

## 分子データからみた陸上植物の系統

### 13.1 系統関係の推定

現在、地球上には30万種の陸上植物が生育していると推定されている。これらの生物がどのように進化してきたかを研究する第一歩として、現生生物の系統関係を推定するという作業が必要となる。いわば、生物学における地図作りである。高校などで用いられている生物の教科書では教えやすさという観点から特定の仮説に基づいた系統樹が1つだけ採用されているため、陸上植物の系統関係はすでに明らかになっているものだ、という錯覚に陥りやすい。しかし、現実には、研究者間でコンセンサスのえられている系統関係は意外と少ないのである。たとえば、陸上植物を構成する大きな4つのグループである、被子植物、裸子植物、シダ植物、コケ植物相互の系統関係ですら、はっきりとはわかってはいないのである。本文でもふれるように、現生のコケ植物からシダ植物が進化してきたということを我々は常識のように考えているけれども、このことすら怪しいのである。

### 13.2 分子系統学とは

従来、系統関係の推定は表現型レベルの形質、すなわち、形態的、生理的、発生学的、生態学的あるいは二次代謝産物のような化学成分を用いて行われてきた。しかし、近年ではこれに加えてタンパク質のアミノ酸配列、核酸の塩基配列情報を用いて系統関係を推定する分子系統学的な研究が分子生物学の発展とあいまって広く普及してきた。系統推定は、これまで曖昧さを取

り去ることができなかった。しかし、分子系統学はこの状況を一変させてしまった。では、アミノ酸、核酸レベルの形質は表現型レベルの形質とどのように違うのであろうか。

まず、第1にアミノ酸、核酸レベルの形質は形質変化のパターンが規則的でモデル化しやすいため定量的、統計的解析がしやすいということがある。したがって、分子系統学的手法で構築された系統樹には統計的な信頼限界が示されており、どのくらいの精度の推定かがわかるようになっている。また、この利点を生かしていくつかの系統樹構築法が提案されている。これまでの系統学では、推定した系統樹の信頼性について判断することは非常に難しかった。Aという形態形質で推定した系統樹とBという形質で推定した系統樹で結果が異なったときは他の形質を調べてみて多数決で決めるとか、形質に軽重をつけるなどの手段がとられてきたが、しばしば困難をともなった。しかし、アミノ酸や核酸レベルの形質を用いれば、異なったデータからえられた結果が異なった場合でも、それぞれの系統樹がどれだけの信頼性をもっているかを数字で判断でき、統計学的信頼限界を知ることができるのである。

第2に形質の情報量が多いことがあげられる。たとえば、1 kbの塩基配列を決めれば1000の形質情報がえられる(比較している分類群間で塩基配列の変化がない部分もあるので実際には有効な情報はもっと減ってしまうのが普通である)。しかも、通常はそれぞれの形質が独立である(他の形質に影響を受けない)。系統樹は推定されるものであるからデータの数が増えれば増えるほど信頼性は高くなる。しかし、とりわけ植物のように比較できる形態形質が限られている生物では、独立な形態形質を100個探して研究することは現実的には不可能である。

第3としてはすべての生物を通して系統関係の推定が可能であるということである。タンパク質、核酸を構成しているアミノ酸やヌクレオチドはすべての生物で共通である。たとえば、外部形態で植物と動物を比較することは不可能であるが、酵素のDNAの塩基配列なら簡単に比較できる。形態学が系統推定に無力だとは思わないし、形態形質の進化は実際の形態を観察しなければわからない。しかし、系統関係を推定することに関しては分子データを用いる方がずっと簡単なのである。形態データと分子データのどちらが系

統推定に関してすぐれているかはこの10年間にさまざまな形で議論されてきたが(Patterson, 1987),「系統関係を知りたいければ必ず分子データも使え」,これが今の常識である。

日本語で書かれた書物で分子系統学の威力を我々に最も印象深く紹介してくれたのは統計数理研究所の長谷川政美氏が書かれた『DNAからみた人類の起源と進化』であろう。また,植物分子系統学に関するいくつかの総説も書かれているので(村上, 1992),是非参照していただきたい。本章では陸上植物の系統関係に分子データがどのように関与してきているかについてまとめてみる。しかし,注意が必要なのはこの分野がまだ研究途上であることである。数年後にはまったく違う結論が導かれているかもしれない。これはデータの量に精度を依存する系統学の宿命である。

