

平成30年7月31日

## シャジクモの全ゲノム解読により陸上植物進化の 起源を探る

金沢大学学際科学実験センターの西山智明助教，神戸大学大学院理学研究科の坂山英俊准教授，国立遺伝学研究所の豊田敦特任教授，東京大学大学院新領域創成科学研究科の鈴木穰教授，ドイツ・マールブルク大学の Stefan Rensing 教授らの国際共同研究グループは，シャジクモ（※1，図1）の概要ゲノムを解読し，他の藻類および陸上植物との比較により，シャジクモの系統と陸上植物の系統の分岐前後における遺伝子レベルの進化の一端を明らかにしました。

陸上植物はシャジクモ藻類（※2）の仲間から進化しました。その中でシャジクモ類は最も複雑な体の構造を持つものです。本研究グループは，シャジクモのゲノム（全遺伝子）概要配列を解読し，他の藻類および陸上植物のゲノムと比較することにより，陸上植物が成立する過程においてどのような新規性があったのか，また共通祖先からどのような遺伝子が引き継がれているのかを明らかにしました。

シャジクモの概要ゲノムは，植物の陸上での生活に重要と考えられる多くの陸上植物的な特徴がシャジクモ藻類にあること，これにより，最古の陸上植物ができる以前にそういった陸上植物的な特徴が獲得されたことを明らかにしました。また，シャジクモと陸上植物の祖先が分岐してから陸上植物が成立するまでに獲得された遺伝子がどれであるか推定できるようになりました。このシャジクモの概要ゲノムは，さらに多くの陸上植物に見られる遺伝子の進化的解析において参照されるとともに，シャジクモでの進化遺伝学的解析の基盤になると期待されます。

本研究成果は，2018年7月12日午前11時（米国東部標準時間）に米国学術雑誌「Cell」のオンライン版に掲載されるとともに，本研究に関する画像が「Cell」の表紙を飾りました。また，シャジクモのゲノム配列はDDBJ（※3）より公開されました。

## 【研究の背景】

現在の陸上の植生の多くは陸上植物で占められており、我々の食料も大部分は陸上植物に依存しています。この陸上植物がどのように起源したかということは大きく興味を持たれてきました。2011年に西山助教が米国パデュー大学 Jo Ann Banks 教授らと発表した論文においてクラミドモナス、ヒメツリガネゴケ、イヌカタヒバ、シロイヌナズナなどを比較した時点では、陸上植物の祖先がクラミドモナスと分かれてから、陸上植物の多様化が起きる間に、多くの遺伝子が獲得されたことが分かっていました (Science, 2011)。しかし、クラミドモナスと陸上植物が分かれたのは 10 億年くらい前のことで、かけ離れており、より陸上植物に近縁な藻類においてゲノム構成がどうなっているかが課題でした。堀ら (東京工業大学の太田教授のグループ) はクレブソルミディウムという糸状でより陸上植物に近い藻類のゲノムを解読し、陸上植物で働く遺伝子に対応するものが既にいくらかあるということを示していました (Nature communications, 2014)。クレブソルミディウムよりさらに陸上植物に近縁な生物として、シャジクモ類、コレオケーテ類、ホシミドロ類 (接合藻類) の 3 つのグループが知られています (図 1, 2) が、この中で、シャジクモ類は生殖器官である造精器、生卵器など最も複雑な構造を形成するもので、古く (Pringsheim 1862 On the Pro-Embryos of the Charae. The Annals and Magazine of Natural History 59, 321-326.) より陸上植物と近縁であることが提案されていました。ホシミドロ類は、陸上植物に最も近縁とされるグループですが、大きい卵と泳ぐ精子を作るのではなく、ほぼ同じ大きさの細胞が接合する生殖様式を持つようになっています。そこで、本研究では 5 億 5 千万～7 億 5 千万年前くらいに陸上植物と分岐したと考えられるシャジクモを対象にゲノム解読を行いました。

