

かたちと遺伝子 5

似た形の作り方

倉谷 滋
長谷部 光泰



恐竜と食虫植物を肴^{さかな}にしての発生進化学の諸問題についての話も4回目となった。前回、倉谷氏は、現在生きているニワトリやワニなどのゲノムと発生メカニズムを解明し、いろいろな形態を作りだす機構がわかれば、それを組み合わせたり改変したりすることによって絶滅した生物、すなわちティラノザウルスを作ることが可能になるだろうと予言した。その根拠の一つとして昆虫の擬態をあげている。昆虫だけでなく、生物全般において似たような形態が複数回独立に進化しているのは事実である。そして、ドクチョウと、それに擬態したチョウの斑紋^{はんもん}は互いにとてもよく似ている。つまり、自然界で独立に似たような形態が進化しているのだから、絶滅したティラノザウルスとはまったく同じ発生機構でないとしても、ティラノザウルスと似たようなものができるだろう、というのである。

たしかに、生物は異なった系統で似たような形を作りだすことがよくある。食虫植物もその例で、少なくとも四つの異なる系統で独立に進化したと考えられている。ウツボカズラとサラセニアは似たような壺型^{つぼ}の捕虫葉をもっているが、前者はバラに近縁、後者はツツジに近縁であり、かなり異なっている。

モウセンゴケとムシトリスミレは、共にねばねばした繊毛を葉の表面に形成し、昔あったハエ取り紙のような様式で虫を捕まえる。これらも、モウセンゴケはハエトリソウやウツボカズラに近縁だが、ムシトリスミレはぜんぜん違うゴマノハグサの仲間である。食虫性という点では似ているのだが、別々の系統に属しているのである。言い換えれば、食虫性の葉をもった植物が、普通の植物から独立に4回以上も進化したのである。

このような現象は、生物にしばしばみられ、「平行 (parallelism)」や「収斂 (convergence)」と呼ばれている。両者の違いを説明する前に、「相同性」について考えてみよう。相同性とは、共通の由来に基づく類似である。すなわち、二つの生物がいて、両者の共通祖先がもっていた器官が子孫である2種に受け継がれているとき、子孫のもつそれらの器官は互いに「相同」であるという。一方で、共通の祖先に由来していないが、類似した形態や機能をもつ場合、それらの器官は互いに「相似」であるという。コウモリとヒトの前肢は相同であるが、コウモリの前肢と昆虫の翅は相似である。

遺伝子の塩基配列比較をするときに、しばしば「相同性検索 (homology search)」という言い方をするけれども、これはちょっと変。相同性というのは、共通祖先由来ということだから、二つの塩基配列の相同性は遺伝子系統樹を構築してみなければわからないはず。塩基配列が何パーセント似ているかを調べただけでは、相同なのか相似なのか区別できない。このような場合には、「類似性検索 (similarity search)」という言い方のほうが妥当である。もちろん、塩基配列の場合、形態に比べて、相似で突然変異が蓄積する可能性がずっと低く、塩基配列が似ていれば相同な場合が多いので、目くじらをたてる必要もないのだろうけど。

相同と相似を区別するのは、コウモリの例のように簡単なきももあるが、一見してはわからない場合も多い。そのような場合には、より詳細な解剖学的、発生学的観察から相同性を判断することになる。また、近年では、形態形成にかかわる遺伝子の発現様

式の比較も、相同性判定に用いられている。すなわち、相同遺伝子が発現している器官は互いに相同であろう、という基準である。しかし、形態形成の遺伝子系が明らかになるにつれ、遺伝子発現様式から相同性を推定するには、ちょっと注意が必要である、というか、ヘテロトピーなど興味深い現象を明らかにできることがわかってきた。このことについては、^{あご}顎の進化を題材に、倉谷氏が20~21頁に書かれている。ここでは、植物の例を中心に考えてみよう。

