

3

植物の発生と進化



序章において分子系統解析を通して明らかになってきた植物の範疇、植物の各群の系統関係について概説した。植物と動物の共通祖先は単細胞生物であるが、両系統の多細胞発生様式は独立に進化してきた。そして植物の発生は、分裂組織の形成と維持、さらに分裂組織からの葉など側生器官の形成を通して進行する。

植物における発生様式の分子機構は動物に比べて未解明な点が多かったが、近年、被子植物についてはその発生様式の概略が描き出されつつある。さらに、被子植物以外の植物群においてもいくつかの発生遺伝子の解析がすすみ、植物の発生様式の進化について少しずつ議論できるようになってきた。しかし、植物の体づくりの設計図は何か、異なった体制をもついろいろな植物群は、基本的には同じ発生遺伝子セットを用いているのか、どのように基本的遺伝子セットを変えれば植物のもつ多様な形態をつくりだせるのか、といった問題はこれからの研究課題である。本章では植物の発生進化研究の現状を概説し、今後の方向性を議論していく。読者はたぶん「似たように見える植物の発生様式が意外に多様で、謎に満ちている」ことを感じるかもしれない。新たな挑戦の場が開かれている。



1 植物の出発点——細胞内共生

緑色植物はラン藻類が単細胞真核細胞に共生することによって起源した。そして、単細胞生物の多様性に拍車をかけているのが細胞内共生である。マルグリス(L. Margulis)が1970年に「ミトコンドリアや葉緑体は異なった単細胞生物間の共生によって生み出されたものである」とする書を著してから30年以上がたち、現在ではこれらの細胞内器官が共生によってできあがったものだという事に疑う余地はない。さらに、電子顕微鏡技術の発展にもなった細胞の微細形態の観察によって、葉緑体をもった真核細胞が再び真核生物に共生した二次共生など、生物は何回も共生をくり返し多様化してきたことがわかってきた(原, 2000)。また、ゾウリムシの仲間には緑藻類のクロレラを食べ、それをそのまま体内に維持してクロレラの代謝産物を得ている可能性が示唆されているものもあり(細谷, 2000)、共生は現在でも引き続きおこっている進化様式なのである。

しかし、いったいどうすれば共生できるようになるのかはよくわかっていない。われわれは日々野菜を食べているし、生きた酵母入りのビールを飲んだりするが、野菜細胞や酵母と共生したという事例は聞いたことがない。共生成立の分子機構を知るためには、先述のゾウリムシのように現在日和見的に共生しつつある生物を調べるというアプローチとともに、すでに共生が成り立っている生物がどのような機構でとりこんだ生物(葉緑体やミトコンドリア)を制御しているかを調べるのが重要である。その知見からとりこんだ生物をどのように家畜化してきたのかを推定できるはずである。

たとえば、葉緑体はきわめて高度に家畜化されている。葉緑体はラン藻類が真核生物に共生したものであるが、すでにもともともっていた遺伝子の多くは失われ、いくつかの遺伝子はホストの核へと移行している(ホストの染色体に遺伝子として組み込まれている)ことがわかってきた。葉緑体の分裂、分配はほとんど核によって制御されている。

また、葉緑体は光が強いときには「日焼け」しないように細胞の縁に逃げるし、光が弱いときには細胞表面に集まって効率よく光合成ができるようになっ

ている。しかし、この運動の機構はよくわかっていない。葉緑体を動かすには、細胞表面で光を感じるセンサー、刺激を細胞内へ伝達する機構、そして、運動を直接司るレールとモーターが必要である。シロイヌナズナなどのモデル被子植物を用いた研究から、光感受センサーは青色光受容体であることがわかってきたが(佐藤と門田, 2001)、その進化となるとまったくわかっていない。たとえば、被子植物では葉緑体運動に青色光のみを利用しているが、コケ植物では青色光だけでなく赤色光も受容しており、どうしてそのような多様性があるのか、どうやってセンサーからモーターへ至るシグナル伝達経路が進化してきたのかなどは不明である。シグナル伝達のしくみについては、細胞内のカルシウムイオン分布の関与が示唆されているが、まだその機構すらわかっていない。カルシウムイオンは細胞のシグナル伝達のさまざまな局面で利用されているが、その利用法の進化も興味深い問題である。さらに、レールとしては細胞骨格系のチューブリンやアクチンがかかわっていることがわかってきたが、陸上植物の中でもどちらを使うかはさまざまである。また、モーターはいったい何なのか、どこにあるのかは皆目わかっていない。

今後、これらの分子機構をいくつかの植物で明らかにすることによって、共生の進化にアプローチできるようになるかもしれない。葉緑体は光合成を司る器官であるが、光合成を含めた物質代謝系の進化も興味深い。どうして植物によって異なった光強度で光合成ができるように進化できたのか、また、特有の代謝機能を獲得できたのかなど進化的な問題は多々ある。

植物の発生進化上重要な細胞内共生の例として忘れてはならないのは精細胞分化である。緑藻類の生殖細胞(配偶子)は水の中を泳いで受精する。陸上植物進化の初期に分岐したコケ植物およびシダ植物でも、精子が水中を泳いで造卵器の中の卵と受精する。ところが、被子植物は花粉を形成する。雌しべの柱頭についた花粉は花粉管をのぼし、花粉管の中を精細胞が移動して、雌しべの中の卵と受精する。より詳しく説明すると、減数分裂によって半数体の花粉細胞が形成される。花粉細胞は不等分裂によって大小2つの細胞になる。そして、小さいほうの雄原細胞が大きな栄養細胞の中にとりこまれてしまう(図1)。この現象はまさしく細胞内共生に似ていて、とりこまれた雄原細胞は、雄原細胞と栄養細胞の両方の細胞膜で囲まれた二重の細胞膜で覆われることになる。こ

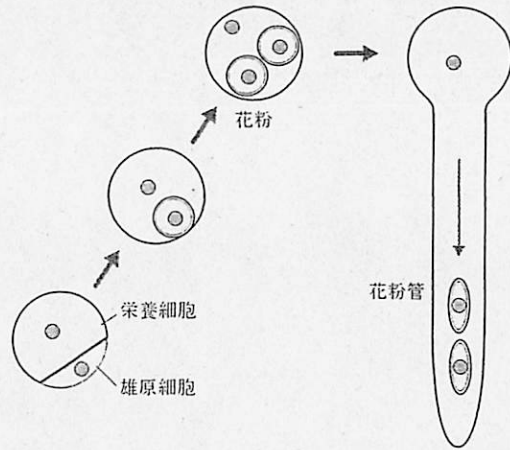


図1 花粉の形成過程における細胞内細胞形成過程。細胞分裂してできた雄原細胞が栄養細胞内にとりこまれていく。

これは葉緑体やミトコンドリアと同じである。栄養細胞の中にとりこまれた雄原細胞は、さらに分裂して2つの精細胞となる。花粉が柱頭につくと、栄養細胞が伸長し、花粉管となる。そして、花粉管の中を精細胞が形を細長く変えて移動していく。鞭毛をもち自由運動していた精子から、細胞内共生を行って細胞内運動によって卵細胞へと運ばれる機構はどのように進化したのだろうか。葉緑体やミトコンドリアを飼いならしたのと同じ機構を用いたのだろうか。これらはまったく謎である。花粉の進化は水に頼らず受精することを可能とし、植物のさまざまな環境への適応を促し、種子植物の爆発的多様化の一因となった。現在、精細胞形成、精細胞移動などに関する遺伝子の研究が進んでいるので、シダ植物やコケ植物の精子形成過程にかかわる遺伝子の解析結果との比較から新たな展開が開ける可能性が高い。

2 不等分裂——単細胞から多細胞への出発点

緑色植物と動物が独立に多細胞化したとなると、単細胞から多細胞への進化は両系統でまったく異なった様式でおこなったのだろうか。あるいは似ている点もあるのだろうか。

多細胞生物ができるためには、細胞分裂後、できた娘細胞が異なる性質をもった細胞へと分化することが通常は必要である。細胞分裂によって2つの娘細胞ができる。2つの娘細胞が同じ性質の細胞であるときこのような細胞分裂を等分裂という。単細胞生物の体細胞分裂は通常は等分裂で、同じ性質の2つの細胞をつくりだすことが多い。一方、ひとつの細胞が異なる2つの娘細胞をつくるのが不等分裂である。不等分裂は生物の多細胞化にとって必須の機構であり、どのように不等分裂が進化したのかを明らかにすることは、多細胞生物の進化を理解するうえでのヒントを与えてくれるはずである。

単細胞生物でも不等分裂をおこすことがある。たとえば出芽酵母の場合、 α とaという2種類の1倍体生殖細胞が形成されるが、両細胞を生み出す母細胞は不等分裂によって形成される。単細胞生物と多細胞生物の両方で不等分裂の分子機構がわかってくれば、多細胞生物進化における不等分裂機構の進化の役割について議論ができるようになってくるだろう。

動物の不等分裂は、哺乳類、アフリカツメガエル、ショウジョウバエ、線虫などの研究から、動物全般において、また種々の細胞、たとえば、受精卵、神経芽細胞、上皮細胞などにおいて、互いに分子機構がよく似ていることがわかってきた。低分子量Gタンパク質、RNA結合タンパク質、各種リン酸化酵素などがアクチンなどの細胞骨格系と相互作用して細胞内で不均等に分配され、細胞膜裏打ち構造により足場を固めていることがわかってきた。また、細胞内タンパク質の不均等分配が細胞周期に依存して制御されていることもわかってきた(大野, 2000)。

一方、植物の不等分裂がどのような分子機構によって制御されているかはほとんどわかっていない。これは、後生動物の受精卵などのような、不等分裂を観察するよい系が植物にはなかったことによる。しかし、近年、シロイヌナズナにおいて孔辺細胞の分化の際の不等分裂にかかわる遺伝子が単離されつつあり、研究の進展が期待されている(加藤と田坂, 2000)。また、フリムル(J. Friml)らは、植物ホルモンとして発生、分化、成長に必須なオーキシンの移動が受精卵の最初の不等分裂時から重要な役割を担っていることを明らかにした(Friml *et al.*, 2003)。ペネル(R. I. Pennell)らは、ニンジンの培養細胞は培養条件によって幹細胞を形成するようになるが、その形成時における不等分裂

