

キク科植物の花粉における糸状構造の性状

山田義男*・増田公平**

The Nature of Thread-like Structures in the Pollen Grains of the Compositae

Yoshio YAMADA* and Khohei MASUDA**

*Department of Biology, Faculty of Education, Gunma University,

4-2 Aramaki-cho, Maebashi, Gunma, 371

**573 Hara-machi, Agatsuma-gun, Gunma, 377-08

The information acquired from this study relates primarily to three aspects of Compositae pollen morphology: viscin threads, exinial connections and fused pollen aggregates. Both viscin threads in *Ainsliaea* and exinial connections in *Eupatorium* develop in pollen grains. Also, these thread-like structures can be seen to be best developed in the inner locular surface (or invasive tapetum) at anthesis. These observations suggest that the thread-like structures are derived from the tapetum and transferred to the surface of the exine. In contrast to thread-like structures, the occurrence of fused pollen aggregates in *Ambrosia* seems to be due to the activity of a periplasmodium with mucilaginous properties. The basis of this process is not yet understood.

Key words : Pollen of Compositae, Exinial connection, Viscin thread, Fused pollen aggregate, Tapetum

緒 言

近年、走査電顕 (SEM と略す) を用いて、花粉外壁に付着している糸状構造 (thread-like structure) について、種々な知見が提出されている。糸状構造のうち、最も古くから関心をひいたのはアカバナ科 (Onagraceae) およびツツジ科 (Ericaceae) にみられる粘糸 (viscin thread) である (Skvarla et al., 1975)。ついで、Cruden and Jensen (1979) は、マメ科 (Leguminosae) の *Caesalpinia* の花粉でみられた、粘糸とは異なる性状を持つ外壁間連結糸 (exinial connection, 連結糸と略す) の存在を提唱

している。さらに、Wells (1971) はキク科 (Compositae) の *Polymnia* の花粉で観察された、垂鈴状に融合した花粉塊 (fused pollen aggregate) の存在を報告している。上述の植物は、キク科を除いて、すべて分泌型タペタム組織 (secretory tapetum) を持っている。

ところで、筆者らは、アメーバ型タペタム組織 (amoeboid tapetum) を持つ100種以上のキク科植物の成熟した葯室内をSEMで観察し、キク科植物においても、同様な糸状構造の存在が確認されたので、これらの結果を報告する。

〒 371 前橋市荒牧町4-2 群馬大学教育学部生物学教室

〒 377-08 群馬県吾妻郡吾妻町大字原町573

材料および方法

観察に用いたキク科の植物はいずれも群馬県内に自生するものから採集した。新鮮な成熟頭花の雄ずいから葯をとり出し、縦方向に切り開き、そのまま展開した葯を支持台の両面テープ上に貼付して試料とした。試料は室内で風乾後、真空蒸着装置を用いて C-Au 蒸着をほどこし、JSM-15 SEM で観察した。加速電圧は15kVである。

なお、キク科植物の採集と同定は増田が、SEMによる観察は山田が行った。

観察結果と考察

1. カニコウモリの遊離花粉

調査したキク科植物の中で、最も一般的に広く観察されたのは、カニコウモリ [*Cacalia adenostyloides* (Franch. et Savat.) Matsum.] にみられるように、葯室内に無数の花粉がそのまま単離した状態で存在し、花柱の伸長にともない、花粉を葯外に押し出すようにして放出する type である。図1は、カニコウモリの葯室内のタペータム上の花粉を示したものである。これらの花粉はキク科を代表する典型的な3溝粒

で長径約60 μm 、よく発達した多数の刺状突起が表面を覆い、突起の基部には多くの小孔がある。各花粉の外壁上には付着物の存在は認められなかった。タペータムも典型的なアメーバ型に属し、その一部を拡大してみると、タペート細胞の表層はゲラチン膜のように変貌していて、原形質体 (periplasmodium) はすでに消失し、やっとその残渣が縫合部に認められるに過ぎなかった (図2)。

