

論 説

シダ胞子の発生学的、形態学的研究および
その意義について

A ジュウモンジシダを中心として

川崎次男* 倉本嗣玉**

Embryological and morphological studies on fern spores and their significance.

A. With special reference to *Polystichum tripterum* Presl.

Tsugio KAWASAKI* and Tsugio KURAMOTO**

はじめに

筆者らはここ数年来、シダ胞子の発生学的研究にとりこんでいるものであるが、それはこの研究がただ単にシダ学ばかりでなく、地質学（とくに花粉分析を中心とした古生物学）、系統学その他の分野において極めて重要な探究の手がかりになることを知ったからである。すでに本誌の第3号39頁において通産省・地質調査所の徳永重元氏は次のように書いておられる。「隠花植物の胞子については化石種においては細かい段階にまで分類が行なわれている例は少ない。従って分後は広葉樹花粉化石と胞子化石に鑑定重点がおかれるようになるだろう。化石を鑑定する側の立場においては、少しでも現生種の花粉・胞子がわかっていることがのぞましく、植物学界における花粉形態の研究の促進をとくに望むものである。」いうまでもなく氏は我が国の微小化石研究の先達であり元老である。我々は胞子の研究からそれらの母植物の系統までを考えようとしているので活石学的配慮は十分すぎる程なされねばならないのである。ここで氏の云をまつまでもなく現生種の花粉・胞子の研究と微小化石研究とはあたかも車の両輪の如く相携えて進歩前進すべきものであろうと考えている。

ところでものの本質をきわめ、ことの真実を確める点で我々が常に気をつけねばならないことが幾つかあるがその中で特に研究材料が生物の場合においては生活の連続性、継続性ということは大切なものの一つであろう。長い生活史の中での一断面のみでものを論じ

ようとする危険性は生物学者が常に感じとっている重要な問題である。ここに我々は胞子の形態を論じる際に発生学的データの必要性を感じ本研究をはじめたのである。今回はこの面を強調してこのようなデータのもつ意義についても論じたい。

材料および方法

本研究に用いた材料は茨城県・筑波山産のものと神奈川県・丹沢大山産のもので、その後前者は同県取手町に移植され、後者は同県相模原市に移植された。前者は倉本が、後者は川崎がそれぞれ別々に観察しほぼ同様な結論を得た。方法は各羽片の裏側より胞子嚢をとりだし、カルノア液で固定したのち、アセトカーミンで染色するという通常の方法の他に、時と場合によってはそれを適当に変更して観察の便にしたのはいうまでもない。なお後日の追試のために①ここに載せた写真は前者のもののみで後者のものは混用されていないし、②顕微鏡の倍率は1.2（×1500）をのぞいてすべて600倍で観察撮影し同じ割合で焼付けたものである。

観察結果および考察

観察の結果は社真に示してあるのでそれらを説明しつつ考察を加えたい。

1. は胞子母細胞の分裂中の写真で比較的中期に近いもので染色体の存在がたしかめられる。
2. は二分した染色体の集団が両極に移動しつつある時期のものである。
3. は両極に移動した染色体が次の第二次分裂に入る寸

