

長谷部光泰

本章では、発生進化学について植物を題材に概論する。生物の大きな特徴の1つに形の多様性がある。通勤途中にみる猫、犬、植物、ミミズ... などなどなんとも多様な形をしている。このように多様な形はどのように進化してきたのだろうか。まず、形はどのようにできるのかということから考えてみよう。人間の場合、受精卵が母親の体の中でどんどん細胞分裂をし、分裂した細胞がさまざまに分化し、互いに相互作用しながら組織や器官を形成し、最終的に赤ちゃんの形ができあがる。この過程を発生過程と呼ぶ。多細胞生物は発生過程を経てできあがるのである。動物と植物の発生過程は大きく異なっている。動物は発生過程が終わった後は、変態する場合などを除き、新しい器官が作られない。一方、植物（ここでは陸上植物に限定する）は生涯にわたって新しい器官を作り続ける。たとえば、アサガオは双葉の間から本葉を次々に展開し、数カ月後になってやっと生殖器官である花を作り始める。もちろん動物の場合は、赤ちゃんの段階から生殖器官ができている。

形は発生過程の結果できる、ということは、多様な形は多様な発生過程があるからこそ生み出されていることになる。実際、植物の発生過程は、大きな分類群、たとえば、コケ植物、シダ類、種子植物などによって、大きく異なっている。植物発生学の開祖の一人であるイギリスのWardlawは「植物の胚発生」(1955)の中で「陸上植物の胚発生過程は分類群によってあまりにも異なっている。これは、中間的な発生過程を持つ生物が絶滅してしまったためであろう。現在生きている生物の胚発生過程だけを比較しても、それらの進化について語ることは不可能だろう」とまで述べている。

さて、ではこの多様な発生過程は何が担っているのだろうか。それは

遺伝子である。遺伝子は生物の設計図である。DNA配列はタンパク質に翻訳され、タンパク質が働いて形を作りあげる。つまり、発生過程の違いは遺伝子の違いによって引き起こされているのである。遺伝子は単独ではなく、多くの遺伝子が系となって働いている。図13-1にあるように、遺伝子系が進化し、すると、発生過程も進化し、最終的に形の進化が起こるわけである。

Wardlawという巨匠をしても発生過程の外部形態比較からでは、植物の発生過程の進化を解明することができなかった。しかし、近年、発生過程を遺伝子という素過程に分けて、より細かい次元で比較していくことにより、胚発生過程、そして、その結果としての形の多様性がどのように進化してきたのかがだんだん分かるようになってきた。このような学問分野を発生進化学（あるいは進化発生学）と呼んでいる [詳細は佐藤ら (2004) 参照]。本章では、進化発生学の基礎と最新の成果を植物の生殖器官を例に見ていこう。

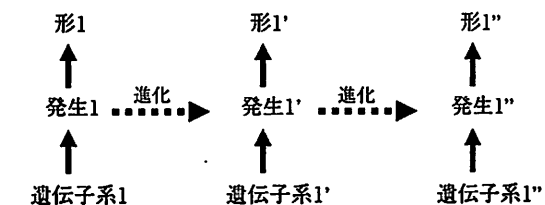


図13-1 遺伝子系、発生、形の進化の模式図。遺伝子系が1、1'、1''へと進化することによって、発生、形もそれぞれ1、1'、1''へと進化した。

1. 植物の生殖器官の進化

花は植物の最も複雑な生殖器官である。花はどのように進化してきたのだろうか。花は一般に、4つの器官、すなわち、ガク片、花弁、雄しべ、雌しべからできている。ガク片は葉状でつぼみのときに花の内部を保護している。チューリップのように花弁状に変化する場合もある。花弁は虫媒花においては、媒

介昆虫を誘引するために大いに役立つ器官である。雄しべでは花粉が形成され、花粉の中で雄の生殖細胞が形成される。雌しべの中には雌の生殖細胞である卵が形成され、花粉が雌しべにつくと、いくつかの段階を経て雄と雌の生殖細胞の受精が起こる。

陸上植物で花を形成するのは2億年ほど前に起源したと考えられている被子植物だけである。他の陸上植物は、裸子植物、シダ類（トクサ類、マツバラノ類を含む）、小葉類、コケ植物の4つの群に分けることができると推定されているが、どれも花とは外見上大きく異なる生殖器官を形成する〔花の進化の詳細は長谷部（2000）参照〕。花は発生過程の結果できあがるわけだが、どのような遺伝子によってできあがっているのだろうか。

