



Special Story

花をつけないシダ植物で花の起源を探る

長谷部光泰

岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所助教授

遺伝子を通して植物の形態進化を解明しようとしている植物分類学者の長谷部氏。花をつける被子植物と花をつけないシダ植物の研究から、花の起源に迫る。分類学の豊富な知識と、遺伝子レベルのアプローチが見事に合体して、わくわくするような生き物たちのつながりが見えてきた。

花はどのようにしてできたか

植物の中で目立つのはやはり花だ。春になって花が咲いて初めて“あれ、こんなところに桜の木があったんだ”と思った体験をお持ちの方も多いただろう。

花とは、被子植物の持つ生殖器官を指す言葉である。生殖器官は、本来必ずしも美しい形や色をしているものではなかった。私たちの身の回りの植物でもきれいな花をつけるのは被子植物、イチョウのような裸子植物の生殖器官は目立たない。花はどのようにして今のような姿になってきたのだろう。花の進化は詩人としても形態学者としても有名なゲーテをはじめ、多くの研究者によって論じられてきた。

何が花の起源なのだろう。

今世紀初めには、植物どうしを形で比べ、植物全体の大きな系統関係ができてきた。近年、DNAの塩基配列を比較して系統関係を調べる方法が生まれ、さまざまな生物に活用されるようになった。植物でもそれが行なわれている。光合成など植物が生きるために必要な生命

活動を司る遺伝子は、どの植物にも存在するので、これを利用すれば、形では比べられない遠縁のものどうしでも比較できる。そして、DNA解析を行なうと、これまで形から得られていた結論とは異なるデータが出てくる場合がある。

たとえば、現存の裸子植物は、イチョウ、ソテツ、針葉樹、グネツム類に分類され、互いに形、とくに生殖器官の形が大きく異なるので、違う系統だと考えられてきた。そして、グネツム類は雌の生殖器官が被子植物に似ているため、被子植物にもっとも近縁だと推定されていた。ところが私たちがこれらの裸子植物のDNAを比べてみた結果、これらは皆同じ祖先から生じた仲間だという答えが出てきた。つまり、これらのうちのいずれか一つから被子植物の祖先が生じたのではなく、現存する裸子植物と被子植物が分かれたあとに裸子植物の生殖器官は多様化したと考えるほうが実情に合っているのだ。裸子植物のどれかに被子植物の花の祖先となる手がかりがあると考えるのではなく、もっと原始的な植物の生殖器官に花の起源を求めなければならなくなったわけである。

さまざまな形態の生殖器官を持つ裸子植物



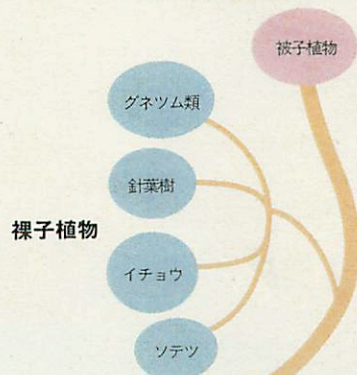
- ①ソテツ 雌株(左)、雄株(右)。
 - ②イチョウ 雌花。
 - ③マツ 雌花(上方)と雄花(下方)。
 - ④グネツム 雌花。
- *花は被子植物の生殖器官をさす言葉だが、ここでは便宜的に裸子植物でも“雄花、雌花”という呼び方にする。
(写真=千葉大学・福田泰二)



