



はじめに

陸上植物^{*1}は、孢子化石に基づいて、約4億8千万年前までに緑藻類から分岐した分類群であると推定されている^{1), 2)}。陸上植物の繁栄は、陸上環境を大きく変え、現在の動物相や菌類相の進化にも大きな影響を与えた。この20年ほどでゲノム情報の蓄積とあいまって、陸上植物全体の系統関係がかなり明らかになってきた。本稿では、現状において遺伝子情報、形態情報、化石情報から推定される陸上植物の系統関係を概観する。



陸上植物の基部系統

現生陸上植物の最基部で分岐したのはコケ植物であると推定されている(図1, 2)。陸上植物は進化の過程で配偶体(単相)世代と孢子体(複相)世代^{*2}の割合が変化した。コケ植物では孢子体が配偶体より小さく、生涯にわたって配偶体に半寄生^{*3}している。一方、シダ植物では配偶体のほうが孢子体より小さく、孢子体は配偶体から独立して生活する。種子植物では配偶体がさらに小型化し、孢子体に寄生する。陸上植物の姉妹群にあたる緑藻類は、アオミドロやミカツキモを含む接合藻類^{*4}だと推定されている³⁾。接合藻類が複相になるのは接合子だけで、配偶体世代優占の生活史を持つ。コケ植物は陸上植物の中で最も配偶体優占になること、形態が最も単純であること、そして、遺伝子を用いた系統推定の結果から、現生コケ植物が現生陸上植物最基部の系統群であることが広く支持されている。

コケ植物にはタイ類、セン類、ツノゴケ類の3つの単系統群が含まれ(図1, 2)、遺伝子情報、形態情報とも、それぞれの単系統性を支持

* 1

形態的には、受精卵が造卵器に包まれ孢子体世代の初期発生(胚発生)が造卵器中で起きることから、「有胚植物(embryophytes)」と呼ばれる。

* 2

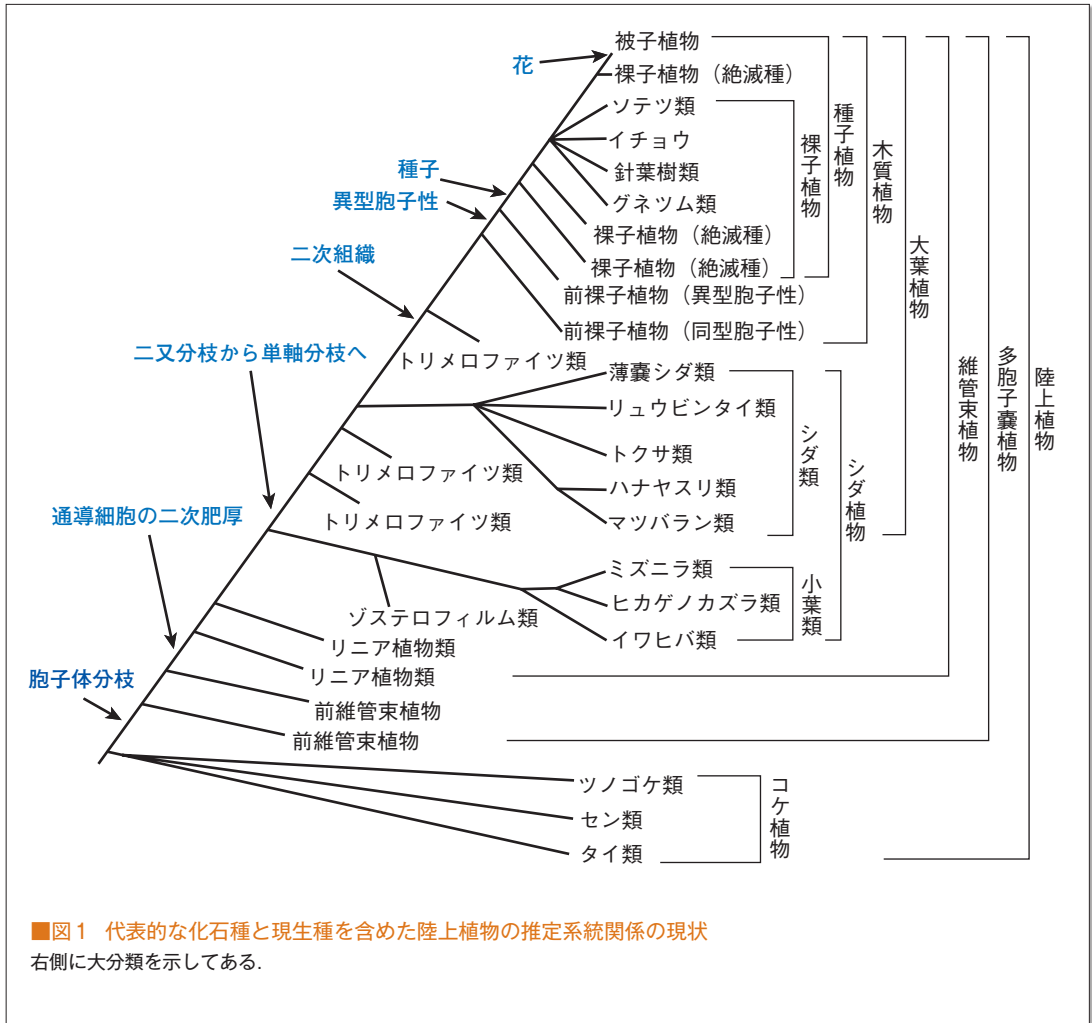
配偶体(単相)世代と孢子体(複相)世代: 多くの生物は、基本数の染色体を持つ単相の生殖細胞が受精することで、基本数の2倍の染色体を持つ複相となり、減数分裂によって再び単相の生殖細胞を形成する。後生動物は減数分裂で精子と卵ができるが、陸上植物は複相の多細胞体(孢子体)が減数分裂によって孢子を作り、孢子が単相の多細胞体(配偶体)へと発生し、そこで精子と卵が形成される。

