

苔
の
話

第1章 コケ学事始め

アオサ（緑藻）やコンブ（褐藻）で知られる藻類は、水の中をおもな生活場所としています。一方、この本の主役であるコケ植物は、陸上をその住処とし、陸上環境に適合したさまざまな形態や習性を備えています。水中から陸上へ進化していった植物の歴史の中では、コケ植物はより進化した高等な植物だといえます。しかしながら、コケ植物には地面から水を吸い上げる根がみられず、また水や栄養分を体内に行き渡らせ、体をしっかりと支える役割を果たす維管束も発達していません。コケ植物は、まさしくこの点において他の陸上植物、つまりシダ植物や裸子植物（イチヨウやマツの仲間）で種子をつくるが果実はできない、あるいは被子植物（花と果実をつける植物）よりもずっと原始的な段階にとどまっている植物であ

るといえます。藻類とコケ植物をまとめて下等植物と呼ぶことがあるのはそのためで、コケ植物は陸上植物の仲間の中では最も下等なのです。ただし、「下等」とはいつてもそれは起源がより古いというだけの話で、程度が低いという意味ではありません。いま目の前にあるコケたちには誕生以来の何億年もの歴史があり、その歴史を通じて厳しい生活環境の中でしっかりと生きてゆくための精一杯の工夫を進化させています。この本ではコケ植物にまつわるさまざまな事柄を説明してゆくわけですが、なるべく専門用語を使わずに、そしてできるだけわかりやすく説明することを心がけようと思います。そのためには多少回り道になるかもしれませんが、コケ植物とはいったいどんな植物なのか、ほかの植物と比べてどこにその特徴があるのか、まずはそこから話を始めることにしましょう。そしてコケ植物に特有の生活の仕方、分類へと話を進めてゆきます。

本題に入る前に、用語についてひと言。一般にはコケのことを苔と表記することがあります。一方、植物学では蘚苔類せんたいるいあるいはコケ植物という用語を用いるのが普通です。みな同じ意味なのですが、植物学で苔という言葉を使わないのは、のちに述べるようにコケ植物には蘚類、苔類、ツノゴケ類の三つの仲間があり、苔と書くこと苔類との区別ができなくなるのがその理由です。この本ではおもにコケ植物あるいは蘚苔類という用語を使い、誤解が生じない場合にかぎって苔あるいはコケと表記することにします。

根を持たず胞子で増える

苔という言葉を聞いたとき、どんなイメージが湧くでしょうか。苔庭のしっとりとした苔を思い浮かべるかもしれません。このような好ましいイメージとは逆に、薄暗い湿った地面や石垣にへばりつくように生えている小さい植物、あるいは植えた覚えもないのに勝手に生えてくる厄介者というものかもしれません。夏のあいだ庭の水やりを絶やさなければ、次の春には苔が自然に生えてくるのは確かです。庭石に苔をつけたいと思うならば、毎日水やりを欠かさないことが大切だと教わったこともあります。これらの好ましくない印象が示すような、湿った場所を好むものが多いこと、そして体が小さいこと、知らないあいだに増えてくることは、実は確かに苔の本質をよく言い当てています。というのも、これらの性質はすべて、コケ植物が最も原始的な陸上植物であることの現れだからです。

コケ植物の体のつくりを見ると、他の植物と同じように緑色をしていて、茎と葉があります。一見ただけではシダ植物との違いはあまり大きくないように思えますが、コケ植物には「本当の根」がありません。引っ張ってみると根の有無はすぐわかります。コケ植物は何の抵抗もなしに地面から抜けるからです。スギコケなどでは地面の下を這う根に似たも

表1 コケ植物・シダ植物・裸子植物・被子植物の特徴

	体制	維管束	繁殖	子房(果実)
コケ植物	茎と葉	ない	胞子	ない
シダ植物	根, 茎, 葉	ある	胞子	ない
裸子植物	根, 茎, 葉	ある	種子	ない
被子植物	根, 茎, 葉	ある	種子	ある

