

遺伝について

公益財団法人日本植物調節剤研究協会
技術顧問

與語 靖洋

チャールズ・ダーウィンが1859年に「種の起源」、正式書名「On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life (自然選択, すなわち生存闘争における有利な変種の保存による種の起源)」を出版した(松永 2021)。これは“進化”について論じた書籍で、初版本はわずか1,000冊強を発行したとのことだが、日本でも大学の図書館を中心に数冊所蔵されている。この出版の7年後(1866年)、グレゴール・メンデルが「Versuche über Pflanzen-Hybriden (植物の雑種に関する研究)」と題した“遺伝”に関する論文を掲載した(岩槻・須原 1999)。今年はそのメンデルの生誕200年である。なお、便利なものでダーウィンとメンデルの原著はWeb公開されている。参考文献にURLを示したが、覗いてみると科学の歴史を感じるとともに、強く興味がそそられる。

さて、雑草や農作物を含む生物は、その寿命の中で様々な生命活動を繰り返すと同時に、親の形質を子孫に引き継ぐ。メンデルの論文が出て150年後の2016年、メンデル性遺伝のメカニズムを明らかにした論文が公表された。少し古いものの私はこの論文をコラムで紹介することにしました。その執筆を進めるうちに、私自身遺伝や形質発現の仕組みの全体像を捉えていないことにふと気づいた。そこで、論文を紹介する前に、2回にわたって生命の仕組みのイロハを私の勉強を兼ねて整理した。今回は遺伝の概要を理解する。

1. 遺伝とは

「蛙の子は蛙」という諺にあるように、一般に親の形質が子孫に伝わることを遺伝という。その一端を示したのが、雄と雌の交配による“質的形質”の伝承を明らかにした“メンデルの法則”である。そのように書いたのは、この法則に従わない遺伝、“非メンデル性遺伝”が存在するためである。これらには様々な遺伝形態があり、その分類も複数存在する。ここでは主に雌雄がある有性生殖を取り上げて簡単に解説する(図-1)が、その前に3つのキーワードを示す。以後できるだけ平易に説明するために、必ずしも正確な科学的表現をしていないことをご容赦願いたい。

第一に遺伝情報は“対(つい)”である。染色体、DNA(デオキシリボ核酸)、遺伝子等、一度は聞いたことがある用語と思うが、それらは一部のウイルスを除いて全て“対”になって生命の設計図である遺伝情報を取めている。

第二に細胞分裂である。細胞分裂には減数分裂と体細胞分裂があり、遺伝に関連するのは前者である。種子植物の有性生殖においては、雄の配偶子(生殖細胞)である精子と雌の配偶子である卵細胞(動物の“卵子”)からそれぞれ遺伝子を引き継ぐ。単純に考えれば、両親から遺伝子を引き継げば、世代ごとに倍々ゲームで遺伝子が増えてしまう。しかし、有性生殖する生物は、交配する前に“対”になった情報の片方だけを配偶子が引き継ぐ。このことを減数分裂という。減数分裂した遺伝情報は交配によってまた“対”になる。一方、体細胞分裂は生物の成長のための細胞増殖の際に起こる分裂、すなわちネズミ算式のコピー&ペーストである。

第三にホモとヘテロである。ある“対”になる遺伝子(形質)が同じ場合は「ホモ」、違う場合は「ヘテロ」という。優性(A)と劣性(a)の場合、AAまたはaaが「ホモ」、AaまたはaAが「ヘテロ」である。

2. メンデル性遺伝

(1) メンデルの法則

メンデル性遺伝は別名単一遺伝と言い、メンデルの法則に則っており、質的形質の遺伝様式を示したものである。質的形質についてはこの法則の実証に用いたエンドウの形質を思い出してほしい。エンドウの質的形質には、種子の色(黄・緑)や形(しわの有無)、莢の色(黄・緑)や形(膨らみの有無)、花の色(紫・白)や位置(茎の頂端・全体)、草丈(高・低)のように、対立するまたは白黒がはっきりしたものがあり、以下の3つの法則から成り立っている。