形態から推定される系統樹

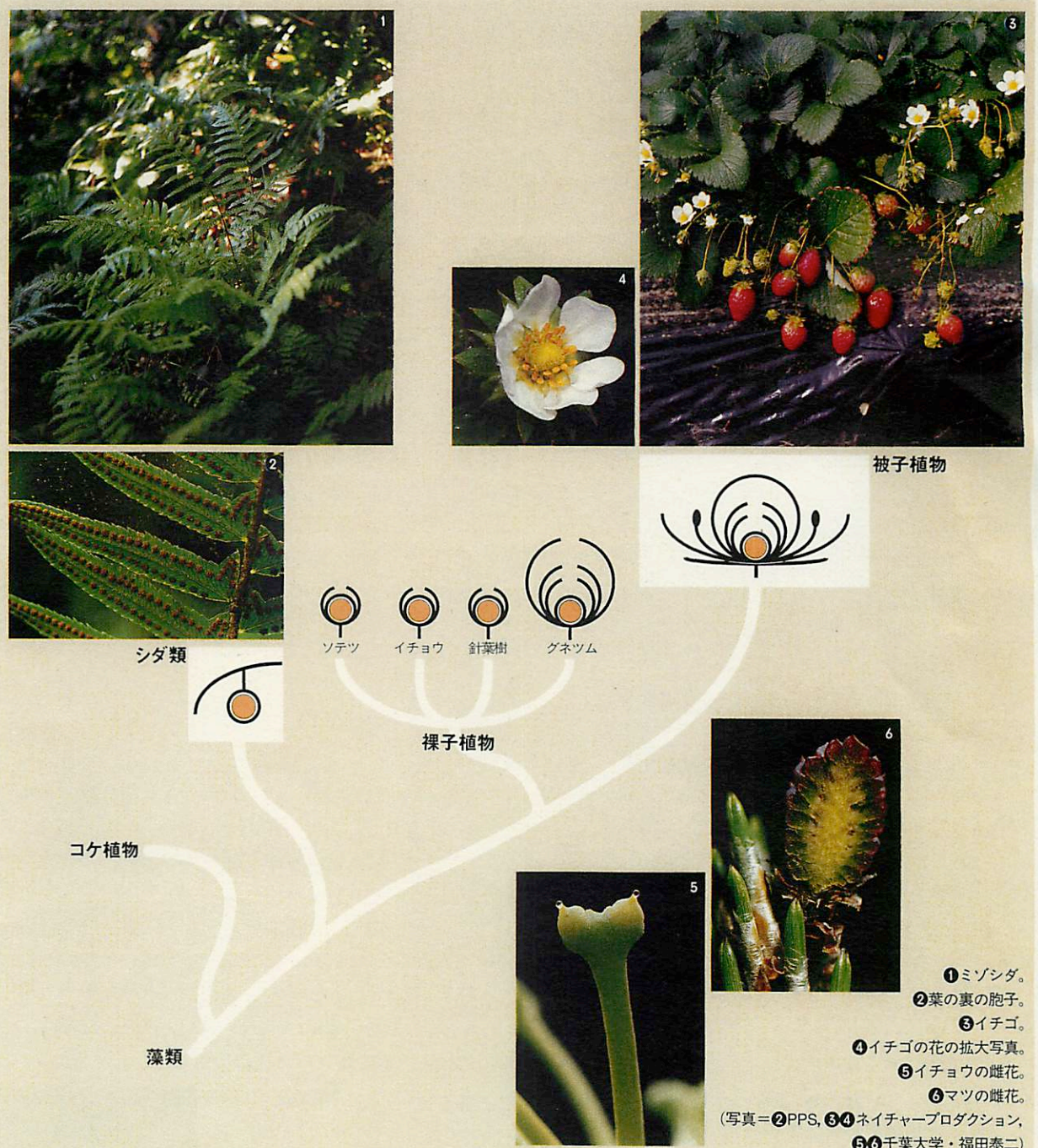


DNAから推定される系統樹



どの裸子植物がもっとも被子植物に近縁か?

