

スギ・ヒノキ・サワラ花粉の発生学的形態学的研究

佐橋紀男・幾瀬マサ

Embryological and Morphological Studies on the Pollen Grains
of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera*

Norio SAHASHI* and Masa IKUSE*

* School of Pharmaceutical Science, Toho University,
Funabashi, Chiba Pref. 274 Japan

The embryological and morphological anatomy on the pollen grains of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera* was studied both on a light microscope and a scanning electron microscope (SEM).

The pollen tetrads of *Cryptomeria japonica* were observed from mid September to early October in 1985, while the pollen tetrads both *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera*, were formed early March and mid March in 1986.

In *Cryptomeria japonica*, immature grains after the separation from tetrads grew up rapidly between the late September and mid October, and at least in mid November they attained to the same size as the mature pollen grains. On the other hand, both in *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera* the immature pollen grains grew up rapidly in the first half of late March, and in the second half of late March they attained to the same size as the mature pollen grains.

It is well known that a slightly bent papilla in the center of the germinal aperture is observed on the distal face of the pollen grain of *Cryptomeria japonica*.

The papilla can be found even at tetrad stage, while both of *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera* pollens have only a small pore instead of papilla. The small pore can be found easily even at mature grains.

On the contrary, the pollen grains of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera* have a large circular zone on the distal face. This circular zone can be distinguished from other part of exine surface in due to no granular layer.

In the present study, we would like to propose that the circular zone on the distal face was recognized as a large circular aperture (a primitive germ pore).

緒 言

裸子植物の花粉の発生過程についてはこれまでに多くの研究報告がなされているが、光顕レベルでの研究が大部分である。橋詰⁽¹⁾⁽²⁾⁽³⁾はスギやヒノキなどについて詳細に発芽の分化期や発育経過を観察し、花粉の形成過程について、特にヒノキ⁽³⁾について詳しく観察しており、その他の裸子植物との花粉の減数分裂の時期や花粉の発達様式について比較を行なっている。今回筆者らはスギ、ヒノキ、サワラを用いて光顕と走査電顕(SEM)により4集粒(tetrad)の時期から完熟花粉になる迄の外壁の彫紋や花粉管口の発達過程を比較観察し若干の知見を得たので報告する。

