

シダ植物からイチョウへの 進化の細胞形態学的考察

湯 浅 明*

Cytomorphological consideration on the evolution of Pteridophyta to *Ginkgo*
by Akira YUASA

裸子植物 (Gymnospermae) の祖先については、細かな点に関しては異論があるが、シダ植物 (Pteridophyta) に由来したものであることは一般に認められている。シダ植物のトクサ類 (Equisetales) を祖先と考えたり、ヒカゲノカズラ類をこれとする学者もあり、シダ類 (Filicales) と考える人もある。

裸子植物の中、イチョウ科 (*Ginkgoaceae*) は胚珠の構造の特異性と精子を生ずること、および精子の構造の類似においてソテツ科 (*Cycadaceae*) に近いと考えられるが、栄養器官の形状や材の構造などすべて松柏類 (Coniferales) に等しい。したがって、イチョウ科は、松柏類およびソテツ科の形質を備えていると考えられる。

しかも、イチョウの雄花の構造は、コルダイテス類 (Cordaitales) のものに近い。この点から見て、イチョウ科は松柏類とともにコルダイテス類に由来したが、イチョウ科の方が松柏類より早い時期にコルダイテス類から分れ、コルダイテス類はさらに早い時期にソテツ・シダ植物類に発し、ソテツ・シダ植物類がシダ類より発した途中で、ソテツ類が分れたものと考えられる。

一方、ソテツ科もイチョウ科も精子をもち、しかも、その形態は両者において全く一致することから、両者の近類関係は否定できない。

しかしながら、ソテツ科もイチョウ科もともにシダ類に発したものであるが、この事実には、精子の形態からも明かにしうることで、以下このことについて論述する。

シダ類からイチョウ科へ

シダ類の中、とくに、真正シダ類 (*Eufilicineae*) の精子は典型的の構造は、図1に示すように静止状態で 2~3.5 巻きのコイル状で、これを引伸ばすと長さ 28~67 μ で、帯状であり、先端の核部分はくさび形にとがり、これに接して、これと逆方向のくさび形の生毛帯がつき、その外縁は border-brim である。生毛帯の一方の表面に繊毛が、1-2-3-2-1, 1-2-1, あるいは不規則にならんでいる。生毛帯と border-brim の部分が両方で生毛体 (blepharoplast) を形成している。

したがって、生毛体はくさび形の帯状で、その一側が border-brim である。このくさび形の生毛体が短縮して短くなると、ミズノラの精子のような形となり、さらに繊毛の数が減少するとコケ植物の精子の型となる (図2)。

一方、生毛体の形がそのまま、核が縮小して球形となり、さらに生毛体がラセン形に

* 一般教養教授 生物学

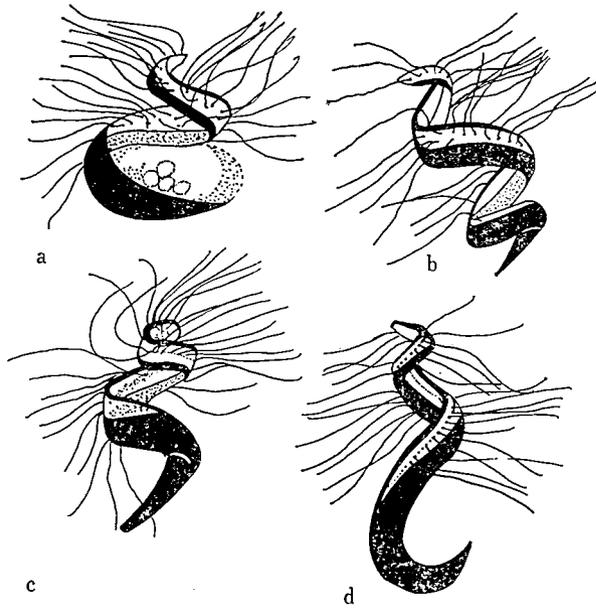


図1. 真正シダ類の精子.

- a, マルハチ (*Alsophila Mertensiana*). Heidenhain・ヘマトキシリン染色. \times ca. 3,500.
 b, イヌワラビ (*Athyrium Nipponicum*). ゲンチアナ紫染色. \times ca. 2,700.
 c, アツバオウカグマ (*Davallia Solida*). ゲンチアナ紫染色. \times ca. 3,300.
 d, タイワンウラボシ (*Phlebodium aureum*). ゲンチアナ紫染色. \times ca. 2,000.

