

(解説)

花粉の役割がわかるまで

渡辺光太郎

京都文教短期大学

〒611 宇治市槇島町千足 80

(1996年10月29日受理)

Discovery of the Role of Pollen in Fertilization

Kotaro WATANABE

Kyoto Bunkyo Jr. College, Uji, Kyoto 611, Japan

大昔の人々は花粉を何と思っていたらうか。種子形成に花粉が必要とわかり、受精が考えられ、その過程の究明の中で花粉の役割も具体的にされて行くのだが、今日われわれが知るその役割がわかつてから、ようやく100年が経とうとしているところである。

私が「花粉の機能発見の歴史」と題して、花粉が受精にかかわることがわかるまでの研究史を紹介したのは、今から38年前のことである⁽¹⁾。公表されたものは、しかし、タイプ印刷で、誤字その他のミスも多く、いずれ改稿したいと思いながら、つい年月が経ってしまった。その間に、日本では、岩波洋造氏がその著書「花粉学大要」⁽²⁾に花粉の研究史をとり上げられたが、その後寡聞にして、この種の研究史が出たことを知らない。

今回思い立って、改稿というより改訂増補の形で原稿をまとめることにした。本来なら関係文献に一々目を通し、自分なりに筋道を立てて述べるべきであるが、百年以上も前の古い文献を探して読むということは、今の私には到底不可能である。そこで以前同様に、Wodehouseの書⁽³⁾にある‘Historical Review’とMaheshwariの書⁽⁴⁾にある‘Historical Sketch’の内容を適当に織りこんで下地とし、それにいくらかの文献を加えてまとめることにした。

1. アッシャリアのナツメヤシ

アッシャリアとは西アジアのチグリス川上流、アッシャー

ルを中心とする地方である⁽⁵⁾。地図で見ると、大体メソポタミアを含むイラク北部を中心とした地方といえる。紀元前18世紀から前7世紀にかけ、古代オリエント（西洋史の上では古代のエジプトとメソポタミアをいう⁽⁵⁾）の最初の世界帝国であるアッシャリア王国が、この地方を中心にして栄えた。そこにはすでに、多くのナツメヤシ (*Phoenix dactylifera*) が栽培されていた。

ナツメヤシ（アラビア語でナフルという⁽⁶⁾）は砂漠に育つヤシである。ペルシャ湾沿岸地方⁽⁷⁾、イラン⁽⁸⁾あるいはメソポタミア⁽⁹⁾と、いろいろ原産地が推定されているが、現在はパキスタンから中近東、北アフリカ地中海沿岸を経て、モロッコにわたる地帯に多く栽培されている。とくにサウジアラビア、エジプト、イラク、イランに多く産し、砂漠地帯住民の必需食糧となっている⁽⁹⁾。

ナツメヤシの栽培は紀元前3千年このかたに行われてきているが⁽⁹⁾、その長い歴史の中で、その実は果物というよりは主食に近い位置を占めてきた⁽⁶⁾。夏から秋にかけて収穫される実は長さ4cm内外の円筒形で、黄色ないし赤褐色に熟する。大量の糖分を含み、生食のほか酒をつくり、また乾果として貯蔵でき、プレザーブ・ゼリー・ジャムなどの原料となる。果実は高さ30mにも達する木の頂に成るが、1本の木で多い時は70～80kgもとれるという。樹液は飲用に、材は建築用などに、葉は編んで種々の用に供する⁽⁹⁾。

このようにナツメヤシはアッシリアに限らず、広くこの地域の住民にとって大切な植物である。

けれども、なぜ「アッシリアのナツメヤシ」としたか。それは、現在いくつか残されている、アッシリアにあった有名なレリーフ（浮彫り）の石板彫刻の図に、ナツメヤシに授粉している様子を示しているものがある、とされるからである。

A. T. Olmstead はその著 ‘The History of Assyria’ (1923) の中で、紀元前 884 年から 859 年にかけて、アッシリア帝国の支配者であったアッシュール・ナシルバル二世が建てた宮殿にとりつけた、多くの石板彫刻の中に、ナツメヤシに手で授粉しているテーマのものがいくつかあることを述べている。このことから、古代アッシリア人は、すでに植物に両性のあることを認めていたらしい、となつたようである。しかし、それらのレリーフを見ると、授粉をしていると思われる生物はヒトあるいはワシの頭をもち、大きなつ



守護心靈と聖樹 紀元前 875-860 境 / ニムルド出土
(大英博物館蔵)

ばさを広げている。頭が動物の人間像を神の姿として表現することは、古代エジプト神話の神の場合にもある⁽¹⁰⁾。植物の花は 1 花ずつ大きく、7, 8 枚の花弁をもって描かれ、到底ナツメヤシの花とは見えない。レリーフの図はどれも神話的で、高度に形式化されている。先入観なしにこれらのレリーフを見るなら、果たしてこれらがナツメヤシの雌花に授粉している図なのかどうか、きわめて疑わしい⁽¹¹⁾。

アッシリアのつばさをつけた生物の説明がどうであろうと、Theophrastus が紀元前 3 世紀に書いた ‘Enquiry into Plants’ の中に、紀元前 5 世紀中葉に Herodotus が‘東方’の旅から帰って、次のように語ったという記述があるという：Herodotus はアラビア人やアッシリア人が、1 年のある時期に特別な儀式をするのを見た。1 人の男がナツメヤシのオスの木によじ登り、花序を取って降りてきて、それを祭主に手渡す。祭主はナツメヤシがたくさんとれるようにと、それをメスの花序にふれるというのである。

この授粉の儀式よりも、もっとはっきりとナツメヤシの授粉のことが佐々木 喬 (1920)⁽¹²⁾ によって述べられている：「作物栽培上、花粉の貯蔵は三千年の昔時にあたりアッシリヤ人（アラブ人）により夙（つと）に実施せられしと云う。即ち彼等は其栽培せる棗椰子の雄花穂を截り採りて、乾燥冷涼なる場所に貯蔵し置き、翌年雄花に先立ちて開花する雌花に授粉し、結実を全たからしめたりと云う。」

ただし、この記述の出典は知らない。

ナツメヤシは雌雄異株の植物である。自然では風が雌花に花粉を運ぶのであろうが、人工授粉によって、より多くの花に実を結ばせることができる。この実が住民の大切な食糧である以上、できるだけ多くの実を得ようとするのは当然であろう。現在も雌木 50 本 (9 m 間隔に配植) に雄木 1 本の割合で混植し、開花時 20 ~ 30m の高木に登ってとってきた雄花序の花枝から、同じく樹上に咲く雌花序の花に花粉をふりかけ、その後雄花枝をその雌花序に結びつけておく、という作業が行われる⁽⁹⁾。ただし、私の調べた図鑑、事典の類に、前年の花粉を雌花に授けるという記載を見出だすことはできなかった。

いずれにせよ、Herodotus は前 5 世紀中頃に、ナツメヤシには雌雄の性があり、アッシリアでは雌の木は雄の枝から粉をふりかけること (dusting) で実ができると報じたのであった。しかし、このことは後世に知られずに終わった。

そのわけは、前 4 世紀中葉に出た natural history

(博物学) の創始者 Aristotle (アリストテレス) が、植物に性の存在を否定したからである。

万学の祖ともいわれる Aristotle は多くの書を著わしたが、その著作の大部分は不幸にして今に残っていない。しかし、彼が、植物に性を認めなかつたのは、かなりたしかなようである。彼は、性というものは自由に動きまわる種類にのみ別があると信じていた。

Aristotle の弟子の Theophrastus はそのことに少なくとも疑いをもっていたので、いくらか正しい見解を示したもの、アリストテレスの見解を打破するまでのことはしていない。

