

## 2 植物形態進化を引き起こした遺伝子進化

長谷部光泰

生物の大きな特徴の1つに外部形態の多様性がある。生物形態は遺伝子産物の働きによって作りあげられる。遺伝子は突然変異によって変化する。したがって、形態の多様性は、ゲノムに蓄積された突然変異によって引き起こされたものである。生物は、30数億年前に1つの共通祖先から出発した、いいかえれば、現生するすべての生物は30数億年前には同じ遺伝子をもっていたわけである。ということは、生物の進化過程の痕跡、すなわち、生物多様性の原因は、現生生物のゲノム上に記されているのである。異なった生物間で、ゲノムの配列情報、および、ゲノム情報によって生み出される遺伝子の働きを比較解析することにより、どのようなゲノム上の変革によって、形態進化・多様化が起きてきたかを解明することができるはずである。

本章では、陸上植物の生殖器官を例に、どのような遺伝子のどのような変化によって形態が進化してきたのか、これまでわかっている知見や今後の展望を整理してみる。なお、本章の執筆にあたっては千葉大学理学部の伊藤元己博士と有益な情報の交換を行なったことを付記し、感謝する。

### 2.1 陸上植物の生殖器官の進化

花は被子植物の生殖器官である。両性花の場合、通常、花托の上に外側から内側に向けて順にガク片、花弁、雄蕊、雌蕊が配列している。雄蕊と雌蕊のなかで減数分裂により、半数体細胞が形成される。雄蕊のなかで、半数体細胞は、葯に包まれており、数細胞に分裂して花粉となる。いっぽう、雌蕊の構造は、雄蕊に比べて複雑である。半数体細胞は、珠心のなかで形成され、珠心は、内珠皮、外珠皮に包まれて、胚珠を形成している。そして、胚珠は、

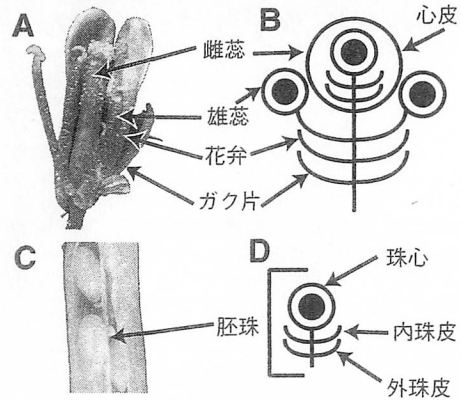


図 2.1 被子植物の花とその模式図  
A: シロイヌナズナの花。花のなかを示すため、ガク片、花弁の一部を取り除いてある。B: 花の模式図。C: シロイヌナズナの雌蕊の内部。D: 胚珠の模式図。黒丸は減数分裂によってできた半数体細胞群を示す。

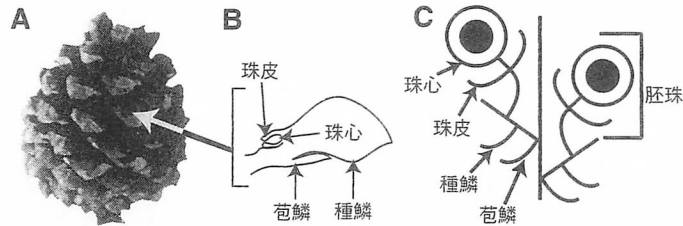


図 2.2 針葉樹類の雌性生殖器官  
A: マツ科の雌性胞子嚢穂 (松ぼっくり)。多数の種鱗複合体 (松かさ) がらせん状に配列している。B: 1つの種鱗複合体の縦断面。C: 針葉樹類の雌性生殖器官の模式図。図には、2つの種鱗複合体が示してある。黒丸は減数分裂によってできた半数体細胞群を示す。

心皮上に形成される (図 2.1)。

現生裸子植物の雄性生殖器官は、たがいに、あるいは、被子植物のものと類似している。いっぽう、雌性生殖器官の形態は、減数分裂でできた半数体細胞が珠心に包まれ、その外側を1枚の珠皮がおおい胚珠を形成している点は被子植物と共通であるが、外珠皮、心皮を欠く点で異なっている。また、裸子植物内でも胚珠 (珠心と珠皮を含む) の形態は似ているが、その配置は多様で、胚珠をおおう器官の相同性については、いろいろな見解がある (Gifford and Foster, 1988)。針葉樹類の胚珠は、種鱗、苞鱗とともに種鱗複合体を形成する。種鱗複合体は通常、雌性胞子嚢穂の軸にらせん状に配列する (図 2.2)。イチョウの胚珠は、短枝の葉腋から出た枝先に2個ずつつ

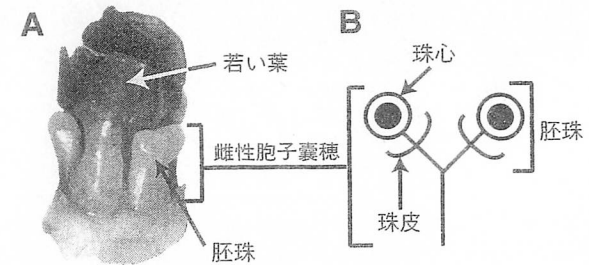


図 2.3 イチョウの雌性生殖器官  
A: イチョウの雌性胞子嚢穂をつけた若い短枝。雌性胞子嚢穂は葉の腋につくので、外側の葉を取り除いてある。B: 雌性胞子嚢穂の模式図。黒丸は減数分裂によってできた半数体細胞群を示す。

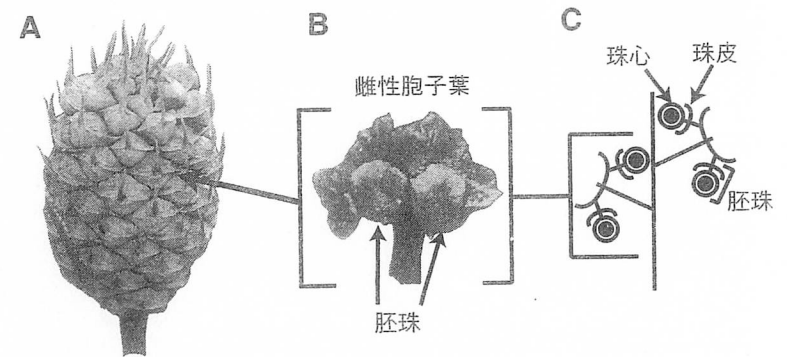


図 2.4 ソテツ類の雌性生殖器官  
A: 雌性胞子嚢穂。多数の雌性胞子葉がらせん状に配列している。B: 1枚の雌性胞子葉を向軸側からみた図。2つの胚珠がついている。C: ソテツ類の雌性胞子嚢穂の模式図。図には、2つの種鱗複合体が示してある。胚珠は胞子葉の側面につく。黒丸は減数分裂によってできた半数体細胞群を示す。

く (図 2.3)。ソテツ類の胚珠は、雌性胞子葉の側面につく (図 2.4)。グネツム類の胚珠は、2枚の包皮により包まれ、雌性胞子嚢穂の襟の腋につく (図 2.5)。

現生シダ植物の多くは、同形胞子性であり、胞子に雌雄の区別がない。胞子嚢 (図 2.6) のなかで減数分裂により半数体細胞である胞子が形成されるので、胞子嚢は、種子植物の葯、珠心と相同だと考えられている。胞子嚢は、

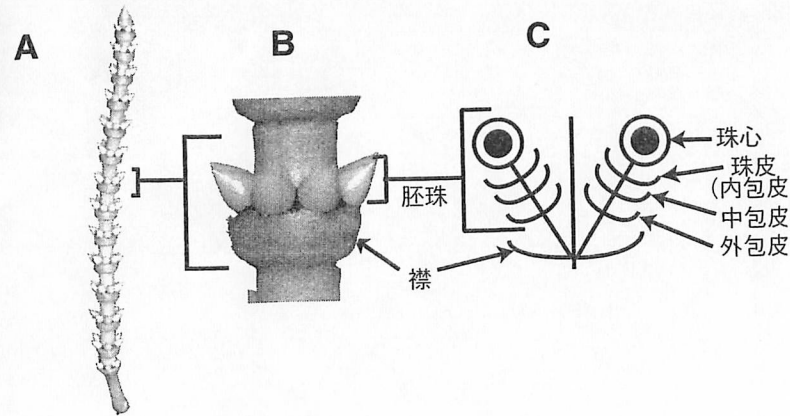


図 2.5 グネツム類の雌性生殖器官

A: コバノグネツムの雌性胞子嚢穂。襟の向軸側に数個の胚珠が輪生している。B: 襟とその腋に輪生する胚珠を拡大した図。C: グネツム類の雌性胞子嚢穂の模式図。図には、2つの胚珠が示してある。黒丸は減数分裂によってできた半数体細胞群を示す。

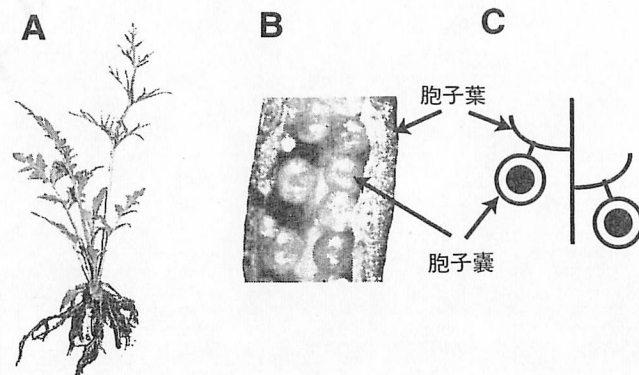


図 2.6 シダ類の生殖器官

A: リチャードミズワラビ。小さく切れ込みの少ない葉は栄養葉で、切れ込んでいる大きな葉が孢子葉。B: 孢子葉の裏面の拡大。まるいものが孢子嚢。孢子嚢を示すため、葉の一部を取り除いてある。C: シダ類の生殖器官の模式図。図には、1枚の孢子葉に1つの孢子嚢が示してある。黒丸は減数分裂によってできた半数体細胞群を示す。

