

裸茎類——原始陸上植物

私たちは、日頃現生の植物を対象として分類・分布・生態などを扱っているが、それらの歴史や系統について考えてみる機会は少ない。そこで、今回は陸上植物のルーツを訪ねてみることにした。講師はこの方面の第一人者である千葉大学理学部教授西田誠博士である。未だ寒さ厳しい折、私たちの研究会のために遠路御足労下さった先生には厚く御礼申し上げたい。以下に、先生のお話の内容を抄録する。討論の項の◎は先生の、○は会員の発言である。

なお、さらに詳しい勉強をされたい方には「陸上植物の起源と進化」を読まれることをお勧めする。

1. デボン紀の陸上植物

今日は、皆さんをはじめ日本人にはなじみのうすい4億年ほど前の植物化石の話をしてみたい。こうした話は、戦後学校を出られた方はともかく、戦前の方は聞かれたことがないのではないかと思います。

さて、1859年にドウソン(Dawson)という人がカナダのケベック州の中部デボン紀層の砂岩からプシロフィトン・プリンケプス(*Psilophyton princeps*)という植物を記載した。これは、はじめは藻類ではないかと思われていたが、仮道管のある標本が発見されたので、まぎれもない陸上植物ということになった。しかし、この化石は1917年に至るまで、得体の知れぬ植物というぐらゐの認識しかもたれなかった。ところが、この年に至って、イギリスのキドストンとラング(Kidston & Lang)がスコットランドのライニー地方の中部デボン紀層のチャートから植物化石を復元、まずリニア・ギンボニイ(*Rhynia gwynne-vaughani*)を記載、プシロフィトンとの類縁を強調した。彼らのこの年から1921年に至る一連の論文の中で、リニア・マヨール(*R. major*)やホルネオフィトン・リニエリー(*Horneophyton lignieri*)なども発表された。リニアは匍匐茎から2又分枝する直立茎がのび、その先端に胞子のうが単生するといったかんたんなもので、胞子のうの中には四分胞子も発見されている。ホルネオフィトンの胞子のうには、スギゴケの胞子のうのように軸柱も確かめられた。

一方、同じライニー・チャートからアステロキシロン・マツキエイ(*Asteroxylon mackiei*)が知られているが、これはリニアとは異って茎全体に小さな

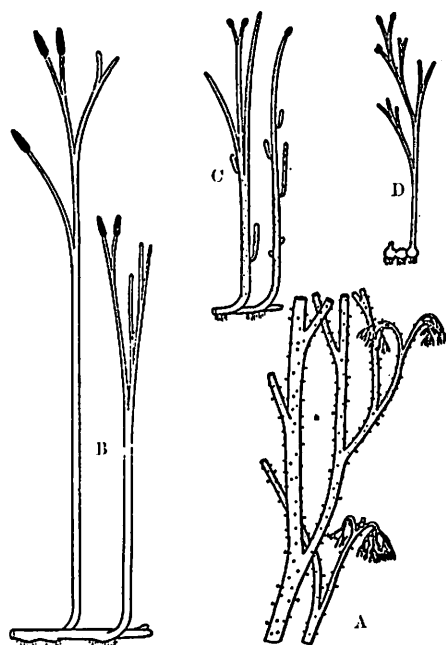


図1 デボン紀の陸上植物

- A. プシロフィトン・プリンケプス $\times \frac{1}{6}$
- B. リニア・マヨール $\times \frac{1}{3}$
- C. リニア・ギンボニイ $\times \frac{1}{4}$
- D. ホルネオフィトン・リニエリー $\times \frac{1}{4}$

りん片が密生しており、茎の維管束が学名の示すように星形に分裂しているのが特徴である。枝の先端付近だけは、りん片はなく裸になっている。1935年頃になると、ドイツとフランスの国境附近からもデボン紀の植物化石が発見された。ゾステロフィラム・レナーヌム(*Zosterophyllum rhenanum*)である。その後スコットランドからミレトニアヌム(*Z. myretonianum*)もみつかった。これらは、葉が扁平にみえたので、アマモ(*Zostera*)を連想して命名され水生植物ではないかと考えられた。側生する胞子のうが、茎の先に集って穂をつくるのが特徴である。デボン紀の植物でゾステロフィラムに似たものにドイツのタエニオクラダ・デケニアナ(*Taeniocrada decheniana*)がある。やはり水生植物とされているが、胞子のうは頂生で単生である。

ところで、今までに知られている最古の陸上植物は、1935年にラングとクークソン(Lang & Cookson)

