

日本産ヤブソテツ属の染色体数と生殖様式

松本 定*・志村義雄**

MATSUMOTO, Sadamu* & Yoshio SHIMURA**: Chromosome Numbers and the Reproductive Modes of Japanese *Cyrtomium*

狭義のヤブソテツ属は東アジアを中心に分布し、日本産として8種3変種1雑種1品種が知られている(田川 1934, 倉田 1963, 志村ら 1978)。これらについては、細胞学的に $2x$ Sex. (2倍体有性生殖型) が3系統, $3x$ Apo. (3倍体無配生殖型) が6系統, $4x$ Sex. が1系統, $5x$ Apo. が1系統, 計11系統 (9 taxa, 2種内倍数体) が含まれることがすでに報告されている(Manton 1950, 栗田 1960, 1966, Kurita 1967, Mitui 1965, 1966, 1968 および 1973, 志村ら 1978)。上記の生殖型のほとんどは減数分裂後、染色体数の減数または非減数の胞子が形成されることから推定されたものであって、配偶体の観察によって確認されたことはない。一方、配偶体の研究に基づいて有性生殖型は1 taxa, 無配生殖型は8 taxa, 計9 taxa が知られている(百瀬 1967, 志村ら 1978)。

筆者等は日本産ヤブソテツ属のうち細胞学的研究がなされていないイヅヤブソテツ [*Cyrtomium atropunctatum* Kurata], ヤマヤブソテツ [*C. fortunei* J. Sm. var. *clivicola* (Makino) Tagawa], ツクシヤブソテツ [*C. macrophyllum* (Makino) Tagawa var. *tukusicola* (Tagawa) Tagawa] について減数分裂を調べ、また配偶体が観察されていないイヅヤブソテツ, ミヤジマシダ [*C. balansae* (Christ) C. Chr.], ホソバヤブソテツ [*C. hookerianum* (Pr.) C. Chr.], クマヤブソテツ [*C. microindusium* Kurata], オニヤブソテツ [*C. falcatum* (L. f.) Pr.] の2倍体, および3倍体について生殖様式を観察した。次に百瀬 (1967) が報告したミヤコヤブソテツ [*C. fortunei* J. Sm. var. *intermedium* Tagawa] とツクシヤブソテツに関して造精器の有無を検討したのであわせて報告する。

材料および方法

観察に供した材料およびその採集地を Table 1 に示す。オニヤブソテツについては潮風を強く受ける岩場に生育し、草丈のやや低いもの (5~30 cm くらい) を strain I とし、風を強く受けにくい入江や海岸近くの人家の石垣等に生育し、草丈の高いもの (30~70 cm) を strain II とした。これらの材料について減数分裂期の若い胞子囊群をつけた羽片をカルノア液で2~3時間固定し、この胞子囊を針の先で取り出し、通常のアセトカーミン押しつぶし法でプレパラートを作成した。また配偶体を以下のようにして育成し、観察資料を得た。

(1) 胞子採集法: 胞子葉が成熟し、胞子囊群の半分ほどが裂開した状態の葉を採集し、他種の胞子の混入をふせぐため十分水洗し、白紙にはさんで風乾する。約8時間後、胞子葉から落下した胞子を集め、乾燥した冷暗所に保存する。その際、微風選別などで胞子囊等の夾雑物を除く。

(2) 栽培床の作り方: 砂と壤土を1:1の比で混合し、1~2 mm メッシュの篩にかけ、落ちた土

* 国立科学博物館 筑波実験植物園 Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Ibaraki Prefecture 305.

** 静岡市大岩 2-20-11 Ooiwa 2-20-11, Shizuoka-shi Shizuoka Prefecture 420.

Table 1. Sources of materials.