葉や茎にむき出しでつき、形態的には種子植物の雄性生殖器官に似ている。現生コケ植物の胞子もシダ植物と同じように胞子嚢のなかでつくられる。

このように、陸上植物は進化の過程で、雌性胞子嚢 (= 珠心) のまわりをおおうような器官 (被子植物の内珠皮, 外珠皮, 心皮, 裸子植物の珠皮, グネツム類の包皮など) を進化させてきた。これらの器官の進化は、陸上植物が陸上生活に適応し、繁栄していくうえで大きな役割を果たしていると考えられる。たとえば、珠皮の進化は、種皮を形成し、種子植物が休眠性の種子を進化させるのに必須だし、心皮の進化は、成熟して果実を形成し、動物や風などを使って種子散布を促進するうえで重要である。さらに、被子植物では、雌蕊と雄蕊のまわりに花弁とガク片を進化させ、これらによって昆虫を誘引し、受粉を効率化する戦略を可能としたのである。

## 2.2 花器官形成遺伝子

ガク片, 花弁, 雄蕊, 雌蕊形成は, シロイヌナズナ, キンギョソウを材料とした分子遺伝学的解析から, A, B, C の3つのクラスの遺伝子によって制御されていることがわかってきた (Coen and Meyerowitz, 1991). A 機能遺伝子のみが発現するとガク片, A 機能遺伝子と B 機能遺伝子の両方が発現すると花弁, B 機能遺伝子と C 機能遺伝子の両方が発現すると雄蕊, C 機能遺伝子だけが発現すると雌蕊が形成される. ABC 機能遺伝子のほとんどは, MADS-box 遺伝子とよばれる遺伝子族に含まれる. MADS-box 遺伝子の特徴は, DNA 結合とタンパク質-タンパク質相互作用に関与する MADS ドメインをもつことである (Shore and Sharrocks, 1995). MADS-box 遺伝子族に含まれる遺伝子は, もっともゲノム解析が進んでいるシロイヌナズナでは, これまでに 20 個以上が報告されている. ABC 機能遺伝子以外の MADS-box 遺伝子は, 胚珠形成など生殖器官形成にかかわっているもの, 側根形成にかかわるもの, 植物体全体で発現しているものなど, いろいろな機能をもっていると推定されている (Theissen *et al.*, 1996; Hasebe and Banks, 1997; 長谷部, 1997). MADS-box 遺伝子は, 後生動物, 菌類, 陸上植物から報告されている. 陸上植物の MADS-box 遺伝子は少数の例外を除いて, MADS ドメインに加えて, K ドメインという両親媒性  $\alpha$  ヘリッ

クスを形成し、タンパク質-タンパク質間相互作用に関与しているドメインをもっている点で、後生動物、菌類の MADS-box 遺伝子と区別される (Theissen *et al.*, 1996; Hasebe and Banks, 1997).

MADS-box 遺伝子は、花器官形成をになう遺伝子であるから、MADS-box 遺伝子、あるいは、MADS-box 遺伝子を制御する遺伝子の進化が花器官の進化に直接関与していた可能性が高い。以下、MADS-box 遺伝子が、花をもたない被子植物以外の植物で、どのような時期、場所で発現し、どのような機能をもっているかを調べた研究から、遺伝子の進化と陸上植物の生殖器官の形態進化について考察してみる。

### 2.3 花の咲かない維管束植物の花器官形成遺伝子ホモログ

これまで、裸子植物のグネツム類、針葉樹類、イチョウ、および、シダ類のリチャードミズワラビ、ハナヤスリの仲間から MADS-box 遺伝子が単離されている。これらを被子植物の MADS-box 遺伝子とまとめて作成した遺伝子系統樹が図 2.7 である。この系統樹では、根元付近の分岐は、統計的信頼度が低く (85% 以下)、系統関係がはっきりとしないが、いくつかの単系統群は高いブートストラップ確率 (85% 以上) で支持されている。この系統樹では、被子植物と裸子植物が単系統群を形成し、高いブートストラップ確率で支持されている部分が 5 ヶ所あるが (図 2.7 の AG, AGL12, AGL14, AGL6, AP3 グループ)、被子植物、裸子植物、シダ類が単系統群を形成して高いブートストラップ確率で支持されている部分は 1 つもない。これは、シダ類と種子植物が約 4 億年前に分岐したために、両系統間でアミノ酸の多重置換が起こることにより、オーソログス\*な遺伝子が特定できないほど、変異が蓄積した結果ではないだろうか。ここでは、まず、被子植物と裸子植物の両方を含み、高いブートストラップ確率で支持されるクレードに名前をつけた。名前は、その群に含まれるシロイヌナズナの遺伝子名の数字の小さい

\* 2つの遺伝子が種分化によって生じたとき両遺伝子はオーソログスだといい、2つの遺伝子が遺伝子重複によって生じたとき両遺伝子はパラログスだという。種間で交雑が起こる場合などには、オーソログスな遺伝子とパラログスな遺伝子を区別することが困難になる。

遺伝子名と同じにした。つぎに、被子植物だけ、裸子植物だけ、シダ類だけでクレードを形成し、そのクレードが高い (85% 以上) ブートストラップ確率で支持されるときにも、名前をつけ、図 2.7 に示した。

### 2.4 A 機能遺伝子の進化とガク片、花卉の進化

MADS-box 遺伝子の AP1 グループは、花器官形成の A 機能遺伝子、PI グループと AP3 グループは B 機能遺伝子、AG グループは C 機能遺伝子を含んでいる。

AP1 グループのなかで、A 機能をもっていることがはっきりしているのは、キンギョソウの *SQUAMOSA* 遺伝子 (*SQUA*: Huijser *et al.*, 1992) とシロイヌナズナの *APETALA1* 遺伝子 (*AP1*: Mandel *et al.*, 1992) だけであるが、ナデシコ科の *Silene latifolia* の *SLM4* 遺伝子 (Hardenack *et al.*, 1994) など、ガク片と花卉原基で発現が観察されることから、A 機能をもっているのではないかと推測されている。

系統樹では、AGL2 と AP1 グループは姉妹群を形成し、その外側に AGL6 グループが位置する。AGL2 と AGL6 グループの遺伝子の機能はよくわかっていないが、直接 A 機能とは関係していないようである。AGL6 グループは、被子植物と現生裸子植物由来の遺伝子から構成され、その単系統性は高いブートストラップ確率 (92%) で支持されている。したがって、AGL6 グループをまとめる分岐点で、被子植物と現生裸子植物が分岐したことになる。とすると、AGL2 と AP1 グループの共通祖先遺伝子が AGL6 グループの祖先遺伝子と分岐したのは、被子植物と現生裸子植物が分岐するよりも前だったことになる。すなわち、被子植物と現生裸子植物の共通祖先は AGL6 グループの祖先遺伝子と、AGL2 と AP1 グループの共通祖先遺伝子の両方をもっていたことになる。被子植物と現生裸子植物の共通祖先の段階で AGL2 グループと AP1 グループが分かれていたかどうかはわからない。

これまで、グネツム類、針葉樹類、イチョウからそれぞれ 10 個近くの MADS-box 遺伝子が単離されているが、AP1, AGL2 両グループに属するものは 1 つもみつかっていない。したがって、被子植物と現生裸子植物が分岐後、現生裸子植物の系統で、AGL2 と AP1 グループの祖先遺伝子が欠失し

