

# 植物の上陸作戦＝シャジクモの辿った道

坂山 英俊

神戸大学大学院理学研究科

〒657-8501 神戸市灘区六甲台町 1-1

A strategy for the colonization of land by plants: the evolutionary transition  
from charophycean green algae to early land plants

Key words: bryophytes; charophycean green algae; gene evolution; land plants;  
origin of sporophyte generations.

Hidetoshi Sakayama

Department of Biology, Graduate School of Science, Kobe University

Rokkodai 1-1, Nada-ku, Kobe 657-8501, Japan

## 1. はじめに

我々が普段目にする身近な植物といえば、きれいな花を咲かせる被子植物を思い浮かべる。また、日陰を見るとシダ植物やコケ植物が生えていたりする。このように陸地を見渡せば多様な植物が生えている。一方、湖面をのぞき込めば陸上とは全く違う植生を見ることができる。湖底には背が高く葉を広げた大型の植物も生えているが、その周辺にはゆらゆらとした糸状の藻類が繁茂している。水中には浮遊する

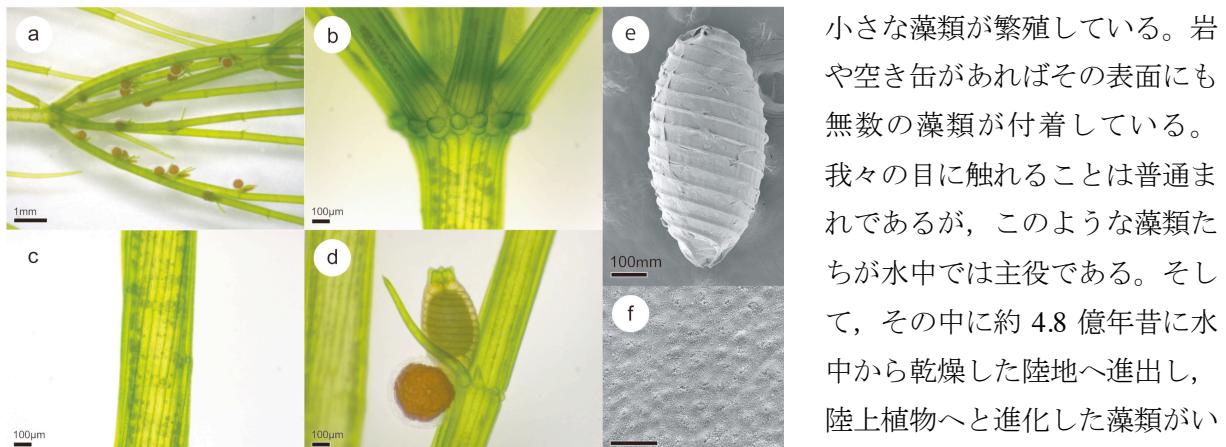


図1 シャジクモ類（ソデマクリシャジクモ *Chara leptospora*）の形態 (Sakayama et al. 2009, *J. Phycol.*より Wiley-Blackwell の許可を得て転載)。a. 主軸に枝が放射状に輪生し、「車軸」のように見える葉状体の一部。b. 枝の根元部分の拡大図。枝のすぐ下に球状のかぎりのような細胞（托葉冠）がある。c. 主軸表面の拡大図。チューブ状の細胞（皮層細胞）が内側の細胞を保護するように並んでいる。d. 枝の途中に付いている生殖器官の拡大図。上が生卵器、下が造精器。生卵器内の卵細胞（受精後に接合子になる）は栄養細胞で保護されている。e. 接合子の電子顕微鏡写真。乾燥に耐えられる厚い壁で覆われている。f. 接合子表面を拡大した電子顕微鏡写真。種によって模様が違い、分類する上で明確な基準となる構造。

る。これまでの研究の結果では、シャジクモ藻類のシャジクモ類（図1）とコレオケーテ類（図2）が陸上植物に最も近縁だと考えられている（図3）(Karol et al. 2001, Delwiche et al. 2002, McCourt et

al. 2004, Sakayama et al. 2009)。本稿では、シャジクモ藻類から陸上植物への進化を、「生活環」と「体制」における進化に焦点を絞って紹介する。