* 3

孢子体は光合成をしており、光合成代謝産物の一部が孢子体から配偶体に供給される。

* 4

接合藻類: 鞭毛を持つ生殖細胞を形成せず細胞が接合することによって受精する特徴を持つ藻類。5章-2参照。



■ 図1 代表的な化石種と現生種を含めた陸上植物の推定系統関係の現状
右側に大分類を示してある。

している⁴⁾。しかし、これら3群の関係は未解明である。タイ類胞子体は陸上植物の胞子体の中で最も単純であること、植物が上陸したころのオルドビス紀から見つかった胞子の外膜の構造が現生タイ類のものに似ていること⁵⁾から、陸上植物の共通祖先はタイ類のような形態をしていて、陸上植物の最基部で分岐したのはタイ類ではないかと考えられてきた。さらに、Qiuら(2006)⁶⁾は、①緑藻、陸上植物あわせて193種について葉緑体ゲノムの6遺伝子、ミトコンドリアゲノムのrDNA大サブユニット遺伝子、核の18S rDNA遺伝子、②16種について28ミトコンドリア遺伝子におけるgroup IIイントロンの有無、③36

裸子植物



ソテツ類

イチョウ

針葉樹類

グネツム類

シダ類



マツバラン類

ハナヤスリ類

トクサ類

リュウビнтаイ類

薄囊シダ類

コケ植物



ツノゴケ類

タイ類

セン類

小葉類



イワヒバ類

ミズニラ類

ヒカゲノカズラ類

■図2 現生無種子植物

図中に分類群を記載した。

* 5
側系統群：共通祖先由来の子孫すべてを含む群(単系統群)から一部を除いた残りを集めた群。

