

マツバギク科ルスキア連の花粉形態

加 辺 章 夫

東京大学理学部附属植物園 〒112 東京都文京区白山3-7-1

Pollen Morphology of Mesembryanthemaceae Tribe Ruschieae

Akio KABE

*Botanical Gardens, Faculty of Science, University of Tokyo,
3-7-1 Hakusan, Bunkyo-ku, Tokyo 112, Japan*

(1989年9月14日 受理)

The pollen morphology of five subtribes, 17 genera, and 34 species belonging to the tribe Ruschieae of Mesembryanthemaceae, a southern African succulent plant family, was examined with scanning electron microscope, with special reference to the pollen wall ornamentation. The pollen observed is classified into four types and two intermediate forms. Comparison of the pollen morphology to the current classification of the family implies that the pollen morphology is a useful character for the classification of the family Mesembryanthemaceae.

Key Words : Mesembryanthemaceae, Pollen morphology, SEM, Taxonomy.

緒 言

マツバギク科 Mesembryanthemaceae は南アフリカを中心としたアフリカ南部の乾燥地域に固有の多肉植物である。古くから観賞植物として利用され、植物園にもよく栽培されている。この科の植物は多肉質の茎の構造のほか、花と果実にも際だった特徴をもつ。花：雌ずいは多くの場合4-6(-7)かその倍数で、子房は同数の小室からなる。子房は多肉質の花托に埋まり、子房周位または下位。花卉は仮雄ずいで薄く、光沢があり、鮮やかな色合いのものが多い。果実：ほとんどが蒴果で、種子は乾燥から守るため蓋で覆われているが雨にあたると蓋の内面の開閉竜骨が膨潤率の

差によって開く。大雨が降ると種子が流れ落ちて水溜りで発芽する湿開閉性を示す。

この科の植物は古くは広義のマツバギク属 *Mesembryanthemum* L. sensu lato に入れられていたが、花や果実の比較研究によって、Schwantes^(1,2) はそれを126属に細分する分類系を提唱した。このように多くの属を認める分類体系には、マツバギク科が何属からなるかについて議論の余地が残されているが、大筋では今日広く受け入れられている。⁽³⁻⁵⁾

Schwantes^(2,6) の体系によると、マツバギク科はマツバギク亜科 Mesembryanthemoideae、ヒメノギネ亜科 Hymenogynoideae、カリオトフォラ亜科 Car-

yotophoroideae, ルスキア亜科 Ruschioideae の 4 亜科に分けられる。その中でルスキア亜科は最大の群で、5 連に細分される。さらに、その連の中でルスキア連 Ruschieae は 22 亜連に分けられる。

マツバギク科植物は特異な環境に適応した特殊植物であるので、分類形質の特殊化や平行進化などによって形質が類似しても系統関係を必ずしも示さない可能性も予想され、Schwantes の細分化した分類系が妥当なものであるかどうかは早急には決めがたい。そこで、本研究では、マツバギク科の分類に貢献することを意図して、比較的研究の遅れている花粉の形態について観察を行った。

マツバギク科の花粉形態は、有力な分類形質の 1 つとして詳細な検討が期待されているが、これまで、Erdtman^(7,8) や Straka⁽⁹⁾ などごく一部の種について観察した程度で、しかも彼らの光学顕微鏡による観察は分類群間の類縁関係を推定する上で十分精度の高いものとはいえない。本研究では、ルスキア連に属するルスキア亜連、レイポルティア亜連、ランプラントス亜連、デロスベルマ亜連、ギバエム亜連の 5 亜連 17 属 34 種について、走査電子顕微鏡を用いて花粉壁の表面模様を観察した。

材 料 と 方 法

研究に用いた花粉は東京大学理学部附属植物園の種子交換によって得た種子の一部、現地で採集した株と種子、業者から買い入れた植物、愛好家より譲り受けた植物を専用温室で栽培し、その花から採取した。愛好家より提供された花から採取した花粉も使用した。

大部分の種については、乾燥させた花粉をカルノア液（アルコール 3 : 氷酢酸 1）に 24 時間、キバエム亜連については FAA 液（80% アルコール 90 : フォルマリン 5 : 氷酢酸 5）で 24 時間固定した。パラジウム真空蒸着をした後、東京大学総合研究資料館の日立製 S-700 型の走査電子顕微鏡を用いて観察した。

花粉形態の用語は上野⁽¹⁰⁾に従った。

結 果

観察したすべての種について花粉は 3 溝型の偏球状であった。花粉の大きさ（以下の記述は赤道径を示す）と外壁の彫紋は種内ではほぼ同一であったが、異種間では違いが認められた (Fig. 1-34)。各種について花粉の大きさと外壁の彫紋を以下に記述する。なお、各種の番号は図の番号に一致する。

