毬果の發育からみたスギ科の類縁関係

肥 田 美 知 子*

Michiko HIDA*: The Comparative Study of Taxodiaceae from the Stand Point of the Development of the Cone Scale.

1956 年 9 月 10 日受付

針葉樹の雌花は一般に毬花を形成し、受精發育して毬果となる。毬花は多数の鱗片からなり、その各々は内側の胚珠をつける部分とこれにかさなつた外側の部分即ち実片と苞片とからなりたっている。雌花が受精すると各鱗片は發育をはじめるが、多くの場合苞片より実片の發育が著しく、又鱗片は木化してくるために毬果の鱗片即ち果片では雌花の鱗片と著しく形態が異なってくる。この様な雌花の鱗片に於ける実片及び苞片の形態や、これが發育に伴う変化及び果片の形態は植物の種類によって特異的であるので、スギ科植物の各々について比較し、これらの観点からスギ科内での *Metasequoia* の類縁関係を追求してみた。

材 料 及 び 方 法

材料はスギ科のコウヤマキ (*Sciadopitys verticillata*)、コウヨウザン (*Cunninghamia lanceolata*)、*Athrotaxis selaginoides*、*Taiwania cryptomerioides*、*Taxodium distichum*、*Glyptostrobus pensilis*、*Sequoia sempervirens*、*Sequoiadendron giganteum*、*Metasequoia glyptostroboides*、スギ (*Cryptomeria japonica*) の 10 種の雌花から果実迄の各段階のものを京都大学演習林、京都大学理学部植物園、其他で採集し、なまの材料の得られないものは腊葉標本、或はアルコール漬標本を用いた。*Taiwania* と *Sequoiadendron* の雌花は入手出来なかつたので文献で調査した (早田, 1933, Florin, 1951)。

採集した材料は 70% アルコール中に保存し、外部形態をみる時にはこのまゝ用い、内部構造、特に管束の走向をみるには鱗片の手切切片を作り

フロログルシンと塩酸で染色するか、鱗片をパラフィン切片法により切片としデラフィードヘマトキシリンで染色し検鏡した。

観 察

1. コウヤマキ (*Sciadopitys verticillata*). (Fig. 1)

毬花は輪生葉をつけた枝の頂につき、略々球形でその下部は多数の鱗片葉で包まれている。毬花の鱗片は約 15 片がらせん状に軸に着生し、各鱗片は褐色を帯びた菱形で、外側には薄膜で上部が裂片状になった苞片があり、内側にはやや肥厚した扇形の実片がある。この 2 つの部分は上部では

Fig. 1. Development of the cone scales of *Sciadopitys verticillata*. A: a flower scale $\times 8$, B: a young cone scale $\times 1.5$, C: an adult cone scale $\times 2$. left: A and B, longitudinal section, C, side view, right: outside view, a: ovuliferous scale, b: bract, c: ovule.

* 大阪女子大学生物学教室 Biological Laboratory of Osaka Women's University, Osaka, Japan.

重なり下部では癒着しているが、苞片は実片より長いために褐色の先端部は実片をしのぎ、内側即ち実片の方に曲っている。実片の内側には 5~9 個の胚珠が珠孔を軸の方に向けて着生する。

鱗片への管束は軸から分れた 3 つが本部を中心部に向けて輪状に配列し、その外側の 1 つは苞片に、他の 2 つは更に多数の管束に分かれて実片にゆく。実片の管束は胚珠の基部では胚珠にゆくものを分岐する。

花が受粉すると鱗片の内側の実片は肥厚伸長するが、外側の苞片の発育は余り著しくないのでために果実になると果片の大部分は扇形の実片よりなり、苞片は先端部だけ僅かに離れ他は実片の外側に癒着している。この場合管束も苞片のものより実片のものの方が伸長し実片の先端に迄達している。

2. コウヨウザン (*Cunninghamia lanceolata*)

(Fig. 2. A-C).

雌性穂花は枝端につき、径 10 mm 位の球形で基部は細い披針形の多数の葉で囲まれている。鱗片は三角形で外縁には鋸歯があり、内面の下部には 3 つの小さな突起即ち実片があって、これに胚珠が 3 つ珠孔を軸の方に向けて着いている。

受精後三角形の苞片は巾、長さを増し、次第に革質になるが、内側の小さな実片はあまり発達しない。従って果片では大部分が苞片で実片はその内側に小さな歯状突起として残存するに過ぎない。苞片は三角形の下部が細い柄となり殆んど直角に曲って果軸につく。

鱗片の管束は果軸から来たものが 3 つに分かれそのうち 1 個は実片に、2 個は苞片にゆくが、更に上部では実片のは 3 個に分かれて各実片に、苞片のは多数に分かれて巾広くなった苞片にひろがる。

3. *Athrotaxis selaginoides* (Fig. 2. D-F, Fig. 6. A).

雌花は多数の鱗片葉に囲まれて枝端につく。穂花を形成している鱗片は柄を持った三角形で先端は外方に反り、全体はスプーン状を呈している。三角形の内側の基部即ち柄との境目はやや肥厚しここにほぼ直立に 2~5 個の胚珠をつける。軸よりの管束は鱗片の柄の下部では一部の欠けた輪状

Fig. 2. Development of cone scales. A-C, *Cunninghamia lanceolata*. A: a flower scale $\times 8$, B: a young cone scale $\times 5$, C: an adult corn scale $\times 3$, left: side view, right: inside view. D-F, *Athrotaxis selaginoides*. D: a flower scale (side view) $\times 15$, E: a flower scale (inside view) $\times 15$, F: an adult cone scale, seeds removed (side view) $\times 5$, G: a flower scale of *Taiwania cryptomerioides* (inside view) $\times 10$. a: ovuliferous scale, b: bract, c: ovule.

をしているが上部にゆくに従って内側に 2 個、外側に 3 個に分かれ、更に上部では内側の 2 個は 3 個になって柄の上部の肥厚部に達し、外側の 3 個は多数に分かれて鱗片の上部即ち三角形の苞片にゆく。従って柄と三角形の部分との境の肥厚部が実片と考えられる。

鱗片は発育にともない苞片の部分が著しく発達し、大きな三角形になりその下部は細い柄でほぼ直角に曲っている。苞片の内側には柄の肥厚部の発達した乳頭状の実片があって、ここに種子をつける。種子は胚珠の場合より 90 度余り回転し珠孔は軸の方に向いている。

著者の観察したのは *Athrotaxis selaginoides* であるが、他の二種 *A. laxifolia* Hook., *A. cupressoides* Don では更に実片が上方迄発達し後者では苞片の先端よりも前面に突き出て楕状となる

(Florin, 1951)。

4. *Taiwania cryptomerioides* (Fig. 2. G)

雌花に就いては観察出来なかったが、毬果は長径約 1 cm の楕円体で枝端につく。各果片は革質で扇形を呈し内側に 2 個の種子をつけているが、その附着点は痕跡的な突起になっている。この突起は実片の非常に発達した悪いものと考えられる事が出来る。従って果片の大部分は苞片である。

5. *Taxodium distichum* (Fig. 3. A-C, Fig. 6. B)

雌花は肉質の鱗片よりなり、径約 4 mm の球形で枝端に雁首状に曲がって着く。各鱗片は菱形で

Fig. 3. Development of cone scales. A-C, *Taxodium distichum*. A: a flower scale $\times 13$, B: a young cone scale $\times 6$, C: an adult cone scale $\times 2$. D-E, *Glyptostrobus pensilis*. D: a flower scale $\times 30$, E: an adult cone scale $\times 6$. left: side view, right: A and D, inside view, B, C and E, outside view, a: ovuliferous scale, b: bract, c: ovule.

細く尖った先端は外方に反り、下部程肉厚になっている。肥厚した下部の内面には先端が 3~4 片に分かれた薄い舌状の小突起がある。これは実片で雌花の発育にともなって次第に伸長肥厚し、花時に鱗片の大部分を占めていた肉厚の苞片をしのいで発達する。従って若い毬果では前面からみると扇形の実片の外側に苞片の先端部が舌状についている。更に毬果が熟すると全体が球形となり、各果片は木化しその内側に三角柱状の 2 個の種子

を蔵する。そして果片の大部分は実片によって占められ苞片はその外側に癒着し先端だけが僅かに隆起して楕状の実片の外側を上下に割る線としてあらわれる。

鱗片の管束は花時には苞片のものだけよく発達し、実片へゆくものは鱗片の基部に来ているが実片の発達とともによく伸長し果実では苞片のものより長くなる。

6. *Glyptostrobus pensilis* (Fig. 3. D-E, Fig. 6. C)

毬花は *Taxodium* と同様に枝端にやゝ雁首状に曲って着生するが、小さな葉状の鱗片からなるために新芽と区別し難い。各鱗片は披針形で先端は尖がり、下部は外方にふくらみ、その内側に直立した 2 個の胚珠をつけている。胚珠の基部はやゝ肥厚しているが、毬果の発育に伴い上方に伸長する。この肥厚部が実片で鱗片の大部分は苞片に他ならない。実片は更に発達し成熟果では苞片より長くなり苞片はその外側に萎縮した先端を残し下部は癒着している。この様な実片と苞片からなる果片は細長い菱形で 20 個余りが集まって紡錘形の毬果を形成している。

鱗片の管束の発達も実片と苞片の消長とよく一致し、花時には苞片の管束がよく発達しているが其後実片の発達につれてこれの管束が伸長をはじめ果片では苞片のものより長くなる。

7. *Sequoia sempervirens* (Fig. 4. A-C, Fig. 6. E)

毬花は多数の鱗片に囲まれて枝端につき、若いものでは新条と同じ様な外観を呈している。大きさは約 4 mm で毬花を構成している鱗片は鼻形をなし、先端は細く尖がり下部内面は肥厚しここに 6~9 個の胚珠が珠孔を上に向けて着生している。この肥厚部は実片に相当する部分で発育に伴い肥厚すると同時に上方及び外方に伸長し、鼻形の苞片の先端をしのいで上外方に突出する。一方、苞片は下部のみ外方に突出し、先端部は殆んど伸長しないために鱗片は巾広い菱形となり、その上半分は実片の肥厚部で、下半分は実片とこれの外側に癒着している苞片の肥厚突出したもので、その中央部に針形の苞片の先端をつけている。更に発育が進むと上、下部の突出は更に著しくなり、巾広い菱形は唇形に変化し、中央部のくぼみに苞片の先端を極く僅か残している。この場合実片からなる上唇の方が、実片苞片の合体した下唇より大きい。

Fig. 4. Development of cone scales. A-C, *Sequoia sempervirens*. A: a flower scale $\times 15$, B: a young cone scale $\times 7$, C: an adult cone scale $\times 5$, left: A, longitudinal section, B and C side view, right: outside view, D: an adult cone scale of *Sequoiadendron giganteum* (outside view) $\times 2$, E-F, *Metasequoia glyptostroboides*. E: a flower scale $\times 8$, left: longitudinal section, middle: outside view, right: inside view. F: An adult cone scale $\times 7$, left: side view, right: outside view. a: ovuliferous scale, b: bract, c: ovule.

この様な發育過程を追って管束の状態をみると雌花では花軸から分かれた管束の1部は鱗片の先端にゆき、他は胚珠のもとにとどまっているが、実片の發育に伴い後者は苞片のものと同様によく發育し、実片の先端に迄達する。

胚珠は最初珠孔を上方向に持っているが、実片の上外方への突出と共に次第に果軸の方に向きを変え、成果では正しく珠孔は果軸の方を向く。

8. *Sequoiadendron giganteum* (Fig. 4, D)

毬果は *Sequoia* より遙かに大きく長径約 50 mm の橢円形で、各果片は *Sequoia* と同様に唇形をしている。雌花及び發育の種々の段階の幼果は得られなかったが、文献 (Florin, 1951) によれば *Sequoia* と全く同様な發育過程を辿っている。

9. スギ (*Cryptomeria japonica*) (Fig. 5. A-C, Fig. 6. F)

毬花はこれを構成する鱗片より長い多数の葉に囲まれ、径約 4 mm で略球形をしている。各鱗片

Fig. 5. Development of cone scales of *Cryptomeria japonica*. A: a flower scale $\times 10$, left: side view, right: inside view, B: two stages of young cone scales $\times 10$, C: an adult cone scale $\times 6$, left: side view, right: outside view. a: ovuliferous scale, b: bract, c: ovule.

は長三角形で先端は鋭く尖がり、その基部内側に直立した 2~5 個の胚珠がついている。

毬花が發育するにつれて鱗片即ち苞片の内側の胚珠との間から実片が發育をはじめる。受精後間もないものでは実片の突起は胚珠より小さいが、やがて胚珠を越し更に苞片をこえて伸長する。しかしこの場合 *Taxodium* 等にみられる様な苞片と実片の完全な癒着はなく唯下部だけで癒着し上部では遊離している。又苞片の先端は果片になっても合一することなく数片に分かれている。

この様な実片の發育に伴って花時余り發育していなかった実片の管束も苞片のものと共に發育し、数個に分かれて各裂片の先端にゆく。

直立胚珠は種子になっても向きを変えず、常に珠孔を上方向に持っている。

10. *Metasequoia glyptostroboides* (Fig. 4, E-F, Fig. 6. D)

毬花は本邦 (京都) では 3 月末頃枝の先端近くに短い柄で着生し、大きさは約 7 mm の橢円形で、柄には鱗葉がある。雌花の鱗片は約 20 片で軸に対生している。この着き方はスギ科の他のすべてのものがらせん配列しているのに対して著しく異

Fig. 6. Longitudinal sections of cone scales, A: *Athrotaxis*. left: a flower scale $\times 15$, right: an adult cone scale $\times 8$. B: A flower scale of *Taxodium* $\times 25$. C: A flower scale of *Glyptostrobus* $\times 30$. D: A flower scale of *Metasequoia* $\times 30$. E: *Sequoia*. left: a flower scale, $\times 25$, right: a young cone scale $\times 10$, F: *Cryptomeria* $\times 15$, left: a flower scale, middle and right: two stages of young cone scales. a: ovuliferous scale, b: bract, c: ovule, d: vascular bundle.

るところである。各鱗片は菱形に近い五角形で肉厚、その内側に4~9個の胚珠が珠孔を略々花軸に向けて着く。断面でみると鱗片の外側面に大きな樹脂腔があり、この内側に数個の管束が樹脂腔の周囲に沿って木部を内方にして（樹脂腔と反対側に向けて）配列している。もう一群の管束は木部を外にして、即ち前記の管束と木部で向きあって胚珠の基部に達している。この事から鱗片の上部は苞片で内側の胚珠の附着部が実片と考えることができる。毬果の果片は *Sequoia* と同じく唇形である事から推して、実片は毬果の發育に伴って伸長と同時に前面に突出し、苞片は実片と癒合したまま下部が突出して先端を僅かに凹所に残しこのような唇形の果片になるものと思われる。実片の發育につれてこれの管束も伸長し果片では苞片及び実片にゆく管束が認められる (Sterling, 1949)。

考 察

1. 毬果の發育過程からみたスギ科植物の分類

以上の観察でわかるようにコウヤマキでは実片とこれより長い苞片とからなる雌花の鱗片は受精後の發育によって実片が苞片よりよく発達し、果

片では長い実片の外側に短い苞片が先端だけを僅かに残して下部は癒合している。ところがコウヨウザンでは花に於いては大きな苞片の内側に舌状の小さい実片をみるが其後も実片の發育は弱く苞片の生長の方が遙かに著しいために、果片では大部分が苞片で、実片はその内側に小さい歯状突起として残るにすぎない。このような發育過程は *Athrotaxis selaginoides* にもみられ、この場合は実片がコウヨウザンよりややよく發育して乳頭状突起になる。同属の *A. laxifolia*, *A. cupressoides* では実片が更によく發育して *Taxodium* に近い状態を示している。又、苞片だけからなるようにみえる *Taiwania* の果片もコウヨウザンと同じく苞片が著しく發育し、実片がコウヨウザンの場合以上に發育の悪いものと考えられる事が出来る。

次に *Taxodium* 及び *Glyptostrobus* ではどちらも花時には辛うじて苞片から実片を区別出来る程度であるが、發育につれて実片が苞片と癒合したまま著しく發育し苞片をしのいで伸長する結果、果片は唇形となり、苞片はその先端だけを僅かに残し実片の附属物のような状態になる。それが *Sequoia* では実片の發育は更に著しく上方に伸長するだけでなく前方にも突出し、又、下部に於いては苞片を外部に癒合したまま前方に突き出してくるために果片は唇形となる。*Metasequoia*, *Sequoiadendron* についてはその發育過程を追ってみることが出来なかったが、これと同じ過程をたどるものと思われる。

最後にスギであるが、これは前記の何れとも少し異り、花時には実片、苞片の区別は出来ないが、發育に伴って実片が發育してくる。この点は *Taxodium* 等と似ているが、その伸長が後者の様に苞片に癒合したままではなく、基部だけで癒合し、他は遊離して伸長し、先端部は数片に分かれている。従って果片では大きな菱形の苞片とこれよりも長く伸長し、先端の数片に分かれた実片がみられる。

この様に同じスギ科に属するものでも実片、苞片の發育程度は区々であるから、雌花の実片及び苞片の形とその發育に伴う変化からスギ科をながめると次の5群に分ける事が出来る。

第1群：雌花及び毬果のいずれの鱗片に於いても明らかに実片と苞片の区別の出来るもの。コウヤマキ (*Sciadopitys*)

第2群：雌花では実片、苞片の区別は出来るが成熟に伴い苞片のみ発達し、毬果では実片が殆んど痕跡的となるもの。コウヨウザン (*Cunninghamia*), *Taiwania*, *Athrotaxis*.

第3群：雌花ではわずかに実片と苞片の区別が出来るが、成熟に伴い実片が著しく発

達し毬果では苞片が実片の外側に癒着しているもの。 *Taxodium*, *Glyptostrobus*.

第4群：雌花及び毬果の何れにおいても実片、苞片の区別は明らかでなく、雌花の鱗片の大部分は苞片で、成熟に伴い実片が著しく発達し毬果では苞片は全く実片の附属物のような状態になるもの。 *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*.

Table 1. Grouping of Taxodiaceae represented by three criteria.

Criteria Genera	Number of the protoxylem in roots (Hida, 1952)	Form of tracheids (Hida, 1953)	Development of the cone scales
<i>Sciadopitys</i>	1st group short root 2 long root 2	1st group length (av.) 1900-2400 μ bordered pit row 1-2 arrangement op>al	1st group Fig. 1
<i>Cunninghamia</i>			2nd group
<i>Taiwania</i>			Fig. 2
<i>Athrotaxis</i>		2nd group	
<i>Taxodium</i>	2nd group short root 2,3 long root 3-8	length (av.) 2200-2500 μ bordered pit row 1>2 arrangement op, al	3rd group Fig. 3
<i>Glyptostrobus</i>			
<i>Sequoia</i>		3rd group length (av.) 3700-4700 μ bordered pit row 1-3 arrangement op	4th group Fig. 4
<i>Sequoiadendron</i>			
<i>Metasequoia</i>			
<i>Cryptomeria</i>	3rd group short root 3 long root 3	4th group length (av.) 2800 μ bordered pit row 1>2 arrangement op>al	5th group Fig. 5

第5群：雌花の鱗片は苞片のみで実片を区別する事は出来ないが、成熟に伴い実片が苞片を越して伸長し、その先端が5~7裂しているもの。スギ (*Cryptomeria*).

猶、スギ科に近いマツ科のものは何れも花、果実のどちらの鱗片に於いても実片、苞片の区別が明らかで、スギ科ではコウヤマキに近い。又、ヒノキ科の鱗片は *Sequoia* 等の第4群に属するものと比較よく似ている。これらの事はスギ科と他科との類縁関係を物語るものと思われる。

2. 他の形態からみた分類との比較

上記の毬果の發育過程からみたスギ科植物の分類を以前にしらべた根の原初木部数 (肥田 1952) 及び仮導管の形態による分類 (肥田, 1953) と比較したのが別表 (Table. 1.) で、ここにみられる様に、根の原初木部数及び仮導管の形態による分類に於いて第1群とした、コウヤマキ、コウヨウザン、*Taiwania* のうち毬果による分類ではコウヤマキが第1群に、後の二者は第2群に属している。*Athrotaxis* の根についての観察はないが、仮導管の形態では *Taxodium*, *Glyptostrobus* と同じ群に入れられるが、この事は毬果に於いても第2群と第3群の間と考えられる点と一致するものである。又、根では第2群として *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron* を包含しているが、仮導管の形態によって更にこれが2つの群即ち、*Taxodium*, *Glyptostrobus* の1群と *Sequoia*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron* の群に分けられ、これはそのまま毬果からみた分類にもあてはまるものである。最後のスギについては根に於いても、仮導管の形態に於いても他のものとは別の群に分けられたが、今度の場合も第1~第4群と別に第5群として分ける事が出来る。又、引田氏の研究 (引田, 1955) になる葉の構造からみた分類や長谷川氏の接木に関する研究 (長谷川, メタセコイア保存会総会での講演, 1956) から同様の結果が得られた。

この様に何れの分類の場合でも *Metasequoia* は *Sequoia*, *Sequoiadendron* と同一群に属し、この三者は非常によく似ている事を示している。(三木, 1954)。

要 約

1. 毬果の發育過程からみてスギ科を5群に分ける事が出来る。

2. この分類は以前にしらべた根の原初木部数及び仮導管の形態からみた分類とよく一致すると共に葉の構造による分類や接木に関する研究結果ともよく符合する。

3. 何れの分類に於いても *Metasequoia* はスギ科の内 *Sequoia*, *Sequoiadendron* と同一群に属する。

本研究に関し終始御懇切な御指導をたまわった大阪市立大学教授三木茂博士並びに材料採集にあたって種々御援助頂いた京都大学農学部演習林の長谷川勝好氏に厚く御礼申し上げる。

Summary

This paper deals with a comparative study of the development of female cone scales in Taxodiaceae with special reference to the affinity of *Metasequoia*.

The results can be summarized as follows:

1. Taxodiaceae are divided into 5 groups according to the development of cone scales.

1st Group; Bract and ovuliferous scales of both the flower and the adult cone can easily be distinguished each other at outward appearance. *Sciadopitys*.

2nd Group: Bract scales are distinguishable from ovuliferous scales in flower, but not in adult cone. There are found bract scales only, ovuliferous scales being undeveloped in adult cone. *Cunninghamia*, *Athrotaxis*, *Taiwania*.

3rd group: Bract scales are barely distinguishable from ovuliferous scales in flower, and the ovuliferous scales grow much larger than the bract ones later. The bract scales of the adult cone are fused to the ovuliferous scales.

..... *Taxodium, Glyptostrobus*.

4th Group: Bract and ovuliferous scales in either flower or adult cone cannot be distinguished each other. The ovuliferous scales grow remarkably afterward. The scales of adult cone develop into labial form: the upperlip implies the ovuliferous scale, the underlip the complex of the ovuliferous scale and the bract. The tip of the bract is barely noticeable in the center of the lip..... *Sequoia, Sequoiadendron, Metasequoia*.

5th Group: Flower scales consist of only bract scales, but after the fertilization ovuliferous scales develop rapidly, become longer than the bract, and divide into 5-7 lobes at the apex..... *Cryptomeria*.

2. This classification coincides with the result of the number of protoxylem in roots (Hida, 1952), the form of the tracheid (Hida, 1953), and also based on the structure of leaves (Hikita, 1955.) (refer to Table 1)

3. In Taxodiaceae the affinity of *Metasequoia* is found nearly to be the same as that of *Sequoia* and *Sequoiadendron*.

文 献

- 1) Florin, R., Acta Horti Bergiani, Band 15, No. 11 (1951).
- 2) 早田文蔵, 植物分類学, 裸子植物篇 (1933).
- 3) 引田茂, 第20回日本植物学会大会講演要旨 (1955).
- 4) 肥田美知子, 植維 62: 280-287 (1952).
- 5) ———, 植維 66: 239-244 (1953).
- 6) 三木茂, メタセコイア, 鉱物趣味の会 (1954).
- 7) Sterling, C., Amer. Jour. Bot. 36: 461-471 (1949).