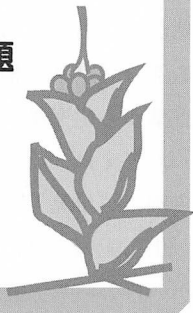


かたちと遺伝子 7

個体発生と系統発生

ゲノムと発生と進化 の 悩ましい問題 その4

倉谷 滋
長谷部 光泰



“個体発生”と“系統発生”には類似点があること、しかし、よく調べてみると大きな違いもあることが、前回の倉谷氏の論説で述べられている。

「個体発生が系統発生を繰り返す」というフレーズは、昔起こったこと（系統発生）が、今も繰り返し起こっている（個体発生）という、まるでタイムマシンのように、魅力的な提言である。とりわけ、遺伝子とかゲノムとか進化といった概念が未成熟な段階では、時間を取り戻せる、あるいは昔の時間を再現できるという、「若返り」願望に通じたこのフレーズは人々の琴線にふれたことだろうし、今でも似た感覚をもつ人は少なくないだろう。

しかし、魅力的なフレーズには、人々はいつもフレーズそれ自身よりも多くのものを期待してしまうようである。そして期待が大きいあまり、フレーズの実態がわかったときには、そのフレーズに失望してしまうのである。「個体発生は系統発生を繰り返すのかどうか」ということを詳しく調べていけば、必然的に「必ずしもそうではない」という答えができることとなり、人々はそれを知る前よりもずっと、

個体発生と系統発生の関係を探求することに失望してしまっただけである。

このフレーズが、20世紀半ばにおける発生学と進化学の“疎遠さ”，つまり、「進化なんてうさんくさいことを考えずに、個体発生学をきちんと研究すべし」という風潮を作りだした一因だったことは間違いないだろう。

そして時を経て、20世紀終わりのホメオボックス遺伝子の発見を一つの契機とした発生学と進化学の“融合”，つまり“進化発生学”の再興へと通じるのである。

個体発生は系統発生を繰り返すのか

さて、個体発生と系統発生の類似についての今日的な解釈は以下のようなものである。生物は、共通の祖先から種分化によって二つの種へと分化してきた。この二つの種は、共通祖先の段階では同じ遺伝子セット、すなわち同じゲノムをもっていたのだが、互いに遺伝的交流がなくなり、少しずつ変わっていったものである。変わるための原動力は、自然突然変異であり、遺伝子の塩基配列に変化が生じることによって、二つの種は互いに異なった遺伝子をもつようになる。さらに、遺伝的浮動によって偶然に、自然選択によって必然的に、集団内の遺伝子頻度が変化し、しばし時間が経った後には二つの種は違うゲノムをもつようになる。その結果として違う発生様式をとるようになる。そして、最終産物である形も変わっていく。

たとえば、共通祖先では、1, 2, 3 という三つの遺伝子セットが $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ のような順番で働くことによって発生プロセスが進行していたとしよう。そして、それぞれの遺伝子セットが特定の形 **1**, **2**, **3** を作りだしていたとする。**1**, **2** は発生途中の中間形態、**3** はできあがった成体の形である。種分化後、共通祖先とはゲノムが変わり、**3** の遺伝子セットの後に、**4** という遺伝子セットが付け加わったとする。

植物の個体発生と系統発生

となると、子孫では、 $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4$ という遺伝子セットが働くことになり、共通祖先とは異なって4という遺伝子セットによって形作られる4という形態をもった成体になる。しかし、発生過程では、1, 2, 3という発生途中の中間形態を経ることになる。すなわち、発生途中の段階で共通祖先成体のもっていた3という形態を再現することになる。これが「個体発生が系統発生を繰り返す」ということの説明である。すなわち、子孫は先祖のゲノムが改変したゲノムをもっている、言い換えれば、時間が経つとゲノムが変化していくという生物進化の公理を受け入れた段階で、当然の帰結として、個体発生は系統発生を繰り返してしまうのである。

しかし、 $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ に4が加わるくらいの変化が起こるなら、当然、1, 2, 3の遺伝子系にも変化が起こってもおかしくない。たとえば、3の遺伝子系に変化が起こって、 $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3' \rightarrow 4$ となり、3の形が3'という形に違ってしまっているかもしれない。となると、発生途中で祖先のもっていた3という形を経ることがなくなるので、「個体発生は系統発生を繰り返していない」ことになる。つまり、生物種によって、たまたま「繰り返す」こともあるし、「繰り返さない」こともあるはずなのである。

さらに、ここでは、 $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ の後ろに4が加わって進化すると考えたが、そうでない場合も充分考えられる。たとえば、 $1 \rightarrow 2 \rightarrow 4$ になったり、 $1 \rightarrow 4$ になったりすることも考えられる。 $1' \rightarrow 2' \rightarrow 3'$ というのはもっと起こりやすそうである。このような場合には、似たような発生過程を経ているのだけれども、祖先形態をまったく「繰り返していない」ことになる。