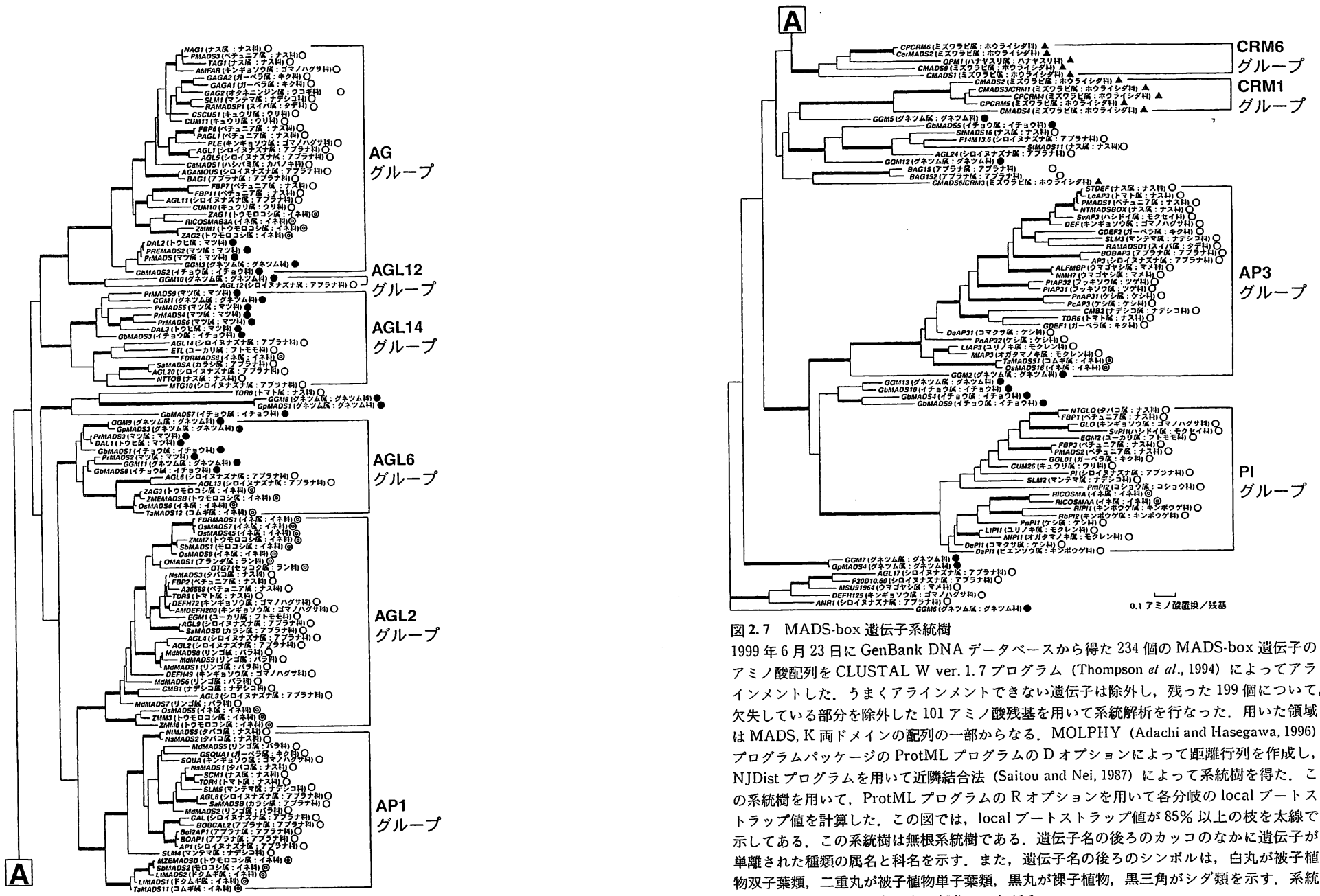


図 2.7 MADS-box 遺伝子系統樹  
 1999年6月23日にGenBank DNAデータベースから得た234個のMADS-box遺伝子のアミノ酸配列をCLUSTAL W ver. 1.7プログラム(Thompson *et al.*, 1994)によってアラインメントした。うまくアラインメントできない遺伝子は除外し、残った199個について、欠失している部分を除外した101アミノ酸残基を用いて系統解析を行った。用いた領域はMADS, K両ドメインの配列の一部からなる。MOLPHY (Adachi and Hasegawa, 1996)プログラムパッケージのProtMLプログラムのDオプションによって距離行列を作成し、NJDistプログラムを用いて近隣結合法(Saitou and Nei, 1987)によって系統樹を得た。この系統樹を用いて、ProtMLプログラムのRオプションを用いて各分岐のlocalブートストラップ値を計算した。この図では、localブートストラップ値が85%以上の枝を太線で示してある。この系統樹は無根系統樹である。遺伝子名の後ろのカッコのなかに遺伝子が単離された種類の属名と科名を示す。また、遺伝子名の後ろのシンボルは、白丸が被子植物双子葉類、二重丸が被子植物単子葉類、黒丸が裸子植物、黒三角がシダ類を示す。系統樹の上と下の部分は、Aの印の部分でつながる。

た可能性が高い (Hasebe and Ito, 1999; Hasebe, 1999). AP1 グループは、A 機能遺伝子を含んでいる。図 2.2 からわかるように、裸子植物は、A 機能遺伝子とその形成に必要なガク片と花弁をもっていない。このことは、現生裸子植物が祖先のもっていた A 機能遺伝子の祖先遺伝子を欠失し、被子植物の系統だけで、A 機能遺伝子の祖先が A 機能を獲得したことによっているのかもしれない。

ここまで、現生裸子植物とひとまとめにして議論してきたが、現生裸子植物の 4 群は形態的に大きく異なっており、系統関係については議論がある (長谷部, 1996; Crepet, 1998). 形態形質にもとづいた分岐解析の結果は、現生裸子植物の多系統性を支持するが (Crane *et al.*, 1995; Doyle, 1996), 遺伝子の塩基配列データにもとづいた系統樹は、ほとんどすべて、現生裸子植物の単系統性を支持している (Hasebe *et al.*, 1992; 小藤・長谷部, 1992; Goremykin *et al.*, 1996; Chaw *et al.*, 1997). MADS-box 遺伝子系統樹でも、AG, AGL14, AGL6 グループでは、グネツム由来の遺伝子が被子植物でなく他の裸子植物由来の MADS-box 遺伝子と単系統群を形成している (Winter *et al.*, 1999). いくつかの異なった遺伝子配列データからの結果が現生裸子植物の単系統性を支持していること、現生裸子植物は 3 億年近く前にたがいに分岐したので、形態データは断片的であり、平行進化によって形質評価が不適切になることもあることを考えると、現生裸子植物が単系統であるという結果が正しいように思われる。今後、さらに分子データが蓄積していくことにより、この問題は解決することだろう。

さて、現生裸子植物が単系統群であるとする、現生裸子植物の共通祖先が被子植物の共通祖先から分岐した後、どこで AP1 オーソログを欠失したのだろうか。今後、現生裸子植物で唯一解析の進んでいないソテツ類の MADS-box 遺伝子の研究が進むと、この問題に対する解答が得られるであろう。

いっぽう、化石記録から考える限り、裸子植物と被子植物の共通祖先の候補と考えられるような化石裸子植物は、花をもっていなかった。では、A 機能遺伝子の祖先遺伝子は、被子植物進化のどの段階で A 機能を獲得したのだろうか。この問題は、花の起源と密接にかかわってくる。形態情報にもとづいた分岐系統学的解析によると、ベネチテス類、ペントキシロン類、カ

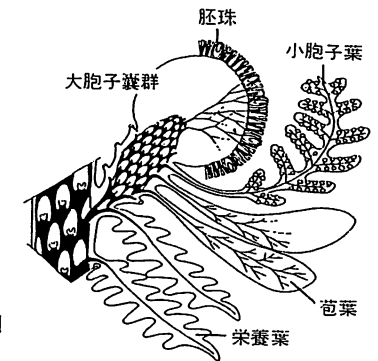


図 2.8 ベネチテス類の生殖器官の模式図 (西田, 1997).

イトニア類といった化石裸子植物が被子植物の姉妹群候補である (Crane *et al.*, 1995; Doyle, 1996). 先述のように、形態情報にもとづけばグネツム類も姉妹群候補になるのだが、分子データからの結果を考慮して、ここでは議論から除外する。これらの祖先候補のなかで、ベネチテス類の生殖器官は注目に値する。この絶滅裸子植物は、図 2.8 に示したように、両性生殖器官を形成する。たくさんの胚珠が密生する雌性生殖器官 (大孢子囊群) を中心に、その外側に小孢子 (花粉) をつけた雄性生殖器官 (小孢子葉)、さらに外側に苞葉をつける。この苞葉は、より外側につく栄養葉とは形態的に異なっており、被子植物の花弁とガク片に対応するような機能をもっていた可能性もある。苞葉に花弁のように色がついていたかどうかは気になるが、化石のみから知られる植物なので知るよしが無い。いずれにしろ、ベネチテス類の苞葉が、被子植物の祖先における A 機能遺伝子の働きによっている可能性はなきにしもあらずである。しかし、化石植物では、遺伝子解析ができないのが残念である。

## 2.5 B 機能遺伝子の進化と花卉の進化

B 機能遺伝子は、花卉と雄蕊形成を制御する遺伝子である。AP3 と PI グループの遺伝子がヘテロ二量体を形成して機能する。図 2.7 のように、AP3 と PI グループはそれぞれ高い確率で単系統群を形成し、両グループは姉妹群となる。図 2.7 の系統樹では、グネツムの *GGM2* 遺伝子と被子植物 AP3



グループ遺伝子が、イチヨウの *GbMADS4*, *9*, *10* 遺伝子、グネツム *GGM13* 遺伝子と被子植物 PI グループ遺伝子がそれぞれ姉妹群を形成している。このことから、B 機能遺伝子の2つのグループは被子植物と裸子植物が分岐するより前に、遺伝子重複により分岐していた可能性が高い。

これまでに、グネツムの *GGM2* 遺伝子とイチヨウの *GbMADS9* 遺伝子は雄性生殖器官特異的に、イチヨウ *GbMADS4* は雌雄生殖器官の両方に、イチヨウ *GbMADS10* 遺伝子は雌性生殖器官特異的に発現していることがわかってきた (Winter *et al.*, 1999; 伊藤, 未発表)。したがって、これらの遺伝子は、裸子植物の雌雄生殖器官形成にかかわっている可能性が高い。

