

遺伝子で探る植物の形の進化

長谷部光泰

岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所助教授

生物の形態形成と遺伝子

多細胞生物には後生動物と緑色植物という2つの大きな群が含まれていますが、それぞれは単細胞の祖先から独自に進化して現在にいたっています。後生動物は胎内にある胚の段階で、成体とはほぼ同じ器官を形成して相似形で成長するのに対し、緑色植物の胚は成体と大きく異なり、成長の段階で成体特有の新しい器官が形成されるようになっていきます。植物は動けないので、成長過程における気候などの外部環境の変動にあわせて、器官形成を臨機応変に変化させることが必要であり、このように後生動物とは異なった発生様式を

採用しているのだと考えられています。

動物での発生のメカニズムと進化については明らかになりつつありますが、植物については今のところブラックボックスが少なくありません。そこで、私たちは植物での発生のプロセスと、進化を調べています。

生物の進化は遺伝子系の進化です。例えば、図1に示すように、単純化して遺伝子が1、2、3、4とあった場合、遺伝子は系として働いているので遺伝子1が遺伝子2を制御し、さらに遺伝子2が遺伝子3を制御し、最終的にカラスを形成するようになります。同じような遺伝子が系をかえて、例えば遺伝子3がないときには魚になったり、遺伝子4が加わって

別の経路を通った遺伝子が働くとカメになるというようなことが起こっていると予想され、このような遺伝子系の変化が、生物の進化だと考えられています。もちろん、実際の遺伝子系はより複雑であるに違いありません。

このように、生物の

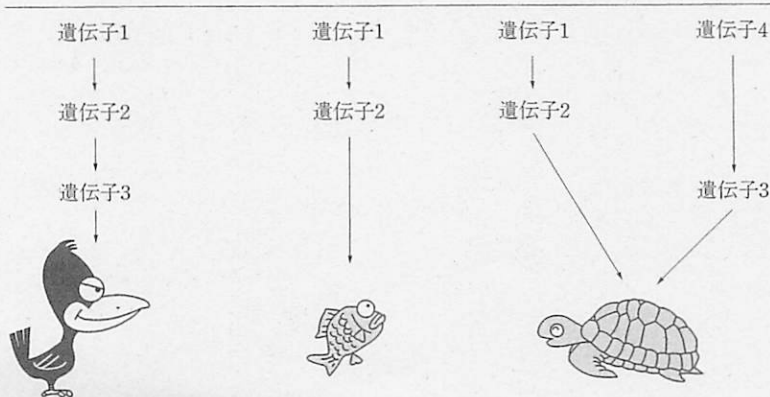


図1 生物の進化は遺伝子系の進化

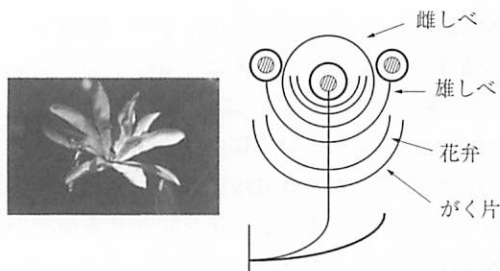


図2 花は被子植物の生殖器官

形は一連の遺伝子系によって形成されていることから、形の進化と多様性を探るためには、形をつくっている遺伝子、すなわち形態形成遺伝子の進化の多様性を探ることが必要です。ここでは、植物の形のなかから花の進化を中心に、どのような遺伝子の変化で花形態が進化したのかについて説明することにします。

花の進化と形態

さて、植物の生殖器官である被子植物の花は、一番外側のがく片、その内側の花弁、雄しべ、雌しべという4種類の器官からできています(図2)。そして、雄しべと雌しべのなかで減数分裂により生殖細胞が形成されます(図2の斜線をひいた丸)。被子植物の場合、雌しべのなかの生殖細胞は、合計7重のおおいで包まれていることになります。

シダ類のように花の咲かない、より原始的な植物では、がく片や花弁に相当する花器官はありませんが、生殖細胞は存在します。それは葉の裏にある孢子嚢と呼ばれる1重の袋におおわれ、葉の裏にむきだしについていま

