

## 特集にあたって

長谷部光泰

多細胞生物の個体発生は、単細胞生物から多細胞生物への進化の結果、獲得されたものである。近年、いくつかのモデル多細胞生物で発生の分子機構の解明が進み、それを比較することにより、発生過程および発生した結果できあがる形態がどのように進化してきたかを推定できるようになってきた。その結果、Evolutionary Developmental Biology (EvoDevo と略される) とよばれる研究分野が生まれ、興味深い成果をあげつつある。

動物(後生動物)と植物(陸上植物)は多細胞生物の大きな2つのグループである。そして、両者の発生機構の共通性と多様性 [→今月の Key Words (p.1323)] はしばしば議論になる。ほんの10年ほど前までは、真核生物の系統は混沌としており、菌類は動物よりも植物に近いとか、生物界は5界からなるとかいったことが信じられてきた。しかし、遺伝子の塩基配列を用いて系統推定を行なう分子系統学の進展により、菌類は植物よりも動物に近いこと、生物の5界説がおかしいことをはじめとして、生物全体の類縁、進化について、従来常識と考えられていた点が多々修正されている。この点については、本特集で井上氏が、とりわけ単細胞生物から多細胞生物への進化という点に重点を置いてまとめている。

井上氏の項からわかるように、動物と植物の共通祖先は単細胞生物であり、両者は10~12億年ほど前に分かれたことがわかってきた。したがって、動物と植物はそれぞれ独立に多細胞化したことになる。このことは、動物と植物の多細胞体制をつくり上げる発生様式の共通性はすべて平行進化や収斂によって生じてきたものであることを示している。

動物と植物は生命誕生の約38億年前から2系統が分かれる10億年ほど前まで共通の生物として生きてきたので、細胞内の種々の生物現象については動物と植物で共通な点が多い。たとえば、DNA合成、翻訳にかかわる遺伝子は動物、植物ともにほとんど共通である。一方、M期は、動植物間で細胞形態学的な違いが指摘されて

きたが、実際に分子機構も異なっている。

多細胞化の第一歩には、細胞が分裂後接着する機構、あるいは分裂後、離ればなれにならない機構の進化が必要である。動物と植物では多細胞化が独立に起こったため、この点は大きく異なっている。井上氏の項に詳しいように、植物細胞は動物細胞と異なり、細胞壁によってすべての細胞がつながっており、細胞が発生過程で移動することはない。したがって、動物細胞の細胞間接着にかかわる中間径フィラメントは植物細胞において形成されないし、カドヘリン、インテグリン、タリン、 $\alpha$ -アクチニン、ピンキュリンなどの遺伝子はシロイヌナズナゲノムに存在しない。植物細胞が移動できないということは、細胞分裂時に将来の形がある程度決定してしまうということである。したがって、植物においては細胞分裂面の制御が3次元体制の確立に大きな役割を果たしている。たとえば、原始的な植物は、細胞伸長方向に対して直角にしか隔壁を形成することができなかった。これでは細胞は一直線にしか伸長できない。植物が陸上に上がったところに、隔壁を斜めに形成する機構が成立したために、植物は3次元的に成長できるようになったと考えられている。細胞分裂面を制御する機構はわかっていない点が多いが、植物特異的に進化した可能性が高い。

植物のシグナル伝達についてはまだわからない点が多いが、動物とは異なっている点が多そうである。たとえば、Wingless/Wnt, Hedgehog, Notch/lin12, JAK/STAT, TGF- $\beta$ /SMADsなどのホモログは、シロイヌナズナゲノムには見つからない。また、オーキシンをはじめとする植物ホルモンを介したシグナル伝達系は動物には見られない。一方、ステロイドホルモンレセプターに代表される核内レセプターは動物のみから知られている。

多細胞体制の確立には、体細胞と生殖細胞を分化させる必要がある。この機構は動物と植物で似ている可能性がある。塚谷氏の項で述べられているように、動物の生殖幹細胞維持にかかわる *pivi* 遺伝子群は、植物でも幹

細胞維持にかかわっているようである。しかし、植物では、体細胞系列と生殖細胞系列が分かれているのかわかきりしておらず、この遺伝子群が本当に似たような機能をもっているのかの結論は出ていない。