によってオーストラリアの下部デボン紀層から記録されたクークソニア(*Cooksonia*)とされていた。その後1968年にチェコスロバキアのシルル紀層からオブレル(*Obtrhel*)が、クークソニア・カレドニカ(*C. caledonica*)を報告した。これが、現在知られている最古の陸上植物である。これは、リニアに似ている。

以上が、代表的な陸上植物の祖先である。

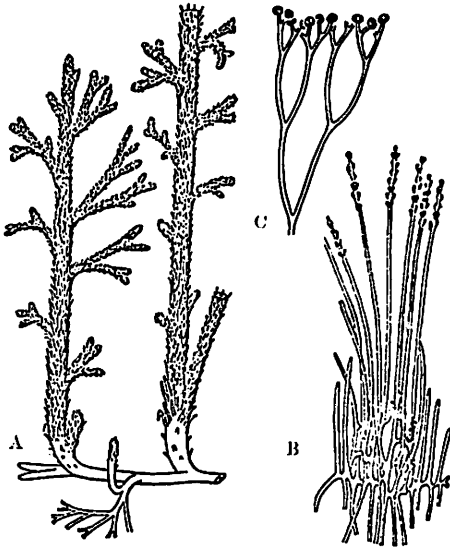


図2 デボン紀およびシルル紀の陸上植物

- A. アステロキシロン・マッキエイ
- B. ゾステロフィラム・ミレトニアヌム
- C. クークソニア・カレドニカ

2. 小葉類と大葉類

フランスのリニエ (*Lignier*) (1903)は、植物の葉に小葉と大葉の2型があることをはじめて主張した。次いで、アメリカのジェフェリー (*Geffery*) (1903, 1917) はこれに解剖学的定義を与えた。すなわち、主軸から葉が出る場合、主軸の維管束に欠損部をつくらぬ葉が小葉、欠損部をつくるものが大葉である。先のアステロキシロンの茎のりん片、ヒカゲノカズラのように葉脈を1本もったりん片葉などは小葉であり、突起起源の葉である。その点、ブシロフィトン・ミクロスピノスム (*P. microspinosum*)の突起は、小葉のもとといわれている。こうして、ジェフェリーは、維管束植物と小葉類 (リコプシダ *Lycopside*) と大葉類 (プテロプシダ *Pteropsida*) に2大別したのである。現生の植物でいえば、ヒカゲノカズラやトクサの仲間が小葉類、いわ

ゆるシダ類とすべての種子植物は大葉類である。

前述のように1917年にはリニアの発見があったがスコット (*Scott*) (1923)は、リニアを新たに無葉類 (ブシロプシダ *Psilopsida*) とすると同時に、小葉類からトクサの仲間をはずして楔葉類 (スフェノプシダ *Sphenopsida*) を設けた。以来、維管束植物を無葉類・小葉類・楔葉類・大葉類の4群とする分類法がおこなわれることになったのである。

デボン紀の植物の発見と研究の進展にともなって植物形態学の基本概念は大きな影響を受けたが、なかでもチンメルマン (*Zimmermann*) (1930) のテロム説は有名である。テロムとは、リニアにみられるような2又分枝の最後の枝をいうが、植物の形はこのテロムを基本単位とし、テロムの彎曲や合着など五つの基本的変化によってつくられてきたというのがテロム説である。

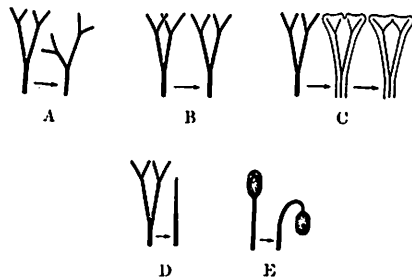


図3 テロムの五大変遷過程

- A. 偏生長 B. 扁平化 C. 癒合 D. 退化
- E. 彎曲

こうしたテロムの変遷過程は、デボン紀や石炭紀の化石をみているとよく理解できる。

3. 頂生と側生

小葉類のヒカゲノカズラの胞子のうは腋生である。ところが、小葉類の祖先といわれるブシロフィトンは、胞子のうは頂生する。これは、矛盾ではないだろうか。この矛盾に気がついたアメリカのヒューバー (*Hueber*) (1964) は、ブシロフィトンといわれたものを調べ直し、胞子のうが頂生するものと腋生するものと混合物であることをつきとめた。そして、彼は腋生のブシロフィトンをぬき出し、ソウドニア、オルナータ (*Sawdonia ornata*) と名づけた。続いてヒューバーとバンクス (*Hueber & Banks*) (1967)、バンクス (*Banks*) (1968, 70) らは胞子のうの頂生するものと側生するものと2大系統を認めることになった。

