

# 5 植物の系統

Phylogeny of Plants

長谷部光泰

Mitsuyasu Hasebe

自然科学研究機構 基礎生物学研究所, 総合研究大学院大学 生命科学研究所, 科学技術振興機構 ERATO

E-mail: mhasebe@nibb.ac.jp

KEY WORDS ● 系統, 分類, 形態, 分子系統, 化石

電子顕微鏡を用いた微細形態観察, 分岐学, 分子系統学の進展により, 灰色植物, 紅色植物, 緑色植物が一次共生由来の葉緑体を持ち, 植物の範疇としてふさわしいことが明らかになった。また, 代表的な分類群の系統関係が次々と明らかになり, 従来知られていた系統関係とは大きく異なることがわかってきた。本稿では系統学の基本的な考え方を紹介し, 陸上植物を中心に現在妥当だと思われる系統推定の結果を概説する。

## はじめに

生物が1つの共通祖先から由来したとすると, すべての生物は1つの系図, すなわち系統樹\*1上に位置付けることができる。系図の縦軸は時間であり, 現在生きている生物はすべて系統樹の末端に位置し, 系図の途中には過去に生きていた生物が位置することになる(図1A)。従来, 生物の系統は外部形態の類似

性に基づいて推定されてきた。例えば被子植物には双子葉と単子葉を付けるものがある。双子葉と単子葉という外部形態(系統推定に用いられる情報を“形質 character”と呼ぶ)に注目すれば, 被子植物は双子葉類と単子葉類という2つの系統に分かれるのではないかと推定できる(図1B)。しかし, この推定は間違っている。現在明らかになった系統関係からは, もともと被子植物は双子葉であり, 双子葉類のなかから単子葉類が進化してきたことがわかる(図1C)。つまり, 双子葉という形質は被子植物の共通祖先が持っていた形質であり, 単子葉という形質は被子植物のなかで新たに進化した形質である。分岐学では前者を祖先形質, 後者は派生形質として区別し, 系統推定には派生形質のみを用いるべきであるということを明確化した。今聞くと当たり前のようだが, この点を明示したことは前世紀の系統分類学の大きな進歩の一つであり, 系統推定理論は大きく進展した<sup>1)</sup>。しかし, 形態形質

### \*1 系統樹

解析の単位として種を用いる場合は種系統樹, 遺伝子を用いる場合は遺伝子系統樹という。種内に遺伝子多型があると種系統樹と遺伝子系統樹が一致しないことがある。

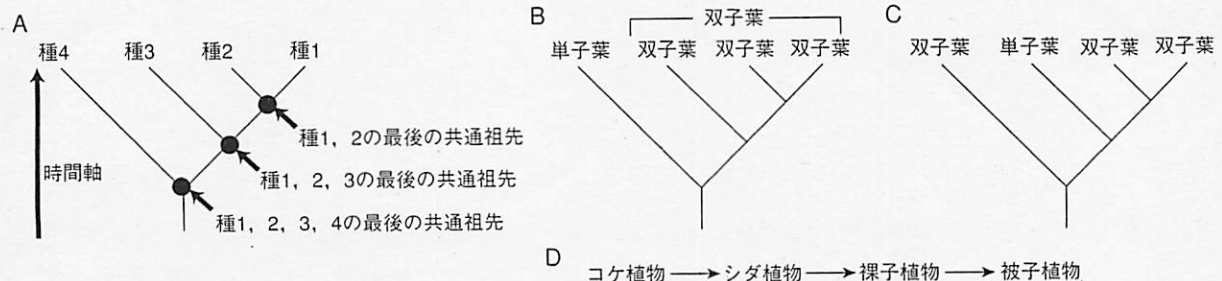


図1 系統樹の基礎

ある祖先生物が種分化して子孫生物aとbが生じたとき, その祖先生物をaとbの最後の共通祖先という。最後の共通祖先以前に存在していた生物は, すべてaとbの共通祖先である。

は観察が難しく、多くの形質を探し出すことは難しい。2種類の植物の形態的違いを数百も探し出すことはきわめて困難である。また、科程度の分類階級\*2間の系統関係になると、中間に存在していた種がすでに絶滅しているために、比較可能な形態を見つけ出すことが困難であり、混沌とした状況であった。1990年代以降、塩基配列決定技術の進展が系統学に大きな進展をもたらした。塩基配列データは短時間で大量に集積可能であり、より多くの情報を用いた系統推定が可能となった。また、塩基配列やアミノ酸配列データは変化に一定の規則性が見いだせることからモデル化がしやすく、推定した系統樹を統計的に検定\*3することも可能となった。そして、現在では植物の系統関係については概略が明らかになって

きた<sup>2), 3)</sup>。本稿では、現在最も妥当であろうと考えられる植物の系統関係について概説する。

## ◆ 1. 植物とは

“植物”の概念はアリストテレスの時代から大きく変わってきた。そのため、現在でも研究者によってその使い方が異なっている。例えば、伝統的にバクテリアや菌類の研究者は植物学教室に所属していた。これは18世紀のリンネの考え方を踏襲したものである。リンネは植物を24グループに分類した。そのうち、23グループは被子植物であり、陰花植物と名付けられた残りの1グループに動物でない残りの生物を所属させた。その後、植物の範疇は葉緑体を持つ生物に限定されてきた

### \*2 分類階級

生物を分類する場合の階層を示す用語で、門、綱、亜綱、目、属、種がある。生物界全般を同じ基準で階層化するのは難しく、門、綱、目の範囲については見解の相違する意見があることが多い。

### \*3 統計的検定

系統樹はすべて推定されたものであり、統計的誤差を伴う。系統樹作成プログラムにデータさえ入力すれば特定の系統樹が得られるが、統計的検定をしていなければ、どこまで信じていいのかわからない。

## コラム 原始的植物や高等植物という用語

原始的植物、高等植物という用語について考えてみよう。結論から言うと、科学的議論の場ではこれらの用語の使用はやめるべきである。これは単に用語上の問題だけでなく、進化観に関わる重要な問題で、しばしば進化上の議論をするうえで混乱を来すものになるからである。

現在生きている生物はすべて共通祖先から進化してきた。図1Aの系統樹から明らかなように、種4も種1も、種1と4の共通祖先から同じ時間を経て進化してきた、つまり現生生物はすべて共通祖先から同じ時間を経て現在まで生き残ってきたのである。共通祖先は原始的である。しかし、現在生きている種4や種1は原始的な共通祖先から、どちらも同じ時間だけ進化してきたのである。したがって、種4が種1よりも原始的だというのは明らかな間違いである。では、どのような用語が妥当だろうか？種4は系統樹の根元近くで分岐しているという点で種1と異なっている。したがって、基部群 basal group という用語を用いるのが適切である。例えば、図1Aの系統樹が陸上植物の系統樹であったとしよう。種4が現生コケ植物、種1が現生被子植物だとすると、現生コケ植物は原始的陸上植物でなく、基部陸上植物 basal land plants というのが妥当で

