

論 説

裸子植物系統樹の花粉学的考察

(花粉の原始的形質について)

上 野 実 朗*

Some palynological observations of the family tree of Gymnosperms

(On the primitive characters of pollen grains)

Jitsuro UENO*

序	装置
I 形態学的形質	(B) 発芽型式
1 総壁 (花粉壁)	II 発生学的形質
(A) ユービィツシュ体	1 4分子形成
(B) 刺	(1) 同時形成型
(C) 微小孔	(2) 移行型
(D) 外皮と内皮	(3) 連続形成型
(E) 気嚢 (翼)	2 配偶体の構成・核性
a 発生・b 付着角度・c 数・d 機能・	(1) 1核性
e 形態・f 付着部 (M.R.)	(2) 2核性
(F) Yマーク	(3) 3核性
2 発芽の機構	(4) 多核性
(A) 発芽装置の型	3 染色体数
(1) 機能的分類	4 直径 (粒径)
有機能型・無機能型	5 雄花
(2) 構造的分類	(1) 包囲型
a 粒状外皮：調節装置・無機能原	(2) 扇面型
始発芽溝・無機能原始発芽孔・能突	(3) 平面型
出原始発芽孔	(4) その他
b アミ目文板状外皮：有機能発芽	6 雌花
溝	III 実験の結果
c 粗塊状外皮：無機能原始発芽溝	1 化学的組成
有機能発芽溝	2 脱水率と吸水率
d 板状外皮：有機能発芽溝・調節	まとめ

* 静岡大学理学部生物学教室 (静岡市大谷) (〒422)

* Department of Biology, Faculty of Science, Shizuoka University, Shizuoka, Japan.

序

被子植物系統樹の花粉学的考察(1973)では主として進化した花粉の多集粒現象について記した。今回は種子植物の原点にたちかえり、裸子植物の系統樹を花粉学的に考察したい。いまは絶滅し、化石にだけ示され残されている形質のいくつか、裸子植物のどこかに名残りをとどめていないか。上野はすでに裸子植物3綱4目10科42属138種の花粉について、「毬果植物間の類縁関係については考察」(1960・英文)をまとめた。その中で化石種と関係が考えられる形質としては、総壁・前葉体核・気嚢・Yマークなど、極めて少例にすぎない。しかしその後のデータを整理して、ここに裸子植物系統樹を仮定し、その花粉学的考察をこころみ、とくに花粉の原始的形質とは何かという点について述べてみたい。一応の原則的に共通している形質としては、(1)単粒、(2)無孔または単孔、(3)複雑な核性、(4)科または属ごとに同型花粉群 *stenopalynous* であること、(5)膜・孔の構造が簡単であることなどである。以下これについて解説する。ただし英文報告(10余篇)の分は多く割愛した。

I 形態学的形質

1 総壁 *Sporoderme* (花粉壁) (Fig. 1&2)

花粉壁の表面、断面の微細構造は電子顕微鏡の発達により、極めて微細な点まで正確に知られて来た。

(A) ユービィッシュ体 *Ubisch body* (*Perine*)

ユービィッシュ体とはユービィッシュが1927年に発見した小体で、花粉壁の上に散在しているが、レプリカでも見られる。*Tapetum debries*(葯壁の内面層で、花粉が成熟する前に崩れて、花粉の養分となるが、その残渣が花粉の表面に付着している。タペータムは内面層である)と考えられ、金米糖状になるものが多い。スギ科、ヒノキ科などの花粉にはかならず存在する。エルトマンは最初これを否定し、スギ科花粉などには小刺があり、その先端が金

米糖状にふくれていると考えた。しかし上野は花粉超薄切片の電子顕微鏡観察により、まずその存在を証明し、つづいてスギ科・ヒノキ科・イチイ科など粒状構造の花粉膜をもつ、科の特徴であることを明らかにした。今日では走査電子顕微鏡写真により、極めて簡単に観察できる形質である。

ナンヨウスギ科では、この金米糖状のユービィッシュ体はほとんど見られない。さらにマツ科・マキ科・ソテツ科・イチョウ科・マオウ科・グネツム科・ウェルウィッチア科でも存在しない。

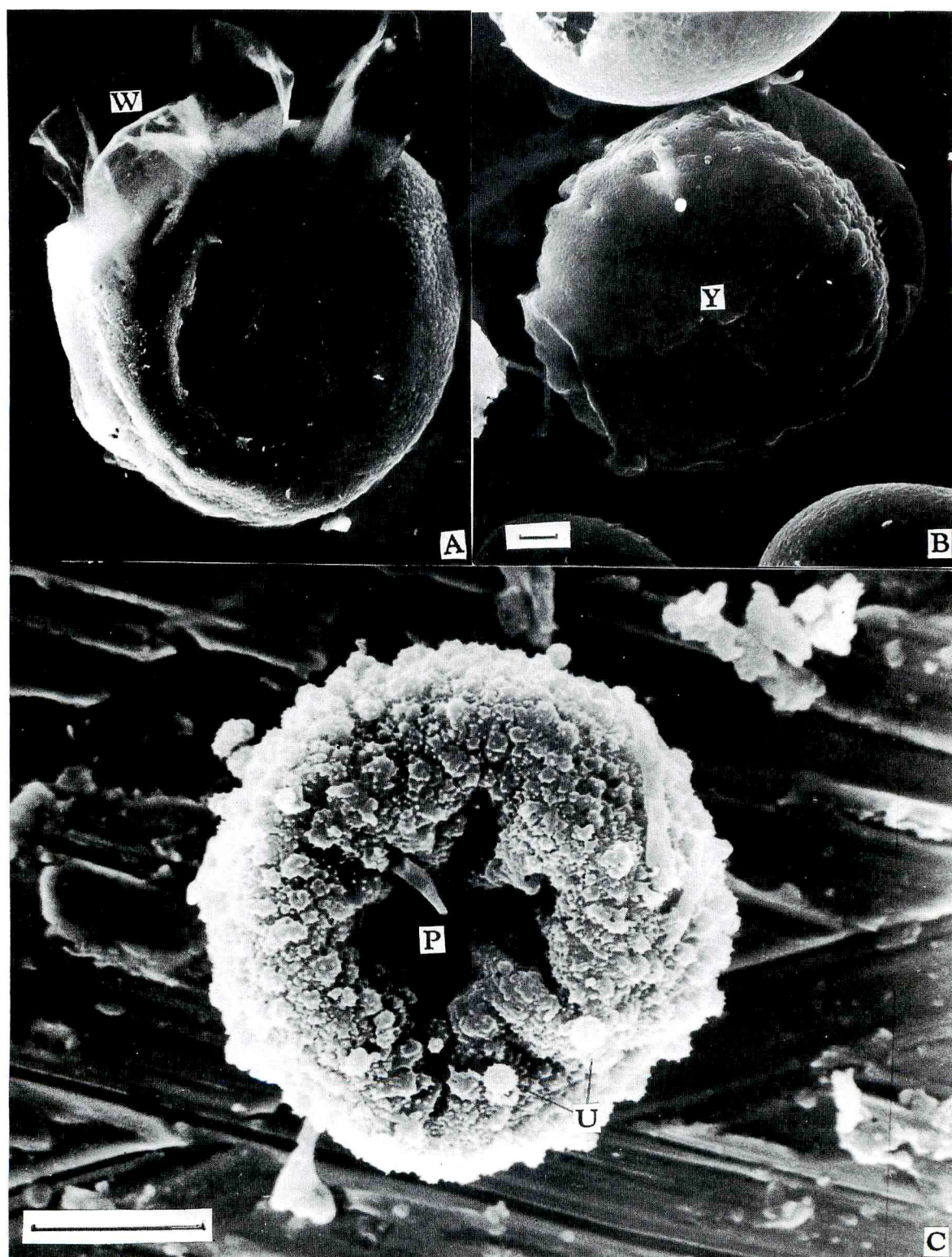
この金米糖状ユービィッシュ体が、どうして科の特徴となったかは不明である。しかしマツ科にも粒状構造の花粉膜をもつカラマツ・トガサワラなどがあるが、この金米糖状ユービィッシュ体は見られない。したがって、マキ科のサキセゴテアの電子顕微鏡観察はしていないが、まず存在しないものと断言できる。つまりマキ科とマツ科には存在しないのである。

但し被子植物スズメノカタビラ(イネ科)クルミ(クルミ科)などにも金米糖状ユービィッシュ体は見られる。したがって *Tapetum debries* はスギ科などだけの専売特許ではないが原始的形質の性格が考えられる。

(B) 刺 *Spine*

花粉の外層 *sexine* の表面に刺があるものとしてツガがある。とくにツガでは膜の断面構造はマツ科の他の属とは違っている。すなわちマツ・モミ・トウヒ・シーダーなどは板状構造 *tectum* であり、刺も極めて短い小刺 *spinulos* である。ツガはこれに比較して長大な刺を密生している。走査電子顕微鏡写真 SEM では発芽装置表面も刺がある(1973)。つまりツガでは全表面に刺がある。刺のあるのはコウヤマキも同様であるが、ツガよりは短少である。

ツガの刺の断面構造は簡単で外表膜 *tectum* の突起で、その内部には特別な構造はみられない。つまり内部は外表膜と同じく、ただつまっているだけである。これがキク科の刺になると微孔・空間・粒状



Explanations of Plate 1

Scanning electron photomicrographs of *Hesperopeuce*, *Abies* and *Sciadopitys*

- A** Genus *Tsuga*, Subgenus *Hesperopeuce*, *Tsuga mertensiana*=*Tsuga pattoniana*=*Tsugo-Picea hookeriana* (M. Van Campo et Gaussen 1950). W is degenerated wing. Diameter 64-69 μ .
- B** *Abies firma*, Y is Y-mark, Triradiate streak, Trilete, as like as ditch (colpa, furrow or sulcus), but not crest (lira, murus or ridge). Diameter of grain 90X67X80 μ .
- C** *Sciadopitys verticillata*. P is proulceroid (primitive germ pore), U is Ubisch body (Comfit type perine). Diameter of grain 33-38 μ .

(Each scale shows 10 μ . Photo by J. Ueno. JSM-50A)

金毛ツガ、モミ、コウヤマキの走査電子顕微鏡像

- A** : ツガ属・金毛ツガ亜属・ツガメルテンシアナ、Wは退化した気嚢。
- B** : モミ、Yマークが背部にある。凹んだ溝状であり、凸出していない点に注意。
- C** : コウヤマキ、Pは原始類単口とよばれる原始的な発芽孔、Uはユービィッシュ体(金米糖状のペリン)。
スケールは 10 μ 。

構造などがある。つまり原始的な花粉の刺と考えられる。

またマツ・マキなどの外表膜をみると微小ではあるが、ツガより小さく短い刺がある。おそらくこの小突起が発達したものがツガの刺となるものであろう。しかし刺の起原・発達などについてはまだ良くわかっていない。将来の面白い研究テーマである。

裸子植物花粉ではスギ科のような粒状膜には刺は生じない。つまり刺は板状構造かまたは類似したコウヤマキのような膜にしかない。松柏類（毬果類）以外ではグネツムにあるだけであり、グネツムもまた板状膜である。このことから逆に類推して化石花粉（石炭紀に発見され Kidston 1906 により、*Crossothea* クロソテツカとされているもの）は刺のあることから、その花粉膜は板状膜であって、粒状膜ではなく、またその刺の断面構造は恐らくツガと同様であろうとの仮設が考えられる。

裸子植物には祖先型がいくつかあり、その中で今日まで残っているものについては刺の性質が判明しているが、絶滅した古い型については想像・推定するだけである。

また簡単な構造の刺が、複雑な構造で、しかも変化した多いキク科の刺まで発達・変形してゆくルートも色々と考えられる。

(C) 貫通小孔（微小孔）Puncta, scrobiculi

マツやマキのように気嚢のある花粉は板状膜構造の花粉膜を有している。この気嚢には微小の孔が貫通している、実験的に見るにはカバーガラスの下にマツ花粉をおいてみると、気嚢は中に空気が入っているので光っている。これに水を滴下すると、気嚢の中に微小孔を通じて水が入るので、透明となる。また電子顕微鏡で切片をみてもよく見られる。

この微小孔はツガやコウヤマキでも見られる。しかしその形質はかならずしも簡単ではない。コウヤマキは特殊な膜構造で、一般に言う板状膜ではなく、ツガよりはるかに粗雑な小塊状構造 rough corrugate である。したがって板に散在してる微小孔では

なく、小塊と小塊とのスキマであり、正しい意味の孔ではない。

マオウ・ウエルウィッチャ・グネツムにはこの微小孔は認められていない。

粒状構造の花粉膜をもつスギ・ヒノキなどには微小孔は無いが、全体として粒間のスキマを考えれば不必要なのかも知れない。

微小孔の存在と欠除の必要性は色々の原因によるものと思われる。その一理由として乾燥に対する抵抗性・適応性が推察できる。しかしこれはただ膜だけの問題ではなくて、原形質の浸透圧などとも関係がありそうである。事実、花粉の耐乾性、吸湿性は後述のようにかなり差がみられる。

また被子植物についても微小孔の存在の有無は科や属により相違する。また微細孔 micropore は上野が便宜上考えて使用している用語である。エルトマン (1957) は micropunctum (n., pl-a) (L. punctum, small hole) という微小な孔をマツなどの気嚢の膜でみている。しかし punctum より pore が理解しやすいと考えて micropore とした (1960)。

(D) 外皮 Exine と内皮 Intine

裸子植物花粉では一般に外皮はよく発達している。スギ・ヒノキなどの科では内皮もよく発達している。とくに内皮の構造は被子植物では考えられない位に厚く全面を包んでいる。発生学的には同一起源から生じた膜である。つまり細胞の外周に何層かのラメラが出現し、その後で外部に外皮、内部に内皮が分化してくる。しかしその中間に外皮的な機能の構造をもつ中間外皮 mesine, mesexine が分化することもある。マツ・マキなどの気嚢と離れている本体の外部は中間外皮である。しかしこれは便宜上、考えられた構造であり、原則的には外皮と内皮とに区別できる。

外皮は、どの花粉でも最終的には花粉の顔ともいえる特徴を示している。したがって花粉学者の注意は、これに集っていた。花粉分析、形態分類、発芽生理など、すべて外皮の構造変化を重視していた。