* 6
トランスクリプトーム：1章-1 p. ●●「トランスクリプトーム解析」の注釈参照

種について葉緑体ゲノム上の67遺伝子を用いて系統解析を行い、コケ植物は側系統群^{*5}で、現生陸上植物の最基部でタイ類が分岐するという結果を得た。

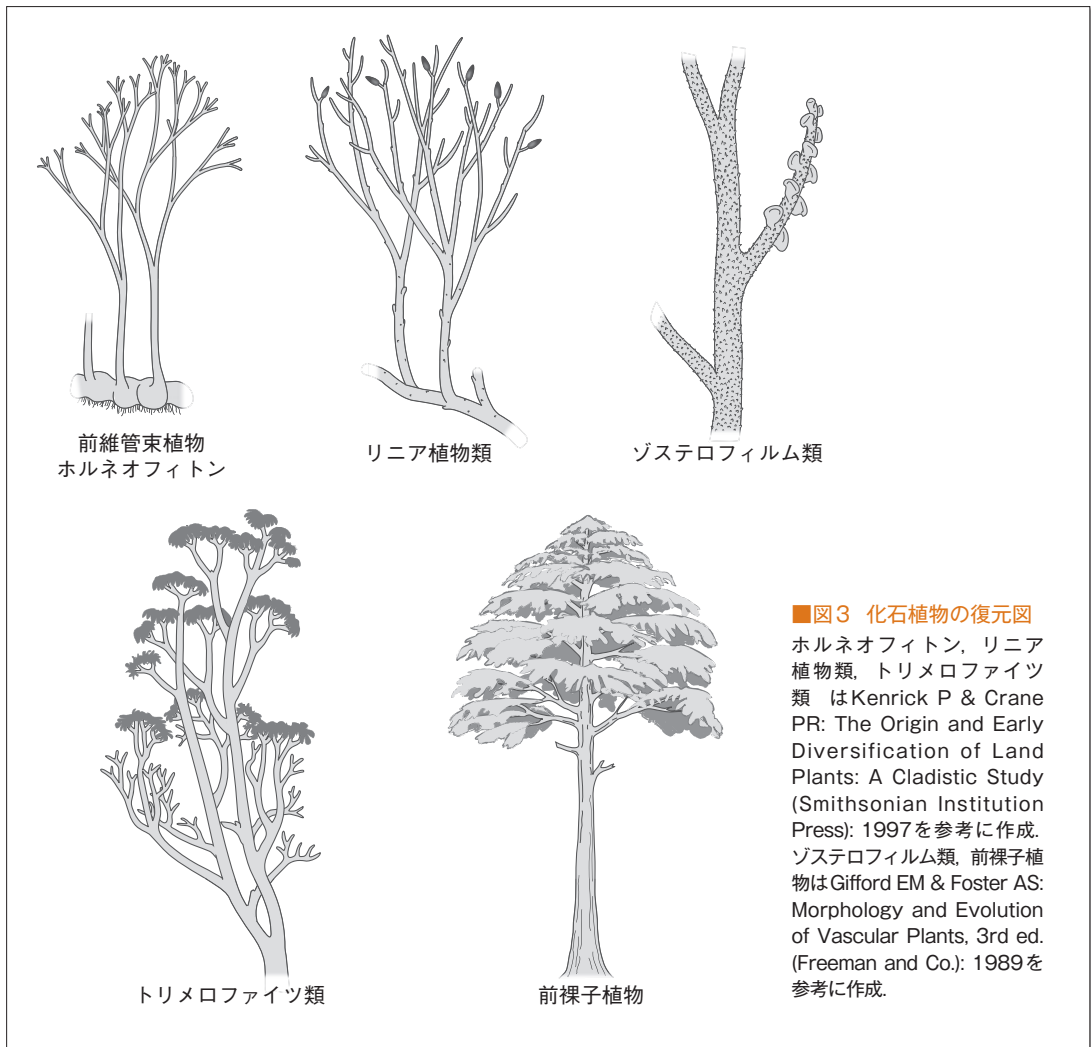
ところが、Coxら(2014)⁷⁾はQiuら(2006)の解析は同義置換の組成バイアスによって生じたアーティファクトである可能性を指摘し、そのバイアスを補正した結果得られた系統樹は、タイ類、セン類、ツノゴケ類が単系統になるという葉緑体ゲノム比較から推定された結果⁸⁾を支持した。さらに、トランスクリプトームデータ^{*6}から推定した約700遺伝子配列を様々な手法で解析したところ、タイ類が陸上植物の基部に位置する系統関係は支持されず、セン類とタイ類が姉妹関係にある(セン類-タイ類)と推定された³⁾。解析方法によって、陸上植物の基部で分岐する分類群は異なり、セン類-タイ類、ツノゴケ類、あるいは、現生コケ植物3群をすべて含む単系統群になる場合があった。しかし、コケ植物が側系統となりタイ類が基部で分岐する系統樹は得られなかった。このように、コケ植物が陸上植物の最基部で分岐したことは確実そうであるが、コケ植物3群の関係や維管束植物とコケ植物との関係を明らかにするには、さらなるゲノム情報の蓄積と解析方法の検討が必要である。

