

## 論 説

第16回日本花粉学会 特別講演\*  
(1975・X・26)

日本花粉学会・日仏生物学会招待

フランス政府文化使節 フランス花粉学会会長 モンペリエ大学教授

マドレーヌ・バン・カンポ博士\*\*

## 分類群と花粉形態の変化

Modèles de variation de la morphologie pollinique à l'intérieur des taxa\*

Mme. M. Van CAMPO\*\*

花粉形態学に分類学的要素を取り入れた人に W. d'Arcy Thompson (1917) と R. P. Wodehouse (1935) がいる。その後の主な研究は被子植物では外部形態・発芽装置・外皮彫文などと分類学上の基準適用などであった。

花粉の系統的研究には花粉全般を現生、化石両面にわたる必要があった。花粉形質はしばしば変化しやすく、同一花内同一葯内でさえ変化する。Armeria maritima ハマカンザシは3-4溝に変るが、アミ目も大型と小型とがある。Lythrum salicaria エゾミソハギも変る。ケシ科 Glaucium は同じ葯の中でも3形質を示すことさえある。

同種内の多形質はよく知られている。スベリヒユ科の Claytonia virginica はその例である。言いかえると分類上のある群の花粉型式連続変化は、多くの場合に存在し、これを同群内花粉形態の変化振幅と

いえる。同じような現象はさらに大きな分類群でも考えられる。しかしその高度の分類での変化型式は多くはない。

**連続変形** La Successiformie なる語は1967年に花粉学用語としてつくられた。実際には3溝→散溝→散孔の連続変化である。その説明には Wodehouse の Trischistoclassique Y型分割のシステムが便利である。つまり等辺三角形の理論である。各溝は120°の開度で配列してる。そして花粉の全球表面をつなぐが、6角形にも5角形にも発芽溝を配置する。しかし長軸粒と短軸粒では発見されていない。ナデシコ科では理想的な例がみられる。その相関関係を Roland は電子顕微鏡で示している。かつて Wodehouse はアカザ科の散孔で説明した。次の例を示さう。

\* Special Conference of the 16th Annual Meeting of Palynological Society of Japan

\*\* CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE Laboratoire de Palynologie

Université des Sciences et Techniques du Languedoc 34060 MONTPELLIER CEDEX FRANCE

|         | 三溝型 | 散溝型 | 散孔型 |
|---------|-----|-----|-----|
| ヤマゴボウ科  | +   | +   | +   |
| スベリヒユ科  | +   | +   | +   |
| セキチク科   | +   | +   | +   |
| オシロイバナ科 | +   | +   | +   |
| サボテン科   | +   | +   | +   |
| ザクロソウ科  | +   | +   | —   |
| ムラサキ科   | —   | +   | —   |
| アカザ科    | —   | —   | +   |
| ヒユ科     | —   | —   | +   |

ケシ目では連続変形は原則的に一致している。しかしナデシコ・セキチク科よりは変化しやすい。カラサケマン属（ケシ科）ただ短溝化しないで口環 annulus をもつ孔となる。内口式溝はケシ目ではみられない。

キンポウゲ科ではナデシコ・セキチク科やケシ科の基本グループに近い形質を示すが、アネモネ・リウキンカなどでは連続変形をみせる。その場合は外皮は円柱型・刺状文を有し、発芽装置には内口式溝は絶対にみられない（上野注：被子植物系統樹の花粉学的考察 花粉誌 12 1973 参照）。

タデ目はさらに複雑で、Takhtajan（タクタヤン・1969 英訳）によればナデシコ・セキチク目に分類される（上野注タクタヤンの原著は進化論 1954）。その意味は内口式溝をもつ花粉はタデ目には出現するが、同じように長軸花粉も出てくる。

タデ目では球形花粉が多いが、その全般にわたり連続変形が見られる。長軸花粉は3内口式溝型で、この全型式は広義のタデ属会体を通覧するとよく理解される。

分類学上におけるタデ科の位置は論争的とされている。花粉学上からはナデシコ目のそばにおかれるべきである。何故ならば花粉の連続変形からは当然考えられるし、また長軸と内口式溝の2大要素からも正しい考え方である。