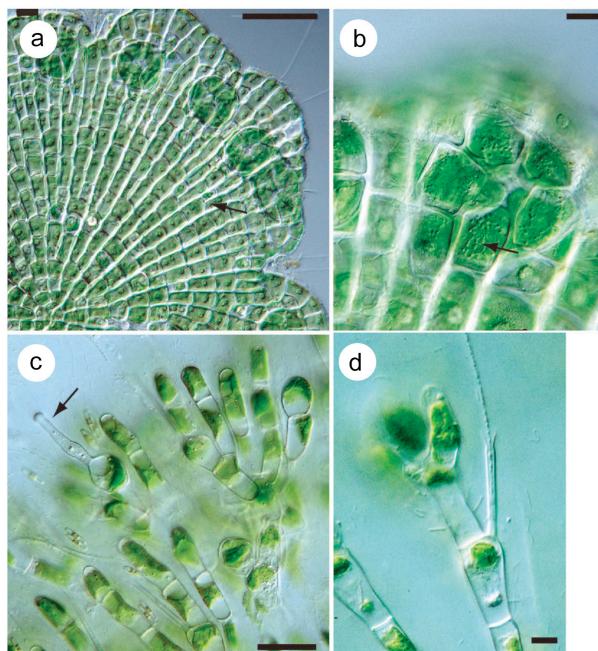


図2 コレオケーテ類の形態 (Delwiche et al. 2002, *J. Phycol.*より Wiley-Blackwell の許可を得て転載)。a, b. コレオケーテ・オルビキュラリス (*Coleochaete orbicularis*)。a. 円盤状の葉状体の一部。スケールバーは 100 $\mu$ m。b. 接合子の拡大図。接合子は栄養細胞で保護されている。スケールバーは 32 $\mu$ m。c, d. コレオケーテ・プルビナータ (*Coleochaete pulvinata*)。c. 枝分かれした葉状体の一部。枝の先端に生卵器がある。スケールバーは 32 $\mu$ m。d. コレオケーテ類を特徴づける毛のような構造の拡大図。スケールバーは 10 $\mu$ m。