A. ルスキア亜連 Subtribe Ruschiinae

1. *Ruschia evoluta* (N. E. Br.) L. Bol. 大きさは平均 12.0 μm 。0.5 μm 以下の貫通小孔紋と径約 0.1 μm の小刺状紋が混在する。
2. *Acrodon bellidiflorus* (L.) N. E. Br. 大きさは平均 14.6 μm 。径 0.5 μm 以下の網目状紋とその畝に径約 0.1 μm の小刺状紋をつける。
3. *Bergeranthus scapiger* (Haw.) N. E. Br. 大きさは平均 14.6 μm 。径約 0.1 μm の貫通小孔が 1 μm^2 あたり 3 個程度に疎らに、さらに、同程度の微細突起がある。花粉管口には密に顆粒がある。
4. *Bergeranthus vespertinus* (Bgr.) Schwant. 大きさは平均 14.0 μm 。径約 0.1 μm の貫通小孔が 1 μm^2 あたり 4 個弱散在し、また、微細突起も同頻度に散在する。
5. *Carruanthus caninus* (Haw.) Schwant. 大きさは平均約 12 μm 。径 0.1-0.2 μm の貫通小孔と径約 0.2 μm の小刺状紋がある。
6. *Carruanthus peersii* L. Bol. 大きさは平均 14 μm 。径約 0.2 μm の貫通小孔と径 0.2 μm 程の小刺状紋がある。
7. *Rhombophyllum rhomboideum* (S. D.) Schwant. 大きさは平均 15 μm 。径約 0.1 μm の貫通小孔が 1 μm^2 あたり約 4 個、径約 0.1 μm の小刺状紋も同様に疎らにつく。
8. *Bijlia cana* N. E. Br. 大きさは平均約 15 μm 。径約 0.1 μm の貫通小孔と約 0.2 μm の小刺状紋がつく。

