

古今東西の植物の定義：これは植物ですか？と聞かれたら

仲田 崇志

慶應義塾大学先端生命科学研究所

〒997-0052 山形県鶴岡市覚岸寺字水上 246-2

Historical Changes in the Definition of Plants: What Do You Say When Asked, “Is This a Plant?”

Key words: kingdom; plant; plastid; taxonomy.

Takashi Nakada

Institute for Advanced Biosciences, Keio University

246-2 Mizukami, Kakuganji, Tsuruoka, Yamagata 997-0052, Japan

「キノコは植物か動物か？」と尋ねられたとすると、多くの一般人は「植物」と答えることだろう。しかしもし訪ねた相手が分類学者であれば、「キノコは植物でも動物でもない」と答えるかもしれない。キノコは吸収栄養性で光合成能力を持たず、陸上植物よりも動物に近いことが知られているが、一方で動物に含めるわけにもいかないため、「植物でも動物でもない」ことになる。ではミドリムシのような鞭毛を持って運動する藻類はどうだろうか？藻類の中には様々な系統群が含まれていて、その扱いは長年混乱していた。そこでここでは植物界¹⁾にどのような生物が含まれてきたのか、菌類と藻類を巡る議論を含めて、その変遷を辿ってみた。

1. 動かざる植物

近代的な分類学の基礎を築いたリンネ (Carl von Linné: Carolus Linnaeus, 1707-1778) は、自然物を「成長する」鉱物界 (Lapideum), 「成長して生きている」植物界 (Vegetabile), 「成長して生きている、知覚を持っている」動物界 (Animale) に分類した (Linnaeus 1735)。リンネの分類体系は、造物主が、鉱物よりも高等な植物、植物よりも高等な動物、そして知性を持つという点で動物の中で最も高等なヒトを造った、という神学的思想に根ざしていた。この頃にはまだ植物の光合成は発見されていなかったため、植物は「知覚を持たない」(つまり知覚に応じて運動しない) という点で動物から区別されていた。その結果、リンネはキノコなどの菌類も、顕著な運動をしない海綿のような動物も、植物に分類した。一方でオオヒゲマワリ (*Volvox*) のような鞭毛藻類は動物に分類された (図1)。

19 世紀の中頃になって進化論が台頭してくると、進化を反映した分類体系の構築を目指す研究

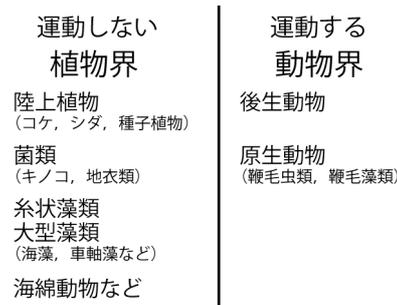


図1 リンネの二界説。

¹⁾ 生物は階層的に分類され、その階級は上から順に、界、門、綱 (こう)、目 (もく)、科、属、種となっている。例えばヒト (*Homo sapiens*) は動物界 脊索動物門 哺乳綱 霊長目 ヒト科 ヒト属に分類される。植物はしばしば植物界 (Plantae) として扱われてきたため、ここでは「植物」を「植物界に分類される生物」とする。

者が出てきた。ヘッケル (Ernst Haeckel, 1834-1919) は菌類を植物の系統の根元近くに位置づけ、植物界 (Plantae) に分類したが、単細胞生物は藻類であろうと鞭毛虫であろうと原生生物 (Protista) に分類された (Haeckel 1866)。ヘッケルは陸上植物と近縁な植物界、ヒトと近縁な動物界を系統関係に基づいて認める一方で、進化の程度に応じて単細胞生物を多細胞生物から区別した。しかし原核生物と真核生物²⁾、光合成の有無などの違いが重要視されるようになると、分類体系の見直しも必要になった。

2. 光合成をする高等な植物

ヘッケル以降、菌類、藻類、そして原核生物の扱いを巡って、生物の分類は混乱した。これにひとまずの決着を付けたのがホイッタカー (Robert H. Whittaker, 1920-1980) である。彼は原核生物から真核生物への進化と、単細胞生物から多細胞生物への進化を重視し、同時に多細胞生物の生態の違いに着目した。