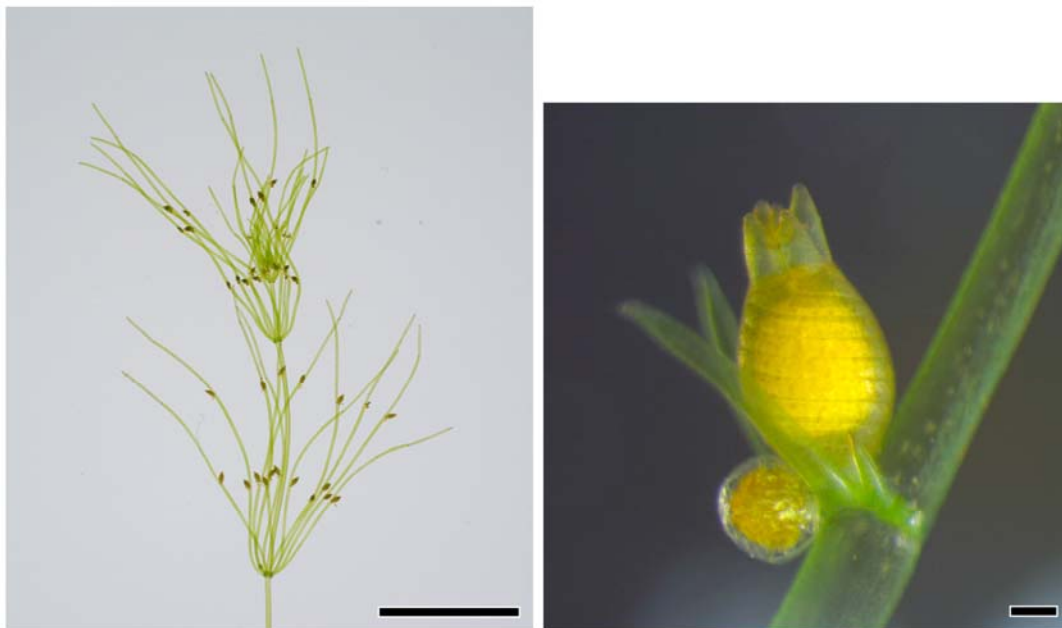


図 1. ゲノム解析に用いたシャジクモ S276 株。(左) 主軸に枝が放射状に輪生し、「車軸」のように見える葉状体。スケールバーは 1 cm。(右) 輪生枝の途中に形成される生殖器官。上が生卵器、下が造精器。スケールバーは 100  $\mu$ m。(神戸大学 坂山英俊 提供)

