

論 説

被子植物系統樹の花粉学的考察

—多集粒について—

上 野 実 朗*

Some palynological observations of the family tree of Angiosperms

(On the type of polyad)

Jitsuro UENO

花粉の系統学的研究は困難であるが、系統樹の花粉学的研究はいかがであるか。これまで個別に研究して来て疑問がいくつかあった。これらをまとめて整理して、こゝに考察を試みた。

A 双子葉植物花粉

被子植物の系統樹には色々な形式があるが、こゝに花粉形質に重点をおいて試作した。この場合の花粉形質は明白で簡単に図示することが必要である。そこで花粉が完成した時点で具備する次の3点に限定した：核性・発芽装置型・粒型。

I 核性とは何種類の核をもつかということではなく、何個の核をもつかということである。発生学的にみると、小孢子母細胞・花粉母細胞が分裂して四分孢子・花粉母細胞が分装して四分孢子・花粉四分子となり、さらに小孢子・単核孢子となる。この時期の核性を一核性という。この単核が分裂・成長して、精原細胞・生殖核と管細胞・花粉管核・栄養核となる。この時期を二核性とよぶ。精原細胞・生殖核はさらに生長・分裂すると、二個の精細胞・精核となる。この時期では二個の精核と一個の栄養核があるので三核性とよぶ。本文の系統樹で実線は二核性、実線と点は二核性と三核性とが混在、点線は三核性を示す。目 order の配列はBrewbaker (1967)によったが、上野 (1971)によりヤナギ目を尾状花序群に移してある。また理解

しやすくなるため、近縁の目を示すのに円をつけ囲った。核性は属 genus について示してあるので、マメ科ベニゴウガン属 *Calliandra* などは二核性もあり三核性もあり、混在型である。したがって科や目になると核性は複雑となる。シソ・ゴマ・ハグサなどの目はその例である。

II 発芽装置型は花粉にとっては進化の示標でもあり、分類の基準ともなる。しかし、その構造・形態・位置・個数などの性質の中で、何が最も重要であるかは結論はない。しかしこゝでは構造をとり入れた形態を重視することとした。双葉葉花粉では次の7型にした。(図・1)。A・類孔型 *poroidate* は不完全・未発達な孔をもつ。B・孔型 *porate* は完全な孔をもつ。C・内口孔型 *pororate* は内口をもつ孔。D・散孔型 *forate* は散在している孔をもつ型で孔型の一種。E・溝型 *colpate* は内口に類した構造をもつ溝型。G・内口式溝型 *colpate* は完全な内口をもつ溝型。これらの花粉学用語については日本花粉学会々誌・第7号：1～10 (1971)と第8号：23～27 (1971)を参照されたい。以上の形質を示した系統樹はUeno (1971)に出したものである。

III 粒型は花粉が何個ずつの単位で構成されているかの型である。これを大別して6型にした(図・2) A・単粒 *monad* は裸子植物では全部、被子植物でも大部分の科に見られる型。B・2集粒 *dyad* の例は少い

* 静岡大学理学部生物学教室 (静岡市大谷) (〒420)

