

恒温性地域に潜む園芸作物の温度反応性形質

誌名	京大農場報告 = Bulletin of the Experimental Farm, Kyoto University
ISSN	09150838
著者名	小枝, 壮太
発行元	京都大学農学部附属農場
巻/号	22号
掲載ページ	p. 1-5
発行年月	2013年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





恒温性地域に潜む園芸作物の温度反応性形質

小枝壮太*

京都大学大学院農学研究科附属農場 (〒 569-0096 高槻市八丁畷町 12-1)

Temperature-sensitive phenotypes of horticultural crops latescent in tropical regions

Sota Koeda

*Experimental Farm, Graduate School of Agriculture, Kyoto University
(Hatchonawate 12-1, Takatsuki, Osaka 569-0096, Japan)*

Summary

As sessile organisms, plants have evolved great plasticity to adapt to their surrounding environment. Along with conditions such as light and humidity, temperature is an important environmental factor for plants. Plants show responses to two distinct temperature regions: extreme temperatures and non-extreme ambient temperatures. This review will focus on studies that have addressed the responses of plants to changes in ambient temperature. In addition, we will discuss about the temperature-sensitive phenotypes of horticultural crops hidden at tropical regions where daily and yearly temperatures remain relatively constant between 20 and 30°C.

Key Word: Artificial selection, Cryptic phenotype, Natural mutation, Temperature sensitivity, Tropical regions

はじめに

植物は動物のように移動する術を持たない。そのため、植物は環境変化に適応するための高い可塑性を発達させてきた。光や水と共に、温度は植物に最も大きな影響を与える環境因子の一つである (Went 1953)。温度の日変化、周年変化は植物の発育、果ては地球上における植物の分布を決めている (Long and Woodward 1988)。植物種により異なるが、植物の生理的反応は概ね 0°C ~ 40°C の範囲内において行われる。温度に関しては様々な研究がなされており、特に植物の生死を左右するような低温 (10°C 以下) や高温 (35°C 以上) に関しては分子機構を含めた多くの知見が蓄積されてきている。一方、低温でも高温でもない温度域 (20 ~ 30°C) における植物の生理・生態的反応については十分に研究がなされているとは言い難い。筆者はこのような温度域を常温域と定義し、研究に取り組んできた。

本報では、常温域での植物の温度反応と在来地の温度環境に焦点を当て、論を進めてゆく。

常温域において温度反応性を示す変異体

常温域には多くの温帯性あるいは熱帯性・亜熱帯性植物の生育適温域が含まれることから、その温度域における植物の温度反応性を理解することは、基礎研究のみならず農学においても非常に重要な課題と言える。植物が常温域において能動的に適正な発育を維持していることが、人為的に作出した遺伝子変異体を解析することにより明らかになってきた。キンギョソウ (*Antirrhinum majus* L.) (Waites and Hudson 1995)、タバコ (*Nicotiana tabacum* L.) (Samuelsen et al. 1997)、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* L.) (Akamatsu et al. 1999, Hua et al. 2001, Meisel et al. 1996, Tsukaya et al. 1995) の複数の変異体が、常温域の 25°C 周辺を境としてそれ以下の

温度において適正な発育を維持することができない。いずれの発育異常も、植物が持つ数万遺伝子の中のわずか1遺伝子に変異することにより生じてしまうものである。これらの事例から、様々な遺伝子が関与する複雑な機構により、植物は常温域において適正な発育を維持していることが示唆される。

常温域での温度変化と変異の顕在化

Lindquist博士らのチームはショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) やシロイヌナズナ (*A. thaliana*) の複数の系統において、常温域での温度変化により形態異常や発育異常が顕在化することを報告した (Rutherford and Lindquist 1998, Queitsch and Lindquist 2002)。タンパク質の立体構造が変化するような遺伝的変異は、通常、個体の形質に現れる。ところが、分子シャペロンの働きにより、変異の一部が形質に現れないことが明らかとなり、そのような変異は隠蔽変異と呼ばれている。Lindquist博士らの調査したショウジョウバエやシロイヌナズナは隠蔽変異を持つが、通常環境下ではHsp90がシャペロンとして機能することにより異常は形質としては現れない。しかし、温度が変化するとHsp90の機能が低下し、補助されていたタンパク質は立体構造が不安定になるような状況に曝され、結果として変異が形質の異常として顕在化してしまう。