側生型のひとつは、先のゾステロフィルムである。ウォルトン〔1968〕によると、ゾステロフィルム・ミレトニアヌムは、地下茎の分枝は、図2に示すように180°に開出しH型となり、胞子のうは無柄で穂状につく。また、ゲンセルら(Gensel et al.)(1969)によって発見されたカウランギオフィトン・アカンサ(Kaulangiophyton akantha)も、地下茎はH型分枝をするが、全体に小突起があり、胞子のうは側生だが散生して穂はつくらない。胞子のう柄は明瞭である。したがって、カウランギオフィトン→ゾステロフィルムへの進化の方向が想定される。

バンクスは、デボン紀の植物をリニア群、それから進化したブシロフィトンを含むトリメロフィトン群およびゾステロフィルム群の3群に分けた。トリメロフィトン(Trimerophyton)は、図に示すように側枝が3又分枝をするのが特徴で、学名は「3数性」の意味である。図4 トリメロフィトン・ロブスティウス × $\frac{1}{3}$ これら3群の特徴を表にまとめてみよう。



植 物	分 枝	胞子のう	胞子のう裂開	維管束形成
リニア	2又分枝	頂生 単生	(不明)	心原型
トリメロ フィトン	主軸:2又分枝 枝:3又分枝	頂生 単生	腹側縦裂	心原型
ゾステロ フィルム	2又分枝	側生 単生	頂端横裂	外原型

ヒューバーやバンクスら、アメリカ学派の人たちは、このうちとくに胞子のう頂生型のリニアとトリメロフィトンの群と側生型のゾステロフィルム群はそれぞれ全く無関係に発達したと考えており、教科書にもその考えが登場し始めている。しかし、私は

リニア ← トリメロフィトン → スフェノプシダ及びブ
 ゾステロフィルム → リコプシダ

といった進化系列を考えるのが自然だと思う。というのは、上記の各形質は化石植物に関する限りはよく分離しているように見えるが、果して系統を反映したものかどうかは疑問だからである。たとえば、維管束のでき方ひとつとってみても、ヒカゲノカズラやマンネンシギではふつうの茎ではなるほど外原型であるが、太いものでは中原型になっているし、イワヒバ類のセラギノイデスは外原型であるが、茎の上部になると内原型になっている。同じように、

サボラ(Zapora)〔1958〕はイワヒバ属2種について観察し、茎の部分によって外原型から内原型に変化することを指摘した。内原型や中原型といっても維管束形式の様式からみると本質的な違いはないので、外原型→内原型、外原型→中原型、外原型→心原型の変化の意味は同じである。したがって、維管束形式のパターンは、系統を反映したものでなく、茎の大きさによって変り得る形質ということになる。茎が細ければ外原型でいけるが、太くなるものでは内原型でなければ太れないのである。

胞子のうのさけ方をみよう。最近、京都大学の加藤君がハナワラビ類で調べたところ、ナツノハナワラビでは胞子のうは明らかに有柄で縦裂するが、オオハナワラビやヘビノシタでは胞子のうの柄は短くなり裂開箇所は外側に移る。またハナヤスリになると完全に無柄で横方向に裂開することが知られている。胞子のうの柄の有無によって、裂開箇所は機械的に移らざるを得ず、ハナヤスリとハナワラビが全く別系統というのはナンセンスといわざるを得ない。化石の上でいかによく分れていても、トリメロフィトンとゾステロフィルムが全く無縁というわけにはいかないのである。

タエニオクラダは、長い柄のある胞子のうをつけるが、柄が短くなったのがカウランギオフィトン、胞子のうが無柄となりコンパクトに配列したものがゾステロフィルムである。この系統はもとを辿れば、やはりリニアの仲間到達する。そもそも陸上植物は、造卵器中の卵が受精して胚をつくるが、そのせまい空間に規制されて上下方向に極性を生じ、胚は紡錘形となる。イギリスのパウワー(Bower)〔1922〕は、これを原始紡錘体とよんだ。原始紡錘体はやがて直線状に發育して、先端に胞子のうをつける。これは、コケの發生のパターンである。私は、コケ類からシダ類への進化を考える立場であるが、したがって胞子のうは頂生するのが出発点とみるのである。

4. 原始シダ綱

維管束植物のルーツとみられるリニアは、長い間匍匐茎と直立茎があるとみられていたが、ドイツのメルケル(Merker)〔1958〕は、リニア・マヨールの匍匐茎の維管束が不連続であること、直立茎と匍匐茎の組織が不連続であること、匍匐茎に造卵器があることを確かめ、匍匐茎は実は配偶体であることを主張した。さらに、フランスのルモアヌ(Lemoigne)〔1968〕は、リニア・ギンボニーの直立茎にも造卵器をみつけ、植物体の大部分が配偶体であり、ところどころにある小枝が造胞体であることを証明した。