Taxa	Locality (collector)
<i>Cyrtomium atropunctatum</i> (A, B)	Shizuoka pref. Kamo-gun, Kawazu-cho, Numanokawa (S. Matsumoto, TBG).
<i>C. balansae</i> (A)	Kagoshima pref., Mt. Shibisan (M. Kido)
<i>C. falcatum</i> strain I (A, B)	Shizuoka pref. Ito-shi, Joogasaki-kaigan (S. Matsumoto, TBG).
<i>C. falcatum</i> strain II (A, B)	Shizuoka pref. Shimoda-shi, Kisami (S. Matsumoto, TBG).
<i>C. fortunei</i> var. <i>clivicola</i> (A)	Shizuoka pref. Shizuoka-shi, Ubume (S. Matsumoto, TBG).
<i>C. fortunei</i> var. <i>intermedium</i> (B)	Shizuoka pref. Shizuoka-shi, Ubume (Y. Shimura).
<i>C. hookerianum</i> (B)	Kagoshima pref., Ooguchi-shi, Tashiro (M. Kido, TBG).
<i>C. macrophyllum</i> var. <i>tukusicola</i> (A, B)	Shizuoka pref., Shizuoka-shi, Ubume (Y. Shimura).
<i>C. microindusium</i> (B)	Kumamoto pref., Yatsushiro-gun, Izumi-Mura (Y. Shimura).

A: Material for cytological observation, B: Material for observation of prothallium, TBG: cultivated in Tsukuba Botanical Garden.

に等量の水を加えて煮沸し、かくはんしながら煮つめる。1種類につき4～6個の3号鉢の下半分に砂礫、上半分に煮沸した土を入れ、表面が平坦になるように固く押しつめる。これにシャーレ等で蓋をし、1時間ほど蒸気殺菌する。

(3) 胞子の播き方: 胞子を葉さじの表面に広げ、用意した鉢の上で胞子のついた面を下に向け、葉さじを指で強くはじいて胞子を播き、シャーレの蓋をする。

(4) 肥培管理: 鉢は直射日光をさけ、鉢底灌水とし、月に1～2回ハイポネックス1000倍液を与える。

(5) 配偶体の観察法: ハート形の成熟した前葉体(配偶体)を抜き取り、洗浄ビンで土を洗い落とし、水でマウントして50個体を検鏡する。精子の染色には酢酸カーミンを使用する。

結 果

(1) 細胞学的観察: オニヤブソテツの strain I では胞子囊中に16個の胞子母細胞が形成され、減数第一分裂中期で41個の二価染色体が観察された。これは2倍体有性生殖型であることを示し、Mitui (1973) の報告と一致する。この Mitui の報告は小笠原諸島の母島産の材料によるものであるが、本州中部にも同型のもの(形態はやや異なる)を産することが判明した。一方、オニヤブソテツの strain II, イズヤブソテツ, ヤマヤブソテツ, およびツクシヤブソテツの胞子母細胞はいずれも胞子囊中に8個しか形成されず、Fig. 1 に示したように減数第一分裂中期に123個の二価染色体が観察された。また細胞分裂はほぼ正常に進んで、定形またはやや不定形の胞子が32個形成された。上記のように胞子母細胞が通常の16個ではなく8個しか形成されず、しかも染色体数が半減せずに32個の胞子をつくることは真正無配生殖の一般的パターンとされており(Manton 1950), $n=123$ を示す上記4者は6倍体ではなく、3倍体無配生殖型と推定される。このうちオニヤブソテツの3倍体無配生殖型は Manton (1950) や Mitui (1968) の報告を再確認したことになる。

(2) 配偶体の観察: 8 taxa (オニヤブソテツについては strain I および II を含む) について造卵器、造精器を観察した結果を Table 2 に示す。同表にはそれぞれの taxon あるいは系統が無配

