

## 植物の雑種強勢の分子生物学的な研究と展望 効率的な収量増産に向けて

動植物において、同一種内あるいは異種間のある特定の両親間の交雑により得られた雑種第一代 ( $F_1$ : First filial generation) が両親よりも優れた形質を示す雑種強勢 (ヘテロシス) という現象が知られている<sup>(1,2)</sup>。この現象の発見は100年以上も前にさかのぼり、Charles Darwinは自身の著書で、さまざまな植物種の $F_1$ 個体において顕著な雑種強勢が見られることを報告している。その後、1908年にGeorge H. Shullにより、トウモロコシを用いて、この現象が再発見され、遺伝学的な解釈への試みが始まった<sup>(1)</sup>。

雑種強勢は、遺伝学による研究知見が、農業生産の現場に、効果的に応用された例の一つである。Shullの発見に基づき、トウモロコシでは、雑種強勢の特性を利用して一代雑種品種が育成され、収量増産に大きく寄与した歴史がある<sup>(1,3)</sup>。現在では、世界的にイネ、ソルガムなどの穀物で一代雑種品種が育成されている。また、穀物に限らず、野菜の生産現場でも一代雑種品種が用いられており、日本国内では、ほとんどの野菜が一代雑種品種である。一代雑種品種の利用においては、育成者の保護や品種の高い均一性などの特徴も挙げられるが、雑種強勢が最も重要な利点である。一方、一代雑種品種の育成現場においては、多くの系統を用い、膨大な数の組み合わせの交配と形質評価を行う必要があり、非常に多くの時間と労力を要する。

雑種強勢を説明する遺伝学的なモデルとして『優性説』、『超優性説』、『エピスタシス説』などが提唱されており (図1)、雑種強勢の機構を分子生物学的に解明しようという試みが行われている。雑種強勢は複数の遺伝子座が複合的にかかわる量的形質であると古くから考えられていた<sup>(1,2)</sup>。このような量的な形質にかかわる量的形質座位 (quantitative trait locus; QTL) を見いだすQTL解析が開発され、現在、さまざまな植物種でQTL解析が行われている。最初はトウモロコシで研究がなされ、見いだされたQTL領域がヘテロの状態のときに穀物収量が多くなることから、『超優性説』が雑種強勢の主要因であると考えられた。その後、『超優性説』を支持する報告がある一方、『優性説』、『偽優性説』、『エピスタシス説』が主要因であるとの報告がなされており、

解析手法や用いる集団により結論が異なっている。イネとトウモロコシについて、同じ解析手法を用いたQTL解析では、トウモロコシにおいては『優性説』が主要因であったのに対し、イネでは、『エピスタシス説』が主要因であると結論づけられ、両者の違いは生殖様式の違い (トウモロコシ-他殖性、イネ-自殖性) による可能性が挙げられている<sup>(4)</sup>。QTL解析により、さまざまな植物種で、多数のQTLが検出されているが、いまだ遺伝子の同定には至っておらず、今後の研究の進展が期待される。

また、マイクロアレイの開発により、 $F_1$ と両親系統の遺伝子の発現量を網羅的に比較することで、雑種強勢の形質に関与する遺伝子を明らかにするという試みが行われている。 $F_1$ と両親系統の発現量の比較の際、両親系統の平均値 (mid parent value; MPV) が用いられ、 $F_1$ とMPVの間に発現レベルに差がない場合を相加的遺伝子発現、発現レベルに差が見られる場合を非相加的遺伝子発現と表現している。トウモロコシ、イネ、シロイヌナズナの研究から、大多数の遺伝子は相加的な発現を示すが、非相加的な発現を示す遺伝子が見いだされている。筆者らのシロイヌナズナを用いた研究では、播種後4日では、葉緑体に移行するタンパク質をコードする遺伝子 (葉緑体ターゲット遺伝子) が $F_1$ で特異的に発現レベルが増加したが、播種後10日では葉緑体ターゲット遺伝子は $F_1$ と両親系統では相加的な発現パターンを示した。一方、播種後10日では、生物ストレスとの関連性が示唆される遺伝子の発現が非相加的な発現パターンを示す傾向にあった。このように、非相加的な発現を示す遺伝子には、組織や時期特異性があることが示された<sup>(5)</sup>。

遺伝子の発現制御には、塩基配列に依存したジェネティックな制御に加え、塩基配列には依存せずその修飾状態 (DNAのメチル化やヒストン修飾) によって制御されるエピジェネティックな発現制御もかかわっていることから、 $F_1$ に見られる非相加的遺伝子発現は、エピジェネティックな修飾状態の変化によって引き起こされている可能性が考えられている<sup>(6)</sup>。次世代シーケンサーの登場により、ゲノム全体のエピジェネティックな