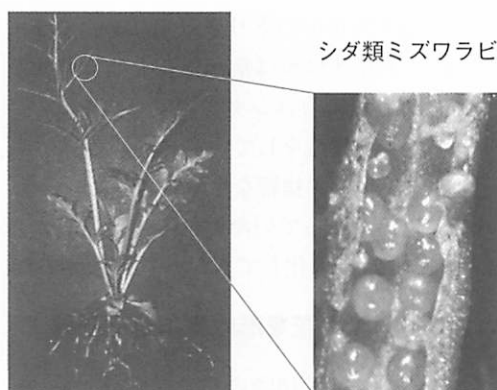


図3 花の咲かない植物もある

す(図3)。

陸上植物の進化は陸上環境への適応の過程であり、1重の孢子嚢だけで包まれていた生殖細胞が、雌しべ(心皮)などの花器官で包まれることによって乾燥に強くなったことや、色鮮やかな花弁、がく片を形成することによって花粉媒介昆虫との共進化が可能になったことが、現在の被子植物の繁栄を導いた大きな要因です。したがって、花器官の進化を解明することは、植物形態進化の研究のもっとも重要な課題のひとつです。

被子植物とシダ類の共通の祖先を化石で辿

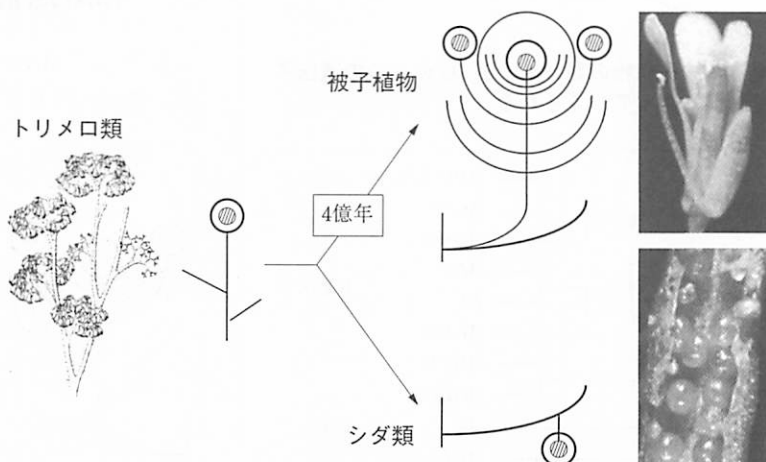


図4 花は花のない植物から進化した

ると、約4億年前のトリメロ類にあたります(図4)。トリメロ類は葉が進化しておらず茎だけで、生殖細胞はシダ類のように1重の袋でおおわれた構造をしています。したがって、現在の被子植物の複雑な生殖器官である花は、トリメロ類がもっていた単純な生殖器官から4億年をかけて進化してきたと考えられます。

被子植物の花を形成する遺伝子群

ところで、被子植物の花の形成は、A、B、Cの3種類の遺伝子群によって規定されていることが明らかになっています(図5)。A遺伝子だけが働くのがく片が、A遺伝子とB遺伝子が働くのが花弁が、B遺伝子とC遺伝子が働くのが雄しべが、C遺伝子だけが働くのが雌しべができます。花の形態形成に、これらの遺伝子群がかかわってきました。