* 東京学芸大学・生物 : Dept. of Biology, Tokyo Gakugei University, Koganei Tokyo, Japan

** 茨城県立下館高校 : Dept. of Biology, Shimodate High School, Shimodate, Ibaraki, Japan

前のものと考えられる。4.では第二次の核分裂も終わって四極に移動した染色体がそれぞれ核を形成しつつ、四分子の形成をまつといった段階である。5.は四分子形成が終った直後のもので典型的な Monolete 型の胞子を作る分裂面が見える。6.四分子はやがてそれぞれ四つの胞子に独立し、先ずはじめに伸長しはじめる。7.独立した四つの胞子はある程度まで伸長を行なうと次に肥大しはじめる。比較的大型であった核が次第に縮小して行く。8.核の縮小は著しく、核・細胞質比は0.4以下となる。典型的な Monolete Sporeとして一本のあざやかな Aperture の存在に気がつくであろう。9.核の縮小と共に核は胞子の一隅におしやられていく。10.やがて核は今までと同様の方法では見えにくく胞子の外膜とか、Apertureなどが鮮明になってくる。この時の胞子の表面にはまだ何も見られず模範的な Psilate (平滑型)を示しているのを注意されたい。11.核の消失と共に Sudan III ポジティブの油様小体が胞子内に出現してくる。12.13.核がわずかに見られうるものもあるが、油様小体が逐次その数を増し、容積も少しずつではあるが増大してくるのに気がつく。14.15.核は全く見えなくなり、それと共に油様小体の容積の増大が著しくなってくる。この油様小体は Sudan III ばかりでなく、Sudan VI, Sudan ブラック等の色素にもポジティブである。16.17.油様小体の容積の増量が前者よりはるかに著しくなっていることに気づくであろう。しかし、その数は15よりは16、16よりは17とだんだん少なくなっていくことにも気づく。これはこれらの油様小体の合体・増量を意味するものであろう。18.油様小体の合体と容積の増量は著しく、一つの胞子内にわずかにその数が2~3個ぐらいになってきてしまっている。19.この合体・増量の傾向は著しく、この写真で見られるごとくわずかに一つになってしまっているが、胞子全面を覆ってしまう程の勢いである。20.この所へきて様相が一変する。今まで合体と増量をくりかえしてきた油様小体が少しずつ解体しはじめ顕微鏡下ではだんだん明確にとらえにくくなっていくのである。21.今まであれ程胞子の内部で著しい存在であった油様小体が全く見えなくなり、それが殆んど同時に胞子の表面に凹凸(正確にいうと突起)が見られてくるのである。22.中央部にある二つの胞子をごらんいただきたい。左方のものに Granuloid 様のイボ状突起があることに気づくであろう。さらにこれが発達すると右の胞子の左側に見られ

る完全な Ornamentation にまで発達するのである。この一連の現象、つまり Psilate 型の若い胞子→油様小体の出現→小体の数の増大→小体の増量→小体の合体、増量→小体の解体→Ornamentationの出現——は他のシダ植物においても程度の差こそあれ見られる共通の現象なので我々は目下のところ、この油様小体と Ornamentationの出現との間には何らかの関係があるのではないかと考えている。本種においてはハッキリしていないので何ともないが Diplazium のある種では油様小体のある所、またはあって消えた所から必ず Ornamentation 出現するということさえも観察しているのでこの両者の間には直接的関係があるのではないかと考えてそれらの物質的移りかわりを考察したこともある程である。ともかく本種においてはこの両者は直接的関係とまではいかなくても、間接的な関係があることは間違いなさそうである。それが呼吸基質の如きものなのか、または単に物理的關係なのか、単に貯蔵物質なのかは今後さらに研究して検討を加えたい。

23.24. Ornamentation 形成は著しく進行しており Granuloid から Membranous に移行しつつあることが分るのであろう。しかしここで留意しなければならないことは一つの胞子囊内において各々の胞子が熟していく時期はそれ個性的で別々であるということである。25. 同様のことはこの写真でもハッキリしている。すなわち一方では Granuloid あるいは Membranous の Ornamentation 形成が相当に進捗しているのに一方では油様小体の解体が終わったばかりで胞子表面の状態は依然として Psilate であることである。ここに大きな問題がある。花粉分析でとくに化石胞子などをとりあつかう場合に注意しなければならないことである。筆者の一人はかつて米国のアリゾナ荒原においてシダ植物の化石および胞子について研究したことがある。その際非常に数多くの造胞体(普通のシダの葉)が採集され、物凄く数多くの化石胞子が採れたのはいうまでもない。そこで筆者の一人はその造胞体の裏側にある囊堆をしらみつぶしにしらべてみて実に数多くの未熟胞子と成熟胞子が同一胞子囊内に混在することを発見したのである。これはこの研究の23.24.25.の状態をごらんいただければ容易に想像できることであろう。そこで今度はその地域の土壌中内の化石胞子のみをしらべてみたのである。調査の結果は先程の造胞体の裏側にくっついている囊堆を解体してその未熟胞子と成熟胞子の割合を出した結果とほぼ同様のあたいが得ら