では、イチヨウの B 機能遺伝子オースログは、被子植物の B 機能遺伝子と同じような機能をもっているのだろうか。これを調べるために、シロイヌナズナで、イチヨウ B 機能遺伝子オースログを強制発現させる実験を行っている。シロイヌナズナの B 機能遺伝子である *AP3* と *PI* の両方を、シロイヌナズナで過剰発現させると、雌蕊が雄蕊、ガク片が花弁に変わる形質転換体を得られる。また、*AP3*, *PI* 遺伝子をそれぞれ単独で強制発現させても、花形態に変化が生じる (Krizek and Meyerowitz, 1996)。したがって、イチヨウの B 機能遺伝子オースログがシロイヌナズナの B 機能遺伝子と同じ機能をもっているならば、同様の変化が起こるはずである。逆に、花に変化が起こらなければ、B 機能遺伝子は、イチヨウと被子植物が分岐した後、被子植物の系統で B 機能を獲得した可能性が高いことになる。これまでの実験では、*GbMADS4* と *GbMADS10* 遺伝子のそれぞれを単独で過剰発現させても、シロイヌナズナの花形態には変化が生じないことがわかった。しかし、グネツムや針葉樹類の B 機能遺伝子オースログを過剰発現させるとガク片が花弁状に変化するという報告があることから、B 機能遺伝子は、被子植物と現生裸子植物が分岐するより前に B 機能、すなわち、A, C 機能遺伝子と協調して花弁や雄蕊の原基を形成し、さらに、それらの特徴づけるような下流遺伝子を制御する機能を獲得したのではないだろうか。そして、イチヨウの系統でその機能を消失した可能性が高い。

## 2.6 C 機能遺伝子の進化と雄蕊、雌蕊の進化

C 機能遺伝子は、B 機能遺伝子とともに機能して雄蕊、単独で機能して雌蕊を形成する。C 機能遺伝子は、図 2.7 の AG グループのなかに含まれている。シロイヌナズナの場合、これまでに、AG グループの遺伝子として、*AGL1*, *AGL5*, *AG*, *AGL11* が報告されているが、C 機能をもっているのは、*AG* 遺伝子だけである (Yanofsky *et al.*, 1990; Ma *et al.*, 1991; Savidge *et al.*, 1995)。図 2.7 で、*AGL1*, *AGL5*, *AG*, *AGL11* を含むクレードには、裸子植物遺伝子は含まれていない。したがって、これらの遺伝子は、被子植物が裸子植物から分岐した後遺子重複によりできたようである。*AG* は雄蕊と雌蕊の原基とともに、両器官の発生後期において葯や胚珠でも発現している (Bowman *et al.*, 1991)。*AG* 遺伝子は、雄蕊、雌蕊形成に必須であり、*AG* 遺伝子の機能喪失型突然変異体では、雄蕊と雌蕊が形成されなくなる。しかし、*AG* と *AP2* の両方の機能を喪失した突然変異体では、胚珠が形成されることから、*AG* 遺伝子自身は胚珠形成にかかわっているが必須ではないと考えられている (Western and Haughn, 1999)。いっぽう、*AGL1*, *AGL5* 遺伝子は、雌蕊と胚珠でのみ発現し、雄蕊では発現していない。これらの遺伝子の機能はよくわかっていない。

シロイヌナズナの *AGL11* 遺伝子の機能はまだ解析されていないが、同じクレードに属するペチュニアの *FBP11* 遺伝子は、胚珠で特異的に発現し、過剰発現させると、ガク片上に異所的に胚珠を形成することから、胚珠形成にかかわっているのではないかと考えられている (Colombo *et al.*, 1995)。

以上より、元来、心皮、雄蕊、胚珠形成の機能をもっていた AG グループの祖先遺伝子が遺伝子重複し、前二者の機能を *AG* 遺伝子が、後者の機能を *AGL11* 遺伝子が維持しているのかもしれない。

では、裸子植物の C 機能遺伝子は被子植物 C 機能遺伝子と同じような機能をもっているのだろうか、あるいは、B 機能遺伝子のように、まだ機能が未分化なのだろうか。*Picea abies* と *Picea mariana* の C 機能遺伝子 (*DAL2* と *SAG1*) をシロイヌナズナで過剰発現させると、シロイヌナズナの *AG* 遺伝子を過剰発現させたとき (Mizukami and Ma, 1992) と同じように、ガク片が雌蕊、花弁が雄蕊に変化することが報告されている (Tan-

dre *et al.*, 1998; Rutledge *et al.*, 1998). したがって、裸子植物 C 機能遺伝子は、被子植物 C 機能遺伝子と同じ下流遺伝子を制御できるわけである。また、被子植物 C 機能遺伝子は、A 機能遺伝子の発現を抑制する働きをもっている (Gustafson-Brown *et al.*, 1994). このことは、後でふれるように、花器官形成に必須の機能であり、今後、この機能が裸子植物段階ですでに獲得されていたのかをシロイヌナズナの形質転換体において検討することは興味深い。

いっぽう、裸子植物の C 機能遺伝子オーソログは、裸子植物では、どのような機能をもっているのだろうか。針葉樹の雌性生殖器官の種鱗複合体 (図 2.2) は、主軸上に、まず苞鱗原基が隆起し、その後、苞鱗の腋に種鱗原基が形成され、ある程度大きくなると種鱗原基から胚珠原基が分化し、最終的に種鱗と胚珠が形成される。針葉樹類の C 機能遺伝子オーソログ *DAL2* と *SAG1* 遺伝子は、ともに苞鱗原基では発現せず、種鱗原基で発現がみられ、種鱗形成過程において発現は維持される。さらに、胚珠原基においても発現がみられるが、胚珠形成過程で、珠皮原基では発現するが、珠心では発現がみられない。したがって、針葉樹類では、C 機能遺伝子オーソログは、種鱗、胚珠形成にかかわっている可能性が考えられる (Tandre *et al.*, 1998; Rutledge *et al.*, 1998).

以上より、被子植物の ABC 機能遺伝子のうち、① A 機能遺伝子は現生裸子植物の系統で欠失したらしい、② B 機能遺伝子と C 機能遺伝子は、現生裸子植物と被子植物が分岐する前から被子植物がもっている機能をもっていたらしい、ことがわかった (図 2.15).

ABC 機能遺伝子の機能、すなわち、特有の下流遺伝子を制御できるかどうか、という点について検討してきたが、ABC 機能遺伝子を制御する因子の進化も花の進化には重要であったはずである。被子植物の花原基では、A 機能遺伝子はガク片原基と花弁原基、B 機能遺伝子は花弁原基と雄蕊原基、C 機能遺伝子は雄蕊原基と雌蕊原基で特異的に発現している。ABC 機能遺伝子の発現場所が変化すれば、適切な位置に適切な花器官が形成されなくなる。ABC 機能遺伝子の空間的・時間的発現様式を制御している遺伝子はどのように進化してきたのだろうか。

## 2.7 ABC 機能遺伝子を制御する遺伝子の進化

シロイヌナズナにおける分子遺伝学的解析から、ABC 機能遺伝子の誘導について以下のようなモデルが提唱されている (図 2.9)。まず、ABC 機能遺伝子は、*LEAFY* (*LFY*) 遺伝子によって花原基で発現誘導される。C 機能遺伝子は内側の 2 輪で A 機能遺伝子の発現を抑制する。B 機能遺伝子は *UNUSUAL FLOWER* (*UFO*) 遺伝子と *LFY* 遺伝子の働きによって 2, 3 輪に発現が限定される。C 遺伝子は、*LFY* 遺伝子によって花原基全体で誘導されるが、未知の因子によって 3, 4 輪に発現が限定される、というものである (Parcy *et al.*, 1998).

*LFY* 遺伝子が、ABC 機能遺伝子を発現誘導する機能は、被子植物進化のどの段階で進化したのだろうか。これまで、針葉樹類のマツの仲間 *Pinus radiata* から *LFY* 遺伝子のオーソログである *NEEDLY* (*NLY*) 遺伝子が単離されている。*NLY* 遺伝子をシロイヌナズナで過剰発現させると、開花までの日数が短くなり、無限花序でなく有限花序をつけるようになる。これらの変化は、シロイヌナズナ *LFY* 遺伝子をシロイヌナズナで過剰発現させたときと同じである。さらに、シロイヌナズナの *LFY* 機能喪失突然変異体に、シロイヌナズナ *LFY* 遺伝子プロモーターに *NLY* 遺伝子の cDNA をつないだ改変遺伝子を導入すると、*LFY* 機能喪失突然変異体の表現型が回復して、野生型の表現型になる (Mouradov *et al.*, 1998). すなわち、被子植物の *LFY* 遺伝子プロモーターで裸子植物 *LFY* 遺伝子オーソログを発現させてやると、被子植物内で、被子植物 *LFY* 遺伝子と同じ機能を発揮する

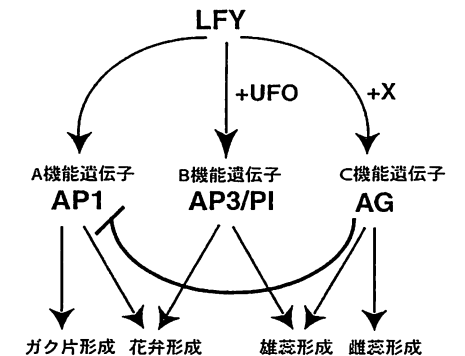


図 2.9 ABC 機能遺伝子の発現制御のモデル



というのである。

このことから、*LFY* 遺伝子は、現生裸子植物と被子植物が分岐するより前に、すでに、被子植物 *LFY* 遺伝子もっている機能、すなわち、ABC 機能遺伝子を花原基で誘導するという機能をもっていたことになる。花が進化する前に、すでに、花器官形成遺伝子系の原型ができていたことになる。

