

## 特集 ■ 生物の多様性と進化

## シダから花への進化

長谷部光泰

胡桃と銀杏は同じ木の実であるけれども味はいぶん違っている。胡桃は被子植物であり、銀杏は裸子植物である。山菜そばにのっている野菜はシダ植物のワラビやゼンマイの仲間であるが、ふつうの野菜とは異なった味わいである。これらの味の違いが生まれるには約3億年の歴史が必要であった、と聞かされたら驚きをおぼえる方が多いのではないだろうか。化石の記録によると、これら三つの植物群は約3億年前に分化し、その後独自の進化の道筋を歩んできたのだといわれている。われわれが現在目にする植物の多様性は、長い進化の歴史によって育まれてきたものである。

維管束植物は、陸上植物の中で、通導組織である維管束を分化させる分類群で、シダ・裸子・被子植物の三つの大きな分類群から構成されている。種子植物(被子植物と裸子植物を含む)のもつ複雑な生殖器官(花)は、現生のシダ植物にみられるような孢子葉から進化してきたと考えられている。

シダの孢子葉と被子植物の花では、一見したところあまりにも大きく異なっているように見えるが、注意深く観察することによって、その相同性を推定できる。図1に、いくつかの現生の陸上植物の雌性生殖器官の模式図を示した。減数分裂を経て半数体となった細胞は、種子植物では胚嚢細胞であり、シダ植物では孢子(雌雄に分化したシダ植物では大孢子)である。この両者が相同であるとすると、これらの細胞を包んでいる種子植物の珠心とシダ植物の孢子嚢は相同であろうと推定される。被子植物では珠心はさらに2枚の珠皮、心皮、花被、ガク片によって包まれるが、シダ植物では孢子嚢は孢子葉の上にむきだしか、包膜によって1重に覆われるだけである。

一方、化石種に目を向けてみると、最初の陸上

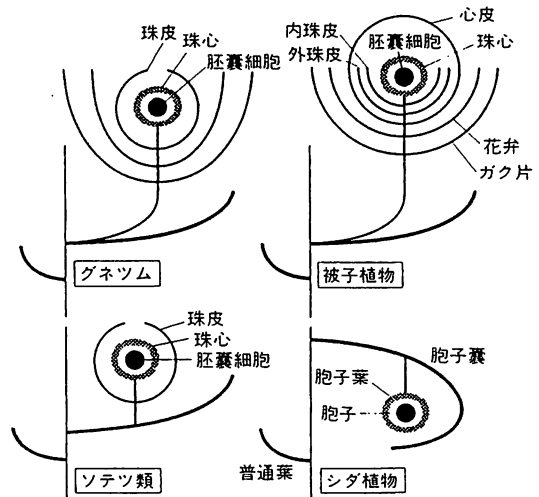


図1 代表的な現生維管束植物の雌性生殖器官の模式図。

植物であるリニアの仲間ではシダ植物のように孢子は孢子嚢によって覆われているだけであるが、古世代から中世代、そして現世へと下るにつれ、さまざまな状態で孢子嚢、珠心を包んだ植物へと多様化してきたことが知られている。陸上植物の生殖器官の進化は、孢子嚢を取り巻く皮層の進化といっても過言ではない。

このような皮層の進化は乾燥への適応であったと推定されている。実際の化石記録からも、陸上植物の多様化は乾燥した時代に関連しておこったことが指摘されている<sup>(1)</sup>。植物が陸上へ上がったシルル紀からデボン紀にかけての時代(およそ4億年前)、裸子植物が多様化し、現生のイチョウ、針葉樹類、ソテツ類が分化した石炭紀から二畳紀にかけての時代(およそ3億年前)、そして、被子植物が爆発的に多様化した白亜紀(およそ1億年前)はそれぞれ乾燥した時代であった。遺伝子の塩基配列を比較したデータからも、この三つの段階で短期間の間に現生種の大きな分化が起きた可能性があることが示されている。これらの時代に、乾燥により適応した(新しいタイプの皮層の)生殖器官をもった突然変異体が、乾燥に適応できなかった種の絶滅によって開いたニッチへと適応放散していったのであろう。

