

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 17 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25291093

研究課題名(和文)自家不和合性の進化における二つの謎：理論的解析とその検証による解明の試み

研究課題名(英文)Two problems in the evolution of self-incompatibility: theoretical and empirical studies

研究代表者

酒井 聡樹 (Sakai, Satoki)

東北大学・生命科学研究科・准教授

研究者番号：90272004

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,700,000円

研究成果の概要(和文)：理論的解析により、雄側の識別遺伝子と雌側の識別遺伝子が強く連鎖していなくても自家不和合性が進化することがわかった。雄側の識別遺伝子を持つことに何らかのコストがあるならば、この条件が満たされることもわかった。

S対立遺伝子が多様化する新仮説を提唱した。自家不和合性が不完全な集団を考える。その集団中のあるS対立遺伝子に、自身のペアをより強く拒絶できる変異が出現したとする。自殖をより強く防ぐことができるので、この変異型は広まっていく。この過程は、雄側または雌側どちらか一つだけの突然変異しか必要としない。そのため、こうした変異は比較的起こり易いであろう。これにより、S対立遺伝子が多様化してきた。

研究成果の概要(英文)：We modeled the initial invasion of the first pollen and pistil alleles in gametophytic SI to determine whether these alleles can stably co-exist in a population without tight linkage. We assume pollen and pistil loci each carry an incompatibility allele S and an allele without an incompatibility function N. We assume that pollen with an S allele are incompatible with pistils carrying S alleles, whereas other crosses are compatible. Ovules in pistils carrying an S allele suffer viability costs because recognition consumes resources. We found that the cost of carrying a pistil S allele allows pollen and pistil S alleles to co-exist in a stable equilibrium if linkage is partial. This occurs because parents that carry pistil S alleles but are homozygous for pollen N alleles cannot avoid self-fertilization; however, they suffer viability costs. Hence, pollen N alleles are selected again.

研究分野：植物生態学

キーワード：自家不和合性 連鎖 識別遺伝子 多様性

## 1. 研究開始当初の背景

### 【自家不和合性とは？】

自家不和合性は、自家受精を遺伝的に防ぐシステムであり、被子植物に普遍的に見られる。およそ 50 % の種が自家不和合性を備えている (Igic ら 2008)。自家不和合性であるが、かつては自家不和合性を備えていた種も多い。

自家花粉の識別は  $S$  遺伝子座によって制御されている。この遺伝子座は、雄側(花粉または葯)で発現する識別遺伝子と雌側(雌しべ)で発現する識別遺伝子とからなる。そして、たくさんの対立遺伝子が分化している( $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$  ..... と区別される)。花粉(または花粉親)が持つ  $S$  対立遺伝子と雌しべが持つ  $S$  対立遺伝子とが合致すれば、花粉の発芽または花粉管の伸長が阻害される。それにより自家受精が阻止される。

### 【自家不和合性の二つの根幹】

このシステムにおいては、以下の二つのことが根幹となっている。

第一に、雄側の識別遺伝子と雌側の識別遺伝子とが完全連鎖していることである。つまり両者が、「一つの遺伝子」として花粉・卵に渡され、 $S_n S_n$  ( $n = 1, 2, \dots$ ) (前者が雄側の対立遺伝子を、後者が雌側の対立遺伝子を現す; 以下同様) というハプロタイプが維持されることである。もしも組み替えが起こると、 $S_1 S_2$  といった、雌雄側で異なる  $S$  対立遺伝子を持つハプロタイプが出来てしまう。そうすると、自家花粉と雌しべとで  $S$  対立遺伝子が合致せず、自家受精が起きてしまうことになる。そのため、雌雄側の識別遺伝子は隣接して存在しており、組み替えを起こさない性質も進化させている (Takayama and Isogai 2005)。

第二に、上述のように、 $S$  対立遺伝子が多種類存在することである。たとえ他個体由来の花粉であっても、 $S$  対立遺伝子が合致すれば受精が阻止されてしまう。そのため、植物集団内の  $S$  対立遺伝子の種類が少ないと、自殖のみならず他殖も起きにくくなってしまふ。こうした集団は絶滅しやすいので、 $S$  対立遺伝子の種類が多い集団が存続することになる。実際に、 $S$  対立遺伝子の種類は非常に多く、1 集団あたり 200 種類にまで及んでいる (Lawrence 2000)。

