

『特別寄稿』

ナンジャモンジャゴケとコケの系統について

北 川 尚 史

北アルプスの白馬岳で採集された標本に基づき1958年服部新佐、井上浩両博士によりきわめて注目すべき苔類の新種が発表された。それはナンジャモンジャゴケ (*Takakia lepidozoides*) と命名されたが、その名の示す通り、はたしてコケに属するか否かもさだかではないほど既知のコケの概念を大きく逸脱した奇妙な植物であり、世界の学会に大きなセンセーションをまきおこした“生きた化石”であった。

この珍奇な植物が発表された前年、奇しくもスウェーデンのPersson博士はカナダ東岸で問題の種を採集し、日本の研究者と同様に、それがコケに属するか、藻類に属するか の判定に迷っていた。1958年の上記の論文をみたPersson博士はそれが日本産のナンジャモンジャゴケと同種であることを確認し、同年にその事実を発表した。かくて、生殖器官が未知のまま予報的に日本で発表されたナンジャモンジャゴケは期せずしてその直後に北米大陸にも分布していることが明らかになったのである。さらに北米産の植物体に雌性の生殖器官がみつかり、それがコケ植物に特有な長いくびをもった造卵器 (頸卵器) であるため、*Takakia* がコケに属することが決定的となった。

この*Takakia*に関する華々しい報告は、長らく忘れられていた別の種を再発見する契機になった。1861年イギリスのMittenはヒマラヤ (シッキム) からHookerのコレクションにより*Lepidozia ceratophylla*という新種を記載した。今世紀のはじめに世界の苔類誌を著したStephaniは本種についておそらく

藻類であろうと述べているが、他に本種に関する報告はなく、1世紀以上も忘れられていた疑問種であった。1963年東ドイツのGrolle博士はニューヨーク植物園に所蔵されている本種の基準標本を検討し、それが意外にも*Takakia* 属であることを発見した。かくて、*Takakia* 属は*T. lepidozoides* Hatt. & Inoue と*T. ceratophylla* (Mitt.) Gro. の2種からなり、ヒマラヤ、日本、北米東岸に大きく隔離分布することが明らかになった。

その後も*Takakia*の新しい産地が数ヶ所で発見され、また多くの専門家により様々な方面から*Takakia*に関する研究が行なわれ、重要な成果が続々と得られている。そして、最近では一般的な植物学の教科書にすら登場する有名な苔類となっている (日本の高校のある教科書にもナンジャゴケとしてその名が載っている)。

Takakia がこのように脚光を浴びている理由は、それが他のコケと大きくかけ離れた珍奇な植物であるだけでなく、苔類の中で最も原始的とみなされ、したがってコケ植物、ひいては陸上植物の起源に関わる重大な問題をかかえているからである。しかし、残念ながら、今日まで*Takakia*の雄性配偶体および孢子体は未知であるため、その系統に関する議論には避けられない限界がある。造精器や孢子体の発見に多くの専門家が努力しているにもかかわらず、今日知られているどの地域からも見出されていないことから判断して、雄の植物体は既に絶滅してしまったと考えられる。*Takakia* はもはや有性生殖を行わず、したがって遺伝

子の組換えは起り得ず、分化のポテンシャルを喪失し、終焉に近ずいた非常に古い植物であるといえよう。

ナンジャモンジャゴケが原始的な苔類であると考えられる根拠は次の通りである。

1) 植物体は直立し、放射相称である。

コケの中にはスギゴケのように植物体が莖と葉に分化しているものや、ゼニゴケのように葉状のもの、さらに前者では直立するものから匍匐するものまで様々なタイプがある。これらの型のうちどれが最も原始的であるかに関して古くからいろいろな解釈があるが、少なくとも莖と葉が分化している仲間では、直立型の方が匍匐型よりも原始的と考えられる。コケの有性生殖の方法、すなわち精子が水中を泳いで卵へ到達し受精が行なわれるという方法は、水中生活をしていた遠い祖先の遺産である。この遺産を墨守しているコケやシダでは、配偶体が水に浸されることが受精にとって不可欠な条件となるが、そのためには、配偶体は小型で匍匐する方が合理的である。それゆえ、配偶体の小型化、匍匐化はコケやシダの起源となった植物が陸上へ上った後に、その生活環境に適応しておこった現象であると考えの方が自然である。