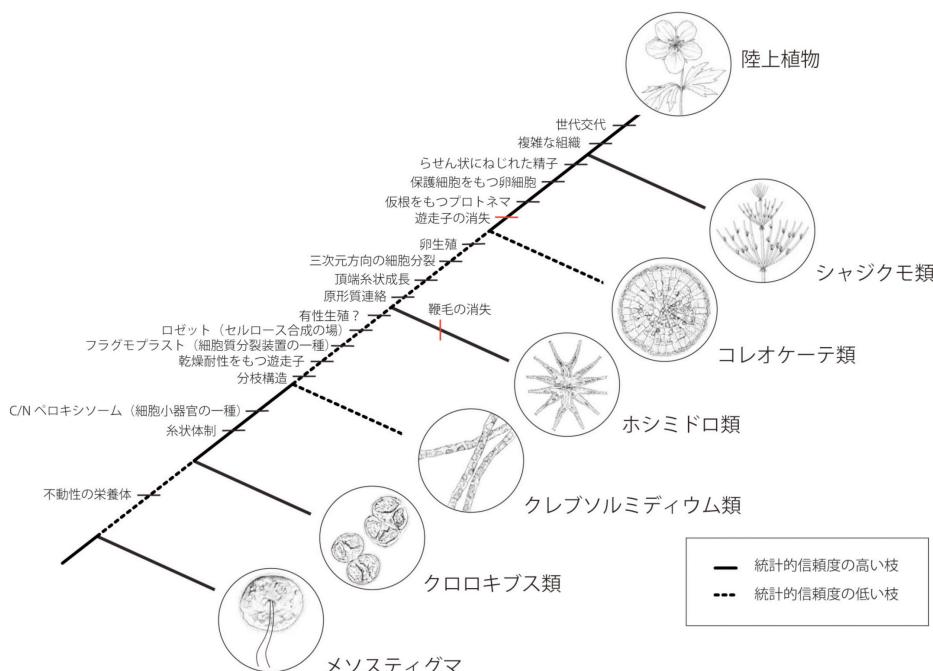


図3 シャジクモ藻類と陸上植物の系統関係 (McCourt et al. 2004, *Trends Ecol. Evol.*を改変した坂山 他 2009, *Biophilia*を改変。Elsevier とアドスリーの許可を得て掲載)。シャジクモ藻類には 6 つグループ (シャジクモ類, コレオケーテ類, ホシミドロ類, クレブソルミディウム類, クロロキブス類, メソスティグマ) がある。この図は右上に進むほど陸上植物に近いことを意味しており, 最近の研究ではシャジクモ類が最も陸上植物に近縁と考えられている。枝の上には進化の過程で獲得 (黒) または消失 (赤) した形態的特徴を示している。

## 2. シャジクモ藻類と陸上植物の違い

最初に、シャジクモ藻類と陸上植物の「生活環」と「体制」の違いを整理する。陸上植物はすべて胞子体と呼ばれる2倍体世代（両親に由来する2組の染色体を持つ）と配偶体と呼ばれる1倍体世代からなる世代交代を行っている（図4）。胞子体（2倍体）から減数分裂をして生じた胞子が発芽して配偶体（1倍体）ができる。陸上植物の胞子体と配偶体はどちらも多細胞である。コケ植物では胞子体より配偶体の方が大きく形態も複雑であるが、被子植物に近づくに従って大きさが逆転して胞子体の方が大きくなり形態も複雑になる。一方、シャジクモ藻類では配偶体はあるが胞子体はない（図4）。つまり、配偶体（1倍体）が卵と精子を作り接合子（2倍体）ができるが、発芽すると（体細胞分裂をせずに）すぐに減数分裂をしてしまい、再び配偶体になり、胞子「体」を作らない。シャジクモ藻類の配偶体は単細胞だったり多細胞だったりする。シャジクモ藻類の中で派生的なシャジクモ類の配偶体は、複雑な三次元構造をしている（図1）。

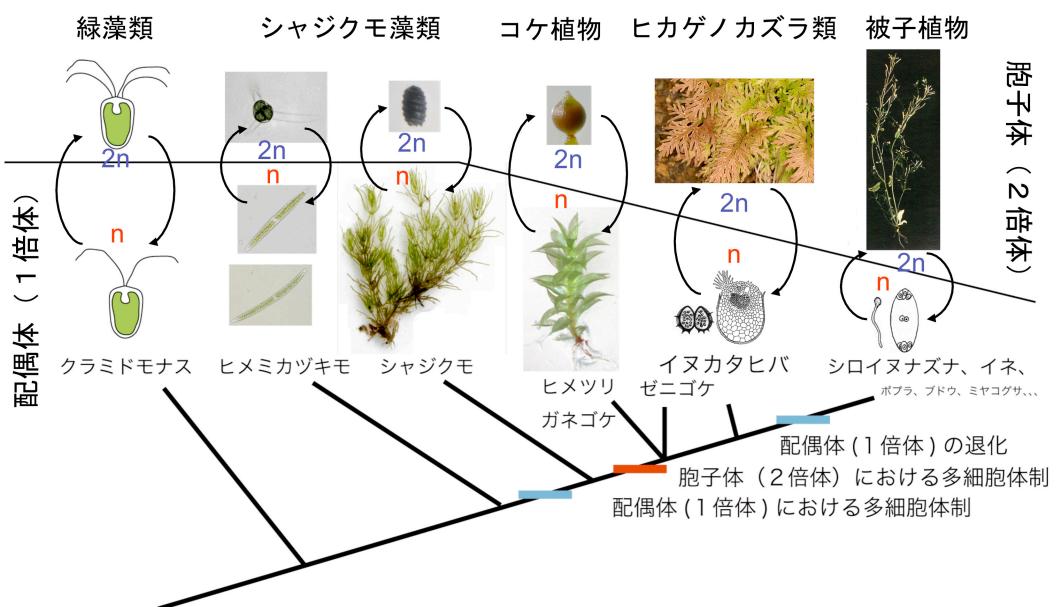


図4 緑色植物の生活環と体制の進化（坂山 他 2009, *Biophilia* よりアドスリーの許可を得て転載）。

シャジクモ藻類では1倍体の方が2倍体よりも生活環に占める時間が長く、体制も大きいものが多いが、被子植物に近づくに従って大きさが逆転し、2倍体の方が大きくなる。また、ヒメミカヅキモとシャジクモの間で1倍体の多細胞化が起こり、シャジクモとヒメツリガネゴケの間で2倍体の多細胞化が起こっている。