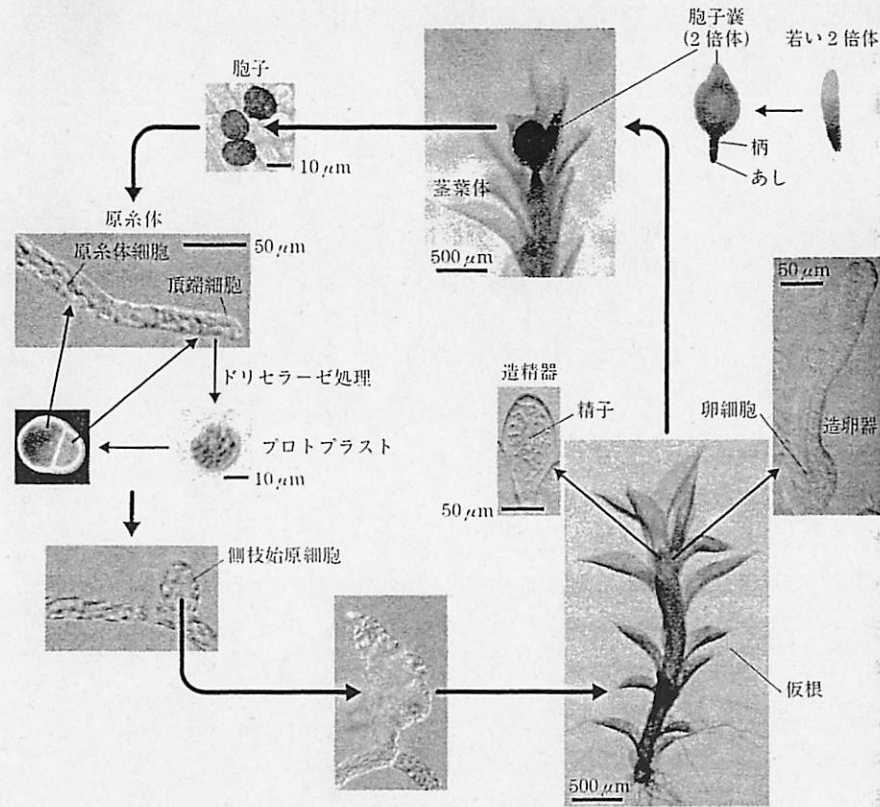


図2 コケ植物セン類ヒメツリガネゴケの生活史の概略

に細胞壁構成成分であるアラビノガラクトタンパク質が関与していることを示唆する結果を報告している。これらのことは、植物が植物ホルモンや細胞壁成分などを介した独自の不等分裂の分子機構をもっている可能性を示唆している。また、後生動物の不等分裂で重要な役割を果たしている細胞膜裏打ち構造をつくっているタンパク質遺伝子のほとんどは植物ゲノムに存在していない。一方、後生動物で不等分裂に重要な働きをしている低分子量Gタンパク質が植物でもリン酸化酵素を介して不等分裂、細胞骨格形成、幹細胞制御のシグナル伝達に関与している可能性が示唆されており、後生動物との類似性も見られる。

植物の不等分裂にかかわる遺伝子の網羅的解析も進んでいる。コケ植物のヒメツリガネゴケは高等植物と比較して体制が単純であり、遺伝子ターゲット

グ(特定遺伝子の改変)が可能であることから、分子発生学の新しいモデルになると考えられている(長谷部, 2002)。ヒメツリガネゴケは孢子から発芽すると、^{びんしない}原糸体とよばれる菌糸様に細胞が縦列した組織を形成する(図2)。その頂端に分裂する幹細胞(頂端細胞)が位置している。原糸体をドリセラゼという細胞壁を分解する酵素で処理すると、頂端細胞が動物細胞のように細胞膜だけで覆われた細胞、すなわち、プロトプラストとなり遊離してくる。頂端細胞プロトプラストの最初の分裂は不等分裂で、頂端細胞(幹細胞)と原糸体細胞(非幹細胞)に分裂する。その後、頂端細胞は分裂を続け、菌糸状の原糸体を形成する。現在、ヒメツリガネゴケの遺伝子の機能を網羅的に阻害することによって、プロトプラストの不等分裂異常をおこすような遺伝子の探索が進んでいる。今後、これらの遺伝子の機能がわかれば、植物と動物における不等分裂の類似点、相違点がわかり、両者がどのように進化してきたのかを推定することができるようになると思われる。

3 細胞骨格系の進化

多細胞体が進化するためには、細胞どうしが分裂後に接着する機構、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。動物と陸上植物では多細胞化が独立におこったためか、その機構は大きく異なっている。

陸上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陸上植物細胞では形成されず、細胞間接着にかかわるカドヘリン、インテグリン、タリン(talin)、 α -アクチニン、ビンキュリンなどの遺伝子はシロイヌナズナのゲノムには存在しない。

陸上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、陸上植物においては細胞分裂面と細胞伸長方向の制御が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、コケ植物の原糸体のように細胞伸長方向に対してほぼ直角にしか隔壁を形成することができなければ、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頃に、隔壁を斜めに形成する機構が成立したために植物は効率

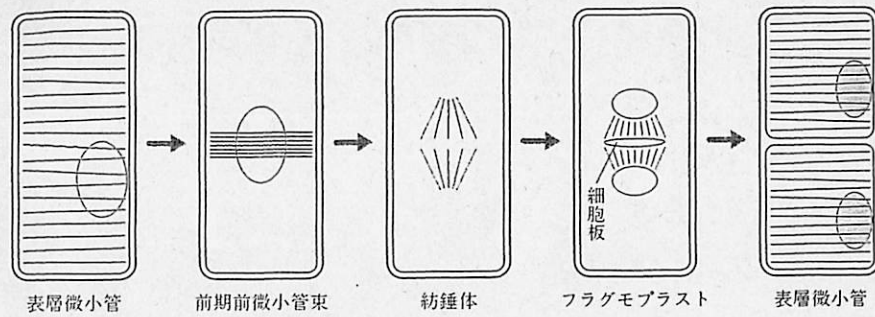


図3 維管束植物細胞の細胞骨格系の変化(村田隆博士提供)

よく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不明な点が多い。陸上植物は後生動物にない細胞板形成をともなった細胞分裂を行うため(図3)、その分子機構は植物特異的に進化した可能性が高い。陸上植物細胞の伸長方向決定には表層微小管が重要である。表層微小管は細胞膜の内側に位置し、細胞の「たが」の役割をしている(図3)。表層微小管が横に配向していれば、細胞は縦に、縦に配向していれば横に伸長する。どうして表層微小管は細胞表面に位置しつづけられるのか、どのようにして、菌類や後生動物は表層微小管を失ったのかなど進化的興味はつきない。

4 細胞間認識機構の進化

多細胞体の進化には複雑かつ洗練された細胞間シグナル伝達の機構が必須である。単細胞生物でも細胞間シグナル伝達は知られている。たとえば、出芽酵母は半数体細胞が生殖期に入るとタンパク質性因子を分泌し、他の半数体細胞を自分とは異なったタイプの生殖細胞へと分化させる。緑藻類で単細胞のクラミドモナス、ミカヅキモなどでも、タンパク質性因子によって出芽酵母と同じように自分と異なった型の生殖細胞を誘導することが知られており、単細胞生物の生殖細胞誘導には広く細胞間情報伝達がかかわっている可能性が高い。しかし、酵母とミカヅキモでは誘導因子はまったく異なったタンパク質である。また、これまでゲノム配列が決定された他の生物にはこれらの誘導因子の相同

遺伝子は見つかっていない。その理由としては、個々の単細胞生物、少なくとも菌類と緑藻類で独自に生殖細胞誘導因子が進化した、あるいは、生殖細胞誘導は種特異性を必要とし、種形成後独自に進化していくために、相同遺伝子の探索が困難であるといった可能性が考えられる。今後、より多くの単細胞生物で生殖細胞誘導因子の探索が進むとこの問題について答が得られるだろう。

陸上植物細胞は後生動物細胞と違って発生途中で移動しないため、細胞間認識機構はあまり用いられていないように思えるかもしれないがそうではない。たとえば、先述の被子植物の受精に先立った花粉管伸長はその一例である。柱頭についた花粉から伸びた花粉管は卵をめざして伸長する。この際に、卵の周辺の細胞や組織から花粉管への誘導物質が分泌されていると考えられている。いくつかの因子が花粉管誘導にかかわっていることが生理学的実験から示されているが、残念ながら、因子自体やその受容体はまだ単離されていない。

花粉管伸長はしばしば神経細胞の軸索伸長になぞらえられることがある。神経軸索は、神経細胞の一部が突出して長く伸長し、標的細胞に達すると先端にシナプスを形成する。花粉管も卵をめざして伸長する。最近、ブルース(D. Preuss)らの研究から、神経伝達物質であるγ-アミノ酪酸(GABA)が花粉管誘導にかかわるらしいことがわかり、神経と花粉管の伸長の間に類似性がある可能性がでてきた(Palanivelu *et al.*, 2003)。もちろん、神経と花粉管は独立に進化したものであるが、似たような機能をもった細胞や器官で同じような分子機構が使われていることは、平行進化の実例といえる。

5 陸上植物にもっとも近縁な緑藻類

約12億年前に緑色植物と多細胞動物の系統が分かれた後、植物は水中で多様化した。いくつかの系統で多細胞化がおり、アオサやシャジクモのような多細胞緑藻類が進化した。そして、化石記録から、約4億5000万年前頃までには、最初の陸上植物が誕生したと考えられている。では、何がどう変わることで植物は進化したのだろうか。ここでは植物進化の概略を代表的な植物の生活史を比較しつつ見てゆこう。

分子系統解析から緑藻類の中で陸上植物の姉妹群(もっとも近縁な群)はシャ

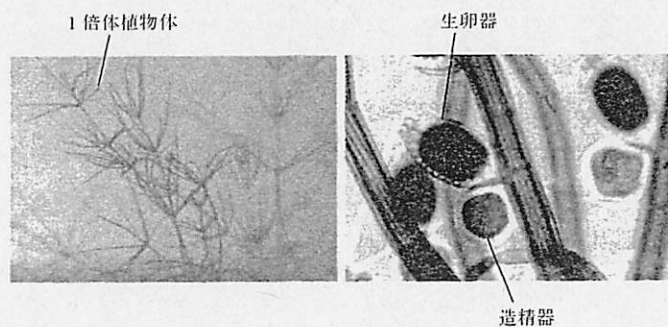


図4. シャジクモ藻類シャジクモ目のカタシャジクモ(田辺陽一博士撮影)

