シダ類配偶体の形態多様性と比較発生学 ― 分裂組織動態に注目して

今市涼子

日本女子大学理学部 〒112-8681 東京都文京区目白台 2-8-1

要旨：シダ類の配偶体は大半が地上生で心臓形を示すが、一部の分類群の配偶体は岩上や樹上着生でへら形やリボン形など示す。我々は寒天培地上で孢子発芽後から成長を続ける同一個体の表面観察を定期的に行い、正確な細胞系譜解析に基づく情報から、シダ類の配偶体において、5タイプの発生様式(カニクサ型、アツイタ型、アネミア型、イワヒトデ型、シシラン型)を認識した。これらの発生様式は3つの分裂組織、(1)頂端細胞型分裂組織、(2)周縁分裂組織、(3)始原細胞群型分裂組織、の有無と働く期間の違いに基づくものである。カニクサ型は最も一般的なもので、(1)と(2)が連続して分化し、心臓形配偶体が形成される。アツイタ型とアネミア型はカニクサ型の亜型で、それぞれへら形と左右不相称心臓形の配偶体が形成される。イワヒトデ型とシシラン型は(1)の後に(2)が挿入される事が大きな特徴で、この周縁分裂組織の拡大と分断により配偶体の分枝がおこり不規則に分枝したリボン形配偶体が形成される。イワヒトデ型とシシラン型の違いは、(3)の存在の有無である。以上から心臓形を作るカニクサ型発生様式が祖形となり、周縁分裂組織を獲得する事によってイワヒトデ型とシシラン型を生じ、リボン形配偶体が進化したと考えられる。また本稿では、配偶体発生様式とハビタットとの関連についても議論する。

Comparative development of different shaped gametophytes of homosporous ferns, focusing on meristem behavior

Ryoko Imaichi

Department of Chemical and Biological Sciences, Japan Women's University, Mejirodai 2-8-1, Tokyo 112-8681 Japan

Author for correspondence: R. Imaichi, ryoko@fc.jwu.ac.jp

Summary: In homosporous ferns, gametophytes are cordate-thalloid (terrestrial) in many taxa but can also be strap- or ribbon-like (epiphytic), filamentous (epiphytic), and tuberous (subterranean) in some taxa. Recently developed long-term observational techniques of the same individual gametophyte during growth have led to a new classification of development types for planar gametophytes. We recognize five basic types (Lygodium-, Elaphoglossum-, Anemia-, Colysis-, and Vittaria-types). The five types reflect different combinations of the three meristems: apical cell-based, marginal and multicellular meristems. Cordate, spatulate, and asymmetrically cordate gametophytes are formed by the apical cell-based and subsequently formed multicellular meristems (Lygodium-, Elaphoglossum-, and Anemia-types). Irregularly branched, ribbon-like gametophytes are characterized by occurrence of the marginal meristem. During the marginal meristem phase, the gametophyte branches to form many lobes by cessation of the marginal meristem. In the Colysis-type, the marginal meristem phase occurs between the apical cell-based and the multicellular meristem phases, and in the Vittaria-type, the multicellular meristem phase is absent. The ability of many lobe formation leads to clone formation, resulting in slow growing and long-life of the gametophyte.

Key words: development, evolution, fern, gametophyte, meristem, morphology

はじめに

シダ植物の配偶体は一般に葉状で心臓形を示すが、分類群によってへら形(ミツデウラボシ, アツイタ等), 不規則に分枝したリボン形(シシラン, オオイワヒトデ, カラクサシダ, コウヤコケシノブ等), そして糸形(オニホラゴケ等)などを示し多様である(図1, Bower 1923, 百瀬 1967, Raghavan 1989). さらに地中生で塊状(ハナワラビ類, マツバラン類, 小葉類)のものもある(Winther and Friedman 2007, 2009, Horn et al. 2013). 古くはシダ植物の配偶体の形は単純で分類形質が乏しく, さらに形やサイズは生育環境の影響を受け易いとされ, 系統分類の形質として使われなかった. しかし1950年代以降, 広範な分類群について孢子から培養した配偶体の発生過程のデータが集積した結果, シダ類配偶体の形態進化について議論されるようになった. Nayar and Kaur (1971) はシダ類の配偶体研究についての大きなレビュー論

文をまとめ, その中で, 頂端細胞の有無や形成位置などに基づき, 塊状や糸状を除く葉状の配偶体の発生様式を7つのタイプ(Adiantum-type, Aspidium-type, Ceratopteris-type, Drynaria-type, Kaulinia-type, Marattia-type, and Osmunda-type)に分けた. それ以降, 配偶体発生についての記載論文が書かれる時, つねにNayar and Kaur (1971) の7タイプのうち, どのタイプに当てはまるかとの言及がなされるようになった.

