

シダ植物の孢子形成

近田文弘*

The spore formation of pteridophytes

Fumihiko KONTA*

シダ植物の孢子は四面体型と二面体型（両面体型）に大別される。四面体型の孢子は背面観（Erdtman 1966）は球形または三角形で、求心面（Erdtman l.c.）に三本の条溝（百瀬 1965）または隆起線（西田 1965）と呼ばれるY字状のマークがある。二面体型の孢子は背面観は楕円形で、求心面に一本の条溝を持つものである。両孢子型は四分子形成に於てどのような差異として認められるのであろうか、この点に焦点を合わせながらシダ植物の四分子形成について述べたい。

両孢子型を四分子形成の機構から比較したのは Bower (1923) である。彼は山内 (1908) のイヌケホシダの四分子形成の研究を引用して、二面体型の孢子は孢子母細胞が三つの面で仕切れ、四面体型の孢子は六つの面で仕切られることによって生じるものであるとした。百瀬 (1941, 1965) は Bower の考えをもとにして孢子の分類学的意義について論じたが、その際両孢子型の比較については特に孢子形成の機構に着目すべきであると考え、四面体型孢子は四分子形成が同時的に行われるものであると説明した。彼はまた、四面体型の孢子は原始的な型を示すもので不安定であり、漸次安定な二面体型へ移行するものであると述べ、移行型の実例としてオオバノイノモトソウの孢子について記載した。しかし、彼は四分子形成について自分の説明をうらずける資料は示さなかった。百瀬の考えはその後支持され、伊藤 (1969) は四面体型孢子が二面体型孢子へ移行する機構について考えを発表し、佐橋 (1971) はイノモトソウ属に於て移行型について観察を行った。

一方、パラフィン切片法によって両孢子型の四分子形成を比較したのは Marengo である。彼は1949年から1964年にいたる一連の研究によって、両孢子型の四分子形成に於ける相異を明らかにした。その際、彼はミトコンドリアを染色するための染色法によって染まる細胞内粒子の変化に焦点をあてたのである。先ず彼は二面体型の孢子を持つサソテツの四分子形成について研究し、第一核分裂の終期に於て、孢子母細胞の赤道面に細胞質に由来する粒子が堆積し、この粒子が層になって孢子母細胞を分断すること及びこの粒子層は第二核分裂が進行する間も存在しやがて第二核分裂終了後この粒子層と第二核分裂の娘核間の中で細胞質分裂が生じ十文字型四分子 (Erdtman 1945) が形成されることを報告した (1949)。さらに彼 (1959) はエゾデンダの四分子形成について同様な過程を観察した。四面体型孢子の四分子形成については *Osmunda regalis* (1954), *Adiantum hispidulum* (1962) を研究した。これらの種では第一核分裂終期に赤道で見られる粒子層は第二核分裂の進行中にさらに密なかたまりとなり、第二核分裂の終期になると粒子は四個の孫核の間に再配分されて六面からなる粒子層を形成し、この面で細胞質分裂がおき四面体型の四分子が生じる。*Osmunda regalis* については、Smith (1900) が詳細な研究をしているが Marengo は Smith とは関係なく自分の研究をすすめたようである。Smith は第一核分裂の粒子層は第二核分裂の紡錘糸の形成にあずかると述べている。この点 Marengo の観察とは異っている。この点については後に改めて述べたい。

Marengo によれば、二面体型孢子と四面体型孢子は四分子形成に於て第一核分裂終期に孢子母細胞を二分する粒子層が細胞質分裂時まで残るか、第二核分裂の進行中に再構成されるかによって、十文字型四分子となるか四面体型四分子になるかに違いが見られるものである。両者とも細胞の分裂が同時的に行われることでは同様である。

後に彼はそれまでの研究結果とは異なる四分子形成を報告した。即ち、オオバノイノモトソウ (1964) ではミトコンドリア固定で染まる粒子の動きには関係なく第二核分裂の中期に細胞の分裂がはじまるというの

* 静岡大学理学部生物学教室 静岡市大谷836 Faculty of Science, Shizuoka University, 836 Oya, Shizuoka

