

植物の莖葉はどのように進化したのか？

— 平行進化と収斂進化 —

長谷部光泰

植物の地上部は莖葉からできている。莖葉を作るボディプランはどのように進化してきたのだろうか。分子系統解析から、陸上植物の系統関係がほぼ明らかになった。系統樹上で、化石植物ならびに現生植物の莖葉がどのように進化したかを解析してみると、陸上植物の進化の段階で莖葉が複数回独立に進化してきたことがはっきりしてきた。動物の発生システムの研究からは、従来独立に進化してきたと考えられてきた眼・循環器系などの器官が、実は共通祖先段階で確立された同じ遺伝子系を改変することによって進化してきたものであることがわかってきた。では、植物の莖葉はどうであろうか。莖葉形成維持に必須なホメオボックス遺伝子と、植物ホルモンであるオーキシンの解析から、植物の場合には、系統によってまったく異なった発生システムを使って似たような莖葉を進化させてきたらしいことがわかった。

はじめに

ヒト・ショウジョウバエ・イカ・回虫など、動物の形態は多様である。これらの動物は5億年以上前のカンブリア爆発と呼ばれる時期に、共通の祖先から種分化し、独自の進化の道を歩んできたと考えられている。比較形態学的研究により、異なった種がもつ多様な器官の間にどのような進化関係があるのかを知るための知見が蓄積してきた。そして、似ている器官には幾つかの種類があることがわかってき

た。

形態進化を考える場合の基本は、共通の祖先を考えることである。現在生きている種は、共に系統の末端に位置している。すなわち、共通の祖先から同じ時間だけ進化している。イネとヒマワリは形がずいぶん違うけれど、共通の祖先だった裸子植物から共に進化してきたのである。ヒトと鳥の共通祖先は絶滅爬虫類である。この爬虫類は前足をもち、それがヒトの系統で腕へ、鳥の系統で翼へと進化したのである。このように、共通の祖先から子孫へと受け継がれた形態や器官は“互いに相同である”という。したがって、ヒトの腕と鳥の翼は相同器官である。

いっぽう、鳥の翼と昆虫の翅、鳥のレンズ眼と昆虫の複眼などは、よく似た機能をもっているけれども共通祖先の段階ですでに異なっていた器官であり、自然選択によって似たような形態をもつように進化したと考えられる。このような場合、これらの器官は“互いに相似である”という。さらに、相似には二つのタイプがある。一つは、異なった系統で同じ発生システムを使って似たような形態を作っている場合。もう一つは、異なった発生システムを使っている場合である。似たようなシステムを使う場合を“平行進化”，異なっている場合を“収斂”と呼ぶ。

発生システムというのは、発生関連の遺伝子発現制御ネットワークの総体である。わざわざ総体という言葉を使ったのは、発生システムは単純な細胞内での遺伝子制御のみで成り立っているのではなく、個々の細胞における遺伝子発現の結果として細胞間

相互作用や細胞移動などが起こり多細胞体が形成されていく複雑な過程であるからである。

近年の分子発生学の進展により、動物のいろいろな器官形成を司る発生システムが明らかになってきた。すると、これまで収斂進化によって進化したと思われる形態が、実は同じ遺伝子系によって制御されている例が多々見つかった¹⁾。

たとえば、先ほど紹介した昆虫の複眼^{せきまつい}と脊椎動物のレンズ眼である。これらは外部形態的な発生過程が異なっていることから、従来、収斂進化してきたものと考えられてきた。ところが、共に *Pax6* ホメオボックス遺伝子によって制御される遺伝子ネットワークを用いて形成されることがわかってきた。しかも、脊椎動物の *Pax6* 遺伝子をショウジョウバエに導入すると、複眼を形成させることができるのである。体軸形成や循環器・神経系の発生システムも、いろいろな動物でほぼ共通であることがわかってきた。このことから、左右相称動物（旧口動物と新口動物）の祖先段階で確立された基本的発生システムを少しずつ改変することによって、多様な動物が進化してきたらしいのである。すなわち、従来 収斂進化だと思われてきた現象の多くが、平行進化であることがわかってきたのである。

