

管束植物の系統発生について

II. 種子植物の個体発生の過程と真正羊歯植物のそれとの間に見られる差異の原因について

A Phylogenetic Consideration on the Vascular Plants

II. The origin of the discrepancy between the true ferns and the seed plants in the processes of their ontogeny

保井コノ (Kono Yasui)
Botanical Laboratory, Faculty of Science,
Ochanomizu University, Tokyo

Abstract

From the studies of the ontogeny of the seed plants and the true ferns the different characters in these two groups are summarized in Table 1.

Table 1. The contrast characters which specialize the seed plants and the true ferns

Standard	Seed plant	True ferns
	A. Gametophyte	
a. Type of thallus	Heterotype	Homotype
b. Habit	Parasitic	Self-supporting, semiterraneus
c. Type of cell division	Simultaneous type, no special growing point cell appears	Successive type, growing point cell leads the growth
d. Composition of body	3-dimentional	Begins with one-dimentional, then reaches 2-dimentional
e. Habit of male gamete	Reaches the egg cell thru pollen tube cell (a cell of the male gametophyte)	Reaches the egg cell swimming water, conducted by the malic acid diffused from archegonium
	B. Sporophyte	
a. Unit composition of body	A composition resembling seedling composed by hypocotyl and cotyledon	A composition resembling prothallium, though it grows 3-dimentionally
b. Type of development in the unit composition	Simultaneous type	Successive type
c. Duplication of the unit composition	Due to the secondary appearance of the growing point (corpus initial and tunica)	Due to the division of the growing point cell on the tip of the body
d. Course of the differentiation of the tissue	Begins simultaneously, then proceeds from the distal part to the proximal part of the unit composition	Proceeds from proximal to distal part of the unit composition

e. Root	Main root and lateral root develop	No main root, but lateral root
f. Flower	Develops	Non
g. Origin of spore mother cell	Periblem origin	Dermatogen origin
h. Seed formation	Occurs	Non

The supposed phylogenetic original plants composed under the consideration of those characters listed in Table I are as follows:

1. That of the ferns resembles the prothallium of the living ones. The cell division occurs when the nucleus divides in the cell, making uninuclear multicellular filament first, leaving a growing point at the tip of the body. After a little while it grows 2-dimensionally due to the division of the growing point cell by terns, producing the cells of the thallus. Semiterraneus. The reproductive cells are zoospores.

2. That of the seed plant resembles the seedling of the living seed plant, composed of a stalk and a leafy upper portion. The initial cell develops first as the multinuclear cell, then to the uninuclear multicellular thallus. Subterraneus. The reproductive cells are swarm spores.

In the later phylogenetic stage there appeared different kinds of sexual reproduction in the above two, which induced the alternation of the n -(gametophyte) and $2n$ -(sporophyte) generations, the terraneus habit, the differentiation of the vascular bundles, the spore formation in the sporophyte generation, and the resting type spores in the fern plants, while the parasitic type in the seed plants.

Now we can find out the resemblances of those two types in the item 1 and 2 in the living green algae, belonging to different systematic types. They suggest to us that the seed plants and the ferns derived from different ancestors and were parallel existences in the phylogenetic ages having no implication between them. In Table 1 we can find out that there we can trace back the cause of the differences of many characters in both groups into the protoplasmic character in their initial cells. And the latter more importantly leads the writer to consider that such fundamental character as that which concerns to the protoplasmic behaviours conducting the ontogeny in such large group as the seed plants could not be derived from such a differentiated group as the ferns.

As for the common characters in them, (1) they have similar type chloroplasts. However, we can find out a similar case in the green algae as well as in the green plants in other systematic groups. It is one of certain universal characters with certain broad distributions in the plant kingdom; (2) they have vascular bundle, which is considered an important character by which they are classified in the same group as the vascular plants, but it looks to the

writer that this character is not a unique one in these two groups; it appears in the moss, though very primitive, and the sieve tube develops in the brown algae such as laminaria. Thus the cause of the appearance of the vascular bundles is to be considered as the results of the plant body developed 3-dimensionally and thickened in the $2n$ -generation due to the doubling of the nuclear phase, namely there appears a part in the center of the body, where the light can not reach from the outside so that the cells can not develop as the synthetic tissue and also there accumulate the synthetic products transferred from the differentiated synthetic tissue outside; thus there develops the reserving tissue, then conductive sieve cells or tubes. The self-digestion in certain cells among those reserve cells may cause the xylem elements. The latter may be the ones which were induced by the terrestrial habit. In short the possibilities of the appearance of the reserve or conductive tissue exist in several different kinds of the plant groups, and the terrestrial habit forced the development of the tendencies. Consequently the presence of these two common characters can not be recognized as the direct proof of the assumption that the ferns and seed plants have the intimate phylogenetic relationship.

Here the writer wishes to say that in the field of the phylogenetic studies we have to consider more details from the comparative studies of the ontogeny in the plants, and we have to select in this field the different standards from those in the studies of the derivation of certain small groups or some organs in the living things.

は し が き

現在われ等の目の前に生活するある二つの生物群が互にある程度の似よりをもつ場合にそれ等が同じ祖先型から分れて、別々の群として生存するものだという基本考察のもとにそれ等生物の共通点から、その祖先の形態発生及びその生活状態を想定し、それとともにそれ等 2 群が、どんな原因で違って来たかということを推定しようとして、そこに比較形態学、比較発生学が成りたっておりとともに系統学と遺伝学が構成されておる。筆者は植物界で同一祖先から派生したであろうと推定されておる種子植物群と真正羊歯群とをとりあげて、それ等両者がどの程度の相似性と相異性を持ち、そしてそれ等の共通の祖先というのは、どんな形態をもちどんな生活をしていったものであろうかという疑問をもって、この研究をはじめた。そしてこの 2 群がそれ等自身として、系統学的に発達して今日の状態を得た成り行きを追究した結果として種子植物の系統発生の祖先型は多核細胞体であったであろうとの推論を発表した(保井 1944)。この考察から種子植物とよばれる植物群ではその個体発生にあたって、いわゆる生長点細胞という特殊の 1 個の分裂細胞をもたないということを報告した。Schmidt (1924) が言いはじめ、近頃種子植物の個体発生を研究する人達の間で、種子植物の生長点は単一細胞でなく corpus initial と tunica という分裂細胞群からできておると言われる考察は筆者の多核細胞起原説から考えた‘茎の生長点とよばれておる部分は、第 2 次の生長点である’という結論

から容易に引き出される。即ち茎の生長点とよばれておる部分は第 1 次の発生において皮層、中葉及び中心柱が分化された体上に、2 次的に活性化された細胞群であるから tunica は dermatogen に corpus initial は periblem 及び plerome に関係して生じた分裂細胞群であるという考察から容易に説明せられる。

