アラビドプシス——植物のショウジョウバエ 内藤 哲*

アブラナ科の一年生植物であるアラビドプシスはゲノムサイズが小さく、世代時間も短いため高等植物における遺伝学的あるいは分子生物学的研究のためのモデル系として有利な性質を備えている。“植物のショウジョウバエ”とも呼ばれ、欧米を中心に古くから実験材料として用いられてきており、ここ数年は国内でもアラビドプシスを手にする研究者が増えてきた。しかしながら、アラビドプシスはいわゆる有用植物ではなく、高等植物における遺伝学的あるいは分子生物学的研究のためのモデル系としての意義を十分に認識しなければ、ただの雑草に過ぎない。だが、“役に立つ雑草⁽¹⁾”である。

大腸菌の系における分子生物学的研究の歴史を振り返ってみると、代謝経路の解明あるいは遺伝子発現の制御機構の解明において突然変異株の果たした役割がきわめて大きかったことに気づくであろう。アミノ酸要求性変異株が分離されればその変異株で欠損している酵素活性が生化学的に同定され、また遺伝子発現の制御に関する変異株が分離されれば試験管内の反応系でその性質が調べられるといった具合である。大腸菌を用いた系では、試験管内での生化学的研究と突然変異株を用いた遺伝学的研究とが、あたかも車の両輪のごとくに呼応し、補完し合って進められてきたといえてよからう。遺伝学的研究は生命現象の本質を考察するには優れているが、個々の反応を分子レベルで理解するのは困難である。試験管内の反応系は、逆に、分子機構の解析には適するが、試験管内の研究だけでは、はたしてそれが生体内の反応を忠実に反映しているものなのか否かを知るのは困難である。

高等植物の系を考えると、生理・生化学的研究では、それぞれの研究目的にかなった植物を材料として、光合成や二次代謝の研究などで多くの成果が上げられており、また近年では遺伝子発現の制御機構についても多くの研究がなされるようになった。これに対して、遺伝学的研究は大きく立ち後れていると言わざるを得ない。

遺伝学的研究は数と時間との闘いである。大腸菌の系では 10^{10} の細胞を容易に扱うことができ、しかも、世代時間は 30 分に満たず、翌日には結果を見ることができる。これに対して高等植物の系で突然変異株を分離しようとする、 10^4 の個体でも畑を 1 枚必要とし、しかも 1 年で 2 世代がせいぜいである。いわゆる有用植物を材料とする限り、遺伝学的研究のためには鋭い洞察力と並外れた忍耐力を必要とする。植物の遺伝学を志すものにとって、バーバラ・マクリントックほどの洞察力を持つと自認する勇氣は必要であるが、統計的には棄却域に落ちるであろうし、彼女の忍耐を温かく見守ってられる指導教官を探すのも困難であろう。突然変異株を中心に据えた実験系を考えると、やはり遺伝学的研究に適した実験材料を有効に利用するべきである。本稿で紹介するアラビドプシス (*Arabidopsis thaliana* [L.] Heynhold)*¹ は、高等植物における遺伝学的研究のためのモデル系として今世紀初頭から用いられている。1980 年代に入って分子生物学的研究手法が高等植物の系にも適用されるようになると、さらに多くの研究者の興味をひくこととなった。

遺伝学的実験材料としてのアラビドプシス⁽²⁾

アラビドプシスには多くのエコタイプ（原産地

*¹ アラビドプシスには“シロイヌナズナ”という立派な和名があるが、英語では属名をそのまま用いて“*Arabidopsis*”と呼ばれている（アクセントは“do”にある）。原著論文を見てそれとわかるよう、本稿でもアラビドプシスと呼ぶことにする。

* Satoshi NAITO, 東京大学遺伝子実験施設
Arabidopsis——A “*Drosophila* of Plant Kingdom”