れたのである。さらに驚いたことには今までの記録をみるとこれら単一の群落と見られるものの中に化石孢子としては数種類のもので報告されていることであった。いうまでもないことであるが化石孢子としてのものを記載する際には全形とか、大きさとか、Ornamentationとか、Apertureとかが大きなメルクマールになる。それらの点からのみ、これらの化石孢子をみれば幾通りからの分類が可能になるであろう。未熟孢子と成熟孢子とはまるっきり別の形態形質の表現をしているので完全に別種として記載されてしまうわけである。いわば生活の連続性を断面的にとらえた危険性があったというべきであろうか？ 我々はここにものの本質を形態的にとりあつかう場合にも連続的生活による形態形質の移りかわりを克明に追究するの必要を感じたのである。群盲が象をなでてもものをいうような危険性をいくらかでもふせぐためには、より具体的にいて化石孢子をより正確な意味でとらえるためには連続的に形態形質をとらえる必要があるのである。我々のシダ孢子の発生学的研究の一つにはこのような必要にせまられてはしまったのである。この発生学的研究は単なる断面的な形態学的研究ではとらえられない種々な形質の移りかわりを動きとしてとらえる可能性があるという点で一つの大きな意義があるものと確信している。

26. 27. ジュウモンジダのほぼ完全したと見られる孢子で Membranous Ornamentation が鮮明である。この如きものは寒地培地の上でも、ミズゴケ上でも立派に発芽するが、24 や 25 の如きものは一見立派に成熟した孢子のように見えるが絶対に発芽しない。見かけ上成熟したと思われる孢子が発芽しないで非常に困った経験の苦さを我々は幾度か味わったものである。ここ

には現生孢子の形質を論じる際に単に色とか、大きさなどで軽卒に成熟したと断定しきれない大切なものがあるわけで発生学的研究による継続的観察と実験（この際は発芽実験）等がいかに重要なものであるかを力説したいのである。

摘 要

1. ジュウモンジダの孢子形成を孢子母細胞の分裂中期から成熟孢子（発芽して前葉体になるもの）まで連続的に調査した。
2. 四分子からできたばかりの若い孢子は核が大きく、それが縮小すると反比例的に孢子が伸長し、やがて肥大していく。
3. 四分子からできたばかりの若い孢子の表面は Psilate であるが核の消滅と同時に孢子内に油様小体が出現する。
4. 油様小体は逐次数をまし、容積も増大して行き、やがて合体して孢子全面を覆うようになる。
5. 油様小体の解体と同時に Ornamentation の形成がはじまる。このことから本種においてはこれらの両者間には直接的関係があるとはいいきれないが間接的關係はあるであろうと考えられる。
6. 一つの孢子嚢内における各孢子の成熟の時期はそれぞれ違っている。
7. 一見成熟したと思われるような孢子でも本当に成熟しているかどうかは発芽させてみないとわからない。
8. 上述のことなどより花粉分析はもとより、現生の孢子の形態を論じる際にも発生学的研究が必要である。

引用文献

1. Donner, J. J. (1963) The zoning of the post-glacial pollen diagrams in Finland and the main changes in the forest composition. *Acta Bot. Fenn.* 65: 1-40
2. Doubinger, J (1959) *Palynology and Paleobotany. Pollen et Spores* 1(2): 279-309
3. Erdtman, G (1959) Some remarks on Pollen and Spore illustrations. *Pollen et Spores* 1(1): 15-18
4. Kawasaki Tsugio and Tsugio Kuramoto (1967) *Morphological and Embryological studies on fern spores*(1)