1951 年に筆者は又種子植物の系統発生期を 1. この群の個体発生の初期に見られる seedling に相似の水中生活体で管束の発生の無かった時代。2. 管束の発生期。3. 根及び芽の生長点の発現期（陸上に上った時期）。4. 茎の構成期に分けられることを論じた。同時に管束植物としての種子植物に対して真正羊歯類はその最古の祖先型から全然異った型に属する。即ち、この植物群は 1. 多核細胞期をもたず、最初から単核多細胞型であり、特殊の生長点細胞をもつこと。2. 分化は基部から始まって先端部に向うという方向性をもつことを略記しておいた。昨 1953 年金沢市で開かれた日本植物学会に特別講演として、その大様をのべ、同年末東京での例会で稍詳細に種子植物と羊歯植物とが、どの様な点で互に交渉するかについてのべたが、今その差の起る原因は両者の原形質の性質の相異にまで立帰らなければならないことを記し、両者の地史上の発達は平行的のもので、両者が祖先を一つにするならばそれは系統上始原的な時代に立かえらなければならないという結論に達したことについて記したい。従って筆者は管束をもつということで種子植物及羊歯植物を一系統の下に置こうとする Telome 説 (Wilson, 1953; Takhtajan, 1953) に賛成を表しかねること、又系統的研究は現存植物の発生の比較研究から出発すべきことを強調したい。

種子植物と羊歯植物の個体発生の比較

A 配偶体 a 種子植物、種子植物の配偶体は異型で、その原初細胞は大芽胞と小芽胞との区別をもつ。

小芽胞からの雄の配偶体の発生は母植物、即ち、造胞体の組織内で始まるが、その細胞が小形で細胞質の分量が少いために核分裂は細胞分裂を伴うが、各細胞の分界は不完全で配偶子はその母細胞の姉妹細胞である花粉管細胞の細胞質内に浮遊する等多核細胞的の状態をもつ。この状態で雄の配偶体(花粉)は一旦母体を離れるが、再び母体又はその相同体に帰る。この間に花粉は生長することもなく核又は細胞の分割をも行わない。母体又はその相同体に帰った花粉では、花粉管細胞の細胞質が高い滲透性と強い膨潤力を現わして著しい生長を母体の組織内に於てする。この花粉管細胞の示す特性は、多核細胞形成能力と共通するもので種子植物の原形質のもつ著しい特性の一つである。

大芽胞の発生は、常にその初期に多核細胞期をもつ、それが単核多細胞期に移行しても特別の生長点細胞を作らず、生長は同時分裂型で行われる。そしてその芽胞が形成された母体即ち、造胞体を離れることなく、その組織内で発生をとげる。

これ等大小芽胞から配偶体の発生する状態及びその母体である造胞体との関係はこれ等配偶体殊に雄の配偶体が独立生活をしていた祖先型から降下したものであるというよりも、系統発生の早期から有性生殖細胞が、その母体である造胞体を離れないで生殖を営んだものから降下したものと見るのが正当であると考えらる。

種子植物中にも配偶子が纖毛を持ち運動するものがあることから、直に雄の配偶子が水中を泳いで雌の配偶子にどいたものから降下したという考察もあるが、それでは花

粉管の由来をどう説明するかが難問題でなければならない。

b 羊歯植物 羊歯植物の配偶体の始原細胞である芽胞は大小の区別がなく成熟したものは母体を離れて独立の生活に入る。

芽胞から前葉体が発生するときには常に特定の生長点細胞をもち、その分裂は最初は 1 次元的で若干の単細胞列からなる原系状部をもち、次にその先端の生長点細胞が体軸に斜の分割を左右交互に行うようになり 2 次元発生の法によつて 1 重の細胞からなる心臟形の前葉体の主部が作られる、環境によっては生長点細胞が体軸の方向に平行に、そして体の表面に直角の方向に 2 分して、その各が再び生長点細胞としての分割を行って前葉体の分枝が起る。これ等の場合にも生長の方向は一方的で、分割した栄養細胞の老成度は常に体の基部に早く先端部に若い細胞をもつ、言いかえれば発生は 2 次元になるが分化は基部から先端部に向う一方的のものである。

配偶子は異型であるが同一前葉体上にでき雌の配偶子は母体内で発生し、成熟とともにその蔵卵器から雄の配偶子に対する誘導物質（リンゴ酸）を排出する、一方雄の配偶子は成熟すると母体を離れ単独に水中を泳ぎ雌の配偶子からの誘導物質に反応して雌の配偶子に達し生殖を行う。

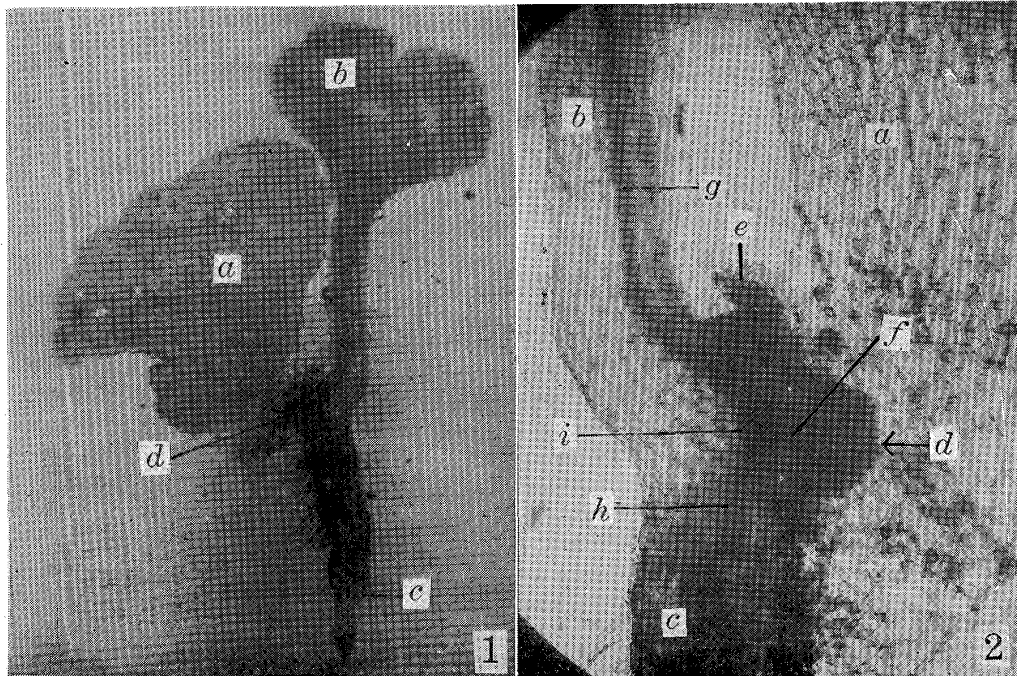
上にあげた点を要約すると種子植物の配偶体の発生は多核細胞型で羊歯植物のそれは単核多細胞型である。雄の配偶体は前者では配偶体細胞によって伝達されるが後者では独立に水中を泳いで雌の配偶子に到達する。

B 造胞体 管束植物はその名の下に分類されておる植物群の各が、その系統的原型に受精現象の発現によつて $2n$ -世代即造胞体が誘導され、それが核相の重複によつて新しい形質の発現を見ると共に陸上への発展をとげたものであると考察されるが、造胞体の成長は原型から進化した基礎単位構造のくり返しによるものである。そこでまづその単位構造を各群について調べ、次にそのくりかえしの構造並に後代的に発現した形質について記述する。

