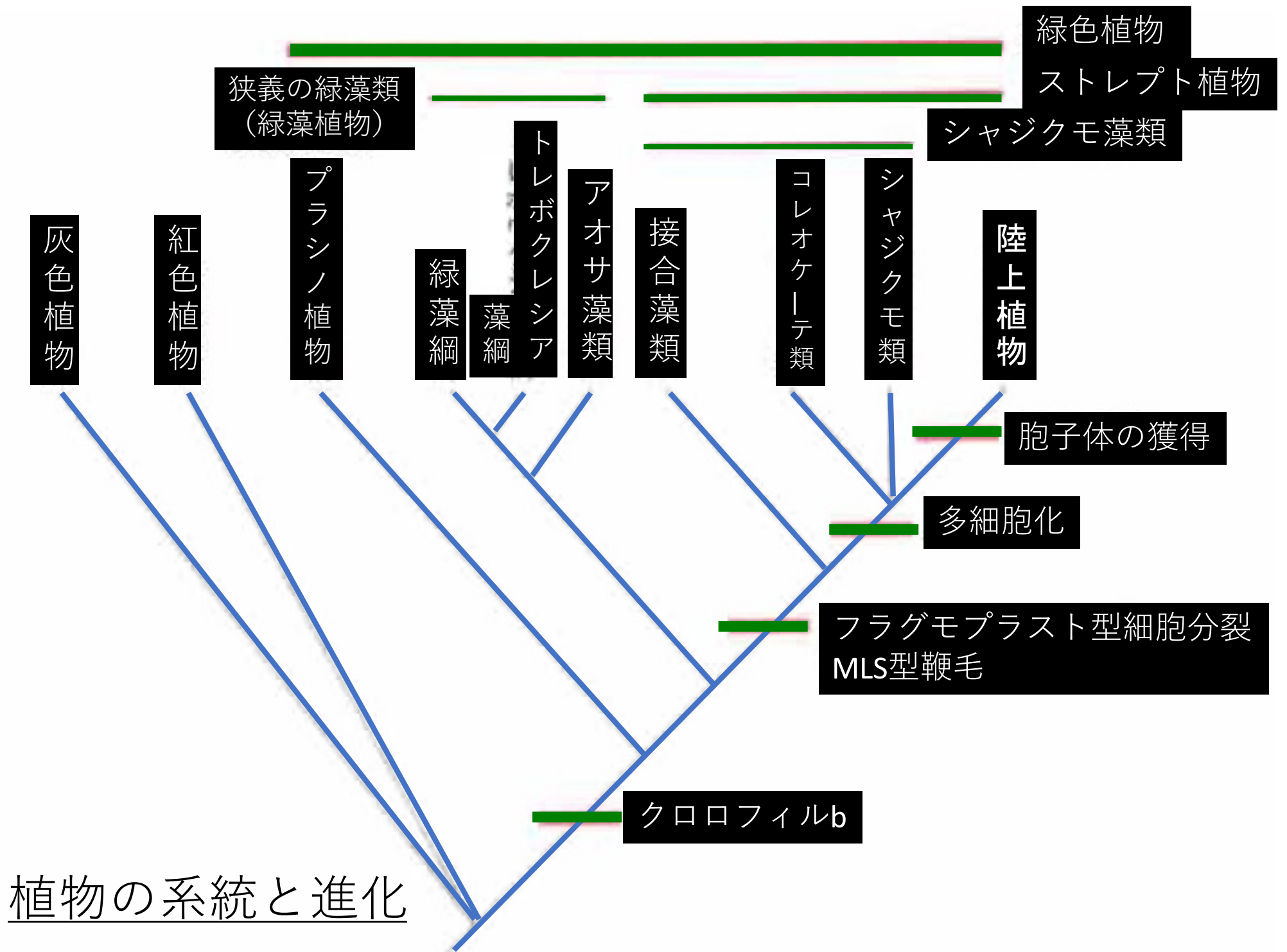


植物 (2)

Plantae

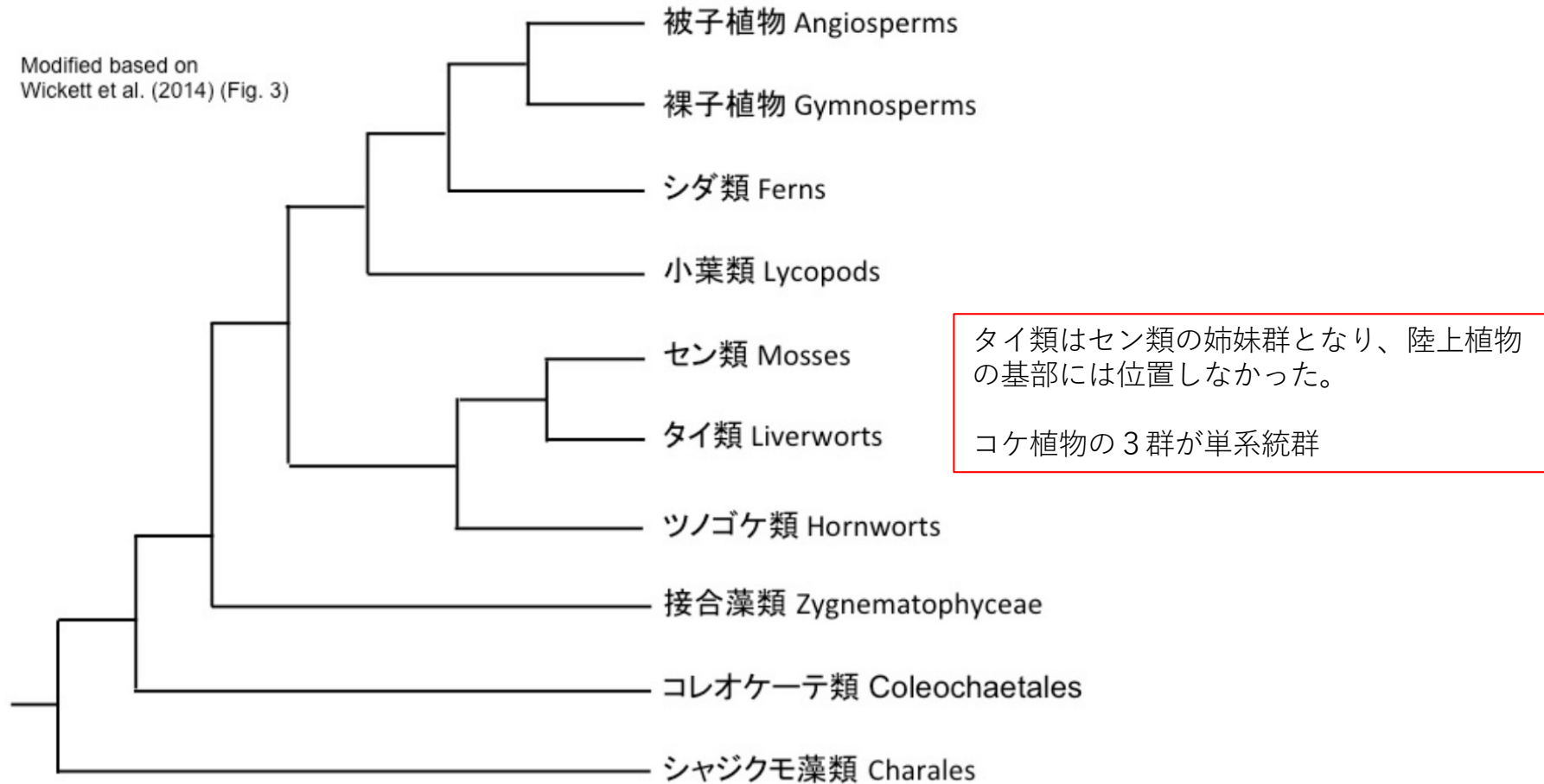




植物の系統と進化

植物発生進化学：読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



Cox et al. (2014)

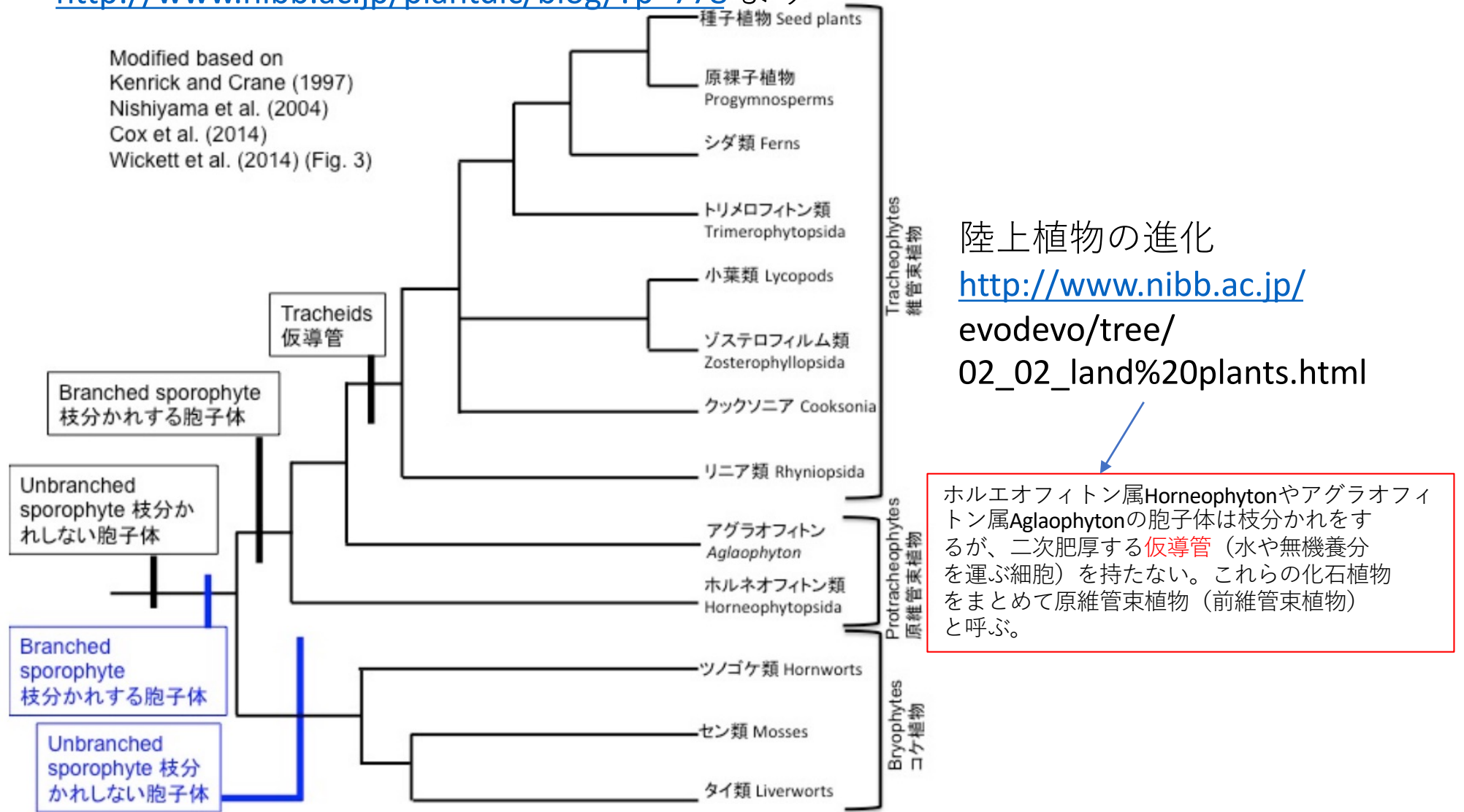
Que et al. (2006)が系統推定に用いたコドンの3番目の塩基の同義置換パターンに分類群により偏りがあり、系統関係が間違っていて推定されている可能性を指摘した。そして、コドンの1番目と二番目の塩基やアミノ酸配列を用いて系統推定

Wickett et al. (2014)

トランスクリプトームやゲノムデータを用いて、(1) 647遺伝子をつなげた連結遺伝子 (concatenated gene) による系統推定、(2) 424遺伝子の遺伝子系統樹を個々に作製、比較して、もっとも確率の高いトポロジーを種系統樹として選ぶコアレッスン解析

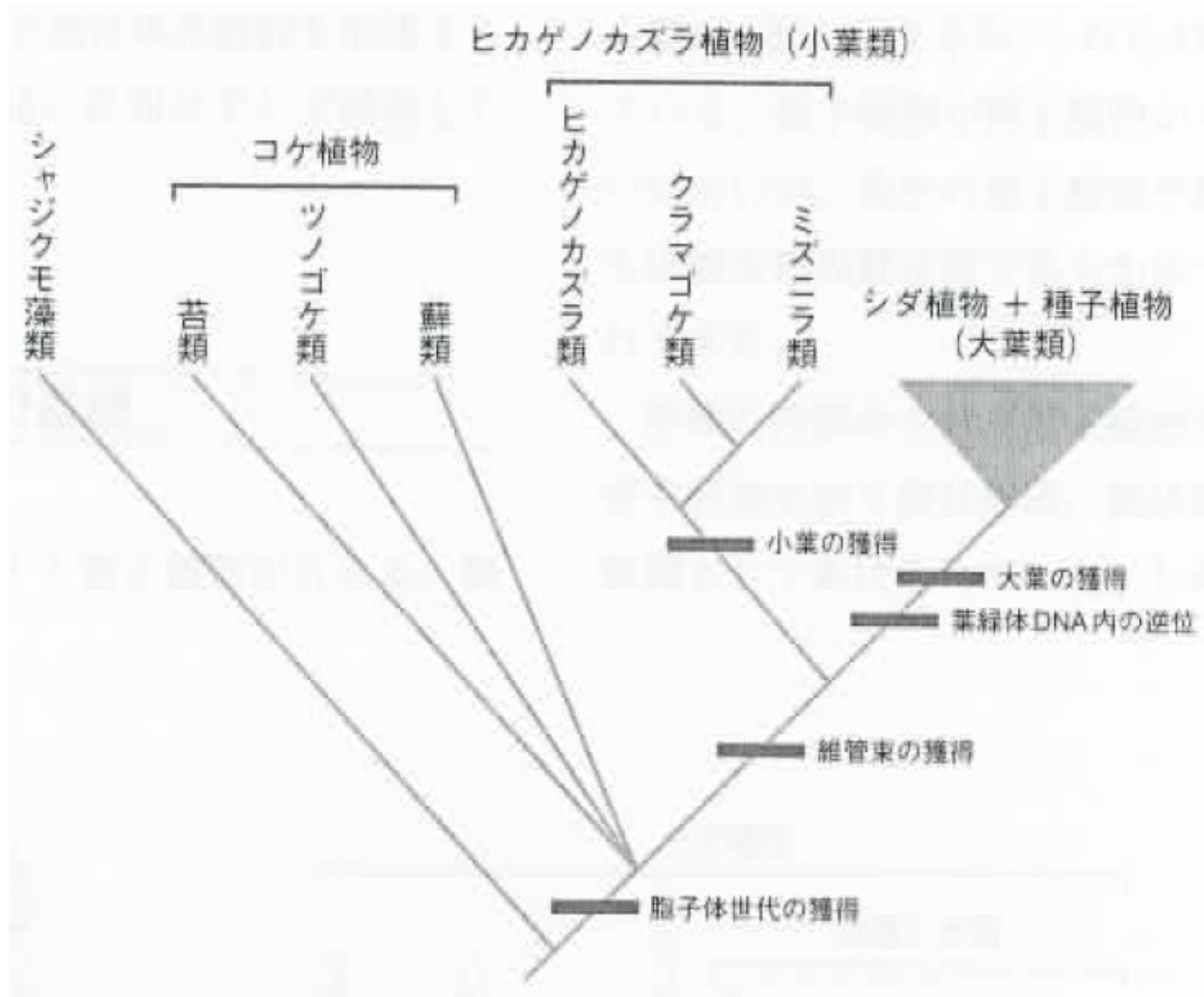
植物発生進化学：読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



タイ類が陸上植物の最基部で分枝し、現生コケ植物の3系統は側系統になると推定されてきたので (Qiu et al. 2006)、シルル紀からは**枝分かれした胞子体化石**しか産出されないにもかかわらず、陸上植物の共通祖先は現生コケ植物のように**分岐しない胞子体**を形成していたと広く考えられてきた (Shaw et al. 2011)。しかし、陸上植物の基部系統がタイ類でなく、現生コケ植物は単系統になる可能性が高いことがわかったので、陸上植物進化の初期段階の形態変化について再検討する必要がある。

陸上植物の系統 (1)



維管束植物の系統

維管束構造 1

維管束 (vascular bundle)

陸上環境への適応としての意義

(1) 物質輸送

地下部で吸収した水や無機栄養を地上部へ輸送

光合成器官で合成された光合成産物を他の器官に輸送

(2) 茎の機械的強度を増す

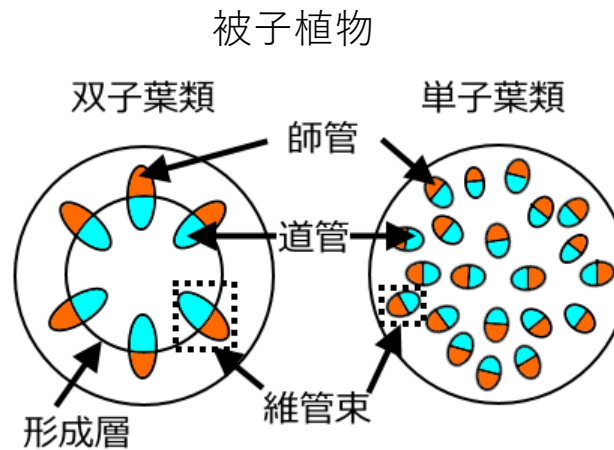
維管束木部 -----→ 細胞壁が肥大

-----→ 茎の強度が増し、(コケ植物よりも)
高く成長可能

維管束構造 2

維管束の構造

維管束は、維管束植物の共有派生形質
木部と師部という2タイプの
維管束組織をもつ
形成層は肥大成長のための
分裂組織



http://rikamoto.com/2016/05/18/1_13/ より

維管束構造 3

木部 (xylem)

もっぱら水や無機塩類を輸送。

管状細胞からなる**仮道管 (tracheid)**あるいは**道管 (vessel)**をもつ。

仮道管は、細胞壁だけ残った死細胞であり、細胞壁にはフェノール重合体の**リグニン (lignin)**が沈着して、肥厚している。水分通導に加え、機械強度を増す役割もになっている。

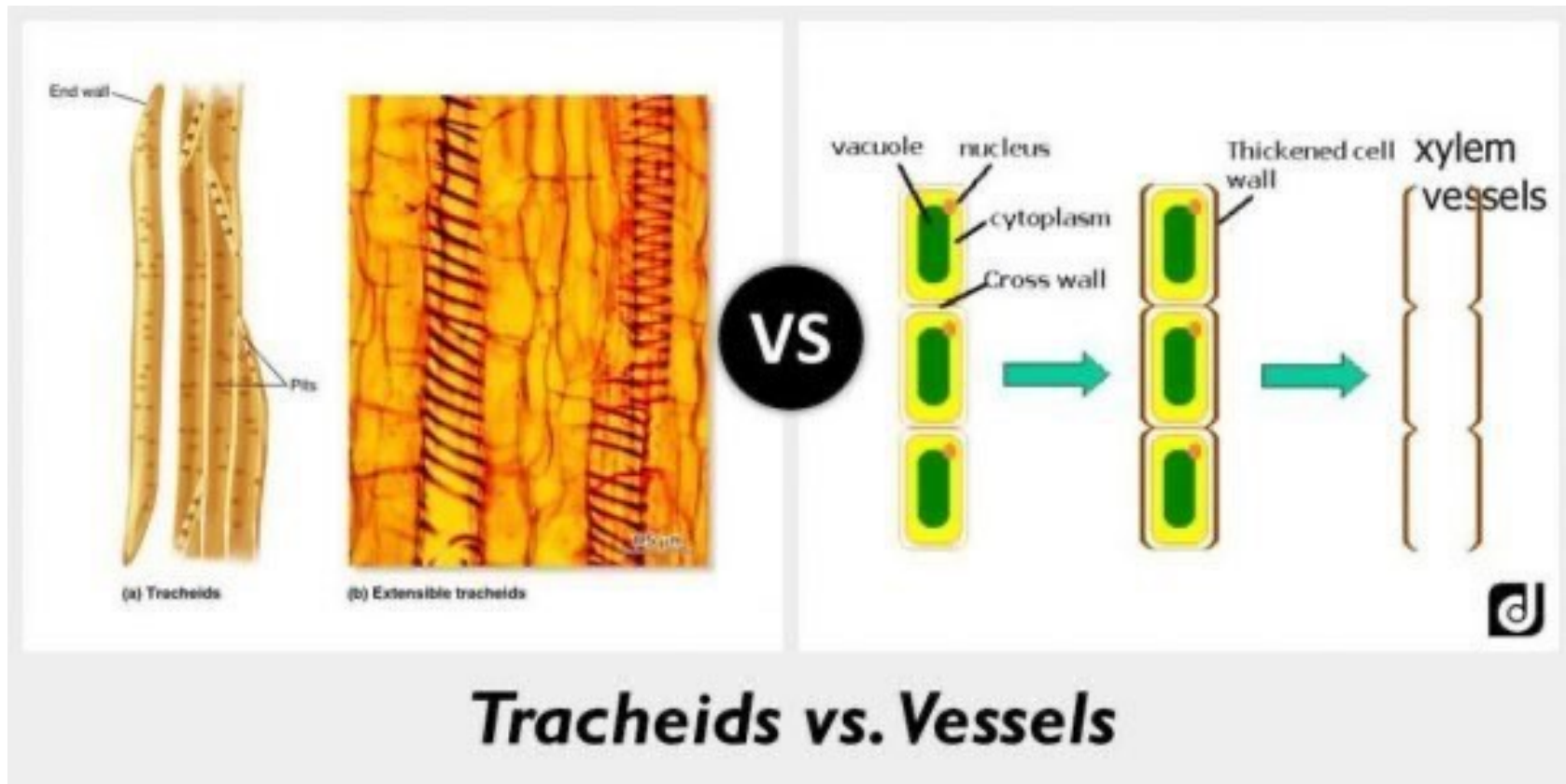
道管も死細胞からなるが、隔壁が失われている。

師部 (phloem)

