

## 植物の生殖器官の進化

長谷部光泰

被子植物 MADS 遺伝子のいくつかは花器官形成遺伝子である。花の進化を解明するために、花よりも単純な生殖器官をもつシダ類のリチャードミズワラビで MADS 遺伝子の発現様式からその機能を推定した。その結果、リチャードミズワラビでは、被子植物にみられるような器官特異的 MADS 遺伝子の発現はみられなかった。このことから、単純な形態の生殖器官から複雑な花への進化は、遺伝子重複による MADS 遺伝子の数の増加と機能分化によって引き起こされたのではないかと仮説をたてた。

## 1. 花の咲かないシダ類で花の進化を探る

被子植物の生殖器官は花である。花は、通常、四つの花器官、すなわち、がく片、花卉、雄ずい、雌ずいからできている。花器官に突然変異の起こったシロイヌナズナやキンギョソウの解析から、これらの花器官は三つのクラスの形態形成遺伝子の組合せによって形成されることがわかった<sup>1)</sup>。これらの形態形成遺伝子は、特定の場所を選択して特定の器官を形成することからホメオティックセレクター (homeotic selector) 遺伝子と呼ばれている。動物においてはホメオボックス遺伝子群がボディアプラン (体制) を決定するホメオティックセレクター遺伝子として機能している。一方、植物では、花器官形成に関係しているホメオティックセレクター遺伝子のほとんどは MADS 遺伝子群と呼ばれる遺伝子である。これらの遺伝子は、MADS ボックスと呼ば

れる約 60 アミノ酸からなり、DNA 結合とタンパク質結合能をもつドメイン (タンパク質の機能領域) を共通にもつ転写調整因子である。被子植物で花器官形成に深くかかわっている MADS 遺伝子が、花のない植物では、元来どのような機能をもっていたのか、植物の進化の過程でどのように変化してきたのかを知るためには、より原始的な植物における MADS 遺伝子機能を解析することが必要になる。

シダ類は、単純な生殖器官をもった原始的な維管束植物である。シダ類は葉の裏側にむきだしに胞子嚢を付け、花器官をもたない。胞子嚢は、その中で減数分裂が起こり、生殖細胞が形成されることから、被子植物の雄ずいの葯や雌ずいの珠心に相同な器官だと考えられている。化石記録から、被子植物とシダ類の共通祖先はトリメロ類 (トリメロフィトン類) と呼ばれる絶滅植物群であったろうと考えられている。トリメロ類は花器官、根、栄養葉をもたず、むきだしの胞子嚢を茎の先端部につけているだけの単純な体制をもった陸上植物であった。シダ類と被子植物は 4 億年ほど前に分岐したと考えられているが、シダ類は、トリメロ類よりも複雑な栄養器官をもっているとはいえ、生殖器官に関してはトリメロ類に対応させることができるような原始的な体制を維持しているのである。したがって、花器官形成遺伝子である MADS 遺伝子群の進化と植物の生殖器官である花の進化を探るためには、現生シダ類における MADS 遺伝子群の機能に関する情報が大きな手がかりとなる。



図1 リチャードミズワラビ。栄養葉は切れ込みが少ないが、生殖葉は切れ込みが細くなる。直径6 cmの鉢に植えてある。

シダ類の中でリチャードミズワラビ *Ceratopteris richardii* は、シダ類では例外的に世代時間が約3カ月と短く、遺伝、形態、発生学的研究がすすんでいることから、形態進化のモデルとして有用な材料である(図1)。本稿では、リチャードミズワラビ

における MADS 遺伝子の発現様式からその機能を推定し、植物の生殖器官の進化について考察してみた。

## 2. 花の咲かないシダ類にも花器官形成遺伝子のホモログがある

まず、花器官をもたないシダ類にも MADS 遺伝子群が存在しているのであろうか。われわれは、リチャードミズワラビから六つの MADS 遺伝子 (*Ceratopteris* MADS 遺伝子 1 から 6 で、以下、CMADS と略する) を単離することに成功した。六つのうち一つは偽遺伝子(他の遺伝子とよく似ているが機能をもたない DNA 領域のこと)の可能性があることから、ここでは CMADS1, 2, 3, 4, 6 の五つの遺伝子についての解析結果を述べる。

