

変わる陸上植物の分類システムと新たな課題

戸部 博*

A revised classification system of land plants and subjects

TOBE, Hiroshi*

要旨

過去数十年間分子情報による系統解析が進み、陸上植物の分類システムは大きく変わった。最新情報をもとに、新しい陸上植物の分類システムと、そこから生まれる新たな課題について紹介した。主な点は、(1)陸上植物はゼニゴケ植物門（タイ類）、マゴケ植物門（蘚類）、ツノゴケ植物門、ヒカゲノカズラ植物門（小葉類）、シダ植物門、裸子植物門、被子植物門という7つの群（植物門）からなること、(2)ツノゴケ植物門が維管束植物の姉妹群であること、(3)マツバラ類とトクサ類はシダ類と単系統群（シダ植物門）であること、(4)現生裸子植物（グネツム類も含む）は単系統群（裸子植物門）であること、などである。また、最も大きな被子植物門は原始被子植物群（側系統群）、単子葉植物、真正双子葉植物の3群に分けられ、原始被子植物群のアンボレラ目（*Amborella trichopoda* 1種のみ）が残り全ての被子植物の姉妹群である。更に、被子植物では科の分解、統合、配置換えが進んだ結果、科は446科（うち単子葉植物は81科）を数えるまでに増えた。しかし、10種以下からなる小さな科が全体の33%（148科）を占め、そこに残されている進化の証拠を知るための形態観察（生活史も含む）の研究が遅れている。

キーワード： 系統、植物、被子植物、分類、陸上植物

1. はじめに

今からおよそ150年前ダーウィンが『種の起源』（Darwin, 1859）を発表し、やがて生物分類の基本として「進化」が受け入れられ系統分類学が始まった。植物では、19世紀末から20世紀はじめにかけて発表されたEnglerの分類システムはよく知られている。その改訂コンサイス版Melchior（1964）は、その頃の植物分類システムを知る手段として、私は今でもよく利用している。その後の分類システムの改訂は主として被子植物に集中し、4人の分類学者、すなわちTakhtajan（1910 - 2009）、Cronquist（1919 - 1992）、Thorne（1920 - ）、Dahlgren（1932 - 1987）が活躍した。かれらの議論の基礎となったのは、新たに蓄積される形態情報（電子顕微鏡によって解析された情報も含む）や植物成分などの情報であった。4人の分類システムの違い、例えば、科の範疇を広く捉え

るか狭く捉えるか、どの科をどの目に帰属させるか等々は、それぞれが取り上げる情報への評価の違いに基づいていた。彼らの分類システムは頻繁に改訂され、そこに取り上げられる新たな情報や見解は植物の理解が着実に進行していることを伝えるとともに、さらに多くの研究を刺激してきた。しかし、第三者には誰のシステムが良いのか決める客観的な指標がなく、どれを受け入れるかは言わば好みの問題でさえあった。

1970年代後半から80年代にかけて、分岐分類が植物系統分類の新たな理論的・実践的ツールとして広がりはじめ、そのためのソフトウェアが開発され、コンピュータの発達がその利用を加速させた。少し遅れて1980年代半ばからは葉緑体DNA、すなわち分子情報が新たな情報として利用されはじめた。分岐分類には同じ情報に基づく限り誰が試みても同じ系統樹が得られるという利点があり、分子情報には従来利用されて

2011年10月25日受付、2012年1月5日受理

* 〒606 - 8502 京都市左京区北白川追分町 京都大学大学院理学研究科生物科学専攻植物学教室

Department of Botany, Graduate School of Sciences, Kyoto University, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan

E-mail: tobe@sys.bot.kyoto-u.ac.jp

きた形態情報などに比べて圧倒的な情報量の豊富さに利点があった。間もなく、両者を合体させて生まれた葉緑体 DNA (*rbcL*) による種子植物 (裸子植物と被子植物) を代表する約500属の系統解析結果が発表され (Chase *et al.*, 1993), 誰もが新たな系統分類学の時代の幕開けを感じた。その後現在に至るおよそ20年間, 種子植物のみならず, さまざまな生物群の種について, 葉緑体 DNA, 核 DNA, ミトコンドリア DNA の多様な遺伝子・非遺伝子領域の DNA 解析が進められてきた。

その結果, 未だ地球上の生物の種数がどれくらいあるのかわからないうちに, 生物分類が大きく変わった。植物については, 植物とはそもそも何かという定義を含めて, どの範囲を植物とするか現在なお定まっていない。そんな中で, 我々の身近な植物である陸上植物 (有胚植物) は単系統群であること, それがシャジクモ藻類としてまとめられている群と最も近い関係にあることが, これまでの多くの研究によって確かめられてきた。ただし, シャジクモ藻類は単系統群ではなく, その中のシャジクモ目 (Charales), コレオケーテ目 (Coleochaetales), ホシミドロ目 (Zygnematales) のどの目と, あるいはどの目の組み合わせが, 陸上植物と姉妹群になるのかまだ議論が続いている。しかし

