

古い酒を新しい革袋に～preexisting gene regulatory network の転用による

陸上植物のボディプラン革新

オーガナイザー

石崎公庸

神戸大学大学院理学研究科生物学専攻
〒657-8501 神戸市灘区六甲台町 1-1

榊原恵子

金沢大学学際科学実験センター
〒920-0934 金沢市宝町 13-1

約 40 億年前に地球上に生命が誕生して以来、生物はずっと水の中で暮らしてきました。水中の光合成生物の気の遠くなるほど長い年月にわたる活動の結果、大気中に酸素が増えていくと紫外線の作用によりオゾン層が形成され、生物にとって有害な紫外線が吸収されるようになり、陸上に生命が生き延びられる環境が整ってきた頃、最初に陸上に進出したのは植物でした。植物の陸上進出は今から約 4 億 7 千万年前までに起こり (Wellman et al. 2003)、それまで岩石に覆われた荒れ地であった地上は徐々に緑の植物に覆われ、大気中の CO₂ 濃度の更なる低下をはじめとして地球環境に大きな影響を与えたと考えられています (Lenton 2001; Mora et al. 1996; Taylor et al. 2012)。そして植物に遅れること数千万年、約 4 億年前までには昆虫が陸上に進出し、3 億 6 千万年前までには我々の祖先である両生類も陸上進出を果たしたのです。地球の歴史上、最大の転換点の 1 つである植物の陸上進出、そして陸上植物の進化はどのようにして起こったのでしょうか？

約 4 億 7 千万年前に陸上進出を果たした植物の共通祖先は、現生の車軸藻植物門の中でもシャジクモ藻綱 (Charophyceae) やコレオケーテ藻綱 (Choleochaetophyceae)、アオミドロやミカヅキモを含むホシミドロ藻綱 (Zygnematophyceae) に近縁の淡水性の多細胞緑色藻類だったと考えられています (図 1; Lewis and McCourt 2004)。緑色藻類の中でもこれらのグループは、ロゼッタ構造をとるセルロース合成酵素複合体を獲得したことで効率よくセルロースを合成し、細胞質分裂における隔膜形成体 (フラグモプラスト: phragmoplasts) の形成、原形質連絡 (プラズモデスマータ: plasmodesmata) の形成など、複数の陸上植物と共通する形質 (共有派生形質: synapomorphy) をもっています (坂山 2010; Graham 1993)。

また近年の分子系統解析や化石レベルの証拠から、現生の陸上植物の中で最も基部で分岐したのがコケ植物だと考えられています。コケ植物 (bryophytes) には、タイ類 (liverworts)、蘚類 (mosses)、ツノゴケ類 (hornworts) の 3 つのグループがありますが、それらは初期に分岐したため、相互の系統関係には諸説あり、現在でも議論の決着はついていません (Qiu et al. 2006; Wicket et al. 2014)。そして陸上進出を果たして僅か数千万年も経たない 4 億 3 千万年前までには、植物は維管束や気

孔を獲得し、過酷な陸上環境へ適応していきました。現生の維管束植物の最も基部に位置するのはイヌカタヒバなどを含む小葉類 (lycophytes) です。維管束植物は更なる進化を遂げ、種子や花を獲得し、陸上環境での繁栄を謳歌しています (図1)。