B 1. 造胞体の基礎単位構造 a 種子植物 種子植物の基礎単位構造は芽生の子葉部と胚柄によつて表現され得るものである。この部分の発生は裸子植物では最初に多核細胞期をもち次に単核多細胞期に入り、そこで胚柄と子葉部の分化が行われる。被子植物では多核細胞期が省略された形で直に単核多細胞期に入るが、両者ともに細胞の分割は同期的即ち、多核細胞型で特別の生長点細胞をもたずその後の体内の分化及生長も同時的である。この構造の系統的の発生については第 1 部に記した事が多いから以上にとどめる（保井 1951）。

b 羊歯植物 この植物群の単位構造はその形態及び発生において配偶体即ち、前葉体のそれと著しい相似性をもつ。即ち、前葉体の発生の初期にもつ原系状部の単列細胞に相当する部分が造胞体では 3 次元的多細胞からなる柱状部となる。それは受精卵即ち、造胞体の原始細胞の初期の 3 回の分裂は 1 個の生長点細胞とそれを頂点として取囲む 3 個の低次の分裂能力をもつ細胞群（組織原細胞群とよぶ）を作る。最簡単なものでは同様の分裂形式が生長点細胞にくりかえされて 3 列の柱状細胞群をつくり、その先端に 1 個の生長点細胞をもち、その反対の端の組織面が前葉体に吸着する脚とよばれる部分になる。複雑な構造をもつ種類では組織原細胞の各が若干回の分割をして細胞列数を増す、したがって脚部の表面が大きくなる。柱状部の長さは種類によつて異なり、或者では非

常に短かくて葉柄の基部との区別も困難な位のものもある。以下この柱状部を第1茎節とよぶことにする(第1,2図)。



第1図 羊歯植物の幼造胞体, 前葉体に附着しておるもの。a, 前葉体の1部; b, 第1葉; c, 第1茎節から出た根; d, 脚の表面を指す。

第2図 第1図の1部(写真は反対側からとった)。a, 前葉体の1部, b, 第1葉の葉柄の1部; c, 根の1部, d, 脚の表面を指す; f, 茎の管束の末端の位置を示す; h, 根の管束; i, 根の管束の出発点。

Fig. 1. Photomicrogr. of a young plant of a true fern, attaching to mother protallium; a, a part of the prothallium; b, first leaf; c, root of the first node; d, arrow shows the surface of the foot. ca $\times 15$

Fig. 2. A part of Fig. 1, photo taken from opposite side. a, a part of the prothallium, b, a part of the first petiole; c, a part of the first root; d, points the surface of the foot; h, vascular boundle of root; f, shows the distal point of the bundle of stem; i, shows the starting point of first root. ca $\times 60$

次に生長点細胞が縦に2分してその1は第2茎節の始原となり、他は第1葉として發育する(子葉、胚軸等の言葉は種子植物で胚期のものに用いるものであるから、此群に対しては使はぬことにした)。第1茎節は形態的には種子植物の胚軸に相当する部分であるが発生学的には異なったものである。即ち、胚軸は全体としての構造の部分であるが、羊歯植物の茎節は発生学的には未分化部である。

第1葉の主部は前葉体の主部を3次元的に發育させた形で、幅の広い厚さのある形として發育する。この葉の發生の経路も先端細胞が生長点細胞として行動し、その2分割によって小葉片の形成が行われるが、2分した細胞からの小片の發生は第1葉では両者からの發生に著しい差を見せないために葉片は前葉体の形に似ておるが、漸次その差が著しくなると、後に出来る葉は特殊の羽状葉を形づくるようになる。即ち二つの姉妹生長点細胞の發生は一方が早く他は未分化状態をとるから体制は telome (Takhatajan, 1953) 型をとらない。

この項にとりあげた、造胞体の単位構造の發生にも種子植物と羊歯植物との間には基

本的の差異が見られる。即ち、種子植物の発生は同時分裂型即ち、多核細胞型で特殊の生長点細胞を示さないが、羊歯植物は逐次分裂型、即ち、単核多細胞型で常に生長点細胞の存在を示し、それは始原細胞の分裂によって生じた頂点細胞の分割に連続するものである。

B 2. 組織分化とその方向 組織分化ということは、植物体が細胞という小室に区分された場合に、それ等細胞間に形態的、又は生理的の差が起ることを意味するのであるから、それには多分に環境の影響がある。従って1次元的の分割、即ち、線状配置や、2次元的の平面的配置をもつ場合には、外部環境に影響される分化、即ち、各構成細胞間の変化は軽少であるが、3次元的の構成をもつ場合には各細胞又組織が、その位置の関係から外部環境からうける影響に差を生じ、そこに又内部環境の差も起るから、それ等に対する各細胞又組織としての反応に差を生じる。即ち、分化の度が高まることは、当然の結果といえよう。従ってここに関係しておる二つの植物群においても3次元的構成をもつ造胞体において著しくなっており、そこにえられる差異から両者の系統学的の差もまた強く顕われて来ておる。

組織分化の研究には種々の面があるが、比較発生学的に見る場合の主要な点の1に分化の方向がある。即ち、分化が体内に行われる方向性である。それは a) 表面から中心に向っての分化と b) 体軸にそって縦の方向に起る分化とに別けられる。

a) 表面から中心に向う分化は外部環境に対する反応である面が多いから、造胞体では種子植物と羊歯植物との間に一般的には著しい差はない。即ち、原表皮の分化が第1に起りその内側に同化組織またその内側に通導組織、即ち、管束の分化が起る。だが

b) 即ち、軸にそった分化の方向は、種子植物では組織構成の基本が多核細胞型であるために体の各部の細胞に同様の分割力があり、特殊の生長点細胞をもたないから初期の生長は各部同時的で組織分化も同時的である傾向が著しいが、生長が進むと共にその生活環境の差に影響されて分化に方向性があらわれる。それは体の末端に分化度が高く順次基部に向ってその分化が進む、殊に盃状部(子葉部)にその差が著しく見えるが、羊歯植物では生長点が末端部に偏在するために体軸にそって細胞の生育度に差があり、その内外環境に対する反応度が異なるために、分化は体の基部に早く起り、順次細胞の反応度の進歩に従って先端に向って進み、体の末端部に未分化の部分を長く残すから、種子植物とは全然反対の方向になる。

C 体の後期発生 筆者はここで後期発生という言葉を出すが、これは一応定義して置く必要があると思う。後期発生という言葉の中には 1. 新しい生長点の出現によって、根という器官の発生。 2. 新しい生長点の出現、または既存の生長点細胞の活動によって B 項に記した体の構成単位の新しい発生という二つの面を含んでおる、今関係しておる植物群はこの発生によって体の生長を行うが、この発生機構においてもそれぞれ特異の点を示して、それが異系統のものであることを示すと共に、またそれが原形体のもつ特異性に起原することを示しておる。序にいう、この後期発生ということは植物体の大きな特性で、植物界に用いられる、或は存在する個体という定義のもとにある存在と動物界のそれとに大きな差が見られる原因である。