苔類のウロコゴケ類では、植物体が直立し、葉が三列に放射状につくタイプから、植物体が匍匐し、腹面側の葉が退化して背腹性を示すタイプまで様々な段階があり、全体が連続した系列をなす。極端な背腹性を示すミジノゴケやシフネルゴケのような苔類では莖が偏平化し葉は退化している。この場合でも、雌の生殖器官をつけた枝は直立し、その葉はよく発達し放射状につく。この事実は、生殖器官に関係する構造は栄養器官のそれよりも古い形質を温存して

いるという、植物界に普遍的にみられる原理に照らして、直立型の方が匍匐型よりも原始的であることを証明している。

配偶体の小型化はコケからシダ、裸子植物、被子植物へと進むにつれて次第に徹底する。すなわち、シダではいうまでもなく前葉体が配偶体に相当するが、大部分のシダでは1 cmにも満たない小さなハート型である。裸子植物では雌性配偶体(胚のう)はもはや大胞子の外に出ずそのうえ胞子体の組織に埋れている。さらに被子植物では、典型的な胚のうにわずか8個の細胞にまで退化している。

2) 葉は棒状で莖とよく似ている。

ナンジャモンジャゴケの葉は棒状で多列の細胞からできている点で他のコケと著しく異っている。(他のコケでは葉は必ず偏平で一層の細胞からできている。)したがって、ナンジャモンジャゴケの葉は莖とよく似ており、その枝のように見える。つまり、その植物体は莖と葉が十分に分化していない段階にとどまっているとみなされる。

高等植物の葉は軸の偏平化および癒合によって生じたという解釈がある。コケの葉は配偶体に属するので、胞子体に属する高等植物の葉とはもちろん相同ではないが、ナンジャモンジャゴケは、コケの葉が高等植物の葉と同様、軸から由来したものであることを示唆している。

コケの配偶体では莖の先端に1個の頂端細胞が存在し、その分裂によって葉が発生する。その場合、頂端細胞の分裂によって生じた1個の細胞(セグメント)に由来する単位を1枚の葉と定義している。この定義に従えば、ナンジャモンジャゴケの1枚の葉は2~3本の棒状の裂片に分れていることになる。(T. ceratophyllaでは4本の裂片)

3) 仮根がなく、根がある。

ナンジャモンジャゴケ属とコマチゴケ属 (*Ha-plomitrium*) を除く、すべてのコケは仮根をもっている。すなわち、藓類では分枝する多細胞性の仮根をもち、苔類では単細胞性の仮根をもつ。ナンジャモンジャゴケ属とコマチゴケ属が仮根を欠いていることは両者の類縁性を示す根拠の一つであり、また両者が他のコケと大きく異なると考えられる理由の一つである。

この両属はまた根をもっている点で他のコケと異なっている。すなわち、この両属では植物体の地下部は葉緑体を欠く、正の屈地性を示す葉をつけないという理由で根であると最近主張されている。高等植物において莖と根を区別する性質はいろいろ挙示することができるが、その中で最も基本的な相違点は葉をつけるか否かである。(ジャガイモのいもが根でなく莖の変態であるとみなされる。最も明白な証拠はそれが退化した鱗片状の葉をつけていることである) ナンジャモンジャゴケの地下部はこの重要な条件をみたしている。莖や葉と同様に高等植物の用語を借用して根と呼ぶことは妥当である。他の多くのコケでも、鞭枝と呼ばれる正の屈地性を示す枝をもつが、それには必ず退化した葉がついているので根ではなく、莖の変形したものである。

4) 造卵器は単生し、長いくびをもつ。

大部分のコケの造卵器は一ヶ所に多数集合し苞葉や花被などによって保護され、いわゆる花序を形成する。ナンジャモンジャゴケでは造卵器は単生し、それを保護する特別な器官は発達しない。同じ機能をもった器官が集合すればその機能を果たすためには効率がよい。そのため、器官の集合化は植物の進化の過程でしばしば見られる現象であり、それを果していないナンジ

ャモンジャゴケはこの点で原始的とみなされる。

ナンジャモンジャゴケの造卵器は長いくびをもっている。くびをもったフラスコ型の造卵器は頸卵器と呼ばれるが、それはコケのみならずシダや裸子植物にもみられこれらの植物間の類縁を示す重要な性質の一つになっている。シダではコケよりもくびが短くなり、造卵器自体がほとんど配偶体の組織の中に埋っているが、裸子植物ではくびが痕跡的となりわずかに2個の細胞からできている。(造卵器全体でわずかに4個の細胞からできている。) このように、高等になるに従って造卵器は退化する顕著な傾向がみられるので、逆にくびが長くよく発達した造卵器をもつナンジャモンジャゴケはこの点でも原始的と考えられる。長いくびをもつ特徴は藓類と共通しており、特に造卵器の底部がよく発達している点でナンジャモンジャゴケは他の苔類よりも藓類に近い。