今, 陸上植物とそれに関わりのある生物群への理解が, 急速に深く広くなってきていることは間違いない。

一方, 陸上植物は, 膨大な分子情報を利用した最新の研究によって7つの群 (植物門) の存在と, それらのあいだの系統関係が明らかされようとしている。7つの群とは, ゼニゴケ植物門 (タイ類), マゴケ植物門 (蘚類), ツノゴケ植物門, ヒカゲノカズラ植物門 (小葉類), シダ植物門, 裸子植物門, 被子植物門である (図1)。これを形態情報のみに基づいていた従来の分類システムと比べると, 全く新しい分類群の捉え方がいくつかある。以下, 陸上における進化順 (登場順) に紹介しよう。

2. いわゆる「コケ植物」の分類

化石で発見されることが稀な, いわゆる「コケ」として知られてきた「コケ植物門 Bryophyta (約2万種)」は, 配偶体が生活史の中心であることが最大の特徴である。古くからタイ類, 蘚類, ツノゴケ類として分類され, 蘚類の「茎」にはハイドロイドという細胞から構成された通水機能のある組織があることが知られていた。さらに, ハイドロイドを仮道管と相同と考え, そのことから蘚類を維管束植物の姉妹群と一般

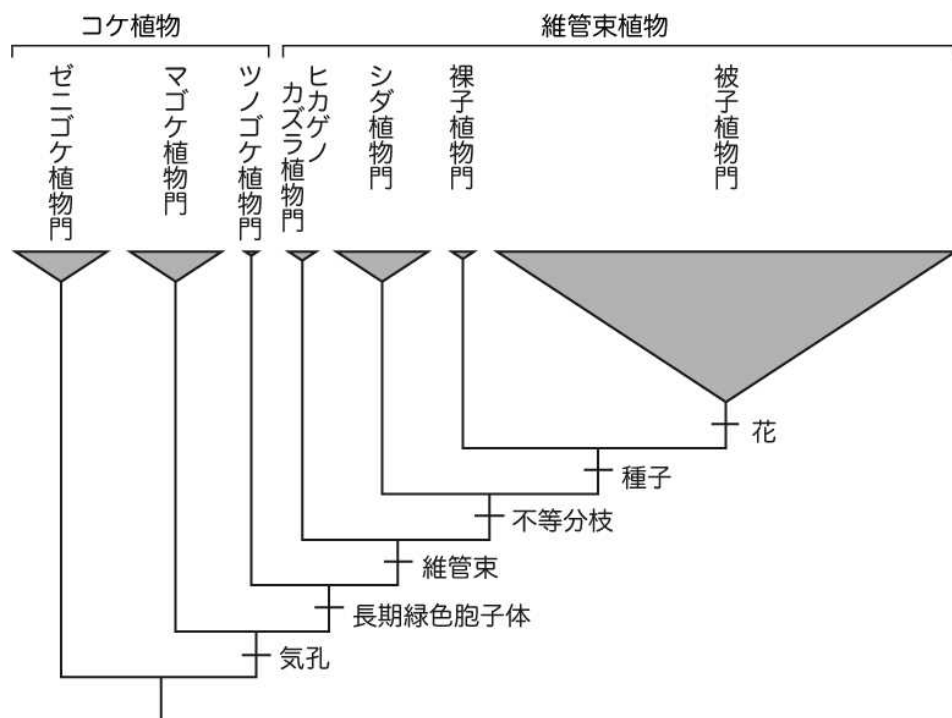


図1 陸上植物の系統樹。多数の最新情報をもとに作図し, 各クレードに共有派生形質の主なものを1つ示した。クレードの三角形の面積は各群のおおよその種数を反映させてある (以下図2, 3についても同様)。

に考えられてきた。これを確かめるためにさまざまな分子情報を利用した系統解析が試みられたが、これら3群の存在は認められるものの、どの「コケ」が維管束植物と近いのか、長い間なかなか解決できなかった。

しかし、最近の研究の多くは、ゼニゴケ植物門（タイ類）、マゴケ植物門（蘚類）、ツノゴケ植物門の順に分岐すること、従って、維管束植物の姉妹群はツノゴケ類であることを示している（Qiu *et al.*, 2006; Chang and Graham, 2011）（図1）。胞子体が気孔をもつ特徴はマゴケ植物門＋ツノゴケ植物門＋維管束植物の共有派生形質、胞子体が長期間緑色で、光合成を行う特徴はツノゴケ植物門＋維管束植物の共有派生形質と考えられている。「コケ」の世界への理解が確実に前進している。

3. 維管束植物の分類

現生植物に限れば、「コケ」を除く残りの陸上植物は維管束を共有する維管束植物である（図1）。維管束の他に、胞子体が分枝し胞子嚢を多数集めてつけるという特徴をもつ。ただし、図1に示してはいないが、「コケ」以外の化石も含む陸上植物となると、必ずしも維管束をもつわけではない。かつて *Rhynia major* として知られ、原生中心柱をもつと考えられていた植物化石が、実は仮道管ではなくハイドロイドをもつことが明らかになり、*Aglaophyton major* と名前を変えられた（Edwards, 1986）。しかし、*Aglaophyton* はコケでなく、胞子体が分枝し多数の胞子嚢をつけている。その点では、*Aglaophyton* も維管束植物と似ている。*Aglaophyton* と維管束植物を併せて、多胞子嚢