とくにエルトマン処理によるプレパラート作製法が一般化すると、花粉形態は外皮形態と理解されて来た。しかし走査電子顕微鏡の処理法の発達で一新分野が出現した。とくに裸子植物花粉についてエルトマン処理で観察研究して来た結果にこれから新しい光が当てられようとしている。その成果については別に報告した(上野 1973、1974 静岡大学紀要)。

内皮は裸子植物花粉の生理的特質をみせている重要な構造である。キク科などでは全体をうすくとりまき、わずかに発芽装置の部分だけ厚くなっている。しかしスギ・ヒノキ・カヤ・カラマツ・ナンヨウスギ・コウヤマキなど厚い内皮が完全に外周を包囲している。外皮とともに花粉の生命を保護する大切な内助の功を果している。とくにスギなどのように外皮から脱出した原形質を内皮はとりまき、吸水し、生長し、発芽する過程は全く独特な機構を示すものである。ここに裸子植物、ひいては絶滅した化石植物との類縁を考えるカギがあるのではないか。エルトマン処理をすると、この内皮は溶解されて消失する。したがって内皮の構造は研究できなくなる。さらに外皮の刺やスキマはふくれて変形する可能性もある。つまりエルトマン処理をした花粉をそのまま新鮮な花粉形態と理解することは問題である。

外皮だけの形質から説明すれば、マツ・マキの両科で、気嚢をもつ花粉は板状構造の外皮であるが、気嚢をもたない花粉は粒状構造の外皮である。マキ科のサクセゴテア *Saxegothaea* はまだ新鮮な資料について観察したことはないが、マツ科のカラマツとトガサワラは互に似ている粒状構造の膜である。

同じく粒状構造であるがスギ・ヒノキ・カヤなどは前述のようにユービッシュ体を有する点でマツ・マキの両科とは明らかに相違する。とくにコウヤマキはスギ型でも、マツ型でも、ツガ型でもなく、全く独特な粗雑な小塊状構造である。金米糖状の大きな集塊が全面に散在している。ツガと似ているように考えた報告(1960)も書いたが走査電子顕微鏡の写真は決定的にその形態を鮮明にした(1973、

1974)。この点からはコウヤマキ科として科を独立する可能性が再び考えられる訳である。(上野 1970、1973)。(Pl. I-C)

ナンヨウスギ科のナンヨウスギは既に報告したが、アガチス *Agathis* の膜構造 (Van Cawpo その他、1973) もよく似ている。将来、南半球のサクセゴテアなども是非調べたい。

(E) 気嚢 (翼) Bladder (Wing)

(E-a) 発生 (Ontogeny)

ヒマラヤシーダーで花粉母細胞からの花粉発生を見ると、外周をラメラ層が包囲している。成長するにつれて、ラメラ層は厚くなり、ラメラの数も増加し、外皮と中層 nexine に相当する中間外皮とが区別できるようになる。とくに外皮は内方にトゲのように突起を生じて外方へと、ふくれあがる。そして最後には、大きな空間を有する気嚢となる。これらの電子顕微鏡的な記載は既に出した(1960)ので、ここでは略する。外皮と中間外皮とは完成以前の花粉を弱酸で処理すれば簡単にはがせられる。これは裸子植物ばかりではなくて、被子植物の花粉でもよく見られる面白い実験である。とくにミョウガ(単子葉類)では見やすい。

次に系統発生的に気嚢を考えると、もともと花粉の全表面をカバーしていた外皮がふくれ2方向だけの2気嚢となったものであろう。しかしマキ科のダクリカルパス・フェロスフェラ・ミクロカクリスのように3個の気嚢をもつものもある。要するに数は多少変化しても、その発生的な原型は1気嚢により全周囲をつつまれていた化石種の形態からはじまる。しかし現生のマツ・マキなどでもたびたび、この原型に近い形態が見られることは極めて興味のあることで先祖がえり(アタビズム)とも考えられる。

したがってツガのように帽子のツバ状に一周してとりまいているのは原型に一番近い型である。裸子植物の柏松類で多くみられる気嚢型の花粉が被子植物で見られない理由はよく分からないが重要な問題であろう。

またツガ属・金毛ツガ亜属 *Hesperopeuce* について上野 (1957・1960・1974) は色々と検討したが気囊の発達・変形・退化について充分に研究する必要がある。走査電子顕微鏡によると花粉膜はマツ属よりもモミ属・トウヒ属・ケテレリア属に近いと考えられる (Fig. 1) (Pl. I-A)。

要するに気囊はひとつの原始的形質である。

(E-b) 付着角度 Angle of bladder attachment

気囊の花粉本体に対する付着角度とは花粉背部 (求心面) と気囊付着点とを連ねた線と花粉背部の切線とのなす角度 (上野・1960・マキ科花粉記録 Fig. 1) である。この付着角度と気囊体積とは関連を有すると考えられる。小さい気囊をもつ属では付着角度は大きく、大きな気囊をもつ属では付着角度は小さい。マツ科・マキ科ではこの関係が見られる。このことは化石種でも同じかどうかは興味のある問題である。マキ科ダクリシウムなどの発生過程からみると、幼時では気囊が本体より大きく、生長すると逆の関係になる。この理由は気囊は生長しないが、本体は生長し、核分裂も行かうからであろうと思われる。そして大きな気囊と小付着角をもつ型は原始的で、小さな気囊と大付着角をもつ型は進歩的という傾向が個体発生の上からは考えられる。もしこの個体発生的な仮説を系統発生的な配列にあってみると次のようになる。

Stephanospermum — *Lebachia* — *Caytonia*
— *Pinus* & *Podocarpus* — *Phyllocladus* &
Hesperopeuce — *Eutsuga*

Stephanospermum から *Caytonia* までは化石種であり、それ以後は現生種のマツ科かマキ科である。*Hesperopeuce* とは金毛ツガ亜属で *Eutsuga* は真正ツガ亜属で両方ともツガ属である。しかし *Hesperopeuce* を金毛ツガ亜属とは考えないで属間雑属と考える Van Campo 説もある。カンポ女史によると人工的に交配した *Abies vilmorini* = *Abies Cephalonica* × *Abies pinsapo* では色々の奇形花粉

が生じ、ツガと同じようなツバ型気囊のものも生じる。また *Tsuga longibracteata* = *Tsugo-Keteleeria longibracteata* と新しい名でよび、*Tsuga* ツガと *Keteleeria* セウナンボクとの属間雑属と考えた。同じように *Tsuga hookeriana* = *Tsuga-Picea hookeriana* で、ツガと *Picea* トウヒとの属間雑属。さらに *Tsuga crassifolia* = *Tsugo-Picea-Picea crassifolia* という属間雑属であると考えた (1950)。さて金毛ツガは *Tsuga pattoniana* (*Tsuga mertensiana*) で知られているが、これは女史によると *Tsugo-Picea* 属の *Tsugo-Picea hookeriana* である。この新しい人工属の研究は女史の恩師 H. Gaussen 教授 (フランス・ピレネー地方の Toulouse 大学) の教室で行われ、その種子の発芽による子葉形態の比較研究の報告もでている。上野もゴースン教授の研究室で実物を調べて来たので、この花粉については大いに興味をもつものである。しかし当時 (1955—1956) は走査電子顕微鏡も無く、花粉表面が板状構造 (トウヒ・マツ型) なのか粗塊構造 (ツガ型) なのかよく分かっていなかった。将来、この材料について更に詳細に研究する必要がある。この膜構造研究によりマツ科の中の属の関係が鮮明になるものと考えられる。そして同時に気囊の付着角度の原型・変型についてもヒントが得られるものと思う。この金毛ツガ亜属の走査電子顕微鏡による報告 (1974 印刷) はここでは省略するが、上記の仮説を裏付けるものである。 (Pl. I-A)

(E-c) 気囊の数 Number of bladders

現生の松柏類では一般に 2 気囊をもつものが多い。次の属はその例である。

マツ科: *Abies* モミ属・*Cedrus* ヒマラヤシー
グー属・*Keteleeria* セウナンボク属・
Picea トウヒ属・*Hesperopeuce* 金毛ツガ亜
属

マキ科: *Acropyle* アクモビル属・*Dacrydium*
ダクリジウム属・*Podocarpus* マキ属 (但しダ
クリカルパス節を除く)・*Phyllocladus* フィ

ロクラズス属

また次の属では正常の数が3である。

マキ科: *Dacrycarpus* マキ属ダクリカルパス

節・ *Microcachrys* ミクロカクリス属・

Pherosphaera フェロスフェラ属

しかし気嚢の数はときどき変化する。多くなることもあるが1気嚢型(ドーナツ型に本体をつつむ)にもなる。Florin (1944) は、この1気嚢型を原型と主張している。これは化石花粉でも見られるからである。

変化する数の気嚢をもつ原因は上野が四分子花粉からの個体発生をみると、正常でない四分子形成から発するものらしい。しかし数よりもむしろ体積と形態が問題であろう。とにかく2気嚢型が古いか3気嚢型が古いか、あるいは同時代に発生したか分らない。しかし1気嚢型が最も原始的であることは確実である。化石花粉の出現の順序はこれを示しているからである。

ここで全くの想像であるが、次のような発生についての可能性を考えたい。まず気嚢は花粉赤道面に平行する位置に付着している。化石種ではドーナツ型にとりまいているが、球形よりやや長くて扁平な本体が普通である。つまりドーナツは丸くはなくて、ほそ長いドーナツが考えられる。しかしマツ科もマキ科も花粉母細胞の分裂形式は同時分裂が多い。背部にのこるYマークがこれのひとつの証明でもあるが、個体発生を見れば簡単に理解できる。2気嚢はこの長い本体の両端に発生する。しかしその長い方向とは何によって決定されるのか。上野は互に四個の若い花粉は隣接する相互の位置・形態・膨圧・収縮・移動などの個体発生的形質 haptotypic characters と系統遺伝的形質 emphytic characters との作用により気嚢の個数は決定されるものと考ええる。

これとは別に3気嚢の本体は球形に近い。また背部のYマークの方向から、隣接花粉の位置と気嚢の位置とが一致することも分った。これは Van Campo 研究室 (1955) で観察したダクリカルパスの

Podocarpus dacrydium の標本が決定的な資料となった。しかも幸運なことは、この花粉を採集した母樹は若木であったらしく、Cranwell 博士 (1961) はアメリカからわざわざニュージーランドまで採集にゆき、もと自分が報告したダクリカルパスにYマークが無かったが、若木の花粉にはYマークが確認されたと発表して、私のYマーク説を支持してくれた。

(E-d) 気嚢の機能・作用 Function of bladders

気嚢の存在する目的・効用は(1)発芽装置の保護と耐乾力をもたせ無用な過度の脱水を防ぐことが主目的である。(2)風で飛散しやすいように内部は中空で軽くできて、空気抵抗をましている。大部分の風媒花粉は厚くて丈夫な外皮と薄い内皮とを有している。発芽装置の部分は乾くと凹んで、その上を気嚢がフタのようにかぶさる。もしも気嚢が無ければ発芽装置部は脱水の危険と薄くて弱い中層 nexine・中間外皮 mesine が露出し、内皮や原形質にも影響をおよぼことになる。

これを実験的に比較すると、気嚢をもつ花粉は比較湿度0%の空气中で1年後も発芽力を保持できるが、気嚢のないタキソジウムやコウヤマキは急速に乾いて発芽しなくなる。これは膜構造そのほかの相違にもよるが、乾燥中のマツなどは完全に気嚢が折れ曲って発芽装置部を覆っている。これに吸水させるとすぐに開いて、発芽装置部がみえてくる。この気嚢の屈曲運動の原理は気嚢そのものにあるのではない。一番大切なのは発芽装置部の構造、とくに薄い外皮と、やや厚い内皮との組合せと、これに作用する吸水現象にあると考える。原始的形質としては最もすぐれた例を示すのが気嚢のメカニズムである。

(E-e) 気嚢の形態 Morphology of bladders

気嚢の形と大きさは科や属で大体の特徴はある。しかし互によく似たものもある。これを利用して化石花粉の同定に利用しようとしているが、まだ決定

的な形態分類はできていない。気囊の表面文様を見ると、その文様が連続・不連続・規則・不規則などあるが現在ではまだ研究不充分である。しかしこれも走査電子顕微鏡で少しは明白にされて来た(1974)。

形態の大きな問題のひとつは、付着の仕方である。本体をどのようにとりまいて付着しているか。または小さいコブのように付着しているかなどである。これを見るには背面・横面・腹面の三方向から見なければならぬ。とくに横面(赤道観)ではタテとヨコから、すなわち気囊を両方向から見る必要がある。気囊が検鏡者に対してタテ方向(垂直)に2個ならぶ像は非常に少ない。赤道観でヨコ(水平)に2個気囊が見える像は多い。しかしマツ・マキを専門に観察するには絶対に必要な花粉の姿勢である。これらの三面(正しくは四面)の像が測定できてはじめて気囊の正しい形態がつかめる訳である。また気囊の本体とりまき方について W. S. Ting (1966) は興味あるスケッチで比較しているが、それはとくに発芽部における気囊の終点の形である。実際には Ting の説のように鮮明な区別は難しいが、上野もここは重要な個所と考える。その理由は気囊形態の利用法としてはやさしいからである。つまり花粉の姿勢として多く出現するからである。

概括すれば進化からみると大きくとりまいている気囊から出発し、小さな気囊へと変化した。また大小・形態の変化は個体発生の形質に左右される。しかしその数については系統遺伝的形質により定数(1.2または3)を示すものとする。

(E-f) 気囊の付着部 M.R. (Marginal ridge)

気囊と本体との接点、つまり付着部は明白なものと、やや不明のものがある。しかし気囊花粉にとっては重要な形質のひとつである。マツ・マキなどの花粉の背部(帽部)は一般に厚い外皮が発達しており、その周辺部はときには厚い隆起を示すことがある。これをマージナルリッジ M.R. (marginal ridge 縁辺隆起)とよぶ。

M.R. は本来なら背部の周辺でおわるべきだが、M.R. と1気囊とが合体してツバ状に本体をとりまいているのがツガだと考える。ツガの場合は M.R. と本体との間にスキマがあり、これは気囊が退化縮小したあとである。

