

# 植物における性成立を加速させるゲノム進化

## Genome evolution accelerating establishment of the sex in plants

(個人推薦)

代表研究者 岡山大 赤木 剛士  
協同研究者

Okayama University

The University of Edinburgh

University of California Davis

Takashi AKAGI

Deborah CHARLSWORTH

Isabelle M. HENRY

Separated sexuality is a main strategy to maintain genetic diversity within a species, both in animals and plants. Contrast to the animals, a minority of plants has evolved a variety of separated sexualities, such as dioecy (male and female individuals) or monoecy (male and female flowers in an individual), from the ancestral hermaphroditism, in lineage-specific manner. Furthermore, plants frequently have exhibited reversion from separated sexuality to hermaphroditism. To untie this plant-specific plastic evolution of sexual systems, we focused on lineage-specific genome duplications of persimmon and kiwifruit, that caused transitions both into and out of dioecy. For paleo-genome duplications to drive establishment of dioecy, some duplicated genes exhibited episodic positive selections, which would be an index for acquisition of novel protein functions, as an adaptive evolution. Importantly, they enriched the key genes for sex regulatory pathways. On the other hand, recent genome duplications (or polyploidization) to involving escape from dioecy in persimmon, triggered new expression responses, especially to stress signals, where a neofunctionalized *RADIALIS*-like gene integrated a new regulatory path to derive hermaphrodite from male flowers. These results would propose the power of duplications to derive novel functions to establish new sexual systems in plants.

### 研究目的

「性」は動植物を問わず、遺伝的多様性を維持するための重要機構の一つである。しかし、植物における性の概念は動物とは大きく異なっており、本来は「両全性」を祖先とするものが、系統特異的に雌雄個体が分かれるもの（雌雄異株性：dioecy）、雌雄花が個体内で分離するもの（雌雄異花性：monoecy）など、様々な性表現を生み出してきた。さらに、植物は性を生み出す一方で、それとは逆の方向、つまり雌雄の区別がある性から祖先である両性花への回帰を頻繁に示すことが知られている。つまり、植物は、両性花を起点として多様な性表現を常に生み出しつつ、同時に祖先型である性表現に回帰するという、性表現の循環と言えるシステム変化を繰り返している。しかし、この可塑的な性のシステム変遷

を駆動する分子・ゲノム動態的な要因については未だ全く明らかにされていない。

本研究では、植物では初めて同定された性決定遺伝子であるカキ属植物の *OGI/MeGI* (Akagi et al. 2014 Science) や、キウイフルーツ（マタタビ属）における性決定遺伝子 *Shy Girl* (Akagi et al. 2019 Nature Plants) がいずれも系統特異的なゲノム重複に起因していることに着目し、ゲノム重複を含む大規模遺伝子倍化が引き起こすゲノム再編成と性変化への進化的意義を明らかにするための調査を行った。具体的には、カキ属・マタタビ属において、性変化を伴うゲノム重複に着目し、その前後において引き起こされる遺伝子発現動態の変化や進化的な選択圧の変化を検出し、その機能変化とともに進化的な意義を定義することを試みた。

## 研究経過

カキ属の *MeGI* 遺伝子を生んだ古ゲノム重複 *Dd-alpha* (Akagi et al. 2020 PLoS Genet) およびマタタビ属の *Shy Girl* 遺伝子を生んだ古ゲノム重複 *Ad-alpha* において重複したと考えられる全遺伝子ペアを、ペア間の中立変異率を基準として選抜した。これらの遺伝子を対象として、重複後に特異な一過的正の選抜圧 (episodic positive selection) を示すものを検出するために、他種オーソログセットおよび属内アレル分化情報を加えたアライメントから PAML および BUSTED (Murrell et al. 2015 Mol Biol Evol) による解析を行った。それぞれのゲノム重複においてカキ属では 23 遺伝子、マタタビ属では 46 遺伝子において一過的な正の選抜圧が作用し新機能が選抜・固定された候補であると考えられた。これらの中で、カキ属の 23 遺伝子中、6 遺伝子は Y 染色体上に存在する *OGI* とその直接制御を受ける *MeGI* による性決定経路ネットワークに含まれるものであった。さらに、AlphaFold2 によるタンパク質立体構造予測の結果から、一過的な正の選抜圧を受けたと考える残基はいずれもタンパク質機能に関わる顕著な構造変化を及ぼすものであり、タンパク質の *trans* 新機能への構造寄与の高い変異を優先的に選択する適応進化によって性変化に至っている可能性が示唆された。一方、マタタビ属においては、*Ad-alpha* 直後に正の選抜圧を受けた 46 遺伝子候補のうち、12 遺伝子が *Shy Girl* による性決定経路に含まれるものであり、さらに *Ad-alpha* によってマタタビ属特異かつ花発達期において発現変化を受けた遺伝子は、有意に Y 染色体上に偏って存在していた ( $p < 1e^{-5}$ )。これらの結果から推察される状況として、雌雄異株性の成立において、単なる性決定因子の成立だけではなく、その変化に適応したゲノムワイドな制御経路の変化や性染色体の再編が適応進化として積極的に行われていることが示唆された。