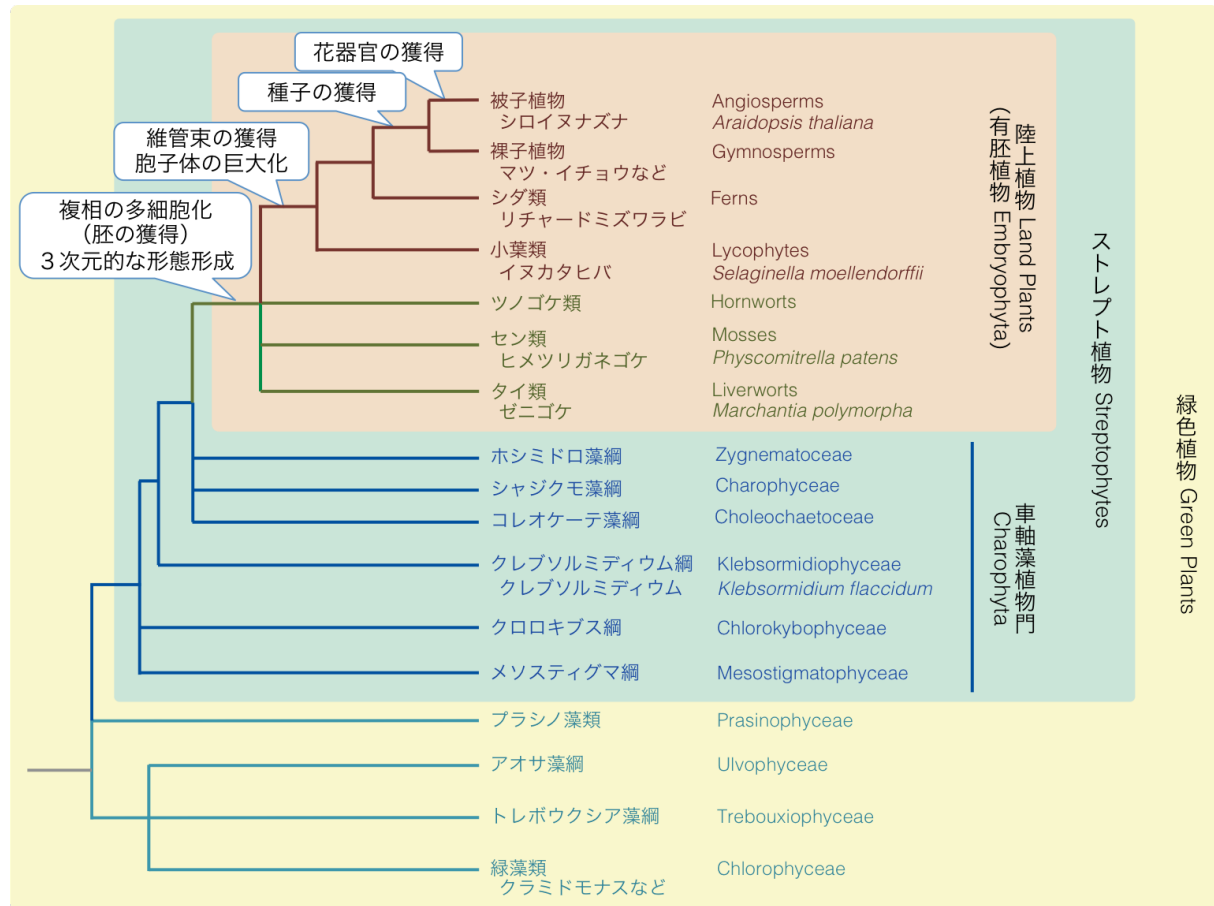


図1 現生の緑色植物の進化

陸上植物の起源と進化を理解するには、緑藻とコケ植物、小葉類以降の維管束植物の形態やボディプランの比較研究が肝要です。まず、緑色藻類と陸上植物における生活環を比較してみます。シャジクモ藻綱を含む緑色藻類は、生活史のほとんどを配偶体 (n 世代) で過ごし、複相 (2n 世代) は単細胞の接合子 (zygote) あるいは受精卵 (fertilized egg) のみです。接合子は体細胞分裂することなく減数分裂を行ない、n 世代へと移行します。一方、コケ植物と維管束植物を含む陸上植物は、全て配偶体 (n 世代) に加えて多細胞の胞子体 (2n 世代) を形成します。雌雄の配偶子 (精子と卵) が受精して形成される受精卵が、直ちに減数分裂することなく、体細胞分裂を繰り返すことで多細胞体を形成することが、緑色藻類とは異なる、陸上植物に共通する形質なのです。若い胞子体は胚と呼ばれ、胚発生を行なうことが陸上植物の共通の特徴であるため、陸上植物は有胚植物 (Embryophytes) とも呼ばれます。配偶体と胞子体の2つの多細胞体が生活環の中に交互に現れること世代交代と呼び、これも陸上植物の特徴です。またコケ植物以降の配偶体や胞子体が有する頂端細胞は、3つ以上の細胞分裂面を持つ三次元的な形態形成を行う点も、緑色藻類との大きな違いです。一方、陸上植物の中でも、コケ植物と維管束植物では、その体制

は大きく異なります。コケ植物は、生活史の大半を配偶体 (n 世代) として過ごし、孢子体 ($2n$ 世代) は配偶体に依存していますが、維管束植物は孢子体 ($2n$) が優占であり、配偶体は相対的に小さくなっています (図2)。