花を形づくるABC遺伝子のほとんどは、

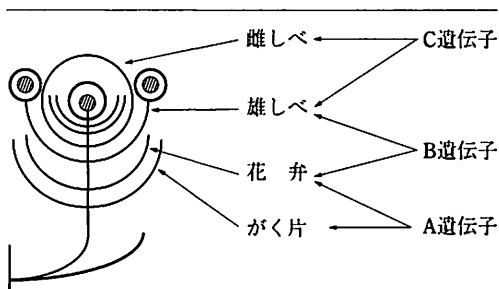


図5 被子植物の花はA、B、Cの3つの遺伝子群によってつくられる

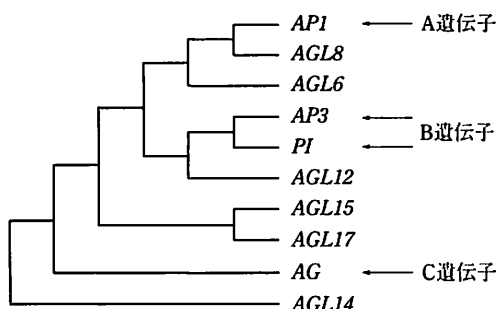


図6 被子植物 MADS 遺伝子は約10グループある

MADS 遺伝子と呼ばれる遺伝子で、MADS とは最初に発見された4種類の遺伝子の頭文字に由来しています。これらの遺伝子は、MADS ボックスという保存的な領域をもつ転写調節因子です。MADS 遺伝子は動物や菌類でも知られていますが、花を咲かせる植物の MADS 遺伝子には MADS ボックスに加えて、K ボックスという動物や菌類にはない配列があります。

そして、被子植物の MADS 遺伝子は約10グループに分類されます。シロイヌナズナという被子植物から報告されている MADS 遺伝子の系統樹を図6に示します。API は A 遺伝子、AP3、PI は B 遺伝子、AG は C 遺伝子に相当しますが、そのほかにも花の形成にかかわる遺伝子がいくつか存在していることが知られています。これら10種類の MADS 遺伝子の発現部位は、それぞれ異なっています(図7)。図7では、各遺伝子が発現している場所を右側に示した棒で示してあります。例えば、A 遺伝子のがく片だけ、B 遺伝子は花弁と雄しべ、C 遺伝子は雌しべで発現し、それらの器官の分化にかかわっています。

花の咲かない植物に MADS 遺伝子は存在するか

動物にも MADS 遺伝子は存在していますが、植物のそれとは違います。では、花をつ

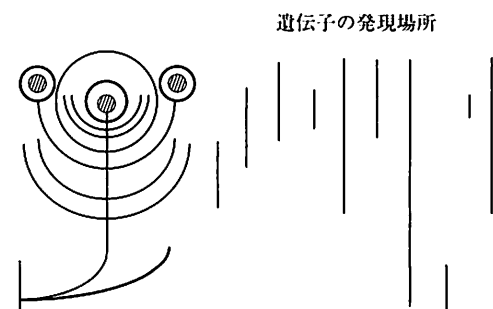


図7 被子植物 MADS 遺伝子は役割分担している

ける植物型の MADS 遺伝子は、花の咲かない植物にも存在しているのでしょうか。

私どもは、シダ類のなかで世代時間が短く、新しいモデル植物として着目されているリチャードミズワラビで調べてみました。いろいろな手法を用い、随分苦労しましたが、1年ほどでようやく単離に成功しました。シダ類にも MADS 遺伝子が存在していることがわかり、それらを CMADS 遺伝子(リチャードミズワラビの属名 *Ceratopteris* の頭文字の C と MADS をつけた名前)と名づけました。この遺伝子にも、被子植物と同じ MADS と K ボックスがありました。花の咲かない植物にも、花の咲く植物で花をつくるもとになる遺伝子が存在することは驚きです。

そして、いくつか単離できたシダ類 MADS 遺伝子を分類すると3グループとなります(図8)。世界中でいくつかのグループが同じような研究を進め、同じ結果が得られています、現在のところ3グループしか存在していない可能性が高いようです。被子植物は10グループあったので、シダ類の MADS 遺伝子のグループ数は被子植物より少ないことがわかりま