### 【自家不和合性は多様・多起源】

この二つの根幹は共通するものの、自家不和合性の遺伝的機構は植物グループによって異なっている (Takayama and Isogai 2005)。配偶体型自家不和合性では、花粉が持つ  $S$  対立遺伝子が識別の対象となる。これに対し孢子体型自家不和合性では、花粉親が持つ  $S$  対立遺伝子が識別の対象となる(葯で生産された物質が花粉表面に移動することで、これが可能となる)。両型それぞれにおいて、識別遺伝子として働く遺伝子の種類

も植物グループによって異なっている。そのため自家不和合性は、被子植物において複数回独立に進化したと考えられている。

### 【自家不和合性進化の謎】

自家不和合性の進化には、二つの大きな謎がある。

第一に、その進化のためには、1) 雄側識別遺伝子の出現、2) 雌側識別遺伝子の出現、3) 両者の完全連鎖という三つのことが起きる必要があるということである。つまり、雌雄側それぞれにおいて識別遺伝子が出現し、かつ、完全連鎖した部位でそれが起こるということだ。このような偶然の重なりが独立に何度も起きえたのだろうか？ なおこの第一の謎は、本申請課題で初めて指摘されたものである。

第二に、 $S$  対立遺伝子がどのように多様化するのかということである (Uyenoyama ら 2001)。新しい  $S$  対立遺伝子が分化するためには、お互いに識別し合う変異が、雄側と雌側とのそれぞれにおいて生ずる必要があるのだ。たとえば、 $S_1 S_1$  というハプロタイプから  $S_2 S_2$  というハプロタイプが生まれるためには、雄側での  $S_1 \rightarrow S_2$  と雌側での  $S_1 \rightarrow S_2$  という変異とが必要がある。しかし、どちらか片方の変異がまずもって生ずると考える方が自然であろう。たとえば、雄側のみ変異が起き、 $S_2 S_1$  ハプロタイプが出現したとする。雄側の  $S_2$  は、集団中に存在しない新しいタイプのものである。その受精を阻止する雌側の  $S_2$  が存在しないため、 $S_2 S_1$  ハプロタイプの花粉は、集団中の全個体と交配可能である。この有利さのため  $S_2 S_1$  ハプロタイプが急速に広がり、 $S_1 S_1$  ハプロタイプと置き換わってしまう。やがて、雌側の  $S_2$  が出現し  $S_2 S_2$  ハプロタイプとなり、自殖性を回復する。これはつまり、 $S_1 S_1$  が  $S_2 S_2$  に置き替わるということであり、 $S$  対立遺伝子が多様化するわけではないということである。理論的解析からも (Uyenoyama ら 2001, Gervais ら 2011)、 $S$  対立遺伝子の多様化が困難であることが確かめられている。

本研究では、自家不和合性の進化の二つの謎に挑む。数理モデルによる解析・シロイヌナズナ形質転換システムを用いた実験・アブラナ科等の遺伝子系統解析を行い、その解明を試みる。以下が、本研究の着眼である。

第一の謎：完全連鎖が必要か？ 雄側と雌側の識別遺伝子が、強くは連鎖していない部位に出現した場合、両者は集団内で維持されるのであろうか。低頻度であれ維持されるのであれば、連鎖度を高める淘汰圧により、やがては完全連鎖するようになるであろう。このシナリオが働くのなら、自家不和合性の進化条件はかなり緩くなるはずである。本研究では、雌雄の識別遺伝子が強く連鎖していない場合に、両遺伝子が集団内に安定的に存続できるのかどうかを調べる。

第二の謎： $S$  対立遺伝子の多様化は初期進化時に起きる？ 古い  $S$  対立遺伝子が消え新しいものに置き換わってしまうのは、雄側に変異を持った花粉が大きな他殖成功を遂げるためである(上記参照)。この成功度が小さいのなら、古い  $S$  対立遺伝子も維持されるのではないか。そうすれば、 $S$  対立遺伝子の種類が増えていくことになる。

そこで注目するのが、自家不和合性の初期進化過程である。同じ  $S$  対立遺伝子を持つ花粉を拒絶するシステムが十分には成立していないならば(詳しくは、「研究計画・方法」の 2-1 を参照)、どのハプロタイプの花粉も相応の他殖成功を上げることができるであろう。そうならば、変異花粉の相対的有利さが小さくなり、その増殖が抑えられるのではないか。