シロイヌナズナは名前どおりナズナの仲間、世代時間（種子から種子までの時間）が短く、遺伝学的実験が行いやすいこと、ゲノム配列が完全解読されていること、遺伝子導入が可能であることなどから、被子植物のモデルとして用いられている。1990年代初頭に特定の遺伝子の機能が失われた突然変異体（機能欠失型突然変異体）を用いた解析から花形成にはA、B、C機能遺伝子と名付けられた3グループの遺伝子が関わっていることが明らかになった〔詳細は岡田ら（2000）参照〕。そして、A機能遺伝子が働くとガク片、AとB機能遺伝子の両方が働くと花卉、BとC機能遺伝子の両方だと雄しべ、C機能遺伝子だけだと雌しべというような仕組みで花ができていることが解明された。さらに遺伝子の塩基配列決定が行われた結果、ABC機能遺伝子のほとんどは似たような塩基配列を持つMADS-box遺伝子と呼ばれる転写因子であることが分かった。転写因子というのは他の遺伝子がDNAからmRNAに転写される過程を調節する遺伝子のことである。つまり、他の遺伝子の働きを調節する遺伝子であるから、会社ならさながら課長にあたるような遺伝子である。

2. 遺伝子の進化

さて、遺伝子の進化について復習しよう。遺伝子が進化（変化）するときには、遺伝子の塩基が別の塩基に入れ替わる塩基対置換、塩基配列の一部が欠けてしまう欠失、逆に一部が増える挿入などが知られている。一方、ゲノムが複製するとき、遺伝子そのものがまるまるミスコピーされて2つになってしまう

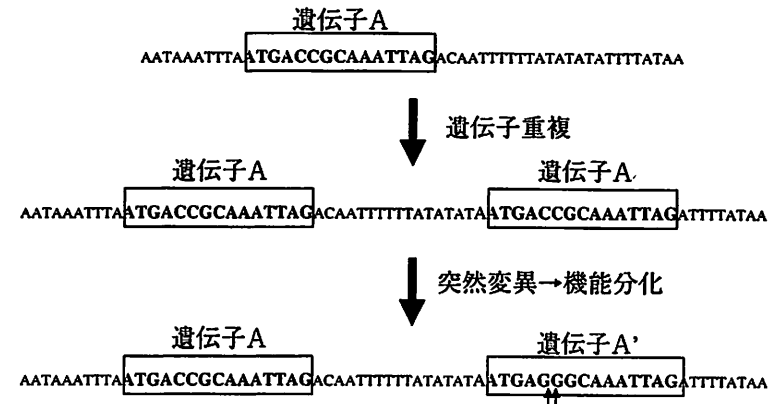


図13-2 遺伝子重複の模式図。遺伝子Aの遺伝子重複後、2つのC塩基がGに変わる（矢印）ことによって新しい遺伝子A'が進化した。

う遺伝子重複という突然変異も知られている（図13-2）。もともとの働きはもとからある遺伝子がするので、ミスコピーで増えた遺伝子には有害にならない限りどんな突然変異が起こってもかまわない。そして、突然変異が蓄積し、配列の異なった新しい遺伝子が生まれることになる。ABC機能遺伝子が互いに似ているということは、これらの遺伝子は祖先遺伝子から遺伝子重複によって進化したのだろうか。

もしこの仮説が本当ならば、ABC遺伝子はもともと1つ、少なくとも少数だったはずである。そして、ABC遺伝子の遺伝子重複はいつ起こったのだろうか。陸上植物に最も近縁な緑藻類であるシャジクモ藻類でMADS-box遺伝子を調べると、1つ、あるいは少数のMADS-box遺伝子しか持っていないことがわかった。ということは、MADS-box遺伝子は植物が陸上化した頃に遺伝子重複によって数を増やし、その結果、ABC機能遺伝子ができあがったのである。

さて、ABC機能遺伝子は転写因子であり、多くの遺伝子の制御をしている。したがって、転写因子に起こった突然変異は、その制御下で働く多くの遺伝子の働きに影響を与えることになる。では、ABC機能遺伝子自身はどのように制御されているのだろうか。ABC機能遺伝子は花を作る遺伝子であるから、花ができないような機能欠失型突然変異を引き起こす遺伝子を調べるという方法がとられた。その結果、LEAFYという転写因子がABC機能遺伝子を制御している