## 3. 植物の上陸作戦

以上のような「生活環」と「体制」における違いから、植物が立てた上陸作戦は次のように考えられている（Graham 1993）。多細胞の配偶体だけの生活環を持つシャジクモ藻類（シャジクモ類またはコレオケーテ類）が接合子（2倍体）において減数分裂を行うタイミングを先送りにしていき、その後、減数分裂の前に体細胞分裂を行うようになり、新たに胞子体を獲得したという作戦である（図5）。

では、植物はいったいどのようにして「減数分裂のタイミング」と「2倍体の体細胞分裂」を制御したのであろうか。この疑問に答えるためには、現生の最初の陸上植物であるコケ植物とその祖先のシャジクモ藻類を「形態」と「遺伝子」のレベルで比較する必要がある。

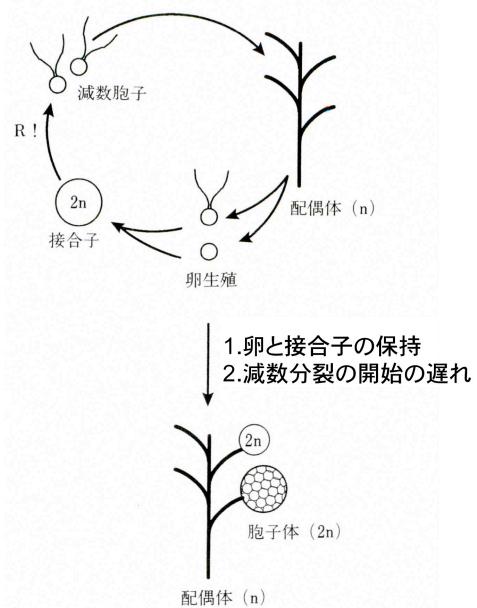


図5 陸上植物における胞子体の起源（渡邊・堀 1996 より内田老鶴園の許可を得て転載）。シャジクモ類、またはコレオケーテ類に類似した多細胞の配偶体だけの生活環を持つ藻類において、接合子の減数分裂の開始が遅れ、小さな多細胞の2倍体世代(胞子体)が形成された（新生説と呼ばれている）。

#### 4. 形態形成遺伝子の進化

コケ植物における胞子体(2倍体)形成関連遺伝子の1つに *FLORICAULA (FLO) / LEAFY (LFY)* 遺伝子がある (Tanahashi et al. 2005)。*FLO/LFY* 遺伝子は被子植物のシロイヌナズナでは花の形態形成にかかわる MADS ボックス遺伝子の発現を誘導する転写因子である。最近いくつかの生物で進められたゲノム(全遺伝子)解析の結果では、本遺伝子は陸上植物のみからしか存在が報告されていない。本遺伝子は、コケ植物のヒメツリガネゴケにおいて、受精卵の第一分裂に端を発する2倍体の細胞分裂全般を制御する因子であることが明らかになっている (Tanahashi et al. 2005) (図6)。