この仮説を証明するためには、さまざまなタイ

プの生殖器官がどのような類縁関係にあるのかを推定しなければならない。本当に乾燥に適応して皮層の枚数が増える方向へ進化してきたのであろうか。化石の産出された年代に着目して、古いものから新しいものへと進化していったと推定することは最も信頼性の高い方法であるが、いくつかの欠点もある。まず、化石記録はしばしば年代決定が困難な場合があることである。さらに、もっと本質的な問題点は、偶発的にしか化石が産出されないことである。ある種の化石が白亜紀以降から産出されないからといって、それ以前にその種が存在していなかったという証拠はないのである。したがって従来の形態学、古生物学的方法以外の方法で系統関係を推定し、結果を比較してみるということが必要となってくる。

最近、系統推定における有力な方法として注目されているのが分子系統学という分野である。以下、維管束植物の系統におけるいくつかのミッシングリンクのうち、これまでの研究成果に加え、分子系統学の成果によってより明快な解答が得られてきた真囊シダ類と薄囊シダ類の関係、裸子植物の一つネツム類の系統関係について説明しながら、分子系統学の概略を説明する。さらに形態学的データと分子系統学的データが異なった結果を示し、研究がホットに進められている問題点として裸子植物の単系統性についてふれる。

### 維管束植物の分子系統学

遺伝子の塩基配列やゲノム構成の違いから系統関係を推定する分子系統学的方法は、系統推定をするのに適した方法である<sup>(2)(3)</sup>。筆者らは葉緑体 DNA の遺伝子配列と、葉緑体 DNA 上に位置するリブ羅斯ニ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(*rbcL*)の塩基配列データとから現生維管束植物の系統関係を推定してきた。まず、遺伝子配列の情報から系統推定が行なわれた例として、シダ植物の真囊シダ類と薄囊シダ類の系統関係についてふれてみよう。

シダ類には、数細胞に由来する数層の細胞層からできた孢子囊をもつ真囊シダ類と、1細胞由来

で通常1細胞層だけの薄囊シダ類がある。リニヤなど原始的シダ植物や種子植物は原則的に数細胞層の皮層の孢子囊や珠心をもつので真囊性である。このように、維管束植物の中で唯一単純化した孢子囊壁をもつ薄囊シダ類は共通の祖先から由来する単系統群であろうと推定されていたが、葉緑体 DNA の遺伝子配列情報からもこのことが支持された。

葉緑体 DNA は約 150 Kb からなる環状分子で、光合成や葉緑体 DNA の複製、転写にかかわる約 120 個の遺伝子から構成されている。その遺伝子配列はよく保存されており、陸上植物を通じてほとんど変化がない。このようによく保存された領域にみられる変異は、共通の変異を共有する分類群はその変異が起こった祖先種の子孫である、すなわち、単系統群である可能性が高いということになり、系統推定において有用な情報になる。

筆者らはハウライシダ葉緑体の遺伝子配列を詳細に調べた結果、タバコなど他の陸上植物とは異なる遺伝子配列をしていることをみつけた<sup>(4)</sup>。さらに、薄囊シダ類の系統的に離れていると推定される分類群間でハウライシダ型の遺伝子配列が保存されていることが STEIN らとの共同研究<sup>(5)</sup>によってわかり、薄囊シダ類は単系統群であることがはっきりした(図 2)。

ところが、薄囊シダ類に分類されるゼンマイ属だけは、ハウライシダ型ではなくタバコ型の遺伝子配列をもっている。このことは、薄囊シダ類が分化するより前にゼンマイ属が分化していたことを意味しており、たいへん興味深い。ゼンマイ属は孢子囊を形成する細胞の回りの細胞が孢子囊の短い柄やその付近の形成に関わることがあり、他の薄囊シダ類とは異なっている。また、薄囊シダ類より大きな孢子囊をつけるなど原始的な形質を残している。今後、ゼンマイ属と真囊シダ類の関係について、より詳細な研究が必要であろう。

葉緑体 DNA の遺伝子配列の変異は系統推定に有用であるが、逆に変異のない分類群では系統情報をもたないという欠点をもっている。種子植物内では遺伝子配列はおおむね保存されており、大きな分類群の系統関係を推定するための情報は得

