい。特に、自殖が実際に集団の遺伝的多様性を低下させることで適応進化のポテンシャルを減少させているかを実証的に明らかにした例はほとんどない (Takebayashi & Morrell 2001)。分子レベルの知見を取り入れながら、今後様々な分類群で野外での進化的・生態学的研究を積み重ねていくことが重要であろう。

謝辞

諏訪部圭太博士 (三重大)、渡辺正夫博士、五十川祥代氏 (東北大)、鈴木剛博士 (大阪教育大)、高山誠司博士 (奈良先端大) には、共同研究を通じて数々の助言を賜った。篤くお礼申し上げます。

引用文献

- Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after 'long-distance' dispersal. *Evolution* 9: 347-349.
- Bechsgaard, J.S., Castric, V., Charlesworth, D., Vekemans, X. & Schierup, M.H. 2006. The transition to self-compatibility in *Arabidopsis thaliana* and evolution within *S*-haplotypes over 10 Myr. *Mol. Biol. Evol.* 23: 1741-1750.
- Charlesworth, D. & Willis, J.H. 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nat. Rev. Genet.* 10: 783-796.
- Darwin, C. 1876. *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom*. J. Murray, London.
- Fisher, R. A. 1941. Average excess and average effect of a gene substitution. *Ann. Eugen.* 11: 53-63.
- Goodwillie, C., Kalisz, S. & Eckert, C.G. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 47-79.
- Guo, Y.L., Bechsgaard, J.S., Slotte, T., Neuffer, B., Lascoux, M., Weigel, D. & Schierup, M.H. 2009. Recent speciation of *Capsella rubella* from *Capsella grandiflora*, associated with loss of self-incompatibility and an extreme bottleneck. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 5246-5251.
- Kusaba, M., Dwyer, K., Hendershot, J., Vrebalov, J., Nasrallah, J.B. & Nasrallah, M.E. 2001. Self-incompatibility in the genus *Arabidopsis*: characterization of the *S* locus in the outcrossing *A. lyrata* and its autogamous relative *A. thaliana*. *Pl. Cell* 13: 627-643.

- Lande, R. & Schemske, D.W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39: 24-40.
- Pujol, B., Zhou, S.R., Sanchez Vilas, J. & Pannell, J.R. 2009. Reduced inbreeding depression after species range expansion. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 15379-15383.
- Shimizu, K.K., Shimizu-Inatsugi, R., Tsuchimatsu, T. & Purugganan, M.D. 2008. Independent origins of self-compatibility in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Ecol.* 17: 704-714.
- Stebbins, G.L. 1974. Flowering Plants: Evolution Above the Species Level. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Takebayashi, N. & Morrell, P.L. 2001. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *Amer. J. Bot.* 88: 1143-1150.
- Tsuchimatsu, T., Suwabe, K., Shimizu-Inatsugi, R., Isokawa, S., Pavlidis, P., Städler, T., Suzuki, G., Takayama, S., Watanabe, M. & Shimizu, K.K. 2010. Evolution of self-compatibility in *Arabidopsis* by a mutation in the male specificity gene. *Nature* 464: 1342-1346.
- Yampolsky, C. & Yampolsky, H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca Genetica* 3: 1-62.