

序

“Nothing in biology makes sense except in the light of evolution” ——進化学者ドブジャンスキーの有名な言葉である。すべての生物は共通の祖先から進化し、過去に存在していた祖先の影を背負っている。40億年近くにわたる進化の結果、現在の生物の多様性が生み出された。その多様さ故、進化学の歴史は記載の歴史でもあった。アリストテレス以来、いや、おそらくもっと古くから人類は生物の多様性に気づき、驚きを持って記載し利用してきた。大航海時代は驚きの連続だった。キリンやラフレシアをはじめ見た人、恐竜の化石を復元した人の感動は測り知れない。そして、多様性の概要が明らかになると、多様性の原因解明へと人々の欲望はかき立てられていった。それに先鞭を付けたのが、ダーウィンやウォレスをはじめとする19世紀初頭の進化学者である。自然選択の概念の確立は、分子生物学におけるセントラルドグマの発見に匹敵する。自然選択は生態系あつての現象であり、進化学と生態学との深い関係は現在へと続いている。その後、メンデルによる遺伝法則の発見は、進化の源が遺伝子の突然変異にあるという発見へとつながった。集団遺伝学、統計学の進展により、偶然1個体に生じた突然変異が集団の中へ広がり、ついには新しい種を形成していくメカニズムが次々に明らかになってきた。そして、従来の自然選択に加え、偶然に遺伝子進化が引き起こされる遺伝的浮動の概念が確立され、生化学、分子生物学の進展と相まって、分子進化の中立説へとつながった。さらに、分子細胞生物学の進展は、細胞内共生をはじめとするオルガネラ進化、原核細胞から真核細胞への進化など“目から鱗”の発見をもたらした。1980年代のホメオボックスの発見に端を発する分子発生生物学と進化学の融合は、発生進化学として結実し、多くの謎を解いてきた。まさしく、生物学のあらゆる分野の進展が、進化学上の新発見へとつながっている。

近年のゲノム生物学の進展は、生物学の全分野に大きなインパクトを与え、さまざまなパラダイム転換が起きつつある。そのなかで、進化学がどのような方向へと進もうとしているのかを概観したのが本書である。第1章では進化学の基礎的な事項の整理をした。すべての生物学者は必然的に進化学的研究を行っていることになるが、気づいていないことが多い。ある日、自分の実験材料から少し視野を広げて進化に目覚めたとき、この章が役に立つと思う。遺伝子情報を用いた進化研究だけでなく、またその逆に、進化学的知見を用いた遺伝子単離・解析法も発展している。進化学は分子生物学の倍以上の歴史があり、足を踏み入れるには当然のことながら多くの基本概念の理解が欠かせない。1章の総説が少し難しく感じられたときには、以下に参考文献として挙げた概観的な参考書を眺めるとわかりやすくなるかもしれない。第2章は、シロイヌナズナやイネをはじめとするモデル生物において、ゲノムと表現型の自然変異の解析によって、適応進化や種分化の実体がどのように明らかにしていけそうなのかについて、挑戦的な総説をお願いした。第3章は、ゲノム情報からいろいろな表現型の進化がどのように理解できるようになったのかについて、最新の研究成果を総説していただいた。日本は木村資生博士らの業績はもとより、進化学において世界を牽引してきた。本書のような内容の本は英文でも類をみず、本書に啓発され、世界の第一線で進化学を牽引する研究者が育つことを期待したい。末筆ながら、多忙な時間を割いていただいた執筆者の方々を大きな誇りと思うとともに深く敬意を表したい。

2007年3月

清水健太郎 長谷部光泰

●参考文献

- 1) 長谷川真理子: 進化とはなんだろうか. 岩波書店 (1999)
- 2) Zimmer, C.: Evolution. WGBH Education Foundation and Clear Blue Sky Productions (2001)
渡辺政隆 訳: 進化大全. 光文社 (2004)
- 3) Patterson, C.: Evolution, 2nd.ed. The Natural History Museum, London (2001)
馬渡峻輔ほか 訳: 現代進化学入門. 岩波書店 (2001)
- 4) 石川 統, 斎藤成也ほか 編集: シリーズ進化学 1-7. 岩波書店 (2004-2006)

