

樹木花粉膜の表面構造に関する電子顕微鏡的研究

竹 岡 政 治

MASAJI TAKEOKA: Electronmicroscopic investigations on the surface structure of pollen membrane of trees

摘要 樹木花粉膜の微細構造を電子顕微鏡的に明確にし、樹木分類学、林木育種学および花粉学上の諸問題を解決するための基礎資料をうることを目的として、1956年春からその研究に着手した。その当時外国において、数種の花粉膜表面構造に関する研究が2例あった。しかし、わが国においては、まだどの方面からもその業績が発表されていなかったのである。筆者は、今日まで樹木花粉膜の表面構造に関する研究に専念し、これまで予想しえなかった多くの新事実を明らかにするとともに、超薄切片法で明確にしえなかった構造を解明することができ、一応結論をえた。

この研究でとりあつかった供試料は、ソテツ、イチョウウ、針葉樹およびグネツムに属する34属・75種、主要広葉樹に属する69属・176種である。研究法は、大部分メチルメタクリレート・カーボン2段レプリカ法により、1部分超薄切片法によるものである。研究結果は、既往の光学顕微鏡および超薄切片法による研究結果と比較検討し、筆者独自の分類を試み、分類表を作製した。その分類結果の意義は、たんに花粉形態学あるいは樹木分類学上価値あるのみでなく、林木育種学における基礎資料として価値あるものと確信している。

ま え が き

花粉の存在は古くから知られ、Wodehouse⁹⁶⁾によれば885~860 D.C. ころからといわれている。花粉形態の科学的研究は Hooke の顕微鏡の発明によって可能となり、Grew および Malpighi⁴⁵⁾ による花粉形態に関する記述が、この分野における最初の業績である。その後、多くの研究業績が発表されているが、それらはおもに植物の栄養・生殖器管、とくに花粉形態をもとにしたものであって、その結果は植物分類、類縁関係あるいは系統発生学の研究に応用されている。

花粉の形態学的研究結果の利用上の長所は、1). 同一属に属する植物花粉はほぼ同様の外形をそなえている。したがって、異属間の識別が容易である。2). 花粉の外部形態は、太古の植物花粉といえども、同種の植物のものであれば、同様の外部形態をそなえている。3). しかも花粉は、湿じゆんな地帯に落下した場合、細胞内容物は堆積時間の経過とともに、酸化還元などによって分解消失するが、その膜物質は炭素富化反応の結果安定したものとなり、何億・何千万年もその外形をとどめうる。以上の理由によって、花粉形態の研究結果を植物分類あるいは類縁関係などの研究に応用でき、また化石花粉を各時代の堆積物から分離・同定し、その当時の植生型ならびに気候型を推定する手段である花粉分析法がなりたつのである。この花粉

分析法は、現在花粉学^{20,40)}における形態部門での優位をしめ、例えば古生物学、地質学、林学、花粉病、養蜂学、さらに犯罪鑑識にまで採用されている^{39,40)}。

以上のように、花粉の形態的研究結果は多くの分野に利用される長所をそなえているが、花粉粒にいま1つ構成物質上の短所があり、それがこの研究の進展に大きな障害となっている。すなわち、花粉形態の研究を目的とし、花粉粒を検鏡用試料とするとき、その内容を薬品^{25,34)}でもって溶解除去しなければならない。薬品で処理された花粉膜は、透明あるいは半透明状を呈するため、ある程度の影像をとらえることができるが、いかにすぐれた光学顕微鏡を用いても、その表面構造は明確にできない。このことは花粉形態学および植物分類学の研究に致命的な点であって、花粉を異なった薬品で処理した場合はもちろん、ときには同じ薬品で処理した場合でも、観察者によっては異なった結果をえるという原因になっていた。

花粉形態の研究手段として、これまでおもに光学顕微鏡が用いられ、また花粉膜物質の研究には、偏光、紫外線、干涉各顕微鏡およびX線回折も採用された。その結果、花粉の外部形態および膜の層状構造の概要が明らかにされ、あるいは膜物質についての多少の知見がえられた。しかしながら、ここで用いられた各種顕微鏡の分解能に制約があつて、その表面および層状の微細構造を明らかにするまでにはいたらなかった。

このような問題点は木材組織学の分野で原田⁴⁶⁾の指摘しているように、電子顕微鏡の出現とそれともなう供試料の作製法の改良と発展によって可視化して、明らかにする可能性が与えられたのである。

花粉学の分野に、はじめて電子顕微鏡を導入したのは、Sjöstrand⁷⁵⁾であり、同氏はホルマリン液中に貯蔵されたコケスギランの胞子を加酢分解の後、超薄切片を作製し、その膜層の構造を研究した。その後、電子顕微鏡による研究報告が年とともにふえているが、その大部分は超薄切片法による膜層の構造を論じたものであり、しかも上野⁹⁰⁾による裸子植物花粉に関する研究のほかは、わずかの種属の植物花粉についての知見をえているのが現状である。レプリカ法による花粉膜の表面構造の研究例としては、筆者が着手した当時、外国においては、Sitte⁷²⁾および Mühlethaler⁶⁰⁾によるものが2つあった。しかしながら、わが国においてはまだどの方面からもその業績が発表されていなかったのである。

1956年春から⁹⁹⁾、筆者は本学教授山崎次男博士の共同研究者として、電子顕微鏡による樹木花粉膜の表面構造に関する研究に専念してきた。そのおもな目的は、樹木花粉膜の微細構造を明確にして、樹木分類学、林木育種学および花粉学上の諸問題を解決するための基礎資料をえることである。花粉形態の研究については山崎教授にご指導いただき、とくにその電子顕微鏡的研究方法については京都大学助教授原田浩博士(当時、農林省林業試験場研究員)のご指導をえて、その研究に着手したのである。そのころ、すでに述べたように、Sitte⁷²⁾ および Mühlethaler⁶⁰⁾ のレプリカ法による数種の花粉膜の表面構造についての研究例があった。しかし、そのレプリカ法はあらゆる種類の構造をもった植物花粉に採用できがたく、しかも良好なレプリカ像がえられるものとは考えられなかった。そこで筆者らは、木材の細胞微細構造の研究⁴⁶⁾に適用されているメチルメタクリレート・カーボン2段レプリカ法を採用したのである。この方法は、処理、無処理、現生あるいは化石花粉のいずれをとわず、あらゆる種類の構造をもった花粉に適用でき、しかも2段レプリカ法のうちでは、筆者らの研究にもっとも有益なものであった。このことは、1). そのころまで、とくに不明確であった裸子植物花粉の発芽装置の表面構造が他のレプリカ法で明らかにされていなかったこと、2). この方法の花粉への適用研究途上において、スギ・ヒノキの花粉粒の表面が、微小球体(コンパクトウ型粒状物)でおおわれていること、3). さらに微小球体の存在することが電子顕微鏡的にはじめて見いだされた(原田、1956)こと、などによっても明白であろう。

筆者はまずレプリカ法によって、裸子植物花粉の表面構造を明らかにし、ついで主要広葉樹花粉膜の表面構造を解明しながら現在にいたっている。研究の進展にともない、これまでに予想しなかった新しい事実および超薄切片法によってもなお明確にされなかった表面構造を解明することができた。ゆえに、研究結果の1部をすでに、日本林学会誌^{99)~101),107)}、西京大学学術報告¹⁰²⁾、京都府立大学学術報告^{81),104)~106)}、国際花粉学雑誌^{82),107)}、ゲッチンゲン大学植物地理学報告³⁷⁾ およびスウェーデン植物学会誌⁸³⁾上にそれぞれ発表した。

ここにそれらを経緯として、これまでにえられた研究結果をとりまとめた。もとより入手困難な試料があり、将来にのこされた問題も多いのである。この研究が将来わが国における樹木分類学、林木育種学および花粉学上の諸問題の解決に、なんらかの役にたつならば幸いである。

ここに筆者は、長年にわたり研究のご指導を賜った本学教授山崎次男博士にふかく感謝の意を表す。電子顕微鏡的研究法の手ほどきをうけ、ひきつづきご指導を賜った京都大学助教授原田浩博士にあつく感謝の意を表す。また、この研究の遂行中、ご指導ご助言を賜った京都大学教授四手井綱英博士および同大学教授中戸莞二博士にあつく感謝の意を表す。

東北大学名誉教授神保忠男博士、北海道大学名誉教授箱脇操博士、静岡大学教授上野実朗博士および京都大学講師岡本省吾先生には、花粉形態学ならびに樹木分類学上のご指導を賜った。農林省林業試験場当局および同場元木材部長小倉武夫博士、株式会社島津製作所中央研究部長島津新一博士および同所電子顕微鏡主任岩永政也博士、以上の諸氏にはとくに電子顕微鏡の使用を許され、写真撮影に多大の便宜を賜った。以上の方々に対し、ふかく感謝の意を表す。この研究は本学林学教室においてとりまとめたものである。研究遂行中にいろいろご指導ご援助を賜った関係職員の方々にあわせて謝意を表す。また供試花粉の採集についてご協力いただいた方々に心からお礼申し上げます。

なお、スウェーデン花粉学研究所教授 G. Erdtman 博士には、花粉形態学を主とした花粉学研究上のご指導を賜った。同研究所 E. Stix 博士、J. Radwan Praglowski 博士および S. Nilsson 博士には研究上のご協力ご援助をいただいた。スウェーデン国立自然科学博物館教授 T. Norlindh 博士および同館教授 O. Selling 博士には貴重な供試花粉の採集にご援助をいただいた。ハイデルベルヒ大学教授 P. Sitte 博士、チューリッヒ大学教授 K. Mühlethaler 博士およびマサチューセッツ大学 J. Rowley 博士からは貴重な文

献と有益な助言をいただいた。以上の方々に対し、ふかく感謝の意を表す。

この論文において報告する裸子植物の1部および主要広葉樹の半数の花粉については、スウェーデン花粉学研究所に滞在中研究したものである。

1 既往研究の概要

花粉学の研究史については、Wodehouse⁹⁶⁾によって詳細に記述されている。ここに花粉形態の光学・電子顕微鏡的研究の概要を述べる。

11. 花粉形態の光学顕微鏡的研究⁸⁴⁾

Grew および Malpighi⁴⁵⁾, Bauer, Brown の諸氏の研究は、いずれも Hooke の顕微鏡が用いられ、花粉形態から植物の科および属の識別ができることが明らかにされた。Amici によって改良された顕微鏡が出現してから、1830年から1839年の間に Purkinje, Mohl, Mirbel, Fritzsche および Meyen の諸氏によって多くの研究結果が発表された。Mohl⁶⁸⁾は花粉形態の観察において、外形だけでなく、表面模様を詳細にしらべ分類に役だてている。Fritzsche⁴⁴⁾は花粉膜層が2つの層からなることを明らかにし、Fischer⁴³⁾は裸子植物および被子植物158科・2000種におよぶ研究結果をとりまとめ、近代花粉学に不動の地位を与え、植物分類学との関連性をたかめた。

花粉分析研究の初期、すなわち Lagerheim³⁵⁾, von Post⁹⁵⁾および Erdtman²⁴⁾の諸氏の時代は、花粉形態の研究に幅、深さ、さらに速度を加えさせた。その後 Wodehouse⁹⁶⁾, Erdtman^{27,31,36,39,40)}, 幾瀬⁵¹⁾, Dyakowska²²⁾, Wang⁹⁴⁾, Pla Dalman⁶⁴⁾の諸氏によって花粉形態専門書が出されるにいたった。その結果、花粉形態からの植物の分類・系統発生学あるいは遺伝学、花粉分析法の原理・その応用面、その他花粉病など、多くの分野との関連性が確立されたのである。近年花粉形態から植物の系統的分類を試みたものに、Stix⁷⁸⁾, Raj⁸⁶⁾, および Chanda¹⁶⁾らの報告があり、また Erdtman³⁷⁾らは泥炭から分離検出された倍数体の花粉について報告している。岩川および千葉³²⁾, 千葉および渡辺¹⁷⁾は自然あるいは高温による異常花粉の形成に関する研究報告をしているが、この種の研究は林木育種学上とくに重要な課題であろう。

すでに述べたように、Grew および Malpighi⁴⁵⁾の業績から、花粉形態の研究は現在まで約280年をへており、その間に数多くの研究結果が発表され、しかも多くの分野に貢献してきた。花粉形態のちがいによつて、科・属は分類しえられるが、種の識別について種々の難点^{53,61,97,98)}があるので、花粉粒の大きさの頻度

曲線もしばしば種の識別に適用されている^{6,13,14,20,31,62,80)}。また幾瀬^{49,50)}によって花粉の屈折率が測定され、石戸谷⁵¹⁾はスンプ薄板を用いて花粉の微細な特徴を研究したと報告している。

以上の普通光学顕微鏡による研究のほか Afzelius^{3,31)}, Sitte^{73,74)}が偏光顕微鏡, Wilkins⁹⁵⁾, Erdtman^{33,40)}は紫外線顕微鏡, Davies¹⁹⁾, Johansson および Afzelius^{3,54)}は干渉顕微鏡によって、それぞれ膜物質、質量あるいは光程差などにつき報告している。Afzelius³⁾によると、Engström は小角散乱法により、Labourian と Cardoso は広角散乱回折像によって胞子の外壁を研究した結果について述べている。

要するに、光学顕微鏡によって一応花粉の外部形態が明らかにされ、植物の分類・系統発生・遺伝・花粉分析、その他花粉病などとの関連性が明確となり、偏光・紫外線・干渉各顕微鏡さらに小角・広角散乱回折像などによって花粉膜物質に関する多少の知見がえられた。

12. 花粉粒の電子顕微鏡的研究⁸⁴⁾

花粉粒を電子顕微鏡的に研究する場合、レプリカ法と超薄切片法が採用されているが、まずレプリカ法から述べる。Sitte⁷²⁾は花粉粒や胞子にコロジオン1段法を適用し、表面微細構造をはじめ電子顕微鏡的に研究した。その後 Mühlethaler⁶⁰⁾は花粉粒にカーボン1段レプリカ法を、筆者は^{99,83,84)}メチルメタクリレート・カーボン2段レプリカ法を、Bradley^{8~12)}, Rowley^{67~69)}はカーボン1段、アラビアゴム・カーボン2段レプリカ法を、それぞれ適用し表面構造を研究した。同じ2段レプリカ法でも、BradleyやRowleyの方法と筆者の採用した方法は多少異なっている。Sitte, Mühlethaler, Bradley および Rowley の諸氏は、少数の種属の花粉についての表面構造や層状構造を明らかにしているが、とくに発芽装置の表面構造を明確にした例はほとんどみない。まえがきでもふれたように、筆者は^{81,99~107)}1956年以来、上述のレプリカ法を採用し、日本産裸子植物花粉¹⁰⁷⁾のほか^{102,105)}、化石花粉の表面構造^{83,103)}を調べ、光学顕微鏡で観察できなかった微細構造を可視化して実証しえた。

超薄切片法による花粉膜の層状構造の研究は、Sjöstrand⁷⁵⁾によってはじめてなされた。その後Fernández-Morán および Dahl⁴²⁾, Mühlethaler⁵⁹⁾, Afzelius, Erdtman および Sjöstrand¹⁾の諸氏による初期の研究報告がある。その方法は、固定・染色¹⁾・脱水・包埋³⁾・超薄切片作製^{75,76,77)}の過程をへたもので、研究の結果多くの興味ある事実を見いだしている。つづいて、Erdtman²⁸⁾, Afzelius³⁾, Rowley⁶⁷⁾に

よる現生花粉粒の研究がある。この時期にいたり、供試料の固定・染色あるいは包埋法にかなり改良発展がみられる。Ehrlich および Hall²³⁾ は、第3紀始新世の化石花粉を研究した。そのほかRowley,^{68~71)}竹岡および Stix⁸²⁾、さらに上野^{89~92)}による研究例がある。上野は裸子植物 138 種についての研究結果をとりまとめ分類あるいは類縁関係について論じている。

以上を要するに、今日まで光学顕微鏡で解明しえなかった胞子や花粉粒の層状構造が明らかにされつつある。しかしながら、超薄切片法による研究もレプリカ法による場合と同様、まだのこされている問題が多いようである。

2 供試料および実験方法

この章において供試料のほか、実験方法としてこの研究に適用した供試料作製法の概略を述べ、検鏡用試料作製についてはその名称のみにとどめ、さらにこの研究で新しく用いた花粉形態説明用語の概念を略記する。

21. 供試料

花粉膜の表面構造を明らかにする目的でとりあつた供試樹木花粉は、裸子植物に属する75種(4綱, 15科, 34属)および被子植物に属する176種(33科, 69属)である。日本産樹木の分類およびその学名は岡本⁶⁷⁾および Frolin¹⁰⁶⁾の方法によつた。1部北産の樹木については Lindman³³⁾, Hylander⁴⁷⁾ および Amann⁴⁾による分類にしたがった。それらの綱・科および属の学名は Table 1~2 に示されている。

22. 実験方法

供試花粉をアルコール⁹⁰⁾、あるいは10%苛性加里溶液^{68, 82)}で洗浄した後、レプリカに供した例がある。この研究における供試料は、すべて無処理で、レプリカをとる前に 50°C で1時間乾燥したものである。検鏡用試料のうち、レプリカの作製にあたって、まず筆者が着手した当時のレプリカ法^{5, 7, 60, 72)}について検討し、あわせてその後に報告された方法^{8~12, 67~68)}についても比較検討を加えた。その結果、本研究に適用したメチルメタクリレート・カーボン2段レプリカ法^{46, 82, 84, 99, 107)}が花粉粒の研究に最適であることを確認した。すなわち、供試料の条件を可能なかぎり一定にでき、あらゆる花粉のあらゆる部分に適用でき、しかも良好なコントラストがえられ、さらに実験操作が煩雑でなく、一試料の調製に長時間を要しないレプリカ法である。

超薄切片の作製において、花粉膜の硬度という点に問題があり、Newman, Borysko および Swerdlow³⁾

あるいは Sjöstrand⁷⁵⁾以来、包埋剤としてひとしく n-ブチルメタクリレートとメチルメタクリレート^{1~3, 31, 67, 70, 78, 82)}が使用されているのが現状のようである。近年ごく一部に、エポキシ包埋の例もあるが、筆者は Sjöstrand⁷⁵⁾の処法にしたがい、超薄切片(厚さ約 100~200Å)を作製した。

電子顕微鏡的観察には、SMC-2, SMD-4, SMD-4F およびトロンスコープ TRS-50 を使用した。

花粉の形態的特徴は、一般にその外形、発芽装置の形、数および位置、さらに膜の表面の模様をもって示される。かような分類法については、Wodehouse⁹³⁾, Faegri および Iversen⁴¹⁾, Erdtman^{27, 28, 31, 32, 35, 40)} および幾瀬⁹⁰⁾の諸氏によって述べられている。それらのうち、筆者は Fig.1 に示したような、Erdtman³⁵⁾らの発芽装置の数(N), 位置(P), 性質(C)をもって分類する NPC-System を採用した。花粉膜の層状構造を示す用語については Tomšović⁸⁵⁾が詳述しているが、その適応性を考え、現在筆者は Erdtman²⁷⁾による用語を採用している。

花粉形態に関する説明用語は、おもに Erdtman^{27, 29, 31, 32, 33, 35, 40)}によつたが、部分的に Wodehouse⁹⁶⁾, Faegri および Iversen⁴¹⁾, 幾瀬⁹⁰⁾の諸氏のもの参照した。つぎに、筆者がとくに本研究で新しく分類・命名した用語についてのみ、その概念を述べる。

微小球体(コンバトウ型粒状物)(Fig.2参照): Orbicules (Lat. Orbiculi, sing. Orbiculus); 外壁の全表面に分布している微小球体。その球体の表面に微小な刺紋をそなえ、あたかもコンバトウのようにみえる。すでに述べたように裸子植物において、8種の異なつた微小球体を発見した。すなわち、1. イヌガヤ型微小球体; 表面がいぼ状紋でおおわれているもの。2. ナンヨウスギ型微小球体; 表面に小刺といぼ状紋をもつもの。3. トガサワラ型微小球体; 表面に微小刺が点在しており、外壁上の膜状のものの上に微小球体があり、その両者が外被膜のように外壁からはく離する性質をもっている。4. カラマツ型微小球体; 表面にきわめて微小な刺紋をもつ点で、トガサワラ型と同様であるが、微小刺の数が少ないことおよび微小球体が全くはく離せず、その直径は小さく約 $\frac{1}{2}$ であることなどによつて両者は異なっている。5. コウヤマキ型微小球体; 表面には小刺紋をそなえ、球体の直径は約3 μ 。形状はスギ型と同様であるが、直径が常にスギ型の2~3倍に相当している。6. ランダイスギ型微小球体; 表面は長さ3:1の小刺と微小刺でおおわれている。7. スギ型微小球体; 表面に微小刺をそなえ、その形状はコウヤマキ型と同様であるが、直径は約0.2~1.0 μ である。すなわち、常にコウヤマ

