

## 2017年度 植物地理・分類学会賞記念講演記録

### 古池 博：新しい植物像の探求 *Cardiocrinum* 属の種分化と生活史

〒920-1147 石川県金沢市銚子町 441 番地 石川県自然史センター

Hiroshi Furuike: My research history and proposals on the plant speciation research: life histories of *Cardiocrinum* species and forest vegetation surrounding them

Ishikawa Natural History Center Ri-441, Chyoshi-machi, Kanazawa-shi, Ishikawa 920-1147, Japan (E-mail: furuike-h@n-muse-ishikawa.or.jp)

#### 要旨

*Cardiocrinum* 属は、ヒマラヤ（北緯約30度）から樺太（北緯約50度）にわたって分布する属である。著者は1950年代から現在に至る半世紀を超える研究の歩みをふりかえり、生活史の進化の視点から、同属の種分化と地理分布に関する、現在の到達点を述べた。*C. giganteum*の半ロゼットは草本の原始的形態であるが、*C. cathayanum*は新しく、大型草本との背伸び競争に対応した偽輪生の体制を獲得した点で大きな意義を有する。*C. cordatum*は日本（沖縄及び北海道を除く）に分布し、*C. cathayanum*によく類似した分類群である。前者は、日本の代表的な森林植生類型である照葉樹林と夏緑樹林と、それらが優占する地域にそれぞれ、分化を遂げている。北海道以北を主な分布域とする*C. glehnii*は、高緯度地域への同属の分布拡大にともなう、地上部の生活期間短縮を原因とする幼形成熟の形態であり、生物学的種としての固有性を認めるべきである。生活史・生活環の一般的研究は、その重要性にもかかわらず、種子植物領域においては、理論的にも具体的調査においても、未だ不十分な段階にある。しかし、その展望は大きいものがあり、種分化の研究に大きく貢献する。著者は生活環の当面する基礎的問題について、若干の提案をおこなった。

キーワード：*Cardiocrinum* 属、種分化、生活史、生活環

#### はじめに

今回、植物地理・分類学会の本年度学会賞を戴いたのは真に光栄であり、役員並びに会員の皆様深く御礼申し上げる。この受賞記念講演の機会に、あらためて植物自然史（学）における私のささやかな歩みを振り返って見ると、その研究テーマはおおむね、次のようになると思う。

- 1 ウバユリ属の植物地理と系統
  - 2 植物体の大きさの地域的分化の解明
  - 3 発育段階と生活環、生物量との関連、並びに植物進化における生活環の役割
  - 4 北陸地方の植物相・植生相の植物地理
  - 5 石川県地方の地域植物学
  - 6 植物群落における種の適合度の情報理論による解析
  - 7 フロラにおける植物種の代謝と自己組織化
- これらの研究のいくつかは、北陸の植物/植物地

理・分類研究に発表したものである。なかには研究として一応の段階に達したものがあるが、これからの課題として提起をしたにとどまるものもある。4, 5については、昨年、日本植物分類学会大会において、この分野をテーマとして学会賞受賞記念講演を行い、また、石川県地方の地域植物学に関する総説的論文（古池 2016）にまとめて発表した。1950年代後半以降、石川県地方における地域植物学の形成と発展に寄与した諸事業には、石川県地方の地域の研究者の皆様と共に、そのほとんどについて参加することができたことを、私としては光栄に思っている次第である。6, 7については遠くない機会に触れる機会が訪れるものと思う。

よって、今回は上記のうち、1及び2, 3についてお話したい。これらの研究は、植物分類群の種分化の研究にあたって、発育段階や生活史・生活環の比較・解析を重視し、併せてそれらの基礎的研究をお

こなった点に特徴がある。

## 1. ウバユリ *Cardiocrinum* 属の植物地理と系統

### 1-1. 日本における *Cardiocrinum* 属フロラの形成

このテーマは、私の植物学研究の出発点である。日本産ウバユリ属の種多様性の調査・研究は、正宗厳敬教授（金沢大学理学部植物地理分類講座）が私の卒業論文のテーマとして示されたものである。この研究では、北海道から九州まで、広く野外調査と標本採集に努めたほか、各大学の先生方に紹介いただいて訪問の上、標本・文献上のご指導や知見を、お教え戴いた。国内の殆どすべての腊葉庫を訪問して、該当標本の観察を通じて得た経験と知識は貴重であった。

日本産ウバユリ属については、当時（現在も同様であるが）、種段階の分類群はウバユリ *Cardiocrinum cordatum* Makino とエゾウバユリ *C. glehnii* Makino の二種であった。牧野は、当時、エゾウバユリをオオウバユリと改称して、本種が日本中部以北に産し、中部以南に産するウバユリと異種である旨を記述した（牧野 1951）。これに対し、両者の相違は種間の相違ではなく、種内分類群の相違であることが国内の研究者から主張され、国外でも Stearn は品種の相違、Woodcock は変種の相違としていた（Woodcock and Stearn 1950）。現在、広く普及している、いわゆるオオウバユリ *C. cordatum* var. *glehnii* (F.Schmidt) H.Hara は、この立場に立つものである。なお、牧野（1951）が牧野日本植物図鑑第 9 版以降に追加図（第 3211 図）として掲載したものは、私の判断では、従来のエゾウバユリの図と見られるものであったが、本州中部以北の分類群と北海道以北に産する分類群は、同一分類群として扱われていた。

その時点で、正宗教授からの前述のテーマの提起があった次第であるが、当時は分類群の形質間に満足すべき質的な相違が挙げられておらず、また、私もそれを見出すことができなかったため、主に形質の量的分化を形質の分散図を用いて表示・解析して、*C. cordatum* 型（仮称、以下同様）、*C. glehnii* 型、両類型群の移行型を区別し、分類群が生育する植物群落との対応を試みた。結果的に、大勢として *C. cordatum* 型は常緑広葉（照葉）樹林またはその分布域（以下同様）、*C. glehnii* 型は落葉広葉（夏緑）樹林、移行型はその移行地域の群落に生育することを明らかにすることができた。

また、ウバユリ、オオウバユリの発育過程を詳細に記録して、生活環を発育段階によって客観的に区分した。発育を、ある発育段階から次の発育段階への移行として捉え、生活環を発育段階の移

行（発育）の連鎖の規則的な循環運動として把握した。生活環は、狭義のウバユリ *C. cordatum* var. *cordatum* と本州産のいわゆるオオウバユリで異なり、生育環境としては、それぞれ、照葉樹林の林縁と夏緑樹林またはその林縁に対応していることがわかった。これをヒマラヤから中国南部にいたる *C. giganteum* と *C. cathayanum* との分化にまで拡張して検討した。幸い、この卒論の内容は、当時の雑誌「北陸の植物」に掲載されることになった（古池 1957, 1958）。なお、散布中の種子段階でも胚の発育が進むことを観察し、興味を覚えたのでこの現象を記載した。これは当初関心が寄せられなかったが、後日かなりの年月を経て注目されることになった（Kondo et al. 2006）。維管束植物の分類学的分化を、生活環の分化に対応させる研究は、藻類は別として従来の我が国における植物分野ではあまり例がなかったため、その後いくつかの分類群で散布図などとともにより用いられた。

### 1-2. その後の研究の経緯

前述の論文（古池 1958, 1959）で述べた *C. glehnii* 型の類型群は、散布図において 3 グループにまとまった。すなわち、a. 落葉広葉樹（針葉樹を伴わない）のうち、ブナ帯に一致するもの、b. 落葉広葉樹（針葉樹林を伴わない）のうち、ブナ帯より上にあるもの、c. 亜高山針葉樹林に生育するものである。こうして、形態と生活環境である森林類型の間に、より詳細な照応関係が認められた。特に開花数－外花被片長－葉形分散図上では、安房峠（1621 m 付近）から上高地、北海道、立山のもの顕著に図上で接近し、重なっていた。したがって、当時、すでに *Cardiocrinum* 分類群のうち、北海道や本土の亜高山帯に分布するものには、ある種の共通の特徴のあることが認められていた、ということができよう。

正宗教授が退官後に刊行にあたられた「日本の植物」第 8 卷 II 単子葉植物（1969）の編纂にあたり、本州のオオウバユリと北海道のエゾウバユリの関係について、あらためて先生からご質問があった。私は上記の事実を指摘し、私見として、本州のブナ林の *Cardiocrinum* は、先の論文（古池 1958, 1959）では、いわゆる「*glehnii* 型」に区分し、通説に従ってオオウバユリとしたけれども、もともと、F. Schmidt が *Lilium glehnii* と命名したエゾウバユリ *C. glehnii* とは一応別物で、ウバユリのブナ林型というべきものではないか、と考えている旨を回答した。また、この点については、エゾウバユリの生育地におられる館脇操教授（北海道大）と意見交換をされるのが良いと思う、と意見を申し上