られない。そのような場合には特定の遺伝子の塩基配列情報の比較が有用なデータとなる。この例として、グネツム類の系統関係を *rbcL* 遺伝子の塩基配列から推定した研究を紹介する。

多くの遺伝子の中からなぜ、*rbcL* 遺伝子を選んだかを説明しよう。これまでリボソーム RNA の塩基配列データから陸上植物の系統推定が試みられ、多くの有益な情報を提供してきたが<sup>(6)(7)</sup>、決定された塩基配列の長さが短く、統計的に有意な結果が得られていなかった。また、現生の分類群の一部だけを取り上げたため、考察があいまいになっていた。

一方、*rbcL* はアミノ酸 478 残基からなる大きなタンパク質をコードしている遺伝子であり、系統推定に有用な情報を提供してくれる可能性が高い。また進化速度(年当たりの塩基置換率)が大分類群の系統関係を推定するのに適しているなどの点で、維管束植物の系統関係を推定するのに適した遺伝子であろうと考えられている。

筆者らは *rbcL* の一部(約 444 アミノ酸残基)を PCR(DNA 合成酵素連鎖反応)法で増幅し、塩基配列を決定し、推定されるアミノ酸配列を用いて系統関係を推定した。塩基配列データではなく、アミノ酸配列データを用いたのは、陸上植物内で塩基の GC 含量が 15% から 45% とかなり変動していること、取り扱う分類群が長いタイムスケールの間に分化したものなので、同義置換(アミノ酸配列に変化を与えないような塩基の突然変異で、アミノ酸配列に変化を与える非同義置換より頻度が高くおこる)はほぼ飽和し、多くの平行進化がおこっており、ともに系統推定にバイアスを与える可能性があったためである。また、解析には、系統間における進化速度の変動の影響を受けにくい近隣結合法を用いた(図 3)<sup>(8)</sup>。

グネツム類はグネツム、ウェルウィッチア、マオウの 3 属から構成されているが、それぞれの花、栄養器官の外見上の違いから、系統的に離れた分類群のよせ集めではないかと考えられていた時期もあった。特異な例ではあるが、グネツム類の各属から独立に被子植物が進化したという説まであったくらいである。しかし、近年の詳細な形態形

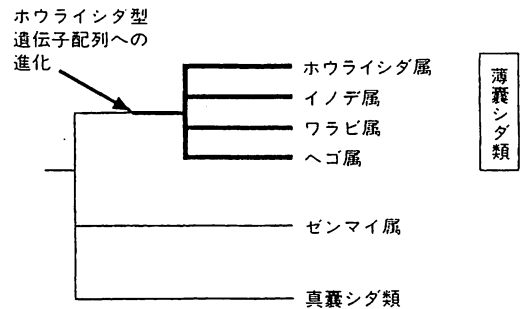


図2 葉緑体 DNA の塩基配列から推定されたシダ類の系統。

質の比較からは、そのような見解は否定され、特異な導管をもつこと、基本的に似た体制の花構造をもつこと(図 1)、十字対性の葉序、明確な外衣をもった成長点をもつことなどから、その単系統性が支持されており、*rbcL* のデータもこの結果を支持した。

### 裸子植物は単系統か

シダ類、グネツム類についての分子系統学による結果は、形態学、古生物学のデータを支持するものであった。しかし、分子系統学からの結果が従来の見解と異なり、新たな問題点を提起する場合も多い。その一例として、裸子植物の単系統性についてふれてみる。

現生の裸子植物は、グネツム類のほかにイチョウ、針葉樹類、ソテツ類の合計四つの大きなグループから構成されている。裸子植物の系統は被子植物の起源と合わせて多くの研究がなされてきたが、いまだ結論のでていない問題である。裸子植物は、被子植物のように胚珠が心皮で包まれておらずむきだしであること、化石裸子植物として知られるシダ種子類がシダ様の葉に(胞子ではなく)種子をつけること、ソテツ類とイチョウはシダ植物のように精子を形成することなどから、シダ植物と被子植物を結びつける過渡的な分類群であろうと考えられてきた。そして、裸子植物をひとまとめに特徴づけるような派生形質がないことから、単系統群ではなく偽系統群ではないかと推定されてきた。