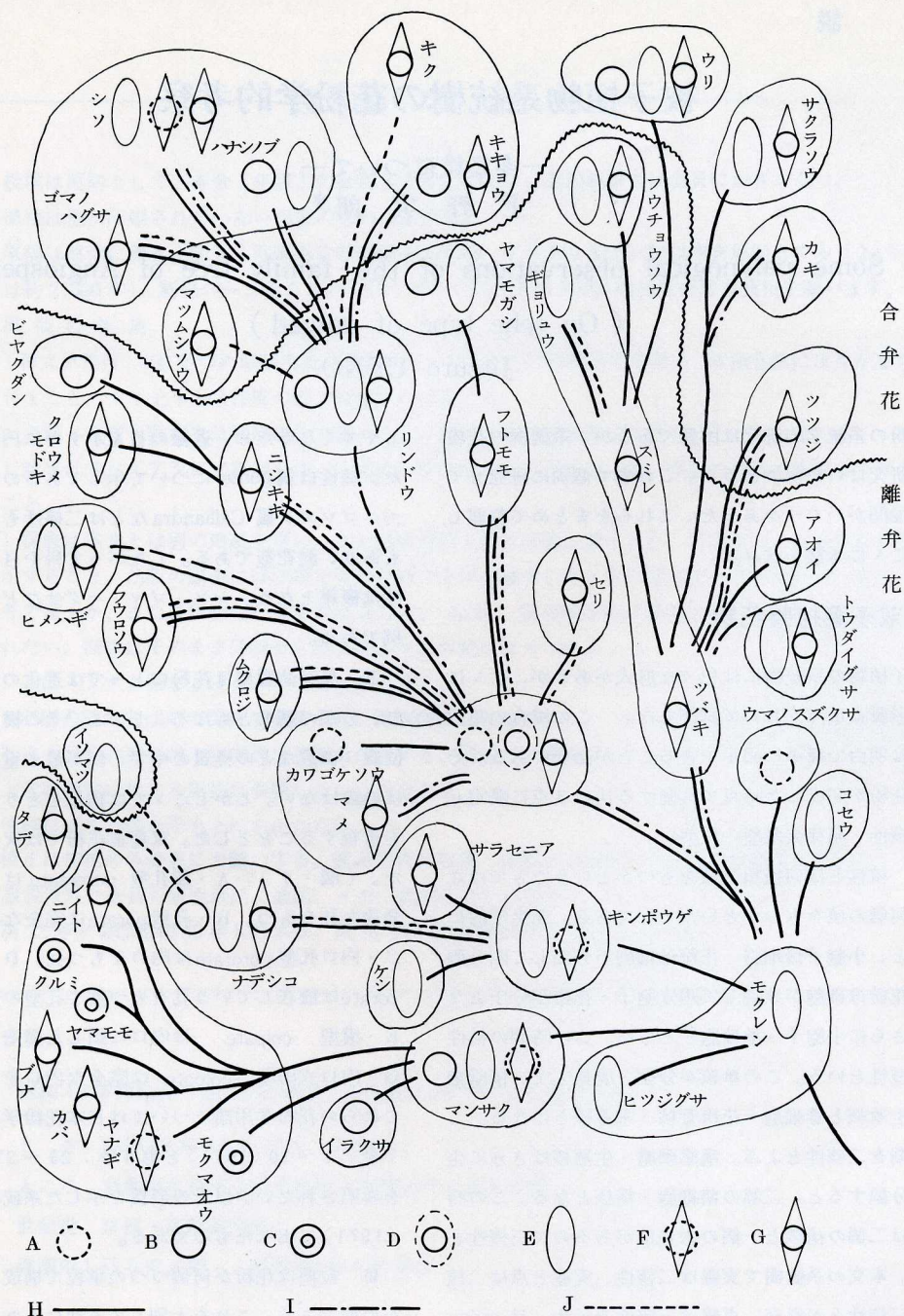


Fig.1 花粉発芽装置型による双子葉植物系統樹

Family tree of dicotyledon after the germ aperture

A : poroidate B : porate C : pororate D : forate E : colpate F : colpoidate G : colpate H : solid line=binucleate I : solid & broken line=both binucleate & trinucleate J : broken line=trinucleate.

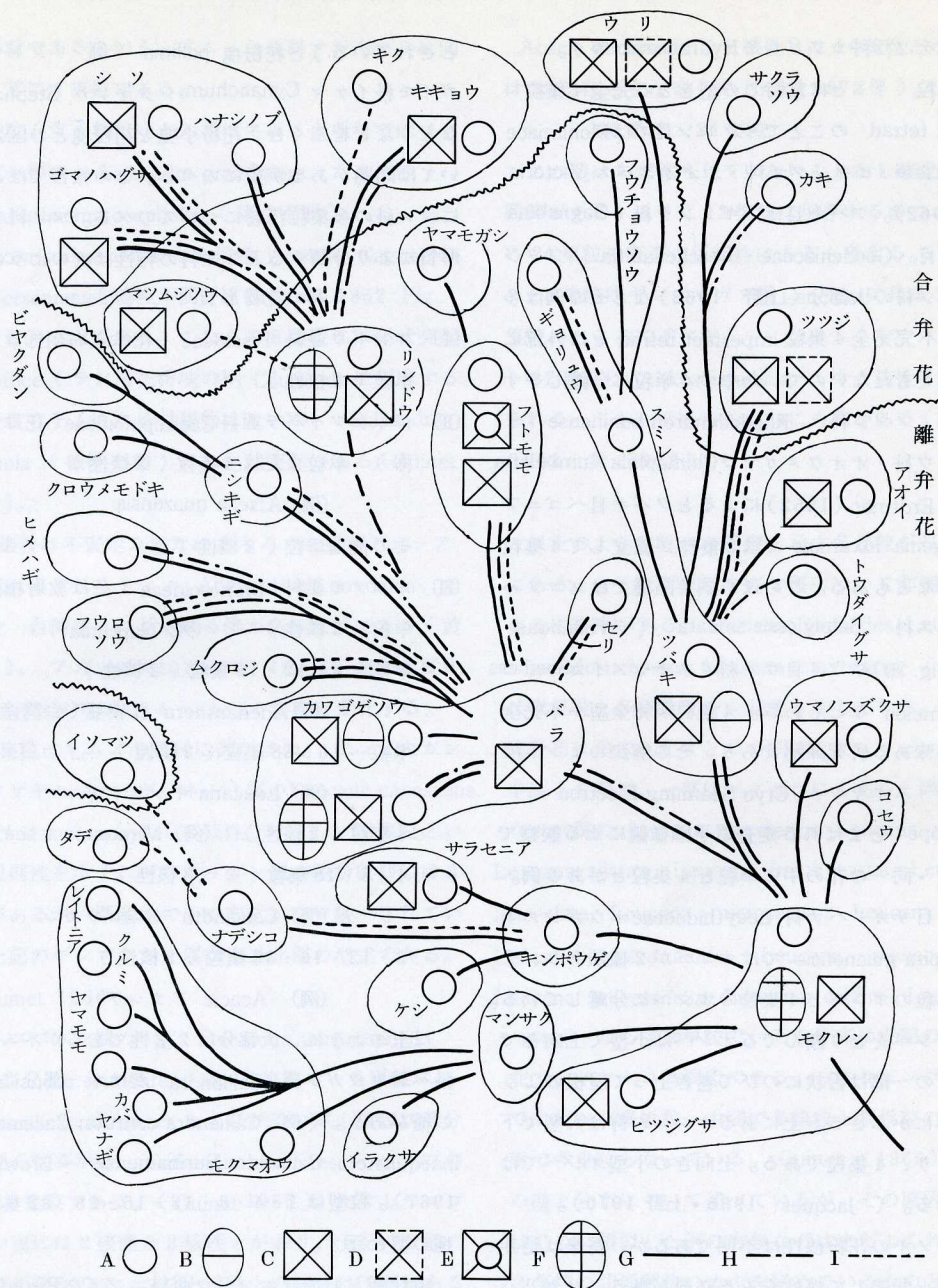


Fig.2 花粉粒数型による双子葉植物系統樹

Family tree of dicotyledon after the number of grain

A : monad B : dyad C : tetrad D : free or loosely united in tetrad E : monad & tetrad in same flower F : polyad (massula or pollinia) G : solid line=binucleate H : solid & broken line=both binucleate trinucleate I : broken line=trinucleate