ある。ヒトの系統関係を考えてほしい。ヒトの共通祖先からまず黒色人種が分岐し、その後で黄色人種、白色人種が分岐した。もし基部に別れた群を原始的と呼ぶなら、黒人は原始人になってしまう。明らかな間違いである。

どうしてそんなに用語にこだわるかという、原始的という用語が用いられる背景には共通祖先と現生種の混乱があるからである。これまでの議論に“現生”という形容詞が付いていることにお気付きかと思う。化石記録から、陸上植物の共通祖先は現生コケ植物に少し似た形態を持っていたと推定されている。この植物は現在では絶滅してしまっており、まさしく原始的陸上植物である。繰り返しになるが、これはあくまで、絶滅した化石種が原始的なのであって、現生種は原始的ではない。現生種は絶滅した化石種から進化しているのである。図1Dのような図式を目にすることも多い。コケ植物からシダ植物、裸子植物、そして被子植物が進化してきたという図式である。これは正確に言えば、陸上植物の共通祖先であるコケ植物(絶滅)から維管束植物の共通祖先であるシダ植物(絶滅)、種子植物の共通祖先である裸子植物(絶滅)、そして現生被子植物が進化してきたことを意味している。現生

コケ植物から、現生シダ植物、現生裸子植物、現生被子植物が進化してきたわけではない。そうだとすると、高崎山のニホンザルはしばらくするとヒトに進化することになってしまう。

高等植物という言葉も同じような混乱を生む不適切な用語である。もともと、高等 higher という言葉はキリスト教文化において神に近いものと呼ばれることに起源がある。したがって、霊長類は最も高等な生物であると信じられてきた。生物学において神との遠近で分類を行うのは妥当ではない。また、これまでの議論のように現生生物はすべて同じ時間をかけて進化してきたので、その間に高等・下等の区別をすることはできない。複雑な生物は最も高等なのだと言う人もいる。しかし、英語で考えて見るとよくわかる。highly complicated は決して higher とは言い換えない。したがって、高等植物ではなく、陸上植物、種子植物、被子植物など、問題としている分類群の名前で呼ぶべきである。

このような用語の混乱は分類学者の間でも見られた。しかし、分岐学の進展に伴い用語と概念の整理が進み、現在では、原始 primitive という用語の代わりに基部 basal という用語が広く使われるようになった。

が、葉緑体の起源には一次共生と二次共生があるため(第1章Short Topics 井上氏の稿, 第3章.3参照), 分類に混乱があった。しかし, 生物の大まかな系統関係が明らかになってきた現在, “植物”の範疇についてはほぼコンセンサスが得られている。“植物(一次植物)”はシアノバクテリアを葉緑体として初めて獲得した祖先真核生物の子孫すべてを含むような群である(巻頭カラー「代表的な植物」, 第1章Short Topics 井上氏の稿の図1参照)。現存しているのは灰色植物, 紅色植物(紅藻類), 緑色植物の3つの単系統群\*4である。紅色植物と緑色植物は, 複数回植物以外の系統に属する生物に二次共生したことが明らかになっており, これらを二次植物と呼ぶ注1。

灰色植物は淡水性で4属のみが知られる小さな単系統群である。紅色植物は5,000～6,000種を含む単系統群である。電気泳動のアガロース, 大腸菌の培地のバクタアガーは紅色植物から抽出したものである。また, 食用の“海苔”も紅色植物である。海苔には古来アサクサノリが用いられていたが, 現在では絶滅が危惧され, 代わりに養殖可能なスサビノリ *Porphyra yezoensis* がほぼ100%用いられている。また, 黒岩らによって全ゲノム解読の終わったシゾン *Cyanidioschyzon merolae* も紅色植物である。紅色植物は基部紅藻亜網と真正紅藻亜網に分類され4)～6), スサビノリ, シゾンともにウシケノリ目に含まれ, 基部紅藻亜網に属する注2。

## ◆ 2. 緑色植物 Viridophytes

緑色植物 Viridophytes は, 電子顕微鏡が開発される前はクラミドモナスのような単細胞緑藻がさまざまに複雑化したのだと考えられてきた。電子顕微鏡による微細構造の観察が可能になると緑藻類は鞭毛基部構造の異なる2つの系統に分かれることがわかり, この結果は遺伝子を用いた系統解析によっても支持されている(図2)。2つのうち1つの系統が有胚植物(陸上植物), シャジクモ藻類などを含む系統でストレプトファイツ類 Streptophytes と呼ばれる。もう1つの系統はアオサを含むアオサ藻網, クラミドモナス, ボルボックス

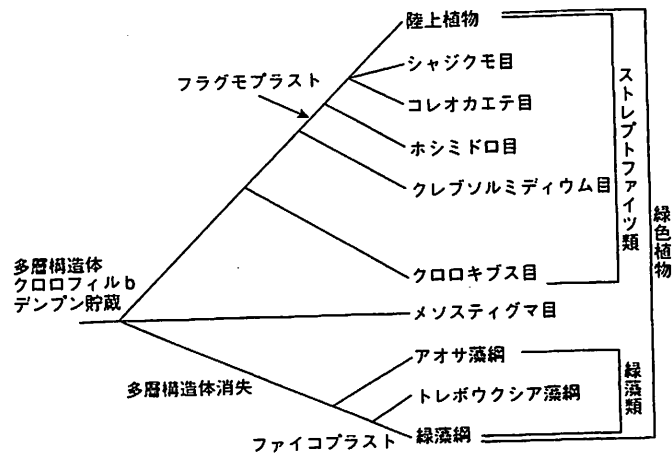


図2 緑色植物の概略系統樹

枝上にいくつかの派生形質を示したが, これ以外にも鞭毛形態など多くの派生形質がある。

などを含む緑藻網, そして地衣類の共生藻類を含むトレボウクシア藻網の3網を含む単系統群で緑藻類 Chlorophytes と呼ばれる。メソスティグマ目はストレプトファイツ類の基部に来ると考えられているが, 今後のさらなる確認が必要である。

