

DNAが語る花の歴史

千葉大学大学院園芸学研究科

安藤 敏夫

花の歴史を辿るためには、古文書を集め、丹念に調べ、高度な時代考証を加え、さらに大いなる空想力をもって、取りまとめて行く、という方法しかなかった。しかしここきて、これら伝統的手法と全く異なった方法で、花の歴史を辿ることができるようになった、と私は思う。DNA解析技術の進歩によって、花の研究者にもDNAに記された暗号を解読できるようになったからである。

DNAは生命の暗号であると同時に、生命の古文書でもある。奇妙に聞こえるかもしれないが、「花の現代品種は、花の歴史の生き証人」に他ならず、花の形質に係わる過去の出来事は、現代品種がもつ遺伝子に書き残されているはずである。

別な表現をすれば、これまでの花の歴史は「花の表現型の歴史」であるが、遺伝子解析が可能になった今日、花の歴史を「花の遺伝子型の歴史」として記述することが可能になった、ということである。

起源種の特定

全ての栽培植物は野生植物から誕生したものである。歴史が非常に古い栽培植物の場合、起源種が絶滅している場合もあり得るが、もしそうでなければ、DNAの塩基配列の異同の鑑定（DNA鑑定）によって栽培植物の起源種を特定できる可能性がある。

子のDNAの全てが、その父母に由来することは当然である。だが子の遺伝子が、父の遺伝子と母の遺伝子のそれぞれ半分ずつを単純に引き継いだものとは限らない。核内遺伝子では減数分裂時に組み換えが起こるから、父母とは異なる遺伝子が、子に誕生している場合がある。このように、組み換えによって塩基配列が変化しやすい核内DNAは、DNA鑑定には向いていない。そのため、葉緑体DNAなど、組み換えの起こらない核外DNAが起源種の特定によく使われている。野生種を辿る研究の限界の一つは、葉緑体DNAなど

核外遺伝子が母系遺伝（針葉樹など、父系遺伝の場合もある）するために、歴史的な母親しか特定できない場合があることである。

筆者の研究しているペチュニアでは、1830年代にペチュニア・アキシラリス（ニクタギニフローラ）を母親として、これにペチュニア・インテグリフォリア（ビオラセア）が交配されて最初の品種が誕生した、との記述がある。確かにこの2種間では、前者を母親としないと交雑しにくいという、一方向性種間交配不親和が存在するから、現代品種はどれもペチュニア・アキシラリスと同一の葉緑体DNAをもっている可能性がある。

遺伝子型の歴史

全ての栽培植物は野生植物から誕生した、と書いた。だから、栽培植物のもつ全ての遺伝子は、どれかの野生種に起源を辿れるはずである。栽培中に変異した遺伝子も少なくないとしても、野生種の「どの遺伝子がどのように変異した」という内容も含め、全ての遺伝子のルーツを野生種に辿ることが可能である。遺伝子組み換え技術の発達に伴って、全く系統の異なる生物に由来する遺伝子が組み込まれることもあるが、外来遺伝子の起源が明らかである以上、やはり遺伝子の歴史として花の歴史を書き留めることができる。

育種というものを、植物のもつ遺伝的多様性を、時代のニーズに合わせて制御する技術、と定義できるであろう。遺伝的多様性を拡大する主要な要因には、①雑種化、②栽培中の遺伝子の変異、③外来遺伝子の導入が挙げられる。

雑種化すると、母親の遺伝子に父親の遺伝子が加わる訳だから、遺伝的多様性は格段に広がる。それだけでなく、対立遺伝子でも両親で長さが異なったりすることがあるから、遺伝子の対合にストレスがかかり、普段は眠っているトランスポゾン（遺伝子内を動き回