(湯浅 1938)

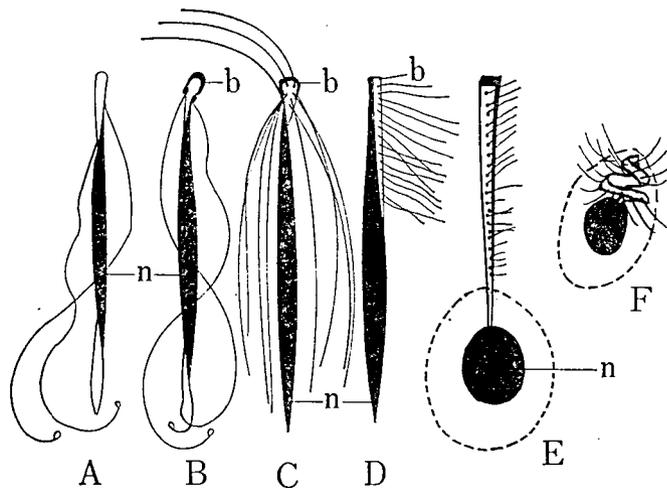


図2. 引のばした精子. b, ボーダー・プリム. n, 核. A, 苔類 *Plagiochila*. B, ケゼニゴケ. C, ミズニラ. D, 真正シダ類. E, イチヨウ. F, イチヨウの精子の原形.
 (湯浅 1971)

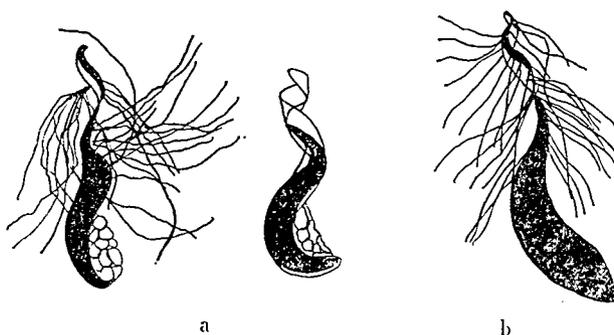


図3. 核の短縮する精子.

a, ゼンマイ. ヘマトキシリン染色. $\times ca. 1,500$.

b, スギナ. ゲンチアナ紫で染めたもの. $\times ca. 1,500$.
(湯浅 1938)

まくとソテツやイチョウの精子の型となる。真正シダ類の精子の核が球形に近づくことについては、その傾向はスギナ (*Equisetum*) やハナワラビ (*Ophioglossum*), ゼンマイ (*Osmunda*), などに見られ、精子の游泳の活発でない場合には、核は球形に近づくことが考えられる (図3)。

真正シダ類の精子は水中をはげしく游泳して卵細胞に達する必要がある、したがって精子はラセン形でスクリュウ状に水をかきわけて進行する必要があり、また、そのスクリュウ状回転のために長い繊毛を必要とする、また、その数も多い方が効果的である。しかしイチョウにおいては精子は卵細胞に達するには、花粉室中のきわめて短い距離を泳げばよいので、核はラセンである必要もなく、繊毛も長い必要はない。

イチョウの精子は、はじめて平瀬 (1896) によって発見され、“…これを硬固した後、その体を点検するに、全体は卵形状となり、長さ 82μ 、幅 49μ あり (花粉管内に蜚居せるときには傻頭形なり) 核は其体の中位をしめ頭部は渦線状をなし (即渦線は隠花植物の精虫に於けるが如く伸長せず、是前記の如く構造上異なる所あればなり) 其渦線に従て毳毛を列生し、而して体の後部には1本の尖鋭なる長 28μ の尾を具有せり、此如く其状貌は特異なりと雖も、其機能及構造の原形質と核とより成ることは隠花植物に於る処と異ならず”と記載されている。

その後、ソテツの精子について池野 (1898), *Zamia* については Webber (1897), *Dioon* については Chamberlain (1909), などによってソテツ類ではイチョウと同じ形状の精子をもち、ラセン状の、いわゆる生毛帯 (blepharoplast) にそって繊毛を生じていること、生毛体はラセン状の一線で、イチョウにおいても同様であることが示された。

Sharp (1912) はスギナの精子で、生毛体は1.4コイル、核は0.7コイルで、核は0.44コイルだけ生毛体と平行しているから、精子の全長は1.66コイルを形成し、右から左に巻いているとした。その後、多くの研究者による、いろいろな真正シダ植物の精子についての研究も、生毛体はラセン状の線で、これにそって繊毛を生じているとしている。しかし、Dracinschi (1931) はスギナの精子、テンジソウ科の *Pilularia*, 真正シダ類のゼンマイ属 (*Osmunda*), イヌワラビ属 (*Athyrium*) などの精子について、生毛体は带状で、その表面に繊毛を発しており、生毛体の外縁は濃染性で、強韌な一線となっていることを見てい

る。湯浅 (1932, 1933, etc.) は真正シダ植物の精子では、生毛体は1線ではなくて、核の前方にラセン形にまいてる帯状くさび形の帯で、核とともにラセン状に巻いているが、後方に向って、しだいに細まり、この一側表面に繊毛を種類によって規則正しく、あるいは at random に発しているとした。なお、繊毛のついている部分、すなわち生毛帯の外縁が border-brim とよぶ強靱な一線となっていることを見ている。

