

生物進化研究部門

長谷部 光 泰

全ての生物は約 40 億年前に生じた一つの祖先生物から進化してきた。現生生物に見られる多様性は 40 億年間に蓄積した突然変異によって引き起こされたものである。従って、生物進化の痕跡は現生生物のゲノム上に記されているはずである。では、どこがどう変わることによって進化がおこったのか。この問題を解くために、まず、研究対象とする生物の類縁関係を明らかにすることが必要となる。このステップは系統分類学の範疇に入る。次に、モデル生物を駆使して生物進化の鍵となった現象をゲノムのレベル、すなわち、遺伝子レベルまで還元して理解することが必要となる。そのためには細胞生物学、発生生物学、分子生物学、ゲノム生物学の範疇における研究が必要となる。さらに、これらの現象を遺伝子レベルまで還元できたならば、異なった生物間でゲノム比較、あるいはゲノムの一部を交換することによって、遺伝子系がどう変わることによって多様性が生み出されたかを推定できるようになる。つまり、最終的に進化学へとたどりつくわけである。当部門では、このようなスタンスのもと、異なった専門分野を持つスタッフ、博士研究員、大学院生が集まり、いろいろなレベルでとりとめもなく多様にみえる進化を包括的、総合的に説明するゲノムレベルでの一般原則を見つけるべく、この 10 年間に以下のような研究を行ってきた。

1. 生物の系統解析

進化を研究するには、まず生物の類縁関係を明らかにすることが必要である。我々は、裸子植物、シダ植物、コケ植物の類縁関係を世界に先駆けて解明してきた (Nishiyama et al. 2004)。また、系統分類学的な問題点の多かったいくつかの被子植物についても研究を進めた。

2. 細胞の進化：細胞骨格系からのアプローチ

植物細胞は動物細胞と異なり細胞壁で囲まれており動けず、形態形成運動の代わりに細胞分裂・伸長方向制御によって組織形態が決定される。従って、植物の発生進化には細胞形態制御機構の進化が大きな役割を果たしている。植物の細胞分裂・伸長方向制御は表層微小管系により行われる。動物細胞では中心体から微小管が形成されるが、植物は中心体を持たず、植物表層微小管がどのようにできるかはわかっていなかった。我々は表層微小管が既存の表層微小管から枝分かれすることによってできることを発見した (Murata et al. 2005)。現在、表層微小管の分岐点にどのようなタンパク質が局在しているかを明らかにすることによって動物細胞と異なった微小管形成機構がどのように進化したのかを明らかにすることを目指している。

3. 単細胞から多細胞への進化：極性形成・不等分裂機構からのアプローチ

単細胞生物から多細胞生物へと進化する最初のステップは一つの細胞から二つの異なった細胞を作り出すこと、すなわち不等分裂である。コケ植物セン類のヒメツリガネゴケから単離したプロトプラストの最初の細胞分裂が幹細胞と非幹細胞への不等分裂であることに着目し、この不等分裂を制御する遺伝子群の単離、解析を行っている。EST 解析によりカタログ化した約 1 万 5 千遺伝子の全長 cDNA を順次プロトプラストで過剰発現し、不等分裂に異常を引き起こす遺伝子の探索を行い、これまでに約 60 個の不等分裂関連遺伝子の単離に成功し、機能解析を進めている。

4. 植物の体制進化

陸上多細胞生物の大きな 2 群である後生動物と陸上植物の共通祖先は単細胞生物である。従って、両者は独立に多細胞発生過程を進化させてきた。従って、発生過程に用いられている遺伝子は大きく異なっている。しかし、発生分子機構は互いに類似点があることがわかってきた。すなわち、両者は独立に多細胞化したものの、特定の制約のもと似たような分子機構を用いて多細胞体制を進化させた可能性がある。このことを明らかにすべく、陸上植物の体制進化がどのような遺伝子系の変化によって引き起こされたのかを研究している。