2. サワヒヨドリの花粉の連結系

連結系が付着している花粉はマメ科に限らず、ユリ科、アオイ科、ニシキギ科、キンボウゲ科およびキク科など、かなり広範にわたって観察される (山田, 1987)。連結系は隣接する花粉同士の外壁間を連ねる糸状の構造で、その両端は必ずそれぞれの外壁に付着しているのが特徴である。形態と機能面からみると、連結系は粘糸とよく似ている。異なる点は粘糸より短く、花粉間にみられる数も通常1~3本程度、多くて数本である。

キク科では、サワヒヨドリ、ニッコウアザミおよびフキなどでみられる。その1例として、図3に、サワヒヨドリ (*Eupatorium lindleyanum* DC.) の葯室内の花粉を示した。これらの花粉はタペータムに由来

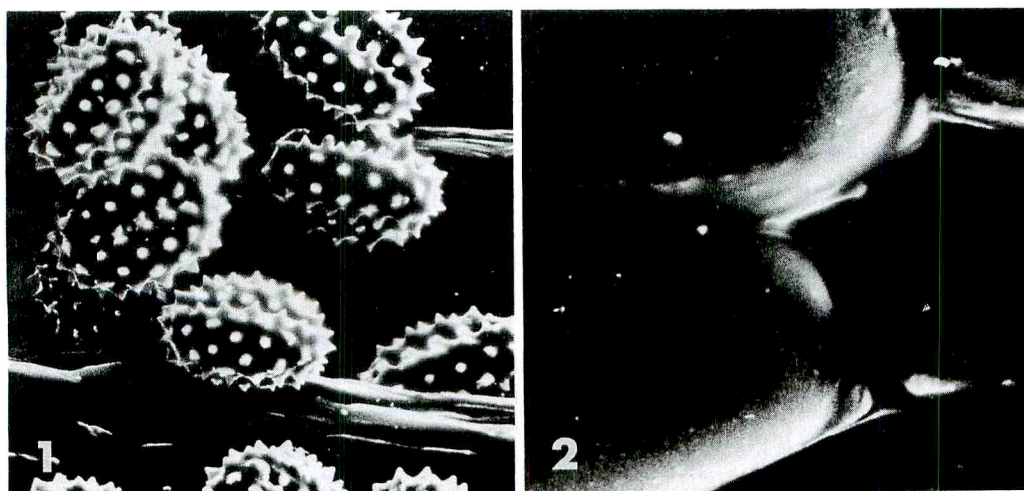


Fig. 1.—2. SEM of *Cacalia adenostyloides* specimens. 1. Inner locular surface showing structural relationships between pollen grains and amoeboid tapetum. $\times 580$. 2. Enlargement of tapetum showing gelatinous tapetal cell surface. $\times 2400$.