この頃からおよそ 350 年経って Pliny が博物学の辞典を出すまで、植物の性の論議は殆ど進展していない。Pliny は花粉 (pollen dust) を種子形成の材料といい、博物学者は木や灌木も両性をもつと言っていると述べた。しかし Pliny 以後千数百年間、およそ 17 世紀に入るまで、この問題は博物学者の間で殆ど興味をひかなかった。15 ~ 16 世紀の学者たちは、全体として植物の性の存在を否定し、それに言及することさえ不適當かつみだらなこととしたのである。

2. 植物有性説の確立

一つの説が確立されるには、たんなる推論だけでなく、実証がともなわれなければならない。植物に性があることも実験的に証明されて、はじめて確かになるのである。この植物における性の問題について、科学的な解決への道を開いたのがドイツの Camerarius である。

Rudolph Jacob Camerarius (1665-1721) は Tübingen に生まれ、同地で亡くなっている。1694 年、Giessen の Valentine 教授にあてた手紙 (論文) ‘De Sexu Plantarum’ によって、彼の研究の大要を知ることができる。ちなみに当時、彼は Tübingen 植物園の監督長であった⁽¹³⁾。

Camerarius は、付近に雄の木なしに育っている雌のクワは、しいなしかもたない実をつけることを見た。またヤマアイの仲間 *Mercurialis annua* は、雌の植物を隔離してポットで育てると、実をつけはしたが、完全な種子をもった実は一つもできないことを知った。トウゴマでも雄花を除くと全く種子ができない。同様な種子形成不能の現象は、柱頭を若い穂から取り除いたトウモロコシで認められた。このような種々の実験・観察から、結論として Camerarius はこう述べている：「植物界においては、自然の最も完全なおくりものであり、種を維持する一般的な手段である種

子の生産は、薬が子房に含まれた幼植物を、あらかじめ調整しなければ起こらない。」 – 従って彼の意見では、雄性生殖器官の役割は、丁度子房と花柱が雌性の生殖器官と考えられたように、薬が受けもつものとされたのである。

Camerarius は花粉のはたらきを明らかにしなかった。にもかかわらず彼は、おしべとめしひの間のある種の相互作用が、種子をつける果実の生産に必要であることを示して、われわれの知識に大きな寄与をしたのである。

以上の Camerarius の話は Maheshwari⁽⁴⁾ によっているが、Wodehouse⁽⁵⁾ がこのところを書いていると比較すると、かなり違った感じを受ける。後者では次のようにになっている：「彼 (Camerarius) は注意深く花、薬、花粉、そして胚珠について記載し、それから実験の部に進んでいる。彼はトウゴマの雄花を除くと全く種子が得られないことを見た。このことから彼は、植物のどんな胚珠も、雄ずいにできる花粉で処理されなければ種子にならないと結論した。また大抵の花は両性花であることを見いだし、それらは自花受粉するとした。しかし、両性動物であるカタツムリの交尾と比較して不思議に思った。」

この問題についての完全な説明は、ほぼ 4 分の 3 世紀のちになって、Kölreuter が出、Sprengel が出るまで残されたのである。

1704 年には、Geoffroy が、両性花を除雄すると結実しないことを実験証明した⁽¹⁴⁾。Camerarius らのこういった発見は、他の研究者にまもなく評価され始めた。それら研究者達の中には、種子形成 - 結実の問題を十分吟味しようとした人もいた。例えば、ペンシルベニア州の知事、James Logan がそうである。彼は 80 フィート (約 24.4m) 離して、平行して両側にいく本もトウモロコシを植え、その片方側のトウモロコシ群から雄穂をすべてとり除いた。夏の終わりになって、雄穂を除いた側では、風が強く吹いて花粉がかかる位置にある雌の穂以外は、すべて実を結ばないを見た。風媒授粉の事実を認めた最初の人は、この Logan であるといえる。この報告はいつなされたか、はっきりしないが、1739 年頃であるらしい。

一方、虫媒授粉は Philip Miller (1751) によって認められた。彼は 12 個体のチューリップを 20 フィート間隔で植え、花が咲き始めるとすぐ、すべての雄ずいをとり除いて結実を妨げることを試みた。しかし、その数日後、いく匹かの蜜蜂が無処理のチューリップの花から花粉をつけて飛んできて、除雄した花の上に

とまったく、蜂が飛び去ったのち、彼はそれらの花の柱頭に、結実（種子形成）に十分な花粉がついているのを見た。そしてこのような花は、のちに種実をつけたのである。

ここで、Wodehouse⁽³⁾により、Gleditsch の業績を紹介したい。そのつもりで改めて私の訳文をみて、妙なことに気付いた。とりあえず、そのところを示してみる：「授粉の必要性に関する論議は、1749年のJ. G. Gleditsch による巧妙な実験でしめくくりがつけられた。彼はすでに菌の胞子が空気によって、どこへでも伝播することを観察していた。Gleditsch はアフリカから Berlin へもってこられた雌の date palm (*Chamaerops humilis*) がおよそ 80 年も経つのに種実をつけない（彼自身 15 年間これを観察した）ことをみた。Berlin には雄の木はどこにもなかった。そこで彼は Leipzig に育っていた雄の木から花序をとってきて、ベルリンの雌の花に授粉し、その雄花序を雌花序にくくりつけておいた。その結果、果実は冬にみのり、翌春に発芽した。このことは、紀元前 5 世紀に行われていたアッシリア人の風習について、Herodotus が報告したことを今一度行ったに過ぎないけれど、植物の性についての Logan の実験以来、唯一の実験的証拠であって、Kölreuter や Sprengel のための基礎を開いたものであった。」

上記からすると、Berlin, Leipzig ともナツメヤシが育っていたことになるが、北緯 50° を越える両地で果たしてナツメヤシがみのるものか。地図でみると、ナツメヤシの栽培地域は、通常北緯 15° ~ 35° のあたりであると思われる。それだけでなく、date palm としながら学名が *Chamaerops humilis* となっている。ナツメヤシなら *Phoenix dactylifera* である。*C. humilis* は和名チャボトウジュロ（一名 ヨーロッパウチワヤシ）。英名は hair palm。高さ 1.5 ~ 3m、せいぜい高くなつて 6 m、幹径 13 ~ 14 cm という小木。葉は掌状葉で^(7, 9)、ナツメヤシとは全く違う。Wodehouseにおいて、どうしてこれが date palm とされたのか——。しかし、いずれにしても、花粉を授けることで種実が形成されることを Gleditsch は実証したのである。

それから十余年ののち、Wurtemberg の医者で自然科学の教授であった Joseph Gottlieb Kölreuter は、植物の性について実験した 4 部から成る論文を公けにした（1761 - '66）。彼は Camerarius の仕事を確認し、花の受粉に昆虫が重要であることをくわしく説明した。多くの花には虫を誘引する部分があるとし、

自花受粉できない花は昆虫によって授粉されると結論した。また、蜂蜜は花の蜜からできるとした。

Kölreuter の有性説への最も重要な寄与は、雑種の人为的作出である。彼はナス科のタバコ属 (*Nicotiana*)、ヒヨス属 (*Hyoscyamus*)、ナデシコ科のナデシコ属 (*Dianthus*)、アブラナ科のアラセイトウ属 (*Matthiola*) その他で雑種をつくった。実験の結果、「ある植物の柱頭が、それと同じ種の花粉と異種の花粉を同時に受けたなら、普通は同種の花粉のみが種子形成に有効である」ことを示し、そのことが人工的に容易につくれる雑種が、自然にはまれにしか出現しない理由であると述べた。

花の構造と受粉の関係をさらに究明したのは Conrad Sprengel (1812) である。彼は、自然では他家受粉が一般的なルールであることを示し、雌雄異株や雌雄同株の植物があり、また両性花でも多くが雌雄ずい異熟であることから、自然是花に、それ自身の花粉で種子をつくる意図をもっていないように思われる、とした。雌雄ずい異熟については Kölreuter も述べているが、その重要性は何ら示されていなかった。Sprengel は花弁の班点とか紋様、色の部分的な違いなどが、昆虫に花蜜のありかを示す蜜標として役立つことに気付いている。花の構造のくわしい観察を通し、受粉における昆虫の重要性は彼によって強調され、確実にされたといえよう。

