

根の起源と下等維管束植物の体制

玉川大学農学部 今市涼子

維管束植物の植物体は根、茎、葉の三大器官から構成される。葉については大葉は軸起源、小葉は軸上の突起起源の器官であるとする説が化石記録からも支持されている。これに対して根は葉より遅れて進化してきたものと推測されるが(熊沢, 1987) 根の起源については全くわかっていないのが現状である。器官学上、根は根冠をもち、根毛を側生し、無限成長する軸状器官であると定義される。根は主として地中器官であるため環境変化を受けにくく、形態にも変異が少ない。しかし分枝様式からみると維管束植物の根は大きく違う2タイプに分けられることがわかる(図1)。第一は根端で二又分枝をする根でヒカゲノカズラ綱にみられる。これは頂端分裂組織が2分裂する点で外生発生といえる。第二は側根が内皮または内鞘から内生発生し、単軸状分枝をする根でトクサ綱、シダ綱、そして種子植物全てにみられる。加藤(1983)はこの根の違いに注目し、他の形質も考えあわせて、維管束植物は二大系統群からなることを示した。彼によればシダ植物門はヒカゲノカズラ亜門とシダ亜門に分類される。前者にはヒカゲノカズラ綱とマツバラ綱が属し、後者にはトクサ綱とシダ綱、及び種子植物の各綱が属する。

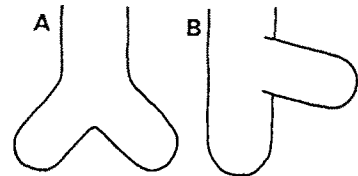


図1. 根の分枝様式 A. 頂端二又分枝, B. 次端単軸状分枝 (Kato, 1983より)

シダ亜門の根の発生様式及び形態には変化が少なく根の起源について、話題のぼることは少ない。これに対してヒカゲノカズラ亜門では形態が特異で器官学上の解釈に議論の多い器官がいくつか知られており、イワヒバ属の担根体やマツバラ科の地下器官などはしばしば根の起源を論じる際に引き合いに出されてきた。

【イワヒバ属の担根体】

イワヒバ科イワヒバ属の多くの種は、茎の分枝部から外生的に発生した1本の軸状器官をもつ(図2)。これは先端部から根を分出するという事実から1868年 Nägeli と Leitgebによって担根体(Wurzelträger, rhizophore)と名付けられた。担根体は時に葉をもつシュートに転換することから、茎から根への移行器官である可能性が論じられたり、あるいはイワヒバ属は原始的な植物であるため茎や根の器官としての確立が不十分であるとする見方も提出された。しかし1960年代にWebsterとSteeves(1963他)によって形態形成の研究が行われ、担根体は根の一部、すなわち地上根であり、特別な器官でないことが主張された。彼らによれば担根体は茎の分枝部から外生的に発生する根(地上根)で、初めは根冠をもたないが、やがて根冠を作り二又分枝を行い、地中根を出す。

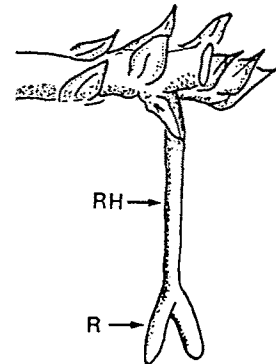


図2. イワヒバ属の担根体(RH)と根(R)

地上根説はWebsterとSteevesの提唱以来、担根体説にかわって広く受け入れられ

ており、その後WochokとSussex (1974)が行ったオーキシンの輸送方向という生理的性質の研究からも地上根説の妥当性が支持された。しかし近年、JernstedとMansfield (1985)はポリペプチドの比較から、担根体は根より茎に近いことを示し、地上根説に否定的な見解を表明している。

このような状況のもとImaichiとkato (1989, 1991)はコンテリクラマゴケと熱帯産イワヒバ属3種を材料に、準超薄切片法を用いて形態形成過程を詳細に追い、担根体説の妥当性を主張した。コンテリクラマゴケの担根体は外生的に発生した後1mm程伸長すると、担根体頂端分裂組織の先端に存在していた頂端細胞が形を変えてまわりの細胞から区別できなくなり、頂端細胞の消失がおこる。頂端細胞の消失とはほぼ同時か少し遅れて、担根体分裂組織の内方の2箇所細胞が大きくなりそれぞれ中に根の頂端細胞が切り出される(図3Ⅱ)。根の頂端細胞は側方だけでなく上方にも細胞を切りだす。上方に切り出された細胞は根冠細胞となり、根端分裂組織が完成する。この段階では根端分裂組織の上には担根体の組織がかぶさっているが、根の成長にともない担根体組織はくずれて剥がれ落ち、ついには根が露出する。このような発生様式は内生と呼ばざるを得ず担根体は根を内生するといえる。地上根説を提唱したWebsterとSteevesの形態学的根拠は担根体の頂端細胞がそのまま根の頂端細胞になり、担根体と根との間に発生上のギャップがないという事実であった(図3Ⅰ)。しかしImaichiとKato (1989, 1991)により担根体頂端細胞と根の頂端細胞とは別物であることが示された(図3Ⅱ)。担根体と根との間には発生上の不連続がみられる。

