

論 説

スギナ孢子弾糸の運動機構

上 野 実 郎*

Moving mechanism of elater in the
spore of *Equisetum arvense*

Jitsuro UENO*

とくさ科 Equisetaceae のスギナ *Equisetum arvense* (野原に生える)、イヌスギナ *E. palustre* (沼地に生える)、トクサ *E. hiemale* (冬季の)、イヌドクサ (カワラドクサ) *E. ramosissimum* var. *japonicum* (多分岐の)などの孢子には弾糸がある。この形態・構造・機能は孢子・花粉を通じて特異なもので、乾湿運動をすることはよく知られている。しかしその運動メカニズムの説明はすくない。

ここに発生・分類・系統などの立場から機構を論じてみたい。以下孢子とよぶのはスギナ孢子のことである。

孢子の発生学的考察

孢子の発生をみるには関西地方で10月下旬、地下茎をほってみると3~4センチにのびて直立している孢子茎がある。11月中旬には5~6センチになり、孢子は単分子に生長している。春4月に地上に出てくるのは、節間がのびただけで、2月頃には孢子はすでに完成している。これをカルノア固定してアクリレート樹脂に封埋、超薄切片をつくり、奈良女子大学理学部の電子顕微鏡により観察した。指導に当たられた重永道夫博士(現・奈良女子大学名与教授)、佐貝アイ子講師に深謝する。

孢子母細胞の中で4分子状態の時(10月下旬)に、孢子(各分子)最外層の求心極付近にオスミウムで

黒く染色する層が発達する。この層の外部は黒く厚く一層であるが、内部は黒い層と透明な層が交互に数層みられる。またその外周に孢子とは全く離れて黒くみえる一層があり、4分子膜がその外を囲み、さらに孢子母細胞の膜がある。

この黒く厚い層がのちに弾糸の外側となり、黒と透明な層が交互にあるのが弾糸の内側となる。そしてとも発達した点が弾糸の付着点である。弾糸となる以前はこの外側層と内側層が孢子表面から離れないで、孢子全表面をカバーしている。したがって一見、孢子の外皮 *exine* のように見える。しかし完成した孢子には二次的な外皮があるので、弾糸を外皮の変形とみるか、外被層 *exosporium* の変形とみるか問題である。いずれにしても孢子膜の変化したものである。

11月中旬になると孢子の表面にラセン文が入り、そこからはがれて遂に2本のヒモのような弾糸となる。したがって弾糸を孢子にまきもどすと、頂度全表面をカバーする長さとなっている。弾糸を2本と見たが、一見4本に見える。しかしよく見ると付着点で2本は交叉しており、4本とは考えにくい。また1本のヒモは付着点の中にして左右の長さは同じでない。これはゴムマリを裂いて模型をつくるとよくわかる。また弾糸の先端は幅広く、沢山の突起を有し、ものに引っかかりやすくなっている。電子

* 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.