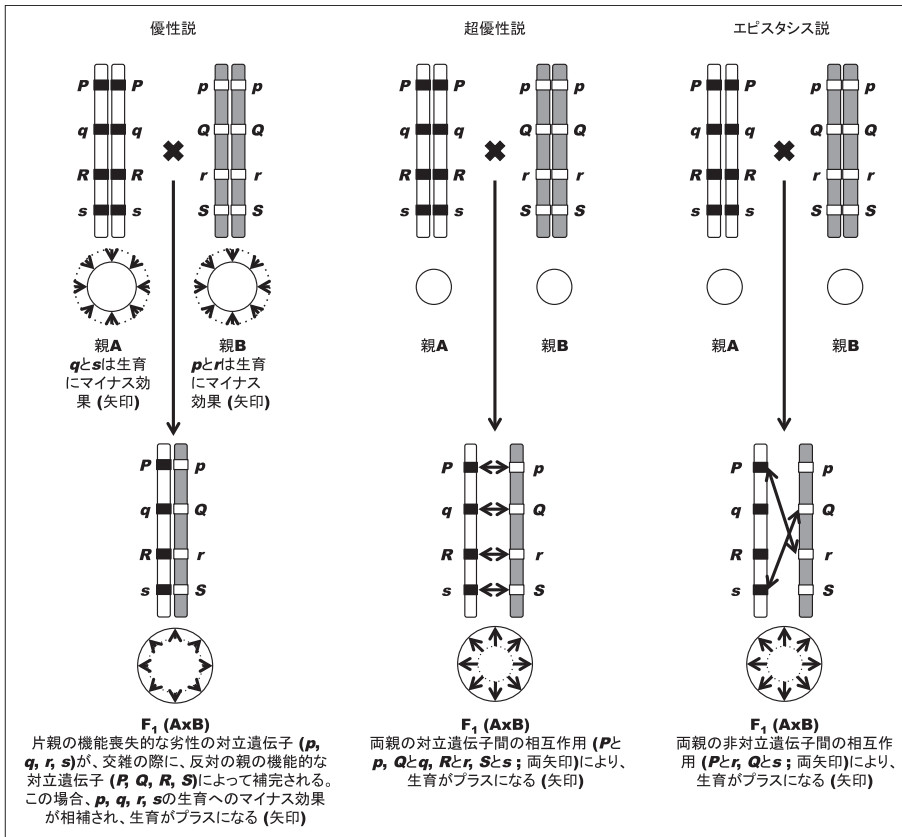


図1 ■ 雑種強勢を説明する遺伝学的な仮説

丸印は植物の生育量を模式的に示す。矢印は生育量の増減を示す。両矢印は遺伝子間の相互作用を示す。

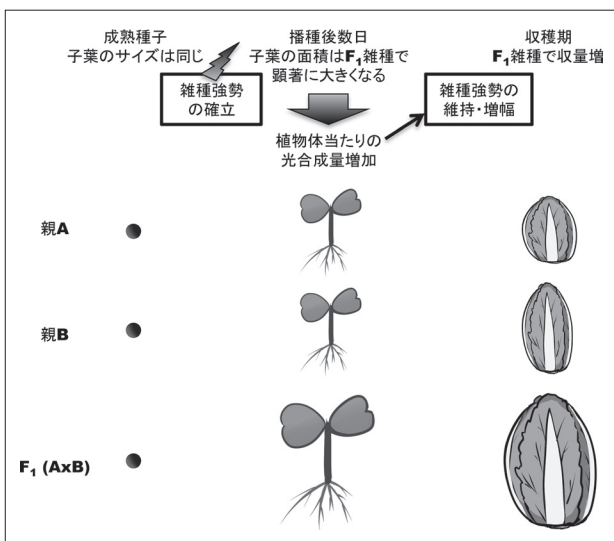


図2 ■ ハクサイの雑種強勢のモデル

修飾状態を調べることが可能となっており、雑種強勢の研究においても、この手法を用いて両親系統と $F_1$ のエピジェネティックな修飾状態を比較する試みがイネやシ

ロイヌナズナを用いて行われている<sup>(6)</sup>。

筆者らは、シロイヌナズナの雑種強勢は、播種後数日の子葉の面積で顕著に見られ、展開するすべての本葉の面積が $F_1$ で大きくなることを明らかにした<sup>(5)</sup>。しかし、それぞれのステージの本葉の枚数は両親系統と $F_1$ で差が見られないことから、生育速度には差がない<sup>(5)</sup>。播種後4日で、葉緑体ターゲット遺伝子の発現上昇が見られたが、単位面積当たりの光合成活性には違いが見られなかった。しかし、葉面積は $F_1$ が常に大きいことから、植物体当たりの光合成量は $F_1$ で大きく、このことが雑種強勢の維持と増幅に重要である可能性が示唆された<sup>(5)</sup>。初期生育における葉面積の増加に伴った光合成量の増加が雑種強勢の維持に重要であるとの仮説は、生育初期に光合成阻害剤を処理した際に、雑種強勢が失われたことから支持された<sup>(5)</sup>。また、成熟種子の子葉の大きさに両親系統と $F_1$ で差がない場合でも、播種後4日の子葉の面積には雑種強勢が見られた<sup>(5)</sup>。さらに、筆者らは、シロイヌナズナと同じアブラナ科のハクサイ (*Brassica rapa*) においても同様に、種子サイズには違

いがないものの、播種後4日の子葉の面積に雑種強勢が見られることを明らかにしている。よって、両者には共通の分子機構が存在する可能性が考えられ、F<sub>1</sub>で発芽後すぐに子葉の面積が増加する現象の解明が、雑種強勢の分子機構の解明につながる可能性が考えられる(図2)。

雑種強勢の特性はすでに数多くの品種育成に利用されており、さまざまな植物種で研究が行われているが、その分子機構はいまだに明らかとなっていない。雑種強勢の分子機構の解明は、品種育成過程における両親系統の選抜に費やす期間とコストを大幅に削減することが期待できる。加えて、雑種強勢はバイオマスの増加のみならず、ストレスに対しても強くなるという報告があることから、雑種強勢の機構解明は、植物の発達とストレス応答の相互作用についても明らかにできる可能性が期待できる。両親系統間のどのようなゲノム・エピゲノムの相互作用により、雑種強勢が誘導されるかは生物学的に興味深く、また、雑種強勢が生物の生存競争にどのように関与してきたのか進化的な意味でも興味深い。