ストレプトファイツ類は進化の過程でいくつかの派生形質を生み出してきた<sup>2), 6)</sup>。そのうちのひとつとして, アオミドロ, ミカツキモを含むホシミドロ目 Zygnematales が分岐する前に, フラグモプラスト\*5が進化した。コレオカエテ目 Coleochaetales とシャジクモ目 Charales のどちらかが陸上植物の姉妹群だと考えられてきたが<sup>7)</sup>, ホシミドロ目が陸上植物の姉妹群であるという研究結果もあり<sup>8)</sup>, 今後の研究結果が待たれる。これら3目は配偶体(単相植物体)世代優占の生活史を持ち, 複相になるのは受精卵だけであり, 受精卵の最初の細胞分裂が減数分裂である。

## ◆ 3. 有胚植物(陸上植物) Embryophytes

陸上植物は文字通り陸上にいる植物という意味である。しかし, 藻類のなかにも陸上生活するものがあり, 正確な用語ではない。多細胞の孢子体(複相植物体)を形成することから有胚植物 embryophytes という用語の方が適切である(図3)。最初に陸上化した緑色植物が有胚植物だったか, シャジクモ目のように

### \*4 単系統群

特定の共通祖先由来のすべての子孫を含むような群。系統関係を反映したグルーピングである。単子葉類は単系統群だが, 双子葉類は単系統群ではない(図1C)。

### 注1

二次植物はリンネの陰花植物のように異なった系統の寄せ集めであることに注意し, 植物(一次植物)と二次植物を同列に扱うことがないように注意する必要がある。

### 注2

従来は原始紅藻亜網と呼ばれてきたが, 用語上妥当でないので, ここでは基部紅藻亜網と呼ぶ(前ページのコラム参照)。

### \*5 フラグモプラスト

細胞分裂後期に形成される微小管を主要構成因子とする構造で, 細胞板形成を担う。ホシミドロ目アオミドロのフラグモプラスト様構造についてはフラグモプラストと相同かどうかについて議論があり, この構造がフラグモプラストとは独立に進化したものだとすると, フラグモプラストはホシミドロ目が分岐した後に進化したことになる。

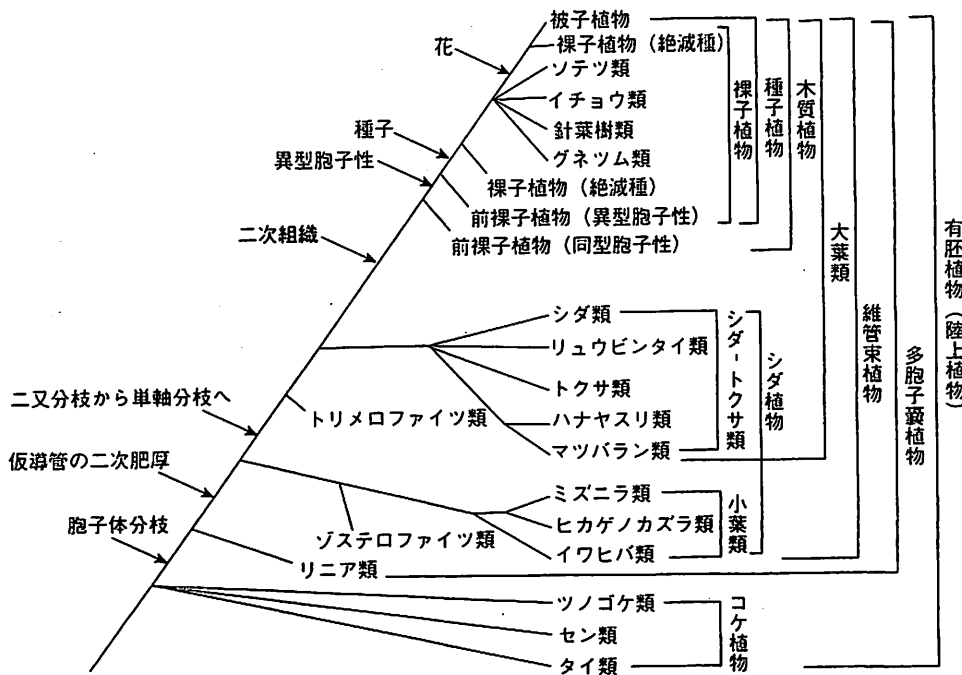


図3 有胚植物の概略系統樹  
絶滅した植物の枝は現生種よりも短くしてある。代表的な派生形質を示した。

単相生活史を持っていたかは、化石記録がなくわかっていない。厚い胞子壁を持つ胞子化石が見つかる4億8千万年前までには緑色植物は陸上化を果たしていたのではないかと推定されている。しかし、この時代の化石記録はきわめて乏しく、今後の研究が期待されている<sup>9)</sup>。

### ●1. コケ植物 Bryophytes

現生有胚植物のなかで最も基部で分岐したのがコケ植物である(図3)。コケ植物にはセン類、タイ類、ツノゴケ類の3群が知られている。セン類にはヒメツリガネゴケ、タイ類にはゼニゴケがモデル植物として用いられている<sup>10)~12)</sup>。ツノゴケ類ではハウライツノゴケの培養細胞系が確立されており、葉緑体の全ゲノム配列が決定されている<sup>13)</sup>。ただ、全生活史を追えるような培養系はない。コケ植物の3グループはそれぞれ形態が大きく異なっており、コケ植物をひとまとめにするようなはっきりとした派生形質が見つからない。したがって、コケ植物は単系統群ではないと考えられてきた。また、陸上植物の最も古いと考えられる胞子や組織片が現生タイ類に似ていることから<sup>14)~16)</sup>、陸上植物の共通祖先は現生タイ類のような植物だったのではないかと推定されている。しかし、植物体

全体の化石が発掘されておらず、現生タイ類と類似した形態をしていたのかはわからない。また、遺伝子配列データを用いた研究結果も用いる遺伝子情報によって異なった結果が得られており<sup>17), 18)</sup>、現状においては、コケ植物3グループの系統関係は確定できていない。

### ●2. 多孢子囊植物

#### Polysporangiophytes

現生種、化石種を通してコケ植物の胞子体は通常枝分かれせず、たった1つの胞子囊\*6を形成する(「代表的な植物」参照)。一方、コケ植物以外の有胚植物は通常枝分かれした地上部を形成し、複数の胞子囊を形成する。このことから、枝分かれという発生様式はコケ植物が分岐した後に進化したであろうと考えられ、コケ植物以外の有胚植物を多孢子囊植物 Polysporangiophytes と呼ぶ(図3)。化石のみから知られるリニア類は胞子体、配偶体世代のどちらにも二又分枝した枝状構造を持ち、枝状構造の先端に胞子囊を形成する。シャジクモ藻類は配偶体のみで胞子体を形成しない。コケ植物は配偶体に寄生した小さな胞子体を形成する。多孢子囊植物になるとそれぞれ独立し、互いに似た形の胞子体と配偶体世代を形成するようになる。この後、維管束植