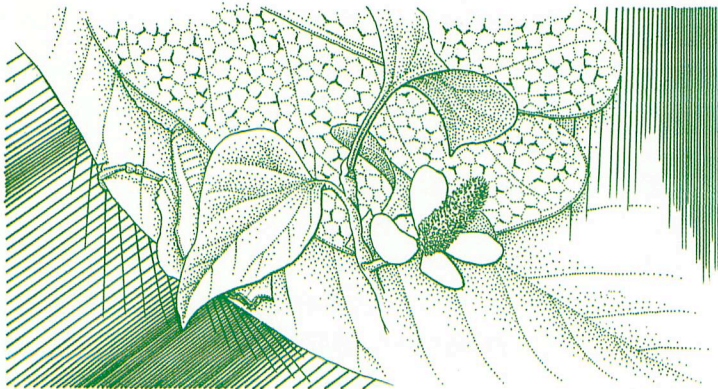
独特の臭気のあるドクダミや、夏の湿地に涼をそえるハンゲショウ（半化粧あるいは半夏生）は、変わった花をもっている。遠くから見ると白い色の花弁のようなものがあり、その先に穂が伸びている。よく観察すると、穂はたくさんがくの花からできていることがわかる。そして個々の花は、雄しべと雌しべだけからなり、花弁も萼片もない。つまり、雄しべと雌しべだけからなる花が、穂状にたくさんついている。その穂の下に、白色（半化粧では半分だけ白くなるのがこのしゃれた名前の由来である）の葉を付けている。だから、花弁のように見える部分は、花弁ではなく葉なのである。したがって、ドクダミやハンゲショウの白色の器官は、花弁と相同ではなく、葉と相同なのである。と、従来説明されてきた。

いくつかの植物を用いた分子発生的研究から、花弁を作る遺伝子（仮に花弁形成遺伝子とする）がわかってきた。それらの遺伝子はホメオティックセクター遺伝子と呼ばれ、遺伝子の親玉で他の多くの遺伝子を制御している。そして、白い花びらをも

つシロイヌナズナという植物の花弁形成遺伝子を葉で働かせてやると、葉が白くなって花弁のように変化することがわかってきた²⁾。そこで、ドクダミの白色の葉は、葉で花弁を作る遺伝子が発現しているために、花弁のようにになっているのではないかと予想される。東京大学の伊藤元己博士が中心となって調べてみると、予想通り、花弁を作る遺伝子が白色の葉で発現していることがわかってきた。

となると、前述のようにドクダミの白い葉は緑色の葉（普通葉）と相同なのだろうか。葉の形作りの遺伝子はまだよくわかっていないけれども、葉の形を作るにはたくさんの遺伝子が働いて、あの独特の形を作っていると予想される。白い葉でも、普通葉形成にかかわっているほとんどの遺伝子が働いているのだろう。そして、そこに進化の過程で、花弁を作る遺伝子系がたまたま付け加わったのである。となると白い葉は、ほとんどは普通葉と相同であるけれども、一部分は花弁と相同だということになる。

従来は器官が相同性比較の単位だった。したがって、二つの器官が相同か相似かという議論が行われてきた。しかし、分子発生の知見がたまるにつれ、一つの器官は多くの遺伝子のネットワークによってできあがっていることがわかってきた。そして、器官の相同性を遺伝子ネットワークの違いで議論できるようになってきた。二つの器官で、共にまったく同じネットワークを使っている場合は、両器官は相同だと判断してよいだろう。しかし、ネットワークの一部が異なっている場合、たとえばドクダミの白い葉の場合のように、葉と花弁の遺伝子ネットワ