さらに湯浅(1934)は真正シダ類のイワガネソウ (*Notogramme*)、イノモトソノ (*Pteris*)、さらに湯浅 (1937) はホウライシダ (*Adiantum*)、イヌワラヒデ (*Athyrium*)、ミズワラビ (*Ceratopteris*) その他多くの真正シダ類について、精細胞中に核近くの細胞質中に現われた球形の生毛体は、しだいに伸びて、生毛帯 (ciliabearing band), border-brim に分化し、生毛帯の一面の表面に繊毛を発することをみている。

したがって、従来、一線と見られていた生毛体は実は生毛帯と border-brim で、従来考えられていた生毛体は実は border-brim であり、繊毛は生毛帯から出ていることは明かである。なお、池野 (1898) のソテツの精子の断面図や島村 (1937) のイチョウの生体写真 Norstog (1974) の *Zamia* の精子の断面の電子顕微鏡写真などによると、生毛体の横断面がよく示されており、生毛体が1線ではなくて、帯状部分とその一側の border-brim とから成ることがわかる。

1950年に湯浅はイチョウの精子の細胞形態学的研究をおこない、その精子について、従来、線状のラセンと見られていた生毛体は実は、ラセン状に巻いた帯状であり、引のぼすと長くくさび状になり、その一側に border-brim のあることを明かにした (図4)。

したがって、この生毛体は生毛帯と border-brim とからなり、生毛帯の一側の表面に短い繊毛を多数つけている。

この構造は、典型的のシダ植物の精子における生毛体の構造と全く同一であり、ただシダ植物では、核が帯状で、その先端がくさび形となって、生毛体の先端に近くで生毛帯とに接し、イチョウでは、核は生毛体の後端に接して球形のまま止っている (図5)。

これは、前述のようにイチョウの精子は游泳の必要が少なくなり、繊毛は短くなり、核はラセン形に巻がなくなったもので、被子植物になれば、精子細胞の游泳の必要は全くなり、核は球形のまま、生毛体はなくなる。

時に、精子細胞の核が、被子植物ではラセン形を示すことがあり、ブタクサの花粉発芽の時に湯浅 (1956) によって、また古くは Guignard (1899) によってマルタユリの受精に、Blackman・Welsford (1914)によって同じくユリの受精に見られている。これらの事実

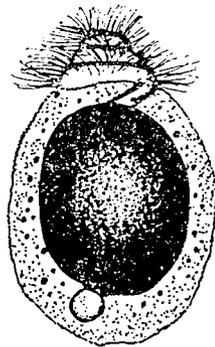


図4. イチョウの完成した精子. $\times ca. 1,500$. (湯浅 1950)

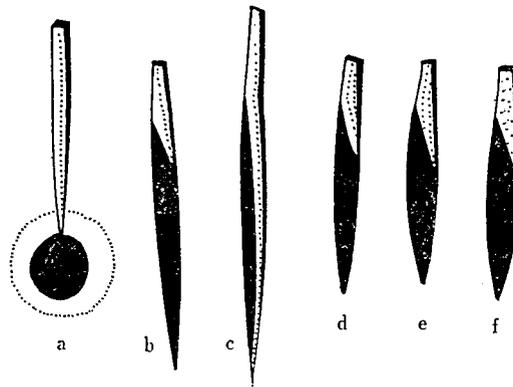


図5. 精子の核の比較模式図. 精子を引のばし, 纖毛は示してない.

a, イチヨウ. b, サンショウモ. c, デンジソウ. d, スギナ.
e, ハナヤスリ. f, ハナワラビ. (湯浅 1950)

は、シダ植物のあるものの精子が球形になる傾向をもつという事実などと比べ合せて（スギナ、ゼンマイ）進化の一つの過程がシダ植物から裸子植物に向って、精子の球状化ということにある事実を示す。

イチヨウを中心とした進化の諸問題

シダ植物の進化の過程についてはいろいろな議論があり、ことに細かな点にいたっては議論百出の感がある。しかし、ごく大まかに見てコケ植物からシダ植物をへてイチヨウ属をふくむ裸子植物へと進化したことは、問題ないようである。

これらの進化の問題点の資料となる事実はいくつもあり、それらについて次に書きしるしてみる。

まず、生毛体と中心体の相同問題をあげなければならない。この問題は19世紀後半の細胞学上の大論争であり、20世紀後半に至って一応結論をえたと考えられたが、電子顕微鏡が20世紀中頃から盛に用いられるようになって、その結論を電子顕微鏡的研究に待つこととなり、完全に結論をえたとはいいきれない。