したがって、図1の古典的なリニア・ギンボニイの復元図はまちがいだったというわけである。

コケとシダの相異点は、維管束の有無のほか、配偶体の大小、造胞体の寄生性などにある。リニアの仲間は、維管束をもっている点でシダであり、配偶体が優勢で造胞体が配偶体に寄生している点でまさにコケである。コケとシダの間をつなぐものといわざるを得ない。この意味において、リニア植物群を「原始シダ綱」として扱いたいというのが、私の主張である。

○ 「原始シダ綱」に関する論文は出たか。

◎ ちゃんとした論文としては出していない。1974年に「理科の教育」という雑誌に書いたのが最初である。

○ デボン紀時代の植物に、現在の植物の知識をあてはめて原生木部の位置の可能性とか孢子のうの裂開の方法を論じて大丈夫か。

◎ 確証があるわけではないが、形態学的解釈は同じでよいと思う。昔の植物の形態を定義づけるにしても、現在の植物の知識に頼る外に方法はない。分類学者や形態学者の直観としても、昔と今とで形態形成のパターンが変っているとは思えない。

○ シダ型の化石は古く、コケ型の化石は新しい。コケからシダへの進化説をとる場合、これをどう説明するか。

◎ クロロフィル *a*, *b* を共有し、同化産物がデンプンである事実から、緑藻類から陸上植物が進化したことはまちがいないと思われる。シダの化石はシルル紀から知られ、下部デボン紀にはシダの祖先もヒカゲノカズラの祖先も出揃い、中部デボン紀にはすでに裸子植物の祖先型もみられる。しかし、コケの化石は上部デボン紀にようやく知られ、しかもニューヨークから出たヘパティシテス・デボニクス (*Hepaticites devonicus*) が唯一無二のデボン紀の化石となっている。このため、とくにアメリカでは、シダが退化してコケになったとする意見が強い。とすると、緑藻からシダができねばならぬ。しかし、私は 緑藻→シダ→コケ のルートは、植物学的に形態学的にギャップが大きすぎてあり得ないと思う。これに対して、緑藻→コケ→シダ のルートは、コケの化石が出なくて困るのである。この解決は未だついていない。

○ シャジクモ類を陸上植物の祖先と考えるのはどうか。

◎ シャジクモ類は、単相植物で無性世代がない。

これは大きな造卵器まがいの生殖器官をつくるので、この中に造胞体ができて、コケになったと考えたい。生物の陸上生活の主流は $2n$ である。植物の上陸には造卵器に保護された $2n$ の胚をつくる必要があった。だから、直接にシャジクモ→シダのルートはあり得ない。

緑藻の中に、卵と精子をもち世代交代をおこなうものがほとんどない。ただ、サヤミドロはこれに相当するが、体制が未発達でとてもシダにもコケにも連がるものとは思えない。コケが化石になりにくかったと考えるのが最も妥当であろう。

○ ゾステロフィルムは、水生ではないという証拠は何か。

◎ 茎が扁平ということでアマモを連想し、水生ということになったもので、現実には丸い茎も産出してはじめて水生という根拠はうすい。根茎が網目のように生長しているので、湿生植物であることは十分考えられるだろう。

○ 根茎部分がリニアのように配偶体とはみれないか。

◎ ちゃんと連続的な維管束があるので、そうではないと思う。

○ そうするとゾステロフィルムはやはり藻類と陸上植物をつなぐ植物とはなり得ないか。

◎ なり得ないと思う。

○ 世代交代は何故発生する必要があったのか。また、世代交代の起源はどう説明するか。

◎ むずかしい質問である。ただ、世代交代の起源については、御存知のように新生説と相同説という2つの説明がある。新生説（または挿入説）は、アオミドロのような単相植物が、接合子の減数分裂の時期をおくらせることによって、生活環の中に複相世代が生じたとする。したがって、造胞体が小型のものほど、原始的な植物ということになる。相同説は、配偶体と造胞体はもともと相同で配偶体が何かの原因で変形して造胞体となり両者が組み合わさって世代交代が生じたと考える。たとえば、藻菌類のあるものでは、環境条件如何によって配偶体が現われたり造胞体が現われたりする。新生説の方が説明はし易いと思う。

○ 動物では世代の交代は同相交代か、異相交代であっても $2n$ 世代は体の分裂による無性繁殖である。大部の動物は配偶体は退化し複相型の生活環である。一方、陸上植物はすべて単複両相型の生活環をもち、世代交代は異相交代である。この動物と植物のちがいを考えることが、なぜ世代交代