る遺伝子)が動き出して、あちこちの遺伝子に変異を引き起こす、というような事態が起こる。

植物種を限定して、世界中の研究者が、特定の植物を、様々な角度から解析していき、「植物」の実体を丸裸にしていこうような場合、それをモデルシステムと呼んでいる。植物界のモデルシステムで最も代表的なのがシロイヌナズナ(アラビドプシス・タリアーナ)である。ゲノムサイズが小さいこともあり、すでに全ゲノムの塩基配列の解読が終わっている。これからは、どの遺伝子がどのような働きをしているかを調べていく段階であり、ポストゲノム時代と呼ばれている。その他のゲノムシステムには重要作物が多い。イネ、トウモロコシ、タバコなどもモデルシステムであり、ゲノムの塩基配列の解読が終わっている。

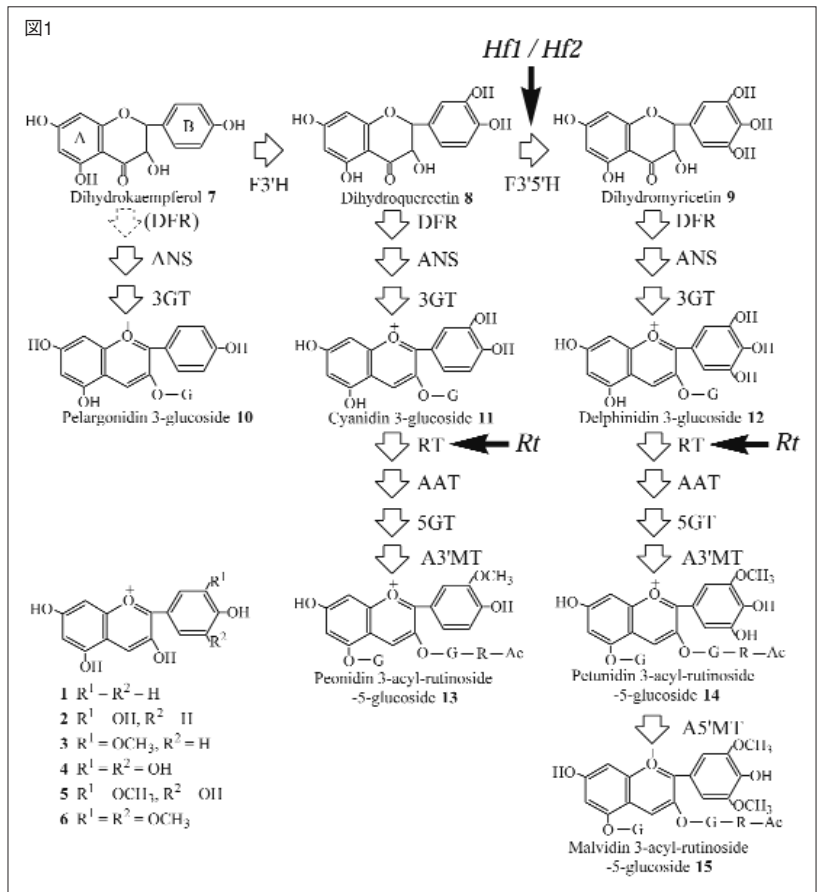
花の世界でモデルシステムをあげるとしたら、ペチュニアとキンギョソウであろうか。どちらもまだゲノムの塩基配列の解読は終わっていないが、分子生物学的情報の集積は、最もこれらの花に多い。

だから、私の研究しているペチュニアなら、花の「表現型の歴史」だけでなく、なんとか花の「遺伝子型の歴史」を調べることが可能と思われる。モデルシステムを使って花の「遺伝子型の歴史」を記述できることが証明されれば、同じ手法を使って、多くの花の「遺伝子型の歴史」も記述できるようになり、それが21世紀の花の歴史家の仕事になるであろう。

予備知識

少し難しくなるが、ペチュニアに例をとって「遺伝子型の歴史」を調べるアプローチと得られた初歩的な結果をまとめてみることにしよう。

第1図は、ペチュニアの花のアントシアニン色素の



合成系である。ここでF3'5'H、RTなどとローマ字体大文字で書いたのは酵素の名前で、Hf1、Hf2、Rtとイタリックで書いたのはその酵素をコードしている遺伝子名である。