類（polysporangiphytes）と呼んでいる。

維管束植物は、大きく4つの群に分けられる。ヒカゲノカズラ植物門（小葉類）、シダ植物門、裸子植物門、被子植物門である。ヒカゲノカズラ植物門が残りの維管束植物（真葉類 [= 大葉類]）、すなわち、シダ植物門＋裸子植物門＋被子植物門と姉妹群となり、この系統関係は従来から考えられてきたものと一致している。真葉類の中では、シダ植物門（Monilophyta）が種子植物（裸子植物門＋被子植物門）と姉妹群になり、種子植物は裸子植物門と被子植物門に分けられる。

4. シダ植物の分類

最近まで、マツバラシ目とトクサ類はシダ類と分けて扱われてきたが、これらは単系統群を形成するため、シダ植物門として1つの群にまとめられる。Smith *et al.* (2006) によれば、シダ植物門は4つの大きな群（綱）と11目に分類される。4つの綱は、マツバラシ綱（ハナヤスリ目、マツバラシ目）、トクサ綱（トクサ目）、リュウビンタイ綱（リュウビンタイ目）、ウラボシ綱（ゼンマイ目、コケシノブ目、ウラボシ目、フサシダ目、サンショウモ目、ヘゴ目、ウラボシ目）である。前3つの綱がいわゆる真囊をもつシダで、側系統群である（図2）。4番目のウラボシ綱はいわゆる薄囊シダで、水生シダ（サンショウモ目）を含めて単系統群である（図2）。

ハナヤスリ目（80種）はマツバラシ目（15種）と姉妹群で、両者の共通のクレードが残り全てのシダ植物門の姉妹群になる。マツバラシは二分岐するなど、その外見が *Rhynia* に似ていたことから、4億年前の

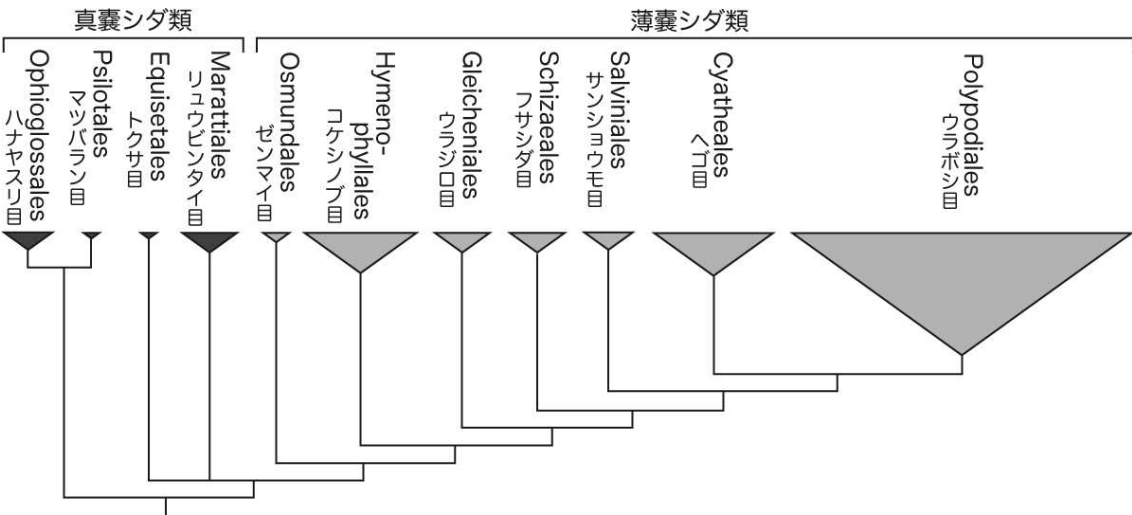


図2 シダ植物の系統樹。真囊シダの名称は従来ハナヤスリ目とリュウビンタイ目に当ててきたが、ここでは便宜的に真囊をもつシダ全体に当てた。

植物の生き残りではないかと考えられたこともあった。しかし、現在と4億年のあいだをつなぐ化石が見つからないことから、そうした考えには疑問も強かった。いま分子情報に基づく解析によって、マツバランはハナヤスリやハナワラビと最も近い親戚であることが明らかになっている。両者には、どのような固有の共通点があるのだろうか？ Stevens(2001 onwards)は、根毛がないこと（根の退化）や葉柄の並列維管束、配偶体が地中にあり、軸的で光合成をしないことなどを挙げている。

一方、トクサ目（15種）は他のシダ植物門、特に他の真囊シダとどのような類似があるのだろうか？ 化石植物 *Calamites* の孢子壁の微細構造は、ハナヤスリ科のそれとそれほど変わらないという報告もある。さらに、ユニークなトクサ目真正中心柱もハナヤスリ目やその他のシダ類の管状中心柱も、原生中心柱から由来したと考えられる点で一致している。図2に示した系統樹では、Smith *et al.* (2006) に従って、トクサ目をリュウビンタイ目の近くに配置させた。しかし、トクサ目と他のシダ植物門の群との系統関係は、まだ正確につきとめられているわけではない。事実、最近の研究では、トクサ目が残り全てのシダ植物門と姉妹群になっている (Schuettpelz *et al.*, 2006 ; Kuo *et al.*, 2011)。

5. 裸子植物の分類

20世紀終わり頃まで、種子植物の中に裸子植物の4つの群、すなわちソテツ類、イチチョウ、針葉樹、グネツム類、そして被子植物を加えて合計5つの植物群が認められてきた。しかも、その中のグネツム類は被子

