

## 15周年記念Ⅱ特集：私の注目する植物

### 形の進化の謎

長谷部 光泰

生物の形は多様である。形は生物が発生することによってできあがる。したがって、多様な形は発生様式が変化すること、すなわち、発生様式の進化によって引き起こされてきたことになる。発生と、その結果できあがった形がどのように進化してきたのかを研究する分野は発生進化学と呼ばれている。1980年代にショウジョウバエで体作りの仕組み、すなわち発生の遺伝子ネットワークの概略が解明され、さらに、形態的に大きく異なっていると考えられてきたいろいろな後生動物の体作りの仕組みがショウジョウバエと基本的に良く似ていることがわかってきた。これは、発生学、進化学の両分野を超えた衝撃であり、以後、発生進化学は大きく進展を続けている(倉谷ら 2003)。どうしても抽象的な議論になりがちであった形態形成や発生プロセスを、遺伝子という役者がどのようなシナリオでどう動いているかで表現できるようになった。そして、従来相似だと思

われてきた昆虫の複眼と脊椎動物のカメラ眼が相同な遺伝子によってつくられていることなど、まったく予想外の結果がぞくぞくと明らかになってきた。まさに、虫眼鏡、光学顕微鏡、電子顕微鏡の発明が形態学に大きな突破口をつくった状況によく似ている。

さらに、この5年ほどの間にいろいろな生物で全遺伝情報(ゲノム)解析がすすみ、小数の役者(遺伝子)ではなくすべての役者がどのように動いているかを網羅的に解析できるようになってきた。芝居(発生過程)は主役だけで成り立っているのではない。主役だけ見ても芝居の筋はよくわからない。芝居の内容を理解するには脇役、舞台装置が必須であるように、ある発生段階で働いている遺伝子全部を総体として理解していくことが必要なのは自明であり、それが実際にできるようになってきたのである。このようなゲノム・ポストゲノム生物学のさまざまな生物における進展は、これま

で解けそうもないと思われてきた、進化におけるなんとも不思議な現象を明らかにできる可能性を秘めている。新しい技術を手にして進化学は極めてチャレンジングな時代を迎え、毎月、いや毎週、新たな興奮を得られる時代が当分続きそうな状況である。このような状況の下、われわれの研究室でとくに注目して研究を進めている現象とその材料を紹介したい。

#### 新規形質の獲得

脊椎動物の手足は、ナメクジウオのような脊索動物の祖先から脊椎動物への進化の過程で獲得されてきたまったく新しい器官である。シダ植物から裸子植物への進化過程で種子が新しく進化した。種子の皮である種皮は裸子植物が進化する段階で、孢子嚢の周りを包む珠皮という器官が新しく獲得されたためにできあがったと考えられている。手足や珠皮はどこから来たのだろうか。進化の過程でこつぜんとして現われてくる器官の起源についてはこれまで調べようもなかった。しかし、器官の発生に関わる遺伝子系を調べることによって、器官の起源についてアプローチできるようになってきた。たとえば、動物の手足をつくる遺伝子は体の後方の軸をつくっていた遺伝子系が脊椎動物の進化の過程で流用されることに

よって獲得されたいことがわかってきた。ある日、突然、新しい遺伝子ができあがることはほとんどないと考えられる。したがって、新しい器官ができたときは、それまでどこかで使っていた遺伝子が一部改変されて新しい器官をつくるようになったと考えられる。手足の起源は体軸にあったのである。これは外部形態だけの観察ではまったく予想もできなかったことである。言い換えれば、外部形態上、まったく起源が予想できないような器官でも、その器官をつくっている遺伝子を明らかにできれば、いったいどこからその器官をつくる遺伝子がやってきたのか、すなわち、新しい器官の起源を特定できるはずである。