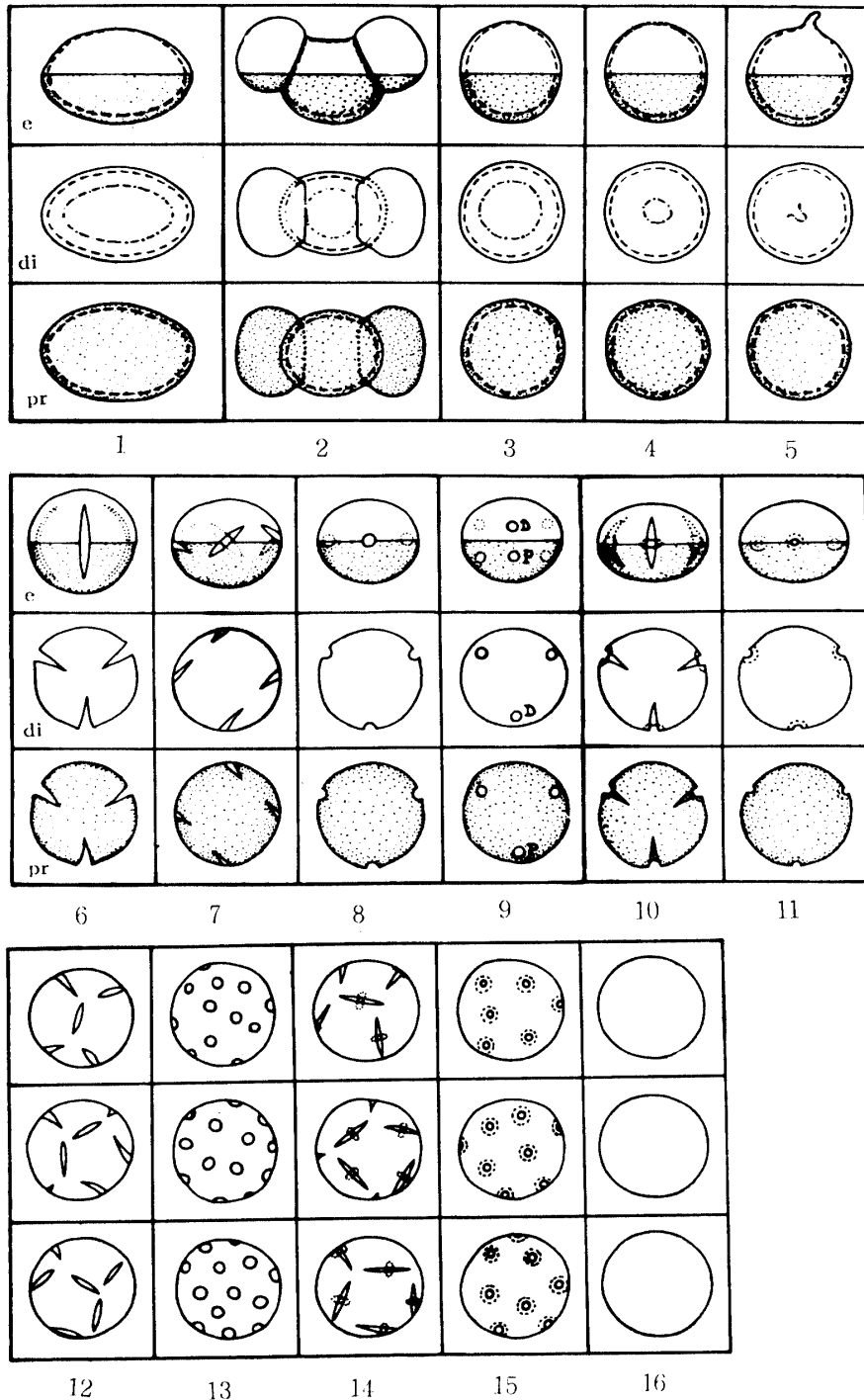


Fig. 1 Cormophyte spore classification by Erdtman, G. and Straka, H.³⁵⁾

NPC

- | | |
|--|---|
| 1: 131, analept, bilateral, non-saccate. | 2: 131, analept, bilateral, saccate. |
| 3: 131, analept, radiosymmetric, non-saccate. | 4: 131, analept, microlept. |
| 5: 131, analept, micro- and prolept. | 6: 343, zonocolpate (3-colpate orthocolpate). |
| 7: 443, zonocolpate (4-colpate loxocolpate).-Syn. : 4-rupate; pericolpate p.p. | 8: 344, zonoporate (3-porate). |
| 8: 344, zonoporate (3-porate). | 9: 654, dizonoporate (3+3). |
| 10: 345, zonocolporate (3-colporate). | 11: 346, zonopororate (3-pororate). |
| 12: 763, pantocolpate. -Syn. : rugate; pericolpate p.p. | 13: 764, pantoporate. -Syn. : polyforate; periporate. |
| 14: 765, pantocolporate. -Syn. : rugate; pericolporate. | 15: 766, pantopororate. -Syn. : polyforaminorate; periporate. |
| 16: 000, atreme. -Syn. : inaperturate; non-aperturate; acolpate etc. | |

----- approximate outline of leptoma.
 inner contour of exine in spores provided with leptoma.
 e, equatorial view; di, distal face; pr, proximal face; D and P in Fig. 1-9, pore in distal and proximal face respectively.

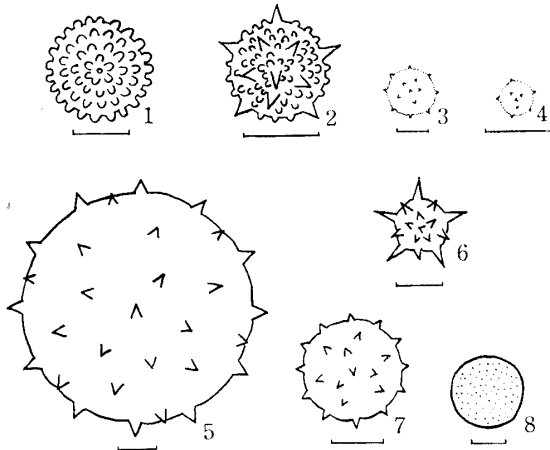


Fig. 2 Orbicules detected on the pollen grain surface of the coniferous tree (Each scale shows 0.5μ)

1. Cephalotaxus-type orbicules
2. Araucaria-type "
3. Pseudotsuga-type "
4. Larix-type "
5. *Sciadopitys-type orbicules
6. Cunninghamia-type "
7. ** Cryptomeria-type "
8. Actinostrobus-type "

*,** In morphological view, the forms of the orbicules of *Sciadopitys* and *Cryptomeria* resemble each other closely, but their sizes differ from each other.

キ型の $\frac{1}{2}$ ~ $\frac{1}{3}$ である。8. アクチノストロブス型微小球体；表面はほぼ平滑で、無構造のもの。なお、筆者は広葉樹の成熟したシナアブラギリ花粉粒の表面においてのみ、微小球体を発見した。球体の表面に線状紋をそなえており、裸子植物のものと正確に識別できる。

網状紋(Fig.3参照): Reticulum (plur. Reticula); 3μ 以上の網の目からなる彫紋模様。現在までに、筆者は主要広葉樹花粉粒の表面において9種の異なる網状紋を見いだした。すなわち、1. ポプラ型網状紋；網目の隆起部に微小刺をもつもの。2. ケシヨウヤナギ型網状紋；隆起部に微小刺が点在するとともに、網目にいぼ状物のあるもの。3. ヤナギ型網状紋；隆起部に微小刺がなく、網目にいぼ状のあるもの。4. マテバシイ型網状紋；隆起部にらせん状またはリング状にこまかい線状紋のあるもの。5. フウ型網状紋；網目の大きさがほぼ一定していて、隆起部に集合性のある微小刺をそなえているもの。6. サイカチ型網状紋；隆起部に微小刺、その他の構造がなく、その幅の狭いもの。7. ナツツバキ型網状紋；隆起部に微小刺、その他の構造がみられないが、その幅がサイカチ型のその約2倍にあたるもの。8. トネリコ型網状紋；隆起部に微小孔といぼ状物のあるもの。9. ネジキ型網状紋；隆起部にはっきりとしたらせん状紋をもつもの。

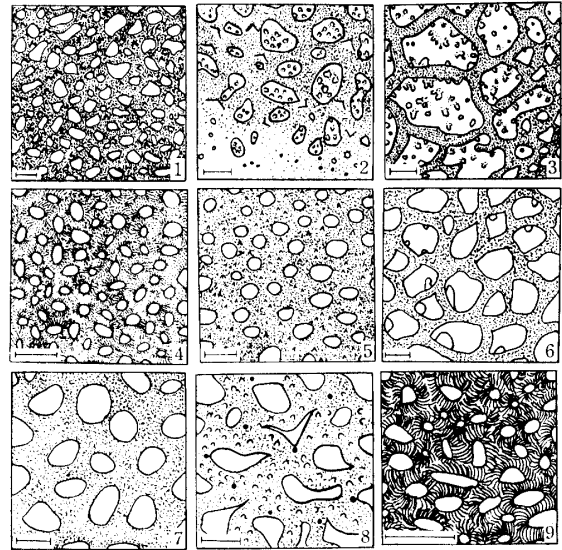


Fig. 3 Reticula detected on the pollen grain surface of the broad leaved trees (Each scale shows 1μ)

1. Populus-type reticulum
2. Chosenia-type "
3. Salix-type "
4. Pasaia-type "
5. Liquidambar-type "
6. Gleditsia-type "
7. Stewartia-type "
8. Fraxinus-type "
9. Lyonia-type "

3 ソテツ、イチョウ、針葉樹およびグネツム花粉膜の表面構造

31. 概 説

花粉膜は、単細胞である花粉粒構成上の主要な保護物質であることはいうまでもない。そしてそれは、外壁と内壁の2つに大別される膜層からなっており、それはさらに2層あるいは3層にわけられるが²⁷⁾、このうち外壁にみられる様々の異なる構造が花粉形態による植物の科、属あるいは種の分類に役だっている。その理由は、植物自体における遺伝的なものと、花粉母細胞から4分子にわかれる過程、すなわち、その減数分裂の様式のちがいにともづくものとされている。

花粉粒の化学組成に関する研究結果は、多数報告⁵⁷⁾⁷⁹⁾されているが、花粉膜の主要構成物質についての研究は少なく、わずかに Zetzsche¹⁰⁶⁾による例がある。同氏は、その主要構成物質にスプロポレニンという名称を与えた。研究結果によると、*Picea* および *Pinus* 花粉においては、スプロポレニンの含有量が約20~22%となっており、それらの化学示性式については、*Picea orientalis*: $C_{90}H_{145}O_{25}$, *Pinus silvestris*: $C_{90}H_{144}O_{24}$ または $C_{90}H_{131}O_{14}(OH)_3$ がそれぞれ与えられている。このような、スプロポレニンがまえがきでふれ

たように、花粉粒を薬品で処理し、形態観察に用いられる試料であり、透明あるいは半透明状を呈するため、その構造は不明確であって、花粉の形態学的研究の進展に大きい障害となっていたのである。

さて、ここで述べようとする裸子植物花粉の光学顕微鏡的研究結果として、神保⁵³⁾、Wodehouse⁹⁶⁾、中村⁶¹⁾、幾瀬⁵⁰⁾および Erdtman³¹⁾の諸氏をはじめとする多くの報告がある。現在まで明らかにされている点を要約すると、つぎのようである。すなわち、裸子植物花粉は、1個の花粉末細胞から4粒つくられた、いわゆる単粒であって、ある種の広葉樹花粉にみられるような集合粒はふくまれない。また花粉粒の形状は、大別して有翼粒と無翼粒の2つの型にわけられ、ごく普通のものでは発芽装置を1個そなえているが、他方そのような装置の存在の不明りょうなもの、あるいは存在しないとされているものもある。この点からも、一般に2~3個あるいはそれ以上の数の発芽装置をそなえている広葉樹の花粉末とくらべて、きわめて単純であるといえる。かような性質は、つぎの章で述べる広葉樹花粉の複雑さに対比しうるもので研究対象としてこのましいものである。発芽装置の有無、その形状、数、位置、大きさあるいはその表面構造は花粉形態の分類の重要な特徴とされることは、すでに述べたとおりである。しかしながら、とくに針葉樹花粉において、発芽装置の存在の不明りょうなものがあり、その存在するかどうかについて、しばしば論議され、例えばヨード・ヨードカリ反応などによって確かめられたことがある⁸⁸⁾。その結果、発芽装置の存在あるいはその位置などは大局的に明らかとなったが、その部分の形状および表面微細構造にいたっては、花粉粒の表面微細構造同様、全く不明のまま放置されていたようである。

以上で明らかのように、光学顕微鏡による花粉膜の微細構造の研究は、その限界に達した観がある。そこで電子顕微鏡的研究手段が登場しはじめ、裸子植物花粉膜の微細構造が明らかにされるにいたった。しかしながら、その研究法はほとんど超薄切片法によるため、表面構造については推論の域をでなかつたようである。筆者はレプリカ法によって日本産裸子植物花粉膜の表面構造を明らかにし、その結果の1部を国際花粉学雑誌上¹⁰⁷⁾に発表した。ここにそれらの結果に、新しくえられた結果を加え、表面構造についての検討を試みたのである。各種花粉膜の電子顕微鏡的標徴は、紙数の関係で記述しえないので、表面構造をもとにした分類について述べようと思う。

32. 表面構造による分類

この節では、花粉膜の電子顕微鏡的標徴、とくに表面構造をもとにした分類に加え、既往の研究結果との比較検討を試みた結果について述べる。

i) あな状くぼみを有するもの ソテツ花粉は、向心極面に長径 $0.2\sim 0.8\mu$ のあな状くぼみを、遠心極面とくに発芽溝膜表面には直径 $0.2\sim 0.4\mu$ の不規則な起伏と直径 $0.05\sim 0.1\mu$ の微小孔をそなえている。これはソテツ花粉にのみみられるもので、裸子植物に属する他種属のものにその例がなく、明らかに特徴といえる。ソテツ属花粉については、Afzelius³⁾や上野⁸⁹⁾の超薄切片による研究報告がある。そのうち、Afzeliusの結果は、筆者のそれと一致するものであるが、上野によると *Cycas taiwanina* 花粉表面に、刺状物が存在するとされている。

ii) 線状隆起を有するもの これはイチヨウ花粉のみであって、裸子植物に属する他のものにその例がみられない。超薄切片観察結果によると⁸⁹⁾、外層は基部での直径 0.6μ 、長さ 0.2μ の刺状物をそなえていると説明されている。筆者の結果はレプリカ法によるものであるが、外壁には高さ $0.1\sim 0.2\mu$ 、長さ $0.2\sim 2.0\mu$ の不規則に配列した線状隆起をそなえている。このような結果のちがいは、研究方法のちがいにともづくことは明らかであるが、線状隆起は直角方向から $200\sim 400\text{Å}$ の厚さに切った場合に、刺状物が見いだされるのではなかろうか。線状隆起とはよぶものの、詳細な観察結果によると、実際には3角錐を横たえたような形状をしている。なお、発芽溝膜のかすかなみ状というのは、いぼ状突起とかすかな線状隆起であることも明白になしえた。イチヨウ花粉のこのような標徴は、本研究の途上ではじめて明らかにされたものであり、この属のいちじるしい特徴といえる。

iii) 微小球体(コンパクト型粒状物)を有するもの スギ・ヒノキ両花粉の表面に微小球体の存在することは、花粉へのレプリカ法検討途上において、はじめて原田(1956)によって発見された。その後筆者は、1956年春からイチイ科、イヌガヤ科、コウヤマキ科、トガサワラ属およびカラマツ属の花粉末表面に微小球体を発見し、逐次報告した。さらに、ナンヨウスギ科、スギ科、ヒノキ科、アケボノストロブス科およびテトラクリニス科にその存在を見いだした。一方上野^{87~88)}(1958~1959)は、超薄切片によって、コウヤマキ、ナンヨウスギ、イチイ、カヤ、イヌガヤおよびビヤクシンの各花粉表面に微小球体の存在を認めている。Rowley⁹⁷⁾は *Poa annua* 花粉の4分子時代の花粉末の周囲にその存在を認めている。かような微小球体を原田や筆者の発見後、筆者らはコンパクト型粒状物と名づけたが、上野⁸⁷⁾はコンパクトペリンとよび、Rowley⁹⁷⁾

は **Ubische bodies** と名づけている。研究の進展にともない、微小球体にいくつかの異なる型の存在することを発見し、たんにコンバトウ型粒状物、あるいはコンバトウペリンとよぶだけでは、その形態上の特徴を表現できないため、総称として微小球体と名づけた¹⁰⁷⁾。そして、とくに針葉樹におけるものを8種に分類・命名した。

A. イヌガヤ型微小球体 イヌガヤ型微小球体は、イヌガヤ科、イヌガヤ属の2種の花粉に見いだされたもので、その形状は微小球体の表面に鈍刺が存在し、直径 $0.25\sim 0.9\mu$ 、鈍刺の幅 0.08μ 、長さ 0.1μ である。**Afzelius**³⁾は *Cephalotaxus nana* 花粉の加酢分解後の超薄切片を観察し、球状体の最小 0.05μ 、比較的大きいものを 0.1μ であると報告している。また、上野⁸⁸⁾はイヌガヤ花粉のそれを $0.1\sim 0.4\mu$ としている。筆者の観察結果からすれば、球状体は花粉表面からはく離しやすい傾向はあるが、鈍刺をもつ微小球体はイヌガヤのみにみられたもので、これは科・属の特徴といえるようである。

B. ナンヨウスギ型微小球体 この型のものは、ナンヨウスギ花粉のみにみられ、他にその例がない。微小球体の表面には、微小刺といぼ状物が混在し、球体の直径は $0.1\sim 0.7\mu$ 、微小刺は $0.2\sim 0.3\mu$ 、いぼ状物の高さ $0.02\sim 0.05\mu$ である。球体は外壁からはく離しにくい型のものである。上野⁸⁸⁾によると球体の大きさは、 $0.01\sim 0.5\mu$ で、そのため外層の粒状物との識別が困難とされている。このような結果は筆者のそれとかなり異なっているが、上に述べた球体の形状はこの科・属の明確な特徴であろう。

C. トガサワラ型微小球体 この型はトガサワラ属にのみみられるものである。球体の直径は $0.3\sim 1.0\mu$ で、その表面に 0.01μ の微小刺をそなえている。しかもこの球体は、その下位にある膜と同時に外壁からはく離するという特徴をそなえている。これまでの報告によるとトガサワラ花粉の表面はなめらかで、微小球体が存在しないとされている⁸⁷⁾。それはおそらく、球体とその下位にある膜のはく離したあとを観察されたものかと考えられる。なお今回は三放射線の表面構造をも明らかにした。

D. カラマツ型微小球体 この型のものは、カラマツ属(2種)にのみ見いだされた。表面に $0.01\sim 0.02\mu$ のいぼ状隆起と直径 $0.03\sim 0.06\mu$ の微小球体、またその表面にはさらに 0.01μ の微小刺をそなえている。このような微小球体は、これまでの報告によっても見いだされていない⁸⁷⁾。なお、この型の微小球体は外壁からほとんどはく離しない。いずれにしても、この属を特徴づけるものである。

E. コウヤマキ型微小球体 この型に属するものは、コウヤマキのみで他種属に見いだされた球体の2~3倍(最高、4~6倍)に相当するものである。球体の直径は $2.0\sim 3.0\mu$ であり、その表面に長さ 0.2μ の微小刺をそなえている。球体は外壁からはく離しがたい。この型のものは、形状という点で、スギ型のものと同様であるが、その大きさや性質が相異なっていることから、1つの型としてとりあつかわれた。コウヤマキ以外の針葉樹のうちどの科・属・種にもみられないものである。

F. ランダイスギ型微小球体 この型に属するものはコウヨウザン属(2種)にのみ見いだされた。球体の直径 $0.2\sim 0.4\mu$ 、その表面に $0.05\sim 0.2\mu$ という長さのいちじるしく異なる微小刺あるいは小刺をそなえている。また、球体は外壁からはく離しやすい傾向がある。コウヨウザン属の花粉はタイワンスギのそれと同じく乳状突起をもたないとされているが、本研究の結果では、発芽帯も乳状突起もともに存在することが明らかとなった。ここに記述した微小球体はコウヨウザン属を特徴づけているのであるが、植物分類学上、コウヨウザン属はスギ科に属するものとされているものと、コウヨウザン科に属するものとされている場合がある。本研究の結果から興味あることと考える。

G. スギ型微小球体 この型に属するものは、イチイ科、スギ科(ただしコウヨウザン属を除く)、ヒノキ科およびテトラクリニス科など4科である。球体の直径は $0.1\sim 1.3\mu$ の範囲にあり、その表面にみられる微小刺の長さは $0.01\sim 0.08\mu$ である。球体は外壁からはく離しやすい、あるいは非常にはく離しやすい2つの群にわけられるようである。すなわち、前者にはイチイ科やスギ科のものが属し、ヒノキ科とテトラクリニス科は後者に属する。イチイ科において、イチイ属(5種)とカヤ属(1種)について検討した。コウヨウザン属を除くほか、スギ科においては、セコイア、メタセコイア、ヌマスギ、スイショウおよびスギの各種属花粉にこの型の微小球体を見いだした。上野⁹⁰⁾によれば、スギ科においては、いずれもコンバトウペリンが発達していると報告している。つぎにヒノキ科においてはヒノキ(3種)、ネズコ(2種)、アスナロ(1種)、ビャクシン(3種)およびセイヨウヒノキ(1種)の各種属花粉に同型の微小球体を見いだした。発芽装置の存否について、種々論議のあったことはすでに述べたが、この研究対象のすべてにその存在を認め、またその表面構造を明らかにした。テトラクリニス科においては、テトラクリニス(1種)およびカリトリス(1種)の各属に、スギ型微小球体を見いだした。以上に述べた各科・各属にスギ型の微小球体の存

在することは、それぞれの特徴といえよう。

H. アクチノストロプス型微小球体 この型に属するものは、アクチノストロプス属のみである。球体の直径は0.4~1.3 μ で、しかもその表面はきわめてなめらかであること。球体は外壁からはく離しやすく、またそのはく離後の外壁の表面には多数の微小孔がみられるなどである。以上のような形状、大きさ、性質などは、アクチノストロプス型特有のものである。

iv) 有翼型花粉 この型に属するものは、いわゆる胴体と気の中の表面に微小刺と微小孔を有するものである。マキ科およびマツ科（ただし、トガサワラ、ツガおよびカラマツの3属は別項で述べた）は、いず

れも側面観において、胴体両側に通常2個の気のをそなえている。今回観察した種属はつぎのとおりであり、結果の1部を要約したものをTable-1に示した。

A. マキ科マキ属においては、ナギとラカンマキの2種。

B. マツ科モミ属においては、モミほか4種、トウヒ属ではエゾマツほか3種、ヒマラヤスギ属（1種）、シマモミ属（1種）、さらにマツ属においては、二葉松9種、三葉松4種、五葉松6種。

これまで、発芽溝膜表面の模様によって、二葉松亜属と五葉松亜属の識別ができるとの説⁸⁷⁾もあったが、

Table-1 Features of the pollen grain surfaces of Podocarpaceae and Pinaceae

	Corpi		Germ furrow Verrucae(μ)	Scacci		
	Spinules(μ)	Puncta(μ)		Spinules(μ)	Puncta(μ)	Puncta/25 μ^2
<i>Podocarpus</i>	0.01	0.02	0.14~0.7	0.01	0.2 ~0.5	45
<i>Abies</i>	0.03	0.03~0.2	0.1 ~0.8	0.01	0.05~0.15	100
<i>Picea</i>	0.03	0.03~0.2	0.15~1.0	0.03	0.05~0.15	110
<i>Pseudolarix</i>	0.05~0.1	0.05~0.1	—	0.01	0.1 ~0.3	75
<i>Cedrus</i>	0.01	0.01~0.03	0.05~0.2	0.01	0.1 ~0.3	75
<i>Keteleeria</i>	0.01~0.05	0.05~0.08	—	0.01	0.2 ~0.4	107
<i>Pinus densiflora</i>	0.02	0.05~0.07	0.2 ~1.0	0.02	0.1 ~0.2	75
<i>Pinus silvestris</i>	0.02	0.05~0.07	0.2 ~1.0	0.02	0.05~0.2	100
<i>Pinus bungeana</i>	0.02	0.05~0.07	0.2 ~1.0	0.02	0.05~0.2	200