カキ属において栽培ガキ (*Diospyros kaki*) は近年の六倍体化によって、本来は雌雄異株性であったものが雌雄異花性や両全性へ回帰する特徴を有する。この六倍体化による「両全性への回帰」に着眼し、25 品種の栽培ガキ品種において雌雄花および両性花に至る自然・人工条件などを指標に 200 以上のトランスクリプトームを用いた共発現ネットワーク解析を行った。この結果から、六倍体栽培ガキでは、新

しい植物ホルモンシグナリング経路などを介した、雄花から両性花に至る分子経路が成立していることを明らかにした。具体的には、自然に両性花を生み出すケースでは植物ホルモンである ABA シグナル経路を中心としたストレス応答経路を介して、人工的にサイトカイニン処理によって生まれる両性花ではサイトカイニンを主役とする細胞増殖経路を介して、共通の発現モジュールが活性化されていることを明らかにし、そのモジュールの統合的役割を担っている *RADIALIS* 様遺伝子 *DkRAD* を同定した。*DkRAD* は六倍体栽培ガキに特異に発現応答性を獲得した遺伝子であり、栽培ガキでは両性花発生に関わる ABA/サイトカイニン処理においても花器官での発現上昇が見られたが、二倍体野生種では花発達期において発現応答が見られなかった。*DkRAD* をモデル植物であるシロイヌナズナおよびタバコに形質転換することで雌ずいの伸長性に関わることを明らかにした。さらに、キウイフルーツ *Shy Girl* を導入してオス化したシロイヌナズナに *DkRAD* を異所的発現させることで、雄花から両性花への変化を促進することも確認した。以上から、六倍体栽培ガキでは、*DkRAD* の新規発現応答を獲得することで新たに祖先型の性表現への回帰を可能にしており、これは先祖返りではなく、既存の性表現に新しい性表現を上書きする形で行われる進化であることが示唆された。

## 考察

植物において、祖先型への両全性から雌雄異株性への変遷および雌雄異株性から両全性への回帰、いずれの進化においても現象論としてゲノム重複を含む大規模遺伝子重複が関与している可能性は示唆されているが、その作用機作は明らかでは無かった。雌雄異株性の性決定遺伝子自体が遺伝子重複後の新機能獲得によるものであることは、これまでの研究から示唆されているが、本研究では、Y 染色体がコードする性決定遺伝子以外の経路遺伝子群もゲノム重複において積極的に新機能を獲得しており、適応共進化によって性決定経路を強制的に構成している可能性が示唆された。性の成立には、性の作用点以外にも性的二型と呼ばれる雌雄に特化した形態変化が必要と言われており、今回検出されたゲノム重複と同期する積極的な機能変化の痕跡が性的二型性の選抜過程 (性選抜) とリンクする可能性も考えられ

る。現在のところ、一過的な正の選抜を経験した遺伝子群の新機能や重複によって駆動された発現変化による植物体への影響は確かめられておらず、今後の機能証明によって明らかとなる部分が多いと思われる。

一方、雌雄異株性から一種の先祖返りのような形に見られる両全性の回帰であるが、カキ属植物の例を見ると、興味深いことにこれも同様に「ゲノム重複による新機能獲得」であることが示唆された。これまで、雌雄異株性から両性花への回帰については栽培ブドウやパパイヤなどの例があり、いずれも Y 染色体上の性決定遺伝子の変異に由来すると考えられてきた (Van Buren et al. 2015, *Genome Res*; Massonnet et al. 2020)。他方、六倍体栽培ガキの場合は *DkRAD* 遺伝子による新しい発現応答パターンの獲得が両性花への回帰の鍵であり、既存の性決定システムに対して上書きのような形で、新しい性表現システムとして両全性を成立させていることが明らかとなった。この *DkRAD* 遺伝子の倍数体特異的な活性化について、その遺伝的要因の特定には至っていないが、ゲノム重複によるエピゲノムの再編成 (いわゆるゲノムショック) の可能性も含めて検討していく必要があるだろう。