- B. レイボルティア亜連 Subtribe Leipoldtiinae
9. *Cephalophyllum cupreum* L. Bol. 大きさは平均約 $12\ \mu\text{m}$. 径約 $0.8\ \mu\text{m}$ の網目状紋の内面に径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の顆粒がある. 畝には径約 $0.5\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がある.
10. *Cephalophyllum spongiosum* (L. Bol.) L. Bol. 大きさは平均約 $13\ \mu\text{m}$. 径約 $0.5\ \mu\text{m}$ の網目状紋の内面に径 $0.2\ \mu\text{m}$ 程の顆粒がある. その畝には径約 $0.3\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がある. 発芽溝内面には径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の顆粒がある.
11. *Cheiridopsis candidissima* (Haw.) N. E. Br. 大きさは平均約 $16\ \mu\text{m}$. 径約 $0.5\ \mu\text{m}$ の網目状紋と畝に径 $0.5\ \mu\text{m}$ 程の小刺状紋がやや密にある.
12. *Cheiridopsis crassa* L. Bol. 大きさは平均約 $16\ \mu\text{m}$. 径約 $1.5\ \mu\text{m}$ の網目状紋で, その内面に径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の顆粒がある. 畝には径約 $0.5\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がある.
13. *Cheiridopsis purpurea* L. Bol. 大きさは平均約 $15\ \mu\text{m}$. 径約 $1.5\ \mu\text{m}$ の網目状紋の内面に径約 $0.3\ \mu\text{m}$ の顆粒がある. 畝には径約 $0.5\ \mu\text{m}$ 程の小刺状紋がある.
- C. ランプランタス亜連 Subtribe Lampranthinae
14. *Lampranthus copiosus* (L. Bol.) L. Bol. 大きさは平均約 $12\ \mu\text{m}$. 径約 $0.3\ \mu\text{m}$ の網目状紋と, 径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の小刺状紋が疎らにつく.
15. *Lampranthus densifolius* (L. Bol.) L. Bol. 大きさは平均約 $15\ \mu\text{m}$. 径約 $1\ \mu\text{m}$ とそれより小さい網目状紋および畝に径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がつく.
16. *Lampranthus haworthii* (Don.) N. E. Br. 大きさは平均約 $16\ \mu\text{m}$. 径約 $1\ \mu\text{m}$ の小刺状紋が $1\ \mu\text{m}^2$ あたり 0.6 個程度に疎らにあり, 径 $0.1-0.2\ \mu\text{m}$ の貫通小孔も疎らにつく.
17. *Lampranthus promontorii* (L. Bol.) N. E. Br. 大きさは平均約 $16.5\ \mu\text{m}$. 径 $0.3-0.5\ \mu\text{m}$ の網目状紋と径 $0.2\ \mu\text{m}$ 程の小刺状紋がつく.
18. *Lampranthus roseus* (Willd.) Schwant. 大きさは平均 $16\ \mu\text{m}$. 径 $0.2-0.4\ \mu\text{m}$ の円形の網目状紋が $1\ \mu\text{m}^2$ あたり約 3 個あり, 径約 $0.3\ \mu\text{m}$ の小刺状紋もつく.
19. *Lampranthus spectabilis* (Haw.) N. E. Br. 大きさは平均約 $17\ \mu\text{m}$. 径と長さ共に約 $1\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がつき, さらに径約 $0.3\ \mu\text{m}$ の貫通小孔がある.
20. *Lampranthus stayneri* (L. Bol.) N. E. Br. 大きさは平均約 $13\ \mu\text{m}$. 径約 $1\ \mu\text{m}$ の小刺状紋があり, 径約 $0.1\ \mu\text{m}$ の貫通小孔が疎らにつく.
21. *Lampranthus tenuifolius* (L.) Schwant. 大きさは平均約 $15\ \mu\text{m}$. 径約 $0.5\ \mu\text{m}$ の網目状紋がやや疎らにあり, また畝には径約 $0.1\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がつく.
22. *Lampranthus vanputtenii* L. Bol. 大きさは平均約 $16\ \mu\text{m}$. 径, 高さ共に約 $1\ \mu\text{m}$ の小刺状紋が疎らにつき, 約 $0.2\ \mu\text{m}$ の貫通小孔もある.
23. *Lampranthus zeyheri* (Salm) N. E. Br. 大きさは平均約 $16\ \mu\text{m}$. 径, 高さ共に約 $1\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がつき, 径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の貫通小孔も見られる.
24. *Oscularia caulescens* (Mill.) Schwant. 大きさは平均約 $17\ \mu\text{m}$. 径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の貫通小孔がやや疎らにつき, 径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の小刺状紋もつく.
25. *Braunsia maximilianii* (Schltr. et Bgr.) Schwant. 大きさは平均約 $17\ \mu\text{m}$. 径約 $0.2\ \mu\text{m}$ の貫通小孔が $1\ \mu\text{m}^2$ あたり約 5 個あり, 小刺状紋は径約 $0.3\ \mu\text{m}$ である.
26. *Disphyma crassifolium* (L.) L. Bol. 大きさは平均約 $12\ \mu\text{m}$. 径約 $0.3\ \mu\text{m}$ の網目状紋があり, 畝に径約 $0.1\ \mu\text{m}$ の小刺状紋がつく.
- D. デロスベルマ亜連 Subtribe Delospermatinae
27. *Delosperma ashtonii* L. Bol. 大きさは平均約 $15\ \mu\text{m}$. 径約 $0.5\ \mu\text{m}$ の網目状紋が $1\ \mu\text{m}^2$ あ

たり 1.2 個程とやや疎らにある。また径約 0.3 μm の小刺状紋が $1\mu\text{m}^2$ あたり 4 個ほどつく。

28. *Delosperma cooperi* (Hook. f.) L. Bol. 大きさは平均約 13 μm 。径約 0.3 μm の網目状紋が $1\mu\text{m}^2$ あたり 6 個程度あり、径約 0.3 μm の小刺状紋がその畝にやや疎らにつく。
29. *Delosperma sutherlandii* (Hook. f.) N. E. Br. 大きさは平均 22.5 μm 。径 0.1–0.8 μm のさまざまな大きさの網目状紋があり、その畝に径 0.2–0.3 μm の小刺状紋がつく。
30. *Drosanthemum diversiflorus* L. Bol. 大きさは平均約 20 μm 。径約 0.2 μm の貫通小孔がごく疎らにあり、径、高さ共に約 0.7 μm の小刺状紋が $1\mu\text{m}^2$ あたり 1 個程度つく。
31. *Drosanthemum hallii* Schwant. 大きさは平均約 16 μm 。径約 0.2 μm の貫通小孔が $1\mu\text{m}^2$ あたり 3.5 個程度と疎らにあり、径約 0.5 μm の小刺状紋もごく疎らにつく。
- E. ギバエウム亜連 Subtribe Gibbaeinae
32. *Gibbaeum dispar* N. E. Br. 大きさは平均 17.5 μm 。径 0.2–0.3 μm の貫通小孔が $1\mu\text{m}^2$ あたり 2 個弱あり、また径約 0.2 μm 程の小刺状紋も $1\mu\text{m}^2$ あたり 4 個ほどつく。
33. *Antegibbaeum fissoides* (Haw.) Schwant. 大きさは平均約 22 μm 。径 0.1–0.7 μm の貫

