

根の起源と維管束植物の分類

加藤 雅 啓*

M. Kato: Origin of roots and classification of vascular plants

維管束植物は Linnaeus 以来長い間、シダ植物と種子植物に分類されていた。前世紀末から今世紀初めに、Jeffrey (例えば、1917) はシダ植物の中に小葉類と大葉類の2群があり、種子植物は大葉類に含まれるとして、それまでの分類系を改編した。その後、Eames(1936) や Smith (1955) は Jeffrey の説を発展させ、維管束植物をマツバラ網、ヒカゲノカズラ網、トクサ網、シダ網(種子植物を含む)の4網に分類した。この分類系は、その後種子植物の各群が網としてシダ網から独立するよう修正されてきたが、基本的には今日まで踏襲されてきた(例えば、Foster と Gifford 1974)。

これらの分類系は主として植物体の地上部にあらわれる形質に基いて提唱された。Linnaeus は花の有無で顕花植物と陰花植物に分けたほか、花の構造で分類群を弁別した。Jeffrey, Eames, Smith は葉の形態(大葉、小葉、楔葉)、茎の維管束の構造(外原生—原生木部が木部の外縁にある—の原生中心柱、管状または網状中心柱など)、胞子嚢(小葉の表面に1個の胞子嚢がつくもの、特殊な胞子嚢托につく胞子嚢、大葉の裏面に多数の胞子嚢がつくもの、など)などの形質を重視した。また、真正中心柱が網状中心柱とは独立に平行して進化してきたことを明らかにした Namboodiri と Beck (1968) の研究以後、種子植物の各群はシダ網から独立した別網として認められるようになった。

根と維管束植物の分類

これに対して、地下部とくに根は維管束植物の大網分類の有効な形質としては利用されることが少ない。それは、根が頂端に根冠をもち根毛を側生するだけの軸状構造であるという形態的単純さと変異の乏しさに起因するのであろう。

加藤(1983)は分類形質として根を加えて維管束植物の分類系を再検討することを試みた。彼は根の分枝に着目し、根端で二分枝(外生発生)するヒカゲノカズラ網と、根端近くの内皮または内鞘から内生発生するトクサ網とシダ網(ならびに種子植物の各網)の相違を強調した(図1)。他の形質の変異

との相関に基いて、彼はシダ植物門をヒカゲノカズラ亜門とシダ亜門に分類し、4網のうちヒカゲノカズラ網とマツバラ網を前者に、シダ網とトクサ網を後者に属させた(表1)。マツバラ網は根をもたないが、他の形質の比較から、ヒカゲノカズラ網に近いと考えられた。これによって、根を含む分類形質の比較によって、維管束植物が2大系統群からなることが示されたのである。

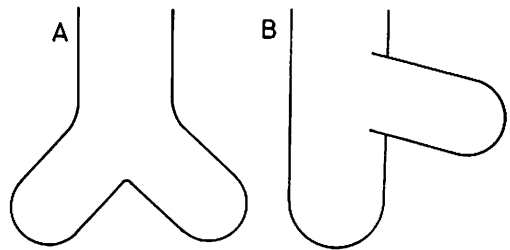


図1. 根の分枝。A, 頂端二分枝; B, 次端偽単軸分枝。(加藤 1983 より)

表1. 現生シダ植物の分類系。(加藤 1983 より)

維管束植物門	
ヒカゲノカズラ亜門	シダ亜門*
ヒカゲノカズラ網	シダ網
ヒカゲノカズラ亜網	シダ亜網
ヒカゲノカズラ目	リュリビンタイ目
ミズニラ亜網	シダ目
ミズニラ目	ハナヤスリ亜網
イワヒバ亜網	ハナヤスリ目
イワヒバ目	トクサ網
マツバラ網	トクサ目
マツバラ目	