マツでは M.R. と気囊の接合部がコブ状にふくれて、赤道からみると段になっている。化石花粉でマツを同定する時にはこれが有効な特徴になる。ハイマツ・ゴヨウマツはこのコブがよく分るが、クロマツ・アカマツなどは小さくて分りにくい。クロマツなどはフタバマツ亜属 *Diploxylon* とよばれ、その生育地は平地が多く、温暖な気候である。ハイマツなどはゴヨウマツ亜属 *Haploxylon* で、その生育地は山地で、寒冷な気候である。したがってこの M.R. の発達の有無で古気候の判定がつくことにある。また発芽溝表面はクロマツなどは小斑文があり平滑だが、ハイマツなどは大きな明白な斑文があり、イボ状にみえる。

M.R. の特徴で種の判定が可能なのは日本特産のハリモミ(一名バラモミ *Picea polita*)である。この型は現生では世界で唯一の例と思われるので注意する必要がある。ハリモミはマツ科の常緑針葉高木で、現在の北限は福島県医王寺山(N 37°56')である。これより南の表日本に天然分布しており、日本産トウヒ属の中で最も低海拔の地に生じている。したがって花粉分析にこの形質を利用できることは日本の古気候を調べる点からは非常に有力な手段である。その M.R. は気囊の背部で赤道観では二段にみえる。正確な図と写真は上野(1958: Fig. 2-A, Pl. I-I)を参照されたい。きわめて特色のある長短二段の構造の M.R. を示している。最初にその特異な M.R. を注意したのはバン・カンボ博士(1950)であったが、そのスケッチは不正確であった(Van Campo 1950・図55)。上野はカンボ博士の研究室でこの標本を調べ、後に日本各地の標本から上記の特徴を明示した(Fig. 1)。

このほか M.R. を検査するとクビレ(段落)のあるもの(モミ・ケテレリア・イヌカラマツ)とクビレ

が少くて、そのまま背部の線が気嚢と連続するもの(トウヒ)などがある。マキ科については報告(1960)したが、ダクリジウム *Dacrydium* など特異な形態をみせている。とくに *Dacrydium intermedium* はハイマツなどよりも、はるかによく発達した M.R. のコブが2個みられる(上野 1960 Fig. I, Fig. II-37)。マキ科は主として南半球に分布しており、日本ではマキ属の真正マキ節(マキ・ラカンマキなど)とナギ節(ナギ)だけである。しかしもしも化石花粉にマキ科の他の属の花粉が発見されても同定の用意はしておくべきである。その時の同定法のひとつが M.R. である。これもまたひとつの重要な原始的形質である。

(F) Yマーク・三放射線 Y-mark, Triradiate streak (Pl. I-B)

Yマークについての例はほかにも記しているが、ここでは根本的な考え方について述べる。裸子植物とくにマツ科(*Abies nobilis*, *Abies firma*, *Pseudotsuga rehderi*)とマキ科(*Podocarpus dacrydioides*)についてだけ残存している不思議な形質である(Ueno 1957・1974)。被子植物ではヒシの幼花粉に見られる。しかしそのYマークは極めて薄弱なもので、よく注意しないと見おとすこともある。そして非常に見にくい場合は、Yマークが存在しないとさえ思われる。ウッドハウスはその起源をシダ胞子の三裂放射状文様 triradiate crest と相同 homology と想定した。そして一般にこの仮定が信用されている。しかしこれについての疑問は後述する。

Stephanospermum caryoides は松柏類と思われる化石種であるが、その花粉のYマークを Oliver(1904)は4分子形成の時の形見 remnant と考えた。この考え方は今日の現生花粉で上記マツ科マキ科4種が常に同時分裂の花粉形成をすることから支持できる。

また現世のシダ胞子で次の属は同時分裂の胞子形成を行い、しかも常にYマークを有している：*Ophioglossum* ハナヤリス・*Angiopteris* リュウビ

ンタイ・*Marsilea* デンジソウ・*Hymnophyllum* コケシノブ・*Loxama* ロクサマ・*Plagiogyria* キジノオシダ・*Dicksonia* ディクソニア・*Cyathea* ヘゴ・*Lindsaea* リンサエア・*Pteridium* ワラビ・*Cryptogramma* クリプトグランマ・*Ceratopteris* ミズワラビ・*Gymnogramma* ギムノグランマ・*Asplenopsis* アスプレニオプレス・*Vittaria* シシラン・*Asplenopsis* アスプレニオプシス・*Salvinia* サンショウモ。

これに反して次の属は連続分裂の胞子形成を行い、しかも常にYマークは欠除している：*Davallia* シノブ・*Oleandra* オレアンドラ・*Onoclea* コウヤワラビ。

以上の理由で花粉も胞子もYマークと同時分裂とは関連があることを察せられる。このほか、化石種では無気嚢花粉や二気嚢花粉でYマークの存在がしばしば報告されている。(Potonié 1954, Klaus 1953, Remy 1955 etc)。

Yマークについての最大の謎はシダ胞子も花粉も求心面(背面)にありながら、その機能は全く相違していることである。つまり胞子では、ここが裂開して発芽するので発芽装置の機能または意義がある。すなわちシダ胞子は背面から発芽する。これに反して裸子植物のマツ科等ではすべて反対方向の腹面から発芽するので、Yマークは発芽装置としての機能も意味もない。してみると発芽方向が180°変化したことになる。その理由は何故か。これは重要な問題で、しかも未解決の謎である。

Yマークの示す3方向には、4分子形成の時に接触してる3分子がある。しかし同時に花粉にとって極めて安定している数のひとつは3である。この点で3という意味は了解できる。Yマークについての系統発生・個体発生および構造とくに断面構造と表面構造の問題の解決はこれからである。また花粉管発芽方向とシダ胞子発芽方向との180°の差については別に論じたい。

裸子植物花粉でYマークの存在が報告されているのは古くはウーズハウス(1935)による *Abies*

nobilis、カンボ (1950) による *Pseudotsuga Douglasii*、上野 (1957) による *Pseudotsuga rehderi*、*Podocarpus dactyloides* などであるが、日本のモミ *Abies firma* にもあることが走査電子顕微鏡で判明した (1974 印刷中)。今後さらに多くのもので、その存在が判明することと思われる。とくに *Abies firma* の Y マークが凸出したウネではなくて、凹んだ溝になっていることは、シダ胞子との関係を考える上から極めて重要な形質と考えている。溝ならば発芽溝と結びつくからである。 (Pl. I-B)

2 発芽の機構 Mechanism of germination

花粉にとって発芽は生死をかけた作業であり、種の保存をかけた使命である。したがって花粉の形質は、すべて発芽の機構と何かの関連があると考えられる。ここでは発芽装置の構造と花粉管形成の経過の両面から考察して発芽の機構を検討したい。

(A) 発芽装置の型 Types of apertures

(1) 機能的分類

(a) 有機能型——発芽溝・発芽帯などの機能を有する発芽装置をもつ型。(例) マツ科・マキ科・ソテツ・イチョウ・ウエルウィッチャなど。

(b) 無機能型——原始発芽帯 primitive germ zone. 原始発芽溝 primitive germ furrow 原始発芽孔 primitive germ pore と呼ばれる直接は花粉管の出口とはならない型。(例) イチイ科・ヒノキ科・スギ科・トガサワラ・カラマツ

(a) は外皮がよく発達し、(b) は内皮が発達している。ナンヨウスギ *Araucaria* は (a) と (b) との中間型とも考えられるが、きわめて原始的な型である。しかし上野は裸子植物全部の花粉発芽形式を実際に見ていないし、実験的に確認していない。サクセゴテア・アガチス・ウエルウィッチャ・グネツムなどは人工発芽実験の必要がある。

またこれらの発芽機能の有無が発生した原因や花粉管伸長の方向などもよく分らない。しかし背部で発芽したシダ胞子と腹部方向に変わったマツなどに至

る中間として、自由に方向を変えられるイチイ・スギ・ヒノキなどの発芽形式は重要な意義があると思われる。また背部に前葉体核の残りをすてて、核分裂が腹部方向に進むようになったマツ・マキなどは、シダ胞子と 180° の発芽方向の転換をこの構造 (核配置) で決定したとも考えられる。この仮説からゆくと、花粉の中での核数の減少化は、花粉管進出の方向を自由にとることと関連がある。

原始発芽帯とよぶのは外見上は特に明確な発芽装置とは見えない。しかしかならずそこから発芽が開始されるという区域をさして発芽帯とよぶ。とくにその原型と考えられる松柏類のものに原始発芽帯と名づけた。ここで発芽の場合、体積、圧力の調節をはかりながら安全、確実に発芽管形成が行われるので調節装置 *harmonegathus* ハーモメガツス (Wodehouse 1935) ともいう。カラマツ・トガサワラ・サキセゴテア・ナンヨウスギなどである。

原始発芽溝とは、前記の原始発芽帯が溝状を呈して、明らかに他の外皮とは区別がつくが、発芽溝とまではゆかないもの。イチイ・カヤ・イヌガヤなどである。

原始発芽孔とは、前記の溝状の部分が孔状となったもの。スギ科ヒノキ科などである。この点、タイワンスギはスギとは別の発芽型であり、スギ科とは全く別の属か科であると推察される。(1974 a・1974 b)。またコウヨウザンにパピラの原型と思われるものがあるという田井の報告 (1974) は誠に興味ある事実である。

(2) 構造的分類

発芽装置の重要な構造として外皮・内皮の膜構造がある。上野は電子顕微鏡により 1958 年以来研究して来た。さらにパピラ反応 (上野 1959) によってパピラと原始発芽孔の染色に成功した。さらに走査電子顕微鏡とレプリカ観察法により表面構造も明白となった。これらから次のように発芽装置を分ける。

a 外皮は粒状

(a) 機能をもつ発芽帯・調節装置 (ハーモメガツス)。花粉の遠心極区域の外皮がやや薄くなったりし

て、表面構造にも差がみられる。カラマツ・トガサワラ・サクセゴテア・ナンヨウスギ・タイワンスギなど。

(b) 機能をもたない原始発芽溝。ここからは正式の花粉管はでてこない。イチイ・カヤ・イヌガヤなど。

(c) 機能をもたない原始発芽孔。上野(1959)のよぶプロウルクス *proulcius* (原始単口)でパピラ反応を示す孔。コウヨウザン・ヒノキ・ネズ・アスナロ・クロベ・コノテガシワなど。コウヨウザンの原始単口の SEM (田井) 参照。

(d) 機能をもたない突出した原始発芽孔。パピラとよばれ、パピラ反応が著しい。パピラの長さ、太さなど多少こととなるが、断面構造はラメラ構造で、パピラの先に孔はない。スギ・セコイア・セコイアデンドロン・タキソジウム・グリプトストログス・メタセコイア。

b 外皮はアミ目または小塊文のある板状

(e) 機能のある発芽溝を有しそこでは外部外層 *ectosexine* は退化し、内部外層 *endosexine* は発達している。有気嚢型の花粉。マツ科・マキ科

c 外皮は粗塊状

(f) 無機能的な原始発芽溝。原始類単口 *prouleroid* [上記の(b)]と似ているが、表面構造が別である。コウヤマキ

(g) 有機的な発芽溝または発芽部で、(e)に似ている。ツガ(真正ツガ)

上野(1957)では、この発芽溝に *narbe* (へソ)とよぶ突出部を報告している。その後、走査電子顕微鏡により観察すると、これは花粉母細胞分裂の時の残査 *tapetum debries* と思われた。その形態は不規則である。またツガの種によっては発芽溝表面にも刺が発達していることもある。(上野 1973)。

d 外皮は板状

(h) 有機的な発芽溝。超薄切片の電子顕微鏡による観察による発芽溝の上に外部外層 *ectosexine* がわずかに見られる。ソテツ・イチヨウなど(ウエルウィッチャもこの型?)。

(i) 真の発芽装置はもたない。調節装置の一種と考えられる。マオウの構造を電子顕微鏡で断面、表面を調べると、溝のように見える調節装置である。人工発芽実験では一本の太い花粉管が、6本内外にあるタテ溝状の調節装置の中のひとつを破って出てくる。グネツムについても人工発芽は実験ををころみたい。

以上を概説すると、(a)と(b)では外皮の厚さは発芽部では薄くなるが、この型では外部外層 *ectosexine* と内部外層 *endosexine* との間には著しい相違はない。(c)では外部外層は内部外層と区別できる相違がある。また原始発芽孔の外部外皮は薄くなっている。(d)では外部外皮は退化して薄くなり、内部外皮が内皮を包んでいる。パピラの内部構造は断面・表面の電子顕微鏡観察によると、先端は開口していないが、細くなった先端付近まで細い管が存在している。つまり(c)がただのびたものが(d)となった原始発芽装置であると考ええる。パピラの先端が開口しているというエルトマンやバレ・カンボ等の光学顕微鏡的推察は否定されねばならない。

以上の諸型を比較・整理して著者はこれらの間の類縁関係を次のように考えたい。

ある原始型…… a 粒状外皮(a)、(b)・…(c)・…(d)。

ある原始型…… b 網目板状外皮(d)

ある原始型…… c 粗塊板状外皮(f)、(g)

ある原始型…… d 板状外皮(h)、(i)

(B) 発芽型式 Types of germination

花粉の生活史は花粉母細胞の分裂にはじまり、授精までであると考えよう。発芽機構を解明するためには、花粉管がどのように発芽してくるのか、その形態・生理などの諸型を自然の状態と人工発芽実験とで検討・確認・整理する必要がある。これらの研究はかなり昔から行われているので、その一部を記す(*は自然状態・**は人工発芽)。

ナンヨウスギ科

アガチス Eames 1913 *・ナンヨウスギ *Lopriors* 1905 *、Thomson 1905 *、Burlingame 1913

—1915 *

ヒノキ科

ヒノキとネズ Mühler-Stoll 1947 *・ネズ Norén 1907 *、Ottley 1909 *、Nichols 1910 *・イトスギ (*Cupressus*) Juel 1904 *、Clifton Doak 1932 *、竹内 1953 *、前川 1954 * *・セウナンボク (*Lidocedrus*) Lawson 1907 *・クロベ Land 1902 *・カリトリス (*Callitris*) Saxton 1910 *・ウイッドリントニア (*Widdringtonia*) Saxton 1909、1910 *

