

12

植物の比較ゲノム： 陸上植物の発生遺伝子の進化と多様性

長谷部光泰

Mitsuyasu Hasebe

自然科学研究機構 基礎生物学研究所, 総合研究大学院大学 生命科学研究所, 科学技術振興機構 ERATO

2

後生動物の発生遺伝子制御ネットワークは左右相称性動物の共通祖先段階で確立された後、現在まで系統間でよく保存されていることがわかってきた。では、陸上多細胞生物のもう一つの大きな系統である陸上植物の場合はどうであろうか。被子植物のシロイヌナズナ、イネ、シダ植物小葉類のイヌカタヒバ、コケ植物セン類のヒメツリガネゴケ、緑藻類のクラミドモナスのゲノム配列がほぼ明らかになり、発生遺伝子のゲノムワイドな比較解析が可能となった。シロイヌナズナの発生過程に重要な約700遺伝子のオーソログを探索し、系統解析を行ったところ、陸上植物の発生遺伝子制御ネットワークは後生動物の場合と異なり、系統間で大きく異なっている可能性が大きいことがわかった。

はじめに

ショウジョウバエでのホメオティック遺伝子のクローニングを端緒としたホメオボックスの後生動物全般における保存性の発見は、発生学と進化学の新たな融合を導いた¹⁾。その後、30年ほどの間に後生動物の発生ネットワークの進化が驚く勢いで解明されてきた。その成果の中で、最も印象的なことの一つは、限りないほど多様だと思われてきた後生動物の発生過程が、実はほとんど同じ遺伝子ネットワークによって制御されていたことである²⁾。そして、一部のネットワークの組み合わせや下流遺伝子を改変することによって後生動物の多様性が生み出されているようだということもわかってきた³⁾。

では、陸上多細胞生物のもう一つの大きな系統である陸上植物(用語解説)はどうであろうか? 陸上植物と後生動物の共通祖先は単細胞生物であったと推定されており、両系統は独立に多細胞化した。したがって、陸上植物の発生様式は後生動物と大きく異なっている。例えば、幹細胞がほぼ無

限に分裂し続け、器官を作り続けるという発生様式は、後生動物には見られないものである⁴⁾。また、細胞が動かずに発生過程が進行するという点も後生動物と大きく異なる。では、このように独立に進化した発生過程を持つ陸上植物のいろいろな系統でも、発生遺伝子制御ネットワークが保存されているのだろうか? そうだとすると、生物が発生過程を進化させるときには、何か共通の制約を受けている可能性が出てくる。一方で、保存性が後生動物に特有の現象で、陸上植物では発生遺伝子系が大きく変わっている可能性もある。この場合には、後生動物は発生遺伝子制御ネットワークを保存しなけりならなかった独自の理由があったはずである。したがって、陸上植物の発生遺伝子制御ネットワークの比較解析は、それ自身の進化に加え、生物全体の発生進化を理解するうえでも重要であると考えられるが、これまでほとんど研究ができなかった。その大きな理由は、陸上植物の中で、分子発生生物学、ゲノム生物学的研究が可能な種が系統的に偏っていたことにある。

◆ 1. 陸上植物の系統

まず、陸上植物の“植物”における位置づけ、ならびに陸上植物の系統について整理しておこう。2007年は分類学の開祖リンネの生誕300年を記念して様々な行事が催されている。リンネの時代、“植物”は陸上植物(被子植物、裸子植物、シダ植物、コケ植物)に加え、菌類、藻類を含んでいた。その後、光学顕微鏡技術の発達などにより細胞小器官の理解が進み、葉緑体を持つ生物が植物であるという認識が広がった。さらに、電子顕微鏡を用いた葉緑体の微細構造観察から、葉緑体には二重膜と三重膜以上のものがあることがわかった。前者は現生ラン藻類に近縁な原核生物が祖先真核生物に共生してできた葉緑体である。一方、後者は葉緑体