### 13.3 陸上植物の系統

陸上植物の系統関係については1900年代になってさまざまな形態学的観察,古生物学的研究によって大まかな道筋はわかってきた。とりわけ,1980年代以降分岐分類学の普及による系統推定理論の確立,コンピューターによる系統樹構築法の簡便化と精度の向上によって陸上植物の系統推定に関する研究が活性化してきた。1985年以降この分野でも分子系統学的技術が導入されてきた。しかし,まだ解決できていない点も多い。以下いくつかの問題点を検討していってみよう。

#### (1)被子植物は単系統か

植物は3つのゲノムをもっている。核,ミトコンドリア,葉緑体である。植物分子系統学でよく用いられるのは葉緑体DNAである。これは葉緑体DNAが単離,解析がしやすかったことによっており,今後,核,ミトコンドリアを用いた研究も徐々に発表されてくることであろう。

葉緑体DNAは環状の平均して150 kb程度の分子である。タバコ,イネ,ゼニゴケについて日本のグループの研究によって全塩基配列が決定されている。これらの研究から陸上植物の葉緑体DNA構造,遺伝子構成が高度に保

存されていることがわかってきた。

被子植物の花は多様性に富んでいる。心皮の形,花被の有無などの形質によってその起源と系統についてさまざまな説が提唱されてきた。そしてかならずいつの時代にも被子植物は単系統群ではなく裸子植物のいくつかの群から平行的に生じた多系統群であろうという説が提唱された。もちろん被子植物にはいくつかの共有派生形質がある。導管をもつ,胚珠が心皮におおわれている,網状脈の葉をもつ,珠皮が2枚ある等である。多系統論者はこれらの形質が平行進化によって引き起こされたと考えている。このことをみてもある形質が平行進化によって引き起こされたのか,相同なのかを判断するのがいかに困難かがわかる。

近年,分子系統学のデータから有用な情報がえられている。リボソームRNA(Zimmer et al., 1989; 堀, 1989),リブローズ2リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ遺伝子(*rbcL*; 小藤・長谷部, 1992)の塩基配列データから系統樹を構築してみるとどの結果も現生被子植物の単系統性を強く支持し,現生裸子植物の直接の祖先から現生被子植物が多系統的に生じた可能性はほとんどないことがはっきりした。

#### (2)被子植物の系統

被子植物は現在地球上で最も分化した分類群であり,形態的にも多様化しているため,その系統関係の解明に多くの研究者が取り組んでいる。被子植物の種間,近縁な属間の系統関係については葉緑体DNAの制限酵素切断断片長多型(以下,制限酵素多型と略す)を用いて多くの問題が解決されてきた。ここではカエデ属での例をあげてみよう。カエデといわれて最初にイメージするのはイロハモミジの仲間がもつ掌状に切れ込みがはいった葉であろう。しかし,カエデ属のなかにはほとんど切れ込みがはいらない単葉をもつグループもある。日本では沖縄県にクスノハカエデが分布している。クスノハカエデは名のとおりクスノキのような葉をしており,葉だけ見せられてカエデとわかる人は少ないであろう。また,イロハモミジの仲間が落葉性であるのに対して,単葉のカエデのグループは常緑のものが多い。ここで問題になったのが *Acer fabri* の仲間である。*A. fabri* は中国に分布し,常緑で単葉をも

つことから従来の研究者はクスノハカエデと単系統であろうと考えてきた。しかし、1967年に緒方は *A. fabri* の仲間はイロハモミジの仲間と同じように2対の鱗片をもつ冬芽をもつこと(クスノハカエデは瓦状に多数の鱗片をもつ)から、クスノハカエデより、イロハモミジに近縁なのではないかと主張した。葉の形質を重視するか、芽鱗の形質を重視するかの違いである。この問題は葉緑体DNAの制限酵素多型によって解決された。

結果を述べる前に制限酵素多型について説明しよう。制限酵素は特定の塩基配列を認識してDNAを切断する酵素である。たとえば *EcoRI* という酵素は GAATTC という配列をすべて切断する。葉緑体DNAを制限酵素で切断するといくつかの断片(制限酵素切断断片という)がえられる(図13.1)。しかし、突然変異が起こって、塩基配列に変化が起こると制限酵素で切断できなくなってしまう。*EcoRI* の場合、GAATTC という配列がたとえば GCATTC に変化するとその配列を切断できなくなってしまうので、えられる断片の本数と長さに変化する。もちろん逆に TAATTC という配列が GAATTC となれば新しい切断点ができることになる。分類群間で制限酵素切断断片の長さや本数を比較すれば、お互いの間でどれだけ塩基配列に変化が起きているか(塩基置換数という)が計算できる。この変化を元データとして系統樹の推定を行なう。