(カワゴケソウ科カワゴロモ *Hydrobryum* 等)。

C・4集粒 とは常時この型をとる完全4集粒 perfect tetrad のことでモクレン目では Monimiaceae *Hedycaria*・ヒツジグサ科・オオオニバス *Victoria* (Ueno 1962)。ツバキ目オトギリソウ科・*Gagnebina* キキョウ目・Goodeniaceae・*Leschenaultia*。ツツジ目・ツツジ科の大部分(上野 1962)などその例は多い。D・不完全4集粒 imperfect tetrad とは外部に共通の膜をもたないので、たやすく単粒に分離しやすい。(例: ツツジ科・*Rhododendron boninense* イチヤクソウ科・オオウメガサウ *Chimaphila umbellata* など)。Erdtman (1952)によるとツバキ目ベゴニア科・*Begonia luxurians* では2集粒が直交して4集粒となる例などもある。このほか園芸品種ではゴマノハグサ目ナス科 *Salpiglossis sinuata* (Wodehouse 1935 Fig. 20)やウリ目ウリ科タネナンスイカ *Seedless*

Watermelon などもある。4集粒が完全型か不完全型かな興味ある研究課題であり、その解決のヒントはクライオ・スキヤン Cryo Scanning Electron Microscope とよばれる走査電子顕微鏡による観察である。E・同一の花の中に単粒と4集粒とがある例。フトモモ目サガリバナ科 *Lecythidaceae* *Houganoki* *Couroupita guianensis* ではオンベが2種類あり、それぞれ単粒のオンベと4集粒のオンベに分離している。つまりメシベをとり囲んでるオンベは小型で上向きであり、その一部は舌状にのびて巻き上って屋根のようにメシベにかぶさる。上にあるオンベの群は大型で下向きとなり、4集粒である。上向きの小型オジベでは単粒である。(Jacques 1965・上野 1970)。

ハウガンノキの花粉核性は不明であるが、将来は是非とも粒型と関連して核性をみる必要がある。サガリバナ科では2核性は *Gustavia*, 3核性は *Barriugtonia*, *Napoleana* が知られている。もしサガリバナの単粒花粉が3核性で、4集粒花粉が2核性であるならば大変に面白い推論もなりたつが、今はふれないことにする。F・多集粒 polyad は4個以上の集合を意味するが、花粉小塊 massula (例・マメ目マメ科ベニゴウガン *Calliandra* は Faegri & Pijl 1966 によると massula

とされている)と花粉塊 pollinia (例・リンドウ目ガイモ科イケマ *Cynanchum*, シタキソウ *Stephanotis* など)などをふくむ。花粉小塊と花粉塊との区別については問題があるが後にのべる。この報告では、とくにマメ科の多集粒花粉についてのべる。マメ科を花粉形質により分類すると3亜科の特性は次のようになる。

マメ科の花粉形質

Ⅰ エンドウ亜科 *Pisoidae* (花は左右相称)

単粒(2核性)

Ⅱ ジャケツイバラ亜科 *Caesalpinoideae* (花は左右相称) 単粒または4集粒(2核性)

(例) *Afzelia quazensis*

その他は単粒(2核性)

Ⅲ ネムノキ亜科 *Mimosoideae* (花は放射相称)

単粒(2核性) (例) *Naptunia*

単粒・4・12・16集粒(2核性)

(例) *Adenantha* 孔雀豆(台湾産)

単粒・16・28集粒(2核性)

(例) *Leucana* ギンゴウガン

4集粒(2核性) (例) *Mimosa* オジギソウ

4・8・16集粒(2~3核性)

(例) *Calliandra* ベニゴウガン

8・12・16・32集粒(2核性)

(例) *Acacia* アカシア

以上のように、大部分は2核性であるがネムノキ亜科ベニゴウガン属 *Calliandra* だけが一部分に3核性の種がある。(例: *Calliandra confusa*, *Calliandra inaequilatera*, *Calliandra Surinamensis*—Brewbacker 1967)。粒型は1・4・8・12・16・28・32集粒と7種の型を示す。

単粒型としてはエンドウ亜科エンドウ *Pisum* (2核性) など多い。単粒で溝・溝形の地方固有種を示すものに同じ亜科のシナガワハギ *Melilotus suaveolens* (2核性) がある。(幾瀬 1956、上野 1970)。

4集粒としてはジャケツイバラ亜科 *Afzelia* が完全4集粒である。ネムノキ亜科ベニゴウガン *Calliandra* では完全4集粒と不完全4集粒とが見られる。たゞし *Afzelia* 属の中で *Afzelia quazensis* だけは例外で

常に単粒であるという。ネムノキ亜科オジギソウは例外なく常に4集粒である。

8集粒(双4集粒)としてはネムノキ亜科ではベニゴウガン属の *Calliandra grandiflora* (2核性)、*Calliandra haematocephala* (核性不明)、*Calliandra surinamensis* (3核性)のほか、*Gagnebina commersoniana* (核性不明) (Erdtman 1952 Fig. 135-E) などがある。これらの8集粒には尾状突起 *appendice* (ラン科花粉塊の柄 *Caudicula* に相当するものか?) とよばれる付属物はないが、*Calliandra viscidula* (核性不明) には尾状突起がある (Guinet 1965)。

12集粒は不安定な型なのかネムノキ亜科アカシア *Acacia* とクジャクマメ *Adenantha pavonina* (2核性・台湾産) に見られる例があるだけである (黄 1972)。アカシアでは8・12・16・32集粒と変化する。クジャクマメでは1・4・12・16集粒と変化する。

16集粒はネムノキ亜科に例が多い。ギンゴウガン (タマザキセンナ・ギンネム) 属の *Leucana canescens*, *Leucana macrophylla* (2核性) は16~28集粒という不規則性を示す。ギンゴウガン属の花粉粒型には3型式があるが、原産地でその型式がほぼ統一されている。上記のギンゴウガン属は南米北部の型式である。 (Guinet 1966)。