C 1. 根の発生 根という器官の発生は後生的(後期発生的)のものでまた管束植物の造胞体に特有のものである。管束植物の造胞体はこの器官の発生によって地上生活が可

能になり、気中生活による環境の変化の直接影響のみならず、地中からの養分吸収の機会を得たことは、殊に金属元素の種類とその量の増加を得たであろうことはStruckmeyer (1951)が組織培養の実験で証明したCaの吸収量の増加が組織の分化殊に導管の発達、細胞膜質の増加を促し、それが管束植物の茎の発達を著しくすることなどからも推定されることで、根の発生ということが、個体的にも系統的にも大きな結果を見せたであろうことが考定される。蘚類の造胞体が極めて原始的であるとはいえ、その柄部に管束をつくる可能性を示す(保井1926)に拘らず独立生活が出来ず、単に芽胞形成器官のみとして短くその生存を終るのは、そこに根の発生の機能を欠くことが大いに関係しておると考察される。

根の始原は同化組織で作られた細胞活性化物質が通導組織細胞を伝はって運ばれ、その刺戟によって組織の内部殊に管束内、或はそれに近接する柔細胞、或はその群が活性化されて分裂機能を回復し、それから発足する後期分裂組織の活動による発生作用である。この活性素の研究は近時多くの文献をもつものであるが、嫌光性で常に組織内で活く。或は明所では活性素の作用が抑制されるのかも知れないが、とに角、根の生長点は暗所また光の弱い所で形成される。

a 種子植物の主根とよばれる根の始原となる分裂細胞群、即ち、その生長点が胚軸の末端部に近い組織内に、胚軸の管束の末端部と関係してできることは、この管束によって活性素が子葉部から送られて来ることを推定させる。胚軸の管束は少くも2本以上であるから根の生長点始原は、それ等の終点で囲まれた圏の中心、即ち、胚軸の中軸線の延長上に管束の末端を少し離れた場所の細胞群が活性化されて生ずる。

発生した主根の組織内に分化する管束は protostele でその本部は外原型であるから胚軸の本部とは、その分化の方向を異にし、又根の節部は本部と同一圏内に交互に並ぶからそれも胚軸のそれと配置を異にする。これ等胚軸の管束と根のそれとは、胚軸内の管束の末端と根の管束の起点との間に発達する柔組織内に移行型の管束が発生して、上の両者をつなぐ。

b 羊歯植物の根の始原に関して古くから受精卵の最初の2回の分割によってできた4個の細胞の一つがそれであるとの説が行われておる。併しその実例として示されておる図にも根の生長点細胞は他の器官の生長点細胞と異なって最初に体の表面と平行する細胞膜によって分割されることが示されておる。そしてこのような分裂が上にのべた1/4球の一つの細胞に直に行われるのでないことは、その1/4球細胞自身を根の始原細胞と見るべきでないことを示しておるもので、根の始原細胞は組織内に後生的に発生することを認むべきである。実際第1根の発生は基礎単位構造が或程度発達した時期、即ち、其構造内に初期分化の起った後において始まるもので、その管束の始原組織の末端に近く節部組織原の外側にある細胞に起因し、茎の管束の方向、即ち、体軸の方向と直角の方向に発生することは第1, 2図に見られる第1根と単位構造との関係を見ても明かである。であるから羊歯植物では種子植物に見られるような茎の軸線の末端にその延長上に主軸をもつ主根とよばれる根の発生はなく、その根は種子植物でいえば側根とよばれる型のもので、その発現点は葉柄の基部と関係し、第1根は第1葉の正中線に出るものである。根の管束は茎部の管束に直接に連絡し、種子植物に見られたような後期連続は起らない。

C 2. 体の後期成長 管束植物の体の成長は第1期成長と後期成長とに分けられる。

第1期成長はB項にのべた単位構造の形成であり、後期成長は単位構造の反覆形成によって行われる。勿論ここには第1期成長機構のくり返しが行われるのであるが、後期成長を論ずる場合には、反覆作用が如何なる機構で行われるか、それ等単位構造は如何に連絡するか、また後生単位構造内に見られる変化を問題にする。

芽 後生単位構造の発達の初期にあるものを芽とよぶ。

芽の発生 種子植物の芽の発生は、初生発生体上の特別の部分に活性細胞群が再生されてその形成が行われる。最初に発生する芽は主芽とよばれて、芽生の盃状部の中心、胚軸の正中心線上で、丁度主根の発生点の反対側にあたる部分の表皮原細胞とその内部にある細胞群で Schmidt が corpus initial と tunica と名づけた生長点である。この生長点の形成にあづかる活性素は子葉片内で作られ、その柄部を経て移行し来たものであろうということは、その機構の大様とともに既に報告した(保井 1951)がそれは根の発生に関与する auxin とは性質を異にし、その活動する場所は組織の表面とそれに連る内層で飽和水蒸気を含む気中である(保井 1945)点から見て Skoog & Tsui (1951)の実験によって知られた所の不定芽の発生を導く adenine の作用はこの性質を説明するものであると考察される。

第1単位構造上に最初に発生した第2単位構造内で子葉片に相当する部分、即ち、尋常葉の数は多くの場合に子葉片数に等しく胚軸に相当する部分は、第1節間部とよばれる。この構造内での組織分化は同時に始まるが、細胞の成長速度は末端部に早く進み、茎部に遅く、同時に分化の完成も末端に早く茎部に遅い。後の原因は先端部の成熟に伴う生理的形成物質の影響を考えなければならない。この単位構造の内に発達した管束の基部末端から胚軸内の柔組織内に管束の発生を誘導し、その終端は胚軸に既存する管束の側辺に連絡することは主根の管束と胚軸内の管束が連絡した場合に似ておる、併しここでは管束の分化方向が等しいから管束の方向転換はないが、この連絡点で上部の管束が分岐する形になる所では分岐点の下部、そして胚軸の管束の上部に柔細胞群が残される。この柔細胞群は子葉の中央管束と関係して生じた場合には、一般に葉隙とよばれておるものである。その他の小形管束に関しても同様の構造が形成せられる。そしてその柔組織に関係して単位構造の生長点が形成される。即ち、腋芽の生長点の形成である。

後生単位構造の下端は、前の単位構造に連絡するから胚軸の場合のような中軸線上に根の形成は起らない。その代りその茎部に、その内に形成されておる管束と関係して側根の形成が行われることが屢ある。

種子植物の芽生の子葉数は、盃状部に起る欠刻の数に関係するものと見られるが、後生生長の起った場合に、第2単位構造の葉数は子葉数に等しい場合が多いことは前にのべた。その場合そこに見られる欠刻の位置は第1単位構造のものと交互になるので葉の分出も同様前者と交互になる。ところが後生成長が進むにつれて corpus-tunica の表面積の増加、ある時にその減少によって欠刻の数の増加或は減少を来すために、そして又そこに生じた葉片と関連した茎部の生長異常を生じて互生葉序が出現される。