系統樹の推定方法には大きく分けて3つの方法がある(根井, 1990)。距離行列法, 節約法, 最尤法である。距離行列法はまず、すべての分類群間で塩

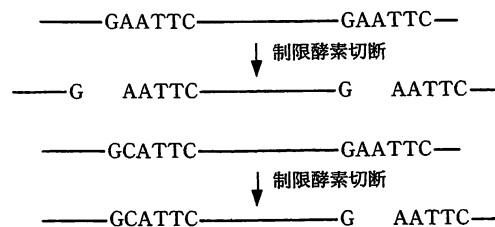


図13.1 制限酵素による切断。上側の図ではDNAが3本の断片に切断されているが、下図では制限酵素切断部位に突然変異が起きて(GAATTCの配列がGCATTCになっている)2本の断片のみがえられる。

基置換数を求め、特定のモデルのもとで補正する。これを遺伝的距離という。塩基置換が同じ場所で何回か起きていた場合には、実測値は過小評価になっている可能性があるのをそれを補正するのである。そして、その距離のお互いの関係を考慮して系統樹を構築する。節約法は平行進化や形質の逆転(1回変化したものがもう一度元に戻ることを最小にするように系統樹を構築する。最尤法はある確率モデルの元で最も確率が高くなるような系統樹を選択する。これら3つの方法のうちどれが優れているかについてはいくつかの研究例があるがまだ結論はでていない。今後の研究が期待される。しかし、どんなに理論的にしっかりした方法でもデータが少なくではお話にならない。したがって、データの量を増やすことも大切である。データの量が多ければ推定の精度は上がる。

さて、カエデの例にもどらう。制限酵素多型の結果は従来の見解ではなく緒方の見解、すなわち、*A. fabri* はイロハモミジに近縁であるという仮説を支持した。*A. fabri* はイロハモミジと8つの共有派生形質をもっていたが、クスノハカエデとはまったく派生形質を共有していなかったのである。現在産出される最古のカエデ属の化石はオガラバナの仲間である。オガラバナは落葉性で切れ込みのある葉をつけることから、カエデ属の進化の過程で葉の単葉化と常緑性が平行的に2回、イロハモミジとクスノハカエデの両系統で起こったと考えられる。

被子植物の科や属の系統関係の推定には特定の遺伝子の塩基配列を直接比較する方法が用いられる。制限酵素多型は近縁な種間では効果的に系統推定ができるのであるが、遠縁の分類群を比較すると変化が多すぎて断片を比較しただけでは何回突然変異が起きたのかを推定することができなくなってしまう。植物の系統推定によく用いられているのはリブローズ2リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼの大サブユニット遺伝子(*rbcL*)である。この酵素は光合成の暗反応のカルビン回路で二酸化炭素を固定する働きをしている。*rbcL* は、①植物の遺伝子のなかで最も多くの種類で塩基配列が決定されており他の種類と比較しやすい、②遺伝子の大きさが約1400塩基と比較的大きく多くの有用な情報を提供してくれる、③通常ゲノム当たり1遺伝子のみで、遺伝子族を形成しておらず、種間で遺伝子を比較するときと同じ遺伝子内の

相同でない遺伝子を比較してしまう心配がない等の利点をもっている。合衆国の Soltis ら (1990) はユキノシタ科 8 種の *rbcL* の塩基配列を決定し系統関係を推定した。その結果ユキノシタ科は少なくとも偽系統群であり、おそらくは多系統群であること、ウメバチソウ属と *Brexia* 属はユキノシタ科とは系統的に離れていることなどを推定した。その後、キュー植物園のチェイスらによって 500 種以上の被子植物で *rbcL* の塩基配列が決定され、被子植物の系統関係のおおまかな部分はわかってきた。しかし、被子植物は化石記録などから白亜紀のわずか 2, 3 千万年間に爆発的に分化したと考えられており、このように短期間に分化した分類群の系統関係をはっきりさせるにはまだまだデータ量がたりないようである。したがって、最も初めに分岐した被子植物が現生のどの被子植物の祖先だったのかはわかっていない。陸上植物の進化の歴史をみると、短期間に形態的に大きく異なった群に分かれたあと形をあまり変えず現在にいたっているものが多い。被子植物はジュラ、白亜紀がその時期にあたり、裸子植物は石炭紀、シダ植物はデボン紀がその時期にあたる。したがって被子植物に限らず門レベルの系統関係をはっきりさせるには相当のデータの蓄積が必要である。しかし、データを集めさえすれば系統関係がほぼ確実に推定できるというのは分子系統学の救いであろうか。

