

陸上植物の進化史と地球気候変動

Evolutionary history of land plants and global climate change

嶋村正樹*

1. はじめに

20 世紀以降の温暖化ガスの排出増加、森林破壊など人類の活動が、地球の平均気温の上昇を引き起こしているとされる。そして地球規模の気候変動が植物の生育にも大きな影響を及ぼし、生態系や農業にも深刻な影響が生じると予測されている。植物は個体レベルでは環境変動に対して受動的に見えるが、生態系レベルでは地球全体の気候変動に大きな影響を及ぼす存在である。植物は長い進化の過程で、新しい環境へと進出し、大きな気候変動にさらされながらも、その姿や性質を変化させて生き延び、多様化を成し遂げてきた。現在の地球上には、30 万種以上の植物が生育していると言われている。陸上に生活する植物は陸上植物とよばれ、現生のものは大きくコケ植物と維管束植物に分けられ、維管束植物はシダ植物、裸子植物、被子植物などに分けられる。これらの植物に見られる形態や生理学的多様性は、過去・現在の地球環境の変動とそれに対する適応の歴史の反映と捉えることもできる。本稿では、植物の進化の過程と地球環境との相互作用について、最近の研究成果を含めて概観する。

2. 光合成生物の起源と海洋での進化

植物は光合成色素によって捕捉した光をエネルギー源として利用し、二酸化炭素から有機化合物を合成し、その過程で水の分解により酸素を放出するというのが一般的な光合成の説明である。しかし、35 億年前に地球上に初めて誕生した光合成生物は、硫化水素や有機酸などを電子供与体として用いる光合成細菌と考えられており、その光合成過程では酸素は発生しない。現在、地球大気の 21% を占める酸素は、初期の地球にはほとんど存在しなかったと考えられている。約 27 億年前に、酸素発生型光合

成生物であるシアノバクテリアが誕生したことによって、CO₂ を還元するのに必要な電子を水から得て、水の酸化分解により酸素を発生させる酸素発生型光合成が成立した¹⁾。

シアノバクテリアが登場した後も、大気中の酸素濃度は、長い間、低レベルに保たれていた。環境中の酸素濃度が現在のレベルに達したのは、植物の上陸が始まったおよそ 4 億 5 千万年前（オルドビス紀からシルル紀にかけて）であったらしい。原生代においては、酸素発生型光合成で発生した酸素のほとんどは、海水に大量に溶解していた鉄イオンの酸化に消費されたことが大きな理由であるが、鉄イオンの酸化に由来すると考えられる大規模な縞状鉄鉱床の生成は 19 億年前には終了した²⁾。その後さらに 10 億年以上の長い間、大気中の酸素濃度が比較的低いレベルに保たれた理由ははっきりとわかっていない。原生代を通じて、徐々に酸素濃度が上昇することで、環境中に酸素濃度の勾配が生じ、好気環境と嫌気環境それぞれに適応した原核生物が複雑な生態系を構築する中で、 α プロテオバクテリアを取り込んだ真核生物が誕生した。さらにシアノバクテリアを取り込んで、葉緑体として利用するようになった真核生物が、進化的に陸上植物につながる、真核光合成生物（緑色植物）となった^{3, 4)}。

3. 植物の上陸を可能にした地球環境の変化と陸上環境への植物の適応進化

生命が誕生してから 20 億年以上、有害な紫外線が降り注ぐ大陸には、まだ生物は存在しておらず、紫外線の影響が少ない海洋中で生物の進化が続いていた。海洋中での酸素発生型の光合成生物が繁栄したことにより、大気中の酸素も徐々に増加し、大気