Sprengel は、はっきりと風媒授粉と虫媒授粉を区別した。花冠や萼をもたない、また花蜜の出ない花は昆虫によって授粉されないが、風などによる機械的な（物理的な）手段で授粉されることを示した。このような花は軽い花粉を大量に産出すること、虫媒花はその逆であることも観察している。授粉が虫媒によろうと風媒によろうと、花のいろいろな機構はできるだけ自家受粉を避けようとしていることを示している、と述べている。しかし、花の交雑（他家受粉）は、より多くの力強い子孫をつくることになり、自家受粉のくり返しは世代の進むにつれ、種の力を弱めることになるという意見は、のち Knight, Herbert, Gärtner によって示されたのであった。

このように植物有性説について多くの証拠が示されるようになったのに、なお多くの人はこのことを疑い、ひどく攻撃したという。しかし、1849 年に Karl Friedrich Gärtner が、彼の 25 年間続けた研究の成果をまとめ、「Versuch und Beobachtungen über die Bastardzeugung」と題して公けにし、Camerarius によってはなやかに始められた植物有性説の

最終的証明をして、この問題に終止符を打たのであった。

3. 顕微鏡の発達と初期の花粉研究

植物の種子形成に花粉が何らかの関与をしていることが、このようにだんだんとわかってきたけれど、花粉がどのようにかかわっているかを知るためにには、実際に花粉の行動を観察する必要がある。その観察は顕微鏡の発達とともに可能になり、プレパラートの作製技術の進展とあわせて、花粉の機能の解明が進められたのである。

顕微鏡の起源は遠く古代にある。古代ギリシャ人は簡単なレンズがつくれ、拡大の原理を知っていたらしい。しかし、17世紀の中頃に Robert Hooke が複合顕微鏡を製作するまで、花粉の形が見えるような、強力な道具はなかった。Hooke はコルク栓の薄片を検鏡して「細胞 (cell - 小さな部屋の意)」を発見した(1665)ことで有名である。彼のつくった顕微鏡は対物レンズと接眼レンズの間の鏡筒が水で満たされていたという⁽²⁾。

Hooke と同時代に現われて、事実上顕微解剖学の創始者とされる人が4人いる。その4人とは、Leeuwenhoek, Malpighi, Grew および Swammerdam である。このうち花粉をはじめて顕微鏡下に観察し、記載したのは Malpighi と Grew であった。彼等は同種の花粉はその形が互いに似ており、違う種の花粉は形が互いに違っていることを指摘した。

Nehemiah Grew (1641-1712, 英) は 1682 年に ‘The Anatomy of Plants’ を著わし、その中で花粉の形や色を記述しているが、キンギョソウの花粉が一番小さいとしている。花粉の形を種子の形と比較しているのが目立つが、薬や花粉について Grew は次のようなことを述べている。彼は花が美しいのは当然のこととみなし、花も萼も美しければ雄ずいも美しくあるべきだと考えた。それならなぜ薬は裂開して、自らの美を破壊するようなことをするのか？一方で彼は花が昆虫という「客」に占有されていることに気付き、花粉が多くの小動物の餌となることを知った。花は、従って、彼等の宿り場所兼食堂となっている、と結論している。種子形成における花粉の役割についてはまだ全く明らかにしていないが⁽³⁾、薬が種子生産における雄性器官として役立っているとの考えはもっていたらしい。

Marcello Malpighi (1628-1694, 伊) の花粉に対する考えは、Grew よりなおよび加減であった。彼は

その著 ‘Opera omnia’ (1687) の中で、薬室中につまっている小球、つまり花粉は種類により違う形や色をそなえていること、ユリの花粉は広楕円形で両端がとがり、その長径に沿ってコムギの種子のように一つの溝がついていることなどを示した。このユリの花粉の単溝の記載は、たしかに大抵の单子葉植物の花粉における、基本的形質についての最初の観察である(多くの双子葉植物の花粉が三つの溝(孔)をもつことを発見したのは Sprengel (1812) である)。ところが、形態についてのこのような正確な記述がなされている一方、植物の形態と機能を動物の場合と対比できるとの考え方から、彼は驚くべき結論に達している：「植物の卵あるいは卵球 (ovum) は子房中にかくされていて、雄ずいや花の外套で囲まれている。卵の通気は花柱が空洞であることで都合よくされており、有害な昆虫の侵入は粘液の分泌で防がれる。この液の中には不潔物も分泌されている。花粉というのもも同様に卵の成熟に先立つ單なる分泌物で、おそらく女性の月経排泄物に比較されるものであろう。」

この頃 Camerarius は花の器官の解明を進めていたが、Malpighi はそのことを知らなかった。Camerarius の研究が公けにされたのは 1694 年であるが、それは同じ 1694 年に Malpighi が亡くなったのちだったからである。

4. 卵子説と精子説

Aristotle は生物の発生を胎生、卵生、偶生(自然発生-無生物から生ずる)の三つに分け、ことに偶生はいろいろな動植物に起こるとしたが、この思想はキリスト教の受け入れるところとなり、以後約 2 千年にわたって押し通されて行った⁽¹⁵⁾。

ところが 1651 年、William Harvey は実験と観察を通して動物の発生についての書 ‘Exercitationes de Generatione Animalium’ を著わし、「すべて生物は卵から (Omne vivum ex ovo)」という名句をかけて生物発生の基本を示した。しかし彼の卵についての考えは、Aristotle の思想から殆ど進歩していなかった。すなわち、生物の発生はすでに卵の中にあったものが発展したもので、雄性の生殖物質は卵の発育を刺戟する役割をしているだけだというのであった。De Graaf (1672) もまた、精液中の精気が卵にはいって、その活動を刺戟するという説を出した。このように、卵に発生のすべての要素がそなえているという考え方を卵子説という。(以上安田⁽¹⁴⁾による。)

動物での卵子説は植物の発生にもとり入れられた。

胚珠がそのまま発育して種子になるという説は、少くとも顕微鏡の下で精子が発見される頃まではさかんであったらしい。

1677年、LudwigとHamは、人間の精液の中に単独で運動する精子を発見した。Leeuwenhoekはこれを追認し、さらに他の数種の動物にも精子のあることを見た。しかし、そのはじめ、彼はこれら精子を腐敗した精液中に発生する野生の微小動物と誤認したという。

いずれにせよ、これらの人々が精子を発見するや、卵子説と正反対の精子説が台頭した。つまり、精子こそ生物発生の源であって、卵はこれに養分を与えるにすぎない、という考えが現われたのである。昔、わが国にも「たねを宿す」とか「腹は借り物」という思想があったが、精子説と相通じるように思われる。男性中心の社会体制では、甚だ好都合な考えであったろう。

Leeuwenhoekらによって打ち出された精子説とHarvey, Malpighiらの卵子説とは、その後しばらくの間、互いに対立しながら共存して行くのである。

5. 花粉粒と受精物質

Maheshwari⁽⁴⁾によると、Grewはその著‘The Anatomy of Plants’(1682)の中で、次のように記述している：‘花粉はただ柱頭につくことで、果実の生産のために用意された一種の精氣(vivifick effluvium)を子房へ移す。’—このような記述はWodehouse⁽³⁾のものではない。Grewが上のような考えをもっていたとすると、花粉が種子形成に何らかの役割を果たすと考えていたといえる。

1702年にMorelandは、花粉粒は胚をふくみ、粒全体が柱頭から花柱を通って胚のうに達し、そこで定着するという説を出した。

次にNeedham(1740)は多くの花粉粒が水に接するとふくらんで、(発芽)孔から乳頭状突起を出し、同時に破裂して内容を放出することを見た。放出された内容物は多数の粒子をふくむ粘液であって、それらの粒子は花柱内の道を通って胚珠に向かうものとした。