Sureshkumar et al. (2009) は世界中から収集したシロイヌナズナ (*A. thaliana*) 97系統に、在来環境では遭遇することのないような温度処理 (27°C) を行った。23°C で育成するといずれの系統にも異常は見られず、27°C で育成するとBur-0系統は葉に形態異常を示した。本現象の原因遺伝子をマッピングにより同定したところ、*Isopropylmalate isomerase large subunit 1 (IIL1)* の第3イントロンにあるTTC/GAAの3塩基繰り返し配列が、多くの個体では23回であったのに対して、Bur-0系統では400回以上であった。23°CでBur-0系統を育成すると、他の系統と同程度の*IIL1*の発現が認められたが、27°CではBur-0系統においてのみ*IIL1*の発現が半分以下に低下した。TTC/GAAの繰り返しが長くなると、遺伝子発現量が低下することがヒトの研究においても報告されている。以上より、*IIL1*における反復配列の繰り返し数増加が、Bur-0系統の温度依存的な形態異常を引き起こしていることが明らかになった。この報告において注目すべき点は、在来地においては潜在化していた形質が、在来地では経験することのなかった温度に遭遇することにより顕在化したことである。常温域で温度反応性を示す変異体が多数報告されていること、また野生植物集団の中にも温度反応性を持つ系統は存

在し、形質は在来地の環境では潜在化することを踏まえると、作物においても同様の現象が生じたとしても不思議ではない。

恒温性地域では常温域での温度反応性形質が潜在化する

人為的に変異を誘発する場合と比較して、はるかに低い確率ではあるが、圃場の作物においても遺伝子の変異は生じている。ただし、日本のような温帯性地域において常温域での発育を左右するような遺伝子変異が個体に生じたとしても、栽培者あるいは育種家の人為的淘汰を受けることにより変異は残らない。なぜなら、温度の周年変動が大きい日本においては、最低気温を含めて25°C以上の温度が維持される時期は真夏以外になく (図1a)、変異が生じた個体はそれ以外の時期に作物としての適正な発育を維持できないからである。しかし、温暖な恒温性地域 (図2) においては状況が異なってくる。赤道周辺に点在している、海洋性気候の温暖な恒温性地域では、年間を通じて気温が25°Cをほ

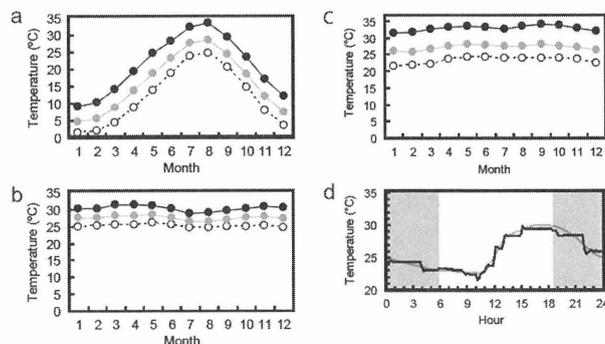


図1. 恒温性地域における気温変動。

(a) 京都, (b) セーシェル諸島, (c) トリニダード島における年間の気温変動。●: 最高気温, ●: 平均気温, ○: 最低気温。 (d) トリニダード島 (1月) における気温の日変動。灰色実線: 現地の気温, 黒色実線: 恒温器で再現した気温, 灰色部: 暗期。Koeda et al. (2013) より作図。