* 広島大学統合生命科学研究科 准教授

上空でその一部が太陽からの紫外線で化学反応を起こしオゾン層が形成された。オゾン層は、生物にとって有害な太陽からの紫外線の多くを吸収する作用がある。有害な紫外線から生物を保護するのに十分な厚さになったのは約6億年前で、これにより海の浅い海域や、大陸の淡水域にも生物の生活範囲が広がった⁵⁾。そして、オルドビス紀からシルル期にかけて、まず植物が上陸し、それを追うように分解者である菌類、草食、肉食の動物が上陸し、陸上植物の光合成をベースとした陸上生態系が成立した。

植物が上陸するためには、陸上環境が生物にとって安全なものに変化することが必要だったが、植物自身にも陸上への生活に適応するための適応的進化が必要であったはずである。オゾン層の形成によって減少したとはいえ、水中と比べれば強い紫外線を含む強光、季節や時刻によって激しく変化する温度や湿度、立体的な成長を妨げる強い重力などを克服しなくてはならなかったはずである。化石や初期の陸上植物の性質を現在も留めていると考えられるコケ植物やシダ植物を観察することで、それらがどのような形質であったかを推定することができる。とりわけ重要と考えられるものを表1にまとめた。陸上植物は水中生活をしていた緑藻類から進化してきたと推定されている。緑藻類の中でシャジク藻類と呼ばれる一群は、形態や細胞構造の比較や分子系統解析などから、陸上植物に最も近縁と考えられている。シャジク藻類の一部は、表1であげられたもののうち、現生のコケ植物で見られるような乾燥に対応した変水性、造卵器や造精子に相当する生殖細胞の保護器官などを備えており、これらは陸上へ進出するための前適応となったと考えられる⁶⁾。

最古の陸上植物の植物体の化石として知られるのはシルル期後期（約4億1千万年前）の地層から見つかったクックソニア（*Cooksonia pertoni*）である。クックソニアは高さ数cmの二分枝した姿で、平たい葉がない、棒状の植物である。先端に孢子嚢があり孢子体世代と判断されるため、現生のシダに似た植物（コケ植物の孢子体は分枝しない）であるが、通導組織には細胞壁の二次肥厚がなく、維管束植物ではないとされている⁷⁾。デボン期（3億9千万年前）のライニー植物群とよばれる化石群についての通道組織の構造を再検討した研究も、この植物群がコケ植物でもシダ植物でもない非維管束植物を含むことを示している⁸⁾。これらの植物は分枝した孢子体にたくさんの孢子嚢をつけるシダ的な生殖戦略を獲得していることが共通しているが、二次肥厚を持つ強

表1 陸上環境への適応に重要であった植物の形質の進化

変水性	細胞質が水分を失った場合、細胞が休眠状態となって生きながらえる（現生のコケ植物にその性質が残る）
葉緑体数の増加	細胞あたりの葉緑体が増加し、光に対して効率良い葉緑体配置や強光からの逃避が可能になった
分裂組織	個体の末端部に細胞分裂を行う未分化な組織が作られ、植物が地上で立ち上がって成長するようになった
世代交代	配偶体世代に加え、孢子体世代（複相世代）が発達し、孢子体で世代で陸上生活に適応した新たな形態進化が起きた
孢子	スポロポレニンで覆われた孢子は、長期の乾燥条件にも耐えることができるようになった
造卵器と造精子	丈夫な細胞壁を持たない生殖細胞（卵と精子）を保護するための組織ができた
クチクラ層	ワックスやクチンなど疎水性の物質が植物の表面を覆って、水分の蒸発や強光、食害から植物を保護した
気孔	クチクラ層で覆われた植物体表面には、ガス交換のための開度調整が可能な細孔ができた
通導組織	植物の各組織器官をつなぐ連続的な管状の組織ができたことで、水や栄養を効率良く全身に輸送できるようになった
二次代謝産物	細胞壁の物理的強度の増強、紫外線の遮断、食害や感染の防御にかかわる様々な有機化合物が作られた
菌共生	菌類との共生関係を通じて、土壌中の水やミネラル栄養素を効率良く取得できるようになった