しかしNayar and Kaur (1971) ならびにそれ以降の論文における「配偶体発生様式」とは, 大半は孢子を培養し, 様々な発達段階の個体の形態を寄せ集めてつなげたものであり, 同一個体の観察に基づくものではなかった. これに対して最近, 我々は, 寒天培地上で孢子から培養した同一個体を金属顕微鏡下で定期的に表面観察する手法を用い, 正確な細胞系譜の解析を行ってきた(Takahashi et al. 2009). その結果,

図1 多様な形を示す野生配偶体。それぞれ *rbcL* 遺伝子を用いて種同定済みである。(A)ミゾシダ *Stegnogramma pozoi* (心臓形)。(B)ミツデウラボシ *Selliguea hastata* (へら形)。(C) シシラン *Vittaria flexuosa* (リボン形)。(D) コウヤコケシノブ *Hymenophyllum barbatum* (リボン形)。(E) カラクサシダ *Pleurosoriopsis makinoi* (リボン形)。(F) オニホラゴケ *Abrodictyum obscurum* (糸形)。D内のインセットは、矢印で示した部分の拡大図で、造卵器をもつクッションを示す。Bar = 500 μ m。

これまで頂端細胞が存在しないとされてきたリボン形配偶体にも、発生初期に頂端細胞が存在する事、そしてこれまで認識されていなかった周縁分裂組織が存在する事など、新見を得る事ができ、それら分裂組織動態にもとづき、Nayar and Kaur (1971)とは異なる5つの基本タイプ (Lygodium-type, Elaphoglossum-type, Anemia-type, Colysis-type, Vittaria-type) を認識した (図2, Imaichi 2013)。

シダ植物では配偶体世代と孢子体世代が独立に存在しており、孢子体が新しい生息地への進出に成功するには、まずその地での配偶体の定着が必要である。すなわち、シダ類の分布拡大には配偶体が重要な役割を果たし、配偶体の多様な形態はそれぞれの生息地に適応した結果である。例えば心臓形配偶体の大半は道沿いの斜面など攪乱の起きやすい環境に生育するが、リボン形配偶体は攪乱の少ない樹上や岩上に生育する (Watkins et al. 2007)。そして、それら多様な配偶体形態を作るのは分裂組織であり、配偶体の形態進化解明には分裂組織動態の比較が必要である。本稿では、同形孢子性シダ類 (異形孢子性シダ類を除く) の葉状配偶体の発生様式にみられる5タイプに基づく形態進化を推定するとともに、生息地との関連について議論する。

配偶体発生の5タイプ (図2)

(1) カニクサ型 (Lygodium-type, 図2I)

心臓形配偶体にもっとも一般的にみられる発生タイプで、1個の頂端細胞をもつ「頂端細胞型分裂組織」と、複数の始

原細胞をもつ「始原細胞群型分裂組織」の2つの分裂組織の働きによって作られる。

孢子発芽後、配偶体は楕円形のプレートを作り、その上部に三角形の頂端細胞を形成する (図2A)。頂端細胞は2側面で左右交互に派生細胞を切り出し、頂端細胞型分裂組織を作る。派生細胞は、並層分裂と垂層分裂を繰り返した結果、二次元に広がる細胞群を作る。このように1個の細胞に由来する細胞塊をメロファイトと呼ぶ。各メロファイトは配偶体の内方より外側 (周縁側) が大きく拡大するため、全体として扇形をなす (図2B内の1-3)。これら扇形に発達したメロファイトが左右交互に連続的に重なる事によって翼部が発達し、配偶体は全体として心臓形となる。