材料および方法

スギ花粉は未熟花芽ごと1984.1985年の1~3月と

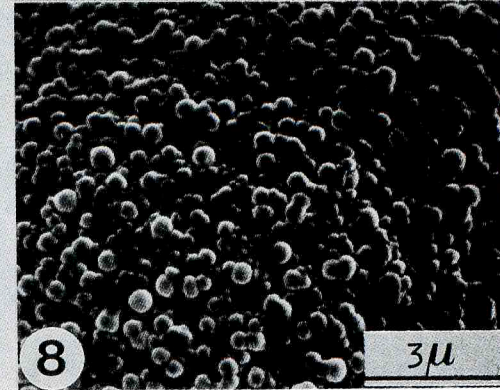
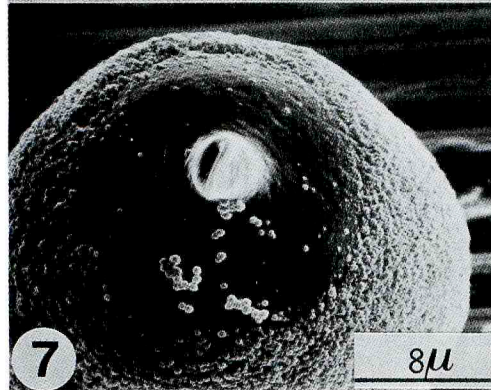
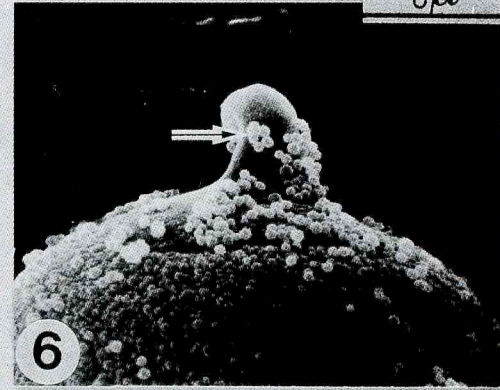
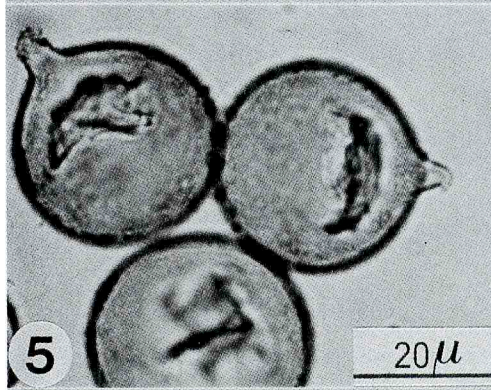
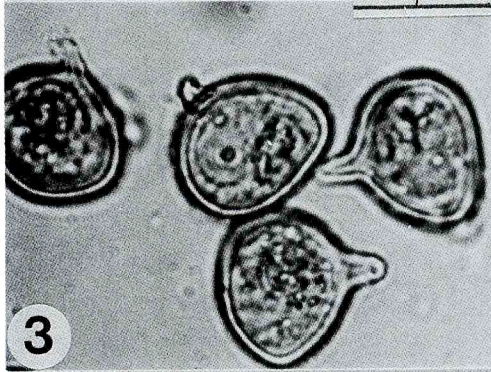
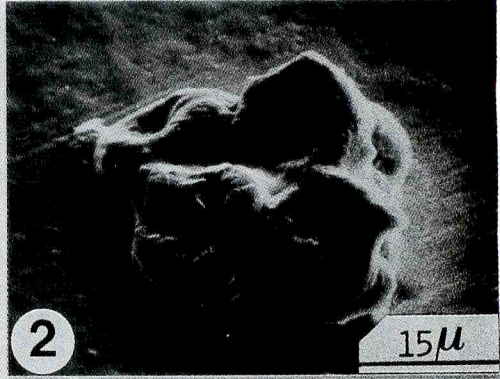
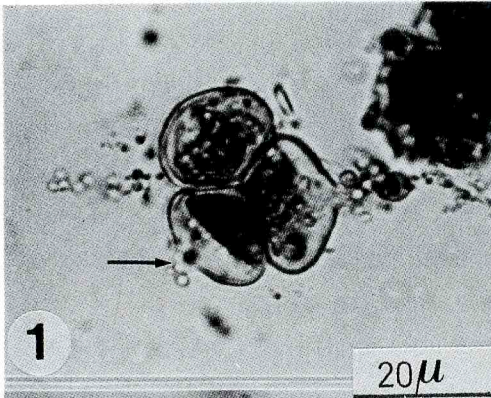
9~12月の間に約1ヶ月毎に神奈川県南足柄市、東京都西多摩郡と千葉県内数地点で採集した。一方ヒノキとサワラは1985.1986年に千葉県船橋市、西多摩郡、南足柄市、それに伊豆大島で採集したが、スギとは異なり1ヶ月毎の採集では4集粒時期の観察は難かしく3月に集中して採集を行った。採集した花芽はニューカマー固定液⁽⁴⁾で固定し、冷蔵庫に保存したが、一部は生のまま4°Cの冷蔵庫に保存し実験に供した。

光顕での未熟花粉の観察方法は、各々の発育段階の花芽中の葯を解剖顕微鏡下で取り出して酢酸カーミンで染色し、軽く押し潰して顕鏡した。完熟花粉は幾瀬⁽⁵⁾のプレパラート作成方法を用いた。一方SEMの材料は固定液から花芽を取り出し、常法により脱水し、臨界点乾燥を行い金蒸着後観察した。

Fig. 1 Development of pollen grains of *Cryptomeria japonica*

- 1: An early stage of the tetrad, the arrow shows an exploded papilla. (Sept. 18).
- 2: The same stage of 1, the exine surface with faint granules. (Sept.18).
- 3: Immature pollen grains after separation from the tetrad, showing a slightly bent papilla. (Oct. 15).
- 4: The same stage of 3, the exine surface irregularly decorated with granules. (Oct. 15).
- 5: Immature pollen grains, just before maturity. (Nov. 14).
- 6: Mature grain, a distal part of an equatorial view. A slightly bent papilla decorated with numerous Ubisch bodies. (Mar. 15).
- 7: A mature grain, the polar view of the distal face, showing a circular zone considered as an aperture with a papilla. (Mar. 15).
- 8: The exine surface of a mature grain, showing the granular surface pattern.