図 1 ■ アラビドプシス

播種後 4 週間目のアラビドプシスの Col-0 株 (左) と La-er 株 (右) の外観。スケールバーは 10cm。

を異にする野生株) が知られているが、実験室で用いられている株はほとんどがコロンビア (Col-0) 株またはランズバーグ (La-er) 株^{*2}である (図 1)。これらの系統の株は生長しても草丈 30 cm 程度であり、1 cm² あたり 2~3 株まで密植しても種子を得ることができる。世代時間は短く、種子を蒔いて 5~6 週間で最初の次世代種子を採取することができ、採取した種子は 1 週間程度乾燥させれば吸水後 2~3 日で発芽する。したがって、1 年で 7 世代を重ねることができる。自花受粉性で、1 株から 10³~10⁴ の種子をとることができる。一方、交配実験のためには開花直前の長さ 2 mm 程度のつぼみを除雄する必要があり、多少の習熟を要する。栽培は容易で、白色光蛍光灯の下、土耕、水耕、ロックウールを用いた養液栽培、シャーレ内での寒天培地を用いた無菌栽培、いずれも容易である。

形態形成に関する変異株、植物ホルモンに関する変異株などすでに多くの突然変異株の蓄積があ

^{*2} La-er 株は Landsberg というエコタイプの株に *erecta* という突然変異を導入したものであるが、多くの遺伝学的実験で親株として使われており、野生型株として扱われることのほうがむしろ多い。

り、その多くは世界各地から集められた野生株とともに、アラビドプシス種子銀行に収められている。5 対の染色体を持ち、5 つの連鎖群に 100 を超える遺伝子座がマップされている⁽³⁾。

1. 突然変異の誘起

現在最も多く用いられている突然変異の誘起法は、吸水種子をアルキル化剤であるエチルメタンスルホン酸 (EMS) で処理するもので、突然変異誘起処理を行なった種子 (M1 種子) を播種して 1 世代生育させ、次世代 (M2 世代) の植物で目的とする突然変異株を分離するものである。この方法により、目的とする任意の遺伝子が——それが必須遺伝子でなければ——欠損した突然変異株が 2,000 株に 1 株の頻度で得られる。この 1/2,000 という頻度は、それ以上強く突然変異誘起処理を行なえば、おそらくは数千あるであろう必須遺伝子との二重変異 (すなわち致死) となってしまう、植物が回収できなくなることによる数字である。したがって、この 1/2,000 という頻度自体はアラビドプシスに固有のものというわけではない。

アラビドプシスで突然変異株を分離することの利点は、第一に植物体が小さいためにより多くの個体を容易に扱うことができることである。たとえば、野生型株が発芽できない条件下で、発芽できる突然変異株を分離するのであれば、1 枚のシャーレに 10,000 粒の M2 種子を蒔くことができ、子葉が展開する段階で選択するのであればシャーレ 1 枚当たり 1,000 株、4 葉期なら 200~500 株の M2 植物を扱うことができる。第二の、そしてより重要な利点は、遺伝子の重複が少ないことである。遺伝子が重複していると、そのうちの 1 つの遺伝子が欠損しても表現型となって現われない。アラビドプシスでは、多くの遺伝子が 1 コピーしかないと考えられている。

2. 遺伝生化学的研究

アラビドプシスを用いた遺伝生化学的研究例として第一に挙げるべきものは、Somerville と Ogren による光呼吸系の欠損変異株の研究である。

ら^(4,5)。植物は葉緑体のリブローズビスニリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ (RuBisCO) により炭酸固定を行なうが、この酵素はその名が示す通りカルボキシラーゼ活性とオキシゲナーゼ活性の両方を持つ。カルボキシラーゼ活性により CO₂ を固定するが、オキシゲナーゼ活性が働くと O₂ を取り込んで CO₂ と NH₃ を放出するいわゆる光呼吸を行なう。光呼吸反応は炭酸固定の面からはいわば無駄な反応であり、光呼吸反応を抑えることにより炭酸固定効率を高める工夫が古くからなされてきているが、実用化されたものはない。

