

易変性変異と可動遺伝因子

遺伝子発現統御第一研究部門

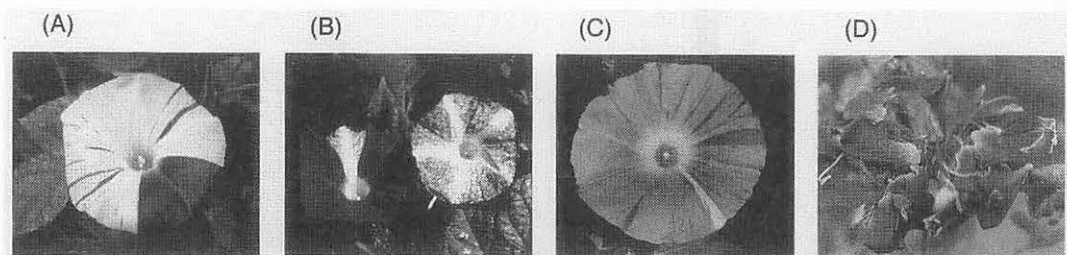
飯 田 滋

基礎生物学研究所のことを初めて知ったのが何時のことであったのかは定かではないが、私の中で具体的なイメージができたのは、平成5年5月に当時当部門におられた岡田清孝先生の肝煎りで“基生研セミナー”のために初めて岡崎に訪れた時であった。その当時は夢だにできなかったこととはいえ、平成8年4月より基礎生物学研究所に在籍することとなった。それ故、岡崎へ移って未だ日も浅いので、ここでは数年来の関心事であり、基礎生物学研究所でも引き続き研究しているアサガオやマルバアサガオの易変性変異 (mutable allele) に関する研究の現状と今後の展望について簡単に述べたいと思う。

アサガオはアジア原産で、奈良時代に薬用植物“牽牛子”として渡来し、江戸時代になると我国独自の園芸植物として発展し、花色や花・葉などの形態に関する種々の変異体が分離された。この変異体の多さ故に、大正5年(1916)11月発行の“日本育種学会会報”第1巻第1号第1頁の外山亀太郎の論文を嚆矢として、大正から昭和初期にかけて日本人研究者により精力的に古典遺伝学的研究も行われた。なお、日本育種学会は大正9年に日本遺伝学会と改称され、機関誌も“遺伝学雑誌”となったという。いずれにせよ、これらの古典遺伝学的研究の成果として、200以上の遺伝子の大多数をマップした連鎖地図も作成され、高頻度で突然変異を起こす不安定な変異である易変性変異をもつ遺伝子も約20程報告されている。これら易変性変異の不安定の原因因子としてトランスポゾンなどの可動遺伝因子 (mobile genetic element) が想定されている。私自身は長らく大腸菌など原核生物の種々の可動遺伝因子を手掛けた後に、高等植物のゲノム動態と遺伝子発現の関連に興味を移したこともあって、トランスジェニックイネに導入したトウモロコシのトランスポゾン Ac/Ds の挙動の解析と共に、アサガオの易変性変異、特に花色に関する易変性変異の同定と解析をテーマとして取り上げることにした。

花色に関する易変性変異は、花卉の器官形成時に花の色素であるアントシアニン生合成系遺伝子が可動遺伝因子などにより DNA 再編成を伴う体細胞変異を起した結果、花卉は色素発現を行っている細胞群と行っていない細胞群より構成されるキメラとなり、絞り模様 (キメラ斑) が形成される。このようなキメラ斑形成は、色々な植物で古典遺伝学的に研究されてはいるが、色素生合成系のどの遺伝子にどんなトランスポゾンが挿入して易変性変異になったかといった分子論的研究はキンギョソウとベチュニアで行われているのみで、しかも後者の報告が出たのはごく最近のことである。一方、キンギョソウに関しては19世紀末(1890年代)にメンデルの法則の再発見者の1人 De Vries が研究した易変性変異の構造が1980年代後半になって明らかにされている。

我々はアサガオの花色に関する易変性変異のうちで、平賀源内の“物類品騭”(1763)にも記載され、



写真（口絵9参照）の説明 (A) 雀斑系統り花アサガオ； (B) 吹掛け系統り花アサガオ； (C) 雀斑系統り花アサガオと条斑系統り花マルバアサガオの種間雑種（F₁ ハイブリッド）； (D) 獅子牡丹花アサガオ