げた。刊行された同書では、ウバユリ *C. cordatum* の写真としては北陸地方のブナ帯の夏緑樹林に生育する型が採用された。別種としてエゾウバユリ *C. glehnii* には、館脇教授撮影の北海道産の分類群の写真と同教授執筆の解説文が掲載された。なお、館脇教授は、エゾウバユリは本州中北部にも分布することを述べられていた。要するに、本州のブナ帯の分類群は *C. glehnii* とは別種の *C. cordatum* の一部であるというのが、両教授の一致した見解であったと、私は理解している。

同書で双方の写真を比較すると、*C. cordatum* と *C. glehnii* の間に大きな相違があることがわかる。その代表的な点は、花序の下方に付く総苞片の数（開花時までには脱落するものを含む）である。*C. cordatum* では、総苞片の付く長い花梗部分があるのに対して、*C. glehnii* では、この部分が発達せず、葉身のついた最後の高出葉より上の、花に至る茎に総苞片が付く花梗部分が、著しく短いことである。この総苞片の付いた花梗部分を総苞と呼ぶことには、形態学上妥当性に疑いの余地があるが、本論

表1. *Cardiocrinum* 一覧表

現在、記載されているウバユリ *Cardiocrinum* 属の種類の一覧表である。北緯約30度～約50度の位置で左方は西方向（ヒマラヤ）、右方は東方向（樺太）を示す。詳細は本文参照。

種名	<i>Cardiocrinum giganteum</i> Makino 中国名：大百合		<i>Cardiocrinum cathayanum</i> Stearn 中国名：蕎麦葉百合	<i>Cardiocrinum cordatum</i> Makino ウバユリ		<i>Cardiocrinum glehnii</i> Makino エゾウバユリ
亜種名	<i>Cardiocrinum giganteum</i> var. <i>giganteum</i> 大百合	<i>Cardiocrinum giganteum</i> var. <i>yunnanense</i> 雲南大百合		<i>Cardiocrinum cordatum</i> var. <i>cordatum</i> ウバユリ	<i>Cardiocrinum cordatum</i> var. <i>glehnii</i> H.Hara オオウバユリ	
名称付記 1		<i>C. giganteum</i> var. <i>yunnanense</i> を区別する考えと、認めない考えがある。		自動名	慣用の用法では、本州中北部の夏緑樹林（ブナ帯）以北（高）に生育する <i>Cardiocrinum</i> 分類群のすべてを含む。	
名称付記 2		Stearnによると、本変種は草丈が150～220cmと低いことと、茎・葉の色素の沈着が強いことで、var. <i>giganteum</i> と異なる。			<i>C. cordatum</i> の一部 本州山地のウバユリ	<i>Lilium glehnii</i> F.Schmidt の分布範囲の群、すなわち、北海道以北の分類群
分布地	カシミール、シムラ、ブータン、ミャンマー、アッサム、ネパール、シッキム、南東チベット	西藏、四川、陝西、湖南、広西	中国（湖北、湖南、湖西、浙江、安徽、江蘇）	屋久島以北、九州・四国・本州の太平洋側	本州中北部日本海側 富山県奥西以北、太平洋側仙台北	北海道、樺太、南千島（本州亜高山帯のものも、一応ここに含める）
生育樹林	雲霧林帯（山地帯上部＝冷温帯など）	山地帯下部＝暖温帯常緑広葉樹林（照葉樹林）；（例）Form. <i>Fakienia hoginsii</i>	落葉広葉樹林（夏緑樹林）；（例）Form. <i>Fagus longipetiolata</i> , <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	照葉樹林	夏緑樹林（ブナ帯）	針広混交林、亜寒帯針葉樹林 0～2,000
高度 (m)	2,800～3,600	1,450～2,300	600～1,050	0～1,000（照葉樹林の範囲による）	100～1,600（夏緑樹林の範囲による）	
脚	なし	なし	あり	あり	あり	あり
葉序	なし	なし	緩い偽輪生	強い偽輪生	偽輪生	緩い偽輪生
茎高 (m)	2～4	1～2	0.5～1.5	0.3～1.0	15～2.5 (3.0)	1.5～2.0
葉形	茎生葉：広卵形、基部広心形	基生葉：卵状心形、広短円状心形 茎上葉：卵状心形、楔状心形	茎上葉：卵状心形、卵形	茎上葉：披針状心形、楔形心形	茎上葉：広心形、楕円状心形	円状卵形、心形。腎臓形
茎上の総苞片 (数)	なし	なし	あり	あり（多数）、中間部は脱落すること多し	あり（多数）、残存すること多し	ほとんど無いが、少数
開花時の苞片の状態	脱落して残存することほとんどないが、ごくまれに残存することがある	脱落して残存することほとんどないが、ごくまれに残存することがある	開花時、花ごとに一苞片あり	開花時、花ごとに一苞片あり、速やかに脱落	開花時、花ごとに一苞片あり、残存する傾向がある	開花時には、花ごとに長めの一苞片あり、残存する
花数	総状花序：20またはそれ以上	総状花序：10～16	総状花序：3～5	総状花序：1～5	総状花序：5～多数	総状花序：10～20
外花被片の長さ (cm)	15	12～15	13～15	12～18	12～16	9～10.5

註1) 総苞片：葉腋の花が幼体のまま退化して、茎上に残存する苞片をいう。

文では根拠（後述）があって一応そのように呼ぶことにしたい。

その後、この総苞片の生い立ちを解明するため、金沢市中心部に生育するウバユリ個体群を主な材料として、生活上、花序の蕾が形成される時期から開花期までの期間について、解剖を含む形態学的観察をおこなった。その結果、葉身のある高出葉と違って、苞片（舟形の鱗片状の葉）の幼体の葉腋には原則として、花の幼体（＝原基）ができることが判明した。花の原基が花に成長すれば、開花に至り、苞片の原基は苞片となるわけであるが、これが花に成長しないで退化すれば、苞片の原基は総苞片となる。つまり、仮に花の原基の数が同一であれば、花数が少ないほど、総苞片の数は多くなる。この論文（古池, 1987）は、*C. cordatum* と *C. glehnii* の種分化に関わって、総苞片が持つ意義の解明を目的として書いたもので、これが前述の根拠である。

その後我が国では、生活史の図化をはじめ、各発育段階の植物体数が時間の経過とともにどのように変化するかについての実証的調査研究（demography 分野）が進められた。また、国際的にはDNA解析の成果をはじめ、欧米を中心に *Cardiocrinum* の各

分類群についての栽培報告なども数多く発表・集積され、1950年代と比較すると、この分野の知識は飛躍的に増加した。本記録では、その詳細を枚挙することについては割愛する。ただし、特筆すべきは中国の *Cardiocrinum* 属についての現地の植物誌や植物地理、関連する植物群落等に関するデータが順次、発表されたことである。代表的なものとして、中国植物誌第14巻（中国科学院中国植物誌編輯委員会 1980）、種子植物科属地理（路 1999）、中国植被（中国植被編輯委員会 1980）、貴州植被（黄ほか 1988）などが挙げられる。ユリ目に関するDNA解析による研究業績も、欧米や我が国で活発に進められており、*Cardiocrinum* 属に関連するデータも少なくないが、ここではこれについても記述を省くこととする。

Demography 研究では、北海道のエゾウバユリについて実施した Araki et al. (2010) の13年間にわたるモニタリングは、6155個の芽生えの運命を追跡したもので、この分野の研究の到達点として、高く評価されるべきものであろう。いわゆる Y-list を含めて、現在、広く用いられているオオウバユリ *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Schmidt.)