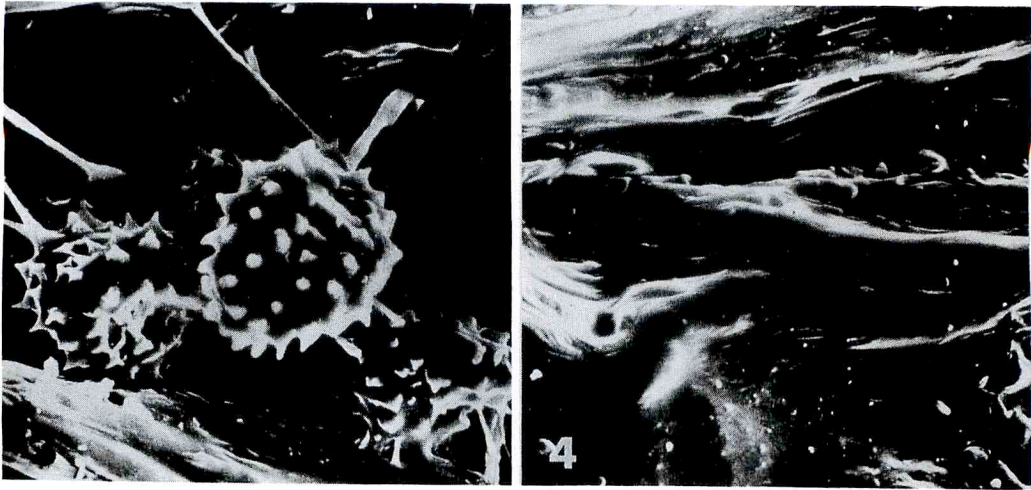


Fig. 3.—4. SEM of *Eupatorium lindleyanum* specimens. 3. Inner locular surface showing group of pollen grains with exinial connections. Also, these thread-like structures can be seen to be best developed in the invasive tapetum. $\times 1200$. 4. Enlargement of tapetum covered with mucilage. $\times 2400$.

する2～3本の糸状構造で連結されている。さらに、隣接する花粉間にも連結系が認められる。以上の観察は、連結系の起原はタペータムに由来することを示すものと思われる。葯外に放出された花粉のなかには、遊離して単独で存在するものの他に、3～5個の花粉が短い連結系によって相互に連なって小塊をなすものがある。タペータムを拡大してみると、カニコウモリの場合とは異なり、タペート細胞の境界は粘液性の薄膜で覆われて不明瞭となり、ところどころに顆粒状の物質が認められる(図4)。このような粘液性や顆粒状の物質は、葯の成熟に伴う乾燥化によって変化した periplasmodium の残渣と思われる。Cruden and Jensen(1979)は、マメ科に属する *Caesalpinia* (ジャケツイバラ属)、*Bauhinia* (ハカマカズラ属) など数種の植物について、花粉の連結系をSEMで調べ、受粉におけるその役割を強調している。すなわち、これらの植物の柱頭は一般に小さいので、受粉のさいに少数の花粉を確実に着床させる必要がある。そのためには、短い連結系により3～5個の花粉を小塊として、チョウなどの翅に付着させ散布する方が、より効果的に受粉の目的を達成できると推測している。事実、マメ科の植物において、これらの植物は、連結系を持たない

花粉を生産する植物よりも結実率が高いことを報告している。マメ科と同様に、キク科についても受粉効果の有無を調べることは今後の課題と思われる。

3. オニアザミの融合した花粉塊

キク科の Heliantheae (メナムミ族) に属する *Polymnia* の種間交雑で生じた F_1 (*P. maculata* $\times$ *P. uedalia*) を用いてSEMで観察すると、放出された花粉には、遊離して単独で存在している花粉の他に、かなりの頻度で2～4個の花粉が相互に融合して“fused pollen aggregate”を形成していることがある(Wells, 1971)。同様な現象は、同じキク科の仲間のオニアザミ [*Cirsium nipponense* (Nakai) Koidz.] やブタクサ [*Ambrosia artemisiifolia* Linn. var. *elatior* (Linn.) Descourtils] においても観察される。図5と図6は、それぞれオニアザミの葯室内の花粉と葯外に放出された花粉を示したものである。両図の花粉の中には、ともに連結系のような糸状構造および数個の花粉が相互に融合して小集塊を形成しているものが認められる。図7に、図6の左下隅に見える2つの花粉間に生じた短い糸状構造の拡大を、図8には図6の右側に見える2つの花粉間の融合部の拡大を示した。図7において、上下2つの花粉を