イチイ科

イヌガヤ Arnoldi 1900 *、Coker 1907 *、Lawson 1970 *・イチイ Jäger 1899 *、Belajeff 1891 *、Mühler-stoll 1947 *・カヤ Robertson 1904 *、Coulter and Land 1905 *、竹内 1953 * *、前川 1954 * *

スギ科

スギ Lawson 1904 *、Muhler-Stoll 1947 * *、上野 1950 * *、千葉 1952 * *、竹内 1953 * *、前川 1954 * *、吉川等 1959 * *・コウヨウザン三宅 1908 * *、田原 1913 * *・コウヤマキ Arnoldi 1910 *、田原 1940 *、竹内 1953 * *、前川 1954 * *・セコイア Shaw 1896 *、Arnoldi 1899 *、Lawson 1904 *、Buchholz 1939 *・ヌマスギ (*Taxodium*) Coker 1903 *・スギ科全般 (上記以外にスイショウ *Glyptostrobus* などをふくむ) 上野 1951 * *、タイワンスギ上野 1974 b

マツ科

シーダー *Cedrus* 岡田 1950 * *、竹内 1953 * *、前川 1954 * *・カラマツ Mühler-Stoll 1948 * *・トウヒ 三宅 1903 *、原田と柳沢 1946 * *・マツ Dixon 1894 *、Blackman 1898 *、Ferguson 1601 *、Coulter & Chamberlain 1917 *、Pfundt 1909 * *、Busse 1926 * *、Duffield 1941 * *、竹内 1953 * *、前川 1954 * *、田中 1956—1958 * *・イヌカラマツ 三宅と安井 1911 *・トガサワラ Lawson 1898 *・ツガ Murill 1900 *

マキ科

ダクリジウム Young 1907 *・ミクロカクリス Thomson 1908—1909 *・フィロクラズス Kirdahl 1908、1910 *・マキ Coker 1902 *、Burlingame 1908 *、竹内 1953 * *、前川 1954 * *・サクセゴテア Norén 1908 *、Tison 1908 *、Looby & Doyle 1939 *

その他

セラトザミア Juranyi 1872 *、Dorety 1908 *・コルダイアンツス Renault 1879 *、ソテツ池野 1896—1898 *・デイオン Chamberlain 1909、1910 *・エンセファラストス Saxton 1910 *・イチョウ平瀬 1895、Webber 1897 *、Newcomer 1939 * *、Tulecke 1954 * *・グネツム Kaster (Lotzy 引用) *、Pearson 1912 *、Vimla Vasil 1959 *・ミクロサイカス Caldwell 1907 *・スタンゲリア Lang 1897 *・ウエルウィッチャ Pearson 1906 *・ザミア Webber 1897、1901 *、Coulter & Chamberlain 1903 *・マオウ Land 1907 *

上野 (1950—1974) は日本で入手できる裸子植物花粉について出来るだけの種で人工発芽を試みた。Mühler-Stall と前川は上野と同じように系統、類縁の立場から発芽機構を考察した。しかし裸子植物全般についてふれたものではなく、上野はこのため発芽形式にもとづく裸子植物分類を第3図のように試作した。この1枚の図の中に、中世代三畳紀に発生した裸子植物の1億8000万年の歴史がおりこまれている訳である。これ以前の化石植物花粉発達は「花粉の系統と進化」(1972)を参照されたい。

裸子植物花粉管発芽型式図 (第3図)

発芽の段階を I ~ III とし、型式を A ~ H として説明する。

第 I 段階

A—D 型 (スギ科・ヒノキ科・コウヤマキ・ナンヨウスギ) では乾燥により発芽装置の部分が凹んでいる。G 型 (マツ・マキ) では乾燥により気嚢が発芽装置の上に折りこんで蓋のようになっている。H

型（イチョウ・ソテツ）では発芽溝は乾燥で凹み、花粉全体は細くなっている。I 段階はこれらの乾燥形が吸水しはじめる段階である、(H 型は図略)

第 II 段階

吸水がすすみ、A—C 型（一名 Taxoid 型）では内皮は吸水の結果としていちじるしく厚くなり、外皮はそのために破れ、原形質体は内皮につつまれたままで外皮からとび出す（上野 1951）。D—H 型では発芽装置の部分で破れるが、原形質体は外皮から脱出することはない、D 型と E 型（カラマツ）とは人工培基上では A—C 型に似ているが、外皮は簡単に脱皮しないで附着して残っている。F 型（ツガ）、G 型（マツ・マキ）・H 型（イチョウ・ソテツ）は被子植物花粉の花粉管の行動に似た発芽法を示す。

この段階で注目せねばならないのは、外皮をすぐに脱ぎすてる型（スギ）と被子植物花粉のように外皮につつまれたままで花粉管を出す型（マツ・イチョウ）と、その中間型の三群に大別できることである。この三群の関係は進化した型と原始型であるか、または全く別の型であるか、生態的な型にすぎないのかは今後の問題であろう。図では一部略。

第 III 段階

花粉管形成と成長の段階である。しかし花粉管形成の習性は多分に属ごとに特性を示すものと思われる。松柏類では花粉管の分枝は一般にあまりない。多少の分枝はみられるが、コウヤマキとコウヨウザンには特に著しい。人工発芽ではこの傾向はきわめて明確である。ナンヨウスギでは分枝はきわめて盛である。ナンヨウスギ花粉は飛散してメバナの珠皮 integument の上につくと、そこで発芽し、花粉管は太陽と空気にさらされながら分枝しながら成長し、やがて花粉管の先端は胚嚢に達して授精をおこなう。この形式の授精を protosiphonogamic fertilization（前管式授精）とよび、花粉管の前形式と考える説もある。ナンヨウスギについては Burlingame (1913—1915) の研究があるが、花粉管の発芽方向は多方向で四方八方にのびられるものと考えられる。この分枝はスギ科にも多少みられる面白い形質である。

イチョウ・ソテツ・ザミアなどは花粉管の伸長・成長の方向はナンヨウスギほど自由ではない。花粉は発芽すると花粉の遠心極方向の発芽溝から一方に花粉管に似た凸出物を伸ばしてゆく。その形状は管というよりも、むしろ球形に近く、ゴム風船をふくらませたような形を示す。やがて伸びると平らに成長し、その末端は分枝する。胚珠組織内（花粉室）では根をはるように珠皮の中でのびてゆくが、その基部にはもとの花粉であった部分が残って附着している。成長が終るころに花粉の外皮をかぶっていた部分が、花粉室でふくれて成長し、そこに 2 個の精虫が生じて放出される。この形式を分解して考えると、はじめに組織内にくいこんで成長したのは管養管の作用をはたすので、一種の吸収器 haustorium と考えられる。そして後にふくれて精虫を放出する部分は生殖管の作用をはたしたものと考える。もしも管養管と生殖管とが明らかに分化しているとすればまことに興味ある問題である。シダ植物の前葉体との関連を思い出させることである。

さて吸収器的管養管がよく発達している花粉管をもつ花粉は生殖管も分化している。これは原始的な花粉の発芽形式である。この分化がなくなり、一本の花粉管で管養管と生殖管を兼用しているのが進化した形式であろう。さらに管養管の存在は進化すれば進化するほど不必要になり、花粉管すなわち生殖管となると考える。ソテツ・イチョウはこの意味から原始的形質を示すものである。とくに 2 種の管の伸びる方向が全く正反対で根と茎との関係のような明白に分れて対立している。これはただ原始的だというだけでなく、何か二方向に伸びる理由を考える必要があろう。（動、屈性など）。またナンヨウスギのように、何本かの花粉管が伸びるうちの 1 本だけが生殖に関与するので残りの花粉管は全く意味がないと断定することも科学的な根拠はない。むしろ何本かの中には吸収器的機能をも考えられる。コウヤマキやコウヨウザンの花粉を人工培養するところの疑問と可能性は生じてくる。これらの問題は将来の研究問題となる。もしも進化的段階をしいて分け

ばイチョウよりもナンヨウスギの方が少し合理的で進んだ型と考えられる。

松柏類のナンヨウスギ・コウヤマキ・コウヨウザン・スギ・ヒノキなどとは少し異った型ではあるが、全体として見るとイチョウ型と被子植物型とは区別できる別の型である。これを蔵卵器の構造で比較すると頸細胞は松柏類では分化し存在しているが、被子植物では退化している。また雄性・雌性配偶子との関係についても上記の形質は推論できる。

とくにイチョウでは、最初に遠心極面（腹面）にある発芽溝から花粉管（吸収器）を出すのは、一般の被子植物（例えばモクレン・ユリなど）と同じである。しかし最後に向心極面（背面）から、精虫を発射する生殖管を形成するのは、一般のシダ植物孢子と同じである。この事実は余り注意されないが、シダ植物孢子と種子植物花粉との中間的行動として非常に重要である。これこそ花粉の原始形質にとって最大の問題であろう。

II 発生学的形質

1 4分子形成 Tetrad formation (Fig. 1, 2, 3)

花粉母細胞の4分子形成を裸子植物全部で通覧すると次の3型となる。(1) 同時膜形成 Simultaneous membrane formation. 完成した花粉は理論的には正四面形 tetrahedral となる。(2) 中間型または移行型。(3) 連続膜形成 Successive membrane formation. 完成した花粉は理論的には2面相称 bilateral となる。しかし花粉の形態は理論のままの形ではないのが興味のある問題である。

(1) 同時型の例は多い。マキ科・マツ科の有気嚢型（マツ・モミ・トウヒ・マキ・ダクリジウム・ミクロカクリス・フェロスフェラなど）・ツガ・トガサワラ・スギ・コノテガシワ・クロベ・リボセドラス・コウヤマキ・カリトリス・ヒノキ・アスナロ・ナンヨウスギ・イチョウ・グネツムなど。

(2) 中間型は少ないがソテツがある。なお調べる必要があり、ほかにもあるかも知れない。

(3) 連続型はカラマツ・タキソジウム・イチイ・

イヌガヤ・カヤ・マオウ・ウエルウィッチャなどである。(Fig. 1&2)

以上のように4分子形成の型は科により定った特徴を示すものではない。また系統的類縁関係によっても決定できない。PMC 分裂が連続的であることを理由にイチイ目を松柏類に入れることに反対する根拠とはならない。前述のようにYマークは同時分裂のマークで、環状肥厚または耳状肥厚 oreillette としてイチイ科にみられる形質は連続分裂のマークであろう。ナンヨウスギは Lopriore (1905) によると同時分裂であるが環状肥厚を示している。したがって将来さらに確認する必要がある。属種によっては統型か中間型か、または混在しているかもしれない。4分子形成を決定するのは分裂の時期に調べねばならないので困難なことが多い。しかし重要な研究テーマである。

2 配偶体の構成・核性 Constitution of gametophyte · number of constituting nuclei

成熟し飛散するときの花粉のもつ核の種類と数は次のようである。

(1) 1核性（蔵精器細胞1個）つまり花粉母細胞から4分子となった各分子のもっている核だけである。例(a)カヤ・カリトリス・ヒノキ・イトスギ・ネズ・コノテガシワ・ウイドリントニアなど。

(2) 2核性（花粉管細胞と生殖細胞各1個）例：イチイ・イヌガヤ・リボセドラス・コノテガシワ・クロベ・コウヨウザン・スギ・グリプトストロバス・メタセコイア・セコイア・セコイアデンドロン・コウヤマキ・タイワニア・タキソジウム・フェロスフェラなど。

(3) 3核性（花粉管細胞1個と雄細胞2個）被子植物では多い型だが裸子植物には例は知られていない。その理由はわからない。興味ある問題である。

(4) 多核性（花粉管細胞と生殖細胞各1個と前葉体細胞数個～数10個）例：ナンヨウスギ・アガチス・モミ・セドラス・ケテレリア・カラマツ・トウヒ・マツ・イヌカラマツ・トガサワラ・ツガ・アクモバ

イル・ダクリジウム・ミクロカクリス・フィロクラドス・マキ・サクセゴテア・ソテツ・ディオソ・エンセファラルトス・スタンゲリア・マクロザミア・ミクロサイカス・イチョウ・グネツム・マオウ・ウエルウィッチャなど。

(1) 1核性花粉は授精するためには2核性とならなければならない。多くの場合それは授粉・送粉 pollination の後である。分類学的にはイチイ科とヒノキ科の花粉にこの例が見られるが、イトスギの仲間 *Cupressus sempervirens* で Coker (1940) が調べた結果で高温に保つだけで授粉しなくとも2核に分裂する。してみると1核性の状態を保つのは系統・分類的な特性ではなくて、生理・生態的な条件で発現する形質であるかも知れない。上野はこれを潜在的2核性1核花粉ではないかと考えている。将来 DNA の定量により更に詳しく判明するであろう。このことは花粉生理学上、冷凍・凍結などの保存と関連してさらに興味ある問題に展開しそうである。したがって個体発生上から3核性より2核性が、2核性より1核性が分裂の段階が初期であるからといって、これをただちに系統とむすび合せて松柏類花粉の形質が被子植物より一般的に原始的であるということにはならない。

花粉の核がいつどのように分裂するかは重要な研究分野であるのに、まだよく分っていない点が多い。例えばバセドラスでは Lawson (1907) によると飛散直前に2核に分裂するという。ところがクロベの仲間では Land (1901) によると4分子形成が完了すると、すぐに2核に分裂する。その分裂時期はズルズルと移行するものなのか、不規則なのか知らないがテトラクリニス (Saxton 1913) ・ヒノキ (Lawson 1907) ・ネズ (Ottley 1909) などでは不明とされている。被子植物花粉では一般に4分子形成の型も時期も比較的規則的であるが、裸子植物ではまだそのルールが成立していないのかも知れない。

(2) 2核性花粉はイチイ科・ヒノキ科・スギ科などに多いが、前述のようにイトスギでは不安定な核数であるので研究の余地はある。2核性についてい

まひとつ重大な条件は何回目の核分裂で2核になったかということである。4分子のひとつが第1回分裂で2核になり、さらに第2回分裂で前葉体細胞をつくり、その後で前葉体細胞が退化して2核となっていると考えられる例はマキ科フェロスフェラである。つまりフェロスフェラでは2核が安定するのは第2回目のあとである。2核とは $2 + \alpha$ で、 α がゼロの時もあるということである。被子植物花粉で2核性は多いが、その中でも $2 + \alpha$ の α が実数の例の可能性があるので後述する。