RuBisCO のカルボキシラーゼ反応とオキシゲナーゼ反応は、現在の地球上の CO₂ 分圧 (約 320 ppm) では両方が起こるが、CO₂ 濃度を 1% 以上にするか、O₂ 濃度を 5% 以下にするとオキシゲナーゼ反応がほとんど起こらなくなり、光呼吸が抑えられる。Somerville と Ogren はこの点に着目し、1% CO₂ の存在下では生育できるが通常の大気条件下では生育できないアラビドプシス変異株を系統的に分離した^(4,5)。すなわち、M2 植物を 1% CO₂ を含む大気条件で栽培し、本葉が数枚出た段階で通常の大気条件に移す。およそ 1 週間後、葉が黄変した植物を選別し、再び 1% CO₂ に移して次世代種子を採取する。このようにして得た変異株について、欠損している酵素活性を同定したのである。彼らは、光呼吸に関与する酵素活性が欠損したために、光呼吸を行なう通常の大気条件下では中間代謝産物が蓄積し、結果として光合成を阻害するために葉の黄変をもたらしたと考えている。この考えの当否はともかくとして、突然変異株を用いた遺伝生化学的研究の有効性を示した研究として、また植物以外ですでに開発された技法の単なる応用ではない研究として特筆されるべきものといえよう。彼らの方法は、オオムギなどでの同様の研究に応用されている。

高等植物で分離された栄養要求性変異株はまだきわめて少ない。Last と Fink は、大腸菌で知られている性質を利用してアラビドプシスのトリプトファン要求性変異株を分離した⁽⁶⁾。大腸菌におけるトリプトファンの合成経路は図 2 のようにな

図 2 ■ トリプトファンの合成経路

コリスミン酸からトリプトファンに至る生合成経路を示す。各反応の左側に、対応する大腸菌の遺伝子を示す。アラビドプシスの *trp I-1* 変異株は図に示した反応に欠損が見いだされた。(Last と Fink⁽⁶⁾ をもとに作成)

っているが、アントラニル酸のアナログである 5-メチルアントラニル酸を野生型の大腸菌に与えると、毒性を持った 5-メチルトリプトファンが合成され、したがって野生型の大腸菌は 5-メチルアントラニル酸を含む培地では増殖できない。一方、アントラニル酸以降の合成経路に欠損を持つ大腸菌変異株は、5-メチルアントラニル酸を与えても 5-メチルトリプトファンが合成されない。Last と Fink は 5-メチルアントラニル酸と少量のトリプトファンを含む培地に M2 種子を蒔き、5-メチルアントラニル酸に耐性でトリプトファン要求性の変異株を分離し、得られた変異株 (*trp I-1*) で欠損している酵素活性を同定した⁽⁶⁾ (図 2)。

一般に、高等植物の代謝経路は生化学的に同定された素反応をつないでいくことによって組み立てられている。ここで紹介したような遺伝生化学的研究による裏付けが必要であろう。

分子生物学的実験材料としてのアラビドプシス⁽⁷⁾

アラビドプシスのゲノムサイズは半数体当たりおよそ 100,000 kb と見積られ、被子植物の中で最もゲノムサイズが小さい植物のひとつである。この大きさは大腸菌の 20 倍、パン酵母の 7 倍、シヨウジョウバエの約半分でしかなく、研究材料と

してよく用いられる他の高等植物に比べると1桁以上小さい。したがって、相同性さえ十分に高ければ、他の生物で取られたクローンをプローブとしてアラビドプシスのゲノムライブラリーから相同遺伝子を釣り上げるのは容易である。Clarke と Carbon の式で計算してみると、15 kb の長さの挿入 DNA 断片を持つライブラリーから目的とする遺伝子を 99% の確率で釣り上げるのに必要なライブラリーの大きさは 30,000 でしかない。このようなことから、他の植物でなんらかの cDNA クローンが得られれば、多くの場合アラビドプシスから核遺伝子のクローンが分離されている。植物を用いて分子生物学的研究を行なっている研究者にとって、自身の興味の対象植物がなんであれ、アラビドプシスからも遺伝子を釣り上げておくことはきわめてコストパフォーマンスの良い実験である。アラビドプシスで単離されている遺伝子については総説⁽⁸⁾を参照されたい。

