

植物のなかま分け

基礎生物学研究所
長谷部 光泰

30年程前までは、生物の形態に基づいて生物の系統を推定していた。私が大学生のころの系統分類学の授業では、「生物の形態をできる限り調べつくし、それらを統合して系統を推定するので、系統推定は生物学が終わるときに初めてできるのです」と教わった。しかし、分子生物学の進展によって、状況は変化し、現在では、遺伝子の塩基配列やアミノ酸配列を比較することで系統を推定することが可能になった。植物の場合、系統推定に役立つ形態情報が100個あることはまずない。しかし、遺伝子の場合、塩基配列やアミノ酸配列からは簡単に数千個の情報が得られる。最近では、ゲノムの全配列を調べることも可能になっている。系統は統計的に推定するので、情報量が多い方が精度の高い推定ができる場合が多い。従って、現在では、遺伝子情報から系統推定を行い、推定された系統に基づいて、形態がどのように進化したかを考えるようになっている。

1. 植物の範疇

生物は単一の祖先から進化してきたと推定されている。従って、全ての生物は1つの系統樹としてまとめられる。ある分類群に注目したとき、それらは生物の系統樹のどこかに共通の祖先を持っている。従来は生物の系統関係がはっきりわからなかったのが、形態的に類似したものを1つのグループとして認識してきた。例えば、五界説の原生生物などはその例である。単細胞の真核生物をひとまとめにしていたのだから、現代的にみれば、カイメンやキノコをシダ植物やコケ植物と同じグループに入れていたリンネの隠花植物に比類できる歴史上の遺産であ

る。しかし、現在では、ゲノム上に存在する数百の遺伝子のアミノ酸配列を比較することで、生物の系統が統計的検定を持って推定できるようになってきた。統計的に有為ではなく未解明の部分もまだ残されているが、陸上植物に関してはほぼ系統関係がはっきりした(図1)。また、葉緑体が藍色細菌(シアノバクテリアとも呼ぶ。ラン藻と呼ばれることもあるが、真核生物の藻類ではなく原核生物のバクテリアなので、ラン藻という用語は使わない方がよい)の細胞内共生によってできたことがわかり、緑色植物、紅色植物、灰色植物の共通祖先の単細胞生物で共生が起こったこともわかってきた。これを一次共生と呼び、一次共生による葉緑体を持つ生物を「植物」と呼ぶ場合が多い。ただ、葉緑体の起源についてはまだ決着が付いたわけではない。細胞内共生は従来考えられてきたようにシアノバクテリアが真核細胞に取り込まれただけではなく、他の細菌や真核真核共生など、さまざまな共生現象の結果生じた可能性を考慮すべきであると指摘されている(佐藤直樹, 2018)。

一次共生によって進化した「植物」が他の生物に二次的に細胞内共生することで、コンブやワカメを含む褐藻類やミドリムシのような、異なった系統であるが葉緑体を持つ生物が誕生した。これを二次共生と呼ぶ。ちなみに、光合成をするものをすべて植物と呼びたいと思うかもしれない。しかし、二次共生によって光合成をする生物はいろいろな系統に散らばって生じているので、花が咲かなくて動かない生物をひとまとめにしたリンネの隠花植物や、単細胞真核生物などをひとまとめにした五界説の原生動物と似たようなものである。