陸上植物の共通祖先

陸上植物の共通祖先はどのような形態をしていたのだろうか？先述したタイ類の一部に類似した孢子化石の発見に加え、アパラチア盆地のオルドビス紀後期～シルル紀前期(約4億5千万～4億2千万年前)の地層からタイ類の葉状体^{*7}に似た化石が発見された⁹⁾。これらのことから、初期陸上植物の配偶体は現生タイ類のような形態をしていたのではないかと考えられてきた。しかし、孢子の類似だけから孢子体形態を推定することには無理があるし、葉状体はツノゴケ類、藻類、そして地衣類も形成するので、本当にタイ類の化石かは不明である。

このように陸上植物が初期分化したと推定される年代からは明確にコケ植物だと断定できる化石が産出していない。一方、シルル紀後期(約4億2千万年前)以降、ともに二又分枝する配偶体と孢子体を形成

* 7
葉状体：莖葉を形成しない扁平な体制。内部構造は単純なものとゼニゴケのように複雑なものがある。



する化石種が世界中から多数報告されている(図3)。これらの化石植物は、水を輸送する通導組織に二次肥厚*⁸が見られない前維管束植物、二次肥厚が見られればほぼ均等な二又分枝をし、茎の先端に孢子嚢を形成するリニア植物類、二又分枝の茎に主従ができたトリメロファイツ類、表面に小さな突起を付け孢子嚢を茎の横に側生するゴステロフィルム類の4群に分類される。コケ植物の孢子体は分枝せず1孢子体に頂生する1つの孢子嚢しか形成しない。その群も側系統群である可能性がある。一方、これらの化石植物は孢子体が二又分枝し、その先端に孢子嚢を形成するので、1孢子体あたり多数の孢子嚢を形成し繁殖に有

* 8

二次肥厚：細胞壁に二次的にセルロースなどが沈着し特有の紋様ができ強度が増す。

利である。コケ植物以外の陸上植物はすべて複数の孢子嚢を形成するので多孢子嚢植物と呼ばれる。そして、二又分枝しない現生コケ植物よりも体制が複雑なので、コケ植物が分岐したあとに進化したのだろうと考えられてきた(図1)。

ところが近年、クロマチン修飾因子であるポリコム抑制複合体2の遺伝子機能を欠失すると、コケ植物セン類ヒメツリガネゴケ孢子体が枝分かれすることがわかり¹⁰⁾、コケ植物孢子体も枝分かれできることがわかってきた。このことから、陸上植物の共通祖先は前維管束植物のような分枝形態をしていたが、現生コケ植物へと進化する段階で退化し、分枝しない構造となったという退化仮説も考えられる。こう考えると、二又分枝の化石が産出する時代にコケ植物の化石がほとんど産出しないこともうまく説明できる。ただ、この仮説は、コケ植物の3群が側系統群であるとすると、3回独立に孢子体が退化しなければならぬことになり、そのような可能性が低いことが問題だった。ところが、先述したように現生コケ植物の3群が単系統の可能性もあり、そうだとすると、コケ植物の共通祖先で1回だけ退化が起こればよいので十分ありうる仮説となる。今後のより精度の高い系統解析が期待される。

このように、陸上植物の共通祖先形態は未解明であり、今後、現生基部陸上植物の系統を明らかにするとともに、現生陸上植物全体に共通するような発生様式や形態を明らかにし、共通祖先が持っていたであろう発生システムや形態を推定するアプローチが有効だろう。



維管束植物

維管束植物は二次肥厚する通導組織である道管や仮導管を持つ植物群であり、コケ植物と前維管束植物以外のすべての陸上植物が属する(図1)。コケ植物セン類は道束と呼ばれる通導組織を形成するが、二次肥厚しないため、維管束植物の通導組織とは相似器官^{*9)}であろうと推定されてきた。ところが、道管と道束は同じ転写因子によって形成制御されていることがわかり¹¹⁾、両者は部分的に相同であることがわかった。二次肥厚する通導組織の進化は、水輸送の効率化と、支持組

* 9
相似器官：形状や機能が互いに似ているが、進化的な起源が異なる器官。進化的な起源が同じものは相同器官と呼ぶ。

織として強度を高め、維管束植物の巨大化に寄与したと考えられている。維管束植物で種子を作らないものはひとまとめにシダ植物と呼ばれてきたが、古生物学的研究から、トリメロファイツ類の子孫であるシダ類とゾステロフィルム類の子孫である小葉類しょうようの2つの群に分かれることがわかってきた(図1, 3)。遺伝子系統樹もこの結果を支持している。