## 緑色植物

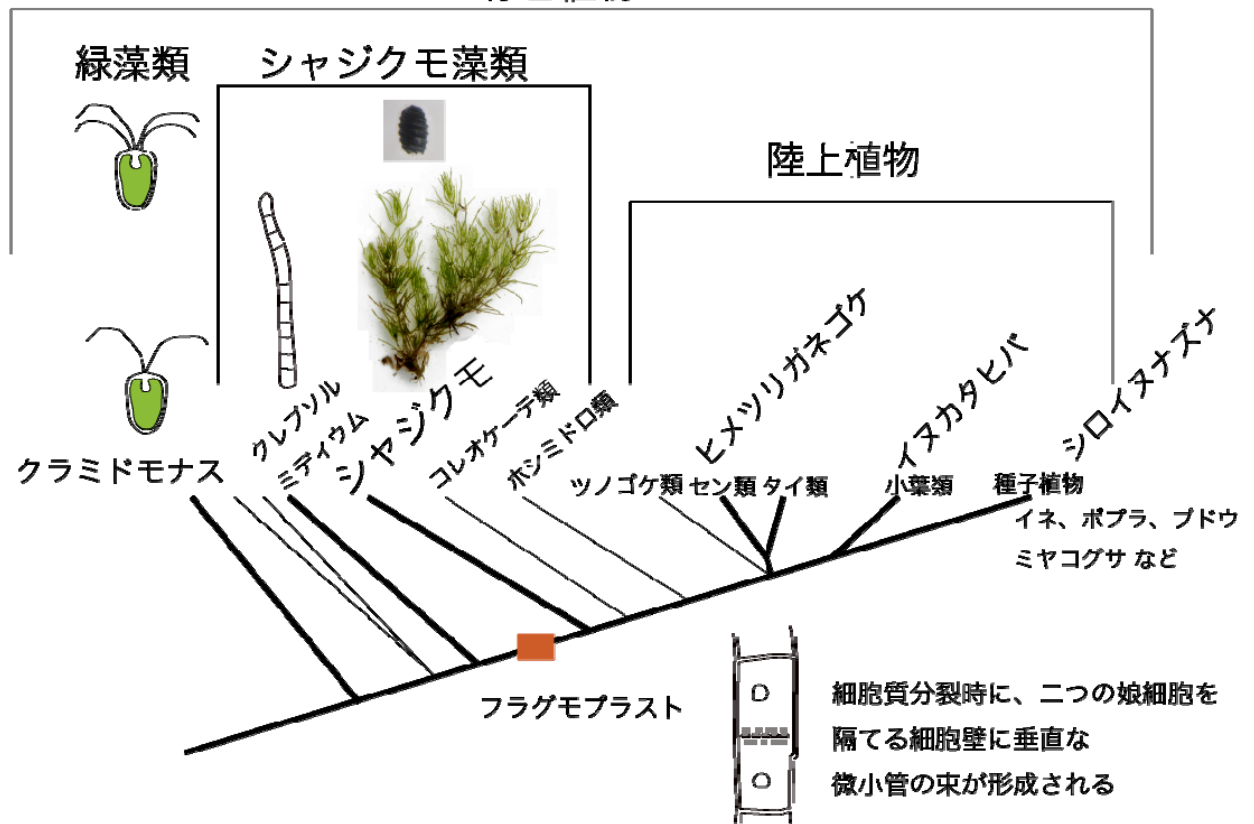


図 2. 陸上植物，シャジクモ藻類の系統関係を表した図

系統樹でゲノム配列が公表されている生物を含む枝は太線で示してある。今回ゲノム配列を公表したシャジクモはフラグモプラスト（※4）を作る現生生物の中で陸上植物と最も初期に分岐した生物である。

### 【研究成果の概要】

本研究ではシャジクモ類からシャジクモをモデルとして選び、ゲノム解読を行い、他の生物のゲノムと比較を行うのに実用的なレベルの概要ゲノム配列を得ました。

金沢大学の西山助教が研究を立案，主導し，神戸大学の坂山准教授らが国内（茨城県霞ヶ浦，愛媛県西条市）で採取したサンプルから，他の藻類が混じらない状態で実験室で培養できるようにしたシャジクモの系統株を確立し，この培養株についてゲノムの解読を行いました。ゲノムサイズは2Gb（ヒトゲノムのほぼ2/3）と大きめであることが推定されましたが，新学術領域研究「ゲノム支援」の支援を受けて国立遺伝学研究所のIllumina社製次世代シーケンサーを用いて解読を行い，断片的な配列から元のゲノム配列の並びを推定するアセンブリーの後，共存するバクテリアと推定される配列を除き1.75 Gbの配列（一部、不明領域を含む）を得ました。東京大学のグループで作ったcDNA

(mRNAを逆転写して対応する配列のDNAとしたもの)を大腸菌にクローニングしたライブラリーを国立遺伝学研究所でランダムに選び従来型シーケンサーで解読した末端1回決定配列(EST)、東京大学でcDNAを次世代シーケンサーで解読したデータおよびヨーロッパのグループで解読したcDNAのデータを加えてゲノム上にどのような遺伝子があるかを予測し、3万5,422遺伝子の構造を推定しました。

シャジクモは本研究で調べた限り、陸上植物で知られている細胞分裂に関与する遺伝子は1つ(*TANGLED1*)を除き全て備えていることが分かりました。また、陸上植物で知られている多くの植物ホルモンに関する遺伝子を調べると、クレブソルミディウムでは一部(*EIN2*)が欠けているエチレンの信号伝達系の遺伝子が、シャジクモでは揃っていることが分かりました。また、オーキシンの信号伝達系では、クレブソルミディウムでは見つかからない陸上植物型のARF遺伝子Aux/IAA遺伝子があることが分かりました。一方で、クレブソルミディウムと同様にTIR1型の受容体は見つかからないため、未知の受容メカニズムがある可能性があります。アブシジン酸、ジャスモン酸、サリチル酸の受容体は同定できず、シャジクモと陸上植物が分かれた後に獲得されたいことが分かりました。アブシジン酸については、合成や信号伝達に関する遺伝子はあることから、受容のメカニズムが異なる可能性があります。さらに、シャジクモには陸上植物的な葉緑体から核への情報伝達によって葉緑体を構成するタンパク質の合成を制御する仕組みがあることが分かりました。また、これまでに解読されている他の藻類より多くの転写調節関連遺伝子(他の遺伝子の働きを調節するような遺伝子)を持っていました。

シャジクモ類の形態的複雑性は、シャジクモの系統が陸上植物の系統と分かれた後にシャジクモの系統で陸上植物とは独立に起きた遺伝子ファミリーの拡大に依っている可能性があり、特に活性酸素種(ROS)に対応する遺伝子、およびLysM型受容体キナーゼ、転写因子の遺伝子ファミリーの拡大が目立つものでした。有性生殖器官のトランスクリプトーム解析によって、転写因子による制御、活性酸素種関連遺伝子のネットワークの働きそして植物の種子で見られるような貯蔵およびストレス保護に関わるようなタンパク質が祖先から用いられてきたことが分かりました。

この解析により、シャジクモの概要ゲノムは陸上での生活に重要と考えられる多くの陸上植物的な特徴がシャジクモ藻類にあること、したがって、最古の陸上植物ができる以前にそういった陸上植物的な特徴が獲得されたことを明らかにしました。