動物と植物の発生様式は根本的に異なっている。植物は、受精卵から数細胞に分裂した段階で動物の胚幹細胞に対応する頂端分裂細胞が形成され、そこでくり返し葉と茎が形成されていき、生殖成長に入った段階でくり返しの延長として生殖器官が形成される。一方、動物では、胚の段階で成体とほぼ同じ器官がすべて形成されてしまう。しかし、いろいろな発生段階で起こっている現象、すなわち、体軸形成、位置情報の確立、くり返し構造の確立と分化、組織・器官のパターン形成といった大まかなプロセスは似ている。とはいえ、個々のプロセスで働く遺伝子をはじめ、分子機構自体はまったく異なっている。たとえば、動物のホメオティック遺伝子は胚を区画化する働きをもっているが、植物でも、花原基をホメオティック遺伝子が区画化することにより花器官を形成する。しかし、動物はホメオティック遺伝子としてホメオボックス遺伝子を使い、植物はMADSボックス遺伝子を使っている点が異なっている。この点については塚谷氏の項に詳しい。

このように動物と植物の間では、異なった遺伝子が似たような発生過程にかかわっていることがわかってきたが、動物、植物それぞれの系統内での多様化についてはどうだろうか。

動物における、①二胚葉性から三胚葉性への進化時の体軸の進化、②前口動物と後口動物での背腹軸の逆転、③オタマジャクシ型体制、ひいては脊椎の誕生というステップは、和田氏と高橋氏が述べているように、同じグループの遺伝子を異なったタイミングと場所を使うことによって進化した可能性が高い。同じことが、長谷部の項で概説しているように、植物の生殖器官の進化についてもいえそうである。この場合に、1つの遺伝子が多機能化する場合と遺伝子重複により遺伝子数が増加し、増えた遺伝子が別な機能をもつ場合の両方があるようである。発現場所、遺伝子制御の変化がどのように起こったかは、同じ遺伝子族に属し、異なった機能をもっている遺伝子間で、シス、トランスエレメントがどのように違っているかを調べることによって徐々に明らかに

なりつつあることが、和田、高橋両氏の項からおわかりいただけると思う。

脊椎動物の進化において、ゲノムの倍加とそれに伴う遺伝子数の増加が大きな役割を担ったらしいことはよく知られているが、長谷部の項にみられるように、植物が陸上化した時期にも大規模な遺伝子数の増加が起こったようである。しかし、植物ではゲノムの倍加が現在でも頻繁に起こっており、倍数体と二倍体の両方を含む種はたくさん知られている。したがって、単純なゲノムの倍加だけで発生進化を説明するには難がある。今後、遺伝子重複によって増えた遺伝子がどのように進化していくのかについての研究が待たれる。また、ゲノム倍加の問題は、世代交代の問題にかかわっている。動物と異なり、すべての植物は一倍体と二倍体世代で異なった多細胞体制を発生させる。この違いがどのような分子機構によってできているのかはまったくといっていいほどわかっていない。

最後に、今回の特集の内容には含められなかったが、自然集団の中で発生進化にかかわるような遺伝子がどのように保持されているのかという問題がある。発生にかかわる遺伝子に突然変異が起こるとほとんど致死になるし、運よく成体になっても他個体との競争によりすぐに集団から排除されてしまう。しかし、起こった突然変異を遮蔽し、一定の期間、もとの蛋白質と同じような機能を保持させることができれば、集団内に発生に関する突然変異が蓄積していくことになる。分子シャペロンであるHSP90がこの候補であるという発見[Rutherford, S.L., Lindquist, S.: *Nature*, 396, 336(1998)]は、発生進化学上特筆すべきものであり、今後、より詳細な解析および分子シャペロン以外にも集団内に発生にかかわる突然変異を蓄積していくメカニズムが発見されることを期待したい。

#### 编者プロフィール

##### 長谷部光泰

略歴：1987年 東京大学理学部植物学教室卒業、東京大学理学部付属植物園助手、米国Purdue大学留学、岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所種分化機構第2研究部門助教授を経て、2000年より同部門教授。研究テーマ・関心事：植物の栄養器官・生殖器官の発生進化、不等分裂の分子機構、分子系統、共生の分子機構。



# 今月の Key Words

## 共通性と多様性 [generality and diversity]

共通性と多様性は生物学においてしばしば使われる言葉である。現在生きている全生物は約 38 億年前に生じた祖先生物の子孫であると考えられている。ということは、すべての生物は系図で結びつけられることになる。すなわち、ある 2 つの生物は進化の過程のどこかで共通の祖先をもっていたはずである。2 つの生物の間における多様性というのは、2 つの生物が共通の祖先から分かれたあとに獲得した特徴である。2 つの生物の共通性というときには 2 つの意味がある。1 つは、2 つの生物の共通の祖先がもっていた特徴である。もう 1 つは、2 つの生物が共通の祖先から分化したあと、平行的に、すなわち平行進化や収斂の結果として獲得した特徴である。