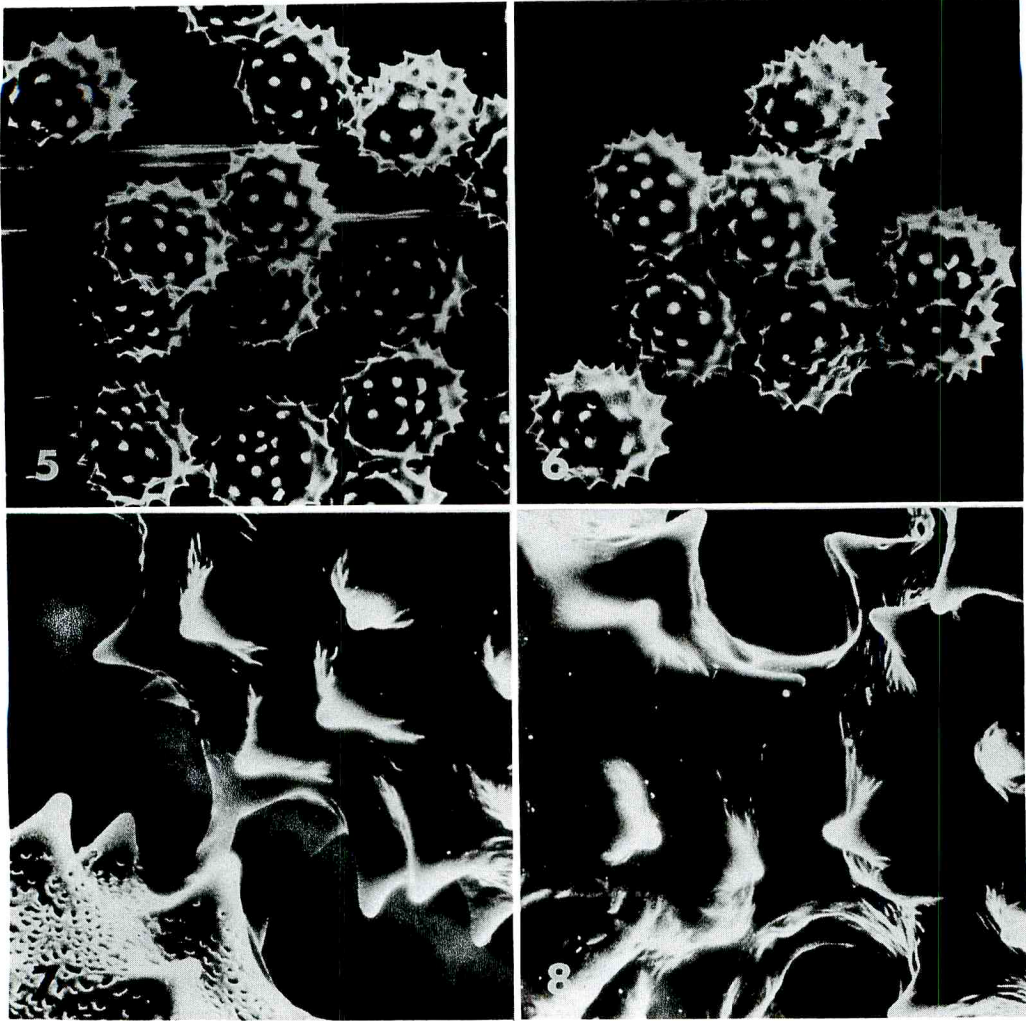


Fig. 5.—8. SEM of *Cirsium nipponense* specimens. 5. Inner locular surface showing structural relationships between fused pollen aggregates and tapetum. $\times 400$. 6. Fused pollen aggregates from dehiscent anther. Note variation in degree of fusion in aggregates. $\times 400$. 7. Enlargement of fused aggregate of two pollen at the left margin in Fig.6 showing a portion of aggregate with thread-like structure. Upper pollen grain showing non-porous spines at their basis; note lower pollen grain is of normal type. $\times 2400$. 8. Enlargement of fused aggregate of two pollen grains at the right in Fig.6. Short, thick bridge-like linkage are perceptible between pollen grains. $\times 2400$. In this species, pollen continuity is common through thread-like or bridge-like structures.