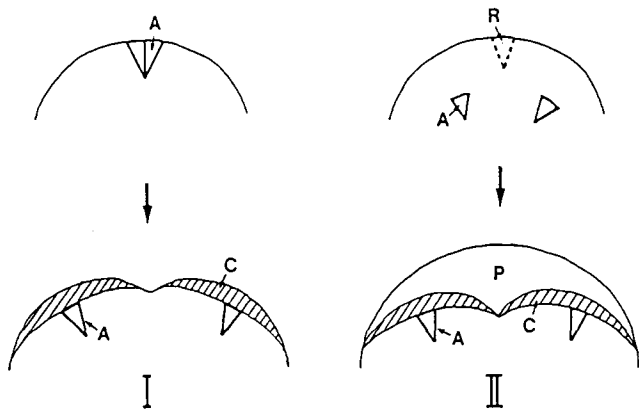


図3. 地上根説と担根体説の形態形成模式図。

Ⅰ, 地上根説, Ⅱ, 担根体説, A, 根の頂端細胞, C, 根冠, P, 担根体組織, R, 担根体頂端細胞

熱帯産の大型種 (*Selaginella delicatula*, *S. plana*, *S. caudata*) では担根体も太く大型である。これらは外生的に発生した後、コンテリクラマゴケの担根体とは異り、3~5回二又分枝を行ってから初めて根を内生的に発生させることがわかった。二又分枝を繰り返す担根体の先端には常に四面体形の頂端細胞が存在する。コンテリクラマゴケを含めてこれまでの研究に使われてきた温帯性の種は小型であるため、二又分枝を行うという本来の性質を十分に示さず分枝前に根を形成してしまうと考えられる。

担根体は二又分枝を行い、葉を作らず、根冠をもたない、根を内生的に生じる1つの軸状器官である。前述のように茎と根の中間形や移行形と考えるより、むしろ担根体は現生の維管束植物の三大器官、根、茎、葉のいずれにも属さない、それら

と同等の独立の器官と考えるほうが妥当と思われる。

イワヒバ属の担根体とよく似た器官は石炭紀の化石植物の *Lepidodendron* の担根体 (rhizomorph) と現生のミズニラ科ミズニラ属の担根体にみられる。ミズニラ属については根は担根体の基部分裂組織より外生的に形成されるとする説もあり (Rothwell and Ervin, 1985), イワヒバ属の担根体と相同な器官であるかどうか今後の研究が待たれる。

【マツバラ科の軸状地下器官】

マツバラ科の植物体は二又分枝を繰り返す地上部と不規則な分枝を繰り返す軸状の地下器官から構成される。根は生活史のどの段階にも全くみられない。地上部はマツバラ属では突起状の、イヌナンカクラン属では偏平な葉状構造をもつため、地上茎と考えられる。地下部は仮根を作るが、根冠をつくらず、時々地上茎を分枝する器官で、地下茎 (根茎) と考えるのが最も一般的である。しかし葉も根も欠き、仮根のみを作ることからいわゆる茎とは違う器官である。根冠を作らないので根とは違うが機能的には根の役割をしていると思われる。

地下茎の分枝は不規則で、二又状であったり、枝の長さが不平等であったりする (図4)。また極端に成長の抑えられた休眠芽のような側枝も所々に見られる。分枝の起こる位置や方向、側枝の形成される位置には全く規則性が見られないのが大きな特徴である。地下茎は時々地上茎を作るが、地上茎がいつ、どのように形成されるかそのメカニズムはよくわかっていない。外見上からは、地下茎から作られた側枝のうちあるものが最初は仮根を作るが、そのうち何等かの原因で仮根を作るのを止め太くなり、やがて葉を作り始め地上茎となるように見えることが多い。地上茎の基部には地下茎と同様な休眠芽が多く見られる部分があり、その上部から葉が形成され始める。このように地上茎は最初から地上茎として分枝したのではなく、地下茎の側枝として形成された後に地上茎への転換が起こったように見受けられる (滝口, 未発表)。長く伸びた地下茎の先端がそのまま地上茎に転換するように見えることもある。逆に地上茎が地下茎に転換することも知られている。地上茎を人工的に下向きに曲げ先端を土壤中に埋めてやると仮根を作り始め地下茎になる (Bierhorst, 1958)。転換した地下茎を外に出してやると再び地上茎にもどる (加藤, 私信)。このように地下茎と地上茎の転換は可逆的であり、地下茎と地上茎との分化はあまり進んでいないといえる。