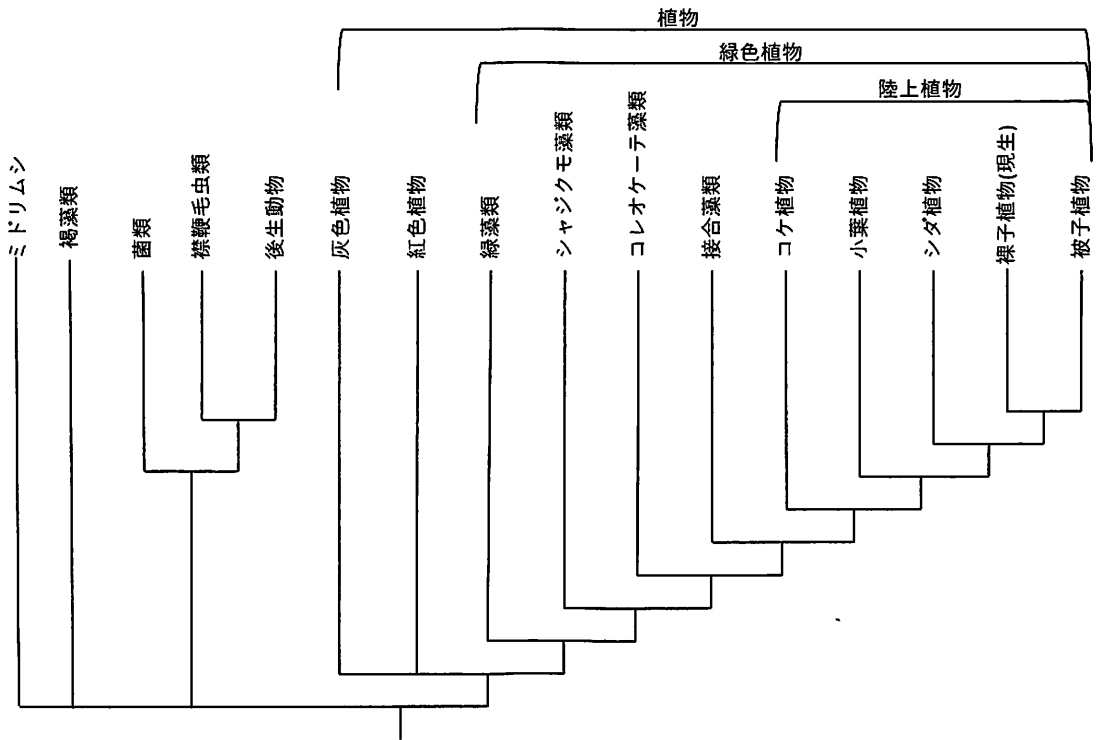


図1 植物の範疇と系統関係

2. 陸上植物に 一番近縁なのは接合藻類

シャジクモ藻類は頂端分裂組織を持ち、枝を輪生する様子が外見上、陸上植物のシュート構造に似ていることから、陸上植物の姉妹群（一番近縁な群）だと考えられたこともあった。しかし、陸上植物の姉妹群はアオミドロやミカヅキモなどからなる接合藻類である可能性が高いことがわかった。従って、シャジクモ藻類の体制は陸上植物とは独立に進化したことになる。接合藻類は運動性の精子を形成しない点で、シャジクモ藻類ともコケ植物やシダ植物とも違っている。従って、接合藻類の系統で運動性精子が失われた可能性が高い。進化の過程では、人が大事だと思うような形質でも、失われることがしばしばある。

3. 現生陸上植物は 5つの単系統群からなる

この20年ほどコケ植物のタイ類が陸上植物の最基部で分枝し、コケ植物は単系統群（共通の祖先由来の全ての子孫を含む群）ではないと思われてきた。しかし、これは塩基配列のGC含量にバイアスがあったために生じた間違った推定であったことがわかり、コケ植物セン類とタイ類は姉妹群であることがはっきりした。そして、両者とツノゴケ類が単系統群を形成する可能性が高いと考えられている。従って、従来どおり、コケ植物という一つの分類群にまとめることが妥当である（図2）。