(4-1) 全ゲノム比較からのアプローチ

これまで被子植物のゲノム情報がなかったため、陸上植物における発生遺伝子の進化をゲノムレベルで解析することが困難だった。我々は、遺伝学研究所、情報学研究所、理化学研究所との共同研究のもと、陸上植物の中で最初に分岐したコケ植物からセン類ヒメツリガネゴケ *Physcomitrella patens* を選び、完全長 cDNA ライブラリー作製、EST 解析、SAGE 解析、BAC 末端配列解析を行い、世界最大のゲノム情報を公開してきた。さらに、理化学研究所バイオリソースセンターより全ての完全長 cDNA クローンを世界中に頒布している。また、当部門の世界一のヒメツリガネゴケ実験技術を広く公開すべく、個別共同研究を積極的に受け入れるとともに、ヒメツリガネゴケ統合データベース PHYSCObase(<http://moss.nibb.ac.jp>) を作製し、ゲノム情報、実験プロトコルを公開し、全世界で広く利用されている。また、国際コケ植物学会、国際公開トレーニングコースを開催してきた。平成 17 年度に日米英独の国際コンソーシアムを結成し、米国エネルギー省の支援のもと全ゲノム配列決定を完了した。そして、被子植物とヒメツリガネゴケの発生遺伝子をゲノムレベルで比較した結果、ほとんどの発生遺伝子族が全ての陸上植物で保存されていることを明らかにした。そして、陸上植物の発生過程の多様性は、各系統特異的な遺伝子増幅や縮小によって引き起こされたことを明らかにすることができた。

(4-2) 陸上植物における茎葉体制（シュート）の起源と進化

陸上植物の共通祖先は 1 倍体世代に多細胞体制を持っていた。茎に葉が付いた構造（シュート）は植物の基本体制である。コケ植物セン類は 1 倍体にシュートを形成する。一方、シダ植物と種子植物は 2 倍体世代にシュートを形成し 1 倍体はシュートを形成せず縮小している。従って、もともと 1 倍体シュートで用いていた遺伝子群を流用して、2 倍体シュートが進化したと信じられてきた。と

ころが我々の研究から、被子植物の2倍体シュート形成に必須なホメオボックス遺伝子がヒメツリガネゴケの1倍体シュートでは機能していないことが明らかになった (Sano et al. 2005, Sakakibara et al. 投稿中)。また、2倍体シュート形成に重要なオーキシン極性輸送がヒメツリガネゴケ1倍体シュートでは確認できないことを明らかにした。このことから、2倍体シュートは新規に進化したという新しい仮説を提唱している。

一方、2倍体シュートが新規に進化したとすると、1倍体シュートはどのような分子機構によって制御されているのだろうか。約2万のヒメツリガネゴケ遺伝子およびエンハンサートラップラインを作出し、1倍体シュート特異的に発現する遺伝子の機能解析をすすめている (Hiwatashi et al. 2001)。さらに、1倍体と2倍体の転換を制御する遺伝子の進化に関する研究も開始した (図1)。

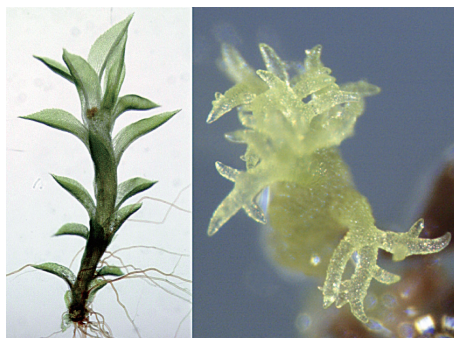


図1. ヒメツリガネゴケ Polycomb 遺伝子破壊株。同遺伝子を破壊すると1倍体幹細胞が2倍体幹細胞へと転換し、野生型でできる茎葉体(左図)に変わって右図のような構造体が形成される (青野直樹博士撮影)。

(4-3) 花形成遺伝子系の起源と進化

被子植物の生殖器官である花はホメオティック遺伝子によって形成される。花の起源と進化を調べるためにシャジクモ藻類、コケ植物、シダ植物、裸子植物における花器官形成ホメオティック遺伝子ホモログ (MADS-box 遺伝子族、LEAFY 遺伝子族) の機能解析を行った (Tanabe et al. 2005, Tahanashi et al. 2005, Maizel et al. 2005)。その結果、これらの遺伝子は元来、卵、精子形成に関わっており、植物が陸上化した前後に遺伝子重複によって数が増え、増えた遺伝子が機能分化することによって花器官が進化した可能性が高いことがわかった。