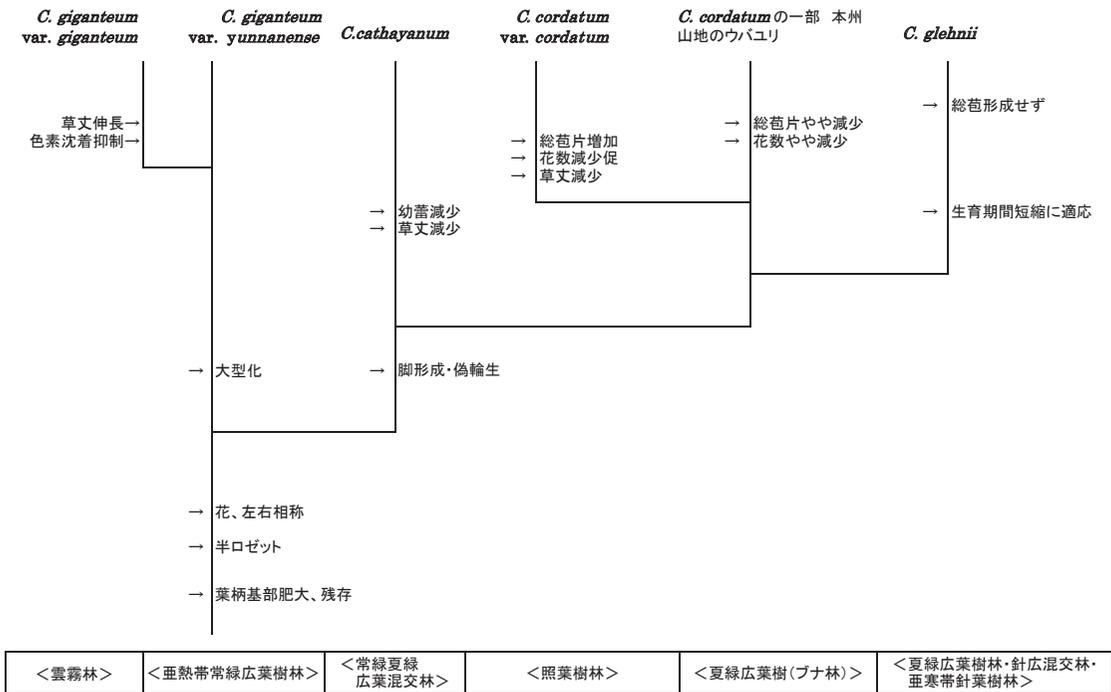


図1. *Cardiocrinum* 分岐図

現在、生存している *Cardiocrinum* 属の種類の分岐図である。進化の方向は紙面上方向、重要な形質の出現、消失を → で示した。表1と同様、北緯約30度～約50度の位置で左方は西方向（ヒマラヤ）、右方は東方向（樺太）を示す。下の植物群落名は分布地の大凡の樹林植生である。枝の長さについては、根拠はない。詳細は本文参照。

H. Hara は、学名の形式からみると、エゾウバユリ *C. glehnii* Makino のシノニムである。日本の野生植物 草本 I 単子葉植物 図版 31 (佐竹 1982) には、ウバユリとして軽井沢 (標高約 950 m) で撮影のものと、オオウバユリとして蓮華温泉 (標高 1470 m) で撮影のものが掲載されている。この講演記録では、この軽井沢産の型のものを「本州山地のウバユリ」と仮称し、北海道以北に産する総苞の発達が悪い型を「エゾウバユリ」と呼ぶことにする。なお、エゾウバユリは、本州の亜高山針葉樹林帯や接続するブナ帯との移行域にも分布する可能性があることは、すでに述べた通りである。ここに掲げられた学名及び和名の当否については、ここでは深く立ち入らない。

なお、表 1 に、観察の結果や文献からの引用をまとめて、現生 *Cardiocrinum* 属全分類群の主な形質の比較を示した。文献によって、相違があるものもあるが、おおよそ、中庸のデータを掲げ、疑わしいものは採用しなかった。

### 1-3. 現在の到達点

その後の研究を含めて、私見を要約すると日本列島に産する *Cardiocrinum* 属の分化は、現在の時点では次の要点 1) から 5) にまとめられる。ただし、分類群名で表示されている実体は、その分類群を頂点とする系統 (「\*」付きの分類群名で示す) と約束する。系統の古生物学における意味は多義的であるが、lineage に近い解釈をとり、ここでは、「継続して发育し続ける多数の植物体の生活史の束からなる時間軸上の実体」と解するものとする (後述)。

- 1) \**C. giganteum* から、\**C. cathayanum* が分化した。
- 2) \**C. cathayanum* は \**C. cordatum* に非常に類似しており、前者から後者が分化した。
- 3) 本州山地のウバユリ (\**C. cordatum* の一部) から、狭義のウバユリ \**C. cordatum* var. *cordatum* が分化した。
- 4) 本州山地のウバユリから、北海道以北のエゾウバユリ \**C. glehnii* が分化した (本州の亜高山帯の分類群は、今後の更なる研究を要するが、とりあえず、エゾウバユリに含める)。
- 5) 本州の亜高山帯と北海道以北の亜寒帯では新しい分化が進行している可能性がある。

上記の推定を図式に描くと次のようになる。ここでは、矢印 (→) の左辺は由来する系統を表示し、右辺は結果した系統を表示する。また、矢印は結果として、地理的移動の方向を表示している。なお、この関係を分岐図で示したものを、図 1 に掲げた。



\**C. giganteum* も \**C. cathayanum* と共通の祖先をもち、おそらく、前者が古い形質を持つものと考えられる。前者は地表部のロゼットから、基部から葉をつけた 3 m もの茎が立ち上がる半ロゼットの葉序を有するが、後者は緩い偽輪生と基部に葉を欠いた「脚」を持つ葉序を有する。脚というのは、植物形態学における正式の用語ではないが、輪生・偽輪生の場合、地表から葉柄が密集するところまでの、裸の茎部分を指す。この場合、形質の極性は、半ロゼットが原始形質で、脚を有する緩やかな偽輪生が派生形質とみなすのが、妥当である。この半ロゼットが古く白亜紀から由来するものか、それとも、新生代の草本の発展期の所産であるかは、現在のところ不明であるが、他の草本との空間や光の獲得をめぐる競争では、最も原始的なものである。この半ロゼットが、他の草本との競争で優位に立つには、より大型化して占有することに限られる。偽輪生・脚の分化は、大型草本群落における草丈の背伸び競争において、春の終わりの時期を迎えて草本植物が繁茂し、今やうつ閉 (鬱閉) 状態となる地表部近くの葉の生産・成長を省き、資源を高位の葉の生産・肥大に振り向けるという、有利な派生形質の出現であった。

*C. cordatum* から *C. glehnii* が分化したか、又は、その逆であったかは検討する価値がある。*C. glehnii* や *C. cordatum* では、通常なら発生・分化して開花・結実する花の原基 (苞の葉腋に存在する) が退化して、苞片は総苞片となるからである (原基が花にまで发育する現象は、前者のほとんどの原基で、後者では多少の幅はあるが、その相対的少数の原基のみで起きる)。よって、総苞並びに総苞片の存在は、一応、派生形質と評価することができよう。しかし、両種のこの分化が、*C. cordatum* の系統形成の早い時期に起こった可能性も否定できない。*C. cathayanum* の系統の始まりの頃に、その祖先が、*C. giganteum* の系統から引き継いだ多くの形質とともに備えていたと思われる未分化の状態から、一方は *C. cordatum* の系統を進み、他方は、*C. glehnii* の系統を進んで、それぞれの特徴を強化した可能性はないであろうか。もし、そうであれば、*C. glehnii* は、生活環における幼形成熟を強化したことになる。おそらくはそれを促進・強制したのは、北方、あるいは、高所への進出によって起こった植物体地上部の生活期間の短縮であろう。

私は 1956 年夏に安房峠南方直下の湿原安房平の針葉樹林中で、*Cardiocrinum* 属の標本を採取した。標本の草丈は 1 m 足らずであったが、葉の付き方が *C. giganteum* 状で、偽輪生を形成せず、いわゆる、脚が不明瞭であった。また、前述の佐竹ら (1982) がオオウバユリと呼んでいる写真でも、偽輪生が緩んでいる。これが、亜高山帯針葉樹林に一般的な形態であるがどうかは、まだ結論が出ない段階であるが、具体的には、樺太や千島列島に産する分類群との精密な比較が必要である。

この問題は、まずは *C. cordatum* と *C. glehnii* との分類学的関係であるが、発展的なテーマとしては、双方が実体としての生物学的種として種内関係にあるのか、それとも、異なる生物学的種なのか、という問題がある。私は先に述べた論文 (古池 1959) で、*C. cordatum* var. *cordatum* と *C. cordatum* var. *glehnii* は種内関係にあると述べた。現在の時点では、*C. glehnii* は種間関係として区別すべきものであるというのが結論である。

なお、前記両分類群については、*C. cathayanum* との比較と併せて、あらためて本州の亜高山針葉樹林帯、北海道、樺太、千島列島の分類群との比較研究の必要性を強調したい。それは、形態、発生と生活環、参加する植物群落の各分野を含むことは当然であるが、この問題の側面に焦点をあてた染色体や DNA の解析結果もぜひ必要と考える。なお、北海道では黒松内低地帯以南の分類群も改めて検討することが望まれる。