表面構造に関するかぎりでは、不明の点が多くのかさねられていたようである。要するに、マキ科とマツ科（トガサワラ、ツガおよびカラマツの3属を除く）の花粉表面には、微小球体が存在しない。気の中表面25 μ^2 あたりに分布する微小孔の平均数は、2・3の種属間でわずかの差は認められた。各種属を通じて発芽溝表面には、いぼ状物の存在がみられた。本実験結果は、オウシュウアカマツ⁷²⁾やオウシュウクロマツ⁸⁰⁾、ヒマラヤスギ属⁸¹⁾およびマツ科⁸⁷⁾などについてなされたこれまでの研究結果とも一致している。原田ら⁴⁶⁾によれば木材細胞膜構造、とくに細胞孔紋の表面構造は二葉松亜属と五葉松亜属の間で異なっており、それは種属の特徴を示し、分類上価値あることが報告されている。しかしながら、本実験結果からそのような関連性は見いだしえなかった。

v) 指状突起を有するもの この型に属するものは、ツガ属(*Eutsuga*)花粉である。ツガ属には*Eutsuga*と*Hesperopeuce*の2つの亜属がふくまれている。これらは外部形態で、もちろん識別されるが、遠心極面に“へそ”の存在することが*Eutsuga*の特徴^{86,88)}とされている。*Hesperopeuce*のうちには三放射

線をそなえるものがあることから、*Eutsuga*よりも*Hesperopeuce*のほうがブリミチブであるといわれている。さて本実験結果によると、ツガ花粉の表面には0.3~2.1 μ と長さの異なった指状突起および微小刺の存在すること、また遠心極面の中央部に“へそ”（長径7.5 μ ）の存在することは明らかとなった。しかしながら、この“へそ”は同じツガ花粉においても存在しない場合がしばしばある。また、同じ*Eutsuga*に属するカナダツガ花粉にその存在は認められなかった。ゆえに“へそ”の存否は*Eutsuga*の特徴とはいえないようである。このような“へそ”の性質については、将来の研究にまたねばならない。なお、同じく*Eutsuga*に属するツガとカナダツガの表面構造は、いちじるしく異なっており、両者間の識別は容易である⁸¹⁾。

vi) 帯状隆起を有するもの この型に属するものは、エフェドラおよびヴェルウィチアの2属である。帯状隆起はエフェドラ6~8、またヴェルウィチアのそれは19~20である。エフェドラにおいては、定まった発芽溝を欠く、あるいは8個の発芽溝をもつなど種々の説明があるが、一方ヴェルウィチアは、はっきりと

した1個の発芽溝をそなえている。エフェドラの隆起の幅は $3.5\sim 5.0\mu$ で、ヴェルウィチアでは $2.0\sim 2.5\mu$ であった。またその表面はほぼ平滑で、これまでの光学顕微鏡による所見や超薄切片による結果と一致している。要するに、本研究でこれまで考えていた表面構造を確認でき、帯状隆起をそなえるものは、裸子植物において、以上の2属のみであることから、レプリカ法によって他種属との識別が容易である。

vii) 刺状突起を有するもの グネツム花粉がこの型に属する。花粉粒の表面に長さ $0.5\sim 1.0\mu$ の小刺の存在が認められる。また種によって粒の大きさや刺状物の長さの異なっていることもよく知られている。Afzelius²⁰⁾は加酢分解した *Gnetum montanum* 花粉の超薄切片を観察し、表面に小刺の存在すること、外層は小壁状をなしていることを示している。グネツム花粉は表面に小刺をそなえているという点で、裸子植物に属する他種属のものとは全く異なっている。

以上に記述した樹木の大部分は、いわゆる中ないし高木に属するものであるが、イチイ属の一部、ハイイヌガヤおよびハイマツなどは低木に属するものである。雌雄同異の点からみると、ソテツ、イチョウ、マキ、イヌガヤ、ナンヨウスギおよびアクチノストロブスの各科のものは、ほぼ異株であり、マツ（ヒマラヤスギ属を除く）、コウヤマキ、スギおよびヒノキ（ビャクシンを除く）の各科に属するものは、雌雄同様である。また、イヌカラマツ、メタセコイア、ヌマスギおよびスイショウの各種属は落葉樹に属するが、そのほかのすべての種属は常緑樹である。このような樹木の垂直分布と、うえに述べた表面構造の分類結果との間には関係を見いだしえなかった。

さて、ソテツおよびイチョウは植物分類学上、それぞれ2つの綱・科・属にわけられているように、花粉膜の表面構造も裸子植物に属する他のものと異なっており、それぞれ独立したものである。イチイ科は針葉樹のなかで、第1にランクされ、プリミチブなものとされているが、表面にはスギ型の微小球体をそなえている。ゆえに花粉膜の表面構造からすれば、スギ科にもっともちかく、スギ科のなかまにはいる。マキ科花粉は、有翼粒である点や、表面構造もマツ科と同様であるが、胴体の大きさに対して、気のうが大きいことでマツ科のなかまにはいらぬ。したがって花粉形態上独立した1つと考えてよいようである。イヌガヤおよびナンヨウスギの2科は、それぞれ特殊の微小球体をそなえている。これらは独立したものであるが、スギ科にちかいものと推定される。またマツ科のうち、トガサワラと、カラマツさらにツガの各種属は、独立したものであり、翼はマツ科のうちでも退化してお

り、マツ科のなかでもこれら3属は少なくとも形態上進化していると考えられている。以上の3属とも表面に特殊な微小球体をもつことが進化をうらづけているし、表面構造という点ではイチイ、コウヤマキ、あるいはスギの各科にちかいと考えられる。コウヤマキ科の花粉は特殊な微小球体によって特徴づけられている。しかし、球体の形状はスギ型とほぼ同様であるが、その大きさからスギ科よりはプリミチブなものといえるのではないだろうか。スギ、ヒノキおよびテトラクリニスの3科における花粉は、いずれも同様の微小球体をそなえる点で、同一群に属するようである。アクチノストロブス花粉はその微小球体の形状からして、全く独立したものであろう。エフェドラやヴェルウィチアは表面構造上、同じじなかまでであるが形態の詳細はそれぞれ異なっている。なお、グネツム花粉は全く独立したもので、表面構造は裸子植物よりもむしろ広葉樹花粉にちかいものと思われられる。

つぎに、花粉母細胞から4分子に分裂するとき、同時分裂するものと、連続分裂するものとの2つの型のあることはよく知られている。同時分裂するものは、イチョウ、ナンヨウスギ、トガサワラ、ツガ、コウヤマキ、スギおよびヒノキの各属で、連続分裂するものはソテツ、イチイ、カラマツ、ヌマスギおよびエフェドラの各属である。これらの分裂様式と表面構造の関係は見いだしえぬ。

染色体数はその植物に特有のものであって、植物の分類の要点として採用せられる場合が多い。Table 1で明らかなように、裸子植物花粉の大部分は単口粒で、無口粒はごく1部である。また、ほとんど染色体数7~13で、19のマキ科は、例外的である。染色体数は発芽装置の形状との間になんらかの関係があるようである。すなわち、染色体数7~8に属するものは、エフェドラ、ヴェルウィチアおよびアクチノストロブスの各種属である。それらは無口あるいは特定の発芽装置をもたないものや、極にまで達しない長口をそなえる。つぎに染色体数10~11に属するものは、カヤ、イヌカラマツおよびカリトリスの3属とコウヤマキ、スギおよびヒノキの3科である。これらの花粉はいずれも（イヌカラマツのみ例外的といえる）発芽装置としての乳状突起をもつもの、またははっきりとした発芽帯をもち、表面に微小球体をそなえている。また染色体数12~13に属するものは、ソテツ、イチョウ、イチイ、イヌガヤ、ナンヨウスギ、テトラクリニスおよびグネツムの各種属とマツ科花粉である。これらのうち、グネツムは例外として、他のすべての花粉における発芽装置の形状は、みぞ状をなしている。マキ科花粉だけは染色体数19であって、すでに述べたように花

花粉形態は有翼粒でマツ科花粉にちかい。発芽装置はみぞ状をなしている。

以上を要するに、花粉膜の表面微細構造によるソテツ、イチョウ、針葉樹およびグネツムの分類結果は、必ずしも樹木分類学における配列とは一致していない。しかしながら、染色体数と発芽装置の形状との間に、1つの傾向性が認められたのである。また、これまで予想もしなかった新しい構造を発見し、不明確とされていた多くの構造を明らかにし、さらに表面構造による分類をなした。このうち、とくに微小球体による分類は本研究の特色といえよう。

4 主要広葉樹花粉膜の表面構造

41. 概 説

樹木分類学の上から、広葉樹は針葉樹よりも進化しているものとされ、その種属の数は実に多いのである⁹³⁾。花粉形態の立場からみると、裸子植物や低級な単子葉植物の花粉は、一般に単純である。これに反して、高級な双子葉植物の花粉形態はきわめて複雑であり、また関係ない植物の間においても、同じ型の花粉が見いだされることはよく知られている。一方花粉分析の上からある種の針葉樹花粉よりも、広葉樹花粉は一般に堆積物中によくのこっていることが知られている。このことは、スポロポレニンの含有量が少ない¹⁰⁸⁾、たとえば *Corylus avellana* は *Picea orientalis* の約 $\frac{1}{10}$ のスポロポレニンしか含まないことと、矛盾しているようにも考えられる。化石花粉の埋蔵の良否は、ある程度スポロポレニンの含有量によって影響されようが、それはむしろ膜の構造、構成物質の形態あるいはその配列にもとづくものと筆者は考えている。ななわち、それは外層を構成する要素が粒状を呈するものと、小壁状を呈するものとのちがいであって、前者は針葉樹花粉に多く、しかもわい曲、変形あるいはかい裂しやすい。これに反して、後者には広葉樹が属し、ほとんどその傾向が認められないのである。しかしながら、花粉膜物質は、両者ともひとしく透明あるいは半透明状を呈しているのである。

広葉樹花粉の光学顕微鏡的研究結果は、わが国においては神保⁵³⁾、中村³¹⁾、および幾瀬⁵⁰⁾また諸外国では Wodehouse⁹³⁾および Erdtman²⁷⁾の諸氏をはじめとする多くの報告がある。広葉樹花粉には、さきに述べたように裸子植物のそれと異なって、集合粒または多集粒といわれるものもある。すなわち、針葉樹花粉では1個の花粉母細胞から、4粒の花粉を生じ、成熟した4個の単粒がみられるのであるが、広葉樹花粉では、4粒が粘結糸やうのものでつらなままの、いわゆる集合粒、さらに8~12粒が集った状態のものも

ある。花粉の形状は、針葉樹花粉にみられた有翼粒は全くみられない。発芽装置は、低級な単子葉植物の花粉では1個みられるが、双子葉植物に属するものにおいては、ほぼ2~3個以上であって、無口粒といわれるものは、きわめてまれに存在するにすぎない。また同様の花粉であつても、発芽装置の数を異にすること、すなわち発芽装置の数は花粉個体によっても差の多いこともよく知られている。発芽装置の形状は、ほぼ円形を呈するもののほかは、みぞ状を呈するものが多く、またいわゆる複口と称せられるものがあり、内口をそなえるものも多い。花粉粒の表面は、針葉樹花粉にみられなかった網状紋および指紋状を呈するものなどで、その種類も多い。

以上で明らかなように、広葉樹花粉は針葉樹のそれにくらべて、きわめて複雑であって、普通組織の分化と同様、その生殖器官においても分化、発達していると考えられる。このような花粉膜の微細構造に関する電子顕微鏡的研究は、樹木花粉という見地からすれば、特定の花粉についてのわずかな知見がえられているにすぎないのが現状のようである。また同時に、針葉樹の花粉形態の研究にくらべて、明らかにたちおかれている。その理由は、種類の多いことや構造上の複雑さにも一因があろう。広葉樹花粉膜の表面構造を解明するため、筆者は1956年から現在まで、レプリカ法による研究をつづけているが、結果の1部はすでに数回^{99)~103)}にわたって報告した。

42. 表面構造による分類

広葉樹花粉膜の表面構造は、きわめて複雑であるため、単純な用語を用いて、すべての構造を表現することの困難な場合が多い。つぎに、裸子植物におけると同じ様式にしたがって述べようと思う。

i) 網状紋を有するもの 広葉樹花粉のある種属において、網状紋の存在することは、よく知られている。なすわち、その存在は光学顕微鏡レベル(1.0 μ の分解能)でじゅうぶん観察しえたところであった。この型の表面構造をもつ花粉の超薄切片による研究は、シナノキ属花粉¹⁵⁾に適用された1例だけがある。レプリカ法によっては、筆者¹⁰¹⁾の報告例があるにすぎない。これまでの報告で、たんに“網目状の隆起”とよんだが、研究の進展にともない、それらは9種の異なった型の網状紋にわけられることを認めた (Table 1-2)。ゆえにそれぞれを分類・命名し、その分類にしたがって記述する。

A. ポプラ型網状紋 ポプラ型網状紋に属するものは、ハコヤナギ属(6種)のみである。網目の長径は0.2~1.5 μ で大きさの異なった隆起でおおわれ、ま

た隆起の連結部に $0.01\sim 0.02\mu$ の微小刺をそなえている。この網目は粒の表面からはく離しやすいなどの性質によって特徴づけられている。

B. ケショウヤナギ型網状紋 この型に属するものはケショウヤナギとオオバヤナギの2属である。網目の長径は $0.1\sim 0.2\mu$ で、隆起の連結部は刺状をなしていること、また粒の表面からはく離しないこと。くぼみの部分には直径 $0.1\sim 0.2\mu$ のいぼ状物の存在すること。発芽溝膜表面に長さ $0.1\sim 0.25\mu$ のいぼ状物の存在すること。これらは、うえに述べたポプラ型と異なっている。

C. ヤナギ型網状紋 この型に属するものはヤナギ属(20種)とイイギリ属の花粉である。網目の長径は $0.12\sim 3.2\mu$ 隆起の幅は 0.5μ 、網目のくぼみの部分には $0.1\sim 0.2\mu$ のいぼ状物が点在している。この型のもは隆起部の上に微小刺をもたないという点で、うえに述べた2つの型と異なっている。なお、ヤナギ属の発芽溝膜には $0.1\sim 0.2\mu$ のいぼ状物があり、内口はみられない。しかし、イイギリ花粉においては、内口は存在し、その表面なめらかである。

以上要するにヤナギ科において、ひとしく網状紋の見いだされることをたしかめた。うえに述べた3つの型によって、科および属を特徴づけているようである。

D. マテバシイ型網状紋 この型に属するものは、マテバシイ、ムクロジ、ツバキおよびチシャノキの4属である。この型の特徴は網目隆起上に、ほそいらせん(またはリング)の存在することである。網目の長径は $0.2\sim 0.6\mu$ 、またごくわずかに存在する微小孔は直径 0.07μ である。そのほか、溝膜にはいぼ状物あるいは不規則な隆起があり、内口膜表面はなめらかである。

E. フウ型網状紋 この型には、フウおよびエゴノキの2属がみられる。網目の長径は $0.4\sim 1.0\mu$ 、隆起連結部の表面に長さ $0.05\sim 0.1\mu$ の微小刺を1~6個そなえている。両属間のちがいは発芽装置の形状にみられるが、網目隆起に、1~6個の微小刺が存在するという点で、これは1つの型として、同時にその特徴といえるようである。

F. サイカチ型網状紋 この型に属するものは、サイカチ、フジキ、シナノキ(6種)およびキリの4属である。Chambers¹⁵⁾らは、*Tilia platyphyllos* 花粉膜の超薄切片を観察し、外壁の網状構造を確認している。網目の幅 $0.1\sim 0.5\mu$ で、長径 $0.1\sim 1.5\mu$ である。シナノキ属花粉の網目の表面に、かすかな線状隆起かと思われるものがみられたが、この点は今後の研究にまたねばならない。

G. ナツツバキ型網状紋 この型に属するものは、

ゴンズイ、ナツツバキおよびタカノツメの3属である。網目の長径 $0.4\sim 0.8\mu$ 、隆起の幅 0.5μ で、隆起の表面は、なめらかで、くぼみの部分にはいぼ状物やそのほかの構造がみられない。発芽溝膜面には、いぼ状物が存在するが内口膜面はなめらかである。

H. トネリコ型網状紋 この型に属するものは、*Fraxinus excelsior* 花粉だけであって、表面構造はホソバアオダモと全く異なっている。しかし前者は、トネリコ属に属し、しかもこの実験において認められた特殊な型であることから、とくにトネリコ型と名づけた。この型のもは、網目状隆起上に直径 0.1μ の微小刺と、 0.07μ の微小孔をそなえている。くぼみの部分はほとんど平滑であるが、ごくまれに微小孔が見いだされる。

I. ネジキ型網状紋 この型に属するものは、ネジキおよびカキノキの2属とホソバアオダモである。花粉粒の表面は、いずれも網状隆起でおおわれ、その上にきわめて明確な幅 0.01μ のらせん状紋の存在することが明らかとなった。このらせん状紋は、マテバシイにみられたものよりも太く、きわめて明確である。ホソバアオダモ花粉にみられたらせん状紋の幅は同じであるが、隆起間隔はネジキやカキノキ属花粉のもの2倍に相当する。しかしこれを1つの型とするには、根拠がふじゅうぶんなのでネジキ型にふくめたのである。

以上で明らかなように、各種属あるいは科などにおいて、網状紋の存在を確認し、さらにそれらは9種の型にわけられることを明らかにした。以上に述べた9種の型の分類は、レプリカ法によるのみで、正確にしかも容易になしうと考える。

ii) 小刺を有するもの 小刺のなかには、いわゆるとげ状をなす小刺と、小刺の基部から先端にむかって線状隆起をもつ円錐状小刺の2つの型がある、またそれぞれは、単一に存在するものでなく、常に微小孔あるいはいぼ状を伴っている。それゆえ、ここでは小刺に微小孔を伴うものと、円錐状小刺にいぼ状物を伴うものの2つの型にわけることとした。

A. 小刺に微小孔を伴うもの この型に属するものは、ヤマモモ、ノグルミ、オニグルミ、サワグルミ、アサダ、クマシデ、ハシバミ、シラカンバ、ハンノキ、ニレ、ケヤキ、エノキ、コウゾおよびアカメガシワの14属である。これらのごく1部分は、Sitte⁷³⁾ Mühlethaler⁶⁰⁾、Erdtman et al.³⁷⁾、Radwan Praglowski⁶⁵⁾ および筆者^{99,101)}らによってレプリカ法で研究され、また超薄切片法で上野⁹²⁾の報告がある。これらの研究報告で、微小刺の存在は認められているが、微小孔の存在については、ほとんど記述されていない

Table-2 Features of the pollen grain surfaces with spinules and puncta

	Germ apparatus	Protrusions of germ apparatus	Arcus	Ridges between spinules	Puncta/25 μ^2	Remark
<i>Broussonetia</i>	anacataporate	±	—	—	380	± Blunt spine
<i>Myrica</i>	3 porate	±	—	—	500	
<i>platycarya</i>		±	—	—	230	
<i>Celtis</i>	3~4 porate	±	—	—	130	± Blunt spine
<i>Ulmus</i>		±	—	—	300	
<i>Zelkova</i>	4~5 porate	±	—	—	200	
<i>Ostrya</i>	3 pororate	+	+	+	680	
<i>Carpinus</i>	3~4 pororate	+	+	+	630	
<i>Corylus</i>		±	±	+	380	
<i>Betula</i>		+	+	+	330	
<i>Alnus</i>	4~6 periporate	±	±	±	380	
<i>Pterocarya</i>	6~7 periporate	±	±	—	200	
<i>Juglans</i>	9~11 poroidate	±	±	—	110	
<i>Mallotus</i>	3 colpate	—	—	—	230	± Blunt spine

い。筆者はレプリカ法と超薄切片を北産カバノキ科花粉⁸⁹⁾に採用し、うへの14属についても検討して、いずれの花粉にも微小刺と微小孔の存在することを明確にした。観察結果の1部を要約すると、Table-2に

示したようになる。

B. 円錐状小刺にいぼ状物を伴うもの この型に属するものは、クスノキ、クロモジおよびゲッケイジュの3属である。円錐状小刺は、たんに外壁から突出

Table-3 Features of the pollen grain surfaces with conic spinules and verrucae

	Shape of germ apparatus	Conic spinules			Pollen grain surface 25 μ^2	
		Diameter at the base (μ)	Diameter (μ)	Length (μ)	Conic spinules	Verrucae
<i>Cinnamomum</i>	atreme	0.5	1.0~1.3	0.8	38	1075
<i>Lindera</i>	"	0.6	0.5	0.6	25	1825
<i>Laurus</i>	"	0.5	1.0~1.3	0.8	25	1185

しているのではなく、円状隆起のうねに存在する。またその隆起間はいぼ状物でおおわれている。観察結果の1部分は、Table-3のように要約される。以上の3属花粉の観察結果からこの型は少なくとも種属の特徴といえる。

iii) 線状隆起を有するもの 線状隆起のなかには、きわめてほそいものと、多少幅をもったものがあり、また隆起に微小刺を伴うものと、円錐状小刺を伴うものがある。ここで、それらを2つの型にわけて述べることにする。

A. 線状隆起に微小刺を伴うもの この型に属するものは、ブナノキ、ムクノキおよびクワの3属である。これらのうち、*Fagus sylvatica* 花粉を Mühlethaler⁹⁰⁾ が電子顕微鏡的に研究し、線状隆起や微小刺の存在を認めている。この実験において表面構造

に関するかぎり、同氏と同様の結果をえた。このほか、ムクノキやクワ花粉においても、ブナノキのそれとは多少異なるが、線状隆起と微小刺の存在することを確認した。この線状隆起は、Faegri & Iversen⁴¹⁾ のいう rugulate にちかいものであるが、微小刺が存在するという点が異なっている。発芽装置の形状は、ブナノキがみぞ状で内口を有し、ムクノキは孔状、クワは孔状でありかつ乳状突起をもつという点で、3者は全く異なっている。

B. 線状隆起に円錐状小刺を伴うもの この型に属するものは、コナラ亜属に属するウバメガシとチリメンガンシ花粉のみであることから、あるいはウバメガシ型とよんでよいかもしれない。筆者ら¹⁰³⁾ は、この花粉の表面構造につき、線状隆起ともみがら状の刺状物をそなえていると報告した。その後、このもみが

ら状物を検討の結果⁸⁴⁾, 円錐状小刺とよぶのが適当と考えるにいたり, ここで線状隆起と円錐状小刺とよぶことにしたのである. 要するに, 上記の2種は線状隆起と円錐状小刺でおおわれていることや, 元来落葉樹群に属しているコナラ亜属のなかで, 常緑樹はウバメガシとチリメンガシだけである. そしてその表面構造は他のものと全く異なり, この2種を特徴づけているので, レプリカ法によるだけで正確に, しかも容易に他のものと識別される.

iv) 粒状隆起を有するもの 粒状隆起のなかには, 粒状隆起上に微小刺の存在するものと, たんに粒状隆起をなすものがあり, 各隆起に微小刺と微小孔を伴うものと, 微小孔を伴うものがある. それゆえここでは, 2つの型にわけて記述する.