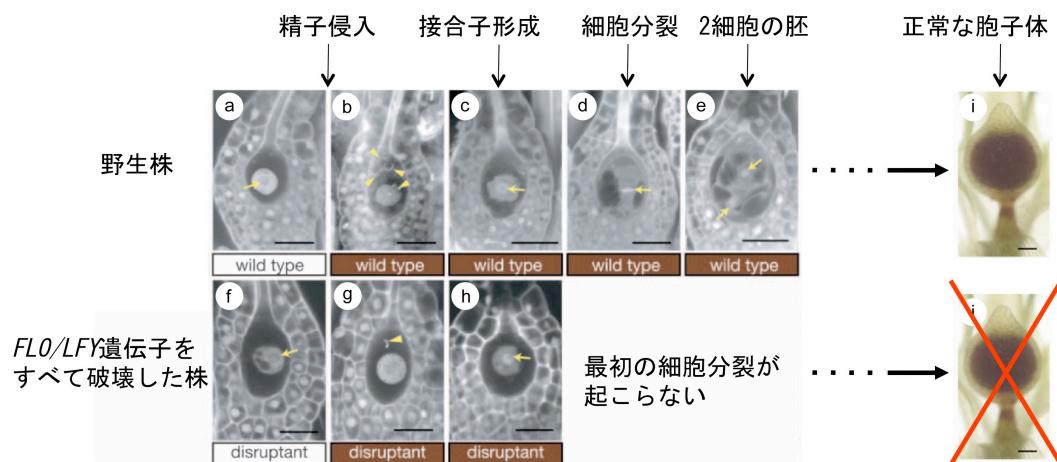


図6 ヒメツリガネゴケにおける胞子体形成過程 (Tanahashi et al. 2005, *Development* を改変した坂山他 2009, *Biophilia* より転載。The Company of Biologists とアドスリーの許可を得て掲載)。a-h. 造卵器の縦断面図。a-e. 野生株, f-h. *FLO/LFY* 遺伝子をすべて破壊した株, i. 正常な胞子体。矢印(→)は核、矢じり(►)は精子。a, f. 精子侵入前, b, g. 精子侵入後, c, h. 受精後に形成された接合子, d. 最初の細胞分裂が起きた接合子, e. 2細胞の胚。野生株では受精後に接合子が形成されると、細胞分裂が始まり胚を形成して胞子体へと成長する。一方、*FLO/LFY* 遺伝子をすべて破壊した株では受精後に接合子は形成されるが、細胞分裂が起こらず正常な胞子体が形成されない。

したがって、この因子がどのように進化してきたのかを明らかにすることは、「2倍体の体細胞分裂」の制御システムの進化を理解するうえで重要となると予想される。*FLO/LFY* 遺伝子以外にもシロイヌナズナにおいて茎頂分裂組織形成に重要な役割を果たしているクラス 1 *KNOTTED1-LIKE HOMEOBOX (KNOX)* 遺伝子は、ヒメツリガネゴケにおいて2倍体の発生に関与していることが報告されている (Sakakibara et al. 2008)。シャジクモ藻類においてもこのような遺伝子の解析を行う必要があり、現在研究が進められている (Tanabe et al. 2005, Floyd et al. 2006, Floyd & Bowman 2007, Nishiyama 2007)。まだ研究基盤は十分ではないが、最近、シャジクモ藻類の一部では外来遺伝子の導入も可能になりつつあるため、今後、そのような遺伝子の機能を、生体を用いて解析する研究の展開も期待される (Abe et al. 2008)。

## 5. シャジクモ藻類の「進化学のすすめ」

このように、シャジクモ藻類には「陸上植物誕生の謎」を解き明かす秘密の情報がたくさん隠されている。したがって、シャジクモ藻類における分子遺伝学的研究基盤の確立が今求められている。そのためには、

- 1) 生活環を短期間に完結できる培養系の確立
- 2) 形質転換系の確立
- 3) ゲノム（全遺伝子）解読（最近は簡単に読めるようになりつつある）

が必須であり、著者らの研究グループはその実現に努力している。これが実現した時、「シャジクモ藻類」は植物進化学の大きなブレイクスルーをもたらすと期待できる。

## 6. おわりに

本稿では取り上げてはいないが、シャジクモ藻類の中でも大きな進化がいくつも起こっている（図 3）。たとえば、シャジクモ類とコレオケーテ類は多細胞の配偶体を持ち、卵と精子を作るが、これらより祖先的な性質を持つヒメミカヅキモなどの接合藻類（ホシミドロ類）の仲間では、配偶体は単細胞または同じ形の細胞が連なった群体のような体制であり、作られる 2 種類の配偶子は、形態からは卵と精子のように区別することができない（関本 2002）。このように、進化学的な魅力をたくさん持ったシャジクモ藻類の研究を志し、盛り上げてくれる若者の登場を私は待ち望んでいる。