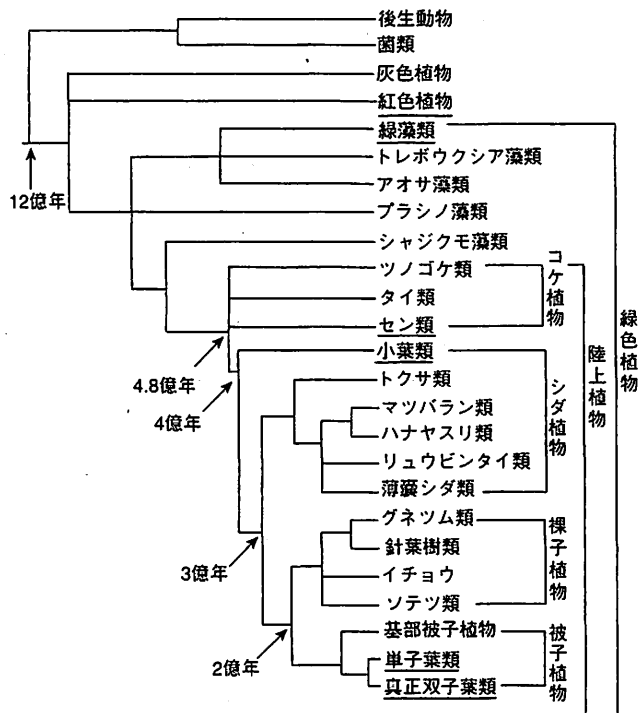


図1 植物の核ゲノム解析

下線を引いた双子葉類(シロイヌナズナ), 単子葉類(イネ), 小葉類(イヌカタヒバ), セン類(ヒメツリガネゴケ), 緑藻類(クラミドモナス), 紅色植物(*Cyanidioschyzon merolae*)はゲノム解析が完了, あるいはほぼ終了している。タイ類(ゼニゴケ)はゲノム解析が進行している。代表的な分岐点に推定分岐年代を記した。基部被子植物, シャジクモ藻類は単系統群ではないが, それ以外の分類群は単系統である。

を持った真核生物が別の真核生物に二次的に共生してできた葉緑体である。つまり, 前者と後者は異なる系統に属しているという見解が広がった。さらに, 近年のゲノム情報に基づいた分子系統解析の進展により, 後者は多様な真核生物の系統に分散することがわかり, 現在では, “植物”はラン藻様祖先原核生物が単細胞真核生物に一次共生した葉緑体を持つ, 灰色植物, 紅色植物, 緑色植物の3つの群を含む単系統群(用語解説)として定義されることが多い(図1)。

陸上植物は, 緑色植物の中の1系統である(図1)。淡水性のシャジクモ藻類が陸上植物に最も近縁であることから, 淡水性藻類から緑色植物の祖先が進化したと推定されているが, その祖先がどのような形をしていたのかは, 化石記録が乏しくよくわかっていない⁵⁾。現生陸上植物の中で最も基部分岐した群はコケ植物である。コケ植物は, ツノゴケ類, セン類, タイ類の3つの単系統群から構成されるが, これらの系統関係についてはまだはっきりわかっていないので, 図1には3分岐するように示した。コケ植物の化石はほとんど見つかっておらず, コケ植物がいつ起源したか, あるいは陸上植物がいつ陸上化したかはまだよくわかっていな

い。少なくとも, タイ類に似た孢子化石が見つかる約4億8千万年前にはコケ植物様の植物が陸上化していたのではないかと推定されている⁶⁾。この年代はカンブリア爆発の起こった約5億5千万年前よりも少し後のことである。コケ植物の3群の系統関係はわかっていないが, 分子系統解析の結果から, これらは陸上植物が陸上化した後, すぐに分岐したと考えられている。そして, これら3群の発生様式や形態は互いに大きく異なっている。維管束(後述)を持たない陸上植物を総称してコケ植物と呼んでいるだけで, 同じコケ植物でも3群はそれぞれ大きく異なっているのである。例えば, タイ類のゼニゴケは生活史のどの段階でも茎葉構造を形成しないが, このような体制(用語解説)は他の陸上植物に類を見ない。

コケ植物以外の陸上植物は, 水や養分の輸送を担うパイプ状の組織である維管束を持っている。維管束の一部は堅い細胞を形成し, それが樹木の材となり陸上植物の巨大化の原因となった。維管束植物の最も基部に位置するのが小葉類である。現生種は1,000種程度の小さな群であるが, 石炭紀に大繁栄し, 石炭のもとになった植物群である。その後, トクサ類やシダ類(図1のマツバラン類から薄蕨シダ類までの系統を含む単系統群)が分岐した。

約3億年前に種子が進化したと推定されており, 裸子植物が多様化した。しかし, 裸子植物はその後進化してきた被子植物に圧倒され, 現在では, イチョウ, 針葉樹類など少数の種が現存するのみである。現在, 陸上で最も種数の多いのが被子植物である。被子植物は約2億年前に生じた群で維管束植物の中では最も新しい系統群である。被子植物の最も基部に位置する“基部被子植物”と, その後に進化した“単子葉類”, “真正双子葉類”の大きな3群に分けることができる。

◆ 2. 陸上植物の発生過程の進化仮説

陸上植物は後生動物と異なり, 単相(1n)と複相(2n)(用語解説)の2つの世代を持っている(図2)。後生動物の発生過程で単相になるのは通常, 精子と卵だけである。しかし, 陸上植物は単相にも複相にも多細胞体を形成する。では, 2つの多細胞体はどのように進化してきたのだろうか? 陸上植物に最も近縁なシャジクモ藻類は単相のみに多細胞体を形成する。複相になるのは受精卵だけで, 受精卵の最初の細胞分裂が減数分裂で, すぐに単相世代が開始する。陸上植物の最も基部に位置するコケ植物は, 単相, 複相ともに多細胞だが, 複相植物体が小さく単相植物体に半寄生している。単相植物体はシダ植物では数百細胞に, 被子植物では数細胞にまで退化している。シダ植物の単相植物体は独立生活するが, 被子植物のそれは複相植物体に寄生している。したがっ