植物との類似点（例、茎頂の構造、道管）が多く、被子植物に最も近縁な裸子植物と考えられてきた。その考えは、古くはEnglerの分類システムや、花の起源に関する「偽花説 (pseudanthium theory)」を生み出すほど強い影響を与えた。比較的最近でも、被子植物特有の重複受精がグネツム類でも報告されるなど、話題が多い (Friedman, 2000, 2002)。

しかし、葉緑体遺伝子 *rbcl* の解析から、グネツム類を含む全ての現生裸子植物が単系統群を形成することを証明したのは、Hasebe *et al.* (1992) によってであった。この論文はほとんど引用されることがないが、今では他の研究者による幾つもの研究が重ねられ、現生裸子植物が単系統群をつくること、従って、グネツム類のみが被子植物と特別な関係をもつわけではないことが確かめられている。裸子植物の中では、ソテツ目が残りの裸子植物と姉妹群になるという関係が一般的である (図3)。しかし、精子で受精するソテツとイチチョウが姉妹群となることを指摘する論文もいくつか出てきて、これらの関係が今後どのように決着するのか興味深い。問題のグネツム類 (グネツム目) は、針葉樹 (マツ目) の姉妹群である。グネツム類と被子植物の間に見られた幾つもの類似点は、平行進化であることが明らかになった。むしろグネツム類は針葉樹の関係が強く支持されることから、両者を合わせて1つの植物群として扱うことができる。そこでは、精子による受精から精細胞による受精へと変わっている。

針葉樹 (マツ目) は、従来少なくとも8科に分類されてきた。しかし、図3に見るように、新しい分類シ

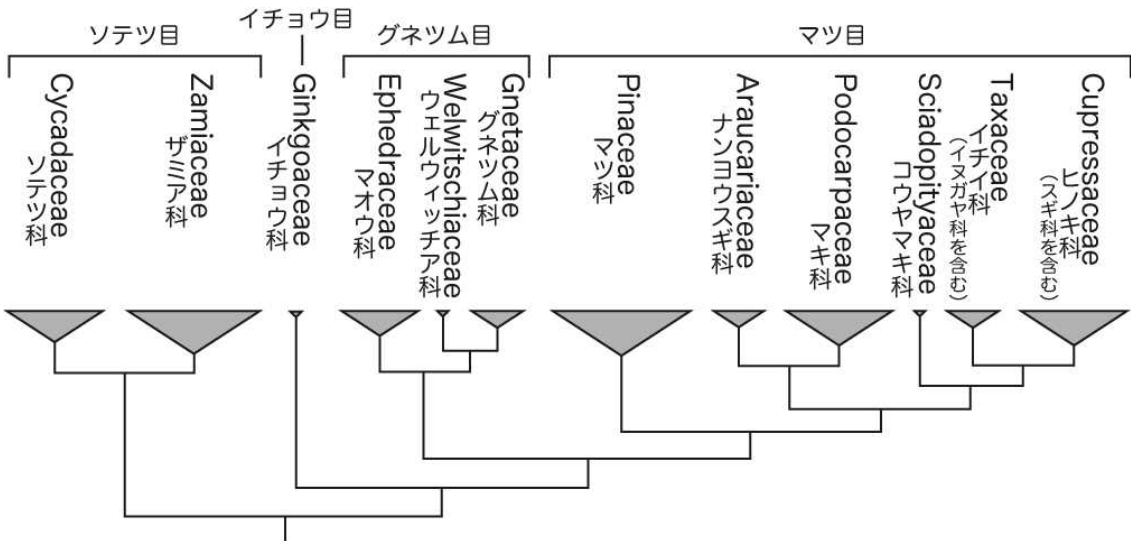


図3 裸子植物の系統樹。

ステムでは6科に分けられ、そのうちマツ科が残りの5科（ナンヨウスギ科、マキ科、コウヤマキ科、イチイ科 [イヌガヤ科を含む]、ヒノキ科 [スギ科を含む]）の姉妹群である。

6. 被子植物の分類

20世紀が終わりかけた頃から、花をもつ植物（被子植物、約272,000種）の系統関係の全貌がほぼ明らかになった。全被子植物の分類システム（Angiosperm Phylogeny Group [APG], 1998, 2003, 2009）と、科名の一覧（Hastón *et al.*, 2007, 2009）が改訂されながら発表されている。ミズリー植物園からはAngiosperm Phylogeny Website [APW]（Stevens 2001 onwards）（<http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/>）が公開され、被子植物の分類システムが新しい情報とともに頻繁に更新されている。これらを通して、いわば新しい分類のかたちを見ることができ、被子植物、特に双子葉植物とよんできた植物の分類が大きく変わった。

7. 被子植物の中の3つの大きな植物群

図4に、APGやAPW、そして17遺伝子情報から系統解析した結果（Soltis *et al.*, 2011）を基につくった被子植物の最新の被子植物の系統樹を示した。被子植物を「原始被子植物群（basal angiosperms）」、「単子葉植物（monocots）」、「真正双子葉植物（eudicots）」の3群に分けて捉えることができる。従来知られてきた「単子葉植物」はそのまま残るが、「双子葉植物」は「原始被子植物群」と「真正双子葉植物」の2つに分けられる。「原始被子植物群」は「単子葉植物」と「真正双子葉植物」が分岐する前のグレードを代表し、「単子葉植物」と「真正双子葉植物」は姉妹群である。