詳細に検討すると、両者とも刺状突起の大きさは正常であるが、突起の基部にみえる多数の小孔には明らかな差異が認められる。すなわち、図中、左下に見える花粉の彫紋はオニアザミの正常な形を示しているが、右上の花粉は突起基部に存在する多数の小孔が、外壁

上を覆う粘液性の被膜によって隠されている。図8に示した融合している花粉では、左右の花粉はともに突起基部の小孔が隠べいされ、花粉間には太い架橋のような結合部がみられる。ブタクサの場合、このような花粉の融合現象は、さらに明瞭になってくる。図9に、

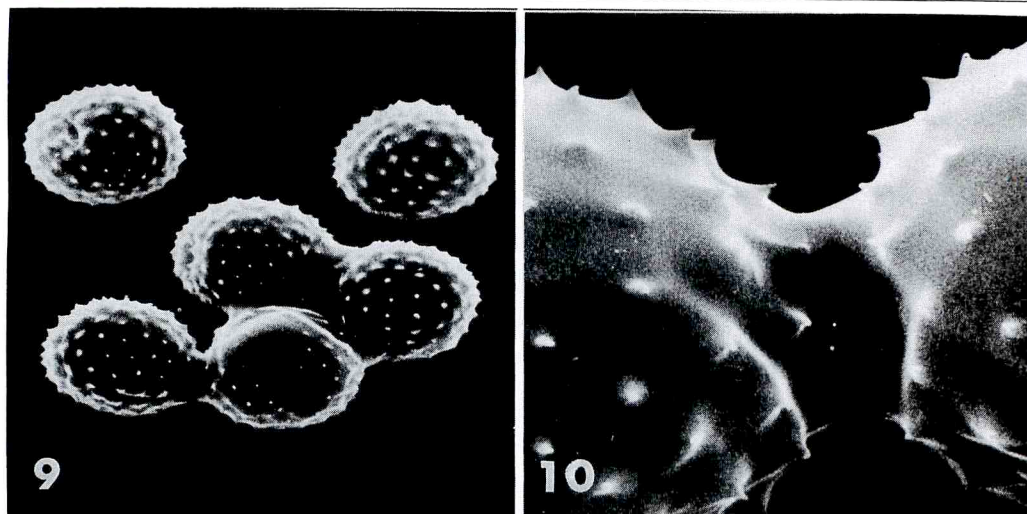


Fig. 9.—10. SEM of *Ambrosia artemisiifolia* specimens. 9. Group of pollen grains from dehiscent anther. Single pollen is of normal type. Note typically short spines and non-porous exine surface. The other shown is aggregate of four pollen. $\times 930$. 10. Enlargement of fused aggregate of two pollen grains from lower middle of Fig. 9 showing short, thick bridge-like linkage. Note that thin mucilaginous layer is clearly visible on the surface of the exine. $\times 3900$.

葯外に放出されたブタクサ花粉を示した。花粉は3溝孔粒で長径約 $20\mu\text{m}$ 、外壁表面には多数の短い刺状突起がある。突起の基部は小孔を欠いている。遊離して単独で散布された花粉の彫紋は正常型（図中、上方の2個）が多いが、花粉の中には2～4個が相互に融合して小集塊（図中、下方の4個）を形成することがある。融合した花粉の表面では、程度の差こそあれ、ときには粘液性物質で覆われて、短い刺状突起の多くはその中に埋没して識別できないことがある。図10は、融合した2個の花粉間の結合部を拡大したものである。太い架橋のような結合部では、両花粉の刺状突起が埋没している様子がよく解る。ここで注意すべきことは、花粉間の融合現象は両花粉の外壁同士が直接融解して起るのではなく、両花粉間にみられる粘液性の太い架橋のような構造を介して生起することである。しかし、粘液性物質がどのような経路をへて花粉表面を覆うに至り、結合部を形成するか、ということは目下のところ不明のままである。オニアザミやブタクサの成熟葯室のタペータム表層はゲラチン膜のように平坦で、前述のような連結系や豊富な分泌物の存在は認められなかった。このような粘液性物質の起原は、おそらく若