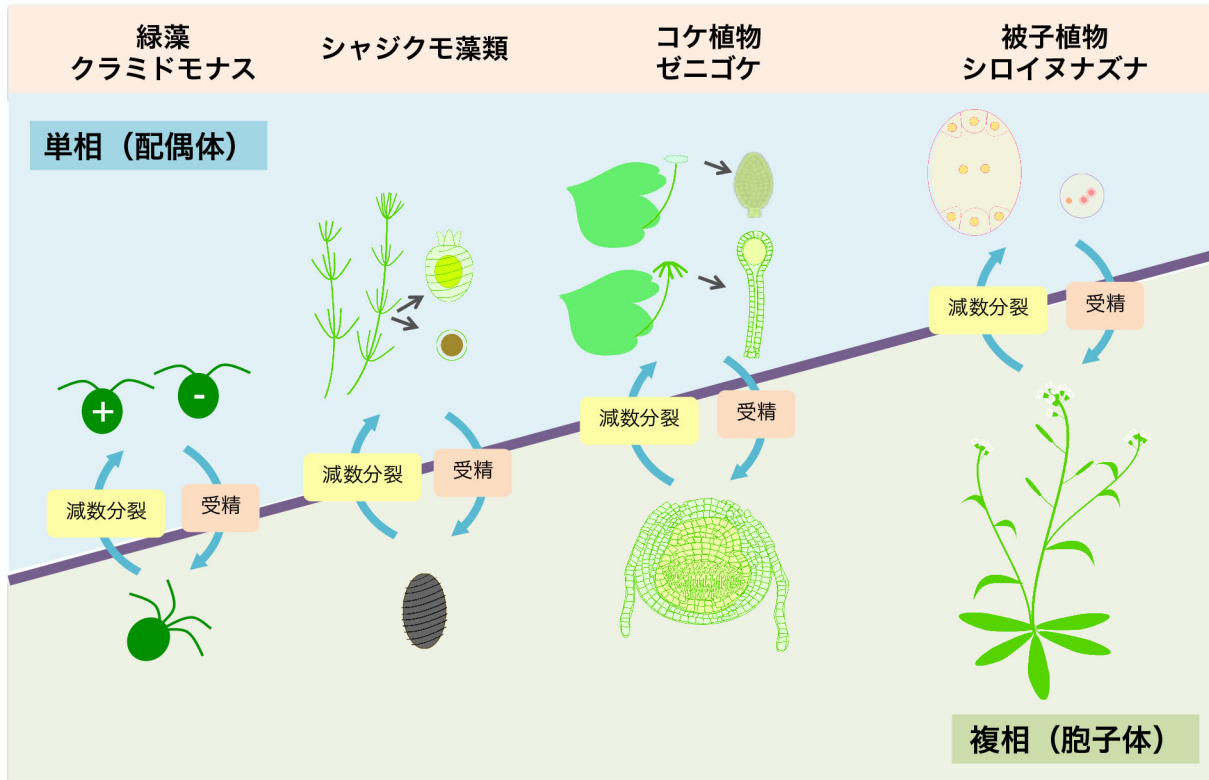


図2 緑色植物の系統と生活環の模式図

小葉類やシダ植物の配偶体は、孢子体に比べ相対的に小さいながらも独立して生活しますが、被子植物では配偶体は数細胞にまで縮退し、孢子体に依存しています。また維管束植物の孢子体ではコケ植物には見られない多くの新規形質 (維管束、種子、花器官、リグニンを含む二次細胞壁) が獲得されています。このためコケ植物と維管束植物の異なる世代に形成される類似した器官を比較する研究は行われてきたものの (Graham et al. 2000; Ligrone et al. 2012), 形態学的、組織学的類似性を指摘するに留まっていました。

動物では、陸上植物に見られるような核相の交代を伴う世代交代はなく、通常、複相世代 ($2n$) にのみ多細胞の体を形作り、単相には単細胞の精子や卵細胞を作る、複相型生活環をもちます。古くに分岐した異なる系統の間 (例えば約5億年前に出現した脊椎動物の中の魚類・両生類・哺乳類の間、脊椎動物と無脊椎動物の間でも) においても生活史は基本的に共通であり、複相世代に構築される多細胞体には、系統的な近縁性に応じて胚発生過程の類似性や器官の形態的相同性が認められます。そして異なる系統間における器官の相同性や胚発生パターンの類似性の比較研究から、ドイツのヘッケルが『個体発生は系統発生を繰り返す』と表現した「ある動物の個体発生過程は、その動物が進化してきた過程の形態的変化 (系統発生) を繰り返すように進行する」という「反復説」に代表されるような発生と進化 (系統発生) を結びつける考え方が古くからあ