(3) 3核性花粉の例はないが、裸子植物でその理由を研究するのは興味のある問題だがここでは省略する。

(4) 多核性花粉は裸子植物花粉のひとつの特性を示す例であり、十分に研究されねばならない。ここで問題となるのが前葉体細胞の核である。いまかりにスギ・ヒノキ・イチイなどの科では前葉体細胞をゼロとし、セラトザミア・ソテツ・ザミア・グネツム・ウエルウィッチャでは1個とする (Van Campo 1951 ではイヌガヤにも1個の前葉体細胞があるという)。セドラス・トウヒ・イヌカラマツ・トガサワラ・フィロクラズス・ミクロカクリス・イチョウ・マオウでは2個とし、アガチス・ナンヨウスギ・マツ・ダクリジウム・マキ・サクセゴテアでは多数あるとする。多核の条件は前葉体細胞の数によるものといえる。

前葉体細胞が裸子植物花粉だけの特有なものではないという説もある。ヒルガオ科ネナシカズラ *Cuscuta* の仲間では Fedortschuk (1931) が、アカザ科ハマアカザ *Atriplex* の仲間では Belling (1934) が前葉体細胞があると報告している。これを裏がきするかのように、ネギ *Allium* ・ドクムギ *Lolium* の仲間では加藤 (1952) が、ホウライチク *Bambusa* の仲間では上田 (1959) が、成熟花粉の中で正常の花粉管核・生殖核以外に、その外部に1個または数個の核を確認している。筆者も追視して、アセトカーミンで染色すると明らかに赤く染色される核外の核をみとめた。これは核と同じ物質のちぎれたものか何か決定

しにくい。さらに Doak (1932) の報告によるとアリゾナイトスギ *Cupressus arizonica* では花粉管から放出される雄細胞が8個もある例があるという。核の数の決定にはまだ問題がありそうである。

さらに花粉の中における核の行動については興味ある問題が多い。

ヒノキ科・スギ科(コウヤマキ・タイワンスギを除く)・グネツム科では体細胞 body cell は2個の等形、等大の機能のある雄細胞に分裂する。これは被子植物花粉に似ている。しかしコウヤマキ(田原1940)ではスギ科とはことなり、イチイ科・マツ科・マキ科・ナンヨウスギ科・ソテツ科・イチョウ科・マオウ科・ウエルウィッチャ科のように、体細胞が分裂してつくられる雄細胞は2個とも形も大きさもことになっている。この点、コウヤマキはスギ科の1属だとすれば、雄性配偶体の形成において非常に変わっているといえる。このほかコウヤマキをスギ科とするかマツ科とするかの論点は多いので、コウヤマキ科とする説さえあり、これについては別に述べる。

マキ科のフェロスフェラは3気嚢をもつが前葉体細胞はなくて2核性である。また雌花の構造も系統的に進化していると考えられる点などから、フェロスフェラ花粉の前葉体細胞の退化消失は進化した形質とも考えられる。しかしこの形質だけから系統全体を述べるには材料不足である。(Fig. 3)

3 染色体数 Number of chromosomes (Fig. 4)

裸子植物の染色体数は科により一定しているヒノキ科・スギ科(コウヤマキを除く)もあれば、マキ科のようにマキ属の中でも10、11、12、13、17、18、19と変化する例もある。また興味ある数として $n=11$ はマキ属・ダクリジウム属・イヌカラマツ属・カヤ属・スギ科・ヒノキ科とソテツで共通している。スギ科はコウヤマキ $n=10$ を除いて、すべて $n=11$ であり、この点からもコウヤマキは不思議な属である。ただしタイワンスギは11である。

またソテツのように $n=11$ と $n=12$ と報告されている例もあり、ザミアも $n=8$ と $n=9$ とがある。こ

れらの整理も将来の重要な課題である。図の上段の数字は染色体数を示す。

4 花粉粒の直径 Diameter (Fig.4)

花粉の直径の比較がいかなる意味をもつか、とくに裸子植物のように色々な科を通覧して何か結果がでるか。これらの点についてはまだ解決されていない。これを試みた例として、ここにその一覧図を作ってみた。上の数字は染色体数である。上の列からマキ属・ダクリジウム属・フィロクラズス属・アクモパイル属・サクセゴテア属・フェロスフェラ属・ミクロカクリス属ですべてマキ科7属81種の報告(1960)にもとづいて画いたものである。次の列はマツ科で左からイヌカラマツ属・マツ属・トガサワラ属である。マツ科の他の属、ケテレリア・モミ・トウヒ・セドラス・カラマツ・ツガ(真正ツガと金毛ツガ)については上野(1957・1958・1973・1974)の9属28種の報告による。その他の花粉についても出来るだけ自分で調べたデータを利用したが、日本で入手できない一部のセラトザミアなどはウーツハウスやエルトマンなどによった。

この図からすぐに分ることはスギ・ヒノキなどの大きさ(約30ミクロン)の花粉が多いこと。有気嚢花粉のケテレリアと比べるとマツは小さく、さらにダクリジウムは非常に小さくなること。風媒花粉としての大きさの限界があるのではないかということ。さらに被子植物花粉と比べると最大最小の差が小さいこと。つまり無限に大きくも小さくもならないことなどが理解できる。

そこでさらに具体的に表面積 $(4\pi r^2)(A)$ と体積 $(\frac{4}{3}\pi r^3)(B)$ とを同じ球形に近い花粉だけを選んで比較してみる(r は半径とする)。

	$r(\mu)$	$A(\mu^2)$	$B(\mu^3)$
イチイ	10	12.56	4.18
スギ	16	33.15	10.70
コウヨウサン	20	50.24	16.72
ナンヨウスギ	27	91.56	30.46
トガサワラ	41	200.96	66.88

以上の数字は飛散の時の重量、抵抗をはじめ乾燥による脱水面積などとも重要な関係があり、恐らくこれ以上の形態を保つことは生理的生態的にも無理となると思われる。化石時代にはこれより更に大型の花粉を生じたとしても、結局は死んで絶滅したのは、この計算のワクから外れた規格であったと想像される。自然界では花粉の場合、大は小を兼ねることはできなかったらしい。

花粉がどこまで大きくなれるかという可能性と、大きくならねばならない必要性和、大きくなった時の効果性や、これらの逆のケース（小形化）の問題は論ずる人は少ないが、系統・進化・分類・分布などに関連する問題のひとつであろう。

5 雄花 Male flower (Fig. 1&2)

裸子植物は一般に単性花で雄花と雌花との区別がある。グネツムだけ両性花である。マツ・スギなどは雌雄同株だが、イチョウ・ソテツ・コウヤマキ・ネズ・イヌガヤ・カヤ・イチイ・ナギ・アラウカリアなどは雌雄異株である。松柏類の雄花にはいくつかのオシベ（小孢子葉）が節間の伸びていない茎（一種の短苗 short shoot）にラセン状の配列をなしてつき、一番下に鱗片があって、若い雄花を保護している。オシベにはいくつかの葯（小孢子囊・花粉袋）があり、その中に花粉が生産され、貯えられ、成熟し、飛散するまで待期している。

葯は花糸 filament につき、葯と花糸とでオシベを形成するが、それぞれの形態・配列は属により大体一定している。これを大別すると次のようになる。

(1) 包囲型（花糸を葯がとりかこんでいる）：イチイ・カヤなど。

(2) 扇面型（策糸が扇のカナメになり、葯が扇状につく）：イヌガヤ・アラウカリアなど。

(3) 平面型（葯が平面にならぶ）^(a)スギ・ヒノキ・マキ・マツなど。

(4) 他の型（科によりそれぞれの型を示す）：イチョウ・ソテツ・グネツム・マオウ・ウエルウィッチャなど。

これらの型には特徴もあり、また移行型・中間型・変異型も考えられる。例えばカヤもイヌガヤも若い蕾の時には葯が花糸をとりまいて生じているが、成長するとカヤでは一部分の、イヌガヤではかなりの部分の葯が退化し、發育を中止する。その結果、カヤは葯が花糸を包囲して完成するが、イヌガヤは包囲型というよりも扇状に花糸についたように見える。

扇面型のアラウカリアは花糸の頂部が扇状の平面となりその縁辺に葯がたれ下ってついている。このように大型でしかも多くの葯をつけたオバナは珍しい。しかも雄花序には多くのオバナをつけている。

平面型の場合、マツ科とマキ科では葯が2個であるが、スギ科（除くコウヤマキ）とヒノキ科では3個以上の葯である。コウヤマキは2個で、この点からもコウヤマキをスギ科に入れることは疑問がある。

他の型としてイチョウは花糸の構造は単純で、ただ1本の棒にすぎず、その両側に2個の葯がついている。この型はマツなどが葯の下部ではなれて、頭部だけ花糸の頭部についた型と似ている。ソテツは花糸はなく、3個の葯がY字状にならび、大形の鱗片状のオシベ（小孢子葉）の裏面に多数散在する。ウエルウィッチャは1本の花糸の頂部に3個の葯が集合する。グネツムとマオウは1本の花糸に2個の葯がつくが、被子植物に似ている。

被子植物でもオシベに離生 distinct と合生 coherent（これには単体・二体・三体・五体・集葯オシベなどがある）の区別があるが、松柏類やイチョウなどはすべて離生である。また被子植物のオシベは普通、花のほかの部分と同じように花托の上につくが、花糸が退化消失した無柄オシベ（sessil）がクマツヅラ・クチナシ・イボタなどに見られる。裸子植物でもソテツなどには花糸がない無柄オシベである。

葯が1本の花糸に何個つくか。被子植物では普通2個であるのに、裸子植物では変化が見られる。

（2葯）：マツ科・マキ科・コウヤマキ・アスロタ

Explanations of Fig. 1-3

Fig. 1 Palynological family tree of Apidoc group.

Classification on some palynological characters : structure of sporoderm, mode of tetrad formation, constitution of gametophyte, morphology of pollen and male flower etc. Apidoc : A=Araucariaceae, Pi=Pinaceae and Doc=Podocarpaceae. Characteristic of Apidoc group : Ubisch body (perine) absent, sexine tegillate or granular, simultaneous division (Except.: *Larix*), with prothallial cell (Except.: *Phorphaera*) etc.

アピドック・グループの花粉学的系統樹

花粉学的形質（膜構造・4分子形成法・核性・花粉形態・雄花形態など）を分類基準としてつくった系統樹。アピドック（ナンヨウスギ・マツ・マキ科）グループの特性はユービッシュ体（ペリン）のないこと、外皮は板状（または粒状）、カラマツを除いて同時分裂による4分子形成をすること、フェロスフェアを除いて、すべて前葉体細胞をもつことなどである。このほか、花粉管形成（Fig. 3）でも特性を示している。

Fig. 2 Palynological family tree of Taxossus group

Classification on some palynological characters : structure of sporoderm, mode tetrad formation, constitution of gametophyte, morphology of pollen and male flower etc. Taxossus : Ta=Taxaceae, Xo=Taxodiaceae and Ssus=Cupressaceae. Characteristic of Taxossus group : Ubisch body (perine) present, sexine granular (Except. *Sciadopitys*), simultaneous or successive division, without prothallial cell etc.

タクソッサス・グループの花粉学的系統樹

花粉学的形質（膜構造・4分子形成法・核性・花粉形態・雄花形態など）にもとづく系統樹。タクソッサス（イチイ・スギ・ヒノキ科）グループの特性は、ユービッシュ体（ペリン）の存在すること。外皮は粒状（コウヤマキは例外）、4分子形成は同時または連続分裂、前葉体細胞は存在しない。このほか、花粉管形成（Fig. 3）でも特性を示している。

Fig. 3 Germination type and female flower

Stage of germination, protruding directions of pollen tube and types of male gamete. CC : homo male cell, Cc : hetero male cell, NN : homo male nucleus, Nn : hetero male nucleus. *Sequoia*, *Cupressus* and *Sciadopitys* is Taxossus group. *Araucaria*, *Larix*, *Tsuga* and *Pinus* is Apidoc group. *Araucaria* is "Protosiphonogamic fertilization."

花粉管発芽型式と雌花の特性

タクソッサス・グループは外皮をぬぎすてるが、アピドック・グループは外皮がついたままで花粉管が成長する。花粉管から放出するのは雄細胞型〔これを CC 同型雄細胞と Cc 大小ある異型雄細胞に分ける〕と雄核型〔これを NN 同型雄核と Nn 大小ある異型雄核に分ける〕とがある。また花粉管がもっともよく分枝するのはナンヨウスギである。雌花の珠孔は外向き（スギ・ヒノキ）、内向き（マツ・ナンヨウスギ）、上向き（イチイ・カヤ・フィロクラズス）、下向き（マキ）などある。とくにナンヨウスギの花粉は珠孔付近でなくとも、珠皮 (integument) や鱗片 (scale) の上でも発芽して、分枝しながら花粉管をのばしてゆき、最後は珠孔から入るという。ナンヨウスギはとくに前管式授精ともよばれる。