1) 「原始被子植物群」

この植物群（約10,000）は、被子植物の初期進化を代表する植物の子孫群を集めたものであり、単系統群ではない。その中では、アンボレラ目（アンボレラ科のみ）が最基部で分岐し、残りの全ての被子植物の姉妹群となる。次いで、スイレン目、アウストロバイレア目、そして、これまでも原始的な被子植物と考えられてきたモクレン目とその仲間（併せて真正モクレン群ともいう）が分岐している。20世紀、我々が長いあいだ利用してきたEnglerの分類は、「尾状花序群（Amentiferae）」を原始的な被子植物としてきたものであった。しかし、「原始被子植物群」の中には、「尾状花序群」の一部さえも含まれていない。それどころか、「尾状花序群」は崩壊し、その中の科は「真

正双子葉植物」の中に拡散している。

アンボレラ目は、ニューカレドニアに *Amborella trichopoda* Baill. (以下、アンボレラ) が唯一種だけ生き残っている。灌木で、枝は上に伸びて垂れる。雌雄異株で、雌花も雄花も直径4~5mmほどの小さな花で、凹んだ花床をもち、雌花には7~8枚の花被片、1~2本の仮雄しべ、4~5個の離生心皮が、雄花には9~11枚の花被片、13~19本の雄しべがある（図5）。こうした花の特徴から、以前はモクレン目のモニミア科の中に入れられていたが、道管がないことや、葉に精油細胞がなどの違いから区別されてもいた。10数年前にアンボレラが最基部で分岐することが明らかになった点は、分子情報による系統解析の大きな成果の1つと言って間違いはない。

2) 「単子葉植物」

単子葉植物（約62,000種）は、もともと形態的によくまとまった植物群であった。分子情報を利用した系統解析でも、単子葉植物の範疇はほとんど変わっていない。例外があるとすれば、長いあいだイネ目の一員と考えられてきたヒダテラ科（Hydatellaceae）が、最近「原始被子植物群」のスイレン目に移されている（Saarela *et al.*, 2007）。

単子葉植物は、11日81科に分類される。それらの系統関係（図6）をみると、ショウブ目（ショウブ属数種のみ）が最基部で分岐し、残り全ての単子葉植物の姉妹群である。次いで、オモダカ目、サクライソウ目と順次分岐している。以上の3つの目を、原始単子葉植物（basal monocots）と表現されることが多い。当然、ショウブ目を含む原始単子葉植物についての研究がにぎやかである。残りの単子葉植物を、コア単子葉植物と呼ぶこともある。ヤマノイモ目・タコノキ目から始まって、ユリ目、キジカクシ目、ツユクサ群（ヤシ目、ダシボゴン科、ツユクサ目、ショウガ目、イネ目）と順次分岐する。ダシボゴン科（Dasypogonaceae）は西オーストラリアに分布する植物で、未だどの植物と近縁かわからないままである。このような所属不明の植物は「真正双子葉植物」の中にも幾つかあり、今後の研究による解決を待っている。

3) 「真正双子葉植物」

この植物群（約200,000種）は45目337科に分類され、この中に「双子葉植物」としてよく知られてきたバラ目、マメ目、キク目などが含まれている。ただし、まだ問題も残っている。系統樹にあるように、マツモ科が「真正双子葉植物」と姉妹群かどうか、「単子葉植物」がマツモ科+「真正双子葉植物」と姉妹群かどうか、これらの問題はまだまだはっきりと解決されて

