

生殖器官の進化と MADS-box 遺伝子

被子植物の花は、裸子植物やシダ類にみられるような単純な形態をした生殖器官が複雑化することによって進化してきた。花器官形成遺伝子である MADS-box 遺伝子の比較解析から、遺伝子重複による MADS-box 遺伝子の数の増加と、増えた遺伝子が機能分化することによって、花の進化が引き起こされることがわかってきた。

長谷部光泰 Hasebe Mitsuyasu 岡崎国立共同研究機構 基礎生物学研究所 種分化機構第2研究部門
伊藤元己 Ito Motomi 千葉大学理学部 生物学科

はじめに

生物の多様性のなかで最も印象的なのは、外部形態の変異ではないだろうか。昆虫の6本の脚と脊椎動物の四肢、八百屋の店頭に並ぶ奇妙な形の野菜など、いったいどうしてこのような進化が起こったのだろうか。誰もが不思議に思うこれらの問題が、形態形成遺伝子をいくつかのモデル生物で比較解析することによって少しずつ解明されてきた。ここでは、被子植物の生殖器官である花がどのように進化してきたのかを、花器官形成遺伝子である MADS-box 遺伝子を手がかりに探してみる。

1. 植物の生殖器官の複雑化

被子植物の花*1には雄ずいと雌ずいがあり、それぞれ減数分裂により半数性の花粉四分子*2

と胚嚢細胞を形成する。一方、シダ類などの下等植物は、減数分裂により孢子を形成するので、花粉四分子と胚嚢細胞は、孢子と相同*3だと考えられている(図1)。

シダ類の孢子は、葉(孢子葉)の裏についた孢子嚢の中に形成される。一方、被子植物の胚嚢細胞は、雌ずいの珠心の中に形成され、珠心は2枚の珠皮、さらに心皮に包まれている。花粉四分子は、シダ類の孢子嚢に似た葯の中で形成される。雌ずいと雄ずいの外側には、花弁とがく片が分化する。つまり、被子植物の半数性細胞(生殖細胞)は、シダ植物に比べると、より複雑な器官によって被われている(図1)。心皮は多様な果実を作り、種子散布に役立っている。花弁やがく片は昆虫を誘引し、受粉に欠かすことのできない器官である。これらの器官の進化が、被子植物の現在の繁栄に大きな役割を果た

*1 花

雄性生殖器官と雌性生殖器官がコンパクトにまとまった器官として定義されることが多い。被子植物と、絶滅した一部の裸子植物が花をもつ。一部のシダ植物は、この定義にあてはまる“花”をもつが、これは平行進化によって生じた器官である。

*2 花粉四分子

花粉母細胞が減数分裂後にできる4個の半数体の細胞。被子植物の花粉は、減数分裂後、数細胞に体細胞分裂しており、シダ類の配偶体にあたる。

*3 相同

共通祖先に由来する構造をもつこと。同じ機能をもつが構造が異なるようなことを相似という。共通祖先に存在しない同じ構造が子孫において、同じ遺伝子によって作られているとき平行とよび、違う遺伝子によっている場合を収斂という。

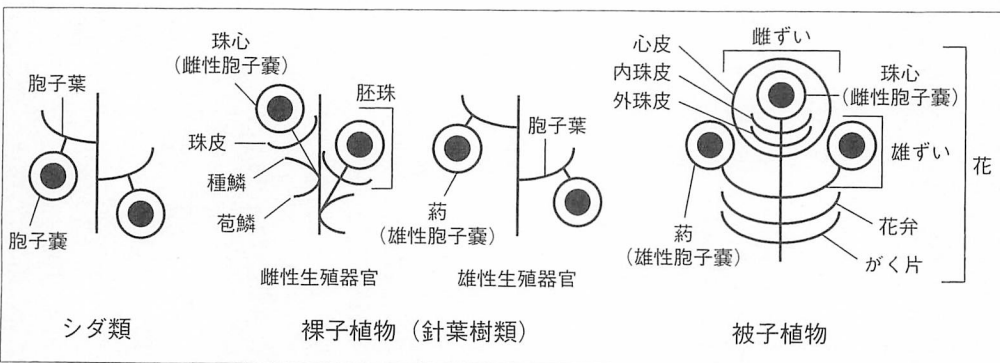


図1 陸上植物の代表的な群の生殖器官の模式図

孢子嚢内の黒丸の部分は減数分裂によってできる生殖細胞を示し、シダ類の場合は孢子、種子植物の雄性生殖器官の場合は花粉四分子、雌性生殖器官の場合は胚嚢細胞にあたる。被子植物の珠心、内珠皮、外珠皮を合わせて胚珠とよぶ。