Notes: Nos. 1,3 and 5 were observed under the light microscope, others were SEM observations.



結 果

1. スギ花粉について (Tab. 1, Fig. 1)

a). 4集粒の形成時期

花芽の形成が肉眼で認められるのは早くても8月下旬(1984)で、4集粒(Fig. 1. 1, 2)は西多摩郡の材料で9月中旬(1985)、千葉県八千代市では10月上旬(1985)であった。4集粒の形態は正四面形(tetrahedral)、菱形(rhomboidal)と両者の中間形がかなりの頻度で観察された。この時期の花粉管口の位置は特に顕微鏡によりスギ花粉特有の湾曲したパピラ(papilla)の存在で認識できる。(Fig. 1.1矢印)。表面の様子は顕微鏡像とSEM像(Fig. 1. 2)でもわずかな顆粒を除いてはほとんど認められないし、付着物(多くの場合タペート細胞の残渣)も不明瞭である。

b). 単粒の成長期

10月中旬(1984)の材料で4集粒から単粒に分かれた直後と思われる花粉粒(Fig. 1. 3)はパピラが花粉本体と比較して長く、稀に湾曲していないパピラも認められる。またこの時期のパピラの発達は著しく、す

で完熟花粉のものと同じ長さであるが、花粉本体は完熟花粉の約 $\frac{2}{3}$ の大きさである(Tab. 1)。さらに顕微鏡像では不明瞭な花粉表面はSEM像(Fig. 1. 4)で完熟花粉の表面に認められる粒状構造が部分的に不完全な形で認められ、タペート細胞の残渣と認識されているユービッシュボディ(Ubisch body)のごく一部も確認できる。しかしSEM像でも大きな粒状の付着物はほとんど認められない。さらに11月中旬(1984)になるとほぼ完熟花粉と同様の形態を示すことから、スギの場合、花粉は年内に完成していると認識してよいものと思われる。