### \*6 胞子囊

有胚植物の派生形質の一つで、多細胞の嚢構造。この中で胞子母細胞が形成され、減数分裂が起こる。減数分裂でできた胞子はこの嚢の中で成熟する。種子植物の珠心は胞子囊と相同である。

物、種子植物への進化の過程で配偶体の縮小と胞子体の巨大化が起り、種子植物では配偶体は胞子体に寄生するようになる。では、どうしてコケ植物では配偶体が優占し、種子植物では胞子体が優占するのだろうか？ 両方の状態が現在でも生存しているということは、ともに適応的であることを示している。これはコケ植物と維管束植物が違った戦略で、受精あたりの胞子産生数を増やすことに成功したからだと考えられている<sup>19)</sup>。コケ植物では、胞子から発芽した配偶体は原糸体と呼ばれ、菌糸のようにどんどん細胞分裂を繰り返しながら伸長する。そして、ところどころに茎葉体を形成し、その先端に1つの胞子嚢を持つ胞子体を形成する。原糸体を発達させ、茎葉体の数を増やせば胞子嚢の数を増やせることになる。つまり、配偶体を大きくしてきた結果、胞子嚢の数を増やすことに成功している。一方、維管束植物は胞子体を巨大化させ、たくさんの胞子嚢を形成することに成功した。こうした異なった戦略によって、これらの植物は現在まで厳しい生存競争を生き抜いてきたのである。

セン類は水分輸送組織としてハイドロイドを持つ。この組織が維管束植物の道管と相同\*7かどうかは意見が分かれている<sup>20), 21)</sup>。ハイドロイドは道管のように二次肥厚が見られず、柔組織よりも薄い細胞壁を持つ。リニア類はハイドロイドに似た通道組織を持ち、二次肥厚した通道組織を持たない。したがって、現生コケ植物のように枝分かれしない胞子体を持つ陸上植物の祖先から、枝分かれの発生様式を獲得することによって進化したグループではないかと考えられている。

### ●3. 維管束植物 Tracheophytes

多胞子嚢植物の基部でリニア類のいくつかの属が分岐し、残った単系統群が維管束植物と呼ばれる。この群は二次肥厚した仮道管を持つという派生形質を共有している。リニア類に似た二又分枝した体制を持つが、二次肥厚した仮道管を持つ化石植物が知られている。これらは、胞子嚢が枝の先端に付くトリメロファイツ類 Trimerophytes と、枝の側面に付くゾステロファイツ類 Zosterophytes に分かれる。枝先に胞子嚢が付く特徴はシダ-

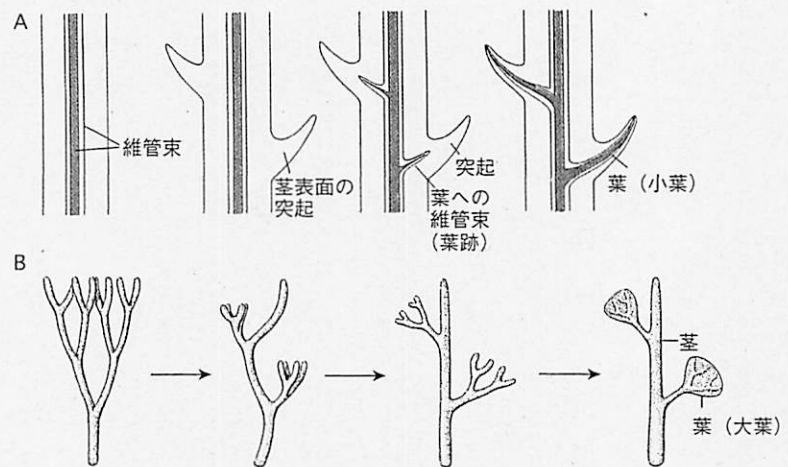


図4 突起説(A)とテローム説(B)の模式図(文献22)より改変)

クサ類、種子植物に、枝に側生する胞子嚢は現生小葉類にそれぞれ名残が見られる。したがって、トリメロファイツ類のなかにシダ-トクサ類、種子植物の共通祖先、ゾステロファイツ類のなかに小葉類の共通祖先が含まれているのではないかと推定される。

### ●4. 小葉類 Lycophytes

維管束植物の最基部で分岐したのが小葉類である(図3)。現生小葉類はゾステロファイツ類の子孫と考えられている。現生小葉類はミズニラ類、ヒカゲノカズラ類、イワヒバ類の3群が知られている(「代表的な植物」参照)。イワヒバ類のイヌカタヒバはゲノムサイズが小さく(約100Mb)、核の全ゲノム解読が終了している。ミズニラ類は大きさ20cm程度の水生植物である。寿司屋で使う万年杉はヒカゲノカズラ類である。化石小葉類には、石炭紀に壮大な森林を形成し、石炭のもとになったリンボク(鱗木)類がある。リンボク類は形成層を持っていたが、二次木部のみを形成し、二次篩部を形成しなかった。しかし、二次木部の発達は悪く、幹のほとんどは柔組織によって形成されており、30m以上の高木になったにもかかわらず、材の強度は弱かったと考えられている。

小葉類はすべて葉脈が1本だけの葉を持つ。ゾステロファイツ類は葉を持たず、二又分枝する枝状器官の上に突起を持っていた。突起の中に維管束が入り込んだ種類も知られており「現生小葉類の葉はゾステロファイツ

### \*7 相同

共通祖先の持つある器官が、種分化によって生じた子孫に受け継がれた場合、子孫の持つ器官は互いに相同であるという。鳥の翼とヒトの腕は共通祖先の爬虫類の前肢から引き継いだ器官なので互いに相同である。相同は、相同であるか相同でないかのどちらかである。しばしば、2つの遺伝子の塩基配列の相同性は40%である、といった使い方をしますがこれは similar を類似でなく相同 homologous と誤訳したことが原因で日本独自に定着したもの。正しくは2つの遺伝子は40%類似していると言う。鳥の翼とヒトの腕が何%相同かという愚問を考えれば、何%相同かという表現の奇妙さがわかる。