- 1) J. F. Crow: *Genetics*, **148**, 923 (1998).
- 2) F. Hochholdinger & N. Hoescker: *Trends Plant Sci.*, **12**, 427 (2007).
- 3) D. N. Duvick: *Nat. Rev. Genet.*, **2**, 69 (2001).
- 4) A. A. Garcia, S. Wang, A. E. Melchinger & Z. B. Zeng: *Genetics*, **180**, 1707 (2008).
- 5) R. Fujimoto, J. M. Taylor, S. Shirasawa, W. J. Peacock & E. S. Dennis: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 7109 (2012).
- 6) M. Groszmann, I. K. Greaves, N. Albert, R. Fujimoto, C. A. Helliwell, E. S. Dennis & W. J. Peacock: *Biochim. Biophys. Acta*, **1809**, 427 (2011).

(藤本 龍<sup>\*1,2</sup>, 白澤沙知子<sup>\*3</sup>, 川辺隆大<sup>\*1</sup>, 岡本俊介<sup>\*4</sup>, <sup>\*1</sup>新潟大学大学院自然科学研究科, <sup>\*2</sup>科学技術振興機構さきがけ, <sup>\*3</sup>東北大学大学院農学研究科, <sup>\*4</sup>タキイ種苗株式会社)

#### プロフィール



藤本 龍 (Ryo FUJIMOTO)

<略歴> 2006年東北大学大学院農学研究科修了/2006年4月~2009年9月国立遺伝学研究所博士研究員/2009年10月~2011年5月CSIRO(オーストラリア)博士研究員/2012年6月新潟大学大学院自然科学研究科助教, 現在に至る<研究テーマと抱負> アブラナ科植物の雑種強勢の分子機構解明<趣味> 映画鑑賞

白澤沙知子 (Sachiko SHIRASAWA)

<略歴> 2010年東北大学大学院農学研究科修了/2010年4月東北大学大学院農学研究科助教/2011年12月育児休業中, 現在に至る<研究テーマと抱負> 作物のゲノミクス<趣味> 散歩

川辺 隆大 (Takahiro KAWANABE)

<略歴> 2008年東北大学大学院農学研究科博士課程修了/株式会社渡辺採種場、東北大学大学院農学研究科博士研究員、新潟大学大学院自然科学研究科特任助教<研究テーマと抱負> アブラナ科野菜における農業形質の解析およびその育種学的利用<趣味> 散歩

岡本 俊介 (Shunsuke OKAMOTO)

<略歴> 2007年東北大学大学院農学研究科(農学博士)/タキイ種苗株式会社研究農場<研究テーマと抱負> 野菜の分子育種