通小孔が $1\mu\text{m}^2$ あたり 4 個以上つき、径約 0.2 μm の小刺状紋も同頻度つく。

34. *Muiria hortenseae* N. E. Br. 大きさは平均約 12 μm 。径約 0.2–0.3 μm の貫通小孔が $1\mu\text{m}^2$ あたり 3 個程度あり、径約 0.2 μm の小刺状紋も $1\mu\text{m}^2$ あたり 4 個程度つく。

考 察

観察した 34 種の花粉壁の表面模様は貫通小孔型 (A 型)、小刺状型 (B 型)、網目状紋型 (C 型)、網目状紋に顆粒がある型 (D 型) の 4 型に類別することができる (Table 1)。そのうち A 型と B 型、および A 型と C 型には中間型が存在した。得られた花粉形態の類型を Schwantes^(1,2,6) の分類系と比較してみると、ルスキア亜連には A、C 型とその中間型が、レイポルティア亜連には D 型と A と C の中間型が、ランプラントス亜連には A、B、C 型と A と C の中間型が、デロスベルマ亜連には B 型と C 型が、またギバエウム亜連には A 型のみが観察された。このように各型が複数の亜連に存在する傾向があり、分類群毎に必ずしも一致していないことがわかる。

しかし、レイポルティア亜連 (12 属からなる) の中で、A 型と C 型の中間型をもつ *Cheiridopsis candidissima* を除く、他の 2 属 4 種は D 型をもつ。また、全部で 5 属からなるギバエウム亜連の 3 属 3 種はすべて

Table 1. Pollen morphology of 34 species examined of Ruschieae

型 Type	種 Species*
A. 貫通小孔型	Punctate type 3, 4, 7, 24, 32, 33, 34
B. 小刺状型	Spinulate type 16, 19, 20, 22, 23, 30, 31
C. 網目状紋型	Reticulate type 2, 14, 15, 17, 18, 21, 26, 27, 28, 29
D. 網目状紋に顆粒がある型	Reticulate-granulate type 9, 10, 12, 13
AとBの中間型	Intermediate form between A and B 8
AとCの中間型	Intermediate form between A and C 1, 5, 6, 11, 25

* 番号は結果に示した種の番号と一致する。

A型をもつ。このように、ギバエム亜連では花粉形態の類似と Schwantes の分類系はよく一致した。

一方、調べたランプラントス亜連の4属14種には上述の3型と、その中間型があった。特に興味深いことは、ランプラントス属の中に少なくともB型とC型の2型が存在し、花粉形態が種の茎の性状と一致していることである。つまり、B型をもつ種は小灌木状になるのに対して、C型の種の茎は匍匐する。このことによって、ランプラントス属の中に複数の分類形質によって定義できそうな少なくとも2群があることが示唆される。

ランプラントス属はマツバギク科の中で最大の属の1つであり、Schwantesによって7つの節に分類されている。⁽¹¹⁾ その際、茎の性状は葉や花の特徴と共に節の指標形質として重視された。上述したように花粉外壁の彫紋の変異が茎の性状と相関が認められそうであることは、花粉形態がランプラントス属の重要な分類形質であることを示唆する。

本研究によって花粉形態がマツバギク科を分類する上で有効な形質であることが確められたが、このような花粉学的研究をマツバギク科全体に広げて、この科の系統分類学的研究を行うことは今後の課題である。