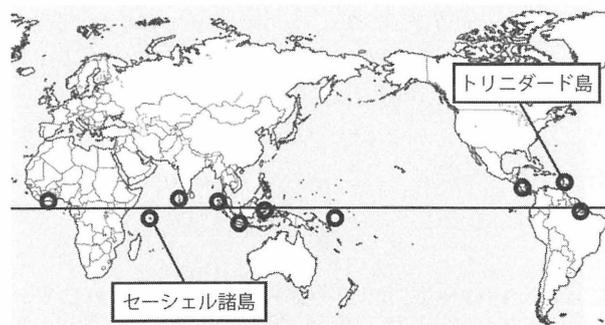


図2. 赤道付近に点在する温暖な恒温性地域。

○: 恒温性地域, インド洋のセーシェル諸島, カリブ海のトリニダード島を示す。各地の気温はNational Climatic Data Center (米国) より取得した。

とんど下回らない(図1b, c). このような恒温性地域の在来植物は, 常温室において温度変化をほとんど経験しない. そのため, 反応に必要な遺伝子が自然変異したとしても, 中立的変異として淘汰されずに維持されることが想定される. 筆者はそのような仮説を検証するために, 恒温性地域在来の園芸作物を対象に研究を行ってきた. その内容を以下に紹介する.

インド洋のセーシェル諸島在来のトウガラシ Sy-2

セーシェル諸島はインド洋上の島国であり, マダガスカル島の北東, アフリカ大陸のケニアやソマリア沖(400~1,600km)に点在する約100の島々により構成される(図2). セーシェル諸島は温暖な恒温性地域であり, 年間を通じて平均気温は25°C程度, 最低気温および最高気温はそれぞれ24°Cおよび32°C程度である(図1b). 京都の気温変動と比較すると, セーシェル諸島の気温は年間を通じて京都の夏季(7月, 8月)に相当する. Sy-2は, セーシェル諸島において食用として栽培されている在来トウガラシ(*Capsicum chinense* Jacq.)品種である. 現地の耕地で栽培されていた果実から種子を採取し, 日本で実生を栽培したところ, ウイルスに罹病したような縮葉発生を伴う季節依存的な発育異常を示すことを見出した. 春に播種すると縮葉が発生し, 成育も遅延する. 夏期には発育が正常に回復するが, 秋期から縮葉が再び生じる. 縮葉の生じる時期には落花するため, 着果はしない. また, Sy-2の発育異常が認められる時期には, 他のトウガラシ品種に異常は認められない. よって, Sy-2の発育異常はウイルス等に対する罹病によるものではなく, 温度などの環境変化により引き起こされると推察した.

温度がSy-2の発育異常に及ぼす影響を検討するために, 温度を変えて恒温器でSy-2を育成した. 生育温度が24°Cあるいは25°Cの場合には正常な本葉が展開した(図3). 一方, 生育温度が23°C以下の場合には発育異常が生じた(図3). このことから, Sy-2の発育異常は24°Cを下回ると発生すると考えられた(Koeda et al.

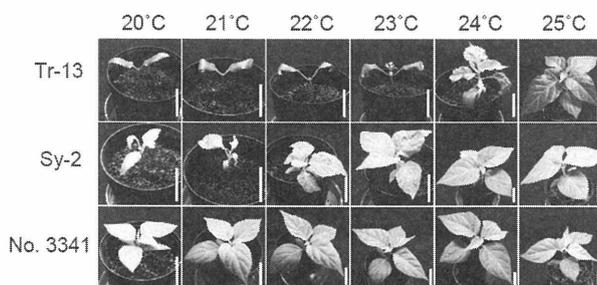


図3. 温度反応性を示す Sy-2 および Tr-13. Sy-2, Tr-13, No.3341 を 20, 21, 22, 23, 24, 25°C で 21 日間育成した. Bar: 2 cm. Koeda et al. (2013) より作図.

2009). また, 日長やウイルスの感染は Sy-2 の発育異常の原因ではないことも確認した(小枝ら 2010). さらに, 遺伝様式を調査したところ, 本形質を決定する主働遺伝子は単一の劣性遺伝子であると考えられた(Koeda et al. 2009).

