



総研大



国立大学法人
大阪教育大学



金沢大学



東海大学



北海道大学

2017年2月7日

自然科学研究機構 基礎生物学研究所

総合研究大学院大学

大阪教育大学

金沢大学

東海大学

北海道大学

食虫植物フクロユキノシタのゲノム解読で食虫性の進化解明への糸口を開く

発表概要：

通常の植物は栄養分を根から吸収しますが、食虫植物は捕虫葉で小動物を誘引・捕獲・消化・吸収しています（図1）。オーストラリア原産の食虫植物フクロユキノシタ *Cephalotus follicularis*（フクロユキノシタ科、カタバミ目）は、捕虫葉と、光合成に特化した平面葉の異なった2つの葉を形成します（図2）。基礎生物学研究所/総合研究大学院大学の福島健児大学院生（現日本学術振興会海外特別研究員、コロラド大学在籍）と長谷部光泰教授らを中心とした国際研究グループは、食虫植物の進化を引き起こした遺伝子の変化を明らかにすることを目指して、フクロユキノシタの約20億塩基対（注1）の核ゲノム（遺伝子の全体）の概要塩基配列を解読しました。さらに、フクロユキノシタの平面葉と捕虫葉を、培養温度の違いによって作り分けさせることに成功しました（図3）。平面葉だけを作る温度で育てたフクロユキノシタと、捕虫葉だけを作る温度で育てたフクロユキノシタを比較することで、食虫性の進化の鍵となる誘引・捕獲・消化・吸収に関わる遺伝子候補が見つかりました。

また、フクロユキノシタに加え、異なる系統で食虫化した東南アジア産のヒョウタンウツボカズラ（ウツボカズラ科、ナデシコ目）、オーストラリア産のアデレーモウセンゴケ（モウセンゴケ科、ナデシコ目）、北米産のムラサキヘイシソウ（ヘイシソウ科、ツツジ目）を材料に（図4）、消化液中に分泌されるタンパク質の解析も行いました。非食虫植物との比較から、同じような酵素活性を持つ複数の遺伝子のうち、特定の遺伝子が系統の異なった食虫植物で繰り返し消化酵素として進化したことがわかりました（図5）。そして、この特定の遺伝子は耐病性遺伝子（注2）の一つだと推定されました。このことは、食虫植物に進化するには同じような遺伝子を用いて進化した、即ち、進化には限られた道筋しか無かったことがわかりました。さらに、消化酵素遺伝子はおそらく消化液の中で機能できるように互いに似たように進化していること（図6）もわかりました。

今後は、食虫性に関わったと推定される遺伝子の捕虫葉での機能解析を行うことで、食虫性がどのような遺伝子がどのように変わることによって進化したのかを明らかにできるようになると考えています。

本研究は、基礎生物学研究所/総合研究大学院大学の福島健児大学院生（現日本学術振興会海

外特別研究員、コロラド大学在籍）と長谷部光泰教授、大阪教育大学の鶴澤武俊准教授、金沢大学の西山智明助教、首都大学東京、東京大学、東海大学の星良和教授、東北大学、名古屋大学、北海道大学の藤田知道教授、宮城大学、中国の北京ゲノム研究所、香港市大学、米国のコロラド大学、バッファロー大学、ネバダ大学、ベルギーのゲント大学、スペインのバルセロナ大学、デンマークのコペンハーゲン大学、カナダのオタワ大学の国際共同研究チームによる成果です。

本研究成果は英国時間 2017 年 2 月 6 日（日本時間 7 日）に国際的生態学・進化学専門誌 *Nature Ecology and Evolution*（ネイチャー・エコロジー アンド エボリューション）に掲載されます。本研究は文部科学省科学研究費補助金新学術領域研究「複合適応形質進化の遺伝子基盤解明（代表：長谷部光泰）」などの支援のもと行われました。