代表的な植物

長谷部光泰 (自然科学研究機構 基礎生物学研究所)

歴史的に植物の範疇は大きく変遷してきた。20世紀初頭までは菌類や褐藻類をも含めて植物と呼ばれてきたが、生物学の進展により、ラン藻が一次共生した祖先真核生物の子孫を植物(一次植物)と呼ぶようになった。実験材料として確立しているシロイヌナズナとイネが分枝したのは約2億年前であり、単孔類と他の哺乳類が分枝した年代にあたる。陸上植物の最も基部で分枝したコケ植物とシロイヌナズナ・イネを含む被子植物が分枝したのは、魚類が他の脊椎動物から分枝したのと近い時期である。これまでの植物分子生物学は実験材料の制約から被子植物に限られることが多く、動物学でたとえば哺乳類分子生物学の域を出ていなかった。しかし、近年、シダ植物、コケ植物、緑藻類、紅藻類において形質転換可能なモデルが開発され、あるいは開発されつつある。そして、モデル被子植物で得

られた知見が、被子植物に特異的な現象なのか、あるいは、より広範な植物全体に普遍的な現象なのかを明らかにできる可能性が出てきた。さらに植物の多様性は著しく、基礎生物学として魅力的だが未解明な現象が山積しており、その中には技術革新の萌芽となりうる現象も含まれていることは言うまでもない。ここでは植物の代表的な種を紹介し、その多様性を概観してみたい。

◆文献

- 1) Kenrick P. et al.: The Origin and Early Diversification of Land Plants, Smithsonian Institution Press (1997)
- 2) Gifford A.G. et al.: Morphology and Evolution of Vascular Plants, 3rd, W.H. Freeman and Company (1989)

● 1. 紅色植物

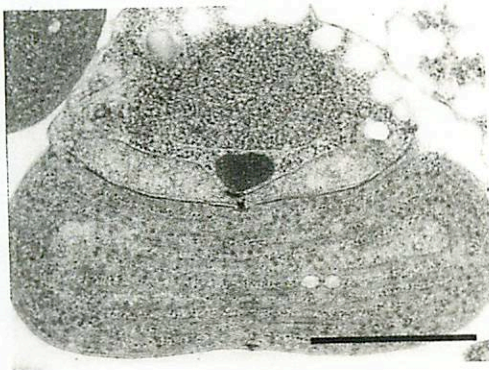


図1 シゾン *Cyanidioschyzon merolae* の電子顕微鏡写真

全ゲノム配列が決定された単細胞紅藻。42℃, pH2.5という特殊環境で生育する。スケールバーは1μm。(理化学研究所 宮城島進也博士提供)



図2 スサビノリ *Porphyra yezoensis*

A: 葉状体(単相世代), B: 糸状体(複相世代)。スケールバーはAが1cm, Bが5100μm。(北海道大学大学院水産科学研究院 三上浩司博士提供)

● 2. 緑色植物 / 緑藻類 / 緑藻綱

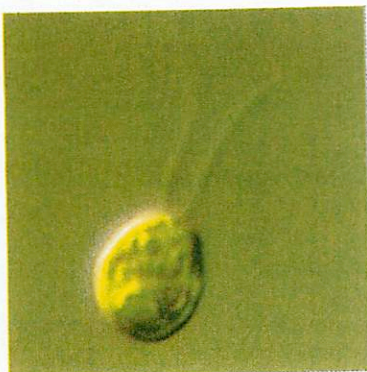


図3 クラミドモナス *Chlamydomonas reinhardtii*

(京都大学大学院生命科学研究所 山野隆志氏, 福澤秀哉博士提供)