では、B 機能遺伝子と C 機能遺伝子を別々の部分で発現させる機能についてはどうであろうか。この働きには、*LFY* 遺伝子のほかに *UFO* 遺伝子が関与している (図 2.9)。B 機能遺伝子の発現は、*LFY* 遺伝子によって一様に誘導されるが、*UFO* 遺伝子によって、雄蕊と花弁原基に制限されると考えられている。現生裸子植物の *UFO* 遺伝子は解析されていないが、先述したように、グネツム、イチョウで雄性生殖器官特異的に発現する MADS-box 遺伝子が報告されているので、これらの器官では、被子植物のように MADS-box 遺伝子が *LFY* 遺伝子とともに *UFO* 遺伝子によって制御されているのかもしれない。

ところで、裸子植物では、*LFY* 遺伝子オーソログはどのような働きをしているのだろうか。*Pinus radiata* の *NLY* 遺伝子は、生殖器官と栄養器官の両方で発現していることが報告されている。生殖器官では、雌雄生殖シュート原基、苞鱗原基、種鱗原基、胚珠原基、胞原細胞、胞子母細胞で発現し、栄養器官では、短枝の葉原基で発現している。シロイヌナズナの *LFY* 遺伝子は、2つの機能をもっている。1つは、花原基、花器官原基で発現し、花形成を制御する働き、もう1つは、栄養器官で発現し、栄養成長から生殖成長への切り替えを誘導する働きである (Blázquez *et al.*, 1997)。*Pinus radiata* の *NLY* 遺伝子の発現様式は、生殖器官原基と栄養器官原基で発現している点が、シロイヌナズナの *LFY* 遺伝子の発現様式と類似しているため、シロイヌナズナ *LFY* 遺伝子同様、生殖器官形成ならびに、栄養成長から生殖成長への切り替えに関与しているのかもしれない。

## 2.8 種子植物の生殖器官の相同性

オーソログな遺伝子は、例外はあるけれども、しばしば、相同な器官で発現している場合が多く、器官進化を考えるうえで重要な情報を与えてくれ

る。とりわけ、現生裸子植物や被子植物の雌性生殖器官のように、形態情報だけでは、器官の対応がはっきりしない場合には、オーソログ遺伝子の発現場所の比較は、器官進化を考える新たな情報を与えてくれると期待される。

グネツム類の雌性生殖器官は、1枚の珠皮をもつ胚珠が、さらに2枚の包皮 (envelope) によっておおわれている (図 2.8)。これら2枚の包皮が、他の現生裸子植物、被子植物のどの器官と相同なのかについては、さまざまな見解が提出されてきた。

器官の相同性を推定するには、信頼性の高い系統関係を推定し、化石情報から、共通祖先の形態を明らかにすることが必要である。前述のように、分子データから、現生裸子植物4群が単一のクレードを形成することがわかった。これら4群の間の系統関係については、葉緑体の rDNA のスペーサー領域と *rbcL* 遺伝子の塩基配列を複合したデータ (Goremykin *et al.*, 1996)、および、18S rDNA の塩基配列データ (Chaw *et al.*, 1997) から、それぞれ高いブートストラップ確率で、グネツム類と針葉樹類、ソテツ類とイチョウがそれぞれクレードを形成し、両クレードが姉妹群を形成すると推定されている (図 2.10)。この結果が正しいと仮定すると、グネツム類ともっとも近縁なのは、現生裸子植物のなかで、針葉樹類であることになる。では、グネツム類と針葉樹類の共通祖先はどのような形態をしていたのだろうか。グネツム類については、形態データにもとづいた分岐系統解析から、ジュラ紀初期 (約2億年前) に存在していたピロコニテス類 (Doyle, 1996) が、現生グネツム類の祖先ではないかと考えられている (図 2.11)。いっぽう、針葉樹類は、コルダイテス類と単系統であろうと考えられており、コルダイテス類のもっとも古い化石は石炭紀中ごろ (約3億年前) までさかのぼれる (Stewart and Rothwell, 1993)。したがって、現生グネツム類と現生針葉樹類が分岐した時代は石炭紀あるいはそれ以前であり、この時代にいちばん近い年代から産出する両群のどちらかに関連する化石は、コルダイテス類のものである。したがって、ここでは、コルダイテス類が、現生グネツム類と現生針葉樹類の共通祖先と同じ形態をしていたと仮定する。

コルダイテス類の雌性生殖器官は、図 2.12 A に示したように、苞葉の葉腋についた雌性生殖シュートに、栄養葉と生殖葉 (胚珠) という2種類の葉をつけたものだった。ボルチア類などの絶滅針葉樹類の種鱗複合体は、コル

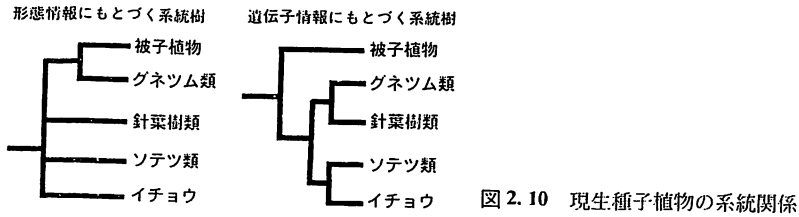


図 2.10 現生種子植物の系統関係

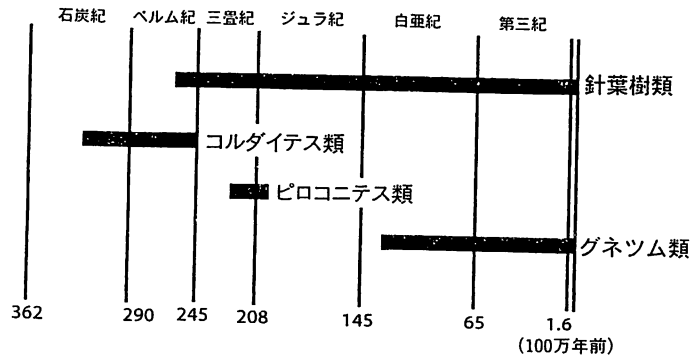


図 2.11 針葉樹類とグネツム類の化石記録  
化石記録がたどれる年代を黒線で示す。

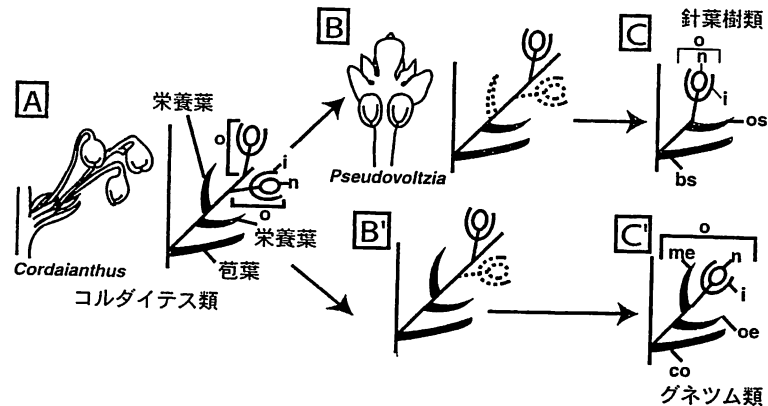


図 2.12 グネツム類、針葉樹類の進化仮説

bs: 苞鱗, co: 襟, i: 珠皮, me: 中包皮, n: 珠心, o: 胚珠, oe: 外皮, os: 種鱗。(Cordaianthus と Pseudovoltzia の図は、Florin, 1951 を参考にして作図した)

ダイテス類の雌性生殖シュートと苞葉をあわせたものと、現生針葉樹類の種鱗複合体との中間的な形態をもっている。このことから、Florin (1951) は、コルダイテス類の苞葉が現生針葉樹類の苞鱗に相同で、現生針葉樹類の種鱗胚珠複合体は、高度に集約、変形した雌性生殖シュートだという仮説を提唱し、広く受け入れられている。いっぽう、コルダイテス類とグネツム類の器官の対応は、両者を結ぶ化石植物が見つかっていないことから、従来の知見からだけでは困難である。そこで、遺伝子の発現様式からの情報を用いてみよう。

これまで、グネツム類と針葉樹類で、オーソログな遺伝子について発現解析が行なわれているものは、コバノグネツムの *GpMADS3* 遺伝子 (Shindo et al., 1999) と *Pinus radiata* の *PrMADS3* 遺伝子 (Mouradov et al., 1998a) である (図 2.7)。 *GpMADS3* 遺伝子は、コバノグネツムの襟では発現しておらず、襟の腋につく胚珠の内包皮 (珠皮), 中包皮, 外皮, 珠心のそれぞれが形成される初期段階で発現し、各器官が成熟するにつれ発現が減少する。いっぽう、 *PrMADS3* 遺伝子は、苞鱗では発現がみられず、種鱗と胚珠形成時に発現し、胚珠の珠皮と珠心形成時に発現がみられる。したがって、グネツム類の襟と針葉樹類の苞鱗、グネツム類の胚珠 (珠心, 珠皮, 中包皮, 外皮からなる) と針葉樹類の種鱗胚珠複合体 (珠心, 珠皮, 種鱗からなる) は、相同である可能性が示唆される。針葉樹類の種鱗胚珠複合体は、コルダイテス類の雌性生殖シュートと相同であるから、グネツムの胚珠も、コルダイテス類の雌性生殖シュートと相同であるということになる。つまり、コルダイテス型の雌性生殖シュートのうち、1枚の栄養葉と胚珠が残ったのが針葉樹類の種鱗胚珠複合体であり、2枚の栄養葉が外皮と中包皮となり、さらに胚珠が加わったのが、グネツム類の胚珠だと考えると、化石情報、形態情報、MADS-box 遺伝子の発現情報を矛盾なく説明することができる。さらに多くのオーソログ遺伝子の解析が進み、情報が増えることによってこの仮説が検証されることが望まれる。また、グネツムの外皮, 中包皮, 種皮, 襟は、どれも軸を取り囲むようにコップ状になっている。このような形態は他の現生裸子植物には観察できない形質であり、グネツムの系統で、特異的に進化した遺伝子の働きによるのかもしれない。