形態の比較からはグネツム類がもっとも被子植物に近いとされていたが、DNA解析では4つの仲間はすべて同じ近さであることがわかった。



植物の進化と生殖器官の変化

植物は陸上に上がり、コケ、シダ、裸子、被子に進化したと考えられている。コケ、シダは孢子で、裸子と被子は種子でふえるというように、その生殖方法には大きな差がある。生殖細胞を覆う構造も大きく違う。
シダの生殖細胞である孢子は孢子嚢という単純な構造に包

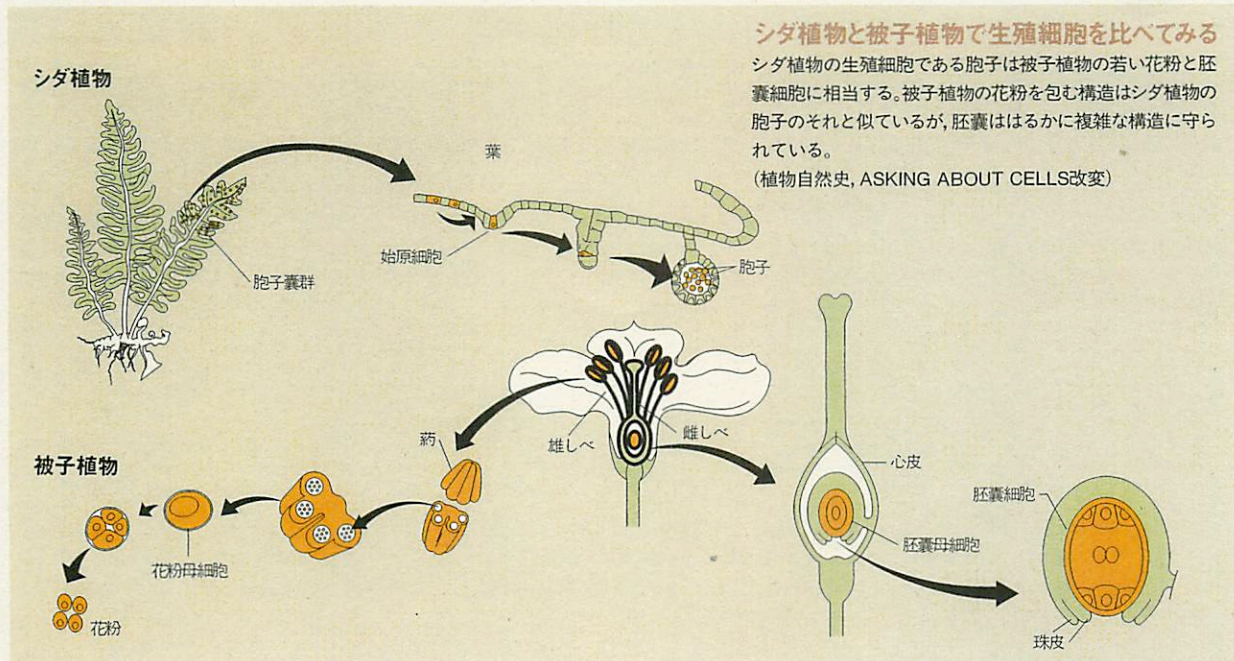
まれている。裸子の雌の生殖細胞は外側に珠皮という層が覆っているが、完全ではなく一部が露出している。被子ではその上をさらに完全な層が包み、より複雑になる。
グネツム類の生殖器官は、他の裸子植物より複雑なので、もっとも被子植物に近いという形態分類の根拠になっていた。

- ① ミゾシダ。
 - ② 葉の裏の孢子。
 - ③ イチゴ。
 - ④ イチゴの花の拡大写真。
 - ⑤ イチョウの雌花。
 - ⑥ マツの雌花。
- (写真=②PPS, ③④ネイチャープロダクション, ⑤⑥千葉大学・福田泰二)

シダに注目する

そこで我々が調べたのがシダ類である。裸子植物も被子植物も種子で繁殖する(そこで合わせて種子植物という)が、シダ類のように原始的な陸上植物は、孢子で繁殖する。葉の裏についた孢子嚢の中で減数分裂がおり、半数体の孢子(生殖細胞)が形成される。一方、被子植物では、減