5. 分化全能性の進化

植物細胞は動物細胞に比べ、分化した細胞を幹細胞に分化転換することが容易である。この分子機構と進化を明らかにするために、容易に分化転換を引き起こすことが可能なヒメツリガネゴケを用いて科学技術振興機構 ERATO 長谷部分化全能性進化プロジェクト (研究総括: 長谷部光泰) との共同研究を開始した (図2)。

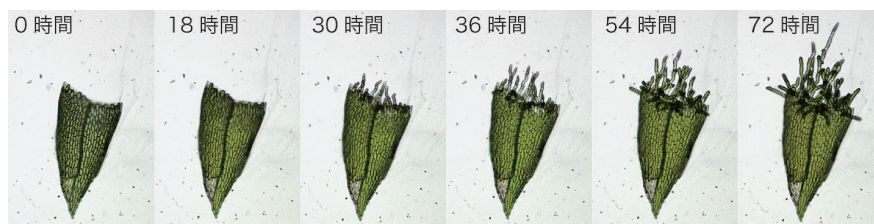


図2. ヒメツリガネゴケ葉細胞から幹細胞へのリプログラミング。ヒメツリガネゴケの葉を切断し、培地上に放置すると約1日で葉細胞が幹細胞へと分化転換し、細胞分裂を開始する (佐藤良勝博士撮影)。

参考文献

1. Tanabe*, Y., Hasebe*, M., Sekimoto, H., Nishiyama, T., Kitani, M., Henschel, K., Muenster, T., Theissen, G., Nozaki, H., and Ito, M. 2005. Characterization of MADS-box genes in charophycean green alga and its implication for the evolution of MADS-box genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 2436-2441. (*both authors contributed equally)
2. Tanahashi, T., Sumikawa, N., Kato, M., and Hasebe, M. 2005. Diversification of gene function: homologs of the floral regulator FLO/LFY control the first zygotic cell division in the moss *Physcomitrella patens*. *Development* 132, 1727-1736.
3. Murata, T., Sonobe, S., Baskin, T. I., Hyodo, S., Hasezawa, S., Nagata, T., Horio, T., and Hasebe, M. 2005. Microtubules are nucleated on extant microtubules via gamma-tubulin in plant cortical arrays. *Nature Cell Biology* 7, 961-968.
4. Maizel, A., Bush, M. A., Tanahashi, T., Perkovic, J., Kato, M., Hasebe, M., and Weigel, D. 2005. The floral regulator LEAFY evolves by substitutions in the DNA binding domain. *Science* 308, 260-263.
5. Sano, R., Juarez, C. M., Hass, B., Sakakibara, K., Ito, M., Banks, J.A., and Hasebe, M. 2005. KNOX class of homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems. *Evol. Dev.* 7, 69-78.
6. Nishiyama, T., Wolf, P.G., Kugita, M., Sinclair, R.B., Sugita, M., Sugiura, C., Wakasugi, T., Yamada, K., Yoshinaga, K., Yamaguchi, K., Ueda, K., and Hasebe, M. 2004. Chloroplast phylogeny indicates that bryophytes are monophyletic. *Mol. Biol. Evol.* 21, 1813-1819.
7. Nishiyama*, T., Fujita*, T., Shin-I, T., Seki, M., Nishide, H., Uchiyama, I., Kamiya, A., Carninci, P., Hayashizaki, Y., Shinozaki, K., Kohara, Y., and Hasebe, M. 2003. Comparative genomics of *Physcomitrella patens* gemetophytic transcriptome and *Arabidopsis thaliana*: Implication for land plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 8007-8012. (*both authors contributed equally)
8. Sakakibara, K., Nishiyama, T., Sumikawa, N., Kofuji, R., Murata, T. and Hasebe, M. 2003. Involvement of auxin and a homeodomain-leucine zipper I gene in rhizoid development of the moss *Physcomitrella patens*. *Development* 130, 4835-4846.
9. Hiwatashi, Y., Nishiyama, T., Fujita, T. and Hasebe, M. 2001. Establishment of gene-trap and enhancer-trap systems in the moss *Physcomitrella patens*. *Plant J.* 28,105-116
10. Hasebe, M., Wen, C.-K., Kato, M. and Banks, J.A. 1998. Characterization of MADS homeotic genes in the fern *Ceratopteris richardii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 6222-6227.



生物進化研究部門 (左) と ERATO 長谷部分化全能性進化プロジェクト (右)