● 3. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / ホシミドロ目

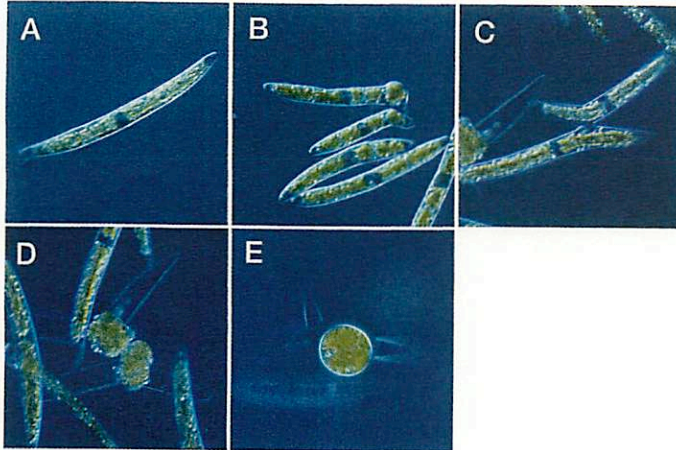


図4 ヒメミカツキモ *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex

窒素欠乏条件下で配偶子形成を開始し(B), 接合管(C)を形成して接合する(D). 接合子(E)は生活史の中で唯一の複相細胞で, 最初の細胞分裂が減数分裂で単相世代(A)が開始する. (日本女子大学理学部 関本弘之博士, 田辺陽一博士提供)

● 4. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / コレオカエテ目



図5 コレオカエテ *Coleochaete scutata*
単相世代に多細胞体制を形成する. (田辺陽一博士提供)

● 5. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / シャジクモ目

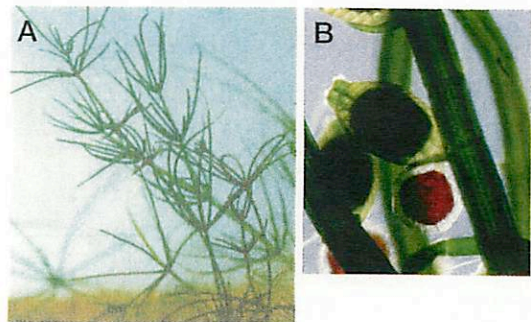


図6 カタシャジクモ *Chara globularis*
A: 全体像, B: 生卵器(上)と造精器(下). (田辺陽一博士提供)

● 6. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / コケ植物 / タイ類



図7 ゼニゴケ *Marchantia polymorpha*

胞子発芽後, 単相世代に葉状体(A)を形成する. 胚状体(矢印)の中に多数の無性芽を形成し栄養繁殖する. 雄器床(B矢印)で精子, 雌器床(C矢印)で卵を形成し, 受精後, 複相世代の胞子体(D矢印, 胞子嚢が裂開している)を形成する. (オックスフォード大学 山岡尚平博士, 京都大学大学院生命科学研究所 大和勝幸博士, 福澤秀哉博士提供)