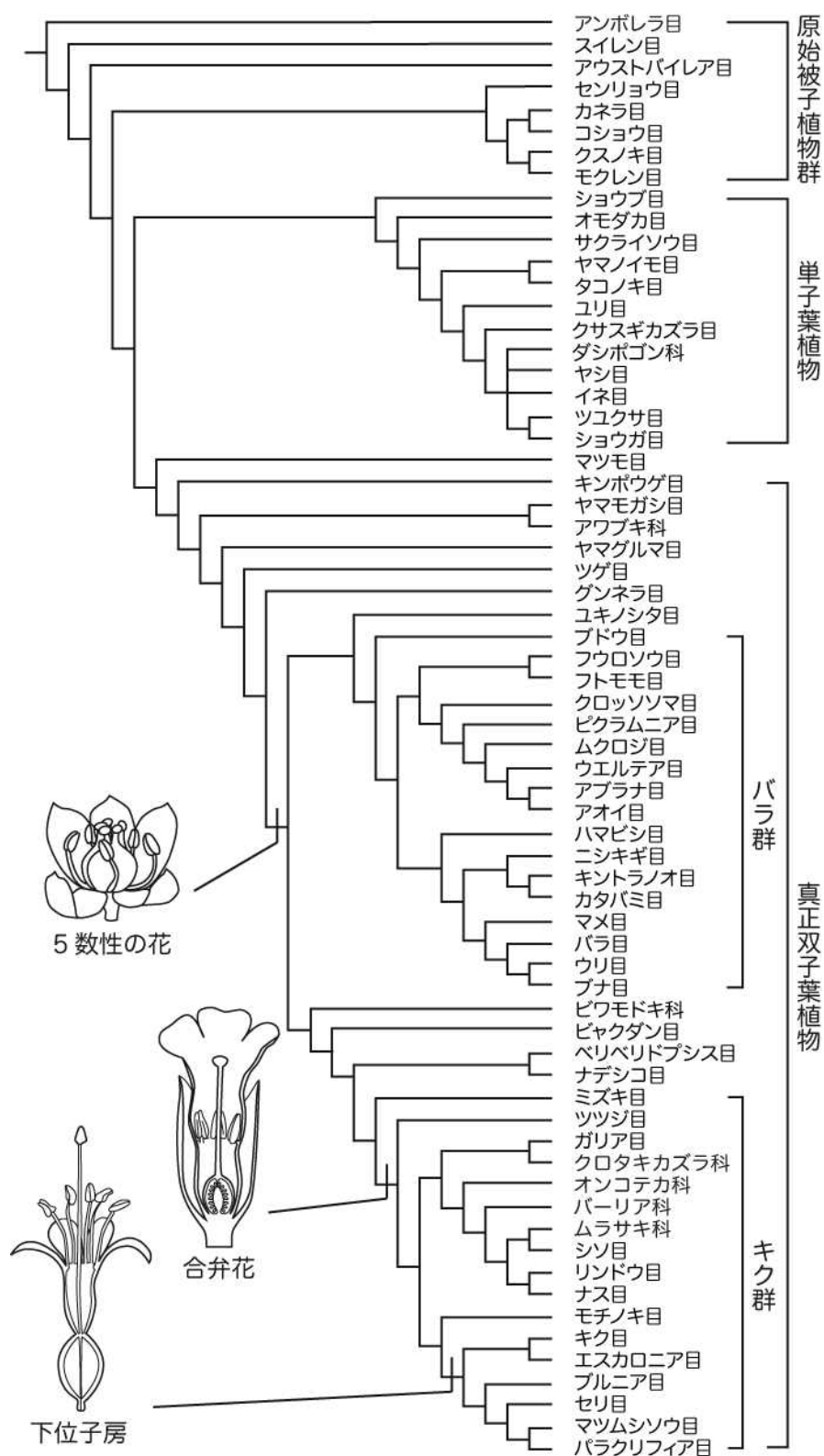


図4 被子植物の系統樹。真正双子葉植物に見られる花の進化も一部示してある。

いるわけでない。

かつて多心皮類と呼んで、原始的被子植物の代名詞であったキンボウゲ目は、「真正双子葉植物」の最基部で分岐して、残りの全ての姉妹群となっている。後者の多くは「バラ群」と「キク群」であり、種数も多く最も多様性が見られる単系統群である。図4には、花の進化の代表である5数性の花、合弁花、下位子房などの派生形質の例を示した。これらの進化は、図中では「真正双子葉植物」だけで起こっているが、合弁花、下位子房などは単子葉植物で起こっている。さらに「真正双子葉植物」の中でも、何度も（平行）進化も起これば、逆転も起こっている。

8. 増える被子植物の科

分子情報の解析結果に基づいて改変された分類システムでは、従来知られてきた多くの目や科の分解、統廃合、配置換えが行われている。消えた目や科もあれば、新たに認識された目や科も多数ある。例えば、「真正双子葉植物」では、「トウダイグサ科」が7つの科に分解されたり、トチノキ科やカエデ科が消えてムクロジ科に統合されたり、「イイギリ科」は2つに分解して消え、1つはヤナギ科に（もう1つはアカリア科に）統合されている。科の分解や統廃合や配置換えは、「単子葉植物」にも多くの例がある。その典型的な例はEnglerの分類(Melchior, 1964)で、「ユリ科」に入れられてきた植物が22科に分解され、しかもユリ目の他、オモダカ目(チシマゼキショウ科)、サクライソウ目(サクライソウ科)、ヤマノイモ目(キンコウカ科)、キジカクシ目(ヒガンバナ科など)など4つの目に分散している。これらの分解した科については、いま改めて、それぞれの科の特徴を明確にさ

れなければならない。

これまでの分類学の歴史の中で、古いものもあげれば、じつに多くの科が提案されてきている。そのうち少なくとも1,000科の名前が消え、二度と復活することはない。図7には、この半世紀のあいだの科数の変化を示している(便宜上、マツモ科は「真正双子葉植物」に入れてある)。Melchior (1964)はEnglerの分類を引き継いだもの(342科)で、Cronquist (1981)は『週間朝日百科：植物の世界』(1994-1996)が科名の基準としたものであった(384科)。Haston *et al.* (2007)では、APG (2003)に基づいて科数が過去最大に増えた(479科)。しかし、APG (2009)、Haston *et al.* (2009)、Stevens (2001 onwards)では科数が減少している。近縁な科の幾つかが、統合されたためである。

しかし、全体として見れば、被子植物の科数が増えている。Stevens (2001 onwards)では、被子植物446科(うち単子葉植物は81科)が認められている(ただし、「真正双子葉植物」の10科ほどについては確認のため今後の研究が待たれている)。しかも全ての属の分子情報が解析されれば、もう少し科数が増える可能性もある。新しい分類システムの1つの特徴は、小さな科が多い点である。1科あたり22,000種を越える科(キク科、ラン科)がある一方、1種だけからなる科も35科(全体の7.8%)存在する。種数に関わらず、1属だけからなる科は135科(30%)にも達している(図8)。ちなみに、属数に無関係に10種以下からなる科は148科(33%)である。これらの小さな科はいわば生きた化石であり、植物進化と多様性を知る重要な手がかりをもっている可能性がある。それらの科が失われれば、その中に残されていた進化の証