【背景】

ダーウィンに端を発する現代の進化仮説では、生物は突然変異によって生じた変異が、自然選択によって集団内に残ることによって進化します。しかし、食虫植物のように小動物の誘引・捕獲・消化・吸収のようにいくつかの進化が重なることによって始めて適応的となるような進化がどのように起こるのかは謎でした。普通の植物の葉が平らなのは光合成に適しているためで、消化や吸収ができないのに形だけ捕虫葉に変化すると光合成効率が落ちて不利になります。また、複雑な捕虫葉がどのように進化できるかも大きな謎でしたが、当研究グループの福島および長谷部らによるこれまでの研究から、葉の特定の場所で細胞分裂方向を変えるだけで大きな形態変化を引き起こせることがわかってきました（Fukushima et al. 2015 *Nature Communications*）。どのような遺伝子がどのように変化することによって食虫性が進化したかを解明するため、ゲノムの解読が必要でした。これまでにオオバナイトタヌキモ（Ibarra-Laclette et al. 2013 *Nature*）のゲノムが解読されていますが、捕虫葉と普通葉（オオバナイトタヌキモの場合は線状の葉）を作り分けさせることができず捕虫葉形成機構の研究が難しく、また、捕虫葉が小さいことから消化酵素の研究もあまりできませんでした。

【研究の成果】

研究グループは一個体の中で捕虫葉と平面葉の両方を形成するオーストラリアに固有のフクロユキノシタ（図 2）が食虫性進化研究に適していると考え、ゲノム解読を開始しました。しかし、ゲノムがヒトの約 2/3 に相当する約 20 億塩基対もあることから、従来の決定できる配列断片が短い超並列型超高速シーケンサーの利用だけでは配列断片を繋げる（アセンブリー）が難しいため、より長い配列決定が可能である一分子並列超高速シーケンサーを導入することで、ゲノムの概要解読に成功しました。また、フクロユキノシタは連続して白色光に当てた条件だと 15℃で平面葉のみ、25℃で捕虫葉のみを形成することを発見しました（図 3）。このことから、平面葉原基だけを含む組織と捕虫葉原基だけを含む組織を取り分けることが可能となりました。そこで、ゲノム情報を元に、平面葉を作る時と捕虫葉を作る時で発現の異なる遺伝子を探索しました。その結果、蜜や色素形成など小動物の誘引に関わると推定される遺伝子、形態形成に関わる転写因子遺伝子、小動物を滑らせるワックス合成遺伝子、消化物を吸収や代謝に役立つと推定される遺伝子などが捕虫葉でより多く発現していることがわかりました。

次に、消化酵素の進化を調べるために、フクロユキノシタに加えて、異なる系統で食虫化した東南アジア産のヒョウタンウツボカズラ（ウツボカズラ科、ナデシコ目）、オーストラリア産のアデレーモウセンゴケ（モウセンゴケ科、ナデシコ目）、北米産のムラサキヘイシソウ（別名 ムラサキサラセニア ヘイシソウ科、ツツジ目）の捕虫葉（図 4）から分泌される消化酵素の解析を行いました。これまで、いくつかの食虫植物を用いて、消化酵素は耐病性遺伝子から進化したことが推定されていましたが、広範な消化酵素について独立に進化した多種類の食虫植物を解析

した例はありませんでした。我々の解析の結果、解析した7消化酵素遺伝子のうち5遺伝子について、複数ある耐病性遺伝子を含む類似遺伝子の中でも特定のグループの遺伝子が繰り返し消化酵素遺伝子として進化したことがわかりました（図5）。このことは、類似遺伝子の中に食虫性進化に使いやすいものがあつたことを示唆しています。さらに、3つの消化酵素遺伝子では、それぞれの種で独自に進化したにも関わらず、アミノ酸配列が互いに類似するように変化していました（図5）。これらのアミノ酸は消化酵素遺伝子の表面に位置することから、消化液の中で消化酵素が安定に機能するために必要だったのではないかと推定されます。

【今後の展望】

研究グループの従来の研究からサラセニアの捕虫葉は葉原基の特定の部分で細胞分裂の方向を変えるだけで大きな形態変化が引き起こせることがわかりました（Fukushima et al. 2015 Nature Communications）。しかし、どのように特定の場所で細胞分裂の方向を変えるのかがわかっていません。フクロユキノシタはゲノム情報とともに、ウイルスを用いることで遺伝子機能を阻害して遺伝子機能解析ができることがわかりました。今後、フクロユキノシタなどを用いて、細胞分裂の方向を変える分子機構がわかることで食虫植物の捕虫葉形態進化がどのように起こるかを解明していきたいと思います。また、消化酵素の進化については、消化酵素として進化した特定の耐病性遺伝子が非食虫植物でどのような機能を持っているか（どこでどのように働いているか）を詳細に解析することで、どのような変化によって消化酵素へと進化できたのかを明らかにできると考えています