### (3) 単子葉と双子葉植物の分岐年代

分子系統学の大きな特徴の 1 つに分岐年代の推定ができる可能性があることがあげられる。遺伝子の塩基置換はほぼ時間に比例して起きていると考えれば、分類群間の塩基置換数を比較することにより、その分類群がいつごろ分化したかが計算できるのである。しかし、近年、分類群や比較する遺伝子によって進化速度が異なる例が観察されており、分岐年代が簡単に推定できるというわけではない。分類群間で進化速度が異なる場合の分岐年代の推定法 (長谷川, 1989) も考案されている。Martin ら (1989) はグリセロアルデヒド 3 リン酸脱水素酵素遺伝子の塩基配列比較から単子葉植物と双子葉植物は石炭紀 (3 億 2 千万年前) に分化したと推定した。上述したように化石のデータからは、両分類群はせいぜいジュラ紀後半 (2 億から 1.5 億年前) に分化したと考えられていたので研究者の興味を引いた。しかし、その後 Wolf ら

(1989) はこれまで塩基配列が決定されているいろいろな遺伝子を用いて分岐年代を推定したところ、両群の分岐年代はジュラ紀 (2 億年前) であり、化石データとほとんど矛盾しないという計算結果がでたと発表した。Wolf らは Martin らが用いたグリセロアルデヒド 3 リン酸脱水素酵素遺伝子は進化速度 (塩基座位当り、年当りの塩基置換数) が早かったために両群の分岐年代を過大評価してしまったのであろうと考察している。今後塩基配列の情報量が増え、理論的研究が進展するにしたがって正確な分岐年代の推定ができるようになるかもしれない。

### (4) 裸子植物は単系統か

裸子植物は被子植物のように胚珠が子房につつまれず、露出していることが特徴とされる植物群である。多くの化石種が知られており、現生種は大きく 4 つのグループに分けることができる。イチョウ、針葉樹類、ソテツ類、グネツム類である。今世紀初頭からの、形態学的観察、化石資料から裸子植物は単系統群ではなく、偽系統群\*ではないかという見解が多くの支持を集めた。これは、胚珠が子房に包まれないという形質は祖先形質で、裸子植物の単系統性を支持する根拠にはならないこと、各グループの形態が大きく異なっていることからである。また、1980 年代にはいり、分岐系統学とコンピューター技術を組合せて形態形質を解析した研究がいくつか発表されたが、どの結果も裸子植物の偽系統性を支持していた。図 13.2 に 1990 年に Loconte & Stevenson が発表した結果を示してある。また、この結果はグネツム類が被子植物と姉妹群\*2になっている。分岐系統学では最節約原理を用いて最も平行進化が少なくなるような系統樹を最節約系統樹として採用する。しかし、わずか 1, 2 の平行進化を仮定しただけでいろいろなトポロジーの系統樹が構築できたり、最節約系統樹がいくつもできたりするといった問題点が生じる。これは取り扱っている形質数が少ないことや、平行進化が

\*ある祖先から生まれた子孫を全部含む群 (単系統群) ではなく、1 つ以上の子孫が取り除かれている群。図 13.2 で裸子植物は偽系統群になっている。

\*2系統上最も近い分類群を指し、他のどんな分類群とも共有しない祖先種を両分類群が共有する。

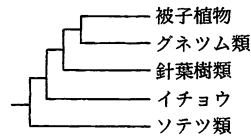


図 13.2 Loconte & Stevenson(1990)による形態データを分岐系統学的方法で解析し、推定した系統樹

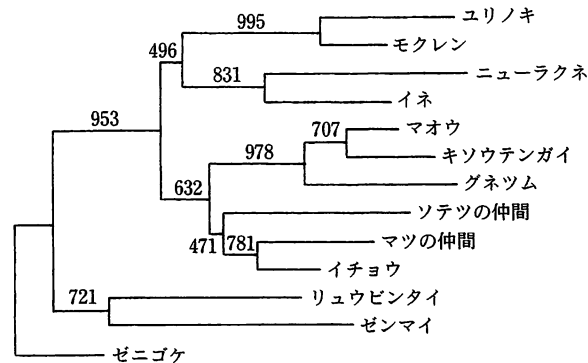


図 13.3 リプロース 2 リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ大サブユニット遺伝子のアミノ酸配列から近隣結合法によって求められた裸子植物の系統。各枝の分岐点の数字は 1000 回ブートストラップを行なったとき、何回その枝の単系統性が支持されたかを示す。