謝 辞

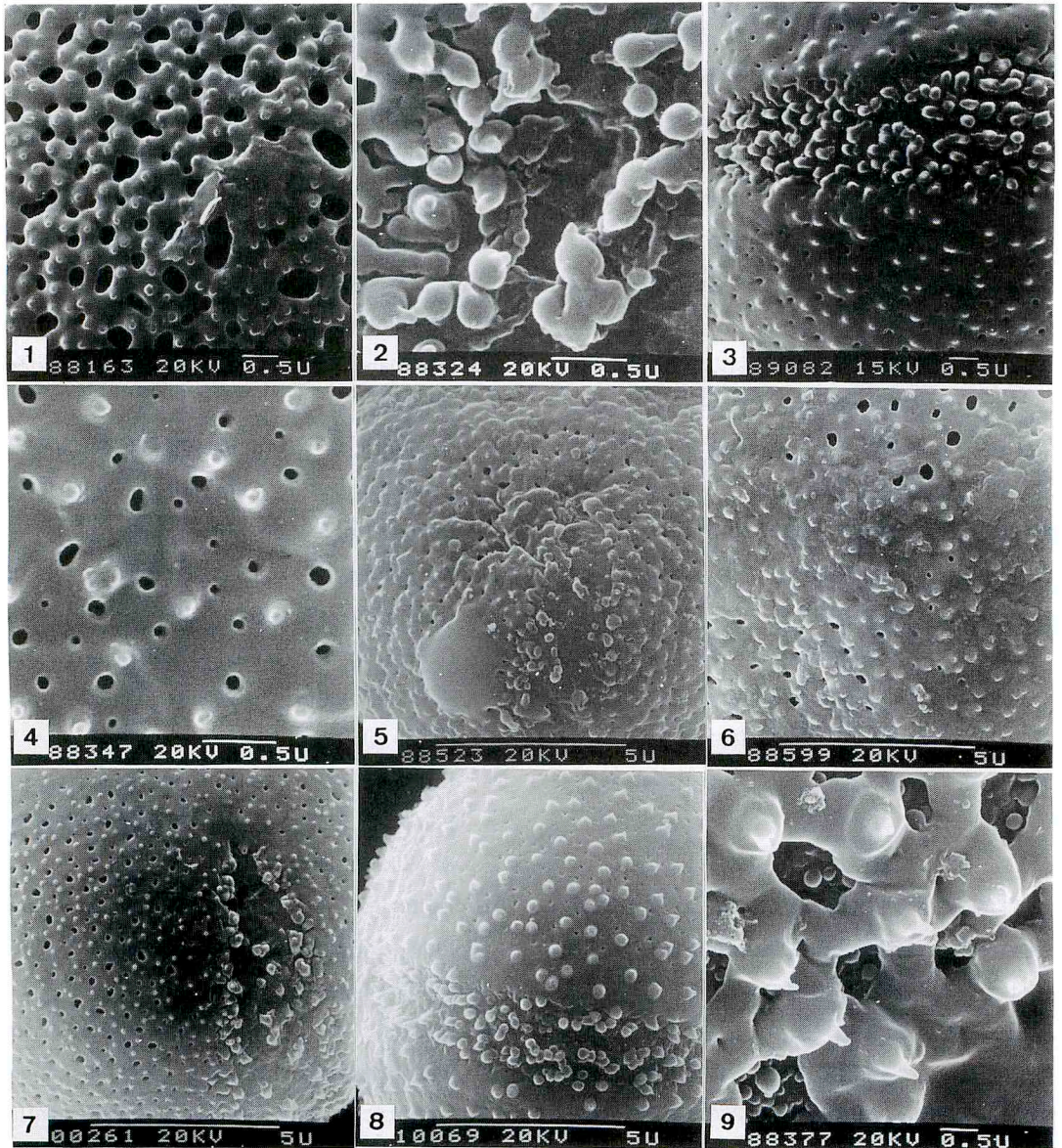
本研究に御助言を賜り、原稿を精読の上有益なご示唆をいただいた岩槻邦男先生、加藤雅啓先生に厚く御礼申し上げます。佐橋紀男博士には花粉形態に関して懇切な御指導をいただいた。また、堀江延治氏には花粉処理技術について、田川裕美氏には走査電子顕微鏡観察でお世話になった。なお、本研究では東京大学総合研究資料館の走査電子顕微鏡を使わせていただいた。岡田美知子氏には原稿をタイプしていただいた。これらの方々およびいろいろとお世話になった多くの方々に厚く御礼申し上げます。