では、多細胞生物のもう一つの大きな系統、すなわち陸上植物の進化でも、祖先段階で確立された発生システムを改変することによって形態多様性が生みだされているのだろうか。

1. 陸上植物のボディプラン

植物の地上部の形は、茎の先端にある茎頂分裂組織によって形作られているといつてよい。茎頂分裂組織でつぎつぎに葉や茎の原基が作られ続けることによって、シュートと呼ばれる植物特有の茎葉構造ができあがる。どんな植物もたいてい茎葉をもっており、シュート構造は植物のボディプランと言っても過言ではない。では、どんな系統の植物が茎葉を

もっているのだろうか（口絵1頁参照）。

分子系統学の知見が蓄積し、陸上植物の系統関係が一部を除いてわかってきた（図1）。最も初期に分岐した植物群はコケ植物である。コケ植物は、ツノゴケ類、ゼニゴケなどのタイ類、スギゴケなどのセン類の三つの分類群の総称である。これら3群はそれぞれ単系統（共通の祖先由来の子孫の集まり）だと考えられているが、コケ植物全体は単系統ではないと考えられている。ツノゴケ類ならびにタイ類の一部は、葉状体と呼ばれる茎葉を作らないシート状の体をもっている。タイ類の一部とセン類はシュートを作る。タイ類とセン類のシュートは独立に進化してきたものである可能性が高い。

維管束を形成する現生陸上植物は単系統であり、小葉類・トクサ類・リュウビンタイ類・マツバランの類・ハナヤスリ類・薄囊シダ類^{のう}・裸子植物・被子植物から構成される。これら各群は、それぞれ単系統であると考えられている。小葉類の葉は、化石記録と解剖学的特徴から、他の維管束植物の葉とは別に進化してきたと考えられている。図1の小葉類以外のシダ植物と種子植物の共通祖先は、化石記録から、茎だけを持ち、葉をもっていなかったことがわかっていて、ということは、これらのシダ植物と種子植

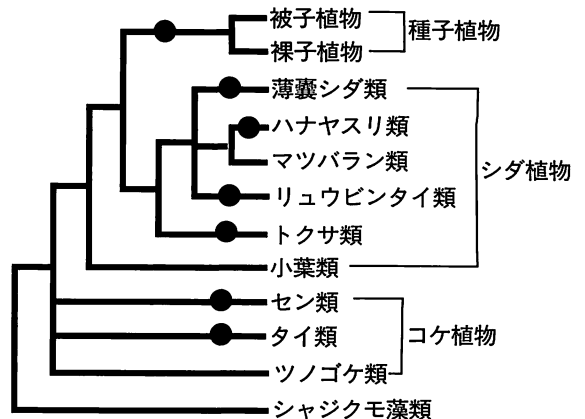


図1 陸上植物の系統と葉進化。葉が進化した可能性のある系統に黒丸をつけてある。

物の葉は独立に進化したことになる。さらに、シダ植物の中でも、トクサの葉は鱗片状であり、他の維管束植物と異なっている。マツバランは茎だけを持ち、葉をもたない。ハナヤスリは、ほかには見られない三次元的な葉をもつ。リュウビンタイ類は、葉の基部に他に類を見ない肉質の托葉をつける（口絵参照）。というわけで、これらも独立に進化した可能性が高い。

では、これらのシュート構造は、動物のように共通祖先の段階で獲得された遺伝子を改変することによって進化したのだろうか。植物の場合、生活史に一倍体と二倍体があるので、話は少し複雑になる。

陸上植物に最も近縁な緑藻類はシャジクモ藻類である（図2）。この藻類は生活史のほとんどが一倍体で、二倍体になるのは受精卵だけである。すなわち、精子と卵の受精後に起こる最初の細胞分裂が減数分裂であり、すぐに一倍体に戻ってしまう。さらに、陸上植物の最も基部に位置するコケ植物でも一倍体が優占し、二倍体は多細胞であるものの、一倍体に着生している（図3）。タイ類とセン類に見られるシュートは一倍体に形成される。このことから、