数分裂によって、雄しべに花粉(オスの生殖細胞)、雌しべに胚嚢細胞(メスの生殖細胞)が形成される。若い花粉と胚嚢細胞は生殖細胞として孢子と相同だと考えられている。相同であるといっても、孢子は孢子嚢の中に入っているだけであり、花粉も雄しべの葯の中で形成されるというように、どちらも簡単なものなのに比べて、雌しべの中の胚嚢細胞は、珠心という孢子嚢に相同だと考えられている部分が、三重の層に覆われる複雑な構造をしている。



シダ植物と被子植物で生殖細胞を比べてみる

シダ植物の生殖細胞である胞子は被子植物の若い花粉と胚嚢細胞に相当する。被子植物の花粉を包む構造はシダ植物の胞子のそれと似ているが、胚嚢ははるかに複雑な構造に守られている。

(植物自然史, ASKING ABOUT CELLS改変)

さらに、雄しべと雌しべの外側には、花びらとガクがあるわけで、生殖細胞、とくに胚嚢細胞は何重にも守られている。このような外層の増加は、乾燥に強い、昆虫による受粉ができる、などの点で生きる能力を増しており、今日の被子植物の繁栄をもたらした重要な要因と考えられている。

このような変化の中で、シダ類にはない、花びらやガクなどはどのように生じたのだろうか。花の進化を知るには、これらの器官がどのように分化してきたかを解明する必要がある。それには、これらの器官の進化に、どのような遺伝子が関与してきたのかを、調べなければならない。

花作りに関与する遺伝子

モデル植物であるシロイヌナズナ(DNA量が少なく、また育てやすいのがよい)で、無作為に遺伝子を壊し、花(ガク、花びら、雄しべ、雌しべ)の形成に異常をきたす突然変異体が作られた。たとえば、*agamous*という変異体では、雄しべと雌しべがガクと花びらに置き換わってしまっている。つまり、ガクと花びらばかりの花になり、生殖するために必要な雄しべ、雌しべがなくなってしまう。*agamous*変異体はある一つの遺伝子がはたらかなくなることで花の様子が変化したことがわかり、そのはたらかなくなった遺伝子は *AGAMOUS* 遺伝子と名づけられた。

そのようにして花の様子が変化する突然変異体がいる作られ、それらの遺伝子解析が行なわれた結果、花の形成を制御している遺伝子の多くには決まった配列があることがわかった。MADS box と K box と呼ばれる配列である。動物や菌類でも MADS box を持つ遺伝子は知られているが、それらには K box はない。MADS box と K box の両方を持つ遺伝子は、種子植物にしか見つかっていなかった。では、花をつけないシダ植物ではどう

だろう。MADS遺伝子(MADS boxを持つ遺伝子をこう呼ぶ)はあるのかないのか。もしあったとしたらK boxはあるのかないのか。このへんを調べれば花の形成に迫れそうだとわかってきた。

シダを調べる

そこで我々は、リチャードミズワラビというシダを材料に、MADS遺伝子の探索を始めた。普通のシダ類は、多年草で、胞子を蒔いてから成熟して胞子をつけるまでに数年かかってしまう。しかし、熱帯原産のリチャードミズワラビは28°Cで培養すると3ヵ月ほどで1世代が完了するので、シダ類のモデル植物として注目されている。探索の結果、これまで9個のMADS遺伝子がリチャードミズワラビから単離され、すべてMADS boxとK boxを持つ種子植物型MADS遺伝子であることがわかった。

- ①リチャードミズワラビ。
- ②リチャードミズワラビの1個体の葉を分解して並べたもの。小さい葉のほうが古く、新しい葉ほど大きくなる。また、胞子をつける葉は丸まって細くなる。
- ③葉の裏のまだ若い胞子嚢。(写真=長谷部光泰)





化石にみる花の起源 西田治文

被子植物の存在が明らかに確認できるのは、白亜紀（約1億4000万～6500万年前）の初頭である。最古の記録としてイスラエル産の1億3500万年前の花粉化石があるからだ。しかし、被子植物の起源は白亜紀以前にまでさかのぼるだろうというのが大方の推測であり、さらに古い化石の出現が期待されている。