したことは疑いが無い。では、このような進化は遺伝子のどのような変化によって引き起こされてきたのだろうか。

2. MADS-box遺伝子

花器官形成は、花器官形成遺伝子群によって制御されている(第2章-4-b参照)。このなかで、花器官のホメオティックセクター遺伝子*4として働いているのが、MADS-box 遺伝子*5である。MADS-box 遺伝子は遺伝子族を形成しており、シロイヌナズナ(*Arabidopsis thaliana*)ゲノム上には30個以上存在している。MADS-box 遺伝子の類縁を遺伝子系統樹から推定すると、被子植物の進化の初期、すなわち単子葉植物が双子葉植物から進化する前に、すでに約12個のMADS-box 遺伝子が存在し、それらが被子植物の進化の過程で遺伝子重複*6により、さらに数を増やしてきたと考えられている^{1), 2)}。これら12グループの遺伝子はそれぞれ機能が分化しているようで、このうちの4つが花器官形成のABC機能遺伝子*7, 3)にあたる。これらは、それぞれ代表的な遺伝子の名前をとって、AP1(A機能)、AP3(B機能)、PI(B機能)、AG(C機能)グループとよばれている^{1), 2)}。これら以外のグループについては、胚珠特異的に発現するもの、植物体全体で発現するもの、側根形成に関わるものなど、いろいろな機能をもつものが知られている⁴⁾。被子植物のMADS-box 遺伝子群の大きな特徴は、個々のグループに属する遺伝子が機能分化していることである。

3. シダ植物リチャードミズワラビのMADS-box遺伝子

では、花よりずっと単純な生殖器官をもつシダ類では、MADS-box 遺伝子はどのような働きをしているのだろうか。シダ類のモデル植物であるリチャードミズワラビ(*Ceratopteris richardii*)は、世代時間が3カ月程度と短く、交配が容易であり、発生・遺伝学的情報が蓄積している。このシダから5個のMADS-box 遺伝子が単離され、遺伝子系統解析、*in situ*ハイブリダイゼーションによる発現解析が行われた⁵⁾。その結果、リチャードミズワラビは、大きく3つのグループに分かれるMADS-box 遺伝子をもつ

ことがわかった。これら3グループのうち、1つは遺伝子構造の類似からAGグループ、1つはB機能グループに近いと考えられているが、確証はない。調べられたほとんどのMADS-box 遺伝子は、器官によって発現量の差はあるものの、栄養器官と生殖器官の両方で同じように発現していることがわかった。

このことから、シダ類の進化段階では、個々のMADS-box 遺伝子は被子植物にみられるように機能分化していなかった可能性が高い。これに基づいて、MADS-box 遺伝子の機能分化が、花の進化に重要であったという仮説が提唱された⁵⁾。

4. 裸子植物のMADS-box遺伝子

では、シダ類と被子植物の中間に位置する裸子植物のMADS-box 遺伝子はどうかであろうか。現生裸子植物*8は、針葉樹類、イチヨウ類、ソテツ類、グネツム類*9の4つの群から成る。現生裸子植物は、すべて雌雄生殖器官を別々の葉または枝先につける。雄の生殖器官はシダ類に似ており、胞子葉の裏の胞子嚢内に花粉四分子を形成する(図1)。一方、雌性生殖器官は、胞子葉(ソテツ類、針葉樹類)や枝先(イチヨウ類、グネツム類)に胚珠(将来種子になる器官)がついたものである(図1)。胚珠は、胚嚢を含む珠心が、1枚の珠皮に被われたものである。この珠皮は、被子植物の内珠皮に相同であると考えられており、被子植物の外珠皮は裸子植物に存在しないらしい。心皮の相同器官については後述する。また、花卉やがく片に相同な器官はないが、グネツム類では、胚珠の外側に通常2輪の珠皮状器官を形成する。