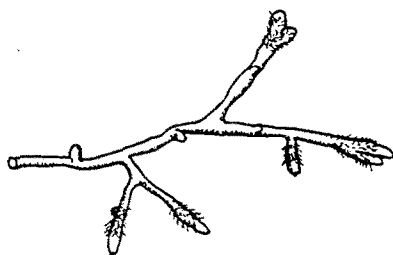


図4. マツバラの地下茎

マツバラ科の地下茎は分枝が不規則であったり、地上茎と地下茎の分化が曖昧であることなどから原始的状態にあると考えられ、地下茎が何らかの変遷をへて根に転換するとする説は魅力的ではある。しかしそれを説明する具体的な系統発生モデルを構築することは難しい。マツバラ科の地下茎は葉を作らず、根冠をもたないという点でイワヒバ属の担根体と似ているが、葉をもつ地上茎を作り、根をもたず、屈地性を示さないという点で担根体とも違う。担根体が根、茎、葉に相当する独立の器官であるとするならば、マツバラ科の地下茎もこれらに匹敵する別の独立の軸状器官と考えるのが妥当と思われる。

【根の起源】

大葉類（シダ亜門）の根は内生発生して単軸状分枝をするのに対して、小葉類（ヒカゲノカズラ綱）の根は二又分枝をするという大きな違いがある。しかし小葉類の根も最初に担根体や茎上に形成される時の発生様式をみると内生であることがわかる。イワヒバ属では茎上に外生発生する担根体は根ではなく、根は担根体から内生発生することがImaichiとKato(1989)によって示され、また根が担根体のような特別の器官からではなく、直接、茎上に形成されるヒカゲノカズラ属ではシダ亜門の場合と全く同様に茎の内鞘から根が内生発生することが知られている（Bierhorst, 1971）。

このようにヒカゲノカズラ亜門、シダ亜門いずれにしても根の起源を考えると内生発生の由来を明らかにすることが根の起源を探る上で鍵をにぎると思われる。シダ亜門の中でウラボシ科の *Stromatopteris moniliformis* の根は注目に値する。本種の植物体の体制はマツバラン科のものに非常によく似ており、地下を横走する地下茎（根茎）と葉をもつ直立茎から植物体が構成される。地下茎は茎とはさかれているが葉を作らず、時々直立茎を出す。マツバランと違って地下茎には根が形成される。Bierhorst (1971) によればこの根は地下茎から内生発生的に生じるが、時には側枝がそのまま根になることもあるという。胚発生でも根の形成が遅れ、初期の胚には根はみられず、何枚かの葉をつけた後に初めて根が形成される *Stromatopteris* の根は全て内生的に形成されるのか否か、葉を作らない地下茎は他の維管束植物の茎と相同の器官か否か、詳細な研究が待たれる。マツバラン科との類似はともに共生菌をもつことを遠因とする収斂、すなわち他人の空似かもしれない。しかしもしマツバラン科の地下茎が根を作ればそのまま *Stromatopteris* の地下茎に良く似た器官ができあがることになる。マツバランの地下茎は根をもつに至っていない原始的な軸状器官と考えるのが今のところ妥当と思われる。

最も原始的な陸上植物と考えられるシルル紀末期からデボン紀初期にかけて出現した *Rhynia* 類や *Zosterophyllum* 類でも地下軸がともに地中を匍匐し、そこから地上軸が分枝して立ち上がる。マツバラン科とよく似た体制をとっていた。これを考慮するとマツバラン科のような体制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、根が確立したことは想像にかたくない（加藤, 1987）。そして根の確立は多数の段階を経てゆっくりと行われたのではなく、一気に起こったのかもしれない。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内生発生の単軸状分枝をする。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生させている。このように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（加藤, 1987）。根の起源を明らかにするためにはマツバラン科、ヒカゲノカズラ綱、*Stromatopteris* 等を含めた広範な分類群についての比較研究が必要である。そして根だけでなく、他の器官も含めた下等維管束植物の体制についての全体的な理解が重要であろう。

引用文献

- 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.
- Imaichi, R. and M. Kato. 1989. Developmental anatomy of the shoot apical cell, rhizophore and root of *Selaginella uncinata*. Bot. Mag. Tokyo 102: 369-380.
- and ———. 1991. Developmental study of branched rhizophores in three *Selaginella* species. Amer. J. Bot. 78: 1694-1703.
- 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.
- Kato, M. 1983. The classification of major groups of pteridophytes. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. III. 13: 263-283.
- 加藤雅啓 1987. 根の起源と維管束植物の分類 長野県植物研究会誌 20号: 58-61.
- 熊沢正夫 1979. 植物器官学 裳華房 東京.
- Nägeli, C. and H. Leitgeb. 1868. Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beitr. Wiss. Bot. 4: 124-158.
- Rothwell, G. W. and D. M. Erwin. 1985. The rhizomorph apex of *Paurodendron*: implications for homologies among the rooting organs of Lycopsidea. Amer. J. Bot. 72: 86-98.
- Webster, T. R. and T. A. Steeves. 1963. Morphology and development of the roots of *Selaginella densa* Rydb. Phytomorph. 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.