固な通導組織（維管束）を持たないことはコケ植物と共通である。つまり、陸上植物の初期進化の過程では、現在の植物の分類体系にあてはまらない体制の植物も多く存在した。維管束の有無や生活環の違いで定義できる、現在のコケ植物（ツノゴケ類、タイ類、セン類）、シダ植物（ヒカゲノカズラなど小葉類及び狭義のシダ）、種子植物は、陸上植物の初期進化において分岐した様々な植物群のうち絶滅を免れた生き残りと考えられる⁹⁾。

4. 陸上植物の進化史と地球気候変動

約4億年以上前に植物が上陸したことで、それまで不毛の地であった陸上に生態系が成立し、土壌が保持されることになった。これにより炭素循環を始めとする地球全体の気候を調節する仕組みは大きく変化した。シルル期からデボン紀にかけては、高い二酸化炭素濃度の大气の下、地球の平均気温は現在よりも約5℃高かったと推定されている。大気中の酸素濃度は、巨視的には、15%から25%の間で推移しており、石炭紀後期では過去最大の35%で、ペルム紀末では15%、現在は21%である。一方、二酸化炭素濃度は、過去5億年の間に数千ppmから、数百ppmへと大きく減少した^{10, 11)}。

過去5億年の陸上植物の進化史と地球気候変動についての概略を図1に示す。陸上植物の繁栄と関連して、古生代後期の石炭紀からペルム紀にかけて酸素濃度と二酸化炭素濃度が急激に変化している。この変化は、植物の陸上への進出、その後の石炭紀におけるシダ植物群の大繁殖、その結果引き起こされ

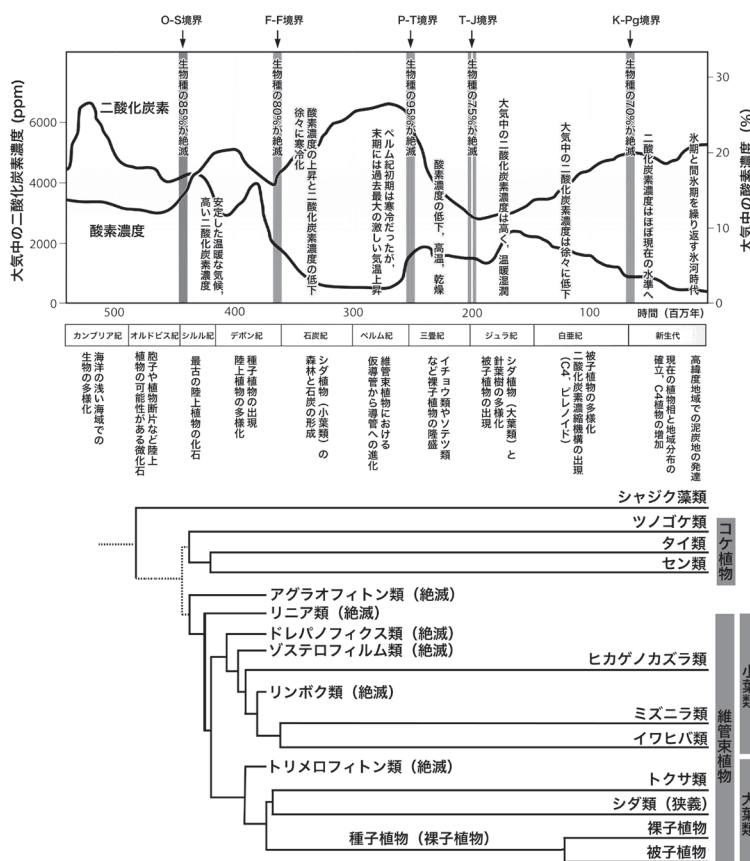


図1 陸上植物の進化史と地球気候変動。

上段のタイムラインは、カンブリア時代の終わりから現在までの大気組成の変化及び陸上植物に注目した地球規模の生物学的イベントを示した。下段には、陸上植物の主要系統群の模式的な進化系統樹を上段のタイムラインに沿って示した。

