

ポストゲノム時代の植物進化研究

オーガナイザー

豊倉 浩一

神戸大学理学系研究科

市橋 泰範

理化学研究所 環境資源科学研究センター

〒230-0045 神奈川県横浜市鶴見区末広町 1-7-22

Koichi Toyokura^{1,2} and Yasunori Ichihashi³

¹Graduate School of Science, Kobe University, Rokkodai 1-1, Kobe, 657-8501, Japan

²Graduate School of Science, Osaka University, Machikaneyamacho 1-1, Toyonaka,
560-0043, Japan

³RIKEN Center for Sustainable Resource Science, Yokohama, Kanagawa, 230-0045 Japan

植物の進化における多くの知見は、多種多様な植物を分類することに端を発し、その分類群に時間軸を加えた系統学から生じてきた。形態などの特徴的な形質から系統関係を類推する古典的な手法に加え、分子系統学として DNA の塩基配列情報をもとにより詳細かつ正確に系統関係を類推することができるようになってきた。そのような系統学の進展によって、例えば被子植物は現時点で 350,000 種が認識されており、主要被子植物 (Mesangiospermae) はジュラ紀中後期に多様化したことが明らかになっている (Zeng et al. 2014)。このように多様化した植物種が示す多種多様な形態は、ジュラ紀の昆虫だけでなく我々植物学者を含む多くの人々を魅了するのに十分であると言えるだろう。加えて分子生物学的技術が進展することにより、遺伝子レベルでの解析が進化研究に適用され、個々の博物学的な研究から系統間を通して一般的な議論ができるようになったことは特筆すべきことである。またシロイヌナズナやイネをはじめとするモデル植物ではゲノム解読が完了し (The Arabidopsis Initiative. 2000; Yu et al. 2002; Goff et al. 2002)、逆遺伝学的な手法を応用することで、順遺伝学的手法では明らかにできなかったような遺伝子の機能 (例えば機能重複など) にも迫ることができるようになってきた。近年では、次世代シーケンサー等の新技術により多くの植物種のゲノム解読が可能となり、単細胞藻類 *Chlamydomonas* (Merchant et al. 2007) から、車軸藻植物 *Klebsormidium* (Hori et al. 2014)、コケ植物 *Physcomitrella* (Rensing et al. 2008)、シダ植物 *Selaginella* (Banks et al. 2011)、裸子植物オウシュウトウヒ (Nystedt et al. 2013)、基部被子植物 *Amborella* (*Amborella* Genome Project. 2013) などのゲノム配列が明らかにされており、進

化系統関係上重要な植物の理解がさらに進んできている。しかし、このような目覚ましい技術進歩によりゲノムを解読しても、植物形態・生理応答の多様性の理解はなかなかつながらないのが現状である。むしろゲノムレベルの解析の垣根が低くなった分、それぞれの研究者にはよりオリジナルな視点が要求される時代となっている。そのようなポストゲノム時代の植物進化研究は今後どう進めていくべきだろうか？現在、私たちはゲノム情報を中心として様々解析手法を手に入れており、その知見・技術を使って、前人未踏の分野である植物進化の真理を理解できる時代が、まさに今である。

そこで本総説シリーズでは、順遺伝学・遺伝子配列解析・トランスクリプトーム解析など様々な解析手法を駆使したポストゲノム時代の進化研究をそれぞれの研究分野の背景とともに紹介する。まず、アブラナ科の根の形態進化を対象に順遺伝学的手法を使った研究を論じ、非モデル植物から順遺伝学的に重要な遺伝子へ迫る内容である。次に、水生植物カワゴケソウ科の多様化についてゲノムワイドに遺伝子配列を比較した研究を論じ、ATGCの配列から進化スケールで何が起きたか明らかにしていく内容となっている。さらに、トマト近縁種の葉の形態進化を対象にトランスクリプトーム解析を使った研究を論じ、トランスクリプトーム解析とその下流解析であるネットワーク解析の有効性について議論している。ぜひ今回紹介する話題から植物進化研究の広がりを感じ、そして次の波を想像することを楽しんでいただきたい。

現在はまだ多くの研究において、それぞれの研究対象とする植物種で研究が完結しているため、私たちの植物進化における知識は博物学的要素が強い雑多な集合と言わざるを得ない。しかし近い将来、ゲノムという共通言語をもとに、種や系統群を越えた次世代型の植物進化研究が始まり、植物進化ひいては生物進化の一般性の理解が期待できるのではないかと思っている。今回の総説が、その小さな第一歩として、植物進化に興味がある皆さんの今後研究展開へ少しでも参考になることを願っている。

本総説は、日本植物学会第79回大会（2015年9月）で開催されたシンポジウムの講演内容を再構成したものである。シンポジウムの開催にあたってお世話になりました大会実行委員の先生方、レビュー執筆の機会を与えてくださった電子出版物編集委員の先生方にこの場を借りて厚くお礼申し上げたい。

引用文献

- Amborella* Genome Project. 2013. The *Amborella* genome and the evolution of flowering plants. *Science* 342: 1467.
- Banks, J.A. Nishiyama, T. Hasebe, M. Bowman, J.L. Gribskov, M. dePamphilis, C. Albert, V.A. Aono, N. Aoyama, T. Ambrose, B.A. Ashton, N.W. Axtell, M.J. Barker, E. Barker, M.S. Bennetzen, J.L. Bonawitz, N.D. Chapple, C. Cheng, C. Correa, L.G.G. Dacre, M. DeBarry, J. Dreyer, I. Elias, M. Engstrom, E.M. Estelle, M. Feng, L. Finet, C. Floyd, S.K. Frommer, W.B. Fujita, T. Gramzow, L.