頂端細胞は数個の派生細胞を切り出した後 (カニクサ *Lygodium japonicum* フサシダ科では6-8個)、2側面での分裂を止め、並層分裂と垂層分裂 (逆T字分裂) を起こして消失する (図2C)。頂端細胞消失後、数個の細長い四角形の細胞 (カニクサでは2-4個) が中央の凹みの底部 (ノッチ) の表層に並び、始原細胞群型分裂組織 (図2D) が分化する。これら始原細胞群は並層分裂と垂層分裂を繰り返し、下方向と横方向に細胞群を送り出していく。下方に送り出された細胞は基質に平行な面での分裂をさかに行い、多層のクッション (カニクサでは5, 6層) を作り、クッションから造卵器が形成される (図2D)。一方、側方に送り出された細胞は頻繁に分裂を繰り返して翼部の成長に貢献する。

カニクサ型の発生は地上生のシダ類 (ゼンマイ科, ウラジ

ロ科, キジノオシダ科, オシダ科等)の左右相称心臓形配偶体に共通してみられる事が確認されている (Naoko Takahashi and Ryoko Imaichi, 未発表).

(2) アツイタ型 (Elaphoglossum-type, 図2I')

ウラボシ科の樹上または岩上着生のいくつかの分類群 (アツイタ, ミツデウラボシ等) の配偶体はへら形を示す (Stokey and Atkinson 1957, Atkinson and Stokey 1964). これらでは, 先端は心臓形を示すが, 全体に細長く配偶体の横幅より縦の長さが数倍長くなっている (図2E). ミツデウラボシ (*Selliguea hastata* ウラボシ科) のへら形配偶体の連続表面観察から, 初期の頂端細胞型分裂組織に続いて複数始原細胞群型分裂組織が形成される事が示され, カニクサ型と基本的に同様の発生様式を示す事がわかった (Imaichi 2013). しかし派生細胞が作ったメロファイトは, カニクサ型とは異なり, 典型的な扇形にはならず (図3A, B), その結果若い配偶体の頂端部は平らか, ごく浅く凹みだけである (図3C). 始原細胞群型分裂組織が形成されて造卵器を作り始めると, 配偶

体のノッチが明瞭になり (図3D), その後, 配偶体の成長が長期に続いた結果, へら形に発達していく (図2F).

また, へら形配偶体では, 造卵器をもつクッションは中央に形成されるものの幅も細く (図1B), 厚さも薄く (2, 3層), さらに断続的である (図2E). これはカニクサ型が作る心臓形配偶体に一般的にみられる「幅が広くて連続したクッション」とは大きく異なる特徴であり, アツイタ型では始原細胞群型分裂組織の働きが連続していない事が予想される.

(3) アネミア型 (Anemia-type, 図2I'')

心臓形配偶体では両翼は同じ大きさとし形を示すが, アネミア科, ミズワラビ科, ミモチシダ科などでは左右の翼の形とサイズが大きく異なる左右不相称心臓形を示すものがあり, 古くから注目されてきた (Atkinson 1962, Nayar and Kazmi 1964, Banks et al. 1993). *Anemia phyllitidis* (アネミア科) では, 発生初期に頂端細胞様の三角形の細胞が一度は頂端部に形成されるが, これは1個の派生細胞を切り出すだけで分裂を止めてしまう (図4A, B). かわりに, 配偶体を構成する

図2 配偶体発生様式の5タイプの模式図

I カニクサ型; I' アツイタ型; I'' アネミア型; II イウヒトデ型; III シシラン型
(A-D) カニクサ型の各発生段階. (A-C, E) アツイタ型の各発生段階. (A, F) アネミア型の各発生段階. (G-K) イウヒトデ型の各発生段階. (G-J, L) シシラン型の発生段階. B, H内の数字 (1-3) は頂端細胞から切り出された派生細胞由来の第1~第3メロファイトを示す. (Imaichi 2013より改写)

図3 ミツデウラボシ (*Selliguea hastata*) のへら形配偶体の発生 (アツイタ型). A-Dは同一個体の各発達段階を示す. 各パネルの右上の数字は胞子発芽からの経過日数. (A) 頂端細胞 (矢印) が6個の派生細胞を切り出した段階. (B) Aの模式図. 1-6は派生細胞由来のメロファイトを, 赤色の細胞は頂端細胞を示す. (C) さらに発生が進んでいるが頂端細胞 (矢印) がまだ残っている段階. (D) 始原細胞群型分裂組織をもつ段階. 造卵器 (ar) 形成がすでに始まっている. Bar = 100 μm.