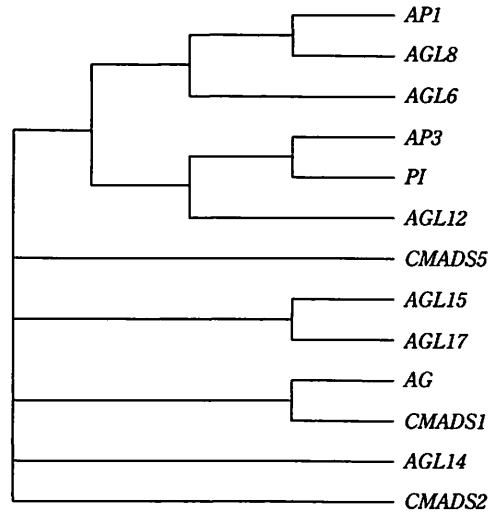


図8 シダ類 MADS 遺伝子は3グループしかなさそう

した。

シダ類での MADS 遺伝子の役割分担

被子植物では、MADS 遺伝子は役割を分担しており、特定の器官の形成にかかわっていましたが、シダ類ではどうでしょうか。シダ類の茎の先端や、若いわらび巻き、広がった

葉、根、前葉体などで CMADS1 ~ 4 の発現様式を調べたところ、予想に反して、どれも似たような発現様式が認められました。栄養器官である根や茎、生殖器官である孢子葉や孢子嚢、生殖細胞になる前の細胞などで、どの遺伝子も同じように発現していたのです。このことは、遺伝子によって発現場所が異なる被子植物の場合と大

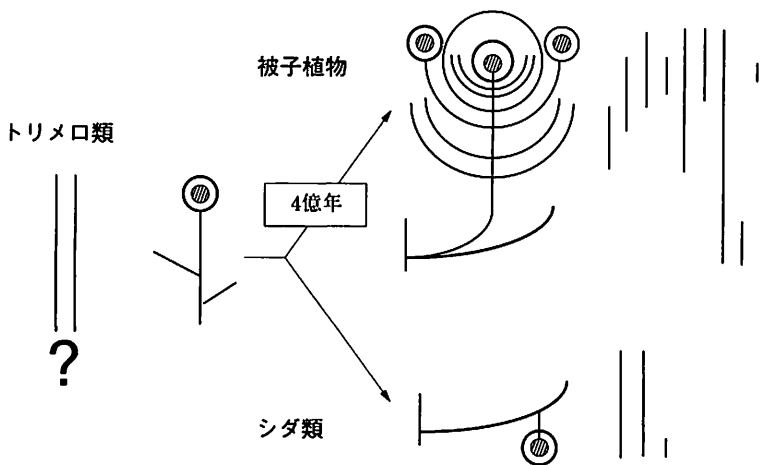


図9 シダ類 MADS 遺伝子は被子植物よりグループが少なく、役割分担していない

大きく違っています。ただし、シダ類 MADS 遺伝子のうち、1グループは例外で、前葉体に特異的に発現していました。

以上をまとめると図9のようになります。被子植物の MADS 遺伝子は10個あまりあり、役割分担をして、器官特異的に発現しているものが多いのに対し、シダ類は3グループのうちひとつは前葉体にだけ発現していますが、ほかの2グループは体中のいろいろなところ

で発現しており、役割分担していないようです。このことから、次のようなシナリオが描けます。すなわち、シダ類と似たような単純な器官をもっていたトリメロ類は、少数の MADS 遺伝子をもっており、それらはシダ類にみられるように、体中のいろいろな部分で似たように発現し、役割分担をしていなかったのではないのでしょうか。4億年の進化の過程で MADS 遺伝子の数がふえることにより、ふえて余った遺伝子が、それまで発現しなかった特定の部位で発現するようになり、さらに新しい機能を身につけ、花器官を進化させたのではないのでしょうか。

裸子植物での MADS 遺伝子の役割分担

花の進化は、MADS 遺伝子の数の増加と役割分担によって起きたのではないかという仮説を補強するために、シダ類と被子植物の間に進化した裸子植物の MADS 遺伝子を調べてみました。シダ類の生殖細胞は1重の袋でおわれていますが、裸子植物ではさらにもう1重の器官がふえています。しかし、被子植物よりはずっと単純な構造をしています。千葉大学の伊藤元己助教授との共同研究から、裸子植物は被子植物と同じ程度のグループ数