一方、従来の分類群を変える必要が出てきたのはシダの仲間である。これまでシダ植物に含まれていた小葉類（ヒカゲノカズラ類、イワヒ

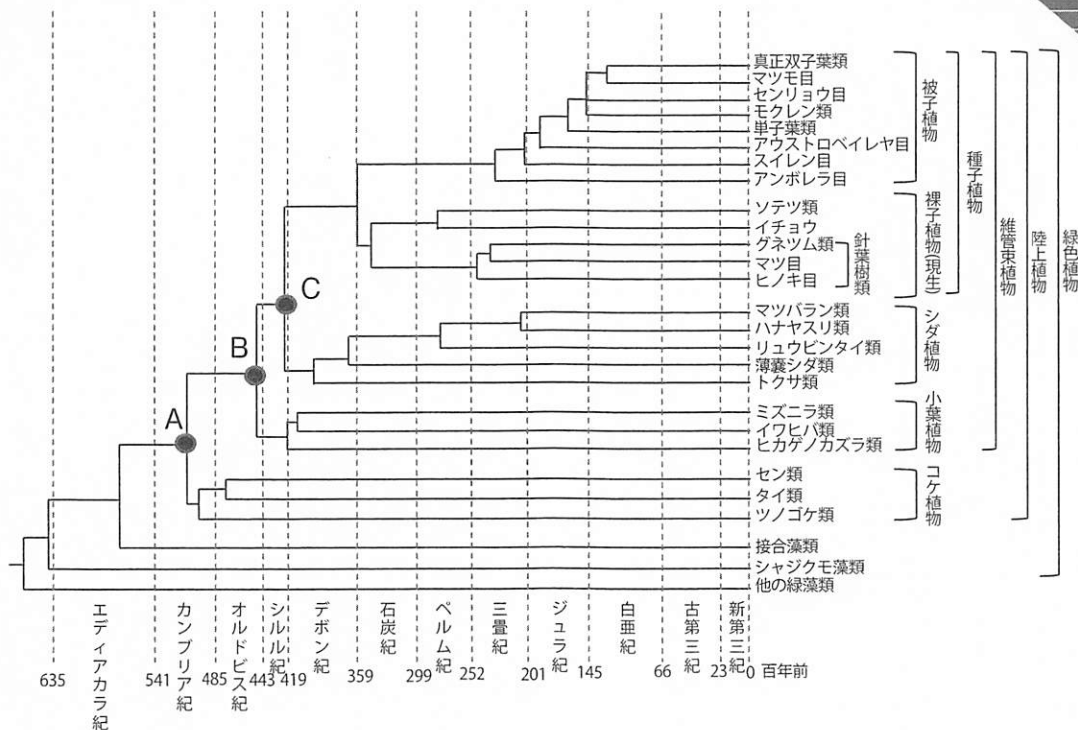


図2 緑色植物の系統関係。分枝年代は化石とアミノ酸配列の違いを考慮して推定した (長谷部 2020)

バ類、ミズニラ類)は他のシダ植物とは別系統であることがわかったので、小葉植物として区別するのが妥当である (図2)。一方、残ったシダ植物は単系統であるので、そのまま名前を残して使うのが良いと思う。現代的なシダ植物は、トクサ類、薄囊シダ類 (所謂普通のシダ)、リュウビンタイ類、ハナヤスリ類、マツバラン類の5つの分類群からなる (図2)。

4. 裸子植物は単系統ではないが、 現生裸子植物は単系統

現生する裸子植物は針葉樹類、イチョウ、ソテツ類の3群である (図2)。従来は、ナミブ砂漠のサバクオモト属、世界の砂漠地帯に広く分布し、咳止めのエフェドリンの原料となるマオウ属、そして、旧熱帯に分布し被子植物のような葉をつけるグネツム属の3群をまとめて、グネツム類として、現生裸子植物は4群あると考えられてきた。しかし、ゲノム情報を用いた解析から、グネツム類は針葉樹類に含まれる可能性が高くなったことから、現状では、針葉樹類、イチョウ、ソテツ類の3群にまとめるのが

妥当だろう。グネツム類は被子植物の姉妹群だと考えられた時期が長く続いたが、系統関係がわかってからあらためてグネツム類の形態を見直すと、たしかに、針葉樹に似た点が多い。形態というのは複数の特徴があわさっている (例えば、色、異なった部位の形、毛の有無とか)、見る人は無意識あるいは意識的に複数の特徴のうちの一つを強調してしまっている。従って、形態は主観によって見え方が変わることが多いので注意が必要である。

5. 被子植物の系統

被子植物は化石種も含めて単系統群である。絶滅した裸子植物から進化してきたはずだが、どの化石裸子植物が被子植物の祖先だったのかは、未解明で (高橋正道, 2018) (西田治文, 2017)、植物進化学の大きな謎の一つである

被子植物の科の系統関係もほぼ明らかになったが、その結果は、従来の形態に基づいた推定のどれとも異なるものだった (被子植物の詳しい系統関係は http://www.nibb.ac.jp/evodevo/tree/00_index.html 参照)。そのことを反映して、