ところで被子植物のもっとも特徴的な形態である花は、いつどのようにして形作られたのだろうか。これに答えるべく、世界中で花（あるいは果実）の化石が探し求められている。花は化石になりにくいから、それでも1980年以降さまざまな化石が見つかり、原始的な花はいかなるものか、どのようにして多様化してきたかなどがわかりはじめています。

現生種の比較から、モクレン亜綱が原始的な被子植物であるといわれており、化石記録もこ

れを支持している。モクレン亜綱には、モクレン、スイレン、クスノキなどさまざまな植物が属するが、その中でとくに初期の被子植物として注目されているのは、モクレン目（木本性、両性花、花が大型で花弁、雄しべ、雌しべの数が多い）とコショウ目（草本性、花が小さく雄花と雌花が別のものもあり、雄しべ、雌しべの数が少ない）の植物である。

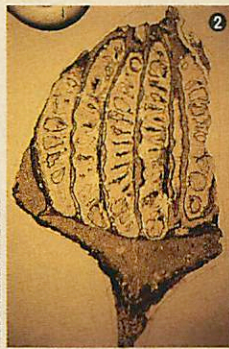
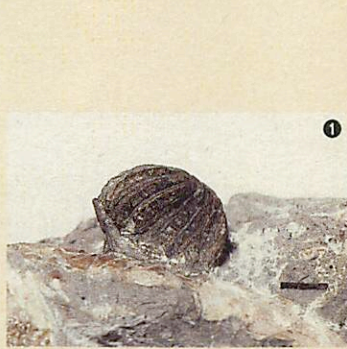
従来はモクレン目のような大型の花が原始的であるといわれてきたが、化石ではコショウ目の花のほうがわずかに先、約1億2000万年前に出現する。近年、コショウ目の花化石が白亜紀初期から相次いで報告され、初期の被子植物は草本性で単純な花を持ったコショウ目のような植物ではないかという声が高まりつつある。しかし、この先さらに古いモクレン目の化石が見つかる可能性も皆無ではない。

その後、約1億年前までの間に、モクレン目の花や、DNA解析からもっとも原始的な現生植物として注目されているマツモ科（モクレン亜綱

のスイレン目に属する）の果実など、かなり多くの化石が出現するので、被子植物の進化は白亜紀初めに急速に起こったと考えられる。

残念ながら、被子植物の祖先にあたる裸子植物については化石の情報が少ない。最古の花は何か、その後花はどのように進化したのかを明らかにするためには、そのあたりの情報が必要だろう。

日本では北海道産の白亜紀中期（9000万年前）以降の化石に恵まれている。これは鉱化石といって、植物の内部構造がほとんど生きていたときそのまま保存されているので、被子植物の大きな特徴である雌しべの進化を明らかにするのに好都合である。これまでに、原始的なモクレン目の雌しべの構造を復元したり、化石に基づいて雌しべの進化を論じたりしてきた。これらの化石を用いて、急速に多様化した白亜紀の花の様子をさらに明らかにしたいと思っている。（にしだ・はるふみ／国際武道大学体育学部教養教育助教授）



写真：ハボロハナカセキ (*Protomonimia kasai-nakajhongii* H. Nishida et Nishida)。北海道産白亜紀後期(8000万年前)のモクレン目の化石。多数の雌しべが並んでいる。雌しべは1枚の葉が縦に二つ折りに合わさって胚珠(種子)を包み込んだような構造となっており、これが原始的な状態だといわれている。外見(①)と縦断標本(②)。



モクレン(©木原浩)



ドクダミ(©平野隆久)

つまり、花の形成のために新しく遺伝子が作り出されたのではなく、花を咲かせない植物にすでに存在していた遺伝子が機能を変えることにより、新しい形質を示すようになったのだということがわかった。