● 7. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / コケ植物 / セン類

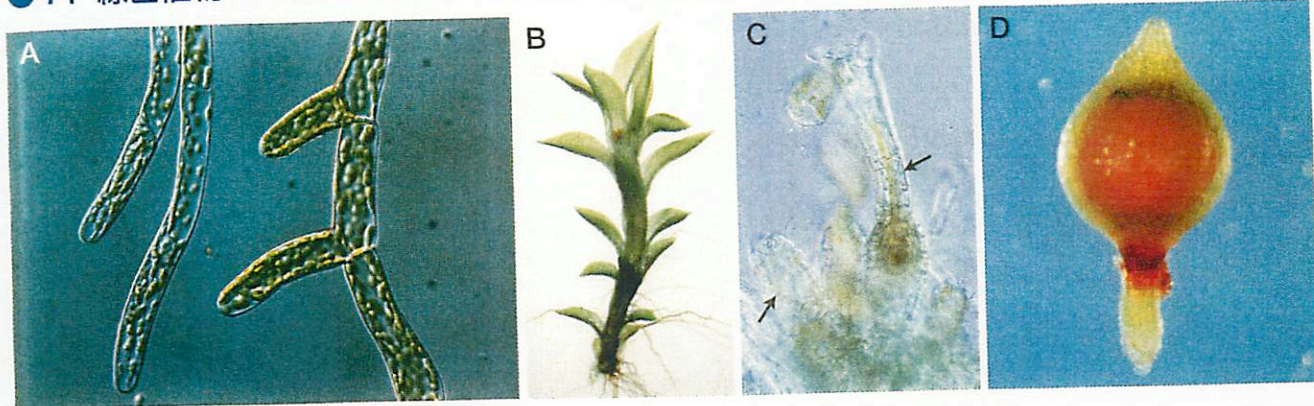


図8 ヒメツリガネゴケ *Physcomitrella patens*

単相の胞子が発芽して糸状の原糸体(A)を形成後、茎葉体(B)を形成する。低温処理により茎葉体頂端に造卵器(右矢印)と造精器(左矢印)が誘導され(C)、受精後、胞子体(D)が発生する。Dは茎葉体頂端に半寄生する胞子体を単離して示した。(A:基礎生物学研究所 村田隆博士提供, D:基礎生物学研究所 青野直樹博士提供)

● 8. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / コケ植物 / ツノゴケ類



図9 ホウライツノゴケ *Anthoceros angustus*

角状の部分が胞子体で、地面に広がっているのが配偶体。胞子体基部に永続性の分裂組織を持つ。(広島大学大学院理学研究科 出口博則教授提供)

● 9. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / 多胞子嚢植物 / リニア類

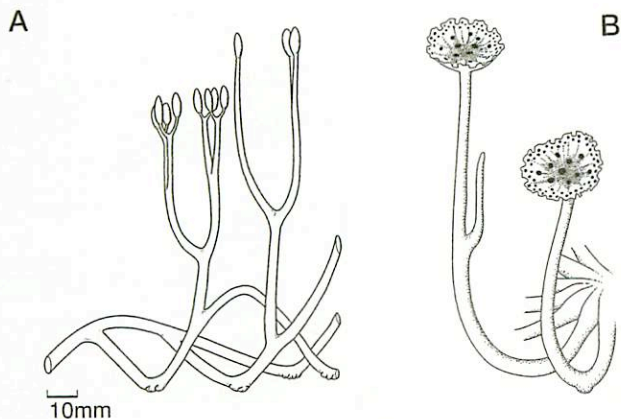


図10 化石植物リニア類の復元図

A: *Agraophyton major* (複相世代)。末端に胞子嚢を形成する二又分枝した茎のような器官を形成していた。B: *Sciadophyton* sp. (単相世代)。末端に配偶子嚢を形成する二又分枝した茎状器官を形成していた。(文献1)より改変)

● 10. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / 多孢子嚢植物 / 維管束植物 / 小葉類 / ゾステロファイツ類

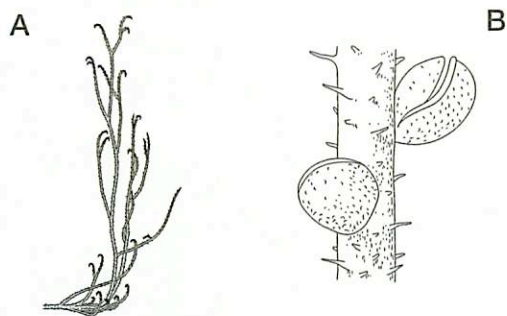


図 11 化石植物ゾステロファイツ類 *Sawdonia acanthotheca* (復相世代) の復元図

リニア類のように二又分枝の茎のような器官を形成するが(A), 表面に突起があること, 孢子嚢が頂端でなく, 茎側面に付く点(B)で異なっている。(文献2)より改変)