ベニゴウガン属の *Calliandra portoricensis* *Calliandra scutellifera* は16集粒で、各単粒に *bosses*, *excroissances* とよばれるコブ(隆起状部分)が見られるが、*Calliandra alternans* はコブの無い16集粒である。 (Guinet 1965)。ただしベニゴウガン属には2核性と3核性とがあり、上記の3種の核性は不明なので、コブと核性との関係は不明である。またベニゴウガン属の各葯室には4 *massula* が入っていると Faegri 等 (1966) は説明しているが、どうして16集粒を *massula* (花粉小塊) とよんでいるのかは検討する必要がある。

このほか16集粒としては *Gagnebina axillaris* (Erdtman 1952) やアカシアがある。

Acacia confusa, *Acacia alternans*, *Acacia linifolia*,

Acacia decurrens (2核性) は16集粒だか、時には32集粒ともなる (黄 Huang 1972等)。

20集粒・24集粒

この型はまだ誰も見ていない。しかし確認できれば興味がある。とくに12集粒は現存するので、その倍の24集粒の存在の可能性はあると考える。

28集粒はギンゴウガン属 *Leucana* に見ることは16集粒のところで述べた。

32集粒は *Acacia albida* (2核性) で多くみられる。しかしほかの *Acacia* にも例がある (Erdtman 1952 黄 1972)。

以上のように色々な粒型を示す多集粒が双子葉植物にある。とくにギンゴウガン属について詳細に見るとさらに興味がある。 *Leucana trichodes*, *Leucana pseudotrichoides*, *Leucana macrocarpa* (2核性) は真単粒と多集粒との中間型を示している。その地理的分布は南米と北米との中間で、キューバ・ユカタン半島より南で、一部はベネゼラにもある。同じギンゴウガン属の *Leucana esculenta*, *Leucana retusa*, *Leucana glauca*, *Leucana brachycarpa*, *Leucana lanceolata*, *Leucana microcarpa*, *Leucana confusa*, *Leucana pulverulenta*, *Leucana stenocarpa*, *Leucana diversifolia*, *Leucanar collinsii*, *Leucana gregii* などは真単粒で、その分布は上記の中間型の北で、メキシコ湾周辺である。つまりギンゴウガン属では北から真単数、中間で多集粒と真単粒の移行型、南で多集粒となっている。Guinet (1966) はこれらの型と分布について述べているが、その原因・変移をはじめ、類似した例の有無などはまだよくわからない。多集粒の問題解決のカギを秘めているものと思われるので今後の研究が望まれる。

核性との関連からみればベニゴウガン *Calliandra* 2核性と3核性とで、8集粒から16集粒まででどのようなになっているのか。ギンゴウガン *Leucana*、アカシア *Acacia* はすべて2核性とされているが、8集粒から28集粒 (*Leucana*)、32集粒 (*Acacia*) への変化の中で、3核性の例は絶無なのか。さらに多集粒

の塊内での核の分化・単分子の成長・発芽との関係。簡単にいえば花粉管は同時に発生するのか。いずれの問題もラン・ガガイモなどと平行に調べてゆく必要があろう。またその相互位置関係の保持される理由を4集粒の形状から考察することも興味がある。京都大学数理解析研究所のバズル同好者達が考えた三次元バズルゲームはこの際のヒントになるものと思われる。このバズルゲームは球の組合による立体バズルである。四角錐の透明なマスに、直径1.5センチの球を入れ、マスの上までピラミット状に積上げてゆくゲームである。マスの一辺に4球ならべるように作られているから、この正8面体を埋める球の総数は44個〔 $N = \frac{1}{3} \times n \times (2n^2 + 1)$ 〕として、 $n = 4$ のとき、 $N = 44$ 〕となる。たゞし、このゲームでは44個の球が、4個づつ(花粉なら4集粒)の11組の単位に分解される。ひとつ、ひとつの単位には色々の型がある(花粉なら線状4集粒・田字型4集粒・菱型4集粒など)。この11組の単位を組合わせて、正8面体をつくり上げるゲームだが、入れる順序を間違えると、なかなか完成しない。また組合せも1種類ではなく、いまコンピューターでその正確な答を調べている。

いまこのマスを蒔・花粉袋と仮定して、4球の単位を4集粒とおきかえて、マメ科多集粒の8・12・16・28・32集粒を計算したらどうなるのかというのが私の疑問である。花粉研究における数学的考察について本会誌No 9にもふれたが、多集粒についても考察の余地はあると思われる。

B 単子葉植物花粉

単子葉植物の花粉核性と発芽装置型の系統樹(図3)について説明する。全体として2核性が多い。完全に3核性を示しているのはイバラモ目・ホンゴウソウ目だけである。双子葉植物に比べると簡単になっている。発芽装置型のA・無発芽装置型 non-aperturate とは、発芽装置の見られない型と、未発達・不明瞭な型とをふくむ。B・孔型 porate とは、単口型 ulcerate

ともよばれる。単口型は常に遠心極か、その付近に単口 ulcus をもつ型で、イネ科などに多く見られる。

裸子植物花粉も数からいうと1個の発芽装置しか有していない。この点では単子葉花粉は裸子植物に似ている。2孔以上になると散口型 forate とよばれ、オモダカ Sagittaria サジオモダカ Alisma アンペライ Cladium などに見られる。

C・類溝型 colpoidate とは、溝 colpus, sulcus に似ている型である。D・溝型 colpate とは完全な溝である。CとDは大部分が1本で、2本以上は少い。またその長さがのびて、ラセン状に花粉をとりまくことがある。ホシクサ Eriocaulon はその例である。またミョウガ Zingiber は赤道方向に分枝した幾本かの凹みにとりまかれている。これらの形態の発達した理由と原因・起源はよく分らない。しかしミョウガの祖先型は溝型と思われる。上野はマオウ Ephedra(裸子植物に入れる説が多い)の溝に似ている点もあると考える。しかし平行現象であるかも知れない。E・単口・口蓋型 ulcerate-operculate とは口蓋 operculum をもつ単口で、イネ科にみられる。口蓋は双子葉植物ではウリ科カボチャ Cucurbita にも見られる。核性の説明は前述の通りである。3核性は分裂の進んだ段階であり、水媒花(イバラモ目)と風媒花(イネ科・ホシクサ科)にみられるのは、両者とも短時間で発芽・授精を完了する必要がある生態に適応した型と考えられる。