このように、「繰り返す」ことはあってもよいのであるが、「繰り返さない」ことのほうがずっと多いと考えられるし、現生生物をみる限り、個体発生が系統発生を繰り返していないことのほうが多いのである。

植物では、個体発生が系統発生を繰り返している場合はほとんどないように思われる。双葉に当たるような器官は、シダ類やコケ植物には見当たらない。発生過程では、最初に栄養葉が形成され、後になって生殖葉である雄しべや雌しべが形成される。しかし、以前に（本連載2002年9月号）ふれたように、葉ができる前から、栄養葉になる部分と生殖葉になる部分は別々の構造として存在しており、決して栄養葉から生殖葉が進化してきたわけではない。

たとえば、繰り返したり、繰り返さなかったりする例に“単葉”と“複葉”がある。

化石記録より、被子植物の葉は元来単葉で、複葉がいろいろな系統で何回か生じてきたと推定されている。センダン科の *Guarea* 属は若いときには単葉を形成し、成熟してくると複葉を形成するようになる。このようなパターンで複葉を形成する種は多く、より詳細な研究が必要であろうが、個体発生が系統発生を繰り返している可能性は高い。

一方で、同じ単葉でも、複葉から二次的に進化したものもある。たとえば、アブラナ科の *Lepidium oleraceum* は先端にいくつかの浅裂した裂片をもつが、これは明らかに単葉である。しかし、発生過程を詳細に観察すると、若い葉原基で裂片が形成される様子は複葉の葉原基とそっくりであった。さらに、複葉形成に関係し複葉原基先端で発現するホメオボックス遺伝子が裂片先端で発現していることがわかった。つまり、*L. oleraceum* の単葉は、発生段階の初期では複葉であるが、成熟すると単葉になってしまうわけである¹⁾。個体発生が系統発生を逆行してしまっただけであろうか。

系統発生を繰り返すこともある理由

このように、個体発生と系統発生の問題は、今日的には、その類似が起こるのか起こらないのかとい



カット：川島逸郎

う問題ではなく、類似していたときに、それがたまたまなのか、あるいは何らかの制約があったため両者が一致しているのか、もし制約があるならそれはいったいなんなのか、ということが問題なのである。この点はまさに倉谷氏が指摘している点である。すなわち、「発生の約束事」や「発生のクセ」、そして、個体発生の途中でどうしても系統発生を繰り返さねばならない理由、それらの分子的事態は何なのかということである。

この一つの説明としては、“形態的拘束”という現象がある。生物の形は、ゲノムにある遺伝子が転写され、mRNA が翻訳されタンパク質となり、そして、タンパク質が実際に働いて作りあげられる。セントラルドグマに従うのである。つまり、遺伝子発現制御の結果として形ができあがる。しかし、実際には、できてしまった形態が遺伝子発現を制御し

ていることがほとんどである。

たとえば植物では、受精卵が2細胞になるときは必ず不均等な分裂が起こり、片方が頂端細胞、他方が基部細胞となる。頂端細胞は茎頂へ、基部細胞は被子植物の場合にはサスペンサーという器官へと発生していく。この不等分裂の機構はまだよくわかっていないが、おそらく、受精卵の中で不均等に分配されたタンパク質やRNA が、細胞分裂による細胞隔壁形成という新しい形態の出現によって、頂端細胞と基部細胞に不均等に分配される可能性が高い。そして不均等に分配された因子の影響で、それぞれの細胞で異なった遺伝子発現制御が行われると考えられている。細胞壁という、きわめて単純な形態ができあがるのが拘束となって、その後の発生プロセスに大きな影響を与えるわけである。

また、単細胞生物では、細胞分裂を伴わずに細胞

形態が変化することによって遺伝子発現制御を行なっている例もある。サルモネラ菌では、FlgMというアンチ・シグマ因子タンパク質が、鞭毛伸張にかかわるいくつかの遺伝子を負に制御している。しかし、いったん鞭毛の基部構造が形成されると、そこを通過してFlgMが細胞外に排出され、細胞内のFlgM濃度が低下する。そうすると、FlgMによって抑制されていた鞭毛繊維形成にかかわる遺伝子群が発現を開始し、鞭毛が伸張する。鞭毛という構造ができることによって、新たな遺伝子発現が引き起こされているのである²⁾。

これらの例は、2細胞あるいは単細胞レベルでの形態が遺伝子発現を制御している簡単な例である。

いっぽう、多細胞生物の三次元空間に時間軸を加えた四次元的な発生過程においては、“できてしまった形がその後の遺伝子発現に影響を与える”あるいは、“特定の形をとってしまうと、特定の遺伝子発現様式しか起こらない”，また逆に、“特定の遺伝子発現を引き起こすには特定の構造ができあがる必要がある”というようなことが、ほとんどすべての局面で起こっているのである。その中でとりわけ発生において重要だった形態（それ以降の形態進化にはどうしてもそれを維持せねばならないような形態）をもっていた生物が過去にいたとしたら、その形態は、それ以降に進化した生物の個体発生の過程で出現せざるをえないのかもしれない。ズータイプ（脊椎動物や節足動物など後生動物一般でみられる、ボディプランを制御する *Hox* 遺伝子などの共通発現様式）について多くの研究者が抱いている印象である。