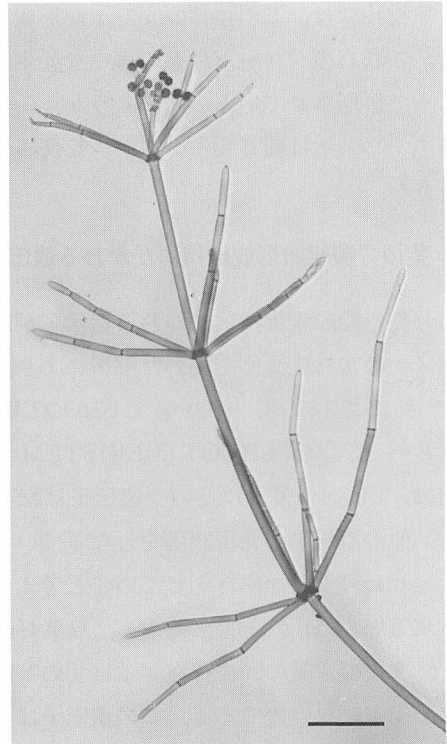


図2 オオシャジクモ。スケールバーは1 cm.

陸上植物の祖先は一倍体が優占していたと考えられている。いっぽう、シダ植物・種子植物（裸子植物

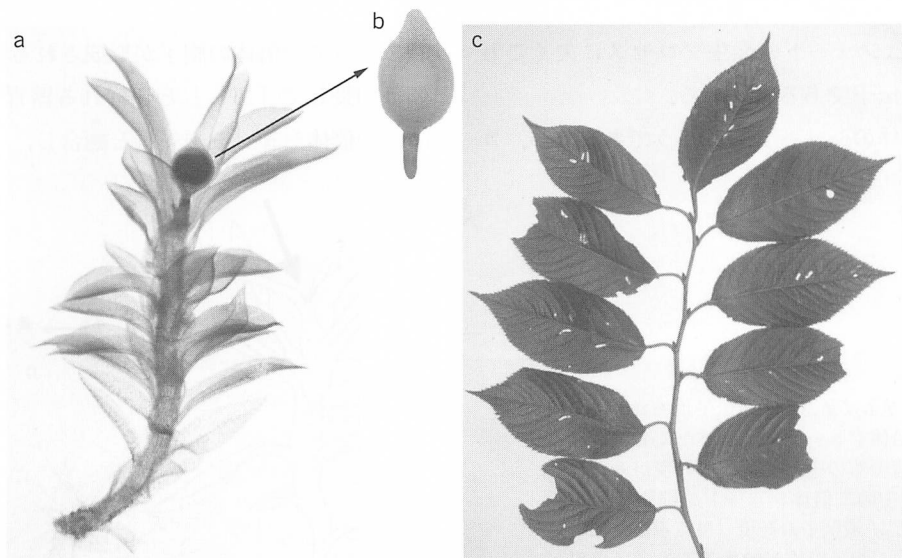


図3 コケ植物セン類ヒメツリガネゴケの一倍体シュート(a)と二倍体植物体(b), ソメイヨシノの二倍体シュート(c).

と被子植物)では、二倍体にシュートが形成される。さて、これらのシュートはどのような発生システムによって形作られているのであろうか。一倍体と二倍体のシュートは同じ発生システムを使っているのだろうか。

2. 茎頂分裂組織形成維持にかかわる遺伝子

茎頂分裂組織形成維持にかかわる遺伝子が、シロイヌナズナの突然変異体を用いた解析により势力的に解析されている²⁾。その中で *SHOOTMERISTEMLESS* (*STM*; SHOOT MERISTEM=茎頂分裂組織, LESS=欠く) という遺伝子は転写因子であり、他の遺伝子の発現制御を行なっていることから、とりわけ重要な働きをしていると考えられている。*STM* 遺伝子が機能を失うと、双葉だけが形成され、2枚の双葉の間に存在するはずの茎頂分裂組織が形成されないのである。この遺伝子は茎頂分裂組織で発現しており、茎頂分裂組織の形成と維持に大きな役割を担っていると考えられている。この機能は、これまで調べられた限りすべての被子植物・裸子植物・シダ植物で保存されているようである。したがって、二倍体シュート全般において、*STM* 遺伝子はシュートの発生プロセスに欠くことのできない遺伝子であるといえる。