次に粒型の系統樹について説明する(図4)。

A・単粒はすべての目にみられる。B・2集粒は少い。恐らく不安定な型であろう。4集粒分裂の途中で分裂中止したものもあろう。しかしその分裂形式が同時分裂なのか連続分裂なのか不明であり、今後の課題として興味がある。安定した2集粒の例としてイバラモ目 Najadales ホロムイソウ科 Scheuchzeriaceae ホロムイソウ Scheuchzeria がある。この植物は温帯北部の沼沢地に広く分布する多年草で、単粒は22 μ で2集粒としての大きさは44 $\times$ 30 μ で、個体発生・発芽実験などの材料としては好適であるのに、まだほとんど研究されていない。

次に不安定な2集粒としてはイネ科 Gramineae ヤダケ Pseudosasa が例外的に見られる。奇形の一つで、

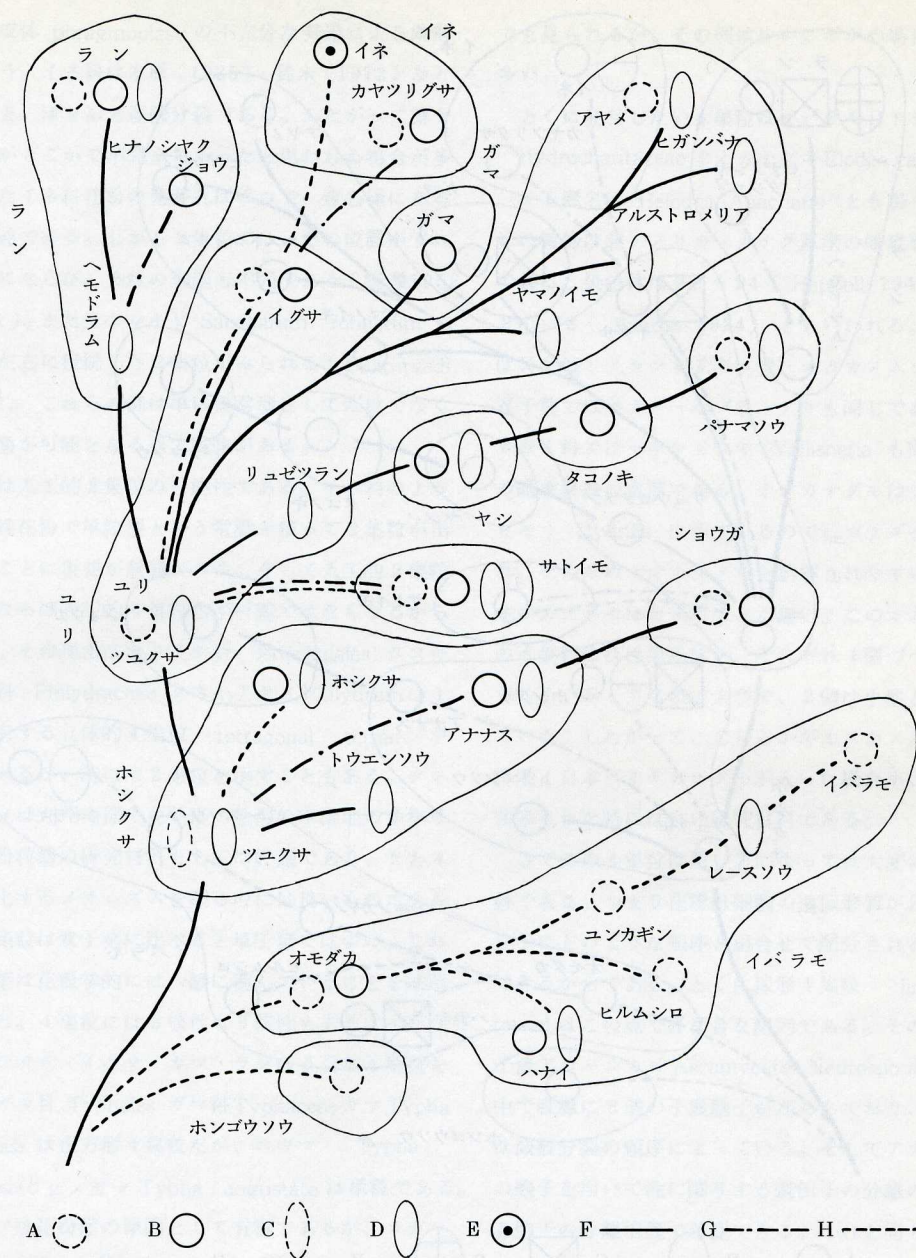


Fig.3 花粉発芽装置型による単子葉植物系統樹

Family tree of monotyledon after the germ aperture

A : non-aperturate B : porate or ulcerate C : colpoidate D : colpate E : ulcerate-operculate F : solid line = binucleate G : solid & broken line = both binucleate & trinucleate H : broken line = trinucleate