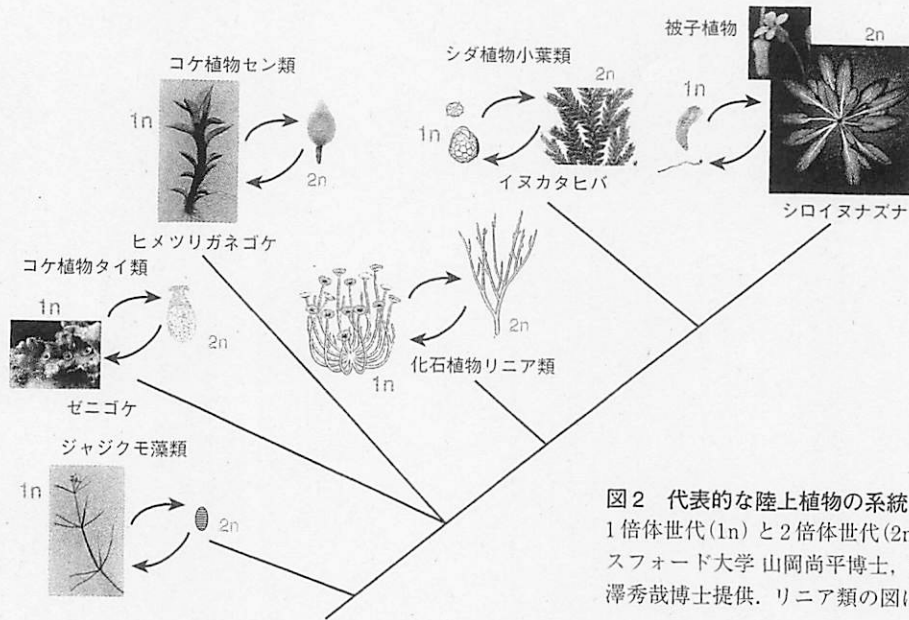


図2 代表的な陸上植物の系統と生活史(口絵参照)

1倍体世代(1n)と2倍体世代(2n)を示す。(ゼニゴケ写真はオックスフォード大学 山岡尚平博士, 京都大学大学院生命科学研究所 福澤秀哉博士提供. リニア類の図は文献8)より改図)

て、陸上植物の共通祖先は単相にのみ多細胞体制を持っており、多細胞複相世代は陸上植物の約5億年の進化過程において進化してきたと考えられている。では、どのように単相多細胞体から複相多細胞体が進化してきたのか？単相と複相の両多細胞体を結びつけるものは現生種の解析だけでは見えてこず、多くの進化学者を悩ませてきた。

この問題は、1980年代のスコットランドのライニーチャートにおける化石植物リニア類の研究により、新たな転機を迎えた。単相と複相が同じような多細胞体制を持つ原始的な維管束植物の化石が発見されたのである(図2)。すなわち、単相優占の現生コケ植物と複相優占の現生維管束植物との中間に位置する分類群である。この発見に基づき、陸上植物はまず単相に多細胞発生システムが進化し、ついで複相にも同じような発生システムを用いて同じような体制が進化した。その後、単相は退化し、複相がより複雑化したというシナリオが提唱された⁷⁾。そして、元来、単相で用いられていた発生遺伝子系が複相に流用(co-option)されることによって複相多細胞発生システムが進化したという仮説が提唱され広く受け入れられてきた⁸⁾。となると、後生動物における発生遺伝子系の保存性と同じように、陸上植物でも発生過程は同じような発生遺伝子制御ネットワークによって司られているのだろうか？

3. 発生進化学のモデル

従来、植物の分子発生学研究のほとんどは被子植物に限られてきた。被子植物の中で真正双子葉類のシロイヌナズナ(図2)、単子葉類のイネの核ゲノム解析が終了し、様々な

発生過程を担う分子機構、また両者間での相違が研究されている。これらの研究から、被子植物の中ではいくつかの重要な違いはあるものの、ほとんどの発生制御機構は保存されているらしいことがわかってきた。被子植物は2億年前に起源した新しい分類群であり、動物に例えれば、哺乳類間での発生システムの比較である。短期間で多様化したものの、その基本的体制は外部形態的にもほぼ同じであることを考えると、コアとなる発生遺伝子制御系が保存されているのは納得できる結果である。一方、被子植物以外の陸上植物においては、形質転換が可能でゲノム情報の蓄積しているモデルがなかったことから、研究を進めることが難しかった。しかし、この数年で状況は大きく変わってきた。