クロモソームウォーキング

アラビドプシスはゲノムサイズが小さいのみならず、高度反復配列がきわめて少なく、大半の DNA 領域が単一もしくは少数コピーの DNA で占められていると考えられている。他の高等植物と比べると少数コピー配列と反復配列の比が逆転していると考えればよからう。このことから、アラビドプシスではクロモソームウォーキングによる遺伝子の単離が可能であると考えられている。ご承知の読者も多いとは思いますが、クロモソームウォーキングとは、すでに得られている核 DNA のクローンを出発点として、ゲノム DNA ライブラリーの中から順次、隣のクローンを分離してゆくことにより、目的とする DNA 領域をカバーするクローンを得る方法である。

新たになんらかの核遺伝子のクローンを得ようとするとき、多くの場合、生化学的手法が用いられる。生育条件あるいは組織によって発現の有無がはっきりしている遺伝子なら、片方の cDNA ライブラリーにあって他方ない cDNA クローンをスクリーニングする方法（ディファレンシャル・スクリーニング）、あるいは精製したタンバ

ク質の部分アミノ酸配列からプローブを合成する方法、抗体を用いてポリソームを分離する方法などがよく行なわれる。こうした方法は、しかしながら、発現量がきわめて少ない遺伝子や遺伝子産物を同定できない遺伝子については適用が困難である。クロモソームウォーキングによれば、なんらかの表現型を示す突然変異株さえあればその遺伝子を単離することが原理的に可能である。すなわち、突然変異を遺伝的地図上で正確にマップし、その近くですでに分離されている核 DNA クローンを出発点としてクロモソームウォーキングを行なうのである。

クロモソームウォーキングを行なうためには、目的とする遺伝子の近くにすでに核 DNA のクローンが得られていなくてはならない。そのためにいくつかの研究室で、RFLP（制限酵素切断断片長多型）クローンの分離が行なわれている。アラビドプシスには多くのエコタイプがあることはすでに述べた。一般に、異なるエコタイプの間では塩基配列レベルで置換、欠失、挿入などがあり（遺伝的多型）、電気泳動でのタンパク質（酵素）の移動度や、制限酵素で切断したときの DNA 断片の長さが異なる（RFLP）ことがある。RFLP を持つクローンは各エコタイプの染色体 DNA を制限酵素で切断して電気泳動し、ランダムに選んだ核 DNA のクローンをプローブとしてサザンハイブリダイゼーションを行ない、エコタイプによって異なったハイブリダイゼーションパターンを与えるクローンを見つけたことによって得られる。こうした遺伝的多型と突然変異とは、現象に対する視点が異なるだけで、塩基配列の違いという点ではまったく同じである。突然変異では目視観察による形態などの違いや抽出液の酵素活性の違いなどの表現型によって遺伝的にマップするが、RFLP ではオートラジオグラムのパターンが表現型に対応するわけで、共優性のマーカーとして遺伝的地図上にマップすることができる。クロモソームウォーキングを行なうためには、目的とする遺伝子の近くにマップされた RFLP クローンがなくてはならず、したがって遺伝的地図上にマップされた RFLP クローンの数は多ければ