野生種ペチュニアでは、F3'5'Hが機能しており、アントシアニン合成系は右側の列を下に向かって進み、最終的にマルビジン誘導体が合成される。品種でも、青とかバーガンディの色彩は、このマルビジン誘導体によって発現している。ところが、F3'5'Hが機能を失うと、アントシアニン合成系は中央の列を下に向かって進むしかない。そして、シアニンやペオニジンの誘導体が合成されることになる。この中央列の合成系の途中にある酵素RTが機能していれば、ペオニジンまで合成が進み、花色がピンク~ローズとなるが、酵素RTが機能を失うと、シアニンで合成が止まってしまう、花色はサーモン~赤になる。このようにペチュニアでは機能しているF3'5'HやRTを使うか、機能していないF3'5'HやRTを使うかによって、花に集積するアントシアニンの種類を変えて、様々な花色を演

出してきたのである(Andoら、2004)。

F3'5'Hの機能を停止させるには、その酵素をコードしている二つの遺伝子*Hfl*と*Hf2*の双方の機能を停止させなければならない。話を簡単にするために、その一方である*Hfl*遺伝子に的を絞り、その遺伝子に書き残された暗号から、ペチュニアの歴史を解説してみよう。*Hfl*遺伝子には、正常な機能をもち優性に遺伝する遺伝子(*Hfl*と書く)と、機能を失った、つまり変異して劣性に遺伝する遺伝子(*hfl*と書く)の2種類があって、それぞれがどの野生種に由来するのかとか、どのようにして変異が生じたのかなどと、その遺伝子の過去、つまり歴史を調べることができるのである。

実例1：優性*Hfl*遺伝子の歴史

まず、優性*Hfl*遺伝子であるが、私たちはその塩基配列が、野生種の*Hfl*遺伝子のどれかと合致する、そしてその事によって、ペチュニア品種の歴史的両親を分子レベルで特定できる、と目論んだのである。多くの品種の優性*Hfl*遺伝子の塩基配列を調べていくと、どれも同じであることが分かった。やはり、野生種に比べて品種の遺伝子は単純だった。しかし、驚いたことに品種の優性*Hfl*遺伝子の塩基配列は、どの野生種の*Hfl*遺伝子の塩基配列とも一致しなかったのである。のっけから、品種の歴史的両親を確定する作業は暗礁に乗り上げてしまったかのように思えた。

そんなある夜、ビールを飲みながら、漫然と塩基配列を眺めていた。と、塩基配列のある特徴に気付いたのである。品種の優性*Hfl*遺伝子のある部分はペチュ

ニア・アキシラリスの*Hfl*遺伝子と、またある部分はインテグリフォーリアの*Hfl*遺伝子の塩基配列と同じだったのである。なんのことはない、品種の優性*Hfl*遺伝子は、種間雑種になった後に、アキシラリスの優性*Hfl*遺伝子と、インテグリフォーリアの優性*Hfl*遺伝子とが組み換えられてできた、野生種にない、いわば人工の遺伝子だったのである(Chenら、2007)。