では、一倍体のシュートではどうであろうか。コ

ケ植物セン類のヒメツリガネゴケは、植物で唯一遺伝子ターゲティング(ゲノム中の遺伝子を自由に改変する方法)が容易であり、下等植物の分子生物学的解析の良いモデルである²⁾。

総合研究大学院大学に在籍していた榊原恵子博士は、ヒメツリガネゴケから *STM* 遺伝子を単離しようと、ヒメツリガネゴケ一倍体シュートを含むサンプルを用いて、半年以上いろいろな手法で実験を続けたがうまく単離できなかった。どうしてうまく遺伝子が単離できなかったかは、いろいろな実験を重ねた結果わかった。ヒメツリガネゴケ *STM* 遺伝子は、当初予想された一倍体シュートでは発現していなかったのである(図4a)。そして、予想外にも、茎葉を作らない二倍体の植物体で発現していたのだ。図4にあるように、ヒメツリガネゴケの二倍体は一倍体シュートの先端に形成される造卵器の中で発生する。造卵器に精子が侵入して受精が起こると(図4b)、受精卵は細胞分裂を繰り返し棍棒状の胚を形成する(図4c, d)。胚といっても、将来茎も葉も作りださない。この胚の上側と下側に細胞分裂が活発な領域がある。両部分の細胞分裂の結果、上側に袋状の器官である孢子嚢が形成され、減数分裂によって一倍体の孢子が形成される(図4e)。下側は伸長して「あし」と呼ばれる器官を作り(図4e)、一倍体シュートの先端と癒合し、水分・栄養を

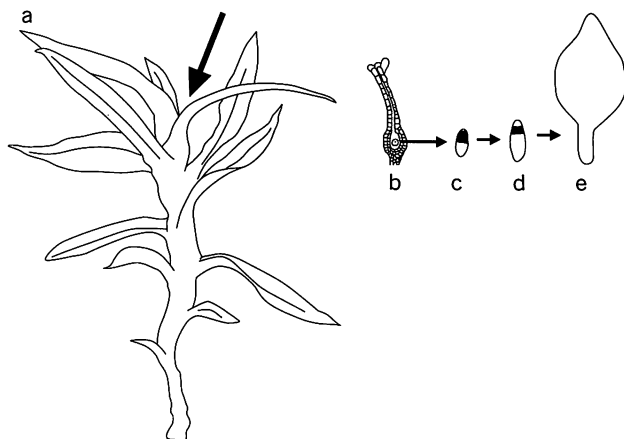


図4 ヒメツリガネゴケ *STM* 遺伝子ホモログの発現様式。a:一倍体シュートではまったく発現がみられない。b:造卵器の中の受精卵で発現がみられる。c, d:発生途中の二倍体シュートの細胞分裂が活発な部分で *STM* 遺伝子の発現(黒く示した領域)がみられる。e:孢子形成が始まるころには発現がなくなる。造卵器、二倍体シュートは一倍体シュート茎頂に半着生する(矢印)。

吸収する。この結果から、二倍体シュートの起源はコケ植物のシュートを作らない二倍体にありそうで、一倍体シュートは二倍体シュートとは異なった発生システムによって形成されている可能性ができた。

3. オーキシンの極性輸送

植物ホルモンであるオーキシンは、茎頂付近で合成され、茎の下へ向かって能動的に輸送される。このオーキシンの極性輸送は、正常な胚形成・シュート形成に欠くことができない。シロイヌナズナのオーキシン極性輸送タンパク質（オーキシン排出タンパク質 PINFORMED）の機能が失われると、シロイヌナズナの花序茎頂は花や包葉を形成せずに棒状になってしまう²⁾。では、コケ植物の一倍体シュートでオーキシンは極性輸送されているだろうか。