図2からわかるように、シダ類の MADS 遺伝子は動物や菌類とは異なり、被子植物と同じように K ボックスと呼ばれるタンパク質相互作用に関連するドメインをもつことがわかった。MADS 遺伝子の遺伝子系統樹<sup>2)</sup>を構築すると、図3のようにシダ類の MADS 遺伝子は三つの群にわかれることがわかる。このうち、CMADS1 の属する群は種子植物(種子をつくる植物の総称で、被子植物と裸子植物をあわせたもの)の AGAMOUS 群、CMADS6 の属する群は種子植物の AGL15 群と単系統群を作るが統計的信頼度は低い。また、これら以外の CMADS 遺伝子は単系統群を形成するが(図3の

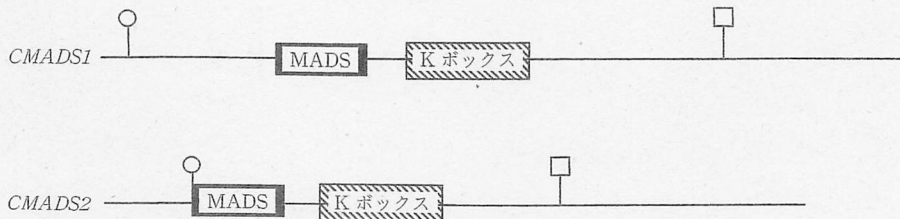


図2 リチャードミズワラビ MADS 遺伝子 (CMADS) の構造。CMADS1 と CMADS2 遺伝子を示してある。CMADS3, 4, 6 は CMADS2 と同じ構造をしている。MADS ボックスと K ボックスを示してある。丸印は開始コドンの位置、四角は終始コドンの位置を示す。CMADS1 のみが MADS ボックスの N 末端に開始コドンをもたない。

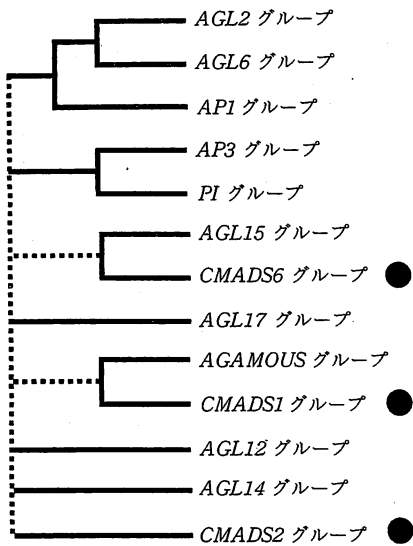


図3 MADS 遺伝子族の遺伝子系統樹を簡略化したもの。点線で示した部分は統計的に高い確率では支持されない部分。グループ名の後に黒丸をつけたのがシダ類の MADS 遺伝子で、それ以外は種子植物のもの。CMADS2 グループは CMADS2, 3, 4 の三つの遺伝子を含む。

CMADS2 グループ)、種子植物のどの MADS 遺伝子と近縁かは今回の解析からはわからなかった。一般の植物 MADS 遺伝子は、MADS ボックスの N 末端が開始コドンになっているが、CMADS1 群は、種子植物 AGAMOUS 群に特徴的な数十アミノ酸からなるアミノ酸残基鎖を MADS ボックスの N 末端側にもっていた (図2)。このことから、遺伝子系統樹における統計的支持率は低いものの、CMADS1 群は AGAMOUS 群と単系統な (同じ祖先をもつ) 遺伝子である可能性がある。

### 3. シダ類の MADS 遺伝子の発現様式は被子植物ほど分化していない

CMADS 遺伝子について、どのような組織で遺伝子発現がみられるかを調べてみた。その結果、CMADS1, 2, 3 は孢子体の、栄養葉、生殖葉、根などにおいて似たような発現様式をもつことがわかった。また、CMADS4 は根特異的、CMADS6

は配偶体特異的に発現していた。

さらに孢子体における mRNA の詳細な発現様式を調べた結果、CMADS1, 2, 3 の発現場所は調べた限り同じであり、CMADS4 の発現場所は根特異的であったが、CMADS1 の根における発現場所と一致していた。そこで、ここでは代表して、CMADS1 の発現場所を細かく説明しておこう。