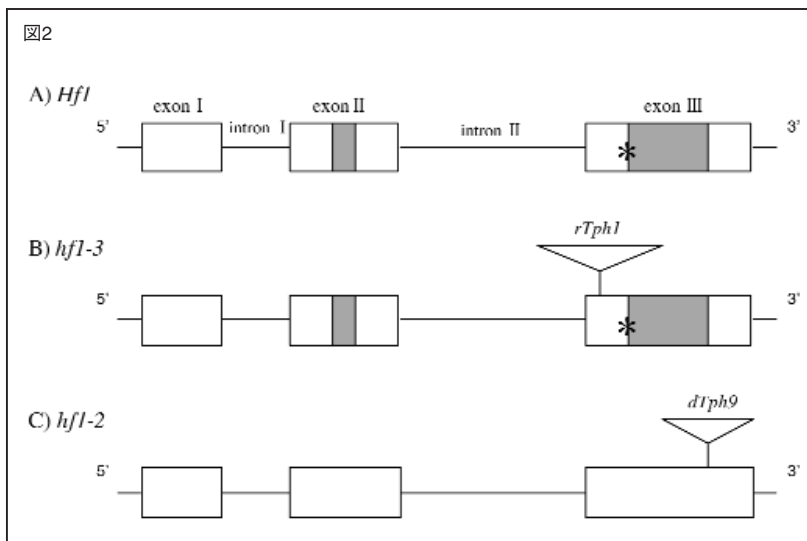
第2図をご覧くださいですが、*Hfl*遺伝子の白抜きの部分は父親のインテグリフォーリアに、灰色の部分は母親のアキシラリスに由来していたのである。コロンプスの卵だった。分かってみれば簡単なパズルだが、それを解くまで思案投げ首が続いたのである。

一つ分かると、二つ分からなくなる、それが研究の常だ。ここでも新たな疑問が生じる事となった。どうして品種の優性*Hfl*には、この組み換えられた人工遺伝子しかないのであろうか。どうして母親の*Hfl*遺伝子も、父親の*Hfl*遺伝子も、現在使われていないのだろうか。何らかの理由によって、育種の過程でどちらの野生の*Hfl*遺伝子も、品種から綺麗さっぱり取り除かれている。それはなぜなのだろうか。また次のパズルを解かなければならなくなった。新しい研究、いやゲームの始まりである。

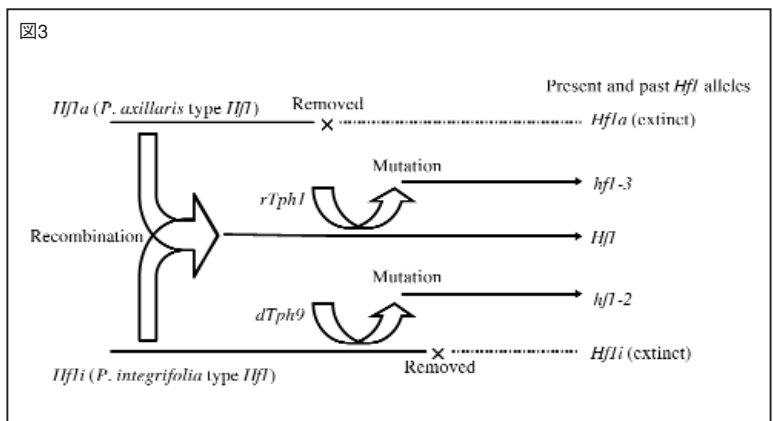
実例2：劣性*hfl*遺伝子の歴史

次は、劣性*hfl*遺伝子の歴史である。私たちの研究によって、既に、市販のペチュニア品種の劣性*hfl*遺伝子には*hfl-2*と*hfl-3*の2種類があることが分かっていた(Matsubaraら、2005)。劣性*hfl-1*遺伝子は実験室レベルの品種で発見されていたが、市販品種には使われていなかった。優性*Hfl*遺伝子と、これら2種類の劣性*hfl*遺伝子を簡単に区別できるDNAマーカーも開発しており、ペチュニアの育種も相当‘科学的’になった(Matsubaraら、2006)。

優性*Hfl*遺伝子の構造が分かると、劣性遺伝子*hfl-2*と*hfl-3*の構造も簡単に理解できた。劣性*hfl-3*遺伝子は、組み換えられた優性*Hfl*遺伝子の



第3エクソン部分に、私たちが *rTph1* と名づけたレトロトランスポゾン（ペチュニアで初めて発見）が突き刺さって破壊されており（第2図中段）、劣性 *hf1-2* は、父親インテグリフォリアの優性 *Hf1* 遺伝子の第3エクソン部分に、私たちが *dTph9* と名づけたトランスポゾンが突き刺さって破壊されていたのである（第2図下段）(Matsubaraら、2005; Chenら、2007)。