ジクモ藻類だということがわかってきた。シャジクモ藻類は淡水性の藻類で、シャジクモは田や湖などに生えている(図4)。シャジクモ藻類は単系統ではなく、シャジクモ類(シャジクモ目)かコレオケーテ類(コレオケーテ目)のどちらかが陸上植物の姉妹群だと考えられている。シャジクモ類もコレオケーテ類もともに1倍体世代優占の生活史をもっており、2倍体になるのは受精卵だけである。すなわち、受精卵の最初の細胞分裂が減数分裂であり、2倍体は多細胞にはならない。一方、1倍体植物体は多細胞となる。これは、後生動物が多細胞の2倍体世代をもち、1倍体になるのは精子と卵のときだけであるのとはまさに逆になっている。

シャジクモ類では細胞が一直線に連なり、ところどころで細胞が分岐する体制をもっている。細胞の分岐点付近で生卵器とよばれる多細胞器官が形成され、その中に卵細胞ができる。受精卵は生卵器ごと水底に落ち、休眠後、減数分裂して発芽する。

6 最初の陸上植物——コケ植物

現生陸上植物の中でもっとも初期に分岐したのはコケ植物である。コケ植物はセン類、タイ類、ツノゴケ類という3つの群からなる。これらが陸上植物の基部で分岐したことは明らかであるが、それぞれがどのような関係になっているかはわかっておらず、陸上植物の系統上、最後の大きな謎となっている(序

章図3参照)。セン類、タイ類、ツノゴケ類は形態的にかなり異なり、それぞれに進化的に興味深い点があるが、共通なのはどれも1倍体世代が優占し、2倍体植物体は1倍体植物体に半寄生生活していることである。

セン類は孢子で繁殖する(図2参照)。孢子は1倍体細胞で通常数十年以上の寿命をもっている。孢子壁に含まれるスポロポレンン(sporopollenin)は生物のもつ物質としてもっとも安定な物質であるといわれており、たくさんの孢子化石が得られる理由となっている。乾燥した陸上に進出するためには、乾燥に強い孢子をつくる必要があるはずであり、スポロポレンン代謝系の進化は陸上植物の進化を考えるうえで重要である。先述のように孢子壁が割れ、原糸体とよばれる菌糸様細胞が伸びだす。原糸体は伸長し、ところどころで分岐しながら広がっていく。

被子植物では植物ホルモンは成長に必須であるが、セン類でも植物ホルモンのオーキシンやサイトカイニンが発生分化に重要な役割を果たしている(藤田, 2004)。また、これらのホルモンは大量に体の外に分泌されており、ただの老廃物としてはコストが大きすぎるので、なんらかの作用をもっているのではないかと考えられているが、まだよくわかっていない。たとえば、ヒメツリガネゴケを培養した寒天には大量のオーキシンが分泌されており、シロイヌナズナの種子を蒔いてもオーキシン濃度が高すぎて枯死してしまうほどである。

ヒメツリガネゴケではサイトカイニンは原糸体から茎葉をもった茎葉体への分化を誘導する(図2参照)。茎葉体は被子植物のように茎葉を形成するが、1倍体である点が異なっている。茎葉体は原糸体の側枝始原細胞、すなわち、原糸体の途中で細胞分裂をして側方に原糸体を分岐している細胞から形成される。原糸体側枝始原細胞のほとんどは原糸体になるが、通常の培養下では数%が茎葉体へと発生する。まず細胞が丸く膨らみ、基部側に液胞が集まり、先端側は細胞質の割合が多くなる(図5左端)。そして、伸長方向に対して斜め方向の分裂で、細胞質に富んだ茎葉体茎頂頂端分裂細胞(図5A)と液胞に富んだ次頂端分裂細胞(図5B)が形成される。次頂端分裂細胞は2つに分裂し、娘細胞の1つが葉原基細胞(図5L)、もう1つは茎原基細胞(図5S)となる。葉原基細胞、茎原基細胞はさらに分裂をくり返し、葉と茎を形成する。このような細胞系譜をもち、互いに接している頂端分裂細胞、葉原基細胞、茎原基細胞が、どの時

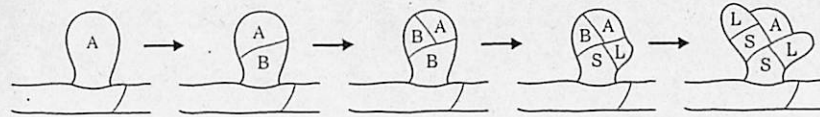


図5 ヒメツリガネゴケ茎葉体の単純な発生様式。葉と茎が1細胞起源で形成される。茎頂頂端分裂細胞(A)は分裂により頂端分裂細胞(A)と次頂端分裂細胞(B)になる。次頂端分裂細胞(B)は分裂して、葉原基細胞(L)と茎原基細胞(S)になる。この分裂様式をくり返すことで茎葉体が形成される。

期にどのように異なった発生運命の決定を受けるのかは、植物の発生における分裂組織からの器官分化における基本原理を解明するうえで興味もたれる。

さらに、細胞分裂様式の点でもセン類は興味深い性質をもっている。シャジクモ類やコレオケーテ類は、フラグモプラストとよばれる微小管束を形成して細胞分裂する点で、他の緑藻類とは異なり陸上植物に似ている。ただし、前期前微小管束を形成しない点で維管束植物(シダ植物と種子植物をあわせた呼び方)と異なっている(図3参照)。前期前微小管束とは核分裂前に細胞の特定の部分にできる微小管の輪のことで、その場所が記憶され、細胞分裂時には前期前微小管束のあった位置に細胞板が形成され、細胞分裂がおこる。セン類の原系体では、シャジクモ類やコレオケーテ類と同じように、前期前微小管束が形成されない。ところが、茎葉体では維管束植物のように前期前微小管束を形成して分裂する。さらに、原系体頂端細胞と茎葉体茎頂頂端分裂細胞では細胞分裂面の形成様式も異なっている。原系体頂端細胞は伸長方向に垂直または多少斜めの分裂面が順次形成され、1次元的に細胞が伸びていく。一方、茎葉体茎頂頂端分裂細胞は正四面体形をしており、3つの側面から順次細胞を切り出していく(図5)。このため、茎葉体は原系体と違って3次元的に成長する。3次元的に植物体が成長することは、光を求めた競争が激しい陸上植物の進化において重要だったと考えられている。ヒメツリガネゴケのように同じ植物体の中で細胞分裂様式を使い分ける機構がわかってくると、藻類から陸上植物への進化の過程でおこった細胞分裂の進化についてアプローチできるようになるかもしれない。

ヒメツリガネゴケのようなセン類の茎葉体につく葉は1層の細胞層からできているが、それでも表と裏が区別できる(図6)。中肋部分は数細胞層からなり、

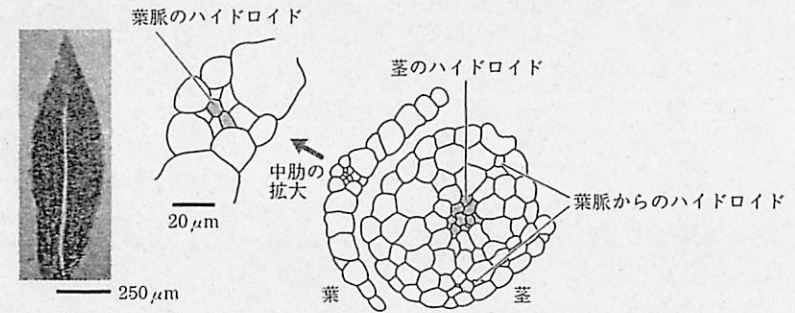


図6 ヒメツリガネゴケの葉と茎の横断面模式図

被子植物の導管や師管と同じ機能をもつと考えられているハイドロイドとデューター細胞などが分化する。茎は表皮細胞、柔組織、ハイドロイドに分化している(図6)。もっとも外側に表皮ができ、中心に通道組織、両者の間を液胞化した柔組織が埋めている点は、維管束植物の茎によく似ている。しかし、通道組織であるハイドロイドが肥厚しない点が大きな違いである。中肋の葉脈は茎へと続くが、茎の中央にあるハイドロイドとはつながっておらず、茎と葉の接続点から数細胞下で消失する。この点も維管束植物の葉からの維管束が必ず茎の維管束とつながっている点と異なっている。

茎葉体表面から仮根(リゾイド)が形成される(図2参照)。被子植物では、根の表皮細胞が分化して糸状に伸び水や養分を吸収する役割をもつ根毛と、葉の表皮細胞が変形し乾燥予防などに役立つ毛が同じ分子機構によって形成されることがわかってきた(和田と岡田, 2002)。仮根についてはホメオボックス遺伝子とその分化にかかわっていることがわかってきたが、全貌はまだわかっていない。また、仮根は下等植物に広く見られる器官であり、いくつかの系統で独立に進化したものと推定されている。異なった分類群における仮根、あるいは他の細胞表層で特殊化した細胞の形成過程の詳細がわかり比較解析ができるようになると、植物細胞分化がどのように進化してきたのか、すなわち、同じ遺伝子系を使って似たような形態をつくりだしているのか、あるいは、別な遺伝子系を使っているのかがわかってくるだろう。

茎葉体は特定の条件下で生殖器である造卵器と造精器を形成する(図2参照)。陸上植物の進化は水を使わない方向への進化であるが、コケ植物段階ではまだ

高校生にアンケートをとると、世代交代はもっともわかりにくい分野なのだという。実は、かくいう私も大学受験のときに参考書でいろいろな生物の生活史を理解しようとしてひどく苦労した。しかし、減数分裂と受精を基準点と考えるとどんな生物の生活史も対応づけられるということに気づき、すっきりと理解できたときの感動が生物学者を志すきっかけのひとつになった。