カリブ海のトリニダード島在来のトウガラシ Tr-13

温暖な恒温性地域であるセーシェル諸島において自然変異により常温室で温度反応性形質を示す Sy-2 が見つかったことから, 他の恒温性地域においても類似した現象があるとの想定のもと, 遺伝資源の収集調査を行った. ナス科トウガラシ(*Capsicum*)属は中南米原産の作物である(Singh 2007). また, 5つの栽培種のかの *C. chinense* はアンデス山脈東側の低地およびカリブ海周辺で栽培化されたと考えられており(Andrews 1995, Pickersgill 1969), 現在でも *C. chinense* はカリブ海周辺では最も一般的な香辛料として使用されている(Bosland and Votava 2000). そこで, カリブ海の島々より *C. chinense* を中心として36系統のトウガラシを収集した. 36系統に在来地の平均的な気温25°C, および在来地では遭遇することのない温度20°Cを処理し, 温度反応性の有無を調査した. 調査より, トリニダード島在来のトウガラシ Tr-13 は20°Cで発育異常を生じ, 一切本葉を展開しなかった. また, より詳細に調査したところ, 24°Cを下回ると発育異常が生じることが明らかになった(図3)(Koeda et al. 2013).

Tr-13を採種したトリニダード島は南米大陸のベネズエラの沖合15kmに位置する恒温性地域である(図2). ただし, セーシェル諸島と比較すると少し冷涼で, 午前中の約9時間は24°Cを下回る(図1c, d). つまり, 一日に数時間は発育異常が生じるような温度に遭遇している. そこで恒温器を使用して厳密に現地の温度環境を再現し Tr-13を育成したところ, トリニダード島の温度環境下では Tr-13の温度依存的な発育異常は発現しないことが確認された. さらに, 温度反応性を示さないトウガラシおよび Sy-2との交配や, 他の *C. chinense* 系統を含めた Tr-13と Sy-2の分子系統解析を行った. 交配試験より, Tr-13と Sy-2は同じ遺伝子座に変異を有していると考えられた. また, 分子系統解析より Tr-13と Sy-2が過去に交配した可能性は極めて低いと考えられた. これらのことから, 両品種は同じ遺伝子座に変異を持つが, 変異は独立して生じたことが示唆された(Koeda et al. 2013).

おわりに

人為的に作出した変異体, 野生植物集団, そして園

芸作物においても常温域で特徴的な温度反応性を示す個体が存在することが明らかになった。また、自然変異によるものはいずれも温度反応性形質が在来地では潜在化している点が共通していた。筆者らの事例からは、日本のような温帯地域では人為的淘汰を受けてしまうような遺伝的変異が、温暖な恒温地域では少なくとも中立的変異として潜在化し、淘汰の対象にならずに品種として残ってしまうことが考えられた。このことは、温度をはじめとする環境要因の変動が少ない地域で栽培されている品種を、日本のように環境要因の季節変動が大きい地域で栽培することにより、在来地では潜在している形質が顕在化することを示しており、導入にあたっては注意を要する。

常温域には多くの植物の生育適温域が含まれることから、一見すると植物はほとんど変化を示していないように見える。しかし、人為的変異体および自然変異体が示す温度反応性を考慮すると、少なくとも発育や形態形成に関わる温度変曲点が常温域には存在すると考えられる。また、温度反応性を示す変異体の中には防御応答の制御異常によるものも多数あり、筆者らは Sy-2 および Tr-13 においてもその可能性を示唆するデータを得ている (Koeda et al. 2012, 2013)。さらに、ウイルスなどの病害と植物の相互作用においても常温域で変曲点が存在するようである (Walker and Smith 1930, Samuel 1931, Skipp and Samborski 1974)。以上のように、常温域には多様な反応系の温度変曲点が交錯していると考えられる。今後、常温域における植物の反応をより細分化して捉えなおし、合理的な作物栽培や施設管理法に結び付けていく必要がある。