さて、つぎに、裸子植物と被子植物の生殖器官の比較に MADS-box 遺伝

子の発現に関する情報を加えてみよう。前述したように、被子植物のABC機能遺伝子に対応する裸子植物遺伝子で、これまでに十分解析が進んでいるのはC機能遺伝子である。被子植物のシロイヌナズナC機能遺伝子であるAG遺伝子は、雄蕊と雌蕊の原基で発現しているが、ここでは、雌性生殖器官の進化を考えるので、雌蕊での発現に的を絞っていく。AG遺伝子は、雌蕊のなかでは、心皮、胚珠の原基で発現する。胚珠の形成過程では、内珠皮、外珠皮で発現するが、珠心では発現しない。いっぽう、先述した、針葉樹類のC機能遺伝子オーソログであるDAL2とSAG1遺伝子は、種鱗原基、胚珠原基で発現がみられた(Tandre *et al.*, 1998; Rutledge *et al.*, 1998)。胚珠形成時においては、珠皮原基では発現がみられるが、珠心では発現しない。このことから、被子植物の心皮と胚珠は、針葉樹類の種鱗胚珠複合体に相同なのかもしれない。図2.11に示したように、針葉樹類の種鱗胚珠複合体は、コルダイトス類の雌性生殖シュートと相同であるから、被子植物の雌蕊も、コルダイトス類の雌性生殖シュートと相同であるのかもしれない。被子植物の心皮と外珠皮がコルダイトス類の栄養葉、内珠皮と珠心はコルダイトス類の胚珠(1枚の珠皮と珠心からなる)に相同なのかもしれない。被子植物の胚珠形成のメカニズムはまだ十分解明されておらず、今後、新たな分子発生学の知見をあわせて、被子植物の花の進化についての研究の進展が期待される。

## 2.9 花器官形成遺伝子の起源

### ——リチャードミズワラビのMADS-box遺伝子

被子植物と裸子植物のMADS-box遺伝子の比較から、ABC機能遺伝子のすべてのオーソログは、被子植物と現生裸子植物の共通祖先に存在していたことがわかってきた。では、これらの遺伝子の起源は、どこまでたどれるのだろうか。あいにく、遺伝子系統樹からは、シダ類のMADS-box遺伝子と種子植物のMADS-box遺伝子との関係がはっきりとわからない。しかし、遺伝子構造の比較と分子時計を用いた推定から、ABC機能遺伝子の起源についての推定がなされている。

B機能遺伝子は、MADS, Kの両ドメイン以外にも、KドメインのC末

端側にPIモチーフ、AP3モチーフとよばれる保存的な配列をもっており(Kramer *et al.*, 1998)、この配列は、被子植物、裸子植物のB機能遺伝子で保存されている(Winter *et al.*, 1999)。シダ類のCRM3グループに属するCMADS6/CRM3遺伝子は、わずか4アミノ酸残基ではあるが、AP3モチーフに似たアミノ酸配列をもっている。したがって、このグループがB機能遺伝子のオーソログの可能性はある(Kramer *et al.*, 1998)。

C機能遺伝子についてはどうであろう。C機能遺伝子以外のMADS-box遺伝子は、MADSドメインのN末端にスタートコドンがあり、メチオニン残基をもつ。いっぽう、C機能遺伝子は、MADSドメインのN末端側に数十のアミノ酸残基をもっており、MADSドメインのN末端はメチオニンでないことがほとんどである。シダ類のCRM6グループの遺伝子は、これまで調べられた限り、すべてC機能遺伝子型の遺伝子構造をもっている(Hasebe *et al.*, 1998)。したがって、このグループがC機能遺伝子のオーソログではないかと推定されている。これら遺伝子構造に関する推定が正しいとすれば、BとC機能遺伝子は、シダ類の段階ですでに分岐していたことになる。

さらに、単子葉植物と双子葉植物の分岐年代を2億年前、被子植物と針葉樹類の分岐年代を約2億8000年前と仮定して、算出した分子時計(Purugganan, 1997)から、A機能遺伝子とC機能遺伝子の分岐年代は、約4億8000万年前だと推定されている。シダ類と種子植物が分岐したのは約4億年前だと推定されているので、ABC機能遺伝子は、すべて、シダ類と被子植物が分岐するよりも前に分岐していた可能性が高い。

では、シダ類では、MADS-box遺伝子はどのような機能をもっているのだろうか。これまで、得られている3つのシダ類のMADS-box遺伝子グループについて、リチャードミズワラビを用いた発現解析が行なわれている(Hasebe *et al.*, 1998)。リチャードミズワラビは、シダ類の遺伝学的、分子生物学的解析を行なううえでの、よいモデルである。シダ類の世代時間は、一般に数年を要するが、リチャードミズワラビは、胞子から発芽した配偶体が受精し、胞子体を形成し、胞子をつけるようになるのに、わずか3ヵ月ほどしかかからない。また、遺伝、形態、発生、生理学的研究が進んでおり、形態進化を研究するのに適した材料である。

リチャードミズワラビの MADS-box 遺伝子 (*CMADS* 遺伝子) のうち、*CMADS6/CRM3* 遺伝子は、配偶体おもに発現している。いっぽう、他の2つのグループの遺伝子は、ノザン解析から、孢子体のいろいろな組織や配偶体と同じように発現していることがわかった。さらに、孢子体における詳細な発現様式が *in situ* ハイブリダイゼーション解析によって明らかになった。

植物の葉や茎は茎頂分裂組織から形成されるが、シダ類の茎頂には四面体型をした単一の頂端細胞があり、この細胞から茎葉が形成される。*CMADS* 遺伝子は頂端細胞および葉原基を含んだ茎頂先端部周辺で弱く発現し、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る (図 2.13)。

葉原基が細胞数を増やして葉が成長するにつれ、*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。葉の先端部は細胞分裂を続けしだいに成熟してくるが、*CMADS* 遺伝子の発現は、葉の成熟につれ、3つの部分、すなわち、分裂成長を続けている葉縁部分、維管束、孢子囊に限定されてくる。リチャードミズワラビの葉は、葉縁が伸長し、裏

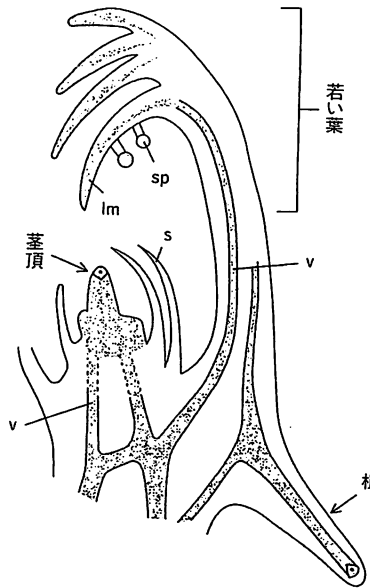


図 2.13 リチャードミズワラビ *CMADS* 遺伝子の発現様式の模式図  
網のかかった部分で遺伝子が発現している。v は維管束、lm は成長しつつある葉縁、sp は若い孢子囊、s は鱗片を示す。(長谷部, 1997a)

側に巻き込むように成長するが、葉縁が伸長を止めて成熟するまで *CMADS* 遺伝子の発現は維持される。葉の前形成層から維管束が分化してくる過程で、*CMADS* 遺伝子の発現は維管束の内鞘の内側に限定され、葉柄を通り、茎の維管束へと発現は続いている。

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が根まで継続しており、根の内鞘内側すべての細胞でも mRNA が検出された。根の先端には茎頂と同じように四面体型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囊は、葉裏の1つの表皮細胞 (孢子囊始原細胞) 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、孢子囊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 2.14A)。また、内細胞は孢子囊柄と孢子囊囊部の葉側に分化し、外細胞は数回の分裂後、四面体型の頂端細胞を形成し、最終的に、孢子囊囊部の葉と遠い側、タペート組織、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

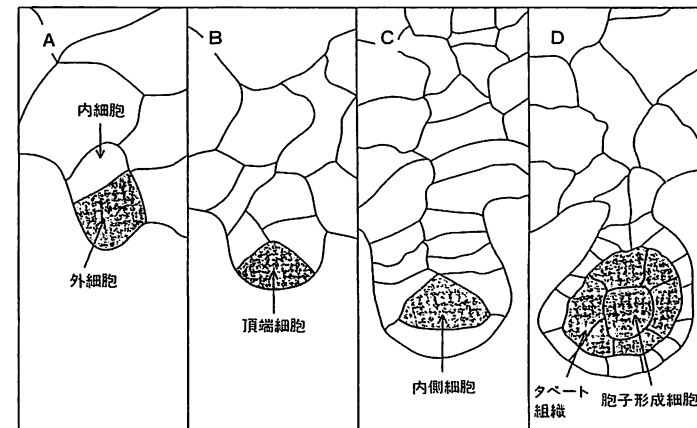


図 2.14 リチャードミズワラビ *CMADS* 遺伝子の孢子囊形成過程における発現様式の模式図  
網のかかった部分で遺伝子が発現している。(長谷部, 1997a)