【用語説明】

注1 「塩基対」 DNAの構造単位。ヒトゲノムは約30億塩基対である。

注2 「耐病性遺伝子」 植物が外界からの細菌や菌類から体を守るため、それらを分解するために持っているタンパク質で加水分解酵素が多い。

【図】

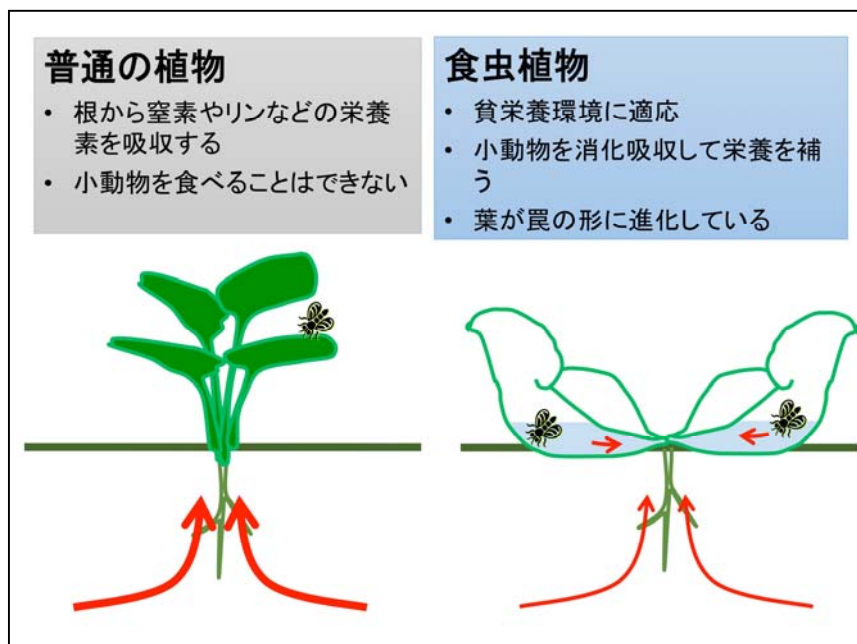


図1 普通の植物（非食虫植物）と食虫植物の栄養分の取り方の違い



図2 フクロユキノシタ *Cephalotus follicularis*。スケールは1 cm。

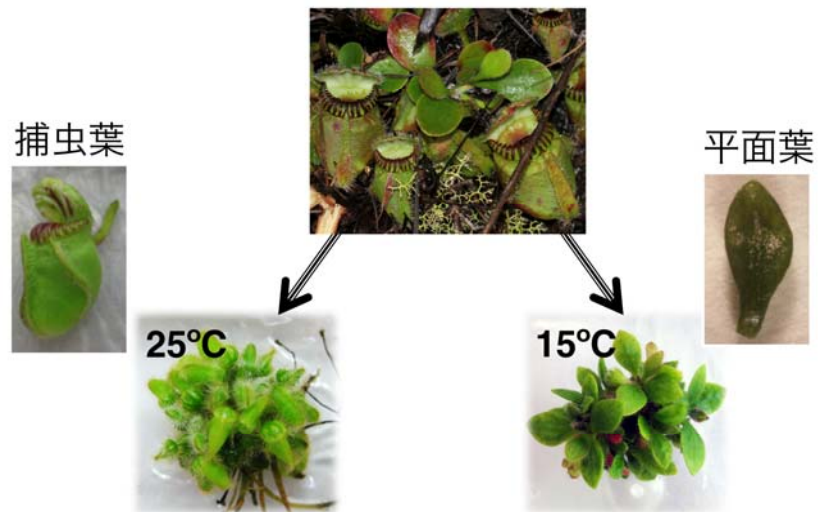


図3 フクロユキノシタを連続白色光照射下、25°Cで培養すると捕虫葉のみ、15°Cで培養すると平面葉のみを形成する。

