

機関番号：14301
 研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2008～2010
 課題番号：20370012
 研究課題名（和文）フェノロジーの分子生態学：多年生植物における開花調節遺伝子群の動態
 研究課題名（英文）Molecular ecology of phenology: dynamics of flowering-time genes of perennial plants
 研究代表者
 工藤 洋（KUDOH HIROSHI）
 京都大学・生態学研究センター・教授
 研究者番号：10291569

研究成果の概要（和文）：植物が気温の長期傾向に応答して遺伝子の働きを調節していることを明らかにし、その“記憶”期間は約6週間であることを示した。この結果は、植物が自然の複雑な温度変化の中でも季節に応答できる理由をよく説明する。この仕組みのもたらす頑健性（ノイズの多い状況においても正常に機能することができる性質）こそが、自然条件下での開花時期の決定において重要である。

研究成果の概要（英文）：Any gene regulatory system has evolved in a natural habitat, and therefore the role of gene regulation should ultimately be understood in the natural environment. Without memory of past temperatures, it is difficult to detect seasons in natural noisy temperatures because temperature changes within a couple of weeks are often inconsistent with seasonal trends. Our 2-year census of expression of a key flowering gene, *AhgFLC*, revealed that this flowering-time gene extracts seasonal cues as if it memorizes temperatures over past 6 weeks. Our developed model accurately predicted the gene expressions in natural environments and will contribute to predicting the plant response to future climatic change.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	11,100,000	3,330,000	14,430,000
2009年度	1,900,000	570,000	2,470,000
2010年度	1,900,000	570,000	2,470,000
年度			
年度			
総計	14,900,000	4,470,000	19,370,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：分子生態

1. 研究開始当初の背景

植物がそれぞれ決まった季節に花を咲かせることは、広く知られている現象である。その仕組みを明らかにすることは、植物学の重要な課題であるとともに、農業生産の管理や育種を通して食糧を安定的に供給する上で、また、地球温暖化に対する生態系応答を予測する技術を開発する上でも重要である。

これまで、花を咲かせる時期を決める遺伝子（開花遺伝子）が60以上も発見され、その機能が厳密に制御した実験環境下で研究されてきた。植物は日長や温度の変化を感受して季節を判断すると考えられているが、開花遺伝子が実際の自然条件下でどのように機能するかについてはほとんどわかっていなかった。

2. 研究の目的

自然条件では、気温の季節変化は1ヶ月をこえる長期の傾向として現れる(図1)。昼夜変化、1日ごとの変化、あるいは週単位の変化といった、より短い期間の変化は必ずしも季節とは一致しない(例えば、「春に今週は先週より寒い」とか「秋に今週は先週より暑い」ということはよくある)。つまり、植物が自然の温度変化に応答して季節を判断するためには、長期の“記憶”に相当するような働きが必要であることになる。

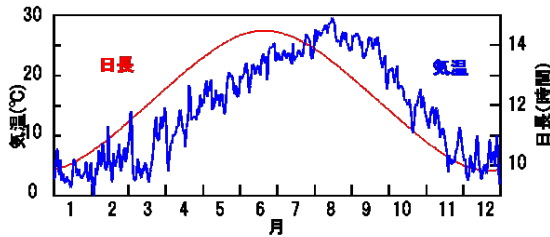


図1: 気温の季節変化は1ヶ月以上の長期傾向として現れる

本研究では、複雑に変動する温度から植物がどのように季節情報を抽出しているかを明らかにすることを目的とした。“記憶”に相当する機能が、遺伝子発現によってなされているかを調べるとともに、“記憶”の期間を調べた。

3. 研究の方法

本研究は、自然条件下において遺伝子の機能を解析するという新しいタイプの研究である。日本に自生するアブラナ科の植物ハクサンハタザオ(写真1, 2)が持つ温度に応答する開花調節遺伝子 *FLC* に着目し、兵庫県多可町の自然集団において、遺伝子の働きを1週間おきに2年間にわたって測定した。得られた遺伝子発現データと気温のデータを用いて時系列モデル解析をおこなった。