ARAUCARIACEAE

PODOCARPACEAE

PINACEAE

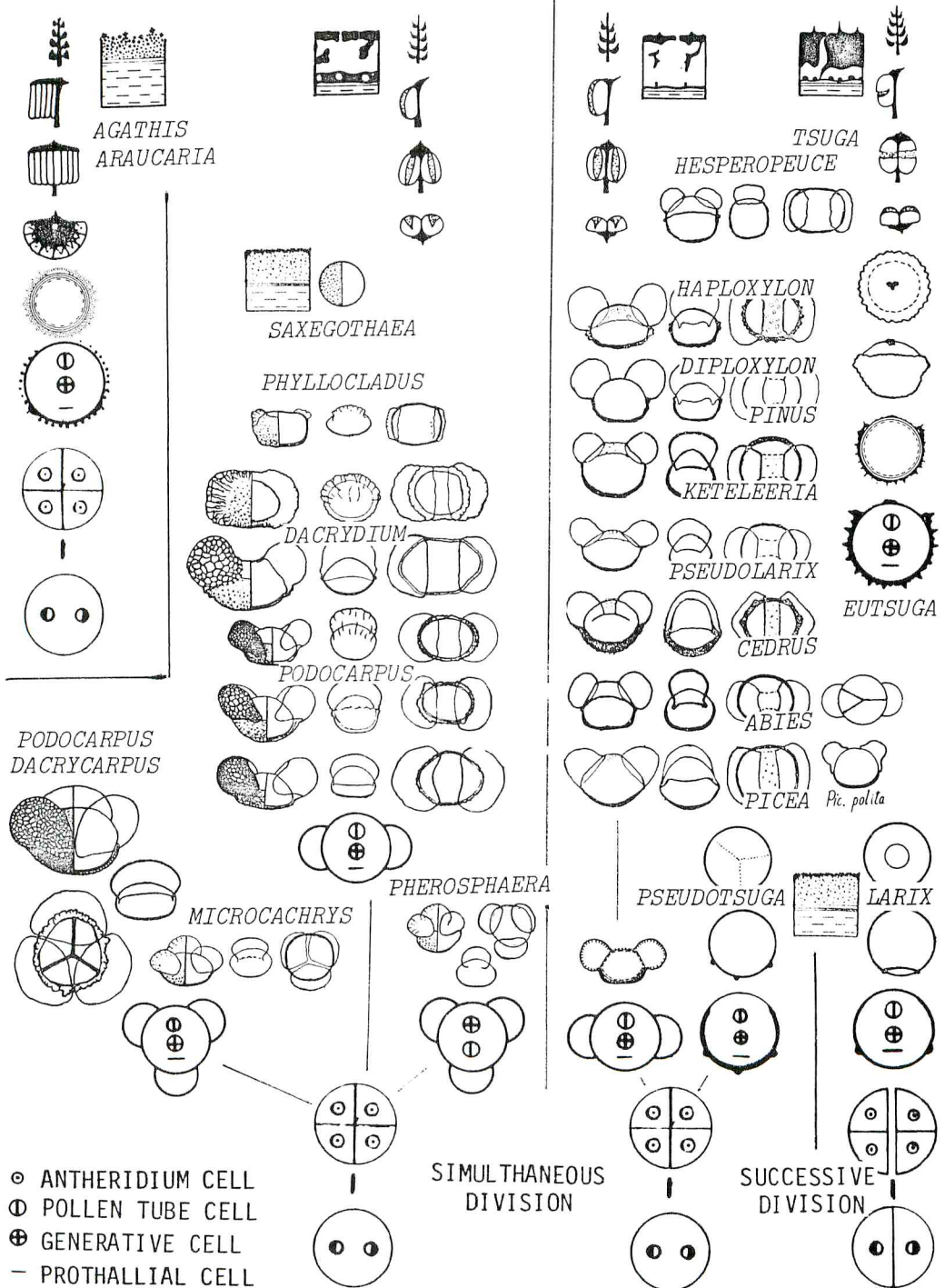


Fig. 1

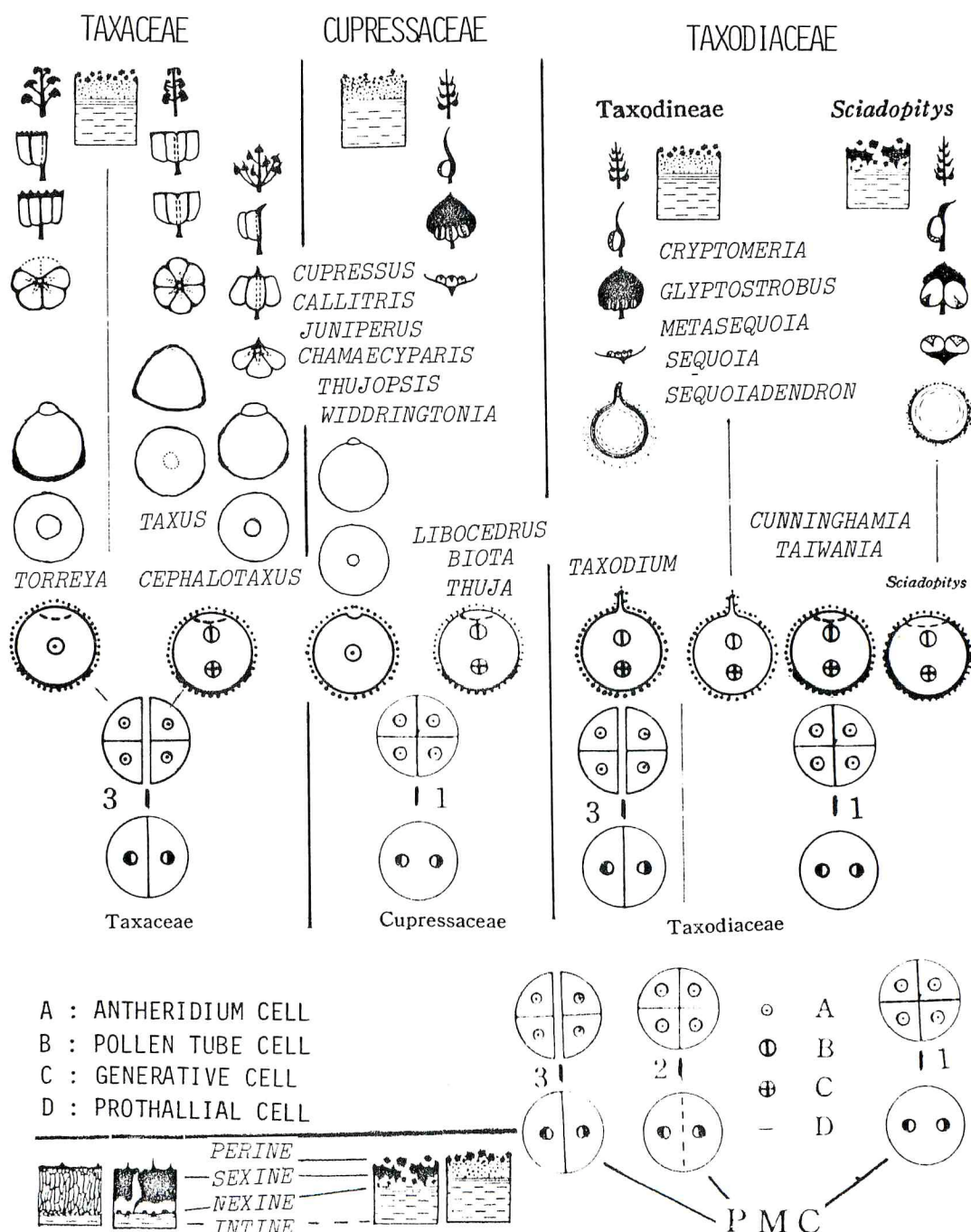


Fig. 2

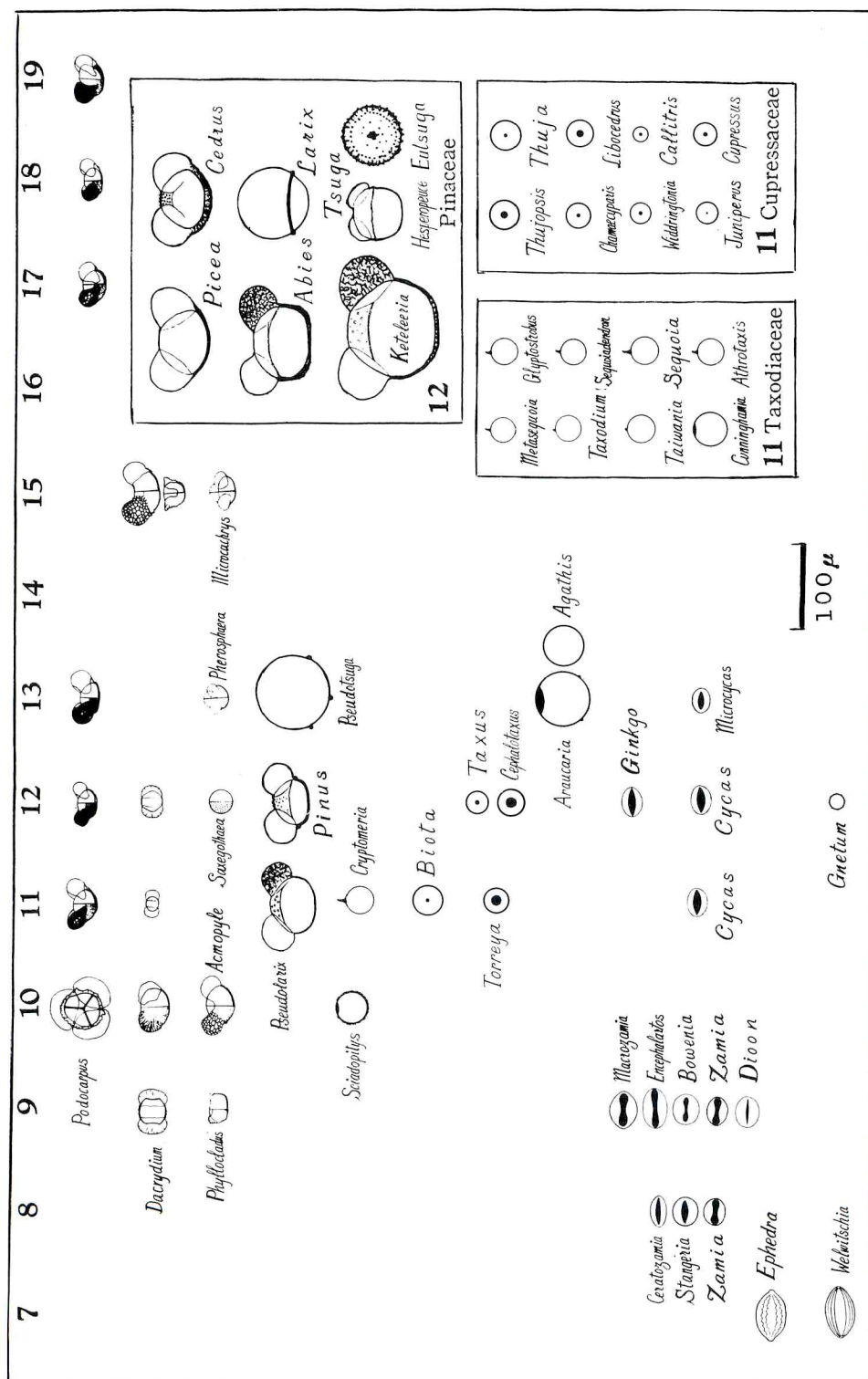


Fig. 4 Number of chromosomes and diameter of pollen grains.

花粉の染色体数と直径の比較。マキ科は染色体数の変化が多い。マツ科は12が多く、スギ科は11である。コウヤマキは10で非常に変わっていることがわかる。マキ科に比べてマツ科は一般に大形で、とくにケテレリアは超大形である。(上野 1960)

キシス・イチョウ

(2~6葯): ヒノキ科・ソテツ科・イチイ科・スギ科 (ただしコウヤマキ・アスロタキシスを除く)

(6以上葯): ナンヨウスギ科

(集葯オシベ): (グネツム—2葯・ウエルウツチア—3葯・マオウ—2~8葯)

葯は花粉が飛散する時に裂開するが、その裂開装置について考察しよう。大部分はタテに裂ける (イチイ・カヤ・イヌガヤ・アラウカリア・ネズ・セコイア・コウヤマキ・マキ)。ただし次の4属はヨコに裂ける (モミ・ツガ・トガサワラ・カラマツ)。タテワリは被子植物にも多くみられる。ヨコワリはマツ科の中でツガと無気嚢型花粉のトガサワラとカラマツにみられることは興味があり、またツガは気嚢が退化してあることと何か関係があるかは分らない。ただしツガとモミとは上野 (1957・1974) の研究で、ごく近縁という結果がでている。被子植物でもムクゲなどはヨコワリである。またウエルウィッチャ・グネツム・マオウなどは集葯オシベでありその裂開装置は被子植物に似ているが原則的にはタテワリである。共通して言えることは裂開装置は簡単な溝である。しいていえばマオウだけがタテ溝が中断している上下二段に窓が開いている形である。

以上のように裸子植物オシベの葯・花糸の形・数・つき方について簡単にのべたが将来より深い研究が必要だと思われる。例えばスギ科の中で花糸の扁平部分の周縁細胞と突出の形態には属ごとの特性がみられる。また被子植物に多くみられる1本の花糸に2個の葯がつく型はマツ・ツガ・マキ・コウヤマキ・イチョウの型と類似性がみられる。あまり注意されていないが重要な原始的形質と考える。

6 雌花 Female flower (Fig. 3)

裸子植物の雌花のメシベを花粉の受粉受精装置として考察してみよう。裸子の名の示すようにメシベには被子植物の子房に相当する構造がない。ただしグネツム・マオウ・ウエルウィッチャには原始的な子房に似た構造があり、これをかりに原始子房綱 Protoangiospermae とよぶことにする。

メシベの大切な部分は、将来、種子となる卵子 ovule である。この卵子を胚嚢 embryosac がつつみ、さらに、その外部を胚珠 nucellus (珠心は誤訳である) が保護する。胚珠の外表を珠皮 integument がつつんでいる。胚珠は心皮 carpel の突起で、その側方から珠皮は生ずるとされている。もしもここで、珠皮の外表に何か保護装置が生じ、厚くなりびたとする。またその頂部は花粉の着陸台となれば柱頭 stigma とよばれ、柱頭の柄が花粉管の保護誘導装置となれば花柱 style とよばれる。裸子植物には子房がなく、柱頭は花柱もない。花粉の着陸台は多くは珠皮である。若いメバナの珠皮には開孔部があり、そこへ花粉が受粉する。メバナが成長すると珠皮は伸長して接合し、閉じる。ここを珠孔 (micropyle) とよぶ。花粉はその中で生長する。

珠皮のほかに付属装置が生ずるものもある。イチイの種子は赤色で肉質の子衣 (一名、仮種皮・種衣 arillus) でつつまれているし、マキ・ダクリジウム・フィロクラズス・サクセゴテアでは種子鱗片 (epimatium) があり、成熟すると種子をつつむ。イチイの子衣は、マツ・スギなどには見られないのでイチイ目を松柏類から独立させる理由のひとつとされている。またマキ科の分類には epinatum が重要な特徴となる。これらが胚珠の外被的存在で、外珠皮 outer integument であるか、種鱗 ovuliferous scale・毬果苞 conebract・小舌 ligule であるかまだ確実に判明していない。しかしこれらを綜括的に説明すると次のようになる。