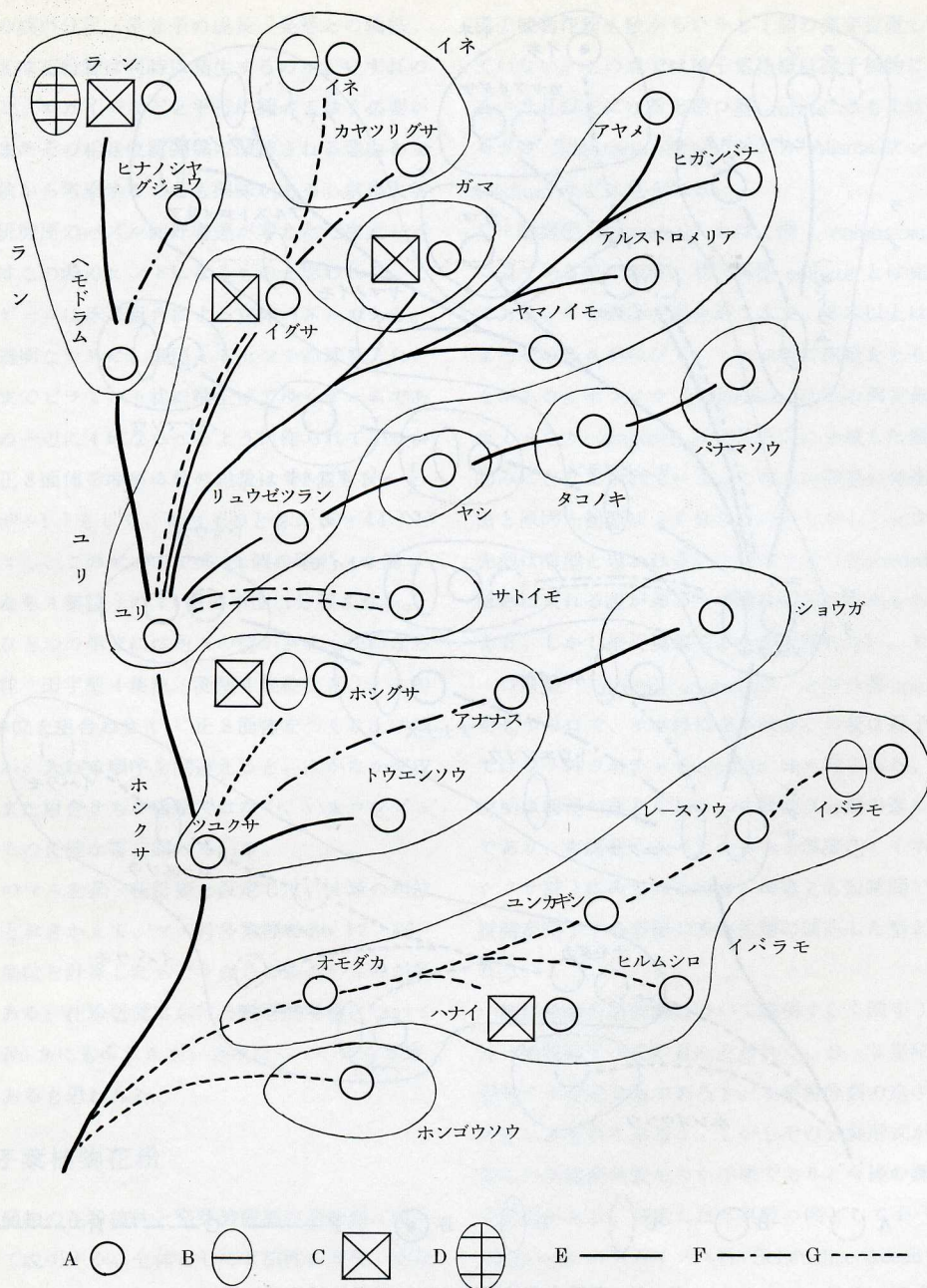


Fig.4 花粉粒数型による単子葉植物系統樹

Family tree of monotyledon after the number of grain

A : monad B : dyad C : tetrad D : polyad (massula or pollinia) E : solidline=binucleate F : solid & broken line=both binucleate & trinucleate G : broken line=trinucleate

隔膜形成体 phragmoplast の不十分な発達による異常であろう。イネ科は木原(1935)・鈴木(1972)などによると、ほとんど連続分裂である。したがって第2回分裂がどこかで不完全であったと思われる場合が多い。またイネ科花粉の発芽孔は単口で、遠心極にあるのが普通である。しかし2集粒では、その位置がずれて平行にならび、2粒の形態も異なる(幾瀬1952図版44)。またサトウキビ *Saccharum robustum* でも上下左右に接続した2集粒がみられる(Chaturvedi 1971)。これらの例は単に異常型としてだけでなく次の想像が可能となる点で興味がある。

それは人工的2集粒の可能性である。イネ科のように3核性花粉で単粒型という常識を破って2集粒が出現することに重要が意義がある。そして人工的2集粒が可能ならば人工的4集粒も不可能ではなくなるからである。その理由はホシクサ目 *Eriocaulales* タヌキアヤメ科 *Philydraceae* タヌキアヤメ *Philydron* は1長口を有する立体的4集粒 tetragonal tetrad が原則であるが、時には2集粒を示すこともある。タヌキアヤメは九州南部や亜熱帯・熱帯の水湿地の多年草で、花粉粒型の研究材料としては好適であり、2と4とに変化するメカニズムを探るのには良いものである。C・4集粒は双子葉に比べると単子葉では少い。これは単子葉は花粉学的には一般に進んでいることを暗示している。4集粒には2核性も3核性もある。イバラモモ・ホシクサ・イグサ・ガマ・ランの5目が4集粒を示す。ガマ目 *Typhales* ガマ科 *Typhaceae* ガマ *Typha letifolia* は正方形4集粒だが、コガマ *Typha orientalis* とヒメガマ *Typha angustate* は単粒である。ヒメガマは花粉症の原因として有害であるが、コガマはあまり問題にしないアレルギー専門家が多い。これは花粉学的には危険がある。ガマの4集粒を電子顕微鏡で観察すると、単粒が密接しているだけである。その表面構造はコガマ・ヒメガマと同じである。もしも人工的にガマ×コガマやガマ×ヒメガマをつくったらその粒型はどのようになるか。是非とも実験したいテーマである。正方形4集粒は双子葉ではモクレン目バソレイシ科 *Asiminatriloba* ポポ *Asimina triloba* など