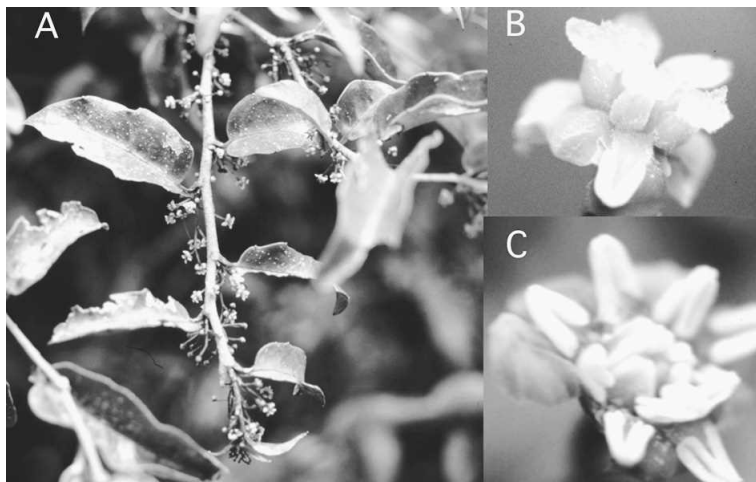


図5 生きた化石アンボレラ (*Amborella trichopoda*)。A. 4月半ば、ニューカレドニアで撮影した木。B. 雌花。C. 雄花。

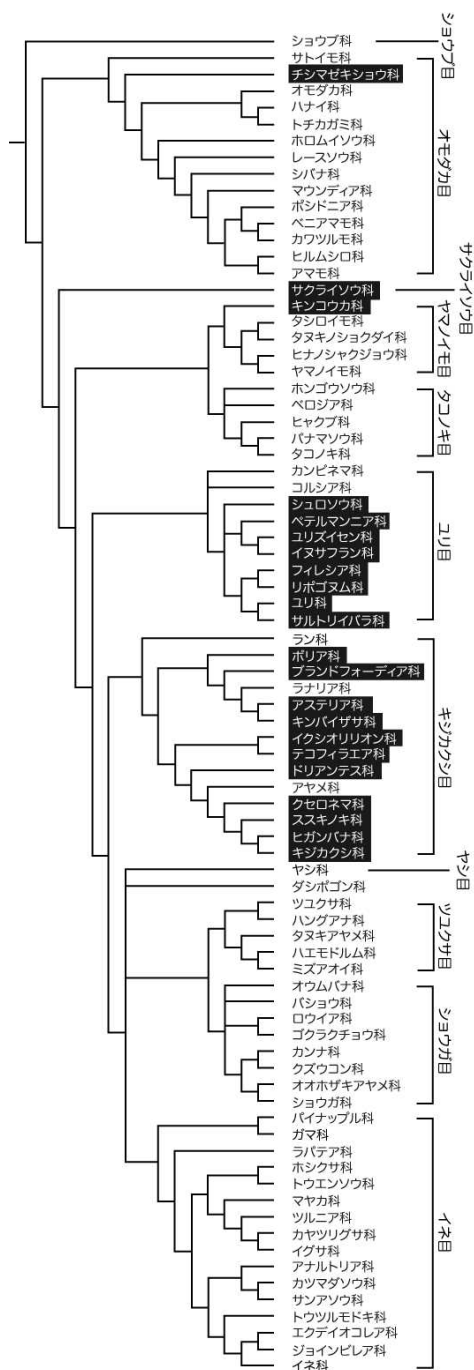


図6 単子葉植物の系統樹。以前「ユリ科」に含まれていた植物は22科に分解した。

旧ユリ科

拠も失われてしまう。しかし、小さな科の多くはまだ十分な形態観察（生活史も含む）が行われていない。今や分子情報に対して、形態情報の研究が完全に遅れをとっている。

以上のように、変わる植物の分類システムは現在も変更が進行しているが、大きな変化はもう生まれないと思われる。変わる植物の分類システムは絶えず、さまざま植物への新たな興味をかき立てる。中でも小さな科は、進化の手がかりを残している可能性がある。これからの研究に面白い発見を期待したい。