これまで、針葉樹類^{6)~8)}、イチヨウ⁹⁾、グネツム類^{10), 11)}からMADS-box 遺伝子が単離され、ABC機能遺伝子のうち、B、C機能遺伝子のオーソログ*10が裸子植物からもみつかった。しかし、広範なスクリーニングにもかかわらず、A機能遺伝子のオーソログはみつかっていない。A機能遺伝子は、被子植物の花のがく片、花卉形成に必須の遺伝子であり、この遺伝子が裸子植物にないならば、被子植物のがく片と花卉の進化は、A機能遺伝子を被子植物がもっていたことに起因している可能性が高い⁹⁾。

*4 ホメオティックセクター遺伝子

細胞群のアイデンティティーと発生経路を決定する遺伝子。ホメオティック遺伝子は、ホメオティック突然変異(ある器官が別の器官に置き換わるような突然変異)を起こす遺伝子であり、ホメオティックセクター遺伝子の範疇に含まれる。ホメオティックセクター遺伝子はホメオティック遺伝子よりも広義に使われ、ホメオティック突然変異を起こさないような遺伝子も含まれる。

*5 MADS-box遺伝子 MADS box とよばれる DNA 結合、タンパク質間相互作用に関わる、保存的な約60アミノ酸の領域をもつ転写因子。最初に発見された酵母の *MCM1*、シロイヌナズナの *AGAMOUS*、キンギョソウの *DEF*、ヒトの *SRF* の頭文字をとって MADS と名づけられた。

*6 遺伝子重複

DNA 複製のミスなどにより、遺伝子の数が増加すること。1つの遺伝子だけでなく、染色体の一部やゲノム全体が重複することもあり、進化の原動力の1つと考えられている。

*7 ABC機能遺伝子

花器官形成において、A機能遺伝子だけが働くのがく片、AとB機能遺伝子両方が働くのがく片、BとC機能遺伝子両方が働くのがく片、C機能遺伝子だけが働くのがく片が形成される。ABC機能遺伝子は、AP2遺伝子を除いてすべてMADS-box 遺伝子族に属する。

*8 現生裸子植物

ほとんどの裸子植物は絶滅している。絶滅した裸子植物は、形態がとて多様である。被子植物の直接の祖先は、現生裸子植物のなかにはなく、絶滅裸子植物のなかにあると推測されている。

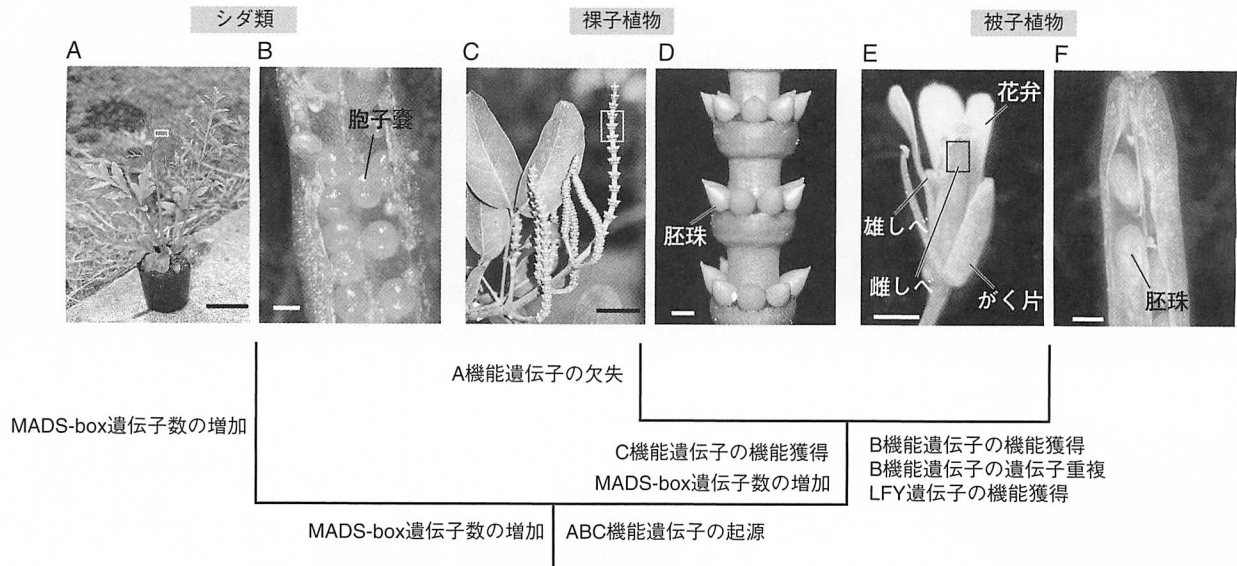


図2 花器官形成遺伝子系の進化と植物の生殖器官の進化の関係(口絵 39 ページ参照)