高校の教科書に出ている生活史は少しややこしいが理解しようと思えば理解できる。しかし、生活史について人類がまだ理解できていない点は多々ある。そのうちのひとつが、1倍体と2倍体で異なった発生システムがどのように制御されているかということだ。シダ類は1倍体世代に前葉体とよばれるハート形の葉状体を形成する。2倍体世代は被子植物に似たシュート(茎葉構造)を形成し、胞子を形成することから胞子体とよばれる。前葉体の上でできた卵と精子が受精し2倍体の受精卵ができ、2倍体の発生プログラムが進行する。減数分裂により1倍体の胞子ができ、胞子発芽後、1倍体発生プログラムが進行する。では、いったいどんなスイッチでそれぞれの発生プログラムが進行するのだろうか。1倍体発生プログラムは減数分裂、2倍体発生プログラムは受精によってスイッチが入る可能性が高そうである。また、これら以外にもスイッチとなる刺激はありそうで、シダ類では2倍体の葉を高糖濃度の培地で培養すると、葉の裏面から2倍体の前葉体が生えてくる。また、1倍体の前葉体を同じく高糖濃度の培地で培養すると、1倍体の胞子体が生えてくる。それぞれの世代の発生プログラムがどのような分子機構によって選択されているのかを明らかにすることはとても魅力的である。このスイッチの存在は生物の多様性創出にも大きく寄与している。道ばたでよく見かけるベニシダはほとんどが3倍体である。3倍体は減数分裂できないから繁殖できなさそうだがそうではない。ベニシダは減数分裂をせずに胞子をつくり、受精しないで胞子体をつくっている。つまり、1倍体と2倍体の発生プログラムを減数分裂や受精から切り離すことによって新しい生き方を獲得している。このように減数分裂やそれともなう受精がおこらず、次の発生過程が進行してしまう現象を広義にアポミクシスとよぶ。動物ではアポミクシスの中の単為生殖が広く知られている。種子植物の場合、受精せずに種がとれば、受粉の手間が省け、農業生産上有利である。現在、いくつかの農作物でアポミクシス関連遺伝子の探索が進んでおり、将来、アポミクシス遺伝子の進化にもアプローチできるようになるはずである。

生殖に水を必要とする。造精器内でつくられた精子は水の中を泳いで造卵器に到達し、造卵器の中に入ると、卵細胞と融合する。この過程は水中生活をするシャジクモ藻類と同じである。受精卵は造卵器の中で分裂し、胞子体(2倍体植物体)を形成する。胞子体の形態は種ごとに異なっているが、通常、胞子嚢、柄、あしの3つの部分からできている(図2参照)。あしの部分で茎葉体先端の1倍体組織とつながっており、茎葉体から栄養や水分を供給されている。一方、胞子体から茎葉体への物質の移動もあり、寄生というよりは半寄生状態のようである。そして、胞子嚢の中で減数分裂がおこり、胞子が形成され、散布される。

7 維管束をもつ陸上植物

コケ植物以外の陸上植物は2倍体世代に維管束をもつ点で共通している。維管束は導管と師管などの通道組織などからなり、導管がリグニンの蓄積をともなって肥厚することが大きな特徴である。そして、リグニンが導管に蓄積するからこそ固い木材ができあがるのである。セン類でもハイドロイドのような通導組織は存在するが、決してリグニンをともなった二次肥厚はおこらない。*Dawsonia superba* はニュージーランド周辺に分布し、高さが50 cm近くにもなる巨大なセン類である。しかし、ハイドロイドにリグニンは蓄積しない。このようにリグニンをういた二次肥厚は、維管束の進化においては難しく、進化しにくいステップであったのではないかと考えられる。いいかえれば、維管束植物の進化の鍵となる進化過程だったのである。セン類はリグニンをまったく合成できない。被子植物のリグニン合成系がかなり解明されてきたので、今後、コケ植物がなぜリグニンを合成できないのかがわかってくるかもしれない。二次肥厚がおこるためには、リグニン合成とともに、細胞膜の内側にらせん状に模様ができる必要がある。このような細胞内における二次代謝産物の蓄積パターンの形成機構も興味深い問題である。

維管束をもつ現生植物は単系統群であり、分子系統解析の結果、小葉類、トクサ類、シダ類(マツバラシダ類、ハナヤスリ類、リュウビンタイ類、^{はくろつ}薄囊シダ類)、裸子植物、被子植物に分かれることがわかってきた(序章図3、図7)。種

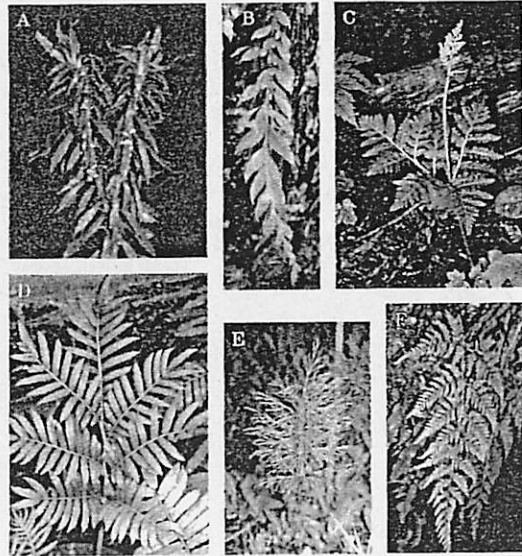


図7 それぞれ独立に葉が進化した可能性のあるシダ植物。小葉類のトウゲシバ(A)、マツバラン類のイヌナンカクラン(B)、ハナヤスリ類の仲間(C)、リュウビンタイ類の仲間(D)、トクサ類の仲間(E)、シダ類の仲間(F)。

子で繁殖する裸子植物と被子植物をあわせて種子植物とよばれる。種子植物以外は孢子で繁殖するためシダ植物とひとまとめによばれるが、単系統群ではない。

さて、維管束植物の共通祖先はどのような植物だったのだろうか。イギリス、スコットランドのライニー村の下部デボン紀の地層から多くの植物化石が産出する。それらのうち、維管束をもっているものが維管束植物の祖先だと考えられているが、現生生物とは形が大きく異なっている(図8)。リニア類は単純な維管束(原生中心柱)をもった茎が二又分岐した体制をもっており、現生種、化石種を含めた系統解析からもっとも初期に分岐した維管束植物と考えられている。またゾステロフィルム類は小葉類の姉妹群、トリメロフィトン類は残りの維管束植物の姉妹群だと推定されている。

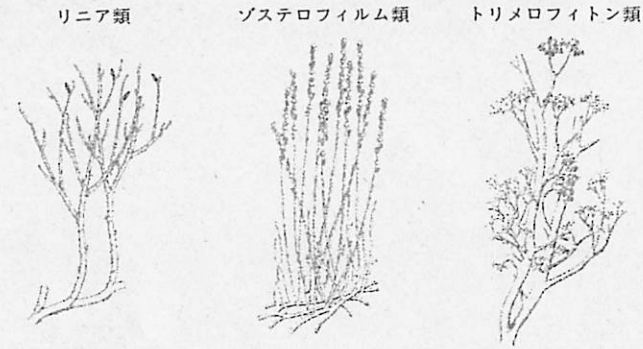


図8 維管束植物の祖先。リニア類の *Rhynia gwymne-vaughanii* (P. Kenrick and P. R. Crane), ゾステロフィルム類の *Zosterophyllum myretonianum* (P. Kenrick and P. R. Crane による), トリメロフィトン類の *Psilophyton dawsonii* (H. P. Banks *et al.* による)。

8 葉は何回も独立に進化した

さて、ここで注意したいのは、リニア類、ゾステロフィルム類、トリメロフィトン類のどれも葉をもっていなかったことである。すなわち、小葉類と他の現生維管束植物の共通祖先、シダ類と種子植物の共通祖先段階ではまだ葉が進化していなかったのである。つまり、小葉類、シダ類、種子植物はそれぞれ2倍体世代に葉を形成するが、それぞれ独立に葉を進化させた可能性が高いということである。このことは、茎と葉の維管束形態からも納得できる。シダ類の茎の維管束が分岐して葉の維管束となると、茎の分岐点上側に葉隙ようげきとよばれる穴が開く。一方、小葉類の茎の維管束は葉隙をつくらずに葉へと分岐していく。シダ類では一般にたくさんの維管束が1枚の葉へと分岐するが、小葉類の場合は通常1本だけである。種子植物の場合には、シダ類のようにたくさんの維管束が茎から葉へと分岐するものの、葉隙が形成されない。

トクサ類とシダ類の関係はまだはっきりしていない。シダ類の中にはリュウビンタイ類、ハナヤスリ類、マツバラン類、薄囊シダ類の4つの単系統群が含まれる。マツバラン類は葉を分化せず、トリメロフィトン類のように「根も葉も無い」植物として有名である。ただし、マツバラン類の仲間のイヌナンカク

ラン類は葉を形成するが、その形態は他の植物に類を見ない特徴的なものである(図7B参照)。マツバラン類の姉妹群であるハナヤスリ類の葉は、胞子をつける生殖葉と胞子をつけない栄養葉が向き合っついた3次元的な葉である。シダ類の葉はいわゆるシダの葉であり、切れ込み具合や形態にはシダ類の中で大きな多様性があるが基本構造は互いに似ている。リュウビンタイ類は旧熱帯を中心に分布しており、数mを超える巨大な葉をつけ、葉の基部に馬蹄状のこれまた他に類を見ない^{たくよう}托葉をつける点で特異である。マツバラン類がトリメロフィトン類に類似していること、姉妹群のマツバラン類とハナヤスリ類の葉がまったく対応づけられないほど異なっていることを考えると、マツバラン類とハナヤスリ類の共通祖先(序章図3参照)がトリメロフィトン類のように葉をもっていなかった可能性が出てくる。そうであるとすると、必然的にマツバラン類・ハナヤスリ類と薄囊シダ類、そしてリュウビンタイ類の共通祖先も葉をもたず、そして、マツバラン類・ハナヤスリ類・薄囊シダ類・リュウビンタイ類とトクサ類の共通祖先も葉をもっていなかった可能性が出てくる。つまり、小葉類、トクサ類、リュウビンタイ類、ハナヤスリ類、マツバラン類、薄囊シダ類、種子植物の7つの系統において、2倍体世代で独立に葉が進化した可能性が示唆されるのである。