糖やアミノ酸、その他の有機化合物を分配する組織で生きた輸送細胞からなる。

仮導管は、すべての**維管束植物**の木部で観察される組織
ほとんどの**シダ植物**や**裸子植物**は**道管**をもたない

維管束構造 4



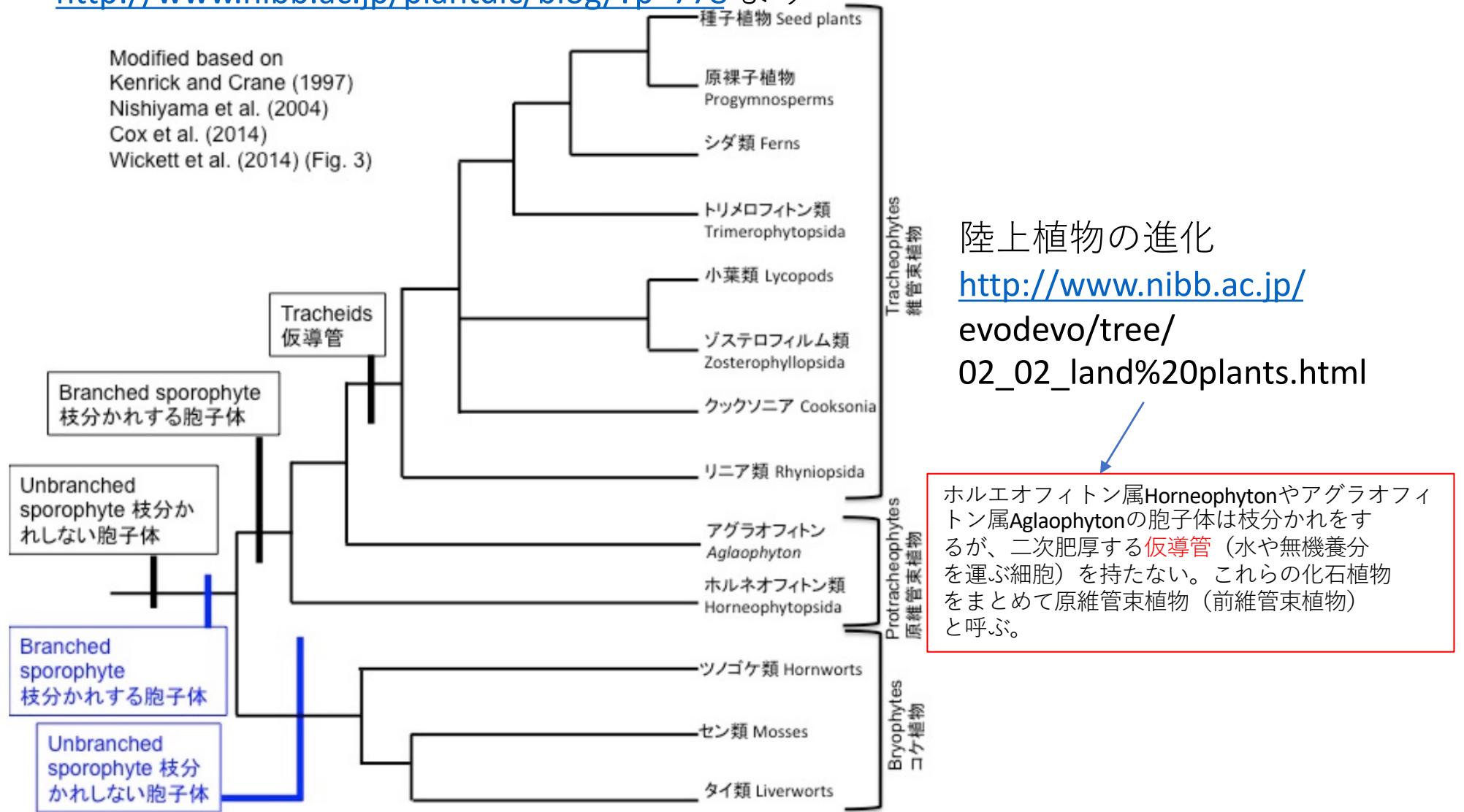
仮道管は細胞同士が縦につながる

道管は細胞同士が上下につながる

いずれも死細胞で構成された水の通路であり、体の支持の役割も持つ
シダ植物や裸子植物は主に仮道管を使う。被子植物は主に道管を使う。

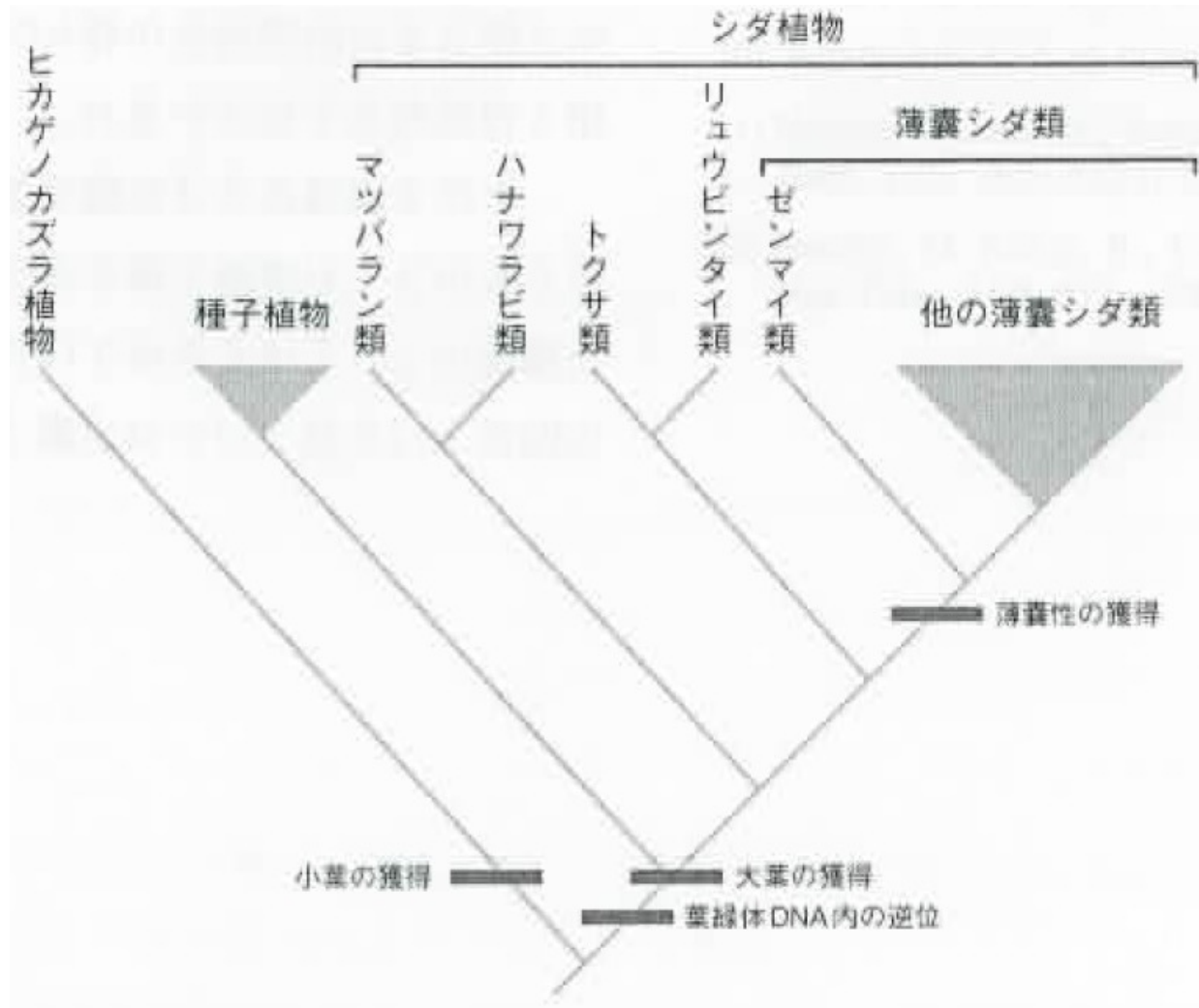
植物発生進化学：読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



タイ類が陸上植物の最基部で分枝し、現生コケ植物の3系統は側系統になると推定されてきたので (Qiu et al. 2006)、シルル紀からは**枝分かれした胞子体化石**しか産出されないにもかかわらず、陸上植物の共通祖先は現生コケ植物のように**分岐しない胞子体**を形成していたと広く考えられてきた (Shaw et al. 2011)。しかし、陸上植物の基部系統がタイ類でなく、現生コケ植物は単系統になる可能性が高いことがわかったので、陸上植物進化の初期段階の形態変化について再検討する必要がある。

維管束植物の系統 (1)



維管束植物の系統 (2)

維管束植物は、

(1) 無種子維管束植物 (シダ類など) : 胞子で繁殖

(2) 種子植物 : 種子で繁殖

の2つに分類

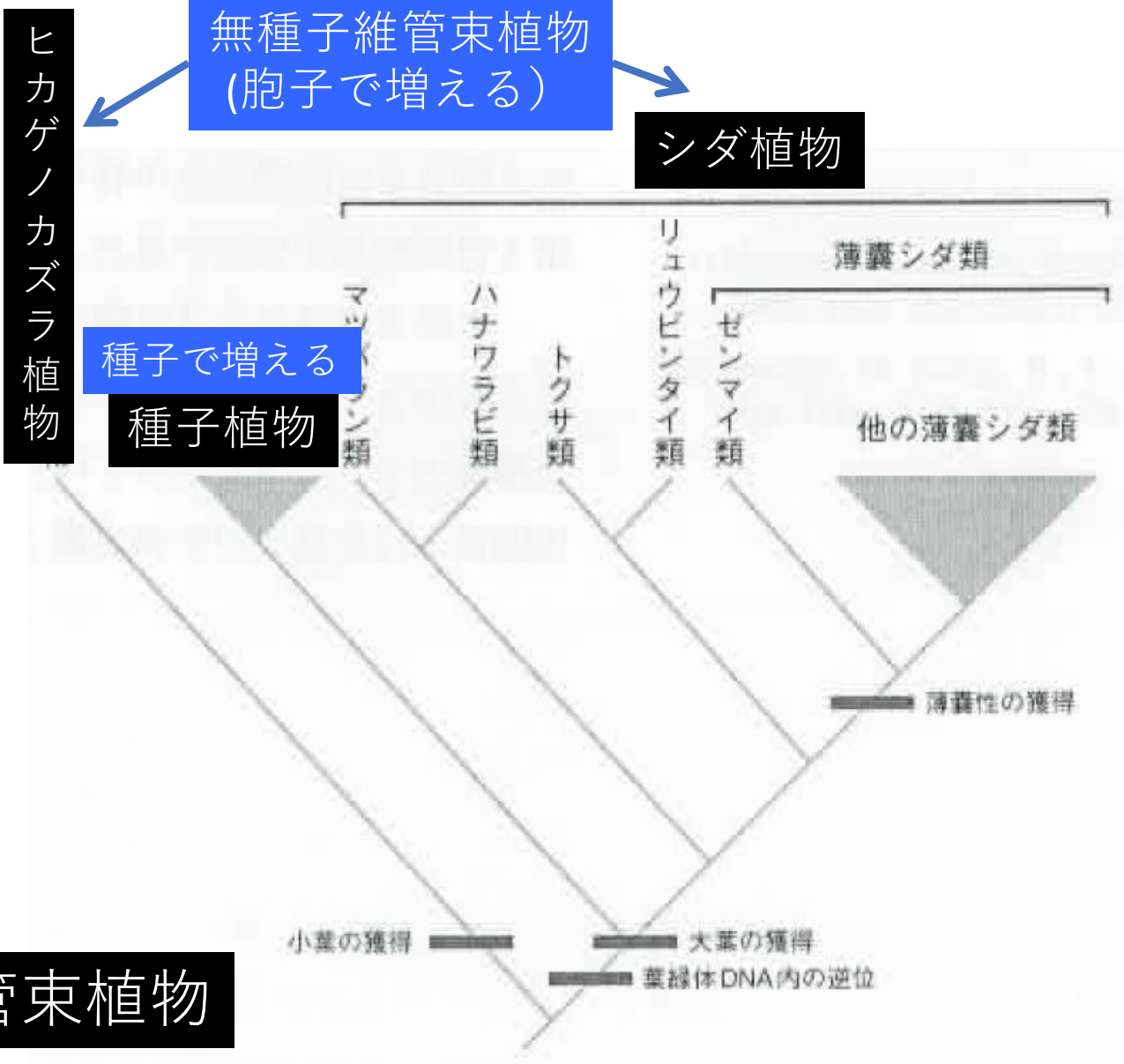
- 種子植物は単系統
- 無種子維管束植物は、維管束植物から種子植物を除いたもので側系統

分子分類から、無種子維管束植物は

(1) ヒカゲノカズラ植物

(2) シダ植物

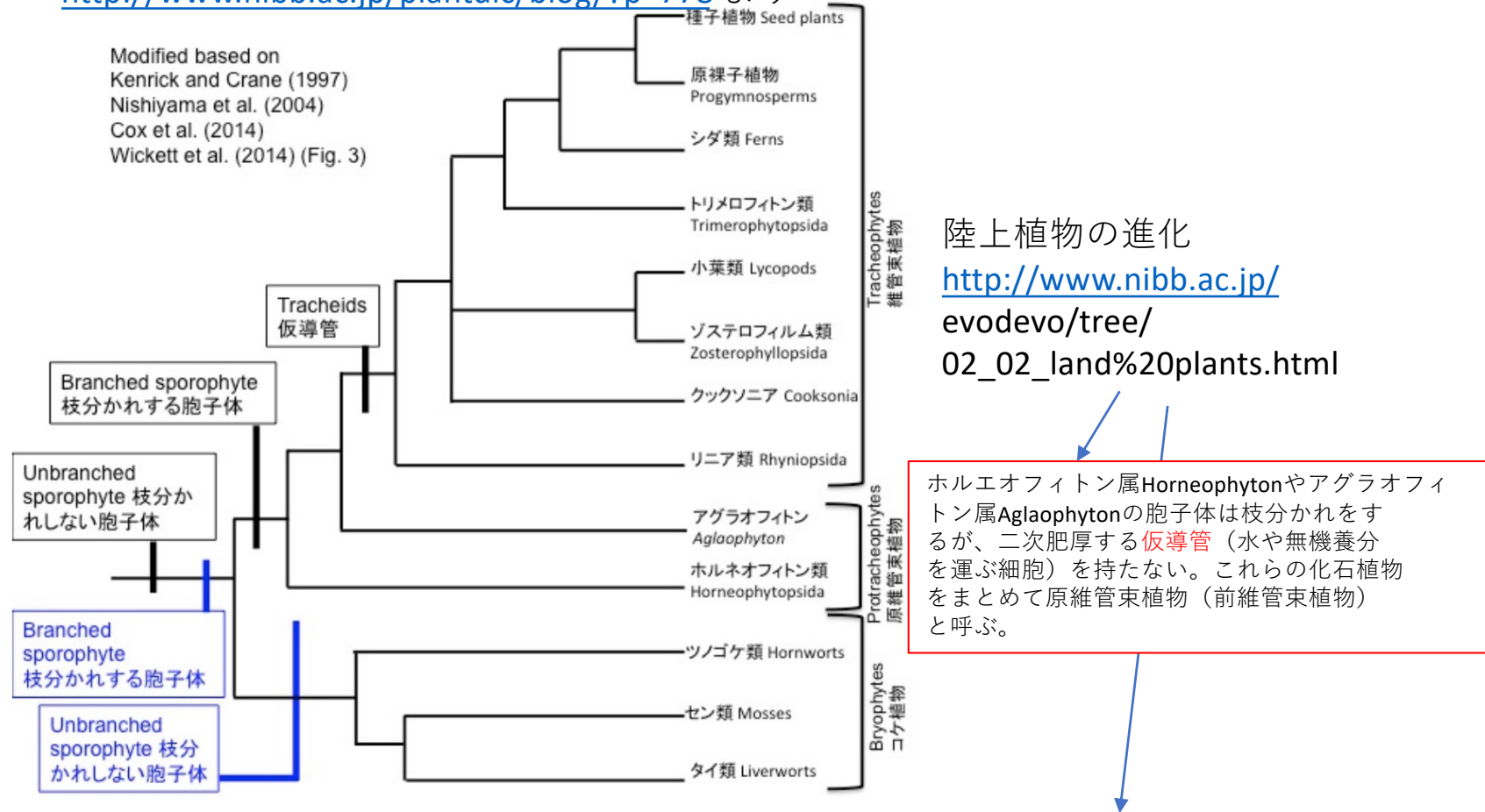
に分類される。



維管束植物

植物発生進化学：読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



リニア類、小葉植物、トリメロフィトン類、シダ類のほとんどは**仮導管**を持ち**導管**を持たない。コケ植物セン類やタイ類は水や無機養分を運ぶ**導束（ハイドロイド）**や有機養分を運ぶ**レプトイド**という組織を持っている。木部と導束、節部とレプトイドが相同か、あるいは、それぞれ独立に進化してきたのかはまだわかっていない。導束細胞と仮導管の大きな違いは、仮導管の細胞壁が二次肥厚して厚くなる点。リニア類の細胞壁は多少肥厚するが薄く、それ以外の維管束植物の仮導管の細胞壁はずっと厚くなり丈夫になっている。導管要素の細胞壁も厚くなります。

維管束植物の系統 (3)

無種子維管束植物の古典的分類 - 葉の特徴による -

- (1) 無葉類 (マツバラン類)
- (2) 小葉類 (ヒカゲノカズラ類)
- (3) きつ葉類 (トクサ類)
- (4) 大葉類 (シダ類)

分子系統解析により、

- (1) ヒカゲノカズラ類を除く無種子維管束植物と種子植物は単系統であること
- (2) マツバラン類、トクサ類、シダ類は単系統であることが判明した。

※ 分子系統解析だけでなく、シダ植物と種子植物は、葉緑体ゲノム中に大きな逆位を持つが、ヒカゲノカズラ類はコケ類と同じであったことも (1) を支持。

陸上植物の系統 (4)

無種子維管束植物 (1)

ヒカゲノカズラ植物門 (Lycophyta)は3つの目より構成

ヒカゲノカズラ目

イワヒバ目

ミズニラ目

ヒカゲノカズラ目は1種類の胞子を造る同型胞子性

イワヒバ目とミズニラ目は大胞子と小胞子を造る異型胞子性

通常、大胞子は卵細胞を造る雌性配偶体、小胞子は精子を造る雄性配偶体を形成する。

進化傾向として、同型胞子性から異型胞子性に進化したと考えられている。種子植物の誕生にはまず異型胞子性が生じたと考えられている。



ヒカゲノカズラは地上を這うように伸びるツル性の植物ですが、他の植物に巻きつき上に向かって伸びることはない。

古事記の中で、天照大神の岩戸隠れの際、岩戸の前でこの植物を素肌にとった天宇受売命が舞を奉じたとある。

「アメノウズメのミコトあめのかぐやまの
アメノヒカゲをたすきにかけて、アメノマサキ
(こちらはテイカカズラ) をカズラとして、...」
ヒカゲノカズラの孢子である**石松子**(せきしょうし)は果物などの人工授粉剤として、また薬用(ヨーロッパで)に利用されている。日本でも肌荒れなどに効くとして販売されている。

イワヒバ



鑑賞用として盆栽に使われる
別名 岩松
止血剤としても使用

ミズニラ



水草、
日本では準絶滅危惧種

陸上植物の系統

無種子維管束植物 (2)

シダ植物門 (Pteridophyta)は4つの綱より構成

マツバラン綱 Psilotopsida

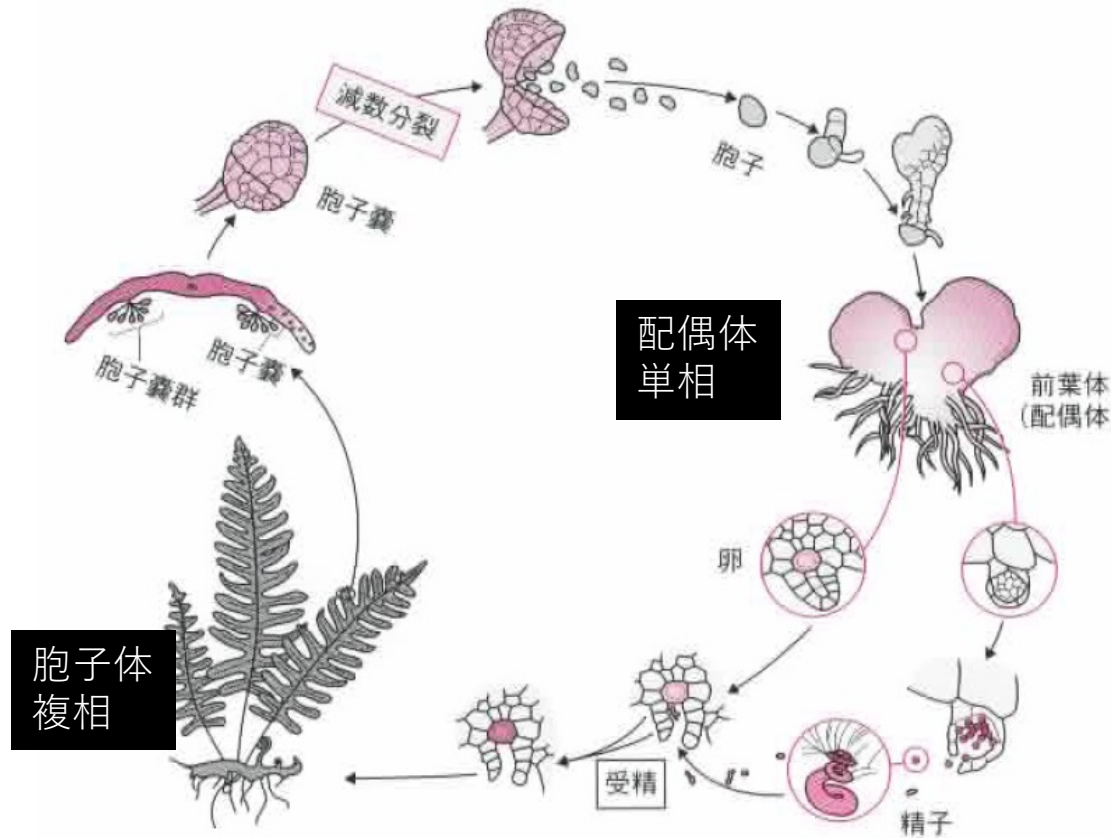
リュウビнтаイ綱 Marattiopsida

トクサ綱 Equisetopsida

シダ綱 Pteridopsida

以前は、無種子維管束植物は、葉の特徴から、
無葉類 (マツバラン類)、小葉類 (ヒカゲノカズラ類)
楔葉類 (トクサ類)、大葉類 (シダ類) と分類されていた
が、分子系統解析などから、ヒカゲノカズラ類は、
維管束植物の系統樹の基部から最初に分岐しており
他は単系統をなすことが明らかとなった。