これまでになかった花器官形成遺伝子系の遺伝子の進化を、維管束植物の系統樹上に配置した。リチャードミズワラビの生殖器官(A)とAの四角部分の拡大(B)。細かく切れ込んでいる葉が生殖葉。コバノグネツムの穂状の雌の生殖器官(C)とCの四角部分の拡大(D)。シロイヌナズナの花(E)とEの四角部分の内部の拡大(F)。スケールバーはA, Cは5cm, Bは500 μ m, D, Eは1mm, Fは300 μ m。

C機能遺伝子は雄ずい、雌ずい形成を制御する遺伝子である。針葉樹類のC機能遺伝子オーソログをシロイヌナズナで過剰発現させると、シロイヌナズナのC機能遺伝子を過剰発現させたときと同じような表現型を示す^{7), 8)}。このことから、C機能遺伝子は裸子植物と被子植物が分岐する前、すなわち花が進化する前にすでに、現在の被子植物のC機能遺伝子もっている機能を獲得していたのではないかと考えられている。被子植物のC機能遺伝子は、雌ずいでは心皮と胚珠形成に関与している。針葉樹のC機能遺伝子ホモログは、胚珠とそれがついている葉的器官(種鱗)の両方で発現している。被子植物のC機能遺伝子が胚珠と心皮で発現していること、C機能遺伝子が外珠皮形成には直接関与していないことを考えると、種鱗と心皮は相同な器官である可能性が考えられる¹¹⁾。

被子植物のB機能遺伝子は、AP3グループとPIグループの遺伝子産物がヘテロ2量体を形成して機能する。裸子植物B機能遺伝子ホモログの解析から、AP3とPIグループは、裸子植物と被子植物が分岐する前に遺伝子重複により2つに分かれたことがわかった。針葉樹のB機能遺伝子をシロイヌナズナで過剰発現させると、被

子植物のB機能遺伝子を過剰発現させたときにもみられるような花器官の変化がみられる。このことから、現在被子植物B機能遺伝子もっている下流遺伝子を制御する機能は、被子植物が裸子植物から分岐する前に進化したのではないかと考えられる。

以上のことから、シダ植物から種子植物への進化の段階で、MADS-box 遺伝子の機能分化が起こった可能性が高い。

5. MADS-box遺伝子を制御する遺伝子の進化

ABC機能遺伝子が花器官を形成するには、個々の遺伝子が的確な下流遺伝子を制御できることとともに、各遺伝子が花原基内の適切な位置で適切な時期に発現する必要がある。裸子植物のB, C機能遺伝子オーソログは、ともに胚珠周辺で似たように発現しているが、被子植物B, C機能遺伝子は、それぞれ花弁と雄ずい、雄ずいと雌ずいの原基で特異的に発現している。このようなMADS-box 遺伝子の時間的・空間的制御は、どのように進化したのだろうか。

MADS-box 遺伝子の発現はLFY(*LEAFY*)遺伝子によって誘導され、さらにUFO(*UNUSUAL*

*9 グネツム類

東南アジア熱帯のグネツム科、砂漠に広く分布するマオウ科、アフリカの南西部の砂漠にのみ分布するサバクオモト科から成る。被子植物に似た形態をもち、被子植物の祖先と考えられてきたが、近年の分子系統解析から被子植物とは近縁でないらしい。

*10 オーソログ

2つの遺伝子が種分化によって生じたとき、両遺伝子をオーソログだといい、2つの遺伝子が遺伝子重複によって生じたとき、両遺伝子はパラログだという。種間で交雑が起こる場合などには、オーソログな遺伝子とパラログな遺伝子を区別することが困難になる。