図4 *Anemia phyllitidis*の左右非相称心臓形配偶体の初期発生 (アネミア型). A-Dは同一個体の各発達段階を示す. 各パネルの右上の数字は孢子播種後の経過日数. 細胞内の黒丸は頂端細胞を, 白丸は派生細胞を示す. (A, B) 頂端細胞が1個の派生細胞を切り出した若い配偶体, BはAの模式図. 薄いグレーと濃いグレーの細胞群は, それぞれ1細胞由来のメロファイトを示す. 右側のメロファイトに数字2-7をつけてある. hは毛を示す. (C) さらに発生が進んで始原細胞群型分裂組織 (m) が分化し始めた配偶体. 矢印は各メロファイト (5-7) の境界を示す. 特にメロファイト5では細胞分裂頻度が高く細胞が小形になっている. メロファイト5内の12カ所を黒点で示す. (D) 始原細胞群型分裂組織 (m) が形成され, ノッチを作り始めた配偶体. メロファイト5内の12カ所の黒点の位置をCのそれらと比較すると, 始原細胞群型分裂組織に隣接したメロファイト5の介在成長が翼部形成に大きく貢献した事がわかる. Bar = 100 μ m. (Takahashi et al. 2012 から改写)

細胞それぞれが分裂を繰り返す「介在成長」によって配偶体が拡大していく (図4C) (Takahashi et al. 2012). その後, 左右どちらか一方の側方基部に始原細胞群型分裂組織が形成され, クッションと造卵器形成が始まる (図4D). 始原細胞群型分裂組織は両側 (上下) に細胞を生産していくが, すでに形成されていた上部に比べて, 後から形成される下方の翼部は小さいので, しばらくは極端な左右非相称の形態を示すことになる (図2F). 発達が進むにつれて両翼部のサイズの差はなくなりきれいな心臓形になる事が多いが, しばしば始原細胞群型分裂組織が作るクッション部が非常に分厚く柱状に発達し, 形態が心臓形をとめない場合もある (Takahashi et al. 2012).

以上から, アネミア型では頂端細胞は一度は形成されるものの, 頂端細胞型分裂組織は機能をすぐに止め, かわりに介在成長が初期の配偶体発達に大きく貢献するという事が, カニクサ型との違いである.

(4) イワヒトデ型 (Colysis-type, 図2II)

広義ウラボシ類 (Polypods ferns, *sensu* Schuettpelz and Pryer 2008) のウラボシ科の中で, 樹上や岩上着生の種 (イワヒトデ属, ヒメウラボシ属等) の配偶体は不規則に分枝したリボン形をもつ事が知られている (Stone 1960, Nayar 1963). 古くからリボン形配偶体には頂端細胞だけでなく如何なる分裂組織も存在しないと信じられてきた (Nayar and Kaur 1971 の *Kaulinia*-type). しかし近年, オオイワヒトデ (*Colysis decurrens* ウラボシ科) を材料として行われた連続表面観察から, これまでの報告とは大きく異なり, 頂端細胞型分裂組織と始原細胞群型分裂組織の両方が存在する事, そしてこれまで配偶体では報告の無かった周縁分裂組織発生の存在が明らかとなった (図2G-K) (Takahashi et al. 2009).

頂端細胞は初期配偶体の先端に形成され, 規則的に派生細胞を左右に切り出していく (図2G). しかし派生細胞由来のメロファイトが扇形を示さず, 四角形の形を保持しているため, 配偶体の頂端部は凹部を作らず丸くなる (図2H, 5A,

B). その後, 頂端細胞は逆T字分裂によって消失するが, すぐに始原細胞群型分裂組織に移行するのではなく, まずは頂端細胞とは離れた位置の表層細胞群が活発に分裂し, 周縁分裂組織が形成される (図2I, 5C, D). 周縁分裂組織は中心になる始原細胞群をもたない分裂組織で, 全体的に同じ頻度で分裂を行って周縁部の拡大の役割を担う. 拡大した周縁分裂組織は一部で分裂能力を止める事によって2つに分断され, これによって配偶体は分枝して裂片を作る (図2J, 5E). 周縁分裂組織の拡大と分断が繰り返される結果, 不規則に分枝するリボン形配偶体が形成される. やがて最終的に各裂片の先端に始原細胞群分裂組織が分化し, 裂片中央部に2, 3層の薄いクッションと造卵器を作る (図2K, 5F). 多くの個体でクッションは断続的に作られる事, クッション形成後も分枝が繰り返し行われている事などから, イワヒトデ型では始原細胞群分裂組織の後に再度周縁分裂組織が作られる事, さらに両分裂組織は繰り返し作られるものと考えられる.