信州大学大学院修士課程に在籍していた阪口寿子氏と基礎生物学研究所の藤田知道博士は、ヒメツリガネゴケや他のコケの一倍体シュートでオーキシンの極性輸送を測定してみた。一倍体シュートの上側と下側に放射能をもつオーキシンを与えて、オーキシンがどのように輸送されるかを測定する。上から下への極性輸送があれば、上から加えたオーキシンのほうが下から加えたものより速く移動するはず

である。図5 aにあるように、シロイヌナズナの二倍体シュート（正確には花序）では、明らかに上から下への流れが速い。ところが、ウマスギゴケの一倍体シュートでは、どちらも同じ程度なのである（図5 b）。この結果は、ヒメツリガネゴケ・ヤノウエノアカゴケでも同じだった。

では、シュートを作らないコケ植物セン類の二倍体植物体はどうであろうか。ヒメツリガネゴケの二倍体は大きさが数 mm しかなく実験が困難なので、ウマスギゴケ・タマゴケを用いて実験を行なってみた。すると、明らかに上から下へのオーキシンの極性輸送が検出できたのである（図5 c）。

4. 植物のボディプランの多様性

コケ植物セン類と維管束植物の祖先は、一倍体にも二倍体にもシュートをもたない植物だったと予想されている（図6）。そして、共通祖先の二倍体はセン類の二倍体植物体に似ていたのではないかと考えられている。

セン類の二倍体と維管束植物の二倍体シュートで、*STM* 遺伝子発現とオーキシンの極性輸送が共通に検出できたことから、共通祖先であるシュートを形成しない二倍体植物体においてすでにこれらのメ

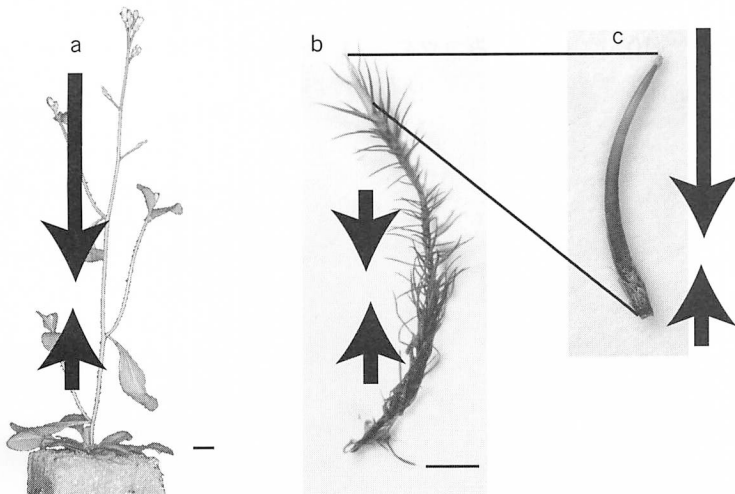


図5 オーキシンの極性輸送の模式図。矢印の長さは極性輸送の大きさに比例している。a:シロイヌナズナの二倍体シュートでは上から下への顕著な極性輸送が検出できる。b:ウマスギゴケの一倍体シュートではオーキシンの極性輸送は検出できなかった。c:ウマスギゴケ二倍体植物体では上から下への顕著な極性輸送が検出できた。a, bのスケールバーは1 cm。