9 シダ類と被子植物の葉は平行進化か収斂か

1章で議論したように、動物では体軸形成、目、循環器など従来、収斂でできたと思われていた類似形態の多くが平行進化の結果できたものであることがわかってきた。では、多細胞生物のもうひとつの大きな系統、すなわち植物の進化でも祖先段階で確立された発生システムを改変することによって形態の多様性が生み出されているのだろうか。似たような形態は似たような遺伝子系によって制御されているのだろうか。前節で、シダ植物の中で7回独立に葉が進化した可能性を指摘した。しかし、この点は残念ながらまだほとんど検証されていない。一方、シダ類と種子植物の茎葉が、共通祖先の葉をもたないトリメロフィトン類から独立に進化した相似器官であることには疑いがない。そこで、シダ類と被子植物の葉が同じような遺伝子系を使ってつくられているのか、あ

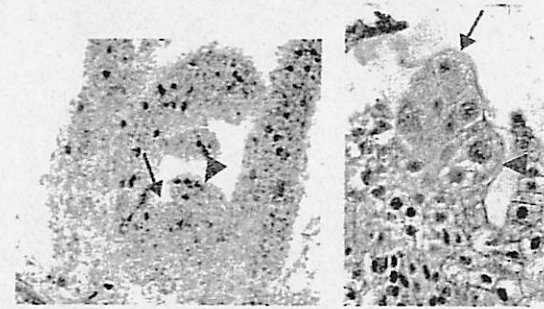


図9 被子植物のシロイヌナズナ(左)とシダ類のリチャードミズワラビ(右)の茎頂縦断切片像。左写真の矢印は多細胞性の茎頂分裂組織、矢頭は多細胞性の葉原基を示す。右写真の矢印は頂端分裂細胞、矢頭は単細胞性の葉原基細胞を示す。

るいは、まったく異なった遺伝子系を使って似たような形態ができあがっているのかを調べてみよう。

■ 被子植物で茎葉形成を担う遺伝子

植物の茎葉は茎の先端の茎頂分裂組織で形成される(図9)。茎の先端にドーム状に分裂活性の高い細胞群が存在している。このドームのうち、葉原基になる部分の細胞分裂パターンが他の部分とは変化し、隆起し、葉が形成される。ドーム上で葉原基が形成されるパターンは規則正しく、通常の植物であればらせん状に順次葉原基ができあがっていく。葉原基より下の部分も細胞分裂して、茎やそこへ伸びる維管束を形成する。ドーム中央部の細胞は動物の幹細胞のように自己複製し、分裂能、分化能を維持しつづける。そして、ほぼ永久に葉や茎をつくり続けていく。この点は、しばしば動物と植物の発生パターンの違いとしてとりあげられる。動物は個性がはっきりしており、例外はあるものの、胚発生が終了する段階でほぼ成体のボディプランができあがり、あとは成長するだけで、大きくボディプランが変わることはない。哺乳類は子供のときにできた手足の配置が大人になっても変わらない。一方、植物は、枯れるまで発生を続けているのである。

シロイヌナズナの突然変異体を用いた分子発生的解析から、茎頂分裂組織

コラム ……………獲得形質は遺伝する？

植物は、環境条件をととのえてやるとほぼ永久に生き続けるようである。カリフォルニアのアルファ松は4000年以上、屋久島の縄文杉は7000年以上生きているという。木の枝先には茎頂分裂組織が存在している。成長期にはそこで絶えず細胞分裂がおこり、シュートが形成される。大きな木の場合、枝先、すなわち茎頂分裂組織は数百以上あり、それぞれが独立にシュート形成を続けている。進化の源泉は突然変異である。突然変異がおこることによって新しい遺伝子ができ、新しい形態ができあがる。木の枝先はそれぞれ独立に細胞分裂をし、1度枝分かかれしてしまえば、2度と融合することはない。ある枝の茎頂分裂組織で突然変異がおきたとすると、その枝の細胞の遺伝子は別の枝とは異なってしまう。数百の枝先で数百年間も細胞分裂がおこっているのだから、同じ木の中でも枝先と枝先で異なった遺伝子をもっている場合も出てくるはずである。すなわち、1個体の木の中で遺伝子型の異なった細胞が混在することになる。たとえば、さまざまな品種のミカン、そのほとんどが枝変わりによばれる特定の枝におきた突然変異を接ぎ木などによって維持して生み出された。この場合、他の枝は突然変異する前のままであり、ひとつの個体が2種類の異なった形のミカンをつけることになる。動物と異なった発生過程をもつがゆえに生じる奇妙な現象である。もちろん、動物でも体の一部で細胞が分化し、遺伝子型が他の細胞と異なる場合もあるだろう。癌細胞などはその例である。しかし、植物の場合には個体の寿命が長いのと茎頂分裂組織が絶えず細胞分裂をくり返しているの、個体内での細胞間での遺伝子型の変化が顕著なのである。

これに加えて、植物と動物との発生様式の違いはさらに進化的に大きな違いを生じさせる。動物は発生初期において体細胞と生殖細胞が分化する。しかし、植物では、茎葉が体細胞分裂によって形成され成長する過程で、体細胞の一部が生殖細胞となり、卵や精細胞を形成するようになる。動物の場合、体細胞と生殖細胞は個体内ではっきりと区別されているために、体細胞におこった突然変異は次世代に遺伝しない。これが、獲得形質が遺伝しない理由である。親の発生過程で手の原基で指が長くなる突然変異がおこって指が長くなったとしても、その突然変異は子孫には伝わらない。しかし、植物の場合には、枝先の体細胞で突然変異がおこると、体細胞が生殖細胞に分化した時点で、その突然変異は子孫へと受け継がれる。すなわち、植物の世界では、獲得形質が遺伝することもあるのである。

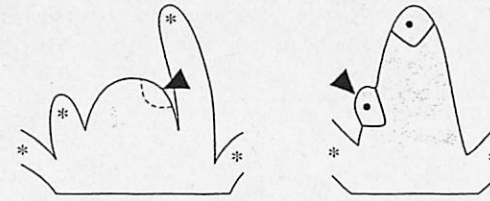


図10 シロイヌナズナのSTM遺伝子とリチャードミズワラビのSTM相同遺伝子の発現様式()。シロイヌナズナ茎頂縦断面(左)とリチャードミズワラビ茎頂縦断面(右)の模式図。*は葉、矢頭は葉原基を指す。



図11 STM遺伝子と葉形態変化。全縁だったシロイヌナズナの葉(左)がSTM関連遺伝子の過剰発現によって切れ込む(中)。リチャードミズワラビSTM相同遺伝子をシロイヌナズナで過剰発現させるとより激しく葉が切れ込む(右)。

の形成と維持にかかわる遺伝子がぞくぞく解明されつつある。その中でシュートメリステムレス(*SHOOT MERISTEMLESS*, *STM*: shoot meristem=茎頂分裂組織, less=欠く)という遺伝子は、ホメオボックスをもつ転写因子遺伝子である(Long *et al.*, 1996)。転写因子であることから、他の遺伝子の発現制御を行い、茎頂分裂組織での発生過程にとりわけ重要な働きをしていると考えられている。この遺伝子は茎頂分裂組織で特異的に発現しており、茎頂分裂組織の葉原基の予定領域と推定されるところで発現が低下する(図10)。STM遺伝子の発現が減少した場所から葉原基が伸長する。STM遺伝子が機能を失うと、双葉だけが形成され、双葉の中央に存在するはずの茎頂分裂組織が形成されなくなる。このことから、STMタンパク質は茎頂分裂組織の未分化能を維持するために必要なのだろうと考えられている。また、シロイヌナズナのSTM関連遺伝子をシロイヌナズナで過剰発現すると葉が切れ込むようになり

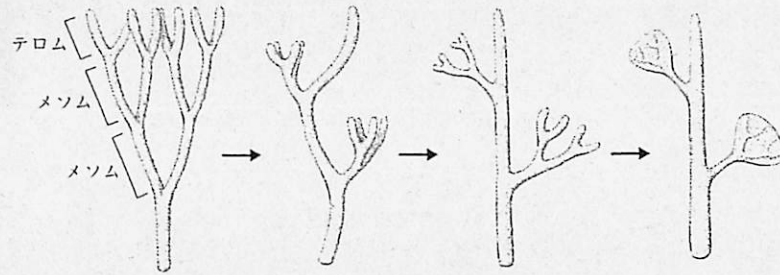


図12 茎葉進化のテロム説(Gifford and Foster, 1988より改変)

(図11), 時に葉の切れ込み部分に異所的な茎頂分裂組織が形成される。葉が切れ込む分子機構についてはよくわかっていないが, 進化的にはきわめて興味深い形態である。

維管束植物の共通祖先はトリメロフィトン類のように茎しかもっていなかったと考えられている。ドイツの形態学者であるツィンメルマン(W. Zimmermann)は, 1930年にトリメロフィトン類から現生維管束植物の葉の進化についてテロム説という大胆な説を提唱した。彼は, 図12のようにトリメロフィトン類の二又分岐する枝はテロムとメソムという2つの単位から成り立っていると仮定した。テロムは二又分岐する枝の末端部分である。メソムは二又分岐と二又分岐の間の部分である。この基本単位が変形することによって, 現生維管束植物に見られるいろいろな器官ができてきたと提唱した。「主軸形成」では二又のうちの一つが他方よりも伸長を続けるようになり, 横方向への伸びが悪くなったテロムが葉になりはじめ, 縦方向に強く伸長を続けているテロムが茎になりはじめたというのである。それに引き続き, テロムとメソムが1平面に配列する平面化, さらにそれらの間に柔組織が形成され癒合がおり, 二又分岐の葉脈をもつ葉ができあがってきたのだらうというのである。

テロム説は形而上学的な説であり, 検証することは不可能である。しかし, そこには現在にも通用する重要なアイデア, すなわち, 葉は茎の無限成長する性質をなくした器官であるということが明示されている。このアイデアが正しいならば, 葉が茎のもっている分裂能を維持し, 無限成長するようになると茎的になるはずである。では, 実際に茎的な葉をもつ植物があるだろうか。正月飾りに使うウラジロがそれにあたる。ウラジロはシダ類であるが, 図13のよ