のがありますが、それは茎が変形したもので、シダ植物の根茎と同じです。

水を地面から吸い上げるための根を持たないこと以外にも、コケ植物には備わっていない特徴があります。水や栄養を運ぶための維管束を持たないこと、体内からの水分の蒸散を防ぐためのクチクラ層が発達していないことです。維管束は固い細胞からできていますので、水からの浮力と決別した陸上植物では、あたかも動物の骨のように重力に抵抗して自分の体を支えるうえでも維管束の果たす役割はとて大きなものがあります。こういった特徴は、厳しい陸上環境の中で生きてゆくために、緑藻類の祖先からコケ植物、シダ植物、裸子植物そして被子植物と段階を経て進化を遂げてゆく中で徐々に獲得されてきたものです(表1)。そしてコケ植物というのは、根、維管束そしてクチクラ層がまだ発達していない段階の植物なのです。その意味で最も原始的な陸上植物といわれるのです。

コケ植物のもう一つの特徴に、胞子で増えることがあります。ここでは胞子から始まるコケ植物の一生の様子を、蘚類を例にとって見てみましょう（後で触れるように、蘚類と苔類、ツノゴケ類の間にはかなり大きな違いがあって、話が複雑になってしまふからです）。始まりは一個の胞子です。風に飛ばされて偶然やって来た胞子は、もしそこが適度な水と日光が得られる場所であれば発芽します。発芽すると、まず原糸体げんしだいと呼ばれる糸状のもの（苔類やツノゴケ類では少し様子が異なる）が長く伸び、何度も分枝ぶんしをくり返して地面に広がってゆきます。注意深い人は、コケが生えてくる場所の地面がまず緑色に染まることに気づいているかも知れません。それは原糸体が繁茂して人の目にも見えるようになった姿なのです。この原糸体のところどころに芽ができて、それが大きくなって葉をつけた茎に育ちます。芽は原糸体の上にたくさんできますから、ある日気づくとコケが密生しているというしだいになるわけです。コケ植物の茎や葉の細胞には葉緑体が含まれていて、盛んに光合成をします。光合成で栄養分をつくり出すという点が重要です。つまりコケ植物の成長には日光が必要なものであって、日の光の差し込まないような真つ暗な洞窟どうくつの中には生えることは決してありません。光をどれくらい必要とするかは種によって違っていて、河原の岩の上のようにひじょうに明るい場所を好むものもあれば、日陰にだけ生えるものもあります。これはシダ植物や種子植物にも明るい場所を好む種と日陰を好む種があるのとまったく同様で、決してコケ植物だけが薄

暗い場所を好むのではありません。

受精の仕組みと胞子体

さて十分に育った茎は、ある時期になると生殖器官をつけます。雌の役割をするのが造卵器で、その中には一個の卵がつくられます。雄の役割をするのが造精子器です。一個の造精子器からはひじょうに多数の精子がつくられます。精子を持つこともまた、コケ植物が陸上生活に十分に適応していない証拠の一つです。精子には鞭毛べんもうがあつて、それを活発に動かすことで水中を泳ぎます。種子植物ではおおまかにいって花粉が精子の役割を担になっています。花粉の優れている点は、大気中を飛べることです。コケ植物の受精のためには、造卵器の中にある卵まで精子は水中を泳いでゆかねばならないのです。雨が降ったときでなければ精子は活動できませんし、精子が自力で泳げる範囲はたかだか数センチメートル程度ですから、受精のことを考えるとコケ植物は体を大きくすることができないのです。

受精した卵は細胞分裂しながら、しばらく造卵器の中で過ごします。これが胚はと呼ばれるものです。これのおもしろいところは、雌と雄のそれぞれから染色体を一組受け取りますから、それまでに比べて二倍の染色体数を持つことです。のちに胞子をつくる際に減数分裂し