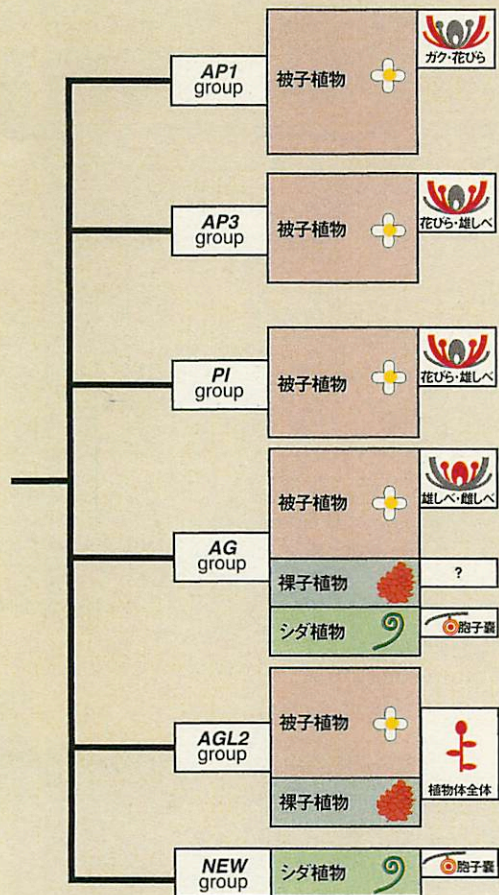
被子植物のMADS遺伝子は、遺伝子による系統樹を作成すると、いくつかの群に分類でき、それぞれの群ごとに機能分化している。たとえば、AP1群と呼ばれる群に属する遺伝子はガクと花びらの形成に関与し、PIとAP3群と呼ばれる群に属する遺伝子は花びらと雄しべの形成に関与している。それぞれの群は互いにとてもよく似ているので、遺伝子重複によって形成されてきたものだと推定されている。従って、我々は、シダ類にあったMADS遺伝子が重複し、その重複した遺伝子が多様化することによって、種子植物の複雑な生殖器官つまり花が形成されたのではないかという仮説をたてた。その仮説に従えば、シダ類のMADS遺伝子は、種子植物のたくさんあるMADS遺伝子のうちのいくつかとよく似ているという遺

伝子系統樹が得られるはずである。

しかし、実際に系統樹を作ってみたら、結果は予想とは違っていた(次ページ図)。リチャードミズワラビMADS遺伝子は二つの群に分かれ、一方は種子植物のAG群(AGAMOUS遺伝子と似た配列を持つ遺伝子の群)と同じ系統になり、他方はどの群とも近縁ではなかったのである。つまり、リチャードミズワラビと種子植物MADS遺伝子が“入れ子”になった系統樹が得られたのだ。この系統樹は、植物MADS遺伝子の中の各遺伝子群がシダ類と種子植物が分岐するよりも前、すなわち、シダ類と種子植物の共通祖先の段階ですでに分かれていたことを示している。もう一つ前に戻って調べなければならなかったわけだ。

コケ植物まで戻らなければ

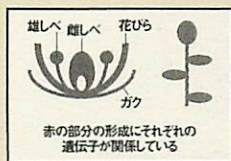
シダ類と種子植物の共通祖先はトリメロフィトン綱に属する絶滅植物であり、化石から、葉や根が未分化で、



リチャードミズワラビのMADS遺伝子と他のMADS遺伝子の系統関係

リチャードミズワラビのMADS遺伝子はAGグループと全く新しいグループの2グループに分かれた(系統樹の横線の長さは進化距離と関係なく、同じにしてある)。

- ①モデル植物シロイヌナズナの花。
- ②リチャードミズワラビのMADS遺伝子の発現を見たもの。葉から胞子嚢がでかかっているところで発現しているのがわかる。(写真=①京都大学・後藤弘爾, ②長谷部光泰)