シダの生活環



生活の主体は複相の
孢子体。
配偶体は孢子体より
小さいが独立した生活
を営む。

孢子囊中に形成された
孢子母細胞が減数分裂
し、4個の单相の孢子形成

孢子は発芽して、造卵器
と造精器を持つ配偶体
を形成。

複相世代の受精卵は造卵
器内で発生し、孢子体
を形成する。

図 3.1 シダ植物の生活環

コケ植物では、孢子体と配偶体は独立生活をするが、
生活史の主体で大型になるのは孢子体である。

ベニシダ



ジュウモンジシダ



ミヤマワラビ



ノキシノブ



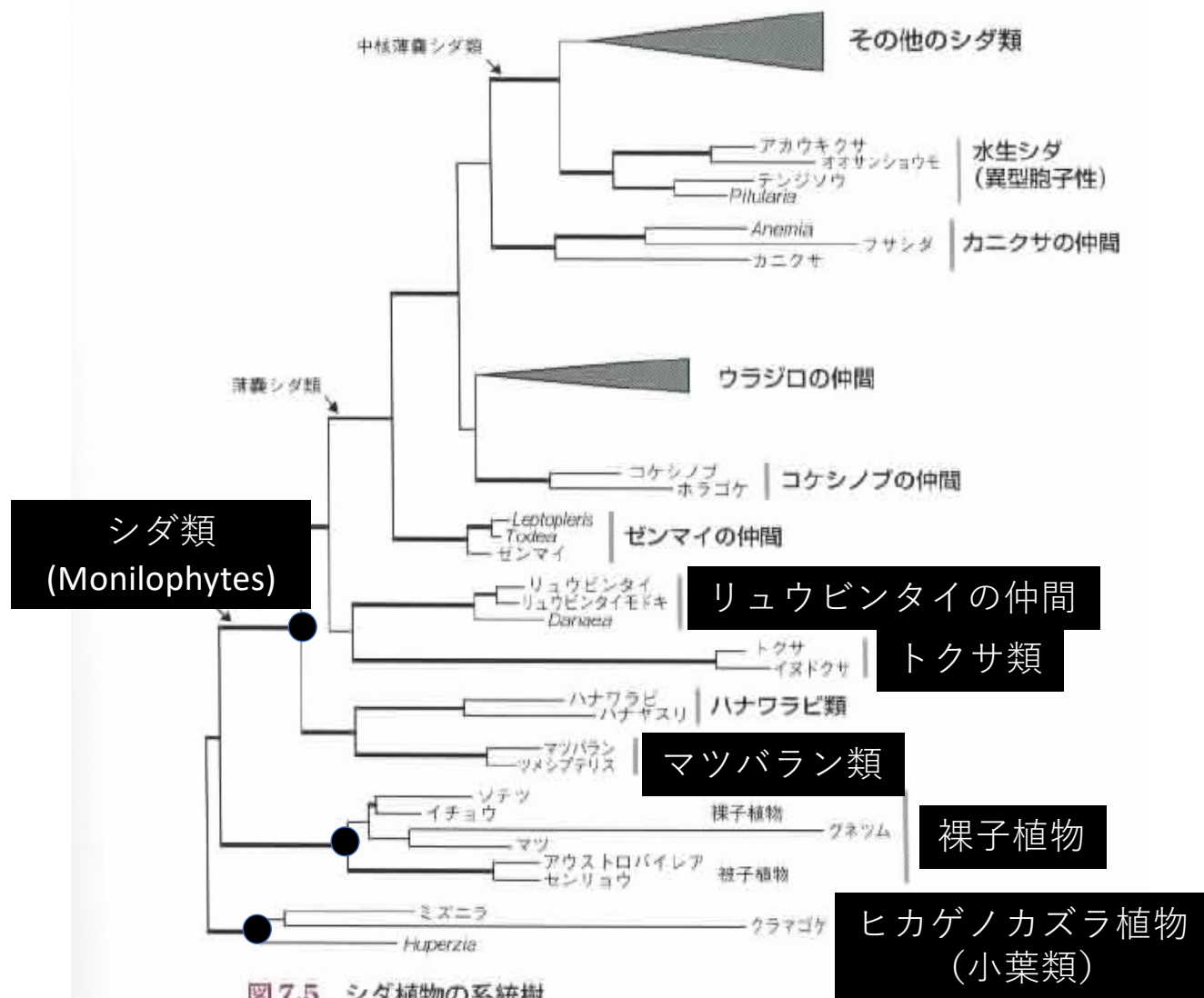
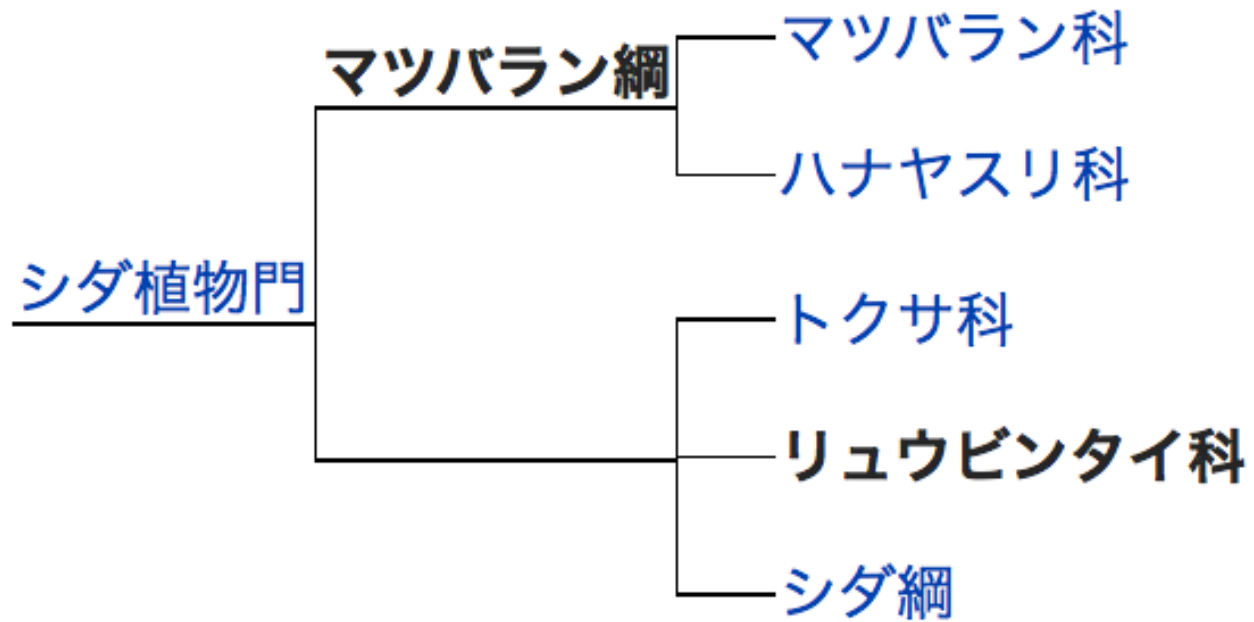


図 7.5 シダ植物の系統樹

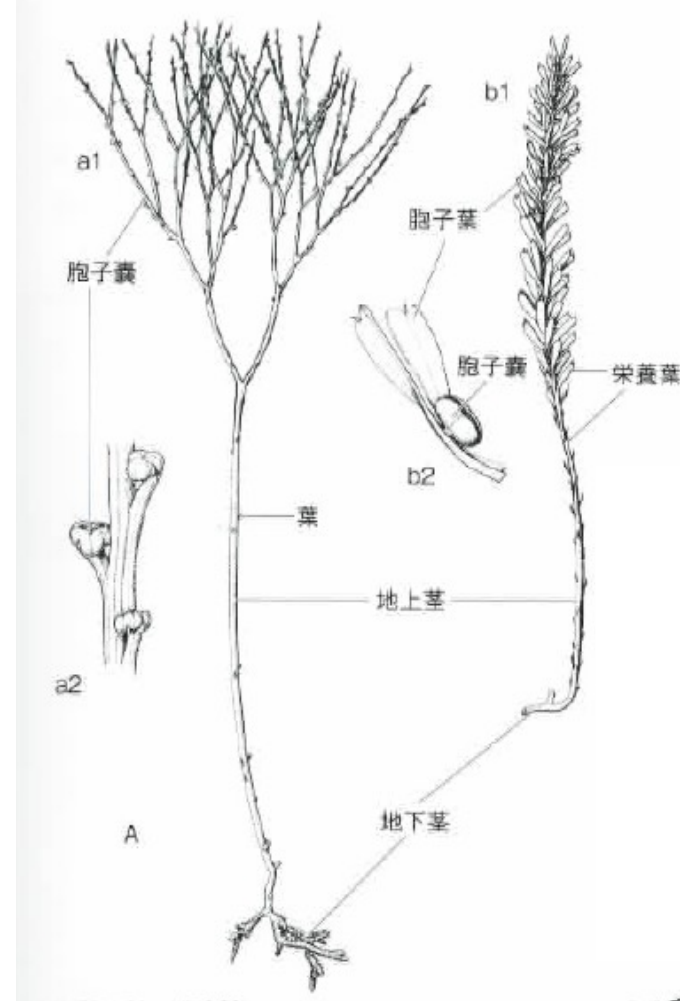
3種類の葉緑体DNA遺伝子と核18Sリボソーム遺伝子を用いた分子系統解析の結果に基づく系統樹。マツバランやトクサはいわゆるシダ類と単系統となる。(Pryer *et al.*, 2004 を改変)



<https://ja.wikipedia.org/wiki/リュウビンタイ科> より

陸上植物の系統 無種子維管束植物 (3)

マツバラ綱 Psilotopsida
マツバラは、茎だけで、
葉も根も持たない。
真囊シダ類のハナヤスリや
ハナワラビに近縁であることから
マツバラの祖先で二次的に
根や葉が失われたと考えられる。



陸上植物の系統

無種子維管束植物 (4)

トクサ綱 Equisetopsida
現生種は、1属15種のみ

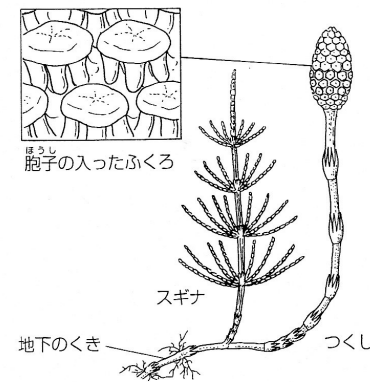
トクサ

- 鑑賞用
- 茎で物を研ぐ（表皮細胞の細胞壁にケイ酸が蓄積する、クラリネットの竹製リードを磨くためなど）
- 干した茎は生薬として充血や涙目に効果があるとされる



スギナ

- 光合成を行う栄養茎と孢子茎が分化。春先にツクシ（孢子茎）が出て、初夏にスギナ（栄養茎）が出てくる。栄養茎では葉は小型で観察しにくいですが、ツクシでは食用の際に除去する袴が葉に相当。
- ※トクサ類の多くでは栄養茎と孢子茎は分化していない。



▲つくしとスギナは地下でつながっている。

リュウビンタイ

リュウビンタイ科はハナヤスリ類とともに、「真囊シダ類」とも呼ばれる。



<http://kumanokodo.info/blog/index.php?itemid=44>

http://www.makimo-plant.com/shop/index.php?main_page=product_info&products_id=359

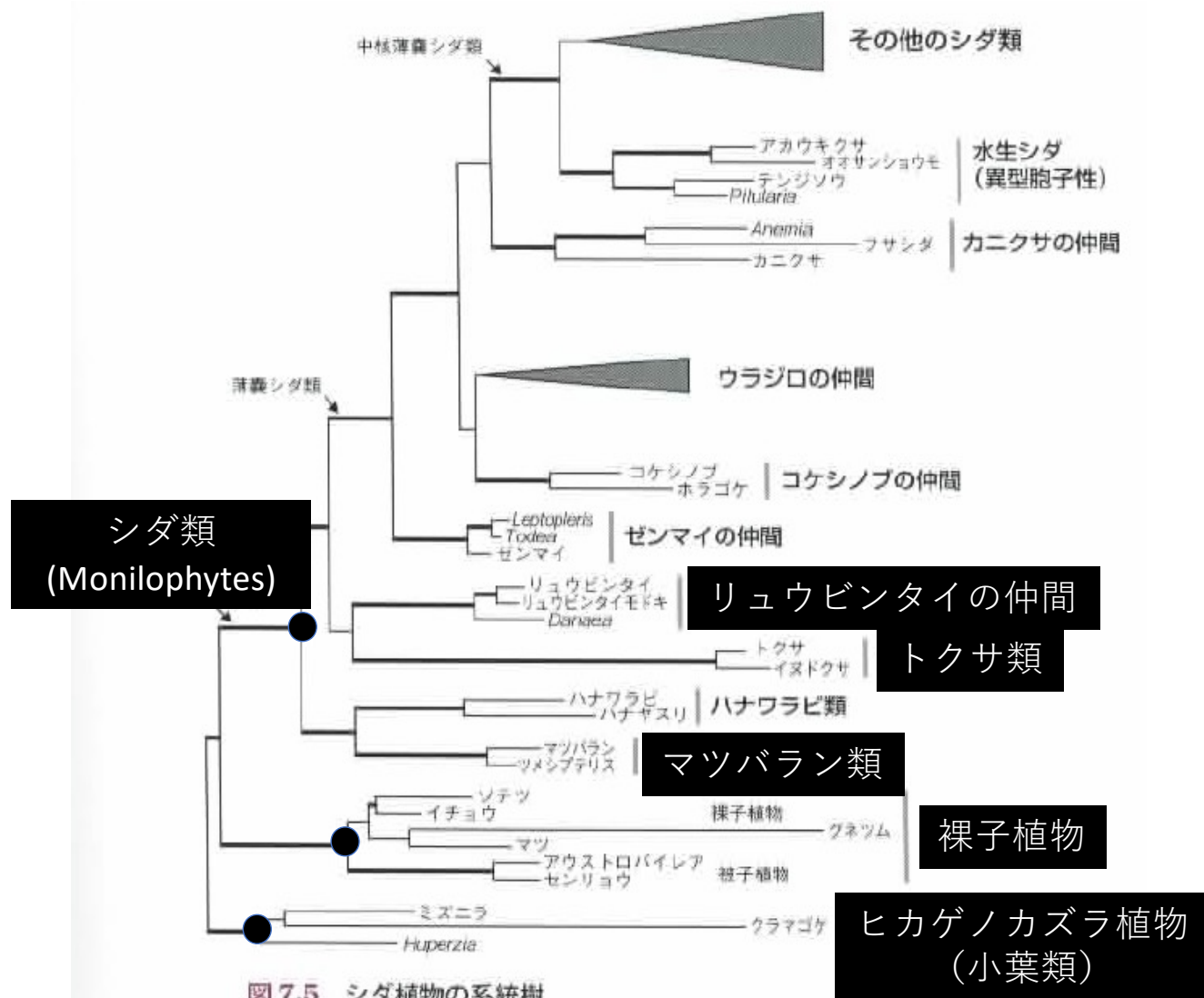


図 7.5 シダ植物の系統樹

3種類の葉緑体DNA遺伝子と核18Sリボソーム遺伝子を用いた分子系統解析の結果に基づく系統樹。マツバランやトクサはいわゆるシダ類と単系統となる。(Pryer *et al.*, 2004 を改変)

陸上植物の系統

無種子維管束植物 (5)

真囊シダ類と薄囊シダ類

真囊シダ類：孢子嚢が複数の細胞に由来し、複数の細胞層に包まれる

薄囊シダ類：孢子嚢が単独の細胞に由来し、単一の細胞に囲まれたもの

真囊性の孢子嚢は、ハナヤスリ類やリュウビンタイ類が持っている。ヒカゲノカズラ植物も真囊性孢子嚢を持つ。

真囊性は原始的形質で、この性質でまとめても単系統群にならない。(多系統群になる)。

薄囊性は、新規形質であり、これを持つグループは単系統群になる。現生薄囊シダ類で、最初期に分岐したのは、ゼンマイ科である。

陸上植物の系統

無種子維管束植物 (6)

ワラビ

シダ綱シダ目ワラビ属

春から初夏にまだ葉の開いてない若芽（葉）を採取しスプラウトとして食用にするほか、根茎から取れるデンプンを「ワラビ粉」として利用。毒性があるため生食はできず、灰汁抜きなどが必要