ホイッタカーの五界説では、藍藻類を含む原核生物はモネラ界 (Monera) に、真核単細胞生物は原生生物界 (Protista) に分類された。そして多細胞生物は光合成を行う植物界 (Plantae)、吸収栄養性の真菌界 (Fungi)、捕食栄養性の動物界 (Animalia) に区別された (図2; Whittaker 1969)。生態学者であるホイッタカーは系統関係よりも生態の違いを重視し、植物界や真菌界は明らかに系統を反映していなかった。彼の植物界には独自に多細胞化を果たした緑色植物 (緑藻類と陸上植物)、褐藻類、紅藻類の3系統が含まれていて、系統関係を重視した多くの分類学者の反発を受けることになる。

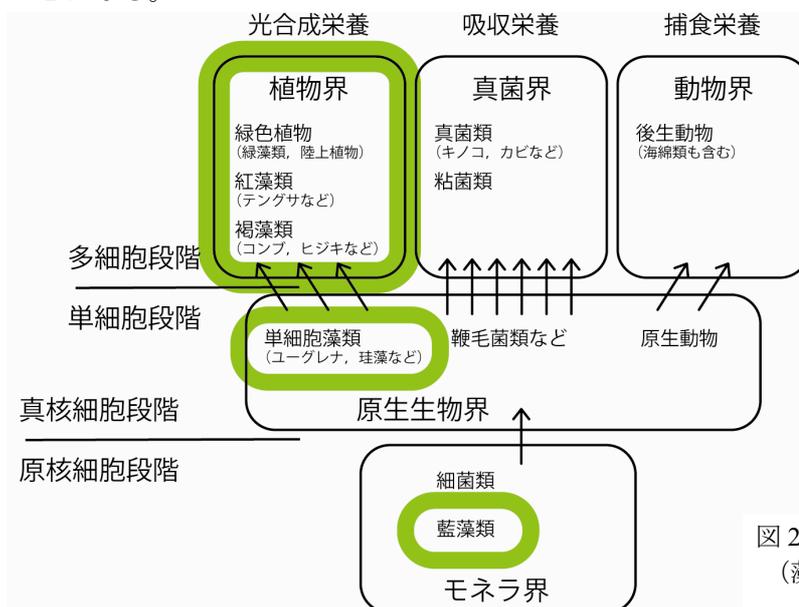


図2 ホイッタカーの五界説 (藻類を緑枠で示した)。

例えばマーギュリス (Lynn Margulis, 1938-) は植物界をより高等な陸上植物に限定、単系統群として再定義し、あらゆる真核藻類を原生生物 (Protista または Protoctista) に再分類した (Margulis 1971, 1974)。マーギュリスによる修正版の五界説では植物界、真菌界、動物界は系統的によくまとめられたが、原生生物界は逆に、系統関係が不明な雑多な原生動物や藻類、真菌でない菌類 (偽菌類) などを含むようになった。

²⁾ 原核生物と真核生物は核膜の有無など、細胞内部の構造が大きく異なっている。原核生物の中でも藍藻類 (シアノバクテリア) は酸素発生型の光合成を行い、植物として扱われることもあった。

一部の分類学者は系統的に雑多な原生生物を解体・整理することを目指し、真核生物を最大 18 界に分類する案も出された (Leedale 1974)。このような多界説の中には、植物界という名称すら用いず、陸上植物を緑藻類と共に緑色生物界 (Chlorobiota, Viridiplantae など) として扱うものもあった (Jeffrey 1971, Cavalier-Smith 1981)。しかしいずれの分類体系においても、真核生物の中で藻類や陸上植物が別々の界に分類されていて、色素体の進化を説明することはできなかった。

3. 植物とは色素体を持ったもの

ホイッタカー以降、植物界の範囲が定まらなかった要因として、全く細胞構造の異なる藻類群が色素体を持っているという謎が解決できなかったことと、藻類群の間、あるいは各藻類群と他の原生生物の間の系統関係が不明だったことが挙げられる。この混乱を解決に導いたのは、二次共生という現象の発見と、分子系統解析の発展であった。

真核生物の色素体は、元々原核生物の藍藻類が真核生物に細胞内共生 (一次共生) したものだと考えられていた。しかし一部の藻類の色素体が色素体を持った別の真核生物の細胞内共生 (二次共生) に由来することが明らかとなり、全く異なる細胞構造を持った藻類がよく似た色素体を持っていることが説明できるようになった。