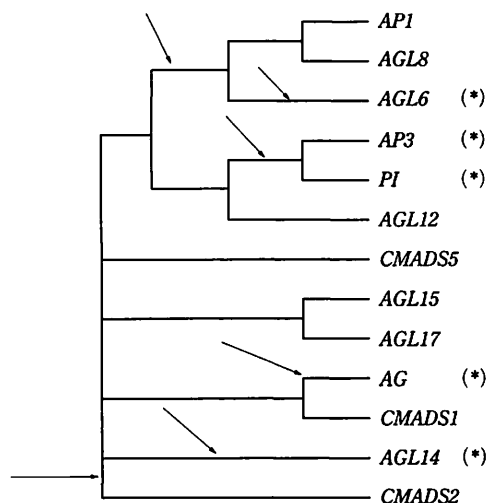


図10 裸子植物と被子植物の MADS 遺伝子グループはほとんど共通

の MADS 遺伝子をもっていることが明らかになりました。図10は、被子植物、裸子植物、シダ類の MADS 遺伝子の系統樹を模式化したもので、矢印をつけた部分で、裸子植物 MADS 遺伝子が分岐します。*印をつけた被子植物 MADS 遺伝子グループは、裸子植物の段階ですでに存

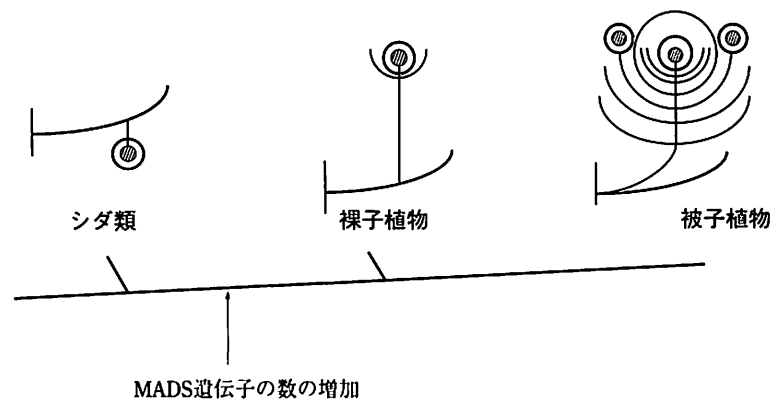


図11 シダ類から裸子植物が進化する段階で遺伝子重複により MADS 遺伝子の数がふえた

在していたことがわかります。このことは、私たちの仮説と一致しています。遺伝子重複によって遺伝子の数がふえ、それとともに花が進化してきた可能性が高くなりました(図11)。

しかし、なぜ裸子植物に花が咲かないのかが疑問です。その理由として2つの可能性が

考えられます。まず、これまで裸子植物からは、A 遺伝子に相当する API 遺伝子グループが見つかっていないということです。A 遺伝子は、被子植物のがく片や花弁をつくっている、すなわち裸子植物にない部分を形成する遺伝子なので、この可能性はおおいにあるといえます。ただ、遺伝子が「ない」ということを証明するには、裸子植物の遺伝子全部を調べなければわからないことなので、かなり時間がかかりそうです。

もうひとつの可能性として、裸子植物では MADS 遺伝子の数はふえているものの、機能分化(役割分担)していないのではないかと考えられています。これは、これまで調べた裸子植物 MADS 遺伝子が、シダ類のように、どれも同じような場所で発現していたからです。そのことから、シダ類から裸子植物、被子植物へ進化していく過程で MADS 遺伝子の数がふえ、裸子植物から被子植物の段階で役割分担が起きた結果、複雑な生殖器官の花ができたのではないかと仮説が考えられます(図12)。