第一に**優性の法則**である。1対の表現形質(質的形質)を有する場合、2つの生物個体が交雑した雑種第1代(F1)においては、どちらか一方が表現形質として顕れる。この発現しやすい形質を「優性」というが、最近では「優性」を「顕性」、顕れない形質「劣性」を「潜性」に変更する方向に進んでいる。最近というのは、たとえば日本医学会では、推奨用語の移行を2021年に決定しており、5年間の併記期間を経て、完全に移行する。それに先んじて中学理科では2021年度から一斉に変更されたので、その年代よりも若い世代と話をする際は注意が必要であるが、ここでは多くの読者の皆さんが聞き慣れた「優性」と「劣性」を用いる。この法則は簡単に言えば「朱に交われば赤くなる」ことである。対になる遺伝子、専門用語では“対立遺伝子”として、優性(遺伝子A/表現形質●、以下同様)と劣性(a/

○) を考えると、遺伝子Aが一つでもあれば表現形質が●になるので、AA, Aa, aAは全て●, aaのみ○である。

第二に**分離の法則**である。これには2つの定義がある。一つは機構に着目したものであり、配偶子である精子や卵細胞等の生殖細胞は、第一の“優性の法則”で示したゲノム上の対立遺伝子のうち一方だけを有することである。このことを配偶子への相互排他的分配ともいう。つまり、対立形質はオス親とメス親由来の配偶子からなる1対の対立遺伝子によって支配される。もう一つは、現象に着目したものである。詳細は割愛するが、雑種後代の表現形質の割合のことで、優性の法則で説明したように、優性：劣性の比が、F1 (全てAa) では1：0 (全て●), F2では●対○が3 (AA, Aa, aA) : 1 (aa) となることでおわかりいただけるであろう。

第三に**独立の法則**である。ここまでは1対の対立形質であったが、2対 (●/○と▲/△) 以上の場合、それぞれ他の形質すなわち遺伝子の影響を互いに受けないことである。そのため第二の“分離の法則”の現象と同様に示すと、2つの対立遺伝子では、F2は9 (●▲) : 3 (●△) : 3 (○▲) : 1 (○△) になる等のことである。

除草剤抵抗性機構のうち、作用点の除草剤感受性低下や、第1相反応のP450や第2相反応のグルタチオン-s-トランスフェラーゼのような除草剤の解毒代謝の一部はこれに該当する (與語2021a,b)。そのため、野外で除草剤抵抗性が確認された際、その群落においては抵抗性個体 (AA, Aa, aA) と感受性個体 (aa) が混在していると考えられる。一般に抵抗性形質は優性の場合が多く、同じ作用機構の除草剤を連用すれば、雑草群落はホモまたはヘテロに優性遺伝子が存在する個体群にシフトすることになる。

(2) メンデル性遺伝あれこれ

メンデル性遺伝に分類される遺伝様式は、常染色体遺伝とX連鎖性遺伝の2つに大別でき、それぞれに優性と劣性がある。常染色体遺伝は、“優性の法則”が雄雌の区別なく生じる。つまり、上述のAA, Aa, aA (全て●) が常染色体優性遺伝 (図-1のA) であり、aa (○) が常染色体劣性遺伝 (同B) である。特殊な例として、前者の優性遺伝には同義遺伝子がある。例えば同じ形質を支配する遺伝子が2つ (A, Bとa, b) あり、A, Bの何れかが存在すれば優性形質を示す場合、F2の表現形質 (● : ○) は15 (=9+3+3) : 1となる。また、後者の劣性遺伝には致死遺伝子がある。この場合、AAでは健全、AaやaAでは何も発症しないか部分的異常、aaで死に至る。