科や目、あるいは、いくつかの科や目をまとめるような特有の形態形質はほとんど見つからない。同じような形質があちこちの系統で進化した、あるいは、一度進化した形質が失われたりしている。花卉が癒合した合弁花と癒合しない離弁花があるが、合弁花はキク類（キク目、シソ目、ツツジ目などを併せた単系統群）の中で何回も離弁花から進化したことがわかってきた。キク類の共通祖先の段階で器官を癒合させる仕組みが植物体のどこかで進化し、その仕組みを体の異なった場所である花卉で働かせる変異が何回もおこったのかもしれない。

従来、双子葉類と単子葉類の2つに分けられていたが、現在では、被子植物の祖先は双子葉で、単子葉類は双子葉類の中の1系統であることがわかってきた（図2）。系統的には、単子葉類は、双子葉類の目と同等なレベルである。だから、被子植物は単子葉類と双子葉類の2つに分けることができます、というのは、人間は日本人と他の人種の2つに分けられます、と言うのと同じことになる。

6. 原始的、高等と下等

系統樹の基部で分枝した分類群を「原始的」と呼ぶことがある。例えば、コケ植物は陸上植物の基部で分かれたので原始的な陸上植物と呼ばれることもある。また、被子植物の基部で分枝したモクレン目やスイレン目などを原始的被子植物と呼ぶこともある。これはやめたほうが良い。コケ植物の祖先と被子植物の祖先は約5億年前に分枝し（図2）、その後、どちらの系統もともに5億年間進化して現在に至っている。従って、基部で分枝した系統が今だに祖先の原始的な形質を維持している可能性はあまりない。例えば、キジカクシ目の系統を見てみると、もともと基部で分枝したのはラン科である。キジカクシ目に属するアヤメ科やヒガンバナ科がラン科の花から進化したとは考えにくいし、そんな化石は無い。さらに言えば、コケ植物と被子植物の共通の祖先はコケ植物のような形をしてい

たわけではない。コケ植物からシダ植物、そして、シダ植物から種子植物が進化したのではない。コケ植物と他の陸上植物の共通祖先（図2の黒丸A）は現生のコケ植物とは異なった形態を持つ植物、小葉植物と他の維管束植物の共通祖先（図2の黒丸B）はリニア類、シダ植物と種子植物の共通祖先（図2の黒丸C）はトリメロフィトン類である。リニア類やトリメロフィトン類は根も葉も持たず、それぞれ小葉植物でもシダ植物でもない。原始的という言葉を使うのがおかしいというわけではない。現生種でも原始的な形質を維持している、あるいは、二次的に原始的な形質に戻ってしまった種はたくさんある。基部系統だからという理由だけで原始的と決めてしまうのはまかりならないということである。

一方、ぜったい使ってはならないのは「高等」と「下等」である。上記したように、全ての生物は祖先から同じ時間をかけて進化してきたものであり、全て同等である。もちろん、複雑な形態を持った生物と単純な形態を持った生物はいる。しかし、どちらも地球上の環境を自然選択を経て生き抜いてきた生物であり、高等と下等の区別をされる言われはない。人間の系統を考えると、黒人は白人や黄色人種よりも前に分枝したから下等だろうか。明らかな間違いである。つまるところ、高等と下等を区別する定義は無い。定義のできない用語は使うべきではない。

7. 花の進化

花は被子植物の生殖器官である。なので被子植物はflowering plantsと呼ばれる。そして、通常、ガク片、花卉、雄しべ、雌しべが近接して一塊の器官として形成されるという特徴がある。一方、裸子植物は被子植物ではないので、定義からして、花は付けない。また、雄性胞子囊穂（花粉をつける雄性胞子葉の集まり）と雌性胞子囊穂（雌性胞子囊〔珠心〕をつける雌性胞子葉）を異なった枝に形成し、決して、一つ

の枝に近接して付けることはない（被子植物でも二次的に雌雄異花や雌雄異株に進化したものもある）。雄と雌の生殖器官である雄性孢子葉と雌性孢子葉をまとめてつける仕組みの進化は進化上の大革新だったのである。