最後に、*C. giganteum* について少し触れてふれておきたい。Woodcock and Stearn (1950) は、本種に *C. giganteum* var. *yunnanense* と *C. giganteum* var. *giganteum* の二変種を認めている。また、彼らは、その相違として、前者では草丈の高さが 5 feet (153 cm) - 7 feet (213 cm) を通常超えないことと、前者では若い時期に葉や茎がブロンズ色であることを、挙げている。中国科学院中国植物誌編輯委員会 (1980) は、種の階級までを論じて、この二変種を認めることには消極的なようである。その理由は挙げられていないが、おそらくは、これらの形質は分類群を特徴づけるものとは認めていないのであろうと推測する。なお、ブロンズ色になる理由は、アントシアニン類似色素 (おそらくは、アントシアニン色素そのもの) の形成によるもので、展葉までのごく若い時期には、*C. cordatum* でも認められており、クロロフィルの生成が不十分な時期の苗条がおこなう、強い光線への防御反応として、熱帯降雨林をはじめ夏緑林などにも、広く認められている現象である。植生誌掲載の植生調査票等に *Cardiocrinum* が、直接記載されていることは、我が

国でも稀であるが、黄ほか (1988) によるものにはこの記載がある。それによると、福建柏群系 (Form. *Fakienia hodginsii*) の草本層に *C. giganteum* が記載されている。この群系は、亜熱帯山地暖性針葉林に分類されているが、福建柏そのものは、亜熱帯常緑広葉樹林中に散生するのが通常であるとされており、調査地の標高は 1190 m となっている。なお、貴州は日照に関しては、中国で最も少ない地域の一つである。

私は、*C. giganteum* var. *giganteum* が *C. giganteum* var. *yunnanense* から派生した変種であり、草丈が前者よりはるかに高く伸長することを含めて、雲霧林への進出にともなう適応形態であると考え。雲霧により日光の供給が制限される環境下では、アントシアニン類似色素の発現の必要はなく、また、より豊富な日光の獲得を目指す茎の成長は促進されるからである。

## 2. 植物体の大きさの地域的分化の解明

ウバユリ *C. cordatum* においては、照葉樹林の林縁や付近に産する *C. cordatum* var. *cordatum* (「狭い意味のウバユリ」) と、ブナ林などの林床や林縁に生活する「本州山地のウバユリ」は、大きさに大きな差が認められる。私の経験では、草丈 30 cm 未満の草丈で、一つの花を付けたウバユリを金沢市中心部で見たことがある。他方、2.5 m を超える草丈の本州山地のウバユリもさほど遠くない場所で見えた。この差異は如何なる原因にもとづくものであろうか。

ある種の植物で日本海側、特に北陸地方に分布するものでは、対応する太平洋側の種類と比較して、大型化するか、逆に小型化することが経験的に知られている。植物の大きさの問題は、1. で触れた様に植物分類群の個別の問題であるが、他方、普遍性を持つ問題でもある。よって、私は、かつて大型化・小型化をもたらす理由を解明する目的で、総説的論文を発表したことがある (古池 1981)。

ここでは、大型化・小型化をもたらす原因について考察した経過を述べる。なお、同論文の発表当時は、「大型化、小型化」という語を用いず、「大葉化、小葉化」という語を用いていたが、このタイトルは、植物形態学における大葉・小葉の概念とは、まったく無関係なので、この機会に言い換えておきたい。また、当時、活発に研究された生産生態学を背景にしており、手法としては生産生態学的モデルを用いている。なお、このテーマは、生活環に登場する植物体の大きさや数という量的側面を解明する課題への取り組みを含んでおり、1. で取り上げた問題と深い関連がある。

## 2-1. 日本海側の雪融け条件下における成長量速度特性に基づく大型化、小型化の説明

生産生態学における植物体の生産活動を支配する最も基本的な関係式は、「(純生産) = (総生産) - (呼吸)」で表される。ここで総生産と書くのは、対象とする植物や植物群落における、ある期間内の光合成量である。植物はその期間の生命活動を維持するために生産物の一部を消費しなければならない。これが呼吸である。よって、生長その他に用いることのできる生産物は、呼吸を差し引いた残りとなる。これが純生産である。各項の次元は、物質量/期間(時間)であるから、たとえば、kg/hのような単位が用いられるが、光合成物質をエネルギーに換算することもある。

以下、私の原著論文(古池 1981)にしたがって、 $x$ を植物体の長さとし、 $p$ を成長速度(正確にはエネルギーの蓄積速度)とする。光合成速度は葉の面積 $x^2$ に比例する。また、呼吸速度は植物体の体積 $x^3$ に比例する。よって、 $a$ 、 $b$ を定数とし、各項の次元をエネルギー/時間とすれば、あまり長くない時間においては式(1)が成立するはずである。

$$p = bx^2 - ax^3 = -ax^3 + bx^2 \quad (1)$$

生産生態学では、この残余エネルギーは主に成長に使われるとして、成長速度とも呼ぶ。 $p$ の大きさは、生体活動能力の大きさをしめすから、淘汰上、大きいほど有利であると考えられる。 $p$ が極値をとる $x$ は、式(2)から計算できる。

$$dp/dx = -3ax^2 + 2bx = x(-3ax + 2b) = 0 \quad (2)$$

$dp/dx = 0$ となる $x$ は、二つ得られる。すなわち、

$$x_1 = 0 \quad (3)$$

$$x_2 = 2b/3a \quad (4)$$

式(2)は二次式であるから、上に凸の対称で頂点は(4)の位置に来る。すなわち、 $bx^2$ は光合成速度であるから $x$ が大きいほど成長速度は大きくなるが、光の量(光合成光子束密度)や水分供給量など光合成速度に影響する他の要素は $b$ に繰り込まれている。他方、呼吸速度 $ax^3$ には植物体の体積 $x^3$ が効いている。その双方が統合されているのが式(3)、式(4)である。

水分供給が豊かで、光が強く、暗反応を促進する植物体の温度(≒気温)が高いほど(限度はあるが)、植物体の大きさ(長さ)は大きくなることになる。水分供給が豊富で、光が強く、温度が高い状態は、

ウバユリの成長期が雪融けの条件と重なる状態であり、日本海側の春～初夏の夏緑樹林帯のそれに合致し、おおむね太平洋側の照葉樹林帯では逆の条件になる。照葉樹林下やその辺縁では、光、温度、水分供給が、春に夏緑樹林のように大きく変化しないからである。私は、これが植物体の大型化の原因であると考えた。

注目すべき点は、成長速度 $p$ が0となる $x$ 値(植物体の大きさ)が二つあって0と $b/a$ となり、 $x$ が最大となるのは、生存の限界付近に位置するということである。また、 $p$ が最大値となるのは、 $x$ が $2b/3a$ の値をとるときである。

## 2-2. 積雪・雪崩に対する二つの戦略

日本海側における植物の小型化は、従来、積雪・雪崩への対応として説明されてきた。式(1)の拡張として、今回新しくモデル化したところ、次の結果が得られた。風・重力の作用や積雪・雪崩などの外力に対して植物体は、対応の仕方として二つの方法が選択できる。これを仮に第一種の選択と第二種の選択と呼ぶことにする。第一種の選択は、植物体を力学的に強い形状・構造・素材で作り、変形や破壊を防ぐことである。第二種の選択は、植物体をしなやかな形状・構造・素材で作り、外力をやり過ごす方法である。

トーマス(2001)は、「樹木学」のなかで、樹木が重力への適応として、モーメントを減少させる方向に樹木の形態をつくりあげていることを述べている。このことは、重力のみならず、風、積雪、地表変動その他あらゆる外力の作用に対して、備えているということができよう。

ここではまず、第一の選択の場合を検討する。外力の作用に対応する内力として、植物体側には、各部位にせん断力や曲げモーメントが発生する。ここでは曲げモーメントの発生を考えるものとし、これによって損傷しないためには、植物体の側で、それに対応しうる断面二次モーメントを持つ形状を備えておく必要がある。このためのコストを要するので、ここでの $p$ は、このために消費する生産量部分を差し引いたものと定義する。