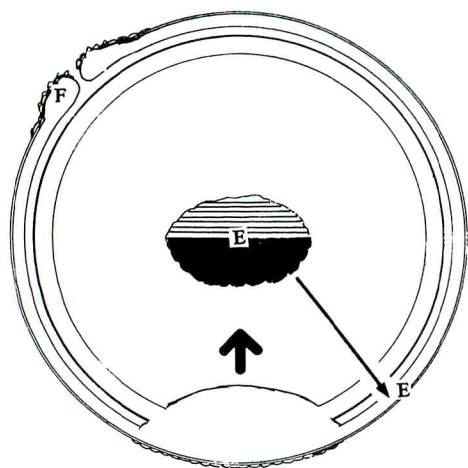


Fig. 1 : 弾糸付着点と弾糸との関係。Eは弾糸。中央は弾糸断面。

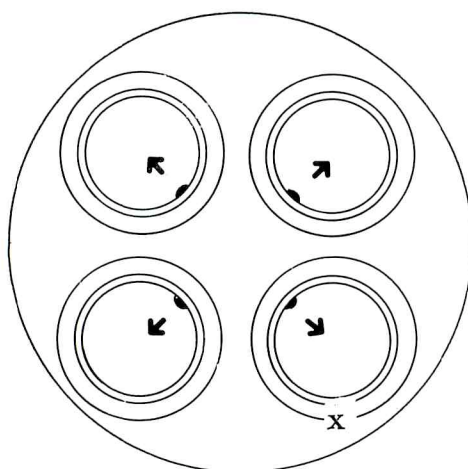


Fig. 2 : 孢子母細胞中における孢子と弾糸付着点との関係。孢子の外にある(X)は exosporium (外皮層、周皮)の一部と思われる。

顕微鏡でみた断面から考えると微糸 microfibrils が多数並列して微膜 lamellae となる。このラメラには原形質から分泌されたセルロース質がある。偏光顕微鏡を用いると弾糸の複屈折は明らかにみられる。ペクチン質もスギ花粉内皮のように孢子膜にも存在する。そしてこの2物質は吸水力の点で大差がある。ペクチンはよく水を吸って膨れ、乾くと縮む。黒と透明にみえるラメラは2物質を意味するものであろう。弾糸全体として、顕微鏡下で伸びている時に、

息を吹きかけると吸湿して縮り、急に孢子にまきつくのはこのためである。つまり膜質が湿度の多少に支配されておこす、死後の運動である。

弾糸の分類学的考察

弾糸とよばれるものは少くも3種ある。

(1)苔類 Hepaticae ゼニゴケ属 *Marchantia* では蒴(孢子囊)の内壁・多細胞の一部が、細長い不実性の弾糸となって孢子と混在する。つまりこの場合は孢子になれなかったのが弾糸に変形し、孢子を飛散させる時に役立つ。

(2)真正変形菌類 *Myxogasteres* ツノホコリカビ *Ceratomyxa*, ムラサキホコリカビ *Stemonites* などでは、変形体上に孢子囊をつくり、その内容は孢子と弾糸(糸状の細毛体)となる。

(3)スギナの弾糸。

前2者は孢子とは別に弾糸があり、その発生は孢子とは別である。被子植物・単子葉類バショウ科のゴクラクチョウバナ *Strelitzia* の花粉袋の中にもこれに似たものがみられる。これもおそらく花粉に発達できなかった花粉母細胞が何かに起因するものであろう。してみるとスギナ属だけが全く独特な弾糸を備えていることになる。

スギナの系統的考察

古生代 Palaeozoic デボン紀 Devonian (約4億年前)に古松葉蘭類 *Psilophytoles* が出現したが、そのあと *Equisetales* は現れた。デボン紀以前は植物が水中から上陸はじめた時代である。陸上生活して乾燥に耐えるため、地中から水分を吸いあげる根が発達し、通道組織が形成されたのがブシロフィトン類で、陸上最初のシダ植物となった。

デボン紀に海が隆起しカレドニア造山運動が起こり、世界各地に高温でしかも乾燥した気候があらわれ、砂漠もできて来た。この乾燥条件をのり切るためシダ植物全般として孢子形質は多様となった。トリレート型(Y型)を求心極にマークした孢子が大部分であるが、外皮の形状は色々に変化した。スギ

ナ・トクサの仲間もその乾燥の影響を大きく受けたと思われる。そしてデボン後半にその生活は安定し、形状は固定したものであろう。乾燥し枯死してゆく植物が、その後継者としての胞子にあとを托するのに全く理想的であった。乾燥気候は胞子の弾糸を伸してくれ、風にのつたグライダーのように飛んでゆく。そして接地した所に、わずかな水分でもあれば、その弾糸だけが曲り、胞子をひきつける。胞子の匍行である。かくて少しづつ、のばしては縮み、またのばして、よりよい水分状態の地点に近づき、ついに発芽する生活をくりかえした。

デボン紀の次の石炭紀（日本の秩父古生層）は高温・多雨で陰地植物の全盛期であったがトキサ達もともにその時代に栄えた。しかし二畳紀 Permian（2億4000万年前）ごろからそろそろシダ植物全体は衰退しはじめた。そして中生代 Mesozoic に移ることになる。

系統的に考えればデボン紀の乾燥高温に耐えるため、胞子大変革がひきおこされ、その中で弾糸をつくったものが現在まで、その弾糸を利用し生活しつづけたことと思われる。また同形胞子で別々に雌雄の前葉体を形成することも適応した生活様式であったろう。