キーワード：隠蔽変異，温度反応性，恒温地域，自然変異，人為的淘汰，熱帯

引用文献

- Akamatsu, T., Y. Hanzawa, Y. Ohtake, T. Takahashi, K. Nishitani and Y. Komeda (1999) Expression of endoxyloglucan transferase genes in *acaulis* mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 121: 715-721.
- Andrews, J (1995) Peppers: The domesticated Capsicums, 2nd edn. Austin: University of Texas Press.
- Bosland, P. W. and E. J. Votava (2000) Peppers: Vegetable and Spice *Capsicums*. CABI Publishing.
- Hua, J., P. Grisafi, S. H. Cheng and G. R. Fink (2001) Plant growth homeostasis is controlled by the *Arabidopsis* BON1 and BAP1 genes. *Genes Dev.* 15: 2263-2272.
- Koeda, S., M. Hosokawa, BC. Kang and S. Yazawa (2009) Dramatic changes in leaf development of the native *Capsicum chinense* from the Seychelles at temperatures below 24°C. *J. Plant Res.* 122: 623-631.
- 小枝壮太・竹崎あかね・磯村由紀・矢澤 進 (2010) 24°C 以下で生じるセーシェル在来トウガラシ (*Capsicum chinense*) の生育異常. 京大農場報告. 19: 15-20.
- Koeda, S., M. Hosokawa, BC. Kang, C. Tanaka, D. Choi, S. Sano, T. Shiina, M. Doi and S. Yazawa. (2012) Defense response of a pepper cultivar cv. Sy-2 is induced at temperatures below 24°C. *J. Plant Res.* 125: 137-145.
- Koeda, S., M. Hosokawa, H. Saito and M. Doi. (2013) Temperature-sensitive phenotype caused by natural mutation in *Capsicum* latescent in two tropical regions. *J. Plant Res.* 126: 675-684.
- Long, S. P. and F. I. Woodward (1988) Plants and temperature. The Company of Biologists Limited, Cambridge.
- Meisel, L., S. Xie and E. Lam (1996) *lem7*, a novel temperature-sensitive *Arabidopsis* mutation that reversibly inhibits vegetative development. *Dev. Biol.* 179: 116-134.
- Pickersgill, B (1969) The archaeological record of chilli peppers (*Capsicum* spp.) and the sequence of plant domestication in Peru. *Am. Antiq.* 34: 54-61.
- Queitsch, C., T. A. Sangstert and S. Lindquist (2002) Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation. *Nature* 417: 618-624.
- Rutherford, S. L. and S. Lindquist (1998) Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396: 336-342.
- Samuel, G. (1931) Some experiments on inoculating methods with plant viruses, and on local lesions. *Ann. Appl. Biol.* 18: 494-507.
- Samuelsen, A. I., F. R. Rickson, D. W. S. Mok and M. C. Mok (1997) A temperature-dependent morphological mutant of tobacco. *Planta* 201: 303-310.
- Singh, R. J. (2007) Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement, vol. 3. Boca Raton: Taylor and Francis CRC Press.
- Skipp, R. A. and D. J. Samborski (1974) The effect of the *Sr6* gene for host resistance on histological events during the development of stem rust in near-isogenic wheat lines. *Can. J. Bot.* 52: 1107-1115.
- Sureshkumar, S., M. Todesco, K. Schneeberger, R. Harilal, S. Balasubramanian and D. Weigel (2009) A genetic defect caused by a triplet repeat expansion in *Arabidopsis thaliana*. *Science* 323: 1060-1063.
- Tsukaya, H., K. Inaba-Higano and Y. Komeda (1995)

Phenotypic characterization and molecular mapping of an *acaulis2* mutant of *Arabidopsis thaliana* with flower stalks of much reduced length. *Plant Cell Physiol.* 36: 239-244.

- Waites, R. and A. Hudson (1995) *phantastica*: a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development* 121: 2143-2154.
- Walker, J. C. and R. Smith (1930) Effect of environmental factors upon the resistance of cabbage to yellows. *J. Agric. Res.* 41: 1-15.
- Went, F. W (1953) The effect of temperature on plant growth. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 4: 347-362.