* 種子植物はシダ亜門に入る。

イワヒバ属の担根体と根

シダ亜門の根の形態は比較的斉一であるのに対して、ヒカゲノカズラ亜門では根および関連構造はさまざまである。そのため、その形態と分類上の評価について議論が多い。

イワヒバ目の唯一の属であるイワヒバ属の多くの種では、茎の分枝点(ここに生じる茎頂分裂組織由

* 東京大学理学部附属植物園

来の分裂組織を angle meristem という) から軸状の担根体 (Würzelträger, rhizophore) が生じ、その担根体の先端部から根が分枝する (Foster と Gifford 1974)。これに対して, Webster と Steeves (1963 他) はその形態形成を観察することによって、担根体が根の一部であると主張し, Wo-chok と Sussex (1974) はオーキシンの輸送方向の生理学的性質から根の一部とする見方を支持した。それによると、茎の分枝点から外生発生的に地上根 (担根体) が生じ、やがて根冠を分化させ、着地する段階で二又分枝をくり返して地中根になる。このような見方は一般的に支持されている (Bierhorst 1971)。

最近各々の器官に含まれるポリペプチドの比較によって、担根体は根よりも茎により似ていることが示され、担根体を根の一部と考える説を否定する報告がなされた (Jernstedt と Mansfield 1985)。

担根体が根、茎、葉の基本構造とは異なる独自の器官であることは、従来から、それが場合によって茎に分化すること (Cusick 1954; Webster 1969) 中心柱の本部が根に特有な外原生ではなく、心原生であること (Foster と Gifford 1974) が知られているため強調されてきた。

イワヒバ属の担根体が独特の器官であるのか、根の一部であるのか、あるいは茎から根への移行の器官であるのかという問題は今後に残された課題である。諸性質の比較もさることながら、形態学的再検討が望まれる。

ミズニラ属の担根体

ミズニラ目に属するミズニラ属の塊状の地下茎についても異論が多い。地下茎は葉を生じる上半分と根を生じる下半分からなり、下半分は担根体 (rhizomorph, rhizophore) と呼ばれる。根を生じる担根体の分裂組織は維管束形成層の一部つまり 2 次的組織であると考えられることもあるが (Paolillo 1982)、茎頂の分裂組織と同様に 1 次の分裂組織であるとみる見方が有力である (Karrfalt と Eggert 1977)。それに従うと、ミズニラ属の地下茎は上下に二極的に生長することになり、見かけ上、種子植物の茎一根の二極性に似る (図 2)。

ミズニラ属と同じくミズニラ亜綱 Lepidodendrineae に属する化石植物のレピドデンドロン *Lepidodendron* の地下部は器官属としてスティグマリア *Stigmaria* と呼ばれる。スティグマリアは下方に二又分枝し、その枝に根を側生するので、レピドデンドロンの担根体である。地上器官の共通性の

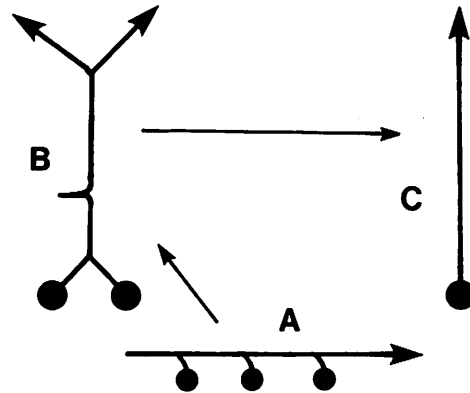


図 2. ヒカゲノカズラ綱の植物体。A, ヒカゲノカズラ属, イワヒバ属; B, レピドデンドロン, パウロデンドロン; C, ミズニラ属。矢印, 茎; 黒丸, 根。(Rothwell と Erwin 1985 より改写)

ほか、この根がミズニラ属の根と解剖学的特徴で一致しているため、両者の類縁性が支持されている (Stewart 1983)。

最近ヒカゲノカズラ綱の担根体の系統的關係についての説が提唱された (Rothwell と Erwin 1985)。それによると、ヒカゲノカズラ属やイワヒバ属にみられるように単極性の体制をもち、茎にそって根を不定的に生じるものが最も原始的で、見かけ上二極性で上方に生長する茎と下方に生長する担根体をもち、担根体上に根を生じるものが派生的である (図 2)。ヒカゲノカズラ綱の二極性は見かけ上の性質であって、基本的体制はイワヒバ属と同様単極性であると考えられている。レピドデンドロンの胚と思われる化石は胚が二又分枝して上の枝が茎に、下の枝が担根体に生長すると推定されている。胚軸に存在していたと思われる維管束が成体の中心柱に直交するように痕跡的に残っているパウロデンドロン *Paurodendron* はさらに見かけ上の二極化がすすんだものと解される。さらに、ミズニラ属では単極性を示す構造は消失していると推定される。