米国Purdue大学のJ.A. Banksを中心として米国エネルギー省Joint Genome Institute (JGI)において小葉類イヌカタヒバ(*Selaginella moellendorffii*, 図2)の8倍全ゲノムショットガン解析が終了した。イヌカタヒバは日本、台湾、フィリピンなどで自生が報告されている。日本では西表島などきわめて限られた場所にのみ自生しており絶滅が危惧されている。ただし栽培は容易で、鉢植えの雑草としてよく見かける。イヌカタヒバは約100Mb程度の小さなゲノムサイズであることから配列決定が行われたが、形質転換はもとより、分子生物学的実験基盤がまだ整っていない。したがって、今後このような技術の開発が必要であるが、配列情報がわかっただけでも陸上植物の発生進化研究に大きな影響を与えている(後述)。

コケ植物セン類においては、ヒメツリガネゴケ(*Physcomitrella patens*, 図2)が新しいモデル生物として注目されている⁹⁾(関連webサイトURL^{a)}参照)。ヒメツリガネゴケ

は1990年代に出芽酵母とほぼ同じ相同組換え率を持つことがわかり、核遺伝子のターゲティングがきわめて容易にできるようになった。その結果、条件的遺伝子破壊、アミノ酸置換などが実用化されている。また、体制が単純で細胞観察が容易であることから、高度なイメージング技術を駆使した細胞レベルでの発生研究が可能である。日米独英のヒメツリガネゴケゲノムコンソーシアムと米国JGIとの共同研究で8倍ゲノムスケールの全ゲノムショットガン解析が終了した。そして、日本からの6種の異なる発生段階由来RNAを用いた完全長cDNAライブラリーからの約20万EST配列とともに、アセンブル、アノテーションが行われ公開されている^{b)}。しかし、 $n = 27$ 本の染色体数に対して、まだ2,000程度のグループ(スキヤホールド)に配列が分かれていることや、遺伝子予測に間違いが多いことから、現在、再アセンブル、再アノテーションのための研究が行われている。今後、日本の比較ゲノム特定領域を中心として、8倍BACエンドシーケンシング、約23,000の完全長cDNA全長配列、7つの異なる発生段階由来の100万の5'SAGEタグ配列、200万種のcDNA3'末非翻訳領域配列、そしてSNPsマッピングが行われる予定である。これらのデータは2008年度前半には公開される予定である。また、理化学研究所バイオリソースセンター^{c)}より約2万種近くの完全長cDNAクローンがすでに入手可能である。

コケ植物タイ類のモデルはゼニゴケ(*Marchantia polymorpha*, 図2)、京都大学(現石川県立大学)大山完爾らのグループによってY染色体の配列解読が終了している¹⁰⁾。Y染色体はほとんどの領域が反復配列からなり、約10Mbの配列中に64個のタンパク質コード遺伝子が見つかった。このうち発現様式から、14遺伝子が雄の生殖器官形成特異的に機能していると推定されている。京都大学の河内孝之らのグループによるEST、遺伝地図作成や形質転換法などの様々な実験技術開発に加え、米国JGIにおいて全ゲノムショットガン解析が決定しており、今後の成果が期待されている。特に、タイ類は、先述の茎葉構造を持たない体制に加え、胞子体など陸上植物では他に類を見ない固有の発生様式を持っており、発生学的研究の進展が期待される。

◆ 4. 陸上植物の発生遺伝子の比較系統解析

以上のように、この数年で被子植物のシロイヌナズナ、イネに加え、陸上植物の他の代表的な系統に属するイヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケの全ゲノム配列がほぼ明らかになった。さらに外群として、単細胞緑藻のクラミドモナスのゲノム配列も公開された^{d)}。そこで、筆者らはこれらの配列情報を用いて発生遺伝子の比較解析を行った¹¹⁾。