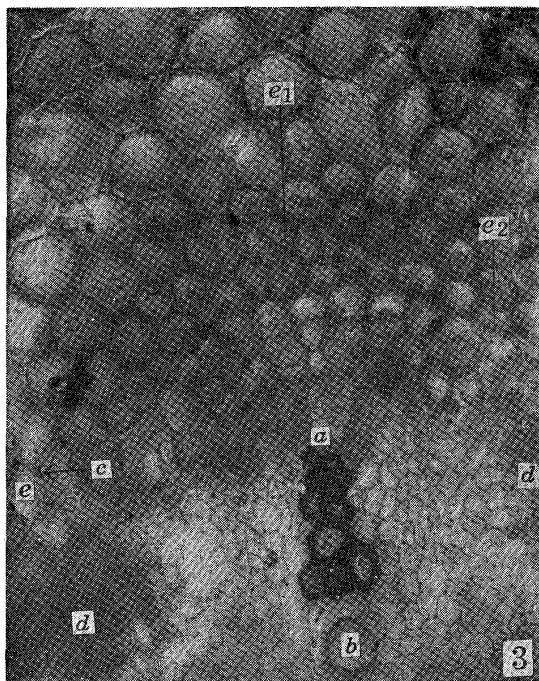
種子植物では生長点で形成される単位構造の始原が直に、その成長をつづけて個体の成長が行われる場合と、芽の形成が起り、そこに単位構造の始原が反覆して形成されてもそこに組織の伸長を伴はず休眠状態に入る場合とがある。即ち、冬芽又は休眠芽とよばれるものの形成である。この形成は個体が盛んな栄養生活を営んだ後に来る現象で重

には体内に形成せられたる成長抑制物質が芽に作用することが主因と考えられるもので、単なる外部環境に対する適応現象としてのみ解釈すべきものに止まらない。

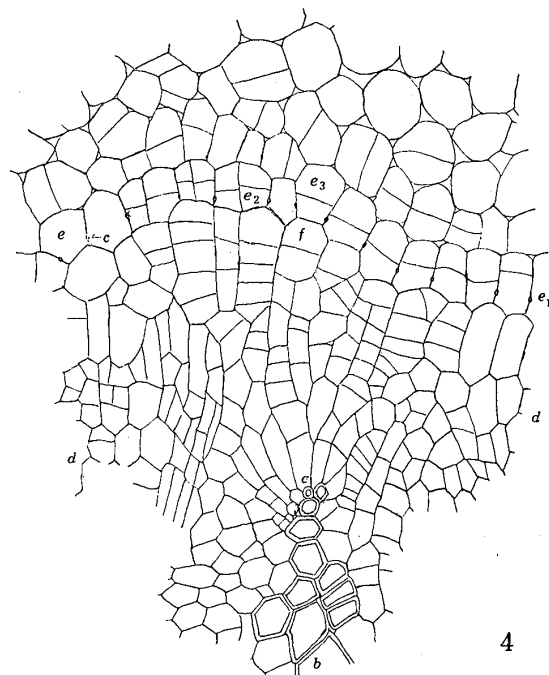
羊歯植物では第1茎節の先端細胞の分裂（この分裂は葉の表面と平行な面で行われる縦裂である）によって1は葉の始原となり他は第2茎節の始原となる細胞が形成され、第2茎節の先端細胞が上にのべたような分割をして第2葉と第3茎節の始原細胞が作られる。そして各の茎節から側根が形成せられる（時に葉の発育のわるい場合には根の発現が行われない場合もあるが葉の成長とともにその数を増し位置の変更が起る。かくして羊歯植物の体の伸長成長が行われるが、多くの立ち性の羊歯では茎節部の発達が極めてわるく葉柄部との区別が殆出来ない。

分 枝 分枝という生長法は種子植物では腋芽の発生成長によるが、羊歯植物では腋芽の形成がないから分枝の起る場合は茎頂の生長点細胞が2分した場合に、その一細胞が葉に発育せず茎として発育し、その両者が再び葉の始原細胞を分出する方法によって行われる。

支根形成 支根形成は種子植物には腋芽形成、羊歯植物では生長点細胞の分割による



第3図 そらまめの支根の発生初期（横断）， $a-b$ ，主根の初生木部， a ，protoxylem の出発点； b ，metaxylem の終り； d ，初生篩部； $e-e_1-e_2$ ，内皮 e_1 は縦裂しておる； c ，Caspary 氏点； a と内皮との間に内皮と平行に分裂しておる細胞及び内皮の外側にも分裂しておる細胞がある。

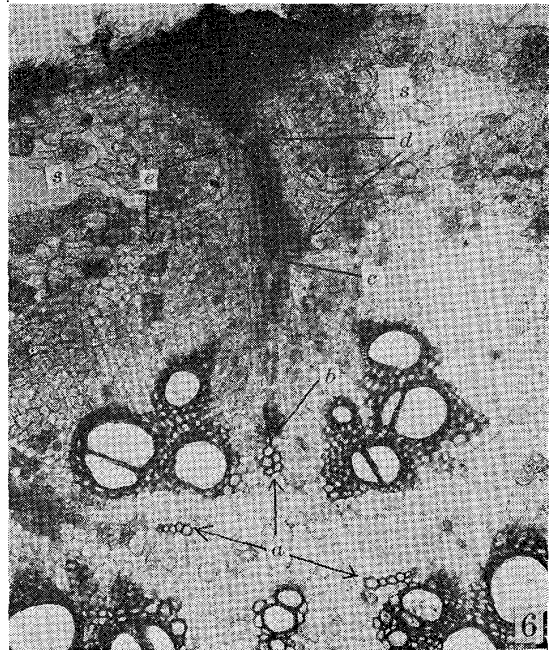
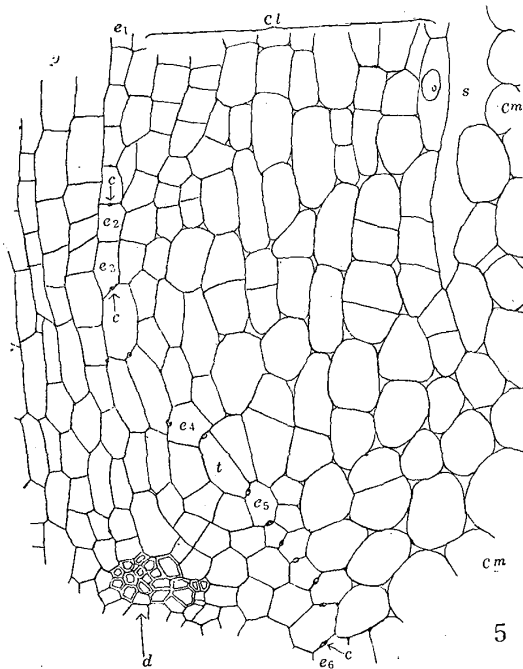


第4図 支根の生長点形成，第3図より進んだもの， a ，初生木部の始め； b ，その終り d ，初生篩部； $e-e_2-e_3-e_1$ ，内皮； c ，Caspary 氏点；多くの内皮細胞は平行に或は直角に分裂しておる，又内皮の内側及外側に分裂細胞が多く見られる，それ等が支根の形成に預る。