起きていることを示している。裸子植物の系統関係についても形態形質情報の不足などから統一した見解はえられていなかった。

我々のグループは *rbcL* 遺伝子の塩基配列を用いて裸子植物の系統関係を距離行列法の一つである近隣結合 (NJ) 法を用いて推定してみた (小藤・長谷部, 1992)。この際、陸上植物の *rbcL* の GC 含量 (遺伝子あるいはゲノムの塩基組成で G または C の占める割合) は 15% (ゼニゴケ) から 40% (ホウライシダ) まで変動し、系統推定においてこの影響がでる可能性があるため、DNA の塩基配列ではなく、翻訳されたアミノ酸配列データを解析に用いた。その結果が図 13.3 である。系統樹の統計的精度を検定する方法にブートストラップ法がある。この方法は、たとえば *rbcL* のアミノ酸配列の場合 444 個のアミノ酸を比較しているの、このなかから繰り返しを許して 444 個のアミ

ノ酸を選び直し、新しいデータ (ブートストラップサンプル) として系統樹を構成してみる。NJ 法で求めた系統樹の各枝に示された数字は 1000 回ブートストラップサンプルを作り、系統樹を構築したときに、何回、各枝の種の組合せが支持されたかということを示している。

この研究からグネツム類は単系統であることがはっきりした。ブートストラップの値は 90% をこえており、統計的にかなりの確率で単系統性が支持される。このことは形態データを分岐分類学的に解析した結果と一致している。グネツム類の 3 属は外部形態上は大きく異なっているが共通祖先に由来した子孫同志であることが分子データによっても支持されたことになる。ここで注意が必要なのは、グネツム類の 3 属の系統関係についてはアミノ酸配列からのデータは有用ではないということである。グネツム類内の 3 属間ではアミノ酸配列はあまり分化しておらず、系統推定には不十分である。そこで、我々は、グネツム類内の系統関係に限って DNA の塩基配列データを用いた。グネツム内ではさほど GC 含量の偏りがなかったので DNA の塩基配列データでも十分信頼性の高い推定ができた (小藤・長谷部, 1992)。その結果、この 3 属のなかでは最初にマオウが分岐し、キソウテンガイとグネツムは姉妹群になることがわかった。

一方、図 13.3 で裸子植物が単系統群となっていること、とりわけグネツム類が被子植物とは単系統とはならず、裸子植物のなかに含まれている点は分岐系統学的手法を用いた形態データからの結果と大きく異なっている。しかし、裸子植物の単系統性のブートストラップの値は約 60% とあまり高くない。したがって今後、さらにデータを増やし、再検討してみることも必要である。5 S リボソーム RNA の塩基配列から構築された系統樹 (Hori et al., 1985) も裸子植物の単系統性を支持している。また、裸子植物のなかの系統関係、すなわち、イチョウ、針葉樹類、グネツム類、ソテツ類の 4 つの大きな分類群間の系統関係については *rbcL*、5S リボソーム RNA のデータともに統計的に信頼性の高いことはいえなかった。また、分岐系統学的手法を用いた形態データからの結果もさまざまであり、今後さらなる塩基配列データの蓄積と解析が期待される。

(5) 薄囊シダ類の系統

狭義のシダ類は孢子囊の発生形式によって真囊シダ類と薄囊シダ類に分類される。しかし、真囊性は祖先形質であること、真囊シダ類に含まれるリュウビントイ類とハナヤスリ類は形態が大きく異なっていることから多くの研究者はシダ類を3つのグループに分類することが多い。

薄囊シダ類はシダ植物のなかで最も分化した群である。しかし、比較可能な外部形態が少ないこと、いろいろなグループで平行進化が起こっているらしく注目する形質によって推定される系統関係が異なってしまうことからその系統関係はよくわかっていない。