派生形質の欠如に加え、これら 4 群が形態的に

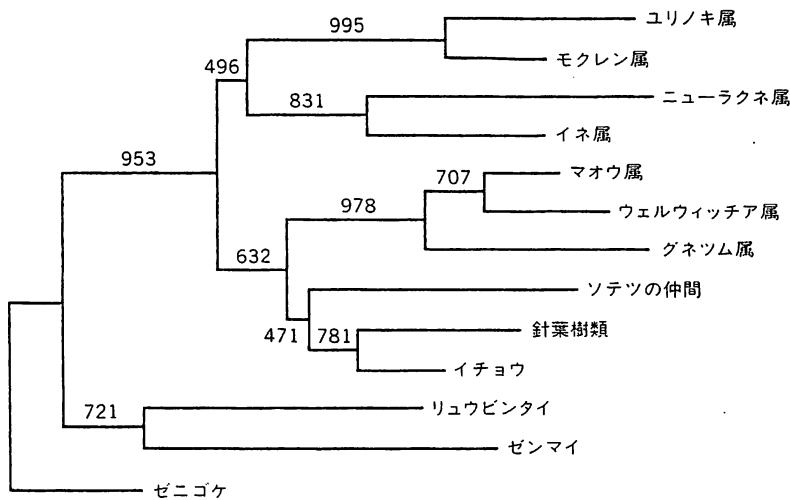


図3 *rbcL*の塩基配列データから推定した陸上植物の系統関係。系統樹は近隣結合法によって構築し、各枝の数字はブーツストラップ確率を表わし、1000に近いほど確からしいことを示す。

多様化していることも、裸子植物偽系統説の根拠となってきた。グネツム類は、他の裸子植物が導管組織として仮導管をもつのに対し、被子植物と同じように導管をもっている。また、胚珠が何枚かの皮層に覆われ、一見被子植物の花のような体裁をもち、花序を形成する。また、マオウ類は被子植物にだけ知られている重複受精をする。したがって、裸子植物の他の群よりも被子植物に近縁な群であろうと考えられた。

ソテツ類と針葉樹類・イチョウは、前者が多髄質(放射組織が多く軟らかい)の材で放射相称の種子をつけるのにたいして、後者は多木質(放射組織が少なく硬い)の材をもち、多くの種で左右相称の種子をつける。これら二つの大きな系列は、石炭紀から二畳紀の時代から現在まで化石記録をたどれるほどはっきりしたものである。さらに原裸子植物<sup>(9)</sup>という化石分類群が、この両者の系統的違いをさらに印象づけた。

原裸子植物は、種子植物のように木本性の幹をつくるが、種子ではなく胞子を形成しており、シダ植物から裸子植物への過渡的な分類群の一つであろうと考えられている。1960年代にBECKはデボン紀の原裸子植物を研究し、多髄質の材と多木質の材をつくる2系統の原裸子植物があることに気づき、種子を形成する前の原裸子植物段階でソテツ類と針葉樹類の系統は分化していたのではないかと提唱した。しかし、彼の説が正しいとすれば、胞子から種子への進化はソテツ類の系列と

針葉樹類の系列で少なくとも2回起こったことになり、異論もある。

しかし、*rbcL*の塩基配列データから得られた系統樹は、裸子植物の単系統性を支持した。ブーツストラップ検定の値が632というのはあまり信頼度の高い値ではないが、最大節約法、最尤法という別の系統樹構築法の両方法を用いても裸子植物の単系統性が支持されること、最尤法において裸子植物が偽系統群になる確率を計算してみると単系統群になる確率に比べてかなり低いこと<sup>(8)</sup>、これまで報告されたリボソームRNAの塩基配列データは統計的に有意ではないにしろすべて裸子植物の単系統性に合致した結果となっていることから、現状においては裸子植物の単系統性を支持する仮説がもっとも確からしいことになる。