その他、植物の物理的運動の中の乾湿運動として検討してみよう。セルローズ膜が木質化または角皮化する時にも、リグニンやクチンは、ラメラ（微膜）やファイバー（微糸）の間にはいり、膜を充実させるから、それだけ水の浸潤する余地がなくなり、伸縮はほとんどしない。例えばアマの繊維の乾いたものが吸水すると、長さは0.1%ますだけだが、太さは2%ます。つまり太さに比べて200倍もふくれる。しかし微糸のならば方向が、細胞の長軸に対し、縦・横・斜など種々な場合があり、細胞の内外両側、時には同一膜質内の内外膜層によってことなことがある。これは偏光顕微鏡で知ることができ、また条線・肥厚紋・橢円孔紋などの見える膜では、その走向や長径がマイクロファイバー（微糸）の方向と一致するので、顕微鏡でも検定できる。このように膜質

内のラメラ（微膜）の配列は、細胞または組織の部位によりことなると、乾湿の変化のあるとき、所により伸縮の度が同じにゆかないので、屈曲、ネジレまたはラセン運動がおこる。そして変形が乾くときおこるのを乾燥運動 Xerochasia、しめったときおこるのを湿潤運動 Hydrochasia とよぶ。スギナ弾糸は屈曲・伸縮の例である。

動く部分をみると、伸縮して運動をいとなむ部分と、あまり変わらず、主として前者の運動の支点となる部分がある。前者を運動組織、後者を支持組織とがある。弾糸がはじめに発達してくる求心極の部分は支持点で腕が交叉する点であるが、ここが支持組織である。乾湿運動の例にはスギナ弾糸のほか、オキナグサの花柱毛の開閉、ツチガキの外皮の開閉、マメのサヤの裂開などある。

もしもこの乾湿運動を利用できるとすれば何になるか。一番鋭敏に運動するのは空気中の湿度の変化による屈曲である。したがって空気調節している空気をガラスパイプの中に通し、その一部分にスギナ胞子をつめればよい。乾湿の差を生ずると、それにふれた時に全体として胞子弹糸が運動するのは肉眼でもわかる。液体中では油・流動パラフィン・キシロール・100%アルコール・アニソール油などでは水分がないので乾いた状態となり、弾糸はのびている。しかしグリセリン・水中では吸水して曲り、または胞子にまきつく。したがって油の中に水滴がまざっている場合、スギナ胞子フィルターをつくり、その中を通過させると弾糸が屈曲する。これをエレクトロニクスを用いて、大型船につみこむ重油の中の水滴が検知されるかも知れない。しかし聞く所によると、最近の船は除水防水の装置と、機関そのものが水分に対して改造されているらしい。

顕微化学反応により弾糸を調べると、メチル青で青くなり（ペクチン質）、ヨードヨードカリ J.J.K. と硫酸でふくれて青くなる（セルローズ質）。サフラニンでは染らない。硫酸が作用すると腕の先の扁平部のイボイボが溶けることがあり、Ca のまじったものと思われる。

スギナ弾糸を孢子にまきつけると全体としてラセン状にまきつく。これは発生時にラセン状にヒビわれして離れたためである。そこでラセン文のある孢子・花粉について一考したい。正しい意味でのラセン文がある孢子は化石・現生を通じてみられない。しかし孢子表面文様・オーナメンテーション Ornamentation には色々な変化はみられる (Kremp と川崎 1972)。

花粉では正確なラセン文がいくつか見られる。メギ Berberis (メギ科)、Alluandia (Didiereaceae)、Aphyllanthes (ユリ科) (Erdtman 1935) などである。とくにホシクサ Eriocaulon (イネ科) は有名である。しかしそのラセン文のとおり、外皮を切ってはがしてもスギナ弾糸の型とはならない。またミョウガ Zinziber (ショウガ科) ははがれやすい外皮で、オビ状になる外皮は赤道の両極を2個の付着点として、ワレ目が生じた何本かのヒモである (上野 1967)。また発芽装置の配列を仮に線でつないでみるとラセン型になるスグリ Ribes (ユキノシタ科) などもある。要するに花粉表面にラセン文的配列はいくつかの例がある。しかし付着点を求心極としてスギナ孢子型に類似したものはみられない。つまり何かの力が作用してつくられたラセン問題のひとつである。