全く違った意見を出したのはKölreuter(1761)である。彼は、花粉粒は粗くて弾力のある外膜と薄いデリケートな内膜で細胞の芯を包んでいると考えた。水を吸って外膜が破れるのは不自然であって、普通は内膜の大きな弾性で防がれる。内膜は花粉粒がふくらむと孔から膨出し、花粉粒の破裂を防ぐ安全弁としてはたらくと考えた。彼は、花粉から通常油様液の形である物質が分泌され、柱頭からの分泌物と混って新し

い物質となり、その物質が花柱内を流れ胚珠に行き、そこで胚をつくり始めるとした。しかし、この考えは、そののち雑種作りの実験でわかった事実と合わなくなつて取り消している。

一方、Gleichen(Baron von Gleichen Russworm)はその著‘Das Neueste aus dem Reiche der Pflanzen’(1764)の中でKölreuterの考えをいろんな点で批判した。彼はNeedhamの見た花粉粒内の粒子は動物のように動くと述べ、それらの粒子は生命をもっており、動物の精子に相当するものとした。そしてこれらの粒子の一つが胚珠に入つて胚になるものと考えた。この考えは当時の発生についてのはやりの説を植物に導入したもので、またMorelandの花粉が胚をふくむという説を修正したものであった。花粉が破裂して放出される内容物の中の粒子が個々独立の動きをするように見えることは、Gleichenにとって1個の花粉が多くの未来の胚をふくんでいる証拠であった。

この思想をさらに発展させたのはTurpin(1820)である。彼は花粉粒の膜は2層から成り、生殖液(fovilla)は内膜に包まれていると述べた。ここで‘fovilla’を‘生殖液’としたのは苦しい訳であるが、まだ受精とか受精の本質とかがわかっていない時代であるし、‘精液’とするのはためらわれるからである。

さて、Turpinのみるところ、花粉粒は水につけられると外膜が裂け、内膜がふくらみ、薄膜の腸に似た管が出てくる。やがてこの管は破れ、中の生殖液は多くの小さな粒子とともに放出される。それらの粒子はそれぞれ独自の運動をし、動物の精子に比較されるものであった。

ただし、Turpinが本当の花粉管を見たのか、水中に流出した花粉の内容が管の形になったのを見たのか、この点は全く明らかでない。

この間、安田⁽¹⁴⁾によれば、上記のような、いわば精子説というべきものと反対の、卵子説にくみすると考えられる説も唱えられていた。動物の方で精氣が卵に刺戟を与えるという説が唱え出されると、その考えを植物に借用して、花粉の精氣が子房中の卵に影響を与えるという説が次第に現れてきた。先述のGrew(1682)の‘vivifick effluvium’も、このような考え方の一つであろうか。

しかし、Smellie(1790)は大著‘The Physiology of Natural History’の中で、「花粉が柱頭上で湿気を吸収し、破裂して精氣を発散しても、これが必要なところに吸収される前に、吹き飛ばされてしま

うだろう.」と述べて、そのような精気について反対している。これは卵子説そのものに反対しているのではなく、卵と精気の両方が必要だとする考えを否定したものと思われる。

Rotheram (1790) はその著 ‘The Sex of Plants’において、「精気が風に吹き飛ばされるようなことはない。花粉が柱頭につくと、その柱頭に接着する側に水分が与えられ、その側で花粉は破れる。そして精気はその破れた側から柱頭に吸収される。この簡単な事実は多くの花で、特別の顕微鏡 (proper microscope) で見ることができる.」として、Smellie の説に反駁した。

以上のように、今日からみれば、明らかにあやまりである説がしきりと出されたわけである。しかし、それでも、花粉に何とか種子形成における役割を見出だそうとしている様子がうかがえる。こうして花粉の意義—花粉のはたらきが考えられるようになってきたことは、受精過程の本当の姿に一歩一歩近付いてきていることを意味している。

6. 花粉管の発見

イタリアの数学者であり天文学者でもあった Giovanni Battista Amici は、自分でつくった顕微鏡で、ある日スペリヒュの雌ずいの先一柱頭を観察した。柱頭は多くの毛でおおわれており、毛の中にはいくつもの微粒子が入っていた。以前、彼はシャジクモの細胞の中の粒子が動く（今日では原形質流動に伴う動きであることが知られている）ことを見ていたので、柱頭の毛の粒子も動くかどうかを調べ、やはり動くのを見てよろこんだ。観察をくり返しているうち、偶然毛に花粉粒のついているところが鏡下に現われた。突然、その花粉粒は裂けて、いく分透明な一種の管が伸び出した。管は柱頭の毛を伝って伸長し、やがて柱頭の組織に入った。それから3時間もの間、彼は観察を続け、細胞質顆粒がその管の中を循環しているのを見た。しかし、結局はこれらの顆粒の行方を見失ったので、顆粒が花粉粒に戻ったのか、柱頭に入ったのか、または何かの理由で溶けてしまったのかをはっきりさせることができなかった。1824年のことである。

いずれにせよ、Amici はこの年、花粉粒から一種の管が出ることを確認し、発表した。しかしこの時には「花粉が裂けるのは水分過剰の結果であって、ふつうは生殖液は内側の弾性のある膜に包まれていて、わずかずつ濾過して出てくる」と Kölreuter や Gärtner が信じていることを述べ、「だからスペリヒュの

花粉はそれらの例外である」とした。ただし、Amici が本気で例外と考えたのか、あるいは管形成が自然の法則と考えたのかははっきりしない。

史上、花粉管の発見は Amici (1824) によってなされたとされる。しかし、その以前にもおそらく花粉管を見たであろうと思われる人が何人かいる。

その第1は Kölreuter (1761-'66) である。彼は花粉粒が内外2層の膜で包まれ、ある種では外層にトゲや模様（彫紋）のあるのを見た。そして花粉粒が水に濡れると、内膜は孔から乳頭状に突き出てくること。その突起はある場合には破裂して内容を放出することに気付いた。このことについては、ある程度花粉が吸水して膜が裂けずにふくれると、孔から内膜が突出して乳頭状突起が形成されると正確に説明した。植物生理学の創始者とされるドイツの Sachs は、ここで乳頭状突起といわれているものは花粉管の始まりであると指摘している。（ただ、私がイネ科の花粉で経験したところからすると、乳頭状突起の形成は必ずしも花粉管の始まりとは言えない。発芽能力を失った花粉も、アルコール蒸気や水蒸気を吸わせれば、このような突起を生じことがあるからである。しかし Kölreuter が乳頭状突起を見ているかぎりは、それに続いて起こる花粉管形成を観察している可能性はある。）

第2は Rotheram (1790) である。彼は花粉が柱頭につくと、ついた側が破れて精気が放出され、柱頭に吸収されるとし、その事実は特別の顕微鏡で見ることができるとした。安田⁽¹⁴⁾はこれについて、「此記述の程度では明かでないが、若し精気を顕微鏡で見たとすると、其精気こそ今日云ふ花粉管の事で、同氏は實に花粉管の発見者と云ふ事になる」と述べている。

第3は芸術家 Francis Bauer (1758-1840) である。彼は有名な植物学者 Robert Brown の著作の多くに挿図を入れたが、すでに18世紀の終わるまでに花粉管を描いている。1805年にはトウワタ科の花粉塊を発見し、かつその発芽をも描いたのである。けれども彼は、それらの管について何一つ説明していない、どう理解したのかは全く不明である。

第4は前記の Turpin (1820) である。彼は花粉粒の内膜がふくらんで、薄膜の腸に似た管をつくると記している。しかし、実際に花粉管を見たのか、あるいは水中に流出した内容物が管状にかたまとったのを見たのか、この点が明らかでない、と Wodehouse は述べている。