なぜ、数の増加と役割分担は起きたのか

では、役割分担と数の増加は、なぜ起きた

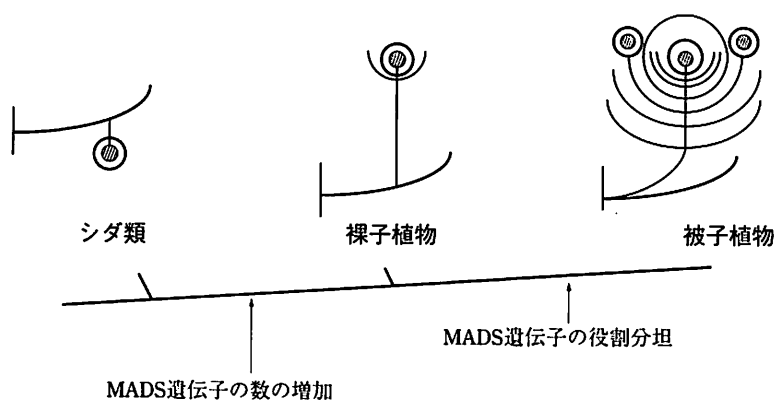


図12 シダ類から裸子植物が進化する段階で遺伝子重複により MADS 遺伝子の数がふえた

のでしょうか。数の増加は遺伝子重複によって引き起こされたと考えられます。一方、MADS 遺伝子の役割分担はどのように起きたのでしょうか。遺伝子が特定の場所で発現するようになるということは、その遺伝子を制御している遺伝子に変化が起こった可能性が高いと考えられます。そこで、被子植物において MADS 遺伝子の発現を制御している調節遺伝子を調べてみました。

LEAFY 遺伝子に突然変異が起きて壊れると、がく片も花弁、雄しべも雌しべもなくなり葉だけになって花が形成されません。この LEAFY 遺伝子は MADS 遺伝子を誘導する働きをしています。つまり、LEAFY 遺伝子が MADS 遺伝子に「働け！」と叫んでいるので花が形成されるわけです。そのことから、裸子植物では LEAFY 遺伝子の働き方が、被子植物と異なっているのではないかと予測されます。ところが、LEAFY 遺伝子の相同遺伝子を裸子植物から単離してアミノ酸配列を比較したところ、被子植物のものによく似ていました。さらに、裸子植物の LEAFY 遺伝子を被子植物のシロイヌナズナに遺伝子導入する実験からも、裸子植物と被子植物の LEAFY 遺伝子の機能の類似性が示唆されています。

シロイヌナズナで、シロイヌナズナの LEAFY 遺伝子を過剰発現させると、花序から花への転換が促進され、花序の先端に1個だけ花をつけます。裸子植物の LEAFY 遺伝子をシロイヌナズナに導入しても、基本的には同じ結果が得られました。

私たちは、LEAFY 遺伝子という MADS 遺伝子を支配する遺伝子が進化することによって花の進化が起こったと考えていたのですが、LEAFY 遺伝子の MADS 遺伝子を誘導するという機能は、裸子植物でも被子植物でも同じ、すなわち裸子植物の段階ですでに進化していたのではないかと推定されるわけです。

MADS 遺伝子の機能分化と花の形態形成

被子植物では、花の原基で LEAFY 遺伝子が働いて、そこからがく片、花弁、雄しべ、雌しべをつくれという指令をだしています。また、雌しべのなかにあって、将来、種子になる胚珠という組織でも発現しています。花の咲く植物では、LEAFY 遺伝子は花器官とともに胚珠をつくる働きに関与しているようです。一方、裸子植物 LEAFY 遺伝子は、胚珠で発現していますが、がく片も花弁もない

め、これらの部分では働きようがありません。裸子植物のほうが原始的なので、もともと胚珠をつくる働きをしていた LEAFY 遺伝子の働く部位が、外側に広がったのではないかと考えられます。雌しべのなかで働いていたものが、雄しべやがくや花弁をつくるような働きを得たわけです。