X連鎖性遺伝 (同C) は、“伴性遺伝”の方が馴染み深いかもかもしれないが、これは性染色体上の遺伝子によるものである。そのため、例えば性染色体が雄 (XY) と雌 (XX) の場合、このXまたはY染色体上のいずれか一方だけに遺伝子

が存在することである。この場合も優性・劣性の発現は優性の法則に従うため、親・子・孫と雄雌の関係が複雑になるが、植物では雌雄同株が大半であるため、メンデル性遺伝に従う除草剤抵抗性についてはあまり気にする必要はない。

なお、その他に不完全優性がある。この例として雑草ではマルバアサガオが挙げられ、花色がF1において、濃い赤紫、薄い赤紫、白でそれぞれ1：2：1になる。この機構にはトランスポゾンが関与して、後述の量的形質に近い効果を示すが、全ての不完全優性がそれで説明できるわけではない。そのためメンデル性遺伝と後述の非メンデル性遺伝の何れかに類型化できず、図-1には記載しなかった。

3. 非メンデル性遺伝

非メンデル性遺伝についてはあまり知られていないが、様々な種類とともに定義にも幅がある。ここではできるだけ幅広く捉えてリストした。そのため、メンデル性遺伝と重複したものもある。

(1) 多因子 (性) 遺伝 (同D)

遺伝要因だけでなく、環境要因が相互作用し、さらに確率的要素も加わって形質発現する遺伝である。遺伝要因に絞っても、一般に単一遺伝子ではなく、複数の遺伝子やその発現量によって表現型が決定されるため、ポリジーン遺伝ともいう。この遺伝における表現形質には、メンデル性遺伝で示したエンドウの草丈 (高・低) のように不連続なものと、ヒトの身長・体重のように連続なものがある。後者を“量的形質”という。これが遺伝子型と表現型が1対1で対応するメンデル性遺伝、すなわち“質的形質”との大きな違いである。実際、どのくらい遺伝に依存しているか (遺伝率) は生物と形質の組み合わせごとに存在する。この率は、動物の例ではあるものの、ニワトリの産卵数やブタの一腹産子数のように0.1以下のものから、ヒトの身長のように0.6を超えるものまで幅広い。

除草剤抵抗性機構としてここに当てはまる事例としては、作用点抵抗性では酵素の過剰発現、非作用点抵抗性では第1相または第2相の解毒代謝の一部があるが、場合によってはその抵抗性機構を有する雑草の管理は困難を極めることが予想される。

(2) 細胞質遺伝 (同E)

ミトコンドリアや葉緑体 (色素体) 等の細胞小器官に内在するDNA支配された形質の遺伝様式のことで、核外遺伝、染色体外遺伝、体細胞遺伝ともいう。そのうち母性遺伝はこの主たる様式である。それは精子由来の細胞小器官DNAが分解、または卵細胞が大型かつ大量の細胞質を有するためである。その他マイナーな様式として父性遺伝と両性遺伝があり、ミトコンドリアで見つかっている。ちなみにトリアジン系除草剤等が結合するグローバルHRACコー