植物の葉や茎は茎頂分裂組織から形成される。シダ類の茎頂は正四面体形をした単一の頂端細胞から形成されている。CMADS 遺伝子は頂端細胞および葉原基を含んだその茎頂先端部周辺で弱く発現しており、その発現は前形成層でより強くなり、茎の維管束へとつながっていた (図4)。

葉原基が細胞数を増やして葉を形成していくにつれ、CMADS 遺伝子の発現も強くなり葉の先端部全体で発現がみられるようになる (図4)。葉の先端部は細胞分裂を続け次第に成熟してくるが、CMADS 遺伝子の発現は、葉の成熟につれ、三つの部分、すなわち、分裂成長を続けている葉縁部分、

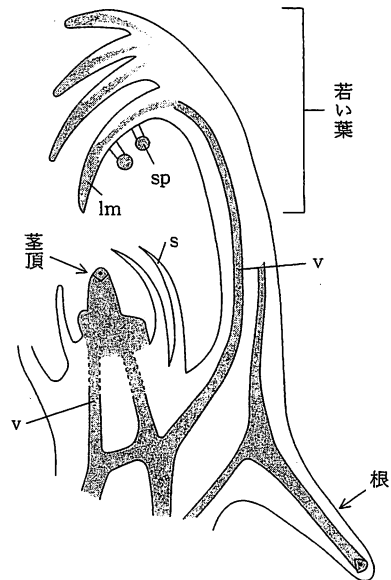


図4 CMADS1 遺伝子の発現様式の模式図。網のかかった部分で CMADS1 mRNA の発現がみられる。v は維管束、lm は葉縁の伸張している部分、sp は孢子嚢、s は鱗片。

維管束，孢子嚢に限定されてくる。リチャードミズワラビの葉は，葉縁が伸長し，裏側に巻き込むようになるが，葉縁が伸長を止めて成熟するまで，CMADS 遺伝子の発現は継続する。葉の前形成層から維管束が形成されてくる過程で，CMADS 遺伝子の発現は維管束の内鞘の内側に限定され，葉柄を経て茎の維管束まで発現は続いている。

成熟したリチャードミズワラビの根はすべて葉柄の基部から発生する不定根である。CMADS 遺伝子の発現は根でも検出された。茎の内鞘内側での発現は根まで継続しており，根の内鞘内側の細胞で mRNA が検出された。根の先端には茎頂と同じように四面体形をした根端頂端細胞があり，CMADS 遺伝子の発現はここまで続いている。根端頂端細胞は根冠を形成するが，ここでは発現はみられなかった。

リチャードミズワラビの孢子嚢は葉裏の一つの表皮細胞（孢子嚢始原細胞）が内細胞と外細胞に2分裂することから始まる。CMADS 遺伝子は，孢子嚢始原細胞で強く発現し，細胞分裂後は外細胞で同程度の発現が維持されるが，内細胞では発現が弱まる（図5A）。内細胞は孢子嚢柄と孢子嚢嚢部の葉側に分化し，外細胞は数回の分裂後，四面体形の頂

端細胞を形成し，最終的に，孢子嚢嚢部の葉と遠い側，タペート組織（孢子形成細胞の周辺にある細胞群で，孢子成熟につれ崩壊する），生殖細胞である孢子母細胞へと分化する。CMADS 遺伝子の発現は外細胞から，それに由来した頂端細胞へと引き継がれる（図5B）。そして，並層分裂によって孢子嚢嚢部と内細胞が形成されると，CMADS 遺伝子の発現は内細胞でより強く検出される（図5C）。発現は内細胞由来のタペート組織と孢子形成細胞に引き継がれる（図5D）。しかし，成熟した孢子嚢では発現がみられない。

#### 4. 花器官の進化と MADS 遺伝子

シダ類の CMADS 遺伝子は，図3の遺伝子系統樹でみるように互いに分化した三つの群からなっていた。しかし，これらのうち，2群は共に孢子嚢での mRNA の発現がみられたが，栄養器官，生殖器官の両方においてその発現様式は非常に類似していた。CMADS4 遺伝子は根特異的に発現していたが，他の CMADS 遺伝子の根での発現場所と区別できなかった。このようにいろいろな CMADS 遺伝子の発現が重なりあっていることは，CMADS 遺伝子が各々類似した機能をもっていることを示唆して