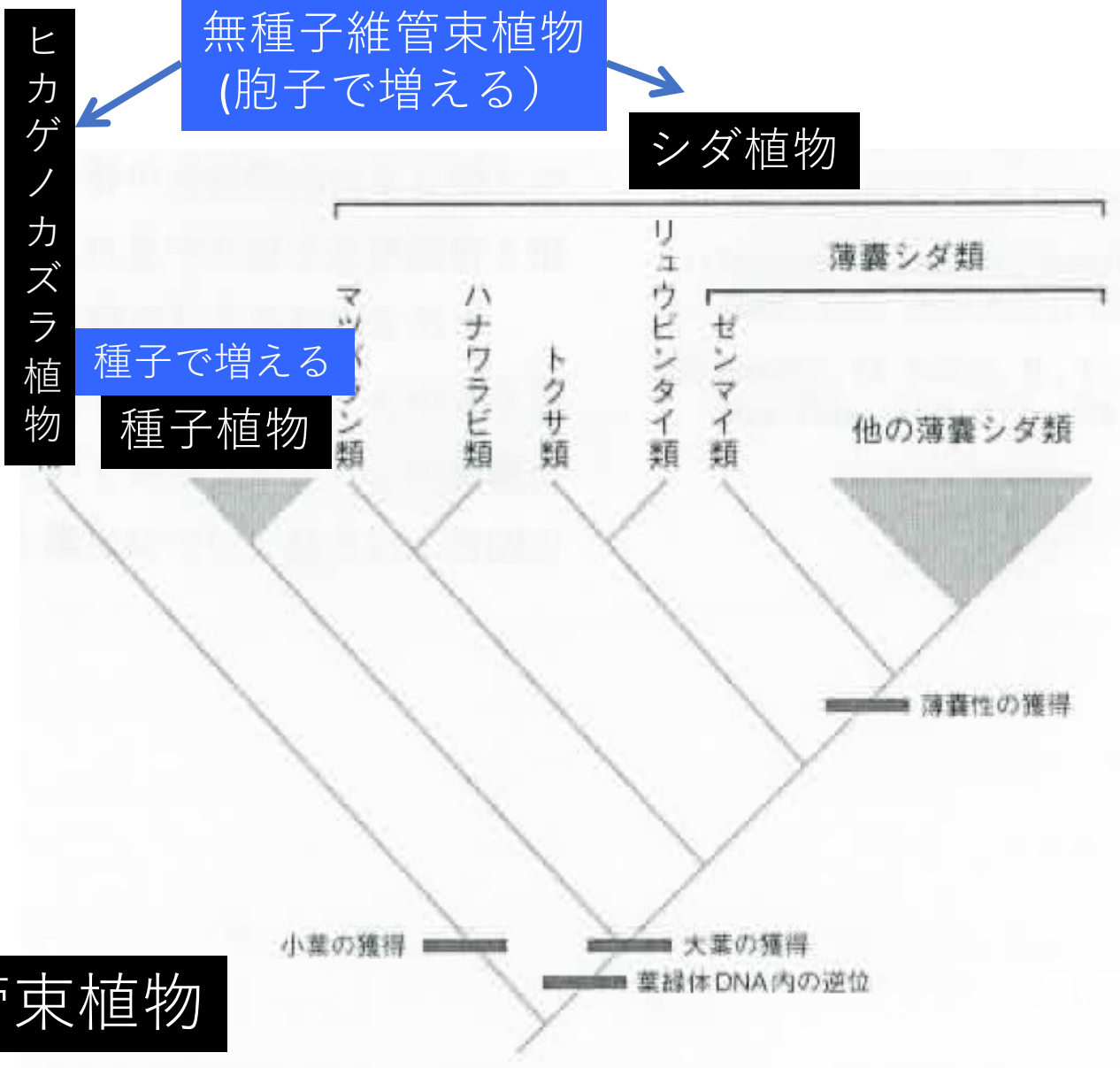


ゼンマイ

シダ綱ゼンマイ科ゼンマイ目

日本では山菜の代表格としてワラビと並び称される。若い葉は佃煮、お浸し、胡麻和え、煮物などにして食べる。新芽が平面上の螺旋形（渦巻き形）になる。

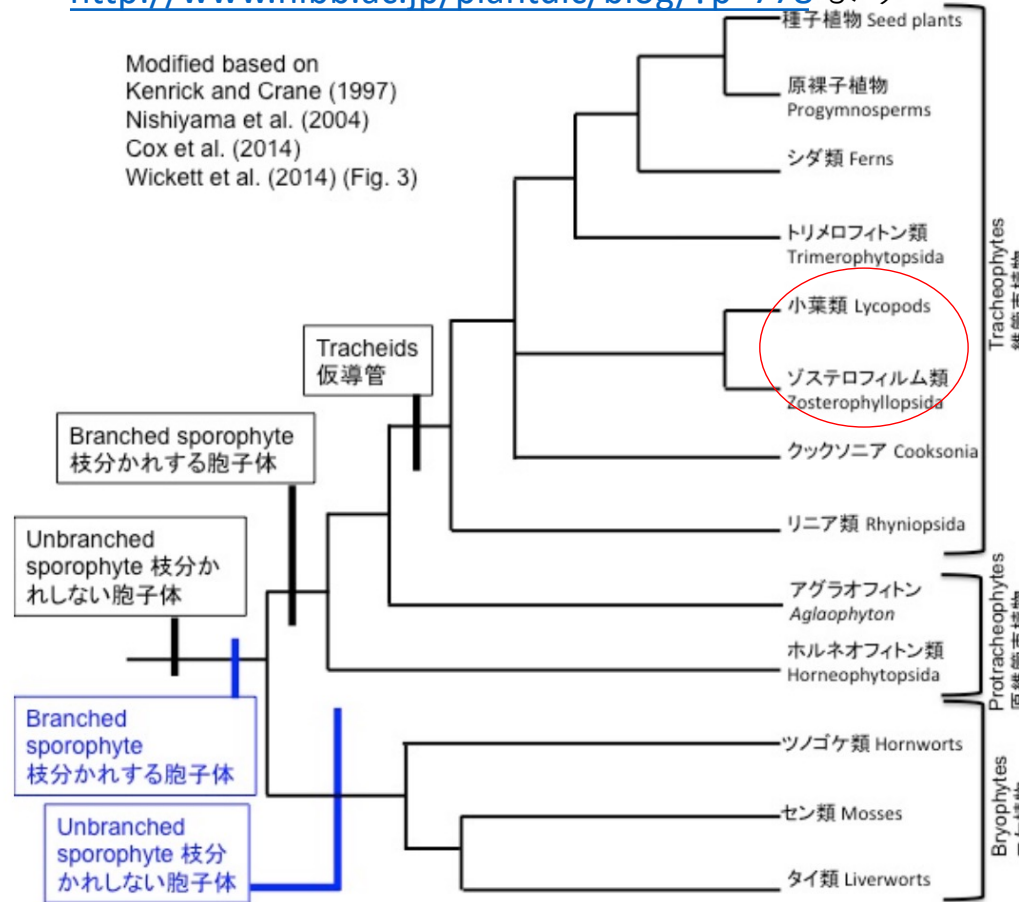




葉の進化

植物発生進化学：読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



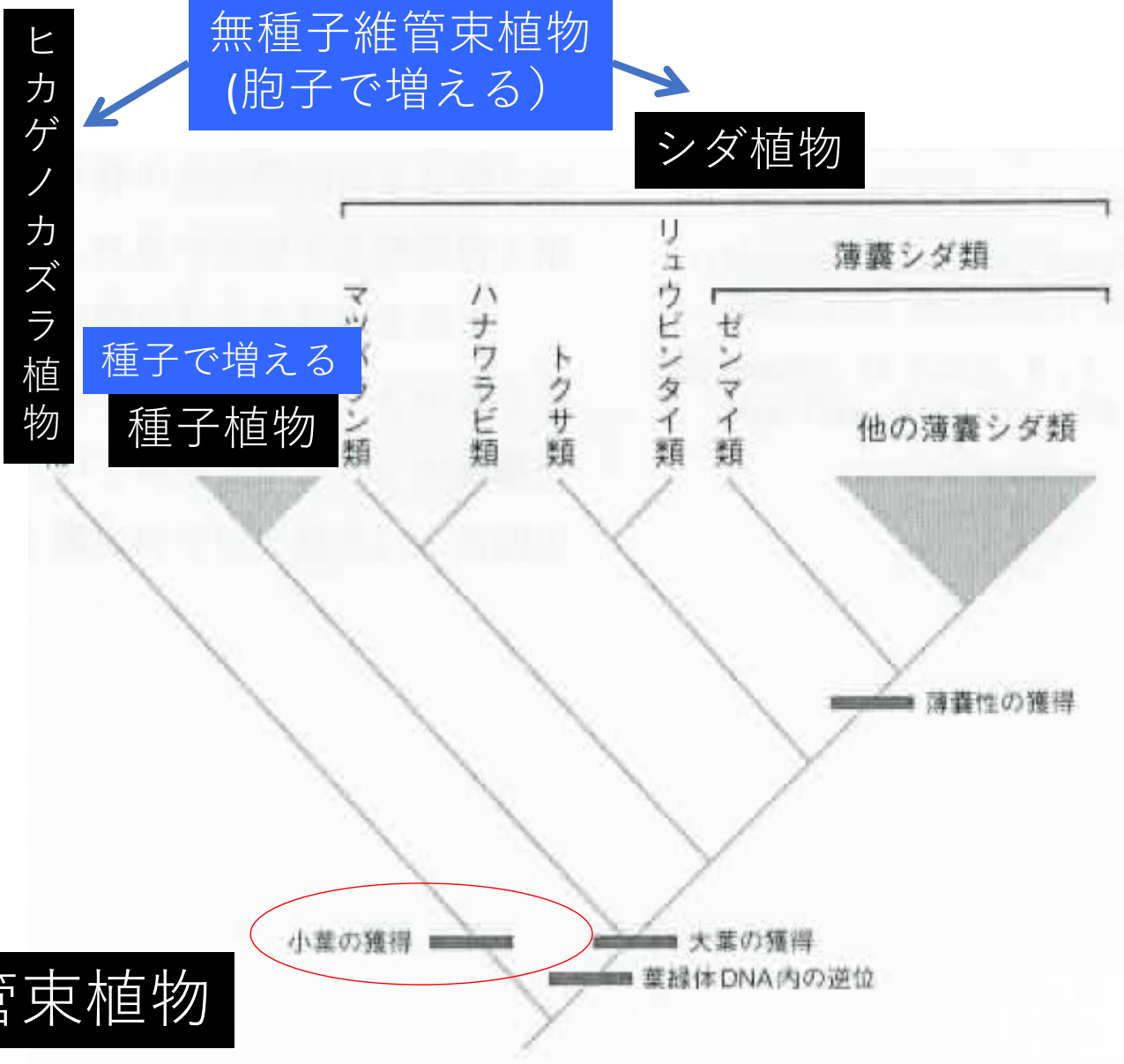
陸上植物の進化

http://www.nibb.ac.jp/evodevo/tree/02_02_land%20plants.html

小葉植物は絶滅したゾステロフィラム類と現生している小葉類からなる。ゾステロフィラム類は二又分枝する茎のみからなり、茎の表面に突起がある。小葉類は葉脈が1本だけの葉を持ち、この葉はゾステロフィラム類の突起から進化してきたと考えられている。

維管束植物は根、茎、葉の3つの器官を持つが、小葉植物の祖先であるゾステロフィラム類と真葉植物の祖先であるトリメロファイツ類はともに根と葉を持たない。また、茎も単純で現生維管束植物の茎とは異なっている。従って、根茎葉は小葉植物と真葉植物でそれぞれ独立に進化してきたと考えられている。

小葉類は根茎葉に加えて担根体という他の陸上植物には見られない根と茎の中間のような器官を持って



維管束植物

葉の進化 1

大葉と小葉

葉は、形態と進化学的観点から大葉と小葉に分類されている

小葉 (microphylls): 小さくて一本の葉脈を持つ針状の葉

ヒカゲノカズラ植物

小葉の化石記録は**4億1000**万年前

大葉 (macrophylls): 高度に分枝した維管束系を持つ。小葉に対し一般に大きいのでこのように呼ぶ。

ヒカゲノカズラ植物以外のほとんどの維管束植物

大葉の化石記録は**3億7000**万年前 (デボン紀の終わり近く)

葉の進化 2

小葉の進化

- 茎の小さな突起として起源
- 突起が大きくなり、維管束の供給を受けるようになって葉として機能するようになった
- 通常1本の維管束脈が入るが、中心柱には葉隙ができない

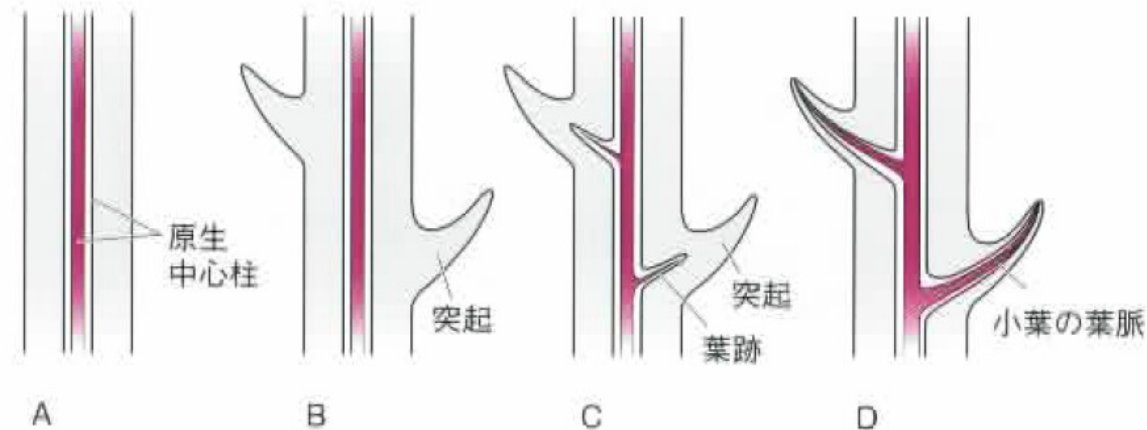


図 3.6 小葉の進化

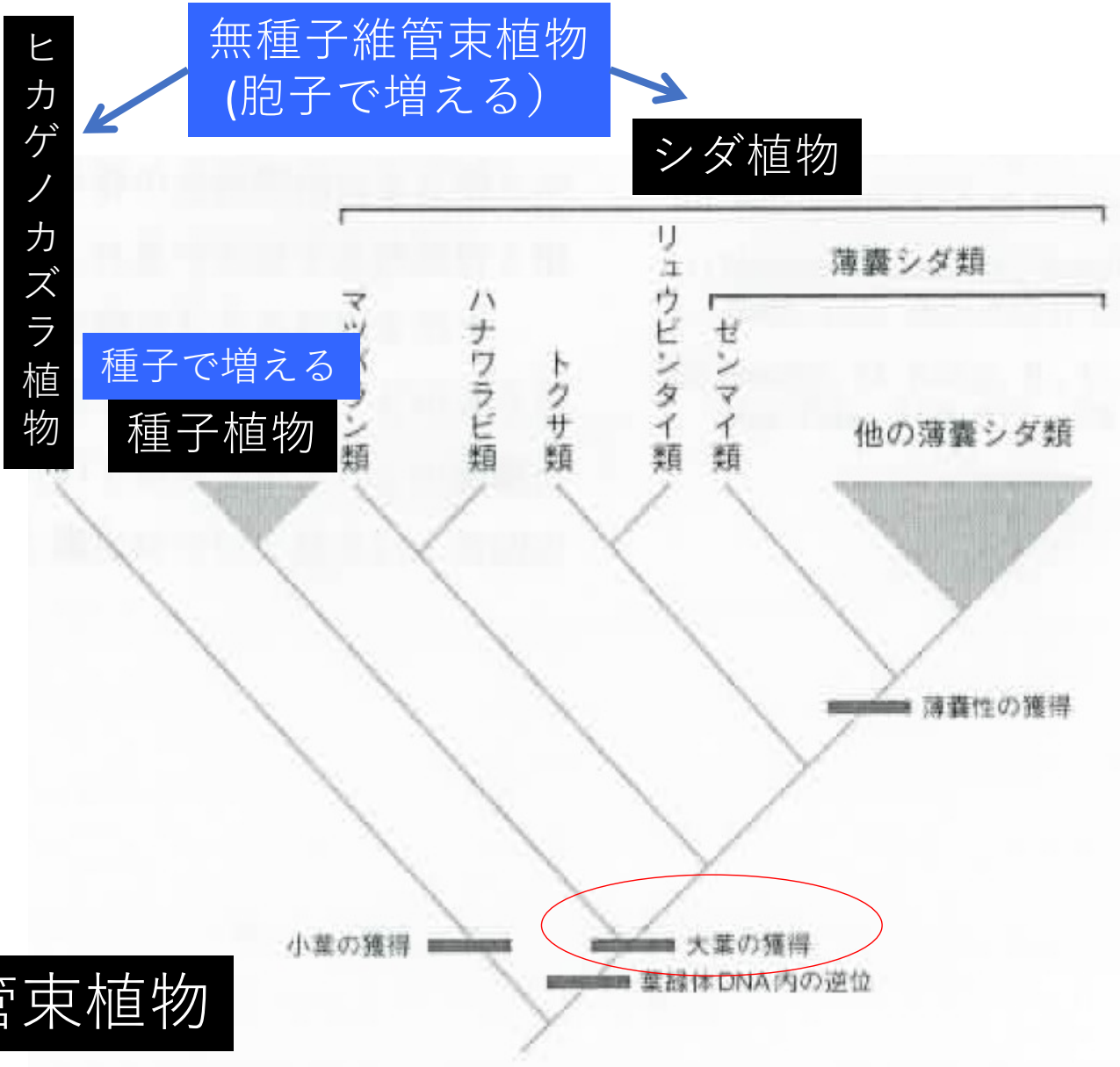
突起説に基づく小葉の進化。A：原生中心柱をもつ無葉の茎，B：葉跡の無い突起，C：突起に向かって葉跡が出た状態，D：葉に葉脈をもつ通常の小葉。



ヒカゲノカズラは地上を這うように伸びるツル性の植物ですが、他の植物に巻きつき上に向かって伸びることはない。

古事記の中で、天照大神の岩戸隠れの際、岩戸の前でこの植物を素肌にとった天宇受売命が舞を奉じたとある。

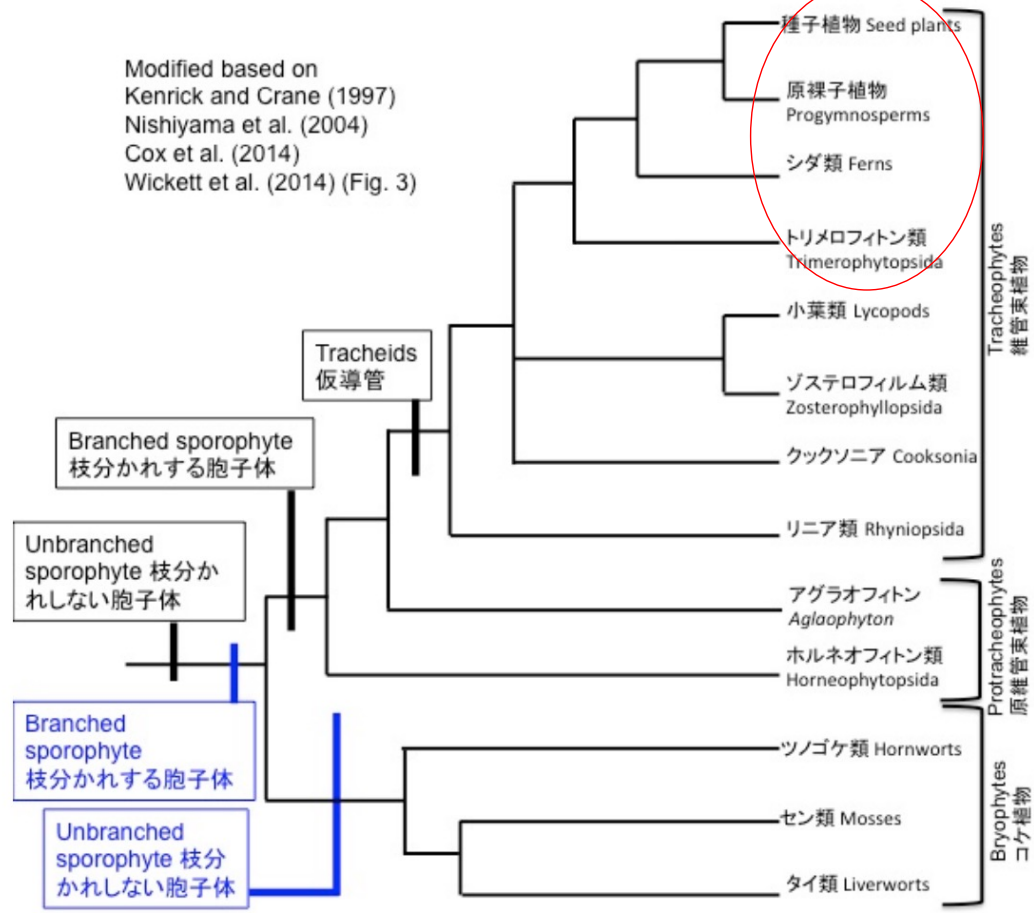
ヒカゲノカズラの孢子である石松子（せきしょうし）は果物などの人工授粉剤として、また薬用（ヨーロッパで）に利用されている。日本でも肌荒れなどに効くとして販売されている。



維管束植物

植物発生進化学：読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



陸上植物の進化

http://www.nibb.ac.jp/evodevo/tree/02_02_land%20plants.html

真葉植物(Euphyllophyta)は、維管束植物からヒカゲノカズラ植物門を除いた分類群。単系統であると考えられている。
トリメロフィトン類は茎だけからなり二又分枝するが、二又した枝の片方が他方よりも大きくなるもの（単軸分枝）が進化。

トリメロフィトン類の茎だけの構造からどうやって現生維管束植物の茎や葉が進化したか？

-----> テロム説

葉の進化 3

大葉の進化

(テロム説 telome theory, Zimmermann, 1952)

- 茎上の互いに近くにある枝の集まりから進化
- 二又分枝したシュートの一部が特殊化
テロム：二又分岐した先端部の軸構造
- 第一段階：同等二又分枝から不等二又分枝への変形
による主軸系テロムと側軸系テロムが分化
- 第二段階：側軸系テロムの二又分枝の平面化
- 第三段階: 平面化した側軸系テロムの二分枝の間に、
葉肉細胞が発達し、癒合

葉の進化 4

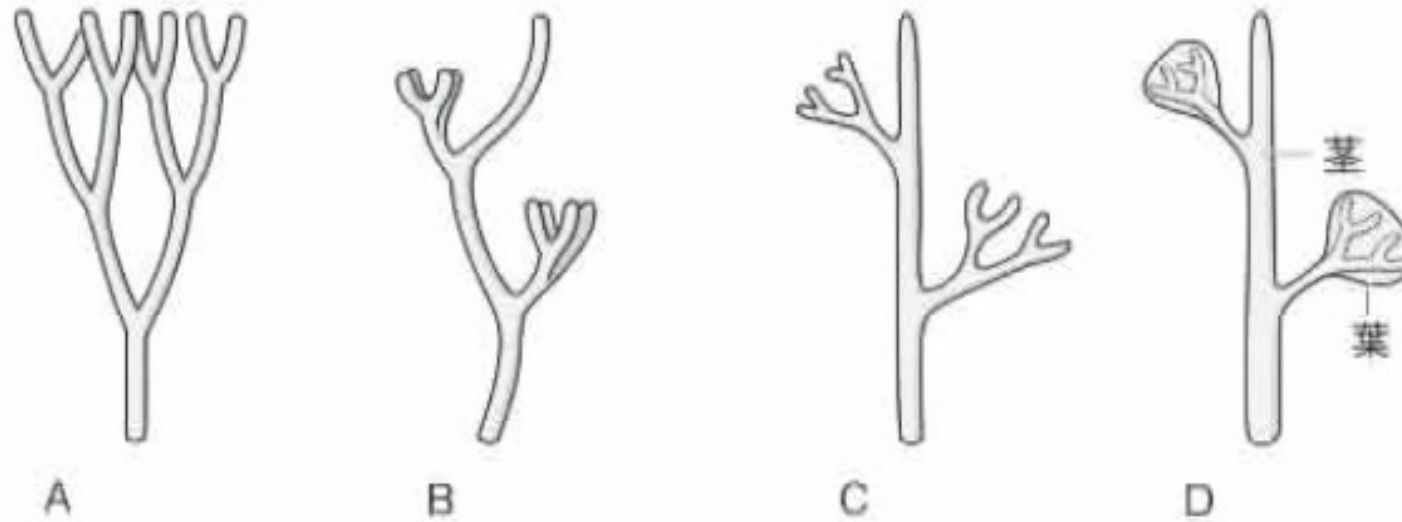


図 3.7 大葉の進化

テロム説に基づく大葉の進化過程。A：二又分枝した茎，B：不等二又分枝による主軸形成，C：二又分枝した原始的大葉が同一平面上に広がる平面化，D：分枝した大葉が癒合し，葉身ができる。