Fig. 3. Early developmental stage of the branch root formation of *Vicea Faba*. a , start of protoxylem; b , end of metaxylem; d , primary phloem; $e-e_1-e_2$, endodermis; e_1 divided longitudinally; c , Caspary's point; cells dividing parallel to the endodermis and other dividing cells seen outside of the endodermis. Photomicrograph $\times 15$

Fig. 4. Formation of the growing point of the branch root, little later stage than that in Fig. 3. $a-b$, primary xylem; d primary phloem; $e-e_2-e_3-e_1$, endodermis; c , one of the Caspary's points; there many endodermal cells dividing parallel and perpendicular to its surface; Outside as well as inside the endodermis dividing cells seen. Camera lucida drawing. $\times 140$

分枝によって個体が気中での横の広がりをもつのと異なる方法で、それ等植物が地下での横の広がりを増す機構であるが、腋芽形成が羊歯植物に無い機構であるのと同様に、生長点細胞の縦裂による分枝法が種子植物に見られない機構であるの異なっており、支根形成は両者に殆ど区別のない機構において行われることは根が管束植物に見る一つの特性であることからこれを共通祖先に由来する保存的形質だというならば、それは大きな誤りであるといはなければならない。何故なら根は系統的近代植物にその後代的習性によって発現せられた形質である事が、保存的形質であるということを打消すものであるからである。ここに両者が同様の機構で形成せられるということは、両者が地上



第5図 ソラマメの支根の発生点近くの母根及び支根の1部。d, 母根の初生篩部; e_1-e_6 , 支根組織から母根組織に連絡する内皮の断面; c, Caspary 氏点; t, 内外に2分した内皮細胞の内側のもの, Caspary 氏点をもつ; cl, 支根の初生皮層, 母根のそれと連絡する; cm, 母根の皮層細胞; p, 支根の pericycle の外縁部 (pericycle), それも母根のものと連絡する。

第6図 サツマイモの根の横断面でそれから出た支根の基部(縦断面)を含むもの。a からの矢印は母根の初生木部の metaxylem の末端を指す; s, s, 支根の発生によって母根の初生皮層にできた破生細胞間隙; e からの矢印は支根の内皮と母根の内皮とが連絡していることを示す; d, からの矢印は支根内の管束(木部縦断)を示す; b, 母根の初生木部の起点; c, 支根の管束の起点。

Fig. 5. parts of the mother root and the branch root, near the starting point of the branch root of *Vicia faba*. d, the primary phloem of the mother root; e_1-e_6 , endothelial cells connecting from the mother root to the branch root without break; c, Caspary's point; inside one of the endodermis cell divided parallel to the surface of the endodermis, it has the Caspary's point; cl, cortex of the branch root, continued directly to that of the mother root; p, the pericycle of the branch root, which also connects directly with that of the mother root. Camera lucida drawing. $\times 140$

Fig. 6. Cross section of a root of *Ipomoea batatas*, including a part of the branch root (transverse section). Arrows from a show the ends of the primary xylems of the mother root; s, s, lysigenous intercellular spaces appeared in the cortex of the mother root, due to the growth of the branch root; arrows from d show the xylem in the branch root; b, starting point of a primary xylem of the mother root; c, inner end of the bundle of the branch root. Photomicrograph. ca $\times 50$

生活によって得た管束の発達によって液汁の流通作用を得、また恐らく水中生活においては体表から放散されて居た諸種の生理的活動による生産物が体内にとめられ、なお流通されるに至った結果である。即ち後代的の発現機構でそれが同様の環境によって導入された平行的現象と見るべきである。併しここにも両者の系統的差別は見られる。

種子植物の支根の新生生長点の形成は周縁組織 (pericycle) に始まり、他の組織細胞は関与しないということが van Tieghem によって唱えられ爾来そのように信じられて来ておる、併しそれは誤りで周縁組織の外に、それに外接する内皮の細胞、なおその外側にある初生皮層の細胞群が活性化されて、そこに生長点細胞群を生ずる。併し根の構成には dermatogen は最初から関与しないから根の生長点には tunica はなく corpus initial に相当するもので始原細胞は periblem と plerome に関係するものであるが、地上部と異なると、この細胞群は内外的に分割し根冠の生長点と根の主体の生長点の形成が行われる即ち、支根の皮層は母根の皮層に、その内皮は母根の内皮に、そして生長点の主体は母根の pericycle に関連する分裂組織である (第 3—5 図ソラマメ)。支根の管束と母根の管束とは支根の木部基点から母根の初生木部に向ってそれ等の中間に発生する柔組織細胞内に木部細胞の分化が行われて連絡する (第 6 図サツマイモ)。それとともに節部の連絡もできるがその機構は明らかでない。

羊歯植物の支根形成も同様の機構で行われるが生長点細胞の主体が pericycle の 1 個の細胞である事が種子植物と異なる。これは生長点細胞の特殊性に関係するものである。ここに特別に記したいことは真正羊歯植物の根の分枝が根の生長点細胞の 2 分割に由来する必状分枝でない事である。

D 生 殖 バクテリアのような単細胞生物が培養基の上でその分裂をつづけて行き、それが或時期に達すると分裂がとまり、その群の増大が止る時が来る。これを多細胞生物の 1 個体の発生に比べると、それ等にもその發育をとめる時が来るのに対応する。そして是等停止とともにその群内の細胞または個体の細胞に特殊の現象が起る。その現象の 1 は休眠子の形成で他は游走子形成である。この二つの現象は生物の世代更新に役だつ二つの違った機構であるとともに、個体の数の増加即繁殖という現象をとまうから、それは生殖という現象の前提をしておる二つの面である。

游走子による生殖法は、現在の高等植物では見られなくなっておる現象で、それ等ではこの生殖法は配偶子生殖法によって置かえられておると考定される。

游走子生殖は個体が栄養生活を営んだ末に細胞は栄養的生理作用を中止し、そのままに分裂作用をやめ、或は逆に 1 個の細胞内に若干回の細胞分裂を急速にくり返した後にその細胞を体外に排出する現象で、その放出された細胞即游走子は纖毛をもち、水中を泳いでおる間に纖毛を失い運動をやめると、再び個体の始原細胞としての機能を取りもどして栄養的生活を始める。この機能回復という現象の生理的機構はまだ明かでないが、筆者はこの場合に游走子が游走する間に、その細胞内に蓄積されていた阻害物質を体外に放出して、正常細胞の状態を取りもどすのであろうと推定しておる。この意味から見れば、運動器官と見られておる纖毛というものは放棄すべき物質、或はそれを含むもので運動はその放出の結果として起る現象であると推定したくなる。この考察から言えば、纖毛の発生を必ずしも運動器官として発達したものであると考えなくてもよいことになる。