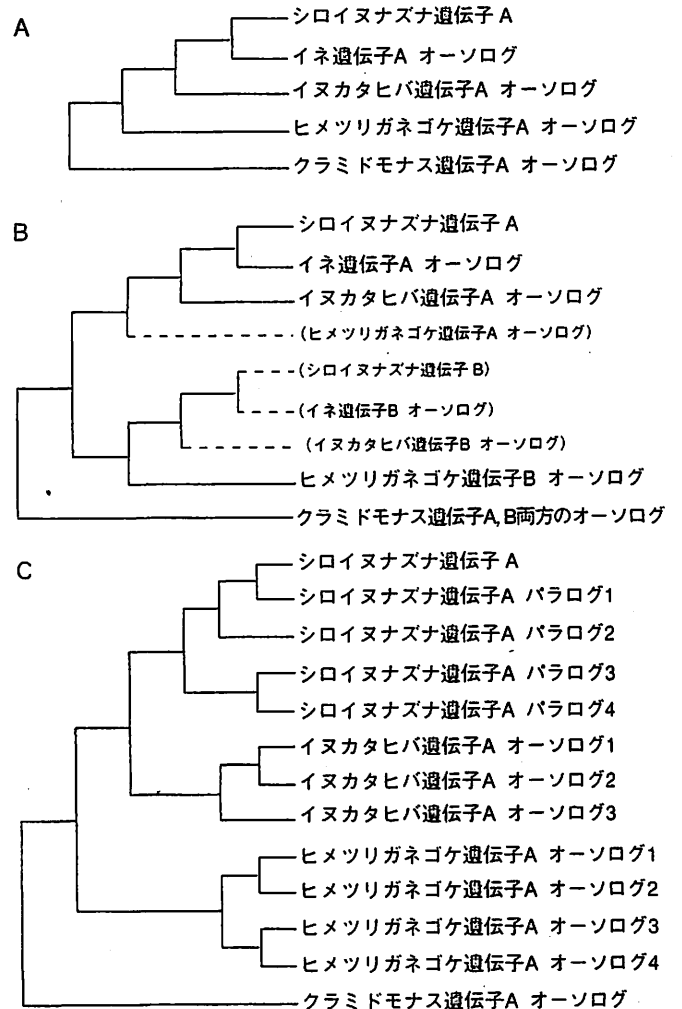


図3 系統樹の模式図
点線は遺伝子の欠失を示す。説明は本文参照。

まず、シロイヌナズナの発生過程に関わると考えられる遺伝子を約700選んだ。これらの中には、細胞周期、細胞骨格、クロマチン修飾、光シグナル、植物ホルモン、生物時計、個々の器官形成に関わる転写因子などが含まれている。次に、それぞれの遺伝子のホモログを公開されているDNAデータベースから検索した。イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケ、クラミドモナスのゲノム配列は完全にアセンブル、アノテーションされていないので、得られた塩基配列は独自にアセンブルを行った。全ゲノムのアセンブルとは違い、1遺伝子をカバーする程度のアセンブルは容易である。これによって得られた配列から、GenomeScan^{e)}などを用いてアミノ酸配列推定を行い、アラインメント、系統樹作成を行った。そして得られた系統樹から、シロイヌナズナの発生過程に関わる遺伝子のオースログが他の陸上植物のゲノムに存在しているかどうかを1つ1つ検討してみた。

その結果、調べた約85%のシロイヌナズナ遺伝子について

て図3Aのような系統樹が得られた。このことから、シロイヌナズナ遺伝子に対するオーソログが、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケゲノムにも存在している可能性が高いことがわかった。ただし図3Aの系統関係は、図3Bのようにいくつかの遺伝子が進化の過程で欠失した結果、本来オーソログ関係にない遺伝子がオーソログのように見えている可能性がある点には、注意すべきである。さらに、1つ1つの系統樹を検討する過程で、図3Cのように系統ごとに遺伝子族を構成する遺伝子数が異なる場合が多々あることもわかってきた。このような場合、元来オーソログな遺伝子が各系統の分岐後にそれぞれの系統で遺伝子重複により数を増やしたのか、あるいは図3Bのような遺伝子の平行的な欠失が起こったのかを特定することはできない。これらのことから、陸上植物の発生遺伝子は多くの場合ホモログが保存されているが、進化の過程で複数回の遺伝子重複や欠失を経験しており、系統によって同じ遺伝子族が保存されていても、それを構成する遺伝子数は大きく異なることがわかった。このように遺伝子数に変化があるということは、たとえ同じ遺伝子族の遺伝子が共有されているとはいえ、同じような発生遺伝子制御ネットワークの中で使われているかどうかについては慎重に検討する必要がある。もしかすると、遺伝子族としては共有されているが、遺伝子制御ネットワークは大きく変化している可能性もある。その例を2つ見てみよう。

●1. MADS-box遺伝子制御系

MADS-box 遺伝子は真核生物で広く見られる転写因子である。後生動物のSRF (serum response factor) や酵母のMCM1は細胞分裂制御に関わっている¹²⁾。被子植物のMADS-box遺伝子は発生過程の様々な場面で機能している。植物のMADS-box 遺伝子はMIKC^c型とMIKC^{*}型に分かれるが、ここでは簡略のためMIKC^c型についてのみ注目する。*FLOWERING LOCUS C (FLC)*, *SUPPRESSOR of CONSTANS OVEREXPRESSION 1 (SOC1)* 遺伝子は非生殖性幹細胞(栄養茎頂分裂組織)を生殖性幹細胞(生殖茎頂分裂組織)へ転換するシグナル伝達系で働いている¹³⁾ (用語解説)。また、ABC遺伝子(用語解説)と呼ばれる数個のMADS-box 遺伝子は花器官形成のホメオティックセレクターとして機能しており、HOX 遺伝子のようにABC遺伝子の発現パターンによって、花の構成要素であるがく片、花弁、雄ずい、雌ずいの形成位置とidentityが決定される¹⁴⁾。シロイヌナズナゲノムには38個のMIKC^c型MADS-box 遺伝子が見つかり、これら以外にも多様な発生過程に関わっていると推定される。