孢子囊の薄囊性とは1個の始原細胞から孢子囊が発生し、孢子囊壁が1層からなることである。この形質は派生形質であるため、薄囊シダ類は単系統であろうと考えられてきた。このことは、分子データからも支持されている。陸上植物の葉緑体DNAは遺伝子配列の保存性が高く、ほとんどの陸上植物で同じ遺伝子配列をしている。しかし、薄囊シダ類では葉緑体DNAの逆向き反復配列付近に、タバコなどの他の陸上植物と比べ遺伝子配列の変化があることがわかった。薄囊シダ類のなかで初めて遺伝子配列の変異が見つかったのはホウライシダ(ホウライシダ科)である。図13.4はタバコとホウライシダの遺伝子配列を比較したものである。ホウライシダの系統で逆向き反復配列の伸長と2回の逆位が起こったのではないかと予想されている。その後、薄囊シダ類のヘゴ科、オシダ科、コバノイシカグマ科の種からもホウライシダと同じと推定される遺伝子配列が報告された。コケ植物、種子植物を外群と考えたとき、薄囊シダ類に観察されたホウライシダ型の遺伝子配列は共有派生形質と推定され、その単系統性を支持している。

ゼンマイの仲間の孢子囊壁は1細胞層からなるものの孢子囊と孢子囊柄が別の始原細胞から形成される点で他の薄囊シダ類と異なっている。何人かの研究者はこの孢子囊形成様式は真囊性から薄囊性への過渡的な段階にあるのではないかと考えた。最近、ゼンマイ類の葉緑体DNAの遺伝子配列はタバコなどと同じで、他の薄囊シダ類とは異なっていることがわかった。このことから、葉緑体DNAの遺伝子配列が調べられた薄囊シダ類のなかで、ゼンマイ類が最も古くに分化したのではないかと推定されている(長谷部, 1992)。

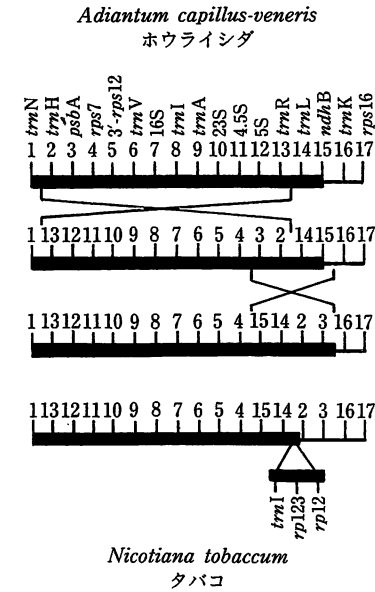


図13.4 タバコとホウライシダ葉緑体DNAの遺伝子配列の比較。逆向き反復配列周辺のみを示してある。太線は逆向き反復配列を示す。

薄囊シダ類の科の系統関係については上述したようによくわかっていない。今後の研究が期待される。

(6) ハナヤスリ科は原裸子植物の「生きた化石」か

ハナヤスリの仲間は真正中心柱をもつこと、維管束を形成し二次木部ができること、芽立ちがいわゆるワラビ巻きにならないこと、などの点でシダ植物とは異なり、種子植物に類似している。二次木部を形成するものの孢子で繁殖する化石植物に原裸子植物という分類群が知られている。これらの形質はまさしくハナヤスリの仲間と共通である。原裸子植物は種子植物の直接の祖先であると予想されており、ハナヤスリは原裸子植物の子孫、すなわち「生きた化石」ではないかと注目されていた。

rbcl 遺伝子のアミノ酸配列から構築された系統樹(図13.5)はこの仮説を支持しなかった(長谷部, 1992)。ナツノハナワラビ(ハナヤスリ科)が原裸子植物だとすれば、ナツノハナワラビと種子植物が単系統群となるはずである。しかし、最尤系統樹はハナヤスリ科のナツノハナワラビはゼンマイと単系統

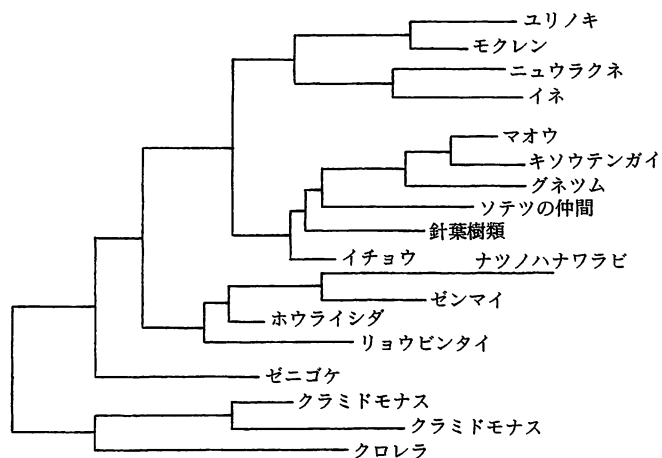


図 13.5 リブローズ 2リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ大サブユニット遺伝子のアミノ酸配列から最尤法で推定された陸上植物の系統樹。各枝の長さはアミノ酸残基の置換数に比例している。