りました。このような比較発生学に基づく進化の議論は、20世紀後半における分子遺伝学や実験発生学の成果を取り入れながら、進化発生学（エボデボ）研究分野として発展し、形態的相同性や胚発生パターンの類似性とそれらを生み出す進化的メカニズムは、より深いレベルで理解されつつあります。近年では、約10億年前に分岐した海綿動物のような単純な体制をもつ動物のゲノムにさえも、より複雑な動物で形態形成に関与するホメオボックス遺伝子を始めとする制御遺伝子やその原型ともいえる遺伝子が多く存在することが明らかになっています（Carroll et al. 2003; Fortunato et al. 2014）。複雑かつ多様なボディプランの進化は、（主に）新たな機能をもつ新たな遺伝子の獲得によるものではなく、既に獲得されていた共通の遺伝子セットのアミノ酸置換を引き起こす変異（Ronschaugen et al. 2002）や、使い方（いつ、どこで働くか）の変化によるものだと考えられるようになりました（Carroll 2008; De Robertis 2008; Shubin et al. 2009）。例えば多くの動物門で共通して眼の発生に用いられている *Pax6* 遺伝子（Halder et al. 1995a; 1995b）に見られるように、発生プロセスを制御する共通の遺伝子セット（ツールキット）を中心とした遺伝子制御ネットワークは、節足動物や脊索動物など5億年以上前に分岐した高次の系統間でも、多くの場合、共通していることが明らかとなっています。過去20年にわたる動物の発生進化学研究の成果により、多様な動物の系統における発生プロセスの変更は、ツールキット遺伝子発現の時空間的变化や、時には、別の局面での転用・再利用（コ・オプション）によってもたらされると考えられるようになってきたのです。

1990年台からシロイヌナズナ（*Arabidopsis thaliana*）を始めとする被子植物モデル植物種における形態形成の仕組みについて分子レベルの理解が飛躍的に向上しました。続いて、シロイヌナズナで同定された形態形成遺伝子の起源を探るために、被子植物以外の陸上植物を材料とした相同遺伝子探索が行なわれるようになりました。例えば、被子植物の生殖器官である花の発生において、花芽形成のマスター制御因子 *LEAFY/FLORICAULA* 遺伝子や、花器官の形成を担う *MADS* ボックス遺伝子について、コケやシダ植物にもその相同遺伝子が存在することが明らかとなり、その発現様式や機能の保存性についての解析が進められています（Tanahashi et al. 2005; 荒木 2012; Hasebe et al. 1998; 長谷部 2002）。さらに2000年台に入り、シロイヌナズナを始めとする被子植物だけでなく、小葉類、コケ植物、緑藻など様々な植物種のゲノムが解読されると、体制や生活様式が大きく異なる陸上植物の系統間で、発生制御関連の遺伝子の多くが保存されていることが明らかになってきました（Floyd and Bowman 2007; Rensing et al. 2008; Banks et al. 2011）。2000年台中頃になり、コケ植物の中でいち早く遺伝子機能解析の実験系が確立された蘚類ヒメツリガネゴケ（Shaefer and Zryd 2001）を材料として、被子植物の孢子体で発生制御に関わる様々な遺伝子の相同遺伝子について機能解析が進められ、被子植物とコケ植物での遺伝子機能の共通性や違いが議論できるようになりました。特に、近年では、コケ植物では配偶体で機能する遺伝子が、被子植物では孢子体での機能を獲得したコ・オプション（転用・再利用）の例が報告され始めています。例えば、シロイヌナズナの孢子体における根の表皮細胞から分化する根毛の形成を制御するクラス VIII basic-helix-loop-helix 転写因子のヒメツリガネゴケにおけるオーソログ遺伝子（オーソログとパラログについては、本総説集、榊原・古水の解説を参照）が、配偶体の表皮細胞から分化する仮根の形成を制御していることが報告されました（Menand et al. 2007）。そして被子植物孢子体の根毛細胞を形成するクラス VIII basic-helix-loop-helix 転写因子を中心とした遺伝子制御