葉の進化 4

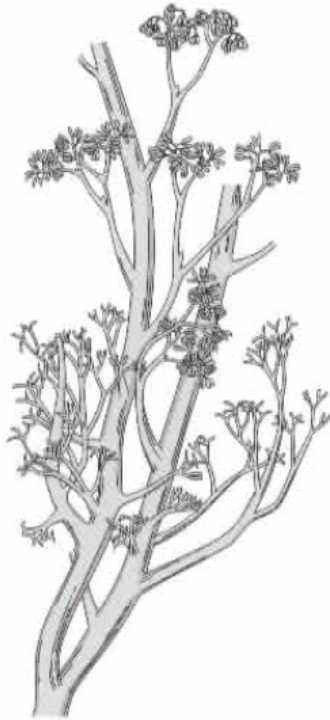


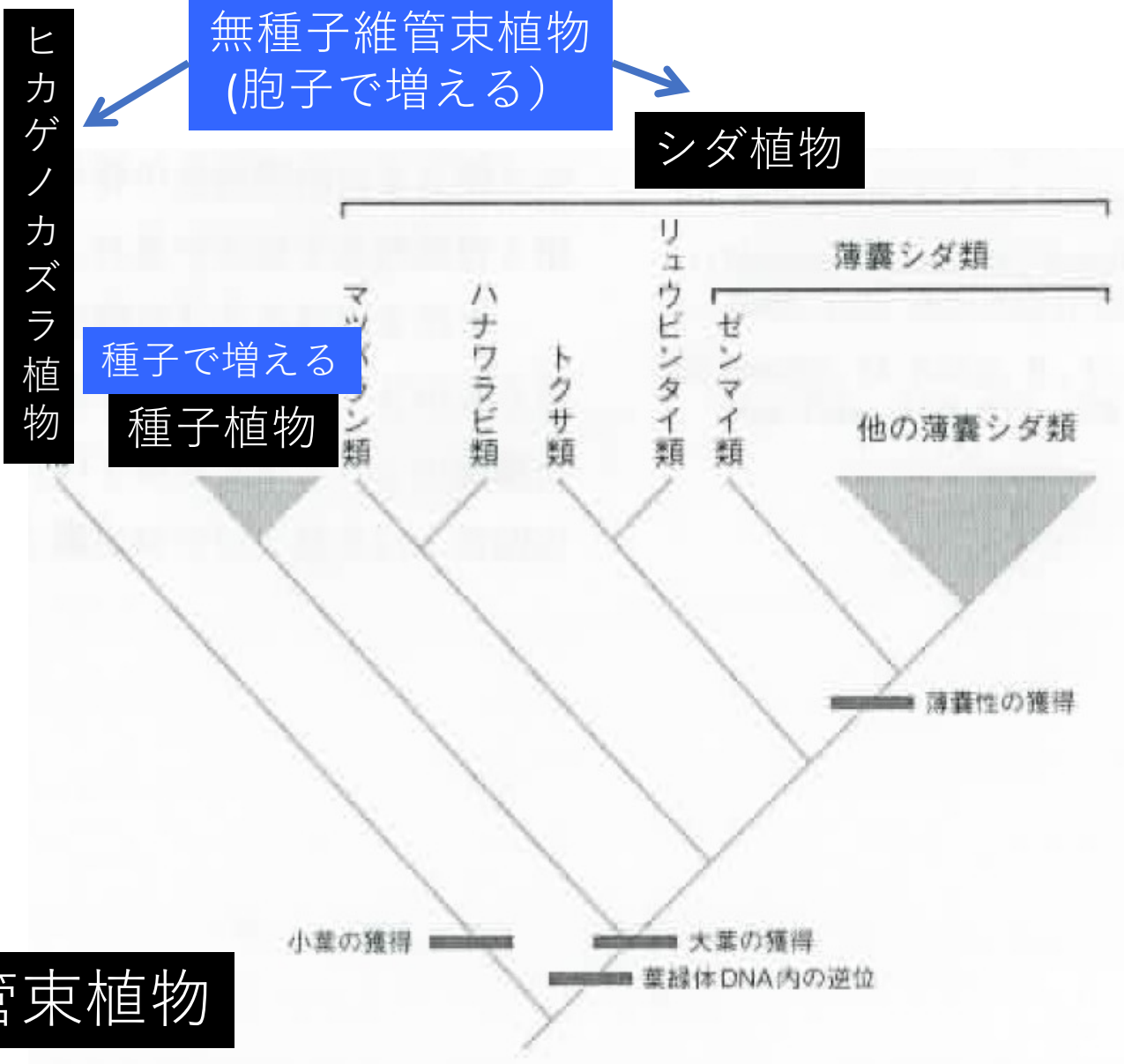
図 3.8 トリメロフィトン類
に属するプシロフィトン
Psilophyton の復元図

初期~中期のデボン紀に出現した植物
トリメロフィトンの化石や復元図は、
当時の植物の中に第一段階にあるもの
がいたことを示唆している。

※ 二次的に葉を失うこともおきている。
サボテンやマツバラン（シダの一種）



マツバラン



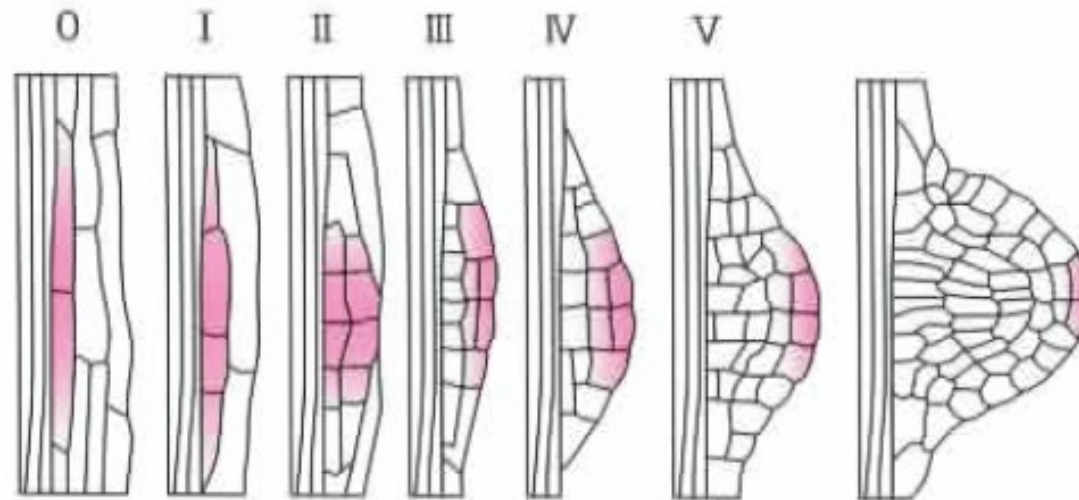
維管束植物

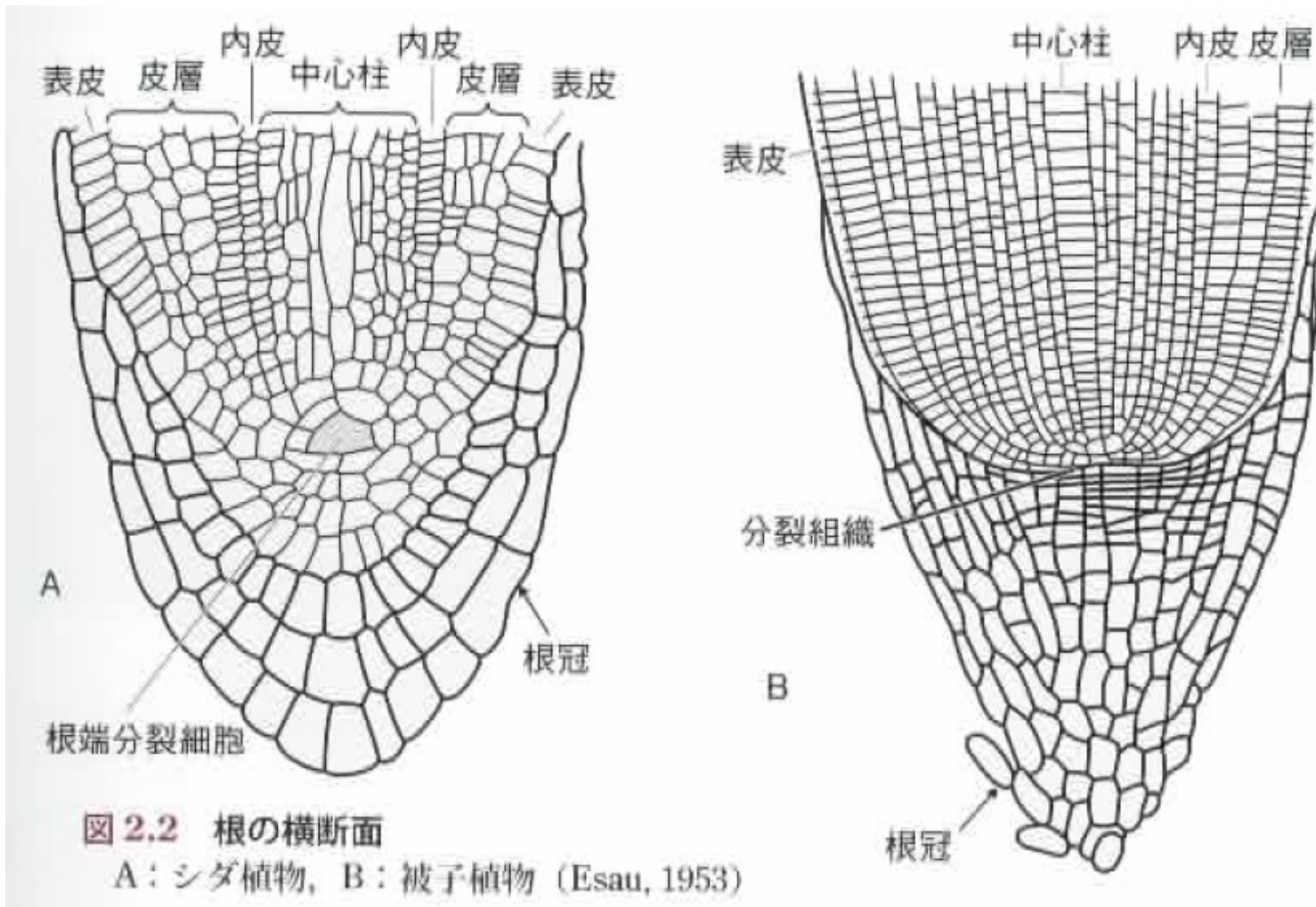
根の進化 1

大葉をもつ種子植物とシダ植物では、根は内部発生
(表層細胞は関与せず、内部組織の細胞分裂により
生じ、表皮細胞を貫通して成長)

小葉をもつヒカゲノカズラ植物の一部では根が外部発生する。

ex) クラマゴケ





根の頂端分裂細胞は、根冠の内部にある。
 シダ植物は頂端分裂細胞は一つだが、種子植物は複数の細胞が分裂する。

根の進化 2

根の発生と分枝は、維管束植物の系統を反映している。
コケ植物を含む非維管束植物と初期の維管束植物は根を持たない。

-----→ 根は維管束植物進化の初期に現れた。

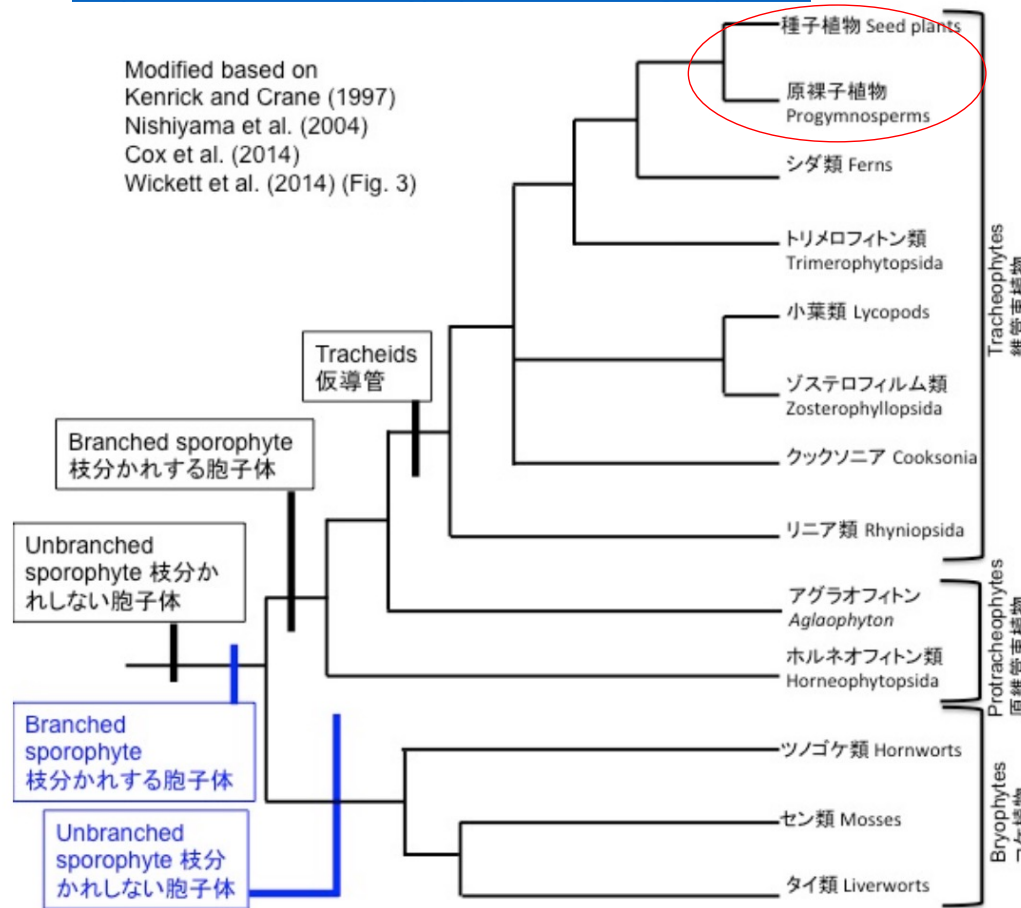
根の起源はまだよくわかっていない

- 大葉をもつ植物：根もテロム起源(葉の進化参照)とする説がある
- リンボク類（ヒカゲノカズラに属す化石植物）
リゾモルフ（根状菌糸束）に根が生じる。この根は、茎につく葉と相同という説がある。

それぞれのタイプの根を持つグループは単系統群であり、二つのタイプの根は独立に生じた可能性が高い

植物発生進化学：読む植物図鑑 Plant Development and Evolution

<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog/?p=778> より



陸上植物の進化

http://www.nibb.ac.jp/evodevo/tree/02_02_land%20plants.html

木質植物

シダ類と分かれた系統（木質植物）で、一次木部と一次篩部の上に形成層と呼ばれる幹細胞群が進化し、形成層で継続的に二次木部と二次篩部が形成されるようになった。

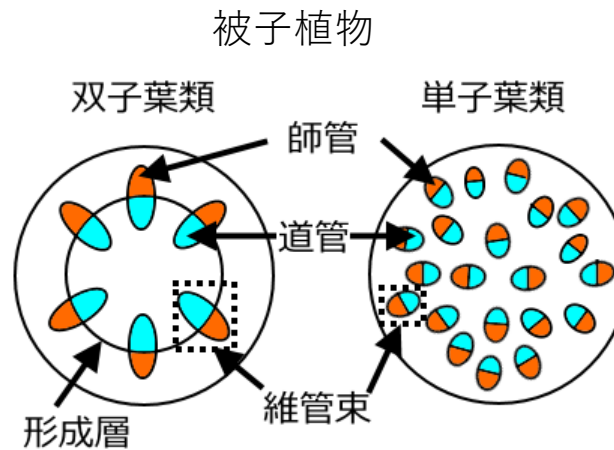
その結果、太い茎ができることになり、「木」が進化した。植物は光合成をするので、光を奪い合う競争をしている。背が高くなることは光を得るために有利だったので、今日の木質植物の反映をもたらした。

最初に木となった植物、すなわち、木質植物の基部に位置する前裸子植物（原裸子植物）はシダ類やそれ以前に分岐した陸上植物と同じように胞子で繁殖。最初の前裸子植物はほとんどのシダ類と同じように1種類の胞子を作り（同型子性）、胞子から発芽した配偶体に造精器と造卵器の両方を付けて受精していた。その後、大型（雌性）と小型（雄性）の2種類の胞子を作る（異型胞子性）前裸子植物が進化し、雌性胞子からできた雌性配偶体は造卵器を、雄性胞子からできた雄性配偶体は造精器を作るようになりました。雌性胞子は胚嚢細胞、雄性胞子は花粉の祖先だと考えられています。

維管束構造 2

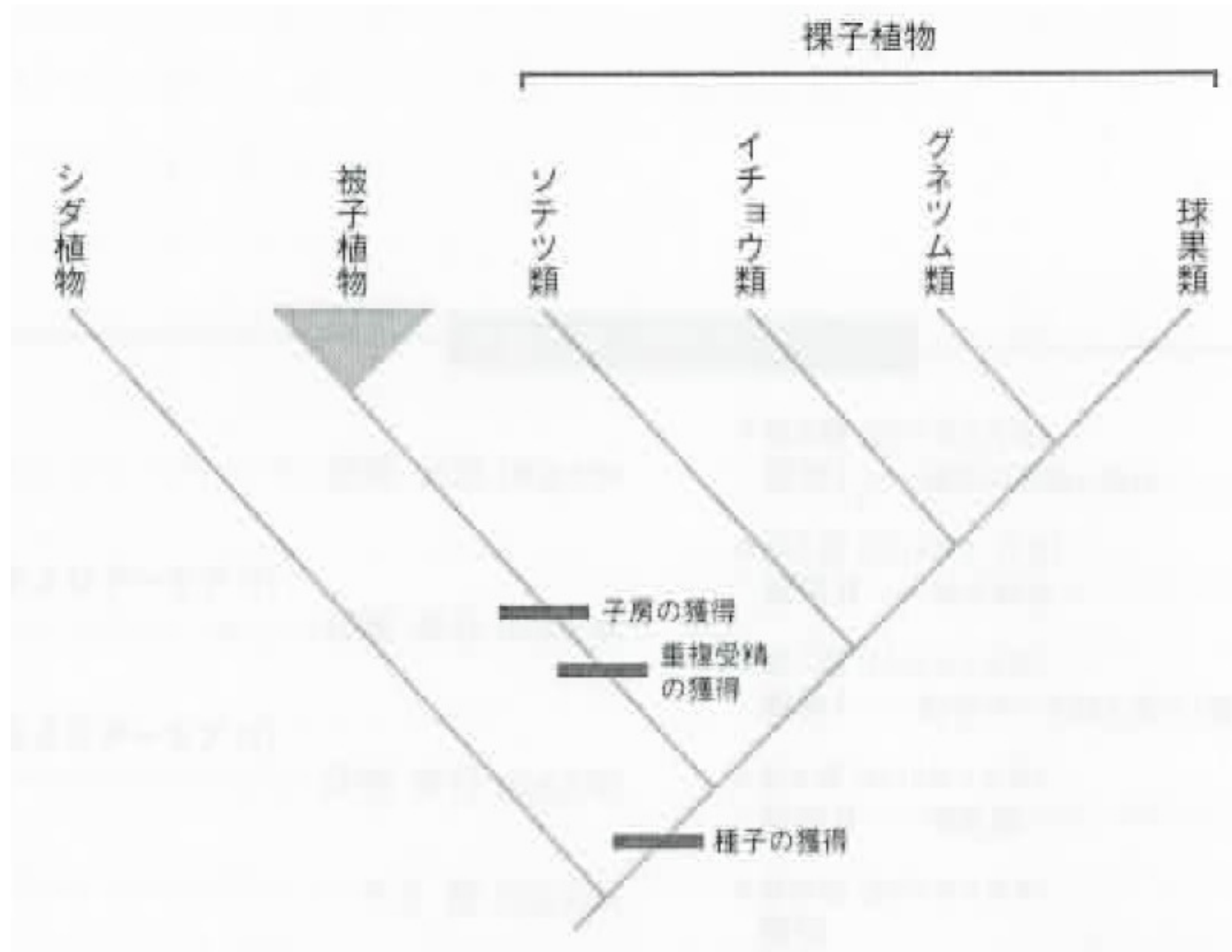
維管束の構造

維管束は、維管束植物の共有派生形質
木部と師部という2タイプの
維管束組織をもつ
形成層は肥大成長のための
分裂組織



http://rikamoto.com/2016/05/18/1_13/ より

種子植物の系統 (1)



種子植物の系統 (2)

種子植物は

(1) 裸子植物

(2) 被子植物

からなる

現生の裸子植物は、

(1) ソテツ類

(2) イチョウ類

(3) 球果類

(4) グネツム類

の4群からなる。これらは形態的に大きくことなる。

種子植物の系統 (3)

被子植物は裸子植物から進化してきたが、現生あるいは絶滅群のどの裸子植物に近縁な祖先群から分岐したかは明らかではなかった。

分子系統解析により

- (1) 現生の裸子植物、被子植物はそれぞれ単系統であること
(現生裸子植物は、被子植物とは直接の系統関係はない)
- (2) 形態的に多様なグネツム群の3属は単系統であること

が明らかになった。

しかし、裸子植物を構成する4群の系統関係はまだ明らかではない。

種子の起源 1

種子： 種皮の中に胚がつつまれた構造体
胚は孢子体の幼植物

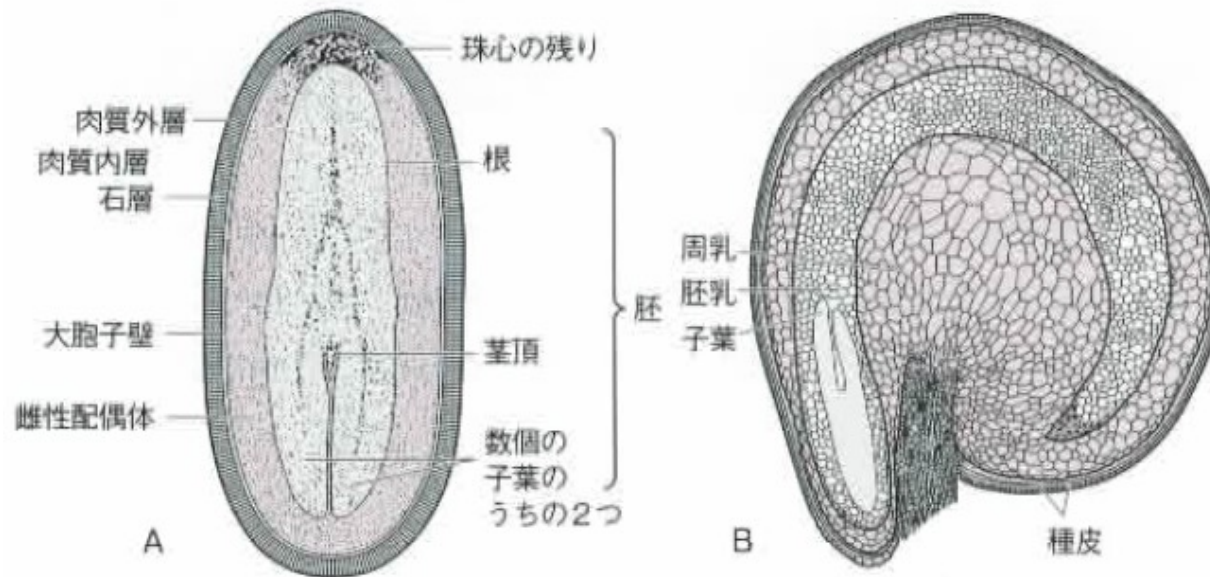
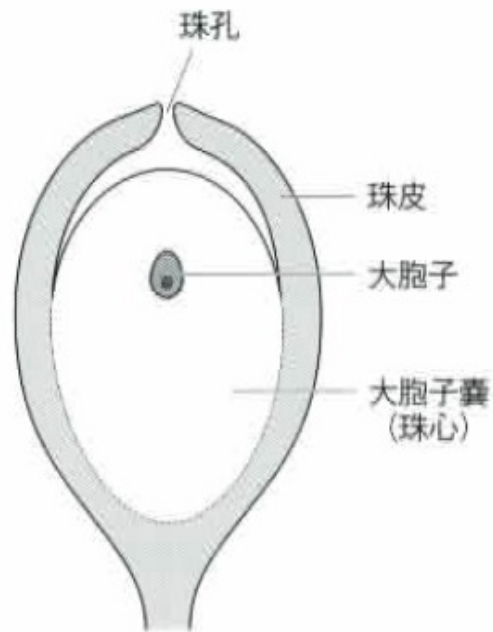