イチイ・カヤ・イヌガヤは花粉膜構造でも子衣の存在でも共通しているグループと考えられる。メバ

ナの構造もタテ型簡単で類似している。その珠孔は上向きである。

スギ・ヒノキでは花粉膜も似ており、メバナの苞 bract と鱗片 scale は厚く、ヨコにのびている。イチイなどにくらべると、やや複雑である。珠皮の苞の先は同じ方向にむく。

マツではスギなどの苞が厚く発達し、珠孔は苞とは逆方向にむいている。この型を変化したようなのがナンヨウスギである。

マキ科では珠孔は上むきも下むきもある。種子鱗片の形態も色々に変化する。また花粉の形も多種多様である。まことに変化にとんだ科といえる。

これらメバナの構造は将来さらに研究すべき多くの問題があろう。

III 実験的結果

1 化学的組成 (Fig. 5, 6, 7 : Tab. 1)

化学的組成の立場から裸子植物の分類を検討した報告には次のような例がある。

血清反応 (この方法は 1926 から開始されている) : とくに有名なのは Metz とその協力者の労派であり、その結果にもとづいてつくられた類縁関係は本書でも度々引用している。その他、Kirstein, 結結、Eisentragner, Lange, Mischke, Sasse and Ziegen-speck などが研究した (1926~1960)。

木材の Oleoresin : Kurth & Wise (1946)

Terpentine ; Mirov (1956)

Wax flavonoid ; 刈米とその協力者

(1952~1960)

木材の Organic solvents : Erdtman, H. (1958)

種子の Arginase : Guitton (1951)

葉の Shikimic acid : 服部 (1954)

葉の Anthocyanidin と leucoantho cyanichin : 肥田 (1958)

Linalool と monoterpene : 藤田 (1959)

以上の結果を通覧するとそのデータは分類学の位置とそれぞれ関連がみられる。被子植物においても

alkaloids, glyceloides, volatile oils などの分析結果と Engler の分類とに関連があると Mc Nair (1935) はのべている。

したがって花粉の化学成分の研究も必要と考えられる。花粉の総壁 sporoderm の化学的報告には、Zetsche, Vicari and Schärer (1931), Lundén (1956), Faegri (1956), Erdtman (1959), Kwiatkowski (1957) などがある。そのほか、マツ科・スギ科などの花粉のペクチン (大谷 1955) や、トウヒ・マツなどの花粉の Folic acid の研究 (Nielsen and Holnström 1957) などもあるが、分類・系統・類縁などとの関連にはふれていない。分類学的見地から Sosa-Bourduil (1937—1957) はシダ類のイワヒバやミズニラの胞子と原始的な被子植物のキンボウゲなどの花粉の蛋白を調べた。しかし特に花粉の化学成組に関して重要な特性はみられなかった。しかし新家・重永・平岡 (1954) の裸子植物花粉の Nadi 反応は注目すべき成果を示した。Nadi 反応の陽性と cytochrome b の存在とは密接な関係があるが、裸子植物の花粉で Nadi 反応が陽性を示すのは、コウヤマキとマキだけである。そのスペクトルは 560 $m\mu$ と 555 $m\mu$ の間にバンドを示している。被子植物花粉のある種では cytochrome が知られている。この点に関連してのコウヤマキの関係位置や特性については別に記した (1970)。

ネズ・マツなどの amylase については Haeckel (1951) の報告があるが、上野はスギ花粉の発芽過程における β -amylase の変化を調べた。その結果は発芽後から増加し、約 1 週間で最大に達する。その頃、花粉管は内皮をやぶって突出してくる。この実験では、スギ花粉を 500 mg づつ 10 本用意する。次に 1% Pepton 溶液 30 c.c. (pH5.5) の三角フラスコに花粉をいれ、25°C の恒温水槽で培養する。24 時間ごとに Pepton の液 1 c.c. をとり、2% NaOH (pH 5.5) 2 c.c. と蒸留水 10 c.c. を加える。この資料液 (13 c.c.) について 40°C の水槽中で Fehling-Lehman 法を行う。試薬としては、Fehling A 液 2 c.c.、Fehling B 液 2 c.c.、25% H_2SO_4 2c.c.、30%

Jod Jod kali 2 c.c. である。 β Amylase は Glucose mg に換算して示してある。そのほかの可溶性および不可溶性炭水化物もすべて Glucose mg に換算してある。その変化は Fig. 5 のようになる。

裸子植物花粉には色がついているように見える例がある。マツ・マキなどは黄白色、スギ・コウヨウ

ザンは黄色、ヒノキなどは茶褐色に見える。これは各花粉の単粒ではなくて、花粉を 1~2 g 集めてみると、その色の差がよく判断できる。花粉色素については吹田 (1948)、Karrer and Leumann (1952) などの研究があるが、Lubliner-Minawoska (1955) は 67 種の花粉について調べた。その報告によると裸

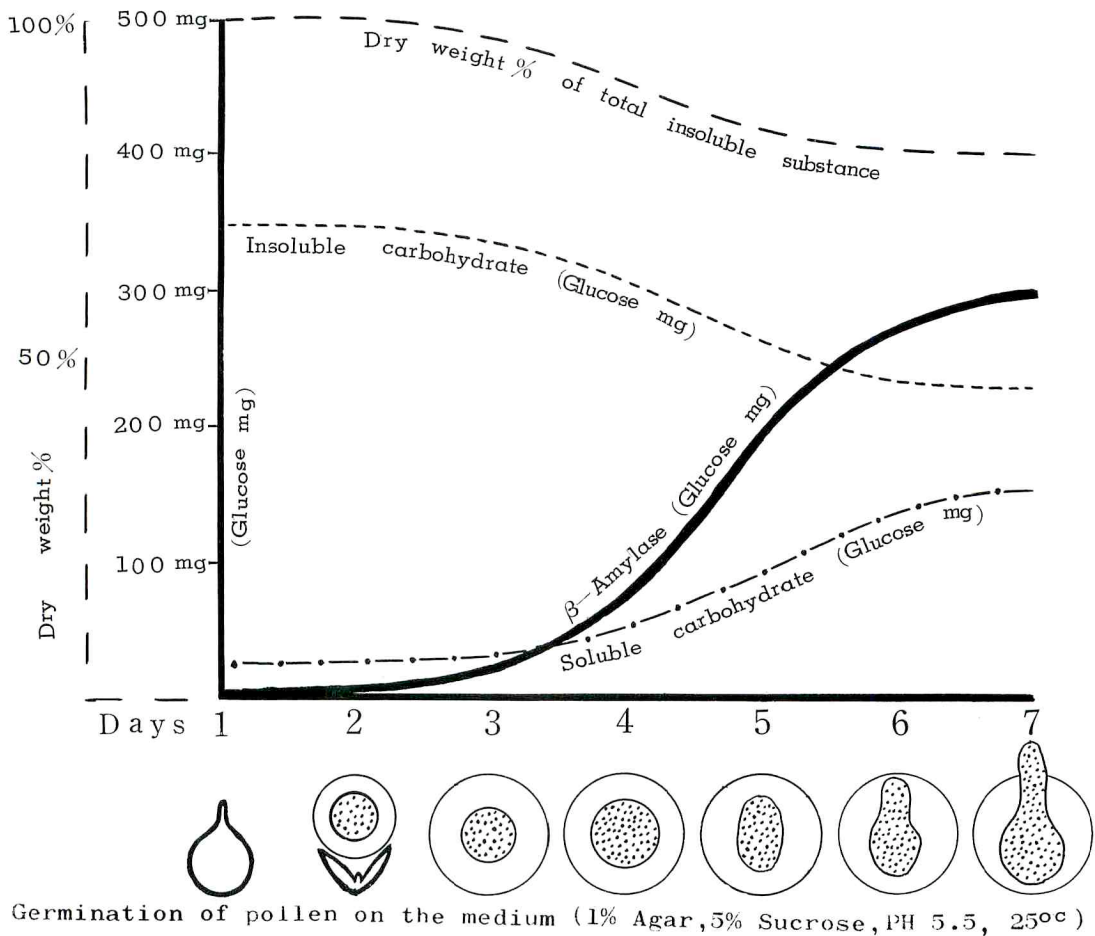


Fig. 5 Diagram showing a shift of carbohydrate content during germination of *Cryptomeria* pollen grains.

Material and method : fresh pollen grains 500 mg. put in 1% Peptone solution 30cc, in 250°C, pH5.5. Extraction of pollen peptone solution 1cc+2% NaOH at pH 5.5, 2cc+distilled water 10cc. Fehling-Le-man method (40°C) : Fehling solution A 2cc, 25% H_2SO_4 2cc, 30% Jod Jod kali 2cc.

スギ花粉発芽中の β -アミラーゼ (グルコース換算)

2 日目に外皮から脱水し、7 日目に花粉管は内皮からでる。(上野 1960)

子植物の松柏類花粉色素はカロチノイドではないが、被子植物の虫媒花粉色素はカロチノイドであるという。つまり松柏類のように風媒花粉ではカロチノイドは存在しないらしい。

上野はペーパークロマトグラフィーで花粉の金属元素を検査したが、系統的または分類的關係と金属元素との関係は明らかにすることはできなかった。Fig. 6はスギとセコイアの結果である。

未熟花粉には多くの澱粉粒が存在することは知られている。しかしナンヨウスギ・サクセゴテアなどでは完成し飛散する花粉でも多くの澱粉粒が存在する。ソテツ・イチョウの完成花粉では澱粉粒はみられないのに、培養すると発芽直前には多くの澱粉粒が出現するのは興味がある。この結果から培養して花粉管を発芽するかどうかは、この澱粉粒の形成で

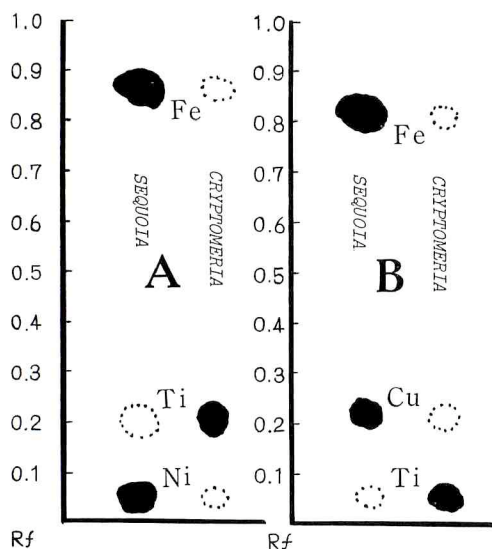


Fig. 6 Paper chromatogram of metals in *Sequoia* and *Cryptomeria* pollen gins.

スギ科セコイアとスギ花粉の金属のペーパークロマトグラムである。AとBとで展開法はことなるが、Fe, Cu, Ti, Ni について検討した。花粉の色はセコイアはやや茶色で、スギは黄白色である。この色と金属元素とがどのように関係するかは、まだよくわからない。

予知することもできる。ただし、この澱粉粒が未熟花粉の澱粉粒と同じ性質のものかどうかは分らない。

完成した裸子植物花粉は上記のように多くは澱粉はないが、糖をそのエネルギー源として保有している。そこで、花粉のもつ糖の種類と分類学上の区分とに關係があるかどうかを二次元ペーパークロマトグラフィーで調べた。第一次は Butanol : AcOH : H₂O = 4 : 1 : 2。第2次は 1%NH₃ でそれぞれ展開し、発色は Partridge 試薬を使用した。これを概括すると、ヒノキ科→スギ科→マキ科→マツ科の順で種類は多くなる。またイチョウとソテツは互に似ており、別のグループと考えられる。とくに興味のあるのはイヌガヤはどの種に近いかと考えていたが、ヒノキ科に近いことになる。しかしイチイ・カヤなども調べる必要がある。またスタキオーズの存在は予想していなかったが、マツ科では明らかに

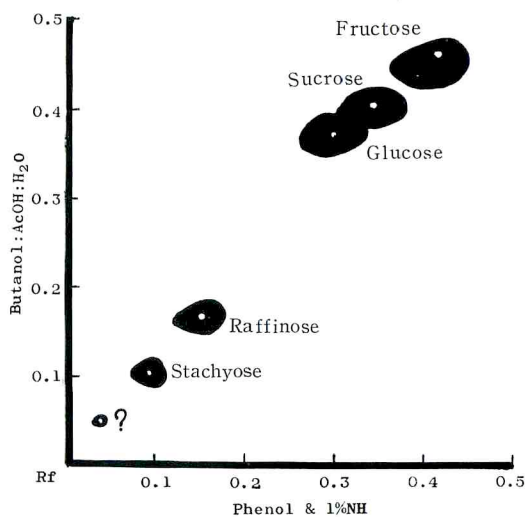


Fig. 7 Paper chromatogram of sugars in *Pinus* pollen grains

裸子植物花粉の中でマツ・セドラス・ツガなどは多くの種類の糖を有している。とくにスタキオーズの存在は興味がある。スタキオーズはシソ科チヨロギ *Stachys* の塊茎に存在する。被子植物花粉の糖の種類は果糖、ブドー糖、蔗糖が主な成分である。

現するし、さらにその下にスタキオーズより大きい分子量の糖の存在する。

裸子植物花粉は比較的多量に集められるので将来は化学的分析を試みるに適当な材料と思われる。例えばアレルギーの研究面から花粉相互間での交叉反

応が注目されて来たが、免疫反応を調べるとスギ・マツ・コウヤマキの間に類縁性はすくない（上野・1970）ことが知られている。これらの研究の続出を望んでやまない。

Table 1 Paper chromatography of sugars of pollen grains of coniferae.