二次共生による進化を考慮に入れて、真核生物の分類を再構成したのがカヴァリエ=スミス (Thomas Cavalier-Smith, 1942-) である。彼は原生動物とよく似た細胞構造を持つ藻類群の多くが、他の真核生物から色素体を獲得した子孫であると考えた。そして二次共生藻は一次共生植物 (陸上植物も含む) とは色素体の起源が異なるため、植物界から除外し、一次共生植物である灰色藻類、紅藻類、緑色植物を植物界にまとめた (Cavalier-Smith 1998, 2002, 2007)。

一方で分子系統解析の進歩によって、形態学では解けなかった、真核生物全体の系統関係が明らかになってきた。現在、真核生物には大きく 3 つの系統が存在すると考えられている。一つは動物と真菌類、襟鞭毛虫などからなる後方鞭毛類 (opisthokonts)、一つは葉状擬足を持ったアメーバや粘菌類等を含むアメーバ動物類 (amoebozoans)、そして最後に藻類や陸上植物、多くの原生生物からなるバイコンタ類 (bikonts) である。バイコンタ類にはアルベオラータ類 (Alveolata ; 繊毛虫や渦鞭毛藻類など)、エクスカヴァータ類 (Excavata ; ミドリムシや様々な鞭毛虫類)、リザリア類 (Rhizaria ; 糸状擬足を持つアメーバ、クロララクニオ藻類など)、ストラメノパイル類 (stramenopiles ; 偽菌類や幾つかの鞭毛虫類、不等毛藻類など)、ハプト藻類、クリプト藻類、そして 3 系統の一次共生植物が含まれる。

複数の遺伝子で真核生物全体の系統解析が行われると、一次共生植物が互いに近縁であることが分子系統からも支持された (Baldauf et al. 2000, Moreira et al. 2000)。これによりカヴァリエ=スミスの植物界は裏付けられ、「植物=一次共生植物」という分類が受け入れられるようになった。

4. 色素体をなくしても植物？

21 世紀に入り、より多くの遺伝情報がより多くの生物について解読されるようになると、大量のデータを用いた真核生物全体の系統解析が盛んに行われるようになった。ところがそうして得られた系統樹では、必ずしも一次共生植物が互いに近縁とはならないことが明らかになる。

真核生物の藻類が全てバイコンタに含まれることは、どの系統解析でも変わらないが、バイコ

ンタの内部の系統関係は解析に用いる遺伝子の選び方や解析手法によって異なる結果が得られている。例えば野崎久義 (Hisayoshi Nozaki, 1955-) らはバイコンタの中で紅藻類はエクスカヴァータ類に、灰色藻類や緑色植物はストラメノパイル類やアルベオラータ類により近縁であるという解析結果を出しているが (Nozaki et al. 2003, 2007, 2009), 逆に一次共生植物が互いに近縁だとする解析結果も示されている (Rodríguez-Ezpeleta et al. 2005, Patron et al. 2007, Hackett et al. 2007) (図 3)。