先に述べたように、劣性の *hf1* 遺伝子がなければ、ピンクや赤い花の品種は作れない。その一つ (*hf1-3*) は明らかに育種の過程で、つまり栽培中に生じた突然変異であった。それに対して *hf1-2* は、インテグリフォリアの栽培中に生じた突然変異なのか、それとも野生のインテグリフォリアから見つけた突然変異なのか、どちらかは分からない。

ペチュニアの花に集積するアントシアニンの種類を決める重要酵素=鍵酵素をコードする遺伝子の一つ *Hf1* の歴史がはっきりしてきた。それをまとめたのが第3図である。数多い品種の中に使われている *Hf1* 遺伝子はたった3種類、優性 *Hf1*、劣性 *hf1-2* それに劣性 *hf1-3* だけである。

ペチュニア・アキシラリスとインテグリフォリアが交雑された後のある日に、組み換え (recombination) が起こって、人工遺伝子 *Hf1* が生まれた。それは現在でも品種に唯一の優性 *Hf1* 遺伝子として使われている。その後、この優性 *Hf1* 遺伝子に突然変異 (mutation) が起こって劣性 *hf1-3* が誕生した。これもまた現在まで使われている。ところが、劣性 *hf1* 遺伝子にはもう一つあって、これはインテグリフォリアの優性 *Hf1* 遺伝子の突然変異によって生じたものであった。かつて初期の品種に存在したであろうアキシラリスの優性 *Hf1* 遺伝子も、インテグリフォリアの優性 *Hf1* 遺伝子も、何らかの理由から育種家によって削除 (removed) されてしまい、現在の品種から消失 (extinct) してしまったのである (Chenら、2007)。

最後に

ペチュニア品種の劣性 *hf1* 遺伝子に2種類ある、という事実が分かった時、私の脳裏に浮かんだのは、

「最初に赤花を作ったのは私だ」と主張する人物が二人いるというエピソードである。赤花品種を育成するには、最低3つの劣性遺伝子 (*hf1*, *hf2* および *rt*) が必要である。市販品種の *hf2* と *rt* は1種類らしいので、Aさんが劣性 *hf1-2* 遺伝子を見つけ、Bさんが劣性 *hf1-3* 遺伝子を見つけたとしたら、最初に赤花品種を作った人が、二人いてもおかしくないのである。

ページの都合で省略することとするが、もう一つの遺伝子 *Hf2* には全く違うペチュニアの歴史が書き留められていた。さらに、ピンク~ローズの品種から、サーモン~赤の品種を誕生させるのに重要な働きをする *Rt* 遺伝子にも、まったく別の歴史が書き残されていたのである。そのうちご紹介しよう。

引用文献

- Ando, T., M. Takahashi, T. Nakajima, Y. Toya, H. Watanabe, H. Kokubun and F. Tatsuzawa (2004) Delphinidin accumulation is associated with abnormal flower development in petunias. *Phytochemistry* 65: 2219-2227.
- Chen, S., K. Matsubara, H. Kokubun, H. Kodama, H. Watanabe, E. Marchesi and T. Ando (2007) Reconstructing historical events that occurred in the *Petunia Hf1* gene, which governs anthocyanin biosynthesis, and effects of artificial selection by breeding. *Breeding Science* 57: 203-211.
- Matsubara, M., H. Kodama, H. Kokubun, H. Watanabe and T. Ando (2005) Two novel transposable elements in a cytochrome P450 gene govern anthocyanin biosynthesis of commercial petunias. *Gene* 358: 121-126.
- Matsubara, K., S. Chen, J. Lee, H. Kodama, H. Kokubun, H. Watanabe and T. Ando (2006) PCR-based markers for the genotype identification of flavonoid-3', 5'-hydroxylase genes governing floral anthocyanin biosynthesis in commercial petunias. *Breeding Science* 56: 389-397.