● 11. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / 多孢子嚢植物 / 維管束植物 / 小葉類

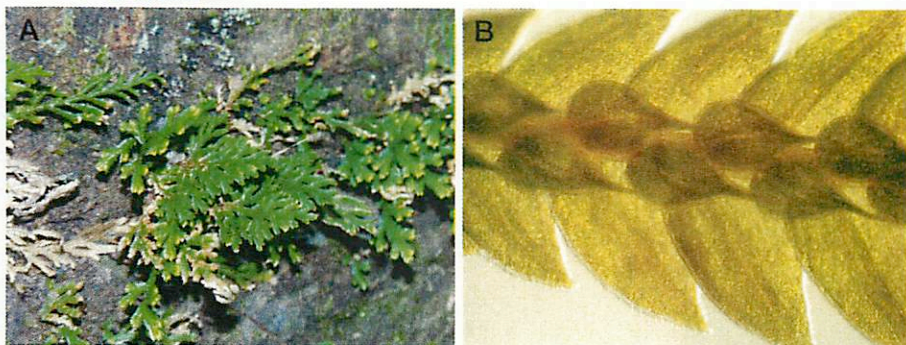


図 12 イワヒバ類イヌカタヒバ *Selaginella moellendorffii* (復相世代)

ゲノムサイズが100M弱と小さいことから全ゲノム配列決定がほぼ終了している。国内自生地(A)は沖縄県のみに限られ絶滅危惧種であるが, 栽培は容易で各地で雑草化している。2型の葉を形成する(B)。葉の葉脈が1本であることは小葉類の特徴である。



図 13 ヒカゲノカズラ類 *Lycopodium tristachyum*
小葉を付けた栄養シュート(矢印)と生殖シュート(孢子嚢穂, 矢尻)を示す。



図 14 ミズニラ類 *Isoetes lanceolatum*

● 12. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / 多孢子嚢植物 / 維管束植物 / トリメロファイツ類



図 15 化石植物トリメロファイツ類 *Psilophyton dawsonii* (復相世代) の復元図

リニア類のように二又分枝の茎のような器官を形成し, 末端に孢子嚢を形成する。しかし, 枝系がリニア類よりも複雑であり, 維管束を形成する点で異なっている。(文献2)より改変)

● 13. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / 多孢子囊植物 / 維管束植物 / 大葉類 / シダ・トクサ類



図16 マツバラン類 *Psilotum complanatum*
二又分枝する茎のみを持ち、根も葉も分化しない。



図17 ハナヤスリ類
Botrychium lanceolatum
地上に1枚の立体的な葉を展開する。1枚の葉の中で胞子を付ける生殖部位(矢印)と栄養部位に分かれる。

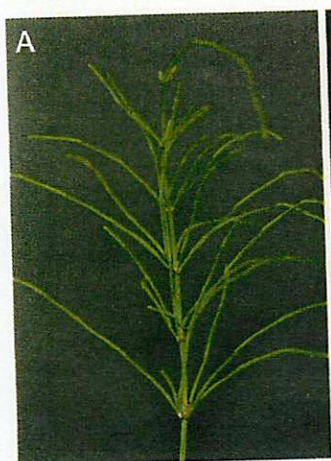


図18 トクサ類スギナ *Equisetum arvense*
シュート(A)の分枝部分に葉(葉鞘, B矢印)を形成する。



図19 リュウビнтаイ類 リュウビнтаイ *Angiopteris lygodii*
葉は2m近くになることもあり(A), 基部に肉質の托葉(B)を形成する。Bの星印は葉のとれた跡でその周囲に托葉が残っている。