ネットワークとコケ植物配偶体の仮根のような糸状の細胞を形成する遺伝子制御ネットワークが、ほぼ共通していることも示されています (Tam et al. 2015)。このことは、配偶体を本体とする陸上植物の共通祖先で機能していた遺伝子制御ネットワークが、被子植物胞子体の細胞分化制御にコ・オプションされた一例と考えられます。現在のところ、緑藻やコケ植物における遺伝子セットの存在様式や機能についての知見はまだ不足しており、植物におけるボディプラン進化の全容解明は始まったばかりです。近年、次世代シーケンサー利用の拡がりにより緑色植物の様々な系統のゲノム解読が進んでいます。また、タイ類ゼニゴケなど新しいモデル種における研究基盤の構築 (Ishizaki et al. 2016) も見逃せません。シダや裸子植物においても形質転換系が確立され (Plackett et al. 2014; Tang and Newton 2003)、遺伝子機能解析の道が拓かれました。今まさに植物の発生進化研究は新たな局面に入ったといえます。

本総説集は、日本植物学会第 78 回大会 (2014 年 9 月) で開催されたシンポジウム「古い酒を新しい革袋に～preexisting gene regulatory network の転用による陸上植物のボディプラン革新」の内容をもとに総説として取りまとめたものです。このシンポジウムは、近年、植物の発生進化を理解する上で重要な日本発の研究が相次いで報告された動向を踏まえ、ようやく端緒についた植物の発生進化学、特に「遺伝子制御ネットワークの獲得とそのコ・オプションによる植物進化モデル」を議論することを意図して企画しました。講演者には、オーガナイザー 2 人に加え、植物ゲノム研究の第一人者である西山智明博士、シャジクモ藻類のゲノム解読で世界初の成果を挙げた堀孝一博士、ゼニゴケのモデル植物化の立役者であり陸上植物における環境応答の仕組みと進化を研究している河内孝之教授、陸上植物で獲得された細胞分化を制御する遺伝子制御ネットワークについて大きな発見をされた大谷美沙都博士といった気鋭の研究者を選びました。

本総説集の内容ですが、堀孝一博士と太田啓之博士の総説では、2014 年に初めてベールを脱いだ車軸藻植物門の一種クレブソルミディウム全ゲノム解読の成果について解説されています。榊原恵子博士の総説では、植物の進化における複相の複雑化について、河内孝之博士、大谷美沙都博士の総説では、コケ植物の実験系を用いた研究から見えてきた陸上植物に共通する遺伝子制御ネットワークとその世代を超えたコ・オプションによる進化を支持する具体的な研究例が解説されています。

今後、新たな植物種でのゲノム情報の更なる蓄積や、様々な生物種間での遺伝子機能の比較研究が進み、植物の発生進化研究がますます加速することが期待されます。これらの総説を通じて、植物における発生進化学の新たな潮流を感じていただければ、オーガナイザー一同、これ以上嬉しいことはありません。

謝辞

本稿の作成にあたっては、緑色藻類の分類体系の扱い方について、坂山英俊博士 (神戸大学大学院理学研究科) から多くのコメントをいただきました。また図の作成にご協力いただいた大学院生の高見英幸さん (神戸大学大学院理学研究科) と本稿に有益なコメントをいただいた古水千尋博士 (Max Planck Institute for Plant Breeding Research) に感謝いたします。