しかし、毎年、春になると「スギの雄花が咲いて花粉が散り出しました」と心穏やかで無い言葉がとびかう。また、専門書でも、昔、裸子植物の段階で花が進化したと考えられていたことの名残で、球花や球果（裸子植物には子房が無いので、子房からできる果実は存在しない）などの用語が堂々と使われている。被子植物や裸子植物の生殖器官は、シダ植物と対応づけると、陸上植物の生殖器官がどのように進化してきたかを理解する良い材料なのに、裸子植物の生殖器官が変わった「花」のように扱われ、生徒達に単なる用語として暗記されるのはなんとももったいないと思う。

また、花に関連する奇妙な用語として「胚嚢」がある。胚嚢は被子植物の雌性配偶体である。胚珠の珠心（雌性孢子嚢）の中で胚嚢母細胞（雌性孢子母細胞）が減数分裂して胚嚢細胞（雌性孢子）ができる。胚嚢細胞は遊離核分裂を経て体細胞分裂し胚嚢（雌性配偶体）となる。被子植物の雌性配偶体である胚嚢は数細胞に退化しており、受精で出来た胚は重複受精してできた胚乳や、珠心や珠皮といった孢子体組織から栄養を貰って成長する。従って、胚が胚嚢に包まれることは無い。なのに、なんで胚嚢（胚を包む袋）と呼ぶのだろうか。胚嚢は英語ではembryo（胚）sac（嚢）なので翻訳は正確である。古い文献を遡ってみるとembryosacという用語は細胞が見つかるよりも前から用いられており、成長途中の胚を覆う珠皮などを指して用いられていた。どういう経緯かはわからないのだが、いつの間にか雌性配偶体と呼ぶ用語に誤用されてしまったようである。しかも、たちがわるいのは、被子植物以外の陸上植物では、雌性配偶体は胚に栄養を供給し、胚を覆っているが胚嚢とは呼ばない。被子植物だけで雌性配

偶体が縮小して胚を覆わなくなっているのに、被子植物の雌性配偶体だけをわざわざ胚嚢と呼ぶのである。

花については他にも誤解がある。文豪かつ科学者でもあったゲーテは、花の中からシュートが伸び出す変異体を観察して、葉が植物の原型（この時代は神が作った「原型」を変形することで、多様な形態が生まれていると考えられていた）で、葉から花器官（がく、花卉、雄しべ、雌しべ）が進化したと考えた。しかし、これは現代的には正しくない。ゲーテの後に、先に触れたリニア類やトリメロフィトン類などの祖先植物の化石が発見されるとともに、陸上植物の進化の過程で、葉はコケ植物セン類、タイ類、小葉植物、シダ植物（シダ植物の中でも何回か進化したかもしれない）、種子植物のそれぞれの祖先で独立に進化したことがわかってきた。種子植物の共通祖先はトリメロフィトン類で、枝だけからなる体制で、枝には孢子嚢を付ける生殖枝と孢子嚢を付けない栄養枝があった。トリメロフィロン類で平面構造を作る仕組みが進化したときに（枝が癒合して葉ができたというテローム説がしばしば紹介されるが、現代的には支持されない）、生殖枝と栄養枝のそれぞれが平面状構造に進化したと考えられる。そして、生殖枝からできた平面状構造は雄しべと雌しべに、栄養枝からできた平面状構造は葉になった。つまり、花器官と葉は同じような時期に枝から進化したのであり、葉が出来た後で、葉を変形することで花器官ができたのではない。

8. 外種皮

被子植物と裸子植物の大きな違いは、胚珠の珠皮が裸子植物では1枚だが、被子植物では2枚あることである。被子植物でも2枚の珠皮が癒合して1枚になっている場合があるが、発生過程としては厳然として2枚の珠皮が形成される。従って、被子植物を他の裸子植物から区別する明確な形態形質である。しかも、これだけ被子植物が多様化しても、頑なにその仕組みが