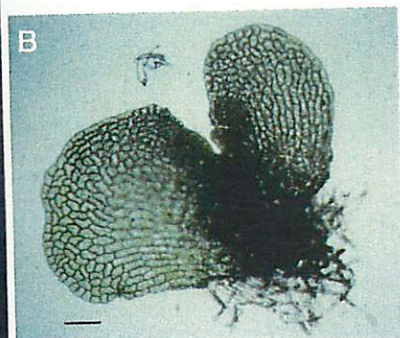


図20 シダ類 リチャードミスワラビ *Ceratopteris richardii*
成長初期に栄養葉を形成し、後に生殖葉(胞子葉, A矢印)を形成する。配偶体は独立生活し、くぼみの部分に分裂組織を持つ(B, スケールバーは100 μm)。

● 14. 緑色植物 / ストレプトファイツ類 / 有胚植物 (陸上植物) / 多孢子嚢植物 / 維管束植物 / 大葉類 / 木質植物



図 21 前裸子植物 *Archaeopteris* 属の全体 (A) と枝末端の拡大 (B)
枝に複数の単葉を付け、一部の葉は生殖葉 (B 矢印) として分化し孢子形成をしていた。

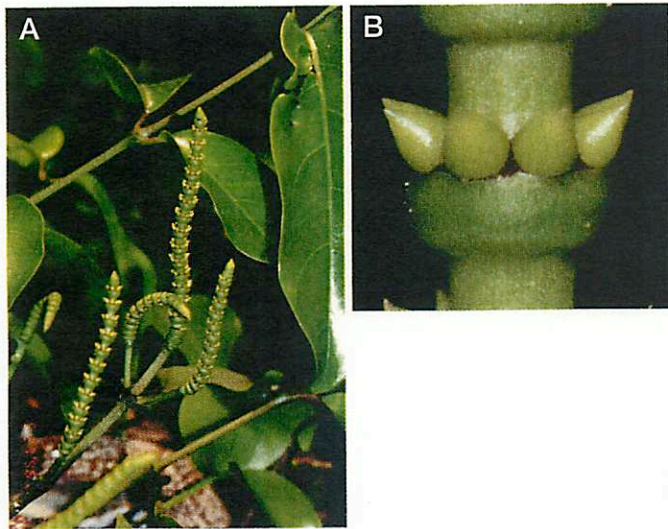


図 22 裸子植物グネツム類コバノグネツム *Gnetum parvifolium*
被子植物に類似した網状脈を持つ葉を形成し (A), 雌性孢子嚢穂に胚珠を輪生する (B)。