前述のいくつかの群は、とくに草本植物が多く、互に共通の起源から出たと考えられる。その連続変形のモデルは、同葯内多形質の形態変化もしくはナ

デシコ目でみられるように目の内部でのシリーズとしてあらはれるのが原則である。

タデ科で知られているような、この“純”もしくは“混”連続変形はしばしば全くことなったり、離れているタクタヤン式の分類群で出会うことがある。例えばカワゴケソウ目カワゴケソウ科、フウロソウ目アマ科・ハマビシ科・フウロソウ科、ハナシノブ目ハナシノブ科・ヒルガオ科などである。これらの分類群内の花粉形態の集中的変化とナデシコ亜目内のメンバーは非常に多い。それらは特にナデシコ科マンテマ（ムントリナデシコ）とフウロソウ科 Viviana の散孔粒で著しく、この2例ともアミ目微小長刺型である。ここで想い出すのはオースタリーの Bortenschlager が Vivianeae（ビビアナ亜目）を科としてナデシコ科やヒユ科のそばに置く提案である。

いまひとつの集中的変化は Floelichia（ヒユ科）と Balbisia・Wendtia（フウロソウ科）で見られる。Bougainvillier ブーゲンビリア（オシロイバナ科）の3溝粒は Pelargonium テンジクアオイ（フウロソウ科）のある種と不思議によく似ている。タデ（タデ科）の花粉はハマビン（ハマビン科）と似ている。このような例は多い。

これらの事実を見て昔の分類学者の何人かは閉口して、ナデシコ科とスベリヒユ科をフウロソウ目に入れたこともあった（上野注 現在ではアカザ目が多い）。しかし一概にこれを笑うことはできない。何故ならばテンジクアオイ属における集中的変化の考え方はブーゲンビリア（オシロイバナ科）の変化とよく似ておる。テンジクアオイ属の P. rapaceum や P. cucullatum などの花粉は規則的線条文を示すが、この型はフウロソウや Erodium（フウロソウ科）もしくはバラ亜科ではよく見られるが、アカザ目には絶対に例を見ない。ハナシノブ科の他の属の外皮表面は同じように線条文である。

ヒルガオ科も独特な条文を示す（上野注 静岡大学紀要 Vol 10 1975 参照）。例えばサツマイモの仲間とか多くのアオイ科の中とかの花粉同志の類似な

どを考えると、花粉表面付属物の配備は花粉母細胞の内面膜表面構造により彫文は決定されると思はれる。この付属物配備は *Convolvulus sepium* 花粉の切片を検鏡すれば確められると思う。

花粉の連続変形の特徴は亜球形花粉上の高度の対称性へのステップの出現および発芽装置の規則配備により裏付けられる。Wodehouse の説によるとこの対称性は、規則正しく表面に作用する接触および張力の機械的效果である。最新の用語で言えば空間的拘束の下における接触的刺激の形因学的照合によるものである。

これらの対称性のおこる理由の追究は本論文の主要テーマではないので、単に Heslop-Harrison (1972) の意見を引用するにとどめよう：生物学領域において細胞表面付属物の根拠を論ずることは物理的に解明することは難しいが、すべての細部にわたり生れながらの制御の結果と考える方がやさしい。しかし次の諸点はいささか不明である。つまり制御がどんないくつかの重要ポイントだけに作用し、かの物理学者 Lissajous (1820) の方程式または結晶化のある型のような物理的プロセスが花粉表面全般について完全に作用するようなりレー作用をどんなに行っているかは全く分っていない。

おそらく我々はダーウィン論的考へ方の中で生物界の形態創造の法律的概念 *concept nomothétique* のよい例として連続変形を理解することになるだろう。何故なら形態の美しさはそれだけ精錬された結果だと人々は考えているからである。

形態と構造の研究はそれ自身の組立ての一般法則をまず認め、次に進化・適応・発生などの諸現象との関連説明を参考にしつつ研究の方式を処理してゆくことが必要である。

この法則論的方法 *méthode nomothétique* は 1973 年に S. V. Meyen と D. M. Raup の二人の古生物学者により別々に提案された。

Raup は *Paléontologie nomothétique* 法則論的古生物学に立脚して、ある分類群を特に考量することなく、一般進化論にもとづき系統モデルを組立てた。

Meyen は "Plant morphology in its nomothetical aspects" と題する *Botanical Review* の論文で法則論時概念の美事な報告をみせている。その方法は W. d'Arcy Thompson (英国) の伝統であるが、フランスの René Thom の名著 "Stabilité structurelle of morphogénèse (構造的安定と形態形成) (副頭：モデルの一般理論)" の中で説明された。旧方法の新しい解釈によりよみがえった (上野注トムの破局カタストロフィーの理論については遺伝 1976 年 5 月号・花粉特集号の上野の論文でもふれている)。