実際、 $S$  対立遺伝子の多くは、同じ自家不和合システムを持つ異なる植物種間で共有されている(Igic ら 2006)。つまり、個々の  $S$  対立遺伝子の起源は古いということである。このことは、 $S$  対立遺伝子が、自家不和合性が進化した初期に多様化した可能性を示唆している。

本研究では、自家不和合性システムが不完全な下で、 $S$  対立遺伝子が多様化するのかどうかを調べる。

## 2. 研究の目的

植物における自家不和合性の進化に関する二つの問題に挑む。(1)自家不和合性では、雄側(花粉・葯)と雌側(雌しべ)それぞれで相手を識別する遺伝子が発現する。両遺伝子は完全連鎖している(下記参照)。しかし、自家不和合性の進化時に、雌雄両遺伝子が、完全連鎖した部位に偶然にも出現したとは考えにくい。そこで、雌雄遺伝子の完全連鎖が初期進化の条件として必要かどうかを調べる。(2)識別遺伝子は、多くの種類の対立遺伝子からなり、異なる対立遺伝子を持つ花粉(花粉親)と雌しべ間でないと交配できない。新しい対立遺伝子が分化するためには、お互いに識別し合う変異が、雄側と雌側とのそれぞれにおいて独立に生ずる必要がある。そのため、対立遺伝子の多様化も難しいといわれている。それに関わらず、多くの植物種で、たくさんの種類の対立遺伝子が分化している。本研究では、対立遺伝子の多様化を生む機構の解明を試みる。

## 3. 研究の方法

第一の謎：完全連鎖が必要か？

(1) 数理モデルを用いた理論的解析

数理モデルを用いて、雌雄の識別遺伝子が強く連鎖していない場合に、両遺伝子が集団内に安定的に存続できるのかどうかを調べる。存続のために必要な条件も探る。配偶体型と孢子体型それぞれの自家不和合性についてモデル構築する。

植物 2 倍体の植物を考える。世代は重ならない。

雌雄の識別遺伝子 雄側の遺伝子座と雌側の遺伝子座とを考える。両者は完全には連鎖をしておらず、その組み替え率は  $r$  ( $0 \leq r \leq 0.5$ ) である。雄側遺伝子座に、不和合機能を持った  $S_m$  対立遺伝子と無機能の  $N_m$  対立遺伝子とがある。雌側遺伝子座にも、不和合機能を持った  $S_f$  対立遺伝子と無機能の  $N_f$  対立遺伝子とがある。 $S_m$ ,  $S_f$  対立遺伝子が、 $N_m$ ,  $N_f$  対立遺伝子に対して優性である。そのため、 $S_m$  花粉(配偶体型の場合；孢子体型の場合は、 $S_m$  対立遺伝子の一つでも持った個体由来の花粉)と、 $S_f$  対立遺伝子の一つでも持った雌しべとの間が不和合となる。他の組み合わせはすべて和合となる。

自家不和合性のコスト  $S_m$ ,  $S_f$  対立遺伝子を持った個体は、自家不和合機能のためにタンパク質を生産する。その資源消費がコストとなるならば、 $S_m$  花粉の生存率が低下(または、 $S_m$  対立遺伝子の一つでも持った個体の花粉数が減少)し、 $S_f$  対立遺伝子の一つでも持った個体の胚珠数も減少する。

個体間の交配と遺伝子動態 交配は、集団中の全個体間でランダムに行われる。自殖種子は、近交弱勢の発現により生存率が低い。生存種子における遺伝子型の頻度分布が、次世代の親における遺伝子型の頻度分布となる。

初期集団に、 $S_m$ ,  $S_f$  対立遺伝子が出現したとする。上記の交配過程を繰り返し、両遺伝子が安定的に存続するのかどうかを見る。

期待している結果 完全連鎖がなくても、 $S_m$ ,  $S_f$  対立遺伝子は集団内に安定的に存続しうる。両遺伝子を持つことのコストのかけり方が安定的存続の鍵となる。

$S_m$  対立遺伝子の存続には、 $S_f$  対立遺伝子( $S_m$  ではなく)を持つことにコストがかかる必要がある。その理由は、遺伝子型  $N_m N_m S_f S_f$ ,  $N_m N_m S_f N_f$  の不利さにある。 $S_f$  対立遺伝子を持つために、これらの遺伝子型は胚珠の生産数が少ない。かたや、 $N_m$  対立遺伝子のみを持つので自殖も回避できない。こうした二重のコストのため、これら遺伝子型の種子は生存競争において不利となる。これらの種子はすべて  $N_m$  対立遺伝子を受け継いでいる。そのため、 $S_m$  対立遺伝子が増えやすくなるわけである。