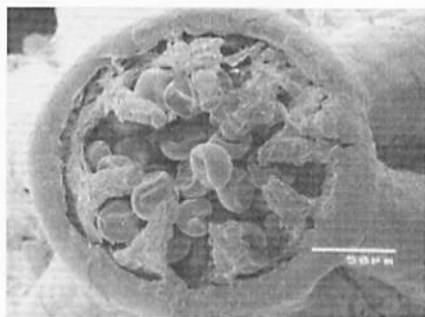


図1 蘚類の蒴 走査電子顕微鏡写真、ややつぶれた球形のものは孢子、田中敦司氏撮影

て元の数に戻るわけです。ところで、陸上植物の祖先である緑藻類では胚はつくられませんが、なぜならば受精後にすぐに減数分裂して孢子になってしまふからです。そのため、コケ植物を含む陸上植物を別名「有胚植物」と呼ぶことがあります。言葉を換えれば、受精卵と減数分裂の間に挿入された、陸上植物段階になって新しく獲得された二倍の染色体数を持つ世代、それが胚というわけです。

胚は成長すると孢子体になります。特に都会の空き地などでは、春先になるとコケの茎の先に針のように細くてとがった形をしたものが目立つようになります。その先端があるとき膨らみ始め、蒴になりまふ。蒴というのはコケ植物の孢子囊のことです。孢子囊とは孢子の袋の意味で、その中で減数分裂が起こって孢子がつくられていくのです。若い孢子は緑色をしています、熟すと黒くなることが多いようです（果実の中の種子の成長とよく似ています）。孢子が熟すと、蒴の蓋がはずれて孢子が外に飛ばされます。蒴の口の部分には蒴歯という特殊な器官があつて、空気中の乾湿に対応して開いたり閉じた

りすることで、胞子の出入りをうまくコントロールしています(図1)。

胞子の発芽から原系体や配偶体の形成、さらに胞子体の成長を経て再び胞子が散布されるまでを追ってみたわけですが、不思議なことに気づかれませんでしたか。ヒントはシダ植物にあります。シダ植物では胞子が発芽すると前葉体が生じ、そこにできた卵と精子が受精して胚ができ、胚が成長して私たちがふだん目にするシダ植物の体(つまり根と茎と葉)ができるわけです。一方、コケ植物として私たちが知っているのは、胞子が発芽してできたそのものなのです。

つまり、私たちがふだんにげなくコケあるいはシダと呼んでいるものはそれぞれ、

・コケ植物では精子と卵をつくる世代(染色体は各細胞に一組)

・シダ植物では胞子をつくる世代(染色体は各細胞に二組)

であり、世代の異なるものだったので。染色体を一組だけ持っていて精子や卵をつくるものを配偶体(あるいは配偶体世代)、一方染色体が二組あって胞子をつくる世代のことを胞子体(あるいは胞子体世代)といいます。コケ植物では配偶体が、シダ植物では胞子体が、私たちがいつも目にするものなのです。裸子植物や種子植物でも事情はシダと同じで、木や草はすべて胞子体世代です。そして維管束というのは胞子体だけに備わった器官なのです。

ここにこそ、コケ植物にみられる特殊性の理由が集約されています。背が低いままで大きくなれず、なかなか私たちの目に触れにくいことは、受精に精子が泳ぐための水が必要なこと、そして維管束を持たないことと深く結びついているのです。なにげなく眺めていた木や草、そしてコケ、その背後には生物学的にまったく異なる背景があることに気づくと、彼らを見る目が変わるのではないでしょうか。

戦略としての短い一生

冬場にも青々としている印象があるためか、一般に苔とは常緑のものと思われているように、コケ植物にも冬枯れする一年性の種があると聞いて少なからず驚かれる方があります。一年性のコケ植物というのは実は珍しいものではなく、日本にあるものだけを考えてみてもかなりの種類があります。なかには西日本の田圃たんぼにごく普通に生えている、葉状体性の苔類ウキゴケ属の一種であるカンハタケゴケのように、晩夏頃に胞子が発芽して翌年の春先には消えるという、数ヶ月でその一生を終える短命のものもあります。またこれは外国の種類ですが、同じウキゴケ属のリクシア・ニグロスクアマータという種では、胞子の発芽から二〜三週間で最初の生殖器官が生じ、六ないし八週間で成熟した胞子をつくって枯れる、さらに