ことが分かった。つまり、「課長」ABC機能遺伝子を制御する「部長」*LEAFY*遺伝子である。*LEAFY*がABC機能遺伝子を制御し、ABC機能遺伝子がさらに下流の多くの遺伝子を制御するというように滝（カスケード）のように遺伝子制御の波が流れていき、最終的にたくさんの遺伝子の働きで花ができあがるのである。

3. 裸子植物と被子植物の花

では、実際にどのように遺伝子が変わることによって異なった形の生殖器官ができあがるのかを見てみよう。マツなどの針葉樹やイチヨウなどは裸子植物と呼ばれる群である。若い松ぼっくりや銀杏には、ガク片や花弁が無い。裸子植物はどれもガク片や花弁を持っていない。被子植物でガク片と花弁作りを担っている遺伝子はA機能遺伝子である。そこで、裸子植物にはA機能遺伝子が無いのではないだろうかという考えが浮かぶのではないだろうか。つまり、裸子植物と被子植物の生殖器官の形の違いの一部をA機能遺伝子の有無によって説明できるかもしれないという仮説が立つことになる。そして、実際にいろいろな裸子植物のMADS-box遺伝子の解析が進んだのだが、これまでのところ、いくら探してもA機能遺伝子に近い遺伝子は見つからないのである。まだ、裸子植物で完全にゲノム解読が終了したものが無いので確実ではないが、ほぼこの仮説は正しいようである。つまり、遺伝子重複によって、祖先MADS-box遺伝子からABC機能遺伝子が生まれたが、そのうちの1つであるA機能遺伝子の有無によって異なった形の生殖器官が進化したのである。

4. ABC機能遺伝子と*LEAFY*遺伝子の関係

ABC機能遺伝子が*LEAFY*遺伝子によって制御されることが花を作るうえで重要である。この関係が壊れると*leafy*突然変異体のように花ができなくなってしまう（注：シロイヌナズナの場合、突然変異の起こった遺伝子、そのような遺伝子を持つ変異体は小文字で書く）。では、*LEAFY*とABC機能遺伝子の関係はいつ進化したのだろうか。これを調べるためには、いろいろな植物の*LEAFY*遺伝子がABC機能遺伝子を制御できるかどうかを実験してみれば良い。*leafy*突然変異体は*LEAFY*が壊れているので花が咲かず、花のかわりに葉のかたまりのよ

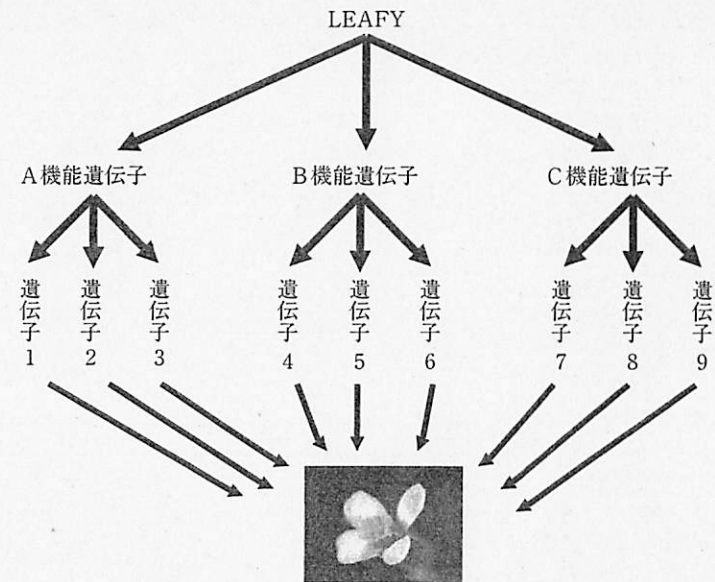


図13-3 シロイヌナズナにおける花発生の遺伝子系の模式図。*LEAFY*遺伝子がABC機能遺伝子を誘導し、ABC機能遺伝子はその下流の遺伝子（遺伝子1から9）を誘導する。その結果、花ができあがる（シロイヌナズナの花は青野直樹博士提供）。

うなものをつける。*leafy*突然変異体にシロイヌナズナの正常な*LEAFY*遺伝子を遺伝子組換えによって導入してみる。すると、導入したシロイヌナズナの*LEAFY*遺伝子が機能して、花が咲くようになる。このようなときに「遺伝子導入したシロイヌナズナ*LEAFY*遺伝子はシロイヌナズナの*leafy*遺伝子を相補できた」といい、このことは、シロイヌナズナの*LEAFY*遺伝子がシロイヌナズナのABC機能遺伝子を制御できることの証明となる。