た光合成による大気中の二酸化炭素の消費と酸素の放出が主な原因であったと思われる。当時は木材の主要な成分であるリグニンを分解できる菌がまだ出現していなかったため、倒木の腐朽は非常に遅かった。そのような生態系で高さ 30m にも達するシダ植物の大森林が数千万年にわたり存在したことで、固定された炭素が石炭として蓄積されたのである。

現在の地球環境において、多くの植物の光合成速度の律速となっているのは二酸化炭素濃度である。陸上植物は大気中に微量（現在は約 400 ppm）しか含まれない二酸化炭素を獲得するために様々な工夫を凝らしている。維管束植物の葉の内部は、気孔を通じて外気とつながった細胞間隙が発達し、組織内に大気中の二酸化炭素が拡散しやすい構造となっている。また、小さな多数の葉緑体が細胞の内表面に沿うように配置することで、葉緑体と細胞外気とのガス交換の効率を上げている。二酸化炭素濃度が低下した白亜紀に出現した被子植物は、シダ植物や裸子植物に比べ、小さくて分布密度が高い気孔を持つ。このことは低い二酸化炭素濃度環境への適応であっ

たと考えられている¹²⁾。コケ植物においても、ゼニゴケのように肉厚な平たい葉状体では、植物の表面に気室孔と呼ばれる細孔を高密度で発達させている¹³⁾。

大気中の二酸化炭素濃度はジュラ紀には 2,000 ppm 以上であったが、以後は減少を続ける傾向があった。陸上植物の一部は、それに対処するように、光合成のシステムをさらに強化したようである。一般的な植物（C3 植物：最初の化合物が三炭素化合物であるためそう呼ばれる）では、二酸化炭素の固定を行う酵素は、葉緑体の内部に存在するルビスコ（リブロース-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ / オキシゲナーゼ）である。ルビスコは、二酸化炭素を固定するカルボキシラーゼ活性とともに、酸素とも反応するオキシゲナーゼ活性も合わせ持ち、二酸化炭素を有機物に転化する炭酸同化の入り口としては、必ずしも効率が良い酵素とは言えない。コケ植物の 1 群であるツノゴケ類では、葉緑体内部にピレノイドと呼ばれる特別な構造を持ち、ピレノイドには二酸化炭素固定を担う酵素であるルビスコが集積している。ツノゴケ類のピレノイドは葉緑体中での酸素発生源となる光化学系 II とルビスコの局在を

空間的に分離することで、ルビスコと二酸化炭素が結びつくカルボキシラーゼ反応の効率を高めているとされる。陸上植物は、細胞の内部に多数の葉緑体を持つが、ツノゴケ類は例外で、細胞内に巨大な葉緑体を1つずつしかもたない。ツノゴケ類は葉緑体の数を増やすのではなく、ピレノイドを介した二酸化炭素濃縮機構を発達させたことで、光合成の効率を高めたと考えられる。葉緑体内部に散在したルビスコが二酸化炭素の固定に関わる、C3植物として標準的な光合成を行うゼノゴケの二酸化炭素補償点（光合成による二酸化炭素固定量と呼吸による二酸化炭素放出量が等しくなる二酸化炭素濃度）が64 ppmであるのに対し、ルビスコが集積したピレノイドをもつツノゴケ類の種が11-13 ppmの非常に低い二酸化炭素補償点をもつことはツノゴケのピレノイドが実際に二酸化炭素濃縮機構に寄与していることを支持する¹⁴⁾。ツノゴケ類の最古のピレノイドの獲得は大気中の二酸化炭素濃度が減少しつつあった、白亜紀中期（約1億年前）であると推定されている¹⁵⁾。さらに、被子植物では白亜紀の後期以降、二酸化炭素固定の経路を植物の組織内で空間的に分けることで炭素の獲得の効率を上げているC4植物が進化した。C4植物では、最初の二酸化炭素固定はルビスコではなくホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼによって行われる。固定されたC4化合物は葉肉細胞から維管束鞘細胞に輸送され、脱炭酸反応によって二酸化炭素を放出する。C4植物は、低い二酸化炭素濃度だけでなく、気孔を閉じて水分の蒸発を防がなくてはならないような乾燥環境においても高い炭素の獲得の効率を実現することができる。