イワヒトデ型は, ウラボシ科のイワヤナギンダ (*Loxogramme salicifolia*) でも確認されている (Imaichi, 2013).

(5) シシラン型 (Vittaria-type, 図2III)

シシラン属の配偶体は, オオイワヒトデ配偶体と同様に, 不規則に分枝するリボン形を示すが (図1C, Farrar 1974), クッション形成の位置においてイワヒトデ型と明瞭に区別される. シシラン型ではクッションは裂片の中央部ではなく, 裂片の側方周辺部に作られ, ここに造卵器が形成される (図1D, 2L). これまでの研究ではやはり頂端細胞の存在が否定されてきたが (Nayar and Kaur 1971), シシラン属の1種 (*Vittaria* sp. シシラン科) の連続表面観察から, イワヒトデ型と同様, 頂端細胞型分裂組織がまず形成され (図6A-H), その後に周縁分裂組織が形成される (図6I) 事が明らかとなった (図2G-J, Imaichi 2013). しかし, オオイワヒトデの初期配偶体が縦長の楕円形を示すのに対して, シシラン型では発生初期から横長の楕円形を示す (図6C-H). これは, 頂端細胞が派生細胞を切り出しながらも, 配偶体は全体的な介在成

図5 オオイワヒトデ (*Colysis decurrens*) のリボン形配偶体の発生(イワヒトデ型)。

(A, B) 頂端細胞がすでに6個の派生細胞を切り出した段階。BはAの模式図。頂端細胞(赤)はすでに並層分裂を行っており、この直後に消失する。Bの1-6は派生細胞由来のメロファイトを示す。(C, D) 周縁分裂組織をもつ段階。DはCの模式図。初期の頂端細胞が切り出した派生細胞由来のメロファイトを色分けしてある。頂端細胞由来メロファイト(赤)から離れた位置に周縁分裂組織(矢頭)が形成されている。(E) 周縁分裂組織の分断により2つに分枝した配偶体。矢頭は分裂能力を捨てた箇所を示す。(F) 始原細胞群型分裂組織をもつ段階。造卵器(ar)をもつクッションが断続的に形成されている。Bar = 50 μ m (A), 100 μ m (C), 500 μ m (E, F). (Takahashi et al. 2009より改写)

図6 シシラン属の1種 (*Vittaria* sp.) のリボン形配偶体の発生(シシラン型)。全て同一個体。各パネルの右上の数字は観察開始日からの経過日数を示す。A, C, E, Gそれぞれの模式図をB, D, F, Hに示す。(A, B) 頂端細胞(赤)が形成された直後の段階。(C, D) 頂端細胞が2個の派生細胞(1, 2)を切り出した段階。(E, F) 頂端細胞が5個の派生細胞(1-5)を切り出した段階。(G, H) 頂端細胞(矢印)が7個の派生細胞(1-7)を切り出した段階。(I) Gより発生が進んで周縁分裂組織段階に入った段階。矢印はもとの頂端細胞の位置を示す。シシラン型において特筆すべきは、初期発生を通じて1個の配偶体の中で、頂端細胞由来のメロファイトが占める領域が半分以下と小さい事である。配偶体のかかなりの部分は頂端細胞以外の別の細胞群の介在成長によって作られる。Bar = 100 μ m. (Imaichi 2013より改写)

長を示して拡大するためと考えられる。

我々のシシラン属配偶体観察では、基部周縁部にどのようにクッションが形成されるかを明らかにする事ができなかった。しかし同様の形態を示すコケシノブ科のコウヤコケシノブ (*Hymenophyllum barbatum*) において、周縁分裂組織の末端(基部)で基質に平行な面での分裂が起こり2層のクッションが形成される事が確認されている事から (Imaichi 2013), シシラン属でも同様な発生様式を示す可能性が高い。すなわち、シシラン型では、クッションは周縁分裂組織の働きによって作られ、典型的な始原細胞群分裂組織をもつことはないと考えられる。これについては今後詳細な観察が必要である。