引用文献

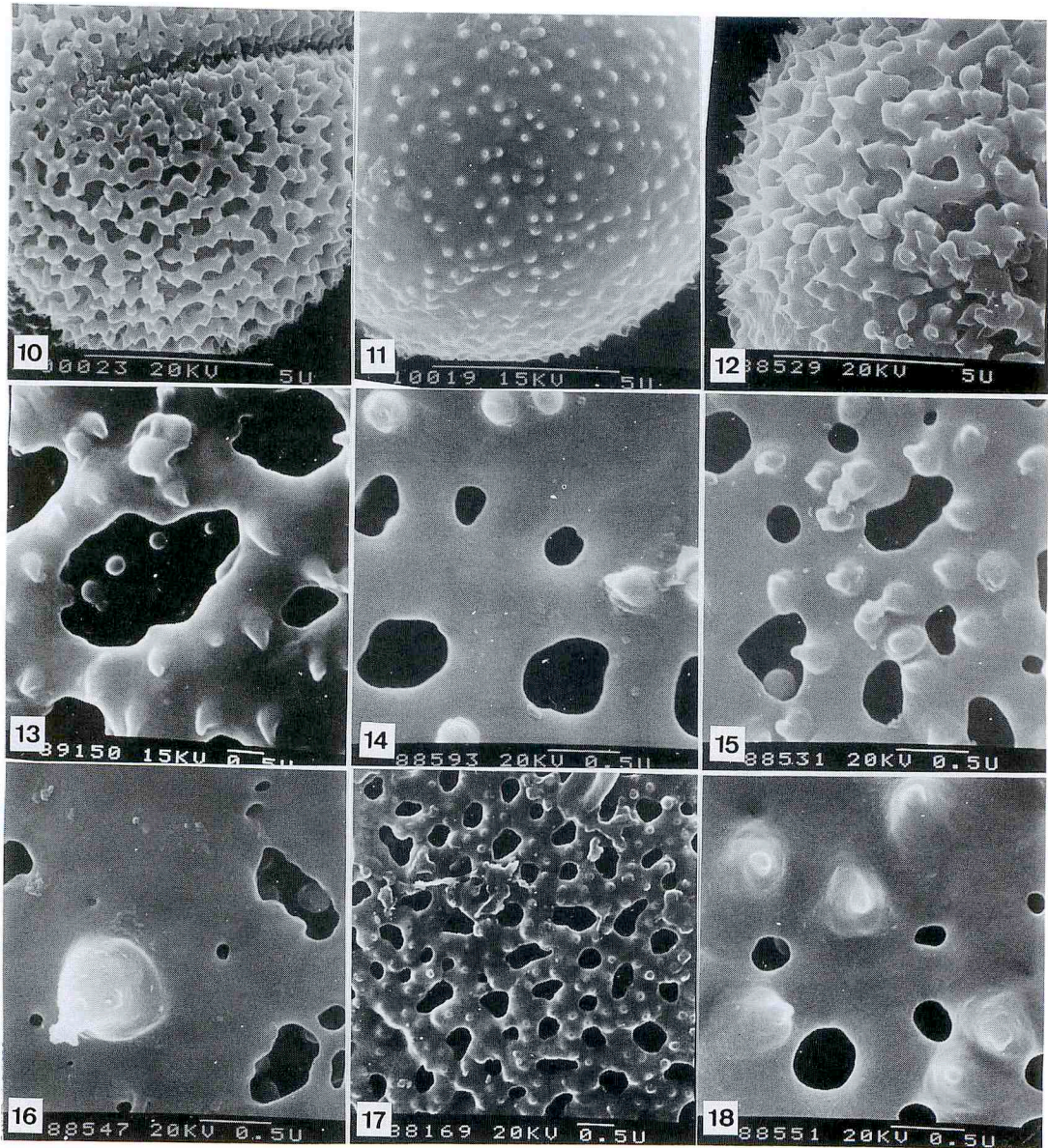
(1) Schwantes, G. : In H. Jacobsen, Handbuch

der Sukkulente Pflanzen. Gustav Fischer Verlag, Jena (1954).