引用文献

- 荒木崇 2012. 植物固有の転写因子 LEAFY とゼニゴケの有性生殖. *BSJ-Review* 3: 134-158.
- Banks, J.A., Nishiyama, T., Hasebe, M., Bowman, J.L., Gribskov, M., dePamphilis C., Albert, V.A., Aono, N., Aoyama, T., Ambrose, B.A., Ashton, N.W., Axtell, M.J., Barker, E., Barker, M.S., Bennetzen, J.L., Bonawitz, N.D., Chapple, C., Cheng, C., Correa, L.G., Dacre, M., DeBarry, J., Dreyer, I., Elias, M., Engstrom, E.M., Estelle, M., Feng, L., Finet, C., Floyd, S.K., Frommer, W.B., Fujita, T., Gramzow, L., Gutensohn, M., Harholt, J., Hattori, M., Heyl, A., Hirai, T., Hiwatashi, Y., Ishikawa, M., Iwata, M., Karol, K.G., Koehler, B., Kolukisaoglu, U., Kubo, M., Kurata, T., Lalonde, S., Li, K., Li, Y., Litt, A., Lyons, E., Manning, G., Maruyama, T., Michael, T.P., Mikami, K., Miyazaki, S., Morinaga, S., Murata, T., Mueller-Roeber, B., Nelson, D.R., Obara, M., Oguri, Y., Olmstead, R.G., Onodera, N., Petersen, B.L., Pils, B., Prigge, M., Rensing, S.A., Riaño-Pachón, D.M., Roberts, A.W., Sato, Y., Scheller, H.V., Schulz, B., Schulz, C., Shakirov, E.V., Shibagaki, N., Shinohara, N., Shippen, D.E., Sørensen, I., Sotooka, R., Sugimoto, N., Sugita, M., Sumikawa, N., Tanurdzic, M., Theissen, G., Ulvskov, P., Wakazuki, S., Weng, J.K., Willats, W.W., Wipf, D., Wolf, P.G., Yang, L., Zimmer, A.D., Zhu, Q., Mitros, T., Hellsten, U., Loqué, D., Otiillar, R., Salamov, A., Schmutz, J., Shapiro, H., Lindquist, E., Lucas, S., Rokhsar, D., & Grigoriev, I.V. 2011. The Selaginella genome identifies genetic changes associated with the evolution of vascular plants. *Science* 332: 960-963.
- Carroll, S.B., Grenier, J.K., & Weatherbee, S.D. (訳, 上野直人・野地澄晴) 2003. DNA から解き明かされる形づくりの進化の不思議. 羊土社. 東京.
- Carroll, S.B. 2008. Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: A genetic theory of morphological evolution. *Cell* 134: 25-36.
- De Robertis, E.M. 2008. Evo-devo: Variations on ancestral themes. *Cell* 132:185-195.
- Floyd, S.K., & Bowman, J.L. 2007. The ancestral developmental tool kit of land plants. *Int. J. Plant Sci.* 168: 1-35.
- Fortunato, S.A.V., Adamski, M., Ramos, O.M., Leininger, S., Liu, J., Ferrier, D.E.K., & Adamska, M. 2014. Calcisponges have a parahox gene and dynamic expression of dispersed NK homeobox genes. *Nature* 514: 620-623.
- Graham, L.E. 1993. Origin of land plants. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Graham, L.E., Cook, M.E., & Busse, J.S. 2000. The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 4535-4540.
- Halder, G., Callaerts, P., & Gehring, W.J. 1995a. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. *Science* 267: 1788-1792.
- Halder, G., Callaerts, P., & Gehring, W.J. 1995b. New perspectives on eye evolution. *Curr. Opin. Gen. Dev.* 5: 602-609.
- Hasebe, M., Wen, C.K., Kato, M., & Banks, J.A. 1998. Characterization of MADS homeotic genes in the fern *Ceratopteris richardii*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 6222-6227.
- 長谷部光泰・小藤累美子・田辺陽一・伊藤元己 2002. MADS ボックス遺伝子と植物の生殖器官の進化. 蛋白質 核酸 酵素 46: 1358-1366.