このように、Amici 以前に花粉管を見た人はおそらくあるであろう。ただ、それを正しく観察し、記載

したのは Amici が初めてであると考えることができよう。

7. 胚発生をめぐる論争

花粉管の発見は、若いフランスの植物学者 Adolph Brongniart を刺戟した。彼は（1）花粉の発達と構造、（2）花粉と柱頭の相互作用、（3）胚珠への生殖物質の導入、（4）胚珠の発達と構造など数項目の問題を提起し、これらについて精力的に研究した。その結果 1827 年に、"Mémoire la génération et le développement d'embryon dans les végétaux phanérogamiques" と題する論文を発表し、いくつかの重要な見解を示した。

第 1 の問題について若干の結果を紹介する：

1) 花粉膜は 2 層から成り、外膜は厚く、しばしば多細胞組織でできている。たとえば *Cobaea* (ハナシノブ科、コベアの類)・*Ipomoea* (サツマイモの類)・*Datura* (チョウセンアサガオの類)・*Mirabilis* (オシロイバナの類) の花粉がそうである。（これは表面の網目模様を見あやまつたのである。）

2) Amici のスペリヒュでの実験結果を追認し、さらに、調べたどの種類の花粉も花粉管を出すことを見た。

3) 内膜は伸長して管が伸びるにつれ、これをカバーして行く。（花粉管は内膜が伸長して形成されて行くとみたらしいが、今日では管膜は内膜由来でないことがわかっている。しかし、つい 2, 30 年前までこの見解がとられていた。）

4) ある種の花粉、たとえば *Oenothera* (マツヨイグサの類) の花粉などは、花粉管が 2 つあるいはそれ以上の孔から出てくる。

5) 花粉管には精子のはたらきをする粒子 (spermatic granules) が含まれている。これら微粒子は個々独立の運動をしているように見え、明らかに動物の精子に似たものである。

6) これら粒子の運動は低温でゆるやかになる。このことが、ある植物が寒期に結実しない原因と考えられる。

7) spermatic granule は種によって大きさや形が違う。

Brongniart は花粉管のことを spermatic tubule、つまり精子をなう管と呼んだ。

第 2 の問題、すなわち雌ずいの上での花粉の行動については、次のようなことが述べられている。

1) 花粉管が柱頭に侵入するという Amici の発見

を事実と認める。

2) 柱頭には柱頭や花柱を構成する細胞の伸びてできた多数の毛がある。

3) 柱頭全体は花粉から生殖液を吸収するしくみになっている。

4) 花粉管は柱頭組織深く侵入するが、やがてその先端がふくらんで破裂する。

5) かくして spermatic granules は組織内に放出され、震動しながら花柱を下り、胎座や胚珠に入る。なお *Hibiscus* (フヨウの類) や *Nuphar* (コウホネの類) では、柱頭の表皮は多細胞の組織ではなく、均質な膜であると考えられた。これらの場合、花粉粒は柱頭の毛にとらえられて、柱頭表面の膜と接することを避けられるが、花粉管が伸びて柱頭の表皮につく、表皮は花粉管膜と同様な膜質で、両膜はその表面で結合し、花粉管と柱頭表皮下の間隙との間が直接連絡するようになる。それは丁度アオミドロのような藻類に見られる管と管の間に起こる接合に似る。このようにして spermatic granules は柱頭から子房に向かって移動し、胚形成にあずかる。

以上の見解は今日からすればおどろくべきものであるが、当時は高く評価され、Brongniart はパリ科学アカデミーから実験生理学賞を受けられた。

このように、Needham, Gleichen, Turpin, そして Brongniart において、花粉粒内に含まれる微粒子が動物の精子と同様のはたらきをもつこと、また、これらの粒子が柱頭の上でか、雌ずい組織の中でか、何らかの方法で放出され、花柱から子房へ向かうという見解に接した。これらの説があやまりであることを悟るには、ブラウン運動の性質が理解されねばならなかつた。

Brongniart がパリで賞を受けた頃に、Raspail は花粉の発達や構造を研究し、花粉粒内の粒子の運動は外因によるものであり、それらの粒子は生命をもっていないと結論した。

Robert Brown (1827) はこの現象をとり上げ、マツヨイグサに近い *Clarkia* の花粉で研究して、その粒子の動きは蒸発とか対流とかいった外因によるものでなく、粒子自身の固有の運動であるとみた。次に多くの種類の花粉で同様なことを観察したのち、*Equisetum* (スギナの類) やコケの胞子、植物の葉その他の部分 (の微細粉末) にも、水に浸けると同じことが起こるのを見た。さらに彼は、それぞれ 20 年と 100 年の間、乾燥保管してあった臘葉からとった花粉を調べた。これらの花粉の中の粒子も、運動は緩慢

であったが、とにかく運動したのである。（このような乾燥花粉は水に浸しても容易に破裂しないはずであるが、岩波⁽²⁾の述べているように、水中に花粉内容を放出させる手段をとって調べたのかも知れない。）これらの微粒子がそんなに長く生きられるものかという疑問をもち、彼はジュラ紀上部の化石木を焼き、十分すり砕いて得た粒子を水に入れてみた。それらの粒子は花粉の微粒子と同様にゆれ動くのである。そこで珪化木や化石を含まない石を粉末にして調べたが、これらでも同じ結果が得られた。

以上のことから、彼は粒子の震動はその種類がどうであろうと、ほとんどすべての粒子に共通したものであるが、粒子自体に固有のものであって、外因によるものではないと結論した。Brown のこれらの研究から、この現象はブラウン運動と名付けられた。彼はこの運動が微小粒子に普遍的に見られることを発見しながら、なおそのことが、いわゆる “pollen spermatozoa” 説を妨げるものでないと考えていました。しかし Raspail は、花粉粒子の振動は外因によるもので、これらの粒子は動物的な小体でないことを、より有力な証拠を示して主張したのであった⁽³⁾。（ただし、どのような証拠をあげたかは記されていない。）

Brongniart, Brown, Raspail 間の論争はパリ・アカデミーで委員会を設置して審理された。その結果、委員会はやはり Brongniart の spermatozoa 説を支持し、彼をアカデミー会員に推薦した。1828 年の論文で Brongniart は再度従来の自説を主張し、花粉の中の粒子は動くばかりでなく、形も変えることから無生物ではないとした。ここで彼はおどろくべきことを述べている：花粉は水または柱頭上の水分により外膜が縮まり、内膜を外へ押し出す。

しかし、Amici は spermatozoa 説を肯定しなかった。彼は今一度この問題に専念し、スペリヒュやムクゲその他で研究を進めた。1830 年、彼は芸術家で植物学者であり、花粉の研究もしていた Mirbel (C. F. Brisseau-Mirbel) に “Sur le mode d'action du pollen sur le stigmate” と題した論文書簡を送り、次のような観察結果と意見を伝えた：「スペリヒュをはじめ多くの植物では花粉管内の生殖液は循環しており、これはムクゲで最もよくみられる。ムクゲでは一般に 2~3 の花粉管が同時に花粉粒から出てくる。アオイ科の他の種には 1 花粉粒から 20~30 もの管が出るものもある。管は花粉粒から出て柱頭に入る。このことは全く確かなことであり、多くの植物で見ることができる。しかし、Brongniart が観察し、述べてい

るよう、生殖液が花柱の誘導組織の間隙を通り抜け、胚珠へと移るのであろうか？いや、花粉管が少しづつ伸びて花柱の全長を進み、胚珠と接触するのである。各々の胚珠はそれぞれ一つの花粉管と対応するのである。」

Amici はまた、花粉粒は花粉管を花柱の長さだけ伸ばすに足る十分な養分を供給できない、と述べているが、間接的な証拠しか示すことができなかったので、これ以上の論議を進めていない。しかし、彼は花粉の粒子は花粉管が破れて放出され、胚珠へと進むのではなく、花粉管によって循環しながら運ばれて行くことを観察したのである。当時はまだ精細胞が花粉管によって胚珠へと送られるという知見に至らなかったのであるが、百のやかましい議論より、一つの注意深い正しい観察が大切であることが、ここに示されたと言えよう。