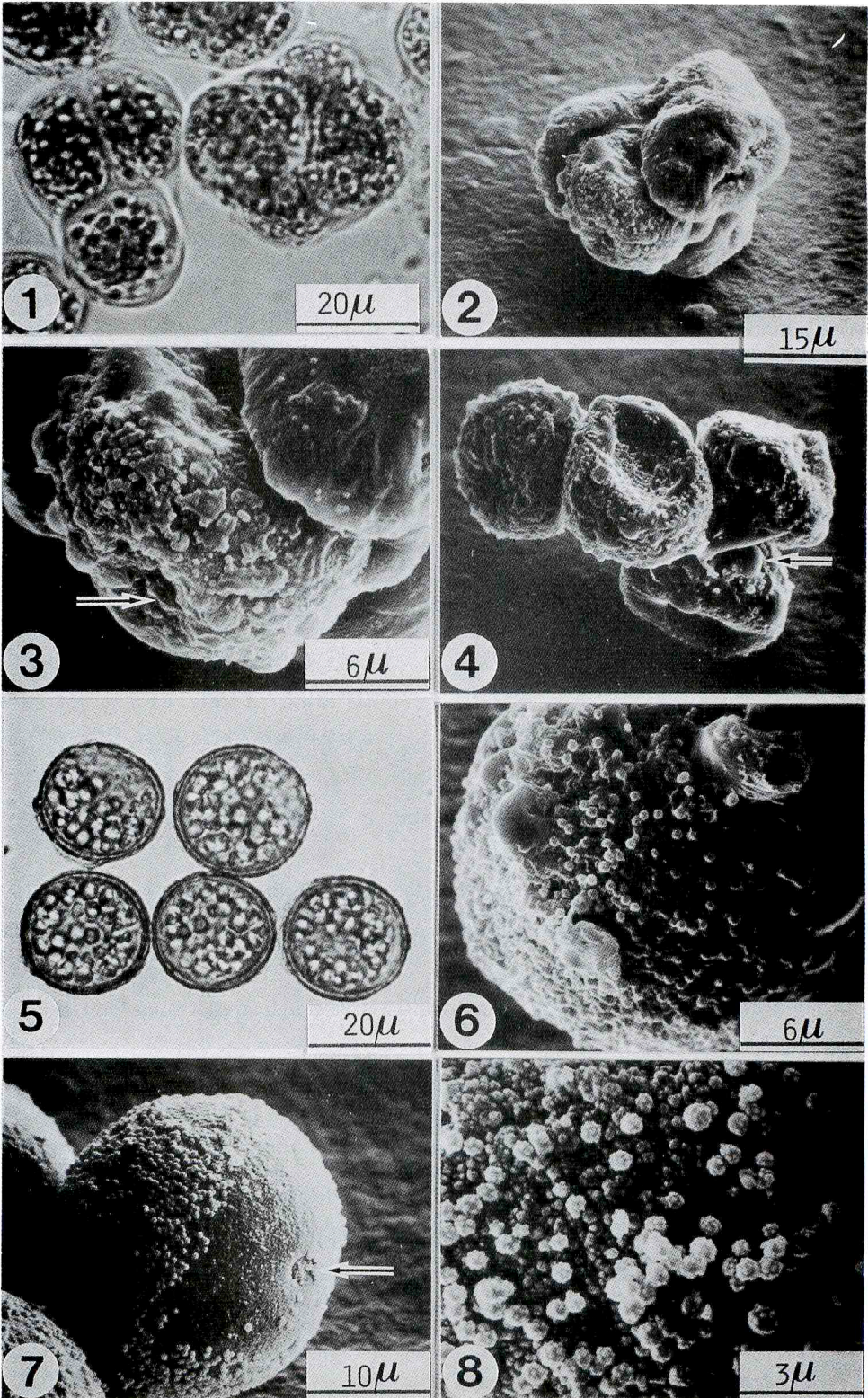
c). 完熟花粉の形態

SEM像の完熟花粉(Fig. 1. 6—8)は外壁の粒状構造(Fig. 1. 8)が花粉管口部分ではほぼ円形になく(Fig. 1. 7)、この部分が乾燥形の花粉では円形に陥没する。また花粉管口がこの円形部分全体とすればその直径は花粉直径の $\frac{1}{3}$ 以上もある大きなものとなる。ユービッシュボディは花粉管口の部分では少なめだが時には多く認められ(Fig. 1. 6矢印)、稀にはパピラ全体が被れていることもある。

Fig. 2 Development of pollen grains of *Chamaecyparis obtusa*.

- 1: An early stage of tetrads. (Mar. 17)
- 2: The same stage of 1, a fine cracked layer can be seen on the surface of the tetrad. (Mar. 17)
- 3: Tetrad, just before separation, an arrow shows globular deposits. (Mar. 17).
- 4: The same stage of 3, the surface decorated with somewhat rough granules, an arrow indicates a globular projection. (Mar. 17).
- 5: The polar view of the mature grain, showing a circular zone considered as an aperture. (Apr. 1).
- 6: A distal face of a mature grain, showing a small aperture situated in the center of the circular zone and many irregular Ubisch bodies deposits. (Apr. 1).
- 7: The distal face of a mature grain. A small projection (aperture) locates at the center of the circular zone. (Apr. 1).
- 8: The exine surface of a mature grain, decorated with many Ubisch bodies. (Apr. 1).

Notes: Nos. 1 and 5 were observed under the light microscope, others were SEM observations.



d). 花芽の成長と花粉形成

Tab. 1 に示したように9月の4集粒形成から、単粒がほぼ完熟形と見られる11月中旬には花芽の重さや大きさもほぼ成長するが、花粉飛散直前の1月に(開葯準備の為か)わずかな成長が再び認められる。尚発芽の形成状態は1984(60年)と1985(61年)とではほとんど差が認められなかった。

2. ヒノキ・サワラ花粉について(Tab. 2, Fig. 2, 3)

a) 4集粒の形成時期

肉眼での花芽の確認はスギほど明瞭でなく、10月頃に観察され、年内に1~2mmに成長し、1月に葯の形成を認めた。4集粒が両者の花芽で観察されたのはTab. 2のごとく3月上旬~中旬である。両者の4集粒の初期の段階の光顕像では外壁表面に大きな付着物は見あたらぬ(Fig. 2.1; Fig. 3.1)。しかしSEM像はタペート細胞の残渣か、花粉母細胞の外壁の一部と思われる付着物が認められる(Fig. 2.2; Fig. 3.2, 3)。さらに単粒に分かれる直前の4集粒や、その直後のものでは光顕像でも球状の付着物が認められ(Fig. 2.3矢印)、SEM像ではさらに大きな疣状突