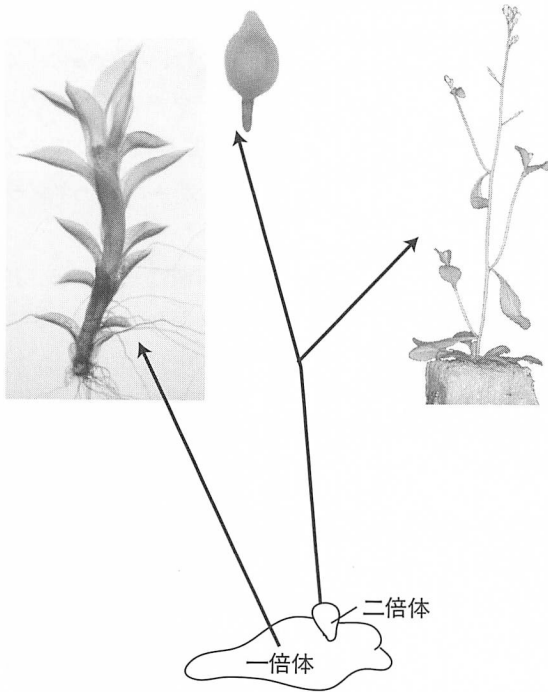


図6 二倍体シュートと一倍体シュートの進化仮説。一倍体シュートと二倍体シュートが共通祖先から独立に進化してきたことを示す。

カニズムが成立していた可能性が高い。そして、維管束植物の系統において二倍体シュートが進化する過程で、これらのメカニズムがシュート発生に必須な役割を担うようになっていったのだろう。

いっぽう、セン類の一倍体シュートは、今のところ二倍体シュートとは異なった発生システムで形作られている可能性が高い。今後、セン類の一倍体シ

ュート形成にかかわる遺伝子の機能解析が進むにつれ、この問題に答えがでるだろう。

動物の基本的な発生プログラムは、左右相称性動物の共通祖先の段階で確立され、それを改変する、すなわち平行進化によって多様性を生みだしていた。植物の二倍体シュートはこれと似て、共通祖先で確立された発生システムを改変することで、コケ植物の二倍体植物体と維管束植物の二倍体シュートが進化してきた。しかし、植物の場合、一倍体と二倍体の両方に多細胞体制をもつという生活史ゆえに、一倍体でも異なるシュート発生システムを収斂進化させていたのである。では、一倍体と二倍体それぞれの発生システムはどこから来たのだろうか。この問題は、今後、緑藻類での研究により明らかになることが期待できる。

オーキシンの極性輸送の研究は広島大学 出口博則教授、信州大学 佐藤利幸教授との共同研究によるものである。

文 献

- 1) Carroll, S. B. *et al.*: From DNA to Diversity. Blackwell, Massachusetts (2001) [上野直人・野地澄晴 監訳: 形づくりと進化の不思議. 羊土社 (2003)].
- 2) 岡田清孝ら編: 植物の形づくり. 共立出版 (2002).

(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)

陸上植物の葉の多様な形態

長谷部光泰

(基礎生物学研究所 種分化機構第2研究部門)

詳細は 本特集39～44頁参照

似たような形をしているけれども、それぞれ独立に進化したと予想されている葉の例。



コケ植物

セン類：ヒメツリガネゴケの茎葉 (a) と葉の拡大 (b)。



シダ植物

小葉類：トウゲシバの茎葉 (c) と葉の拡大 (d)。

トクサ類：スギナの茎葉 (e) と葉の拡大 (f)。

マツバラン類：イヌナンカクランの茎葉 (g)。

ハナヤスリ類：ハナワラビの仲間の立体的な葉 (h)。

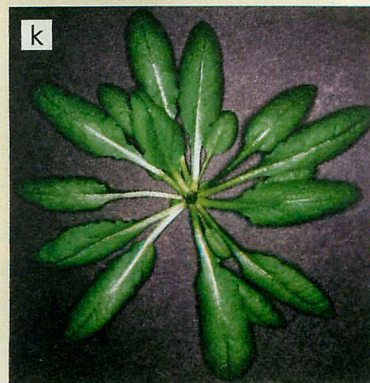
リュウビнтаイ類：リュウビнтаイの葉 (i)。

薄囊^{のう}シダ類：発生段階でいろいろな形の葉をつけるリチャードミズワラビ (j)。



被子植物

シロイヌナズナの茎葉 (k)。



【写真提供】

榊原恵子 博士：a

住川直美 氏：d～f

佐野亮輔 博士：k