図 4.1 種子の構造

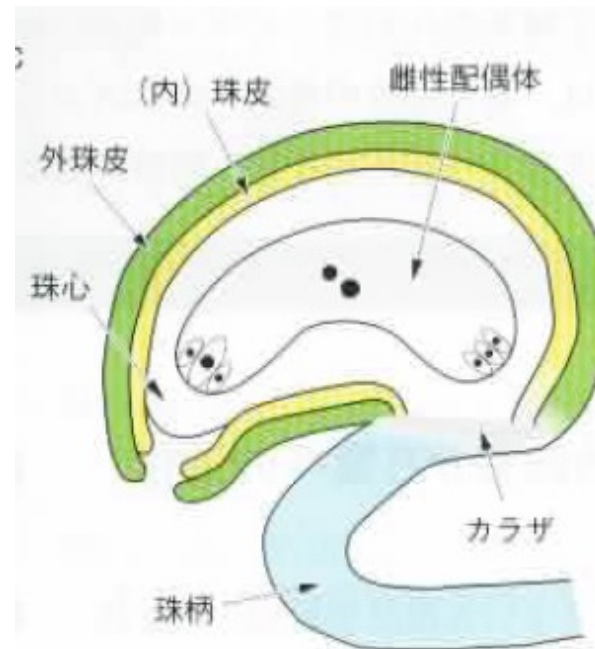
A: 裸子植物 (*Pinus nigra*), B: 被子植物 (*Beta vulgaris*)

種子の起源 2

受精が起きる前の種子は「胚珠」、種皮は「珠皮」とよばれる。



裸子植物の胚珠



被子植物の胚珠

種子の起源 3

珠皮は、葉と同様に扁平な器官
テロム説を拡張し、大孢子嚢がテロムで包み込まれることで
できあがったという仮説が提案されている (Walton,1993)

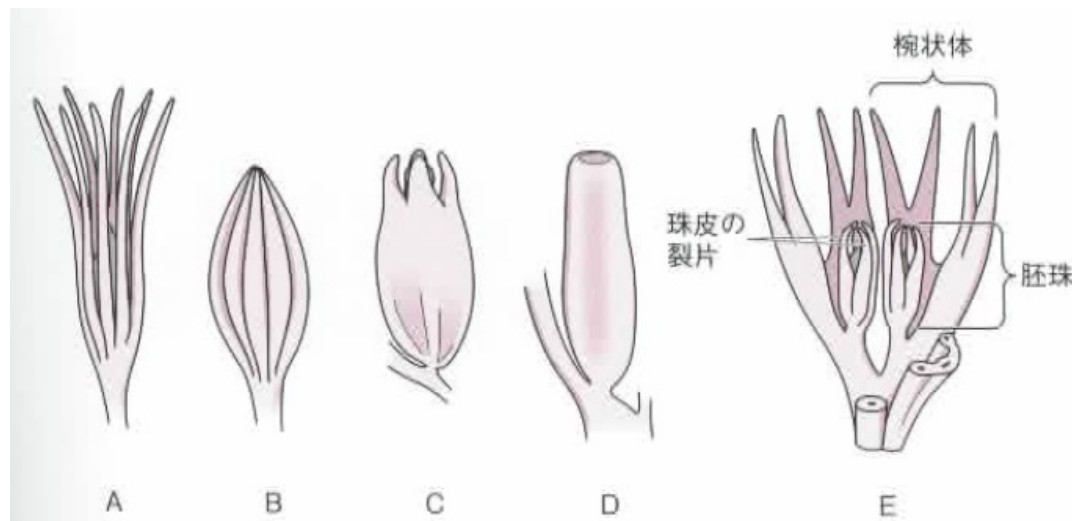
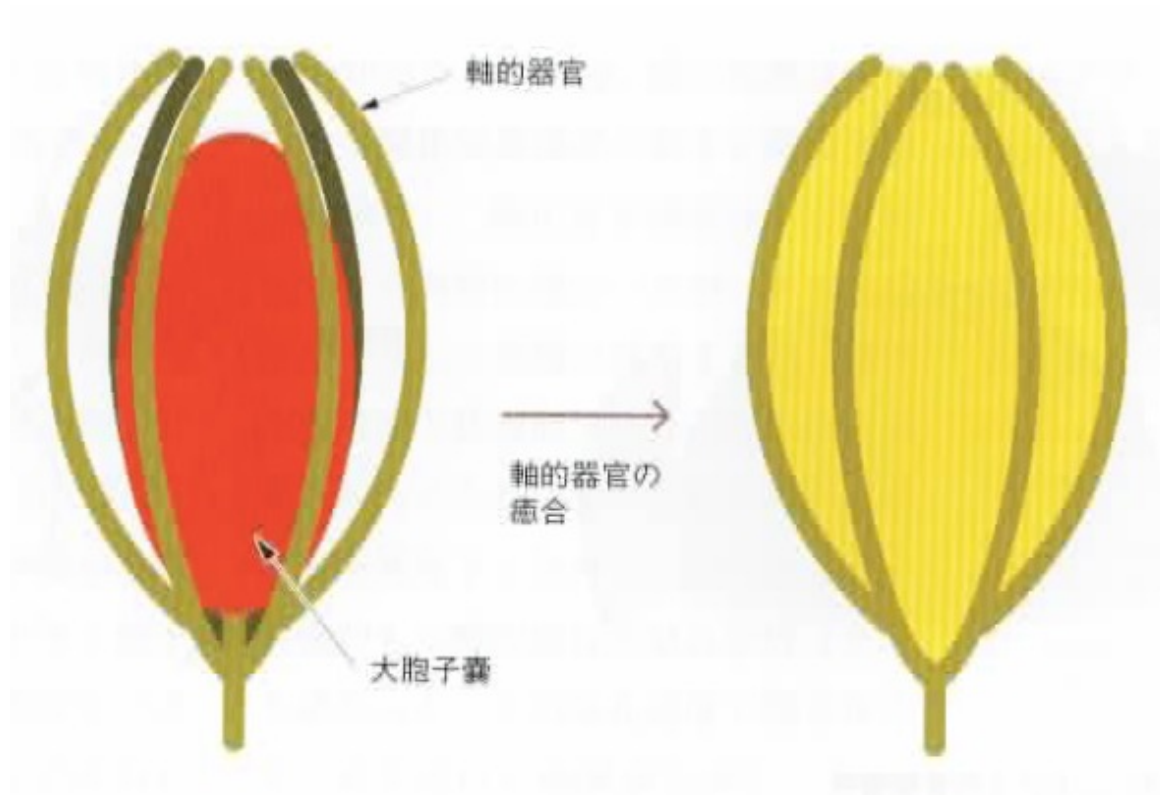


図 4.3 胚珠のテロム起源仮説を支持する化石証拠

A: *Genomospermum kidstonii*, B: *Genomospermum latens*, C: *Eurystoma angulare*, D: *Stamnostoma huttonense*, E: デボン紀後期(約 3 億 7000 万年前)のエルキンシア *Elkinsia* の胚珠と孢子葉(椀状体)

種子の起源 4



胚珠の進化過程

種子の起源 5

種子植物の葉と珠皮の獲得は、デボン紀後期(約3億7500万年前)までに起き、化石記録から両者が足並みをそろえているように見える。

- 葉の癒合が不完全な時には、珠皮の癒合も不完全
- 両者ともに、先端に軸的な部分を少しだけ残している。
- どちらも扁平で、主軸に側生する器官に由来

両者は、同じ遺伝子あるいは遺伝子回路の獲得によって生じた“兄弟”器官か？

種子の起源 6

種子植物の葉と珠皮の獲得は、デボン紀後期(約3億7500万年前)までに起き、化石記録から両者が足並みをそろえているように見える。

- 葉の癒合が不完全な時には、珠皮の癒合も不完全
- 両者ともに、先端に軸的な部分を少しだけ残している。
- どちらも扁平で、主軸に側生する器官に由来

両者は、同じ遺伝子あるいは遺伝子回路の獲得によって生じた“兄弟”器官か？

両者を扁平にする共通の機構はあるか？

種子の起源 7

葉の扁平化

茎に近い側（向軸側）と 遠い側（背軸側）の分化が起きることが扁平化に必須

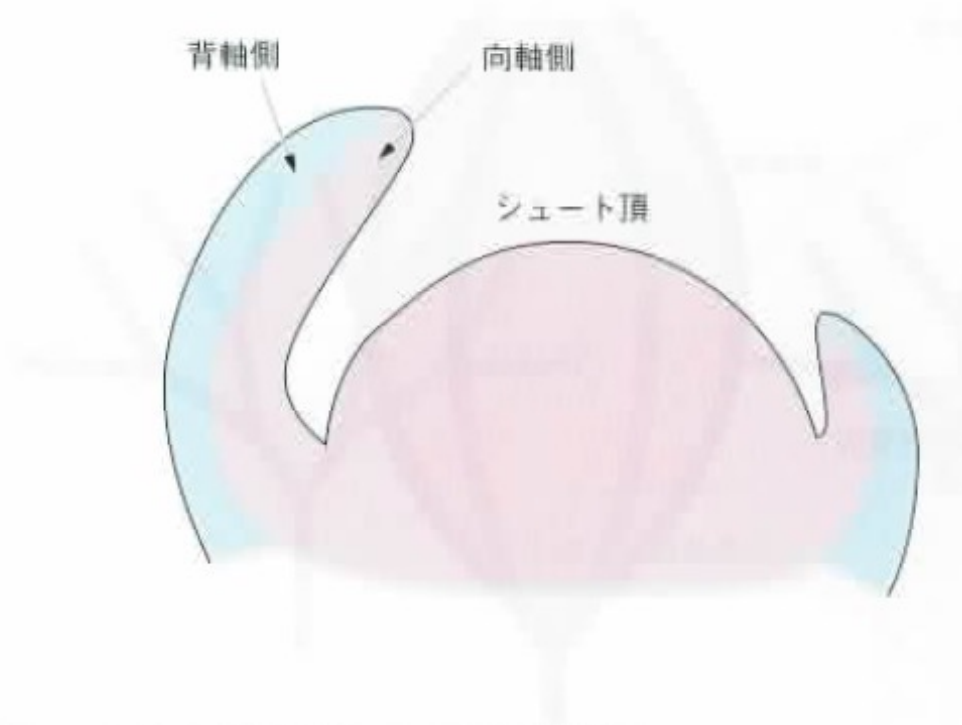


図5 シュート（左）と胚珠（右）における向背軸極性
ともに模式縦断面で示す

種子の起源 8

葉の扁平化

Class III Homeodomain-Leucine Zipper
(HD-ZIP III)
茎頂および葉原基の向軸側で発現

KANADI
(KAN)
葉原基の背軸側で発現

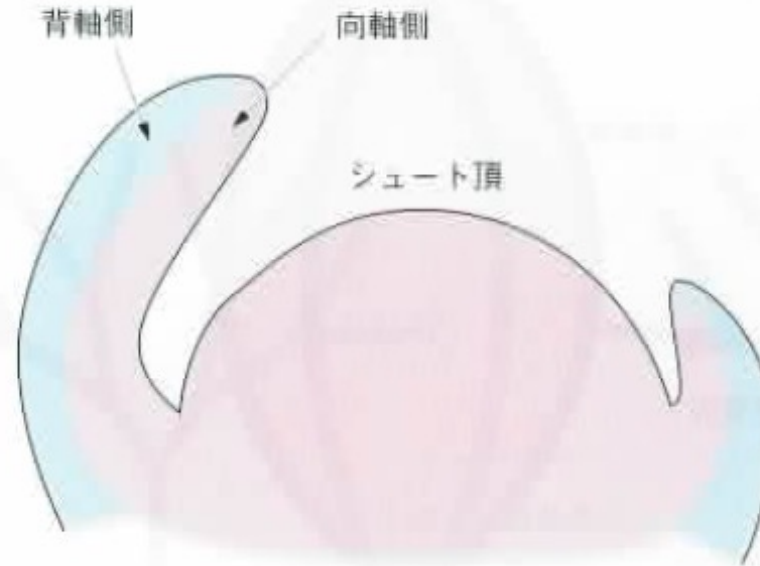


図5 シュート (左) と胚珠 (右) における向背軸極性
ともに模式縦断面で示す

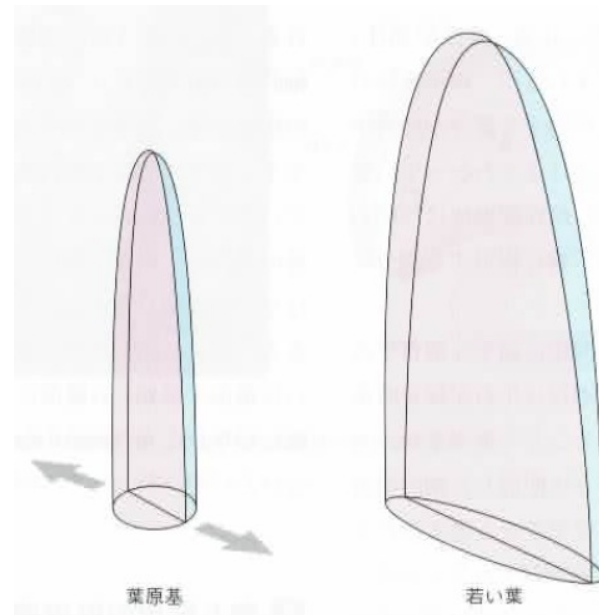
種子の起源 9

葉の扁平化

HD-ZIPIIIあるいは**KAN**を、通常の発現部位に加えそれぞれ背軸側、向軸側で発現させると、葉が円柱状化する。

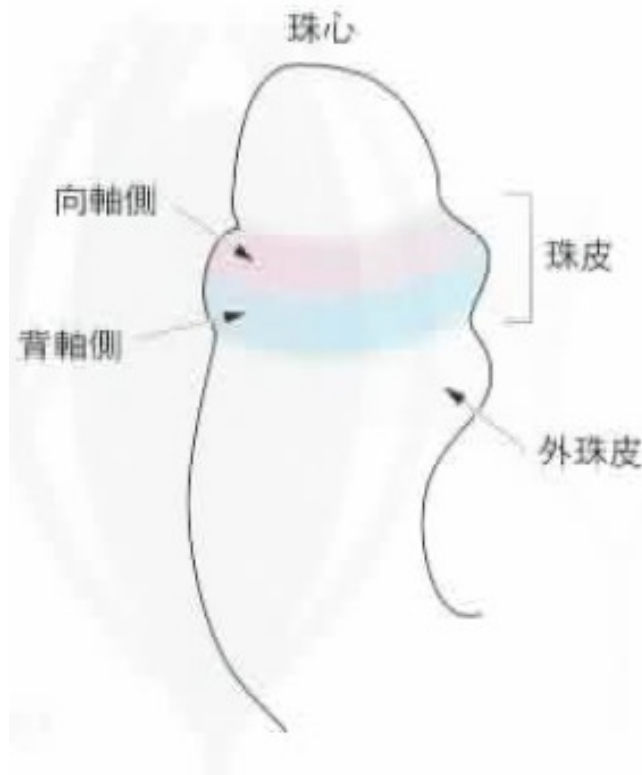
HD-ZIPIIIと**KAN**はお互いを抑制しあう。

HD-ZIPIIIと**KAN**の両方で表裏が決まると、**YABBY (YAB)**遺伝子の働きで、側方への伸展が起こり、葉は扁平化する。



種子の起源 10

珠皮の扁平化



向軸側（珠心に近い部分）

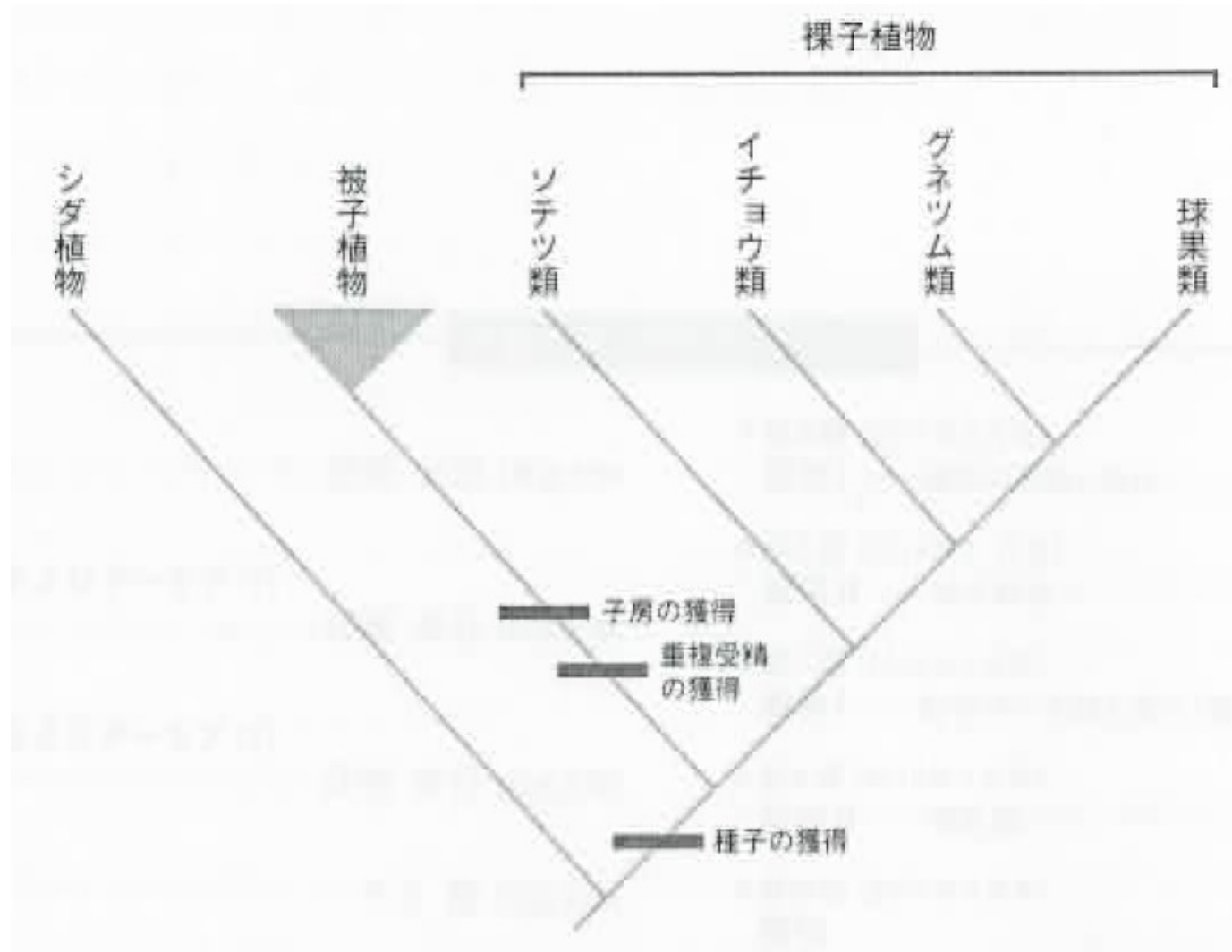
HD-ZIPIII 遺伝子発現

背軸側（珠心から遠い部分）

KAN 遺伝子発現

HD-ZIPIIIとKANが、通常が発現部位に加えそれぞれ背軸側、向軸側で発現しても、珠皮には影響がなく、これらの遺伝子が珠皮形成におよぼす役割はまだ明確ではない。

種子植物の系統 (1)



種子植物の系統 (2)

種子植物は

(1) 裸子植物

(2) 被子植物

からなる

現生の裸子植物は、

(1) ソテツ類

(2) イチョウ類

(3) 球果類

(4) グネツム類

の4群からなる。これらは形態的に大きくことなる。

種子植物の系統 (3)

被子植物は裸子植物から進化してきたが、現生あるいは絶滅群のどの裸子植物に近縁な祖先群から分岐したかは明らかではなかった。

分子系統解析により

- (1) 現生の裸子植物、被子植物はそれぞれ単系統であること
(現生裸子植物は、被子植物とは直接の系統関係はない)
- (2) 形態的に多様なグネツム群の3属は単系統であること

が明らかになった。

しかし、裸子植物を構成する4群の系統関係はまだ明らかではない。

陸上植物の系統

裸子植物 (1)

種子をつくる植物のうち、珠心が心皮で包まれず、花粉が直接胚珠にたどりつけるもの
中生代を中心に多様化し繁栄したが、現在も亜寒帯の針葉樹林など場所によっては、植生の優占種となっている。

裸子植物 (gymnosperm) は次の4群に分類されている

- ソテツ植物門 (Cycadophyta)
- イチョウ植物門 (Ginkgophyta)
- グネツム植物門 (Gnetophyta)
- 球果植物門 (Pinophyta)

陸上植物の系統

裸子植物 (2)