また造卵器が緑色で、葉の裂片とよく似ている点でもナンジャモンジャゴケはコケの中で特異である。

5) 染色体が $n=4$ である。

ナンジャモンジャゴケの染色体数 $n=4$ はコケ植物中最少であるばかりでなく、シダや種子植物を含めた有胚植物中最少である。コケ植物の起源は緑藻に求められるという意見は古くから提唱されているが、 $n=4$ がナンジャモンジャゴケと淡水産の緑藻 (ヒビミドロ類) にみられることはこの説を支持する有力な根拠をつけたことになろう。ナンジャモンジャゴケの核型をはじめて分析した辰野誠次博士は他の苔類の核型 ($n=8, 9$ など) はナンジャモンジャゴケの倍化によって導かれたであろうと述べている。なお最近ヒマラヤ産の *Takakia ceratophylla* の核型分析が井上覚博士によって行な

われ、 $n=5$ であることが判明した。同博士によると *Takakia* 属では $n=5$ が原始核型であり、 $n=4$ の核型は $n=5$ から減数的進化によって導かれたという。

6) 植物体の乾燥に対する抵抗性が小さい。

コケは乾燥に弱いと一般に考えられるが、総じてコケは予想外な耐乾性をもっている。特に裸岩上や樹幹に着生するコケは雨の時以外はほとんど水分供給をうけないで生育している。それらのコケは植物体が赤色や褐色を帯びたり、葉が乾くと莖に密着したり、細胞膜が肥厚したりして乾燥に対する強い抵抗性を示す。葉の裏側に水を貯えるための袋を備えているコケさえあり、陸上生活に案外巧みに適応している。

ナンジャモンジャゴケは高山の雪溪の縁など一年中湿潤な環境に生育しており、ひとたび乾燥するともはや蘇生しない（この点では苔類のフタマタゴケ類の大部分と共通している。）このように、ナンジャモンジャゴケが藻類に近い生育環境を選択し、乾燥に対する抵抗性が小さいことは、生態学的な見地から、藻類からコケ植物への進化を示唆していると考えられる。

7) 分布が不連続である。

ナンジャモンジャゴケは最初に日本から記録されて以来今日までの16年間に意外な地域から次々と発見されてきた。現在、日本の北アルプス（白馬岳、五竜岳、立山）、大雪山（愛山溪）、北米太平洋岸（カナダ領クィーン・シャーロット諸島のモーズビー島、カルバート島、アラスカのバラノフ島）、ヒマラヤ（東ネパール）北ボルネオ（キナバル山）から知られている。他方、*T. ceratophylla* はヒマラヤ（東ネパール、シッキム）とアリューシャン列島（アムチッカ島）から知られている。

このように *Takakia* 属は非常にスケールの大きな隔離分布を示しており、その分布自体

が、このコケの起原の古さを物語っている。先述の通り、このコケは雄の配偶体を既に失ってしまったと考えられる植物であり、したがって孢子体は存在せず、孢子による長距離散布の手段をもたない。そのため、現在の分布はかつての広い分布域が環境の変化などによって縮小し隔離された結果であると考えざるを得ない。つまり、*Takakia* 属は非常に古い残存種と考えられる。

8) 一目一科一属二種である。

ナンジャモンジャゴケはコマチゴケ類を除く他のコケから非常に大きくかけ離れており、独立の目（もく）を代表する特異な苔類である。しかも、その目に属する分類群はわずかに一属二種である。このように高度に *stenotypic* な分類群は原始的な植物であるとみなすことができる。一つの科の中に数百の属と数千の種を擁する *polytypic* なキク科やラン科が明らかに高度に進化した植物であるということはその逆が真であることを証明するであろう。

このように分類学的な見地から考えても、ナンジャモンジャゴケはシダ植物におけるマツバラン、裸子植物におけるイチョウに相当する非常に古いタイプの植物と考えられるのである。

ナンジャモンジャゴケはその他に、分枝の発生が外生的である、若い細胞はごく少数の葉緑体をもっている、多量の粘液を出す分泌細胞をもつ、真の油体を欠くなど一般の苔類ではみられない特異な性質を備えている。