小葉類(図1, 2)は石炭紀には高さ35m、太さ2mにもなる種が森林を形成し、それらの遺骸が石炭として今日利用されている。現生種はすべて草本で、ヒカゲノカズラ類、イワヒバ類、ミズニラ類を含み、それぞれの群ならびに、小葉類全体は単系統である。小葉類は葉に伸びる維管束が茎の維管束から分かれるときに葉隙ようげき*10ができないが、他の維管束植物では葉隙ができる。前者の様式で形成される葉を小葉、後者を大葉だいようと呼び、シダ類と種子植物は大葉を形成する。そのため、シダ類と種子植物をあわせて大葉植物と呼ぶ(図1)。しかし、シダ類と種子植物の葉隙は平行的に進化したことがわかってきたので大葉の存在をもってこれらの分類群をまとめるのは妥当ではない。

シダ類は単系統で、マツバラン類、ハナヤスリ類、リュウビンタイ類、トクサ類、薄囊シダ類の5群を含み、それぞれ単系統群である(図1, 2)。マツバラン類とハナヤスリ類は形態形質に類似点がほとんどないが遺伝子情報から姉妹群であることが明らかになった。しかし、それ以外の系統関係は核ゲノム遺伝子を約500個用いても、解析方法によって異なっており³⁾、今後、解析する分類群の数を増やすことが解決方法だろうと目されている。シダ類の5群はそれぞれ形態が大きく異なっており、共通祖先であるトリメロファイツ類から、それぞれ独自の発生様式を進化させた可能性がある。

* 10
葉隙：維管束の分枝点の上側に形成される維管束の間隙。



木質植物

トリメロファイツ類はシダ類の祖先とともに、前裸子植物(図1, 3)へと進化したものを含んでいると考えられている。前裸子植物は化石のみから知られ、茎の内部に維管束形成層と呼ばれる幹細胞を含む組織が形成され、そこから継続的に細胞を作り出して二次成長し硬い木部を形成し「木」となる。しかし、種子を作らず、他の種子を作らない