游走子が形成される場合に、それ等が一様である場合と大小の差のあるときとがある。筆者は同一の細胞内で 1 回分裂した娘細胞の 1 は分裂を中止し、他はなお分裂をくりかえした他に双方とも游走子になった場合を、アヲノリの或種で観察したことがある（未発表）。これ等を要約すれば、游走子とは或個体に生ず運動性のある生殖細胞で、それが配偶子と異なる点はそこに受精という作用の必要のないことである。そこでこの游走子の形成ということ、現在 $n, 2n$ -世代をもつ植物が受精現象の発現以前にもっておった生殖法が現在もなお、或種の植物の造胞体に保存されておるものとして見るならば、游走子形成はその以前の時代に個体の栄養生活の末期に現われて世代の更新を可能にし、種属保存に役だったものであるのと共に受精という他の保存法を誘発した原因となったものであるといわれるであろう。

そこで n -個体 (n -世代の個体) は游走子 (配偶子) 形成能をもつが $2n$ -個体はその栄養生活の末期に起る生殖細胞の形成には Meiosis という特殊の核分裂が導入され分裂能力の弱い核をもつ芽胞という生殖細胞が形成され多くの場合に、一旦休眠等の状態に入るに至って、そこに世代の分界が起り、 n -世代、 $2n$ -世代の発生を見るに至ったものと考察せられる。

造胞体 ($2n$ -世代) 上に生ずる芽胞の発生に関して種子植物と羊歯植物との間の著しい相異は、後者ではそれが栄養作用の営まれる葉の上に行われ、前者では花という特殊器官の発生をともなうことである。花の形成は、併し、休眠芽形成と、芽胞形成との共同作用と見るべきであることは前に発表したから多くふれなくておくが、花芽と葉芽との差は原始葉に対して芽胞形成に関する条件が与えられるか、否かの差が主因であって種子植物に対して花という特別なものの発生に関する別の素因を考える必要はないと現在の筆者は考えておる。

種子植物には芽胞形成器官として雄蕊と雌蕊という著しい機構をもつものがあり、羊歯植物がそれをもたないということは、芽胞形成に関係する始原細胞が組織内での位置の差が大きい関係をもつ、即ち、種子植物ではそれが同化組織細胞と同位の細胞、即ち、*periblem origin* であるために、そこに芽胞の発生が起れば同化組織としての発生が抑制され葉は栄養機関として成立しなくなる。所が、羊歯植物では芽胞形成器官である芽胞嚢の始原細胞は *dermatogen origin* であるから芽胞形成器官としてと同化作用器官としての葉の発生は両立し得る構造である。

この点に関して種子植物の小芽胞形成機構に関しては、羊歯植物の芽胞葉との差異について疑問の余地がないが、大芽胞形成器官である胚珠は羊歯植物の芽胞嚢と形態的類似をもつために疑を起し得る。併し両者の発生機構を見くらべると胚珠の形成は大芽母細胞の始原細胞、或はそれ自身が *periblem* に現われた後にその周辺の細胞群が胚珠構成に参加するのであるが、羊歯植物では芽胞嚢全体が 1 個の *dermatogen* 細胞に由来し、その発生が進んだ後に始めて芽胞母細胞が現れるのであるから母細胞は勿論、芽胞嚢自身の形成にも *periblem* 細胞は関与しない。このような両者の差は芽胞形成ということの始まった時にさかのぼる問題でなければならない。

そこで n -世代即配偶体が系統的祖先の型を多分にもつとすれば、羊歯植物はその前葉体に示される型、即ち、単核多細胞型で游走子は、恐らく単一型であったであろう。其後 n -, $2n$ -世代の出現後に $2n$ -個体、即ち、造胞体に生ずる芽胞が、一旦休眠細

胞の形をとって体外に排出せられるのは祖先型における休眠子の形成を示すものである。

種子植物の花粉も休眠子的の形をとるが、この時花粉は、既に発芽しておるから、この形質は、種子植物が陸上生活をするに伴って生じた後代的のもので、母体内での発芽ということは、この雄性配偶子の祖先形のものが母体を離れないで復元した型のものから導かれたものと考察する。

種子植物が種子を持つことについて、それが陸上生活を営むに至ったことに伴う現象として解釈されがちであるが、それは花粉管が陸上生活することのために発現した性質のように解釈されるのと同様である。

種子の形成は花芽の形成に伴った現象で胚珠の組織内に生じた配偶子は、そのまま母体内で生育し、その体内に生じた次代造胞体は配偶体、或は特別にそこに発現した別個の個体である内胚乳の体内で発育する。これ等是一種の寄生生活であるが、三つの場合の何れでも寄生する個体の細胞は寄主の細胞を破壊して、その内に侵入するような行動をしないで、その組織間に発生する。しかもこの場合両者が核相を異にすることは注目を要することである。何故なら例を Blakeslee 氏等の研究した *Datura* にとると、異数性の核をもつ花粉は多くの場合は柱頭、又は花柱の組織内で破壊するし、高倍数性の核をもつ花粉管は低倍数の核をもつ花柱内で生長しにくいということなどから見て、核相の差は接觸する細胞の何れかに異常を起させることが多いのに、配偶体の発生または胚の発生の場合には、そこに或程度の平衡状態が、或期間保たれ、そして寄主と寄生する個体との核相の関係は同一個体の中で時に逆になる。即ち、配偶体 (n - 個体) は造胞体 ($2n$ - 個体) に寄生するが、胚、即ち、次代の造胞体は配偶体または内胚乳 ($3n$ - 個体) に、そして内胚乳は低位の造胞体に寄生するということが容易に行われる。この場合核相の異なった細胞間に両者の滲透圧を平衡にもたせる状態がそこに出来ておるといふよりも、侵入する側の細胞が核相の如何に拘らず侵入される組織の細胞よりも滲透圧が高く、低位の細胞から水分をとり入れて自己を伸長させ得るといふことが原因でなければならない。この現象は種子植物の細胞の多核細胞形成の機構と根本に一致をもつものであると考察せられる。

かかる複雑な相互寄生の現象が、その生活史の間に寄生という現象が殆行われておらない羊歯植物の祖先型から由来したということは信じられない。

討 議

以上の記述から、種子植物と羊歯植物との相同点を A. に相異点を第 1 表に要約する。

A 共通性質の主要点。

- a 体の栄養細胞は小形の葉緑体をもつ。
- b 造胞体は管束をもち陸上生活をする。

これ等の相異点及び相同点を参考して種子植物と羊歯植物の n -, $2n$ - 世代出現以前の系統的始原植物を組立てて見ると

羊歯植物のそれは現在の配偶体を原型とする単核多細胞体で生殖細胞は游走子であったであろう。そして

第1表 種子植物と羊歯植物とを特徴つけておる対応的性質

規 準	種 子 植 物	羊 歯 植 物
	A 配 偶 体	
a. 習 性	寄生生活をする	独立生活を営み半陸性である
b. 体の分割の型	同時分裂型	逐次分裂型
c. 生長点細胞の有無	なし	あり
d. 体の構成	立体的 (3 次元的)	線形 (1 次元的細胞分裂) から平面的 (2 次元的細胞分裂) になる
e. 雄配偶子の雌配偶子にとどく方法	花粉管の伸長によって送られる	雄配偶子自身水中を泳いで雌配偶子に達するが藏卵器からの誘導物質に誘導される
	B 造 胞 体	
a. 体の単位構造	芽生の胚軸と子葉部を規準とする体制をもつ	配偶体の原系状部と扁平部を規準とする体制をもつ
b. 単位構造の発生時の体の分割及分化の型	同時分裂型	逐次分裂型
c. 単位構造の反覆発生の方法	後生的生長点細胞群 (corpus initial and tunica) の発現による	単位構造のもつ生長点細胞の分裂による
d. 分化の進行方向	同時分化型に始まり、後体の末端から基部に向って老成する	基部より末端(生長点部)に向って分化老成する
e. 根の種類	主根のみ、或は主根と側根とをもつ	主根を生ぜず側根のみをもつ
f. 分枝の方法	腋芽の形成による	生長点細胞の分裂による
g. 花芽形成	あり	なし
h. 芽胞母細胞の始原細胞	中葉始原	原皮細胞始原
i. 芽胞の種類	異型芽胞を生ずる	同型芽胞のみ
j. 種子の形成	あり	なし

