

適応進化を担うフィトクロム

—日本産高山植物の *PHYE* 遺伝子における自然選択—

池田 啓

東京大学大学院理学研究科

〒113-0033 東京都文京区本郷7-3-1

Phytochromes are involved in adaptive evolution:

Natural selection on *PHYE* of alpine plants in Japan

Keywords: adaptive evolution; alpine plants; phylogeography; phytochrome.

Hajime Ikeda

Graduate School of Science, Tokyo University

7-3-1 Hongo, Tokyo 113-0033, Japan

植物は能動的に動くことが出来ないため、周囲の環境へと適応し、温度や光周期といった生育環境の変化をモニターすることが、生きる伸びるためだけでなく、次世代を残すことにおいても重要である。そのため、周囲の環境をモニターし、環境へと適応するための精巧なシステムが、植物の進化の過程において、自然選択によって作り上げられてきたものと考えられる。特に、発芽や被陰応答、開花のタイミングといった、植物における様々な発生プロセスが、光シグナルによって制御されている (Whitelam & Devlin 1997, Whitelam et al. 1998, Smith 2000, Mathews 2006)。こうした光シグナルによる発生プロセスの制御には、光受容体が中枢としての役割を担っている。とりわけ、赤色—遠赤色光の受容体であるフィトクロムが、環境へと応答した発生段階の制御に大きな役割を果たしている。そのため、植物における地域環境への適応にも、フィトクロムが大きな役割を果たしていることが期待される。

フィトクロムが地域適応を担うことに関しては、モデル植物であるシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) を始めとして、近年幾つかの報告がなされている。シロイヌナズナでは、フィトクロムの一つである *PHYC* における多型が、緯度や経度に応じた開花時期の変化と相関を持つことが知られている (Balasubramanian et al. 2006, Samis et al. 2009)。また、ポプラ (*Populus tremula*) では、緯度に沿って変化する冬芽形成の時期に対し、*PHYB2* におけるアミノ酸置換が相関を持つことが知られている (Ingvarsson et al. 2006, 2008)。さらに、イネ科パールミレット (*Pennisetum americanum*) においても、*PHYC* における変異が、野生集団に見られる開花時期の違いに相関を持つことが知られている (Saïdou et al. 2009)。

こうした生態的に重要な形質における表現型に基づいた研究に加え、系統地理学を応用した逆遺伝学的なアプローチからも、フィトクロムが適応進化に関わっていることが、日本列島の高山植物において示されている。アブラナ科ミヤマタネツケバナ (*Cardamine nipponica*) では、フィトクロム遺伝子を含む14個の遺伝子の多型に基づく解析が行われている。その結果、中部地方と東北・北海道（北日本）の集団の間では、フィトクロムの一つである *PHYE* が

他の遺伝子とは異なる進化様式を示すことから、南北間で異なる自然選択を受けて進化してきたことが示唆されている (Ikeda et al. 2009, 2010)。また、ツツジ科コメバツガザクラ (*Arcterica nana*) では、AFLPによるゲノム全体から網羅的に得た遺伝的多型の地理構造に加え、フィトクロム遺伝子を含む4つの核遺伝子の多型に基づく解析が行われている (Ikeda & Setoguchi 2009, 2010)。その結果、フィトクロムの一つである *PHYE* における多型は、ゲノム全体の多型や他の核遺伝子の多型とは食い違う地理構造を持ち、中部地方から北日本にかけて、特異的に遺伝的な分化を持つことが示されている。こうした結果から、コメバツガザクラにおいても、*PHYE* が日本列島の南北集団の間で適応に関わって進化してきたことが示唆されてきた (Ikeda & Setoguchi 2010)。これらの例から、日本列島の高山植物においては、フィトクロムの一つである *PHYE* が緯度に沿った地域適応に関わって進化していることが示唆されてきている。シロイヌナズナにおけるフィトクロムの生理学的な実験から、*PHYE* は低温条件下における発芽に大きく関与することが知られている (Heschel et al. 2007)。高山植物は、その生育期間の大部分が低温であるため、*PHYE* が低温下において重要な役割を果たしていることは、非常に興味深いことである。しかしながら、*PHYE* が果たす具体的な役割に関しては、モデル植物においてすら、はっきりとは知られていない (Mathews 2010)。そのため、日本列島の高山植物において、*PHYE* が具体的にどのような役割を果たすことで適応を担っているのか、という点を実証的に示す研究が望まれる。