である。オオバノイノモトソウは百瀬 (1941) や Wagner (1952) も指摘しているように細胞学的に不安定な要素を持つものと考えられるので、四分子形成については、もっとつつ込んだ解析が必要と思われる。

胞子の四面体型、二面体型を比較する立場とは別に細胞学者達は古くからシダの四分子形成を研究して来た。彼等の興味は細胞質の分裂よりも減数分裂の機構、特に染色体や紡錘糸の変化により強く集中されていたようである。

Calkins (1897) は *Pteris tremula* について減数分裂の第二核分裂で四個の孫核の間に紡錘糸が形成され、終期に入ってから細胞板が形成され四分子ができることを図示説明した。Fitting (1900) は *Isoetes lacustre* について Calkins と同様な結果を報告した。ただし彼は第一核分裂後期に胞子母細胞の両極に移動した娘核を澱粉の粒子と考え、紡錘糸の中間に核が存在するかのごとくに説明するなど核分裂についてまだ十分な理解に達していなかったといえる。Smith (1900) は *Osmunda regalis* について、紡錘糸の形成と消失に注目しながら詳細に細胞分裂を観察して、第一核分裂終期に胞子母細胞の赤道面に細胞板が出来るがそれは核が第二分裂へ移行する時、粒子に分解されて第二核分裂の紡錘糸となる、第二核分裂では二対の娘核間に第一次紡錘糸が見られ、四個の核間に四本の第二次紡錘糸ができ (紡錘糸は計六本となる)、核分裂が終了した後、紡錘糸の中間に細胞板が形成され四面体型四分子ができると報告した。Gregory (1904) は染色体の分裂を観察した際、クサソテツ及び *Scolopendrium vulgare* × *Asplenium Ceterach* の細胞分裂を示唆する図を示した。それによると、前者は十文字型四分子で、第二核分裂終期まで細胞の分裂は起らず、後者は四面体型四分子である。Stevens (1905) は *Botrychium virginianum* の四分子形成を研究し、Smith とほぼ同様の結果を得た。しかし第一核分裂の終期に赤道面に粒子が堆積し密な細胞質の層が見られるが、細胞板は形成されないとして Smith とは異なった観察を報告している。また彼は四分子の細胞分裂後の分散について、胞子母細胞内に四個の孫核が自由に浮かび、その核間に細胞板が形成される、細胞板の中間層が溶解することによって胞子が生じると述べた。

以上述べたように、19世紀末から20世紀はじめにかけて相次いで四分子形成についての研究がなされたが、これらの成果をまとめ、核及びそれに続く細胞質の分裂について二面体型胞子を材料にして詳細な研究を行ったのは山内 (1908) である。彼はイヌケホシダについて研究したのであるが、その結果は、後になって全く独立にクサソテツについて研究した Marengo の結果と一致するものである。即ち、第一核分裂終期に細胞質由来の粒子が赤道面に集まって胞子母細胞を二分すること、第二核分裂がすすみ、孫核が形成されると同時にこの粒子層と二対の第二核分裂の娘核の間で細胞板ができ、十文字型四分子が生じることを報告したのである。また彼は稀に第一分裂終期で見られる粒子層が一つの平面ではなく折れ曲った状態となりその結果四面体型四分子が生じることを示唆した。

山内の研究は Bower (1923) がシダ植物の比較形態をまとめた時、有力な知見として引用された。そして Bower のまとめが百瀬 (1941) の胞子の研究に拠りどころを与えることになったのであるが、百瀬が山内の研究をどのように評価したかには疑問が残る。百瀬によれば二面体型の胞子は漸次分裂によって四分子形成がなされるものであるが、山内の観察からはトウモロコシの花粉母細胞の分裂で見られる (Reeves 1928) ような第一分裂終期に於ける細胞壁の形成は見られない。Senjaninova (1927) は山内の観察を同じイヌケホシダを用いてあとづけ、山内の観察と完全に一致する結果を報告した。彼の研究は Atkinson (1938) がシダ植物の細胞学についてまとめた時に重要な拠りどころとなり、さらに Marengo の一連の研究に引用されることになった。