カット：川島逸郎

ークが共存している場合もあるのである。となると、白い葉は普通葉と相同なのではなく、普通葉と花卉のそれぞれと部分的に相同だというのが妥当な表現だろう。

相同性に関しては、従来よくわからなかった問題のうち、今後形態形成の遺伝子の比較解析から解決できそうなものはいくつかある。その一例に「連続相同」という問題がある。これは、1個体の中に似た器官があるときの、それらの器官同士の関係である。魚類の前鰭と後鰭は連続相同の例である。前鰭と後鰭は基本的形態がよく似ている。では、どちらからどちらが進化してきたのだろうか。あるいはまったく別な器官から進化してきたのだろうか。両鰭の形成には *Hox9-13* 遺伝子が関与していることがわかっている。これらの遺伝子は、じつは体の後方を作るのにも働いている。化石記録から、現生魚類の祖先は前鰭も後鰭ももっていなかったことが知られており、魚類の進化過程で体の後方を作っていた *Hox9-13* 遺伝子が位置的に近い後鰭を形成するのに用いられ、追って前鰭にも使われたのではないかと予想されているが、独立に前鰭と後鰭ができてきた可能性も否定できない。今後、体後部、前鰭、後鰭形成の遺伝子ネットワークがより詳細に明らかになれば、この問題も解決することだろう。

さて、葉と花の関係も連続相同である。被子植物は、茎の先端の茎頂分裂組織から葉を作り続け、ある時期になると花を作るようになる。花は4種類の花器官、すなわち萼片、花卉、雄しべ、雌しべからできている。それぞれの器官は葉と同じように茎に側生していることから、花器官は葉と相同（連続相同）であると議論されることがある。普通の被子植物の雄しべや雌しべは、葉とはずいぶん異なった形態をしているけれども、原始的な被子植物の中には葉に似た雄しべや雌しべをもつものも知られている。形態学の祖であるゲーテは、1790年に出版された『*Metamorphosis in Plants*』の中で、子葉、葉、花器官などの原型として「根本葉 (primary leaf)」を考え、植物のすべての付属器官は根本葉の変形であると考えた。そして、葉と花器官は連続

相同であると考えたのである。また、発生順序を見ていると、葉から花が進化してきたように思えるのも事実である。個体発生から系統発生へと発想してしまうのは、人間の一つの特性なのかもしれない。ましてや、何年もかけて発生を続ける植物を見ていると、個体発生と系統進化を混同してしまうのは当たり前のことなのかもしれない。しかし、葉から花器官、とりわけ雄しべと雌しべが進化してきたという仮説に対しては、化石証拠は否定的である。被子植物の葉が進化したのは、シダ類と被子植物が分岐した時期よりも後である。シダ類と被子植物の共通祖先はトリメロファイト類と呼ばれる化石植物であり、葉をもたず二又分岐する枝だけの体制だった。二又分岐する枝には、胞子をつける生殖枝と胞子をつけない栄養枝の2種類があった。生殖枝は雄しべや雌しべ、栄養枝は葉に進化したと考えられている。したがって、葉が進化するよりも前に、葉の祖先と雄しべと雌しべの祖先は分かれていたのだ。ということは、葉から雄しべや雌しべが進化することなど、できないわけである。もちろんゲーテには、1859年に発表されたトリメロファイト類を知るすべはなかった。さらに、これまでの分子発生学の研究結果をみる限りは、両者を作る遺伝子系はずいぶん異なっているようである。今後、葉と花を作る遺伝子系の詳細がわかってくれば、葉と花器官がどのくらい同じで、どのくらい違うのか、そして両者を形作っている遺伝子ネットワークの起源がどこにあるのかがはっきりすることだろう。

相同の問題を複雑にしているのは、器官を単位として考えていることも一因である。個々の器官は、複雑な遺伝子ネットワークによってできあがっている。したがって、先のドクダミの白い葉のように二つの器官の間である器官も生じてくるわけである。相同性は、器官の比較も大事であるが、より細かいレベルの遺伝子ネットワークの比較を加えることにより、より具体的に進化の実体が明らかになってくるのではないだろうか。