が生じたかの疑問をとく鍵になるかも知れない。つまり、陸上の生物は体制を $2n$ 優勢とすることによって進化を果した。生物体をして $2n$ 優勢とする方法は2つしかない。ひとつは、単相世代をなくすことであり、他の一つは単相世代を無限に

縮小することである。前者の道を歩んだのが動物であり、後者の道を歩んだのが植物だというわけである。後者の道からは必然的に異相交代という世代交代が生れてくる。

(抄録 清水建美)

【夏季例会合宿報告】

男山の植物を訪ねて

中山 洸

昭和52年8月27・28日の両日、長野県植物研究会の採集会が長野県の東端、南佐久郡川上村の男山(1851m)で行なわれた。参加会員は、清水、奥原、楯、山崎、伊藤(静)、堀米、清沢、北村、小林、横内、飯沼、伊藤(文)、大木、草間、白井、林、中山その他会員外3名であった。

今までの採集会になく盛会であったので幹事の顔もほくほくであったが、その内容もまた複雑となった。以下に順を追って報告いたします。

甲武信岳に源を持つ千曲川は川上村内を東西に流れて川上村の出口あたりで流れを南北に変える。この千曲川に沿って断層が走ると考えられている川上村の地質は大きく二つに分かれる。千曲川の南側は中生層の分布域でこれを貫いて金峰山塊の深成岩類(花崗岩)が被っている。これに対し北側は古生層が広く被っている。いわゆる秩父古生層である。男山はこの古生層の中に深成岩によって形成され、その名のような荒々しい山肌を持って立っている。これに対してなだらかな山形を持つ女山が千曲川の反対側の中生層の中にある。今回の調査対象となったのはこの男山である。

気象条件は年間を通して降水量が少なく、冬は寒く長く、夏は涼しく短かいという乾燥冷涼な気候である。昭和52年冬の最低気温 -23°C と記録されている(秋山地区標高1270m地点)、このような条件下での植生は比較的単純である。森林植生を概観的にみると、自然植生としては金峰山頂付近の2500m付近と甲武信岳山頂の一部に高山植生がみられる程度で、それ以下の2300m付近までにはオオシラビソ林が分布するが量的には少ない。従って亜高山帯を広く被うのはコメツガ林が主体となる。土壌の発達の違い、急峻な山岳を多く持つこの地域はコメツガの純林の発達が著しい。標高1400~1500m以下はミズナラやシラカンバの分布域となるが、現在はカラマツの植林が広く被っているため自然植生として残されている地域はほとんどない。一部岩尾根

などにアカマツ林が特徴的にみられる程度である。男山はこのコメツガ林域にはいるが岩肌の露出が多く傾斜も強いコメツガの発達もよくない。

第一日<8月27日> 午後5時30分頃、川上村御所平の山二旅館に集結する。夕食の後、全員参加のもとに長野県植物誌の調査計画を話し合った。各分担区域の予算案の調整、調査内容および採集計画の検討をする。夜の更けるのも忘れて熱心な討議が行なわれた。それらのまとめと県への調査補助のための申請書の作成を明日に残して第一日目を終わった。

第二日<8月28日> 午前8時朝食とする。朝早くから植物の観察に出かけた会員も多かった。

昨夜の会議のまとめと申請書作成のため清水会長と横内氏はその事務処理にあたることになったため川上第2小学校まで上ることになった。幹事の中山は男山へのガイドと第2小学校への案内を兼ねることになったが、とりあえず山の案内は佐久に明るい山崎氏に代行を願って男山の登山道入口で本隊を送った。その後、清水、横内の両氏を案内して第2小学校へ上ったが、二人の姿をみているとそのまま置いて山の案内にもどることもできず事務の手伝いをする事になった。結局この書類作成の終わったのは午後3時であった。

一方本隊は幹事なしという異常なまま、男山の山頂まで調査・採集を行なって無事下山されてきた。午後3時30分頃、千曲川橋上で合流しお互いの労をねぎらいながら帰途についた。

終わりに林氏の男山採集記録を記しておく。

おしだ科—カラフトミヤマシダ かばのき科—ハシバミ ふな科—ミズナラ たで科—オオネバリタデ なでしこ科—フシグロ、フシグロセンノウ きんぼうげ科—クサボタン、レンゲショウマ くまつづら科—コウモリカズラ つばき科—ナツツバキ まめ科—イタチササゲ、ヤブマメ ばら科—イヌザクラ、クマイチゴ、ミヤマザクラ ふうるそう科—