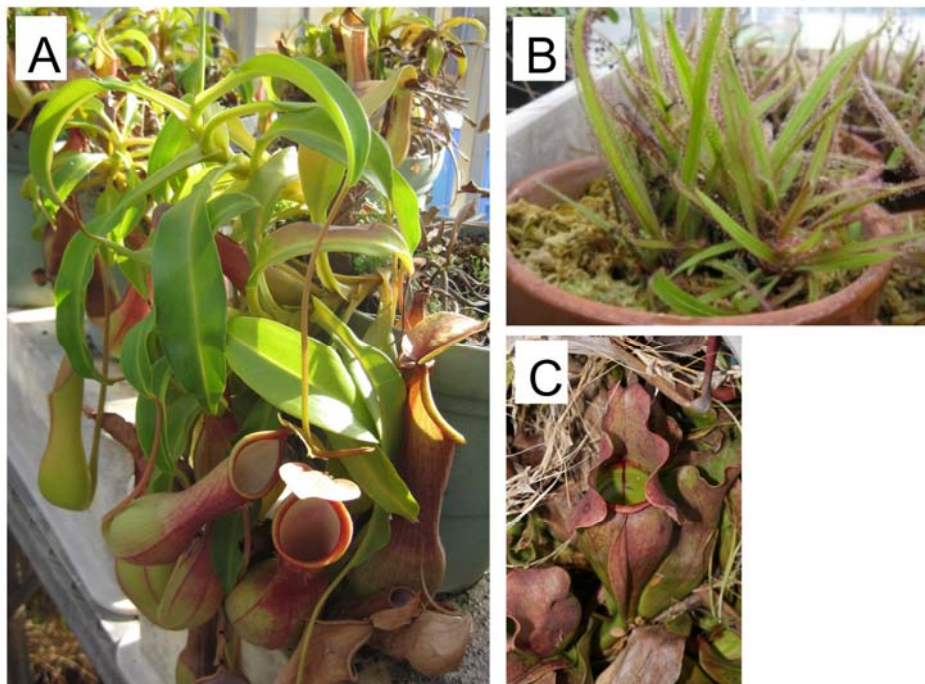


図4 消化酵素進化解析に用いた食虫植物東南アジア産のヒョウタンウツボカズラ（ウツボカズラ科、ナデシコ目）（A）、オーストラリア産のアデレーモウセンゴケ（モウセンゴケ科、ナデシコ目）（B）、北米産のムラサキヘイシソウ（ヘイシソウ科、ツツジ目）の捕虫葉（C）。

植物の多糖分解酵素

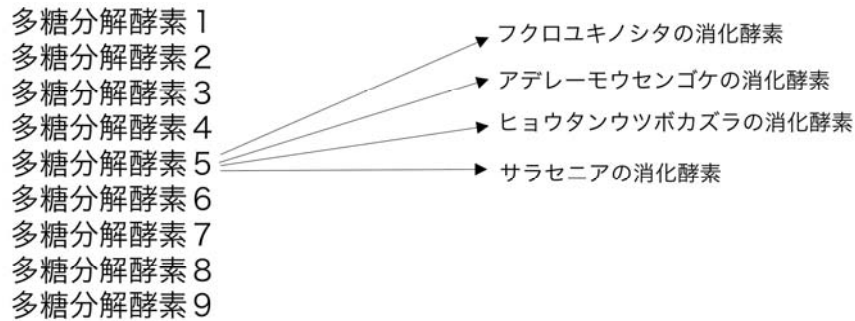


図5 植物は 10 以上の多糖分解酵素を持っているが、このうち、耐病性に関わる酵素の中の特
定の酵素（図では多糖分解酵素 5）だけが系統の異なった食虫植物で消化酵素として進化した。
もともと耐病性に関わり細胞の外に分泌されていたような酵素が、消化酵素として用いられた可
能性が高い。