起として明瞭に観察される(Fig. 2.4; Fig. 3.4矢印)。また個々の花粉粒にすでに完熟花粉の外壁に見られる粒状構造の一部が認められる(Fig. 2.4)。

4集粒における花粉管口の位置と形態は、光顕像では明らかでない(Fig. 2.1, 3; Fig. 3.1)。サワラのSEM像では、4集粒の遠心極面が凹み、その中央付近に小形の丸い花粉管口らしきものが認められる個体もある(Fig. 3.2, 3矢印)。

b). 単粒の成長期

サワラ花粉の4集粒分離直後の単粒では光顕像で見るとかぎり花粉表面は薄い膜状の被いがあるように見られる(Fig. 3.5)。このもののSEM像(Fig. 3.6)では外壁表面は4集粒の表面に見られた大きな疣状突起があり、すでに完熟花粉に認められる粒状構造の外壁の上にユービッシュユボディが明らかに存在している。

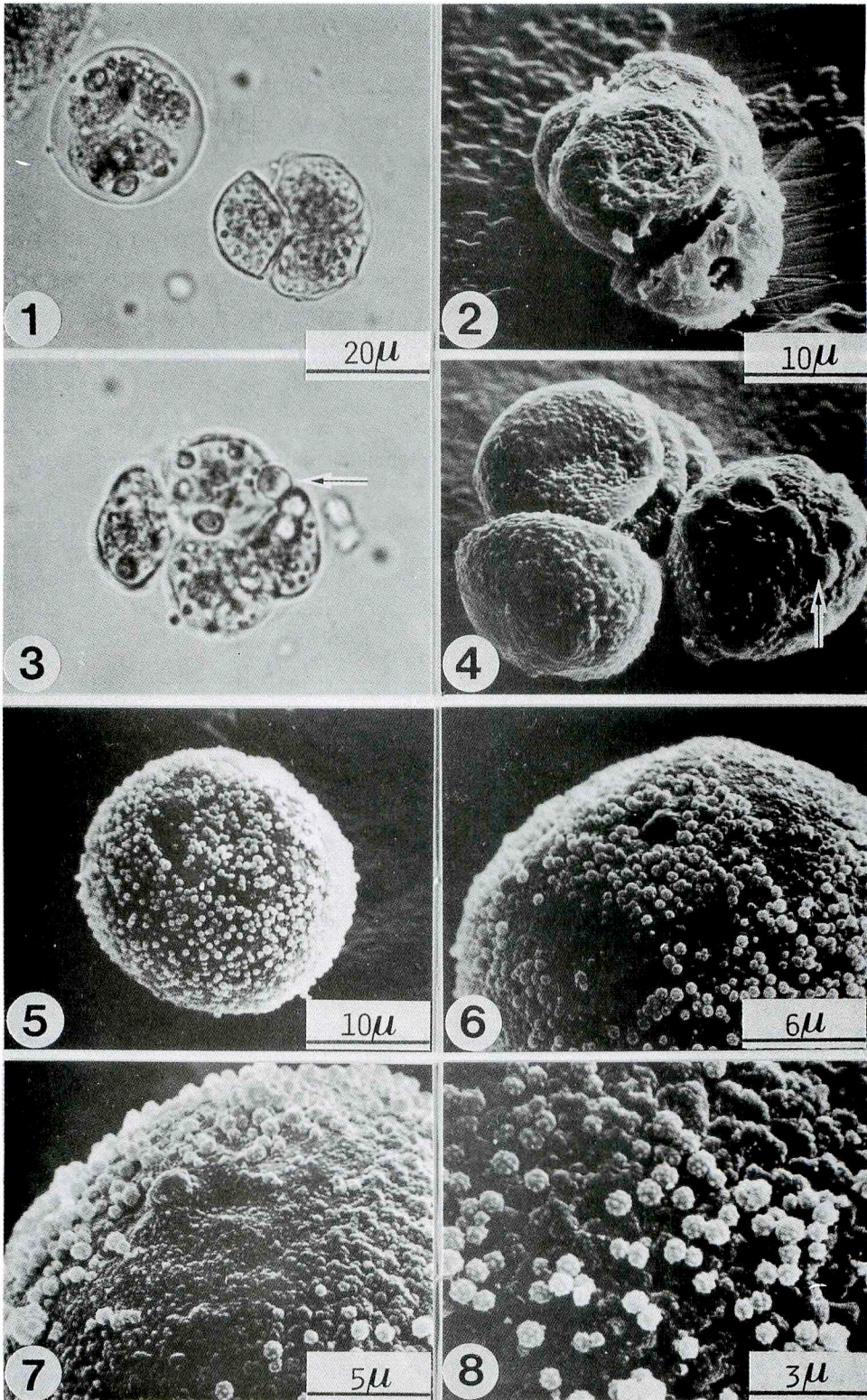
c). 完熟花粉の形態

スギ花粉と異なるヒノキ・サワラ花粉の特徴は花粉管口の形態である。スギにはペピラを中心に粒状構造のない部分がある(Fig. 1.6, 7)。一方ヒノキとサワラには光顕像では小形、円形の目立たない花粉管口が

Fig. 3 Development of pollen grains of *Chamecyparis pisifera*.

- 1: An early stage of tetrads. (Mar. 10).
- 2: The same stage of 1, fine granules deposited here and there. (Mar. 10).
- 3: A part of tetrad of 2, an arrow shows an aperture (germ pore) and the near surface decorated with tapetum debris. (Mar. 10).
- 4: An immature tetrad just before separation, the arrow indicates a somewhat large globular projection. (Mar. 18).
- 5: Immature grains, covered with a somewhat thin membrane. (Mar. 18).
- 6: The same stage of 5, showing large tapetum debris, and more or less many irregular Ubisch bodies deposits. (Mar. 18).
- 7: An equatorial view of a mature grain, the arrow indicates a small aperture (1-aperture), located at the center of the circular zone. (Mar. 27).
- 8: A part of a mature grain, showing the granular surface decorated with many Ubisch bodies. (Mar. 27).