Thom はこの論文を書きながら Arcy Thompson に敬意を表し次の如くのべている。この偉大な先人の論文は当時の人々には余り進みすぎていて理解されなかった。今日 Topologie 位相幾何学とよばれる最新の幾何学的判断は当時の人々の余りにも平面幾何学的初歩段階の知識しか持ち合せていないレベルからは無理であった。

話を花粉粒にもどして、進化した段階にみられる現象と考えられている散孔粒の型式は多くの分類群では連続変形の法則にしたがっている。

散孔粒の型式はしかしいまひとつのプロセスからも誘導できる。それは発芽装置の中心をつないだ線がラセンを示す別の変形モデルの終着点とみなすか、または球形花粉の全表面にある発芽装置の再編成ともいべき内口への変化である。

そのモデルはアオイ目とおそらくタカトウダイ目でも見られる。このモデルでは散在発芽装置は矛盾をふくんだ複雑な処置による到着点である。この散在発芽装置という用語は球形花粉の全表面での可能の限りの最高度の対称性をもつ発芽孔の配列を意味している。即ち(1)外口の配備傾向としての短縮化(2)ラセンをひくとそれは連続している孔の中央をつなぎ、最後に孔の全配列は対称的となる。

アオイ科の花粉は以前から、その巨大な直径と長大な刺で人々の注意をひいていた。発芽装置のラセン配備の好例は *Sidalcea Kickmanii* で、これに反して *Molva silvestris* では孔は非常に規則的になっている。



アオギリ科の *Waltheria ferruginea* では花粉の連続変形は Pluriporé 複数孔までで終っており、散孔つまり最後の段階までは至っていない。コミカンソウ属 *Phyllanthus* における花粉の倍数性の表現形式を研究した E. Kohler は 3 溝孔型と複数孔型との多くの中間型の存在を明らかにした。*Phyllanthus emblica* では規則的に配備された長い外口を有するが、内口はこれに反してこれをつなぐラセン状の配列となっている。*Phyllanthus subglomeratus* は複雑孔だが、*Phyllanthus pulcher* は散孔の段階に達していると見られる。

散孔型球形花粉についての結論として次の 2 型を最終段階と考える：1 は連続変形であり 2 はラセン化である。

#### 短軸型 Brévixis

前記の 2 例とは異なると考えられる変化のモデルとして短軸型がある。つまり花粉の極軸は直径よりはるかに短かく、発芽装置は等辺三角形の各頂点に位置している型である。

バン・カンポは 1966 年に主なモデルを誘導しながら種族の問題 implication phylétique と短軸型について論文を発表した。短軸型のモデルは次のシリーズから成立する：3 溝型花粉→3 内口式溝型亜球形花粉→3 溝孔短軸花粉（しばしば合流溝）→3 孔型花粉。このモデルシリーズは疑いなく進化論的見地から非常な進歩を示していると言える。何故ならば J. A. Doyle (1969) が記したように Albien（下部白亜最上部、宮古統上部約 1 億 2000 万年前）から Turonien（ギリヤーク統上部、パリ盆地）までの花粉型式の出現順序と同じ順序となっているからである。

特に合流溝花粉の存在する分類群の中での類似点を暗示するような 3 角点発芽装置型の短軸型 *brévixie triangulaperture* の存在がある。この花粉型式は Rosidae パラ亜目で見られる。また規則的に見られるのは Cunoniales, ヤマモモ目、ビヤクダン目、ムクロジ目、リンドウ目などである。またバラ目や Fa-

bales でも同様に見ることができる。

短軸型モデルの最も顕著な完成例はヤマモモ科とアカバナ科の巨大粒である。3 角形 3 孔粒のその花粉型はまず 4 分子から一般に出現しはじめ、その場合に発芽装置は Garside の法則により位置する。すなわち花粉母細胞から形成される各 4 分子三角形頂点に発芽装置がある。