この相同問題のきっかけとなったのは、平瀬 (1896, 1898) がイチヨウにおいて、池野 (1896) は、ソテツにおいて花粉が発芽して中央細胞（精母細胞）ができ、2個の精細胞をつくるが、この時の細胞分裂では、中央細胞の紡錘体の極部に中心体の一つずつ現われ、中心体の周囲には、放射状に星状体がある。精母細胞の核分裂を主裁した中心体は、二つの若い精細胞の中に一つずつ残り、核のそばにあるが、やがて精細胞が精子に変形する時、この中心体は、そのまま生毛体と変わり、しだいに伸長して、その後端は核に接し、そのままラセン形に変じて精子の頭部を形成し、ここに纖毛を発することをみた。

すなわち、中心体は変じて生毛体となるのであって、両者は同一物であり、中心体と生毛体は相同であるというのが、平瀬、池野の考えで、池野の相同説とよばれるものである。ところが、その翌年、1897年、アメリカの Webber はソテツの一種 *Zamia* の精子形成において、中央細胞の核分裂の両極には中心体はなく、極からやや離れたところに球状体が現われ、核分裂の後に生じた各精細胞中の一つずつ残って、やがて伸長して完成した精子の生毛体となる。したがって、生毛体と中心体は相同ではない、両者はちがう別々の

構造で、それらは互いに非相同であるとした。これが非相同説であり、この二つの説は、その後、主としてコケ植物を材料として、幾度か論争された。

いろいろな研究者の研究によって、コケ植物では苔類、蘚類ともに、相同説が優位となり、ことに池野(1903)のゼニゴケの精子形成における研究は、このことを強く主張した。シダ植物においても、一般的に相同説が優勢であったが、真正シダ類では、精細胞形成の際に中心体は現われず、精細胞中に突然、球形の生毛体が現われて、伸長して、核と共にラセン形にまいて精子の生毛体となる。

イチョウやソテツ属においては、前述のように、精母細胞(中央細胞)の核分裂に両極に一つずつ現れた中心体の一つずつ精細胞中に残って、伸長して精子の生毛体となる。

生毛体と中心体の同一二重構造は、コケ植物においては明かに見られ、シダ植物においても、スギナ(Sharp 1912)やデンジソウ(Sharp 1914)などでは、この同一二重構造は明かであるが、真正シダ類では、中心体としての性格は消えて生毛体としての性格のみ現れている。イチョウやソテツに至って、再び同一二重構造的な性格が現われている。しかし、これらの場合は、精母細胞に中心体が現れるのみであるが、コケ植物やシダ植物の、ある場合では、精母細胞をつくる以前の核分裂に中心体が現れて、何代も核分裂につづいている。多くの裸子植物や(Strasburger 1888, 1894, 藤井, 1931, 湯浅 1938)、被子植物では、中心体は全く現れない。

すなわち、中心体の出現に関しても、コケ植物からシダ植物へ、さらに裸子植物へ、さらにまた、被子植物への傾向を見ることができる。

相同説に賛成する人々は、コケ植物、シダ植物、裸子植物において Lewis (1906), Wilson (1911), Sharp (1911, 1920) その他数多くあり、反対する人々の中には、生毛体は中心体由来しないで、細胞質中に新たに出てくるとする、Webber 1901, Woodburn 1911, Humphrey (1906)、原形質膜の分化によってできるとする Strasburger (1892), Mottier (1894)、仁から生ずるとする Chamberlain 1909, Bagchee (1924), Wilson (1911) などがあるが、相同説に反対した。

これらの研究は、固定染色切片を連続追跡したものであって、生体のまま追跡したものではないので、一抹の疑問があったが湯浅(1937)は、変形菌の *Stemonitis* の中心体(原始的中心体)が、生毛体(基粒)に変化するようすを生体観察し、また、イチョウ(1950)において、中心体の生毛体への変換を生体において追跡した。

湯浅(1950)の生体観察によれば、9月6日に中心体の見えない中央細胞があり、9月9日には2個中心体を相対する極にもつ中央細胞があり、9月12日ごろには2個の精子が見られ、この間に中央細胞は2個の精細胞となり、各精細胞中で1個の球形中心体がラセン状に伸長して、精子の生毛体となる。

1930年ごろまでには一まず、相同説が認められて Sharp (1925) は、生毛体は中心粒(中心体の星状体を除いた部分)と相同であるとし、Wilson (1925) も高等植物の生毛体は、形態的にも、また発生的にも動物精子のそれと同性質のものであり、動物の精子形成においては中心体は、分裂の中心として働くとともに、生毛体の役目をするものであると述べている。藤井(健次郎)(1931)は、中心粒は分裂の中心体として働く部分と生毛体として働く部分との二重構造であり、ある生物の中心体では二重構造に相当して二重機能が営まれ、他の生物では生毛体に関係のある時だけ中心体が現れ、他の細胞分裂には現れない(イチョウ、ソテツ、マキノゴケなど)のであって、分裂中心部は系統発生の途中で