新しい器官の獲得として昔から気になってしょうがないのが食虫植物の捕虫葉である。捕虫「葉」と呼ばれるように葉が変形したものであることは間違いのないのだが、葉のどの部分がどうやって変化したらこんな奇妙なものを作り出せるのだろうか。たとえば、東南アジアを中心に分布するウツボカズラの袋は葉のどの部分が変形したのかすら予想するのが困難である(図1-1)。

通常の植物の葉で軸状になるのは葉柄だけであるが、ウツボカズラのツルは葉柄なのか。あるいは葉の途中がツル状になったのか。だいたい葉をどう変形させ

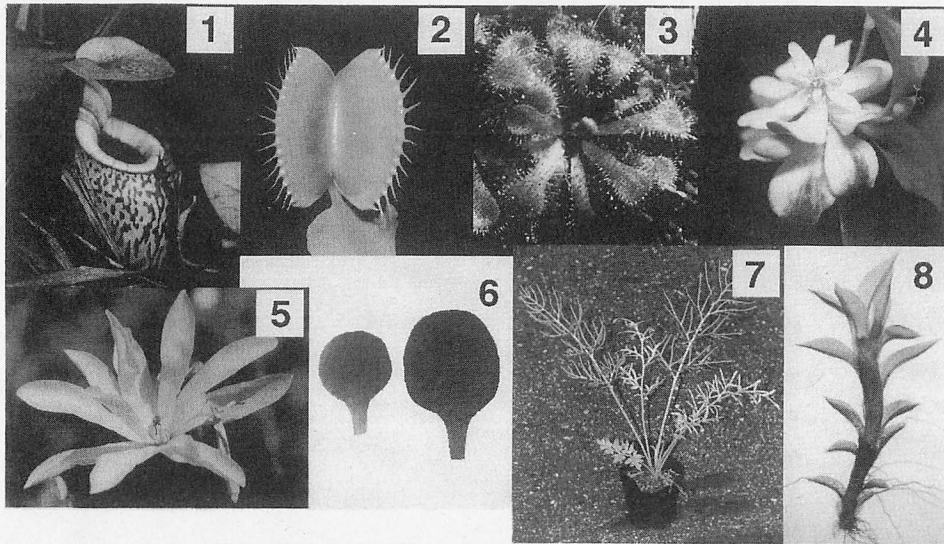


図1 発生進化研究において注目している植物。(1) ウツボカズラの仲間、(2) ハエトリソウ、(3) モウセンゴケの仲間、(4) すべての苞葉が異所的に花びら化したヤエドクダミ、(5) 螺旋型の花を持つシデコブシ、(6) シロイヌナズナ2倍体(左)と4倍体(右)の子葉、(7) シダ類のリチャードミズワラビ、(8) 陸上植物の体制進化解明の鍵を握るヒメツリガネゴケ

たらフタができるのか。もちろん、さまざまなアイデアは浮かぶし、過去に多くの研究者がいろいろな研究をしてきた。しかし、外部形態の観察だけでははっきりとした結論が出せないという点だけが一致した結果ではないだろうか。ハエトリソウは食虫植物の中で最も速い運動をすることで知られている(図1-2)。閉じる部分、すなわち捕虫器が葉のどこにあたるのかもよくわかっていない。

ハエトリソウもウツボカズラのように葉の途中にツルにはならないがくびれが

あり、その先端側が捕虫器となっている。捕虫の生理的メカニズムはよく研究されており、葉の表面にある感覚毛が2回刺激を受けると葉の活動電位が変化し、葉の内側と外側の細胞の堅さが変わって葉が閉じる。

似たような運動はオジギソウにも見られるが、普通の植物のどこで使われていた遺伝子をどう変えたらこんな芸当ができるのだろうか。文部省の国費留学生として来日したブラジルのリバダビア氏を中心に遺伝子を用いて類縁関係を調べる

とウツボカズラ、ハエトリソウ、モウセンゴケ(図1-3)は同じ祖先に由来することがわかった(Rivadavia et al. 2003)。これら3つのグループは同じ食虫植物であるが、ウツボカズラは落としこみ型、ハエトリソウは挟み込み型、モウセンゴケは粘着型と捕虫様式はまったく異なっているのも不思議である。食虫植物の捕虫葉をつくる遺伝子の解析こそがわれわれが現在持っているこれらの謎を解きうる唯一の手段であろう。