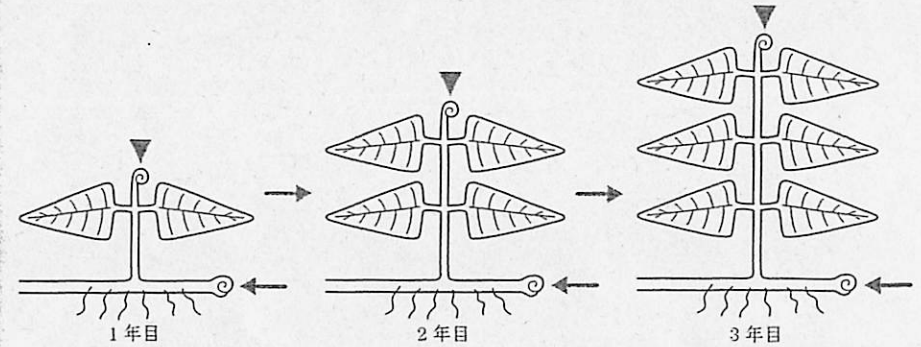


図13 シダ類ウラジロの葉の成長。矢印は茎頂分裂組織を示す。横にはっているのが茎で, 茎から不定根が出る。葉の先端(矢頭)は数年間, 分裂活性を維持し, 成長しつづける。

うに1枚の葉を展開させるのに数年かかる。1年目はいちばん下の羽片のみを展開し, 両羽片の間に休眠芽を形成する。次の年は休眠芽が伸長し, もう1組の羽片を展開し, 同じように休眠芽を形成する。一見すると, 休眠芽が茎の先端で羽片が葉のような錯覚を覚えてしまう。数年かけて伸び続ける茎的な葉の例である。また, 道ばたに生えているカニクサも茎的な性質をもった葉を形成する。カニクサの葉は蔓状になって数mにも伸長する。そして, 先端部分はたえず羽片を形成しつづけているのである。まさしく茎的な葉である。このように茎的な葉をもつシダ類がともに薄囊シダ類のもっとも初期に分岐し, 茎的な葉以外にも原始的形質を多く残していることも, 茎から葉への進化仮説の妥当性を示唆している。また, イワヒメワラビというシダでは, 葉が伸長しつつある状態で葉柄から別の葉が伸長してくるときがある。まさしく枝状の葉である。このような茎的な葉があることから, 「葉は茎が分裂能を失って有限成長するようになってできた器官」という仮説は広く信じられている。

さて, *STM* 遺伝子に話を戻そう。*STM* 遺伝子は発現様式と遺伝子機能喪失体の表現型から, 茎頂分裂組織の形成と維持にかかわっていると推定される。そして, 過剰発現体での切れ込んだ葉および異所的に形成された茎頂分裂組織は, 葉に茎的な性質が獲得されたと考えられると納得できる。さらに興味深いことに, トマトで *STM* 遺伝子の相同遺伝子を過剰発現すると, いわゆるワラビ巻きをした葉ができるようになる(Hareven *et al.*, 1996)。被子植物とシダ類は

葉の展開方法が異なっており、葉が展開するときワラビ巻きをつくるのはシダ類だけである。被子植物の葉はシダ類よりも早く葉としての運命決定が起こり、葉の原型ができあがる。一方で、シダ類は葉の基部から順番に葉の原型ができあがっていき、葉の発生の後期段階まで葉の先端が茎的に分裂・分化を続ける。被子植物の葉が分裂能を失うのが遅くなったとするとシダ類のようにワラビ巻きになりそうである。そして、実際にトマトの実験ではそうなったのである。このように、茎頂分裂組織の形成と維持、その結果としてのシュートの形成において *STM* 遺伝子は必須の遺伝子である。さらに、この機能は被子植物、裸子植物の両方で広く維持されていることがわかってきた。では、独立に葉を進化させたシダ類ではどうであろうか。種子植物とシダ類のシュートが平行進化によってできたのであるならば、きっとシダ類でも *STM* 遺伝子は茎頂分裂組織形成維持にかかわっているはずである。一方、*STM* 遺伝子のシダ類相同遺伝子がシダ類の茎頂分裂組織で機能していないならば、種子植物とシダ類の葉は収斂によって進化した可能性がある。

■ リチャードミズワラビの *STM* 相同遺伝子

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ううえでよいモデルである(図14)。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もともと熱帯の水草であり、1世代がわずか3カ月ほどしかかからない。日本には同じ属のミズワラビが自生しており、田の稲刈り後の9月頃に孢子発芽し、11月には孢子を散布して枯れてしまう。リチャードミズワラビでは遺伝、形態、発生、生理学的研究が進んでおり、形態・発生進化を研究するのに適した材料である。葉はトマトのように複葉であり細かく切れ込む。

リチャードミズワラビのシュートが被子植物とは独立に進化してきたことはほぼ明らかである。そして、茎頂分裂組織の形態も被子植物とは大きく異なっている(図10参照)。被子植物の茎頂分裂組織はたくさんの細胞から構成されいくつかのゾーンからなるのに対し、リチャードミズワラビでは茎頂に1つの大きな頂端細胞が存在しており、それ以外にとくにゾーンは観察できない。被子植物の葉原基は多細胞の領域が葉原基として運命づけられるが、リチャード

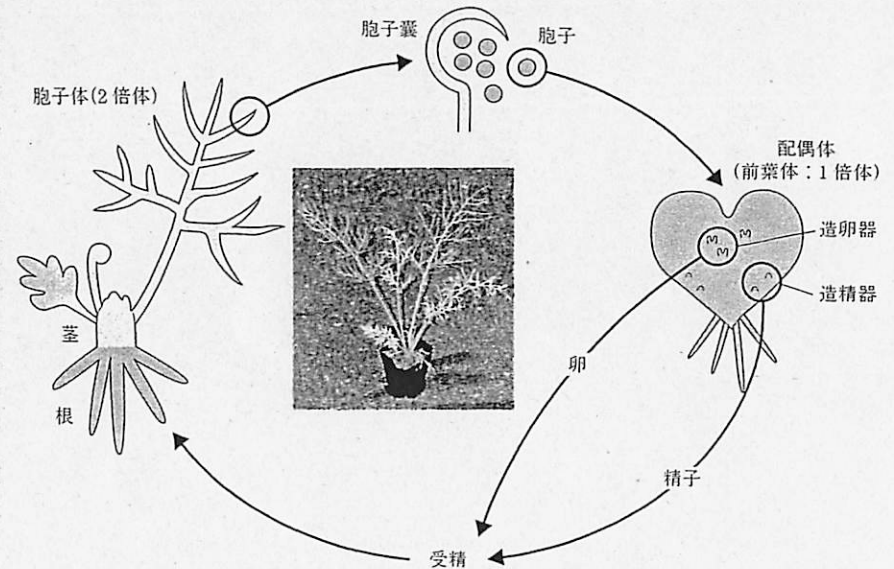


図14 リチャードミズワラビの生活史(佐野亮輔博士提供)

ミズワラビでは周りの細胞よりも大きいひとつの葉原基細胞が運命づけられ、そこから葉の発生がおこる。リチャードミズワラビのような茎頂分裂組織はシダ植物のほとんどに見られるものである。

佐野亮輔博士はリチャードミズワラビの *STM* 相同遺伝子シーアールノックス (*CRKNOX*) の機能解析を行った。*CRKNOX* は頂端細胞とその周辺の細胞で発現しており、被子植物の茎頂での発現と似ている(図10参照)。しかし、被子植物の *STM* 遺伝子が葉原基予定領域で発現抑制されるのに対し、リチャードミズワラビの場合は、葉原基細胞から葉原基が成長し葉の切れ込みが完了するまで発現していた。被子植物でもトマトのように複葉形成する種では、若い葉が切れ込んでいく過程で *STM* 相同遺伝子の発現が見られるが、葉原基予定領域では *STM* 相同遺伝子の発現が抑制される。したがって、茎頂分裂組織で発現している点は被子植物と似ているが、葉原基予定領域でも発現している点が異なっている。リチャードミズワラビは遺伝子を安定して導入することができないため、*CRKNOX* をシロイヌナズナの葉で異所的に発現させてみた。すると、被子植物の *STM* 関連遺伝子をシロイヌナズナの葉で異所的に発

現させたとき以上にシロイヌナズナの葉は切れ込んだ(図 11 参照)。

これらの結果から、シダ類と被子植物のシュート形成の分子機構は似ている可能性が高そうである。しかし、*STM* 相同遺伝子が葉原基で発現していない点は大きな違いであり、まったく同じではなさそうである。被子植物の葉形態形成にかかわるいくつかの遺伝子と葉形態多様性との関係についての研究が進展しており (Bharathan *et al.*, 2002; Kim *et al.*, 2003), 今後、これらの遺伝子について詳細な比較解析をすることによって、シダ類と被子植物の葉の進化についてよりはっきりしたことが推定できるようになるだろう。

10 コケ植物セン類と維管束植物のシュート

シダ類と被子植物のシュート形成は、ともに *STM* 遺伝子を用いている点で似ているようである。では、コケ植物セン類のシュートはどうであろうか。ヒメツリガネゴケは 1 倍体世代に茎葉体とよばれるシュート構造を形成する(図 2 参照)。先述したようにその形態は被子植物のそれとは大きく異なっているものの、外見上は茎葉をつけたシュートである。榊原恵子博士はヒメツリガネゴケの *STM* 相同遺伝子の機能を解析した。すると *STM* 相同遺伝子は茎葉体ではまったく発現しておらず、予想外にも茎葉をつくらない 2 倍体の植物体で発現していることがわかったのである(図 15)。先述したように、ヒメツリガネゴケの 2 倍体は、1 倍体シュートの先端に形成される造卵器の中で受精し発生する。細胞分裂をくり返した受精卵は紡錘状の胚となる。胚といっても茎葉を形成せず、紡錘状で上側と下側に細胞分裂が活発な領域がある。両部分の細胞分裂の結果、上側に孢子嚢、下側は伸長して「あし」となる。*STM* 遺伝子は受精卵からずっと細胞分裂活性の高い領域で発現し、孢子嚢ができるころに発現が止まる。孢子嚢形成にも細胞分裂は必要であるから、*STM* 遺伝子は細胞分裂全般にかかわっているというよりも、若い胚が茎頂分裂組織のように未分化な状態で細胞分裂をするのに必要で、孢子嚢という器官が分化するときには発現を停止しているようである。この点は被子植物の *STM* 遺伝子とよく似ているように思われる。そして、ヒメツリガネゴケの *STM* 相同遺伝子をシロイヌナズナで異所的に発現させると葉が切れ込むようになることから、ヒメ