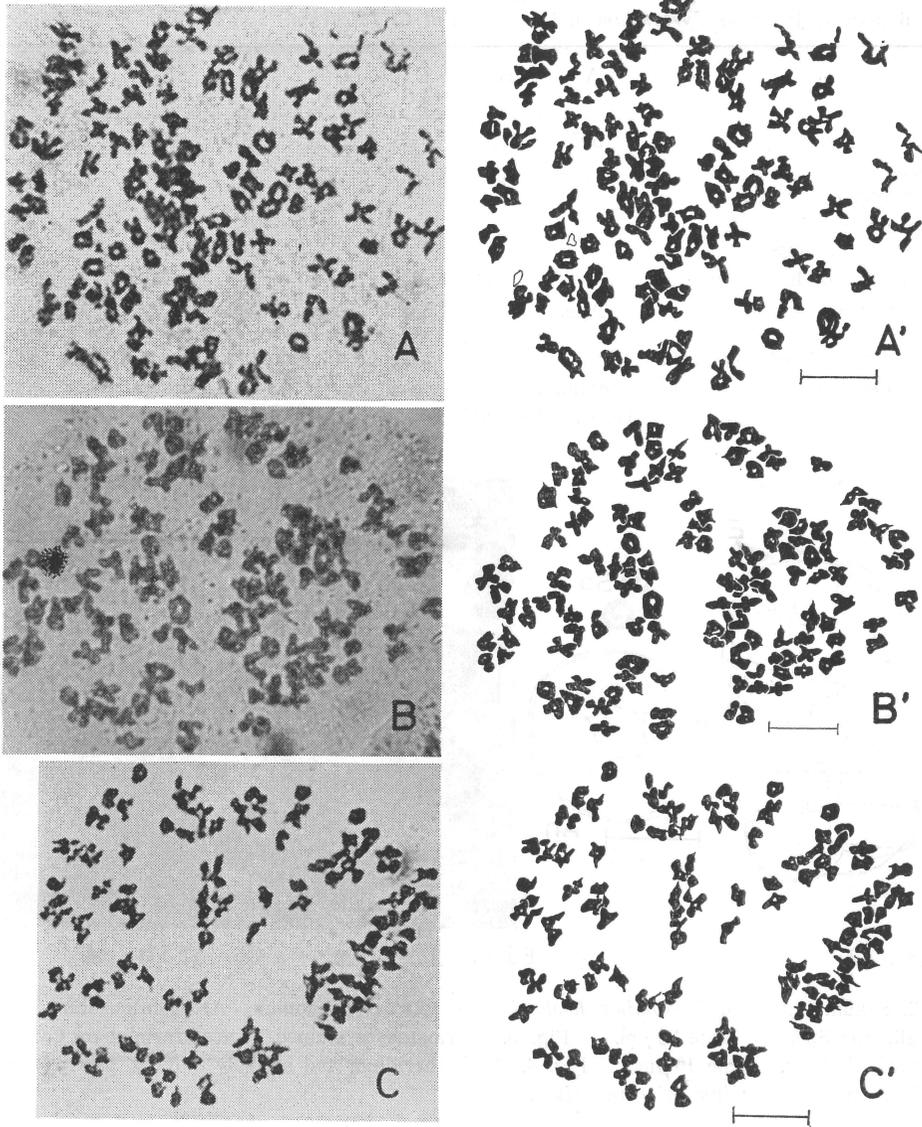


Fig. 1. Chromosome of meiosis in three species of *Cyrtomium*. Left: Photo, Right: Explanatory diagram. A, A': *Cyrtomium atropunctatum* $122_{II}+2_{I}$ ($n=123$). B, B': *C. fortunei* var. *clivicola* 123_{II} ($n=123$). C, C': *C. macrophyllum* var. *tukusicola* 123_{II} ($n=123$). Scale $10\ \mu\text{m}$.

生殖型であるか有性生殖型であるかの判定と、その生殖様式を示している。イズヤブソテツ、オニヤブソテツ ($2x$ および $3x$) が配偶体の成熟までに 595 日と長期間を要した理由は胞子を密に播きすぎたため糸状の配偶体となり、生育が極端に遅れたためと考えられる。またミヤジマンダの造卵器の形成割合が 42% と低率なのは観察日が早すぎて未熟の配偶体が多かったためであろう。無配生殖型と判定した理由は配偶体が成熟してハート形の配偶体になっても褥 (cushion) の発達が悪くて造卵器がほとんど形成されないこと、および比較的小さい配偶体 (巾 2.5 mm 前後) でも胚 (無配芽) が形成されていることによった。種類ごとの結果は以下の通りである。

Table 2. Percentage of prothallia forming reproductive organs and reproductive modes on the 6 taxa of Japanese *Cyrtomium* and 2 strains of *C. falcatum*.