さらによくわからないのが、消化酵素である。食虫植物は虫や小動物などの獲物を消化するために捕虫葉から消化酵素を分泌している。ヒトの胃にある消化酵素ペプシンに似た性質の酵素であることが古くから知られており、近年ウツボカズラの消化酵素が単離され、遺伝子の解析もすすんでいる(An et al. 2002)。消化酵素をつくる遺伝子が食虫植物以外の植物のどんな酵素に近縁なのか、すなわち、どんな酵素から進化してきたのかわかるかもしれない。さらに、食虫植物は、被子植物の進化の歴史の中で少なくとも5回、独立に進化してきたことが知られている(長谷部 2003)。これら5つのグループはどれも消化酵素を持っているが、それぞれの酵素は非食虫植物の持っていた同じ酵素が同じように変化してできたのだろうか、あるいはそれぞれ

の系統で異なった遺伝子が平行的に消化酵素へと進化してきたのだろうか。この研究は、5つの異なった系統の食虫植物から酵素遺伝子を単離、解析すればすぐにでも答えが出そうである。

### ヘテロトピー

ヘテロトピーは異所性と訳される。つまり、ある器官が本来あるところと別の場所にできてしまう現象である。たとえば、ポインセチア、ハナミズキ、ドクダミ(図1-4)などでは、葉や苞が花びらのように色付いている。ポインセチアの場合は、葉で赤い色をつくる色素が合成されるようになっただけかなという印象であるが、ハナミズキやドクダミでは花びらのように見える総苞片が色だけでなく、細胞の形まで花びらそっくりに変化している。花器官(がく片、花びら、雄しべ、雌しべ)形成を司る遺伝子は、植物の発生プロセスの中で最も詳しく解明がすすんでいる。そして、花器官形成の遺伝子系は被子植物全般ではほぼ同じように維持されていることがわかってきた。複雑な遺伝子系によって制御されているため、4つの花器官の順番は厳密に制御されている。では、苞葉を花びらに変えてしまうなどということができるのだろうか。この謎を解く第一歩の研究は花びらのように見える苞葉で花びらの遺伝子

が発現しているかどうかを調べることである。東大の伊藤元己博士グループとの共同研究から、ドクダミの白い苞葉では花卉をつくる遺伝子が働いていることがわかった。となると、これらの遺伝子を本来花びらのできる位置ではなく、苞葉で働かせている遺伝子を探し出せば、苞葉の位置に花びらが異所的にできてしまった原因がはっきりするだろう。そして、被子植物全体で苞葉が花びら化することが稀である理由、たとえば、発生上苞葉を花びらにすると他の部分に悪い影響が出る可能性がある（これを発生制約という）のかどうかといったこともわかるかもしれない。このように、進化の上で稀に起こる現象の原因を調べることは、大進化、すなわち、属や科を超えるような大きな形態進化を伴うような進化を引き起こす分子機構の解明へとつながる可能性を秘めている。

### 輪の進化

花には大きく分けて2つのタイプがある。アブラナやアサガオなどのように花器官が輪状に配列しているものと、モクレン、スイレンなどのように花器官が螺旋状に配列しているものである（図1-5）。両者で花器官の発生様式も異なっている。輪状の花はガク片、雄しべ、雌しべの順に発生がすすみ、最後に花びらが発

生するものがほとんどである。一方、螺旋状の花はガク片、花びら、雄しべ、雌しべというように外側から順番に発生がすすむ。いったいこのような違いはどうして起こるようになったのだろうか。被子植物の中で最も初期に分岐したアンボレラとスイレンを始め、被子植物進化の初期に分岐し現存している植物はほとんど螺旋形の花を持っている。このことから、螺旋型の方が輪生型よりも祖先的であると考えられている。では、どの遺伝子がどう変わるによってこのような変化が生じたのだろうか。そして、どうしてそれがずっと維持されているのだろうか。現在、世界各所で螺旋型の花で花器官形成に関わる遺伝子の解析がすすんでおり、その結果から何かヒントが得られないものかと期待している。