A. 粒状隆起に微小刺と微小孔を伴うもの この型に属するものは, ウバメガシとチリメンガシの2種をのぞく, コナラ亜属に属する7種である. Mühlenthaler⁶⁰⁾はコルクガシ花粉のレプリカおよび超薄切片を観察の結果, 粒状物や微小刺の存在を認めているが, 微小孔の存在にはふれていないようである. 筆者¹⁰²⁾もまた, 7種のコナラ亜属花粉の表面構造について報告したが, 微小孔については記述していない. しかし, 検討を重ねた結果, 微小孔の存在を明らかにするにいたった. 実験結果を要約すると, 1. コナラ亜属花粉の表面は, 粒状物と微小刺でおおわれ, その間に直径 $0.01\sim 0.02\mu$ の微小孔の存在すること, 2. 発芽溝の表面には不規則な隆起をそなえているが, 内口表面はほぼ平滑であることなど明らかにしえた. 以上のことから, コナラ亜属には全く異なった表面構造をもつ, 2つの型の花粉が存在することを証明するとともに, レプリカ法で正確にしかも容易に他のものと識別しうるのが特徴といえる.

B. 粒状隆起に微小孔を伴うもの この型に属するものは, ユリノキ, モチノキおよびアオキの3属である. 粒状隆起は, 光学顕微鏡によって認められたところであるが, その隆起上に $0.05\sim 0.15\mu$ の微小孔が存在することを明らかにしえたのである (Table-4).

v) ハナヤサイ状隆起を有するもの ここで述べるハナヤサイ型隆起は, さらにその表面に微小刺と微小孔を伴うものである. この形に属するものは, アカガシ亜属とカツラ属の花粉である. これらの花粉表面は, 光学顕微鏡によって, 粒状物あるいはこまかい刺状紋をそなえるとされていた. アカガシ亜属花粉のレプリカ法による研究は, 筆者¹⁰²⁾の例がある. アカガシ亜属とカツラ属花粉は, ハナヤサイ状隆起でおおわれ, その表面に微小刺や微小孔をそなえていると

Table-4 Features of the pollen grain surfaces with granules and puncta

	Shape of germ apparatus	Granuloid (μ)	Puncta on the granuloid (μ)
<i>Liriodendron</i>	1 sulcate	0.5~3.0	0.05~0.15
<i>Ilex</i>	3 colporate	1.0~2.0	''
<i>Aucuba</i>	3 colporate	0.5~1.2	''

いう点で, 表面構造の上からも同類といえる. アカガシ亜属の花粉の発芽溝表面は, 不規則な隆起でおおわれ, 内口には実にこまかい, しかもかすかな網状構造がみられる. しかし, カツラ花粉は3溝粒であるが, その表面には多少粒状化した微小球体にちかい構造をもち, しかも内口を欠いている. 要するに, コナラ属において3種の全く異なった表面構造の存在することを明白にしたが, これは分類価値の点からも貴重なものと信じる.

vi) ネットワーク状隆起を有するもの ここでいうネットワーク状隆起は, その隆起間に微小孔を伴っている. この型に属するものはシイノキ花粉のみである. 発芽溝には微小ないぼ状物がみられ, 内口膜面にもいぼ状物が点在している. このような構造は, 今回の研究範囲内では, シイノキ属のみであった.

vii) なみ状隆起を有するもの ここでいうなみ状隆起は, 微小刺を伴うものである. この型に属するものはミズキ属のみである. 発芽溝には, 長さ $0.2\sim 0.3\mu$ の微小ないぼ状物をそなえるが, 内口表面は平滑である.

viii) 指紋状隆起を有するもの ここで述べようとする指紋状隆起とは, 線状隆起が指紋のような影紋模様を示すものである. また, たんに指紋状に隆起したものと, 指紋状隆起のうねの間に微小孔をともなうものもある. ゆえに, それらを2つの型としてとりあげたのである.

A. 指紋状隆起を有するもの この型に属するものは, サクラとナナカマドの2属である. 表面はこまかく枝わかれした線状隆起でおおわれ, 相対的に指紋状をなしている. ヤマザクラとウラジロノキ花粉において線状隆起のうずまき状構造はみられなかったが, *Prunus padus* 花粉において, うずまき状構造がみられた.

B. 指紋状隆起にあな状くぼみを伴うもの この型に属するものは, カナメモチ, ボケ, リンゴ, ナシ, ギイフリボク, ウルシ, カエデ, トチノキおよび

Table-5 Features of the pollen grain surfaces with finger print and pit-like concavities

	Shape of germ apparatus	Ora	Striae		Concavities or puncta, long diam. (μ)
			Width (μ)	Spiral structure	
<i>Photinia</i>	3 colporate	Smooth	0.5	+	0.15~0.5
<i>Chaenomeles</i>	"	"	0.12	+	0.1 ~0.2
<i>Malus</i>	"	"	"	+	"
<i>Pyrus</i>	"	"	"	±	"
<i>Amelanchier</i>	"	"	0.15	-	0.03~0.5
<i>Rhus</i>	"	"	0.3 ~0.5	+	0.2 ~1.4
<i>Acer</i>	"	"	0.35~0.7	-	0.12~0.7
<i>Aesculus</i>	"	Spinuloid (0.2 μ)	0.15~0.2	+	0.1 ~0.2
<i>Hovenia</i>	"	Smooth	0.2	±	0.03~0.07

ケンボナシの9属である。えられた実験結果の1部を要約すると Table-5に示したようになる。この型のものは、うえに述べた型とほぼ同様であるが、隆起間に必ずあな状くぼみが存在するという点が異なっている。

ix) 微小孔およびあな状くぼみを有するもの

A. 微小孔を有するもの この型に属するものは、筆者の研究した範囲内では、クリ属花粉のみであった。粒の表面には、直径0.05~0.1 μ の微小孔が存在するというきわめて単純な構造のものと考えられる、またこれが1つの特徴ある型といえる。

B. あな状くぼみを有するもの この型に属するものは、オガタマノキ、モクレン、サンサジ、ヒサ

Table-6 Features of the pollen grain surfaces with pit-like concavities

	Shape of germ apparatus	Pit-like concavities long diam. (μ)
<i>Michelia</i>	1 sulcate	0.1 ~0.4
<i>Magnolia</i>	"	0.1 ~0.7
<i>Crataegus</i>	3 colporate	0.10~0.25
<i>Eurya</i>	"	0.03~0.10
<i>Sambucus</i>	"	0.08~0.60

カキおよびニワトコの5属である。筆者は¹⁰¹⁾ニワトコ花粉の表面構造について報告したことがある。しかし、他の4属についての電子顕微鏡的研究報告はまだみられない。観察結果の要約は、Table-6に示したとおりであるが、表面にいずれもあな状くぼみをそなえるのが、これら種属の特徴である。

x) 平滑なもの この型に属するものは、シキミ、ネムノキおよびアカシアの3属である。これらのうち、アカシア花粉だけがレプリカ法によって研究された例がある^{78,40)}。この実験結果によれば、シキミやア

カシア花粉の表面は、ほぼ平滑であることが明らかとなった。またネムノキ花粉は集合粒であるから、普通に連結部がみられるのであるが、今回はそれを見いだしえなかった。また外層は、未知物質でおおわれているであろうと考えられた。シキミ花粉の発芽帯周辺部には、あな状くぼみが存在し、発芽帯は外径10 μ 、幅3.3 μ のリング状をなし、その表面に0.08~0.2 μ の微小刺が密集している。これに対し、アカシア花粉の発芽帯は幅1.0 μ でほぼ4角形、その表面に直径0.01~0.02 μ のいぼ状物をそなえているという点で両者は全く異なっている。

xi) 微小球体を有するもの この型に属するものは、シナアブラギリ花粉だけである。粒の表面は直径1.0~2.5 μ の微小球体でおおわれ、その表面には幅0.1 μ の線状隆起をそなえることが明らかとなった。この微小球体は粒の表面からよいにはく離する性質がある。しかしその形状は、シナアブラギリ特有のものであって、針葉樹花粉表面にみられたものと全く異なっている。微小球体は様々の性質をもっており、また被子植物花粉においてもその存在が報告されている^{15,70,92)}。要するに、シナアブラギリ花粉にみられた微小球体は、この属にどくとくのものであって、少なくとも筆者の今回の報告において記述した他種属のいかなるものとも、レプリカ法によるだけできわめて正確に識別できる特徴をもっている。

以上に述べた主要広葉樹は、低木から高木にわたり、雌雄同異、常緑・落葉の別、さらに垂直分布などと表面構造との関係を見いだしえない。しかしながら、以上の分類で、わずかの科あるいは属内で異なった表面構造をもつものがあり、それらは今後、樹木分類学あるいは花粉学になんらかの示唆を与えるものと思われる。ここにその1例をコナラ属にとってみることにする。樹木分類上、コナラ亜属に属しながら、常緑樹であるウバメガシやチリメンガシと、落葉樹であるもの

との表面構造は全く異なることである。コナラ亜属に属する落葉のものと、アカガシ亜属（すべて常緑）のものとの表面構造は全く異なっている。Hyun⁴⁸⁾は血清学的に *Quercus* および *Castanea* 樹木の類縁関係を調らべ、つぎのように結論している。すなわち、1. 血清学的たんぱく質識別法による *Quercus* 類縁関係は概して植物分類学の示すところと一致する。2. モンゴリナラおよびナラガシワはともにコナラとカシワとの中間に位する。3. ウバメガシは常緑カシ類よりもアベマキ、クヌギと近縁である。4. コルクガシはナラ、カシワ類および常緑カシ類よりも、アベマキ、クヌギおよびウバメガシに近縁である。さて筆者の表面構造による分類結果は、第1に、ウバメガシとチリメンガシを除くほかは、いずれも樹木分類学上のコナラ亜属の分類と全く一致している。第2に、アカガシ亜属においては、花粉膜の表面構造が軌を一にしており、これまた樹木分類学上の分類と一致している。第3に、Hyunのいう分類の序列は、今回の実験結果ではつけられないが、ウバメガシとチリメンガシの表面構造はアカガシ亜属にくらべて、たしかにアベマキやクヌギにちかい。第4に、コルクガシは明らかに落葉のアベマキやクヌギと同じ表面構造をそなえている。第5に、表面構造の上からみると、ウバメガシやチリメンガシは、ブナ科のうちで、コナラ属のそれよりもむしろブナノキ花粉にちかい。Hyunの結果によると、シイノキやクリは血清学的に常緑カシ類にちかいことを示しているが、花粉の表面構造は全く異なっており、それぞれの間の識別は容易である。

さて、裸子植物のところで述べたように、染色体数と発芽装置の形状について、広葉樹においてもはたして関連性があるかどうかをみることにする。

1. 染色体数8~10に属するものは、3孔粒（ヤマモモ）、3~4孔粒（ムクノキ）、3類孔粒（アサダ、モチノキ）、3~4類孔粒（クマシデ）、3溝粒（アオキ、サクラ、エゴノキ）などである。

2. 染色体数12~13に属するものには、3溝粒（クリ、カエデ）、3~4溝粒（コナラ、ブナノキ）さらに多集粒（アカシア）などがある。

3. 染色体数14~15に属するものには、2孔粒（クワ）、4~5孔粒（ニレ、ケヤキ）、3~4類孔粒（ハンシバミ、シラカンバ、エノキ）、4~6類孔粒（ハンノキ）、3溝粒（サイカチ、ツバキ、カキノキ）など。

4. 染色体数16に属するものは、9~11類孔粒（オニグルミ）である。

5. 染色体数17に属するものは、3溝粒（カナメモチ、リンゴ、ザイクリボク、ナナカマド）である。

6. 染色体数19に属するものは、無口粒（ハコヤナ

ギ）、3類孔粒（ヤナギ、カツラ）、1—長溝粒（モクレン、ユリノキ）などである。

7. 染色体数20~23に属するものは、3溝粒（トチノキ、トネリコ）。

8. 染色体数24に属するものは、無口粒（ゲッケイジュ）。

9. 染色体数39に属するものは、3類孔粒（オオバヤナギ）。

10. 染色体数41に属するものは、3溝孔粒（シナノキ）。

広葉樹花粉は、その構造がきわめて複雑であるから、一概に論じえないし、また供試料数の点でじゅうぶんとはいえないが、ここでわずかにある傾向を認めようのである。すなわち、まず第1に、染色体数の少ないものは孔状を呈している。第2に、染色体数の増加にともない類孔粒やみぞ状をなす発芽装置が出現する。第3に、以上の傾向は染色体数8~13、14~17、19~23と3つの群をなしているといえるようである。第4に、染色体数24以上になると、その範囲は拡大されるが、やはり無口粒から3溝孔粒へと、1つの群をなしていると考えられる。要するに広葉樹花粉粒の発芽装置の形状は、染色体数と興味ある関係をしめし、この研究でとりあつた花粉において、少なくとも4つ群のあることが考えられたのである。また、表面構造の観点からするとき、染色体数の増加にしたがい、刺状から網目状あるいは指紋状の構造をたどることが推定された。

む す び

花粉は植物の有性繁殖に欠くことのできない要素であり、またその形態は植物の分類、育種あるいは花粉分析などに応用されている。しかしながら、花粉膜の主要構成物質は、スポロポレニンとよばれる透明あるいは半透明物質であって、いかに優秀な光学顕微鏡を用いても、ある程度の影像しかとらえなかつたのである。したがって、それが花粉形態の研究の進展に大きな障害となつていた。ところが電子顕微鏡の出現とそれに伴う試料の調製法の改良と発展によって、直接あるいは間接的に可視化して明らかにされるようになったのである⁴⁹⁾。

筆者は1956年から現在まで、メチルメタクリレート・カーボン2段レプリカ法によって、樹木花粉膜の表面微細構造を明らかにすることに専念し、樹木分類学、林木育種学および花粉学上の諸問題解決のための基礎資料をえようとした。

この論文はこれまでの研究結果をとりまとめたもので、その内容はつぎの2つにわけられる。すなわち、

その1は、ソテツ、イチョウ、針葉樹およびグネツム花粉膜の表面構造、その2は、主要広葉樹花粉膜の表面構造を主体とするものである。結論を要約するとつぎのようである。

I ソテツ、イチョウ、針葉樹およびグネツム花粉膜の表面構造

ソテツ、イチョウ、針葉樹およびグネツム花粉膜(34属、75種)の表面構造をレプリカ法によって研究し、その分類表を作製した(Table-1)。その結果つぎのことが明らかとなった。

1. 花粉粒の表面にあな状くぼみを有するものは、ソテツ属のみである。これは少なくともソテツ属の特徴といえるし、レプリカ法によって裸子植物に属する他種属のもの、きわめて正確にしかも容易に識別しえられる。

2. イチョウの花粉粒は、表面に線状隆起をそなえているのが特徴である。レプリカ法によってソテツ花粉同様裸子植物の他種属の花粉と、正確にしかも容易に識別できる。

以上の両種属花粉表面に、微小球体は存在しない。

3. 針葉樹花粉粒の表面に微小球体の存在するか、しないかは科および属の特徴である。

i) 微小球体の存在しているもの；イチイ科、イヌガヤ科、ナンヨウスギ科、トガサワラ属、カラマツ属、コウヤマキ科、スギ科、ヒノキ科、アクチノストロブス科およびテトラクリニス科。

ii) 微小球体の存在しないもの；マキ科、マツ科(トガサワラ属とカラマツ属を除く)、マオウ科、ヴェルウィッチ科およびグネツム科。

4. 針葉樹花粉表面に見いだされた微小球体に8種の異なった型の存在することを明らかにし、それぞれを命名するとともに、種属の分類を試みた。その結果は、つぎのとおりである。これらは、いずれも各種属に特有のものであって、その特徴を示しており、分類上価値あるもので、レプリカ法で、きわめて正確に他のものと識別できる。

i) イヌガヤ型微小球体に属するもの；イヌガヤ属。

ii) ナンヨウスギ型微小球体に属するもの；ナンヨウスギ属。

iii) トガサワラ型微小球体に属するもの；トガサワラ属。

iv) カラマツ型微小球体に属するもの；カラマツ属。

v) コウヤマキ型微小球体に属するもの；コウヤマキ属。

vi) ランダイスギ型微小球体に属するもの；コウヨウザン属。

vii) スギ型微小球体に属するもの；イチイ属、カヤ属、セコイア属、メタセコイア属、ヌマスギ属、スイショウ属、スギ属、ヒノキ属、ネズコ属、アスナロ属、ビャクシン属、セイヨウヒノキ属、テトラクリニス属およびカリトリス属の14種属。

viii) アクチノストロブス型微小球体に属するもの；アクチノストロブス属。

5. 有翼型花粉に属するものは、マキ科およびマツ科(トガサワラ、ツガおよびカラマツの3属を除く)の花粉で、それぞれの表面構造を可視化して観察した。

i) 観察の結果、既往の光学・電子顕微鏡による研究結果と同じく、胴体および発芽溝の表面構造という点では、とくに各種属の間において大差は認められなかった。

ii) 気のうの表面 $25\mu^2$ に存在する微小孔の数は、種属の間に多少相異のあることが明らかとなった。すなわち、45(ナギ)、75(イヌカラマツ、ヒマラヤスギおよびアカマツ)、100~110(モミ、エゾマツ、シマモミおよびオウシュウアカマツ)、200(ハクコツシヨウ)。

6. 指状突起を有するもの；ツガ属(主として *Eutsuga* 亜属のみにいえる)。

i) *Eutsuga* 亜属に属するツガとコメツガの間では、表面構造にちがいはみられない。しかし、この両者とカナダツガの間では全く異なっていることを確認しえた。

ii) “へそ”(Narbe)の存在は、*Eutsuga* 亜属の特徴とされていたが、それは亜属の特徴とはいえないようである。その理由は、同一種においても“へそ”の存在する場合と全く見いだされない場合があることにもとづく。

7. 帯状隆起を有するもの；エフェドラとヴェルウィッチの2属。したがって、両種属間の識別についても光学顕微鏡でなされたものより以上に、とくに発芽溝の微細構造から正確になしえられる。

8. 刺状突起を有するものはグネツム属だけで、裸子植物に属する他種属との識別は、レプリカ法によるだけで正確になしえられる。

ここに作製された表面構造による分類表は、樹木分類学にかなりの価値をもたらすものと考えられる。その分類結果は、必ずしも樹木分類学上の配列と一致するものではない。しかしながら、花粉粒の発芽装置の形状は染色体数との間に、1つの傾向性のあることが認められた。

II 主要広葉樹花粉膜の表面構造

主要広葉樹花粉膜（69属，176種）の表面構造をメチルメタクリレート・カーボン2段レプリカ法によって研究し，その分類表を作製した（Table-2）．その結果つぎのことが明らかとなった．

1. 広葉樹花粉膜表面に見いだされた網状紋に，9種の異なった型の存在することを明らかにし，それぞれを命名するとともに，種属の分類をした．その結果はつぎのとおりである．

i) ポプラ型網状紋を有するもの；ハコヤナギ属．

ii) ケシヨウヤナギ型網状紋を有するもの；ケシヨウヤナギおよびオオバヤナギの2属．

iii) ヤナギ型網状紋を有するもの；ヤナギおよびイイギリの2属であるが，両者の発芽装置の構造は全く異なっている．

以上で明らかなように，ヤナギ科においてはひとしく網状紋が見いだされた．これは科の特徴といえるとともに各属の特徴といえる．

iv) マテバシイ型網状紋を有するもの；マテバシイ，ムクロジ，ツバキおよびチシャノキの4属．

v) フウ型網状紋を有するもの；フウおよびエゴノキの2属．

vi) サイカチ型網状紋を有するもの；サイカチ，フジキ，シナノキおよびキリの4属．

vii) ナツツバキ型網状紋を有するもの；ゴンズイ，ナツツバキおよびタカノツメの3属．

viii) トネリコ型網状紋を有するもの；*Fraxinus excelsior* 1種のみ．ホソバアオダモはネジキ型に属する．すなわち，トネリコ属において，2つの異なった表面構造の存在することを明らかにした．

ix) ネジキ型網状紋を有するもの；ネジキとカキノキの2属，さらにホソバアオダモ．

以上に述べた9種の網状構造の型は，少なくともその科，あるいはその種属の特徴といえるし，レプリカ法によって正確に，しかも容易に識別される．

2. 小刺を有するもの．

i) 小刺に微小孔を伴うもの；ヤマモモ科（ヤマモモ属），クルミ科（ノグルミ，オニグルミおよびサワグルミの3属），カバノキ科（アサダ，クマシデ，ハンバミ，シラカンバおよびハンノキの5属）．以上の3科9属において，小刺と微小孔をそなえることは，科および属の特徴である．また，ニレ，ケヤキ，エノキ，コウゾおよびアカメガシワの5属に関するかぎり，属の特徴といえる．

ii) 円錐状小刺にいぼ状物を伴うもの；クスノキ，クロモジおよびゲッケイジュの3属．シキミ属をのぞけば，この型のものは，クスノキ科の特徴であ

り，クスノキ，クロモジおよびゲッケイジュの3属の特徴である．

3. 線状起隆を有するもの．

i) 線状隆起に微小刺を伴うもの；ブナノキ，ムクノキおよびクワの3属であり，これらは属の特徴である．

ii) 線状隆起に円錐状小刺を伴うもの；コナラ属，コナラ亜属のうち常緑樹であるウバメガシとチリメンガシの2種だけであって，コナラ亜属に属する他のものと全く異なる特徴を示している．

4. 粒状隆起を有するもの．

i) 粒状隆起に微小刺と微小孔を伴うもの；コナラ亜属（しかし，ウバメガシとチリメンガシを除く）のみであり，この亜属の特徴といえる．

ii) 粒状隆起に微小孔を伴うものは；ユリノキ，モチノキおよびアオキの3属で，この属の特徴である．

5. ハナヤサイ状隆起（微小刺と微小孔を伴う）を有するもの．コナラ属，アカガシ亜属のみである．

以上のii) および4.のi)，さらに5.によってコナラ属花粉には3種の異なった表面構造の存在することが明らかとなった．これは少なくとも種あるいは，その亜属の特徴であって，レプリカ法によって正確に識別される．