FLORAL ORGANS)など他の遺伝子や、MADS-box 遺伝子同士の相互作用によって発現場所が決定される¹²⁾。シロイヌナズナ *LFY* 遺伝子の機能喪失突然変異体は、野生型で花のできる位置に栄養シュート様の構造が形成される。この変異体で針葉樹類の *LFY* 遺伝子を過剰発現させると、花が形成されるようになる¹³⁾。したがって、*LFY* 遺伝子は、裸子植物の段階ですでに、ABC 機能をもつ MADS-box 遺伝子をすべて誘導する能力をもっていたことになる。今後、ABC 機能遺伝子発現を制御するような遺伝子の裸子植物オーソログがさらに解析されることにより、どのように被子植物の MADS-box 遺伝子の時間的・空間的発現様式が進化したのかが解明されるであろう。

おわりに

MADS-box 遺伝子を中心とする花器官形成遺伝子がどのように変わることによって、花とい

う複雑な生殖器官が進化してきたかについて概略がわかってきた(図2)。後生動物では、MADS-box 遺伝子ではなく、ホメオボックス遺伝子がホメオティックセレクター遺伝子として機能している点は異なっているが、遺伝子重複による遺伝子数の増加と、増えた遺伝子の機能分化が新しい体制の進化の原因である¹⁴⁾という点では、植物の花の進化の場合と類似している。陸上植物と後生動物という独立に多細胞化し¹⁵⁾、進化した生物間で、同じようなしくみを使って体制の多様化が起こっていたのである。

本稿では、植物の生殖器官の大進化についてまとめたが、被子植物内での花の小進化についての研究¹⁶⁾や、MADS-box 遺伝子がいつ数を増やしたのか、下等植物ではどのような機能をもっていたのかについての研究も進んでいる。今後、植物の他の器官、例えば、栄養器官である葉や茎の進化についての研究も期待される。

◆必読文献

- 1) Baum, D.A.: *Curr. Opin. Plant Biol.* 1, 79-86 (1998)
- 2) 長谷部光泰: 遺伝子の分化と形態の分化, 岩槻邦男・加藤雅啓(編)「多様性の植物学」第2巻, 東大出版会(印刷中)

◇引用文献

- 1) Theissen, G., Kim, J.T. & Saedler, H.: *J. Mol. Evol.* 43, 484-516 (1996)
- 2) Hasebe, M. & Banks, J.A.: in *Evolution and Diversification in Land Plants*, Iwatsuki, K. & Raven, P.H., eds., pp.179-197, Springer-Verlag, Tokyo (1997)
- 3) Weigel, D. & Meyerowitz, E.M.: *Cell* 78, 203-209 (1994)
- 4) 長谷部光泰: 「植物のゲノムサイエンス」植物細胞工学シリーズ5, pp.76-85 (1996)
- 5) Hasebe, M., Wen, C.-K., Kato, M. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 6222-6227 (1998)
- 6) Mouradov, A., Glassick, T.V., Hamdorf, B.A. et al.: *Plant Physiol.* 117, 55-61 (1998)
- 7) Rutledge, R., Regan, S., Nicolas, O. et al.: *Plant J.* 15, 625-634 (1998)
- 8) Tandre, K., Svenson, M., Svensson, M.E. et al.: *Plant J.* 15, 615-623 (1998)
- 9) Hasebe, M. & Ito, M.: in *Biology of Biodiversity*, M. Kato, et al., eds., Springer-Verlag, Tokyo, in press (1999)
- 10) Winter, K.U., Becker, A., Muenster, T. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 7342-7347 (1999)
- 11) Shindo, S., Ito, M., Ueda, K. et al.: *Evolution and Development* 1, in press (1999)
- 12) Parcy, F., Nilsson, O., Busch, M.A. et al.: *Nature* 395, 561-566 (1998)
- 13) Mouradov, A., Glassick, T.V., Hamdorf, B.A. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 6537-6542 (1998)
- 14) Gellon, G. & McGinnis, W.: *BioEssays* 20, 116-125 (1998)
- 15) Doolittle, R.F., Feng, D.-F., Tsang, S. et al.: *Science* 271, 470-477 (1996)
- 16) Kramer, E.M. & Irish, V.F.: *Nature* 399, 144-148 (1999)