5. 現在と未来

酸素濃度の上昇に伴うオゾン層の形成とそれによる紫外線量の減少が、陸上植物を基盤とした陸上生態系の出現に重要な役割を担ったことを鑑みれば、フロンガスの使用が成層圏のオゾン量が減少させ、地球の表面に到達する有害な紫外線の量の増加をもたらすことは脅威である。幸い、1990年代以降、オゾン層を破壊することが知られている化学物質の使用が世界的に禁止されるようになり、オゾン層は回復の兆しを示している¹⁶⁾。

一方、地球の気温の上昇をもたらす温暖化ガスの排出の増加の問題は深刻なままである。フロンの代替ガスは、温暖化係数が高いことが知られており、新たな規制の対象となっている。代表的な温暖化ガ

スの1つである二酸化炭素については、人類の産業活動による排出や森林破壊などの影響で、大気中の濃度は産業革命前の約280 ppmから、現在は約400 ppmへと増加した¹⁷⁾。開発や森林火災によって、炭素貯蔵庫としての機能や大気や気象の調節機能を持つと考えられる熱帯雨林が損なわれることも、温暖化を加速すると危惧されている。ここではコケ植物の研究者の立場から、一般にはあまり知られていない、冷涼な高緯度地域におけるコケ植物の炭素貯蔵庫としての機能についても記しておきたい。北半球の泥炭の90%はミズゴケで占められており、深さが15～20mに及ぶ泥炭地もある。泥炭地は、現在の地球の陸地面積のわずか3%を占めるにもかかわらず、地球上の土壤炭素の約30%を貯蔵していると推定されている^{18, 19)}。泥炭地の拡大は、冷涼な気候下における、生産性に勝る非常に低い分解率により、過去数千年以上にもわたって続いて来たものであり、現在の陸上生態系における正味の炭素吸収源となっているとされる。今後の温暖化の影響は、高緯度地域にも及ぶと考えられるため、膨大な炭素貯蔵庫となっているミズゴケ泥炭地の衰退に伴う温暖化ガス放出についても注目すべきと考える²⁰⁾。

温暖化により、今後、植物の生育や分布に大きな影響が現れることは容易に想像できるが、温暖化の主要な原因の1つでもある二酸化炭素濃度の上昇それ自体の植物に対する影響も現れるかもしれない。二酸化炭素濃度が上昇する局面では、低い二酸化炭素濃度の元で進化した、ピレノイドやC4光合成などの二酸化炭素濃縮機構はメリットが小さくなる可能性がある。これらの機構を持つ植物の生育が抑えられ、分布も縮小するかもしれない。二酸化炭素濃度の上昇は、植物の光合成の効率を上昇させるが、生態系全体での現存量や固定化された炭素の量が増えない限りは、正味の二酸化炭素の量の増減としては現れないと考えられる。地球温暖化を抑止するために、人類の活動における二酸化炭素の排出抑制に注目が集まりがちだが、過去の地球の気候変動を巨視的に見れば、これまで地球の二酸化炭素濃度を調節してきたのは主に植物の生命活動である。今後の環境変動に対する植物の応答を個体レベル、生態系レベルで注意深く研究することは重要と考える。

参考文献

- 1) T. Cardona, Early Archean origin of heterodimeric Photosystem I. *Heliyon* **4** (3) :