配偶体形態を作る3つの分裂組織期と形態進化

シダ類配偶体の発生には、(1)頂端細胞型分裂組織 apical-cell based meristem, (2) 周縁分裂組織 marginal meristem, (3) 始原細胞群型分裂組織 multicellular meristem, の3分裂組織が関与している。頂端細胞群型分裂組織は1個の始原細胞をもって初期成長を担い、周縁分裂組織は主に配偶体周縁の拡大と分枝を行い、始原細胞群型分裂組織は後期の配偶体成長ならびにクッションと造卵器形成を担う。それぞれの分裂組織をもつフェーズを頂端細胞期、周縁分裂組織期、複数始原細胞期と呼び、これら3つのフェーズの有無と期間の違いが配偶体の形の違いをもたらす事となる(図7)。

カニクサ型は最も一般的な発生様式で、頂端細胞期の直後に複数始原細胞期が続く、複数始原細胞期に造卵器をもつクッションを作って成熟する(図7I)。アツイタ型とアネミア型は、同じ2つの分裂組織期をもつ事からカニクサ型の亜型(図2I, I', I'')と考えられる。これに対して、イワヒトデ型ではカニクサ型の頂端細胞期と複数始原細胞期の間に周縁分裂組織期が挿入されるという大きな変化が起こり、造卵器は複数始原細胞期になって初めて形成される(図7II)。一方シシラン型ではイワヒトデ型と同様に頂端分裂組織期の後に周縁分裂組織期に移行するが、イワヒトデ型と違って明瞭な複数始原細胞期は存在せず、造卵器を作るクッションは周縁分裂組織期に作られる(図7III)。

図7 3タイプの発生様式の模式図。(I) カニクサ型、(II) イワヒトデ型、(III) シシラン型。IとIIにおいて実線に続いて引かれた破線は、周縁分裂組織期あるいは複数始原細胞期が長期に渡って続く事を示している。♀は造卵器形成の開始時を示す。

以上からカニクサ型を祖型とし、「頂端細胞期の極端な縮小」と「介在成長の付加」が起きた事によってアネミア型の左右不相称の心臓形が作られ、また発生後期の複数始原細胞期が連続せず「断続的」になる事によってアツイタ型のへら

形配偶体が作られたと考えられる。一方、カニクサ型が「周縁分裂組織」を獲得する事によってイワヒトデ型とシシラン型が生じ、不規則に分枝したリボン形配偶体が作られたと推定される。

如何なる形態であれ、シダ類配偶体は発生の初期にかならず頂端細胞期が存在した事は、我々の予想をうらぎる発見であり、また頂端細胞期に切り出される派生細胞の数が、6-8個(カニクサ)、5-6個(オオイワヒトデ)、7個(シシラン属の1種)と、配偶体の形や分類群間で大きな差が見られない事は興味深い。さらにまた頂端細胞の機能推定を目的として、対物レンズを通してUVレーザー波を放射し細胞を破壊する「レーザーアブレーションシステム」でカニクサ配偶体の頂端細胞を除去した所、元の頂端細胞の近くに三角形の細胞が新たに形成され、これが新頂端細胞としてふるまい、その後の配偶体の発生が正常に行われる事が分かった (Naoko Takahashi et al. 未発表)。本結果からも、頂端細胞が配偶体発生初期に大きな役割を担っている事が示唆される。

配偶体の発生様式と生態学

近年DNAバーコーディング種同定法の確立により、野外で採集された配偶体の種同定が可能となり (Ebihara et al. 2013, Ogura-Tsujita et al. 2013), 配偶体の形態とハビタットの関係がやつと議論できるようになった。我々が採集した野生配偶体の *rbcL* 遺伝子を用いた分子同定の結果からも、典型的な心臓形配偶体は地上生で主に道沿いの斜面に生育している事、縦には細長く伸びた配偶体(ミツデウラボシ、アツイタ等)は岩上着生である事、そして不規則なリボン形も岩上や樹上着生である事(シシラン、カラクサシダ等)などが確認されている。