一方、 $S_m$ ,  $S_f$  対立遺伝子を持つことのコストは、それぞれの遺伝子の存続自体には負の影響を及ぼすであろう。したがって、これら二つのコストのバランスによって、両遺伝子が存続できるのかが決まる。

第二の謎： $S$  対立遺伝子の多様化は初期進化時に起きる？

(1) 数理モデルを用いた理論的解析

数理モデルを用いて、自家不和合性の初期進化時に  $S$  対立遺伝子が多様化するのかどうかを調べる。モデルの枠組みは、上記(1)のものと基本的には同じである。ただし、自家不和合機能を持つ対立遺伝子に、複数の異なる型が存在しうるとする。配偶体型と孢子体型それぞれの自家不和合性についてモデル構築する。

期待している結果 初期進化時の集団に  $N_f$  対立遺伝子が多数存在しているならば、 $S$  対立遺伝子が多様化する。たとえば、雄側の  $S$  対立遺伝子に、既存のもの ( $S1_m$ ) と新規に出現したもの ( $S2_m$ ) とがあるとする。雌側の表現型が  $N_f$  の個体 ( $N_f$  をホモで持つ) は、どちらのハプロタイプの花粉とも交配する。そのため、この表現型の個体が多いほど、既存の  $S1_m$  花粉も相応の他殖をすることができる。それにより、新規出現した  $S2_m$  花粉の有利さが相対的に抑えられる。そして、既存の雄側  $S1_m$  対立遺伝子が排除されないまま、新規の雄側  $S2_m$  対立遺伝子が定着するようになる。やがて、 $S2_m$  花粉の受精を抑える雌側  $S$  対立遺伝子 ( $S2_f$ ) が出現する。これにより、 $S1$  対立遺伝子 ( $S1_m S1_f$  からなる) が残ったまま、 $S2$  対立遺伝子 ( $S2_m S2_f$  からなる) も出来上がる。この過程は、 $N_f$  対立遺伝子がある頻度で存在している限り繰り返され、 $S$  対立遺伝子が多様化していく。

#### 4. 研究成果

##### 第一の謎

理論的解析により、雄側の識別遺伝子と雌側の識別遺伝子が強く連鎖していなくても自家不和合性が進化することがわかった。雄側の識別遺伝子を持つことに何らかのコストがあるならば、この条件が満たされることもわかった。

##### 第二の謎

$S$  対立遺伝子が多様化する新仮説を提唱した。この仮説では、 $S$  対立遺伝子の起源は古く、同じ  $S$  対立遺伝子が異なる種間で共有されていることに着目する。このことは、 $S$  対立遺伝子の多様化が、自家不和合性という仕組みが進化した初期に起きた可能性を示唆している。一方、同じ  $S$  対立遺伝子の中に、表現型に影響しない変異が存在することが明らかになってきた。これらを踏まえ、自家不和合性が不完全 (自家花粉を完全には拒絶できない) な集団を考える。その集団中のある  $S$  対立遺伝子に、自身のペアをより強く拒絶できる変異が出現したとする。自殖をより強く防ぐことができるので、この変異型は広まっていく。この過程は、雄側または雌側どちらか一つだけの突然変異しか必要としない。そのため、こうした変異は比較的起こり易いであろう。これにより、 $S$  対立遺伝子が多様化してきたと提唱した。

##### 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24件)

Sakai, S. (2016) How have self-incompatibility haplotypes diversified? Generation of new haplotypes during the evolution of self-incompatibility from self-compatibility. *American Naturalist* in press. 査読有り

Sakai, S. and Wakoh, H. (2014) Initial invasion of gametophytic self-incompatibility alleles in the absence of tight linkage between pollen and pistil  $S$  alleles. *American Naturalist* 184:248-257. 査読有り

[学会発表](計15件)

酒井 聡樹、**自家不和合性における識別遺伝子の多様化の謎：雌側の変異が鍵か、日本生態学会 2014 年 3 月 18 日 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡県静岡市)**

[図書](計0件)

[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

6. 研究組織  
(1) 研究代表者  
酒井 聡樹 (SAKAI, SATOKI)  
東北大学・大学院生命科学研究科・准教授

研究者番号：90272004

(2) 研究分担者  
牧 雅之 (MAKI, MASAYUKI)

東北大学・学術資源研究公開センター・教授

研究者番号： 60263985