消えてしまって、生毛体中心部だけが残っているものであると述べた。

中心体と生毛体の相同問題については、その決定は電子顕微鏡によって与えられると考えてよい。それは中心粒は9個の微小管構造で、これは鞭毛または繊毛の9+2構造と一致している (Fawcett・Porter 1954, Burgo・Fawcett 1955)。鞭毛の9+2微小管構造が連続して基粒に入り、基粒(変形菌や藻類などの配偶子や游走子の生毛体で、原始的な生毛体と考えられ、中心粒にあたる)は、9(2)の微小管でできており、中心粒[9(3)構造をもっている]は精細胞中で二分して基粒となることが、フラスモの精子形成においてTurner (1968)によってみられている。

精細胞中に現れた球形の生毛体は、そのまま鞭毛(または繊毛)を発するようになる場合(変形菌類の游走子やコケ植物の精子)と、生毛体がいくつにもわかれて、それぞれが中心粒(または基粒)として、1本ずつの繊毛をつくるようになる場合とがある。

後者の場合については、すでにSharp (1912)はスギナにおいて、同じくSharp (1914)がデンジソウにおいて精細胞中に現れた球形の生毛体がいくつかの粒状体となって、一つ一つから繊毛を発することを光学顕微鏡で見えており、電子顕微鏡では水上・Gall (1966)によって、デンジソウ、ソテツ、ザミアで球形の生毛体が実は、9微小管から成る、多数の中心粒の集まりであり、精子形成中に、これらの中心粒が線状にならんで、それぞれから1本ずつの繊毛をつくって、中心粒は基粒となる事実が、きわめて明確に示された(図6)。

これらの事実から集約できることは、基粒(原始生毛体)は、原始的の形では、単に中心粒として現われるが(変形菌類の菌類や藻類のあるものなど)、コケ植物やスギナ、デンジソウなどでは、中心体がいくつにもわかれて、それぞれ繊毛を発する。シダ植物ではスギナ、デンジソウなどの他の真正シダ類ではイワガネソウなどのように生毛体が精細胞中に現われ、中心体の見られない場合は、生毛体は帯状に伸長し、同時に、その一側表面に中心体から由来した多数の基粒が一定の配列をして、それぞれ1本の繊毛を発する。

イチョウ属やソテツ属では、中心体も現れるが精母細胞におけるのみで、精細胞中で、中心体は生毛体となって伸長するとともに、多数の基粒となって並び、それぞれ1本ずつの繊毛を発する。

これらの事実も、藻類→コケ植物→シダ植物→裸子植物という進化の方向を示しているといえる。

Border-brim という名称は、湯浅 (1932) によって初めてホウライシダの精子の構造につけられたもので、精子の生毛体の生毛帯の外縁をふちどる強靱な、濃染性の部分である。従来、シダ植物においても、イチョウやソテツ類においても、精子の生毛体はラセンにまいた濃染性の一線であると考えられていた(池野, 1898, 1906, Sharp, 1912, 1914 その他)。湯浅(1932)は生毛体が、生毛帯と border-brim とから成ることを明かにし、その形状、長さなどが種によって、かなりの差をもつことを見、また、コケ植物についても、生毛体に border-brim のあるもの、わずかにあるもの、無いものなどの種があることを報告したが、さらに湯浅 (1950) は、イチョウの精子について、従来、線状と考えられた生毛体(平瀬 1866) は、実は生毛帯と、その一側を縁とる border-brim とから成り、生毛帯の一側表面に多数の短い繊毛をつけているものであることを明かにした。

Border-brim は、精子の体の先端を保護し、受精の際に、卵細胞に孔をあけ、おそらく孔をあけるための酵素をも出すであろうことが湯浅 (1935, 1938) によって示されている。

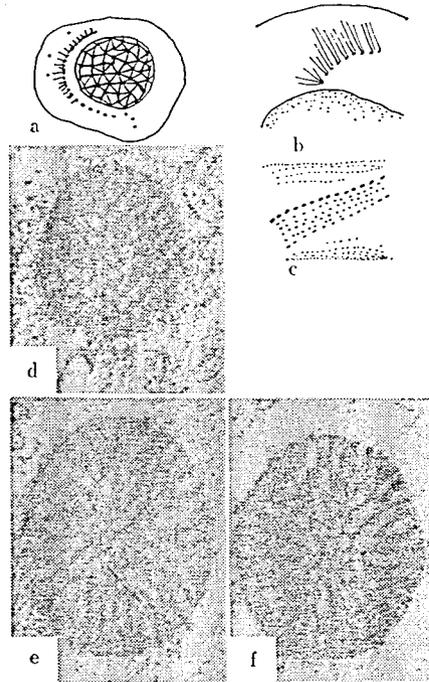


図6. a, スギナの精細胞中で生毛体が粒状に伸び、全体として帯状になるようす。(Sharp 1912 略写) b, c, ソテツの精細胞の中で生毛体が粒状になり、全体として帯状になるようす。(池野1898 略写) d~f, デンジソウの球形の生毛体が多数の中心体(生毛体)から成立っているようす。やがて、Border-brimにそって、生毛帯の表面に並ぶ。(水上・Gall 1966)