### 倍数体—進化の実験—シロイヌナズナ

例外はあるものの、多くの植物で4倍体は2倍体に比べて大きくなる。しかし、いったいどうして大きくなるのかはよくわかっていないのである。まず、巨大化は細胞の数が増えることによるのか、あるいは細胞の数は変わらず大きくなっているために引き起こされているのかということすらよくわかっていなかった。そこで現在九州大学博物館の三島美佐子博士を中心としてシロイヌ

ナズナの人工倍数体を作成し、どうして巨大化が起こるのかを探ってみた。シロイヌナズナは2000年にゲノム配列がすべて決定された初めての植物であり、分子生物学、発生学の実験材料としてすぐれた特性を持つモデル植物である。また、たくさんの生態型や自然変異体が知られており、進化を分子レベルで研究するのにも適した材料である。シロイヌナズナの花芽を倍数体化を促すコルヒチンで処理し、得られた種から人工4倍体を得られた。予想どおり、4倍体は2倍体よりも体積にして3倍ほど大きいことがわかった（図1-6）。そこで葉の切片を作成して細胞の数と大きさを比較してみた。すると、数は変わっていないのに大きさが大きくなっていることがわかり、倍数体巨大化の理由はシロイヌナズナに関する限り細胞サイズの増大によって引き起こされていることがわかった。では、4倍体になるだけでどうして細胞サイズが大きくなるのだろうか。この理由はまったくわからない。そこでシロイヌナズナの全遺伝子が解読済みであるという利点を利用して、4倍体と2倍体で働いている遺伝子を比較してみようという実験を行なっている。4倍体になると特定の遺伝子が働いて細胞を大きくしているのだろうか、あるいは2倍体とまったく同じような遺伝子が働いているのに巨大化が

起きているのだろうか。もし後者ならどうして巨大化が起こるのだろうか。この問題を解くことによって倍数体進化という植物に特有の進化様式の分子基盤が明らかになることを期待している。

### ヒメツリガネゴケ—大進化—生活史の進化

学部3年で生物学科に進学し、無脊椎動物学の授業を聞いてすぐに、「しまった」と思った覚えがある。私は植物の多様性に惹かれ、その研究がしたくて植物学教室に進学したのだったが、教科書を見て無脊椎動物の多様性は植物のそれをはるかに上回っているような気がしたのである。昆虫、軟体動物、原索動物など、極めて多様である。しかし、この感覚はどうも間違っていたらしいことが最近わかってきた。冒頭に述べたように動物の体作りの遺伝子系が明らかになるにつれ、どの動物も基本的には同じ遺伝子系を持っており、それを少しずつ改変することによって多様性がつくられてきたことがわかってきたのである。一見、多様に見えるのだが、遺伝子から見ると統一性が見えてきたのである。さて、植物はどうだろうか。最近の研究を見ると実は動物より多様な発生系を持っているのかもしれないと思われてきた（長谷部 2003）。

動物ではヒトをはじめ、マウス（脊椎

動物), ホヤ (原索動物), ショウジョウバエ (節足動物), センチュウ (線形動物) といったように多様な分類群の生物のゲノム解析がぞくぞく完了し、それぞれの生物が進化したときにどんな遺伝子がどう変わったのかについての研究が進行している。一方、植物はシロイヌナズナとイネという被子植物の2種だけの解析が完了ただけで、陸上植物の他の単系統群、すなわち裸子植物、シダ類、小葉類、鮮類、苔類、ツノゴケ類のゲノム解析はほとんどすすんでいない。陸上植物は緑藻類から進化してきたことがわかっているが、緑藻類では単細胞性のクラミドモナスのゲノム解析がすすんでいるだけである。このような状況なのでゲノムレベルで植物の進化を語るにはもう少し時間がかかりそうである。陸上植物の発生上の多様性は著しい。コケ植物は1倍体の方が大きく、2倍体は1倍体に半寄生している。鮮類では1倍体に茎葉を形成し、2倍体に葉が形成されない。一方、シダ植物では1倍体よりも2倍体が巨大化し、2倍体に茎葉が形成される。裸子、被子植物では2倍体に茎葉が形成され、1倍体は数細胞にまで退化し2倍体に寄生している。