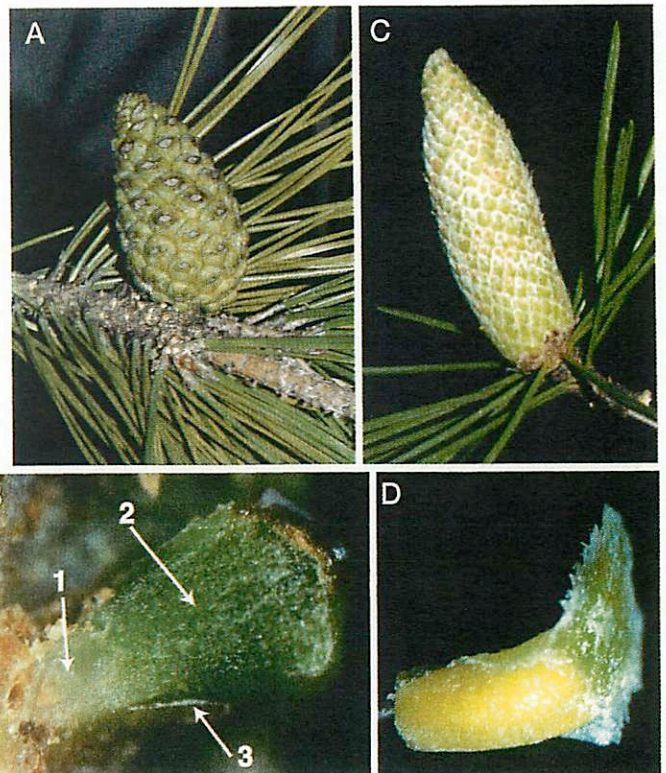


図 23 裸子植物針葉樹類
クロマツ *Pinus thunbergii* の雌性孢子嚢穂 (松ぼっくり) (A) と種鱗苞鱗複合体 (松かさ) の断面 (B)。1: 胚珠, 2: 種鱗, 3: 苞鱗。ヒマラヤスギ *Cedrus deodara* の雄性孢子嚢穂 (C) と雄性孢子葉 (D)。

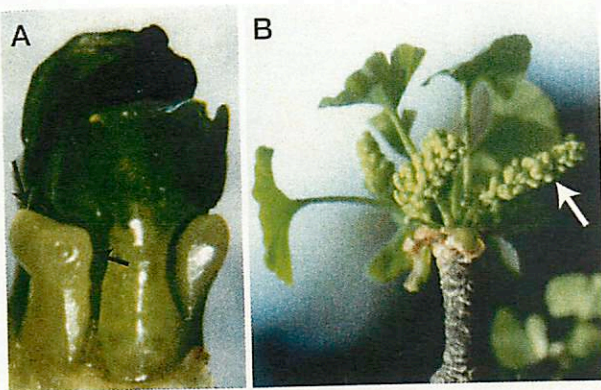


図24 裸子植物イチョウ *Ginkgo biloba* の雌性孢子嚢穂と雄性孢子嚢穂

雌性孢子嚢穂(A)は冬芽から鱗片を除去した状態で、2つの胚珠(矢印)を持つ。緑色の器官は若い葉。B矢印：雄性孢子嚢穂。(Bは東京大学大学院理学系研究科附属植物園 邑田仁教授提供)