8. 花粉外膜の多細胞説とその否定

これまで述べてきた研究史は、その多くを Wodehouse⁽³⁾ によっているが、このテーマに関する話は彼の書では大体このあたりで終わっている。花粉の形態学の本であるから、それもやむを得ない。あとは主として Maheshwari⁽⁴⁾ に頼ることになるが、今一つだけ Wodehouse から引用しておきたい。それは、1830 年前後に上述の spermatozoa 説と並んで、花粉外膜が多細胞の組織でできているという説があつたことである。花粉粒内に多数の精子様粒子を含むと考えるなら、それらを包围する花粉膜（花粉外壁）も、成る程多細胞の組織とみてよいはずである。

Brongniart (1827) はある種の花粉の外膜は多細胞の組織でできているとしたが、Meyen (1828) その他も、ヘメロカリスやアマリリスなどの花粉粒で、外膜が多数の平坦な、油をみたした細胞から成ると述べた。Hugo von Mohl (1834) も花粉の外膜が多細胞構造のものであるとした。そして外膜が平滑で粒の集まった状態になっているものは、細胞が非常に小さくなつて粒状になったものと考えた。このような考えは、油様物質の分泌はすべて細胞によって起こるという、当時はやりの考えに基いている。von Mohl は外膜のトゲや乳頭状突起のようなものは細胞が極端に変わったもので、その先端から腺細胞同様に油を分泌するという、大きなあやまりにおちいった。

von Mohl の植物学への貢献には大きいものがある。道管が細胞由来であることを最初に言ったのも、原形質膜の重要性を最初に示したのも、‘protoplasm

(原形質)’という語を植物に適用したのも彼であった。彼はまた自分でレンズを磨き、顕微鏡をつくることができた。近代の顕微鏡は彼の発明や、顕微鏡的測定法の改良に負うところが多いといわれる。当時顕微鏡下に置く被検物は、押しつぶしたり、裂いたり、すりつぶしたりして見るのが普通であったが、彼は初めて横断あるいは縦断切片によりプレパラートをつくった。このような立派な業績があるのに、なぜ von Mohl は花粉の外膜の構造を見あやまつたのか、その点については Brongniart の影響がなかったとは言えない、と Wodehouse は述べている。

Carl Julius Fritzsche は von Mohl のあやまちを指摘した。彼はその著 “Ueber den Pollen” (1836) の中で、このことを明らかにしたのである。彼は外膜が多細胞組織でないことを立証するのに大変苦労した。まず花粉粒を硫酸で処理して、内容物と内膜を溶かし出して外膜だけにし、これを 2 枚のガラス板にはさんだ。上下のガラス板をすり合わせるように回し、外膜の小片、ときには個々の粒状物をとり出して、これらを十分に検鏡した。こういった実験の結果、彼は、外膜の基本構造は、その中に粒を埋めた均質な基質からできているのであって、多細胞構造のものではないと結論した。さらに、サツマイモの類その他の花粉で、外膜から 1 個のトゲを分離することに成功し、トゲは粒状物が高度に発達したものであることを見た。多細胞構造であるとされる外膜をもつ花粉の 1 例として、彼は *Cobaea* (ハナシノブ科) の花粉をとり上げ、その構造をきれいに図示して明快に説明した。この花粉の外膜は、一見 von Mohl がそう見做したように、多くの細胞からできているように見える。しかし表面の模様は、ただ膜の肥厚したものにすぎない。Fritzsche は彼が調べたどの場合も本当に細胞組織と見られる外膜はなかったと述べ、このことがすべての植物の花粉にあてはまるとは断言できないが、多細胞構造の外膜をもつ花粉がいつか発見されるという希望はほとんど持てないと記し、外膜多細胞説を打ち消したのであった。

9. 花粉管端が胚になる

— Schleiden 説をめぐる論争 —

花粉管が花柱内を伸長して胚珠に達する事実を Amici が公けにすると、新しい形の精子説が現われた。細胞説で有名な Matthias Jakob Schleiden (1837) の説がそれである。彼は花粉管が柱頭から子房へと進み、最後に珠孔を通って胚珠に入るという

Amici の報告を認めたが、想像を広げて、花粉管の先端は胚のうの膜を押しつけ、直接胚原基となり、次いで何度も分裂して胚をつくるとの見解を公表した。このようなあやまつた見方にもかかわらず、Schleiden は細胞学の権威としての自分の勢力と、あらゆる反対者を攻撃する鋭い弁舌によって、この説に多くの支持者を得た。それら支持者の 1 人として、特に熱狂的にこの不合理な見解を支えたのが Schacht (1850) であった。

Amici は大胆にもこの Schleiden の意見に反対した。1842 年、Padua で開かれたイタリアの博物学者の会で、胚は、すでに存在している胚珠の一部が花粉管中の液の作用で発生を開始して生じるものである、との見解を表明した。Schleiden (1845) はこれに強く反撥し、1837 年の自分の注意深い、完全な研究があったのちに、そのような意味のない反対を唱えることは、この分野の新参者にしてはバカげていると述べた。さらに *Cucurbita* (カボチャの類) でのいくつかの新しい観察結果を記し、Amici の観察が全くのあやまりであること、自分の見方が真実である証拠を、自分を訪れる人には誰にでもお見せしようと述べた。

Schleiden のきびしい批判にも屈せず、Amici はさらに研究を続けて、ラン科の *Orchis* で前記の見解の、つまり胚は胚のうにすでに存在しているものから生じるという、決定的な証拠を示した (1847)。この Amici の見解を強力に支持したのは Wilhelm Hofmeister (1849) である。“Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen” と題する有名な論文の中で、彼は 19 属 38 種の植物で観察した結果、どの場合にも胚は胚のうにあらかじめ存在する細胞に由来するもので、花粉管起原のものでないと結論した。Hofmeister は明快かつ莊重に彼の観察結果を記述したが、この説はたちまち多くの研究者に信服され、また、まもなく英、仏、独の研究者によって確認された。

Schleiden と Schacht はそれでもなお彼らの見解を堅持した。Schacht は 1850 年にこの点についての多くのきれいな図を入れたモノグラフを出している。それらの図はいずれも卵細胞を花粉管の先端とあやまって描かれていた。その終りに、彼はこう述べている：「あやまちをおかす傾向は人間にとって先天的なものである。人の頭脳のはたらきは、手のはたらきと同じように、決して完全なものではない。だから、私があやまちや思いちがいをしないとは言えない。しかし私は、できるだけそういうことを少なくするようにつとめている。—— 花粉管が胚の起原であることについ

ては、何びともそれがあやまりや思いちがいであると、私を確信させることはできない。私のプレパラートは全く確かなものなので、そのことに反対するいかなる批判にも、自信を以て応えることができる。」——アムステルダムのオランダ帝室研究所は、この Schacht の研究に賞を贈って、その勞に報いた。

しかし、Schleiden や Schacht に反対する証拠がやがて圧倒的に多くなってきた。1856 年、Radlkofer はこの問題についての広汎なレビューを発表して、Hofmeister の結論を全面的に受け入れた。ここに至って遂に Schleiden はあらゆる植物学の研究を断念し、Dresden に移って歴史や哲学の個人教師となつたのであった。

10. 種子植物における受精の発見

19 世紀の後半に入って、下等な植物や動物で受精現象が次第に明らかになってきた。Thuret (1854) は *Fucus* (ヒバマタの類) で、卵はそれが分裂して新しい植物体をつくる前に、精子によって活性化されねばならないことを示した。1855 年に Pringsheim は *Vaucheria* (フシナシミドロの類) の小さな角状の造精器に精子を見出だし、この精子が卵に入らなければ卵は発育を始めないことを示した。さらにその翌年に彼は *Oedogonium* (サヤミドロの類) の運動している精子が卵に接触し、侵入するのを認めた。

ドイツの動物学者 Oscar Hertwig (1875) は、地中海でウニの受精を観察して、減数分裂の事実を知った。彼はこれまでの下等動植物での受精についての報告をも考慮に入れ、受精の本質は雄の親からの一つの核と雌の親からの一つの核の結合であることを表明した。