茎とその末端についた胞子嚢だけからなる単純な形をしていたと推定されている。

ここで、MADS遺伝子の進化について、二つの可能性が考えられる。一つは、絶滅してしまった共通祖先植物は、種子植物とシダ類の持っているMADS遺伝子をすべて持っており、シダ類と種子植物の祖先が分岐したときに、シダ類は現在種子植物が持っているAG群のMADS遺伝子以外すべてのMADS遺伝子群を失い、種子植物はシダが持つどの群にも属さなかったMADS遺伝子群を失ったという仮説である。もう一つの仮説は、AG群を持った植物と、別のMADS遺伝子群を持った植物とが交雑することにより、シダ類と種子植物の祖先がで上がった、というものである。

私は前者の仮説は、ありそうもないと思っている。なぜなら、単純な体制のトリメロフィトン綱の植物が現在シダ類と種子植物が持っているすべてのMADS遺伝子の祖先遺伝子を持っていたとは考えにくいからだ。しかも、偶然、シダと種子植物の系統で、重なりあうことなく遺伝子を失う可能性も低い。だから、第二の仮説のほうが可能性が高いと考えているのだが、それを証明するには、種子植物とシダ類の分岐よりも早くに分岐した、コケ植物でのMADS遺伝子を解析してみなければならない。

もし、コケ植物が、シダ類や種子植物のどのMADS遺伝子群とも近くないMADS遺伝子を持っていれば、後者の可能性が高くなる。しかし、万が一シダ類や種子植物の持っているMADS遺伝子群の両方を持っていれば、前者

の仮説が正しいことになる。コケ植物はまだ調べていないので残念ながら今のところ何も言えない。

花の起源

ところで、花の咲かないシダ植物、リチャードミズワラビにあるMADS遺伝子はどんなはたらきをしているのだろう。この植物のMADS遺伝子は9個あり、塩基配列の類似性によって二つのグループに分けられた。各グループから一つずつ遺伝子を選び、はたらいっている時期や場所を調べたところ、ともに胞子嚢形成の初期に発現していた。

ところで、被子植物でたくさん見つかったAG群の遺伝子のうちの一つは、本来はたらいっているはずのないガクなどではたらかせると、^{はいしゆ}胚珠(胞子嚢に相同な珠心とその周りを覆う2枚の層を合わせたもの)、つまり生殖細胞が包まれた袋ができてくるという研究がある。リチャードミズワラビのAG群に属する遺伝子も、その役割は、胞子嚢を葉の表皮から誘導することではないだろうか。

現在、私たちは、“ガク・花びら・雄しべ・雌しべといった花の各器官を作るということは、葉から生殖細胞を包む袋、すなわち胞子嚢を誘導することに起源があったかもしれない”と考えている。



化石からのトリメロフィトンの復元図

葉はなく、胞子嚢と茎からなる。約3億9500万年前に出現し、2000万年後には絶滅したと考えられている。(Gensal, P. G. Palaeontographica 168, 1979より)



花の色の化学と進化

齋藤規夫

私たちが花を美しいと感じるのは、花びらの持つ色の美しさによるところが大きい。多彩な色を示す化学物質、花色素の中心は、アントシアニンと総称され、非常に複雑な構造を持っている。アントシアニンの骨格を作っているのはアントシアニンで、OH基やメチル基の数の違う約20種類がある。どのアントシアニンを持つかによって、その花が示す大まかな色系が決まる。動くことができない植物にとって、色は、送粉者(花粉を運んでくれる風、虫、鳥)を引きつけることに役立っている。このため、花の色は送粉者の好みに応じていろいろと変化してきたと考えられている。