以上をまとめます(図13)。MADS 遺伝子の数の増加はシダ類から裸子植物の段階で起こり、裸子植物から被子植物の段階で MADS 遺伝子の役割分担が起こったようです。MADS 遺伝子を制御しているのは LEAFY 遺伝子です。裸子植物の LEAFY 遺伝子を被子植物に導入しても同じように働くことから、裸子植物から被子植物の進化の段階で LEAFY 遺伝子が進化したわけではありません。LEAFY 遺伝子の発現している部位は、裸子植物では胚珠だけで、被子植物では胚珠と4つの花器官です。裸子植物の遺伝子を導入すると4つの花器官でも働くことから、LEAFY 遺伝子の発現部位を胚珠だけの状態から4つの花器官へと拡張させるような働きをする、さらなる元締め遺伝子の存在が予想されます。それが LEAFY 遺伝子の発現場所をかえることによって、さらに下流の MADS 遺伝子が働

かされて役割分担をして、複雑な花ができたのではないかと推定されます。

この研究はまだ続いています。ひとつの疑問点は、どうして LEAFY 遺伝子の発現部位が拡張したのかということです。もともと胚珠でしか発現していなかった LEAFY 遺伝子が、胚珠の外側の

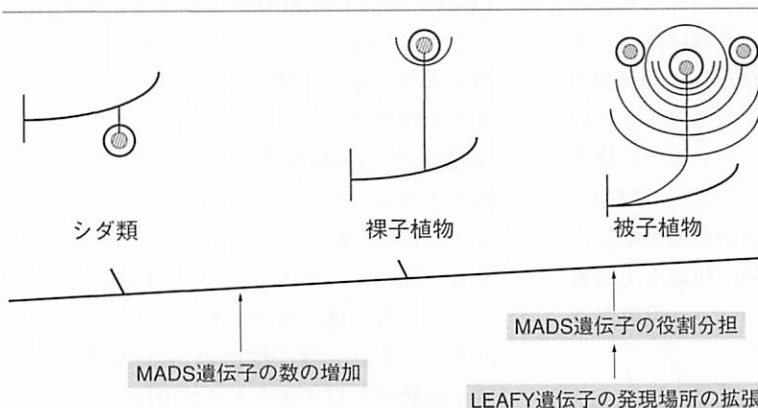


図13 LEAFY 遺伝子の発現場所の拡張が MADS 遺伝子の新規採用(役割分担)を引き起こした?

器官で発現するようになったことは、LEAFY 遺伝子を制御している遺伝子を探索するというアプローチで解決できるはずですが。

一方、シダ類ではMADS 遺伝子の数が少なく役割分担をしていませんでしたが、植物体の細胞分裂をしているところで、どこでも同じように発現しています。いったい何をしているのでしょうか。現在、花をつくっている遺伝子が、昔は何をしていたのかが疑問です。

ところが、シダ類では分子生物学的な実験は容易ではありません。例えば、遺伝子を導入したり壊したりすることができません。一方、シダ類より原始的な形態をもつコケのなかには、遺伝子を自由に壊したり、とりかえたりすることができる種類があります。私どもは、このコケを用いてMADS 遺伝子の機能を調べています。将来的にはさらに遡って、いったいどの進化段階で、MADS と K という2つの保存的な配列をもち、動物や菌類とは異なった植物型MADS 遺伝子が進化してきたのかを知りたいと思っています。

まとめ

植物と動物は発生の様式が違います。それは単細胞から別々に進化してきたからです。しかし、花の遺伝子に関しては、動物とそっくりです。動物は胚のなかでホメオボックス遺伝子が縞状に発現して、胚というある空間を区画化します。それによって、羽がでたり、足がでたりして、器官形成、分化が進んでい

きます。それに対して、花は動物とはまったく独立に進化したはずですが、同じようなメカニズムを使っていました。植物と動物は発生のパターンが違うという話でしたが、よく考えてみると、植物の花はきわめて動物的な場所です。花ができるときには茎の先端で花原基、花になる部分ができます。そのなかで花が発生します。それは動物の胚と同じく閉じた空間です。植物本来の発生のパターンとは違います。アサガオのように伸び続けて葉がで続けていくといった発生パターンではありません。ですから、生物は独立に進化した過程なのに、ある特定の空間を区切り、そこに手とか足とか花弁などいろいろな器官をつくろうとしたとき、同じようなやり方を進化させてきたのです。