一方、イヌカタヒバゲノムには3個、ヒメツリガネゴケゲノムには6個のMIKC^c型MADS-box 遺伝子が見つかり

る。ヒメツリガネゴケMADS-box 遺伝子(*PpMADS*)は単系統群を構成する。この単系統群と被子植物MADS-box 遺伝子との系統関係は、保存されているアミノ酸残基の数が少ないなどの理由で統計的に有為に特定することができない。しかし、外群となる緑藻類にもMADS-box 遺伝子が存在し¹⁵⁾、*PpMADS*sと被子植物MADS-box 遺伝子が陸上植物の系統で遺伝子重複の結果生じた可能性が高い。このことから、途中の進化過程は不明であるが、結果として現在異なった系統間でMADS-box 遺伝子族の構成遺伝子数の差が生じていることになる。

このように個々の系統で同じ遺伝子族の構成遺伝子の数が10以上も異なることから、遺伝子制御ネットワークにも違いが生じている可能性が高いと考えられる。MADS-box 遺伝子は4量体を形成して転写調節を行うが¹⁴⁾、その際の組み合わせがどの遺伝子を転写するかが重要であることが知られている。そのような組み合わせを作る遺伝子がすべて被子植物の系統でのみ見られ、ヒメツリガネゴケやイヌカタヒバには見られないということは、これらの遺伝子制御は被子植物の系統のみで機能していることになり、陸上植物全体では存在しえないはずである。つまり、MADS-box 遺伝子が関与する発生プログラムは、被子植物で独自に進化した可能性が高いことになる。

さらに、MADS-box 遺伝子に対する発現制御についても同じことがいえそうである¹⁶⁾。被子植物のABC 遺伝子はすべて*LEAFY* 遺伝子(*LFY*)によって発現誘導される。裸子植物、シダ植物、ヒメツリガネゴケゲノムにも*LFY* オースログが存在する。これら遺伝子をシロイヌナズナの*LFY* 遺伝子プロモーターに連結し、シロイヌナズナの*LFY* 機能欠失突然変異体(*lfy* 変異体)に導入する。*lfy* 変異体は花を形成できないが、シロイヌナズナ*LFY* 遺伝子をこの方法で導入すると、花を形成させることができる。ところが、ヒメツリガネゴケ*LFY* オースログ(*PpLFY*)は花を形成させることができなかった。また、ABC 遺伝子の1つである*API* 遺伝子プロモーターに対する*PpLFY* タンパク質の結合能を出芽酵母を用いて調べたところ、*PpLFY* は*API* を誘導できなかった。このことから、*PpLFY* はMADS-box 遺伝子を誘導できない可能性が出てきた。さらに、*PpMADS* 遺伝子のプロモーター領域と*PpLFY* が結合するかどうかをゲルシフトアッセイによって調べてみたが、結合を指示する結果は得られなかった。また、6つの*PpMADS*sすべてを遺伝子破壊した6重遺伝子欠失変異体の表現型は*PpLFY* 遺伝子破壊体の表現型と異なり、関連づけることができなかった。これらのことから、*PpLFY* によるMADS-box 遺伝子の正の発現制御は、コケ植物セン類が被子植物から分岐した後、被子植物の系統で確立された可能性が高いと考えられる。

●2. オーキシシンシグナル伝達系

オーキシシンは植物の極性形成や器官形成など発生過程に重要な役割を持つ植物ホルモンで、トリプトファンと似た分子構造を持つ低分子である。オーキシシン受容体はオーキシシンと結合することでAUX/IAAタンパク質と結合し、ユビキチンリガーゼ複合体によってAUX/IAAを分解する。AUX/IAAはAUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) 転写因子に結合してARFの転写を抑制している¹⁷⁾。したがって、オーキシシン存在下でARFが機能し、オーキシシン応答性遺伝子の発現が誘導される。オーキシシンは発生段階の様々な局面で機能し、その多様性の一端はAUX/IAA遺伝子の多様性にあると考えられてきた¹⁸⁾。シロイヌナズナには29個のAUX/IAA遺伝子が見つかり、それぞれが異なる機能を持っている。イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケゲノムにもAUX/IAA遺伝子が見つかった。しかし、それぞれ3個の遺伝子しか見つからず、系統樹からシロイヌナズナの29個の遺伝子はすべて被子植物の系統のみに存在していることがわかった。イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケゲノムともにオーキシシン受容体ARFに対するオーソログを持っており、被子植物で有効なオーキシシンアンタゴニストが機能する。このことから、MADS-box遺伝子の場合と異なり、オーキシシン作用の分子機構は陸上植物全般で保存されている可能性が高い。しかし、異なる発生過程で用いられているAUX/IAA遺伝子が被子植物にのみしか存在しないということは、AUX/IAAの関与する発生過程のほとんどは、イヌカタヒバやヒメツリガネゴケには存在しえないことになる。