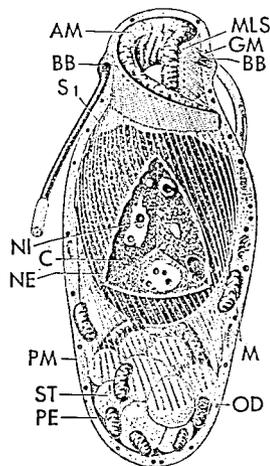


図7. ミズスギの精子の電子顕微鏡的的模式図。AM, 先端ミトコンドリア。BB, 基粒。GM, 基粒の基質。MLS, 多層構造。×17,000. (Robbins・Carothers 1978)



図 8. イワヒバの精子. $\times ca. 3,000$.

- a, ゲンチアナ紫で染色したもの。
b, カルボールフクシン液で染色したもの。(湯浅 1938)

イチョウの Border-brim は湯浅 (1950) が示したが、電子顕微鏡による Norstog (1974) の研究も、*Zamia* に同様なつくりを示している。

コケ植物における Border-brim の進化はすでに湯浅 (1934, 1955) が示したが、シダ植物では border-brim と基粒とが合体してヒカゲノカズラ (*Lycopodium*) のような型となり、また、イワヒバ (*Selaginella*) のように基粒から1本の鞭毛が出て、これと離れて他の1本の鞭毛が出ており、この点と基粒との間に border-brim があると考えられる場合もあり、いずれもコケ植物からの進化型と見られる (図 7, 8)。

また、一方、2本の鞭毛をもつコケゼニゴケ (*Dumortiera*) のようなコケ植物は、2本の鞭毛をもつものの他に、4本をもつものもあり、このような精子の鞭毛の数を増して、シダ植物のミズニラ (*Isoetes*) のような11本またはヒメミズニラのように8本の繊毛をもつように、繊毛の数を増して、ついに多数の繊毛をもつ真正シダ類へと進化したと思われる。この間に生毛体の長さも長くなり、border-brim の長さも長くなったと思われる。

イチョウやソテツに至っては、前述のように、その運動性の減少によって、繊毛は短くなり、核は本来の球形に戻り、生毛体が核から独立した型となった。このように border-brim からも進化の跡が推定される。

精細胞中に現われた球形生毛体が、精子完成に近づくにつれて、伸長することは、コケ植物、シダ植物のイワヒバ類、ヒカゲノカズラ類にみられるが、真正シダ類では、球形の生毛体が伸長して帯状となり、border-brim と生毛帯とを分化する。イチョウ類やソテツ類においても同様で、ここにも進化の一つの過程が見られる (湯浅 1942) (図 9)。

生毛体の基粒については、Carothers・Kreitner (1967) が電子顕微鏡的研究において、基粒と結付いた四つの微細構造的層をみ、Vierergruppe とよんだが、Buvat (1967) は、蘚類のシロゴケ (*Bryum*) において、Vierergruppe と精子体を形成する microtubule との結びつきで spline apparatus というつくりを形成しているとした。Manton (1959) はワラビ (*Pteridium*) の精子に spline apparatus を見、Tourte・Hurel-Py (1967) もワラビに、Duckett-Bell (1971) も Vierergruppe に似た構造をスギナに見て multilayered structure として認めている。Barton (Sleigh 1962 による) は、鞭毛につく3層の繊維状の band を記し、Turner (1966), Norstog (1967, 1968) も *Zamia* の精子に繊維状の flagellated