Mirbel (1833) は *Cucurbita* で花粉母細胞から花粉四分子の形成されるのを見た。この花粉四分子の形成過程を解明したのは Hofmeister (1848) である。その後に Reichenbach, Hartwig その他の研究者によつて、いくつかの被子植物で、成熟花粉に 2 個の核のあることが報告された。Edward Strasburger (1877) と弟子の Elfving (1879) は數科の植物に観察を広げ、花粉粒内に核が二つあるものが廣く存在するのを見た。Elfving の描いたオオムラサキツユクサ (*Tradescantia virginiana*) の花粉粒の図には、雄原核のまわりを明らかに栄養細胞の細胞質とは異質の細胞質がとりまいている。Strasburger も Elfving も、花粉粒内にある二つの核のうちの一つは、もともと花粉粒の周縁部で切り出された小さい細胞の中にあつ

たものが、のちに隔膜の消失によって遊離したものとみた。

Elfving はまた、人工培地中で花粉を発芽させ、不成功的ときは花柱切片により花粉管のプレパラートをつくった。こうして彼は、今日われわれが 2 個の雄配偶子 (精細胞) の核と花粉管核あるいは栄養核として認識している計 3 個の核を見出だすことができた。不運なことに、当時 Strasburger も Elfving も花粉粒内で切り出された小さい細胞を栄養細胞あるいは前葉体細胞とみ、大きい細胞を雄原細胞とするあやまちをおかした。彼らはさらに、花粉管内のすべての核は、のちに消失するとした。しかし、これらのあやまちは、Strasburger の次の論文 (1884) で訂正された。

受精の一方の相手、雌側の体制—胚のうの発生と構造も、花粉の構造や行動とともに明らかにされて行った。胚のうの構造の最初の研究は Hofmeister (1847-1861) によってなされた。彼は胚のうの両極に二つの細胞群の存在を認めた。珠孔側に位置する細胞群を 'germinal vesicles' あるいは 'embryonal vesicles' と名付けたが、それらの細胞はいずれも胚になり得ると考えた。また、合点側に位置する細胞群を前葉体細胞と見做した。そして胚のう自体は異形胞子をもつシダ植物や裸子植物の大胞子あるいは雌性配偶体と相同であると説明した。

1877 年から 1881 年にかけて、胚のうの発生についての集中的な研究が、何人の植物学者によって行われた。たとえば Strasburger (1879) は、今日われわれが知る胚のうの形成様式・構造などをほぼ正確に記述している。Treub と Mellink (1880) はこれらを追認したが、いくつかの例外をも記載した。若干の植物で彼らは、大胞子母細胞が通常のように 2 回分裂せず、ただ 2 個の娘細胞に分かれただけであり、そのうちの上側 (例. *Agraphis patula*, ユリ科) か下側 (例. *Narcissus tazetta*, フサザキスイセン) が胚のうになることを見た。さらに *Lilium* や *Tulipa* では娘細胞の形成は全く省かれ、母細胞から直接胚のうの生じることを見出だした。*(Agraphis patula* は現在では *Scilla patula* と改められ、ツルボ属に入れられている。しかし、ツルボ型の胚のう形成は 2 娘細胞の下側 (内側) の細胞が胚のうになるので、上の記述は見あやまではないかと思う。)

1884 年、Strasburger は記念すべき論文 "Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen" を公けにした。この論文の中で、彼は、花粉粒内の、四分子形成時に 1 個であつ

た核が第1の分裂で2核となり、栄養核と雄原核になること、雄原核は花粉発芽の前後で起こる第2の分裂で二つの雄核（精核）となり、花粉管によって胚のうに送られ、そこで花粉管から胚のう中に放出されること、放出された雄核のうち一つが卵核と融合して受精（syngamy）が完了することを示した。このように Strasburger は、種子植物の有性生殖の姿を明らかにしたのである。古くからの多くの研究者のさまざまな観察や推論の結果、正しい知識が集積されたところでこの結論が出、花粉の役割が正しく理解されるようになったと言えよう。

しかし、ここに到達するまでには、いくつかの必要条件が満たされなければならなかったと私は思う。第1に顕微鏡の発達である。性能が良くなり、微細なものを正確に見ることができるようにになった。第2に解剖技術の進歩である。薄い切片がつくれ、良いプレパラートが得られるようになり、より鮮明にものを見ることを可能にした。第3に染色技術の進歩である。1877年の論文で、Strasburger は花粉管中の核は受精前に消失するとしたが、これは当時、核の染色にヨード・グリーンを用いたためであった。この色素ではしばしば核の染まりが悪く、核が見分けられなかつたのである。1884年の論文ではピクロカーミンで染色していること、花粉粒を切って薄い切片とする技術を用いたりしていることで、十分に核を追うことができたのである。染色という、顕微鏡観察にきわめて有効な手段を用いることができるようになったのは、人工染料が発明されたことによると思われる。イギリスやドイツにおいて、19世紀中葉から染色工業が発達し始めたことに注目したい。そしてドイツでは、当時怒涛の勢いで産業革命が進められていた⁽¹⁶⁾。

花粉管から放出された第2の雄核の運命については、Strasburger の「受精」の発見後もかなり長い間知られなかった。1898年、S. G. Nawaschin はユリ科の *Lilium martagon* (マルタゴンリリー) と *Fritillaria tenella* (バイモの仲間) で研究して、被子植物では二つの雄核はともに受精に関与し、一つは卵核と融合し (syngamy)，他の一つは胚のうの中央に位置する二つの極核と融合する (triple fusion) ことを示した。数ヵ月後、L. Guignard (1899) もまた *Lilium* と *Fritillaria* で同じ現象を報じ、一連のきれいな図を入れて説明した。これらの発見は広く注目され、同様の研究が他の研究者らによって、他の被子植物について進められた。こうして重複受精の現象は、数年のうちに、被子植物一般に起こるものと考え

られるようになった。雄核と極核の融合によって胚乳が発育するということは、Strasburger (1900) によって明らかにされたのである。

11. 付 記

以上、ナツメヤシに始まる植物の性の問題、種子形成と花粉の関係、胚の起源に関する論争、花粉の構造、受精の発見へと、主として Wodehouse⁽³⁾ と Mahe-shwari⁽⁴⁾ の記述をもとに、花粉の役割がわかるまでの研究の進展をみてきた。最後に、若干付記しておきたいことがある。

(1) 裸子植物における受精の発見について

Strasburger (1884) は種子植物の受精過程を明らかにしたが、それは被子植物についてであった。従って裸子植物の受精過程が明らかになるのはその後ということになる。もちろん Strasburger は裸子植物にも着目し、1892年に “Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen” (Histol. Beitr. 4) と題した論文を発表している (池野⁽¹⁷⁾ の文献による)。

しかしながら、裸子植物では雄性配偶子が運動する精子になるものがある。裸子植物の精子（精虫）発見の発表は、まず1896年（明治29年）に平瀬作五郎によりイチョウで⁽¹⁸⁾、つづいて1ヵ月後に（同じく1896年）池野成一郎によりソテツでなされた⁽¹⁹⁾。ともに日本植物学会の機関誌、植物学雑誌に短報として和文で、2年後、ともに東京帝国大学理学部紀要に仏文、図入りで発表された（湯浅⁽²⁰⁾による）。同年（1898）、池野は独文でもソテツの生殖器官の発達と受精過程について発表している (Jahrb. wiss. Bot. 32.)。裸子植物における動く精子が2人の日本人によって発見されてから、ちょうど100年が経ったことになる。

ソテツ類での精子の発見は1897年に Lang の発表した *Stangeria* がソテツにつづくが、*Zamia*, *Microcycas*, *Dioon*, *Ceratozamia*, *Bowenia* などの精子は20世紀に入ってから、すなわち1901年から1926年までに発見された（池野⁽¹⁷⁾ の文献による）。こうしてみると、裸子植物一般の受精過程が明らかになったのは、大体1920年代あたりと考えてよいのではないかろうか。