昭和10年代には詳細な古典遺伝学的研究が行われた“雀斑”（そばかす／flecked）変異と呼ばれる白地に有色のスポットやセクターをもつ絞り花（キメラ斑）を咲かせる易変性変異をまず最初にとりあげた。白地に有色のキメラ斑は、アントシアニン生合成系遺伝子中でよく研究されているアントシアニンまでの生合成に関わる酵素の構造遺伝子かその転写調節因子遺伝子の変異である可能性が高いと考えられたが故である。事実、この雀斑系易変性変異の実体は、6.4kbのトランスポゾン Tpn1 がアントシアニン色素生合成系の DFR（ジヒドロフラボノール4-レダクターゼ）遺伝子内に挿入された構造であり、絞り花は花卉形成時に Tpn1 が DFR 遺伝子から転移脱離することにより生じることを、Tpn1 が転移脱離するたびに生じる体細胞としてのフットプリント配列が次世代の生殖細胞復帰変異体に伝達されることを指標にして証明した。さらに、Tpn1 はトウモロコシなどでよく研究されている En/Spm 類縁の因子であり、しかも内部に HMG ドメインを組込んだ DNA 型トランスポゾンとしては最初の特異形質導入型のトランスポゾンであった。なお、同じ雀斑系統の中でも、“時雨絞り”と呼ばれ花卉形成の後期に激しく絞る系統や、“染め分け”と呼ばれ花卉形成の早い時期に少しだけ絞る系統が存在し、これらの絞り模様は、花卉形成時における Tpn1 の DFR 遺伝子からの転移脱離の頻度とタイミングによると考えられるので、この頻度とタイミングを決める分子機構を今後解明していきたいと考えている。

アサガオの易変性変異には、他にも江戸時代に出現し、昭和10年代に古典遺伝学的研究が行われた淡黄色地に紅色の霧を吹き付けたような斑点模様の花をつける“吹掛け絞り”（speckled）と呼ばれる変異が存在する。この斑点模様は体細胞変異によるキメラ斑とは考え難いが、同時にキメラ斑も生じるので易変性変異と考えられている。最近、我々はこの斑点模様やキメラ斑は劣性の変異 speckled と優性の speckled-activator の両者の組合せにより生じることを明らかにし、さらに、劣性の易変性変異 speckled には Tpn1 の類縁因子が関与していると思われる結果も得られた。それ故、未解明の斑点模様形成の分子機構に迫れるばかりでなく、Tpn1 類縁因子は園芸化されたアサガオゲノム中でそのコピー数が増加しているの、江戸時代に分離された“獅子牡丹”などの多くの変異体にも Tpn1 類縁因子が関与している可能性も考えられる。

さらに我々はメキシコ原産のマルバアサガオの易変性変異“条斑”（flaked）の同定も試みている。この易変性条斑易変は、1917年に米国コーネル大学の実験農場（ちなみにトランスポゾンの発見者の

B. McClintock が同大学に入学したのは1919年である) の報告で記述されて以来、断続的に幾人もの研究者により取り上げられ、不完全優性(中間遺伝)やヘテロの状態で野性型遺伝子の変異型に変換するなど、興味ある対立遺伝子間相互作用(allelic interaction)を示す。ごく最近になって、この易変性条斑易変に関しても我々は有力な知見を得たので、80年越の疑問が近々解けるものと期待している。

以上の如く、我々は当面はトランスポゾンなど種々の可動遺伝因子の関与するDNA再編成の組換えと遺伝子発現の制御機構の解析を通して、ゲノム動態と遺伝子発現の関係を理解したいと考えている。

参考文献

1. Iida, S., Mittelsten Scheid, O., Saul M.W., Seipel, K. Miyazaki, C. and Potrykus, I. (1992). Expression of a downstream gene from a bicistronic transcription unit in transgenic tobacco plants. *Gene* 119, 199-205.
2. Shimamoto, K., Miyazaki, C., Hashimoto, H., Izawa, T., Itoh, K., Terada, R., Inagaki, Y. and Iida, S. (1993). Trans-activation and stable integration of the maize transposable element Ds cotransfected with the Ac transposase gene in transgenic rice plants. *Mol. Gen. Genet.* 239, 354-360.
3. Inagaki, Y., Hisatomi, Y., Suzuki, T., Kasahara, K. and Iida, S. (1994). Isolation of a Suppressor-mutator/Enhancer-like transposable element, Tpn1, from Japanese morning glory bearing variegated flowers. *Plant Cell* 6, 375-383.
4. Hoshino, H., Inagaki, Y. and Iida, S. (1995). Structural analysis of Tpn1, a transposable element from Japanese morning glory bearing variegated flowers. *Mol. Gen. Genet.* 247, 114-117.
5. Inagaki, Y., Hisatomi, Y. and Iida, S. (1996). Somatic mutations caused by excision of the transposable element, Tpn1, from DFR gene for pigmentation in subepidermal layer of periclinally chimeric flowers of Japanese morning glory and their germinal transmission to their progeny. *Theor. Appl. Genet.* 92, 499-504.
6. Hisatomi, Y., Yoneda, Y., Kasahara, K., Inagaki, Y. and Iida, S. (1997). DNA rearrangements at the region of the dihydroflavonol 4-reductase gene for flower pigmentation and incomplete dominance in morning glory carrying the mutable flaked mutation. *Theor. Appl. Genet.* (in press).
7. 飯田 滋, 星野 敦 (1994). 花の色の化学と分子生物学. 細胞工学 別冊, 植物細胞工学シリーズ 1 (秀潤社) 83-95.
8. 飯田 滋, 星野 敦, 久富恵世 (1996). アサガオ属の易変性変異と可動遺伝因子. 細胞工学 別冊, 植物細胞工学シリーズ 5 (秀潤社) 132-141.