多いほどよい。すでに2つの研究グループから200を超える RFLP クローンのマッピングが報告されている^(9,10)。

RFLP クローンを出発点として順次隣のクローンをゲノムライブラリーから探し出すとき、ライブラリーの個々のクローンの挿入 DNA 断片の長さが長いほどより速く目的とする遺伝子に到達できることになる。λファージをベクターとしたライブラリーでは10 kb、コスミドベクターでも30 kb 程度の挿入 DNA 断片しかないが、YAC (酵母人工染色体) ライブラリーでは100~300 kb の DNA をクローン化することができる。YAC ライブラリーを用いれば、クロモソームウォーキングのステップ数を減らすことができるのみならず、隣のクローンを探すためのスクリーニングも2,000~3,000 クローンを調べればよいことになる。実際に、すでに2つのグループから YAC ライブラリーの構築が報告されている^(11,12)。

コスミドライブラリーにしても YAC ライブラリーにしても、あらかじめ隣合うクローンを同定して整列させ、遺伝的地図と対応させてあれば、目的とする遺伝子の変異を遺伝的にマップするだけでその遺伝子近傍のクローンを手にすることができる。このような整列させたライブラリー (コンティグ) は線虫で最初に手掛けられている⁽¹³⁾。アラビドプシスでは、コスミドライブラリーを4塩基認識の制限酵素による切断パターンを基にコンピュータで整列させる作業が精力的に進められており、YAC ライブラリーについても情報の集約が図られている。コスミドライブラリーでは、すでにゲノム全体の70~80%の領域がコンティグでカバーされている。

すでにいくつかの遺伝子についてクロモソームウォーキングが行なわれており、目的とする遺伝子に到達できたという口頭発表もあるが、報文になったものはない。アラビドプシスはゲノムサイズが小さく反復配列も少ないので、高等植物の中ではクロモソームウォーキングが実用上可能なほとんど唯一の材料であろう。しかしながら、ショウジョウバエのように多糸染色体を利用した染色体地図あるいは染色体の逆位や欠失変異の豊富な

コレクションがあるわけではなく、少なくとも現時点では、クロモソームウォーキングを行なうにはかなりの労力を要する。アラビドプシスにおけるクロモソームウォーキングの実際については総説⁽¹⁴⁾を参照されたい。

遺伝子のタギング

生化学的方法によらない遺伝子の単離法としては、クロモソームウォーキングの他に、トランスポゾンもしくは T-DNA の挿入によってひき起こされた突然変異を利用する方法がある。トランスポゾンや T-DNA がなんらかの遺伝子に挿入され、その遺伝子が活性を失うことによって表現型が現われれば、トランスポゾンなり T-DNA なりをプローブとしてその周りのゲノム DNA を釣り上げることにより遺伝子を単離することができる。いわゆる逆 PCR 法を用いれば既知の DNA 領域に隣接する未知の DNA をクローン化することは容易である。

トランスポゾンを利用したタギングによる遺伝子の単離は、トウモロコシやキンギョソウで多くの成果を挙げているが、アラビドプシスではレトロトランスポゾンが見いだされているものの、内在性トランスポゾンによる挿入変異の報告はない。ショウジョウバエのトランスポゾンである P 因子はアラビドプシスに導入しても動かなかったが、トウモロコシの Ac/Ds の系はアラビドプシスでも機能することが示され⁽¹⁵⁾、これを利用した挿入変異の分離が進められている。

アラビドプシスで遺伝子タギングを行なうことの利点は、突然変異誘起の場合と同じく多数の個体を容易に扱えることと、重複遺伝子が少ないことがあるが、これに加えて、ゲノムサイズが小さいことが大きな利点となる。トランスポゾンによるものであれ、T-DNA によるものであれ、挿入変異によってタギングしようとするとき、アラビドプシスのゲノムサイズが小さく反復配列が少ないことは“無駄打ち”が少なく済むことを意味する。他の高等植物でゲノムの大半を占める反復配列に生じた挿入は興味の対象となることは少ないであろうから、こうした挿入は無駄打ちとなっ