ソテツとイチョウは
他の種子植物と異
なり精子をつくる

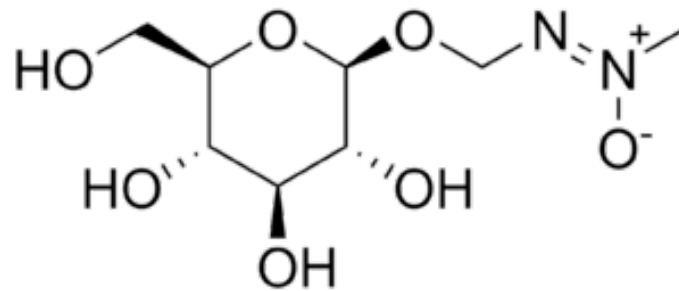
ソテツ植物門

現生種は**130種**。全て雌雄異株
球形で多数の鞭毛を持つ精子をつくる。
花粉管から放出後、自力で卵細胞まで泳ぐ。
ソテツの実は**サイカシン**という毒
を持つが灰汁抜きすれば食べられる。



サイカシン (英語、Cycasin)

これらの植物から採取したデンプンを食用にするためには、サイカシンを取り除く処理が必要となる。処理法としては、サイカシンは水溶性であるのに対して、デンプンはほとんど水に溶けないことを利用して水にさらす方法、または太陽光にさらして紫外線による分解を狙う方法などがある。



ヒトがサイカシンを口にすると、消化管内に住む細菌の持つβ-グルコシダーゼによってサイカシンは加水分解され、グルコースが切断されてメチルアゾキシメタノールが遊離する。メチルアゾキシメタノール自体毒性を持つが、代謝されてできたホルムアルデヒドとジアゾメタンも毒性を持つ。

<https://ja.wikipedia.org/wiki/サイカシン> より

陸上植物の系統

裸子植物 (3)



イチョウ植物門

イチョウが唯一の現生種

雌雄異株

ソテツ同様精子を形成

大木では**気根**と呼ばれる枝から垂れ下がった円錐形の突起を生じる場合がある。気根と言われているが、イチョウにおいてその機能的意義ははっきりしない



陸上植物の系統

裸子植物 (4)

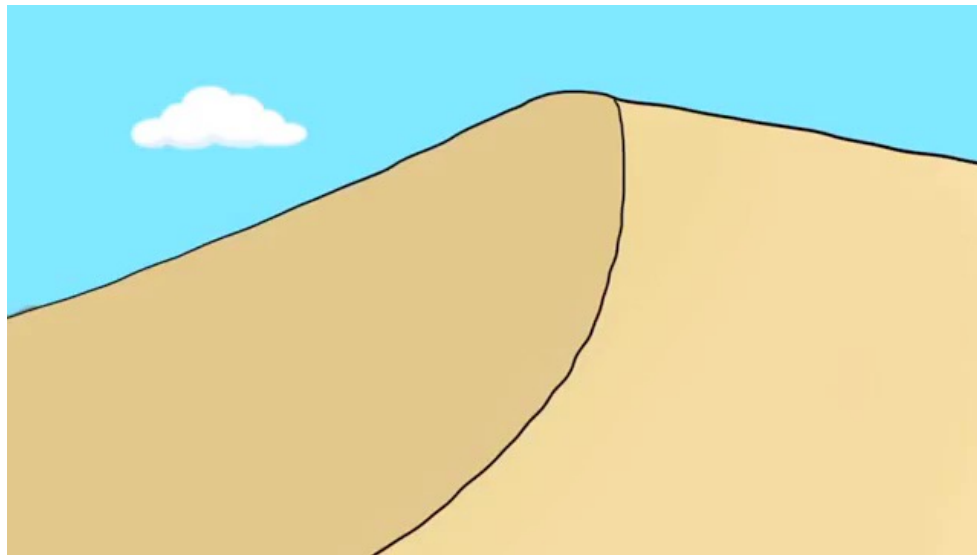
グネツム植物門

ウェルウィッチア属(*Welwitschia*)、グネツム属(*Gnetum*)、マオウ属 (*Ephedra*)の3群からなる。形態や生育環境は大きく異なるが、分子系統解析により単系統群をなすことが明らかになった。

(1)ウェルウィッチア属

Welwitschia mirabilis 1種からなる。葉は生涯2枚のみで無限成長するため奇妙な形になる。和名は「奇想天外」。アフリカのナミブ砂漠にのみ生息。雌雄異株。

寿命は1000年以上。



陸上植物の系統 裸子植物 (5)



陸上植物の系統

裸子植物 (6)

(2) グネツム属

アフリカからアジアの熱帯に生息

約35種の現生種

一見、被子植物の双子葉類の葉のように見える。種子も果実のように見える。



陸上植物の系統

裸子植物 (7)

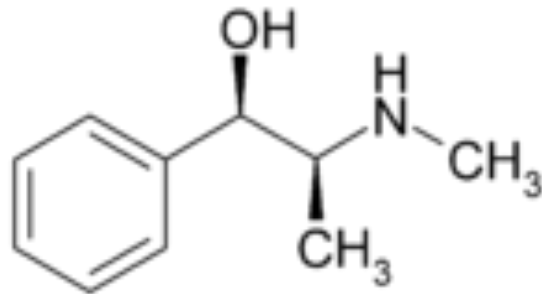
(3) マオウ属

乾燥地帯に生育する低木

マオウ (麻黄) は、鬱血除去薬（特に気管支拡張剤）、または局部麻酔時の低血圧に対処するために使われる交感神経興奮剤で、漢方医学で生薬として用いられる。

その薬効成分はエフェドリン (ephedrine) を含む。

ソーマと呼ばれるヴェーダやゾロアスター教の祭祀用飲料は、古代において原型となったものはマオウ由来ではないかと考証されており、主要成分としてエフェドリンを含んでいた可能性が高い。



陸上植物の系統

裸子植物 (8)

球果植物門

1綱1目で、マツ目のみからなる
裸子植物の中で最も多様化しており、約600種からなる
いわゆる針葉樹([conifers](#))はこのグループに含まれる

マツ科 Pinaceae - マツ、ハイマツ、ゴヨウマツ、モミ、ツガ、
トガサワラ、カラマツ、トウヒ、pines

ナンヨウスギ科 Araucariaceae - ウォレマイ・パイン、araucarias

マキ科 (イヌマキ科) Podocarpaceae - イヌマキ、ナギ、yellow-woods

フィロクラドゥス科 Phyllocladaceae

コウヤマキ科 Sciadopityaceae - コウヤマキ、umbrella-pine

ヒノキ科 Cupressaceae - ヒノキ、サワラ、アスナロ、イブキ(ビャクシン)、
メタセコイア、セコイア、セコイアデンドロン、スギ、cypresses

イヌガヤ科 Cephalotaxaceae - イヌガヤ、plum-yews

イチイ科 Taxaceae - イチイ、カヤ、yews

陸上植物の系統

裸子植物 (9)



スギ



ヒノキ



クロマツ



メタセコイア

陸上植物の系統

裸子植物 (10)

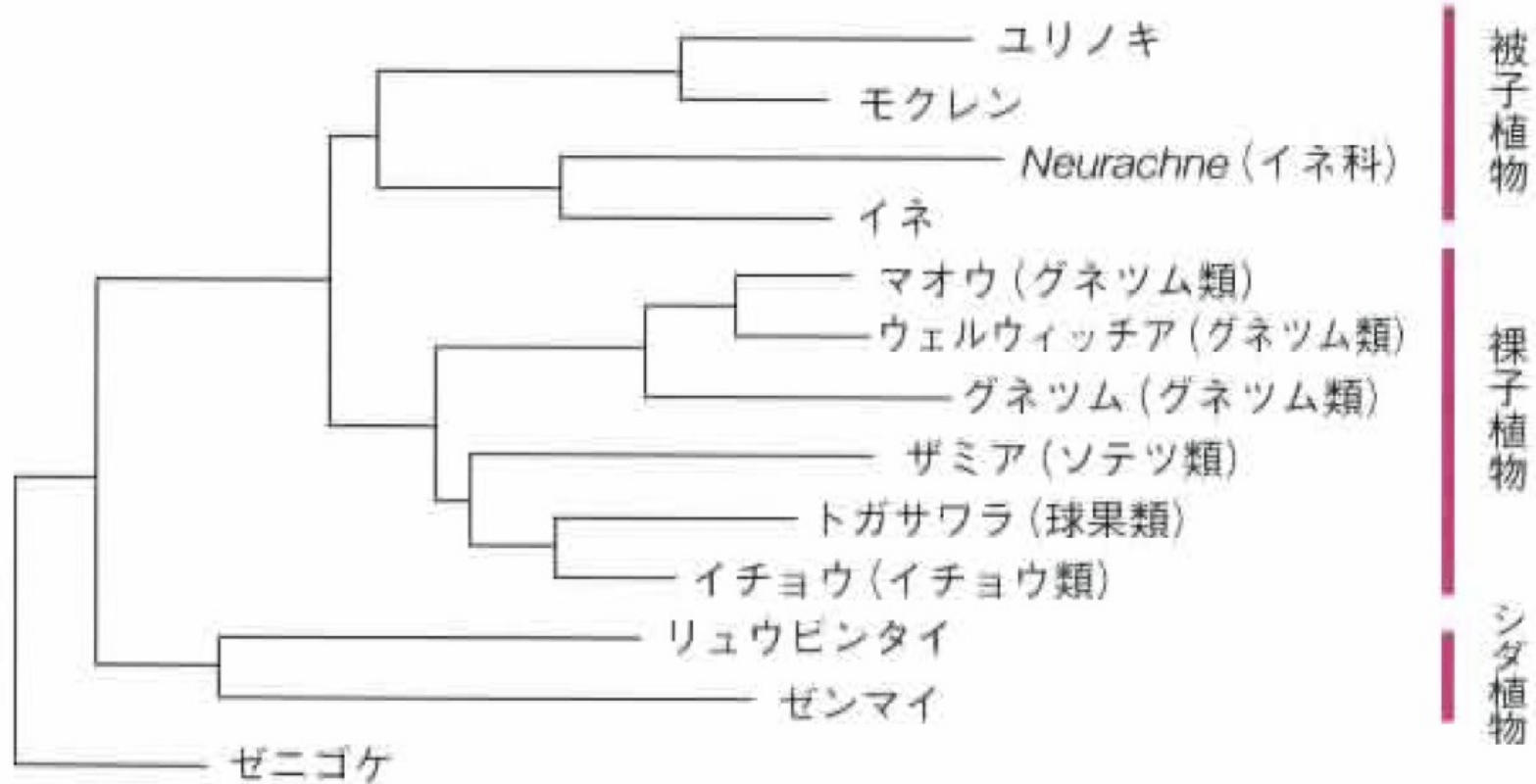


図 7.21 *rbcL* 遺伝子による種子植物の分子系統樹
(Hasebe *et al.*, 1992a)

陸上植物の系統

裸子植物 (11)

小藤 墨美子、長谷部 光泰
 (1992) "rbcLの塩基配列と裸子植物の系統" 遺伝
 46, p.24-29.

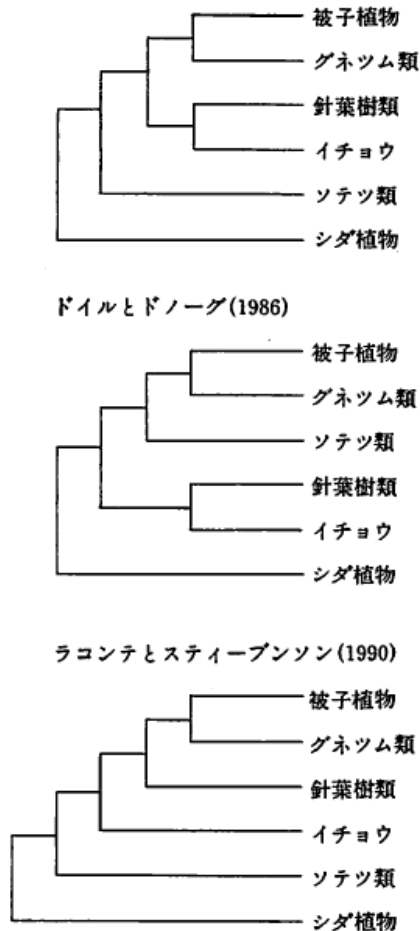
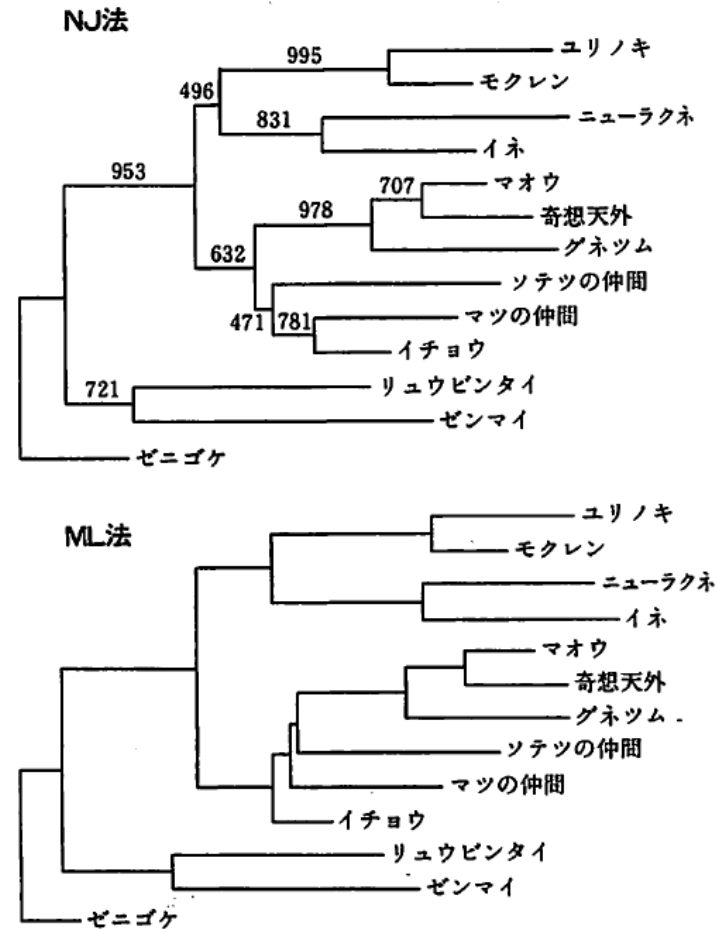


図1 形態データから分岐系統学の手法を用いて構築された系統樹.



rbcLの塩基配列に基づく系統樹

陸上植物の系統

裸子植物 (12)

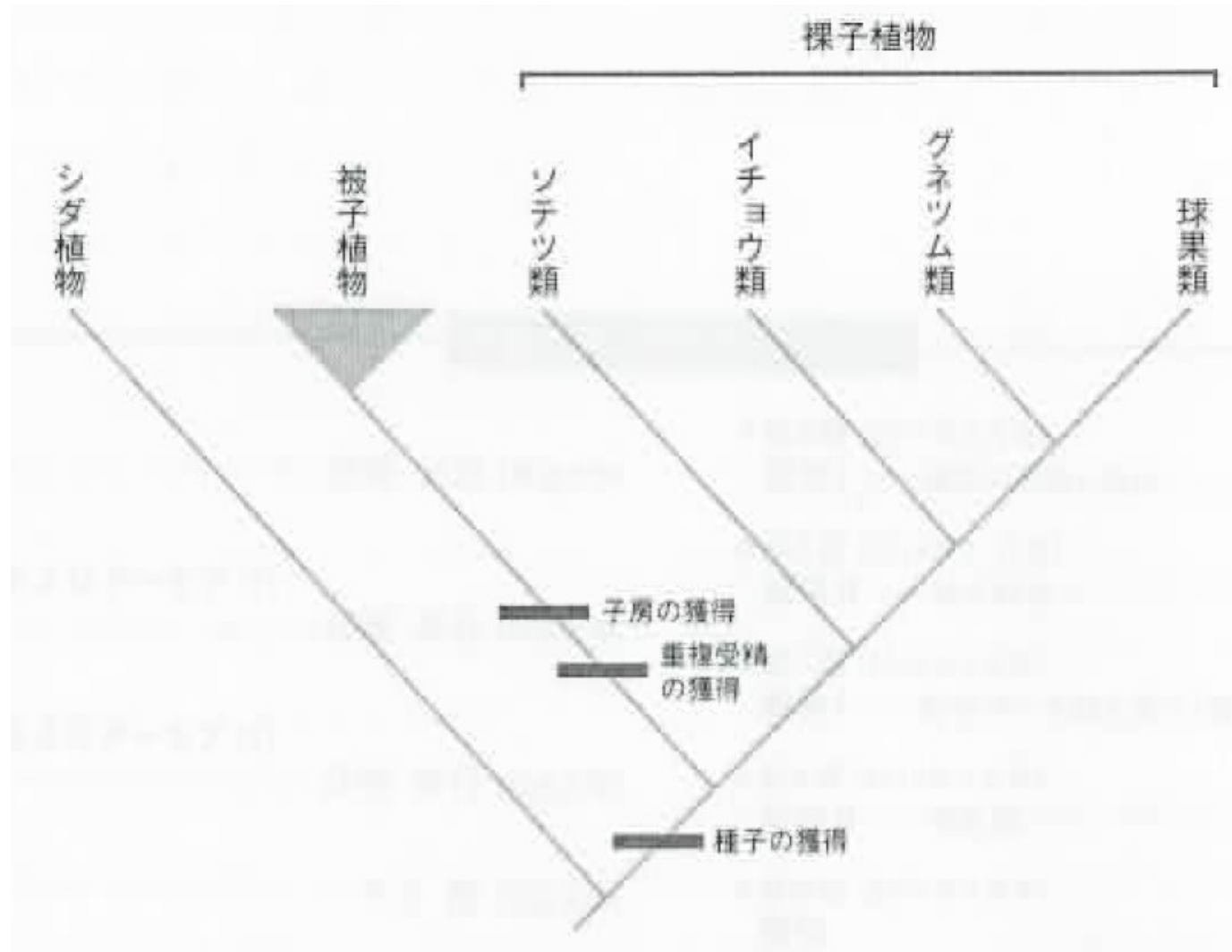
形態に基づく分岐分類学的解析では、グネツム植物門は被子植物に近縁なものであり、現生の裸子植物は単系統群になっていない。

一方、分子系統解析では、グネツム植物門は、他の現生の裸子植物とともに単系統群を形成しており、現生の被子植物とは独立していることが示唆される。形態的に多様なグネツム植物門も単系統群を形成している。

*rbcL*ではない遺伝子の分子系統解析でも同様の結果が得られている

ソテツ植物門、イチョウ植物門、グネツム植物門、球果植物門の間の関係ははっきりしない。

種子植物の系統



被子植物と裸子植物

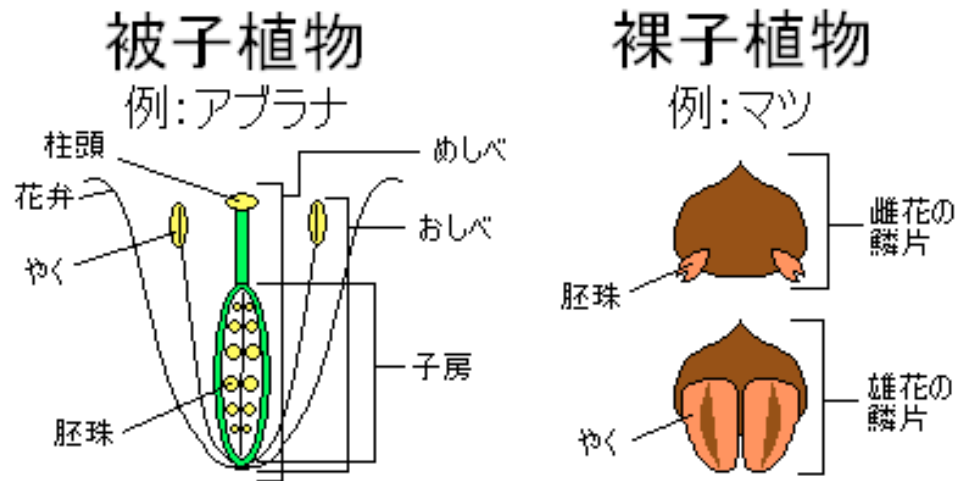
顕花植物と言った場合、裸子植物と被子植物とを含み、裸子植物の生殖器官は花と呼ばれる。

陸上植物の約9割は被子植物

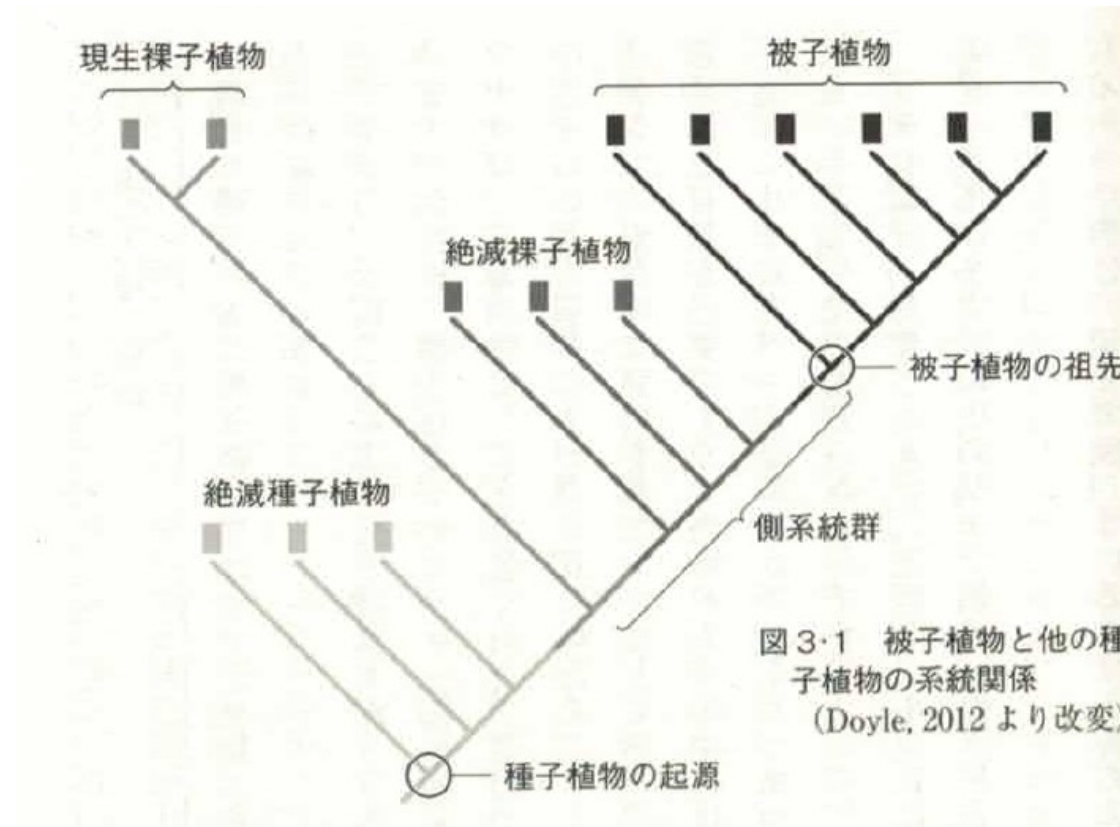
ただし、裸子植物のそれを花と認めない見方もある。例えば、英語で **Flowering plant** と言った場合には、被子植物のみを含める。ここでは、被子植物のみを花を持つものとする。