種子植物のそれは芽生(メバエ)を型とするもので、多核細胞から単核多細胞に移行し、生殖細胞はやはり游走子型であったであろう。

上の原型から後に生殖法が進んで $n-2n$ -世代の成立とともに、両者の造胞体は陸上生活に入り管束の形成が進み、その体上に生ずる芽胞が前者では休眠子型に、後者では寄生型になったと考察する。

上の二つの原型を現存する緑藻中に、その類似を求めると、各別系統のものにその類似を見出すことが出来る。このことは種子植物が系統的始原期から羊歯植物とは別型であったことを示唆するものと思われると共に、両者の相異の基本には原形質の性質の相異、即ち、種子植物のそれは滲透圧が高く膨潤性に富み、しかも強い伸縮性をもつが羊歯植物のものには、それ等の性質がより低位にあり、それが前者の多核細胞型同時分裂型、後者の単核多細胞型逐次分裂型を構成することと関連すると考察せられる。

上に記したような原形質の基礎的性質が植物界の種子植物というような変異の多い大群に普遍的に存在することは、その植物の系統史の後代に起った現象、即ち、或植物群内に種々の変異性が発現され、群内の分化が著しくなった場合には到底与えられ得るものでなく、その分化の度の低い始原形において定まったものでなければならない。具体的にいえば地史の或時代に相当発達していた羊歯植物群のある種に上のような原形質の

形質に変化が起ったというよりも、もっと古い祖先型に変異が起って、二つの群が始められ、その一つ即ち、羊歯植物はその単核細胞型によって地上生活の可能性をより早く得て地史のより早い時期にその発展の頂上に達したもので、種子植物は、その細胞の特性をより後期の地表状態に発揮したものと考定される。種子植物の受精作用にはたらく花粉管形成の如きは、恐らく原始期には雄性細胞がのびてその内に形成された生殖細胞を雌の生殖細胞の形成される細胞へ送った型のものから由来したであろうと考えられる。

一方相同的形質の a は両者が上にあげた原始時代よりもっと以前に共通祖先をもったであろうと考察され、また現在のある緑色藻類と関係しておるという問題にも通ずることとで今関係する、両管束植物の問題には余り関係がない。 b 即ち、両者が管束をもつということが重要視されておるが、この形質は $2n$ -個体が3次元的の發育をするようになった結果として体内の分化度が高まったために発現した形質で、それは他の系列にも見られ、殊に節部の発生は水棲の異系の藻類（たとえばコンブ等）にも見られる形質であるから、上の両者に平行的に発現したものであっても、それが祖先と子孫との関係を証明するものと言わなければならない形質とは考えられない。

羊歯植物が地史の上で種子植物よりも先に地上に繁茂した管束植物であるということから先のものを後のものの祖先型であるという見方もあるが、それは種子植物の祖先型のものが、より長く水中生活から離れなかったとも考え得ると共に、その最初の地上型は小形であったが、後の地上状態が後期生長の度を高める原因となって個体の生長をすすめたためと種子の形成が、その分布範囲を拡げるとともに種属保存に役だって、今日の繁茂と種属の増加を助けたであろうということは、両者が異系であるという考察をたすけると共に、一方羊歯植物はその体制上主根というものが発現しなかったことは、地表の乾燥が造胞体の生長に不利になったことの原因となり、又一方その受精に遊離水の必要なことも衰微の原因となったであろう。筆者は後に生じた環境が特に種子植物の祖先型のものにより善い効果を与え、羊歯植物を不利のままに残したと考えるよりも適応性とは、本質が環境に対する反応の効果がその生物に対する有利の度を示すものとの考察の下に、種子植物のもっていた本質が水中生活という環境には効果を示し得なかったが、地上生活という環境の下でその効果を発揮したものと考察する。

筆者はここで、系統学の研究が現在までには、その基礎を余りに形態殊に外部形態に重点を置いていたのではないかという疑問を呈出する。

概 括

1. 種子植物の発生と羊歯植物のそれとを比較して、その相同点(A)と相異点(B)とをまとめて132-133頁に表示したような結果を得た。この結果から両植物群の祖先型の模型を考え、それを現存する緑藻類と比較すると各別に類似種があり、それ等は別の系列に属するものであることを知った。一方両者の発生上の差の起る原因が原形質の性質の差にあることが認められたので、両群の祖先が同一のものであったとしても、その分離は極めて原始的の時代に起ったもので、それが羊歯植物群というような高度の分化をとげた後のものからでないという結論に達した。

2. 種子植物と羊歯植物とが共に管束をもち、前者の地史上の発現期が後者よりも後代にあるという事だけで、羊歯植物が種子植物の祖先型のものであると決定することは

できない。何故ならば管束の発現の可能性は異系の植物間にも共通のもので、その発現阻止の原因が種々あり、そして発現の原因が環境的のものであると認められる場合に発現そのものは両者の系統的關係を決定する上に重要なものにはならないからである。

3. 異種群の系統的關係を判定する場合には、その発生を十分に検討すべきであって成体の或る形態的形質の共通な存在のみによって決定することは危険である。

4. 現存する或る小範囲の生物群、例えば或種の祖先型を求める場合と大きな群間の系統的關係を研究する場合とには比較の規準の選定を異にすべきである。

文 献

- Buchholz, J. T. and Blakeslee, A. F. 1927. Amer. J. Bot. 14:
Schmidt, A. 1924. Bot. Arch. 8: 345.
Skoog, F. and Tsui, C. 1951. Plant growth substance. 264.
Struckmeyer, B. E. 1951. Plant growth substance, 165.
Takhatajan, A. L. 1953. Bot. Rev. 19 (1); 1.
Wilson, C. L. 1953. Bot. Rev. 19: (7): 417.
Yasui, K. 1926. Bot. Mag. (Tokyo) 40: 15.
——— 1944. Jap. J. Gen. 20.
——— 1944. Proc. Imp. Acad. Tokyo, 20: 41.
——— 1946. Seibutsu, 1: 8.
——— 1951. Nat. Sci. Rep. Ochanomizu Univ. 1: 75.
——— & Suita, N. 1930. Bot. Mag. (Tokyo) 53: 521.

(Received July 4, 1954)