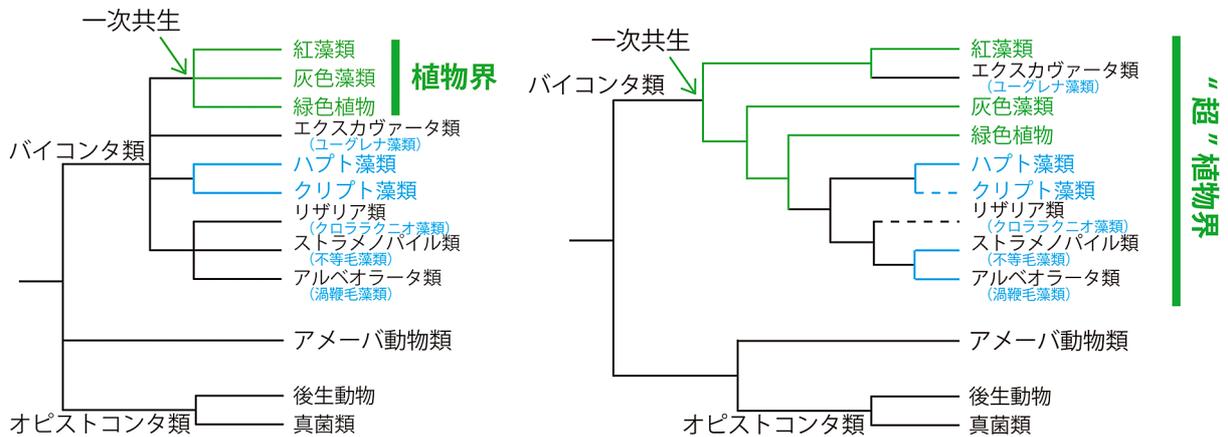


図 3 狭義の植物界と“超”植物界。一次共生植物は緑で、二次共生藻は青で示した。グループの中に二次共生藻を含む場合は、括弧内に示した。

色素体の遺伝子や代謝系の研究から、一次共生植物の色素体はただ一度きりの一次共生に由来すると考えられている。そのためもし野崎らの系統樹が正しいとすると、バイコンタの共通祖先は既に色素体を持っていたことになる。加えて、多くの原生動物（例えばアルベオラータ類の繊毛虫類やリザリア類の糸状擬足アメーバ類など）や二次共生藻の遠い祖先も一次共生色素体を持っていたことにもなるだろう。

この仮説に基づいて、野崎らは一次共生植物と、色素体を失った全ての生物をひっくるめて植物界に分類することを提案している。彼らはこのグループを“超”植物界と呼んでいて、色素体を失ったと思われる原生動物などに遺伝子の痕跡も報告されている (Tyler et al. 2006, Maruyama et al. 2008, 2009, Reyes-Prieto et al. 2008)。“超”植物界にはこれまで植物とは考えられてこなかった原生動物なども含まれているが、その基準はもはや一次共生色素体を「持っている」という特徴ではない。植物とは少なくとも祖先が一次共生色素体を「持っていた」生物であり、一次共生色素体の獲得という過去の出来事に基づいているのである。

5. 植物を見分けるのは

植物界の定義は時代を経て大きく変貌してきた。「動かない生物」という単純で人為的な定義から、光合成を行う多細胞生物という進化段階を反映した定義になり、そして今や一次共生色素体の獲得という歴史と系統に基づいた定義になっている。未知の生物が見つかったときに、それが植物なのかどうかを見分けるのは一層難しくなったが、同時に新しい定義は植物という生物へのより深い理解に基づいているとも言える。

最新の植物界の範囲では、少なくとも灰色藻類、紅藻類、緑色植物の 3 系統群が一次共生によ

って色素体を獲得した子孫と考えられ、もしかすると襟鞭毛虫類とアメーバ動物類を除いたほとんどの原生生物も植物と呼べるのかもしれない。植物の範囲がどこまで広がるのかは、今後の研究の進展に委ねられている。

このように分類とは単に「これは植物である／ない」という回答を与えるものではなく、生物の進化・歴史に対する深い理解を表現するものである。もしある生物が植物かどうかと言う疑問を持ったなら、その生物の進化史にも思いを馳せてみてはいかがだろうか。

番外. 植物の「ような」生物

・光合成細菌

光合成を行う原核生物全般を指す。紅色細菌や緑色硫黄細菌、緑色非硫黄細菌、藍藻類（シアノバクテリア）などが知られるが、藍藻類だけが酸素発生型光合成を行う。非酸素発生型の光合成は分子機構がまるで異なり、藍藻類以外の光合成細菌は藻類にも植物にも含めない。なお藍藻類は色素体の由来になった。

・菌類

栄養細胞に運動性がなく光合成も行わず、胞子で増殖する生物。かつては原始的な植物と考えられた。現在では菌類にも様々な系統が含まれることが知られており、一部の藻類と近縁な菌類も存在する。いわゆるキノコの仲間は独自の真菌界（Fungi）に分類される。

・藻類

酸素発生型光合成を行う生物のうち、陸上植物を除いたもの。二次的に光合成能を失ったものも含めることがある。多数の系統群が知られ、原核生物の藍藻類（シアノバクテリア）、真核生物の灰色藻類、紅藻類、緑色藻類（広義）、ユーグレナ藻類、クロララクニオ藻類、クリプト藻類、ハプト藻類、渦鞭毛藻類、不等毛藻類（褐藻類、珪藻類など）があり、互いに光合成色素、貯蔵物質、色素体や鞭毛など細胞の微細な構造が大きく異なる。陸上植物は緑色藻類から誕生したと考えられる。

藍藻類が真核生物に細胞内共生する一次共生により灰色藻類、紅藻類、緑色藻類（と陸上植物）の色素体が誕生し、色素体を持った真核藻類が他の真核生物に細胞内共生する二次共生によってユーグレナ藻類、クロララクニオ藻類、クリプト藻類、ハプト藻類、渦鞭毛藻類、不等毛藻類の色素体が生まれた。二次共生は少なくとも 3 回起こったが、正確な回数はわかっていない。近年は一次共生藻のみを植物として認め、二次共生藻とは区別する傾向にある。

引用文献

Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W.F. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290: 972-977.

Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: Seven or nine? *BioSystems* 14: 461-481.

Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.

Cavalier-Smith, T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 297-354.

Cavalier-Smith, T. 2007. Evolution and relationships of algae: Major branches of the tree of life. In: Brodie,

- J. & Lewis, J. (eds.) Unravelling the Algae. pp. 21-55. CRC Press, Boca Raton.
- Hackett, J.D., Yoon, H.S., Li, S., Reyes-Prieto, A., Rümmele, S.E. & Bhattacharya, D. 2007. Phylogenomic analysis supports the monophyly of cryptophytes and haptophytes and the association of Rhizaria with chromalveolates. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1702-1713.
- Haeckel, E.H. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Reimer, Berlin.
- Jeffrey, C. 1971. Thallophytes and kingdoms: A critique. *Kew Bull.* 25: 291-299.
- Leedale, G.F. 1974. How many are the kingdoms of organisms? *Taxon* 23: 261-270.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema Naturae*. Haak, Lerdén.
- Margulis, L. 1971. Whittaker's five kingdoms of organisms: Major revisions suggested by considerations of the origin of mitosis. *Evolution* 25: 242-245.
- Margulis, L. 1974. Five-kingdom classification and the origin and evolution of cells. *Evol. Biol.* 7: 45-78.
- Maruyama, S., Matsuzaki, M., Misawa, K. & Nozaki, H. 2009. Cyanobacterial contribution to the genomes of the plastid-lacking protists. *BMC Evol. Biol.* 9: 197.
- Maruyama, S., Misawa, K., Iseki, M., Watanabe, M. & Nozaki, H. 2008. Origins of a cyanobacterial 6-phosphogluconate dehydrogenase in plastid-lacking eukaryotes. *BMC Evol. Biol.* 8: 151.
- Moreira, D., Le Guyader, H. & Philippe, H. 2000. The origin of red algae and the evolution of chloroplasts. *Nature* 405: 69-72.
- Nozaki, H., Iseki, M., Hasegawa, M., Misawa, K., Nakada, T., Sasaki, N. & Watanabe, M. 2007. Phylogeny of primary photosynthetic eukaryotes as deduced from slowly evolving nuclear genes. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1592-1595.
- Nozaki, H., Maruyama, S., Matsuzaki, M., Nakada, T., Kato, S. & Misawa, K. 2009. Phylogenetic positions of Glaucophyta, green plants (Archaeplastida) and Haptophyta (Chromalveolata) as deduced from slowly evolving nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 53: 872-880.
- Nozaki, H., Matsuzaki, M., Takahara, M., Misumi, O., Kuroiwa, H., Hasegawa, M., Shin-i, T., Kohara, Y., Ogasawara, N. & Kuroiwa, T. 2003. The phylogenetic position of red algae revealed by multiple nuclear genes from mitochondria-containing eukaryotes and an alternative hypothesis on the origin of plastids. *J. Mol. Evol.* 56: 485-497.
- Patron, N.J., Inagaki, Y. & Keeling, P.J. 2007. Multiple gene phylogenies support the monophyly of cryptomonad and haptophyte host lineages. *Curr. Biol.* 17: 887-891.
- Reyes-Prieto, A., Moustafa, A. & Bhattacharya, D. 2008. Multiple genes of apparent algal origin suggest ciliates may once have been photosynthetic. *Curr. Biol.* 18: 956-962.
- Rodríguez-Ezpeleta, N., Brinkmann, H., Burey, S.C., Roure, B., Burger, G., Löffelhardt, W., Bohnert, H.J., Philippe, H. & Lang, B.F. 2005. Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: Green plants, red algae, and glaucophytes. *Curr. Biol.* 15: 1325-1330.
- Tyler, B.M. et al. (53 authors) 2006. *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science* 313: 1261-1266.
- Whittaker, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150-160.