今世紀のはじめの頃、細胞学の研究は核分裂の解明に主力が注がれていたように思われる。山内の研究も細胞質分裂よりは核分裂そのものに重点がおかれた。これに対し、細胞質分裂に焦点をおいて研究したのは山羽 (1920—1933) である。彼 (1920 a) はマツバランについて研究し、「第一核分裂終期に赤道面に隔膜体が現われ、次いで細胞板ができる。この細胞板は完成する前に紡錘糸と共に退化し、細胞板 (一時的細胞板) は全部粒子の層に移行する。この粒子層は二つの娘核を分断する。第二核分裂で各孫核間に紡錘糸が再び現われ、その中間に紡糸の肥厚部 (dermatosome) ができ、細胞質分裂が起こる」と報告し、さらに (1920

b), 「マツバランでは, 第一核分裂の終期に於て隔膜体が胞子母細胞のほとんど全直径に広がり, 両娘核も細胞板の面と平行に扁平になった頃, 隔膜体の外側より中央に向って細胞板及び連結系の消失がおこる。細胞板の求心的退化についてはすでに山内がイヌケホシダで報告している。この退化の結果, 細胞板の位置に粒状のプラズマの堆積を見る。このものは第二核分裂の末期まで存在し後また連結系及び細胞板となる。この粒状プラズマの隔壁はシダ類の胞子母細胞には常に出現するものようである」と述べた。次いで彼(1926, 1933)はコケ以上の植物の四分子形成についてまとめ, シダ植物の四分子形成は双子葉植物的で同時分裂であり, 花粉及び胞子の四分子形成では同時四分子形成が原始的で漸次四分子形成が進歩した型であると考えられるように分布していると述べた。また, 彼は, 四分子形成が完全に同時に起らず一回が先行する例として, イヌケホシダ(山内 1908)を例として挙げているが, 山内の記載にそのような箇所は見られないようである。

湯浅は核分裂の機構を中心に研究する山内等それまでの細胞学の流れにそって, シダ植物の四分子形成を研究した。彼はナガバノハナヤスリ(1934), ミズニラ(1935)について報告した。彼の観察は細胞質の分裂に関して矛盾を含んでいるように思われる。ミズニラでは第一核分裂の後胞子母細胞は完全に二分されるとしながら, でき上がった四分子は四面体型四分子として図示し, ナガバノハナヤスリでは四個の孫核が四面体型の位置に配列しながら, 四分子は十文字型であるなど納得のいかないことである。

筆者(1971)はサジラン属が四面体型と二面体型の両方の胞子を持つことの系統学的意味を吟味するためにサジラン属のサジラン, ヒメサジラン, イワヤナギシダに加えてオオクボシダ, ホコザキウラボシ, ヌカボシクリハラン, オオフジシダ, イヌケホシダ, クマワラビの四分子形成を比較観察した。今迄の四分子形成の観察はすべてパラフィン切片法によっているが, 筆者はおしつぶし法を用い, アセトカーミンとメチルグリーンを複染色を行って観察した。この方法により, 胞子母細胞を立体的にとらえることができた。観察結果は, 基本的には, Marengo やその他一連の研究結果と一致するものであった。即ち, 二面体型胞子の四分子形成では第一核分裂の終期に胞子母細胞の赤道面に粒子が堆積し, この粒子層が胞子母細胞を二分する。この粒子層は第二核分裂の間も存在する。第二核分裂が終了した後, この粒子層と二対の第二核分裂の娘核間で細胞質分裂が起こり, 十文字型の四分子が形成される。一方四面体型胞子に於ては, 第一核分裂終期にみられる粒子層は第二核分裂が進行する間に消失するようになる。第二核分裂の後, 四個の孫核の間に六本の糸状構造が見られ, この中間に再び粒子の堆積が見られ, ここで細胞質分裂が起こり, 四面体型四分子が形成される。第二核分裂の終期, 核膜形成直前の孫核の形は, 二面体型胞子のそれは楕円形で四面体型では円形となる。第一核分裂の分裂軸と第二核分裂のそれとは直角に交差することが多いこと, 細胞質分裂が同時的であることなどは両胞子型の四分子形成に共通である(図1~12)。

Marengo(1954, 1962)は, 第一核分裂終期に見られる粒子層は第二核分裂の後期までは密なかたまりとして残存し, 終期に至って四個の孫核の中間に分散移動すると述べている。この結果は筆者の観察と矛盾する。しかし, Marengo(1954)と同じ *Osmunda regalis* について研究した Smith(1900)は筆者と同様の観察を報告している。彼は第一核分裂終期で見られる粒子層は分散して第二核分裂の紡錘糸を形成すると考えた。Stevens(1905)もまた同様に考えた。筆者の観察からも, 粒子が消失してしまうのではなく, 粒子が一度細胞質内に分散して, 第二核分裂終期に再び集まり, そこで細胞質分裂が起こるように見える。一方, オオクボシダでは粒子層が第二核分裂後期まで残存することがある(近田 1971)。「粒子層」については, それがミトコンドリアの集りであるという主張もあるが(山内 1908, 山羽 1920, Marengo 1949 他), 密な細胞質の帯とする考えもある(Stevens 1905)。山羽(1933)は「核分裂の後期から終期にかけて, 紡錘糸その他に紡錘物質の沈殿状のものが分裂面に見られる。これらは新しい原形質膜又は細胞膜の形成に関係あるのかも知れないが, いずれにしてもこの時期は細胞質は分散率の低下を起し得る状態にある」と述べた。一方, ムラサキツユクサの花粉母細胞第一分裂終期の電子顕微鏡による観察では中間域にミトコンドリア以外に小胞(cisternae)や脂質顆粒が見られている(左貝と重永 1964)。以上のことより, シダ植物の四分子形成で注目された「粒子」は単一の細胞器官というよりはいろいろな顆粒が集まったもので, むしろ細胞質

そのものと考えるべきであろう。従って、核分裂のどの段階で粒子層の分散、再構成が起こるかについてはまだ検討の余地はあるが、四面体型の四分子形成では第一核分裂の終期に赤道面にできる密な細胞質の帯は第二核分裂で分散してしまうと解釈される。細胞質分裂の機構については、最近電子顕微鏡レベルの研究がなされつつあるが、結果は必ずしも一致したものではないようである(中村 1967)。シダ植物の四分子形成についても電子顕微鏡レベルの研究が必要であろう。

四面体型胞子の四分子形成で核膜形成直前の孫核は円形となり、二面体型胞子では楕円形となることは指摘されていないようであるが、Calkins (1897), Smith (1900), Stevens (1905) 等の報告は筆者の観察と一致する。

細胞質分裂の時期について、百瀬(1941, 1965)は二面体型胞子は漸次分裂と説明したが、筆者の観察からこのような結果は得られなかった、四分子の型について Bower (1923) は二面体型胞子は十文字型四分子であると説明したが、稀には正方形四分子(Erdtman 1945) のこともある。Stevens (1905) は、第二核分裂の分裂軸が平行になる場合と直角に交わる場合の両方あることを観察した。筆者は一枚の実葉の中で両方の四分子型が出現することを観察した。十文字型四分子と正方形四分子と中間型の比率がノキシノブでは 86:25:1 (個) であり、マメズタでは 134:7:1 (個) であった。これはほんの一例にすぎないが、観察の範囲を広げればかなり普遍的に正方形四分子が見られるのではないかと考えられる。従って、二面体型胞子は胞子母細胞が三面又は二面で仕切られ、それぞれ十文字型四分子と正方形四分子を形成するとすべきであろう。

Summary

Two types, bilateral and tetrahedral, are recognized for spores of ferns. These two types of spores are formed by different courses of spore formation. Many cytological studies have been made about the differences between two kinds of spore formation. In the present paper, the author reviewed critically the earlier studies based on his own observations and concluded that the main differences between two kinds of spore formation are as follows; 1) the granule zone (it is formed at the equator of the spore mother cell after the first meiotic division.) maintains its identity until cytokinesis takes place in the formation of bilateral spores, while it disappears before the cytokinesis in the case of tetrahedral ones. 2) the spore mother cell is divided into four bodies by two or three plates in the case of bilateral spores, while it is divided into four by six plates in the case of the tetrahedral ones.

References

- | | | |
|-----------------|-------|---|
| Atkinson, L. R. | 1938. | Verdoon's Manna of Pteridology 198-232 |
| Bower, F. O. | 1923. | The Ferns. Cambridge Univ. Press. 1: 22, 259. |
| Calkins, G. N. | 1897. | Bull. Torrey Bot. Club 24: 101-115. Pl. 295, 296. |
| Erdtman, G. | 1945. | Svensk. Bot. Tidskr. 39: 286-297. |
| — | 1966. | Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Hafner 11. |
| Fitting, H. | 1900. | Bot. Zeit. Bd. 58: 107-164. |
| Gregory, R. P. | 1904. | Ann. Bot. 18: 445-458. Pl. 31. fig. 1. |
| Ito, H. | 1969. | Journ. Jap. Bot. 44: 304-306. |
| Konta, F. | 1971. | Acta Phytotax. Geobot. 25: 22-28. |
| Marengo, N. P. | 1949. | Amer. Journ. Bot. 36: 603-613. |
| — | 1954. | Bull. Torrey Bot. Club 81: 501-508. |
| — | 1959. | ibid. 86: 259-263. |

—————	1962.	ibid. 89 : 42-48.
—————	1964.	Amer. Fern. Journ. 54 :129-136.
Momose, S.	1941.	Journ. Jap. Bot. 17 : 664-670.
—————	1965.	The Quarternary Res. 4 : 116-122.
中村 威	1967.	「細胞の構造」共立出版 東京 155—179.
Nishida, M.	1965.	Journ. Jap. Bot. 40 : 161-171.
Reeves, R. G.	1928.	Amer. Journ. Bot. 15 : 114-122.
Sahashi, N.	1971.	Journ. Jap. Bot. 46 : 76-80.
Sakai, A. and M. Shigenaga	1964.	Cytologia 29 : 214-225.
Senjaninova, M.	1927.	Zeitschr. Zellf. Mikr. Anat. 6 : 493-508.
Smith, R. W.	1900.	Bot. Gaz. 30 : 361.
Stevens, W. C.	1905.	Ann. Bot. 19 : 465-474.
Wagner, W. H. Jr.	1952.	The Fern Genus <i>Diellia</i> . Univ. Calif. Press. 21.
Yamaha, G.	1920a.	Bot. Mag. Tokyo 34 : 117-129.
—————	1920b.	ibid. 34 : 199-212.
—————	1926.	Jap. Journ. Bot. 3 : 139-160.
山羽 儀兵	1933.	「一般細胞学」東京 裳華房 561—575.
Yamanouchi, Sh.	1908.	Bot. Gaz. 45 : 1-30.
Yuasa, A.	1934.	Bot. Mag. Tokyo 48 : 567-570.
—————	1935.	ibid. 49 : 27-31.

図1の説明 1. 第一分裂終期。2. 中間期の孢子母細胞の赤道には細胞質に由来する粒子層が見られる。3-4. 第二分裂の進行中にこの粒子層は消失する。5. 第二分裂の終期には再び粒子層が4個の孫核間に見られる。細胞質分裂はこの粒子層のところで起こる。6. 正四面体型四分子(図1-6はヒメサジラン)。7-8. 図1-2と同じ。9-11. 第一分裂で見られる粒子層は第二分裂の進行中も消失しないで残る。12. 十文字型四分子(図7-12はサジラン)。

Fig. 1 Tetrad formation; 1. The telophase of the first meiotic division: 2. Cytoplasmic granule zone is visible at the equator of spore mother cell at the interkinesis: 3-4. The second meiotic division, the granule zone is reduced; 5. The telophase of the second meiotic division, granules are accumulated among four granddaughter nuclei; 6. The tetrahedral tetrad. (figs. 1-6. *Loxogramme graminoides*): 7-8. The same phases as figs. 1-2: 9-11. The granule zone exists during the second meiotic division: 12. The decussate tetrad. (figs. 7-12. *Loxogramme saziran*)