連続変形の幾何学的モデルのすべての形状はひとつの同じ葯の中で見つけられるが、短軸型モデルの要素は同じ花の中では絶対にみられない。短軸型で 3 溝型から 3 孔型へのルートは仲々困難らしく、発芽装置にとっては連続変形の場合には簡単に化するらしい。変形短軸型のモデルではこれに反して発芽装置は重大な構造的変化をうけると、外皮の内皮層に内口形成がはじまり、つづいて外口の短縮が行われる。かくてその形状変化はついには短軸型のしばしば複雑な 3 孔をもつまでに至る。この変革は永い経過をたどった結果で現生のどの植物をみてもそのすべてのステップを保存していない。

3 溝型・3 類内口式溝型・3 内口式溝型・3 孔型というステップを再発見するためには、尾状花序群のすべてを調べる必要がある：カシは溝型か類内口式溝型が普通、ブナは内口式溝型、ハシバミ・ヤマモモ・カリヤは 3 孔型……これらはおそらく短軸型の古いモデルからの進化・変化のすべてのステップの思い出を物語っていると思われる。しかしそれに答えることは我々の仕事ではない（上野注 上野・静岡大学理学部紀要 1975 参照）。

3 角型 3 発芽装置の花粉をもつこれらの分類群の記録は非常に面白い。中世代の化石花粉 Normopollens の中で発見されているように、非常に複雑な発芽装置の構造が用意されていたが、現在までこれを保持しつづけた分類群はない。

短軸型モデルから多くの型が分れて出た。それらは基本型でつながっている狭いシリーズを形成しているが、基本型へ直接連絡している状態は示さない。それどころか複雑な発芽装置とか、長軸化とか、発芽装置の多数化とかを示している。

ここでバン・カンポは構造を考えずにただ派生した形態系列のみを論じていることを了承してほしい。

ミソハギ科は短軸型から派生したモデルのかなりよい例と思われる。

また付け加えておきたい例に Rosidae バラ亜目と Asteridae キク亜目がある。

最後に結論として、ただ花粉形質のみならず、花粉形態変化のモデルをふくめた検討は花粉学にとって有効な手段であるばかりでなく、系統学にも益す

ところが大である。しかしそのためには類縁・集合・平行などの諸現象のほか法則論的見地および系統論的のすべての諸事項を忘れてはならない。(上野実朗訳)

René Thom 1972 Stabilité structurelle et morphogénèse. (Essai d'une théorie générale des modèles) W. A. Benjamin, Inc. Massachusetts.

ゲーシー・トムソン 生物のかたち 東京大学出版会 1973

## ☆ 新 著 紹 介

清水桂一 花粉健康法

最近の自然食ブームで花粉に注目されてきた。本著者はながらく花粉をたべて、その効能を体験している。本書の内容は学術的よりも、むしろ経験的、実用的である。しかし花粉については広く読みあさり、興味ふかく記している。日本花粉学会の第3回大会を岡山大学でした1963年頃にも食用花粉はあった。しかし今日では広く自然食品店やデパート食品部にも進出している。楽しい読物であり、ひとつまみの花粉をたべてみよらかという気にさそわれる本である(発行所 実業之日本社 実日新書C-41 昭和50年12月1日発行 ¥580)(上野)

## ☆ 新 著 紹 介

加藤清史 花粉を食べよう

前記の本と同じような本である。本書は著作というより編したものである。つまり各書からぬき集めた形式である(発行所 永田社昭和50年12月10日発行 ¥780)(上野)

## ☆ 上野教授定年退官記念号企画予告

日本花粉学会会長・上野実朗氏は昭和 51 年 7 月 26 日に満 63 歳を迎へ、来る昭和 52 年 3 月 31 日に静岡大学を定年退官されます。氏は日本花粉学会創立以来の会長として花粉学発展のため努力されました。ここに発起人一同は日本花粉学会会誌第 18 号（昭和 51 年末発行予定）を同氏の記念号として企画することにしました。多くの会友諸氏の御協力と御参加を希望します。記念号には一般論文のほか、下記の要領での投稿を歓迎します。

### 記

- (1) 1 人 1 テーマ 800 字位（刷り上り 1 ページ以内）
- (2) 内容は抄録・予報・随想等
- (3) 原稿メ切や送付先は会誌 18 号と同じ（昭和 51 年 10 月末日メ切）
- (4) 一般論文は出来れば文中の一行に記念号に寄すと書き加えて頂きたい。

以上

昭和 51 年 6 月末日

上野教授定年退官記念号発起人会

代表 幾瀬マサ  
徳永重元  
守屋喜久夫  
塚田松雄