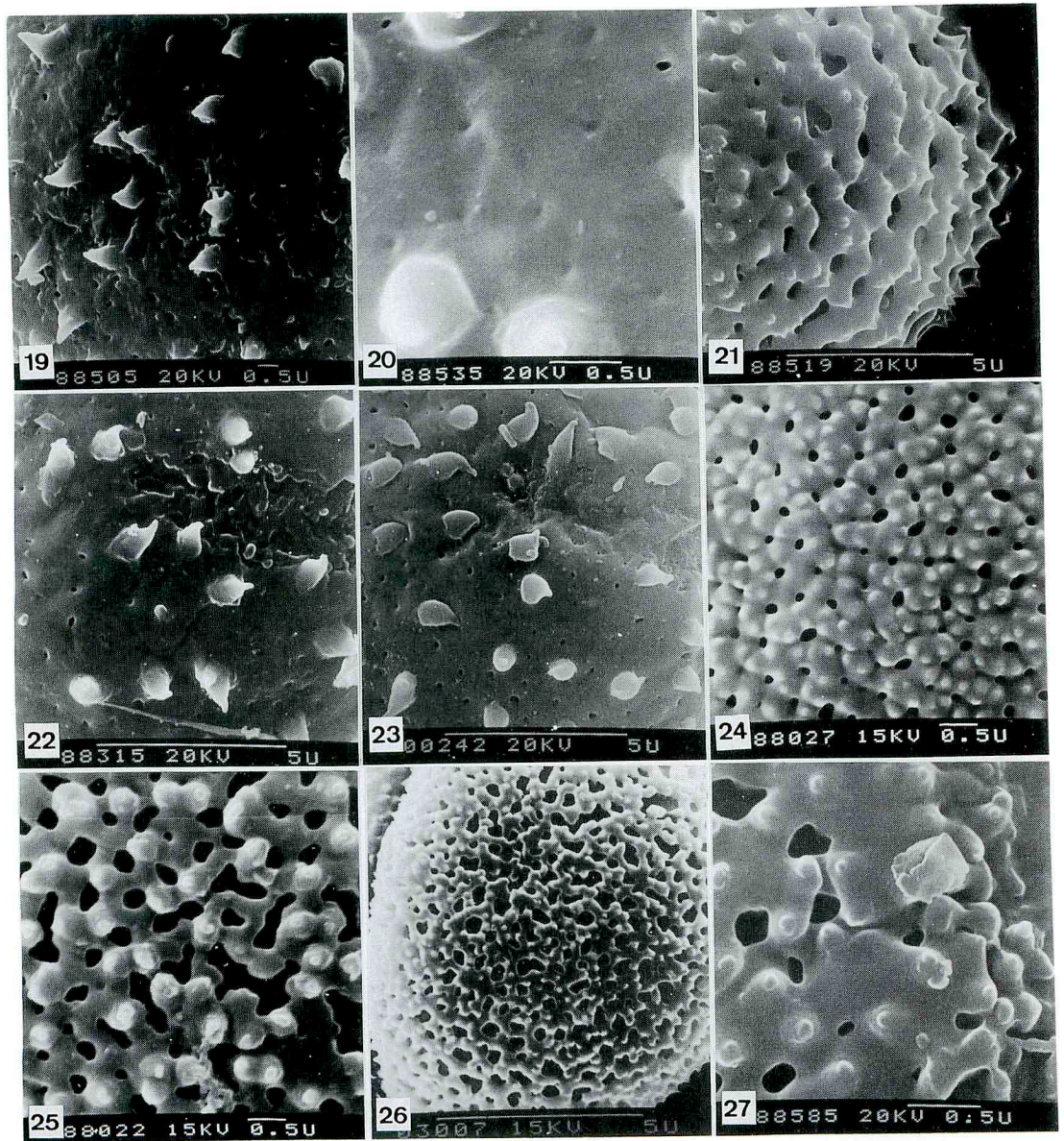
- (2) Schwantes, G. : In Jacobsen, A Handbook of Succulent Plants. English ed. pp. 917-922, 951-955. Blandford Press, London (1960).
- (3) Eckardt, T. : Reihe Centrospermae. In A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 ed. II, pp. 79-102. Gebruder Borntraeger, Berlin (1964).
- (4) Hutchinson, J. : The Families of Flowering Plants. 3 ed. Clarendon Press, Oxford (1974).
- (5) Cronquist, A. : An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia Univ. Press, New York (1981).
- (6) Schwantes, G. : The Classification of the Mesembryanthemaceae. In H. Herre, The Genera of the Mesembryanthemaceae. pp. 1-6. Tafelberg-Uitgewers Beperk, Cape Town (1971).
- (7) Erdtman, G. : Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. Almqvist & Wiksell, Stockholm (1952).
- (8) Erdtman, G. : Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. 2 ed. Hafner, New York (1966).
- (9) Straka, H. : Anatomische und Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Fructen paraspermer Mesembryanthemen. Nova Acta Leopoldina N. F. 17. Leipzig (1955).
- (10) 上野実朗 : 花粉学研究, 増補改訂版, 風間書房 東京 (1987).
- (11) Jacobson, H. : A Handbook of Succulent Plants. Blandford Press, London (1960).