類の突起が大きくなった結果できた」という仮説(突起説)がBowerによって提唱されている(図4A)<sup>22)</sup>。維管束植物は根、茎、葉の3つの器官を持つが、小葉類はこれに加えて担根体という奇妙な器官を持つ。この器官は、茎の柔組織に幹細胞\*8である頂端細胞が分化することによって生じる。この点では茎的である。しかし、二又分枝を続けながら正の屈地性を示し、地面に付くと根冠を形成して根になってしまう。茎的でもあり根的でもあることから、根と茎の共通祖先にあたるような器官ではないかという仮説も提唱されている<sup>23)</sup>。

### ●5. 大葉類 Euphyllophytes

維管束植物から小葉類を除いた残りの単系統群は、大葉類 Euphyllophytes と呼ばれる。大葉類の共通祖先はトリメロファイツ類であり、大葉類の茎葉はトリメロファイツ類の枝状構造から進化したと考えられている。トリメロファイツ類の枝状構造と大葉類の茎葉は大きく異なっており、どのように進化してきたのかはいまだに謎である。一つの仮説として、Zimmermanによってテローム説が提唱されている(図4B)<sup>22)</sup>。この説は「トリメロファイツ類の茎状構造が融合することによって、シダ・トクサ類や種子植物の茎葉が進化したのではないか」という形而上学的な仮説である。確かに、シダ・トクサ類のほとんどの種で葉脈が二又分枝する。また、葉形成段階で二又分枝の名残の見られる種類もある<sup>24)</sup>。さらに、シダ・トクサ類のマツバランは現生種で、トリメロファイツに似た二又分枝する形態を持っている。しかし、種子植物には二又分枝する茎葉は発生過程において見いだされおらず、テローム説が本当に正しいのかどうか明らかになるには、化石研究の推進とともに、現生シダ・トクサ類、種子植物の茎葉発生過程の分子機構の比較研究が必要である。

### ●6. シダ・トクサ類 Monilophytes

大葉類の最基部で分岐した単系統群が、シダ・トクサ類である。系統関係がはっきりしなかった時代、小葉類、シダ類(ハナヤスリ類、リュウビンタイ類、薄囊シダ類を含む)、マツバラン類、トクサ類を総称してシダ植物 Pteridophytes と呼んでいた。分子系統解析の

結果、シダ類、マツバラン類、トクサ類が単系統群を形成することがほぼ明らかとなり<sup>25)</sup>、Monilophytes\*9という分類群名が提唱された(ここではシダ・トクサ類と呼ぶ)。シダ・トクサ類は多様な形態を持つ分類群を含む。マツバラン類は前述したように二又分枝する体制を持っている(「代表的な植物」参照)。マツバラン類と姉妹関係にあるハナヤスリ類も、他に類を見ない奇妙な体制を持つ。葉は立体的で、胞子形成を担う生殖部位と栄養部位に分かれている。リュウビンタイ類は一見シダ類のような葉であるが、葉基部に奇妙な付属器官を形成する。トクサ類はスギナやトクサに代表されるように外見上小葉類のような葉を形成するが、維管束走行などが小葉類とはまったく異なっており他人のそら似である。シダ・トクサ類の共通祖先はトリメロファイツ類よりも複雑化した体制を持つが、発達した葉を形成しないものが多かったため、ハナヤスリ類、リュウビンタイ類、トクサ類、薄囊シダ類は、それぞれ独立に葉を進化させた可能性もある。マツバラン類がトリメロファイツ類の直接の子孫なのか、一度茎葉が進化したあと退化したものなのかはよくわかっていない。しかし、現生生物のなかで唯一、二又分枝のみによって発生する植物であり、今後の詳細な発生研究が期待される。薄囊シダ類はいわゆる「羊歯」であり、1万種を含む大きな分類群であるが、分子系統解析によってすべての科の類縁関係が明らかになっている<sup>26)</sup>。シダ・トクサ類は大葉類の基部で分岐し、現生種子植物の姉妹群であるので種子植物との比較解析に重要な群である。シダ類のリチャードミズワラビ\*10はシダ・トクサ類のモデルとして期待されている<sup>27)</sup>。

### ●7. 木質植物 Lignophytes

種子植物の幹はほとんどが二次組織から作られている。茎頂分裂組織において原形成層 procambium が作られ、一次木部と一次篩部ができる。一次木部と一次篩部の間に形成層 cambium と呼ばれる分裂組織があり、そこから継続的に二次木部と二次篩部が形成される。このような形成層分裂組織は、トリメロファイツ類から、大葉類のシダ・トクサ類を除いた系統の共通祖先において派生形質として

#### \*8 幹細胞

自分と同じ細胞を作り出す能力(自己複製能)と、別の性質を持った細胞(分化細胞)を作り出せる能力(分化能)を併せ持った細胞。種子植物の幹細胞は多細胞性で幹細胞の周囲に幹細胞を維持するニッチ細胞がある。それ以外の有胚植物では幹細胞は単細胞性で、ニッチ細胞は見つかっていない。

#### \*9 Monilophytes

シダ類とトクサ類の共通祖先にあると推定されている化石シダ類では、一次木部が多数突出しており、その突出端に原生木部がネックレスのように連なっていることから、ラテン語の *moniliformis* (ネックレス様の意味)にちなんで名付けられた。

#### \*10 リチャードミズワラビ

3カ月ほどで生活史を完了させることができ、遺伝学的実験が容易で、パーティクルガンを用いたRNAi実験が可能である。ゲノムサイズが9,000Mbときわめて大きいゲノムマップも作成されており<sup>28)</sup>、ゲノム解析技術の進展によるゲノム解読が終了すれば有望な実験材料となるだろう。

進化したと考えられており(図3), この単系統群を木質植物 Lignophytes と呼ぶ。亜熱帯から熱帯にかけてヘゴなどの木性シダが繁茂した林がある。しかし、これらは種子植物のように二次組織が発達した茎を作るのではない。木性シダの幹のように見える部分は、ほとんど一次組織と柔組織からできている。トリメロファイツ類からシダ・トクサ類へと分かれた系統では、一部の例外を除いて二次組織は進化しなかった。小葉類、シダ・トクサ類では総じて茎頂と根端の分裂組織に単細胞性の頂端細胞があり、これが幹細胞として機能する。一方、種子植物のこれらの分裂組織は多細胞性である。二次組織植物が進化する際に形成層分裂組織だけでなく、分裂組織全体に大きな変化が生じたと考えられている。これがどのような変化だったのかは、シダ・トクサ類と種子植物の分裂組織形成遺伝子系の比較を行えば明らかとなるだろう。