継がれる (図 2.14B). そして、並層分裂によって胞子嚢嚢部と内側細胞が形成されると、*CMADS* 遺伝子の発現は内側細胞でより強く検出される (図 2.14C). 発現は内側細胞由来のタペト組織と胞子形成細胞に引き継がれる (図 2.14D). しかし、成熟した胞子嚢では発現がみられない。

この発現様式から、リチャードミズワラビの MADS-box 遺伝子は、生殖器官と栄養器官の両方において、分裂組織あるいは器官原基で発現していることがわかった。このことから、リチャードミズワラビ MADS-box 遺伝子は、器官形成全般にかかわる転写因子である可能性が考えられる。

## 2.10 MADS-box 遺伝子の発現場所と形態進化

被子植物の MADS-box 遺伝子は、ABC 機能遺伝子のように、生殖器官の特異的な部分で発現しているものと、まだ、よく機能がわかっていないが、栄養器官と生殖器官の両方で発現している MADS-box 遺伝子が知られている。裸子植物の MADS-box 遺伝子にも、生殖器官特異的に発現しているものと、栄養器官と生殖器官の両方で発現しているものが知られている。そして、リチャードミズワラビの MADS-box 遺伝子は、これまで調べられた限りすべて後者のタイプである。

シダ類と種子植物は、約 4 億年前に分岐し、両者の共通祖先は、トリメロフィトン類という化石植物であると考えられている。トリメロフィトン類は、葉を進化させておらず、莖に似た器官のみをもち、軸の先端にむき出しの胞子嚢をつけていた。生殖器官の構造という点では、被子植物のように複雑ではなく、シダ類に似ている。

このことから、シダ類と種子植物の共通祖先は、シダ類のように、栄養器官と生殖器官の両方で発現している MADS-box 遺伝子をもっており、そのなかから、生殖器官特異的な MADS-box 遺伝子が種子植物の系統で進化するにより、花のような複雑な生殖器官が進化してきたのではないだろうか、いいかえれば、植物体全体で一般的な器官分化に関与していた MADS-box 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仮説が提唱されている (図 2.15)。この仮説を検証するためには、シダ類と種子植物が分岐するよりも前に分岐した維管束植物である小

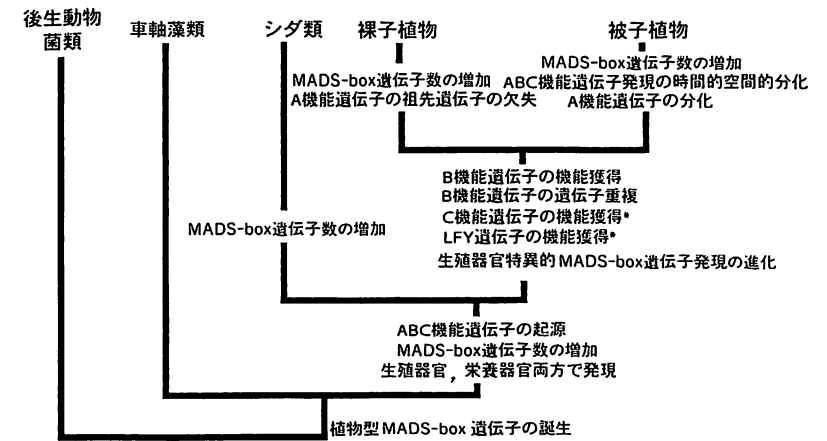


図 2.15 陸上植物の進化過程における、花器官形成遺伝子 (MADS-box 遺伝子と *LFY* 遺伝子) の推定される進化

\*をつけた部分は、被子植物と裸子植物の分岐以前であることは確かだが、シダ類と種子植物の分岐以前か以後かはわからない。

葉類の MADS-box 遺伝子の発現様式を調べればよい。これまでに小葉類から MADS-box 遺伝子が単離されたという報告はなく、今後の研究に期待したい。

生殖器官特異的発現は、MADS-box 遺伝子を制御する遺伝子や、MADS-box 遺伝子が相互作用する機構が進化することによって引き起こされたはずである。今後、シダ類やそれより前に分岐した分類群で、*LFY* 遺伝子のように MADS-box 遺伝子の発現制御にかかわる遺伝子が解析されることによってこの問題に関する示唆が得られるであろう。

## 2.11 MADS-box 遺伝子の起源

ABC 機能遺伝子の祖先は、シダ類と種子植物が分岐した段階ですでに存在していたらしいということがわかってきた。では、ABC 機能遺伝子、ひいては、MADS-box 遺伝子の起源は、どこまでさかのぼれるのだろうか。これまでの研究から、シダ類より以前に、維管束植物の系統から分岐したコケ植物セン類のヒメツリガネゴケも MADS-box 遺伝子を複数もっているこ

とが明らかになっているが、他の MADS-box 遺伝子との関係はよくわかっていない。さらに系統をさかのぼり、緑藻類の車軸藻類における解析から、MADS-box 遺伝子の起源に関する興味深い結果が得られた。

形態情報、分子情報から、陸上植物は単系統群であり、緑藻類から進化してきたと推定されている (Graham, 1993)。緑藻類のなかで陸上植物にもっとも近縁なのは、車軸藻類である可能性が高い。車軸藻類のシャジクモの MADS-box 遺伝子の解析から、①シャジクモは、ゲノム内に1つの MADS-box 遺伝子しかもたないこと、②後生動物、菌類、陸上植物、シャジクモの MADS-box 遺伝子配列から系統樹を構築すると、陸上植物 MADS-box 遺伝子は単系統群を形成し、シャジクモの MADS-box 遺伝子がこの単系統群と姉妹群を形成すること、がわかった (Tanabe *et al.*, 投稿中)。このことから、陸上植物の MADS-box 遺伝子は、陸上植物が車軸藻類から分岐した後で、数を増やした可能性が高く、MADS-box 遺伝子数の増加が、その後の陸上植物の器官の進化に大きな役割を果たしたことは疑いがないであろう。

先述したように、植物は MADS ドメインのほかに K ドメインという植物特有のドメインをもっているが、後生動物や菌類は、このような MADS-box 遺伝子をもっていない。車軸藻類の MADS-box 遺伝子は、植物型の K ドメインをもつ MADS-box 遺伝子であった。この遺伝子の起源はどこまでさかのぼれるのであろうか。今後、さらに緑藻類における MADS-box 遺伝子の解析がこの答を与えてくれるであろう。

以上より、図 2.15 にまとめたように、①植物型 MADS-box 遺伝子の誕生、②陸上植物が車軸藻類と分岐した後で MADS-box 遺伝子が遺伝子重複により数を増やし、ABC 機能遺伝子の祖先が誕生した、③維管束植物の初期段階では、ABC 機能遺伝子を含む MADS-box 遺伝子のほとんどは、栄養器官と生殖器官の両方で発現し、両者の器官形成などにかかわっていたらしい、④シダ類から種子植物が分岐した後、裸子植物と被子植物が分岐するまでの間に、MADS-box 遺伝子の一部が生殖器官特異的発現をするようにリクルートされた、⑤裸子植物と被子植物が分岐する前までに、BC 機能遺伝子は現在の機能を獲得した、⑥裸子植物と被子植物が分岐した後、裸子植

物の系統で A 機能遺伝子が欠失した、⑦被子植物の系統で ABC 機能遺伝子の時期場所特異的発現が獲得された、というイベントが陸上植物の進化の過程で起こり、最終的に、植物のもっとも複雑な生殖器官である花を進化させたのであろう。

MADS-box 遺伝子を中心とする花器官形成遺伝子がどのように変わることによって花という複雑な生殖器官が進化してきたかの概略がわかってきた。後生動物では、MADS-box 遺伝子ではなく、ホメオボックス遺伝子が形態進化に大きくかかわっている (Gellon and McGinnis, 1998)。しかし、遺伝子重複によって遺伝子数が増加し、増えた遺伝子が機能分化して新しい形態を生み出すという形態進化の原理はよく似ている。生物全体の分子系統樹から、陸上植物と後生動物の共通祖先は、おそらく単細胞生物であったか、多細胞だったとしても多細胞器官を進化させてはいなかった可能性が高い (Doolittle *et al.*, 1996)。したがって、両者は、独立にいろいろな器官を進化させてきたわけである。それなのに、同じようなメカニズムを使って形態進化を引き起こされてきたというのは驚きである。遺伝子数の増加と機能分化、これはまさしく、形態進化のセントラルドグマといってよいのかもしれない。

生物の形態形成メカニズムおよびその進化の研究は始まったばかりであり、未知のことのほうが多い。たとえば、陸上植物は、根茎葉からつくられているが、これらがどのような遺伝子のどのような働きによって、決定され、分化するのか、現時点では、ほとんどわかっていない。したがって、陸上植物の体制が緑藻類からどのように進化してきたのかは、いまのところは、予想もできないのである。しかし、研究の進展は速い。数年後には、形態進化について、もっと多くのことがわかっていることだろう。

## 文献

- Adachi, J. and M. Hasegawa. 1996. MOLPHY : Programs for Molecular Phylogenetics, ver. 2.3. Institute of Statistical Mathematics, Tokyo.
- Blázquez, M. A., L. N. Soowal, I. Lee and D. Weigel. 1997. *LEAFY* expression and flower initiation in *Arabidopsis*. *Development* 124 : 3835-3844.
- Bowman, J. L., G. N. Drews and E. M. Meyerowitz. 1991. Expression of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *AGAMOUS* is restricted to specific cell