マツバラン科の地下茎

マツバラン科の植物体は、マツバラン属では突起状の、イヌナカクラン属では垂直に扁平な、小葉をつける地上茎と地下茎からなり、根をもたない。地上茎は地下茎から二又分枝または単軸分枝して生じる。地下茎は葉を欠き、仮根をつける。根冠をも

たないで根と構造上異なるが、機能的には根の役割を果たしている。ある条件下では、地上茎と地下茎は可逆的に変換する (Bierhorst 1958; 加藤 未発表)。マツバラ科の地下茎は葉をつけない点でデボン紀の化石植物でヒカゲノカズラ綱に近いアステロキシロン *Asteroxylon* の地下茎に似る。

一般に茎は葉を側生することを考えると、マツバラ科の地下茎を茎とみるのは適切でない。むしろ分化程度の低い軸状構造と考えるべきものであり、根の系統発生からみると、この構造は根がまだ分化していない段階の軸であろう。

根の起源

はじめにも触れたように、維管束植物の地上部は生殖器官だけでなく栄養器官においても多様に分化している。そこにみられる器官や組織は同一の祖先型から派生したと考えられる場合もあれば、平行的に出現したとみられる場合もある。ずっと単純な根についても同様のことがいえる。表1に示したように、現生維管束植物に認められるヒカゲノカズラ亜門とシダ亜門の二大分類群が、それぞれゾステロフィラム *Zosterophyllum* 類とリニア *Rhynia* 類という、陸上植物出現の初期にあたるシルル紀末期からデボン紀初期にかけて (約4億年前) 出現した、器官の未分化な軸状構造をもった化石植物群にまで溯ることができること (Banks 1970) を考えると、少なくとも両亜門の根は独立に起源したと推定することができる。

最も原始的な維管束植物と考えられるリニア類とゾステロフィラム類 (地下部はH状にくり返し分枝していた) は、地下軸がともに地中を横走し、それから地上軸が分枝して立ち上る体制をとっていた。これは現生のマツバラ科のものによく似ているといえる。したがって、最初の維管束植物は単極的であったと想像される。

維管束植物の基本器官である根、茎、葉がその祖先植物がもっていた構造と無関係に新生したとは考えにくい。葉が軸上突起または軸状枝から進化したに伴って茎が主軸から生じたと考えられているように、根もまた既存の構造から進化したに違いない。それはおそらく地下軸がその一部であっただろう。しかし、手がかりになる化石資料も乏しく、軸と根の中間的構造をもった現生植物も発見されていないため、根の起源を明らかにすることは困難である。しかし、その解明の手がかりはマツバラ科を含む現生シダ植物の根とその関連構造の広範な比較研究によって得られるかも知れない。

表2. 根の分枝と発生の関係

発生	分枝	
	二又分枝	偽単軸分枝
外生発生	イワヒバ属 ミズニラ属*	(該当植物なし)
内生発生	ヒカゲノカズラ属	シダ亜門

* ミズニラ属の根は内生的であるようにみえるが、担根体の著しい特殊化のためであって、担根体の基部分裂組織から外生的に発生すると考えられる (Rothwell と Erwin 1985)。