- Gutensohn, M. Harholt, J. Hattori, M. Heyl, A. Hirai, T. Hiwatashi, Y. Ishikawa, M. Iwata, M. Karol, K.G. Koehler, B. Kolukisaoglu, U. Kubo, M. Kurata, T. Lalonde, S. Li, K. Li, Y. Litt, A. Lyons, E. Manning, G. Maruyama, T. Michael, T.P. Mikami, K. Miyazaki, S. Morinaga, S.I. Murata, T. Mueller - Roeber, B. Nelson, D.R. Obara, M. Oguri, Y. Olmstead, R.G. Onodera, N. Petersen, B.L. Pils, B. Prigge, M. Rensing, S.A. Riaño-Pachón, D.M. Roberts, A.W. Sato, Y. Scheller, H.V. Schulz, B. Schulz, C. Shakirov, E.V. Shibagaki, N. Shinohara, N. Shippen, D.E. Sørensen, I. Sotooka, R. Sugimoto, N. Sugita, M. Sumikawa, N. Tanurdzic, M. Theißen, G. Ulvskov, P. Wakazuki, S. Weng, J.K. Willats, W.W.G.T. Wipf, D. Wolf, P.G. Yang, L. Zimmer, A.D. Zhu, Q. Mitros, T. Hellsten, U. Loqué, D. Olliar, R. Salamov, A. Schmutz, J. Shapiro, H. Lindquist, E. Lucas, S. Rokhsar, D., & Grigoriev, I.V. 2011. The Selaginella genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science* 332: 960-963.
- Goff, S.A., Ricke, D., Lan, T.-H., Presting, G., Wang, R., Dunn, M., Glazebrook, J., Sessions, A., Oeller, P., Varma, H., Hadley, D., Hutchison, D., Martin, C., Katagiri, F., Lange, B.M., Moughamer, T., Xia, Y., Budworth, P., Zhong, J., Miguel, T., Paszkowski, U., Zhang, S., Colbert, M., Sun, W.-I., Chen, L., Cooper, B., Park, S., Wood, T.C., Mao, L., Quail, P., Wing, R., Dean, R., Yu, Y., Zharkikh, A., Shen, R., Sahasrabudhe, S., Thomas, A., Cannings, R., Gutin, A., Pruss, D., Reid, J., Tavtigian, S., Mitchell, J., Eldredge, G., Scholl, T., Miller, R.M., Bhatnagar, S., Adey, N., Rubano, T., Tusneem, N., Robinson, R., Feldhaus, J., Macalima, T., Oliphant, A., & Briggs, S. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science* 296: 92-100.
- Hori, K., Maruyama, F., Fujisawa, T., Togashi, T., Yamamoto, N., Seo, M., Sato, S., Yamada, T., Mori, H., Tajima, N., Moriyama, T., Ikeuchi, M., Watanabe, M., Wada, H., Kobayashi, K., Saito, M., Masuda, T., Sasaki-Sekimoto, Y., Mashiguchi, K., Awai, K., Shimojima, M., Masuda, S., Iwai, M., Nobusawa, T., Narise, T., Kondo, S., Saito, H., Sato, R., Murakawa, M., Ihara, Y., Oshima-Yamada, Y., Ohtaka, K., Satoh, M., Sonobe, K., Ishii, M., Ohtani, R., Kanamori-Sato, M., Honoki, R., Miyazaki, D., Mochizuki, H., Umetsu, J., Higashi, K., Shibata, D., Kamiya, Y., Sato, N., Nakamura, Y., Tabata, S., Ida, S., Kurokawa, K., & Ohta, H. 2014. *Klebsormidium flaccidum* genome reveals primary factors for plant terrestrial adaptation. *Nature commun.* 5.
- The Arabidopsis Initiative 2000. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796-815.
- Merchant, S.S. Prochnik, S.E. Vallon, O. Harris, E.H. Karpowicz, S.J. Witman, G.B. Terry, A. Salamov, A. Fritz-Laylin, L.K. Maréchal-Drouard, L. Marshall, W.F. Qu, L.-H. Nelson, D.R. Sanderfoot, A.A. Spalding, M.H. Kapitonov, V.V. Ren, Q. Ferris, P. Lindquist, E. Shapiro, H. Lucas, S.M. Grimwood, J. Schmutz, J. Cardol, P. Cerutti, H. Chanfreau, G. Chen, C.-L. Cognat, V. Croft, M.T. Dent, R. Dutcher, S. Fernández, E. Fukuzawa, H. González-Ballester, D. González-Halphen, D. Hallmann, A. Hanikenne, M. Hippler, M. Inwood, W. Jabbari, K. Kalanon,