(2) 電子顕微鏡による新知見

戦後実用化が始まった電子顕微鏡の発達は、植物学においても、とくに1960年代以降、さまざまな新知見をもたらした。ここに花粉および胚のうに関し、現在理解されているところを一、二述べておく。

a. 花粉は多細胞体である

薬から出た花粉がただ1個の核しかもっていない植物も少数ながらある（例、ヒノキ、イチイ、コノテガシワ）が⁽²¹⁾、大部分は2個以上の核をもつ。30年ぐらい前まで、被子植物の花粉は1個の細胞の中に1個の栄養核（花粉管核）と1個の雄原核（当時は生殖核とよんだ）をもつか（2核性花粉）、1個の栄養核と雄原核の分裂で生じた2個の雄核（精核）をもつ（3核性花粉）ものと考えられていた。古くから雄原核を栄養細胞の細胞質より密度の高い細胞質がとりまいていることが知られながら（私自身もイチリュウコムギの花粉の発達過程を追っていたとき、そのことを認識した）、細胞膜を光学顕微鏡で見ることができないために、これを細胞と言いきれなかったのであろう。電子顕微鏡での観察は、雄原核をとりまく細胞質の外縁に、薄いが、細胞膜のあることを明らかにした。それは1960年代中頃のことである（例えば22), 23)。

こうして、現在われわれは、被子植物の花粉は大きい栄養細胞（vegetative cell）の中に小さい雄原細胞（generative cell）が入りこんだ（2細胞性花粉）、もしくは発芽前に雄原細胞が分裂してできた2個の精細胞が入った（3細胞性花粉）、最もかんたんな多細胞体、つまり雄性配偶体であるという見解に立つようになった。

従来 generative cell, generative nucleus は生殖細胞、生殖核とよんできたが、生殖細胞とは本来雌雄の配偶子を指すので、この呼称は今、文部省学術用語集⁽²⁴⁾ではなく、それぞれ雄原細胞、雄原核となっている。雄原細胞の分裂で生じた細胞は精細胞（sperm cell）となっているが、それならば前段階の細胞を雄原細胞でなく、精原細胞とよびたい気がする。ところが精原細胞という語は動物学で一次精母細胞に変化する手前の時期の細胞（spermatogonium）に当てている。すでに染色体数の半減している generative cell とは異質のものであるということで、混同を避けるために雄原細胞なる語を採用したのであろうか。それならば、雄原細胞の分裂でできた2個の細胞を雄細胞（male cell）、その核を雄核（male nucleus）としてもよさそうだが、これらは用語集にはない。本稿では英訳そのままに雄核としたところがあるが、用語の問題は今後検討すべきことの一つであろう。

b. 花粉管は内膜の‘延長’ではない。

花粉管は花粉内膜（内壁、intine）に物質が填充されて伸長したものとの見方があったが、電子顕微鏡での研究の結果、今では花粉管膜は花粉粒内で内膜内側

に形成され、管は先端成長をしながら、ある程度伸び出した内膜を破って（？）伸長することが明らかになった⁽²⁵⁾。花粉管が先端成長をすることは以前から知られていたが、このこと一つをとっても内膜が伸びて管が形成されるというのは矛盾している。光学顕微鏡での観察においても、渡辺・市河⁽²⁶⁾がすでに花粉管が内膜由来でないことを指摘している。

c. 極核は胚のう内の中央細胞の核である

極核は長い間、ただ胚のう中央部に位置する核とされ、細胞の中の二つの核とは見做されていなかった。電子顕微鏡でのワタの胚のうの観察から、Jensen(1972)⁽²⁷⁾は卵装置と反足細胞の間の、極核のある大きい区域が細胞膜にとり囲まれた細胞であることを確認した。この大きい細胞を彼は central cell と名付けた。中央細胞という訳をつけておくが、central cell という用語には問題がある。裸子植物では花粉粒内に生じた generative cell（雄原細胞とすべきか？）が分裂して central cell と stalk cell（柄細胞）になり、前者はさらに分裂して2個の精子あるいは精細胞となる、というように、精子や精細胞になるものとの細胞に central cell という名がすでにつけられているからである。種子植物の生殖関係の用語は、以上挙げたところでもわかるように、まだ多少の混乱がある。

なお、natural history の訳語について一言。本稿では natural history を英和辞典の訳通り「博物学」で通したが、文部省の学術用語集には「自然史（誌）」となっている。自然史博物館もある現在、「自然史」あるいは「自然誌」を訳として用いるのがよいであろうが、私自身感覚的になじめないところもあるので、あえて「博物学」としておいた。

引用・参考文献

- 1) 渡辺光太郎：花粉の機能発見の歴史。生物学史研究ノート No. 6, 6-24 (1958).
- 2) 岩波洋造：花粉学大要。風間書房 pp. 5-19 (1964).
- 3) Wodehouse, R. P. : Pollen Grains. Their structure, identification and significance in science and medicine. McGraw-Hill Book Co. pp. 15-100 (1935).
- 4) Maheshwari, P. : An Introduction to the Embryology of Angiosperms. McGraw-Hill Book Co. pp. 1-27 (1950).
- 5) 新村 出（編）：広辞苑。第4版 岩波書店

- (1991).
- 6) 佐々木淑子：おお棗椰子よ、図書（岩波書店）
第542号、34-39（1994）。
- 7) 最新園芸大辞典 誠文堂新光社（1969）。
- 8) Corner, E. J. H. • 渡辺清彦：図説 热帶植物集成。広川書店（1969）。
- 9) 園芸植物大辞典 小学館（1989）。
- 10) 奥田光郎：エジプト神話の動物・植物 I. 関西外大研究論集 第59号、635-652（1993）。
- 11) 市河三次：浮彫「ナツメヤシ授粉」の謎。花粉研究会論集 花粉 第1号、9-14（1971）。
- 12) 佐々木 喬：作物ノ花粉ノ貯藏ニ就キテ。農学会報 212号、257-278（1920）。
- 13) 沼田 真・斎藤一雄：生物学史－生命の探究－科学史大系 IX. 中教出版（1953）。
- 14) 安田貞雄：高等植物生殖生理学。養賢堂（1947）。
- 15) ローゼンバーグ, E. (今堀和友 訳)：現代生物学入門－細胞と分子の生物学－。培風館 p. 2 (1972)。
- 16) 湯浅光朝：解説科学文化史年表。中央公論社（1950）。
- 17) 池野成一郎：植物系統学。増訂第7版 裳華房（1948）。
- 18) 平瀬作五郎：いてふノ精虫ニ就テ。植雜 10 (116), 325-328 (1896)。
- 19) 池野成一郎：そてつノ精虫。植雜 10 (117), 367-368 (1896)。
- 20) 湯浅 明：植物の精子。東京大学出版会（1969）。
- 21) 日本花粉学会編：花粉学辞典。朝倉書店 p.51. (1994)。
- 22) Sassen, M. M. A. : Fine structure of germinated *Petunia* pollen. In H. F. Linskens (ed.), Pollen Physiology and Fertilization. North-Holland Pub. Co. pp. 167-169 (1964).
- 23) Maruyama, K., H. Gay and B. P. Kauffmann : The nature of the wall between generative and vegetative nuclei in the pollen grain of *Tradescantia paludosa*. Amer. J. Bot. 52, 605-610 (1965).
- 24) 文部省：学術用語集 植物学編（増訂版）。丸善（1990）。
- 25) Larson, D. A. : Fine-structural changes in the cytoplasm of germinating pollen. Amer. J. Bot. 52, 139-154 (1965).
- 26) 渡辺光太郎・市河三次：花粉の発芽に関する一、二の知見。花粉誌 第6号、3-8 (1970)。
- 27) Jensen, W. A. : The embryo sac and fertilization in angiosperm. Harold L. Lyon Arboretum Lecture (Univ. Hawaii) No. 3, 1-32 (1972).