このように1倍体優占から2倍体優占への体制の進化はどのような遺伝子系の進化によって起こったのだろうか (長谷

部 2003)。花は被子植物に特有の生殖器官である。では、花を咲かせない植物は花をつくる遺伝子を持っていないのだろうか。持っているなら花の咲かない植物でどんな働きをしていた遺伝子がどう変わることによって花づくりに関わるようになったのだろうか。鮮類、小葉類、シダ類の葉は裸子植物や被子植物とは独立に進化してきたことが予想されているが、これらは同じような遺伝子系を使って葉をつくっているのだろうか。あるいはまったく異なった遺伝子系で似たような葉をつくり上げているのだろうか。

このような問いに答えるためには先にあげた代表的な陸上植物のゲノム解析と遺伝子機能の解析が必要となる。しかし、実際には被子植物以外では遺伝子機能解析に必要な遺伝子導入技術の確立している植物はほとんどない。しかし、世界中でチャレンジが続いているので早晚良いモデル植物が開拓されるのではないかと考えている。シダ類ではリチャードミズワラビ (図1-7) で遺伝子機能解析法がほぼ確立した。また、米国を中心にクラマゴケ類の実験植物化がすすんでいる。また、鮮類のヒメツリガネゴケ (図1-8) と苔類のゼニゴケは日本を中心としてゲノム解析がすすもうとしている。ゼニゴケは遺伝子導入技術が確立しているし、ヒメツリガネゴケは植物としては唯一遺伝

子ターゲティングという遺伝子を自由に入れ替える技術が確立している植物である。われわれも同じ研究室の西山智明、藤田知道両博士を中心とした研究によってヒメツリガネゴケの半数近くの遺伝子の塩基配列解析を完了した (Nishiyama, Fujita et al. 2003)。その結果、多くのコケ特異的遺伝子が見つかり、被子植物が進化の過程で新しい遺伝子の進化だけでなく、多くの遺伝子を捨ててきたことが明らかになってきた。

多くの植物はそれぞれ独自の形態を持ち、進化的問題を抱えている。この1、2年の生物学の進展を見ていると、今後、ゲノム解析、および発生、形態に関わる遺伝子の解析が進行するについてこれまで思ってもみなかったような新しい進化的発見が毎日のように楽しめそうである。多様性生物学はゲノムという新大陸へ向けて大航海時代のように興奮した時

代を迎えている。

(岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所)

#### 引用文献

- An et al. 2002. Aspartic proteinases are expressed in pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata* Blanco. *Planta* 214: 661-667.
- 倉谷滋, 長谷部光泰, 三浦徹 2003. かたちと遺伝子 遺伝 57(6): 23-31 裳華房.
- Nishiyama, Fujita et al. 2003. Comparative genomics of *Physcomitrella patens* gametophytic transcriptome and *Arabidopsis thaliana*: implication for land plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 8007-8012.
- Rivadavia et al. 2003. Phylogeny of the sundews, *Drosera* (Droseraceae), based on chloroplast *rbcl* and nuclear 18S ribosomal DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 90: 123-130.
- 長谷部光泰 2003. モウセンゴケ科およびモウセンゴケ属の系統関係 食虫植物研究会会誌 54: 1-9.
- 長谷部光泰 2003. 植物の茎葉はどのようにに進化したのか? —平行進化と収斂進化— 遺伝 57(6): 39-44.