- M. Kuras, R. Lefebvre, P.A. Lemaire, S.D. Lobanov, A.V. Lohr, M. Manuell, A. Meier, I. Mets, L. Mittag, M. Mittelmeier, T. Moroney, J.V. Moseley, J. Napoli, C. Nedelcu, A.M. Niyogi, K. Novoselov, S.V. Paulsen, I.T. Pazour, G. Purton, S. Ral, J.-P. Riaño-Pachón, D.M. Riekhof, W. Rymarquis, L. Schroda, M. Stern, D. Umen, J. Willows, R. Wilson, N. Zimmer, S.L. Allmer, J. Balk, J. Bisova, K. Chen, C.-J. Elias, M. Gendler, K. Hauser, C. Lamb, M.R. Ledford, H. Long, J.C. Minagawa, J. Page, M.D. Pan, J. Pootakham, W. Roje, S. Rose, A. Stahlberg, E. Terauchi, A.M. Yang, P. Ball, S. Bowler, C. Dieckmann, C.L. Gladyshev, V.N. Green, P. Jorgensen, R. Mayfield, S. Mueller-Roeber, B. Rajamani, S. Sayre, R.T. Brokstein, P. Dubchak, I. Goodstein, D. Hornick, L. Huang, Y.W. Jhaveri, J. Luo, Y. Martínez, D. Ngau, W.C.A. Otilar, B. Poliakov, A. Porter, A. Szajkowski, L. Werner, G. Zhou, K. Grigoriev, I.V. Rokhsar, D.S., & Grossman, A.R. 2007. The *Chlamydomonas* genome reveals the evolution of key animal and plant functions. *Science* 318: 245-250.
- Nystedt, B., Street, N.R., Wetterbom, A., Zuccolo, A., Lin, Y.-C., Scofield, D.G., Vezzi, F., Delhomme, N., Giacomello, S., Alexeyenko, A., Vicedomini, R., Sahlin, K., Sherwood, E., Elfstrand, M., Gramzow, L., Holmberg, K., Hallman, J., Keech, O., Klasson, L., Koriabine, M., Kucukoglu, M., Kaller, M., Luthman, J., Lysholm, F., Niittyta, T., Olson, A., Rilakovic, N., Ritland, C., Rossello, J.A., Sena, J., Svensson, T., Talavera-Lopez, C., Theissen, G., Tuominen, H., Vanneste, K., Wu, Z.-Q., Zhang, B., Zerbe, P., Arvestad, L., Bhalerao, R., Bohlmann, J., Bousquet, J., Garcia Gil, R., Hvidsten, T.R., de Jong, P., MacKay, J., Morgante, M., Ritland, K., Sundberg, B., Lee Thompson, S., Van de Peer, Y., Andersson, B., Nilsson, O., Ingvarsson, P.K., Lundeberg, J., & Jansson, S. 2013. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. *Nature* 497: 579-584.
- Yu, J., Hu, S., Wang, J., Wong, G.K.-S., Li, S., Liu, B., Deng, Y., Dai, L., Zhou, Y., Zhang, X., Cao, M., Liu, J., Sun, J., Tang, J., Chen, Y., Huang, X., Lin, W., Ye, C., Tong, W., Cong, L., Geng, J., Han, Y., Li, L., Li, W., Hu, G., Huang, X., Li, W., Li, J., Liu, Z., Li, L., Liu, J., Qi, Q., Liu, J., Li, L., Li, T., Wang, X., Lu, H., Wu, T., Zhu, M., Ni, P., Han, H., Dong, W., Ren, X., Feng, X., Cui, P., Li, X., Wang, H., Xu, X., Zhai, W., Xu, Z., Zhang, J., He, S., Zhang, J., Xu, J., Zhang, K., Zheng, X., Dong, J., Zeng, W., Tao, L., Ye, J., Tan, J., Ren, X., Chen, X., He, J., Liu, D., Tian, W., Tian, C., Xia, H., Bao, Q., Li, G., Gao, H., Cao, T., Wang, J., Zhao, W., Li, P., Chen, W., Wang, X., Zhang, Y., Hu, J., Wang, J., Liu, S., Yang, J., Zhang, G., Xiong, Y., Li, Z., Mao, L., Zhou, C., Zhu, Z., Chen, R., Hao, B., Zheng, W., Chen, S., Guo, W., Li, G., Liu, S., Tao, M., Wang, J., Zhu, L., Yuan, L., & Yang, H. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). *Science* 296: 79-92.
- Zeng, L., Zhang, Q., Sun, R., Kong, H., Zhang, N., & Ma, H. 2014. Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of early divergence times. *Nat. Commun.*

5: 4956