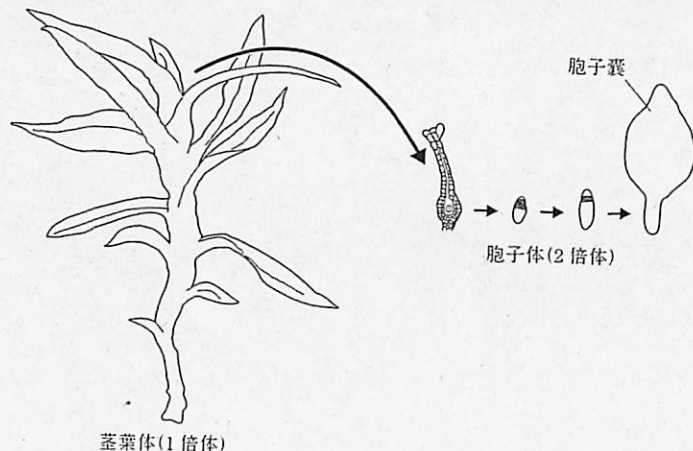


図 15 ヒメツリガネゴケ *STM* 相同遺伝子の発現様式。遺伝子の発現している場所に色をつけた。茎葉体(1倍体)ではまったく発現していないが、孢子体(2倍体)成長過程で分裂活性の高い組織で発現している。(長谷部, 2003 より改変)

ツリガネゴケ 2 倍体とシロイヌナズナで *STM* 遺伝子の機能が保存されている可能性が高い。

この結果は、コケ植物セン類の 1 倍体世代シュートは維管束植物の 2 倍体シュートとは異なった発生システムで形成されていることを示唆している。すなわち、収斂によって進化してきた可能性を示唆するとともに、セン類のように茎葉をつくらない 2 倍体植物体の段階で被子植物の茎葉形成に必要な *STM* 遺伝子系が確立されていった、すなわち、前適応の状態であった可能性をも示唆しているのである。では、*STM* 遺伝子以外のシュート発生に必要な因子はどうであろうか。

11 オーキシンの極性輸送

オーキシンは茎頂付近で合成され、茎の下へ向かって能動的に輸送される植物ホルモンである。オーキシンの極性輸送は被子植物の正常な胚形成、シュート形成に欠くことができない。被子植物の葉は茎に規則正しく配列しているが、この配列もオーキシンの極性輸送によって制御されていることがわかってきた。

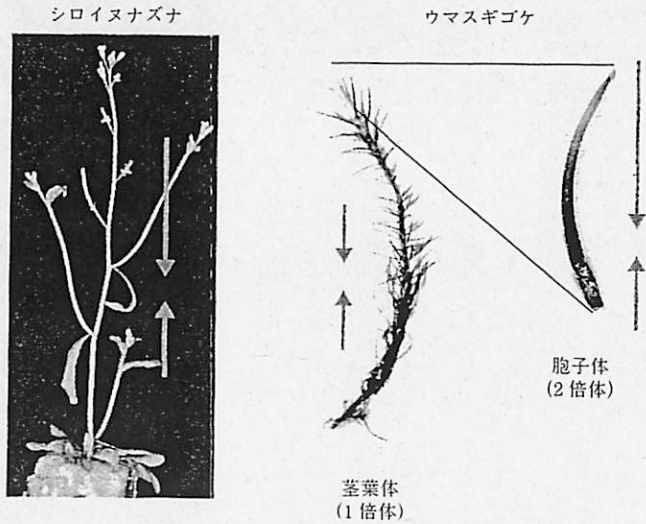


図16 オーキシンの極性輸送。矢印の長さがオーキシンの流量を模式的に示す。シロイヌナズナの花序ではオーキシンは上から下への輸送が下から上へよりもずっと多い(左)。ウマシゴゴケの茎葉体では上から下、下から上、どちらもオーキシンの流量に差はない(中)。ウマシゴゴケ胞子体ではシロイヌナズナと同じように上から下への輸送が下から上へよりもずっと多い(右)。

シロイヌナズナのオーキシン極性輸送タンパク質(オーキシン排出タンパク質, PINFORMED)の機能が失われると, シロイヌナズナの花序茎頂は花や包葉ほうようを形成せずに棒状になってしまう。

では, コケ植物の1倍体シュートでオーキシンは極性輸送されているのだろうか。藤田知道博士は阪口寿子氏とともにヒメツリガネゴケや他のコケの1倍体シュートでオーキシンの極性輸送を測定してみた。1倍体シュートの上側, あるいは下側に放射ラベルしたオーキシンを投与し, オーキシンがどのように輸送されるかを測定した(図16)。上から下への極性輸送があれば, 上から加えたオーキシンのほうが下から加えた場合より速く移動するはずである。シロイヌナズナの花序で調べてみると明らかに上から下へのオーキシンの極性輸送が観察できた。しかし, ヒメツリガネゴケや他の2種のセン類の1倍体シュートで調べると, 上から下へも下から上へも同じような速さでオーキシンが移動していることがわかった。このことから, セン類の1倍体シュートでは被子植

物の2倍体シュートと異なり, オーキシンの極性輸送がない可能性が高い。この結果は, さきほどの *STM* 遺伝子が茎葉体では発現していないこととあわせると, どうやらセン類の1倍体シュートが被子植物の2倍体シュートと別の発生システムで形成されていることを示しているようである。

では, *STM* 遺伝子が発現していたセン類の2倍体植物体はどうであろうか。ウマシゴゴケ, タマゴケという2種類のセン類を用いてオーキシンの極性輸送を調べてみると, 明らかに上から下へのオーキシンの極性輸送が検出できたのである(図16)。このことはセン類の1倍体シュートと被子植物の2倍体シュートが収斂によってできたらしいことに加え, 2倍体シュートの進化を考えるうえでも大きなヒントを与えてくれる。

12 植物のボディプランの多様性

維管束植物の共通祖先はリニア類のように二又分岐する枝のみをもち, シュートをもっていなかった。したがって, コケ植物セン類と維管束植物の共通祖先もシュートをもたない植物だった可能性が高い。コケ植物セン類でも維管束植物でも *STM* 遺伝子系とオーキシンの極性輸送系が存在しているということは, これらの系は両者の共通祖先ですでに獲得されていたはずである。そして, 維管束植物の系統で2倍体シュートが進化する過程でこれらの系がシュート発生に必須な役割を担うようになっていったのであろう。どんな発生過程が加わることによって, *STM* 遺伝子系とオーキシン極性輸送系はシュート形成に使われるようになっていったのだろうか。最近, シロイヌナズナにおいて葉, 根などの器官形成(Benková *et al.*, 2003), 葉の配列(葉序)形成(Reinhardt *et al.*, 2003)におけるオーキシンの極性輸送の分子機構がわかってきた。今後, シロイヌナズナをはじめとするモデル被子植物でのシュート形成の発生システムがより詳細に解明され, そしてリチャードミズワラビやヒメツリガネゴケのような異なったシュート形態をもつ植物との比較解析を行うことで, シュート発生の進化の実態が明らかになるであろう。

一方で, セン類の1倍体シュートは今のところ2倍体シュートとは異なった発生システムで形づくられている可能性が高いことがわかってきた。形態形成

は、遺伝子産物やホルモンなどの役者が特定の筋書きにそってその役割を演じ、フィナーレ(表現型)を迎える劇にたとえられることがある。1倍体シュートの場合、STM 遺伝子やオーキシンという役者を変えるだけで別な役者が同じ筋書きの劇を演じているのだろうか、あるいは、役者も筋書きもまったく違うけれどもフィナーレだけが同じ劇なのだろうか。今後、セン類の1倍体シュート形成にかかわる遺伝子の機能解析が進むにつれ、この問題に対する答が出るだろう。

動物の基本的な発生プログラムは左右相称動物の共通祖先の段階で確立され、それを改変する、すなわち平行進化によって多様性を生み出している。植物の2倍体シュートはこれと似て、共通祖先で確立された発生システムを改変することで、コケ植物の2倍体植物体、維管束植物の2倍体シュートが進化してきた。すなわち、「共通祖先で確立された発生システムを改変することによって発生進化は引き起こされる」という現象は、植物と動物に共通しているようである。

13 陸上植物の生殖器官の進化

シダ植物、裸子植物、被子植物を含む維管束植物の進化の過程でとりわけ革新的だったのは生殖器官の進化である。生殖器官の相同性を比較するには、維管束植物の中で対応づけられる、基準となる器官に着目する必要がある。減数分裂によってできた胞子を包む器官、すなわち胞子嚢は維管束植物全体で対応づけることが可能な唯一の器官である(図17)。シダ類の胞子嚢は胞子体の葉の裏面にむき出しでついている。ほとんどのシダ植物では、2倍体世代に雌雄性はなく、1種類の胞子を形成する。一方、種子植物の場合、2倍体世代で雌雄の生殖器官が分化している場合が多い。ここでは、雌性生殖器官にのみ話題を限定する。

種子植物の場合、胞子嚢は珠心しゅうしんという用語でよぶが、裸子植物の珠心は1枚の珠皮とよばれる器官で覆われており、珠皮は成熟すると種皮となる。したがって、胞子嚢を覆う珠皮の進化が種子植物の進化の鍵だったことがわかる。珠皮に覆われた珠心は胚珠とよばれ、将来種子になるが、胚珠は葉や枝先にむき

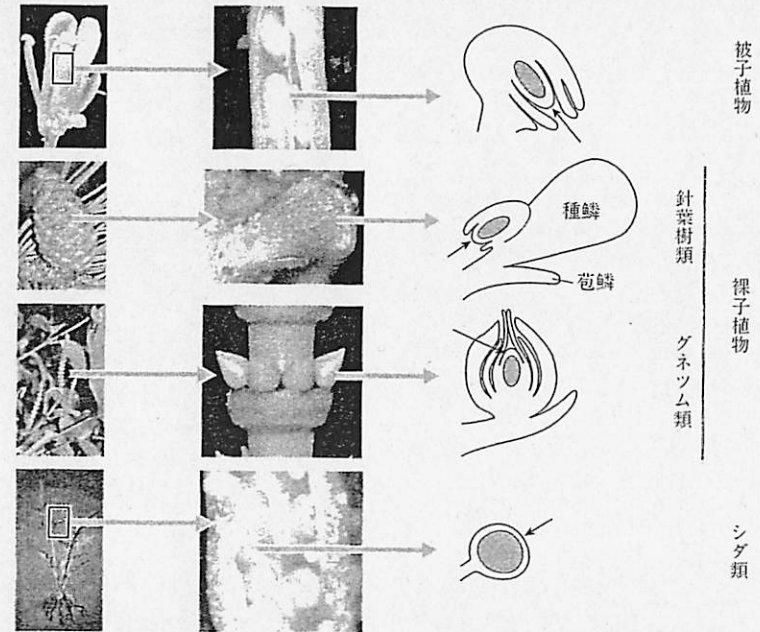


図17 維管束植物の生殖器官。矢印は胞子嚢、あるいは珠心を示す。胞子または配偶体(1倍体)を■で示す。

出しについている。

現生裸子植物はソテツ類、イチョウ、針葉樹類、グネツム類からなる。これら4つの群はそれぞれ胚珠の葉や茎へのつき方、胚珠の周りで特殊化した器官の形態(これらをまとめてここでは生殖器官とよぶ)、栄養器官である茎葉もかなり異なっているため、従来、単系統ではないと考えられてきた。ところが、遺伝子の系統解析を行うとこれら4つの群は単系統であることがわかった。それでは、これら4群の生殖器官のあいだには対応関係、すなわち、外見上はわからない相同な器官があるのだろうか。系統推定は、系統樹を推定した時点で終わりであるが、できあがった系統樹はその裏に隠れた進化過程への探究心をかきたて、また作業仮説を提示してくれる点で新たな研究の糸口をつくってくれる。