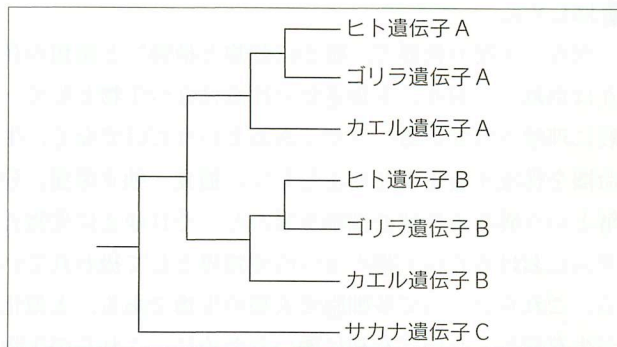
平行進化と収斂についてはいろいろな定義があるが、分子進化学でよく使われる定義は次のようなものである。2 つの生物が、独立に同じ遺伝子系を確立し、それから同じ表現型をつくり出す場合を平行進化という。一方、2 つの生物が、独立に異なった遺伝子系を確立し、それから同じ(ように見える)表現型を作り出す場合を収斂という。したがって、外部形態を見ただけでは、平行進化によって生じたのか、収斂によって生じたのかはわからないことが多い。

[→pp.1321-1366]

## オーソログとパラログ

[orthologous and paralogous]

2 つの遺伝子が種分化によって分かれたとき、両遺伝子をオーソログスだといい、2 つの遺伝子が個体内で遺伝子重複によって分かれたとき、両遺伝子はパラログスだという。オーソログスとパラログスの両方を合わせてホモログスだという。オーソログスかパラログスかは遺伝子系統樹を描くことによってわかる。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。図でヒト、ゴリラ、カエル遺伝子 A は互いにオーソログス、ヒト、ゴリラ、カエル遺伝子 B も互いにオーソログスである。一方、遺伝子 A と遺伝子 B は互いにパラログスである。遺伝子 A と遺伝子 B はそれぞれ遺伝子 C に対してオーソログスである。



[→pp.1340-1348, 1358-1366]

(長谷部光泰)

### ●seminar

#### 大阪大学蛋白質研究所セミナー 自然免疫：感染防御の最前線

日時：平成 13 年 9 月 12 日(水)・13 日(木)

場所：大阪大学蛋白質研究所 1 階講堂

講演予定者：【9 月 12 日】 審良静男(阪大・微研)/蔡晃植(奈良先端大・バイオサイエンス科)/一瀬勇規(岡山大・農)/川畑俊一郎(九大院・理)/芦田正明(北大・低温研)/倉田祥一郎(東北大院・薬)/名取俊二(理研) 【9 月 13 日】 瀬谷司(大阪府成人病セ・研)/吉開泰信(名大院・医)/光山正雄(京大院・医)/牟田達史(九大院・医)/榎木 修(広島大・医)/西島正弘(国立感染症研)/藤田禎三(福島県立医大)/木下タロウ(阪大・微研)/三宅健介(佐賀医大)/松本美佐子(大阪府成人病セ・研)/審良静男(阪大・微研)

懇親会：事前登録不要

参加費：無料

連絡先：〒565-0871 大阪府吹田市山田丘 3-2

大阪大学蛋白質研究所・化学構造部門 関口清俊

Tel. 06-6879-8617 FAX 06-6879-8619



### 国立長寿医療研究センター 分子遺伝学研究部 ポスドク 1~2 名

研究内容：神経遺伝子転写制御、老化・寿命関連遺伝子の発現変動の分子機構。(http://www.nils.go.jp を参照)

応募資格：博士号取得者または取得見込の者。原則として 35 歳まで。脳、神経、老化に強い興味をもち、独創性、生産性にすぐれ、協調性のある人。核内転写制御、細胞内シグナル研究に習熟している人を優先。

任期：単年度契約で原則として 3 年までの契約更新が可能。

採用時期：平成 13 年 10 月 1 日以降

応募方法：履歴書、研究業績目録、主要論文別刷、研究歴および研究抱負、推薦者 2 名の連絡先を下記に送付。

締切：平成 13 年 8 月 31 日

問合せ先：〒474-8522 愛知県大府市森岡町源吾 36-3

国立療養所中部病院長寿医療研究センター

分子遺伝学研究部 森 望

Tel. 0562-46-2311 FAX 0562-44-6592

E-mail: morinosm@nils.go.jp