●3. 系統特異的遺伝子

MADS-box遺伝子、AUX/IAA遺伝子の例を見たが、これら以外の遺伝子でも系統間における遺伝子族内遺伝子数の違いが多く見られた。さらに、図3Cのように系統ごとに遺伝子が単系統群を形成する場合が多く見られた。そして、遺伝子族の増幅と収縮が極端な場合には、特定の系統でオーソログが見つからない場合があった。これは解析した約700遺伝子の15%ほどにあたる。これらの中には、被子植物の花形成を誘導するFLOWERING LOCUS T (FT), TERMINAL FLOWER 1 (TFL1), オーキシシンとともに陸上植物の発生に多面的に機能する植物ホルモンであるサイトカイニン合成酵素やエチレン合成酵素が含まれていた。このことは、これらを介した発生プロセスは被子植物特有のものであり、陸上植物全般では保存されていない可能性がある。ただ、サイトカイニンに関しては、ヒメツリガネゴケの発生過程において重要な役割を持つことが知られており¹⁹⁾、被子植物とは異なる合成系を用いて産生されると考えられる。したがって、同じ低分子植物ホルモンを用いているものの、その合成経路が違うということは、当然、

合成制御システムも違うはずであり、陸上植物全般におけるこれらの植物ホルモンの制御様式は保存されていない可能性が高い。これらのホルモンの受容系については被子植物遺伝子のオーソログが、イヌカタヒバ、ヒメツリガネゴケにも存在しているが、被子植物と同じような機能を持っているか、同じシグナル伝達系を持っているかはわかっていない。ジベレリンは被子植物の細胞伸長を制御する植物ホルモンであり、細胞移動が起こらない植物の発生システムにおいてはジベレリンの分布制御が大きな役割を果たしている。イヌカタヒバにはジベレリンの受容システムが存在しているが、ヒメツリガネゴケには受容体、シグナル伝達を行うタンパク質のオーソログが存在しないことが明らかになった²⁰⁾。

おわりに

このように陸上植物の代表的な系統間での発生遺伝子のゲノムワイドな比較によって、陸上植物の発生遺伝子制御ネットワークは系統ごとに大きく異なっている可能性が示唆された。しかし、これらのほとんどは、遺伝子系統樹に基づく推定であり、それぞれの系統においてオーソログと推定される遺伝子機能の比較を実験的に行うことが今後必要である。これまでに研究された例はこの推定を支持している可能性が高そうである。例えば、被子植物の茎の先端に位置し無限に分裂を続ける幹細胞(無限成長分裂組織)の形成と維持に必須なホメオボックス遺伝子であるクラス1KNOX遺伝子の機能解析を行ったところ、ヒメツリガネゴケでは無限成長分裂組織では機能しておらず、有限成長分裂組織のみで機能していることがわかった²¹⁾。

以上より、陸上植物の発生遺伝子の進化様式は後生動物のそれと大きく異なっているようである。これは、陸上植物特有の生活様式によって引き起こされた可能性がある。後生動物と異なり陸上植物には自殖性のものが多く見られ、突然変異体は1個体でも繁殖が可能であり、遺伝子重複などによって生じた遺伝子数の変動が後生動物よりも容易に集団内に固定すると考えられる。自殖性とも関連するが、陸上植物のほとんどは倍数体起源あるいは倍数体であり、ゲノム組成の大きな変動が進化の過程で後生動物よりも頻繁に起こったと考えられる。このような状況のもと、発生遺伝子ネットワークもそれぞれの系統で独自に進化していったのではないだろうか。

謝辞

本稿に用いた系統解析の結果の一部は、西山智明、棚橋貴子、青野直樹、青山剛士、石川雅樹、久保稔、倉田哲也、佐藤良勝、篠原直貴、住川直美、程朝陽、橋本薫、日渡祐二、平井正良、藤田知道、

三上浩司, 宮崎さおり, 村田隆, 森長真一, 岩田美根子, 小栗康子, 小野寺直子, 小原真理, 杉本浩, 若月幸子との共同研究によって行ったものである。また, ヒメツリガネゴケゲノム解析にご協力いただいている多くの共同研究者に感謝する。

文献

- 1) Hall, B.K.: *Evolutionary Developmental Biology*, 2nd ed. Kluwer Academic Publishers (1999)
- 2) Davidson, E.H. et al.: *Science* 311, 796-800 (2006)
- 3) Carroll, S.B. et al.: *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*. Blackwell (2001)
- 4) Steeves, T.A. et al.: *Patterns in Plant Development*, 2nd ed. Cambridge Univ. Press (1990)
- 5) Graham, L.E. et al.: *Algae*. Prentice Hall (2000)
- 6) Wellman, C.H. et al.: *Nature* 425, 282-285 (2003)
- 7) Kenrick, P. et al.: *Nature* 389, 33-39 (1997)
- 8) Kenrick, P.: *Phil Trans R Soc Lond B* 355, 847-855 (2000)
- 9) Cove, D.: *Ann Rev Genet* 39, 339-358 (2005)
- 10) Yamato, K.T. et al.: *Proc Natl Acad Sci USA* 104, 6472-6477 (2007)
- 11) 長谷部光泰ほか: 細胞工学別冊 植物細胞工学シリーズ23「植物の進化」 pp.163-173 (2007)
- 12) Theissen, G. et al.: *Plant Mol. Biol.* 42, 115-149 (2000)