相同器官の推定には形態形質の比較が必要である。そして、光学顕微鏡、電子顕微鏡などの形態観察の技術革新にもなって、より多くの形態情報を用い

て相同器官の推定ができるようになってきた。近年では、器官形成にかかわる遺伝子の発現様式を比較することによって器官の相同性が議論できるようになってきた。共通祖先で特定の器官 A の形成にかかわっていた遺伝子はその子孫では器官 A と相同な器官で発現している可能性が高い。もちろん、ひとつの遺伝子が特定の器官形成だけでなく、異なったいくつかの器官形成にも働いている場合もあるし、共通祖先から進化した後で相同でない器官の形成にかかわったりすることもある。したがって、遺伝子の発現様式の比較によって相同器官を決定するときにはそれなりの注意が必要であるが、有用な情報を与えてくれる可能性が高く、他の情報と勘案しつつ利用していくのがよいと考えられる。

裸子植物の分子データを用いた系統推定ではグネツム類と針葉樹類が姉妹関係になっている(序章図3参照)。これまで外部形態からグネツム類は被子植物に近縁であり、針葉樹類と近縁であるとは考えられてこなかった。グネツム類グネツム科の雌性生殖器官は、1枚の珠皮をもつ胚珠、さらに2枚の包皮によって覆われている(図17, 図18参照)。胚珠は襟とよばれる器官の腋に輪状に形成される。一方、針葉樹類の雌性生殖器官は胚珠が種鱗とよばれる葉状器官の上のり、その外側を苞鱗という葉状器官が覆っている。種鱗と苞鱗は融合して種鱗苞鱗複合体を形成している。

グネツム類と針葉樹類が姉妹群なので、両者の共通祖先を化石記録から推定してみよう。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が現生グネツム類の祖先ではないかと考えられている。一方、針葉樹類は、絶滅裸子植物であるボルチア類と単系統であろうと考えられており、ボルチア類のもっとも古い化石は石炭紀末期(約3億年前)までさかのぼれる。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、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ボルチア類やその祖先とされるコルダイテス類のものである。つまり、ボルチア類が、現生グネツム類と現生針葉樹類の共通祖先であった可能性が考えられる。

ボルチア類の雌性生殖器官は、図18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種類の付属器官をつけてい

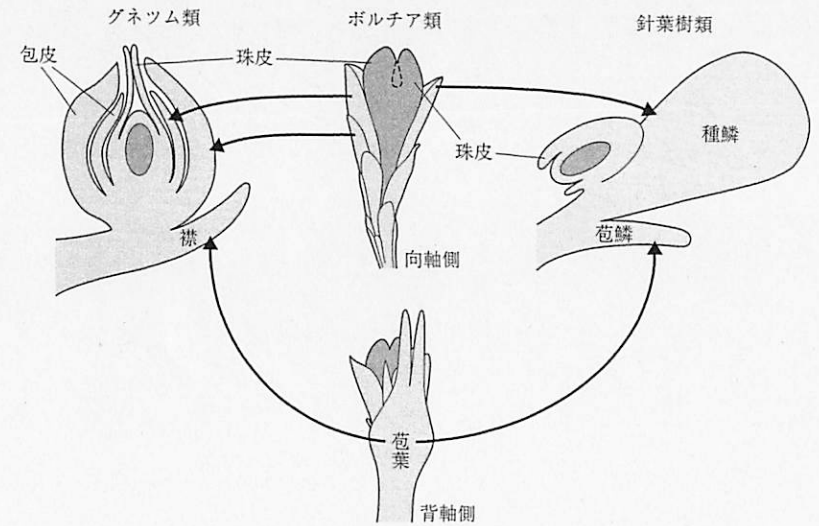


図18 ボルチア類からグネツム類、針葉樹類への進化仮説。ボルチア類の■部分は生殖葉、■部分は栄養葉。ボルチア類(*Lebachia piniformis*)の図は Florin, 1951 より改変。

た。フローリン(R. Florin)は1951年に他の化石情報も参考にして、ボルチア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ボルチア類の雌性生殖シュートが高度に集約、変形したものだという仮説を提唱し、現在でも広く受け入れられている。一方、ボルチア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、両者の近縁性が仮定されてこなかったことから、ほとんど議論されてこなかった。針葉樹類とグネツム類の共通祖先がボルチア類だと仮定すると、図18のようにグネツム類の襟はボルチア類の苞葉に、包皮は栄養葉、胚珠が生殖葉に対応するのではないかという作業仮説をたてることができる。この作業仮説の妥当性を検討するために、これらの器官で特異的に発現している遺伝子の発現様式を比較してみた。被子植物の花器官形成のホメオティック遺伝子であるマッズ・ボックス(MADS-box)遺伝子群とリーフィ(*LEAFY*)遺伝子の発現様式を比較してみた。すると、MADS-box 遺伝子は針葉樹類の胚珠と種鱗形成時に、グネツム類の2枚の包皮と胚珠形成時に発現しており、これらの器官がそれぞれボルチア類の雌性生殖シュートに由来したという作業仮説を支持している。さらに、

LEAFY 遺伝子は針葉樹類の苞鱗と種鱗胚珠複合体の形成時に、グネツム類では襟と2枚の包皮と胚珠の形成時に発現しており、作業仮説に矛盾しない。このように従来ほとんど議論されてこなかった針葉樹類とグネツム類の姉妹関係が、比較形態、分子データにもとづく系統推定、化石、遺伝子の発現パターンからの情報を統合することによって、作業仮説として浮上してきたのである。

14 花の進化

被子植物では、珠心が2枚の珠皮で覆われた胚珠をもつ。胚珠は心皮とよばれる葉状の器官の表面にむき出しにつき、心皮は胚珠を内側に包み込むようにして雌しべを形成している。雌しべの外側には雄しべがあり、その外側を花弁と萼片が覆っている。これら4つの器官を花器官とよぶが、シロイヌナズナなどのモデル被子植物の研究から、これらの器官は主に3つのグループに属するMADS-box 遺伝子群によって制御されていることがわかってきた。3つのグループにはA, B, Cクラス遺伝子群という名前がつけられ、Aだけが働くと萼片に、AとBと一緒に働くと花弁に、BとCで雄しべに、Cだけで雌しべになる(Coen and Meyerowitz, 1991)。現在ではさらにいくつかのMADS-box 遺伝子が花器官形成に関与していることがわかってきている(Theissen and Saedler, 2001)。

さらに裸子植物、シダ植物、コケ植物、緑藻類におけるMADS-box 遺伝子、およびMADS-box 遺伝子を制御する*LEAFY* 遺伝子の機能解析から、もともと生殖細胞形成にかかわっていた少数のMADS-box 遺伝子が遺伝子重複によって数を増やし、数が増えたことによってあまった遺伝子が変化し、花器官形成のホメオティック遺伝子として進化したのではないかということがわかってきた(長谷部, 2001)。遺伝子重複による遺伝子数の増加と増加した遺伝子の機能分化は動物でも明らかであり、動物と植物に共通に見られる発生進化の重要な様式である。



本章でとりあげたトピックスは植物の発生進化上の問題のほんの一部であ

る。植物の形態進化については20世紀より多くの研究者によってその時代のできるかぎりの観察とそれにもとづいた考察がなされてきた。しかし、なんとも理解できない形態や現象は現在でも多々存在している。たとえば、被子植物の葉の基部には托葉とよばれる器官が形成されるが、どこからこの器官が進化したのかはわかっていない。子葉の起源も不明である。また、特殊に進化した器官として、ウツボカズラのような食虫植物の葉などは、いったい何をどう変えたらこのように奇妙な器官が進化できるのか皆目わからない状態である。しかし、これらの問題も現代の分子発生学とゲノム科学に代表される新しい技術と概念をもって再検討すれば、問題解決の糸口が得られるのではないかと期待される。

参考書

- 岩槻邦男・加藤雅啓(編)(2000): 多様性の植物学 1, 2, 3. 東京大学出版会。
植物全般の進化について最新の知見がいろいろな角度からまとめられている。
- 岡田清孝・町田泰則・松岡信(監修)(2000): 新版 植物の形を決める分子機構. 秀潤社。
植物発生学の研究の現状を理解するのに最適。
- 加藤雅啓(編)(1997): 植物の多様性と系統. 裳華房。
陸上植物の系統進化について最新の知見をわかりやすくまとめている。
- 熊沢正夫(1979): 植物器官学. 裳華房。
植物比較解剖学の名著。すべてのページに植物進化の驚きを感じさせられる。発生進化学の問題点発掘にはうってつけの本。
- 西田治文(1998): 植物のたどってきた道. 日本放送出版協会。
化石記録をベースに分子系統解析など最新の知見と融合させた野心的な書。化石研究の重要性を痛感させられる。
- Gifford, E. M. and Foster, A. (1988): Morphology and Evolution of Vascular Plants. Freeman. 長谷部光泰・鈴木武・植田邦彦(監修), 維管束植物の形態と進化. 文一総合出版, 2001。
植物発生進化学のバイブル。
- Graham, L. (1993): Origin of Land Plants. John Wiley & Sons. 渡邊信・堀輝三