Species	Fructose	Sucrose	Glucose	Raffinose	Stachyose	Unknown
<i>Pinus thunbergii</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pinus banksiana</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pinus thaeda</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cedrus deodara</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Tsuga sieboldii</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Podocarpus macrophylla</i>	+	+	+	+	(+)	(+)
<i>Podocarpus nagi</i>	+	+	+	+	(+)	(+)
<i>Cryptomeria japonica</i>	+	+	+	+	(+)	—
<i>Sequoia sempervirens</i>	+	+	+	+	(+)	—
<i>Sciadopitys verticillata</i>	+	+	+	+	(+)	—
<i>Cunninghamia lanceolata</i>	+	+	+	+	(+)	—
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	—	+	+	(+)	—	—
<i>Juniperus rigida</i>	—	+	+	(+)	—	—
<i>Cephalotaxus drupacea</i>	—	+	+	+	—	—
<i>Ginkgo biloba</i>	(+)	+	+	+	—	—
<i>Cycas revoluta</i>	(+)	+	+	+	—	—

(Butanol : AcOH : H₂O = 4 : 1 : 2 Phenol : 1% NH₃ Partridge reagent)

表 1 : 針葉樹花粉の糖ペーパークロマトグラフィー（上野 1960）

2 脱水率と吸水率 (Tab. 2)

花粉を貯蔵して永く生かしておこうとする場合、湿度と温度に重要な関係がある。しかし花粉の乾燥による影響については余りよく知られていない。松柏類花粉の貯蔵期間の長短は育種・改良などとも深い関係がある。そこで花粉の脱水率は生理と生態の方面からも注目せねばならない。この意味から新鮮な生花粉についての含水量（自由水）の変化について調べた。すべて天秤測定による。約 200 mg の花粉を小容器にとり、25℃で湿度 100% の中で数日放置すると最大吸水量 (mg) を示すようになる。次にこれを 25℃で湿度 0 % の中に数日放置すると最小吸

水量 (mg) を示すようになる。これにより脱水と吸水を調べられる。すなわち生活している状態で、どこまで変化するかを検討した。

脱水率% = $\frac{1}{100} \times (\text{湿度 } 100\%, 25^\circ\text{C 中での最大重量}) - (\text{湿度 } 0\%, 25^\circ\text{C 中での最小重量})$

これを比較すると、イチイ科・スギ科・ヒノキ科のように外層（セキシン）が粒状構造で内皮（インチン）が厚い花粉では乾きやすく、脱水率は 35% にもなる。しかしマツ科・マキ科のように外層が板状構造で内皮が薄い花粉では乾きにくく、脱水率は 9 % である。マツのように数年間も生花粉を貯蔵しても発芽能力があるのは、その脱水率と関係があると考えられる。マツ科・マキ科は一般に発芽能力を

永く保持できるが、スギ科・イチイ科などは短期間で発芽能力を失う。とくに湿地・沼地に生じるタキシジウム（落羽松・スギ科）は極めて短い期間も発芽能力を保持しにくい。

この発芽能力の保持期間の長短が脱水率に関係する原因のひとつは、花粉の内皮にあると考えられる。内皮は主成分がペクチンであり、吸水能力は大きい。発芽する時には外部から吸水して、もとの体積の何倍かに増大して、外皮を破裂させる。つまり発芽には必要不可欠な性能である。しかし逆に乾燥してくると内皮も脱水するが、その補充として細胞自体の

自由水を内皮がとり上げてしまうと考えられる。その結果、細胞の活性に影響するものと思われる。

これに反してマツなどのように内皮が薄くて、脱水を防禦するのが外層だけである構造では別のメカニズム、つまり最初から自由水が少なくても生活できるように出来ていると考えられる。またその他、各種の生化学的反應の差もあろう。

いずれにしても脱水率最低9%から最高40%（コウヤマキ）まで変化する松柏類の花粉の水分生理は分類学的にも生態学的にも系統学的にも大きな課題である。これを表示すると次のようになる。

Table 2 Dehydrate percentage of pollen grains of gymnospermae (25°C)

Genus	<i>Araucaria</i>	<i>Taxus</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Cryptomeria</i>	<i>Sequoiadendron</i>	<i>Taxodium</i>	<i>Larix</i>	<i>Sciadopitys</i>	<i>Tsuga</i>	<i>Pinus</i>	<i>Keteleeria</i>	<i>Podocarpus</i>	<i>Cycas</i>
Dehydrate %	27	35	30	30	35	35	18	40	9	9	9	9	15
Structure of sexine			Granular					Rough corrugate		Tegillate			
Thickness of intine	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Longevity on storage	?	Short				Very short		Short	Long	Very long	Long	Long	?
Habitat						Very humid		Humid		Dry			

Pollen longevity on storage is controlled by humidity and temperature. But there are no data on the influence of desiccation on pollen grains. The pollen storage of conifers is important in connection genetics and breeding etc. The percentage dehydration of pollen grains was studied as an important ecological and physiological character, and efforts were made to determine how much water could be removed from fresh pollen grains. Pollen grains (ca. 200 mg.) kept in an atmosphere of 100% humidity at 25°C, attained a maximum weight after several days, while grains kept in an atmosphere of 0% humidity in a desiccator over calcium chloride at 25°C, attained a minimum weight after a few days.

The degree of dehydration may be shown by the $\text{Dehydrate\%} = 1/100$ ("maximum weight in 100% humidity" — "minimum weight in 0% humidity"). Dehydrate% of Taxaceae, Taxodiaceae and Cupressaceae (sexine granular and intine thick) is 35%, while that of *Pinus*, *Keteleeria* and *Podocarpus* (sexine tegillate and intine thin) 9%. The following table 3 shows the relation of the dehydrate% to longevity, and the ecological and structural behaviour of pollen grains.

表2：裸子植物花粉の脱水率（25°C）（上野 1960）

花粉膜構造と脱水率とは関係があるらしい。一般的にマツ科は耐乾性が強く、9%以上は脱水しない。

ま と め

以上、裸子植物の花粉形質について記したが、その中のいくつかは原始的形質と考えられる。これらを基礎として裸子植物系統樹の一例を画けば次の如くである。ひとつのグループはアピドック・グループ Apidoc group とよび、ア (Araucariaceae ナンヨウスギ科)・ピ (Pinaceae マツ科)・ドック

(Podocarpaceae マキ科)で、原則的に多核性で、前葉体核を有し、花粉膜は粒状または板状で、気嚢を有することがある。いまひとつのグループはタクソッサス・グループ Taxossus group とよびタ (Taxaceae イチイ科)・クソ (Taxodiaceae スギ科)・サス (Cupressaceae ヒノキ科)で、原則的に2核性で、花粉膜は粒状である。一言でいえば stenopalynous 同型花粉群といえる。

Summary

The palynological relationship of gymnosperms was studied on various morphological and phylogenetical characters. Classification of gymnosperms on the primitive characters of the pollen grains is as follows.

- 1 Apidoc group (Araucariaceae, Pinaceae and Podocarpaceae) : without Ubisch body, granular or tegillate sexine, with or without air sac, tetrad formation is simultaneous division (Except. *Larix*), multi-nucleate type, with prothallial cell (Except. *Ptherosphaera*).
- 2 Taxossus group (Taxaceae, Taxodiaceae and Cupressaceae) : with Ubisch body, granular sexine (Except. *Sciadopitys*), without air sac, tetrad formation is simultaneous or successive division, uni or bi-nucleate type, without prothallial cell.
- 3 Gymnospermae is stenopalynous group, and not eurypalynous.

References

- Cranwell, L. M. 1961 Coniferous pollen types of the Southern hemisphere I Aberration in *Acmopyle* and *Podocarpus dacrydioides*. Jour. Arn. Ard. XLII-4 : 416-423.
- Erdtman, G. 1963 Pollen and spore Morphology : Plant Taxonomy : Gymnospermae and Bryophyta (An Introduction to Palynology III) Stockholm.
- Martin, P. S. and C. M. Drew 1969 Scanning Electron Photomicrographs of Southwestern Pollen Grains. Jour. Arizona Academy Science. Vol. 5 : 147-154.
- Ting, W. S. 1966 Pollen morphology of Onagraceae. Pollen et Spore. VIII-1 : 9-36.
- Ueno, J. 1960 Studies on Pollen Grains of Gymnospermae : Concluding Remarks in the Relationships between Coniferae. Jour. Inst. Osaka City Univ. vol. 11 : 109-136.
- 上野実朗 1970 コウヤマキ花粉について 奈良女子大学理学部生物学教室・竹柏会々報 昭和45, 3, 31
- 上野実朗 1972 花粉の系統と進化 遺伝 Vol. 26-2 : 5-15.
- 上野実朗 1973 被子植物系統樹の花粉学的考察 (多集粒について) 花粉誌 12 : 1-12.

- Ueno, J. 1973 The Fine Structure of Pollen Surface IV Gymnospermae (A) Report. Fac. Sci. Shizuoka Univ. Vol. 8 : 101-115.
- Ueno, J. 1974 The Fine Structure of Pollen Surface V Gymnospermae (B) Ibid. Vol. 9 (In press).
- Van Campo-Duplan, M. 1950 Recherches sur la phylogénie des Abiétinees d'après leurs grains de pollen. Trav. Lab. Forest. Toulouse II-IV-I : 9-182.
- Wodehouse, R. P. 1935 Pollen Grains N. Y.

抄 録 5

スギ科コウヨウザン花粉の走査電子顕微鏡像について

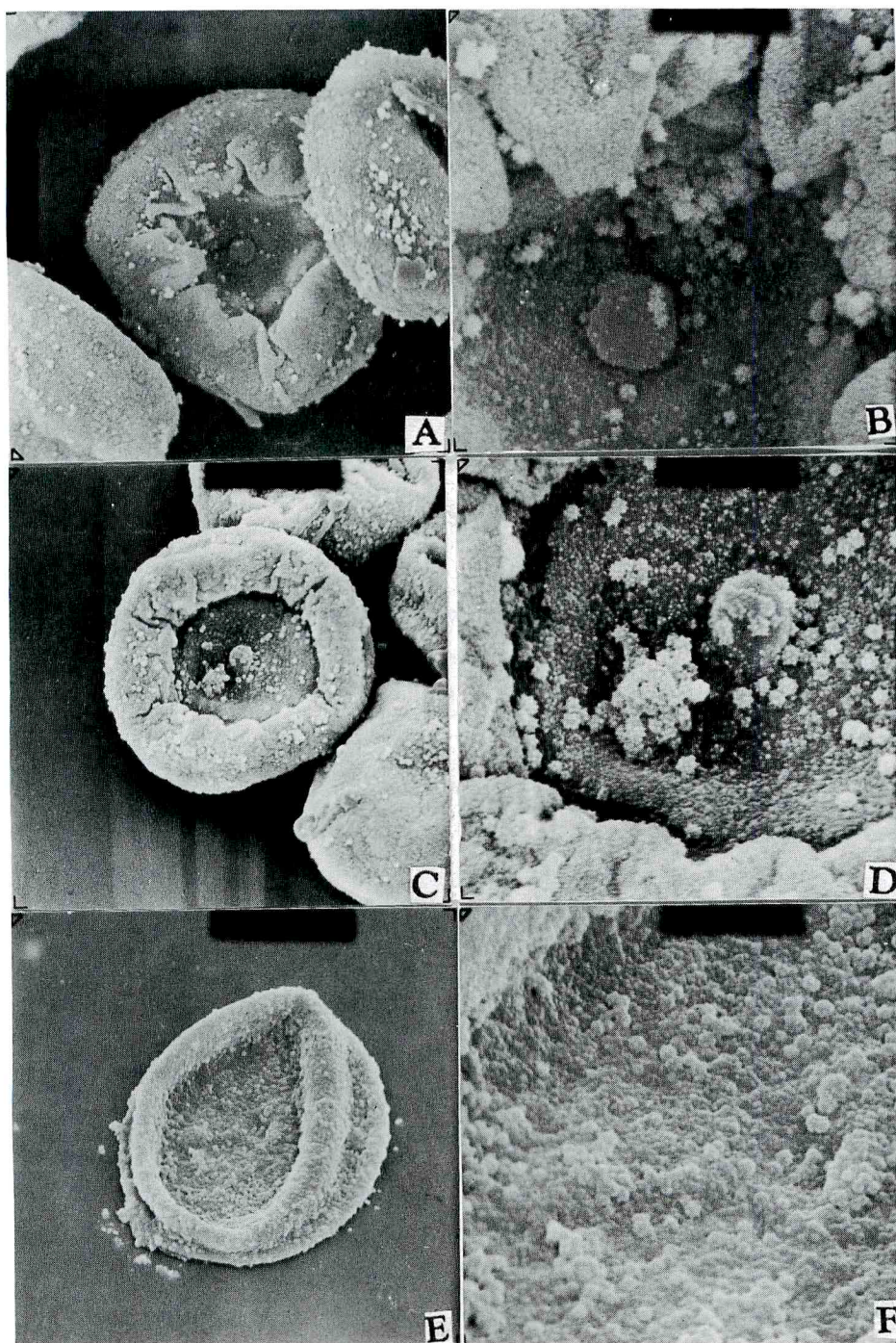
田 井 昭 子（京都市立花山中学校）

コウヨウザン花粉は花粉分析には重要なものであるが、ヒノキ科と区別しにくい。走査電顕による表面構造をアセトリンス処理・カルノア処理・無処理したもので、発芽装置部を比較観察した。中央にパピラらしい小凸起がみとめられる。金米糖状のユービッシュ体が見られることは上野（1960）の報告にある通りである。さらに化石花粉とも比較検討してゆきたい。

写真でAは試料台にネオブレインをぬり直接に花粉をおいたもの。パピラらしい凸起がみえる。BはAの一部拡大。Cはカルノア処理。Dはその一部拡大。パピラらしい凸起がみえる。Eはアセトリンス処理。Fはその一部拡大。パピラらしいものは見えない。

（上野解説）この写真と説明は田井昭子と昭和49年夏、静岡大学で研究中にでた話題により、田井が

京都に帰ってから送付して来たものである。田井は異色の中学教師で、数年前に花粉分析で京都大学から理学博士の学位を得ている。上野によるとA・Cは同じ遠心面であるが、Eは果して遠心面かどうか不明である。何故ならアセトリンス処理で変形することが多いが、パピラが消失することは考えられないからである。花粉分析を研究する田井にとってコウヨウザンとヒノキ科花粉との識別は重要な問題である。上野にとっては、スギ科の中でパピラがないと思われていたコウヨウザンにも、パピラの形見 remnant がみられる点で非常に関心がある。しかし超薄切片その他により、果してパピラと同じ構造を示すかどうかが将来の課題である。とにかくコウヨウザンにパピラ状の凸起のあることを示したのは、この写真が最初であろう。



Scanning electron photomicrograph of *Cunninghamia lanceolata*.

A & B : fresh pollen, C & D : after Carnoy's fluid, E & F : after Acetolysis. Sexine granular, Ubisch body present. Papilla-like projection on the center of primitive germ pore (proulcus).