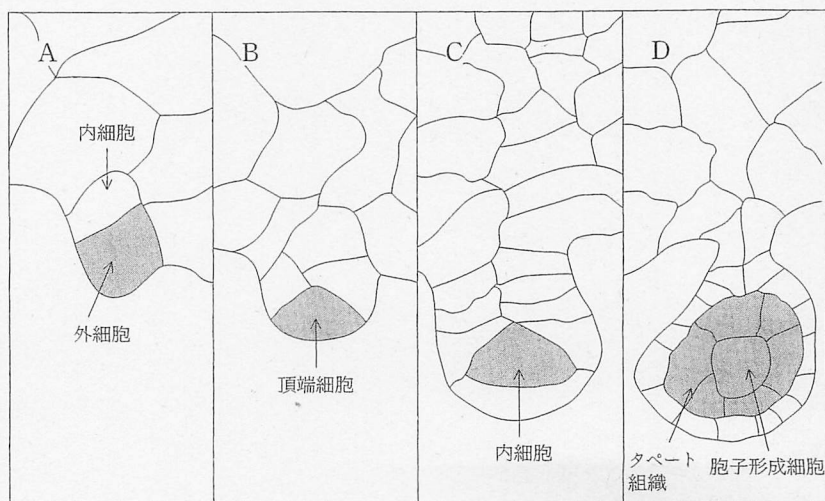


図5 CMADS1 の遺伝子の孢子嚢形成過程における発現様式の模式図。網のかかった部分で CMADS1 mRNA の発現がみられる。

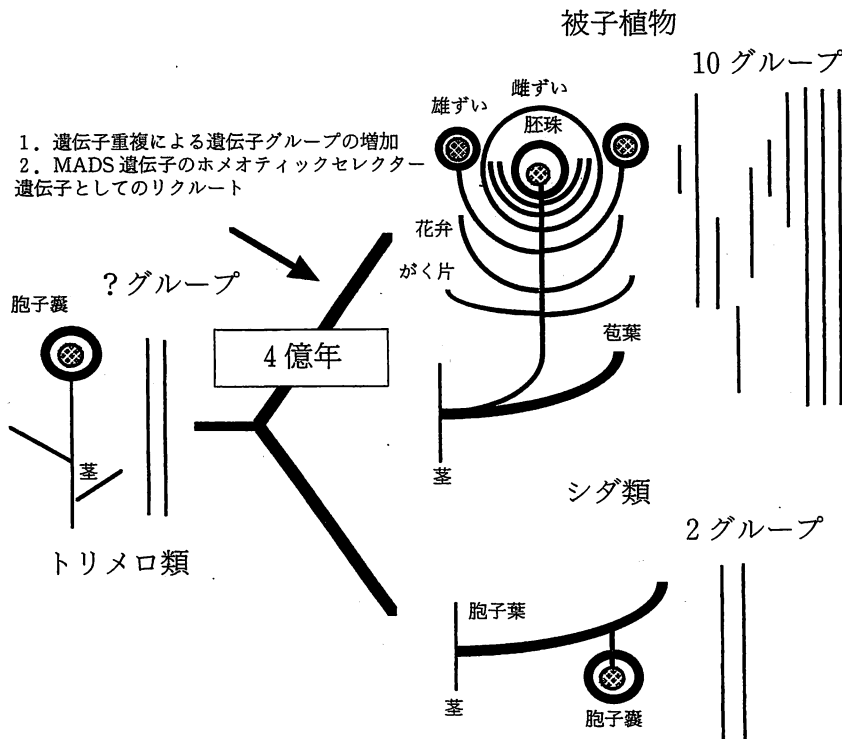


図6 MADS 遺伝子と生殖器官の進化の模式図。網のかかった部分は生殖細胞をつくる部分。生殖器官の模式図の右側に MADS 遺伝子の発現場所を線で示した。各発現場所は模式的であり、必ずしも実在の遺伝子と対応していない。シダ類の 3 グループのうち、*CMADS6* グループは配偶体だけで発現しているのので、ここでは除いた。