写真1: 調査地に生育するハクサンハタザオ



写真2: ハクサンハタザオの花

4. 研究成果

(1) 遺伝子発現の季節変化

ハクサンハタザオ *FLC* 遺伝子の転写量は、季節変動のパターンを示し、その変化のタイミングはハクサンハタザオのフェノロジーとも一致していた(図2)。

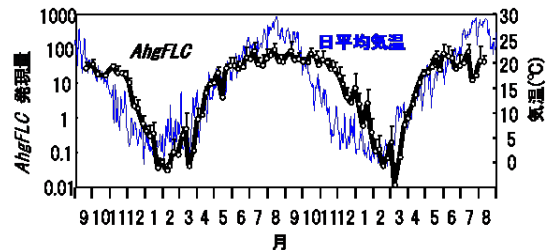


図2: 2年間にわたる *AhgFLC* 発現量変化

FLC 遺伝子の転写量は、9月に測定を開始してから12月ごろまでは高いレベルを維持し続けていたが、12月から徐々に低下していき、1月末に最低レベルまで低下した。そして、3月から再び転写量が上昇を始め、5月末には低下する前のレベルまで回復した。その後、転写量は高いレベルを維持したまま再び9月を迎えた。ハクサンハタザオ *FLC* は1年目も2年目も明確な季節変動を示すとともに、次の3つのことが明らかになった。

① 夏冬の転写量の差が非常に大きい。真冬の最も強く抑制された時の転写量は、夏のそれと比べてわずか0.03%であった。また、これは実験室で6週間の低温処理を与えた植物と比べてもその1%-3%であった。

② 転写量の応答はゆっくりとおこった。秋の低下も春の上昇も、それぞれ約9週間かかっており、遺伝子の応答としては格段に長期間であった。

③ ハクサンハタザオ *FLC* の転写量変化のタイミングに相関して、フェノロジーの変化が起きたことである。ハクサンハタザオの抽だいは、*FLC* の転写量が最低のレベルまで低下した時期におこった。その後の気温の上昇にやや遅れて *FLC* 転写量も徐々に上昇するのであるが、開花期間中は *FLC* の転写量はまだ低く、そのレベルは実験室で6週間の春化处理を受けたものよりも低かった。そして、*FLC* の転写量が冬前のレベルまで戻ると同時に、栄養成長への再転換がおこった。

(2) 遺伝子転写量と気温の関係の解析

2年間にわたる調査の結果、ハクサンハタザオ *FLC* の転写量についての 573 個のデータが得られた。これらのデータを用いて、気温との関係を解析した。「研究の目的」に述べたように、植物が気温変化を手がかりに季節を知るには、過去の気温の長期傾向に応答する必要がある。そこで、野外において測定したハクサンハタザオ *FLC* の転写量が、過去の気温によって調節されているという作業仮説にたち、どのぐらいの長さの期間の温度傾向によって転写量が説明されるかを解析した。過去の参照期間において、閾値温度を下回る低温の経験量がハクサンハタザオ *FLC* の転写量を決定するという、植物生理学的にも妥当な仮定を持つモデルがデータを最もよく説明することが明らかになった。このモデルにおいて、参照期間は 42 日と推定され、ハクサンハタザオがあたかも過去約 6 週間の気温を覚えているかのように遺伝子転写を調節することが明らかになった。しかも、過去の気温だけによって、自然条件におけるハクサンハタザオ *FLC* の転写量変動の 80% が説明されることが明らかになった。これは、予想をはるかに上回る値であった。もちろん、これは数千倍の転写量の変動をみせる季節変動の大半を説明したということであり、例えば同じ日に測定した個体間で観察される数倍から十数倍の転写量の差異のなかには、個体の遺伝的性質や置かれている微環境に由来する差異があるであろう。また、42 日という期間は 2 年間を通した解析の結果であり、*FLC* が下がる時と上がる時とで、参照期間が異なる可能性もある。そういうことを仮定すると、下がる過程での参照期間が 60 日程度、あがる時の参照期間が 20 日程度と推定された。

(3) モデルの検証実験

構築したモデルが妥当であるかどうかを検証するために、ハクサンハタザオに実験的に操作した温度条件を経験させ、その *FLC* 遺伝子の転写量の変化を構築したモデルで予測ができるかどうかを調べた。野外環境下の個体を、違った時期に、気温を操作した環境に移植した。その結果、ハクサンハタザオ *FLC* の転写量が高い時期に移植した個体は、20°C/15°C (昼温/夜温) 条件では転写量は高いままに保たれ、4°C 条件で転写量が徐々に低下した。転写量が低い時期に移植した個体は、4°C 条件では転写量は低いままに保たれ、20°C/15°C 条件で転写量が徐々に増加した。また、モデルで推定された転写量の変化予測は、実測値の変化とよく一致した。つまり、野外実験で見られた *FLC* 遺伝子の転写量の変動は実験室内でも再現された。