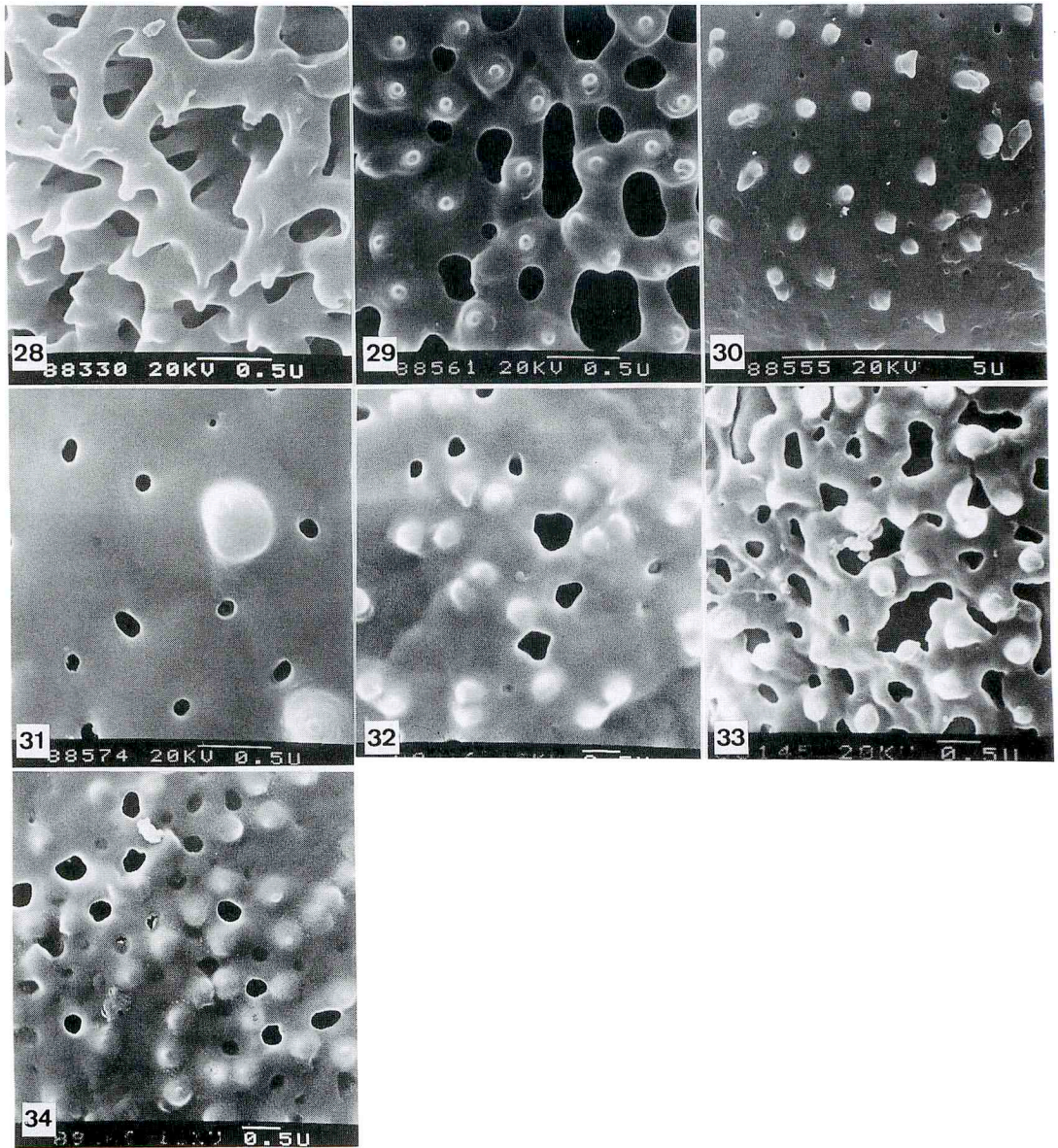
Figs. 1–9. SEM micrographs of pollen wall ornamentations of Ruschieae. 1, *Ruschia evoluta* × 9500 ; 2, *Acrodon bellidiflorus* × 19000 ; 3, *Bergeranthus scapiger* × 9500 ; 4, *Bergeranthus vespertinus* × 19000 ; 5, *Carruanthus caninus* × 5000 ; 6, *Carruanthus peersii* × 5000 ; 7, *Rhombophyllum rhomboideum* × 5000 ; 8, *Bijlia cana* × 5000 ; 9, *Cephalophyllum cupreum* × 9500.



Figs. 10-18. SEM micrographs of pollen wall ornamentations of Ruschieae. 10, *Cephalophyllum spongiosum* \times 5000; 11, *Cheiridopsis candidissima* \times 5000; 12, *Cheiridopsis crassa* \times 5000; 13, *Cheiridopsis purpurea* \times 9500; 14, *Lampranthus copiosus* \times 19000; 15, *Lampranthus densifolius* \times 19000; 16, *Lampranthus haworthii* \times 19000; 17, *Lampranthus promontorii* \times 9500; 18, *Lampranthus roseus* \times 19000.



Figs. 19–27. SEM micrographs of pollen wall ornamentations of Ruschieae. 19, *Lampranthus spectabilis* × 4800; 20, *Lampranthus stayneri* × 19000; 21, *Lampranthus tenuifolius* × 5000; 22, *Lampranthus vanputtenii* × 5000; 23, *Lampranthus zeyheri* × 5000; 24, *Oscularia caulescens* × 9500; 25, *Braunsia maximilianii* × 9500; 26, *Disphyma crassifolium* × 5500; 27, *Delosperma ashtonii* × 19000.



Figs. 28-34. SEM micrographs of pollen wall ornamentations of Ruschieae. 28, *Delosperma cooperi* × 9500; 29, *Delosperma sutherlandii* × 9500; 30, *Drosanthemum diversiflorus* × 5000; 31, *Drosanthemum hallii* × 19500; 32, *Gibbaeum dispar* × 9500; 33, *Antegibbaeum fissoides* × 19000; 34, *Muiria hortenseae* × 9500.