### 【今後の展開】

本研究により、シャジクモのゲノム配列を公開したことで、陸上植物の遺伝子や、発生メカニズムの進化研究に参照され、陸上植物の進化の理解に寄与すると期待されます。

また、シャジクモは細胞が大きいことから、細胞に電極を刺して膜電位を測定するような電気生理学的解析にも用いられており、その遺伝子構成が明らかになったことで生理学的理解にも資すると期待されます。

さらに、シャジクモは、南極大陸を除く世界各地に広く分布し、生態的に多様な環境に適応しています。本研究で解析したシャジクモの系統株は茨城県の霞ヶ浦と愛媛県の西条市より採取されたものですが、比較的浅いところで見られ明るいところに適応して

いる型と、深くて暗いところに適応している型に対応します。ゲノム配列の違いと環境応答の違いの関係を調べて行くことで、適応のメカニズム解析にもつながると期待されます。

### 【研究グループ】

本研究は、金沢大学の西山智明助教、神戸大学の坂山英俊准教授、ドイツ・マールブルク大学の Stefan Rensing 教授、国立遺伝学研究所の豊田敦特任教授、藤山秋佐夫特任教授、小原雄治特任教授、鹿児島浩特任研究員、東京大学の鈴木穰教授、菅野純夫教授をはじめ各国計 60 名 40 機関の国際共同研究グループによる成果です。

本研究は、以下の科学研究費補助金および各国の助成の支援を受けて実施されました。特定領域研究ゲノム 4 領域「比較ゲノム」「基盤ゲノム」、新学術領域「ゲノム支援」、基盤研究(B)、若手研究(B)、基盤研究(C)

17020008, 20017013, 22128008, 24370095 15H04413; 22770083, 24570100, 15K07185 221S0002

また、解析に、情報・システム研究機構 国立遺伝学研究所 遺伝研スーパーコンピュータシステムおよび基礎生物学研究所生物情報解析システムを利用しました。

### 【掲載論文】

雑誌名 : Cell

論文名 : **The *Chara* genome: secondary complexity and implications for plant terrestrialization**

(シャジクモゲノム: 二次的複雑性と植物の陸上化への示唆)

著者名 : Tomoaki Nishiyama, Hidetoshi Sakayama, 他, 計 60 名

掲載日時 : 2018 年 7 月 12 日午前 11 時 (米国東部標準時間) にオンライン版掲載

URL : [https://www.cell.com/cell/fulltext/S0092-8674\(18\)30801-8](https://www.cell.com/cell/fulltext/S0092-8674(18)30801-8)

表紙を含む 7 月 12 日号の URL:

[https://www.cell.com/cell/issue?pii=S0092-8674\(17\)X0015-9](https://www.cell.com/cell/issue?pii=S0092-8674(17)X0015-9)

## 【用語解説】

### ※1 シャジクモ

シャジクモ（学名：*Chara braunii*）はシャジクモ類の一種。シャジクモ類は淡水から汽水に生育する大型多細胞藻類である。シャジクモ類の藻体は、主軸に枝が輪生する（この枝を輪生枝という）構造を持つ。「シャジクモ（車軸藻）」という名前は、藻体の主軸から周囲に伸びた輪生枝が車軸のような形をしているところからつけられたものである。

### ※2 シャジクモ藻類

緑色藻類の中で、陸上植物と共通する多層構造体型の鞭毛装置を持ち、陸上植物に繋がる系統（ストレプト植物）に属する生物から陸上植物を除いた残りの緑色藻類。シャジクモ藻類には、シャジクモ類、コレオケーテ類、ホシミドロ類、クレブソルミディウム類、クロロキブス類、メソスティグマ類の6グループが含まれると考えられている（図2）。

### ※3 DDBJ

DNA Data Bank of Japan の略。国際塩基配列データベースを協同運営する INSDC（International Nucleotide Sequence Database Collaboration）の一員として、塩基配列データを収集している日本の組織。国立遺伝学研究所内で運営される。  
(<https://www.ddbj.nig.ac.jp/aboutus.html>)

### ※4 フラグモプラスト

陸上植物の細胞が分裂して2つの娘細胞に分かれる時、2つの娘細胞の間に細胞壁が合成される。この時、その新しい細胞壁に垂直な微小管（チューブリン）の束が見られ、この微小管の束をフラグモプラストと呼ぶ。フラグモプラストはシャジクモなど陸上植物に近縁な藻類にも見られるが、クレブソルミディウム以上に遠縁な藻類には見られず、そうした緑藻類では、外側からくびれるようにして細胞質分裂が行われ、微小管は新しい細胞壁に平行に現れ、ファイコプラストと呼ばれる。この特徴から、シャジクモ類から陸上植物までを合わせてフラグモプラスト植物ということがある。