しかし、私たちの疑問はまだ解けていません。植物は動物と違う発生パターンをするはずですが、植物特有の形態形成のメカニズムとその進化を解明していきたいと考えています。動物と違うような発生パターンは今のところまったくのブラックボックスです。植物は、700年でも1,000年でも永遠に細胞が分裂して生き続けます。植物の場合、葉や芽がでるので、それをどんどん継代していけば理論的には何千年でも生き続けることができます。そのような生活パターンを形成しているメカニズムは、まったくわかりません。そのメカニズムを解明し、どのように進化してきたのかを調べていきたいと考えています。

Q & A

■ Q ■

LEAFY 遺伝子は、シダ類ではどうなっているのでしょうか。

● A ●

LEAFY 遺伝子はシダ類でも見つかっていますが、その機能

は現在調べているところです。

■ Q ■

LEAFY 遺伝子は、ひとつの

遺伝子と考えてよいのでしょうか。

● A ●

被子植物の場合、ひとつの遺伝子です。MADS 遺伝子がたくさんあるのに対し、ひとつだけの遺伝子です。ひとつで、たくさんの MADS 遺伝子を制御しています。ところが、裸子植物やシダ類になると、LEAFY 遺伝子は2つとか3つになりますが、そのメカニズムは不明です。

■ Q ■

動物の MADS 遺伝子は、どんな機能をもっているのでしょうか。

● A ●

やはり、転写制御因子として働いていますが、植物のように器官形成における組織の区画化にかかわっているものは知られていません。動物では、MADS 遺伝子のような働きはホメオボックス遺伝子が担っています。

■ Q ■

動物、植物、菌類を通じてやっていることには共通性があると考えてよいのでしょうか。

● A ●

転写調節因子であるという点ではよく似ています。しかし、働きは異なっています。

■ Q ■

被子植物についてはシロイヌナズナを中心に説明されま

したが、もっと大きな花をつけるような植物では、さらに MADS 遺伝子がふえているのでしょうか。

● A ●

がく片、花びら、雄しべ、雌しべという4つの器官が大きくなる過程には、MADS 遺伝子はかかわっていないようです。MADS 遺伝子は、器官の種類を決定し、その性質を確立するのにかかわっており、各器官の大きさを決定しているのは、ほかの遺伝子だと考えられています。雄しべや雌しべが花びらに変化している八重咲きは、MADS 遺伝子が変化することに起因しています。

■ Q ■

単子葉と双子葉は関係ないのででしょうか。

● A ●

単子葉と双子葉の区別はほとんど考えなくてよいと思います。例えば、単子葉というといネを思い浮かべますが、イネの花は特殊化しています。単子葉でもユリの花だとサクラと似たような形態をもっているの、同じように考えてよいと思います。

■ Q ■

花の進化と昆虫の進化とに共通性はありますか。

● A ●

花には花粉媒介昆虫と共進化してきたものが多いことか

ら、共通の進化メカニズムがあるのではないかと思います。

■ Q ■

原始的な植物から順に、トリメロ類からシダ類、裸子植物、被子植物と進化していますが、この順番はシダと裸子植物の中間型の植物がいて、裸子植物と被子植物の中間型の植物がいて、順番にかわっていったと考えられるのでしょうか。まったく真ん中にはそのような化石はなく、それぞれの植物群は基本的なところが独立に進化したと考えられるのでしょうか。

● A ●

化石のデータを追っていくと、シダ類と裸子植物の中間にあたるような形をもったシダ種子植物は、外見はシダ類のようで種をつけることが知られています。裸子植物と被子植物の間はミッシングリンク (missing link) になっています。その間をつなげる候補の化石はでていますが、はっきりとはわかっていません。裸子植物は現在は4つのグループ、すなわちグネツム類、針葉樹類 (マツの仲間)、ソテツ類、イチョウしかありませんが、化石からは10以上の多様なグループがでてきています。そのなかのどれが被子植物へと進化していったものなのかが不明です。