図 3 ■ トランスジェニック・アラビドプシスの作出
無菌栽培した根へのアグロバクテリウム感染によるトランスジェニック・アラビドプシスの作出経過を示す。根の切片にアグロバクテリウムを感染させ(A), 10 日後には感染部位から遺伝子導入のマーカ―とした抗生物質(ここではハイグロマイシン)に耐性となったカルスが現われる(B)。感染してからおよそ 1 か月でトランスジェニック・アラビドプシスが再生してくる(C)。この後、再生した小植物(シュート)を切り取り、発根させる。(本図は東京大学遺伝子実験施設塚谷裕一氏による)

てしまう。化学的突然変異誘起法では、あらかじめ“無駄打ち”を見越してより強く変異誘起処理を行なえばよいわけで、実用上ぎりぎりのところまで強く処理する条件が経験的に見つけだされている。これに対して、挿入変異株の作出では、染色体上に何箇所かの挿入を起こさせるかを制御することは、少なくとも現状では困難である。

一次近似として、染色体への挿入事象がまったくランダムに起こるとすると、目的とする遺伝子の領域がゲノム全体に占める割合で、スクリーニングすべき挿入(変異)株の数が決まることになる。目的とする遺伝子が 5 kb の大きさを持つのなら、 $5 \text{ kb}/100,000 \text{ kb} = 1/20,000$ の頻度で目的とする遺伝子に挿入が起こることになる。トランスポゾンも T-DNA も、機能している遺伝子領域に挿入されることが多いといわれており、実際にはこれより高い頻度で挿入変異株が得られると期待されるが、いずれにしても、化学的突然変異に比べてはるかに多数の株を扱う覚悟が必要である。特定の遺伝子にねらいを定めた挿入変異株の分離よりも、すでに化学的突然変異誘起によって

報告されている(点)突然変異株と同様の表現型を持った挿入変異株を目視スクリーニングによって探し出そうとしているのが現状である。葉や花の形態など目視観察で検出できる(点)突然変異はすでに数十が報告されており、探し出すべき挿入変異がこうした遺伝子のどれでもよいのであれば、スクリーニングすべき挿入(変異)株の数は 20,000 の数十分の一、すなわち数百株となる。

アラビドプシスではまだトランスポズンを用いたタギングによる遺伝子単離の報告はないが、T-DNA を用いたタギングでの遺伝子の単離についてはいくつか報告されている^(16~19)。

トランスジェニック・アラビドプシス

1. 遺伝子導入

トランスジェニック・アラビドプシスの作出は長らく困難であるとされていたが、1986 年になってようやくアグロバクテリウムの Ti プラスミドを用いた遺伝子導入法および形質転換カルスからの植物体の再生、すなわちトランスジェニッ

ク・アラビドプシスの作出法が一応の確立を見た⁽²⁰⁾。当時の方法は無菌植物の葉切片にアグロバクテリウムを感染させる方法であるが、タバコやペチュニアなどのナス科植物に比べて頻度が低く、また感染させてから植物体が再生するまでに半年以上を要した。その後、数々の改良がなされ、実験室で多用されている系統以外のエコタイプを用いる方法や Ri プラスミドを利用する方法などが飛び交った。現在最もよく行なわれている方法は、無菌的に生育させたアラビドプシスの根の切片に Ti プラスミドを用いて遺伝子導入する⁽²¹⁾もので、タバコやペチュニアに比べても遜色ない頻度と時間でトランスジェニック・アラビドプシスを得ることができる(図 3)。

ところで、先に述べた T-DNA タギングによる遺伝子の単離は、1 例を除いてここで述べた遺伝子導入法によるものではない⁽¹⁶⁻¹⁸⁾。外植片へのアグロバクテリウム感染によるトランスジェニック・アラビドプシスの作出では、組織培養を経るためにどうしても染色体に異常を持つ株(体細胞変異株)が多く得られてしまい、なんらかの表現型を示すトランスジェニック・アラビドプシスが得られても、T-DNA の挿入による変異なのか体細胞変異によるものかを遺伝的に区別しなければならず、挿入変異株の検出を困難にしている。Feldmann らは、吸水種子へのアグロバクテリウム感染により、組織培養を経ないトランスジェニック・アラビドプシスの作出を報告した⁽²²⁾。彼らは、この方法で得たトランスジェニック・アラビドプシスを用いて T-DNA タギングを行なっているが、残念ながら彼らの方法は他の研究グループによる再現性に乏しい。