植物において、適応進化を担う仕組みはフィトクロムに限らず、様々な因子が関わっているものと考えられる。しかし、フィトクロムは、全ての植物が持つ光受容体であるため (Mathews & Sharrock 1997)、植物の適応進化・多様性形成を担う上で鍵となる役割を果たしていることが想像される。フィトクロムが適応進化を担う、という観点からの研究は、その事例に限られているように十分に行われていない。そのため、今後様々な植物において、フィトクロムが適応進化に関わることを示すとともに、その具体的な役割を実証的に示す研究が望まれている。

引用文献

- Balasubramanian, S., Sureshkumar, S., Agrawal, M., Michael, T.P., Wessinger, C. et al. 2006. The PHYTOCHROME C photoreceptor gene mediates natural variation in flowering and growth responses of *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Genet.* 38: 711-715.
- Heschel, M.S., Selby, J., Butler, C., Whitlam, G.C., Sharrock, R.A. & Donohue, K. 2007. A new role for phytochromes in temperature-dependent germination. *New Phytol.* 174: 735-741.
- Ikeda, H. & Setoguchi, H. 2009. The homogenous genetic structure and inferred unique history of range shifts during the Pleistocene climatic oscillations of *Arcterica nana* (Maxim.) Makino (Ericaceae). *J. Plant Res.* 122: 141-151.
- Ikeda, H. & Setoguchi, H. 2010. Natural selection on *PHYE* by latitude in the Japanese archipelago: insight from locus specific phylogeographic structure in *Arcterica nana* (Ericaceae). *Mol. Ecol.* 19: 2779-2791.
- Ikeda, H., Fujii, N. & Setoguchi, H. 2009. Molecular evolution of phytochromes in *Cardamine*

- nipponica* (Brassicaceae) suggests the involvement of *PHYE* in local adaptation. *Genetics* 182: 603-614.
- Ikeda, H., Fujii, N. & Setoguchi, H. 2010. Molecular evolution of cryptochrome genes and the evolutionary manner of photoreceptor genes in *Cardamine nipponica* (Brassicaceae). *J. Plant Res.* in press.
- Ingvarsson, P.K., Garcia, M.V., Hall, D., Luquez, V. & Jansson, S. 2006. Clinal variation in *phyB2*, a candidate gene for day-length-induced growth cessation and bud set, across a latitudinal gradient in European aspen (*Populus tremula*). *Genetics* 172: 1845-1853.
- Ingvarsson, P. K., Garcia, M. V., Luquez, V., Hall, D. & Jansson, S. 2008. Nucleotide polymorphisms and phenotypic associations within and around the *phytochrome B2* locus in European aspen (*Populus tremula*, Salicaceae). *Genetics* 178: 2217-2226.
- Mathews, S. & Sharrock, R. A. 1997. Phytochrome gene diversity. *Pl. Cell Environ.* 20: 666-671.
- Mathews, S. 2006. Phytochrome-mediated development in land plants: red light sensing evolves to meet the challenges of changing light environments. *Mol. Ecol.* 15: 3483-3503.
- Mathews, S. 2010. Evolutionary studies illuminate the structural-functional model of plant phytochromes. *Pl. Cell* 22: 4-16.
- Saïdou, A. A., Mariac, C., Luong, V., Pham, J. L., Bezançon, G. & Vigouroux, Y. 2009. Association studies identify natural variation at *PHYC* linked to flowering time and morphological variation in peral millet. *Genetics* 182: 899-910.
- Smith, H. 2000. Phytochromes and light signal perception by plants-an emerging synthesis. *Nature* 407: 585-591.
- Whitelam, G.C. & Devlin, P.F. 1997. Roles of different phytochromes in *Arabidopsis* photomorphogenesis. *Pl. Cell and Environ.* 20: 752-758.
- Whitelam, G.C., Patel, S. & Devlin, P.F. 1998. Phytochromes and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353: 1445-1453.