門川朋樹君には図の作製や議論に協力していただいた。原稿を読んでいただいた方々からは貴重なご意見をいただいた。お礼を申し上げたい。

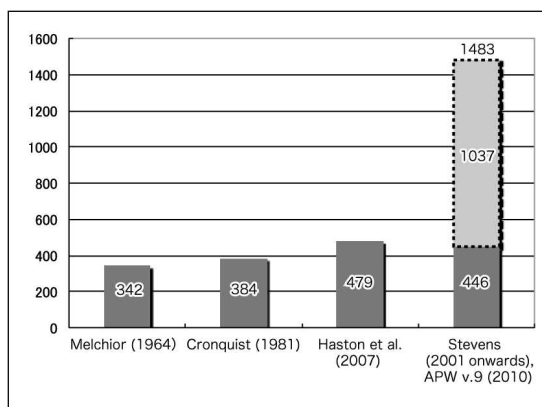


図7 被子植物の科数の変遷。破線部は消失した科数を表している。

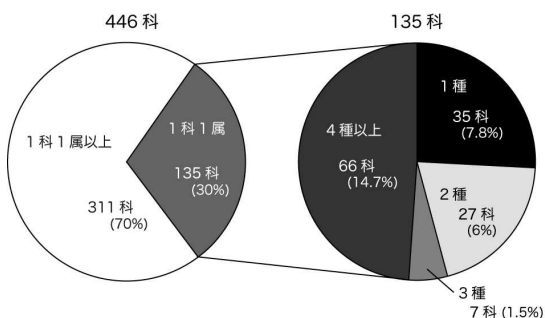


図8 被子植物における小さな科の数と割合。

引用文献

- APG (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **85**, 531-553.
- APG (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* **141**, 399-436.
- APG (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**, 105-121.
- Chang, Y. and Graham, S. W. (2011) Inferring the higher-order phylogeny of mosses (Bryophyta) and relatives using a large, multigene plastid data set. *Amer. J. Bot.* **98**, 839-849.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Olmstead, R. G., Morgan, D., Les, D. H., Mishler, B. D., Duvall, M. R., Price, R. A., Hills, H. G., Qiu, Y.-L., Kron, K. A., Rettig, J. H., Conti, E., Palmer, J. D., Manhart, J. R., Sytsma, K. J., Michaels, H. J., Kress, W. J., Karol, K. G., Clark, W. D., Hedrén, M., Gaut, B. S., Jansen, R. K., Kim, K.-J., Wimpee, C. F., Smith, J. F., Furnier, G. R., Strauss, S. H., Xiang, Q.-Y., Plunkett, G. M., Soltis, P. S., Swensen, S. M., Williams, S. E., Gadek, P. A., Quinn, C. J., Eguarte, L. E., Golenberg, E., Learn, G. H., Jr., Graham, S. W., Barrett, S. C. H., Dayanandan, S. and Albert, V. A. (1993) Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **80**, 528-580.
- Cronquist, A. (1981) *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York, 1262 pp.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London, 405 pp.
- Edwards, D. S. (1986) *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. *Bot. J. Linn. Soc.* **93**, 173-204.
- Friedman, W. E. (2000) Double fertilization in Ephedra, a nonflowering seed plant: its bearing on the origin of angiosperms. *Science* **247**, 951-954.
- Friedman, W. E. (2002) Evidence for a pre-angiosperm origin of endosperm: implications for the evolution of flowering plants. *Science* **255**, 336-339.
- Hasebe, M., Kofuji, R., Ito, M., Kato, M. and Iwatsuki, K. (1992) Phylogeny of gymnosperms inferred from *rbcL* gene sequences. *J. Plant Res.* **105**, 673-679.
- Haston, E., Richardson, J. E., Stevens, P. F., Chase, M. W. and Harris, D. J. (2007) A linear sequence of Angiosperm Phylogeny Group II families. *Taxon* **56**, 7-12.
- Haston, E., Richardson, J. E., Stevens, P. F., Chase, M. W. and Harris, D. J. (2009) The linear Angiosperm Phylogeny Group (LAPG) III: a linear sequence of the families in APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**, 128-131.
- Kuo, L.-Y., Li, F.-W., Chiou, W.-L. and Wang, C. N. (2011) First insights into fern *matK* phylogeny. *Mol. Phyl. Evol.* **59**, 556-566.
- Melchior, H. (1964) *A Englers Syllabus der Pflanzenfamilien*. II. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 666 pp.
- Qiu, Y.-L., Li, L., Wang, B., Chen, Z., Knoop, V., Groth-Malonek, M., Dombrowska, O., Lee, J., Kent, L., Rest, J. S., Estabrook, G. F., Hendry, T. A., Taylor, D. W., Testa, C. M., Ambros, M., Crandall-Stotler, B., Duff, R. J., Stech, M., Frey, W., Quandt, D. and Davis, C. C. (2006) The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. National Acad. Sci. USA* **103**, 15511-15516.
- Saarela, J. M., Rai, H. S., Doyle, J. A., Endress, P. K., Mathews, S., Marchant, A. D., Briggs, B. and Graham, S. W. (2007) Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree. *Nature* **446**, 312-315.
- Schuettpelz, E., Korall, P. and Pryer, K. M. (2006) Plastid *atpA* data provide improved support for deep relationships among ferns. *Taxon* **55**, 987-906.
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H. and Wolf, P. G. (2006) A classification of extant ferns. *Taxon* **55**, 705-732.
- Soltis, D. E., Smith, S. A., Cellinese, N., Wurdack, K. J., Tank, D. C., Brockington, S. F., Refulio-Rodriguez, N. F., Walker, J. B., Moore, M. J., Carlsward, B. S., Bell, C. D., Latvis, M., Crawley, S., Black, C., Diouf, D., Xi, Z., Rushworth, C. A., Gitzendanner, M. A., Sytsma, K. J., Qiu, Y. L., Hilu, K. W., Davis, C. C., Sanderson, M. J., Beaman, R. S., Olmstead, R. G., Judd, W. S., Donoghue, M. J. and Soltis, P. S. (2011) Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *Amer. J. Bot.* **98**, 704-730.
- Stevens, P. (2001 onwards) Angiosperm phylogeny Web site, version 9. (<http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/>)