さて、この分子データと形態データの食い違いをどのように考えたらいいのであろうか。まず、分子、形態両データの再検討が必要となる。*rbcL*のアミノ酸配列データは、リボソームRNAのデータに比べれば統計的精度が上昇したとはいえ、まだ十分ではない。この問題を解決するためには、さらに塩基配列データを蓄積する必要がある。今後より多くの遺伝子についての配列決定が行なわれることが期待される。大まかなシミュレーションの結果からすると、(千葉大学伊藤元己による)、裸子植物と被子植物の系統関係を有意に示すことができる最低の塩基数は約10 Kbである。

形態データについても再検討が必要である。グネツム類と被子植物が単系統群であるという根拠になっている形質は、P. R. CRANEの研究によると<sup>(10)</sup>、(1)雄性配偶体(被子植物では花粉管にあたる)の核数が減少している、(2)胚発生において核分裂後に必ず細胞分裂を伴う(裸子植物の一部では核分裂だけが進行し多核の細胞が形成される)、(3)胚嚢母細胞形成の初期に珠皮の分化が進行する、(4)花、葉の外見的類似などである。しかし、雄性配偶体の核数の減少はマオウ属で起きていないし、針葉樹類の中でも核数が減少しているものがある。多核細胞をもつ胚は針葉樹類の一部では形成されないし、グネツム、マオウ両属は多核細胞の痕跡を残している。したがってこれらの形質はいろいろな分類群の中で平行進化が起っており、被子植物とグネツム類の単系統性を強く支持するとはいいがたい。

また、グネツム類の珠皮とはどの皮層にあたるのであろうか。図1からわかるようにグネツム属は3枚の皮層で珠心が覆われている(ある種では4枚のこともある)が、被子植物の内珠皮、外珠皮と相同な皮層はどれなのであろうか(図では最も珠心に近い皮層を珠皮としている)。両者の花構造の相同性については多くの説が提唱されており、現状では納得できる解答の得られていない問題点である。したがって今後裸子植物が単系統群であるという可能性を考慮し、形態形質の再検討を進めていくことが必要なのではないだろうか。

一方、裸子植物の単系統性を示すような形態学的形質がないことは大きな問題である。現生の裸子植物の原形は、石炭紀後期に発し、その後独自の進化の道筋を歩んできたことが、古生物学のデータから示されている。したがって初期の分化の際には裸子植物のすべての群が共有していた形質がその後の進化で変化し、現生種の比較では検出できないのかもしれない。化石種として多くのタ

イブの種子化石が知られているが、その類縁関係はよくわかっていない。これらの資料の中に裸子植物の系統を解明する鍵が隠されているのかもしれない。また、現生裸子植物の形質で未解析のものが残されている可能性がある。例えばグネツムの実と銀杏の味は驚くほどよく似ている(もちろんこれだけを根拠にするわけではない)。

維管束植物の花の多様化の道筋を解明する作業は、生物学の歴史の中で最も古くからある課題の一つであるが、いまだ解決されていないものである。図1にみられるような多様な花はどのように進化してきたのだろうか。系統関係に決着のついていない現状では、この間に対して明確な答えをだすことはできない。しかし、分子系統学の発展によって、今後、花の形態形成遺伝子のいろいろな分類群での発現様式と機能の解明など、新しい手法による知見とともに、過去数世紀にわたって蓄積されてきた形態、古生物学のデータの再検討、および、各研究分野間でのデータの交流によって、この問題が解明されることを期待したい。

(Mitsuyasu HASEBE

東京大学理学部附属植物園)

## 文 献

- (1) 西田誠: 陸上植物の起源と進化, 岩波書店(1977)
- (2) 長谷部光泰: 日本植物分類学会会報, 8, 54(1990)
- (3) 村上哲明: 遺伝, 46, 10(1992)
- (4) M. HASEBE & K. IWATSUKI: *Curr. Genet.*, 17, 359 (1990)
- (5) D. B. STEIN et al.: *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 89, 1856(1992)
- (6) 堀寛: 岩波講座分子生物科学3 生物の歴史, 木村資生・大沢省三編, 岩波書店(1989)
- (7) A. V. TROITSKY: *J. Mol. Evol.*, 32, 253(1991)
- (8) M. HASEBE et al.: *Bot. Mag. Tokyo*, 105, 673 (1992)
- (9) 加藤雅啓: 植物研究雑誌, 65, 267(1990)
- (10) P. R. CRANE: *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 72, 716(1985)