何かの力の原因はデボン紀の高温乾燥のための影響かもしれない。ラセン問題にかぎらず孢子・花粉の表面構造については興味ある謎が多い。我々は角度をかえて検討してみる必要がある。その意味でスギナ孢子をとりまく弾糸の運動機構をとりあげた訳である。

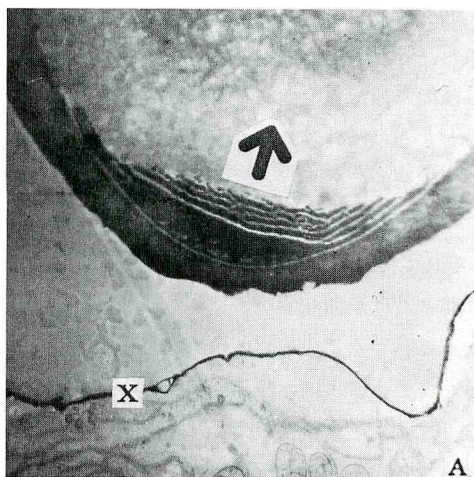


Plate A : 弾糸付着点の部分。弾糸の内面にあるラメラが発生している。Xは外被層の一部。

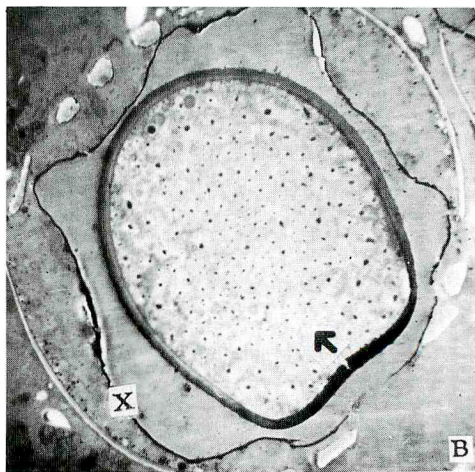


Plate B : 外被層 (X) にとりかこまれた孢子。矢印は付着点と軸性を示す (Fig. 2 参照)。

Summary

Movement of elater of *Equisetum* is very sensible by humidity. This mechanism occurred by its structure. Fine structure of cross section observed by electron microscope.

(1) Outer layer is pectinous-like substance.

(2) Inner layer is few cellulose-like microfiber and few pectinous-like microfiber. Pectinous-like layer is swelled by humidity. This loss of balance is moving mechanism of elater.

参 考 文 献

- Beer, R. 1909 The development of the spore of *Equisetum*. New Phytol. 8 : 261—266.
- Erdtman, G. 1952 Pollen morphology and plant taxonomy : Angiosperms. Stockholm.
- Gullvag, B. M. 1968 On the fine structure of the spores of *Equisetum fluviatile* var. *verticillatum* studied in the quiescent, germinated and non-viable state. Grana Palyn, 8—1 : 23—69.
- Kremp, O. W. & T. Kawasaki 1972 The spores of the pteridophytes. Hirokawa, Tokyo.
- Lugardon, B. 1969 Sur la structure fine des parois sporales d'*Equisetum maximum* Lamk. Pollen et Spores X1—3 : 449—474.
- 上野実朗 1963 スギナ弾糸について 第28回日本植物学会大会(岡山)報告A 105
- 上野実朗 1967 ミョウガ花粉について第32回日本植物学会大会(神戸)報告F 27

日本花粉学会会誌 バックナンバー(4)

第14号目次(1974, 12, 30)(1600円)

- 上野実朗：裸子植物系統樹の花粉学的考察
- 中村紀雄：Instant pollen tube の形成について
- 岩波洋造・中村紀雄：生きている花粉からの有機溶媒による脂質の抽出(英文)
- 第15回日本花粉学会集会報告(昭和49年)
- 第23回日本アレルギー学会総会の花粉症報告(昭和48年)
- 第6回湘南アレルギー懇談会(昭和49年)
- 中野 茂：花みつの分泌量
- 田井昭子：スギ科コウヨウザン花粉の走査電子顕微鏡像
- 塚田松雄：花粉は語る(1974)(新刊紹介)
- エアロバイオロジー
- 日本地質学会第81年総会(昭和49年)
- フランス花粉学会々長カンボ博士の来日(昭和50年)

☆ 御希望の方は送料100円をそえて現金または振替(東京1—23125)にて送金して下さい。