Notes: Nos. 1 and 5 were observed under the light microscope, others were SEM observations.



みえるが、SEM像ではこの小形、円形の花粉管口は明瞭に見られるものは少ない。しかしスギ花粉同様、この小形、円形の花粉管口の周囲はかなりの広い円形状の粒状構造の外壁のない部分があり (Fig. 2.5, 6; Fig. 3.7)、この部分もスギ花粉と同様の考え方をすれば花粉管口とみなすべきである。またユービッシュボディはかなり多いが (Fig. 2.8; Fig. 3.8)、花粉管口付近は特に多い場合と (Fig. 2.5, 6) 少ない場合がある (Fig. 2.7)。

考 察

花芽の分化期から花粉の形成時期における橋詰⁽¹⁾⁽³⁾の詳細な報告によれば、スギは減数分裂の時期 (4集粒形成時期直前) が9月下旬頃、ヒノキでは3月上旬頃であるが、4集粒形成時期を考慮すれば、Tab. 1.2のように、ほぼ橋詰の結果と一致する。しかし橋詰⁽¹⁾のスギ雄花の分化時期の数年間の調査では年によって多少の分化期間の長短や早晚があり、このことがスギ花粉飛散時期の長期間に及ぶ原因の1つとも考えられ

Table 1 The time course of the pollen development and the inflorescence formation in *Cryptomeria japonica*.

sampling date	60. 9. 18*	59. 10. 15*	59. 11. 14*	59. 12. 13*	60. 1. 16*
size (μm) (P × E)	tetrad 16—20	17—21 ×17—21	29—33 ×29—34	30—34 ×30—34	29—34 ×29—34
length of papilla (μm)	visible	5—6	5—6	4—6	4—6
length of inf. (mm)	2.4—3.5	4.2—6.1	4.9—6.5	5.4—6.9	5.8—7.5
weight of inf. (mg)	4.0—7.6	15—34	21—32	15—31	17—42

abbreviation. inf : inflorescence

* Locality : Hinohara, Nishitama, Tokyo

Table 2 The time course of the tetrad and mature pollen formation in *Chamaecyparis obtusa* and *C. pisifera*.

	<i>C. obtusa</i>		<i>C. pisifera</i>		
sampling date	61. 3. 17*	61. 4. 1**	61. 3. 10***	61. 3. 18***	61. 3. 27***
Size (μm) (P × E)	t. 27—33 s. 17—19	28—35 ×28—35	tetrad 27—32	t. 33—40 s. 20—24	30—39 ×30—39

abbreviations, t : tetrad, s : microspore

Locality : *Minamiashigara, Kanagawa Pref. **Isl. Oshima, Izu Isls. ***Funabashi, Chiba Pref.