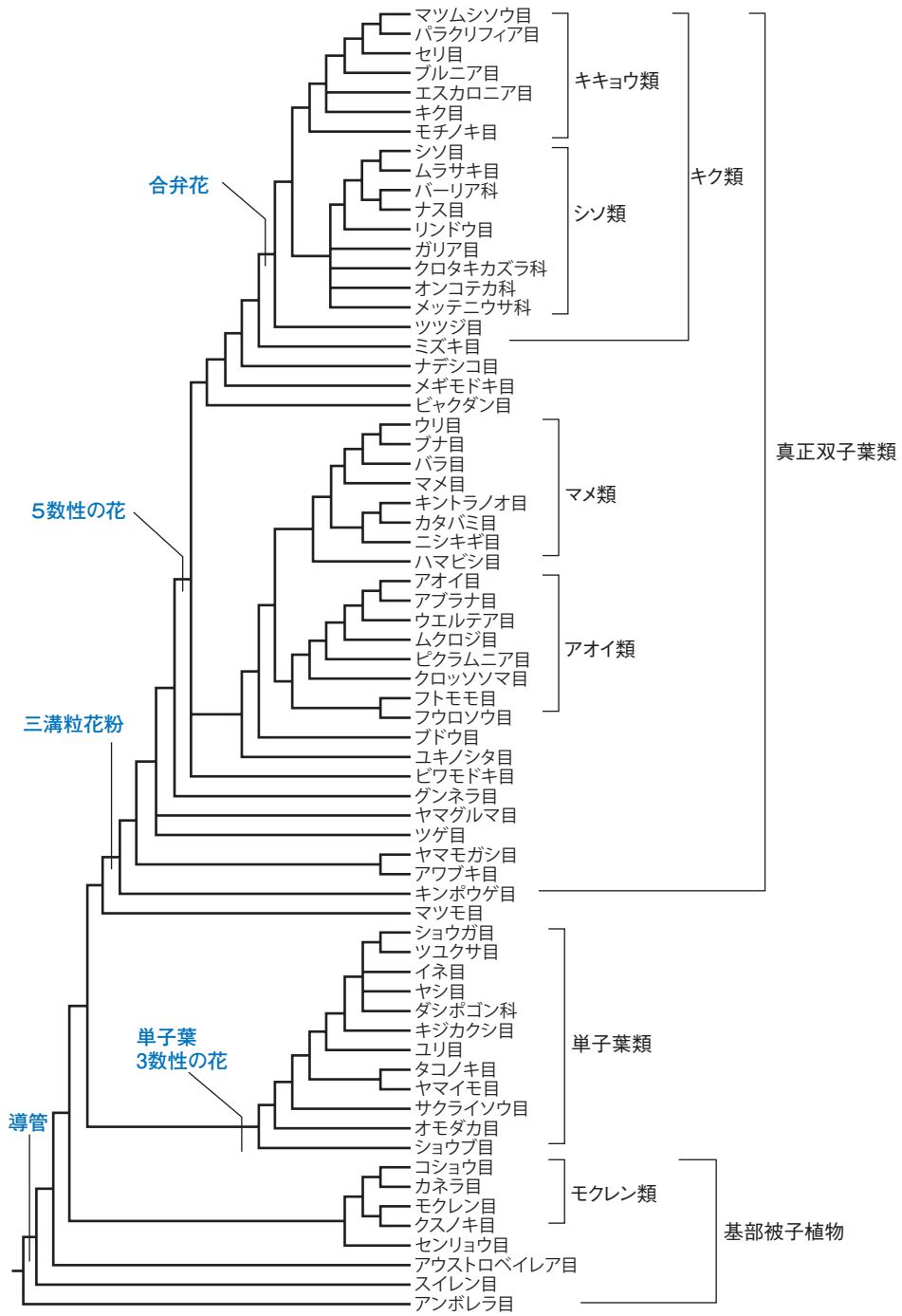
植物のように孢子で繁殖する。小葉類も「木」になったが柔組織が硬化したもので発生過程が異なっている。また、シダ類の中のヘゴのような木性シダ類は茎が二次成長せず、細い茎の周りを不定根が被って強度を生み出している。維管束形成層の幹細胞によって茎が二次成長する植物を木質植物と呼ぶ(図1)。この幹細胞系の進化は陸上植物進化の重要なイベントであるが、まだ遺伝子系の進化は明らかになっていない。

前裸子植物の中に大型の雌孢子と小型の雄孢子を形成する異型孢子性の種類が進化し、配偶体に雌雄の区別がある種子植物へと進化したと考えられている。種子は孢子を包む組織である孢子囊の外側を珠皮が被うことで進化した。珠皮の起源はいまだに謎である。珠皮形成の遺伝子系の研究が長らく行われているが、その進化過程はまだわかっていない。前裸子植物から最初に進化したのは1枚の珠皮が孢子囊を被う裸子植物(図1, 2)である。裸子植物のほとんどは絶滅し、現生しているのは針葉樹類、グネツム類、イチョウ、ソテツ類の4群である。化石裸子植物は形態的多様性に富んでおり、側系統群であると考えられている。現生裸子植物も従来は側系統だと思われてきたが、単系統群であることがいろいろな解析から支持されている^{3), 12), 13)}。針葉樹類とグネツム類は単系統群、イチョウとソテツ類は姉妹群である可能性が高い³⁾。針葉樹類とグネツム類は、グネツム類が針葉樹類全体と姉妹群になる可能性と、グネツム類が針葉樹類の中に含まれマツ科と姉妹群になる可能性が議論されており、どちらが正しいか未解決である。



被子植物

現生陸上植物の中で最も多様なのが被子植物である(図4, 5)。孢子囊を被う珠皮を2枚形成し、孢子囊と珠皮を併せた器官である胚珠が心皮で被われている。どんな遺伝子系の進化によって珠皮と心皮が進化したかは、まだよくわかっていない。心皮の進化によって胚珠を乾燥から守りやすくなり、花粉管受精の進化によって乾燥した状況でも受精が可能となった。針葉樹類とグネツム類でも花粉管受精が平行進化している。さらに、心皮は成熟して果実となり、動物によって媒介