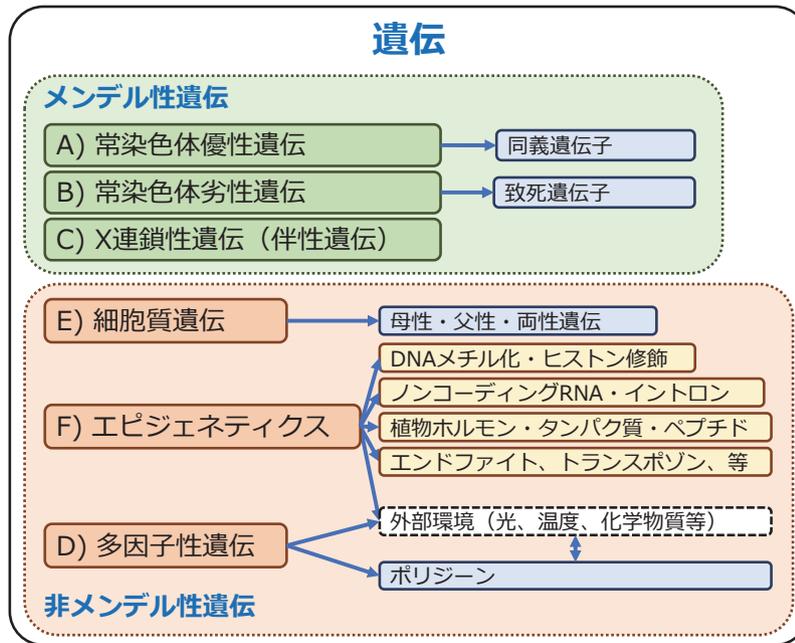


図-1 様々な遺伝様式

ド5の作用点タンパク質は、葉緑体DNAから合成されるため、細胞質遺伝する。

(3) エピジェネティクス (後成学, 同F)

近年様々な様式が見つかった。次回少し詳しく説明することとし、ここでは以下に項目だけ簡単にリストした。

- ・DNAの塩基配列を変えずに、その後の修飾が遺伝子機能を調節する制御機構：DNAメチル化，ヒストン修飾，アセチル化，メチル化等
- ・内部構成因子：小さなRNA（ノンコーディング (non-coding, nc) RNA, micro (mi) RNA），植物ホルモン（オーキシン，ジベレリン，サイトカイニン，アブシジン酸（アブシジン酸），エチレン，ブラシノステロイド，ジャスモン酸），タンパク質・ペプチド等
- ・イントロン：DNAのうちタンパク質のアミノ酸配列に支配されていない部分。これまで遺伝情報が格納されているのは，“エクソン（エキソン）”と言われてきたが，新しいタンパク質の効率産生や生存への関与等，近年その多面的な役割が解明されつつある。
- ・外来構成因子：このようなまとめ方をしている成書はないが，植物体内にはウィルス，エンドファイト，偽遺伝子，トキソプラズマ，トランスポゾン，ボルバキア，マクロファージ等が存在し，生命反応を部分的に制御している（アランナ・コリン2016）。

世代交代すなわち遺伝を含む生命の営みは，生存する環境の影響を常に受けている。つまり，日々変化する物理的（光，温度，水等），化学的（農薬，天然物等）および生物的刺激は，各個体の形質発現や個体群動態に大きく関与している。別の言い方をすれば，生物はこれらの刺激に対

して表現形質を変化させることで，順化・順応，適応して淘汰され，結果として進化する。

そのことから，除草剤を処理した農業現場で残草する雑草を見つけたとき，抵抗性雑草と短絡的に捉えるのではなく，個体群レベルで，まず俯瞰的に捉えることが肝要である。

参考文献等

- アランナ・コリン（著）・矢野真千子（訳）2016. あなたの体は9割が細菌（微生物の生態系が崩れはじめた），河出書房新社。
- Darwin C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, London, pp.502.
⇒Website（原著）：<https://www.biodiversitylibrary.org/item/122307#page/4/mode/1up>
- 岩槻邦男・須原準平（訳）1999. メンデル 雑種植物の研究, 岩波文庫, pp.126.
- 松永俊男 2021. 『種の起源』の書名について, 人間文化研究 14, 333-349.
- Mendel G. 1866. Versuche über Pflanzen-Hybriden, Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn 4, S. 3-47.
⇒Website（原本）：<https://library.si.edu/digital-library/book/versucheberpfla00mend>
- 與語靖洋 2021a. 緒 (No.1) 「除草剤は植物体内をどのように振舞うか？」植調 55(6), 24-25.
- 與語靖洋 2021b. 緒 (No.3) 「植物はどのようにして除草剤に耐性を持つのか？」植調 55(9), 21-22.