であり、種子植物とは偽系統群関係になっている。最尤法の検定方法の1つとしてブートストラップ確率を求める方法がある。この方法はそれぞれのブートストラップサンプルについて最尤系統樹をもとめ、どのくらいの割合でどの系統関係が支持されるかを調べる。*rbcL* データで1000回のブートストラップサンプリングをした結果、ナツノハナワラビとゼンマイが単系統群となる確率は0.842であるが、ナツノハナワラビと種子植物が単系統群となる確率は0.032であった。したがって、*rbcL* の塩基配列データからはナツノハナワラビが原裸子植物の子孫であるという仮説は支持できない。よって、ハナヤスリ科で観察された原裸子植物と共通の形態形質は平行進化によって引き起こされたのではないかと予想される。どうして系統が離れた2つの分類群でこのような変化が起きたのであろうか。今後の課題である。

#### (7) 表形学的方法によって生じた間違い

形態形質から系統関係を推定する場合、明らかに表形学的方法よりも分岐系統学的方法の方が優れている。これまで、表形学的方法から推定された系統樹と分岐系統学的方法からの系統樹が異なった場合、分子データは分岐系

統学的方法からえられた結果を支持する場合がほとんどである。たとえば、キク科のなかで最も原始的なグループについては諸説紛々としていたが、分子データは分岐系統学的方法によるコウヤボウキの仲間がキク科のなかで最も初めに分岐したという系統関係を支持した(Jansen & Palmer, 1987)。キク科に属する種はコウヤボウキの仲間を除き、すべて葉緑体DNAに、特定の遺伝子配列をもっている。外群となる他の被子植物ではキク科にみられるような配列は存在していないので、この配列はコウヤボウキを除くキク科の単系統性を示す共有派生形質である。このキク科にみられる特異的な配列は、逆位によって祖先的な配列(タバコ等のもっている配列)から生じたと予想されている。葉緑体DNAの逆位はきわめて稀な現象であるとともに、同じ位置で逆位が起こるということは考えられないので、キク科の逆位が平行進化によって引き起こされた可能性は低いと考えられる。

シダ類の系統についても同じような例がある。真囊シダ類としてハナヤスリの仲間とリュウビンタイが知られている。研究者によっては両者をまとめて真囊シダ類とひとまとめのグループに分類することもあった。しかし、胞子嚢形成の真囊性は原始形質であり、系統関係の推定には意味のない形質である。このことは*rbcL*の結果からも支持された。最尤系統樹(図13.5)でナツノハナワラビ(ハナヤスリの仲間)とリュウビンタイは偽系統群となっている。また、ナツノハナワラビとリュウビンタイが単系統となるブートストラップ確率は0である。真囊性であるという形質を除けば、ハナヤスリの仲間とリュウビンタイは形態形質も大きく異なっているので現在ではそれぞれ別々の分類群とするのが妥当であろうと考えられている。

#### (8) 小葉類と大葉類の関係

植物の葉は大きく小葉と大葉に分けられる。前者は茎から分出して葉に入る維管束(葉跡)が分岐するとき茎の中心柱に欠損部を生じないような葉で、後者は茎の中心柱に欠損(葉隙)をつくるような葉である。小葉をもつ植物群は小葉類と呼ばれ、現生の分類群としては、クラマゴケ、ヒカゲノカズラ、ミズニラの仲間が属する。大葉類はシダ類、種子植物などである。デボン紀の化石記録から小葉類はゾステロフィルム(Stenotaphrum)の仲間、大葉類はトリメロフィト

ンの仲間の子孫であろうと推定されており、デボン紀後半には両者は既に分化していたと推定されていた。しかし、両分類群が分化していたことはわかっていても、その系統関係、たとえば、大葉類、小葉類はそれぞれ単系統なのか、ということとはよくわかっていない。

残念ながらこの問題については現在の分子データからはまだ統計的に十分な推定ができていない。さらにデータの蓄積が必要であろう。近年、DNA 合成酵素連鎖反応 (PCR 法) や塩基配列決定実験の自動化が著しく進行しているため今後の成果が期待される。