6. ネットワーク状隆起を有するもの．シイノキ属のみであり，この属の特徴である．

7. なみ状隆起（微小刺を伴う）を有するもの．ミズキ属．

8. 指紋状隆起を有するもの

i) 指紋状隆起；サクラとナナカマドの2属．これは属の特徴である．

ii) 指紋状隆起にあな状くぼみを伴うもの；カナメモチ，ボケ，リンゴ，ナシおよびザイフリボクの5属と，ウルシ，カエデ，トチノキおよびケンポナシの4属である．まへの5属はバラ科に属するもので，これはバラ科および各属の特徴といえる．一方，あとの5属のうち，ウルシ科（ウルシ属），カエデ科（カエデ属），トチノキ科（トチノキ属），これらはいずれも科および属の特徴であり，ケンポナシは少なくともケンポナシ属の特徴といえる．

9. 微小孔およびあな状くぼみを有するもの．

i) 微小孔を有するもの；クリ属．

ii) あな状くぼみを有するもの；オガタマノキ，モクレン，サンサジ，ヒサカキおよびニワトコの5属．

以上は各属の特徴といえる．

10. 平滑なもの．シキミ，ネムノキおよびアカシア

の3属。とくにシキミ花粉においては、広葉樹に属するいずれの花粉にもみられない発芽孔の構造を明らかにした。

11. 微小球体を有するもの。アブラギリ属。針葉樹花粉にみられなかったどくとくの微小球体の存在を明らかにした。

12. 広葉樹花粉の形態は針葉樹のそれにくらべて、複雑であることは、これまで光学顕微鏡的に明らかにされていたし、またこの研究でも確認しえたところである。針葉樹花粉の発芽装置の形状と染色体数の間に1つの傾向性のあることを認めえたので、広葉樹花粉についても同じく検討した。その結果つぎのことが明らかにされた。

i) 染色体数の少ないもの；発芽装置は概して孔状を呈している。

ii) 染色体数の増加にともない、類孔型やみぞ状をなす発芽装置が出現する。

iii) 以上のような傾向は、染色体数8~13, 14~17, 19~23と3つの群にみられる。

iv) 染色体数24以上においては、数の範囲は拡大されるが、やはり無口から3溝孔へと、うえに述べたものと同様1つの群をなしている。

かように、この研究でとりあつかった主要広葉樹花粉の発芽装置の形状と染色体数の間には、少なくとも4つの群のあることが認められたのである。

引用および参考文献

1. Afzelius, B. M., G. Erdtman, & F. S. Sjöstrand, (1954): On the fine structure of the outer part of the spore wall of *Lycopodium clavatum* as revealed by the electron microscope. Grana Palyn., 1:1, from Svensk. Bot. Tidskr. **48**(1): 155-161.
2. Afzelius, B. M. (1955): On the fine structure of the pollen wall in *Clivia miniata*. Bot. Notiser. **108**(1): 141-143.
3. Afzelius, B. M. (1956): Electron-microscope investigations into exine stratification. Grana Palyn., **1**(2): 22-37.
4. Amann, G. (1959): Bäume und Sträucher des Waldes. München.
5. Anderson, T. F. (1956): Electron microscopy of microorganisms. Phys. Tech. in Biol. Res., **3**: 177-340.
6. Bertsch, K. (1931): paleobotanische monographie des Federseriedes. Bibl. Bot., 26.
7. Bradley, D. E. (1954): Evaporated carbon films for use in electron microscopy. Brit. J. Appl. Phys., **5**: 65.
8. Bradley, D. E. (1956): Use of carbon replicas in electron microscopy. J. Appl. Phys., **27**: 1399-1412.
9. Bradley, D. E. (1957): Some carbon replica techniques for the electron microscopy of small specimens and fibres. Brit. J. Appl. Phys., **8**: 150.
10. Bradley, D. E. (1958a): The study of pollen grain surface in the electron microscope. New Phytol., **57**: 226.
11. Bradley, D. E. (1958b): A "double-evaporation" carbon replica technique for the electron microscope. Mikroskopie, **13**: 180.
12. Bradley, D. E. (1960): The electron microscopy of pollen and spore surfaces. Grana Palyn., **2**(2): 3-8.
13. Cain, S. A. (1940): The identification of species in fossil pollen of *Pinus* by size-frequency determinations. Am. J. Bot., **27**(5): 301-308.
14. Cain, S. A. (1948): Size-frequency characteristics of *Pinus echinata* pollen. Bot. Gaz., **110** (2): 325-330.
15. Chambers, T.C. & H. Godwin, (1961): The fine structure of the pollen wall of *Tilia platyphyllos*. New Phytol., **60**: 393-399.
16. Chanda, S. (1963): On the pollen morphology of Scandinavian Caryophyllaceae. Grana Palyn., **3**(3): 67-89.
17. 千葉茂・渡辺操 (1952): 高温によるスギ異常花粉の形成. 林試報, **64**: 13~20.
18. Darlington, C. D. & A. P. Wylie. (1955): Chromosome Atlas of Flowering Plant. 2 ed.
19. Davies, H. G., M. H. F., Wilkins, J. Chayen, & L. F. La Cour, (1954): The use of the interference microscope to determine dry moss in living cells and as a quantitative cytochemical method. Quart. J. Micr. Sci., **95**: 3.
20. Deevey, E. S. Jr. (1939): Studies on Connecticut lake sediments. I. A post-glacial climatic chronology for southern New England. Am. J. Sci., 237.
21. Delcourt, A. (1962): La pollen et ses applications. Rev. Quest. Scient., p. 181-207.

22. Dyakowska, J. (1959): "Podręcznik Palynologii, Mthody i problemy". Krakow. Zake. Graf., Kraków.
23. Ehrlich, H. G. & J. W. Hall, (1959): The ultrastructure of Eocene pollen. Grana Palyn., **2**(1): 32-35.
24. Erdtman, G.(1920): Pollenanalytische Untersuchungen von Torfmooren und Marinen sedimenten in Süd west Schweden. Ark. F. Bot., **17**: 1-173.
25. Erdtman, G. (1934): Über die verwendung von Essigsäureanhydrid bei Pollen Untersuchungen. Svensk Bot. Tidskr., **28**(2).
26. Erdtman, G. (1952a): Palynology. Research work, **13**: 1-3.
27. Erdtman, G. (1952b): Pollen morphology and plant taxonomy. I. (Angiosperms). Stockholm.
28. Erdtman, G. (1954a): Some remarks on terms, diagnoses, classification, and methods in Palynology. Grana Palyn., **1**: 1, from Svensk Bot. Tidskr., **48**(2): 1-14(1954).
29. Erdtman, G. (1954b): An introduction to pollen analysis. Stockholm.
30. Erdtman, G. (1955): Current trends in palynological research work. Swed. Nat. Sci. Res. Council, Yearbook, 1933-1954: 139-149.
31. Erdtman, G. (1957): Pollen morphology and plant taxonomy. II. (Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta). Stockholm.
32. Erdtman, G. & Vishnu-Mittre (1958): On terminology in pollen and spore morphology. Grana Palyn., **1**(3): 6-9.
33. Erdtman, G. (1959): UV-micrographs and Photomicrographs from the Palynological Laboratory, Stockholm-Solna. Grana Palyn., **2**(1): 36-39.
34. Erdtman, G. (1960): The acetolysis method. A revised description. Svensk Bot. Tidskr., **54**: 561-564.
35. Erdtman, G. & H. Straka, (1961a): Cormophyta spore classification. Geol. Fören. Förhadl., **83**(1): 65-78.
36. Erdtman, G., Berglund, B. & J. Praglowski, (1961b): An introduction to a Scandinavian pollen flora. Stockholm.
37. Erdtman, G., Praglowski, J. & M. Takeoka, (1962a): Zur Bedeutung der Pollenmorphologie für die pollenanalytische Vegetationsforschung. Veröff. Geobot. Inst. Rübél. **37**: 57-59.
38. Erdtman, G.(1962b): Palynological Aspects. Swed. Nat. Sci. Res. Council, Yearbook, p. 219-227.
39. Erdtman, G. (1963a): Introduktion till Palynologin. Stockholm.
40. Erdtman, G. (1963b): Palynology. Adv. Bot. Res., **1**: 149-208.
41. Faegri, K. & J. Iversen, (1950): Text-book of modern pollen analysis. Copenhagen.
42. Fernández-Morán, H. & O. Dahl, (1952): Electron microscopy of ultrathin frozen sections of pollen grains. Sci., **116**: 465-467.
43. Fischer, H. (1890): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der pollen-körner. Berlin.
44. Fritzsche, C. J. (1937): Über den Pollen. Mém. Sav. Étrang. Acad. St. Petersburg, **3**: 649-672.
45. Grew, Nehemial (1682): The anatomy of plants. London.
46. 原田浩・宮崎幸男・若島妙子(1958): 木材細胞膜構造の電子顕微鏡的研究. 林試報, **104**: 1~115.
47. Hylander, N.(1955): Förteknig över Nordens växter. 1. Kärnväxter. Lund.
48. Hyun, S. (1949): Serodiagnostic investigations on the affinities of different species of genus *Quercus* and *Castanea*. Bull. Kyūsu Univ. Forests., **17**: 7-87.
49. 幾瀬マサ(1953): 花粉粒の示す屈折率について, 植研雑, **28**(6)186~189.
50. 幾瀬マサ(1956): 日本植物の花粉・広川書店・東京.
51. 石戸谷勉(1954): 花粉粒の微細特徴の顕微鏡的写真撮影にスンプ薄板の新利用法. 日植誌, **29**(2)9.
52. 岩川盛夫・千葉茂(1952): スギ及マツの自然に於ける異常花粉の形成. 林試報, **64**: 1~9.
53. Jimbo, T. (1933): The diagnoses of the pollen of forest trees. I. Sci. Rep. Tohoku Univ., Biol., **8**(3): 287-296.

54. Johansson, L. & B. M. Afzelius, (1956): Measurements of optical path difference by means of coloured birefringent interference and a new compensation method. *Nature*, Lond., **178**: 137.
55. Langerheim, N. G. (1902): *Methoden für pollen untersöking*. Bot. Notiser.
56. Lindman, C. A. M. (1918): *Svensk Fanerogramflora*. Stockholm.
57. Lundén, R. (1956): Literature on pollen chemistry. *Grana Palyn.*, **1**(2): 3-19.
58. Mohl, H. (1938): *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse*. Erstes Haft. Über den Bau und Formen der pollen körner. Bern.
59. Mühlethaler, K. (1953): Untersuchungen über die Struktur der Pollenmembran. *Mikroskopie*, **8** (3/8): 103-110.
60. Mühlethaler, K. (1955): Die Struktur einiger Pollenmembranen. *Planta*, **46**: 1-13.
61. Nakamura, J. (1943): Diagnostic character of pollen grains. *Sci. Rep. Tohoku Univ., Biol.*, **17** (4): 491-512.
62. Nakamura, J. (1956): The size frequency of *Quercus* pollen. *Res. Rep. Kochi Univ.*, **5** (1): 1-5.
63. 岡本省吾 (1958): 原色日本樹木図鑑. 平凡社, 大阪.
64. Pla Dalman (1961): *Polen. Estructura y características de los granos de polen*. Gerona.
65. Radwan Praglowski, J. (1962): Notes on the pollen morphology of Swedish trees and Shrubs. *Grana Palyn.*, **3**(2): 45-65.
66. Raj, B. (1961): *Pollen morphological studies in the Acanthaceae*. Stockholm. (Thesis presented to the university of Stockholm for the award of the Ph. D. degree.)
67. Rowley, J. R. (1959a): The fine structure of the pollen wall in the Commelinaceae. *Grana Palyn.*, **2**(2): 9-15.
68. Rowley, J. R., Mühlethaler, K. & A. Frey-wyssling (1959b): A route for the transfer of materials through the pollen grain wall. *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, **6**: 537-538.
69. Rowley, J. R. (1960): The exine structure of "Cereal" and "Wild" type grass pollen. *Grana Palyn.*, **2**(2): 9-14.
70. Rowley, J. R. (1962a): Nonhomogenous sporopollenin in microspores of *Poa annua* L. *Grana Palyn.*, **3**(3): 3-19.
71. Rowley, J. R. & A. O. Dahl (1962b): The aperture of the pollen grain in Commelinatia. (1) Pollen et Spore, **4**(2): 221-232.
72. Sitte, P. (1953): Untersuchungen zur submikroskopischen Morphologie der Pollen und Sporen-membranen. *Mikroskopie*, **8**: 290.
73. Sitte, P. (1959): Polarisationsmikroskopischen untersuchungen an Sporodermen. *Zeitscher. für Naturf.* **14**(8/9): 575-582.
74. Sitte, P. (1960): Die optische anistoropie von Sporodermen. *Grana Palyn.*, **2**(2): 16-37.
75. Sjöstrand, F. S. (1951): A method for making ultra-thin tissue sections for electron microscopy at high resolution. *Nature*, **168**: 646-647.
76. Sjöstrand, F. S. (1953a): A new microtome for ultrathin sectioning for high resolution electron microscopy. *Experientia*, **9** (3): 114-117.
77. Sjöstrand, F. S. (1953b): The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, **42**: 15-44.
78. Stix, E. (1960): Pollenmorphologie Untersuchungen an Compositen. *Grana Palyn.*, **2**(2): 41-104.
79. 竹岡政治(1958): 花粉の化石化に関する基礎研究(II), 樹木花粉のアミノ酸について. *西京大演林報*, **2**: 4~8.
80. 竹岡政治(1959): 主要樹木花粉における大きさの頻度曲線についての考察(I), 特にマツ・カン属花粉について. *西京大演林報*, **3**: 21~27.
81. 竹岡政治(1960): 花粉膜の表面微細構造によるツガ及びカナダツガの類別について. *京府大学報, 農*, **12**: 83~86.
82. Takeoka, M. & E. Stix, (1963a): On the fine structure of the pollen walls in some Scandinavian Betulaceae. *Grana Palyn.*, **4** (2): 161-188.

83. Takeoka, M. & E. Stix, (1963b): On the fine structure of some Jurassic pollen grains and spores. *Svensk Bot. Tidskr.* **57**(3): 394-401.
84. 竹岡政治(1964): 樹木花粉膜の表面構造に関する電子顕微鏡的研究, 同電子顕微鏡写真集録(未公表).
85. Tomsövic, P. (1960): Bemerkungen zum feinaufbau des Sporoderms und zu seiner Terminologie. *Preslia*, **32**: 163-173.
86. Ueno, J. (1957): Relationships of Genus *Tsuga* from pollen morphology. *J. Inst. Poly., Osaka City Univ.*, **8**: 191-196.
87. Ueno, J. (1958): Some palynological observations of Pinaceae. *J. Inst. Poly., Osaka City Univ.*, **9**: 163-186.
88. Ueno, J. (1959): Some palynological observations of Taxaceae, Cupressaceae and Araucariaceae. *J. Inst. Poly., Osaka City Univ.*, **10**: 75-87.
89. Ueno, J. (1960a): On the fine structure of the cell walls of some Gymnosperm pollen. *Biol. J. Nara Women's Univ.*, **10**: 19-25.
90. Ueno, J. (1960b): Studies on pollen grains of Gymnospermae. Concluding remarks to the relationships between Coniferae. *J. Inst. Poly., Osaka City Univ.*, **D-11**: 109-136.
91. Ueno, J. & S. Kitaguchi (1961): On the fine structure of pollen walls of Angiospermae. I. Nymphaeaceae. *J. Biol., Osaka City Univ.*, **12**: 83-89.
92. Ueno, J. (1963): On the fine structure of the pollen walls of Angiospermae. III. *Casuarina*. *Grana Palyn.*, **4**(2): 189-193.
93. von Post, L. (1916): Skogsträd pollen i sydsvenska torvmosselagerföljder. *Verk.* **16**, Skand. Naturf. Kongr. u. geb. **38**.
94. Wang (1960): Material towards a Chinese pollen flora. (Erdtman, G. による).
95. Wilkins, M. H. F. (1953): The performance of spherical-mirror reflecting objective when used for ultra-violet photomicrography. *J. Roy. Microscope. Soc.*, **73**: 2.
96. Wodehouse, R. P. (1935, 1959): *Pollen Grains*. New York and London.
97. 山崎次男(1933): 花粉並胞子形態, 京大演林報, **5**.
98. 山崎次男(1951): 花粉分析法による南樺太及北海道の森林並気候の変遷に関する研究. 京大演林報, **21**.
99. 山崎次男・竹岡政治(1957): 花粉膜の表面構造に関する電子顕微鏡的研究(I). 日林誌, **39**: 427-434.
100. 山崎次男・竹岡政治(1958a): 同上(II). 日林誌, **40**: 7-11.
101. 山崎次男・竹岡政治(1958b): 同上(III). 日林誌, **40**: 154-159.
102. 山崎次男・竹岡政治(1958c): 同上(IV), 西京大学報, 農, **10**: 28-32.
103. 山崎次男・竹岡政治(1959a): 同上(V)特にカシ属花粉について. 日林誌, **41**: 125-129.
104. 山崎次男・竹岡政治(1956b): 同上(VI)裸子植物篇-1. 京府大学報, 農, **11**: 86-90.
105. 山崎次男・竹岡政治(1959c): スギ化石花粉の表面微細構造に関する研究. 京府大学報, 農, **11**: 91-94.
106. 山崎次男・竹岡政治(1961): 数種の花粉膜における各膜層の表面微細構造. 京府大学報, 農, **13**: 79-84.
107. Yamazaki, T. & M. Takeoka (1962): Electronmicroscope investigations of the fine details of the pollen grain surface in Japanese Gymnosperms. *Grana Palyn.*, **3**(2): 3-12.
108. Zetzsche, F. & H. Vicari (1931): Untersuchungen über die Membran der Sporen und Pollen. III, 2. *Picea orientalis* L., *Pinus silvestris* L., *Corylus avellana* L. *Helv. Chem. Acta.*, **14**: 58-62.

Summary

In spite of the fact that numerous studies on the surface structure of pollen grain had been published long since by many palynologists, there remained much that was unknown. This was

mainly due to the limited resolution power of the optical microscope. The writer began, in 1956, the electronmicroscopic investigations on the fine structure of pollen membrane of trees by

the methylmethacrylate carbon two-staged replica method (Harada's method)⁴⁸⁾ and ultrathin sectioning (Sjöstrand's method)⁷⁵⁾. Results of the investigations have been published in various journals (1957-1964)^{81~84,99~107)} by the writer.

In the present paper, the writer's views on the surface structure of pollen membrane had been obtained by the electronmicroscopic investigation in the past 8 years are summarized. The investigation deals with some of the gymnosperms and the main broad leaved trees.

I. Fine structure of the pollen grain surface of Cycadales, Ginkgoales, Coniferae and Gnetales

The writer investigated 75 species of 34 genera, 15 families, and 4 orders of gymnosperms, and was able to make a key to genera (Table—1). The summary of the results is as follows.

1. Pit-like concavities: *Cycas*.

Orbicules absent. This structure is very different from that of the other gymnosperms.

2. Striae: *Ginkgo*.

Orbicules absent. The presence of striae is characteristic of this genus.

3. The presence or absence of orbicules is so conspicuous a feature as to distinguish genera and families of coniferae.

i) Orbicules present: Taxaceae, Cephalotaxaceae, Araucariaceae, *Pseudotsuga*, *Larix*, Sciadopityaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Actinostroboaceae and Tetraclinaceae.

ii) Orbicules absent; Podocarpaceae, Pinaceae (except *Pseudotsuga* and *Larix*), Ephedraceae, Welwitschiaceae and Gnetales.

4. 8 different types of orbicules were first detected by the writer with an electron-microscope on the pollen grain surface of coniferae (1956-1964). The type of orbicules is one of the features of individual genera, and is useful for the classification of genera (Fig.2).

i) Cephalotaxus type: *Cephalotaxus*.

ii) Araucaria type: *Araucaria*.

iii) *Pseudotsuga* type: *Pseudotsuga*.

iv) *Larix* type: *Larix*.

v) *Sciadopitys* type: *Sciadopitys*.

vi) *Cunninghamia* type: *Cunninghamia*.

vii) *Cryptomeria* type: *Taxus*, *Torreya*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Thujopsis*, *Juniperus*, *Cupressus*, *Tetraclinis* and *Callitris*.

viii) *Actinostrobus* type: *Actinostrobus*.

5. Disaccate grain (orbicules absent, but with spinules and puncta on the surface of corpus and saccus); Podocarpaceae and Pinaceae (except *Pseudotsuga*, *Tsuga* and *Larix*).

i) The surface structures of corpus and germ furrow are very similar to those already observed by the optical and the electronmicroscopic investigations.

ii) The number of puncta counted per $25\mu^2$ on the surface of saccus are more or less according to the species or genera; 45 (*Podocarpus*), 75 (*Pseudolarix*, *Cedrus* and *Pinus densiflora*), 100-110 (*Abies*, *Picea*, *Keteleeria* and *Pinus silvestris*), 200 (*Pinus bungeana*).

6. Finger-like projection: *Tsuga* (mainly, *Eutsuga*).

Orbicules absent.

i) The fine surface structure of *Tsuga sieboldii* and *Tsuga diversifolia* (both belonging to *Eutsuga*) resembles closely, but it differs from that of *Tsuga canadensis* (also belonging to *Eutsuga*).

ii) The presence of "narbe" is not a specific character of the subgenus *Eutsuga*, because it is not always the case with *Eutsuga*.

7. Ridge: *Ephedra* and *Welwitschia*.

Orbicules absent. The structural feature is very different from that of the other gymnosperms.

8. Spines: *Gunetum*.

orbicules absent. The structural feature is considerably different from that of the

other gymnosperms.

II. Fine structure of pollen grain surface of the main broad leaved trees

The writer investigated 176 species of 69 genera, 34 families, and was able to make a key to genera (Table-2). The summary of the results is as follows.

1. 9 different types of reticulum were first detected by the writer with an electron-microscope on the pollen grain surface of the main broad leaved trees (1956~1964). The type of reticulum is one of the features of individual genera (except *Fraxinus*) and is useful for the classification of genera (Fig. 3).