ここで、まとめとして根の特徴の変異を整理しておこう。表2は根の分枝と茎上での発生のしかたの関係をまとめたものである。これから次のような関係があることがわかる。(1)系統発生的にみて葉と茎 (および根) が相同でないヒカゲノカズラ綱の根は原始的で単純な二又分枝をするのに対して、葉と茎が相同であるシダ亜門の根は偽単軸分枝をする。(2)根が茎に沿って生じるヒカゲノカズラ属の不定根が内生的に発生するのに対して、茎上に生じないで担根体という特殊な器官に生じるイワヒバ属とミズニラ属の根は外生発生する。いいかえると、小葉 (突起起源) 類の根は茎と同じ分枝様式を保持しているのに対して、大葉 (軸起源) 類の根は茎と異なる分枝様式を発達させている。また、葉と根の生じる位置が異なるイワヒバ属とミズニラ属は共に同様に外生的に生じるのに対して、葉と根が同一茎上に生じるヒカゲノカズラ属とシダ亜門では発生様式が異なっている。このことから、根の特徴の一部は植物体の他の構造とりわけ葉と形態形成上 (および生理上) のある関係をもちながら生じたことがうかがえる。

現在のところ、根の起源についての考えは想像の域を出ない。あえて想像をたくましくするならば、植物体の主軸が地下軸であって地上茎はその側枝であるマツバラ科 (化石植物の例としてはアステロキシロン) のような体制のものから、他の大多数の維管束植物にみられるように、茎が植物体の主軸をなす体制に変化した時 (例えば、地中から地表生活への変化に伴って)、水分・養分吸収と地中への固着の役割を担う根が起源したのかもしれない。

引用文献

- Banks, H. P. 1970. Evolution and Plants of the Past. Wadsworth, Belmont, California.
Bierhorst, D. W. 1958. Systematic changes in the shoot apex of *Psilotum*. Bull.

- Torrey Bot. Club 85: 231 – 241.
- . 1971. *Morphology of Vascular Plants*. Macmillan, New York.
- Cusick, F. 1954. Experimental and analytical studies of pteridophytes. XXV. Morphogenesis in *Selaginella Willdenovii* Baker. II. Angle-meristems and angle-shoots. *Ann. Bot. N. S.* 70: 171 – 181.
- Eames, A.J. 1936. *Morphology of Vascular Plants: Lower Group*. McGraw-Hill, New York.
- Foster, A.S. and E.M. Gifford. 1974. *Comparative Morphology of Vascular Plants*. 2nd ed. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- Jeffrey, E.C. 1917. *The Anatomy of Woody Plants*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Jernstedt, J.A. and M.A. Mansfield. 1985. Two-dimensional gel electrophoresis of polypeptides from stems, roots, leaves, and rhizophores of *Selaginella kraussiana*. *Bot. Gaz.* 146: 460 – 465.
- Karrfort, E.E. and D.A. Eggert. 1977. The comparative morphology and development of *Isoetes* L. II. Branching of the base of the corm in *I. tuckermannii* A. Br. and *I. nuttallii* A. Br. *Bot. Gaz.* 138: 357 – 368.
- Kato, M. 1983. The classification of major groups of pteridophytes. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo Sect. III.* 13: 263 – 283.
- Namoodiri, K.K. and C.B. Beck. 1968. A comparative study of the primary vascular system of conifers. III. Stelar evolution in gymnosperms. *Amer. J. Bot.* 55: 464 – 472.
- Paolillo, D.J., Jr. 1982. Meristems and evolution: developmental correspondence among the rhizomorphs of the lycopsids. *Amer. J. Bot.* 69: 1032–1042.
- Rothwell, G.W. and D.M. Erwin. 1985. The rhizomorph apex of *Paurodendron*; implications for homologies among the rooting organs of Lycopsida. *Amer. J. Bot.* 72: 86 – 98.
- Smith, G.M. 1955. *Cryptogamic Botany*. Vol. II. Bryophytes and Pteridophytes. 2nd. ed. McGraw-Hill, New York.
- Stewart, W.N. 1983. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Webster, T.R. 1969. An investigation of angle-meristem development in excised stem segments of *Selaginella martensii*. *Can. J. Bot.* 47: 717 – 722.
- Webster, T. R. and T. A. Steeves. 1963. Morphology and development of the root of *Selaginella densa* Rydb. *Phytomorphology* 13: 367 – 376.
- Wochok, Z. S. and I.M. Sussex. 1974. Morphogenesis in *Selaginella*. II. Auxin transport in the root (rhizophore). *Plant Physiol.* 53: 738 – 741.