### (9) コケ植物とシダ植物の関係

最初の陸上植物がコケ植物だったのかシダ植物だったのかという議論は今世紀中頃に盛んに行なわれた。最古の陸上植物として知られるリニアの仲間が維管束をもち、現生のマツバラに類似していたこと、コケ植物の化石がリニア類より後の地層からしか見つかっていなかったことなどから、1966年にシュスターは緑藻から直接シダ植物が進化し、コケ植物はシダ植物から退化した、という新しい仮説を提唱した。

さらに、1980年代になって5SリボソームRNAの塩基配列データから Hori et al. (1985) はコケ植物とシダ植物が単系統群になるという結果をえ、シュスターの説を支持すると発表した(堀, 1989)。堀らのえた結果は従来の維管束植物が単系統になるという結果と異なっているが、だからといって彼らが考察したようにシュスターの説を支持する結果とはいえない。なぜなら、現生のコケ植物とシダ植物の系統関係を調べただけでは、現生のコケ植物と現生のシダ植物の系統関係がわかるだけで、現生種の祖先についての情報はえられないからである。堀らの結果が正しかったとしても、現生のシダ植物とコケ植物の分岐点に位置する種がシダ植物だったのか、コケ植物だったのか、あるいは両者とは異なった植物であったのかは系統樹だけからはわからないのである(長谷部, 1992)。したがって、現生種の分子系統学的解析から問題となるのは、コケ植物とシダ植物が単系統群なのか偽系統群なのかということである。5SリボソームRNAのデータからは両者は単系統群であったが、*rbcL*の塩基配列から求められた系統樹は両者が偽系統群関係にあり、

従来の見解通り、維管束植物が単系統になっている(図13.5)。しかし、両研究ともに、統計的に明らかに有意であるという結果はえられてはいない。今後さらに塩基配列情報が蓄積されることが期待される。

### (10) 陸上植物に最も近縁な藻類

前の章でふれたように陸上に初めて上がった植物がコケ植物に近いものだったのか、シダ植物に近いものだったのか、あるいはどちらも異なっていたものだったのか非常に興味深い問題である。では、さらに歴史を遡って、現生のどの藻類の祖先が初めて陸上へ上がったのであろうか、という疑問がわいてくる。表現型形質、分子データから藻類のなかでは緑藻植物が陸上植物に最も近縁であろうと考えられている。

陸上植物のイソロイシンとアラニンのトランスファー RNA 遺伝子にはイントロンが存在するが、緑藻植物には通常存在しないことが知られていた。Manhart & Palmer (1990) は、これらのイントロンはサヤゲモ属 *Coleochaete*、フラスコモ属 *Nitella*、アオミドロ属 *Spirogyra* には存在することを発見した。このことは陸上植物の直接の祖先はこれら3属の内のどれかである可能性がきわめて高いことを示している。

以上、陸上植物の系統に関するいろいろなトピックスを簡単に紹介してきた。しばらく前までは系統推定はきわめて困難であり、少量のデータ数であやふやな推定をせねばならない時代が続いていた。したがって、いかに精度よく系統推定を行なうかがこれまでの系統学の大きな課題であった。しかし、現在我々は分子系統学的手法を用いて、現生種の系統関係を統計的精度をもって推定しうる段階へ到達した。本論でふれた問題も今後10年程の間にすべて解決可能かもしれない。このような状況で、既に多くの系統学者は次のステップへと研究の幅を広げつつある。そのうちの1つは、推定された系統関係に基づいて進化のメカニズムを探っていくという段階である。たとえば、分子系統学的データから裸子植物と被子植物は石炭紀には既に分岐していたと推定された。では、どこでどこがどのように変化して裸子植物は裸子植物、被子植物は被子植物の進化の道筋をたどっていったのであろうか。どのよう



な遺伝的な変化，環境の変化による淘汰圧の変化などが起きたのであろうか。これらの問題点はこれまであやふやな系統推定に基づいて議論されてきたために混乱をきわめていた。

比較は正しい系統関係を明らかにしたうえで行なうべきものである。比較分子生物学も分子系統学者が注目している分野である。大腸菌，酵母，シロイヌナズナ，線虫などのモデル生物でえられた分子生物学的知見はすばらしい勢いで蓄積され，日々，我々に驚くべき生命のメカニズムを明らかにしてくれる。これらのメカニズムが他の生物でも同じように働いているのか，生物界の多様性は基本的なメカニズムがどう変わることによって導きだされているのかなど，この分野には生物進化の本質にかかわる興味深い問題が山積している。

(長谷部光泰)