単子葉植物を含めて多くの植物でトランスジェニック植物が作出できるようになり、遺伝子発現の制御機構の研究のためにトランスジェニック植物は、なくてはならないものとなった。興味ある遺伝子の 5' 領域を適当なレポーター遺伝子につないでトランスジェニック植物での発現を解析する研究はまさに花盛りといったところであり、実際に多くの成果が上げられている。すでにトランスジェニック植物で発現したというだけで評価す

べき時期は過ぎ、これからはトランスジェニック植物を用いた研究に対してより強い目的意識が要求されるようになるであろう

2. トランスジェニック・アラビドプシスを用いた遺伝学

すでに述べたように、アラビドプシスを用いることの最大の利点は突然変異株を用いた遺伝学的研究が容易に行なえることにある。アラビドプシスでは多くの突然変異株の蓄積があるので、遺伝子導入した遺伝子(トランスジーン)の発現を面白そうな突然変異株のバックグラウンドの中で調べることができる。すなわち、野生型株に遺伝子導入を行なって得られたトランスジェニック・アラビドプシスと既知の突然変異株との人工交配を行ない、F₂ 世代でトランスジーンについてもまた突然変異についても共にホモ接合体となった株を選別してトランスジーンが発現を解析するのである。アラビドプシスは 1 世代が 1 か月余りであるので、こうした交配による株の作出は 3 か月程度で済む。また、野生型株と突然変異株とに平行して遺伝子導入を行なおうとすると、いわゆる位置効果(position effect)のため多数のトランスジェニック植物での発現を調べて平均する必要があるが、交配による場合はそのような心配はないと思われる。

アラビドプシスでは突然変異株の分離のための方法論が確立しているので、トランスジェニック・アラビドプシスを親株として新たな突然変異株を分離することが可能である。形態形成に関する変異株については今のところトランスジェニック植物を親株とする利点は少ないが、遺伝子発現制御に関する変異株を分離しようとするのであれば、変異株の分離に適したレポーター遺伝子の利用をはじめ、用いる遺伝子が必ずしもアラビドプシス由来のものである必要がない、すなわちヘテロな系が使えることなど、実験系の設計に様々な工夫を凝らすことができる。

トランスジェニック・アラビドプシスを用いた遺伝学的研究はこれから発展させねばならない研究方策であり、現状ではまだ実験系の模索段階に

ある。遺伝子発現の制御の研究は、遺伝子の 5' 領域の DNA に欠失や置換を導入してその効果を調べることによるシス因子の同定と、ゲルシフトアッセイによるトランス因子の検出に大きく頼っている。実際に、こうした研究方策により大きな成果が上げられており、これから進めていかななくてはならないのは確かである。しかしながら、遺伝子発現の組織特異性、環境要因応答性など、おそらくはそれぞれに複雑なネットワークを形成しているであろう遺伝子発現の制御機構を、こうした試験管内の研究だけで明らかにしようと考えるのには無理があろう。なんらかの相補的な、いわばもう一つの車輪となるべき研究方策との両立が必要である。トランスジェニック・アラビドプシスを用いた遺伝学的研究はまさにそのような研究方策となるものと思う。

*

アラビドプシスは、高等植物における遺伝学的あるいは分子生物学的研究のためのモデル系として重要な実験材料であることに間違いはないが、これまでに得られた突然変異株を見ても、形態の変異に関するものが多い反面、アミノ酸要求性変異株はトリプトファン要求性変異株⁽⁶⁾のみであり、まだまだ多くの変異株、特に生化学的解析に堪える変異株の蓄積が必要である。大腸菌の系がここまで発展し成功を収めた（これから多くの成功をもたらすであろう）ことには、その研究の初期の段階で F 因子や λ ファージが発見され、多くの研究者の興味をひきつけたことがある。アラビドプシスの分子生物学はこれから開花すべき分野であり、より多くの研究者の参加を必要としている。