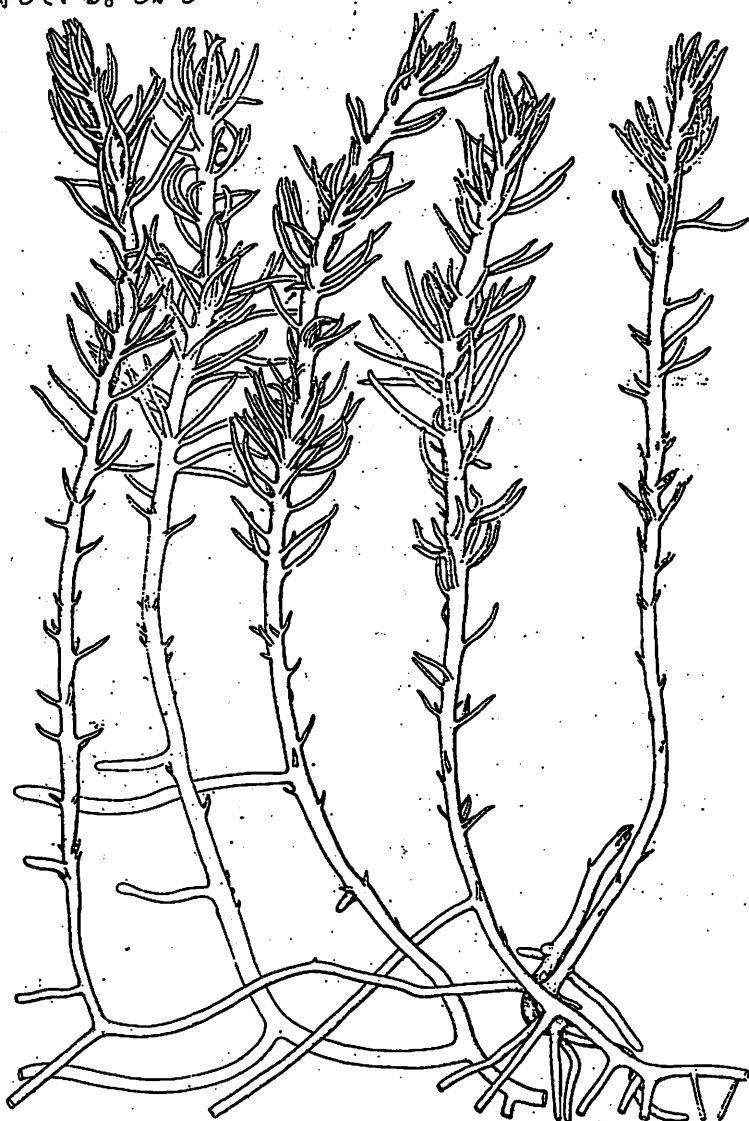
上記の形態学的、細胞学的、生態学および分類学的な性質のいずれも、ナンジャモンジャゴケが非常に原始的な植物であることを物語っている。少なくとも苔類の中では最も原始的な植物と考えられよう。また、藓類との共通点も多分に持っており、藓類と苔類との間の大きなギ

ャップをある程度埋め合わせる植物である。このことは藓類と苔類との共通の祖先がナンジャモンジャゴケに近い植物であることを示唆している。

コケ植物の起原について、藻類から進化したという考え方と、シダ植物から退化したという考え方と対立する二つの説が古くから唱えられている。最近では Schuster をはじめ多くのコケの専門家は後者の説を支持している。しかし

ナンジャモンジャゴケが上記のようにコケの祖先に近い植物であるとみなし得ることと、コケがシダの退化によって由来したという考え方はあいまいなように思われる。ナンジャモンジャゴケはむしろ藻類（緑藻）に近く、コケが藻類から体制の複雑化によって導かれたと考える方が穏当のようである。いずれにしろ、この問題の鍵をにぎっていると思われるナンジャモンジャゴケの孢子体は先述の通り未知であり、今後の発見も期待できない。失われた孢子体を再現する残された唯一の方法はアボガミーによって人工的に配偶体から孢子体をつくり出すことであり、我々はスリリングな期待をそれに寄せている。

本研究会は、毎年1回、県外からの講師を招き、特別講演をお願いして、勉強会をおこなっている。昭和48年度は、奈良教育大学の北川尚史博士に、3月3日御来松頂き「藻類から裸子植物へ、とくに苔類の系統を中心に」と題して御講演を頂いた。本稿は、その講演の骨子となったナンジャモンジャゴケについて特に稿を寄せられたものである。（T・S.）



ナンジャモンジャゴケの地上部（Schuster 1966より）