いるのかもしれない。また、発現場所が分裂組織、あるいは器官原基であることから、器官形成全般にかかわる転写調節因子なのかもしれない。リチャードミズワラビでは、まだ形質転換系が確立していないため、mRNA の発現様式以上に機能を推定する実験はできないが、今後、技術の進歩により、*CMADS* 遺伝子機能が直接解明できるようになるかもしれない。

被子植物では、いくつかの MADS 遺伝子がホメオティックセクター遺伝子として花器官決定に関与している。一方、他の MADS 遺伝子は機能はよくわかっていないが、生殖器官と栄養器官の両方に発現がみられる。リチャードミズワラビの *CMADS* 遺伝子の発現様式は後者に似ている。生殖器官と栄養器官の両方に発現している MADS 遺伝子が被子植物とシダ類という 4 億年前に分岐した

二つの異なった植物群で共通にみられるということは、このようなタイプの MADS 遺伝子のほうが、被子植物だけにみられるホメオティックセクター型の MADS 遺伝子よりも起源が古いのかもしれない。もしそうなら、MADS 遺伝子は、原始的かつ単純な生殖器官をもっていたトリメロ類において、栄養器官、生殖器官形成の両方に関与しており、互いに似た機能をもったいくつかの MADS 遺伝子の一部が被子植物の進化の過程で、花器官形成のホメオティックセクター遺伝子としてリクルートされることにより、花器官が進化したのではないだろうか。言い換えれば、植物体全体で全般的な器官分化に関与していた MADS 遺伝子が、特定の花器官形成をするように専門化していったのではないだろうかという作業仮説が立つ (図 6)。この仮説を検証するには、シダ類と被子植物が分岐するよりも前に

分岐したコケ植物における MADS 遺伝子の情報が必要であろう。

図3の遺伝子系統樹で示したように、被子植物の MADS 遺伝子群の数は10もあるが、リチャードミズワラビで見つかった3（孢子体で発現しているものは二つ）よりもずっと多い。これまで三つの研究グループが独立に異なった手法でリチャードミズワラビの MADS 遺伝子のクローニングを行なっているが、どのグループの結果からも3群以上の MADS 遺伝子は見つかっておらず、シダ類における MADS 遺伝子群の少なさは実験誤差ではなさそうである。この違いは何を意味しているのだろうか。一つの仮説は、MADS 遺伝子の遺伝子重複とそれに引き続く遺伝子の分化が、ホメオティックセクター遺伝子としての MADS 遺伝子のリクルートに関係していたのではないかということである。進化的には花器官は変形した葉である可能性が高い。トリメロ類は葉をもっておらず、化石記録から、シダ類の葉と被子植物の葉は並行的に独立に進化し、相似な器官ではないかと考えられている。リチャードミズワラビは他のシダ類同様、被子植物にみられる

ような4種類の花器官をもたず、1種類の葉（栄養葉と生殖葉を区別するなら2種類）しかもたない。

このような器官の種類の少なさが、遺伝子群の数の少なさと関連しているのかもしれない。被子植物における MADS 遺伝子群の数の多さが、シダ類よりも複雑な葉や花器官の形態形成メカニズムが多様化する際の遺伝的枠組みの決定に関与していたのかもしれない。この仮説を検証するには、シダ類が被子植物と分岐した後に被子植物の系統で分岐し、シダ類よりも複雑で、被子植物よりも単純な生殖器官をもつ裸子植物における MADS 遺伝子を解析することが必要である。

## 文 献

- 1) 工藤光子・後藤弘爾：花の器官の並ぶメカニズム。遺伝, 51(4), 27-33 (1997).
- 2) 長谷部光泰：形態形成遺伝子と進化。細胞工学別冊 植物細胞工学シリーズ5, 植物のゲノムサイエンス, 76-85 (1996).

(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)

## 遺 伝

バックナンバーのご案内  
51巻9月号 定価 1155円

### ●特集・天敵昆虫で作物をまもる●

矢野栄二 企画

天敵昆虫で作物をまもる—生物農薬としての

天敵研究の歴史と現状……………広瀬義躬

野菜をハダニからまもるチリカブリダニ……………齋藤 裕

野菜・花をアザミウマからまもるヒメハナカメムシ

……………矢野栄二

野菜をコナジラミからまもるツヤコバチ……………荒川 良

作物を害虫からまもるタマゴコバチ……………平井一男

植物—害虫—天敵間の化学情報：

天敵利用の新技术開発に向けて……………高林純示

### 今月の解説

植物の「斑入り」はなぜ起こるか？……………坂本 亘  
琵琶湖における近年の環境変化が在来魚種に  
与える影響……………山本敏哉・遊磨正秀

### トピックス

細胞死を抑制する遺伝子が神経細胞の再生を  
調節している……………小島正己  
トモロコシにおける乾燥ストレス誘導遺伝子  
の解析……………山口彦之

### 連載エッセイ・自然と私

みつめることのできる目……………杉浦 宏  
実験・観察のページ (244)