これら二つの逆方向性の性進化に共通したゲノムの機作として、いずれもゲノム重複に起因した新機能獲得がその成立に重要である可能性が考えられる。植物は動物界と比較して極めて頻繁にゲノム重複を経験しており (Van de Peer 2017 *Nature Rev Genet*)、これが引き金となって、系統特異的に性変化に必要な新機能が誕生し、非常に激しい系統特異的な性変化が誘起されている可能性が考えられる。植物の性進化に関する研究はいまだ黎明期であり、これまでに得られている実証例が極めて少ないが、今後のゲノム解読の進展によって、系統特異的なゲノム進化の過程が紐解かれ、性の変遷と、それとリンクしたゲノムイベントが明らかになることで一般性が得られるようになるだろう。

## 参考文献

1. Akagi, T., Henry, I. M., Tao, R., Comai, L. (2014). A Y-chromosome-encoded small RNA acts as a sex determinant in persimmons. *Science* 346: 646-650.
2. Akagi, T., Pilkington, S. M., Varkonyi-Gasic, E., Henry, I. M., Sugano, S. S., Sonoda, F., Firl, A.,

McNeilage, M. A., Douglas, M. J., Wang, T., Rebstock, R., Voogd, C., Datson, P., Allan, A. C., Beppu, K., Kataoka, I., Tao, R. (2019). Two Y-chromosome-encoded genes determine sex in kiwifruit. *Nature Plants*, 5(8), 801-809.

3. Akagi, T., Shirasawa, K., Nagasaki, H., Hirakawa, H., Tao, R., Comai, L., Henry, I. M. (2020). The persimmon genome reveals clues to the evolution of a lineage-specific sex determination system in plants. *PLoS Genetics*, 16: e1008566.
4. Murrell, B., Weaver, S., Smith, M. D., Wertheim, J. O., Murrell, S., Aylward, A., Kosakovsky Pond, S. L. (2015). Gene-wide identification of episodic selection. *Mol Biol Evol*, 32, 1365-1371.
5. VanBuren, R., Zeng, F., Chen, C., Zhang, J., Wai, C. M., Han, J., Aryal, R., Gschwend, A. R., Wang, J., Na, J.-K., Huang, L., Zhang, L., Miao, W., Gou, L., Arro, J., Guyot, R., Moore, R. C., Wang, M.-L., Zee, F., Charlesworth, D., Moore, P. H., Yu, Q., Ming, R. (2015). Origin and domestication of papaya Y chromosome. *Genome Research*, 25: 524-533.
6. Massonnet, M., Cochetel, N., Minio, A., Vondras, A. M., Lin, J., Muyle, A., Garcia, J. F., Zhou, Y., Delledonne, M., Riaz, S., Figueroa-Balderas, R., Gaut, B. S., Cantu, D. (2020). The genetic basis of sex determination in grapes. *Nature Communications*, 11: 1-12.
7. Van de Peer, Y., Mizrahi, E., Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics*, 18(7), 411-424.

## 研究の発表

口頭発表

1. **Takashi Akagi**. Lineage-specific inventions of the sex in plants, triggered via independent gene/genome duplication events. **Congress for Philosophical Transaction of Royal Society** (“Sex determination, sex chromosome evolution, and the role of sexual differentiation in land plants”) (Jun 24-26 2021) Online
2. **Takashi Akagi**. Genomic behaviors triggering the convergent evolution of plants sexualities. **IPSR International Web Forum** (Sep 6, 2021) Online.
3. **Takashi Akagi**. “Plastic” plant sex, orchestrated by

epigenetic fluctuation. 第 44 回日本分子生物学会  
年会 (2021 年 12 月 1-3 日) パシフィコ横浜  
誌上発表

1. Kanae Masuda, Yoko Ikeda, Takakazu Matsuura,  
Taiji Kawakatsu, Ryutaro Tao, Yasutaka Kubo,

Koichiro Ushijima, Isabelle M. Henry, **Takashi**  
**Akagi**\* (2022) Reinvention of hermaphroditism via  
activation of a *RADIALIS*-like gene in hexaploid  
persimmon. *Nature Plants* 8: 217-224.