断面二次モーメントの次元は $x^4$ である。 $x$ 、 $a$ 、 $b$ を式(1)の通りとし、他の項を次の通りとする。すなわち、 $cx$ を植物の高さに係る項、 $ex^4$ を植物体の形態から生じる断面二次モーメントに係る項、 $d$ をその他の影響に係る定数とする。式(1)と同様にあまり長くない測定時間においては式(5)が成立するはずである。

$$p = -ex^4 - ax^3 + bx^2 + cx + d \quad (5)$$

断面二次モーメントは、この場合、外力が働くことによって生じる曲げモーメントに対応する許容量（正值）であって、断面の形状によって異なる。この量を大きくして、曲げモーメントに対する許容量を大きくするためには、それだけ、形態形成上のコストを要し、成長速度が減少する結果となるから、 $p$ にたいしては負でなければならない。よって式 (5) が成立する。第二の選択の場合、小型化・変形しやすくすることにより破壊から免れるという選択であるから、式 (5) はその両方の可能性を満たす必要がある。これは四次式であるから、定数を適当に選べばグラフの二つこぶを第 1 象限に置く事ができる。また、 $p$ が極値をとる条件は式 (6) の通りである。

$$dp/dx = -4ex^3 - 3ax^2 + 2bx + c = 0 \quad (6)$$

式 (6) の解を、 $x_1$ ,  $x_2$ ,  $x_3$  (ただし、 $0 < x_1 < x_2 < x_3$ ) とすれば、 $x_1$ ,  $x_3$  は、二つのこぶの頂点の位置を示し、 $x_2$  は、谷底の位置をしめす。植物は内在的に  $x_1$ ,  $x_3$  の二つのこぶを選ぶ可能性を持つが、具体的にどちらを選ぶかは環境への分類群の適応戦略で決まる。これを要するに植物には下記の二つの戦略がある。

- 1) 植物体  $x$  を大きくすることにより式 (5) における第 3 項 (光合成) と第 4 項 (植物体高) を大きくして、太陽光の獲得が大きな値をとるようにし、もって  $p$  を大きくする。例えば、いわゆるオオウバユリ (本州山地のウバユリ)、イヌガヤ、カヤ、オオコメツツジ、アキタブキなどがそれであろう。
- 2) 植物体  $x$  を小さくすることにより、式 (5) における第一項 (断面二次モーメント) のコストと第二項 (呼吸) の影響を低減し、もって、 $p$  の減少を抑制する。1) との対応でいえば、例えば、ウバユリ (狭義のウバユリ)、ハイイヌガヤ、チャボガヤ、コメツツジ、フキなどがそうであろう。

上記の点は光合成速度と呼吸速度のほかに、植物体の外力に対する曲げのあり方や、植物体の高さに関連する環境では、普遍的に起こり得ることがわかる。外力としては、重力はもとより風力、流水などについても成立しているはずである。すなわち、植物体の大型化・小型化は、日本海側だけに生じている現象ではなく、普遍的であるが、積雪との関連において日本海側の植物種について特に注目されてきた事情にある。なお、植物の生活は多面的であるから、他のメカニズムによる大きさの変化を否定するものではない。

### 2-3. 生産 (生産速度) の限界

生活環における量的側面をどの様に表示するかは、重要な課題である。生産生態学的手法が、活発に種生物学に取り込まれた時期には、各发育段階の植物体の器官ごとに、物質の配分割合が測定されたことがあった。実際の測定量は、植物体の器官ごとの乾物量 (重量) であったが、これにある数値を乗ずればエネルギーの近似値が得られる。

しかし、乾物量 (物質量) やエネルギーは、生活環上の生物の量、すなわち、生物量として妥当であろうか。動物の場合は、生物量としては多くの場合、個体数が用いられる。個体数にはその種の生物学的特性が、最終的には学名の形式で付与されており、生物としての実体性が失われていない。植物では、個体性が多くの場合不明確であるからという理由のみで、物質量やエネルギーのような抽象化した量で置き替えるのは不相当である。その場合、植物種の実体性が捨象されているからである。

生物量が備えるべき要件の最も重要な特性は、生物という生命を担っている実体の数量的表現でなければならないということである (後述)。物質量やエネルギーは、残念ながら、その要件を欠いている。ただし、生態系における物質・エネルギーの循環・動態や森林の木材蓄積量の動態、植物群落の物質生産などの諸問題に取り組むには、物質生産に関する研究は、現在も、今後も有力で重要な手段として、重視される。

### 3. 发育段階と生活環、生物量の基本的関連、並びに植物進化における生活環の役割

私は、1. で述べた *Cardiocrinum* 属の種分化に関する記述において、生活史、生活環、发育、发育段階、生物量などの用語や概念を、定義や説明抜きで使用した。これは、普通には許されていることで、定義や説明は必要でないと解されている。しかし、実際のところ、これらの概念は、充分な明晰さと正確さでもって共有されているであろうか。私は、個別分野の研究を進めるにあたって、前述の通り、これらの概念を使用したか、その使用にあたっては、一応、これらの概念そのものを振り返り、整理し、考え直してやる必要であった。

この講演の終わりに際して、この分野における私の現在の考え方/到達点について、すなわち、この研究のために用いた、いわば理論上の「道具」について、若干、その概要を述べることをお許しいただきたい。これは、説明や定義抜きで、これらの概念を用いて展開した議論を締めくくるにあたっての、義務でもあると考える。ただし、読者の貴重な時間を浪費することは私の本意ではないで、興味のない

方はどうか、無視して下さるようお願いしたい。

### 3-1. 生活史と生活環の関連と区別

生活史と生活環という概念は、しばしば、同じ意味に解釈されている。しかし、生活史は、個々の生物（この場合は植物）の個別的、具体的な生涯そのものであって、時間軸を考慮すると一つの実体である。生活環を構成する発育段階は、空間軸と時間軸からなる四次元上の実体であるが、生活環そのものは、具体的な生活史から理想化された概念である。

発育段階は、環境との間で物質代謝をおこなって、次の発育段階に発育する。発育段階の連鎖である生活環は、発育段階どうしが互いに関係し合いながら循環している。生活史においては、この循環において完全に元の発育段階に戻る、ということは起こりえない。しかし、最近接の位置に巡ってくるという意味で、準再帰的運動を続けている、というのが生活史の具体的な姿である。また、生活環の普通の表現方法では、次世代を生産した後の発育段階は、それが生活史において重要な意義を持っていても、表示しないままとしている場合が多い。しかし、一つの分枝として表示することは、当然、必要である。

これを要するに生活史を、その具体的形態そのものを、そのまま分析/統合する際には多くの困難に直面するので、まず、発育段階と発育による再帰的運動形態、あるいは、さらに抽象化して完全な循環運動として生活環に理想化し、検討をおこなうというのが普通の手法である。

### 3-2. 発育段階は、生物の最も基本的な実体

生活史における発育段階は、形相を表示するとともに、その形相をなす生物体、すなわち実体である。しかも、最も基本的な単位である。動物ではしばしば、生活史の全過程を担う単位として個体が挙げられるが、この意味における個体はすでに一つの抽象であって、生活史の具体的な各場面に出てくるのは、特定の発育段階にある生物体である。植物の場合は、いわゆる個性が発達していないので、その点からも個体それ自体を定義することは、多くの場合困難である。

発育段階は、環境との間で物質代謝をおこない、発育によって次の発育段階に移行する。ここでの物質代謝は広義のもので、物質だけではなく、その物質の温度など、物質代謝に関わる物質の条件も、当然含まれる。言い換えれば、発育段階は、生きている植物体（生物体）そのものである（動物の場合は、ある発育段階の生きている動物体（個体）に同じ）。発育段階は位置空間（XYZ）を占めるだけではなく、

時間軸（T）に沿った空間を占有する点が重要である。

発育段階は生活環上に、ある限定された固有の空間を占める。発育段階は時間軸上に一定の延長を持つから、これを人為的に便宜上分割することは可能である。しかし、もともと、ある発育段階は他の発育段階との間に質的な区別が存在する固有の客観的存在であり、任意の分割は許されない。この意味で、生活環は発育段階からなる離散的循環であり、任意の分割が可能な連続体ではない。また、特定の発育段階が正常な生活のために、必要不可欠ではあるが、生きていない部分を相当量含んでいる場合がある（例：樹木の材部分、サンゴ類の骨格）。生きていない部分は、生きている部分と結合して、新しく一つの発育段階を構成しているのである。

### 3-3. 生活史の再帰性と生活環

発育段階の連鎖は、生命の起源から続く長くて複雑な系列であるが、進化の過程で再帰性を獲得した。この連鎖は進化の過程で変異するが、変異の積み重ねだけでは、早晚、その系列は環境に対して不適応となり消滅せざるを得ない。しかしながら、いくつかの発育段階の連鎖の後に、前に経過した発育段階か、その発育段階の最近接の位置に戻ることができるのであれば、その連鎖の中で獲得した変異を連鎖の中に取り込むことができる。発育段階の連鎖における元の発育段階に戻るという性質、すなわち再帰性は、変異を系列のなかに保存するとともに、やり直しによって新たな変異を試行するという仕組みとして機能する。

また、この再帰性の獲得により、前記の「生命の起源から続く長くて複雑な系列」は、分類群ごとに個別の生活史に分割された。発育段階の連鎖である生活史には、再帰性はどの発育段階でも実現している。したがって、前述の通り、近似的には発育段階の連鎖は、循環していることになる。これは、一種の理想化であるが、生活史を理想化した、循環する発育段階の一系列を、生活環と呼んでいるのである。