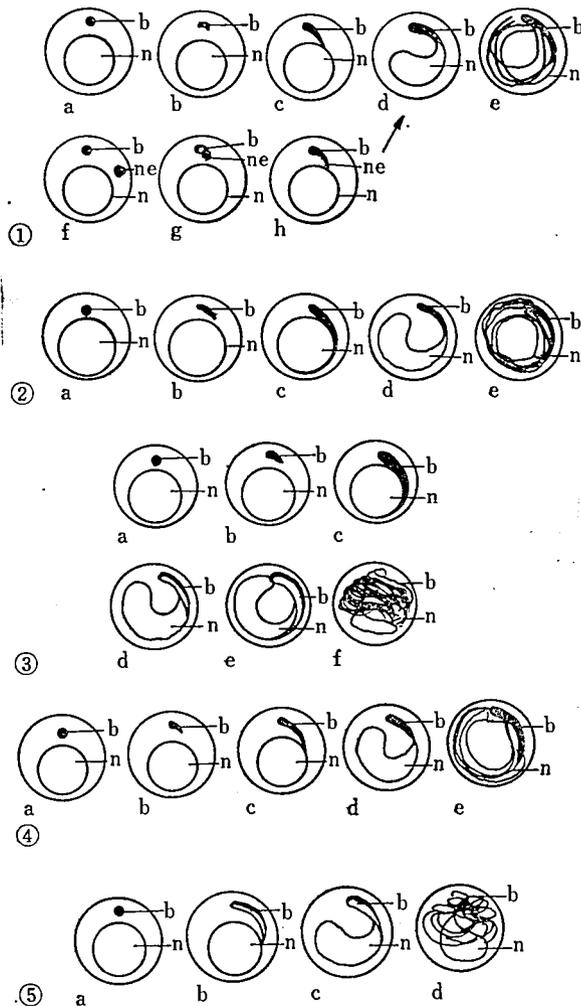


図9. 精子形成の模式図. 1, 苔類. 2, 蘚類. 3, 真正シダ類.
4, イワヒバ類. 5, スギナ属. b, 生毛体. n, 核.
ne, 傍核. (湯浅 1942)

band をみている。

Norstog (1974) は *Zamia* の基粒の下にある Vierergruppe に似たつくりは、3層に見えるが、実は Vierergruppe の複雑化したものであるとしている。

基粒自身の構造は Carothers・Kreitner (1968) の場合の他は、あまり詳しく調べられてはいないが、Vierergruppe については、コケ植物からシダ植物へ、さらに裸子植物へと複雑化しているようすが電子顕微鏡的にもみとめられる。

精子の核はシダ植物ではラセンに巻き、イチョウヤソテツのような裸子植物では球形であり、被子植物は生毛体はなく、精子細胞の核は球形であるが、パイモ、ユリ、ギンリョウソウやブタクサの精子核は、時にシダ植物の精子核に似たラセン状になることがあり、進化の過程について示唆をなげかけているように思われることは、すでに述べた。

なお、受精の際に、コケ植物の中の蘚類では、精子の色素体は捨て去られ卵細胞中に入

らないが、苔類では卵細胞中に持ちこまれる。ミズゴケは蘚類で精子の形態はスギゴケ、ヒョウタンゴケなどの蘚類のものと同じが、むしろ苔類のものに似ているが、元来、蘚類なので色素体は受精の際に捨去られるべきであるのに、苔類のように卵細胞中に持ちこまれる。また、イワヒバはシダ植物であるのに、精子の形態はコケ植物に似ておりながら、受精の際には、ふつうのシダ植物のように、色素体を捨去り、卵細胞中に持ちこまない。

被子植物では受精の際に、精子細胞の色素体を卵細胞中に持ちこむものと持ちこまないと考えられるものがある。前者の例は、テンジクアオイ (*Pelargonium*: Baur 1909), ジェラニウム (*Geranium*: Dahlgren 1927), ツキミソウ (*Oenothera*: Stomps 1920, Renner 1914), 後者の例には、オシロイバナ (*Mirabilis*: Correns 1903), キンギョウソウ (*Antirrhinum*: Baur 1919), サクラソウ (*Primula*: Gregory 1915), タンポポ (*Taraxacum*: Correns 1928) などが報告されている。

結 論

1. イチョウとシダ植物の精子の細胞形態学的研究から、両者の進化的関係が考えられる。真正シダ類の精子は生毛体はラセン状の帯であり、生毛体は生毛帯と、その一方の border-brim とからなり、生毛体の一侧の表面に多数の繊毛が、規則正しく並んでいる。それぞれの繊毛基部に、小粒状の基粒がある。同様な構造は、イチョウの精子にも見られる。

2. 真正シダ類の精子のラセン状の核は、イチョウでは球形となっており、球形化への傾向は、シダ植物のスギナ、ゼンマイ、ハナワラビなどにも見られる。

3. 水中を游泳する必要の多いシダ植物の精子は、体は核とともにほそ長く、ラセン状で、繊毛は数多く、長い。イチョウでは、游泳の必要は少くなり、繊毛は短くなり、核は本来の球形に戻った。被子植物の精子細胞は他動的に動かされ、泳ぐ必要はほとんどなく、生毛体は全くなり、核も円い。ここに進化的意味が見られる。

4. シダ植物では生毛体は、精子形成の間に、球形から帯状くさび形になって伸びるが、この間に、border-brim が分化して、完成した精子の生毛体は、生毛帯と border-brim とから成る。イチョウでも生毛体の同様な構造が見られる。コケ植物には、border-brim 発達の種々な段階が見られる。Border-brim の構造についても、コケ植物からシダ植物へ、さらにイチョウなど裸子植物へという進化の傾向が考えられる。

5. 精子形成の過程にも、コケ植物からシダ植物へ、さらにイチョウをふくむ裸子植物への進化が考えられる。

6. 生毛体の微細構造についても、電子顕微鏡によると、コケ植物からシダ植物へ、さらにイチョウをふくむ裸子植物に向って複雑となっていき、進化の過程が考えられる。

7. 精子に関する細胞形態学からも、コケ植物、シダ植物、裸子植物、被子植物へと進化の連関を考えることができる。

References

- 1) Bagchee, K. 1924. Ann. Bot. 39:217.
- 2) Barton (Sleigh, M. A. 1962 による)
- 3) Baur, E. 1909. Zeit. Ind. Abst. Vererb. 1:330.
- 4) ——— 1919. ibid. 21.