かつてバーバラ・マクリントックがミズーリ大学コロンビア校にいたときに使っていた小部屋は、いま、アラビドプシスの栽培に使われているという。

本稿作成にあたり、東京大学遺伝子実験施設米田好文氏に助言をいただいた。この場を借りて感謝したい。

文献

- 1) E. M. Meyerowitz : *Cell*, 56, 263 (1989).

- 2) M. A. Estelle & C. R. Somerville : *Trends Genet.*, 2, 89 (1986).
- 3) M. Koornneef : in "Genetic Maps", ed. by S. J. O'Brien, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, 1990, p. 6. 94.
- 4) C. R. Somerville & W. L. Ogren : *Nature*, 280, 833 (1979).
- 5) C. R. Somerville & W. L. Ogren : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 80, 1290 (1983).
- 6) R. L. Last & G. R. Fink : *Science*, 240, 305 (1988).
- 7) E. M. Meyerowitz & R. E. Pruitt : *Science*, 229, 1214 (1985).
- 8) 米田好文 : 蛋白質 核酸 酵素, 36, 1532 (1991).
- 9) C. Chang, J. L. Bowman, A. W. DeJohn, E. S. Lander & E. M. Meyerowitz : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85, 6856 (1988).
- 10) H.-G. Nam, J. Giraudat, B. den Boer, F. Moonan, W. D. B. Loos, B. M. Hauge & H. M. Goodman : *Plant Cell*, 1, 699 (1989).
- 11) E. R. Ward & G. C. Jen : *Plant Mol. Biol.*, 14, 561 (1990).
- 12) E. Grill & C. Somerville : *Mol. Gen. Genet.*, 226, 484 (1991).
- 13) A. Coulson, J. Sulston, S. Brenner & J. Karn : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 83, 7821 (1986).
- 14) 荒木 崇, 米田好文 : 組織培養, 17, 72 (1991).
- 15) M. A. Van Sluys, J. Tempe & N. Fedoroff : *EMBO J.*, 6, 3881 (1987).
- 16) K. A. Feldmann, M. D. Marks, M. L. Christianson & R. S. Quatrano : *Science*, 243, 1351 (1989).
- 17) P. L. Herman & M. D. Marks : *Plant Cell*, 1, 1051 (1989).
- 18) M. F. Yanofsky, H. Ma, J. L. Bowman, G. N. Drews, K. A. Feldmann & E. M. Meyerowitz : *Nature*, 346, 35 (1990).
- 19) C. Koncz, R. Meyerhofer, Z. Koncz-Kalman, C. Nawrath, B. Reiss, G. P. Redei & J. Schell : *EMBO J.*, 9, 1337 (1990).
- 20) A. M. Lloyd, A. R. Barnason, S. G. Rogers, M. C. Byrne, R. T. Fraley & R. B. Horsch : *Science*, 234, 464 (1986).
- 21) D. Valvekens, M. Van Montagu & M. Van Lijsebettens : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85, 5536 (1988).
- 22) K. A. Feldmann & M. D. Marks : *Mol. Gen. Genet.*, 208, 1 (1987).

教官公募

愛知教育大学教育学部助手

愛知教育大学では、総合科学課程（生命科学領域）の助手を公募中です。分子生物学的手法を用いて遺伝子に関する研究を進めている30歳未満の方を求めています。応募の締め切りは本年10月26日（土）です。詳細に関しては下記にお問い合わせ下さい。

〒448 刈谷市井ヶ谷町広沢1 愛知教育大学
人事課, 人事係 Tel. 0566-36-3111 (内 226)