Calender (1984) は、動物のサイズの大きさLと生活史の長さYを詳細に調査し、 $\log Y / \log L = a$ （定数；ただしLの類別により異なる）の関係が、ほぼ成立することを明らかにした。すなわち、Lの小さな動物は、Yを小さくして回転数を多くしているというのである。Calenderは、生活史の意義はこの関係を成り立たせることにある、という。彼は、この関係をLife-history pendulums（生活史の振り子）と呼んでその意義を強調した。

確かにそのような側面は重要であるが、私の意見

としては、前述の通り、再帰性の実現により変異を取り込み、固定することができるようになったということが、より本質的である。この再帰性の実現なしには、生活史や生活環そのものが、成立しないからである。

### 3-4. 生活環の記載方法の規格化

生活環の図化は、従来しばしば取り組まれてきているが、その具体的な形式は、代表的な発育段階の図(イラストレーション)を描画し、あるいは文字列や記号で発育段階を表現し、それらの図・文字列・記号の間を、発育の方向を占めす矢印(→)付きの線分で結んだものである。図示する発育段階の選択や、矢印付き線分が右回りか、あるいは左回りか、等々の問題は作成者の自由に委ねられてきた。しかし、生活環の正確な比較や解析のために、ひいては生活環を対象とする分野の進展のためには、生化学反応や化学構造式に見るような、適切な規格化を目指すのが望ましいと考える。基準となるのは、生活環が有する下記の二つの保存性である。この二つの保存性については、何人によっても異議なく認められると考える。

- 1) 生活環の回転方向、すなわち、発育の方向であって、環境、変異、進化によって変化せず、保存される性質がある。発育が逆転する、ということとは起こらない。
- 2) 進化の方向も、保存される。例えば、退化もまた進化の一形式で、時間の進行方向と進化の歩みは、未来に向かってのみ進行するのは明らかである。

また、生活環と発育段階が変化しない限り、各発育段階にある生物体の数から導かれる生物量は、生活環上で不変である(保存される)。これは、やや複雑なので、説明は後述の(3-6)に譲る。

私の提案としては、将来の規格化された生活環の図示は、この二つの保存性の規則と自然科学諸分野の動向を勘案して、下記の要件を満たすようにすることが好ましいと考える。

- 1) 生活環には、確かめられた発育段階の全てを描図する。
- 2) 発育の方向を占めす矢印(→)付きの線分の方向は、右手の親指を外にして握った場合、他の4本の指の方向と一致するようする(右回り=反時計回り、フレミングの右手の法則の場合と同様)。
- 3) 2)の場合、親指の方向(紙面上の向き垂直方向)は、生物進化における時間の進行方向(未来)を示す。

### 3-5. 生活環の変動形式

生活環を構成する発育段階間の関係は一応安定しているように見えるが、分類群の系列にもとづいて比較すると、進化の過程で系統的に変化/変動していることが認められる。この変化は、従来も記述・研究されているところであるが、改めて整理して類型化すると次の通りである。

- 1) 発育段階または生活環の空間的、時間的な量的変化: 時間的・空間的や部分的・全体的な発生のずれによっておこる変化である。古くから知られている幼形成熟は、部分や全体が未熟な状態なのに生活環全体が進み、生殖の器官・機能が作動する場合を指している。これは、環境条件が生活環の時間的短縮を必要としている場合にしばしば見られる。逆の現象が過形成で、部分や全体の過大な発達促進である。
- 2) 新しい発育段階の形成、または発育段階の消失: これは1)が程度の高い状態になって、発育段階そのものの消失や出現が起こる現象である。
- 3) 発育段階の分離、または結合: これは2)と同様、1)の程度の高い状態ではあるが、発育段階の分離や結合にいたったものである。偽果は結合の好例である。
- 4) 発育段階の内包化、または引き出し: 内包化は、3)の結合の程度の進んだ状態の一つで、シダ植物の配偶体が、種子植物の胚嚢となった例が挙げられよう。被子植物では、さらにその内包化が進み、種子は果実内に形成されることとなった。すなわち、雌蕊(葉の変化したもの)の一部である子房の内部に胚珠が形成され、胚珠は種子に発育するとともに、子房は果実となる。この胚珠の内部には、前述の胚嚢ができていて、というわけである。引き出しはこの逆の過程で、キジカクシ科のヤブラン *Liriope* 属やリュウノヒゲ *Ophiopogon* 属では、果実部分は早期に剥離・解体・脱落し、種子は露出して熟する。
- 5) 生活環の枝分かかれと枝の消失: 生活環はしばしば、図2のように単純な輪として描かれることが多いが、実際にはこれは一年生植物の場合である。草本でも多年生のものは複雑である。*Cardiocrinum* 属の場合、寿命は最長10年弱と見られているが、年ごとに新しい繁殖体(鱗茎)が、ロゼットの発育段階で形成されるので、矢印のついた線分は、生活環上の発育段階に合流して複雑なものとなる。環境条件により、この枝分かかれと枝の消失は、頻繁に発生し、変動する。なお、

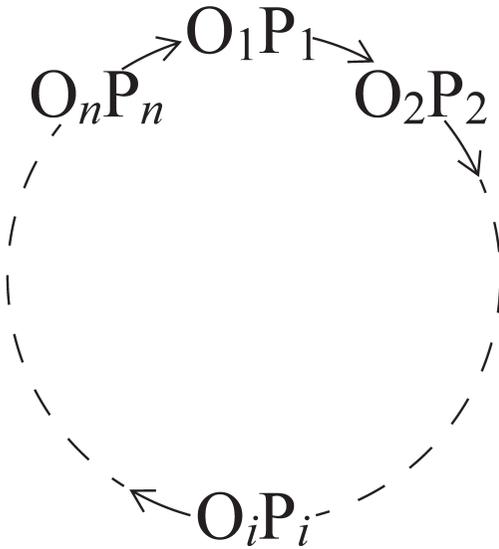


図2. n個の発育段階を持つ単純な（分岐点を持たない）生活環（古池 1978）から引用。

この動態の記述と解析には、生活環の図示ではなく、行列を用いるのがより適切である。

- 6) 複数の発育段階の重積化と単純化：木本の場合は、寿命が最長1,000年を超える場合もあるから、樹齢の長さの問題に加えて、走出枝や走出根、ひこ生えなどから新しく萌出する植物体は多数となり、極めて複雑になる。樹木の最も単純化した生活環のサイクルは、条苗（シュート）である。条苗は草本の原型であって、1年間の生活環を作成することが可能である。条苗の種別により、何種類かの生活環が形成され、結合していることになる。

条苗は、1年を経過すると、当年枝から二年枝となる。二年枝は新しい条苗をいくつか支えるとともに、二年枝に固有の生活環を持つことになる。このようにして、条苗は年ごとに積み重なっていくので、木本は年齢を異にする多数の生活環の集積体として存在する。これが、重積化である。

古い枝では、全体に占める材や樹皮の割合が増加するが、これは、樹木にとって不可欠ではあるがもはや、生きていない部分である。樹木は、このような重積化した多数の発育段階の集まりである。樹木の多くは、双子葉植物か裸子植物であるから、この蓄積は、無理なく正確に行われる。双子葉植物では、並立維管束を持ち、配列は真正中心柱であるから、維管束形成層による二次成長が維持される。単子葉植物も多くは並立維管束を有するが、配列は不斉中心柱であるから、肥大が起こることもあるが、二次成長は起こらないか、規則的でない。

単純化は、重積化の逆の過程で、新生代に起こったとされる樹木から草本への進化はその好例である。白亜紀の温暖な気候から古第三紀の寒冷化に直面して、従来の樹木の生活様式が維持できなくなった環境では、ある種の樹木の主要部は地下に潜り、気候の良い時期に、条苗は地表に条苗を出す生活様式に移行した。これは、多年生草本の生活様式である。地下部はそれなりに適応放散を遂げたが、地下部が退化する道をたどった植物ではついには消失して、種子が生活環において重要な位置を占める草本が形成された。すなわち、一年生植物の出現である。この過程における複雑な樹木の生活環から、一年生植物への進化が単純化である。これは、多くの植物群で一斉におこったことであろう。