Taxa	A	B	C (2x)	C' (3x)	D	E	F	G
Days after sowing	595	133	595	595	157	275	100	106
Percentage of prothallia forming antheridia	92	88	60	94	70	92	42	74
Percentage of prothallia forming archegonia	0	42	100	0	0	98	0	0
Percentage of hermaphrodites	—	34	64	—	—	90	—	—
Reproductive mode	Apo.	Sex.	Sex.	Apo.	Apo.	Sex.	Apo.	Apo.

A: *Cyrtomium atropunctatum* (3x), B: *C. balansae*, C: *C. falcatum* (strain I, 2x), C': *C. falcatum* (strain II, 3x), D: *C. fortunei* var. *intermedium*, E: *C. hookerianum*, F: *C. macrophyllum* var. *tukusicola* (3x), G: *C. microindusium*.

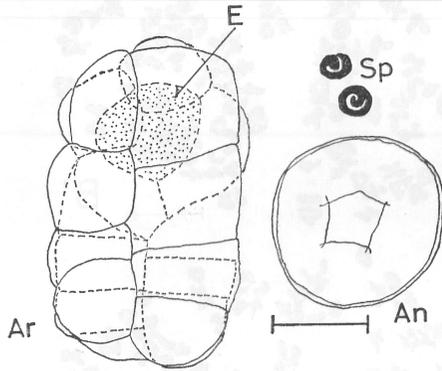


Fig. 2

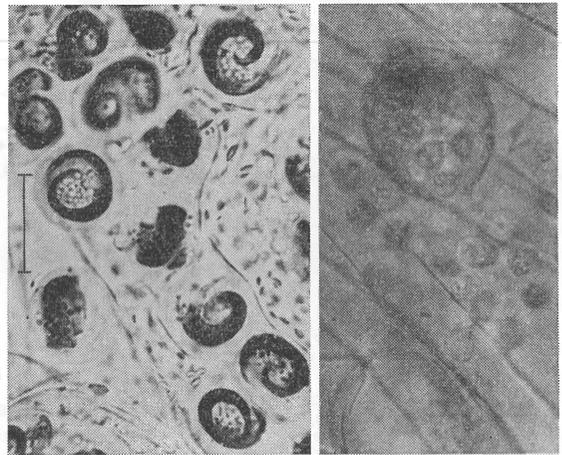


Fig. 3

Fig. 4

Fig. 2. Sexual organs of *Cyrtomium hookerianum*. Ar: Archegonium, An: Antheridium, E: Egg cell, Sp: Sperm. Scale 20 μ m. Fig. 3. Spermatocyte stained by acetocarmine on *Cyrtomium macrophyllum*. Scale 10 μ m. Fig. 4. An antheridium and actively moving sperms on prothallium of *Cyrtomium microindusium*.

(a) イズヤブソテツの配偶体には造精器が92%と高頻度に形成されたが、造卵器は形成されず、無配芽を生じた。なお造精器から泳ぎ出した精子は活発に運動した。

(b) ホソバヤブソテツとミヤジマシダでは配偶体上に造精器、造卵器が形成され、胚が生じた。したがって、栗田(1966)が減数分裂の観察から推定したように有性生殖型であることが確認された。Fig. 2にホソバヤブソテツの生殖器官を示す。

(c) オニヤブソテツの2倍体は造精器、造卵器を形成し、有性生殖をすることを確認した。また3倍体では造精器のみ形成され、無配芽を生じ、無配生殖をすることが確かめられた。なお、造精器から出た精子は活発に運動した。百瀬(1967)の報告した無配生殖型のオニヤブソテツは3倍体に該当するものと思われる。

(d) ツクシャブソテツとミヤコヤブソテツについては、百瀬(1967)が配偶体に造精器、造卵器共に形成されないことを報告したが、筆者等の材料では造精器が形成された。造卵器が形成されな

いことおよび無配芽を形成する点では百瀬の報告と一致した。また両者の精子は活発に運動した。Fig. 3 に3倍体無配生殖型のツクシヤブソテツの精子細胞を示す。

(e) クマヤブソテツについては栗田(1966)が減数分裂の観察から無配生殖をするものと報告している。著者らも配偶体には、造精器のみが形成され、無配芽を生じ、無配生殖することを確かめた。この造精器から泳ぎ出した精子は活発に運動した(Fig. 4)。

考 察

従来報告されている日本産ヤブソテツ属に関する細胞学的資料と配偶体の生殖様式および本研究による観察結果をTable 3に示した。この表に示した8種3変種1雑種2種内倍数体の計14系統は

Table 3. Chromosome numbers and reproductive modes of Japanese *Cyrtomium*.