被子植物の胚珠 子房におおわれている
裸子植物の胚珠 子房はなく、むきだし

胚珠： 種子になる部分
子房： 果実になる部分



図は、<http://www.geocities.jp/yason0903/tigai.html> より



現在、被子植物以前の種子植物の系統関係は明確になっていないが、絶滅した裸子植物の中に被子植物の祖先植物群があった植物が含まれる可能性がある。

花のルーツを探る - 被子植物の化石 -
高橋正道著 裳華房

花の構造 (1)

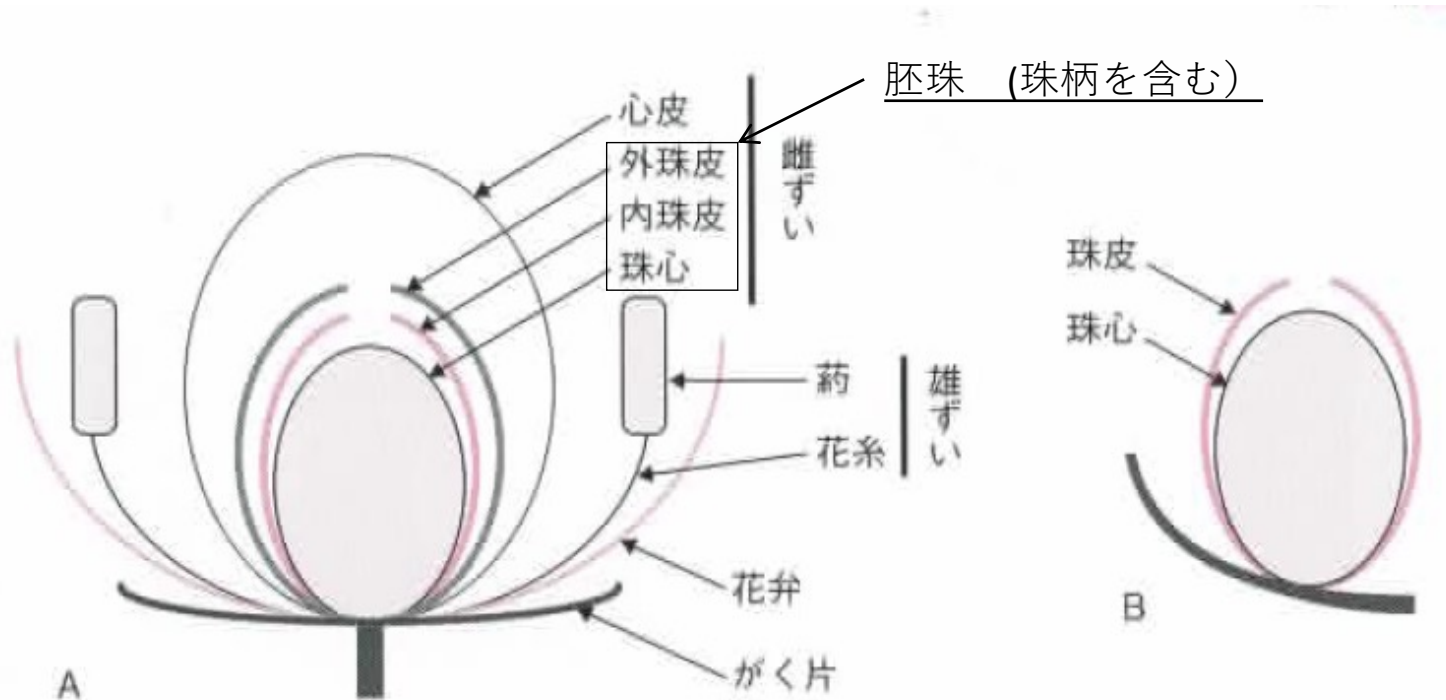


図 5.1 花の模式図

A: 被子植物の花, B: 裸子植物の胚珠。被子植物の胚珠は、裸子植物と比べると外珠皮、心皮という2つの構造でさらに保護されている。

花の構造 (2)

花被 直接生殖に関係しない

がく片：つぼみ時の花の保護

花の最外輪

アネモネやコウホネのように1種の花被しかない場合、器官が大きく色がついていても花弁ではなくがく片である。

花弁：花粉を運搬する送粉者の誘因

一般にがく片に比べ大きく、さまざまな色をもち目立つ。

※ 風媒花の場合は、花弁が小型で目立たない色になっていたり、花弁を欠くことがある。

アネモネ



門：被子植物門 Magnoliophyta
綱：双子葉植物綱 Magnoliopsida
目：キンポウゲ目 Ranunculales
科：キンポウゲ科 Ranunculaceae
属：イチリンソウ属 *Anemone*
種：**アネモネ** *A. coronaria*

コウホネ



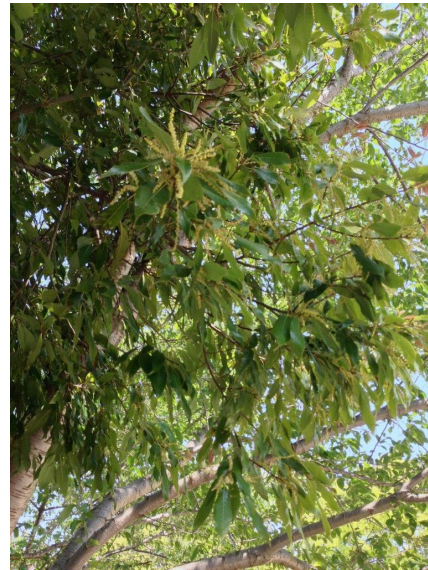
門：被子植物門 Magnoliophyta
綱：双子葉植物綱 Magnoliopsida
目：スイレン目 Nymphaeales
科：スイレン科 Nymphaeaceae
属：コウホネ属 *Nuphar*
種：**コウホネ** *N. japonicum*

風媒花

イネ科



ブナ科



花の構造 (3)

雄蕊（ゆうずい）：雄の生殖器官

葯の内部で花粉を生産し、雄性配偶子である精細胞をつくる

心皮：雌の生殖器官としての基本単位

雌蕊（しずい）は、1枚あるいは複数の心皮より構成
雌蕊の下部では、この心皮から子房がつくられ、その中に胚珠が包まれる。

上部は、花柱を形成し、その先端は柱頭となる。

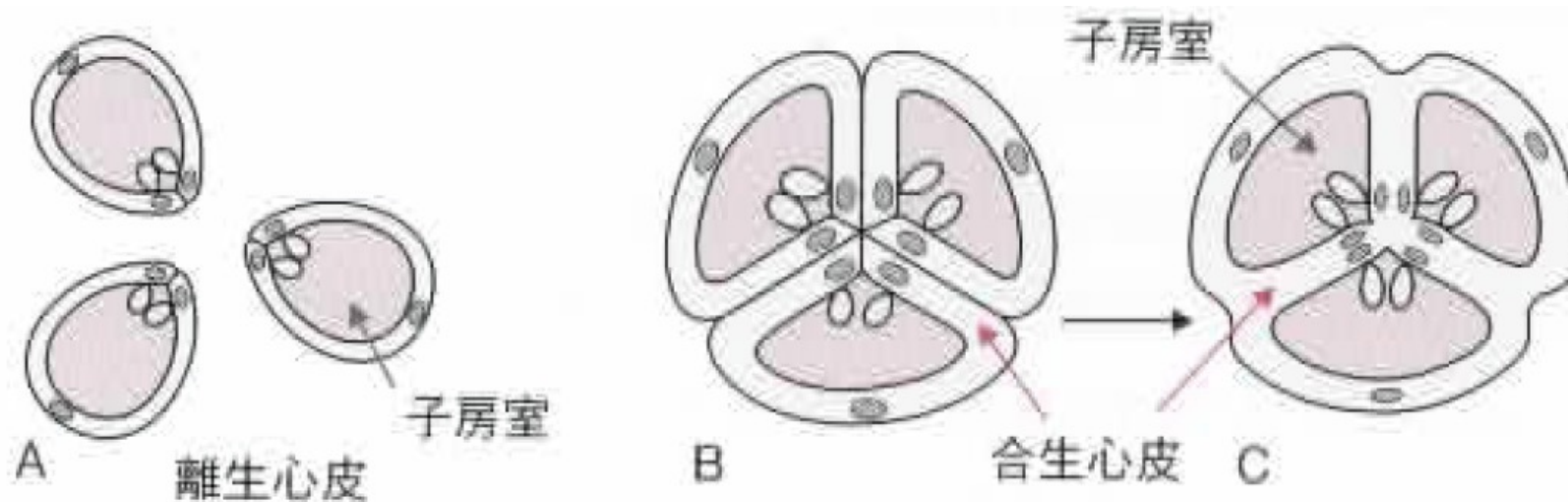
花の構造 (4)

単心皮：一つの心皮で構成

離生心皮：複数の心皮を持つ花で、各心皮が独立して雌蕊を構成している場合

合生心皮：複数の心皮があわさって、一本の雌蕊を構成して

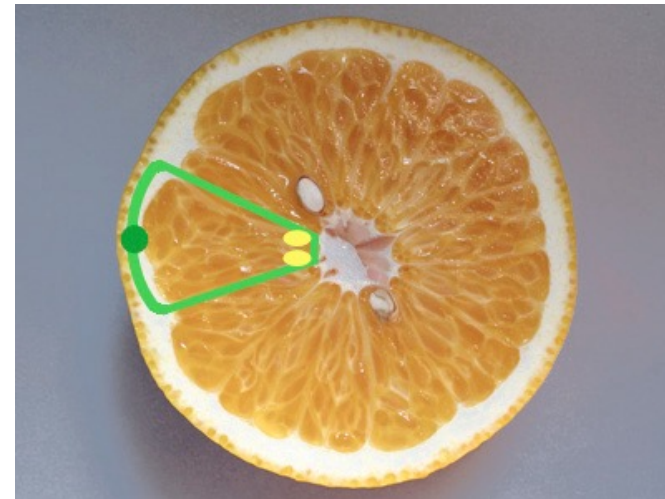
い



単心皮 マメ科オウコチョウ



合生心皮 はっさく



離生心皮：パナマ・ツリー



合生心皮 グアバ



図示したのが一つの心皮

花の構造 (5)

胚珠：

胚嚢

雌性配偶体にあたる。
珠心内部に形成される。

珠柄（しゅへい）で心皮に結合

珠柄と珠孔との位置関係でいくつかの型に分かれる。

珠皮

被子植物の胚珠は、

内珠皮と外珠皮の

2枚の珠皮を持つ

※ 裸子植物では胚嚢は1枚の珠皮で包み込まれている

※ 外珠皮と心皮は、被子植物のみに見られる特徴で両器官は被子植物の起源を考える上で重要

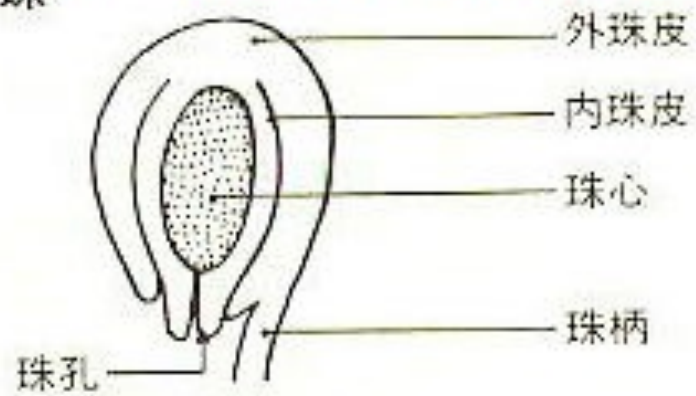
平凡社「日本の野性植物」より

胚

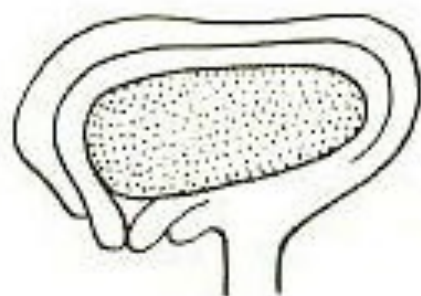
珠



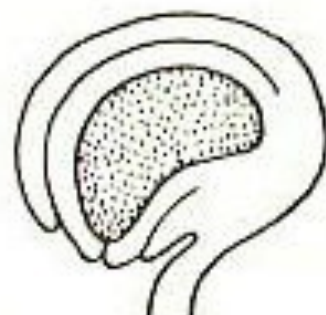
直生



倒生

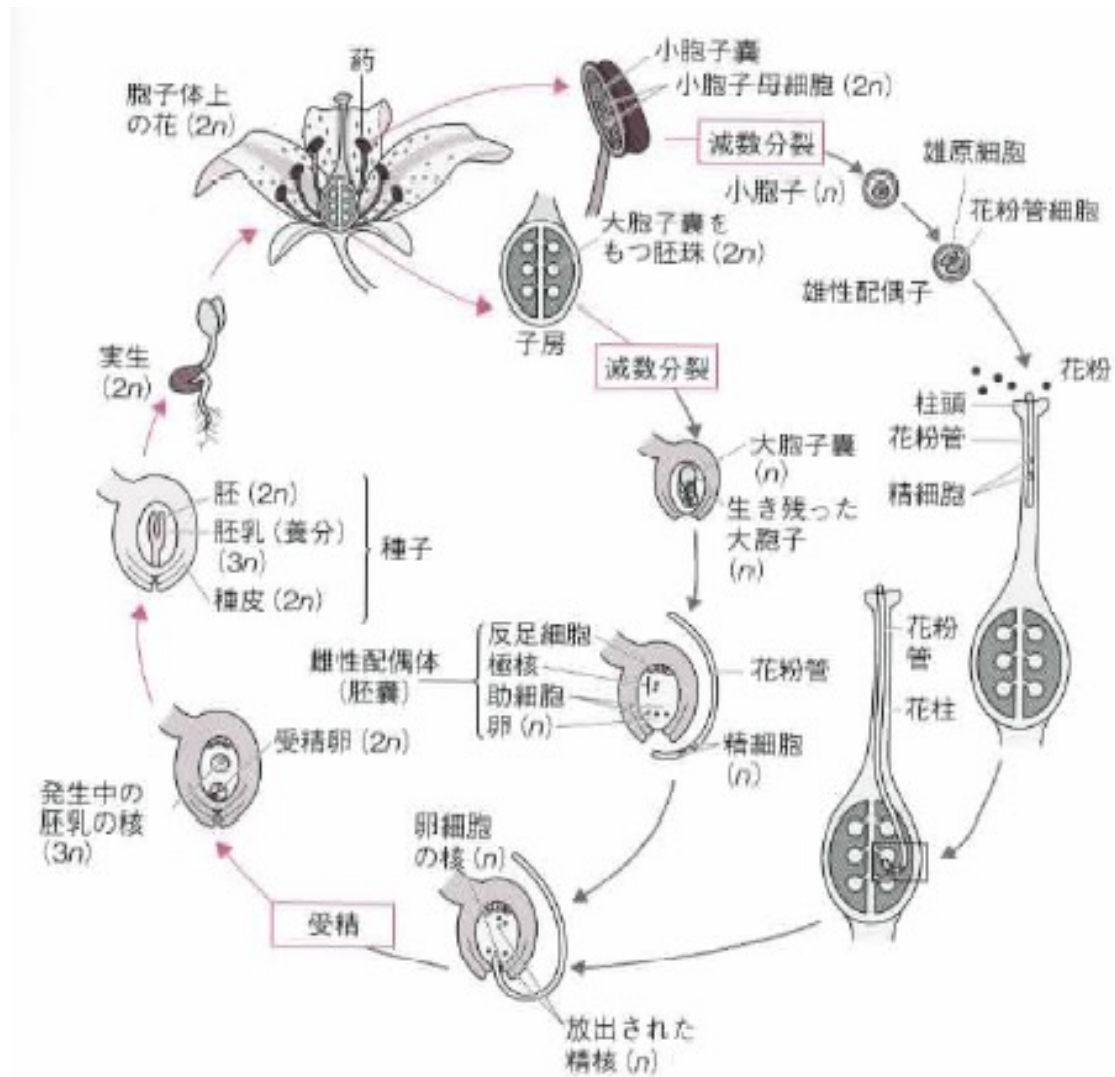


湾生



曲生

被子植物の生活環



裸子植物から被子植物への進化 外珠皮 (1)

珠皮を2枚持つのは被子植物の特徴

キク類：珠皮を1枚しかもたない被子植物

ヤドリギ科、ツチトリモチ科：珠皮を持たない被子植物

近縁な植物、あるいは祖先型と思われる植物群が2枚の珠皮を持つことから、これらは二次的な減少と考えられる。

内珠皮： 裸子植物の1枚の珠皮と相同と考えられる。

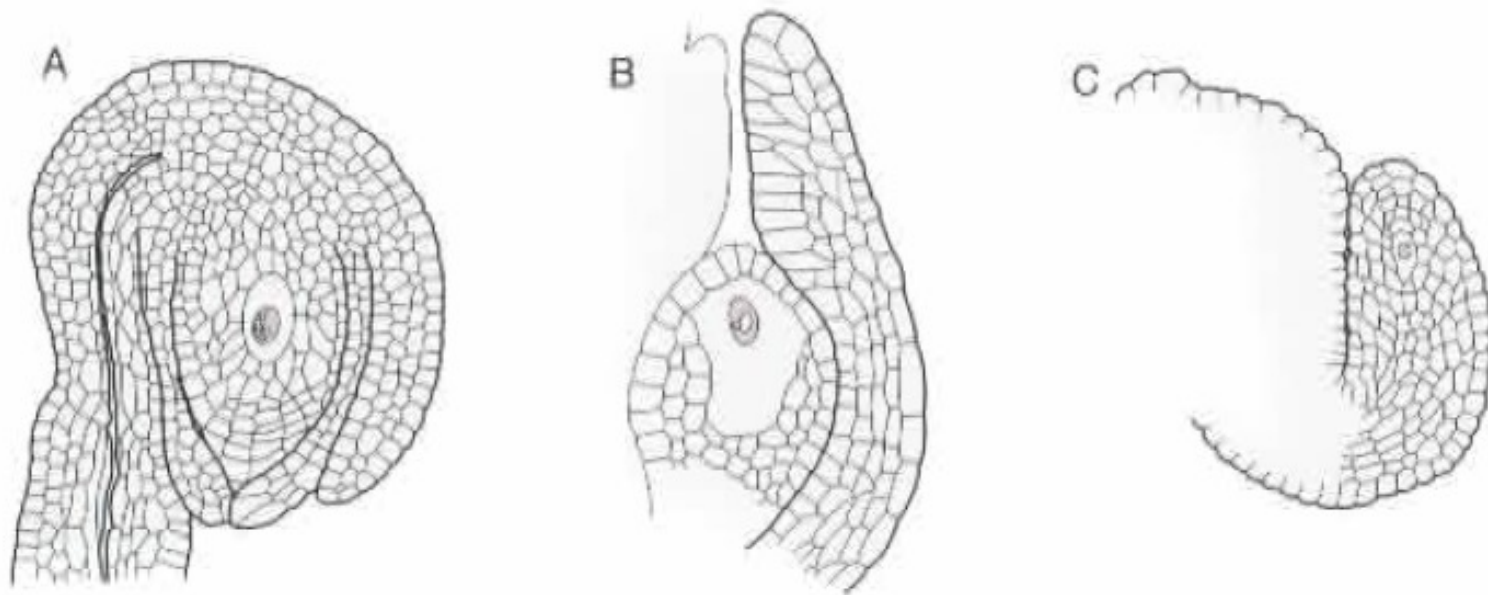


図 5.14 珠皮の単珠皮性, 二珠皮性, 無珠皮性

原始的胚珠と進化した胚珠. A: ヒエンソウの2枚の珠皮をもった厚膜珠心, B: ハレルペステス・キンバラリアの1枚の珠皮をもった薄膜珠心, C: オシリス・アルバ (ヤドリギ科) の無珠皮胚珠. (Lonay, 1901 による)

裸子植物から被子植物への進化 外珠皮 (2)

外珠皮と内珠皮は起源の異なる構造

- (1) 内珠皮： 胚珠原基の表皮細胞が分裂して形成
外珠皮： 表皮細胞と表皮下細胞が分裂して形成

(2) *inner no outer (ino)*変異

シロイヌナズナの突然変異体

外珠皮は欠損するが、内珠皮は形成される

原因遺伝子は **YABBY**遺伝子ファミリーの一員

YABBY遺伝子は、裏表のある構造を規定する。

※ 裸子植物のグネツム類でも外珠皮様の構造が観察されるが、発生様式や周辺器官との位置関係から、被子植物の外珠皮とは起源が異なると考えられる。