しかし、*Cardiocrinum*属植物は単子葉植物である。単子葉植物は、もともと典型的な樹木の生活様式を有しない。しかも、単子葉植物の由来は、前述の新生代よりはるかに古いジュラ紀と見積られている（Angiosperm Phylogeny Website：閲覧2017年7月30日による）。APG IIIやAPG IVにより、単子葉植物は原始的双子葉植物から、マグノリア類植物などと並んでもたらされたことが明らかにされている。よって、ウバユリ *Cardiocrinum* 属植物の生活様式は、より古い型を踏襲している可能性が大きい。すなわち、同属は、もともと、二次成長ができない維管束や中心柱を持っていたので、樹木型の集積化がもともと困難であったことに注目しなければならない。したがって、他の大型草本との競争においては、より草丈を高くして優位を確保するという古くからの生活様式を、基本的に、これを維持している可能性がある。もしそうであるならば *C. giganteum* は、その性質を最もよく受け継いでいることが推定されるという意味において、最も原始形に近いということになるであろう。吉田 (2005) は、同書に掲載した1689種類のヒマラヤ産植物について、植物の垂直分布帯ごとの統計をおこなっている。雲霧林帯上部：Jと同下部：Kに分布する種類が143種類と最も多い。これらの植物は、雲霧林帯への進出に成功したものであろう。*C. giganteum* var. *giganteum* は、その直下の山地帯下部＝暖温帯：Lから、雲霧林帯へ進出中の種類なので、1の末尾で述べた通り、草丈の大きいことやアントシアニン類似色素を葉／茎に発現させることがないという特徴は、日照に欠ける雲霧林への適応として説明できる。このことは、新生代の気候変動の影響を受けなかったということではない。夏に枯死する基生葉の葉柄に澱粉を蓄積して、来春の展葉期に備えるという生活様式は、過形成の一形態として新生代の気候変動の時期に獲得した単純化の一つかもしれない

い。*Cardiocrinum*が、どのような進化史をたどったかは、今後の解明が待たれる課題である。

### 3-6. 生活環上の数量的関係と生物量

ある生物種には、その種に固有の保存量としての生物量が存在する。生活環の回転方向や進化の方向に、保存性があることは前述の通り(3-2)で述べた。この保存性は、当然のことであるが生活環に変動があり、進化が進んでも、変化しないことは明らかである。しかし、ここで述べる生物量は統計量の一つである。よって、安定した長期間について、種全体の範囲で理論的に抽出されるものである。

古池(1978)から、その要点を述べる。同一分類群の極めて多数の生活環から、統計上平均的かつ安定した代表モデルとして選ばれた理想化された生活環を考える。この生活環は定義から決まった数の発育段階から構成されるが、その発育段階の種類と数について一定の数量的関係が存在する。同論文から図2に、生活環の図示例を掲げる。この図は、約40年前に書いたものであるから前述の(3-4)の提案の要件を具備しておらず、生活環の回転方向も時計回り(左回り)となっているが、ご寛恕いただきたい。

ある発育段階を $P_i$ とし、その生活環上の数を $O_i$ とする。同一生活環において、別の発育段階を $P_j$ とし、数を $O_j$ とする。生活環は、発育段階 $O_1P_1, O_2P_2, \dots, O_iP_i,$ と循環するものとする。一般に発育段階の数 $O_iP_i$ の数の相互の比率は、当然、同一分類群では同一である(図2)。

安定した理想的な生活環上では、任意の $O_iP_i, O_jP_j$ について、同値関係が成立している。すなわち、安定した理想的な生活環の性質から下記の1), 2), 3)が成立することは、次の考察によって明白である。

- 1)  $O_iP_i$ は、生活環を循環することにより、もとの $O_iP_i$ に戻ることができる。
- 2)  $O_iP_i$ が生活環を循環して $O_jP_j$ に達した場合には、 $O_jP_j$ から生活環を循環して $O_iP_i$ に達することができる。
- 3)  $O_iP_i$ が生活環を循環して $O_jP_j$ に達し、 $O_jP_j$ は生活環を循環して $O_rP_r$ に達することができる場合には、 $O_iP_i$ は生活環上を循環して $O_rP_r$ に達することができる。

1)は反射律、2)は対称律、3)は推移律の成立を意味するから、まとめて、同値律が成立するといえる。よって、安定した理想的な生活環上の循環によって、他項へ到達することを、等号(=)で表示することができる。等式 $O_iP_i = O_jP_j$ を用いると、安定した理想的な生活環上での、生活環の任意の二

項の換算をおこなうことができる。また、適当な発育段階 $P_0$ を基準に選べば、「安定した理想的な生活環上での生物量」を表示することが可能となる。なお、 $P_0$ で基準化した生物量を $I$ とすると、生物量 $I$ は保存量であるから、生活環上の節点(分岐点、あるいは結合点)に出入りする生物量について、式(8)(Kirchhoffの第一法則)が成立する。

$$\sum I_i = 0 \quad (8)$$

これらの結論やそこから導かれる理論的成果は、個体群の大きさの算定や動態の解析のためにも役立つものと思われる。生物量のその余の問題についてはここでは立ち入らないが、補足事項1)から4)を以下に述べておきたい。

- 1) ここでは、生物量を安定したモデルの性質として論じているが、そのようなモデルの背後に実在している生物種があるか、という問題がある。その生物種が進化の影響を無視できることを限度として、相当の長期間においては、十分な大きさを持った安定した種については、現実にこの定義による生物量は、理論上、存在するはずである。ただし、その生物量は、現在のところ、各生物種の範囲で定義される。
- 2) 生物量の本質は何かという問題がある。これは、ある発育段階 $P_i$ から次の発育段階 $P_{i+1}$ への発育において、一定量 $O_i$ の発育段階 $P_i$ を消費して、次の発育段階 $P_{i+1}$ の数 $O_{i+1}$ を、実現するのであるから、個々の発育段階 $P_i$ が営む発育活動、すなわち、 $P_i$ の生活活動の総和 $P_iO_i$ ということになる。換言すれば、この定義による生物量は、発育段階の生活活動の量である。
- 3) この生物量の測定は可能か、という問題がある。動物の個体数や、ある発育段階の数(ある発育段階にある生物体数)は、直接的に計測可能である。例えば、レッドデータブックの作成や希少種のモニタリング調査においては、動物の個体数、植物の株数の計測は、今日では基本的な測定に属する。この場合の個体数や株数は、いくつかの発育段階にある生物体の総和であるが、費用・労力を惜しまなければ、発育段階ごとの精密測定に接近することは可能である。しかし、ここで導きだされた生物量は、理論上のものであるから、直接には測定できない。生物種の全体を、長期間にわたり、測定することはできないからである。許容される条件を前提として、正確な値は得られないが、測定可能な範囲と精度において、近似値を求め、推定をおこなうことは、特定の生物種については

可能である。

- 4) 生活環は変動に富んでいて、そのことが環境への生物種の正常な反応であり、適応でもあるから、モデルに恒常性を仮定することは事実から反するのではないかと、という問題がある。

前述の3)の例として挙げた個体群における個体数や株数の測定は、個体群変動の内部動因の解析とともに、環境変動の影響を把握する目的で行われる。ここでの測定の対象は、個々の具体的な個体群である。それらの最終的な基準となるのは、その生物種全体から導かれる生物量であって、個体群の特性や環境の影響も、これを基準として評価可能となる。

### 3-7. 植物進化における生活環の役割

分類群の生活環を広く比較検討すれば、前節(3-5)で述べたように生活環上での発育段階の変化や生活環そのものの変化・推移は、広範に認められる事実である。植物における進化が、微小な変異の蓄積による場合のあることは否定しがたいが、進化のすべての駆動力が、微小な変異の蓄積のみであると断定することは早急すぎる。例えば、*Cardiocrinum*属の網条葉脈を有する葉から、*Lilium*属の並行葉脈を有する葉への進化が、微小な変異の蓄積と淘汰によるとは考えにくい。

しかし、*Cardiocrinum*属の栄養繁殖体である小鱗茎の鱗片葉が、幼形成熟によって地上部の並行脈を持つ葉に進化したとすることは、容易に理解できる。この場合には、栄養生殖のために分岐した栄養繁殖のための生活環上のバイパスが主役となり、網状葉脈を持つ葉を形成する生活環の本流が退化し、廃棄されたのである。また、*Cardiocrinum*属の通常の「鱗茎」は、*Lilium*属のそれとは大きく異なる。前者は、ロゼットや半ロゼット状態の植物体の地表部付近から生じた、網状葉脈のある心形～楔形の葉身を有する葉の葉柄基部が肥大し、夏の終り頃、葉身や他の葉柄部分が枯死・脱落するなかで、枯死しないで残存したものである。この「鱗茎」から例えば、オニユリ *L. tigrinum* に見るような典型的な鱗茎を導くことは一見困難であるが、ウバユリの「鱗茎」を解剖して見れば、その内部の高位の位置に前出葉の幼体のいくつかを認めることができる。これから、典型的な鱗茎の鱗片や、*Lilium*に広く見ることのできる、いわゆる並行脈でほとんど痕跡的な葉柄をもつ線形の葉に導くことは容易である。心形～楔形の葉身を持つ葉が失われさえすれば、この線形葉が取って代わることができるからである。