い葯室内で花粉表面を覆っていた periplasmodium が、成熟に伴う葯室内の乾燥化によって変化し、短い糸状構造となったり、あるいは太い架橋のような結合部となって、花粉間に残存したものと思われる。

4. オクモミジハグマの花粉の粘糸

Daghlian et al. (1985)は、*Fuchsia* の花粉を用いて、粘糸はタペータム由来の明確な形態を持った花粉の付属物であることを指摘している。また、粘糸の特徴は、その一端が花粉外壁に密着しているが、他端は遊離していることを挙げ、アセトリース抵抗性を有することから、スポロポレニンを主成分とすることが強調されている (Skvarla et al., 1978)。

しかし、キク科の植物の花粉にも粘糸と同様な付属物が存在することは、まだ報告されていない。ここでは、オクモミジハグマ (*Ainsliaea acerifolia* Schultz Bip. var. *subapoda* Nakai) の花粉の粘糸について述べる。図11の側面観に示したように、花粉は3溝粒で、発芽溝の中心には大きな口蓋を持ち、長径約 $34\mu\text{m}$ 、外壁表面は鈍く短い刺状突起で覆われている。刺状突起の基部は小孔を欠いている。また、口蓋の周囲にはよく粘糸が付着している。図12は、偶然見付け

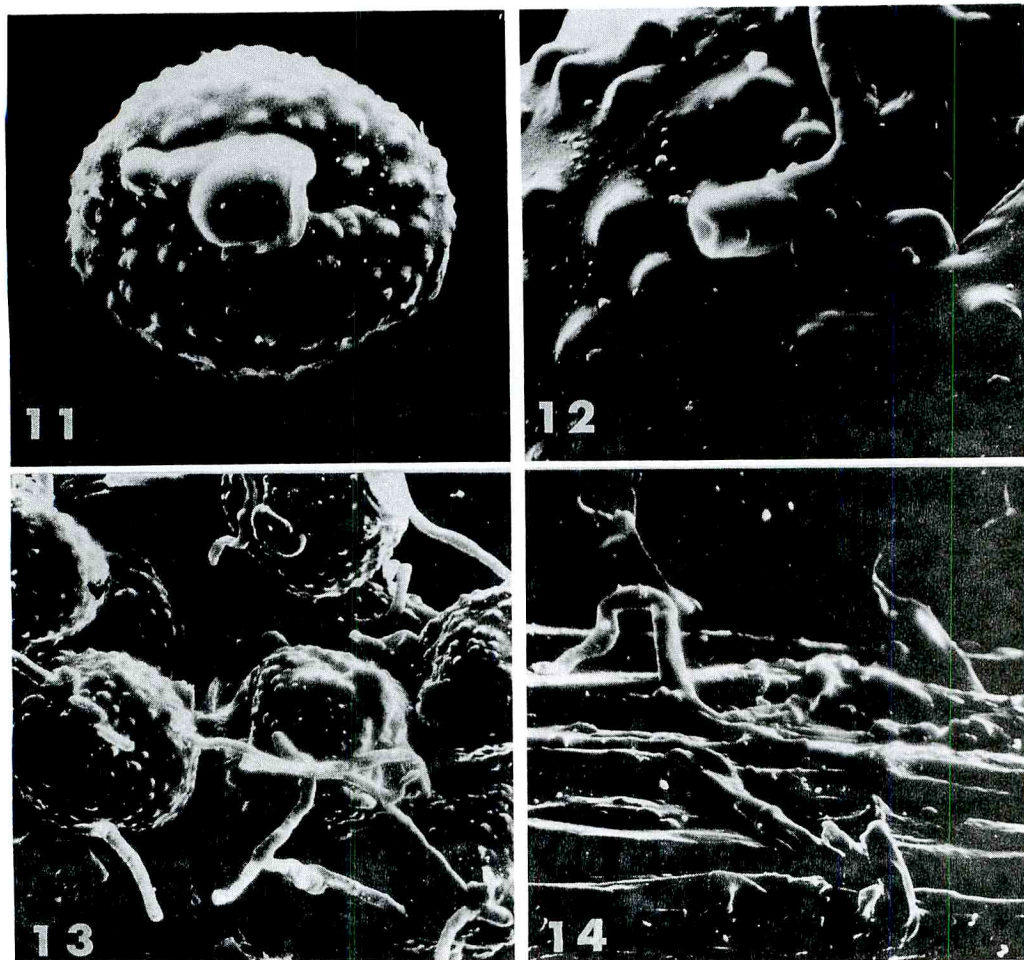


Fig. 11–14. SEM of *Ainsliaea acerifolia* specimens. 11. Side view of pollen grain with viscin thread. $\times 1500$. 12. This photomicrograph was chosen from a pollen samples and showing broken hollow viscin fragment attached to the pollen surface. $\times 5800$. 13. Group of pollen grains with viscin threads. Note smooth, branched viscin threads. $\times 780$. 14. Groups of segmented threads over a surface of tapetum. $\times 1200$.