る。

裸子植物の4集粒の形成方式には上野⁽⁶⁾⁽⁷⁾は3種類あることを認めているが、スギやヒノキなどは同時膜形成 (Simultaneous membrane formation) のタイプで、その結果できる4集粒は理論的には正4面形 (tetrahedral) であるとされている。今回観察した3種類では正4面形4集粒ばかりでなく、菱形4集粒や両者の中間形も多数認められた。このような4集粒の形成は筆者ら⁽⁸⁾⁽⁹⁾が、ムジナモやガマ等の花粉でも報告している。

4集粒の観察結果から花粉管口は遠心極面に存在することが再認識されたが、今回筆者らはSEMで花粉管口の形態を詳しく観察した結果、スギはパピラの部分ばかりでなくその周囲の外壁の粒状構造のない円形の部分 (Fig. 1.7)まで含めて花粉管口とするのがより妥当と思われる。またヒノキとサワラについても小形、円形の花粉管口とその周囲の外壁の粒状構造のない円形の部分 (Fig. 2.5; Fig. 3.7)もスギ同様に考え、広義の花粉管口と見なすべきと考える。その根拠の1つは、これらの花粉の外壁は吸水後ほとんどこの広義の花粉管口付近から割れることから不自然ではないと思われる。上野⁽¹⁰⁾は裸子植物の原始的形質の1つに発芽装置 (花粉管口) を取り上げ、スギやヒノキ類が原始発芽孔を持つタイプとし、特に原始単口 (proulcus) と名付けている。一方 Erdtman⁽¹¹⁾

はヒノキ類の花粉管口に対して 1-treme (1-aperture) の用語を使用しているが、おそらく光顕で観察される小形、円形の花粉管口のみを意味しているものと思われる。筆者の1人幾瀬⁽⁵⁾も単口粒 1-aperture) を使用している。最近上野⁽¹²⁾が指摘しているように裸子植物の原始的発芽装置に関しては単に外見上や外壁の構造だけでなく、内皮や断面層序の微細構造の解明が今後必要であり、裸子植物全般にわたって発芽装置の再検討が必要と考える。

4集粒から完熟するまでの3種類の外壁の形態はSEMで観察するかぎり、外壁の粒状構造は4集粒が個々の花粉粒になる直前頃より形成され始める。単粒直後の外壁にはすでにユービッシュボディが量的には少ないが認められることから、スギやヒノキ類のタペート細胞はかなり早い時期に崩壊が始まるものと推定される。その根拠として丁度4集粒から個々の単粒になった直後急激な花粉の大きさの変化 (Tab. 1) が認められることから十分考えられる。またヒノキやサワラの未熟花粉表面の大きな球状の付着物 (Fig. 3.6) は完熟花粉ではほとんど見られなくなるので、一時的なタペート細胞の残渣の付着と見られるが、今後さらに検討したい。

終りに本研究の材料の一部を提供して下さった南足柄市の前田祥子女士並びに東京都衛生局医療福祉部公害保健課の方々に深謝致します。

引用文献

- (1) 橋詰単人：日林誌 44 (11)、313—319 (1962).
- (2) ———、： ibid. 45 (5)、135—141 (1963).
- (3) ———、岡田泰久： ibid. 50 (10)、304—309 (1968).
- (4) Newcomer, E. H. : Science 118、161 (1953).
- (5) 幾瀬マサ：日本植物の花粉、1—2 (1956).
- (6) Ueno, J. : Journ. Inst. Polytechnics, Osaka City Univ. 11、109—136 (1968).
- (7) 上野実朗：花粉誌 14、1—31 (1974).
- (8) Sahashi, N. and M. Ikuse : Journ. Jap. Bot. 48、374—379 (1973).
- (9) 佐橋紀男、幾瀬マサ：植研 49、54—62 (1974).

- (10) Ueno, J. : Journ. Inst. Polytechnics, Osaka City Univ. 10, 75—87 (1959).
- (11) Erdtman, G. : Pollen Morphology III. Gymnospermae, Bryophyta. 26—28 (1965).
- (12) 上野実朗 : 遺伝、26 (2)、5—15 (1972).

(受理日 1986年4月30日)