大型草本群落において、心形～楔形の葉身は、空間の獲得が困難である。*Cardiocrinum*は、早春に

いち早く大型の葉を展開して光と空間を獲得するのであるが、春の終わりから夏にかけて、偽輪生をもってしても、やがては他の大型草本に追越されてしまう。これが、*Cardiocrinum*の生態的地位であり、やがては、線形の葉を持つ *Lilium*にその地位を渡さなければならない必然性の根拠である。なお、クルマユリ *L. medeoloides*の鱗茎には、鱗片の中頃に横断方向に走る接合部(セグメント)を持つ鱗片が生じる時期があり、クロユリ *Fritillaria kamschtzensis*の鱗片にもセグメントがある。これらは、祖先が葉柄を持つ葉であったことを示す痕跡である。*L. catesbaei*のゆるやかな鱗茎の鱗片には、膨れた葉柄部分がある(Woodcock and Stearn 1950)。これらはすべて、祖先が葉柄を有する葉、おそらくは、*Cardiocrinum*型の葉を有していたであろうことの証拠である。しかし、この事はかつて *Cardiocrinum*型の葉が有利だった一時期があったことを裏付けるものでもある。発育段階の変化や生活環の変動が、植物進化において重要な要因であることを認めることは、進化論における断続平衡説の論拠となるかもしれない。

生物は空間軸と時間軸からなる四次元空間で生命を営む実体であるが、特に植物は動物との比較において、時間軸上ではより広い領域にわたって多様性に満ちた活動を展開する点に特性がある。私はこの点に注目することが、今後探求すべき新しい植物像の解明につながるであろうと思う。

### 謝辞

この講演記録は、長年にわたる多くの方々のご指導やお世話に負うもので、ここに深く感謝の念を表する次第である。

私は農家に生まれたので、植物学を学び、研究/教育に関わることは自然の成り行きであったが、金沢大学理学部では、正宗厳敬先生、里見信生先生から、学生、助手として、親しくご指導いただいたことは、その後の人生を方向づけたもので、重要な意義を持っていた。「北陸の植物」を改題した「植物地理・分類研究」では、編集委員の末席に加わり、里見信生(植物分類学)先生をはじめ、香室昭円(群落学)、松尾秀邦(古植物学)、河野昭一(種生物学)、鈴木三男(古植物学・木材組織学)など各分野の編集委員の方々と投稿論文をめぐって、論議を交わしたことは貴重であった。私は、この編集委員会と植物地理・分類学会によって育てられた、といえるわけで、その後も、引き続き、編集並びに植物地理・分類学会の会務にあたられた関係者の皆様に深く敬意を表し、御礼申し上げる。関連して、粕野義夫(地質学)、木戸睦彦(数学)の両先生からも多くのお

教えを戴いた。両先生に深く御礼申し上げる。

定年退職後、富山大学で数年間、非常勤講師を務め、北陸地方の植物相・植生相を講じた。このことを通じて、北陸地方の植物相・植生相について一つの考えを纏めることができた。そのうち、発表したいと思っている。お世話になった鳴橋直弘、岩坪美兼両教授並びに関係者の方々に心から御礼申し上げたい。石川県地域植物研究会、石川県絶滅危惧植物調査会などで半世紀にわたって、地域植物学上の調査研究にあられた同僚の皆様にも敬意を表し、御礼申しあげる。

最後に、石川県に自然史博物館を実現する会で活動を共にした皆様、特定非営利活動法人石川県自然史センターとその会員・役員、石川県立自然史資料館の学芸員・職員・ボランティアの皆様にも、この機会に深く御礼申し上げる次第である。なお、この講演記録は、講演内容に必要な点を補足するなど、加筆したものである。また、記すまでもなく、すべての文責は私のみある。

#### 引用文献

- Araki, K. Shimatani, K., Nishizawa, M., Yoshizawa, T. and Ohara, M. 2010. Growth and survival patterns of *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae) based on a 13-years monitoring study: Life history characteristics of monocarpic perennial herb. *Botany* **88**: 745-752.
- Calder, W. 1984. Size, function, and life history, pp. 369-372. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London.
- 中国植被編輯委員会. 1980. 中国植被. 科学出版社, 北京.
- 中国科学院中国植物誌編輯委員会. 1980. 中国植物誌第 14 卷, pp. 158-59. 科学出版社, 北京.
- 古池博. 1957. 日本における *Cardiocrinum* フロラの形成 (一). 北陸の植物 **6**: 115-120.
- 古池博. 1958. 日本における *Cardiocrinum* フロラの形成 (二). 北陸の植物 **7**: 23-26.
- 古池博. 1978. 生活環における生物体の最適配分について. 北陸の植物 **25**: 89-96.
- 古池博. 1981. 日本海側での大葉化・小葉化について. 植物地理・分類研究 **29**: 91-107.
- 古池博. 1987. ウバユリ属の苞の意義について. 植物地理・分類研究 **35**: 107-111.
- 古池博. 2016. 石川県地方における地域植物学の形成と展望. 分類 **16**: 79-90.
- Kondo, T., Sato, C. Baskin, J. and Baskin, C. 2006. Post-dispersal embryo development, germination phenology, and seed dormancy in *Cardiocrinum cordatum* var. *glehnii* (Liliaceae s. str.), a perennial herb of the broadleaved deciduous forest in Japan. *Amer. Jour. Bot.* **93**: 849-859.
- 正宗厳敬. 1969. 日本の植物第 8 卷 II 単子葉植物, pp.51-52. 高陽書院, 東京.
- 牧野富太郎. 1951. 牧野日本植物図鑑第 9 版 (改訂版), pp. 1072. 北隆館, 東京.
- 黄威簾ほか. 1988. 貴州植被, pp. 138-141. 貴州人民出版社, 貴陽市.
- 梁松筠. 1999. ユリ科 (狭義) 植物分布区と中国植物区系に対する意義.
- 路安民 (編). 種子植物科属地理, pp. 556, 558-560. 科学出版社, 北京.
- 佐竹義輔. 1982. ユリ科. 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・巨理俊次・富成忠夫 (編). 日本の野生植物 I 草本単子葉類, pp. 39, pl. 31. 平凡社, 東京.
- 朱彦丞ほか. 1987. 雲南植被. 科学出版社, 北京.
- Stevens, P. F. 2001 (onwards). Angiosperm Phylogeny Website, version 12, July 2012, and more or less continuously update. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- トーマス, P. (熊崎実・浅川澄彦・須藤彰司 (訳)). 2001. 樹木学, pp. 176-177. 築地書館, 東京. (原著: Thomas, P. 2000. *Trees: Their natural history*. Cambridge University Press, Cambridge.)
- Woodcock, H. and Stearn, W. 1950. *Lilies of the world*, pp. 370. Country life limited, London and Charles Scribner's sons, New York.
- 吉田外司夫. 2005. ヒマラヤの植物の水平分布と垂直分布, ヒマラヤ植物大図鑑, pp.33-39. 山と溪谷社, 東京.

\*著者注. 中国文のタイトル・著者名は、文字を対応の常用漢字、無い場合は旧漢字 (康熙字典) に直し、中国語から日本語に翻訳した。

(Received August 26, 2017; Since this is an invited article, editorial committee did not make any corrections nor scientific comments on this article before publication other than linguistic corrections or re-formatting of main text)

#### Summary

The genus *Cardiocrinum* (Liliaceae) widely distributes from Himlaya (ca. 30 N°) to Sakhalin (ca. 50 N°). Here, I traced my research

history on the genus over the half century from 1950s to the present, as well as stated my opinions on diversification and phytogeography of the genus in light of the life history. Semi-rossette foliage system found in *C. giganteum* would be primitive in the genus, while it should be noted that *C. cathayanum* acquired a false verticillode foliage which would be advantageous in competition with large herbs. *Cardiocrinum cordatum*, distributed in Japan except for Okinawa and Hokkaido, morphologically resembles to *C. cathayanum*. *Cardiocrinum cordatum* would be diversified independently in the laurel forests, summer green forests and non-forested areas adjacent to these forests. *Cardiocrinum glehnii* mainly distributed in Hokkaido and Sakhalin represents a distinct species with a paedomorphic form in which aerial growth would be arrested. This strategy is adaptive in higher-latitudinal areas where favorable season for growth (i.e., summer) is shorter than in lower-latitudinal areas. Despite life history/cycle is obviously important to characterize a plant, such researches on seed plants are not sufficiently conducted both in empirical and theoretical levels. I proposed some solutions to overcome the prevailing problems in studies on life histories/cycles. Especially, I hope this report summarizing my researches would stimulate future studies on life histories/cycles which would contribute to clarifying a speciation process.