た花粉表面に付着している粘糸の横断面の拡大を示したものである。図から明らかなように、粘糸は中空の構造を有し、その表面は平滑である。葯室内に存在する一群の花粉を観察すると、長く発達した多数の粘糸によって花粉は相互に連なっている（図13）。これらの粘糸の中には、ときに2又状に分岐したものが見られるが、粘糸の一端は花粉表面に粘着し、他端は遊離して存在することが認められる。したがって、オクモミジハグマの粘糸は *Rhododendron* 型と思われる。図14に、このような一群の花粉を取り囲んでいるタペ

ータムの表面観を示した。タペータム膜系上には、無数の粘糸がタペート細胞にまといつくように見られる。これらの粘糸が、やがて花粉表面に粘着するようになると思われる。

アカバナ科およびツツジ科に属する植物は分泌型のタペータムを持ち、タペータム表層には無数のオービクルと粘糸が認められる（山田、1987）。一方、キク科の植物はアメーバ型タペータムを有し、一般にタペータムはオービクルを生産しない。オクモミジハグマの場合、図14に示したように、タペータム表層には若

干の顆粒状の物質が認められる。これらの顆粒がオービクルであるのか、それとも periplasmodium の残渣なのかを解明するには、透過電顕的研究の成果を待たなければならない。同時に、透過電顕を用いて、タペート細胞の粘糸形成過程を追求することも、今後の重要な課題と思われる。

要 約

本研究は、群馬県に自生するキク科の植物を用いて、

SEMにより成熟した葯室内の花粉を観察した。特に、これらの花粉に付着している糸状構造とタペータム表層との形態を関連させて検討した。その結果、オクモミジハグマの粘糸およびサワヒヨドリなどにおける連結糸の起原は、ともにタペータム由来であることを確かめた。一方、オニアザミおよびブタクサにみられる融合した花粉の小集塊において、花粉間の結合部の形成は粘液性を有する periplasmodium の活性によることを示唆した。

引 用 文 献

- (1) Cruden, R. W., and K. G. Jensen (1979). Amer. J. Bot. 68: 875 - 879.
- (2) Daghljan, C. P., J. J. Skvarla, D. Pocknall, and P. H. Raven (1985). Amer. J. Bot. 72: 1039 - 1047.
- (3) Skvarla, J. J., P. H. Raven, and J. Praglowski (1975). Amer. J. Bot. 62: 6 - 35.
- (4) Wells, J. R. (1971). Amer. J. Bot. 58: 124 - 130.
- (5) 山田義男 (1987). 日本花粉学会会誌 33, 59-76.

(受理日 1987年10月4日)