短命のものがあることが知られています。

一年性のコケ植物は、その成長の時間が限られることから、そのほとんどは小型の種類に限られ、なかなか私たちの目に触れる機会がありません。あちらこちらに普通にあるのですが、簡単に見過ごしてしまふからです。彼らを見つけるには、刈り入れの終わった田圃に出かけてみるのが一番簡単です。翌年の春早くに耕起するまでのあいだ、目立つ雑草も少なく土の上に生える小さなコケがよく目立つからです。また、田圃の中は光をめぐって競争する相手が少ないために背の低いコケでも十分に光合成をおこなうことができることから、さまざまな一年性コケ植物が生えているのです。あるいは水を落としたため池などでも同様で、干上がった地面やひび割れた土の隙間すまなどが絶好の観察場所です。

一年性のコケ植物はその短い生涯のあいだに一回だけ、それも一生の最後の段階になって胞子嚢をつくり、胞子を飛ばした後は枯れてしまいます。休眠などによって成長に不適な時期をやり過ごすことができるために、胞子は一般に植物体に比べて乾燥などの厳しい条件により長く耐える力があります。このことから、一年性のコケ植物は、生存に不適な状況が定期的に訪れるような、言葉を換えれば不安定な場所に生えるうえで都合がよいことになりました。一方、森林の林床りんしょうなどのように安定した環境には、何年にもわたって生き続け、毎年のように胞子嚢をつくる種類がより多くみられます。蘚類イワダレゴケでは同じ個体が八〇年

以上生き続けているという報告があります。なかには石灰岩性の藓類であるオウムゴケのように、二八〇〇年という年齢が推定されたこともあります。これはいくらなんでもちょっと信じがたい数字です。いずれにしろ、一年性でも多年性でも植物にとって大切なことは、他の種がやって来る前にできるだけ素早くその場所を占有し居座り続けること、そして自分の子孫でいっぱいにするにほかなりません。生きる環境が不安定なのか、あるいはずっと安定しているのか、その違いに対する適応の差だということができます。

私にはあまり好ましいことには思えないのですが、植物の生き方を語るうえで戦略という言葉がこの頃は頻繁に使われるようになってきました。戦略は英語の *strategy* の訳語で、それぞれ種がある特定の環境の中で最も効率的に生活し繁殖する手段のことです。効率的ということとはつまりより多くの子孫を残すということです。その意味で適応的な生き方ということになります。生物学だけでなくビジネス関係の実用書にもよく見受けられることから想像すると、なにかしら最適性への指向があるように思わせるところが戦略という用語が好評の原因なのかもしれません。

コケ植物に話を戻しましょう。そこにみられる生活様式の工夫には、どのような形をとれば最もよく光合成し栄養分を蓄積できるのか、どれだけのエネルギーを投資してどのタイミングで生殖器官をつければ最も確実に受精がおこなえるのか、いつ胞子嚢をつくり胞子を飛

ばすのがより効果的か、というところに焦点があります。いつ頃生殖器官（つまり造卵器・造精器です）がつくられ受精が起こるのかという、繁殖に関することはのちほど第4章の「一足早い新緑」のところで詳しく触れる予定ですから、ここでは胞子が発芽してから成長し胞子を飛ばすまでの過程を、生活史戦略の観点からまとめてみることにします。

デュリングの分類

コケ植物におけるさまざまな生活史戦略をわかりやすくまとめたのが、デュリング（E. J. During）というオランダのコケ学者です。彼は一九七九年に発表した「コケ植物の生活史戦略概観」という論文の中で、生活史を、それぞれの種が示す寿命の長さ、胞子をどれだけつくるのか、死亡率、繁殖開始の時期、有性・無性生殖の比率といったさまざまな要素が絡み合った複合的な概念と捉えています。ここでいう寿命とは、先ほど触れた短命、あるいは一年性、多年性といったことです。それぞれの要素を検討したうえで、コケ植物の生活史戦略として六つのカテゴリーを提案しています。彼の分け方はやや細かすぎてわかりにくいところがありますので、ここでは五つに分けて紹介します（図2）。