でも見られるが、その例は少い。ポポの場合も変形が多い。

とくに注目したい4集粒はイバラモ目トチカガミ科 *Hydrocharitaceae* オオカナダモ *Elodea canadensis*

(属名は *Helodea*, *Anacharis* とも書く)である。この植物は北アメリカ・カナダ原産の雌雄異株の水草である。染色体は $2n = 24$ (Heppell 1945) と $2n = 48$ (Santos 1924) ともいわれる。性染色体はXY型(メランドリウム型・ナガカメムシ型)で、双子葉ではヤナギ・ポプラ・アサも同じである。トチカガミ科ではセキショウモ *Vallisneria* も同じXY型の雌雄異株の水草である。オオカナダモはクロモ(エビモ) *Hydrilla* に似ているので、カナダモともよばれ、そのためオオカナダモと誤解されやすい。しかしオオカナダモは日本にはまだ無い。このオオカナダモの4集粒には性染色体が、それぞれ1個ずつ配分されている。そして2個は大型で、2個は小型と報告されている。したがって、どちらかがオスカメスであろう。将来、日本へオオカナダモが入った場合か、カナダへ留学された時には良い研究材料である。

さてこの4集粒は用い方によっては大変に面白い材料である。つまり花粉母細胞の遺伝形質が分裂した各分子にどのような順序と組合せて配分されるかを確認できるからである。とくに線形4集粒 linear tetrad はこの点で好都合な配列である。その理由は裏子菌アカパンカビ *Ascomycetes Neurospora* の子囊の中で直線に8個の子囊胞子がならんでおり、その配列は減数分裂の順序によっている。そしてアカパンカビの胞子を用いて性に関与する遺伝子の分離の仕組を、各胞子の分離培養で確認できる。これと同じことが直線にならんだ線形4胞子についていえる。双子葉ならばリンドウ目ガガイモ科ガガイモ *Asclepias* などがある。また直線にA B C Dと4個ならばなくとも、例えばA Bは縦にならび、C Dが横にならんでもよい。リンドウ目キョウクトウ科バシクルモン *Apocynum venetum* var. *Basikurumon* がその例である。

D・多集粒は単子葉ではラン科だけにみられる特性である。以下ラン科を花粉学的に考察しながら、その多

集粒について説明する。

ラン科の花粉形質

- 〔I〕 アツモリソウ亜科 *Cypripedioideae* (オシベは2本が完全。1本は退化して仮オシベとなる。オシベ1本に葯2個あるので葯は合計4個) 1花に無柄花粉塊を4個有し、各花粉塊は単粒に分れやすい(2核性) (例)アツモリソウ属

Cypripedium

- 〔II〕 チドリソウ亜科 *Ophrydioideae* (オシベは1本で葯は2本)

- 〔A〕 無柄花粉塊型(各葯に1個づつ。1花に2個の無柄花粉塊を有す)

- (1) 無柄花粉塊は単粒からなる。

- (a) 単粒に分れやすい (例) キンラン属
Cephalanthera
(b) 単粒に分れにくい (例) ムギラン属
Bulbophyllum

セツコク属 *Dendrobium*

- (2) 無柄花粉塊は4集粒からなる。

- (a) 4集粒に分れやすい (例) ネジバナ属
Spiranthes
オニノヤガラ属 *Gastrodia*
シラン属 *Bletilla* etc.
(b) 4集粒に分れにくい (例) 不明(これを探求するのは面白いテーマと思われる)

- 〔B〕 有柄花粉塊型(原則として単粒に分れにくい)

- (1) 各葯に1個の有柄花粉塊を有す (例) フウラン属 *Neofinetia* キチチドリ属 *Platanthera*
(2) 各葯に2個の有柄花粉塊を有す (例) シュンラン *Cynbidium* サイハイラン属 *Cremastra* etc.
(3) 各葯に4個の有柄花粉塊を有す (例) エビネ属 *Calanthe*, ガンゼキラン属 *Phajus* etc.

以上はラン科の多集粒の概略であるが、他の粒型についても考察してみよう。単粒として *Aphyllorchis pallida* (ボルネオ産キンラン類。前述の〔II〕〔A〕(1)(a)。Erdtman 1952) がある。発芽装置は1個で径約30 μ である。このほか、アツモリ属の *Cypripedium*

calceolus は単粒とされている。

次に4集粒としては *Neottia nidus avis* (Erdtman 1952 Fig 175-A) *Listera cordata*, *Epipactis gigantea*, *Epipactis helleborine*, *Bulbophyllum medusae* (Erdtman Fig 175-D) などがある。日本のムギラン(マメヅタラン)属 *Bulbophyllum* も検討するものと思われる。

次に多集粒としての花粉塊 *pollinia* についての問題を考えてみよう。

(1) 花粉塊の形成単位

花粉塊を形成するのに花粉粒が単粒なのか4集粒なのか。日本のムギランの花粉塊は単粒から形成され、しかも単粒に分れにくい。しかし上記のように4集粒のものもある。またネジバナのように4集粒から形成されている花粉塊もある。この問題は従来あまり討論されていないが重要な問題である。とくに *Aphyllorchis*, *Neottia* などは、この解決に深い関係があると思われる。

(2) 花粉塊の付属物

花粉塊はその付属物として (a)花粉塊柄 *caudicula* と粘着部 *glandula* とをもつか。(b)粘着部だけをもち。(c)両者とももたないか。これを無柄花粉塊とも言うが、正しくは無柄無粘着部花粉塊である。付属物は極めて興味のある問題である。

(3) 花粉塊の発生

花粉塊の発生を調べることは形成単位を確認するためにも、付属物の由来を調べるためにも必要である。とくに付属物は花粉と同じ由来なのか、花粉とは無関係なのか是非明らかにすることが大切である。