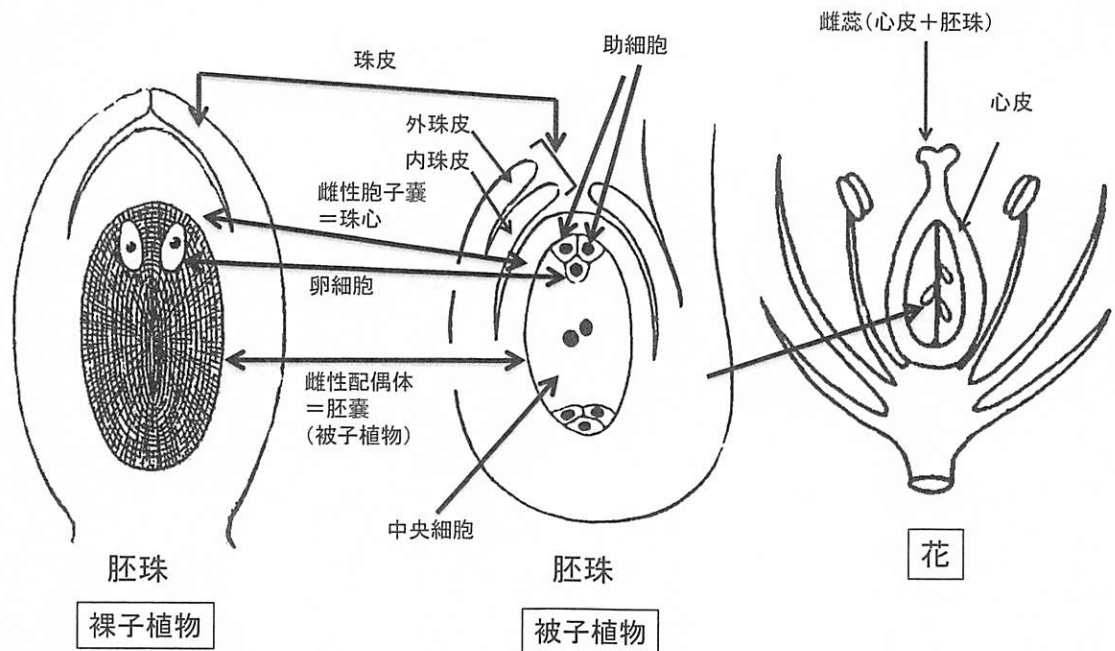


図3 裸子植物と被子植物の胚珠の模式図
Gifford and Foster 1989、長谷部 2017 より改図。

保持されている理由は謎のままである。

珠皮は胚珠が種子になると種皮となる。裸子植物では珠皮が1枚なので(図3)種皮は1種類である。一方、被子植物では内珠皮由来の内種皮と外珠皮由来の外種皮の2種類の種皮ができる(図3)。従って、外種皮があるのは被子植物だけである。

しかし、インターネットのサイトによっては、ギンナンの肉質部を外種皮、硬い殻を内種皮とする記述を見かけることがある。そう呼びたくなる心情は理解できるが、被子植物進化における外種皮の進化の重要性を考えるに、かつ、身近な植物だけに、是非、種子植物進化の理解を深めていっても良いのではないかと思う。

9. 最後に

遺伝子解析技術の進展により、系統関係の推定は容易にできるようになり、陸上植物のだいたいの系統関係がわかってきた。一方、植物進化の一つの醍醐味は形多様性であり、形態の理解がより重要になってきている。今後は、系

統関係という地図が手に入ったので、いろいろな形態がどのように進化してきたのかをだれもが推定し、議論できる時代になった。そのような状況で、形態観察の技術を磨くことはとても大事である。花はがく、花卉、雄しべ、雌しべでできていることはみんな知っているのだが、実際の植物を見たときに、花の形態が理解できるかというところでもないのだ。

先日、「タルホーン」という名前ドライフラワーが売っていた(図4)。ネットで調べるとパナマソウ(タコノキ目パナマソウ科)の花序を半分切って、乾いて反り返ったものだとあちこちに書いてある。中にはパナマソウについて詳しく解説をしてくれている親切なページもある。ネット上にはたくさんの写真があるので、パナマソウの花形態も簡単に観察できる。ネットの解説を読めば(例えば筑波実験植物園のホームページ)パナマソウは雌雄同株異花であることがわかる。つまり、一つの花序に雄花と雌花の両方がある。ところが、タルホーンを観察すると、雄花しか無く、パナマソウに特徴