- e00548 (2018).
- 2) H. D. Heinrich, The oxygenation of the atmosphere and oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biol. Sci.* **361** : 903–915 (2006).
 - 3) D. Yang, Y. Oyaizu, H. Oyaizu, G. J. Olsen and C. R. Woese, Mitochondrial origins. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **82** : 4443–4447 (1985).
 - 4) J. A. Raven and J. F. Allen, Genomics and chloroplast evolution : what did cyanobacteria do for plants?. *Genome Biol.* **4** : 209 (2003).
 - 5) C. S. Cockell and J. A. Raven, Ozone and life on the Archaean Earth. *Philosophical Transactions of the Royal Society A. Math. Phys. Eng. Sci.* **365** : 1889–901 (2007).
 - 6) L. E. Graham, *The Origin of Land Plants.* (1993) Wiley & Sons, New York. 287 pp.
 - 7) D. S. Edwards, K. L. Davies and L. Axe, A vascular conducting strand in the early land plant *Cooksonia*. *Nature* **357** : 683–685 (1992).
 - 8) D. S. Edwards, *Aglaophyton major*, a non - vascular land - plant from the Devonian Rhynie Chert. *Bot. J. Linn. Soc.* **93** : 173–204. (1986).
 - 9) J. Langdale and C. Harrison, Developmental transitions during the evolution of plant form. In G. Fusco and A. Minelli (Eds.), *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*, 299–316. (2008) Cambridge University Press, Cambridge.
 - 10) W. J. Davis. The relationship between atmospheric carbon dioxide concentration and global temperature for the last 425 million years. *Climate* **5** : 76 (2017).
 - 11) R. G. Dorrell and A. G. Smith, Do red and green make brown?: perspectives on plastid acquisitions within chromalveolates. *Eukaryot Cell* **10**(7) : 856–868 (2011).
 - 12) E. I. Lammertsma, H. J. de Boerb, S. C. Dekkerb, D. L. Dilcherc, A. F. Lottera and F. Wagner-Cremere : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **108** : 4035 (2011).
 - 13) M. Shiamura, *Marchantia polymorpha* : Taxonomy, phylogeny and morphology of a model System , *Plant and Cell Physiology* **57** : 230–256 (2016).
 - 14) D. T. Hanson, T. J. Andrews and M. R. Badger, Variability of the pyrenoid-based CO₂ concentrating mechanism in hornworts (Anthocerotophyta). *Funct. Plant. Biol.* **29** : 407–416 (2002).
 - 15) J. C. Villarreal and S. S. Renner, Hornwort pyrenoids, carbon-concentrating structures, evolved and were lost at least five times during the last 100 million years. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **109** : 18873–18878 (2012).
 - 16) WMO, Scientific Assessment of Ozone Depletion : 2018. Global Ozone Research and Monitoring Project–Report No. 58, World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland (2018).
 - 17) WMO (World Meteorological Organization), Provisional Report on the State of the Global Climate 2020. https://library.wmo.int/doc_num.php?explnum_id=10444
 - 18) R. S. Clymo Sphagnum, the peatland carbon economy, and climate change. In J. W. Bates, N. W. Ashton and J. G. Duckett (Eds) , *Bryology for the Twenty-First Century*. 361–368 (1998) . Maney Publishing Company and The British Bryological Society, Leeds.
 - 19) D. Charman, Peatlands and environmental change. John Wiley & Sons, London & New York, (2002).
 - 20) A. Günther, A. Barthelmes, V. Huth, H. Joosten, G. Jurasinski et al. Prompt rewetting of drained peatlands reduces climate warming despite methane emissions. *Nature Communication* **11** : 1644 (2020).

著者略歴



嶋村正樹 (しまむらまさき)
 2000 年 3 月広島大学大学院理学研究科生物科学専攻修了。日本学術振興会特別研究員，財団法人地球環境産業技術研究機構研究員を経て，2006 年 4 月広島大学大学院理学研究科に着任し，2014 年 4 月より准教授。コケ植物の系統分類学，形態学，細胞生物学の研究に携わる。日本蘇苔類学会会長。