(4) 花粉塊の個数

花粉塊がいくつ存在するかは前記のように色々な型がある。したがって単に個数だけを記しても余り意味がない。また1葯に4個以上ある例は無いのか、どうして個数が決定されるのかなどと問題は多い。

(5) 花粉塊と花粉小塊

花粉塊とは別に花粉小塊 *massula* という考え方があり、Selling (1928) Jackson (1947) などの考によるものである。しかし花粉学的なものだろうか。

Wodehouse (1935) Erdtman (1952・1969) は用いていない。花粉塊を形成する小団・単位に分解してゆくと、最後は単粒か 4 集粒になると思われる。花粉小塊は分解されない中間の集合体ではないだろうか。これらはいずれ明確にされなければならない。

(6) 花粉塊の表面

ツツジやツクミソウ花粉に粘糸があるように花粉塊の表面に何かある物質、例えばタペータムの残査などは無いだろうか。粒質でやわらかい花粉塊（ツチアケビ・オノノヤガラ・トラキチラン・ショウキラン・コオロギラン・ムヨウラン・タネガシマムヨウラン・サカネラン・ヒメノヤガラ・ニラバラン・トキソウ・ムカゴサイシン・フタバラン・カイロラン・ネジバナ・カキラン・ネツタイラン・キンラン・キヌラン・シユスラン・ヒメノヤガラ・イナバラン・ハクウンラン・アリドウシランなどの諸属）と蠟質または角質の花粉塊で表面平滑（ヨウラクラン・ホテイラン・サワラン・コイチョウラン・ヒトツボクロ・ヒトツボクロモドキ・ホザキイチョウラン・ヤチラン・シラン・クモキリソウ・ヒメトケンラン・ガンゼキラン・エビネ・サイハラン・コケイラン・イチョウラン・マメズタラン・オサラン・セキコク・イモラン・ボウラン・フウラン・ムカデラン・マツラン・クモラン・カヤラン・ナゴランなどの諸属）とがある。この表面構造の差は何

によるものか。走査電子顕微鏡観察による研究の好材料であろう。

(7) 花粉塊の発芽

花粉塊の発芽と授精とは興味ある問題である。ランの種子は非常に多いが、授精はどのようにして行われるのか。ランの各花粉の成熟度が同調しているらしいことも花粉特質のひとつであろう。

(8) その他

花粉塊は裸子植物では見られないことから花粉学的には進歩にともなった一現象と見られる。また双子葉（マメ科・ガガイモ科）にも見られるが、単なる平行現象なのか不明である。しかし双子葉では原始的なヒツジグサ科でよく見られる不規則な集合（Ueno 1962）や、パンレイン科に見られる隔壁をもつ花粉室と花粉集合とは花粉塊を考察するには大切な参考となるものと考ええる。

要するに花粉塊の研究はほとんど行われていない。興味ある将来重要な研究課題である。

以上、花粉の形質を被子植物系統樹について考察した。未解決の問題が非常に多い。しかし双子葉花粉は概して複雑であり、単子葉花粉は比較的に簡単であるといえる。要するに被子植物の系統樹の花粉学的考察は今後も研究されなければならない。

Summary

The family tree of Angiospermae have been studied from 3 palynological points : (1) nuclear number, (2) germ aperture, (3) single and compound grains. On the evolutionary series of the simple and complicate aperture, Kuprianova (1969) and Ueno (1971) describes in this problems. This present study describes an investigation of the single and compound pollen grains of Leguminosae (Dicotyledon) and Orchidaceae (Monocotyledon).

参考文献

- Brewbaker, J. L. 1967 The contribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. Amer. J. Bot. 54-9 : 1069-1083
- Chaturvedi, M. 1971 Pollen grains of *Saccharum robustum* Brandes and Jesw. ex Grassl. Grana. Stockholm. 11-2 : 87-90
- Faegri, K. and L. Van der Pijl 1966 The principles of pollination ecology. London
- Erdtman, G. 1952 Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm
- Guinet, P. 1965 Remarques sur les pollens composés à parois internes perforées. Pollen et Spores 7-13 : 13-18
- Guinet, P. 1965 Etude des caractères du pollen dans le genre *Calliandra* (Mimosaceae). Ibid. 7-2 : 157-173
- Guinet, P. 1966 Les caractères du pollen dans le genre *Leucana* (Mimosaceae). Ibid. 8-1 : 37-48
- Guinet, P. et O. M. Bart 9-2 : 1967 L'exine des *Calliandra* (Mimosaceae) observée en microscopie photonique et en microscopie électronique. Ibid. 9-2 : 211-227
- Huang, T. C. 1972 Pollen flora of Taiwan. Taipei
- 幾瀬マサ 1956 : 日本植物の花粉 東京・広川
- Jacques, F. 1965 Morphologies du pollen et des ovules de *Couroupita guianensis* Aubl. (Lecythidaceae). Pollen et Spores 7-2 : 175-180
- 木原 均 1935 : 実験遺伝学 岩波全書
- 木原 均 1970 : 遺伝 24-6
- Kuprianova, L. A. 1948 Pollen morphology of Monocotyledon. Trudi Bot. Inst. Komarova 7 : 163-262
- Kuprianova, L. A. 1969 On the evolutionary levels in the morphology of pollen grains and spores. Pollen et Spores 11-2 : 333-351
- 鈴木幸子 1972 : 単子葉植物における花粉母細胞の分裂について 日本花粉学会会誌 No 10 : 1-8
- 多田 洋 1971 : 花粉とは何か 同上 No 8 : 19-22
- 上野実朗 1971 : 花粉学用語選定試案 同上 No 7 : 1-10
- 上野実朗 1971 : 花粉学用語選定試案補遺 同上 No 8 : 23-27
- Ueno, J. 1971 The fine structure of Pollen surface II *Dahlia*. Rep. Fac. Sc. Shizuoka Univ. 6 : 149-164
- Wodehouse, R. P. 1935 Pollen grains. N. Y.