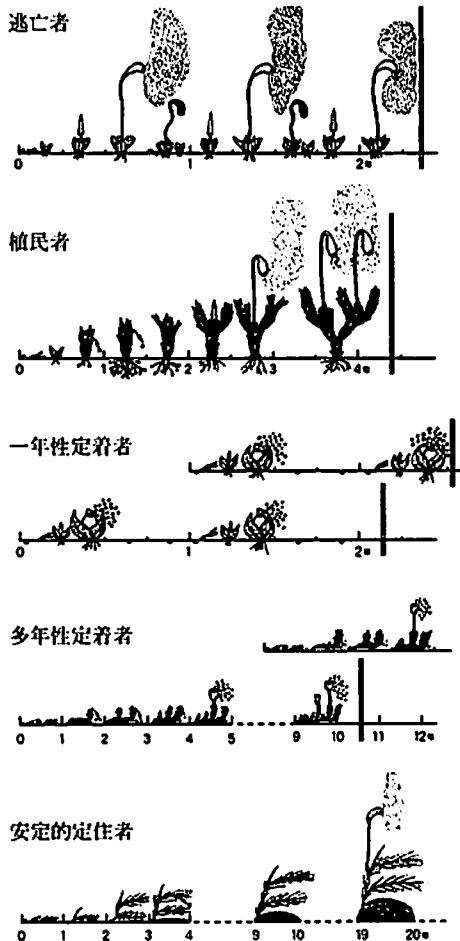


図2 ドュリングの分類の模式図 During (1979) より改変写

逃亡者 (Fugitive)

最適な場所を求めてあちらこちらと放浪するもので、高等植物ではあまりみられない戦略のようです。同じ場所に定着しないことが特徴で、その場所が生育に適さなくなると、翌年には消えてしまうことも少なくありません。日本では焚き火跡などによく現れる蘚類ヒョウタンゴケ、あるいは人間の立ち小便跡などに忽然と

現れすぐに消える苔類ヤワラゼニゴケなどがこれに相当します。次の「植民者」と同じく、ひじょうに小さくて容易に飛散する小型の胞子を多量につくり出すのが特徴です。のちに詳しく触れますが、動物の糞や死骸しがいを選択的に好んで生じるマルダイゴケ科の苔類もこの範疇はんちゆうに入れることができます。

植民者 (colonist)

私たちに身近な藓類ギンゴケや苔類ゼニゴケ、あるいは林道ののり面にいち早く入り込む苔類アカウロコゴケなどがこの仲間で、それほど長期間ではありませんが少なくとも数年間は生きる種類がほとんどです。定着してからしばらくは生殖をおこなわず、もっぱら植物体の成長によってどんどんと群落を広げてゆきます。無性芽と呼ばれる無性繁殖器官も盛んにつくります（無性芽とはヤマノイモの蔓つるにつくむかこ、ヤサトイモの子芋にあたるもので、親植物から離れて新しい個体をつくることができます）。ある程度年月が経って群落が成熟すると、こんどは盛んに胞子体をつくり胞子を飛散させ、他の場所を求めてゆきます。

一年性定着者 (annual shuttle)

カンハタケゴケのような短命なものや一年性、あるいは二年性のもので、遷移せんいのどの段階にでも入り込む種類がここに含まれます。有性生殖だけをおこない、無性生殖が稀まれなものも特徴的です。胞子はやや大型で遠くに飛ぶことはなく親の近くに落ちますので、同じ場所に生き続けますが、一年のうち

乾燥や低温など成長に不適な時期には植物体は消えて、胞子でやり過ごします。

多年性定着者 (perennial shuttle)

一年性定着者とは違って長期間にわたって安定した生育環境に生え、胞子が発芽して三年以上経ってから胞子体

をつくり始める種類がここに入ります。群落の維持には群落内でつくられた胞子体から新たに供給される胞子と植物体の両方が貢献しています。ただし、次の「安定的定着者」の場合と違うのは、木の幹や枝など生育場所そのものがある程度年月が経つと失われ終末を迎えてしまうところです。熱帯の霧のかかる場所に発達する蘚苔林では木の枝が厚く苔に覆われていますが、あるとき枝が重みに耐えきれず折れて苔をつけたまま落下してしまいます。まさに終焉しゆうえんといえます。