### 謝辞

本稿を執筆する過程で、西山智明博士（金沢大学学際科学実験センター）、関本弘之博士（日本女子大学理学部）、伊藤元己博士（東京大学大学院総合文化研究科）から多くの助言を頂いた。㈱アドスリーの石井宏幸氏からは本稿のために多くの図と文章の転載許可を頂いた。本稿で紹介した著者らが現在行っている研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金、文部科学省科学研究費補助金特定領域研究「比較ゲノム」、(財) ひょうご科学技術協会奨励研究助成のサポートを受けている。ここに、深く感謝の意を表したい。

## 引用文献

- Abe, J., Hiwatashi, Y., Ito, M., Hasebe, M. & Sekimoto, H. 2008. Expression of exogenous genes under the control of endogenous *HSP70* and *CAB* promoters in the *Closterium peracerosum–strigosum–littorale* complex. *Plant Cell Physiol.* 49: 625-632.
- Delwiche, C.F., Karol, K.G. & Cimino, M.T. 2002. Phylogeny of the genus *Coleochaete* (Coleochaetales, Charophyta) and related taxa inferred by analysis of the chloroplast gene *rbcL*. *J. Phycol.* 38: 394-403.
- Floyd, S.K. & Bowman, J.L. 2007. The ancestral developmental tool kit of land plants. *Int. J. Plant Sci.* 168: 1-35.
- Floyd, S.K., Zalewski, C.S. & Bowman, J.L. 2006. Evolution of class III homeodomain-leucine zipper genes in streptophytes. *Genetics* 173: 373-388.
- Graham, L.E. 1993. The origin of land plants. John Wiley & Sons, New York.
- Karol, K.G., McCourt, R.M., Cimino, M.T. & Delwiche, C.F. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* 294: 2351-2353.
- McCourt, R.M., Delwiche, C.F. & Karol, K.G. 2004. Charophyte algae and land plant origins. *Trends Ecol. Evol.* 19: 661-666.
- Nishiyama T. 2007. Evolutionary developmental biology of nonflowering land plants. *Int. J. Plant Sci.* 168: 37-47.
- Sakakibara, K., Nishiyama, T., Deguchi, H. & Hasebe, M. 2008. Class 1 KNOX genes are not involved in shoot development in the moss *Physcomitrella patens* but do function in sporophyte development. *Evol. Dev.* 10: 555-566.
- Sakayama, H., Kasai, F., Kawachi, M., Watanabe, M.M., Nozaki, H., Nishihiro, J., Washitani, I., Shigyo, M., Krienitz, L. & Ito, M. 2009. Taxonomic reexamination of *Chara globularis* (Charales, Charophyceae) from Japan based on oospore morphology and *rbcL* gene sequences, and the description of *C. leptospora* sp. nov. *J. Phycol.* 45: 917-927.
- 坂山英俊・西山智明・関本弘之・伊藤元己 2009. 陸上植物の祖先「シャジクモ藻類」の進化学-水中から陸上へのストーリー. *Biophilia* 569-572.
- 関本弘之 2002. 私のおすすめ実験生物 —ミカヅキモ—. 細胞工学 21: 1230-1231.
- Tanabe, Y., Hasebe, M., Sekimoto, H., Nishiyama, T., Kitani, M., Henschel, K., Münster, T., Theissen, G., Nozaki, H. & Ito, M. 2005. Characterization of MADS-box genes in charophycean green algae and its implication for the evolution of MADS-box genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 2436-2441.
- Tanahashi, T., Sumikawa, N., Kato, M. & Hasebe, M. 2005. Diversification of gene function: homologs of the floral regulator *FLO/LFY* control the first zygotic cell division in the moss *Physcomitrella patens*. *Development* 132: 1727-1736.
- 渡邊信・堀輝三（共訳） 1996. 陸上植物の起源. 内田老鶴園. 東京.