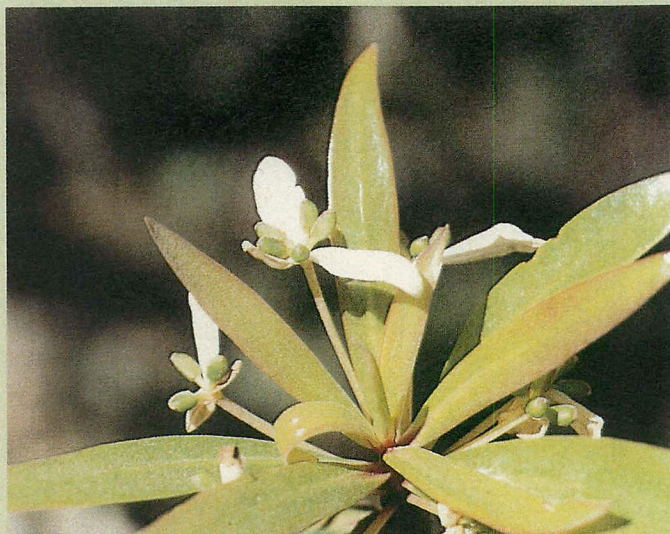
受精卵から成熟ウニまでの室内飼育……………畑 正好  
実験生物ものがたり (30)

ミドリムシ—*Euglena*……………中野長久

# 植物の形の進化

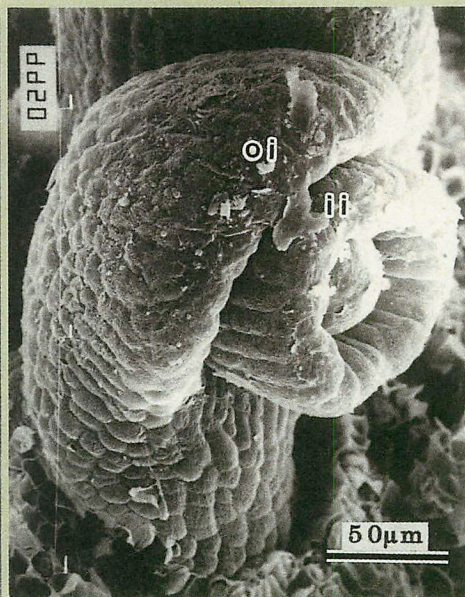
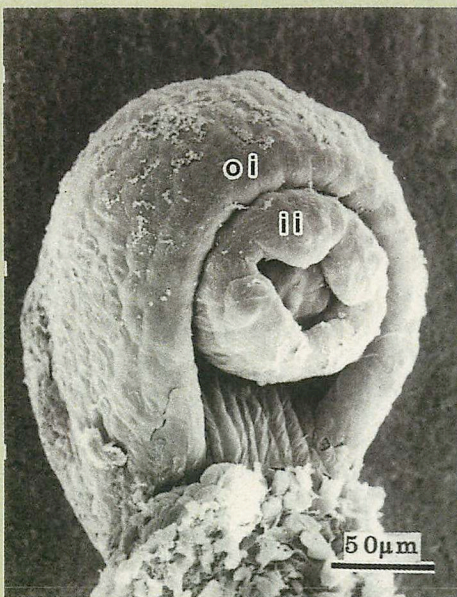
今市涼子\*1・長谷部光泰\*2・西田治文\*3  
・村上哲明\*4・遠藤康弘\*5

\*1 日本女子大学 理学部; \*2 基礎生物学研究所;  
\*3 中央大学 理工学部; \*4 京都大学大学院 理学研究科;  
\*5 東京大学 総合研究博物館)