- types late in flower development. *Plant Cell* **3** : 749-758.
- Chaw, S. M., A. Zharkikh, H. M. Sung, T. C. Lau and W. H. Li. 1997. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution : analysis of nuclear 18S rRNA sequences. *Mol. Biol. Evol.* **14** : 56-68.
- Coen, E. S. and E. M. Meyerowitz. 1991. The war of the whorls : genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353** : 31-37.
- Colombo, L., J. Franken, E. Koetje, J. van Went, H. J. M. Dons, G. C. Angenent and A. J. van Tunen. 1995. The petunia MADS-box gene *FBP11* determines ovule identity. *Plant Cell* **7** : 1859-1868.
- Crane, P. R., E. M. Friis and K. R. Pedersen. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* **374** : 27-33.
- Crepet, W. L. 1998. The abominable mystery. *Science* **282** : 1653-1654.
- Doolittle, R. F., D. -F. Feng, S. Tsang, G. Cho and E. Little. 1996. Determining divergence times of the major kingdoms of living organisms with a protein clock. *Science* **271** : 470-477.
- Doyle, J. A. 1996. Seed plant phylogeny and the relationships of Gentales. *Int. J. Plant Sci.* **157** (Suppl.) : S3-S39.
- Florin, R. 1951. Evolution in cordaites and conifers. *Acta Hort. Bergiani* **15** : 285-388.
- Gellon, G. and W. McGinnis. 1998. Shaping animal body plans in development and evolution by modulation of *Hox* expression patterns. *BioEssays* **20** : 116-125.
- Gifford, E. M. and A. S. Foster. 1988. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. 3rd ed. Freeman, New York.
- Goremykin, V., V. Bobrova, J. Pahnke, A. Troitsky, A. Antonov and W. Martin. 1996. Non-coding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to *rbcL* data do not support gnetalean affinities of angiosperms. *Mol. Biol. Evol.* **13** : 383-396.
- Graham, L. E. 1993. *Origin of Land Plants*. Wiley, New York. (渡邊 信・堀輝三訳. 1996. 陸上植物の起源. 内田老鶴圃, 東京.)
- Gustafson-Brown, C., B. Savidge and M. Yanofsky. 1994. Regulation of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1*. *Cell* **76** : 131-143.
- Hardenack, S., D. Y. H. Saedler and S. Grant. 1994. Comparison of MADS-box gene expression in developing male and female flowers of the dioecious plant white campion. *Plant Cell* **6** : 1775-1787.
- 長谷部光泰. 1996. 分子系統学のすすめ. 岩槻邦男・馬渡峻輔編. バイオダイバーシティ・シリーズ 1. 生物の種多様性. 88-101. 裳華房, 東京.
- 長谷部光泰. 1997. 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. 秀潤社, 東京.
- 長谷部光泰. 1997a. 植物の生殖器官の進化. 遺伝 **51** : 16-21.
- Hasebe, M. 1999. Evolution of reproductive organs in land plants. *J. Plant Res.* **112** : in press.
- Hasebe, M. and J. A. Banks. 1997. Evolution of MADS gene family in plants. In Iwatsuki, K. and P. H. Raven (eds.) : *Evolution and Diversification of Land Plants*. 179-197. Springer-Verlag, Tokyo.
- Hasebe, M. and M. Ito. 1999. Evolution of reproductive organs in vascular plants. In Kato, M. (ed.) : *The Biology of Biodiversity*. 243-255. Springer-Verlag, Tokyo.
- Hasebe, M., R. Kofuji, M. Ito, M. Kato, K. Iwatsuki and K. Ueda. 1992. Phylogeny of gymnosperms inferred from *rbcL* gene sequences. *Bot. Mag. Tokyo* **105** : 673-679.
- Hasebe, M., C.-K. Wen, M. Kato and J. A. Banks. 1998. Characterization of MADS homeotic genes in the fern *Ceratopteris richardii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95** : 6222-6227.
- Huijser, P., J. Klein, W. -E. Lönnig, H. Meijer, H. Saedler and H. Sommer. 1992. Bracteomania, an inflorescence anomaly is caused by the loss of function of the MADS-box gene *squamosa* in *Antirrhinum majus*. *EMBO J.* **11** : 1239-1249.
- 小藤累美子・長谷部光泰. 1992. *rbcL* の塩基配列と裸子植物の系統. 遺伝 **46** : 24-29.
- Kramer, E. M., R. L. Dorit and V. F. Irish. 1998. Molecular evolution of genes controlling petal and stamen development : duplication and divergence within the *APETALA3* and *PISTILLATA* MADS-box gene lineages. *Genetics* **149** : 765-783.
- Krizek, B. A. and E. M. Meyerowitz. 1996. The *Arabidopsis* homeotic genes *APETALA3* and *PISTILLATA* are sufficient to provide the B class organ identity function. *Development* **122** : 11-22.
- Ma, H., M. F. Yanofsky and E. M. Meyerowitz. 1991. *AGL1-AGL6*, an *Arabidopsis* gene family with similarity to floral homeotic and transcription factor genes. *Genes Dev.* **5** : 484-495.
- Mandel, M. A., C. Gustafson-Brown, B. Savidge and M. F. Yanofsky. 1992. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1*. *Nature* **360** : 273-277.
- Mizukami, Y. and H. Ma. 1992. Ectopic expression of the floral homeotic gene *AGAMOUS* in transgenic *Arabidopsis* plants alters floral organ identity. *Cell* **71** : 119-131.
- Mouradov, A., T. Glassick, B. Hamdorf, L. Murphy, B. Fowler, S. Marla and R. D. Teasdale. 1998. *NEEDLY*, a *Pinus radiata* ortholog of *FLORICAULA/LEAFY* genes, expressed in both reproductive and vegetative meristems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95** : 6537-6542.
- Mouradov, A., T. V. Glassick, B. A. Hamdorf, L. C. Murphy, S. S. Marla, Y. Yang and R. D. Teasdale. 1998a. Family of MADS-box genes expressed early in male and female reproductive structures of monterey pine. *Plant Physiol.* **117** : 55-61.



- 西田治文. 1997. 裸子植物門. 岩槻邦男・馬渡峻輔監修, 加藤雅啓編. バイオデ  
ィパーシティブ・シリーズ2. 植物の多様性と系統. 227. 裳華房, 東京.
- Parcy, F., O. Nilsson, M. A. Busch, I. Lee, D. Weigel. 1998. A genetic frame-  
work for floral patterning. *Nature* **395** : 561-566.
- Purugganan, M. D. 1997. The MADS-box floral homeotic gene lineages  
predate the origin of seed plants: phylogenetic and molecular clock  
estimates. *J. Mol. Evol.* **45** : 392-396.
- Rutledge, R., S. Regan, O. Nicolas, P. Fobert, C. Côte, W. Bosnich, C.  
Kauffeldt, G. Sunohara, A. Séguin and D. Stewart. 1998. Characterization  
of an *AGAMOUS* homologue from the conifer black spruce (*Picea  
mariana*) that produces floral homeotic conversions when expressed in  
*Arabidopsis*. *Plant J.* **15** : 625-634.
- Saitou, N. and M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: a new method for  
reconstruction phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* **4** : 406-425.
- Savidge, B., S. D. Rounsley and M. F. Yanofsky. 1995. Temporal relationship  
between the transcription of two *Arabidopsis* MADS-box genes and the  
floral organ identity genes. *Plant Cell* **7** : 721-733.
- Shindo, S., M. Ito, K. Ueda, M. Kato and M. Hasebe. 1999. Characterization of  
MADS genes in the gymnosperm *Gnetum parvifolium* and its implication  
on the evolution of reproductive organs in seed plants. *Evol. Dev.* **1** : 1-13.
- Shore, P. and A. D. Sharrocks. 1995. The MADS-box family of transcription  
factors. *Eur. J. Biochem.* **229** : 1-13.
- Stewart, W. N. and G. W. Rothwell. 1993. Paleobotany and the Evolution of  
Plants. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Tandre, K., M. Svenson, M. E. Svensson and P. Engström. 1998. Conservation  
of gene structure and activity in the regulation of reproductive organ  
development of conifers and angiosperms. *Plant J.* **15** : 615-623.
- Theissen, G., J. T. Kim and H. Saedler. 1996. Classification and phylogeny of  
the MADS-box multigene family suggest defined roles of MADS-box gene  
subfamilies in the morphological evolution of eukaryotes. *J. Mol. Evol.*  
**43** : 484-516.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins and T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improv-  
ing the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through  
sequence weighting, positionspecific gap penalties and weight matrix  
choice. *Nucl. Acids. Res.* **22** : 4673-4680.
- Western, T. L. and G. W. Haughn. 1999. *BELL1* and *AGAMOUS* genes pro-  
mote ovule identity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* **18** : 329-336.
- Winter, K. -U., A. Becker, T. Munster, J. T. Kim, H. Saedler and G. Theissen.  
1999. MADS-box genes reveal that gnetophytes are more closely related  
to conifers than to flowering plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96** : 7342-  
7347.
- Yanofsky, M. F., H. Ma, J. L. Bowman, G. N. Drews, K. A. Feldmann and E.

- M. Meyerowitz. 1990. The protein encoded by the *Arabidopsis* homeotic  
gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature* **346** : 35-39.