- i) Populus type: *Populus*.
- ii) Chosenia type: *Chosenia* and *Toisusu*.
- iii) Salix type: *Salix* and *Idesia*.
- iv) Pasania type; *Pasania*, *Sapindus*, *Camellia* and *Ehretia*.
- v) Liquidambar type: *Liquidambar* and *Styrax*.
- vi) Gleditsia type: *Gleditsia*, *Cladrastis*, *Tilia* and *Paulownia*.
- vii) Stewartia type: *Euscaphis*, *Stewartia* and *Evodiopanax*.
- viii) Fraxinus type: *Fraxinus excelsior* (but *Fraxinus sieboldiana* belongs to *Lyonia* type's reticulum).
- ix) Lyonia type: *Lyonia*, *Diospyros* and *Fraxinus sieboldiana*.

2. Spinules.

- i) Spinules with puncta: Myricaceae (*Myrica*), Juglandaceae (*Platycarya*, *Juglans* and *Pterocarya*), Betulaceae (*Ostrya*, *Carpinus*, *Corylus*, *Betula* and *Alnus*).

In 9 genera of 3 families above mentioned, it was clarified that the possession of spinules and puncta is one of the specific features of genera and families, and in 5 genera, namely *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Broussonetia* and *Mallotus*, it is the specific feature of genera.

- ii) Conic spinules with verrucae: *Cinnamomum*, *Lindera* and *Laurus*.

They are characteristic features of the family Lauraceae (except *Illicium*).

3. Striae.

- i) Striae with spinules: *Fagus*, *Aphanathe* and *Morus*. This structure is mainly a feature of genera.

- ii) Striae with conic spinules: *Quercus phillyaeoides* and *Q. phillyaeoides* A. Gray var. *crispa* belonging to *Lepidobalanus*.

This structure is so conspicuous a feature as to distinguish species and subgenera in genus *Quercus*.

4. Granules.

- i) Granules with spinules and puncta: *Lepidobalanus* (except *Quercus phillyaeoides* A. Gray var. *crispa*).

This feature is so conspicuous a character of subgenus *Lepidobalanus*.

- ii) Granules with puncta: *Liriodendron*, *Ilex* and *Aucuba*.

5. Cauli-flower-typed protrusion (with spinules and puncta): *Cyclobalanopsis* belonging to genus *Quercus*.

According to the result of this study, it is considered adequate to classify the structure of pollenmembrane of genus *Quercus* into 3 different types.

6. Net work protrusion: *Castanopsis*.

7. Wave-like protrusion (with spinules): *Cornus*.

8. Finger print.

- i) Finger print: *Prunus* and *Sorbus*.

- ii) Finger print with pit-like concavities: Rosaceae (*Photinia*, *Chaenomeles*, *Malus*, *Pyrus* and *Amelanchier*), Anacardiaceae (*Rhus*), Acerceae (*Acer*), Hippocastaneaceae (*Aescules*) and *Hovenia*.

These features are characteristic of individual genera.

9. Puncta and pit-like concavities.

- i) Puncta: *Castanea*.

- ii) Concavities: *Michelia*, *Magnolia*, *Craetagus*, *Eurya* and *Sambucus*.

These features are characteristic of

individual genera.

10. Smooth: *Illicium*, *Albizzia* and *Acacia*.

The surface of the germ pore membrane of *Illicium* pollen, shown in Photo. 67, is considerably different from that of the other genera.

11. Orbicules: *Aleurites*.

The form of orbicule is similar to that of coniferae, but the surface structure of orbicule is very different from that of coniferae (Photo. 78).

According to the results of this investigation, it was made clear that there are close relations among the shape of germ apparatus, the number of chromosome and the surface structure of the pollen in both gymnosperms and the main broad leaved trees.

Explanation of Plates

Plate I

- 1: Surface of the proximal face of *Cycas revoluta* pollen.
- 2: Surface of the distal face of *Cycas revoluta* pollen.
- 3: Surface of the proximal face of *Ginkgo biloba* pollen.
- 4: Surface of the distal face of *Ginkgo biloba* pollen.
- 5: Surface of lateral view of *Taxus cuspidata* pollen.
- 6: Surface of lateral view of *Torreya nucifera* pollen.
- 7: Surface of lateral view of *Podocarpus nagi* pollen.
- 8: Surface of the distal face of *Podocarpus nagi* pollen.
- 9: Surface of the distal face of *Cephalotaxus harringtonia* pollen.
- 10: Surface of the proximal face of *Araucaria excelsa* pollen.
- 11: Surface of the proximal face of *Araucaria excelsa* pollen without ectosexine.

Plate II

- 12: Surface of lateral view of *Abies firma* pollen.
- 13: Surface of the distal face of *Pseudotsuga japonica* pollen.

14: Surface of the distal face of *Pseudotsuga japonica* pollen after separated ectosexine.

15: Surface of the distal face of *Tsuga sieboldii* pollen.

16: Surface of the distal face of *Tsuga sieboldii* pollen (central part shows narbe).

17: Surface of the distal face of *Tsuga sieboldii* pollen after separated ectosexine.

18: Surface of the distal face of *Tsuga canadensis* pollen.

19: Surface of the laesuroid streaks of *Larix leptolepis* pollen.

20: Surface of the distal face of *Pinus densiflora* pollen.

21: Surface of a saccus of *Pinus silvestris* pollen.

22: Surface of a saccus of *Pinus bungeana* pollen.

Plate III

- 23: Surface of a side of *Sciadopitys verticillata* pollen.
- 24: Surface of lateral view of *Metasequoia glyptostroboides* pollen.
- 25: Surface of the distal face of *Taxodium distichum* pollen.
- 26: Surface of the distal face of *Sequoia sempervirens* pollen.
- 27: Surface of the distal face of *Cryptomeria japonica* pollen.
- 28: Surface of the distal of *Cunninghamia konishii* pollen.
- 29: Surface of lateral view of *Chamaecyparis obtusa* pollen.
- 30: Surface of the distal face of *Thujaopsis dolabrata* pollen.

Plate IV

- 31: Surface of the distal face of *Juniperus chinensis* pollen.
- 32: Surface of lateral view of *Cupressus goveniana* pollen.
- 33: Surface of lateral view of *Actinostrobus acuminatus* pollen.
- 34: Surface of equatorial view of *Ephedra sinica* pollen.
- 35: Surface of equatorial view of *Welwitschia mirabilis* pollen.
- 36: Surface of the distal face of *Gnetum gnemon* pollen.

- 37: Surface of lateral view of *Populus nigra* Linn. var. *italica* pollen.
 38: Surface of equatorial view of *Chosenia bracteosa* pollen.

Plate V

- 39: Surface of equatorial view of *Salix kinu-yanagi* pollen.
 40: Surface of equatorial view of *Salix integra* pollen.
 41: Surface of the proximal and the distal face of *Myrica rubra* pollen.
 42: Surface of lateral view of *Juglans mandshurica* subsp. *sieboldiana* pollen.
 43: Surface of lateral view of *Carpinus japonica* pollen.
 44: Surface of polar view of *Corylus heterophylla* pollen.
 45: Surface of polar view of *Betula platyphylla* Sukatchev var. *japonica* pollen.
 46: Tangential section through the exine of *Betula verrucosa* pollen.
 47: Vertical section through the sporoderm near one of the apertures of *Betula verrucosa* pollen.
 48: Surface of polar view of *Alnus firma* pollen.
 49: Section through an arcus of *Alnus glutinosa* pollen.

Plate VI

- 50: Median section through an aperture of *Alnus incana* pollen.
 51: Oblique section through the sporoderm of *Alnus incana* pollen.
 52: Surface of equatorial view of *Fagus silvatica* pollen.
 53: Surface of equatorial view of *Quercus phillyaeoides* pollen.
 54: Surface of equatorial view of *Quercus variabilis* pollen.
 55: Surface of equatorial view of *Quercus salicina* pollen.
 56: Surface of equatorial view of *Castanea crenata* pollen.
 57: Surface of equatorial view of *Castanopsis cuspidata* pollen.

Plate VII

- 58: Surface of equatorial view of *Pasania edulis* pollen.

- 59: Surface of equatorial view of *Ulmus pumila* pollen.
 60: Surface of polar view of *Celtis sinensis* Pers. var. *japonica* pollen.
 61: Surface of polar view of *Aphanathe aspera* pollen.
 62: Surface of polar view of *Morus bombycis* pollen.
 63: Surface of polar view of *Broussonetia papyrifera* pollen.
 64: Surface of equatorial view of *Cercidiphyllum japonicum* pollen.
 65: Surface of equatorial view of *Michelia compressa* pollen.
 66: Surface of equatorial view of *Magnolia kobus* pollen.

Plate VIII

- 67: Surface of polar view of *Illicium religiosum* pollen.
 68: Surface of lateral view of *Laurus nobilis* pollen.
 69: Surface of lateral view of *Liquidambar formosana* pollen.
 70: Surface of equatorial view of *Prunus sargentii* Rehd. subsp. *jamasakura* pollen.
 71: Surface of equatorial view of *Prunus padus* pollen.
 72: Surface of equatorial view of *Crataegus cuneata* pollen.
 73: Surface of equatorial view of *Photinia glabra* pollen.
 74: Surface of equatorial view of *Amelanchier asiatica* pollen.
 75: Surface of lateral view of *Albizia julibrissini* pollen.

Plate IX

- 76: Surface of polar view of *Gleditsia japonica* pollen.
 77: Surface of lateral view of *Acacia longifolia* var. *floribunda* pollen.
 78: Surface of lateral view of *Aleurites fordii* pollen.
 79: Surface of equatorial view of *Rhus succedance* pollen.
 80: Surface of equatorial view of *Rhus succedance* pollen.
 81: Surface of equatorial view of *Euscaphis*

japonica pollen.

82: Surface of equatorial view of *Aesculus turbinata* pollen.

83: Surface of equatorial view of *Sapindus mukurossi* pollen.

84: Surface of equatorial view of *Hovenia dulcis* pollen.

Plate X

85: Surface of equatorial view of *Stewartia serrata* pollen.

86: Surface of equatorial view of *Eurya japonica* pollen.

87: Surface of equatorial view of *Idesia polycarpa* pollen.

88: Surface of equatorial view of *Aucuba jap-*

onica pollen.

89: Surface of equatorial view of *Cornus controversa* pollen.

90: Surface of equatorial view of *Cornus controversa* pollen.

91: Surface of Polar view of *Lyonia elliptica* pollen.

92: Surface of polar view of *Diospyros kaki* pollen.

93: Surface of equatorial view of *Diospyros kaki* pollen.

94: Surface of equatorial view of *Fraxinus sieboldiana* pollen.

95: Surface of equatorial view of *Fraxinus excelsior* pollen.

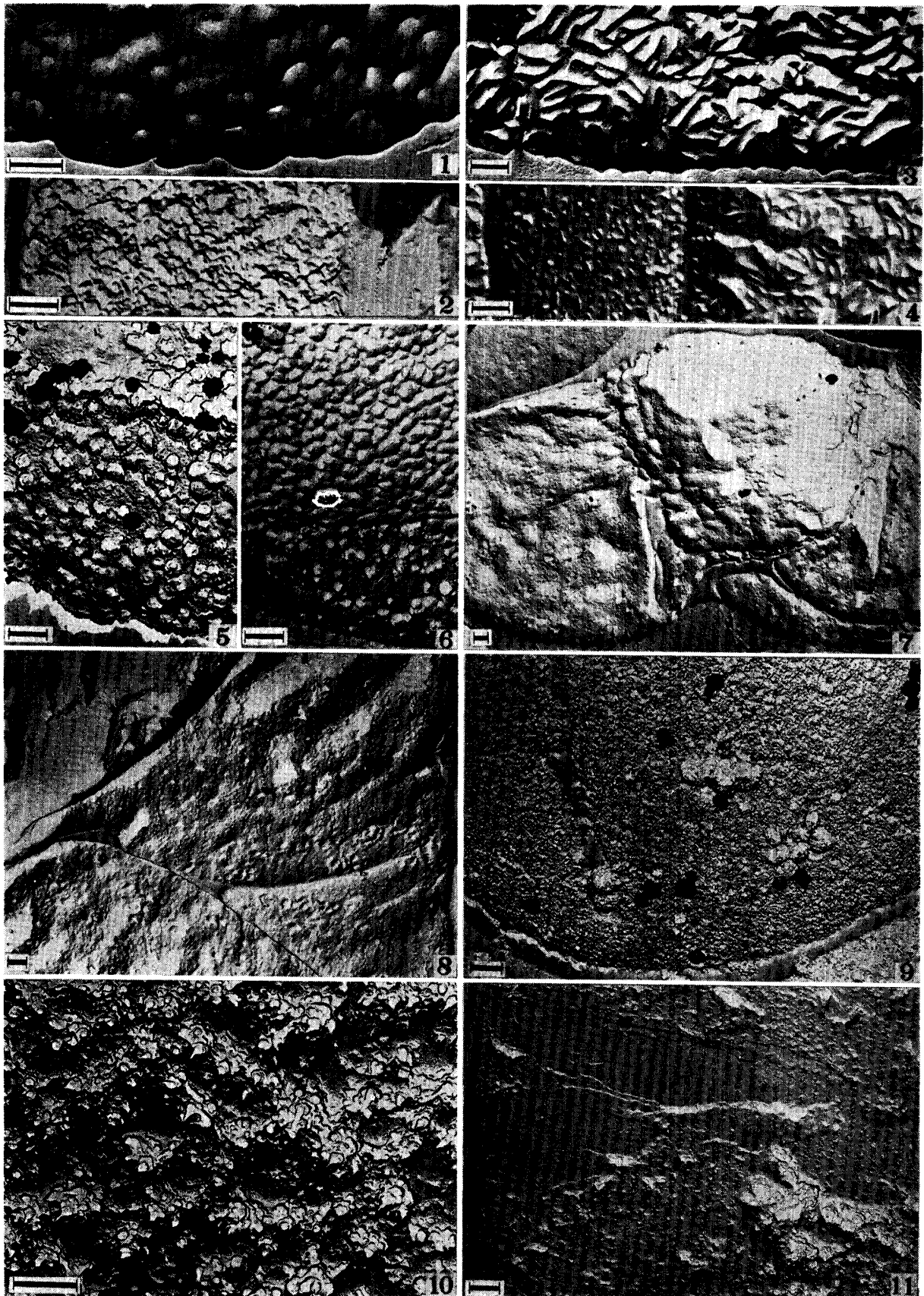
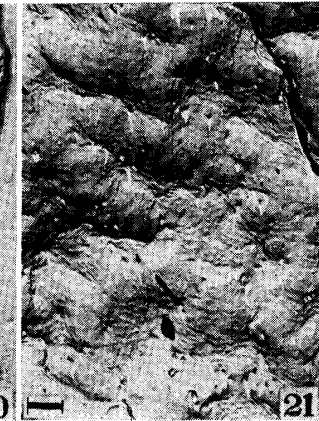
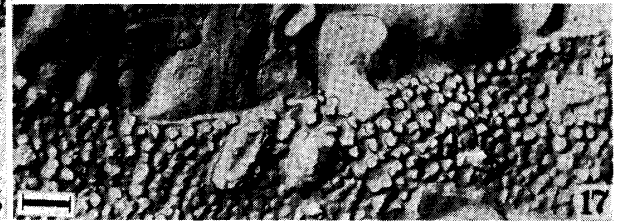
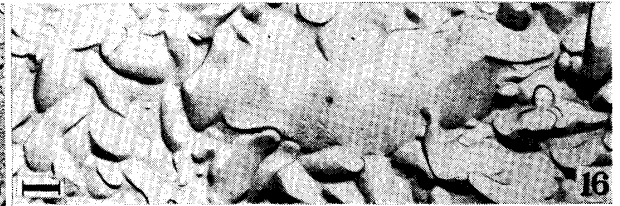
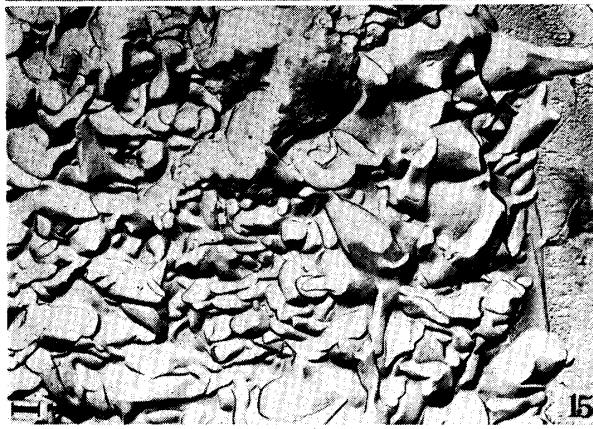
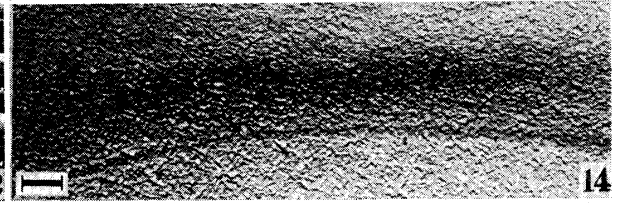
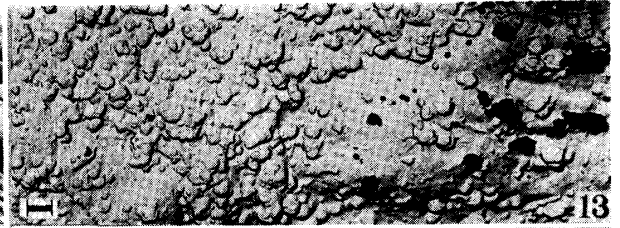
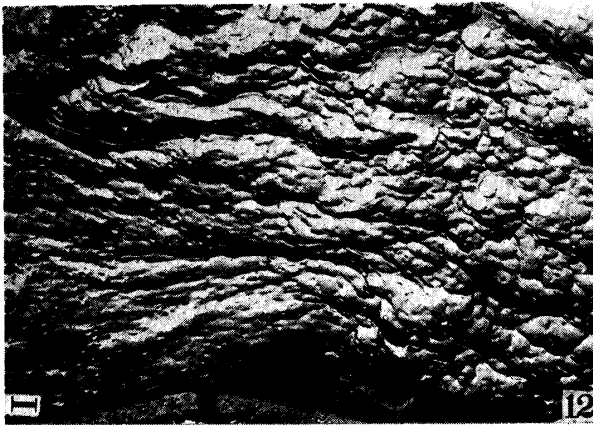