Taxa (Japanese name)	N*	Cytological data Ploidy & Repro- ductive mode presumed (Author**)	Reproductive mode***		
			An.	Ar.	Sex. or Apo. (Author**)
<i>Cyrtomium balansae</i> (Christ) C. Chr. (ミヤジマンダ)	41	2x Sex. (Mi 1966)	+	+	Sex.
<i>C. hookerianum</i> (Pr.) C. Chr. (ホソバヤブソテツ)	41	2x Sex. (K 1966)	+	+	Sex.
<i>C. falcatum</i> (L. f.) Pr. (オニヤブソテツ)	41	2x Sex. (Mi 1973)			
	82	4x Sex. (Mi 1965)	+	+	Sex. (S 1978)
	123	3x Apo. (Ma 1950)	+	±	Apo. (Mo 1967)
strain I	41	2x Sex.	+	+	Sex.
strain II	123	3x Apo.	+	-	Apo.
<i>C. atropunctatum</i> Kurata (イズヤブソテツ)	123	3x Apo.	+	-	Apo.
<i>C. caryotideum</i> (Wall. ex Hook. et Grev.) Pr. (メヤブソテツ)	123	3x Apo. (Ma 1950)	-	-	Apo. (Mo 1967)
			+	±	Apo. (S 1978)
<i>C. fortunei</i> J. Sm. var. <i>fortunei</i> (ヤブソテツ)	123	3x Apo. (Ma 1950)	+	-	Apo. (Mo 1967)
var. <i>clivicola</i> (Makino) Tagawa (ヤマヤブソテツ)	123	3x Apo.	+	-	Apo. (Mo 1967)
var. <i>intermedium</i> Tagawa (ミヤコヤブソテツ)	123	3x Apo. (Mi 1968)	-	-	Apo. (Mo 1967)
			+	-	Apo.
<i>C. macrophyllum</i> (Makino) Tagawa var. <i>macrophyllum</i> (ヒロハヤブソテツ)	123	3x Apo. (K 1967)	+	-	Apo. (Mo 1967)
var. <i>tukusicola</i> (Tagawa) Tagawa (ツクシヤブソテツ)	123	3x Apo.	+	-	Apo. (Mo 1967)
			-	-	Apo. (Mo 1967)
<i>C. microindusium</i> Kurata (クマヤブソテツ)	123	3x Apo. (K 1966)	+	-	Apo.
<i>C. falcatum</i> (4x) ♀ × <i>C. caryotideum</i> ♂ (ナガバメヤブソテツ)	c. 205 (2n=205)	5x Apo. (S 1978)	+	±	Apo. (S 1978)

* Gametic chromosome number.

** Author of the first report, K: Kurita, Ma: Manton, Mi: Mitui, Mo: Momose, S: Shimura et al.

*** An.: Antheridia, Ar.: Archegonia, Sex.: Sexual, Apo.: Apogamous, +: presence, -: absence, ±: Abnormal archegonium being rarely present.

ミヤジマンダの葉が深裂した品種のオニミヤジマンダを除いて日本産ヤブソテツ属をほぼ網羅したものである。この表に示すように細胞学的に推定した生殖様式と配偶体の観察によって判定した生殖様式は各種類ともよく一致している。特にイズヤブソテツ、メヤブソテツ (松本 1976)、オニヤブソテツの 2x, 3x および 4x (志村 ら 1978)、ツクシヤブソテツおよびナガバメヤブソテツ (志村 ら 1978) の計 7 系統については同じ材料を用いて両方の観察を行ない同様の結果を得た。このことからヤブソテツなど残りの 7 系統についても細胞学的に推定した生殖様式が正しいと認められよう。とすると日本産の本属植物は 3 倍体無配生殖型が 6 割をしめることになる。3 倍体無配生殖型は 2 倍体、4 倍体から直接または両者の雑種に起原したものと一般に考えられるので、本属でもいくつかの起原型の存在が暗示され、今後の調査研究が期待される。

また Table 3 に示したように日本産ヤブソテツ属の全ての無配生殖型に造精器が形成されることが明らかとなった。そのうちオニヤブソテツ、メヤブソテツ (志村 ら 1978)、ミヤコヤブソテツ、ツクシヤブソテツ、クマヤブソテツ、イズヤブソテツ、ナガバメヤブソテツ (志村 ら 1978) など活発に運動する精子を観察しているので、これらはいずれも受精能力を持つものと推定される。一方、志村 ら (1978) は 5 倍体無配生殖型のナガバメヤブソテツがメヤブソテツ (3x Apo.) とオニヤブソテツ (4x Sex.) の間に生じた雑種であると推定した。この場合メヤブソテツの精子が運動能力を持つことから、その可能性が大きいことを示しており、同時に無配生殖型でも雑種の片親になりうることを示している。

謝 辞

本研究に際し鹿児島県の城戸正幸氏には、材料の採集に御援助いただき、島田市在住の中村政次氏からは、配偶体の培養およびデータ作成に協力していただいた。また本論文作成に際し筑波実験植物園園長、黒川道博士には御校閲の労を賜わった。上記の方々に感謝の意を表します。

Summary

The result of our studies are as follows (see Table 3): (1) *Cyrtomium atropunctatum* Kurata, *C. falcatum* (L. f.) Pr. (Strain II), *C. fortunei* J. Sm. var. *clivicola* (Makino) Tagawa, and *C. macrophyllum* (Makino) Tagawa var. *tukusicola* (Tagawa) Tagawa are considered as triploid apomicts, because 123 bivalent chromosomes in meiosis and 8 spore mother cells per sporangium were observed in these ferns. (2) Gametophytes of *Cyrtomium balansae* (Christ) C. Chr., *C. hookerianum* (Pr.) C. Chr. and the diploid (strain I) of *C. falcatum* produce both archeogonia and antheridia on the underside of their thalli and then the embryo develop on their prothallia. Thus, the reproductive modes of these ferns can be regarded to be sexual. On the other hand, each gametophyte of *C. atropunctatum* (3x), *C. falcatum* (strain II, 3x), *C. fortunei* J. Sm. var. *intermedium* Tagawa and *C. macrophyllum* var. *tukusicola* (3x), *C. microindusium* Kurata produce only antheridia and then the apogamous buds develop on their prothallia. Thus, the reproductive modes of these ferns are apogamous.

引用文献

- 倉田 悟, 1963. 日本のヤブソテツ属, 横須賀市博物館研究報告 (自然科学) 8: 23-47.
- 栗田子郎, 1960. 日本産シダ類数種の染色体数. 植物研究雑誌 35: 269-272.
- , 1966. 日本産シダ類数種の染色体数 (5). 植物研究雑誌 41: 82-84.
- Kurita, S., 1967. Chromosome numbers of some Japanese ferns (7). Ann. Rep. Foreign Student's Coll. Chiba Univ. 2: 57-61.
- Manton, I., 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Univ. Press, Cambridge pp. 316.
- 松本 定, 1976. メヤブソテツの染色体数と無配生殖の関係について, 東海自然史 2: 35.
- Mitui, K., 1965. Chromosome studies on Japanese ferns (1). Journ. Jap. Bot. 40: 117-124.
- , 1966. Chromosome studies on Japanese ferns (2). Journ. Jap. Bot. 41: 60-64.
- , 1968. Chromosomes and speciation in ferns. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku Sec. B No. 203, 285-333.
- , 1973. A cytological survey on the Pteridophyta of the Bonin Islands. Journ. Jap. Bot. 48: 247-253.
- 百瀬静男, 1967. 日本産シダの前葉体. 東京大学出版会 pp. 627.
- 志村義雄・松本 定・山本益弘, 1978. オニヤブソテツとメヤブソテツの中間型における細胞学的, 形態学的, 生態学的研究. 北陸の植物 25: 247-259.
- 田川基二, 1934. 日本のヤブソテツ属. 植物分類地理 3: 57-67.