■ 図4 現生被子植物の推定系統関係の現状

The Angiosperm phylogeny group (2009)¹⁵⁾の系統樹にその後の知見を加えて改変した。



■図5 被子植物の代表的な目の花

される種子散布に大きく貢献している。また、被子植物は同じシュート*11上に雌雄の生殖器官(雌蕊と雄蕊)がコンパクトに配列した「花」を形成し、雄蕊と雌蕊の外側に花被を形成することで、花粉媒介昆虫の誘因機構を昆虫との共進化で多様化させた。

被子植物の系統関係については、これまで葉緑体ゲノム上の遺伝子、核遺伝子を用いた系統推定が行われており、現状においてはほぼ一致した推定がされている(図4)。ただ、それぞれの目や複数の目を結び付けるような共有派生形質がほとんど見つからない。

* 11

シュート：植物体の茎とそれに付いた葉を併せた部分。



まとめ

陸上植物の系統関係は分子系統学、とりわけ、近年のゲノム情報の蓄積によって多くの部分が明らかになってきたが、まだはっきりしない部分も多い。集団内に遺伝子多型があり、遺伝子の分岐はしばしば種分化よりも古い。そのため、遺伝子系統樹と種系統樹は必ずしも一致せず、特に、短時間に種分化が起きた場合には、遺伝子によって推定される系統関係が異なることが知られている。そのような問題を解決するために、より多くの遺伝子の配列決定を行い、それらをつないで巨大な結合遺伝子データセットを作り、それを用いて系統解析することが行われてきた。しかし、近年、このような解析方法だと、高い統計的支持が得られた場合でも、より多くの遺伝子配列情報を用いたり、解析方法を変えることで結果が変わる場合があることがわかってきた¹⁴⁾。また、解析に用いる種の選び方によって推定結果が変わることも知られている。今後、偏りを少なく、より多くの種のゲノム情報が集積するとともに、系統解析方法の改良が期待される。陸上植物において、被子植物のゲノムデータはかなり蓄積しつつあるが、陸上植物の大部分の系統を占める(図1)、それ以外の植物のゲノム情報は代表的な群の一部でしか得られておらず、今後、これらの植物の解析が必要である。さらに、全遺伝子配列を用いても真の系統関係が推定できたという保証はないので、これら遺伝子系統樹の改良に加え、推定された系統関係が形態や化石記録など、他の情報と整合性があるかを検討することも必要である。

謝辞

本稿をまとめるにあたって鳥羽大陽博士と福島健児博士にコメントをいただいたので感謝する。

文献

- 1) Kenrick P & Crane PR: Nature (1997) 389: 33-39
- 2) Gensel PG: Annu Rev Ecol Evol S (2008) 39: 459-477
- 3) Wickett NJ, et al: Proc Natl Acad Sci USA (2014) 111: E4859-4868
- 4) Renzaglia KS, et al: The Byrologist (2007) 110: 179-213
- 5) Wellman CH, et al: Nature (2003) 425: 282-285
- 6) Qiu YL, et al: Proc Natl Acad Sci USA (2006) 103: 15511-15516
- 7) Cox CJ, et al: Syst Biol (2014) 63: 272-279
- 8) Nishiyama T, et al: Mol Biol Evol (2004) 21: 1813-1819
- 9) Tomescu AMF, et al: Palaeogeogr Palaeocl (2009) 283: 46-59
- 10) Okano Y, et al: Proc Natl Acad Sci USA (2009) 106: 16321-16326
- 11) Xu B, et al: Science (2014) 343: 1505-1508
- 12) Hasebe M, et al: Bot Mag Tokyo (1992) 195: 673-679
- 13) Ruhfel BR, et al: BMC Evol Biol (2014) 14: 23
- 14) Mirarab S, et al: Bioinformatics (2014) 30: 541-548
- 15) The Angiosperm Phylogeny Group: Bot J Linn Soc (2009) 161: 105-121



PROFILE

長谷部光泰 Mitsuyasu Hasebe

- 基礎生物学研究所／総合研究大学院大学 生命科学 基礎生物学 教授
- E-mail : mhasebe@nibb.ac.jp

1991年東京大学大学院理学系研究科中退。東京大学理学部附属植物園助手、学振海外特別研究員（米国パーデュー大学）、岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所助教授を経て2000年より教授。複合適応形質進化や植物の幹細胞化の研究とともに、発生学と形態学と進化学の問題点を包含した植物図鑑作りを模索している (<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog>)。