さて、「平行」と「収斂」に話を戻そう。平行も収斂も相似の一種であり、共通祖先のもっていた器

官を引き継いでいるのではなく、それぞれの系統で独立に似たような形態の器官を進化させる場合である。いろいろな定義があるが、最も直接的なのは遺伝子ネットワークを単位としたものである。つまり、別々の系統でたまたま同じ遺伝子ネットワークができあがり、似た器官が作りだされている場合を「平行進化」、異なった遺伝子ネットワークだが結果として似た形態が作られている場合を「収斂」という。互いにとてもよく似ているものが平行進化の産物で、まあ似ているかなというのが収斂の産物といえるかもしれない。チョウの擬態は平行進化、食虫植物は収斂と考えてよいだろう。しかし、発生の遺伝子ネットワークが明らかになるにつれ、従来収斂の結果できたと思われてきた器官でも、じつは同じ遺伝子ネットワークが使われており、相似ではなく相同である可能性がでてきているものもある。

たとえば、昆虫の複眼と脊椎動物の眼。昆虫の複眼はたくさんの個眼が集まって一つの眼を形成しており、脊椎動物の眼と機能は同じだが形態的にはずいぶん異なっている。また、昆虫と脊椎動物はカンブリア爆発（約5.5億年前）のころから別々の進化をしてきた、かなり異なった系統である。脊椎動物の眼と、昆虫の複眼は、従来収斂の結果できたのではないかと考えられてきたが、実際にショウジョウバエとマウスで眼形成にかかわる遺伝子の解析が進むにつれ、両者は相同遺伝子（同じ祖先に由来する遺伝子）によって制御されていることがわかったのである。となると、平行進化によって同じ遺伝子ネットワークを使って眼は進化してきたのだろうか。どうもそうではないようである。この遺伝子は、軟体動物やプラナリアでも眼形成にかかわっていることがわかってきた。こんなにいろいろな群で、平行的に同じ遺伝子ネットワークを進化させることはかなり困難である。ということは、共通祖先がもっていた遺伝子ネットワークを、その子孫であるプラナリア、軟体動物、昆虫、脊椎動物が一部を改変しつつ用いている、すなわち、これらの動物の眼、厳密に言えば光感知器官形成の遺伝子ネットワークは同じということになる。眼だけではなく、体の前

後・背腹軸、循環器系、神経系など、従来相似ではないかと考えられてきた器官が、どれも相同遺伝子によって制御されていることがわかってきた。したがって、類似した器官というのは、じつは共通祖先に由来する同じような遺伝子系によって制御されていることが多いのではないかとと思われるようになってきた。

さて、最初的话题に戻る。ティラノザウルスを、現在生きている生物の解析だけで復元することが可能かどうかという問題。ティラノザウルスは絶滅しているので、ティラノザウルスに特有の（派生的な）発生様式を知ることはできない。そこで、現在生きている生物の発生様式から、ティラノザウルスの発生様式を復元しようという試みである。これは、収斂によってティラノザウルスを進化させることができるか、と言い換えることができる。

コノハムシの葉への擬態は明らかに収斂であり、異なった遺伝子系を使って“似た”形を作っているのだろう。したがって、コノハムシと葉と同じくらいに類似した新ティラノザウルスはできるかもしれない。しかし、コノハムシって葉の雰囲気はもっているけれども、じつはあまり葉には似ていない。翅の色はバッタの域をでないし、翅脈をいくら似せても、葉脈とはほど遠い。生物の長い歴史の中でも、収斂によってナチュラルリストの眼を納得させるレベルにまでよく似た形を作りだしている例はないのではないだろうか。

現生生物が使っているのと同じ発生様式を人工的に作りだすことは、きっと可能になるだろう。しかし、ティラノザウルス特有の発生様式を再現することは果たして可能であろうか。ティラノザウルスをはじめとする絶滅生物は、いつまでもわれわれに決して実現することのできない夢を与えてくれる生物なのではないだろうか。そして、現生生物を絶滅させることはとりかえしのつかないことだ、ということ思い起こさせてくれる過去の遺産であり続けるのかもしれない。

(はせべみつやす、

基礎生物学研究所 種分化機構第2研究部門)