進化における鍵形質とはどんなものだったのか

前項の例のように、後の遺伝子発現や発生過程に影響を与えるような形態は、進化における“鍵形質”となっている場合があるかもしれない。鍵形質とは、ある分類群が進化するきっかけとなった、あ

るいはその形質がなければその分類群が進化しなかったような形質である。これを特定するのは、倉谷氏が匙を投げたようにとても難しい。というよりも、風が吹けば桶屋が儲かるしくみにおいて、桶屋が儲かる場所、すなわち現在生きている生物のゲノムや表現型しかみることのできないわれわれにとっては、過去にどんな風が吹いていたのかを推定することはほとんど困難のように思われる。

たとえば、裸子植物から被子植物が進化したときには、ゲノム上に起きたどんな突然変異が鍵だったのだろうか。あるいは鍵があったのだろうか。

裸子植物にはなく、被子植物だけがもっている形質、すなわち被子植物の共有派生形質としては、①雌しべを形成し、その中に胚珠（将来種子になる器官）を形成する、②雌性配偶体が数細胞にまで退化している、③胚乳形成と胚形成を伴うような重複受精、④2枚の珠皮をもつ胚珠、⑤受粉・受精・受精後の胚発生過程における特異な様式、などがあげられる。被子植物の特徴としてすぐに思い浮かぶのは「花」であるが、これは裸子植物でもみられる形質である。「花」を“雄性孢子葉（種子植物の場合、花粉をつける器官）と雌性孢子葉（種子植物の場合、胚珠をつける器官）がコンパクトにまとまった器官”と定義すると、裸子植物のベネチテス類（化石）やグネツム類も「花」をもっていることになってしまうのである。これらの裸子植物は、上記の五つの形質はもっておらず、「花」は上記五つの形質が進化するよりも前、裸子植物の段階でも進化していたのである（グネツム類の花と被子植物の花は相似であるか、ベネチテス類の花と被子植物の花が相同かどうかは不明である）。

さて、これら五つの共有形質のうち、どれが被子植物進化の鍵形質だったかと問われると、まったくもってわからないし、これら五つの形質以外である可能性も充分にある。どれかの形質が進化したら、それが原因となって、すなわち形態的・発生的拘束

を生じて、他の変異を誘発できたのだろうか。いくら「風が吹けば桶屋が儲かる」ゲノムの世界とはいえ、「2枚珠皮ができれば、被子植物になってしまう」なんていうメルヘンちっくなことが起こりうるのだろうか。

一方で、より現実的な考え方もできる。鍵形質というのは、生物進化において、その時その時の競争をくぐり抜けて生き抜くために重要だった形質なのかもしれない。裸子植物の中で、珠皮を2枚作って、1枚のものよりも厚く乾燥に強い種子を作れる突然変異体が生じたら、そのような変異体は集団中に広がっていくだろう。しかし、珠皮を2枚もつという点だけが異なったこの突然変異は、雌しべも発達していないし、重複受精もしないなら、被子植物ではなく裸子植物といったほうがよいだろう。しかし、1枚珠皮の他の裸子植物よりも適応度が高かったとすれば、生き残る可能性が高くなり、その結果、つぎの突然変異、たとえば雌しべで胚珠を包み込むという変異を生じる恩恵にあずかれたのかもしれない(2枚珠皮が雌しべが胚珠を包み込むよりも前に進化したというのは単なるたとえで、そのような証拠もそう思う理由もない)。当たり前のことだが、滅んでしまえば、もう新しい突然変異など起こりようもないのである。つまるところ、「被子植物」を特徴づけるような鍵形質は、被子植物の祖先がその時その時を生き抜くために蓄積した突然変異の集積な

のではないだろうか。となると、先ほどあげた五つの共有派生形質はどれもが鍵形質だったのかもしれない。

この二つの考えの違いは、小さな変化が大きな変化を一気に引き起こしたのか、少しずつ変化をためていった結果大きな変化へとつながったのか、という大進化*が生じるメカニズムの問題と同じ根をもっている。そして、必ずしもゲノムメルヘンが起こりえないともいえない理由として、多面的機能をもつ遺伝子、ゲノム全体の発現を包括的に調整するメチル化、シャペロン、クロマチン構造に変化を与えるような要因、などがあるのである。これらの問題についての詳しい説明と考察については、次回以降でふれることとしたい。

* 種分化を引き起こす、あるいは異種間にみられるような変異を引き起こす進化のこと。大進化に対し、種内変化程度の小さな変異を生じることを小進化と呼ぶ。

文 献

- 1) Bharathan, G. *et al.*: Homologies in leaf form inferred from *KNOX1* gene expression during development. *Science*, **296**, 1858-1860 (2002).
- 2) 杓掛和弘: 転写制御装置として機能する細菌鞭毛. *化学と生物*, **35**, 828-834 (1997).

(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)