フクロユキノシタのRNA分解酵素 ヒョウタンウツボカズラのRNA分解酵素

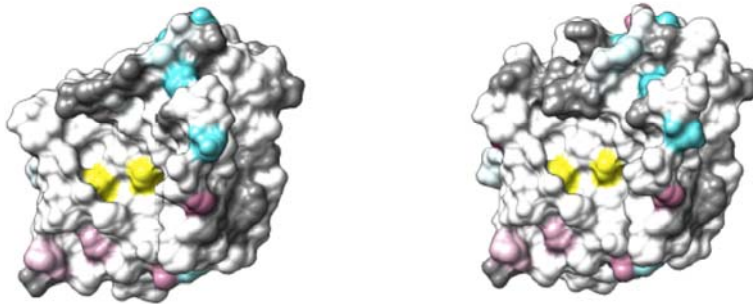


図6 非食虫植物の RNA 分解酵素と較べて、フクロユキノシタとヒョウタンウツボカズラでは、
紫色の部分が同じアミノ酸に変化している。違ったアミノ酸に変化している部分（水色）と酵素
活性部位（黄色）も示した。酵素活性部位から離れた表面のアミノ酸が変わっていることから、
消化液という特別な環境に適するために同じアミノ酸に並行的に進化したのではないかと推定
できる。

【発表雑誌】

Nature Ecology and Evolution （ネイチャー・エコロジー アンド エボリューション）

2017 年 2 月 6 日掲載（日本時間 2 月 7 日午前 1 時）

論文タイトル：The pitcher plant *Cephalotus* genome reveals genetic changes associated with
carnivory

著 者：Kenji Fukushima, Xiaodong Fang, David Alvarez-Ponce, Huimin Cai, Lorenzo
Carretero-Paulet, Cui Chen, Tien-Hao Chang, Kimberley M. Farr, Tomomichi Fujita, Yuji
Hiwatashi, Yoshikazu Hoshi, Takamasa Imai, Masahiro Kasahara, Pablo Librado, Likai Mao,
Hitoshi Mori, Tomoaki Nishiyama, Masafumi Nozawa, Gergő Pálfalvi, Stephen T. Pollard, Julio

Rozas, Alejandro Sánchez-Gracia, David Sankoff, Tomoko F. Shibata, Shuji Shigenobu, Naomi Sumikawa, Taketoshi Uzawa, Meiyang Xie, Chunfang Zheng, David D. Pollock, Victor A. Albert, Shuaicheng Li, and Mitsuyasu Hasebe.

【報道解禁日時】

日本時間 2017 年 2 月 7 日 午前 1 時

【研究グループ】

本研究は基礎生物学研究所/総合研究大学院大学の福島健児大学院生（現日本学術振興会海外特別研究員、コロラド大学在籍）と長谷部光泰教授、大阪教育大学の鶴澤武俊准教授、金沢大学の西山智明助教、首都大学東京、東京大学、東海大学の星良和教授、東北大学、名古屋大学、北海道大学の藤田知道教授、宮城大学、中国の北京ゲノム研究所、香港市大学、米国のコロラド大学、バッファロー大学、ネバダ大学、ベルギーのアントワープ大学、スペインのバルセロナ大学、デンマークのコペンハーゲン大学、カナダのオタワ大学の国際共同研究チームによる成果です。

【研究サポート】

本研究は文部科学省科学研究費補助金新学術領域研究「複合適応形質進化の遺伝子基盤解明（代表：長谷部光泰）」などの支援のもと行われました。

【本研究に関するお問い合わせ先】

基礎生物学研究所 生物進化研究部門
総合研究大学院大学 生命科学研究科 基礎生物学専攻
教授 長谷部 光泰（ハセベ ミツヤス）
TEL: 0564-55-7546
E-mail: mhasebe@nibb.ac.jp

【報道担当】

基礎生物学研究所 広報室
TEL: 0564-55-7628
FAX: 0564-55-7597
E-mail: press@nibb.ac.jp
総合研究大学院大学 広報社会連携室
TEL: 046-858-1590
E-mail: kouhou1@ml.soken.ac.jp

金沢大学 総務部広報室
TEL: 076-264-5024
FAX: 076-234-4015
E-mail: koho@adm.kanazawa-u.ac.jp

北海道大学総務企画部広報課
TEL: 011-706-2610
FAX: 011-706-2092
E-mail: kouhou@jimuhokudai.ac.jp