Plate II



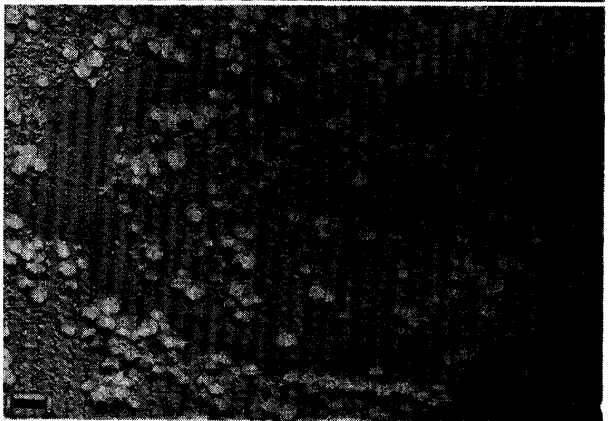
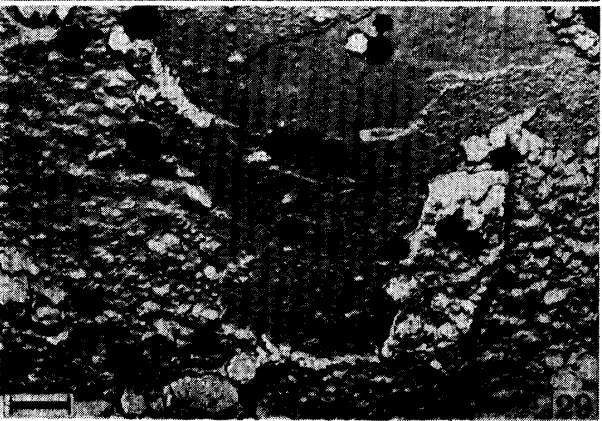
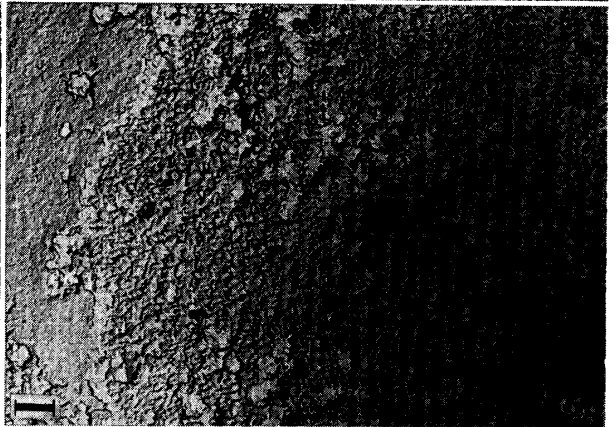
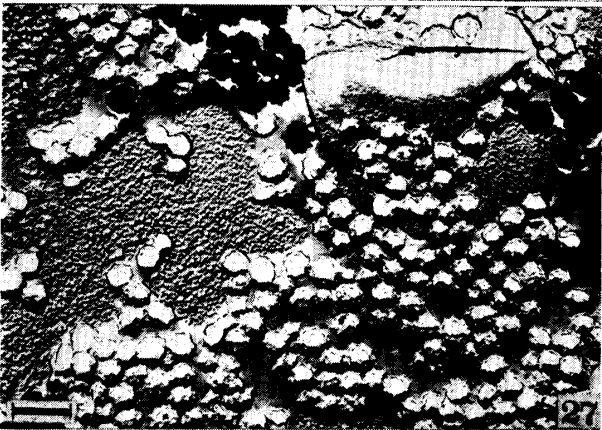
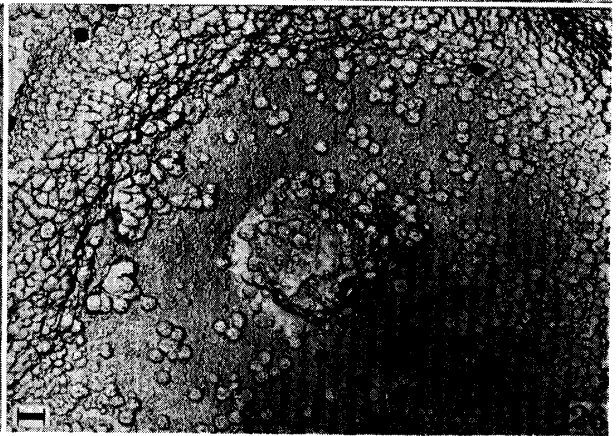
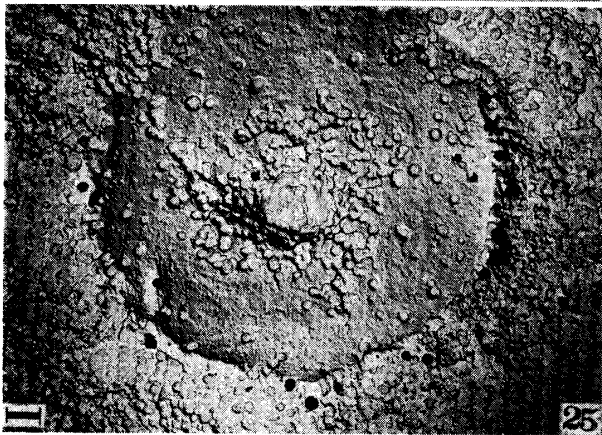
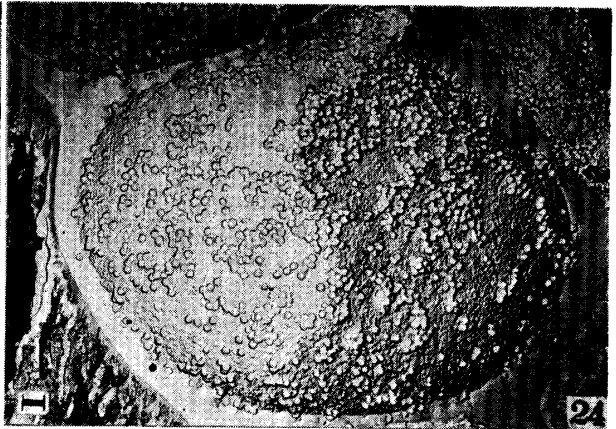
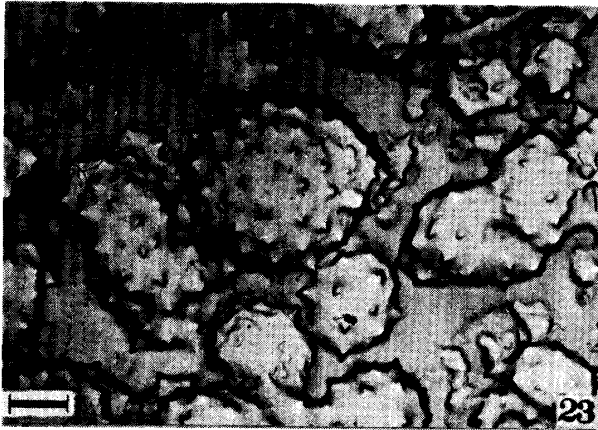
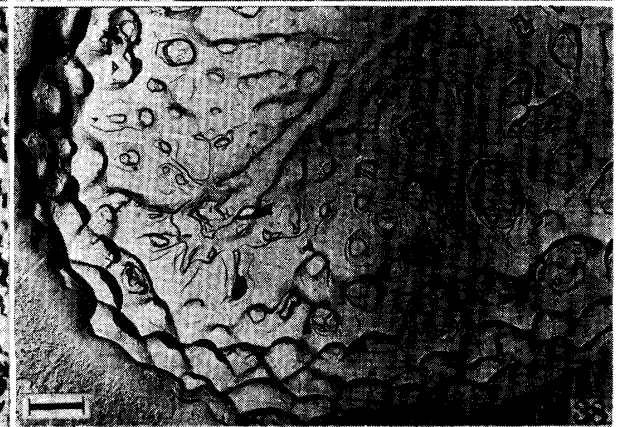
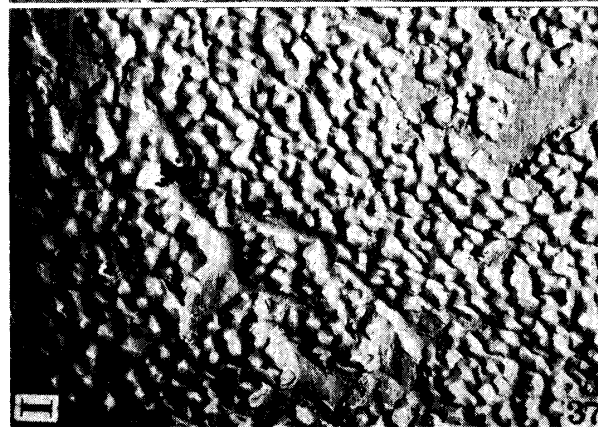
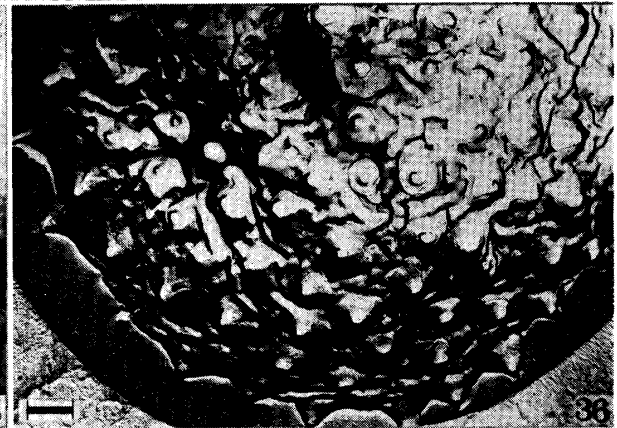
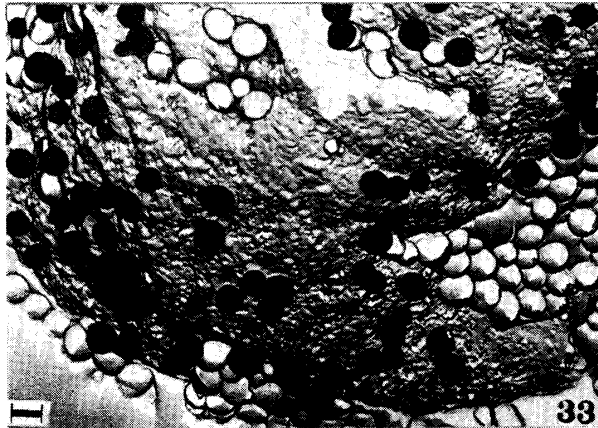
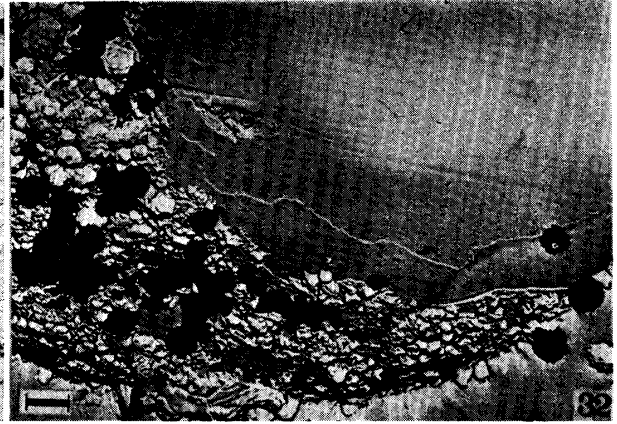
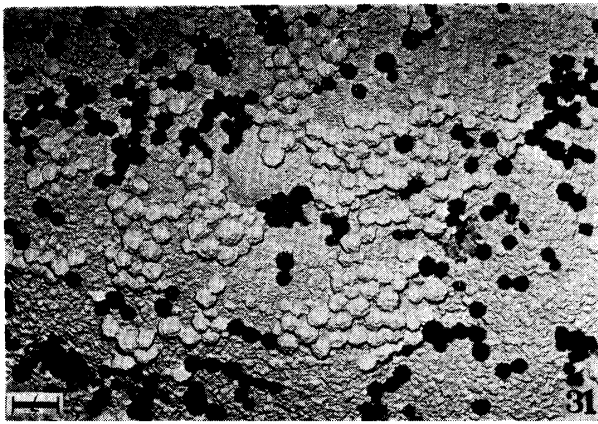


Plate IV



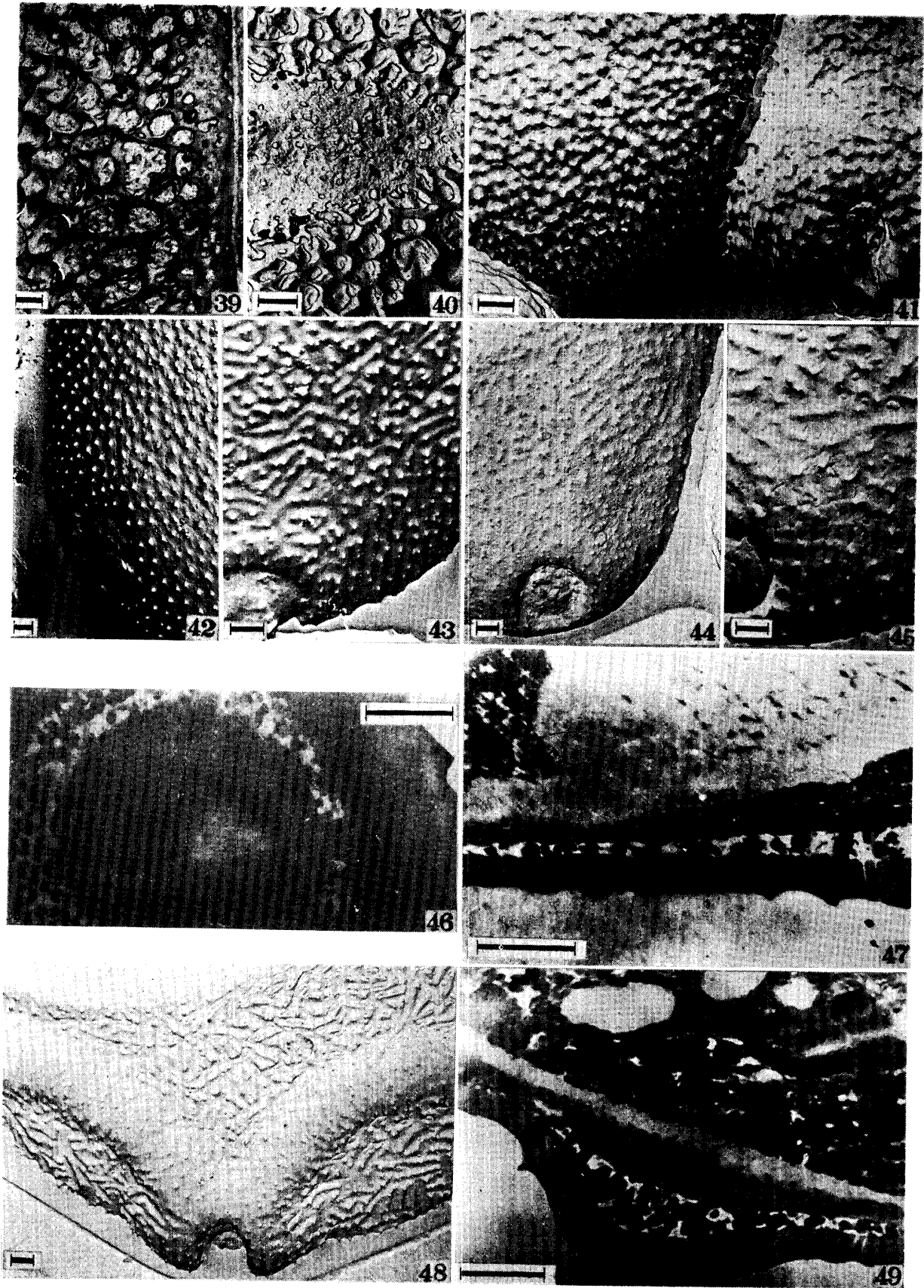
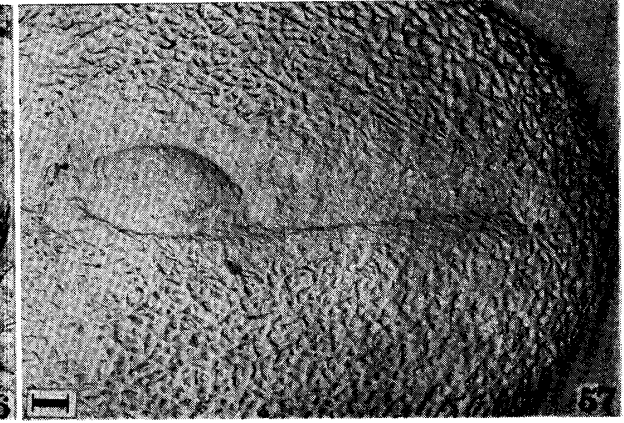
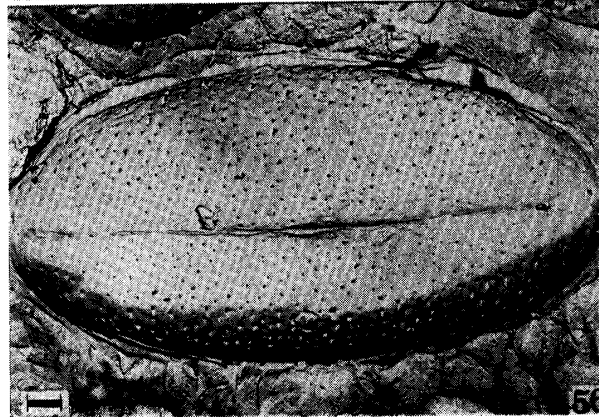
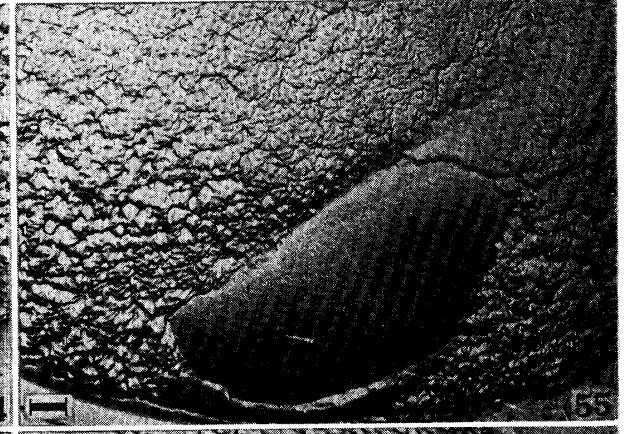
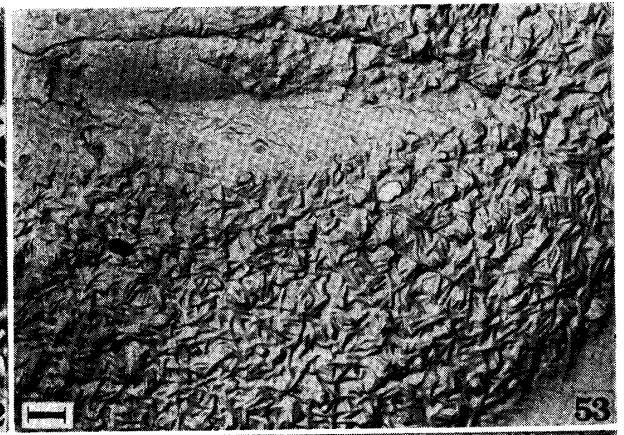
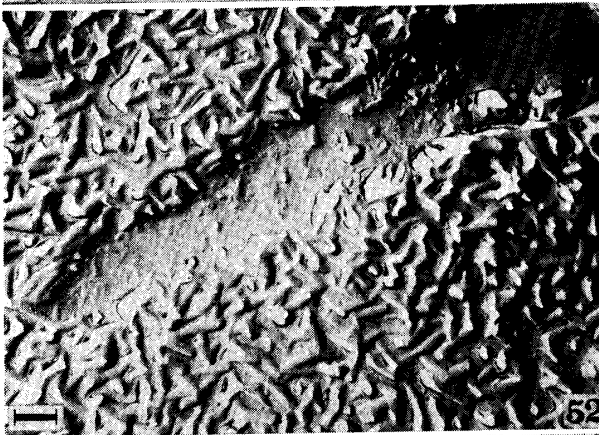
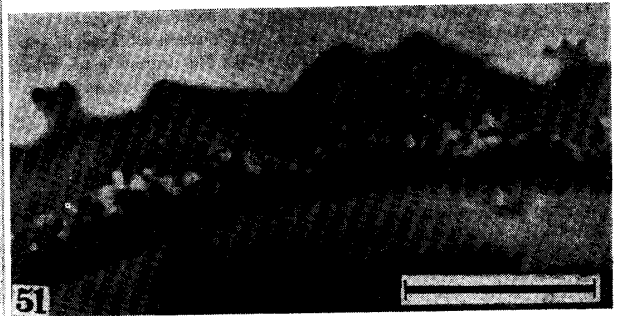
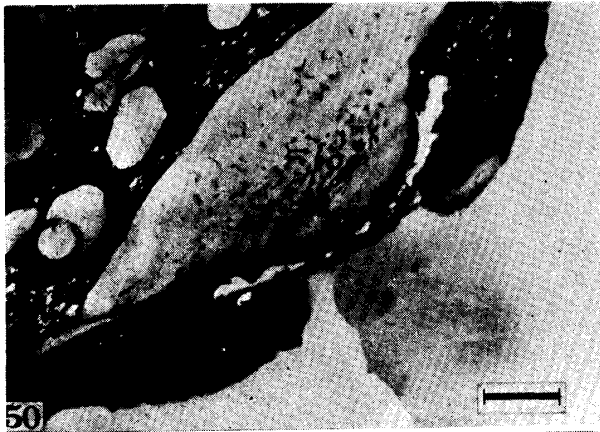


Plate VI



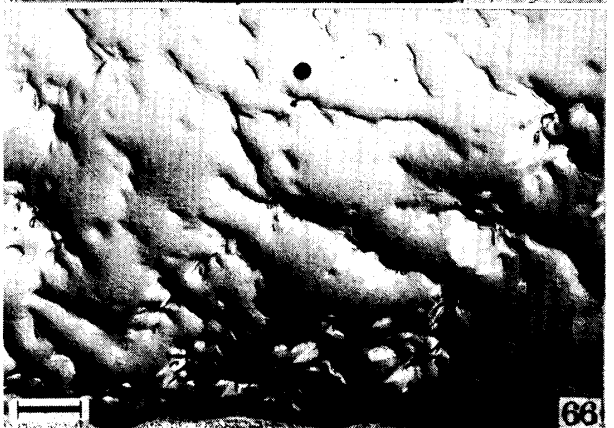
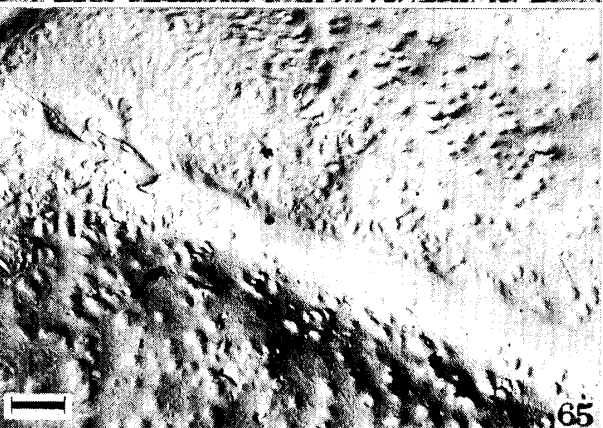
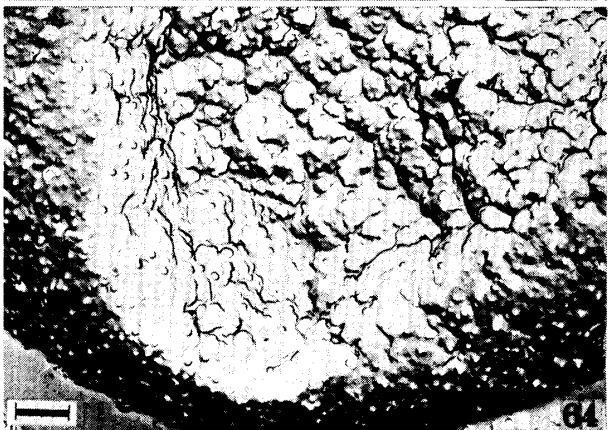
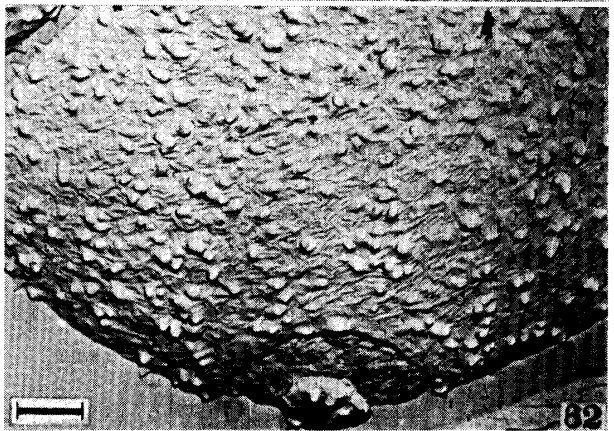
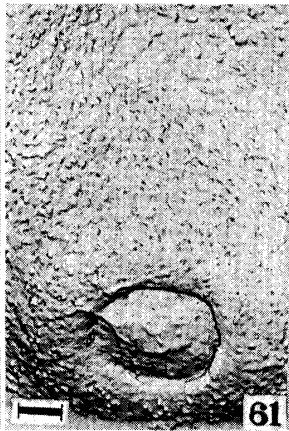
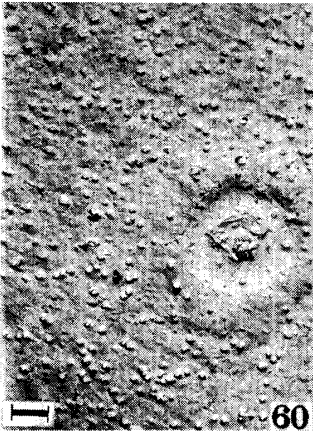
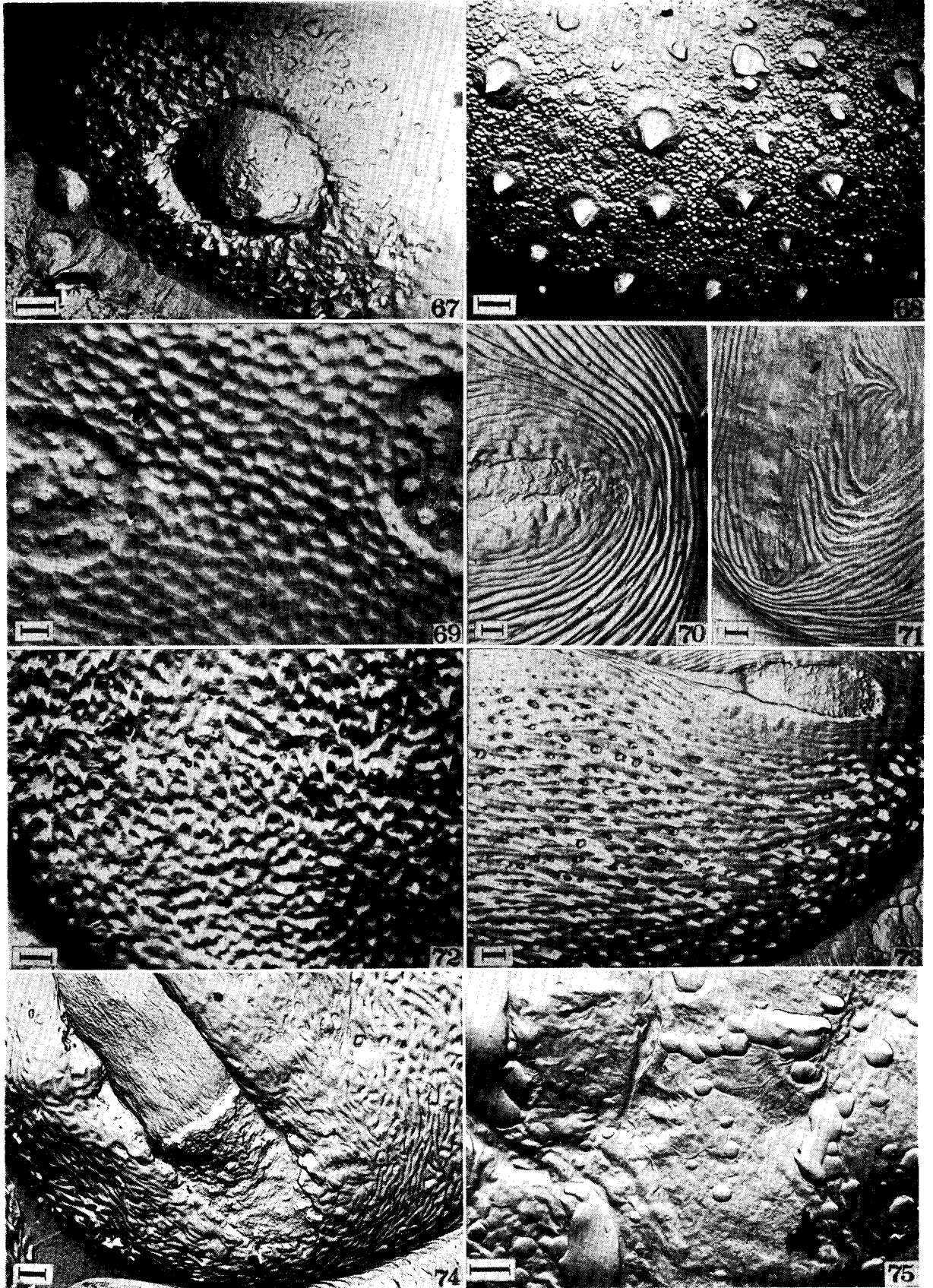