二次木部植物進化の初期段階で分岐した、あるいは二次木部植物の共通祖先だと考えられている化石植物が、前裸子植物 Progymnosperms である。前裸子植物は文字通り裸子植物になる前の植物であり、種子を形成せず胞子を形成する。しかし、種子植物のように二次組織を形成し、20m 以上の木であったと推定されている。

トリメロファイツ類からの進化の過程で、前裸子植物の一部が異型胞子を作るようになったことも重要である。トリメロファイツ類はシダ・トクサ類に一般的に見られるように1種類の胞子を作り、同型胞子生殖を行う。ところが、前裸子植物の一部は雌と雄に対応する大型と小型の2種類の胞子を作り、異型胞子生殖を行っていたことが知られている。種子植物はすべて異型胞子生殖を行う。異型胞子性がどうして進化したのかはよくわかっていない。

### ●8. 種子植物 Spermatophytes

二次組織植物から前裸子植物を除いた残りの単系統群が種子植物である。種子植物は裸子植物と被子植物に分かれる。被子植物は単系統群であるが、裸子植物は単系統群ではなく、いくつかの系統を寄せ集めたものであると考えられている(後述するように現生裸子

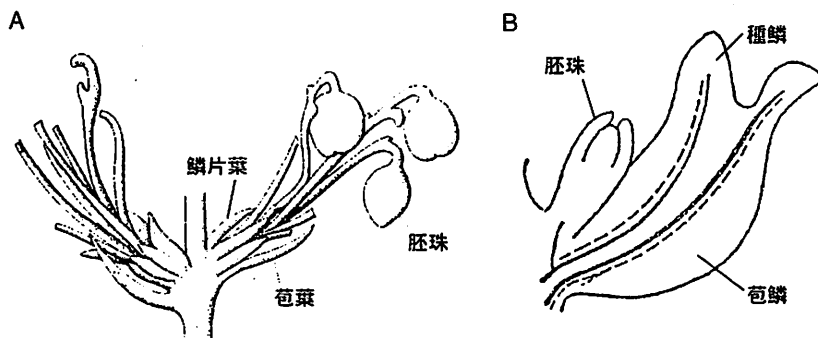


図5 現生針葉樹類の雌性生殖器官

A: 化石植物コルダイトス類の雌性生殖器官。B: スギの雌性生殖器官。波線は篩管、実線は道管の位置を示す。(Aは文献22), Bは文献30)より改変)

植物は単系統である可能性がある)。種子植物の共通祖先において種子が進化したと考えられている。種子植物の種子は胚珠が発生したのもので、胚珠は珠皮、珠心からなる。珠心は胞子嚢と相同であり、胞子嚢は前裸子植物以前の有胚植物全部が共通して持っている。珠皮は種子植物で派生した形質で新規の器官であり、その起源についてはさまざまな説が提唱されている<sup>23)</sup>。珠皮は裸子植物では1枚、被子植物では2枚形成され、どうしてこのような違いがたたくに保持されているのかはわかっていない。

種子植物で新たに進化した形質として腋芽形成がある。種子植物は葉の付け根(葉腋)に茎頂分裂組織を形成する。茎頂からのオーキシンの極性輸送によって腋芽茎頂分裂組織の発生が抑えられているが、オーキシンの影響が弱くなると腋芽が伸長して枝ができる。このような腋芽は種子植物以外には見られない。小葉類、シダ・トクサ類も分岐するが、茎頂分裂組織の形成は種子植物のように起らない。

### ●9. 裸子植物 Gymnosperms

裸子植物は多くの化石種が知られ、珠皮が1枚である共通点はあるものの、その生殖器官形態は多様である<sup>29)</sup>。ソテツ類、針葉樹類、イチヨウ類、グネツム類の4グループのみが現生している(「代表的な植物」参照)。ソテツ類は栄養成長期に栄養葉を形成し、生殖成長に転換すると同じ葉序で生殖葉を形成する。生殖葉の側方に胚珠が形成される。針葉樹の

生殖器官は複雑である。“松ぼっくり”の鱗片状の部分の向軸側に種子ができる(図5B)。鱗片状の部分(種鱗苞鱗複合体)の維管束走行は変わっている。背軸側から篩管、道管、道管、篩管という順に並んでいる。茎の維管束は外側から篩管、道管の順に並び、葉はその延長線上にあるので背軸側に篩管、向軸側に道管が並んでいる。このことから、針葉樹の種鱗苞鱗複合体は種鱗と苞鱗という2つの葉と胚珠が癒合し形成されているのではないかと考えられている。しかし、2枚の葉が向かい合うというのは茎の先端から葉が形成される維管束植物においてはありえない構造である。この問題の答えは化石裸子植物から得られた。コルダイテス類 *Cordites* は茎構造が針葉樹によく似た化石裸子植物である(図5A)。コルダイテスの生殖器官は葉の葉腋から伸びた枝に葉と胚珠を付けていた。このことから、針葉樹の種鱗苞鱗複合体は、コルダイテス類の枝が圧縮され1つの胚珠と2枚の鱗片葉に減数してできたものだろうと考えられている。

イチヨウ類の現生種はイチヨウ一種で、その生殖器官は単純である。イチヨウにぶら下がった銀杏を思い出していただくとわかるように、枝の先が二又分枝し、その先端に胚珠が形成される。胚珠の基部に襟という器官が形成される。イチヨウの突然変異体で“お葉付きイチヨウ”と呼ばれる個体が各地で観察される。襟の部分が葉に変化した変異体である。この変異体の存在から、襟は葉が退化した器官であり、胚珠は茎の先端にできるのではなく、葉の上に形成された可能性もあるが、真偽は明らかではない。

グネツム類はアフリカのナミブ砂漠に分布する奇想天外、咳止めのエフェドリンや麻黄の原料になるマオウ類、そして東南アジア熱帯に分布するグネツム類から構成される小さな群であるが、被子植物との関係で最も注目されてきた裸子植物である。他の裸子植物と同じように1枚珠皮の胚珠を形成するものの、その胚珠の周りを数枚の器官が覆っており、構造的には被子植物の2枚珠皮に覆われた胚珠に似ている。また、裸子植物では唯一道管を形成すること、グネツム類の葉脈走行が外見上被子植物とよく似ていることから、