では、裸子植物コバノグネツムの*LEAFY*遺伝子がシロイヌナズナのABC機能遺伝子を制御できるかどうかを調べるためには、裸子植物コバノグネツムの*LEAFY*遺伝子をシロイヌナズナの*leafy*突然変異体に遺伝子導入してみればよい。すると、*leafy*突然変異体は正常な花をつけるようになったのである。つまり、コバノグネツム*LEAFY*遺伝子はシロイヌナズナ*leafy*遺伝子を相補できた、いいかえれば、コバノグネツム*LEAFY*遺伝子はABC機能遺伝子を誘導できたのである。

では、もっと被子植物から系統的に離れた植物ではどうであろうか。コケ植物ヒメツリガネゴケを用いて同じ実験をしてみた。ヒメツリガネゴケは遺伝子ターゲティングという遺伝子を自由に改変する技術を容易に使える唯一の植物である。近年新しいモデル植物として注目され、2006年にゲノム配列の概略が決定される予定である。さて、ヒメツリガネゴケの*LEAFY*遺伝子をシロイヌナズナ*leafy*突然変異体に導入したところ、花は回復しなかった。つまり、ヒメツリガネゴケ*LEAFY*遺伝子はABC機能遺伝子を誘導できないのである。ということは、被子植物がコケ植物と分かれた約4億年前より後で、被子植物と裸子植物が分かれた約2億年前よりも前に*LEAFY*遺伝子はABC機能遺伝子を制御できるようになったことになる。この間にいったい何が起こったのだろうか。

ドイツのマックスプランク研究所のマイゼル研究員は被子植物、裸子植物、シダ類、ヒメツリガネゴケの*LEAFY*遺伝子を並べてアミノ酸配列を比較してみた。すると、*LEAFY*の最初のアミノ酸から394番目のアミノ酸が、ヒメツリガネゴケではアスパラギン酸であるが、他の植物ではヒスチジンであることに気づいた(*LEAFY*は*LEAFY*遺伝子からできるタンパク質を示す)。ということは、このアミノ酸の変化が*LEAFY*機能を変化させた可能性がある。そこで、ヒメツリガネゴケの*LEAFY*遺伝子の394番目のアスパラギン酸をヒスチジンに人工的に改変した改変ヒメツリガネゴケ*LEAFY*遺伝子を作り、この遺伝子を*leafy*突然変異体に導入してみた。すると、今度はきちんと花が咲いたのである。このことから、394番目のアミノ酸配列を変えるような塩基対置換が起こったことによって、*LEAFY*遺伝子がABC機能遺伝子を制御できるように進化した可能性が高いということがわかったのである。

このように、祖先遺伝子の遺伝子重複によるABC機能遺伝子の誕生、*LEAFY*遺伝子の塩基対置換によるABC機能遺伝子制御系の確立という遺伝子レベルでの進化により、花発生の遺伝子カスケードができあがり、花という形が進化したのである。

まとめ

生物の形の進化は発生過程の進化によって引き起こされる。発生過程の進化は遺伝子系の進化によって引き起こされる。本章では、植物を材料にどんな遺

伝子系の変化が形の変化を引き起こすかの実例を紹介した。その中で遺伝子重複と機能分化、遺伝子の塩基対置換が花の進化に大きな役割を果たしてきたことを概観した。このような進化のパターンは植物に限ったことではなく、動物においても同じような様式で形の進化が起こっていることが分かってきている。また、植物と動物で発生進化の様式が大きく異なっている点も多々ある。次章では、動物の発生進化についてより多くのことを学ぶ。

発生過程がどのような遺伝子系によって司られているかは研究が大いに進展している分野である。また、ヒトを始めいろいろな生物のゲノム情報が日々蓄積しつつある。今後、生物の形の進化がどのように引き起こされたのかはよりはっきりと分かるようになることが期待されている。

●参考文献

- ・長谷部光泰「植物形態進化を引き起こした遺伝子進化」 岩槻邦男・加藤雅啓編「多様性の植物学2」東京大学出版会(2000)
- ・岡田清孝・町田泰則・松岡信監修「新版 植物の形を決める分子機構」秀潤社(2000)
- ・佐藤矩行ほか シリーズ進化学第4巻「発生と進化」岩波書店(2004)