- On the *Cyrtomium fortunei* J. Smith Bull. Tokyo Gakugei Univ. 19: 54-59
Bull. Tokyo Gakugei Univ. 19: 54-59
5. Kawasaki Tsugio and Tsugio Kuramoto (1968)
Morphological and Embryological studies on fern spores (2)
On the *Diplazium oshimense* H. Ito
Bull. Tokyo Gakugei Univ. 19: 175-181
 6. Maloney, N. A. (1961)
Comparative morphology of spores of the ferns and fern allies of Minnesota.
C Dissertation Absts. 22(6): 1805
 7. Martin, P. S. (1963)
Geochronology of pluvial Lake Cochise, southern Arizona II.
Pollen and analysis of a 42-meter core.
Ecology 44(3): 436-444
 8. Mickel, J. T. (1963)
The taxonomic significance of spore studies in the fern genus *Anemia*.
A. J. B. 50(6pt. 2): 636.
 9. Norem, W. L. (1956)
Tertiary spores and pollen related to paleoclimatics and stratigraphy of California.
Micropaleontology 2(4): 313-319
 10. Pagganelli, A. and A. Solazzi (1961)
Pollen analysis of a deposit in the Pleistocene of Muccia.
Rend. Ist. sci. Univ. Camerino 2(2): 141-145
 11. Simpson, J. B. (1961)
The Tertiary pollen-flora of Mull and Ardnamurchan.
Trans. Roy. Soc. Edinburgh 64 (16) : 421-468
 12. Sladkov, A. N. (1960)
Types of deformation in fossil spores of ferns having a radical structure.
Doklady Akad. Nauk SSSR 129(1-6): 290-292
 13. Sladkov, A. N. (1962)
Spores of the ferns of the subfamily *Pterideae*.
Vest. Morsk. Univ. Ser. VI. Biol. Pochvovedenie 4. 48-59
 14. Sladkov, A. N. (1959)
The spores of adder's tongue ferns (*Ophioglossaceae*) growing in USSR territory.
Byul. Mosk. Obshch. Ispytat. Prirody Otd. Biol. 64(2) 97-111
 15. Smith, D. L. (1962)
The spores of *Alcicornopteris hallei* Walton.
Ann. Bot. 26(102): 267-277 1962
 16. Staplin, F. L. (1961)
New Plant spores similar to *Torispora Balme*.
Journ. Paleontol. 35(6): 1227-1231
 17. Van Campo, M. (1959)
Pollen analysis in south Tunisia.
Cogr. Internatl. Bot. 9th 2: 409-410
 18. Van Campo, M. (1959)
Importance of endexine characters of pollen grains in systematic and Phylogeny.
Congr. Internatl. Bot. 9th 2: 410-411

19. Zaklinskaya , E. D. (1963)
Taxonomy and nomenclature of fossil spores and pollen in the USSR.
Pollen et Spores 4(2): 389-390

Summary

1. The sporogenesis of *Polystichum tripterum* Presl. was observed continuously from the metaphase in the reducing division to the stage of matured spore.
2. The young spore that just divided from the tetrad has a large nucleus, and the nucleus gradually becomes to small one but the spore elongates its size and next it grows fat.
3. The surface of the young spore which just divided from the tetrad is Psilate one, but simultaneously with the extinction of the nucleus we can see small oil bodies in the spore.
4. The oil bodies increase their numbers and sizes gradually, by and by, they cover almost of all of the spore.
5. Concurrently with the destruction of the oil bodies the ornamentation of the spore begins to appear, and it could be thought that there may be some indirective relation between the oil bodies and the spore ornamentations.
6. The time of the maturing of each spore in one sporangium is somewhat different in this species.
7. As the case in Photo. 24. 25., we can not distinguish matured spore from unmatured one by their color or their sizes etc. easily. but after the experiment of the spore germination we can do so quite easily.
8. From the above mentioned reasons, the embryological studies of fern spores are quite necessary not only in the studiss of modern spores but also in the studies of l the pollen analysis.