- 5) Blackman, V. H. and Welsford, E. J. 1914. *Ann. Bot.* 26:761.
- 6) Burgo, M. H. and Fawcett, D. W. 1955. *J.B.B.C.* 1:287.
- 7) Buvat, R. 1967. *C.R.A. Sc. Paris* 265:958.
- 8) Carothers, Z. B. and Kreitnar, G. L. 1968. *J. Cell Biol.* 36:603.
- 9) Chamberlain, C. J. 1909. *Bot. Gaz.* 47:215.
- 10) Correns, C. 1903. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 20.
- 11) ——— 1928. *Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen.* Berlin.
- 12) Dahlgren, K. V. O. 1927. *Hereditas* 10:169.
- 13) Dracinschi, M. 1931. *Bul. Facul. Stiinte Cernăuti* 5:84.
- 14) Duckett, J. G. and Bell, P. R. 1971. *Planta* 89.
- 15) Fawcett, D. W. and Porter, K. R. 1954. *J. Morph.* 94:221.
- 16) 藤井健次郎 1931. *細胞学の過去及現状 (岩波講座生物学)*. 東京.
- 17) Gregory, R. P. 1915. *Jour. Gen.* 4:305.
- 18) Guignard, C. R. 1899. *C.R.A. Sc. Paris* 128:864.
- 19) 平瀬作五郎 1896. *Bot. Mag. (Tokyo)* 10:325.
- 20) ——— 1898. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo* 21:151.
- 21) Humphrey, J. E. 1906. *Ann. Bot.* 20:83.
- 22) 池野成一郎 1896. *Bot. Mag. (Tokyo)* 10:367.
- 23) ——— 1898. *J. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo* 22:151.
- 24) ——— 1903. *Beih. Bot. Centralbl.* 15:65.
- 25) ——— 1906. *Flora* 96:558.
- 26) Lewis, C. E. 1906. *Bot. Gaz.* 41:109.
- 27) Manton, I. 1959. *J.B.B.C.* 6:413.
- 28) ——— and Gall, J. 1966. *J. Cell Biol.* 29:97.
- 29) Mottier, D. M. 1904. *Ann. Bot.* 18:245.
- 30) Norstog, K. 1967. *Ann. Bot.* 54:831.
- 31) ——— 1968. *Phytomorphology* 18:350.
- 32) ——— 1974. *Am. J. Bot.* 61:449.
- 33) Renner, O. 1914. *Flora* 107:115.
- 34) Robbins, R. R. and Carothers, Z. B. 1978. *Am. J. Bot.* 65:473.
- 35) Sharp, L. W. 1912. *Bot. Gaz.* 54:89.
- 36) ——— 1914. *ibid.* 58:419.
- 37) ——— 1925. *La Cellule* 35:193.
- 38) 鳥村 環 1937. *Cytologia Fujii Jub. Vol.* 416.
- 39) Sleight, M. A. 1962. *The Biology of Cilia and Flagella.* New York.
- 40) Stomps, T. J. 1920. *Zeit. Ind. Abst. Vererbl.* 22:261.
- 41) Starsburger, E. 1888. *Histol. Beitr.* 1.
- 42) ——— 1892. *ibid.* 4.
- 43) ——— 1894. *Ann. Bot.* 8:281.
- 44) Tourte, Y. and Hurel-Py, G. 1967. *C.R.A. Sc. Paris* 265:1289.
- 45) Turner, F. R. 1968. *Ph. D. Thesis, Univ. Texas, Austin.* 1968.
- 46) ——— 1968. *J.C.B.* 37:370.
- 47) Webber, H. 1897. *Bot. Gaz.* 23:453.

- 48) Wilson, M. 1911. *Ann. Bot.* 25:415.
- 49) ——— 1911. *Arch. Mik. Anat.* 75:11.
- 50) Wilson, E. B. 1925. *The Cell in Development and Heredity*. New York.
- 51) Woodburn, W. L. 1911. *Ann. Bot.* 25:299.
- 52) 湯浅 明 1932. *Bot. Mag. (Tokyo)* 46:4.
- 53) ——— 1934. *J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo III, Bot. IV*, 4:389.
- 54) ——— 1937. *Bot. Mag. (Tokyo)* 51:646.
- 55) ——— 1938. *ibid* 52:318.
- 56) ——— 1942. *Jap. J. Gen.* 18:83.
- 57) ——— 1950. 17-18:48.
- 58) ——— 1954. *Sci. Pap. Coll. Gen. Educ. Univ. Tokyo* 4:119.
- 59) ——— 1956. *Science* 123:633.
- 60) ——— 1971. *Bot. Mag. Tokyo* 84:261.