被子植物と姉妹関係にある裸子植物ではないかと考えられてきた。

1990年代からの分子系統解析結果は、従来の常識と大きく異なっていた<sup>31)</sup>。これまでにさまざまな遺伝子を用いて現生裸子植物と被子植物の系統関係が推定されているが、ほとんどすべての結果が現生裸子植物の単系統性を支持している。被子植物の姉妹群であると信じられていたグネツム類は被子植物とは姉妹関係になく、それまで議論されたこともなかった針葉樹類と姉妹関係があることがわかった。しかし、形態学的推定とのあまりの遠いに、現在でもコンセンサスが得られている状態ではない。今後は現生裸子植物における発生遺伝子の比較解析などから、外見上はまったく異なって見える形態を発生遺伝子のネットワークへと還元して比較することにより、一見異なって見える形態を持つ種がどうして単系統群なのかという本質的問題にチャレンジできるようになることだろう。実際、生殖器官形成遺伝子の比較解析から、グネツム類と針葉樹類の生殖器官進化についての新仮説が提唱されている<sup>32)</sup>。

#### ●10. 被子植物 angiosperms

現生有胚植物のなかで最も種数の多いのが被子植物であり、約26万種が知られている。被子植物がどの化石裸子植物から進化したのかはわかっていない。先述の外珠皮に加え、雌ずいの心皮の起源についてもよくわかっていない。異なった化石裸子植物を祖先として想定したさまざまな仮説が提唱されてきたが、コンセンサスは得られていない。被子植物の姉妹群がわからないため、被子植物内の系統関係についても混沌としていた。ところが、分子系統解析の結果はこれまで想定されたことのなかった植物が被子植物の最も基部で分岐したことを明らかにした。アンボレラ科とスイレン科である(図6)<sup>2), 3)</sup>。この2科のどちらがより基部かはもう少し研究が必要であるが、いずれかが最基部で分岐したのは確かである。アンボレラ科は1属1種ニューカレドニア島固有のアンボレラ *Amborella trichopoda* (「代表的な植物」参照)のみからなる。アンボレラの花はシロイヌナズナやイネに見られるように輪 whole を作らず、葉のようにらせん



状に花器官が配列する。また、がく片と花弁の区別が明確でなく、雌ずいと雄ずいの外側の花器官は花被 tepal と呼ばれる。スイレン科ではがく片と花弁が区別できるが、花弁と雄ずいの区別が明確でなく、花弁から、花弁と雄ずいの中間的な形態の器官を通して、雄ずいへと徐々に変化していく。このような器官の不明確な分化はアンボレラやスイレンだけでなく、被子植物の基部で分岐した科によく見られる。花器官形成遺伝子の器官原基における制御様式がシロイヌナズナやキンギョソウと比べて厳密でないと考えられている<sup>33)</sup>。しかし、どうしてそのような発生状態を維持できるのかはよくわからない。裸子植物は花被を持たない。花被がいつどのように進化したのかもよくわかっていない。

重複受精、およびそれによって形成される胚乳も被子植物の派生形質である。被子植物の雌性配偶体(胚嚢)は数細胞にしか発達しないが、裸子植物の雌性配偶体は組織を形成し、胚乳のように胚に栄養を供給する。したがって、被子植物の胚乳は配偶体起源ではないかという仮説が提唱されている<sup>34)</sup>。また、シロイヌナズナに見られるような7細胞性の胚嚢は、スイレンなど基部被子植物の4細胞性(1つの卵細胞, 2つの助細胞, 1核単相の中心細胞)胚嚢が重複することによって進化したのではないかという仮説が提唱されている<sup>35)</sup>。

アンボレラ科とスイレン科の次に分岐したのは、シキミ科とマツサ科を含む単系統群である。シキミは日本に自生し仏事に使われる。また、中国原産のトウシキミは“八角”“スターアニス”として中華料理に用いられる。マツサ科のサネカズラは百人一首の「名にし負はば逢坂山のさねかづら…」のそれである。

その次の分岐はまだはっきりわかっていないが、マツモ(いわゆる金魚藻)科, センリョウ科, モクレン目, クスノキ目, コショウ目, カネラ目, そして単子葉類である。ここまでの種はすべて単溝粒の花粉を形成し、残りの被子植物は三溝粒の花粉を派生形質として持つ。前者は総称して基部被子植物 basal angiosperms, 後者は真正双子葉類 eudicots と呼ばれる。

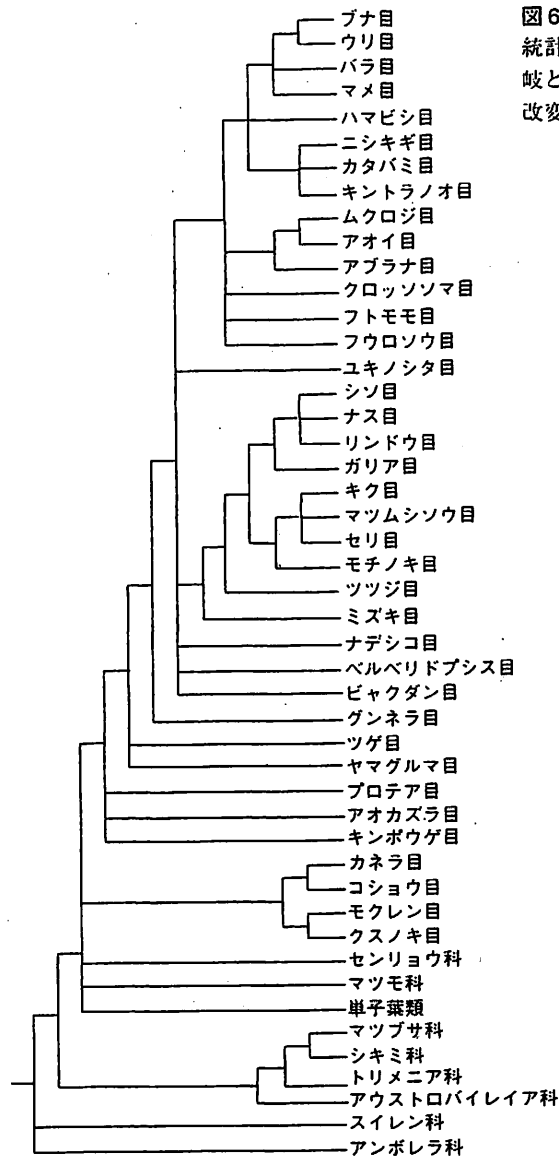


図6 被子植物の概略系統樹  
統計的信頼度の低い枝は多分岐として表した。(文献3より  
改変)