- Ishizaki, K., Nishihama, R., Yamato, K.T., & Kohchi, T. 2016. Molecular genetic tools and techniques for *Marchantia polymorpha* research. *Plant Cell Physiol.* 57: 257-261.
- Lenton, T.M. 2001. The role of land plants, phosphorus weathering and fire in the rise and regulation of atmospheric oxygen. *Glob. Chang. Biol.* 7: 613-629.
- Lewis, L.A., & McCourt, R.M. 2004. Green algae and the origin of land plants. *Am. J. Bot.* 91: 1535-1556.
- Ligrone, R., Duckett, J.G., & Renzaglia, K.S. 2012. Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective. *Ann. Bot.* 109: 851-871.
- Menand, B., Yi, K., Jouannic, S., Hoffmann, L., Ryan, E., Linstead, P., Schaefer, D.G., & Dolan, L. 2007. An ancient mechanism controls the development of cells with a rooting function in land plants. *Science* 316: 1477-1480.
- Mora, C.I., Driese, S.G., & Colarusso, L.A. 1996. Middle to late paleozoic atmospheric CO₂ levels from soil carbonate and organic matter. *Science* 271: 1105-1107
- Plackett, A.R.G., Huang, L., Sanders, H., & Langdale, J.A. 2014. High-efficiency stable transformation of the model fern species *Ceratopteris richardii* via microparticle bombardment. *Plant Physiol.* 165: 3-14.
- Qiu, Y.L., Li, L., Wang, B., Chen, Z., Knoop, V., Groth-Malonek, M., Dombrowska, O., Lee, J., Kent, L., Rest, J., Estabrook, G.F., Hendry, T.A., Taylor, D.W., Testa, C.M., Ambros, M., Crandall-Stotler, B., Duff, R.J., Stech, M., Frey, W., Quandt, D., & Davis, C.C. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 15511-15516.
- Rensing, S.A., Lang, D., Zimmer, A.D., Terry, A., Salamov, A., Shapiro, H., Nishiyama, T., Perroud, P.F., Lindquist, E.A., Kamisugi, Y., Tanahashi, T., Sakakibara, K., Fujita, T., Oishi, K., Shin-I, T., Kuroki, Y., Toyoda, A., Suzuki, Y., Hashimoto, S., Yamaguchi, K., Sugano, S., Kohara, Y., Fujiyama, A., Anterola, A., Aoki, S., Ashton, N., Barbazuk, W.B., Barker, E., Bennetzen, J.L., Blankenship, R., Cho, S.H., Dutcher, S.K., Estelle, M., Fawcett, J.A., Gundlach, H., Hanada, K., Heyl, A., Hicks, K.A., Hughes, J., Lohr, M., Mayer, K., Melkozernov, A., Murata, T., Nelson, D.R., Pils, B., Prigge, M., Reiss, B., Renner, T., Rombauts, S., Rushton, P.J., Sanderfoot, A., Schween, G., Shiu, S.H., Stueber, K., Theodoulou, F.L., Tu, H., Van de Peer, Y., Verrier, P.J., Waters, E., Wood, A., Yang, L., Cove, D., Cuming, A.C., Hasebe, M., Lucas, S., Mishler, B.D., Reski, R., Grigoriev, I.V., Quatrano, R.S., & Boore, J.L. 2008. The *Physcomitrella* genome reveals evolutionary insights into the conquest of land by plants. *Science* 319: 64-69.
- Ronshaugen, M., McGinnis, N., & McGinnis, W. 2002. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan. *Nature* 415: 914-917.
- 坂山英俊 2010. 植物の上陸作戦＝シャジクモの辿った道. *BSJ-Review* 1: 30-35.
- Shaefer, D., & Zryd, J.P. 2001. The moss *Physcomitrella patens*, now and then. *Plant Physiol.* 127: 1430-1438.
- Shubin, N., Tabin, C., & Carroll, S. 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457: 818-823.
- Tanahashi, T., Sumikawa, N., Kato, M., & Hasebe, M. 2005. Diversification of gene function: homologs of the floral regulator FLO/LFY control the first zygotic cell division in the moss *Physcomitrella patens*. *Development* 132: 1727-1736.

- Tam, T.H.Y., Catarino, B., & Dolan, L. 2015. Conserved regulatory mechanism controls the development of cells with rooting functions in land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112: E3959-E3968.
- Tang, W., & Newton, R.J. 2003. Genetic transformation of conifers and its application in forest biotechnology. *Plant Cell Rep.* 22: 1-15.
- Taylor, L.L., Banwart, S.A., Valdes, P.J., Leake, J.R., & Beerling, D.J. 2012. Evaluating the effects of terrestrial ecosystems, climate and carbon dioxide on weathering over geological time: A global-scale process-based approach. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 367: 565-582.
- Wellman, C.H., Osterloff, P.L., & Mohiuddin, U. 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature* 425: 282-285.
- Wickett, N.J., Mirarab, S., Nguyen, N., Warnow, T., Carpenter, E., Matasci, N., Ayyampalayam, S., Baker, M.S., Bureigh, J.G., Gitzendanner, M.A., Ruhfel, B.R., Wafula, E., Der, J.P., Graham, S.W., Mathews, S., Melkonian, M., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Miles, N.W., Rothfels, C.J., Pokorny, L., Shaw, A.J., DeGironimo, L., Stevenson, D.W., Surek, B., Villarrel, J.C., Roure, B., Philippe, H., dePamphilis, C.W., Chen, T., Deyholos, M.K., Boucom, R.S., Kutchan, T.M., Augustin, M.M., Wang, J., Zhang, Y., Tian, Z., Yan, Z., Wu, X., Sun, X., Wong, G.K.S., & Leebens-Mack, J. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: E4859-E4868.