これは、風媒花、鳥媒花、虫媒花で、花色に著しい相違が見られる点からも裏づけられる。

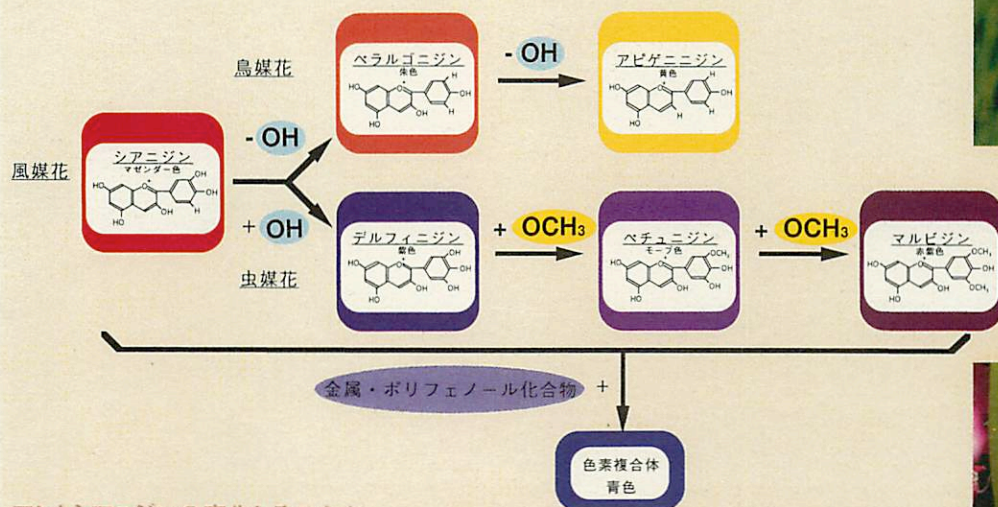
風媒花には地味な花が多く、一般に、色も目立たない。色素の骨格(アントシアニン)は、シアニン系が中心である。それに対し、鳥媒花、虫媒花は多様で、美しい花色を示すものが多い。色素分子骨格に着目しながら分布調査を行なった結果、風媒花の中心色素であるシアニンを出発点とし、大きく2つの方向に進んだことが認められる(図)。

一つは熱帯での、緋色や橙色への方向である。これは、この地帯の送粉者がハチドリなどの鳥類であることから、鳥類の視覚と深く関係していると考えられている。もう1つはミツバチなどの昆虫が送粉者となる温帯地方での青色花への方向である。図に示したように、これは水酸基が脱離するか、付加するか、という一つの反

応で決まる。つまり、水酸基の脱離が起こると、緋色や橙色の方向へ、一方、水酸基やメチル基が加わると青色花を作り出す。しかし、青色化は色素の骨格の変化以外の原因でも生じることが知られているが、それについてはまだ十分解明されていない。

一般的に、花色素の構造研究には、非常にたくさん(重さにして1kg以上)が必要で、通常の野生植物ではこのような条件を満たすものはあまりない。そのような問題を乗り越えて、今後もっと広く多くの植物で色素の構造決定がなされ、これらの問題のより統一的な理解が進むことが望まれている。

(さいとう・のりお/明治学院大学教授)



アントシアニンの変化とその方向

シアニンから水酸基がはずれると橙色へ、また、シアニンに水酸基が付くと紫色などの青みがかった色へと変化していく。



ハチドリ(©PPS)



ミツバチ

花作りの遺伝子の起源

前にも述べたように、MADS遺伝子はさまざまなはたらきをする遺伝子に機能分化しているが、ほとんど生殖器官の形成に関与していることは調べられている。MADS遺伝子についてよく知ることが、花の起源を追うためにはとても重要であることは明らかとあってよかろう。こうして、花の起源を知ろうとして花の形成に関与する遺伝子の起源を探った結果、それは、胞子嚢の形成に関与する遺伝子であるということまでわかってきた。これ

からは、MADS遺伝子の仲間のどこがどのように変わることによって、地味な胞子嚢作りから華やかな花作りへと変化していったのかを解明していきたい。

また、花作りに関係している遺伝子は、MADS遺伝子以外にも知られているので、今後、それらの遺伝子の解析も重要になってくるであろう。

はせべ・みつやす

1963年千葉県生まれ。東京大学理学部植物学教室、同大学院理学系研究科植物学専攻博士課程を経て、91~96年、理学部附属植物園助手。その間93~95年にバドュー大学(米国)で研究。96年11月から基礎生物学研究所助教授。