### 1) 単子葉類 Monocots

モデル被子植物のイネの属するイネ科周辺の系統について概観する。ショウガやバナナなどを含むショウガ目と、ムラサキツクサやホテイアオイなどを含むツクサ目は、姉妹関係にある。この単系統群、ヤシ科、イネ目(広義)、オーストラリア固有のダシボゴナ科 Dasypogonaceae が単系統関係にある。イネ目とダシボゴナ科は姉妹関係にあるが、それ以外の分岐順序ははっきりしていない。広義のイネ目の基部ではガマ科とパイナップル科が分岐する。次いでホシクサ科を含む単系統群、イグサ科とカヤツリグサ科を含む単系統群、イネ科を含む単系統群(中核イネ目 core

Poales)などが分岐するが、これらの系統関係ははっきり解けていない。中核イネ目は、イネ科以外に南半球に分布の中心を置く6科を含み、葉舌を持つ葉、直生胚珠、特殊な胚発生様式、単孔粒花粉などを派生形質として持っている。

## 2) 真正双子葉類 Eudicots

真正双子葉類は三溝粒花粉を形成することとともに、通常、花器官は輪状に配列し、個々の花器官形態変化によって花の多様性が生み出されている。シロイヌナズナの属するアブラナ科を含むアブラナ目は、ハイビスカスやオクラを含むアオイ目と、カエデやウルシを含むムクロジ目と姉妹関係にある。アブラナ目内の系統関係ははっきりわかっていないが、アブラナ科はモクセイ科などと近縁である。

る。ミヤコグサの属するマメ科は、ヒメハギ科とともに単系統群であるマメ目を構成し、ブナ目、ウリ目、バラ目などと近縁である。

## おわりに

植物の系統関係の概略がわかってきたが、まだ統計的に十分有意な推定ができていない部分も多い。本稿で示した系統関係も細かい部分では今後変更があるかもしれない。系統関係がほぼ明らかになり、モデル植物の近縁種もはっきりしたので、今後モデル植物での研究結果を近縁種から拡張して調べていくことによって、植物の多様性を生みだしている分子機構が明らかになっていくであろう。

### ▽ 必読文献

- 1) Wiley, E.O. et al.: The Complete Cladist. Museum of Natural History. 宮正樹 訳: 系統分類学入門. 文一総合出版 (1993)
- 2) Judd, W.S. et al.: Plant Systematics, 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. (2002)
- 3) Soltis, D.E. et al.: Phylogeny and Evolution of Angiosperms. Sinauer Associates, Inc. (2005)
- 4) Graham, L.E. et al.: Algae. Prentice Hall (2000)
- 5) 千原光雄 編: バイオダイバーシティ・シリーズ3 藻類の多様性と系統. 裳華房 (1999)
- 6) 井上 勲: 藻類30億年の自然史. 東海大学出版会 (2006)
- 7) Kenrick, P. et al.: Nature 389, 33-39 (1997)
- 8) Gifford, A.G. et al.: Morphology and Evolution of Vascular Plants, 3rd. W.H. Freeman and Company (1989). 長谷部光泰ほか 監訳: 維管束植物の形態と進化. 文一総合出版 (2002)
- 9) 加藤雅啓: 植物の進化形態学. 東京大学出版会 (1999)
- 10) 熊沢正夫: 植物器官学. 裳華房 (1979)
- 11) 西田治文: 植物のたどってきた道. 日本放送出版協会 (1998)

### ● 引用文献

- 1) Wiley, E.O. et al.: The Complete Cladist. Museum of Natural History. 宮正樹 訳: 系統分類学入門. 文一総合出版 (1993)
- 2) Judd, W.S. et al.: Plant Systematics, 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. (2002)
- 3) Soltis, D.E. et al.: Phylogeny and Evolution of Angiosperms. Sinauer Associates, Inc. (2005)
- 4) Graham, L.E. et al.: Algae. Prentice Hall (2000)
- 5) 千原光雄 編: バイオダイバーシティ・シリーズ3 藻類の多様性と系統. 裳華房 (1999)
- 6) 井上 勲: 藻類30億年の自然史. 東海大学出版会 (2006)
- 7) Karol, K.G.: Science 294, 2351-2353 (2001)
- 8) Turmel, M. et al.: Mol. Biol. Evol. 23, 1324-1338 (2006)
- 9) Kenrick, P. et al.: Nature 389, 33-39 (1997)
- 10) Cove, D. et al.: Ann. Rev. Plant Biol. 57, 497-520 (2006)
- 11) Cove, D.: Ann. Rev. Genet. 39, 339-358 (2005)
- 12) Chiyoda, S. et al.: Transgenic Res. 16, 41-49 (2007)
- 13) Kugita, M. et al.: Nucleic Acids Res. 31, 2417-2423 (2003)
- 14) Taylor, W.A.: Nature 373, 391-392 (1995)
- 15) Edwards, D.: Nature 374, 635-636 (1995)
- 16) Wellman, C.H.: Nature 425, 282-284 (2003)
- 17) Nishiyama, T. et al.: Mol. Biol. Evol. 21, 1813-1819 (2004)
- 18) Qiu, Y.-L. et al.: Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, 15511-15516 (2006)
- 19) Mishler, B.D. et al.: Cladistics 1, 305-328 (1985)
- 20) Kenrick, P. et al.: The Origin and Early Diversification of Land Plants. Smithsonian Institution Press (1997)

- 21) Ligrone, R. et al.: *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 355, 795-813 (2000)
- 22) Gifford, A.G. et al.: *Morphology and Evolution of Vascular Plants*, 3rd. W.H. Freeman and Company (1989). 長谷部光泰ほか 監訳: 維管束植物の形態と進化. 文一総合出版 (2002)
- 23) 加藤雅啓: 植物の進化形態学. 東京大学出版会 (1999)
- 24) Imaichi, R.: *J. Plant Res.* 95, 435-453 (1982)
- 25) Pryer, K.M. et al.: *Nature* 409, 618-622 (2001)
- 26) Hasebe, M. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91, 5730-5734 (1994)
- 27) Rutherford, G. et al.: *BMC Plant Biol.* 4, 6 (2004)
- 28) Nakazato, T. et al.: *Genetics* 173, 1585-1597 (2006)
- 29) Hasebe, M.: *J. Plant Res.* 112, 463-474 (1999)
- 30) 熊沢正夫: 植物器官学. 裳華房 (1979)
- 31) Hasebe, M.: *Bot. Mag. Tokyo* 195, 673-679 (1992)
- 32) Shindo, S.: *Int. J. Plant Sci.* 162, 1199-1209 (2001)
- 33) Kramer, E.M. et al.: *Nature* 399, 144-148 (1999)
- 34) Friedman, W.E.: *Comptes Rendus Acad. Sci. Ser. III* 324, 559-567 (2001)
- 35) Friedman, W.E.: *Nature* 441, 337-340 (2006)