(4) 複数の開花遺伝子の動態

これまで明らかにされている開花調節の機構において、*FLC* 遺伝子の発現の上流や下流に位置するとされている遺伝子群のホモログについて、半定量的にその季節変動を調べた。*FLC* 遺伝子の転写抑制に先立って温度の低下時に発現が高まるとされている *VIN3* 遺伝子は、気温が低く *FLC* が下降する時期のみに発現が高まった。その後、*FLC* 遺伝子転写量が低い時期においても気温が高ければ発現しなくなった。*FLC* 遺伝子の転写抑制の維持に必要とされている *VRN2* と *LHP1* の発現は年間を通して見られたが、*VRN2* についてはその転写量が *FLC* 遺伝子の抑制期に高くなった。*LHP1* については大きな変動は見られなかった。これは、この遺伝子が複数の遺伝子の発現調節に関与することと関係している可能性がある。また、*FLC* 転写因子に直接抑制されることが知られている開花促進因子 *SOCI* と *FT* については、前者が *FLC* 遺伝子転写とちょうど反対の季節的発現パターンを示したのに対し、後者は *FLC* 遺伝子転写抑制と長日条件とが重複する時期にのみ発現が高まった。この結果は、開花調節遺伝子群の動態を野外で初めて測定した例であるが、さらに多くの遺伝子についての詳細な発現動態測定することによって、遺伝子ネットワークによる開花時期の調節機構が包括的に理解されるようになると期待できる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 5 件)

- ① Aikawa, S., Kobayashi, M. J., Satake, A., Shimizu, K. K. and Kudoh, H. Robust control of the seasonal expression of the *Arabidopsis FLC* gene in a fluctuating environment. Proceedings of the National Academy of Science, U. S. A., 査読有、107, 2010, pp. 11632-11637
- ② Kawagoe, T., and Kudoh, H. Escape from floral herbivory by early flowering in *Arabidopsis halleri* subsp. *gemmifera*. Oecologia, 査読有、164, 2010, pp. 713-720
- ③ 山口正樹、杉阪次郎、工藤洋、琵琶湖東岸における絶滅危惧植物タチスズシロソウ大群落の出現とその保全、保全生態学研究、査読有、15、2010、pp. 111-119
- ④ 工藤洋、フィールド依存的な遺伝子機能の解析とその応用、JST 科学技術未来戦略ワークショップ報告書「フィールドにおける植物の環境応答機構と育種技術」、査読無、2010、pp. 24-27
- ⑤ 工藤洋、自然条件下における開花調節 - 遺伝子機能のコンテキスト依存性 - 、時間生

物学、査読無、15、2009、pp. 27-32

〔学会発表〕(計7件)

- ① 田中健太、山口正樹、恩田義彦、小林元、杉阪次郎、河野真澄、工藤洋、標高 30-300m に生えるミヤマハタザオの局所適応：相互移植実験による検証、第 58 回日本生態学会大会、2011、札幌コンベンションセンター
- ② 川越哲博、工藤洋、早咲きは食害者からのエスケープ — 開花時期への自然淘汰と地理的変異、第 58 回日本生態学会大会、2011、札幌コンベンションセンター
- ③ 山口正樹、工藤洋、シロイヌナズナ属野外集団における花形態の生育地間変異、第 58 回日本生態学会大会、2011、札幌コンベンションセンター
- ④ 松橋彩衣子、工藤洋、Miltos, T.、牧雅之、酒井聡樹、外来植物ミチタネツケバナにおける繁殖形質の地理的変異と国内遺伝構造の関係、第 58 回日本生態学会大会、2011、札幌コンベンションセンター
- ⑤ 工藤洋、自然条件下での遺伝子の機能：季節を測る分子メカニズム、バイオコンファレンス 2010、2010、首都大学東京
- ⑥ 工藤洋、自然条件下における開花調節遺伝子の機能解析、第 158 回生存圏シンポジウム、2010、京都大学宇治おうばくプラザ
- ⑦ 工藤洋、遺伝子から見た適応、第 25 回個体群生態学会、2009、同志社大学

〔図書〕(計1件)

- ① 工藤 洋、変わる外来生物 — 外来生物の進化—、文一総合出版、種生物学会編「外来生物の生態学」、2010、pp. 197-215

〔産業財産権〕

○出願状況(計0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況(計0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

「自然の複雑な気温変化から植物が季節を知るしくみ—気候変動に対する植物応答の予測に向けて—」

http://www.kyoto-u.ac.jp/ja/news_data/h/h1/news6/2010/100608_1.htm

6. 研究組織

(1) 研究代表者

工藤 洋 (KUDOH HIROSHI)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：10291569

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし