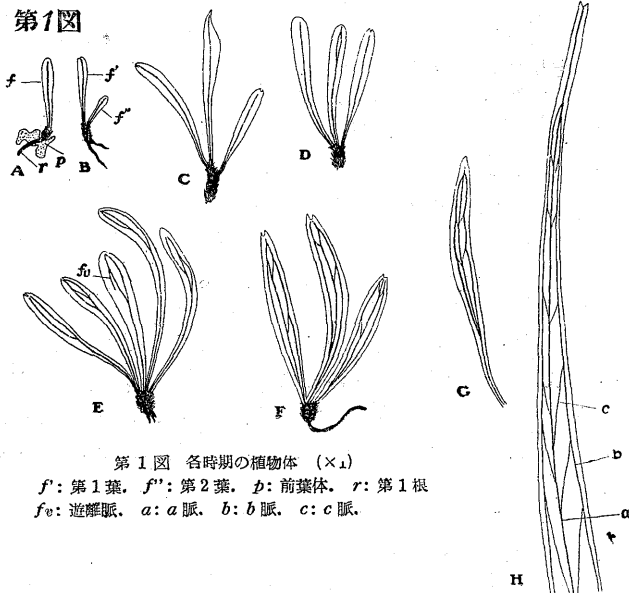


## 近藤武夫\*・百瀬昌： シシランの造胞体の發生的研究\*\*

Takeo KONDO\* & Masashi MOMOSE: Developmental studies on the sporophytes of *Vittaria flexuosa* Féc

シダ類の成熟した造胞体については古くから多くの学者の研究があり、配偶体や胚についての研究も近来盛んになつて来ている。ところが胚から生長した幼い造胞体が成熟する迄の研究はあまり報告されていないようである。私共は数年来この問題を研究しているが、今回シシラン (*Vittaria flexuosa* Féc) について気孔其他の表皮系・維管束系・外部形態がどのような発達変化をたどるかという点で一知見を得たのでここに報告する。

材料は静岡県磐田郡下阿多古村及び城西村に自生するものから得た。そこではシシランは半陰の岩上に簇生下垂しその下の湿つた岩隙の蘚苔類に混ざつて前葉体をつけた葉長 1~2 cm のものから前葉体のない 1.5~6 cm 程のものも混在していろいろの個体が生えていて、これらは葉質薄く根茎が発達していないので一見シシランのようではない



\* 静岡大学教育学部浜松分校生物学教室。Biological Institute, Hamamatsu Branch, Faculty of Education, Shizuoka University, Hamamatsu City.

\*\* 日本植物学会中部支部大会 (1954, 4) でこれに関する講演を行った。

が、葉の表皮にある特殊細胞<sup>1)</sup>・気孔の発生様式や形態<sup>2)</sup>・前葉体の特殊な形態<sup>3)</sup>などからシシランであることがすぐわかる。第1図A~Fがその代表的なものでG・Hは成熟した形である。(以下記述の都合上、第1図のような形態のものそれぞれA型・B型…H型と呼ぶことにする。)

第 1 表

植物体の型		A・B・C・D 型	E・F 型	G 型	H 型
外部形態	葉質	薄い草質	草質	草質	厚い草質
	葉柄	なし	なし	あり	あり
	子嚢群	なし	なし	あり	あり
	葉長	1~2 cm	1.5~6 cm	3~10 cm	30~50 cm
	葉脈(c脈数)	0	1~4 対	2~7 対	10~20 対
	根茎の発達状態	粒状かI字状	I字状	I字状	V字状
表皮	気孔の形態・発生様式	純正周囲細胞数(1), 分裂回数(1)	左に同じ	左に同じ	左に同じ
	鱗片の形態	暗褐色線形・格子状細胞膜	左に同じ	左に同じ	左に同じ
	毛の形態	1列の3~4細胞	左に同じ	左に同じ	左に同じ
	特殊細胞の形態	縁の波状(+)内側細胞膜の肥厚(-)	縁の波状(++)内側細胞膜の肥厚(+)	縁の波状(+++)内側細胞膜の肥厚(++)	左に同じ
系	気孔の分布状態	葉脈上なし	左に同じ	葉脈上なし, 但し葉柄附近のb, c脈上あり	a脈上なし, b, c脈上あり
維管束	根茎中心柱	原生中心柱か外篩管状中心柱	外篩管状中心柱	左に同じ	左に同じ
	葉柄中心柱	単条型粒状維管束	単条型円弧状維管束	2条型「たつのおとしご」状木部	左に同じ
系	葉質(細胞層数)	約5層	約7層	約13層	約16層
	根の比較的古い部分の中心柱	2原型後生木部の木化・厚膜化なし	2原型後生木部の木化・厚膜化あり	2原型後生木部の木化・厚膜化著しい	左に同じ
	根の先端部中心柱	2原型後生木部の木化・厚膜化共になし	左に同じ	左に同じ	左に同じ
	葉の先端部中心柱	単条型粒状維管束	左に同じ	左に同じ	左に同じ

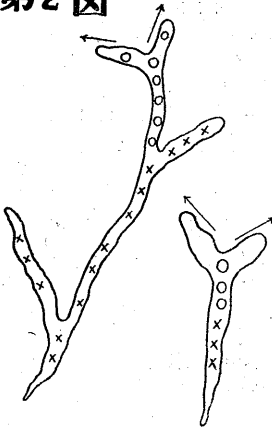
**観察の結果** 第1表に要約したが、いくつかの説明を加える。

(イ) 外綫・葉脈: A型は前葉体から最初に出た第1葉を持ち、葉脈1本、B・C型も1本、D型では葉脈2本の葉が見られ、E・F・G・H型と複雑になる。H型では中肋(a脈と呼ぼう)に平行に左右に1本ずつの側脈(b脈)、更にa脈から左右のb脈に向つて斜上する多くの支脈(c脈)から成つている。

(ロ) 根茎の発達: A~F型では発達せず粒状またはI字状、G型ではこれらに比べ発達するが未だ叉状に別れずI字状。H型になると横に伸び時々叉状に別れ全体として先の方はY字状になる(第2図)。いずれも比較的新しい部分に生葉が見られ他は枯れた葉の跡、枯れたままの葉がある。生葉数は常時A~F型で1~5枚、G型で2~5枚、H型では1~7枚程度である(第1, 2図)。

(ハ) 気孔と特殊細胞: 気孔は気孔原細胞から1回分裂後に気孔母細胞ができこれが中肋(a脈)にほぼ平行に2分して閉鎖細胞を造り気孔体を完成。この発生様式や完成した気孔の形態、または鱗片や毛についてはAからH型に至る迄ほとんど変化が認められなかつた。気孔の分布はA~F型ではごくまれに表面にもあるがほとんど裏面で葉脈上以外に広く帯状に配列する。G型でもほぼ同様な分布を示すが葉柄近くではb, c脈上にもある。H型では裏面の中肋上以外(中肋は隆起しその表皮細胞の形状は他と相異なる。このような場合には気孔を欠くことが普通である<sup>3)</sup>)中肋と葉縁の中間部に広く帯状に配列する。次に特殊細胞の形態はA型からH型になるに従い縁の不齊波状がやや著しくなり、横断面で見ると内側の細胞膜が肥厚してくることがわかる。なおこの細胞は葉の巻いている時分から既に見られ気孔の完成よりは一般に遅いようであるがその発達の模様はまだ明らかではない。

## 第2図



第2図 H型の個体の根茎の叉状に分岐する様子を示す(×1)。根茎を真上から見たもので、×印は枯葉の跡、○印は生葉の跡。現在、矢印の方向に伸びつつある。

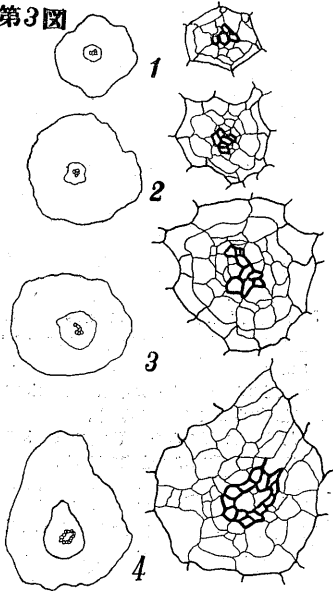
(ニ) 根茎中心柱: A型は原生、B~D型では元の部分は原生であるがやがて木部の中央に柔膜組織が現われ外篩管状に移行する(第3図)。E・F型では外篩管状、元の部分はものが埋まり組織は見難く、G・H型では元の部分は腐つて消失、漸く組織が見えるところでは既に外篩管状となつている。

(ホ) 葉柄中心柱: A~F型では特に葉柄部とみなす部分がないのでその基部附近の状態を図示した。F・F型では円弧状維管束が1内皮中で2つに別れていくこともあり、G・H型では2分柱は先端に行くに従つて相ちかずき1条の中心柱となり、木部は下端で接着してV字状、更にY字状になる。葉身内ではこれ

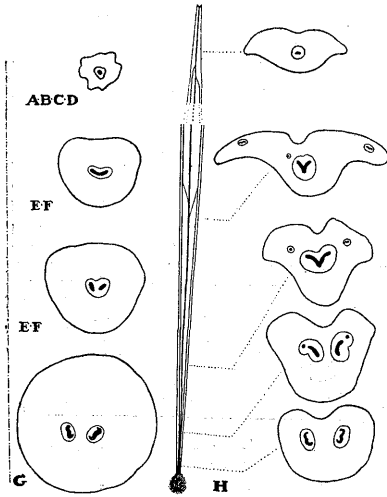
が a 脈となり左右に 1 本ずつの b 脈が出てさらに c 脈は a 脈から分れて左右の b 脈と連絡する (第 4 図)。

(へ) 葉質: 外部形態のところでも示したが、明確にするために葉の中央部附近の横断面を観察し第 1 表に細胞層数で表わした。伊藤氏<sup>1)</sup>はシシラン亜科には柵状組織がな

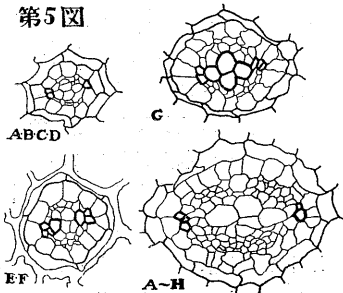
第 3 図



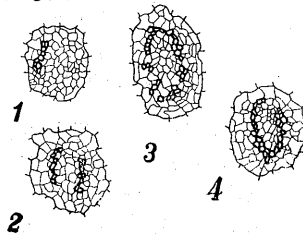
第 4 図



第 5 図



第 6 図



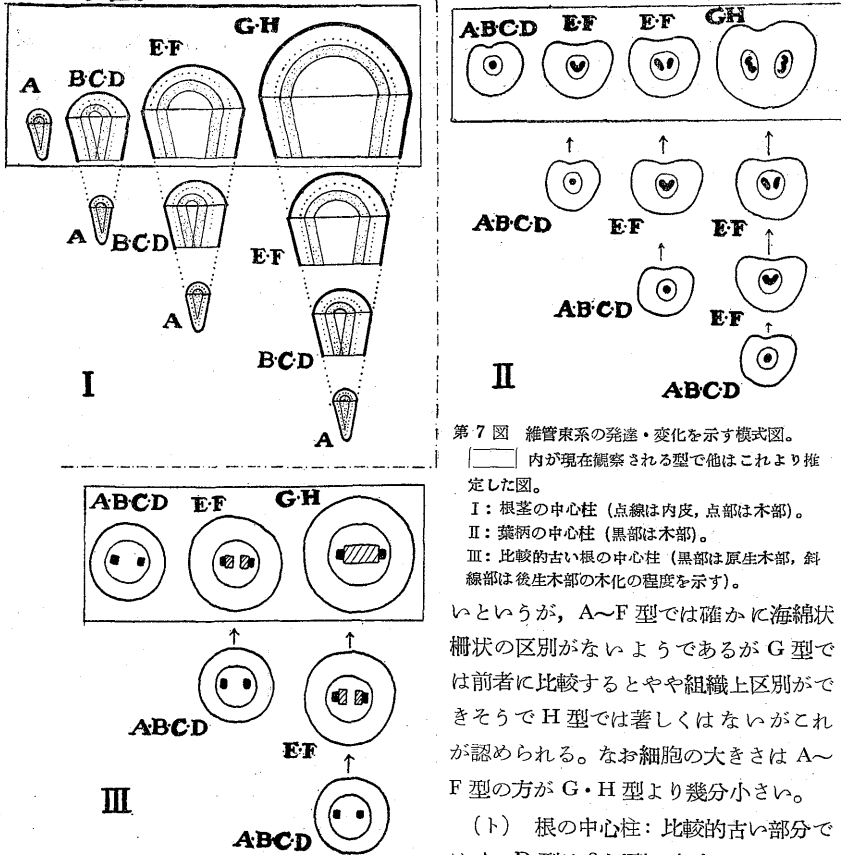
第 3 図 B·C·D 型の個体の根茎の中心柱。左図: 根茎の下部からの連続横断面 (×50)。右図: 左図の中心柱の部分の拡大 (×200)。1, 2: 原生中心柱。3: 少しく上部のところ。4: 中央の髓の周囲に木部が連続している。

第 4 図 葉柄の横断面 (×16)。

第 5 図 根の管束の横断面 (×133)。下段右は先端部 (若いところ)。

第 6 図 D 型の個体の根茎先端部の上部からの連続横断面 (×67)。

第7図



第7図 維管束系の発達・変化を示す模式図。  
 □ 内が現在観察される型で他はこれより推定した図。

- I: 根茎の中心柱 (点線は内皮, 点部は木部)。
- II: 葉柄の中心柱 (黒部は木部)。
- III: 比較的古い根の中心柱 (黒部は原生木部, 斜線部は後生木部の木化の程度を示す)。

いというが、A~F型では確かに海綿状柵状の区別がないようであるがG型では前者に比較するとやや組織上区別ができそうでH型では著しくはないがこれが認められる。なお細胞の大きさはA~F型の方がG・H型より幾分小さい。

(ト) 根の中心柱: 比較的古い部分ではA~D型は2原型, 中央部の後生木部は木化していない。

E・F型も2原型で前者に較べるとその木化が進んでいるが2原が一つに連絡していない。G・H型では等しく2原型であるが後生木部は完全に木化し2原が一つに連絡している (第5図)。

(チ) 先端部中心柱: 根ではA~H型共に2原型で後生木部は木化していない。葉ではA~H型すべて単条型, 粒状維管束。根茎はA型を除きB~H型共に最初は1本の棒状の木部ができて次に各所にこれが現われ遂に環状にとりまく (第4・5・6図)。

考察 1) 維管束の個体発生: 根茎の中心柱についてみるとA~H型はそれぞれ別の独立した起原を持ち直接には関係はないが第1表, 第3図等に示したように, 例えばE・F型は現在ほどの部分も外篩管状中心柱であるが, かつてはB・C・D型同様一個体

中に原生と外篩管状とを共にもつていた時期、更に A 型同様原生中心柱の時期があつたに相違ない。ただそのもとの部分が消失し、またはその組織の識別がしがたくなつているためにその跡を認めがたいものと考えられる。G・H 型でも同様で、その関係を模式的に示せば第 7 図 I のようになる。(□ で囲んだ個体が現在それぞれ独立して生育しているもの)。次に葉柄中心柱でも根茎の場合と同様に考えられ、G・H 型の 2 条型「たつのおとしご」状木部は A~D 型の単状型粒状維管束から E・F 型の単条型円弧状維管束を経て発達してきたものと推定され(第 7 図 II), 更に根の中心柱は古い部分では上記の根茎葉柄の中心柱の場合と同じく A 型から漸時 G・H 型に至つたと見るべきである(第 7 図 III)。また葉脈は A~D 型の簡単なものから E・F 型を経て G・H 型に移行し複雑になる。G・H 型の一応定まつた葉脈型も最初は A~D 型の葉脈 1 本から始まり、a 脈が最初にでき、次にこれから左右に b 脈が出、更に a 脈から c 脈が出て b 脈と連絡するに至つたと見なすべきであろう。第 1 図 E 型の  $f_0$  のように a 脈からの遊離脈が見られることはこの推定を裏書きしているともいえる。結局 A 型は最も原始的な型、H 型は最も発達した型を持ち E・F 型はその中間型といえる。これは A 型が徐々に B~G 型を経て H 型に移行することを示していると思われ、本来は A~H 型まで成熟した 1 個体中で認められる筈のものが、シシランでは発生の最初に現われた組織は既に消失しこれが認め難くなつていてと解すべきであろう。

2) 表皮系の不変性: 表皮系では第 1 表のように一般に A~H 型全てにわたつて著しい変化はない。特に気孔の発生様式や構造は不変性が顕著である。これはさきにゼンマイで報告<sup>2)</sup>したように気孔の発生様式や構造は生長とは無関係にその種では不変であり、個体発生の過程で変わらない一つの特徴として価値があると考え。なお特殊細胞は第 1 表のようにいくらかは相異なるがそう著しくはなく、ただ気孔の分布には幾分の相違がありこれは葉脈の隆起と関係があるように思われる。

3) 幼体\*, 成体: 植物では一般に幼時に現われる形態と成熟後との差の著しい時これらをそれぞれ幼形、成形といい、幼形から成形への発達過程を一個体中で観察できるのが普通である。また幼形は通常発生の初めに僅かに現われるだけであるが<sup>4), 5)</sup> シシランでは幼形と成形の同時に一個体中には存在しないで、幼形を持つ個体(A~F 型)と形成を持つ個体(G・H 型)がそれぞれ独立して存在していること、と幼形を持つ時期が長く少くとも 5~6 年以上かかること等から、幼形、成形という概念をそのまま当てはめるには無理があると考え。それでシシランの A~F 型を幼型だけを持つ植物体の意味で幼体、G・H 型を成形だけを持つ植物体の意味で成体と呼ぶ方が適當ではないかと考える。更に細かく分ければ、E・F 型は幼体と成体との中間とみて中間体、G 型は H 型と較べて葉長が短いことや根茎の Y 字状に伸びていないこと等から、小形成体と呼んでよいと思う。いずれにしても幼体と成体との区別は子嚢群の有無であろうが、勿論成体でありながら子嚢群を欠く場合もあるであろう。また幼体の葉を幼葉、成体の葉を成葉

ど区別しておきたい。シシランのような幼体、成体の区別のできる例はシダに少なからずあると思う。ここに附記するが、同じシシラン亜科 (Vittariaceae) の中のヨロイシシラン (*Vaginularia paradoxa* Mett.) の外部形態、維管束系 (または表皮系) 等はシシランの幼体と極めてよく似ていることである。これは考え方によってはヨロイシシランがシシランの幼体の状態でとどまりそのまま成熟して成体となつていてもいえるであろう。またシシランの維管束系では幼体は成体に較べて原始的な型を持つていることは既に述べたが、成体の葉や根の先端でも同様に原始性を保有しており、また根茎の先端では根茎を生ずる時期の型、即ち B 型を表わしていることは興味のあることである。

**結論** シシランの造胞体は幼形を持つ個体と成形を持つ個体がそれぞれ独立に生育しその中間とみられるものも独立していることを明らかにした。これはその造胞体が発生の初期から成熟するまでに外形だけでなく内部形態も変化発展して行き、しかも古い方のものは消失してしまうためであることを示し、これに反し表皮系、特に気孔の発生様式、構造等是不変性を示していることを確認した。このような例は他のシダにも多く見られるようであり、それらの個体をそれぞれ幼体、成体と呼ぶことにし、その葉をそれぞれ幼葉、成葉とすることにした。

最後にこの研究に御援助御教示をいただいた伊藤洋氏、熊沢正夫氏に厚く御礼申し上げます。

#### 引用文献

- 1) 伊藤洋: 植研 **12**:401-410. 459-476 (1936).
- 2) 近藤武夫・戸田英雄: *Osmunda-ceae* の気孔について 日本植物学会中部支部 (静岡) で講演 (1953・1).
- 3) 近藤武夫: 植雑 **43**: 544-555 (1928); **44**: 595-605 (1929).
- 4) 小倉謙: 植物解剖及び形態学 (1951) 東京・養賢堂.
- 5) 小倉謙: 植物形態学 (1947) 東京・養賢堂.
- 6), 7) Engler; *Natur. Pflfam.* **1** (4) (1902).
- 8) 植雑 **27**: 232~242 (1912).
- 9) 植物系統学・東京裳華房 (1914).
- 10) *The Ferns* (1923-28).
- 11) 植雑 **39**: 1~27 (1925).
- 12) *Morphology of Vascular* (1936).
- 13) 植雑 **68**: 86~93 (1955).

\* 私共は上記幼体、幼葉に相当する言葉がシダ類においてどのように使われているかを若干の文献によつて調べたので次にその一部を挙げてみよう。1) R. Sadebeck<sup>6)</sup> 氏は *Adiantum* の個体発生の最初の植物体を junge Pflanze, 第1葉を erstes Keimblatt; L. Diels<sup>7)</sup> 氏は *Osmunda* の幼体に相当する植物体を junge Pflanze とよんだ。2) 矢部吉禎・保井コノ氏<sup>8)</sup> はミズワラビの個体発生の最初の植物体をプロエンプリオ, 第1葉を子葉とした。3) 池野成一郎氏<sup>9)</sup> はタマシダの個体発生の最初の植物体を芽胞体または嫩植物, 第1葉を子葉とよんでいる。4) F. O. Bower 氏<sup>10)</sup> は *Osmunda*, *Leptopteris* の個体発生の初期の植物体を juvenile leaf と呼んだ。5) 小倉謙氏<sup>11)</sup> はヘゴ等の幼体に相当すると思われる植物体を幼少植物 (Young Plant) とした。6) A. J. Eames 氏<sup>12)</sup> はシダの個体発生の初期の植物体をすべて young sporophyte で統一している。7) 野津良知氏<sup>13)</sup> はスジヒトツバの個体発生の初期の植物体を young plant または juvenile plant, その葉を juvenile leaf とした。