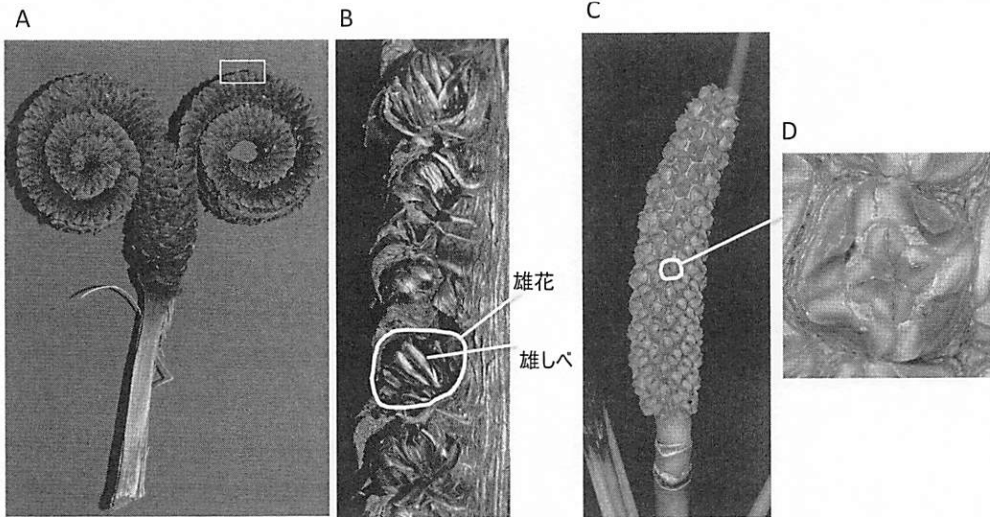


図4 タルホーンとパナマソウ

(A) ドライフラワーとして売られているタルホーン。(B) Aの白い四角部分の拡大。(C) パナマソウの花序。(D) (C) の1つの雌花の拡大。

的な雌花が無い。しかも、雄花が組織に埋まっている。このことから、タルホーンはパナマソウでないことがわかる。では、何かとなると少し難しいかも知れない。たくさんの雄花が苞に覆われ組織に埋もれていることから、オオギヤシの雄花序である可能性が高い。雄しべ、雌しべを探すだけの作業なのだが、実際の植物に向き合うと意外と難しい例である。遺伝子についての教育も必要だが、より身近で実用可能な形態教育の充実を期待して本稿を終えたい。

引用文献

- 佐藤 直樹 (2018). 細胞内共生の謎：隠された歴史とポストゲノム時代における新展開 (東京大学出版会).
- 西田 治文 (2017). 化石の植物学 (東京大学出版会).
- 高橋 正道 (2018). 花のルーツを探る (裳華房).
- 長谷部 光泰 (2017) 「花の進化：陸上植物の生殖器官の進化」二河成男編「生物の進化と多様化の科学」放送大学教育振興会
- 長谷部 光泰 (2020) 陸上植物の形態進化。裳華房 (春頃出版予定)

ハエトリソウの記憶

ハエトリソウは奇妙な植物だ。小動物を食べる。葉の縁に刺が生えた奇妙な葉を持つ。0.01秒で閉じる理由は、下敷きをべこべこするように、座屈という物理現象によって説明できることが報告された。さらに、葉に生えた感覚毛に1回触っただけでは閉じず、30秒以内に2回触ると閉じる。つまり、1回目の刺激を覚えている。30秒とはいえ、脳も神経も無いのにどうして記憶できるのか。私の研究室の大学院生の須田啓君は3年間の試行錯誤の末、遺伝子改変ハエトリソウを作りこの謎を解いた。細胞内のカルシウム量が1回目刺激で少し増え、二回目の刺激でさらに増えると閾値を超えて葉が閉じる仕組みを明らかにした。1回目に増えたカルシウムは徐々に減るので、時間がたつと2回目の刺激でもカルシウム量が閾値を超えなくなるのが記憶の理由だった。

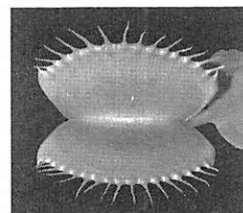


図1 ハエトリソウの捕虫葉