- 13) Baurle, I. et al.: *Cell* 125, 655-664 (2006)
- 14) Theissen, G. et al.: *Nature* 409, 469-471 (2001)
- 15) Tanabe, Y. et al.: *Proc Natl Acad Sci USA* 102, 2436-2441 (2005)
- 16) Maizel, A. et al.: *Science* 308, 260-263 (2005)
- 17) Tan, X. et al.: *Nature* 446, 621-622 (2007)
- 18) Quint, M. et al.: *Curr Opin Plant Biol* 9, 448-453 (2006)
- 19) Cove, D. et al.: *Ann Rev Plant Biol* 57, 497-520 (2006)
- 20) Yasumura, Y. et al.: *Curr Biol* 17, 1225-1230 (2007)
- 21) 長谷部光泰: 植物の発生と進化, 「シリーズ進化学4 発生と進化」, 岩波書店, pp. 159-194 (2004)

関連webサイトURL

- a) PHYSCObase <http://mos.nibb.ac.jp>
- b) Joint Genome Institute (JGI): Why Sequence *Physcomitrella patens?*
<http://www.jgi.doe.gov/sequencing/why/CSP2005/physcomitrella.html>
- c) 理研バイオリソースセンター
<http://www.brc.riken.jp/lab/epd/Eng/species/moss.shtml>
- d) JGI: *Chlamydomonas reinhardtii* v3.0
<http://genome.jgi-psf.org/Chlre3/Chlre3.home.html>
- e) GenomeScan
<http://genes.mit.edu/genomescan.html>

用語解説

◆陸上植物

コケ植物, シダ植物, 裸子植物, 被子植物を含む単系統群を指す慣用的用語だが, 陸上には緑藻類も生育していることから, 科学的に厳密な用語ではない。これらの植物はすべて多細胞の2倍体を形成することから, 2倍体胚発生を持つという意味で有胚植物と呼ぶのが妥当である。

◆単系統群

共通祖先由来の子孫すべてを含むような群。例えば, 図1の被子植物, 裸子植物, 陸上植物, 緑色植物は単系統群であるが, シダ植物は単系統群ではない。マツバラ類から薄囊シダ類までを含む群はシダ類と総称され, これは単系統群である。

◆植物の体制

受精卵から胚発生が進行すると上下軸が形成される。軸の上端または上下両端に永続性の幹細胞が識別でき, 器官形成を行う。地上側の幹細胞から莖葉, 地下側の幹細胞から根が形成される。莖, 葉, 根はいくつかの系統で平行的に進化した。例えば, 被子植物, シダ類, 小葉類, コケ植物セン類の莖葉はそれぞれ独立に進化した。後生動物のように胚発生の時期が特定しにくく, 莖葉, 根は生涯にわたって形成されつづける。ほとんどすべての器官形成が, 生涯にわたって継続的に行われる点が後生動物と大きく異なっている。

◆単相と複相

受精と減数分裂によって核DNA量は変化する。減数分裂

後受精前までの状態を単相, 受精後減数分裂までの状態を複相という。菌類などでは, 減数分裂や受精を経ずに単相複相が交代することもある。緑色植物の中には, 複相のみ, 単相のみ, あるいは単相複相両方が多細胞化するものがそれぞれ知られている。

◆幹細胞

自分と同じ細胞を作り出す能力(自己複製能)と別な性質を持った細胞(分化細胞)を作り出せる能力(分化能)を併せ持った細胞。幹細胞の細胞分裂によって, 2つの幹細胞ができる場合, 幹細胞と分化細胞ができる場合, 2つの分化細胞ができる場合, そして, 幹細胞が細胞分裂を経ずに分化細胞へと変化する場合がある。幹細胞システムの進化は, 体細胞生物が進化するために必要な要因であったと推定される。多細胞生物が多く系統に分岐し, 個体が複雑化するにつれ, 様々な系統や同一個体内の組織や器官で, 平行的に幹細胞が進化したと考えられる。したがって, 幹細胞は同じような遺伝子系によって制御されている場合も, そうでない場合もある。

◆ABC遺伝子

A遺伝子のみが機能するとがく片, AとB遺伝子がともに機能すると花弁, AとC遺伝子が機能すると雄ずい, C遺伝子のみが機能すると雌ずいができる。現在ではABC以外にも多くの遺伝子が関与していることがわかってきた。