Plate VIII



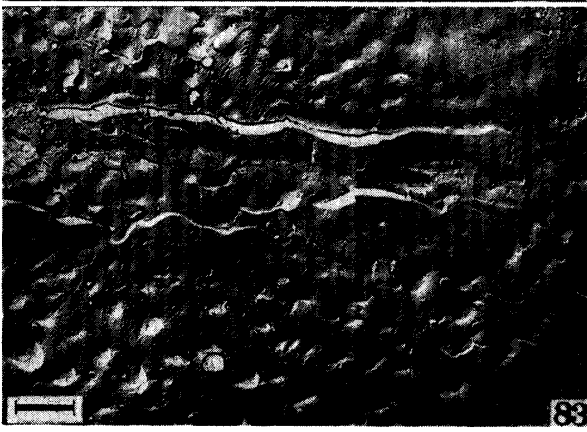
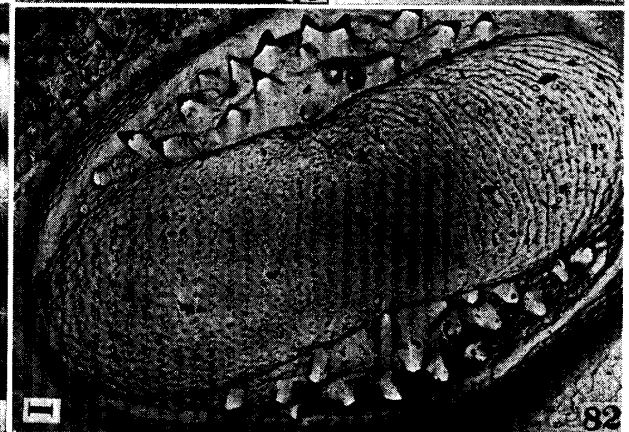
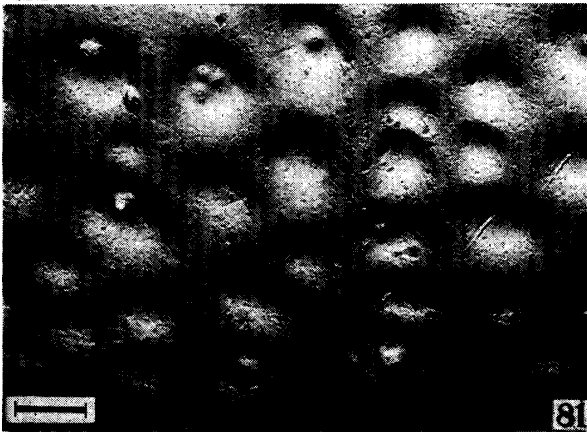
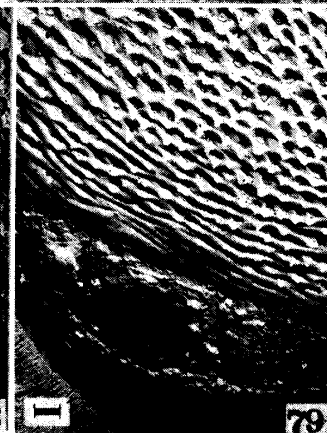
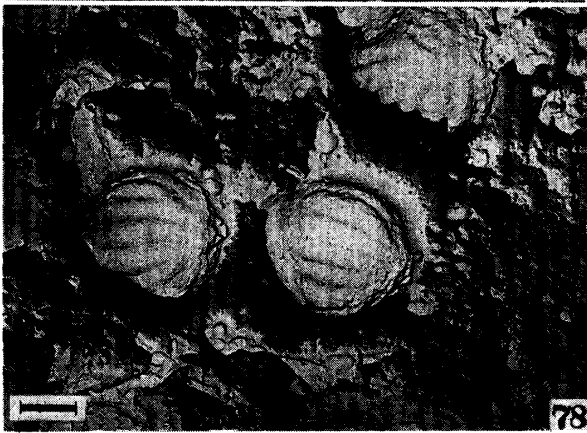
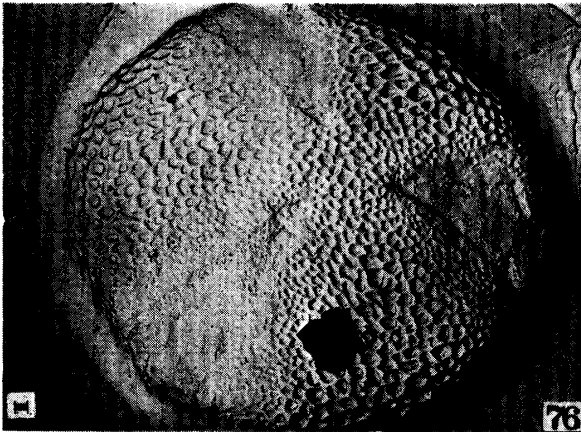


Plate X

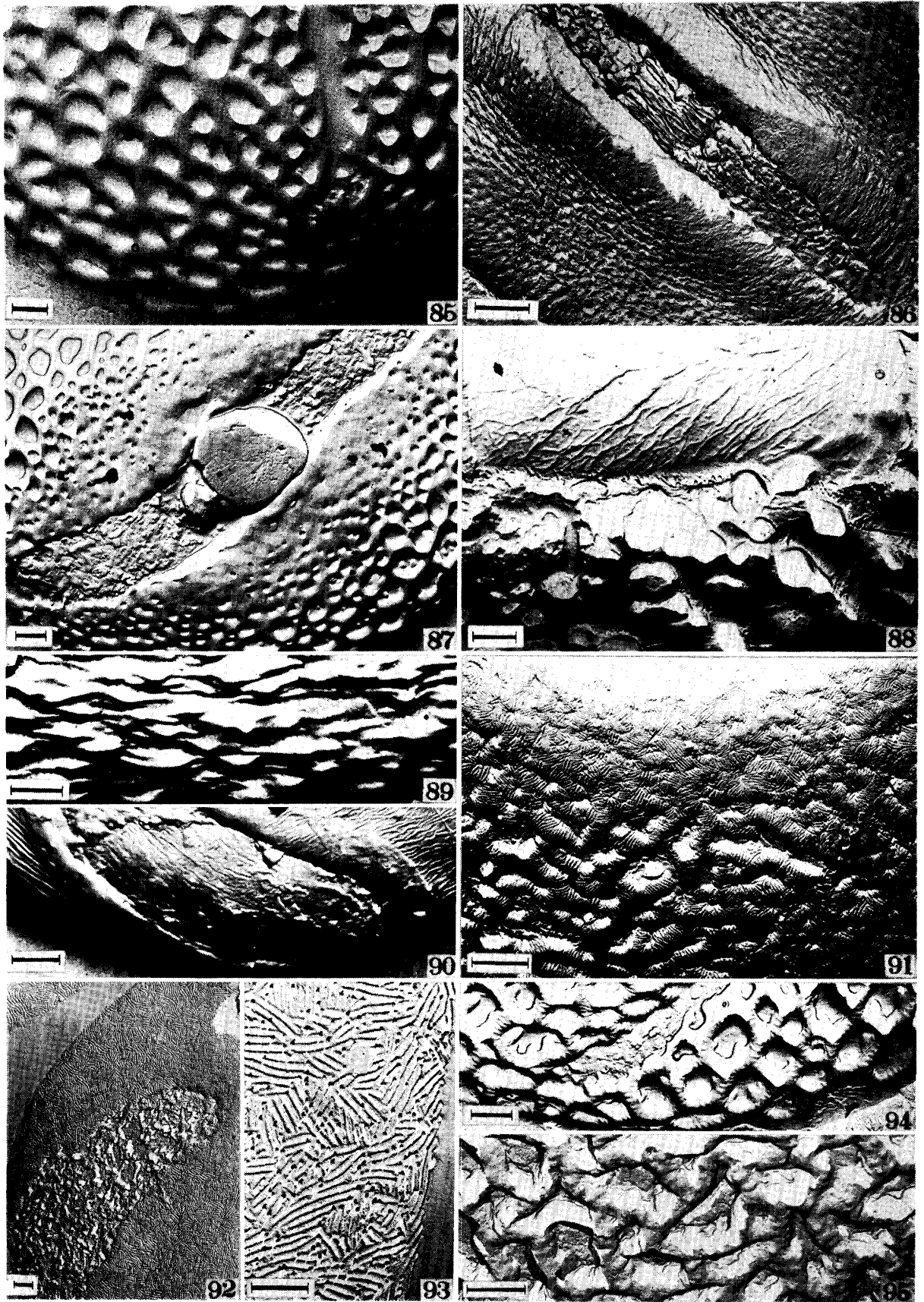


Table 1 Summary of the electronmicroscopic

Order	Family	Genus	* Number of chromosome	NPC.	Shape	Diameter	Pit-like concavities	Striae	Cephalotaxus type	Araucariaceae type	
Cycadales	Cycadaceae	Cycas	11, 12	131	pro	31~42	+	-	-	-	
Ginkgoales	Ginkgoaceae	Ginkgo	12	131	pro	26.0~28.5	-	+	-	-	
	Taxaceae	Taxus	12	131	o sp ↑	31~35	-	-	-	-	
Torreya		11	131	± sp ↑	30~40	-	-	-	-		
Coniferales	Podocarpaceae	Podocarpus	19	131	disac	36~37	-	-	-	-	
	Cephalotaxaceae	Cephalotaxus	12	131	± sp ↑	25.5~30	-	-	+	ES	
	Araucariaceae	Araucaria	13	131	sp	64~88	-	-	-	-	
		Abies	12	131	disac	68~125	-	-	-	-	
		Pseudotsuga	12	131	sp	80~85	-	-	-	-	
		Tsuga	12	131	± sp	60~80	-	-	-	-	
		Abietoideae	Picea	12	131	disac	70~82	-	-	-	-
			Pseudolarix	11	131	disac	47~53	-	-	-	-
			Larix	12	131	sp	68~70	-	-	-	-
			Cedrus	12	131	disac	53~60	-	-	-	-
		Pinoideae	Keteleeria	12	131	disac	82~85	-	-	-	-
			Pinus	12	131	disac	43~52	-	-	-	-
	Sciadopityaceae		Sciadopitys	10	131	sp	35~48	-	-	-	-
			Sequoia	11	131	sp pr	29~34	-	-	-	-
	Metasequoia		11	131	sp pr	19~28	-	-	-	-	
	Taxodiaceae		Taxodium	11	131	sp pr ↑	27~32	-	-	-	-
			Glyptostrobus	11	131	sp pr	29~32	-	-	-	-
			Cryptomeria	11	131	sp pr	25~32	-	-	-	-
			Cunninghamia	11	131	sp pr	35~41	-	-	-	-
			Chamaecyparis	11	131	sp mi	26~31	-	-	-	-
Thuja		11	131	sp mi	33~45	-	-	-	-		
Cupressaceae	Thujopsis	11	131	sp mi	27~33	-	-	-	-		
	Juniperus	11	131	sp mi	21~26	-	-	-	-		
	Cupressus	11	131	sp mi	26~30	-	-	-	-		
	Actinostrobus	8	131	sp mi	27~29	-	-	-	-		
Tetraclinaceae	Tetraclinis	12	131	sp mi	20~25	-	-	-	-		
	Callitris	11	131	sp mi	18~22	-	-	-	-		
Gnetales	Ephedraceae	Ephedra	7	131 (?)	pro	30~58	-	-	-	-	
	Welwitschiaceae	Welwitschia	7	131	pro	29~56	-	-	-	-	
	Gnetaceae	Gnetum	12	000	sp	14~18	-	-	-	-	

(Abbreviation) 131, monotreme; 000, atreme (See Fig. 1).

pro, prolate; o sp, oblate spheroidal; sp, spheroidal; disac, disaccate; pr, prolept; mi, microlept; ↑, bilateral. Each marks of ES, VES, and NS show the separation degree of the orbicules from the pollen grain surface.

* Number of chromosome by Darlington, C. D. and Wylie, A. P.¹⁸⁾ (1955).

Summary of the electronmicroscopic observation of the pollen grain surface of gymnosperms.

Number	Pit-like concavities	Striae	Shape of orbicules								Shape of disaccate				
			Cephalotaxus type	Araucaria type	Pseudotsuga type	Larix type	Sciadopitys type	Cunninghamia type	Cryptomeria type	Actinostrobus type	Colpi (cauliflower shape)		Germ furrow Verruciae	Sacci	
											Spinules	Puncta		Spinules	Puncta
~42	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
~28.5	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
~35	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~40	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
~30	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
~88	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
~125	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
~85	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
~80	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
~82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
~53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
~70	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
~60	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
~85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
~52	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
~48	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
~34	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~28	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~32	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~32	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~32	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~41	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~31	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~45	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~33	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~26	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~30	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
~25	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~22	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
~58	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
~56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
~18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

or, prolept; mi, microlept;
ee of the orbicules from the

Table 2 Summary of the electronmicroscopic observation of

Family	Genus	* Number of chromosome	NPC	Shape	Diameter	Shape of reticula						
						Populus type	Chosenia type	Salix type	Pasania type	Liquidambar type	Gleditsia type	Stewartia type
Salicaceae	Populus	19	000	sp	31~37	+	-	-	-	-	-	-
	Chosenia		343	o sp	20~22	-	+	-	-	-	-	-
	Toisusu	39	343	o sp	19~21	-	+	-	-	-	-	-
Myricaceae	Salix	19 or 22	343	o sp subob	16~22	-	-	+	-	-	-	-
	Myrica	8	344	subob	18~27	-	-	-	-	-	-	-
Juglandaceae	Platycarya		346	o sp	10~14	-	-	-	-	-	-	-
	Juglans	16	766	o sp subob	30~37	-	-	-	-	-	-	-
	Pterocarya		766	subob	30~38	-	-	-	-	-	-	-
Betulaceae	Ostrya	8	346	subob o sp	21~25	-	-	-	-	-	-	-
	Carpinus	8	346	subob o sp	20~28	-	-	-	-	-	-	-
	Corylus	14	346	subob o sp	20~26	-	-	-	-	-	-	-
	Betula	14	346	subob o sp	20~30	-	-	-	-	-	-	-
	Alnus	14	764	subob o sp	17~30	-	-	-	-	-	-	-
	Fagus	12	345	o sp	38~47	-	-	-	-	-	-	-
	Fagaceae	Quercus Lepidobalanus	12	345	subob o sp	19~37	-	-	-	-	-	-
Quercus Cyclobalanopsis		12	345	subob o sp	18~30	-	-	-	-	-	-	-
Castanea		12	345	pro subpro	10~15	-	-	-	-	-	-	-
Castanopsis			345	pro sp	13~15	-	-	-	-	-	-	-
Pasania			345	subpro	12~18	-	-	-	+	-	-	-
Ulmaceae		Ulmus	14	766	subob	21~27	-	-	-	-	-	-
Ulmaceae	Zelkova	14	766	subob	30~37	-	-	-	-	-	-	-
	Celtis	14	346	o sp	22~27	-	-	-	-	-	-	-
	Aphanathe	10	346	o sp	27~30	-	-	-	-	-	-	-
Moraceae	Morus	14	224	o sp	18~21	-	-	-	-	-	-	-
	Broussonetia		224	o sp	12~15	-	-	-	-	-	-	-
Cercidiphyllaceae	Cercidiphyllum	19	345	pro sp	26~28	-	-	-	-	-	-	-
Magnoliaceae	Michelia		133	o	32~50	-	-	-	-	-	-	-
	Magnolia	19	133	subob	32~80	-	-	-	-	-	-	-
	Liriodendron	19	133	subob	47~64	-	-	-	-	-	-	-
	Illicium	14	345	subob	24~39	-	-	-	-	-	-	-
Lauraceae	Cinnamomum		000	sp	29~32	-	-	-	-	-	-	-
	Lindera		000	sp	43~50	-	-	-	-	-	-	-
	Laurus	24	000	sp	35~40	-	-	-	-	-	-	-
Hamamelidaceae	Liquidambar		764	sp	36~38	-	-	-	-	+	-	-
	Prunus	8	345	o sp	24~40	-	-	-	-	-	-	-
	Crataegus		345	o sp	27~30	-	-	-	-	-	-	-
Rosaceae	Photinia	17	345	o sp	24~28	-	-	-	-	-	-	-
	Chaenomeles		345	o sp	27~35	-	-	-	-	-	-	-
	Malus	17	345	o sp	25~34	-	-	-	-	-	-	-
	Pyrus	17	345	o sp	28~33	-	-	-	-	-	-	-

Family	Genus	* Number of chromo- some	NPC	Shape	Diameter	Shape o				
						Populus type	Chose- nia type	Salix type	Pasania type	Li dar typ
Rosaceae	Amelanchier	17	345	o sp	20~28	--	--	--	--	
	Sorbus	17	345	o sp	22~26	--	--	--	--	
Leguminosaceae	Albizzia			polyd sp	35~90	--	--	--	--	
	Gleditsia	14	345	o sp	26~33	--	--	--	--	
	Cladrastis		345	o sp	25~31	--	--	--	--	
Eutphorbiaceae	Acacia	13		polyd sp	23~43	--	--	--	--	
	Mallotus		345	o sp	25~28	--	--	--	--	
Anacardiaceae	Aleurites		000	sp	80~90	--	--	--	--	
	Rhus		345	o sp	27~34	--	--	--	--	
Aquifoliaceae	Ilex	9 or 10	345	subob o sp	26~39	--	--	--	--	
Sthyleaceae	Euscaphis		345	o sp	31~37	--	--	--	--	
Acerceae	Acer	13	345	subpro	26~33	--	--	--	--	
Hippocastaneaceae	Aesculus	20	345	o sp	18~21	--	--	--	--	
Sapindaceae	Sapindus		345	o sp	17~18	--	--	--	+	
Rhamnaceae	Hovenia		345	o sp	20~25	--	--	--	--	
Tiliaceae	Tilia	41	345	o sp	31~38	--	--	--	--	
Theaceae	Camellia	15	345	o sp	35~42	--	--	--	+	
	Stewartia		345	o sp	45~53	--	--	--	--	
Flacourtiaceae	Eurya		345	o sp	16~17	--	--	--	--	
	Idesia		345	o sp	16~17	--	--	+	--	
Araliaceae	Evodiopanax		345	o sp	20~23	--	--	--	--	
Cornaceae	Aucuba	8	345	o sp	39~46	--	--	--	--	
	Cornus	10	345	pro sp	35~55	--	--	--	--	
Ericaceae	Lyonia		345	o sp	16~22	--	--	--	--	
Ebenaceae	Diospyros	15	345	subob	40~50	--	--	--	--	
Styraceae	Styrax		345	o sp	35~40	--	--	--	--	
Oleaceae	Fraxinus	23	345	o sp	26~29	--	--	--	--	
Boraginaceae	Ehretia		345	pro sp	35~37	--	--	--	+	
Scrophulariaceae	Paulownia		345	subpro	20~26	--	--	--	--	
Caprifoliaceae	Sambucus		345	subpro	17~19	--	--	--	--	

(Abbreviation) 000, atreme; 131, analept; 224, anacataprolate; 345, zonocolporate; 346, zonoporate; 764, pantoporate; 766, pantopororate (See Fig. 1). sp, spheroidal; o sp, oblate spheroidal, subob, suboblade; o, oblate; pro, prolate; subpro, subprolate; pro sp, prolate spheroidal.
*Number of chromosome by Darlington, C. D. and Wylie, A. P.¹⁸⁾ (1955).

hose- ia type	Shape of reticula							Spinules		Striae		Granula		Protrusio	
	Salix type	Pasania type	Liqui- dambar type	Gledi- tsia type	Stewar- tia type	Fraxi- nus type	Lyonia type	Puncta	Conic spinules. Verrucae	Spi- nules	Conic spi- nules	Spi- nules. puncta	Puncta	Cauli- flower type	Net- work
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

764, pantoporate;
 boblate;