安定的定着者 (perennial stayer)

八ヶ岳の針葉樹林の林床は、蘚類のイワダレゴケやウマスギゴケなど、数十年以上にわたって生き続ける種類によって埋め尽くされていることがあります。このようなひじょうに長い期間にわたって安定した場所に生育する、長命の種類がこの範疇に入ります。湿原を形成するミスゴケ類もここに含まれます。

分枝で年齢を推定する

どうでしょうか。みな同じように見える苔たちにも、それぞれの種ごとに実に多様な生き方があるらしいことを感じていただけたのではないかと思えます。さらにもう少し詳しく、長命な種類の例として取り上げたウマスギゴケとイワダレゴケの様子について見てみることにしましょう。

ウマスギゴケは近縁のオオスギゴケとともに苔庭にもよく使われている蘚類で、みなさんもよくご存じかと思えます（ただこの二つはお互いによく似ていて、肉眼で見分けることは専門家でも困難です）。この苔はふんわりとした群落をつくりますが、一本の茎を引き抜いてみると、先端から数センチメートルの緑色をした部分の下に、ずっと長い茶色の茎が隠れていることがわかります（ウマスギゴケの茎は成長すると倒れて先端部だけが立ち上がっていることが多いようです）。この茎をよく見てみると、ついている葉の密度と大きさが場所によって異なることに気づきます。小さい葉が詰まってついている短い部分と、大きな葉がやや離れてついている長い部分が交互に位置しているのです。これは春から夏にかけての成長に適した時期には盛んに茎が成長するのですが、冬季にはそれが鈍ることからこのような違いが生じま



図3 イワダレゴケ 階段状に茎が伸びて成長する

す。あたかも木の年輪のようなものです。これを使えば一本の地上茎の年輪をある程度推定することも可能です。ただしスギゴケの仲間は地下茎を盛んに伸ばしてそこからいくつもの地上茎を出しますので、群落全体としての年輪を推定することはできないようです。

イワダレゴケは土や岩の上を這う大型の蘚類で、少し標高の高い針葉樹林の林床などでは一番目立つ種類です。この苔は茎の途中から新しく次の年の茎が生じるのが特徴的で、その

結果階段状になった独特の外観をしています(図3)。

一年に一回このような分枝が起こりますから、分枝の回数を数えることでウマスギゴケの場合よりもさらにはっきりと地上茎の年輪を知ることができます。このように次の年の茎(茎だけでなく葉もついていきますから、植物学的にはシュート [shoot、ウチシヤウ 苗条])というのが正確な言い方です)が、前の年の茎の途中から出ることを仮軸分枝と呼びます。イワダレゴケではこの分枝が地面の上で生じていて容易に観察することができますが、コウヤノマンネングサやフジノマンネングサ、あるいはオオカサゴケなどといった大型で地上茎が立ち上がる蘚類では、新しい

シュートが地面の下に隠れている地上茎の根元部分から出ます。この新しいシュートは地面の下を長く伸びて地下茎状になり、春になると先端が立ち上がって新しい地上茎になります（二五九頁の図22参照）。

イワダレゴケやコウヤノマンネングサでは、それぞれの地上茎が三年ほどは緑色を保って光合成をおこないますが、それ以上に古くなると茶色に変色して役目を終えるようです。丁寧に掘り取ると、六、七年分の地上茎がつかつていて様子を見ることが出来ます。あまり古くなると腐ってしまい、それ以上は追跡することが難しくなります。もしかすると、林床を一面に埋め尽くしているイワダレゴケも、そのおおもとはたった一つの胞子から増えて育ったものなのかもしれません。まるで地下茎でどんどん増えてゆく竹林のようです。

陸上植物の起源の謎

コケ植物の分類について触れる前に、まず簡単に陸上植物の起源について整理しておきましょう。もともと地球の大気は、メタンガスや二酸化炭素などがおもな成分で、その中に植物や動物が呼吸に使う酸素はほとんど含まれていませんでした。光合成をするバクテリアが海水中に生まれると、バクテリアが光エネルギーを使って水を分解し、その結果生じた酸素