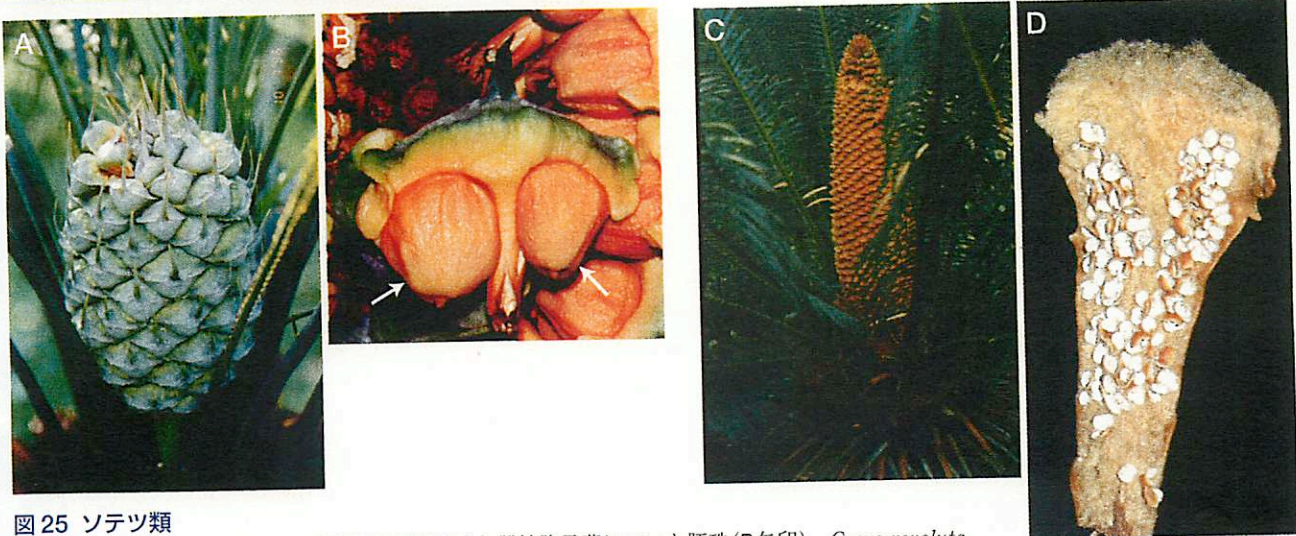


図25 ソテツ類

ソテツの仲間 *Macrozamia* sp. の雌性孢子嚢穂(A)と雌性孢子葉についた胚珠(B矢印)。*Cycas revoluta* の雄性孢子嚢穂(C)と雄性孢子葉の裏の小孢子嚢(D)。(Cは邑田仁教授提供)

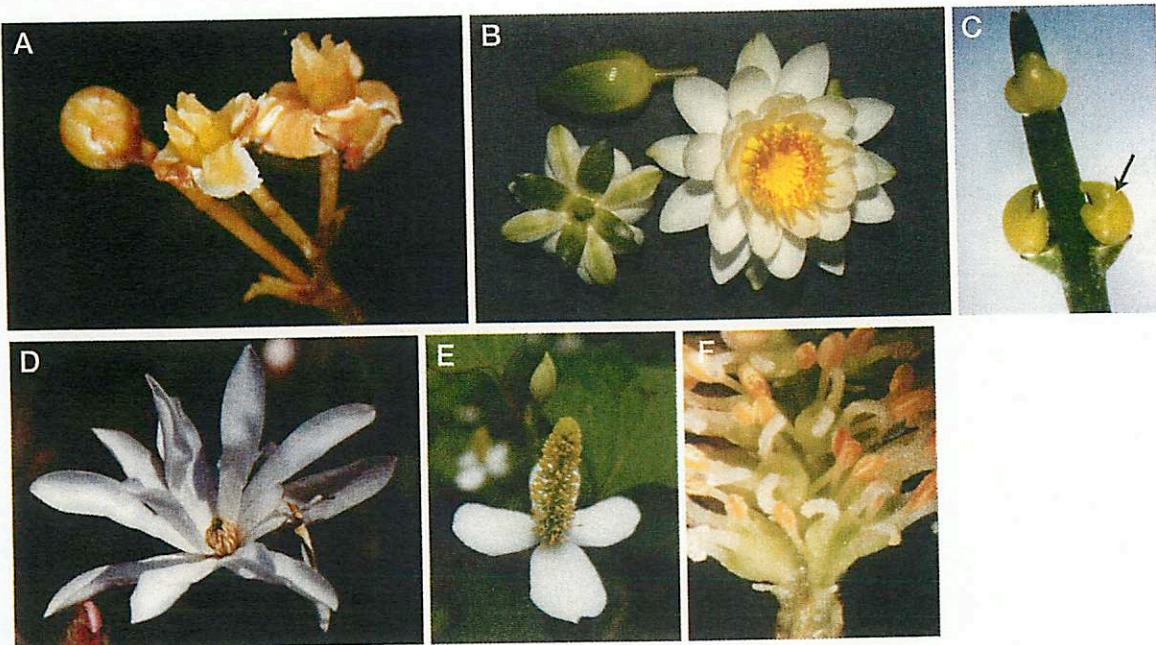


図26 基部被子植物

A：アンボレラ *Amborella trichopoda*。B：スイレン科ヒツジグサ *Nymphaea tetragona*。C：センリョウ科チャラン *Chlorantus spicatus*。D：モクレン科シデコブシ *Magnolia stellata*。E：コショウ目ドクダミ *Houttuynia cordata* の花序。白い花弁状の部分(矢印)は下部4つの花の苞で、それより上側の花は小さな苞、雄蕊、雌蕊のみを持ち、ガク片、花弁を欠く(F)。(Aは邑田仁教授提供)