→原始的被子植物 *Tasmania stipitata* (シキミモドキ科) の花。二つ折りにたたまれた心皮が数個、離生している (オーストラリア・ニューサウスウェールズ) (今市)。

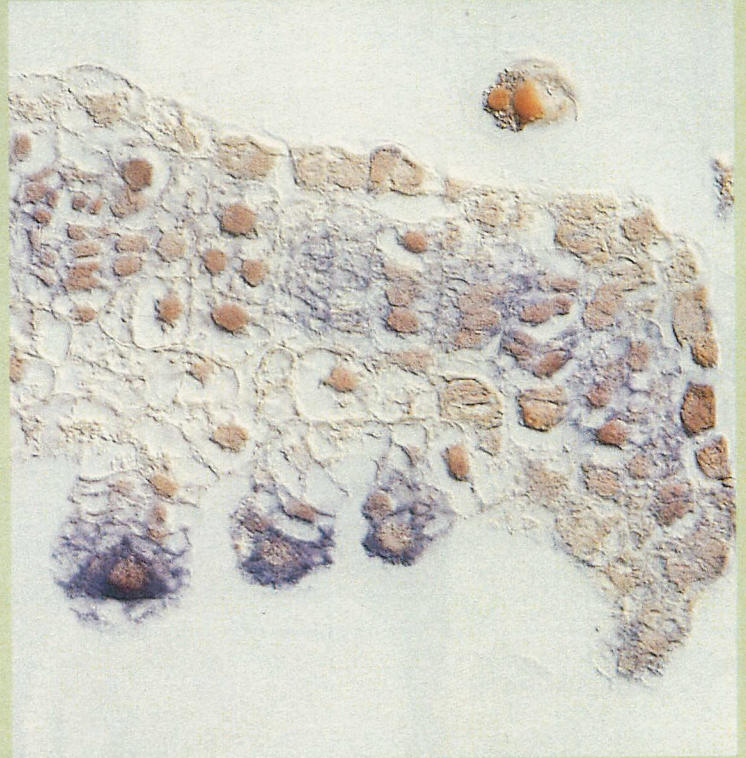
→原始的被子植物の若い胚珠の走査電子顕微鏡像。  
左: *Tasmania lanceolata* (シキミモドキ科)。右: *Eupomatia laurina* (エウポマチア科)。oi: 外珠皮, ii: 内珠皮 (今市)。



←溪流沿い植物 *Osmoxylon borneense* (ウコギ科)。小葉が細長くなり、水流抵抗を小さくしている (インドネシア・カリマンタン) (今市)。



←リチャードミズワラビ。栄養葉は切れ込みが少ないが、生殖葉は切れ込みが細くなる。直径6 cmの鉢に植えてある（長谷部）。



→リチャードミズワラビ CMADS 1 遺伝子の孢子囊形成過程における発現。葉の裏側に伸びている孢子囊中の青い部分が mRNA の発現場所（長谷部）。  
本特集「植物の生殖器官の進化」参照



ペルム紀から三畳紀前半を特徴づける裸子植物グロッソプテリスの葉(左)と、その代表的な雌の生殖器官ディクティオプテリディウム<sup>1</sup>の横断面(下)（オーストラリア産）（西田）。



本特集「化石からみる形の進化 - 花の始まり」参照





シダ類4種. ①シマオオタニワタリ (インドネシア・西ジャワ), ②ヒノキシダ (ベトナム・タムダオ), ③ホウビシダ (高知県葉山), ④ヒメタニワタリ (北大東島). ①と②, ③と④は外部形態 (とくに葉形) が非常に異なっているが, *rbcL* 遺伝子による分子系統学的解析によって互いにごく近縁であることが示された (村上).

本特集「分子系統樹が語る形の進化」参照

花から果実への移行期の子房の横断面. 左: プリンセピア (*Prinsepia uniflora*), 右: ヤマブキ (*Kerria japonica*). プリンセピアは果実の核が薄いのでわかりにくい, どちらも, 将来内果皮になると推定される細胞層がサフラニンによって染色されている. このことから, 核果をもたないとされてきたヤマブキもプリンセピアと同じ核果状の果実の構造をもつことがわかる. e: 内果皮になると推定される細胞層, m: 中果皮になると推定される細胞層, p: 外果皮になると推定される細胞層. スケールは1 mm (遠藤).