前述したように、リボン形配偶体の最大の特徴は周縁分裂組織の獲得である。周縁分裂組織期に配偶体分枝が起き多数の裂片を作るが、イワヒトデ型では複数始原細胞期に入ってから造卵器を作った後でも再び周縁分裂組織期に戻って分枝を起こす事が観察されている (Takahashi et al. 2009)。さらに周縁分裂組織期と複数始原細胞期が何回も繰り返される事もわかっている。一方シシラン型では周縁分裂組織期の裂片基部にクッションが形成されるので、造卵器形成と同時に裂片先端での成長と分枝を長く続ける事が可能である。以上両タイプにみられる高い配偶体分枝能力は、配偶体成長が長期に渡ることを示し(図7II, III)、大きなクローン群落形成を可能にする。これは攪乱の少ない樹上や岩上で配偶体を長期に生育させるための適応的な形質と考えられる。実際、野生配偶体の寿命については、地上生の心臓形配偶体は受精後すぐに枯れるため一年生で寿命が短いのに対して、着生のリボン形配偶体は多年生で長期に渡って生存する事が報告されている (Farrar et al. 2008)。また、リボン形のカラクサシダ(ウラボシ科)配偶体の自然群落についての長期に渡る生育調査から、これらが4年間変わらずほぼ同じサイズの群落を維持しており、長寿命である事が示されている (Yurika Matsumoto et al. 私信)。

まとめと今後の展望

配偶体の連続表面観察からシダ類の多様な配偶体は3つの分裂組織の有無と働く期間の違いによってもたらされ、これらの分裂組織動態が地上生や着生などのハビタットへの

適応に大きな役割を果たしている事が示唆された。分子系統解析にもとづくシダ類内の系統関係 (Schuettelpelz and Pryer 2008) から、いくつかの系統群において、配偶体が心臓形からへら形やリボン形へ形を変えた事が推定される。心臓形からリボン形への形態進化を可能にしたのが周縁分裂組織の獲得であり、これによるクローン群落形成能こそが岩上や樹上着生生活を可能にしたと考えられる。

広義ウラボシ類の着生種のリボン形配偶体の発生様式のデータはまだ不足しており、本稿でのII, III型以外の発生様式が存在する可能性がある。例えばカラクサシダでは頂端細胞が長期に渡って存在し、配偶体分枝も頂端細胞の新生によっておこり、イワヒトデ型やシシラン型にみられる周縁分裂組織の存在は確認されていない (Masuyama 1975, Naoko Takahashi et al. 未発表)。またシダ類系統樹の比較的基部に位置するコケシノブ科の配偶体も大半がリボン形や糸形を示すことが報告されているが (Stokey 1948, Stone 1965, Yoroi 1972, Dassler and Farrar 1997), これらの発生様式についての情報は不十分であり今後の研究が待たれる。

また一方で野生配偶体の採取と分子同定を精力的に進め、形態とハビタットとの関連の解明をさらに進める必要がある。これらに、配偶体培養からの情報を合わせ、シダ類配偶体の適応形態の進化について全貌を解明する事が我々の配偶体研究の大きなゴールである。

謝辞

本研究は大半が日本女子大学理学部植物形態学研究室の卒業論文ならびに修士論文の研究で行われたものである。これまで研究に携わってきた多くの卒業生ならびに院生の方々に深い感謝の意を表する。

引用文献

- Atkinson, L. R. (1962) The Schizaeaceae: the gametophyte of *Anemia*. *Phytomorphology* 12: 264-288.
- Atkinson, L. R., and Stokey, A. G. (1964) Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. *Phytomorphology* 14: 51-70.
- Banks, J. A., Hickok, L., and Webb, M. A. (1993) The programming of sexual phenotype in the homosporous fern, *Ceratopteris richardii*. *Int J Plant Sci* 154: 522-534.
- Bower, F. O. (1923) The ferns (Filicales). Vol. 1. Analytical examination of the criteria of comparison. Cambridge Univ. Press, London.
- Dasler, C. L., and Farrar, D. R. (1997) Significance of form in fern gametophytes: clonal, gemmiferous gametophytes of *Callistopteris baueriana* (Hymenophyllaceae). *Int J Plant Sci* 158: 622-639.
- Ebihara, A., Yamaoka, A., Mizukami, N., Sakoda, A., Nitta, J. H., and Imaichi, R. (2013) A survey of the fern gametophyte flora of Japan: frequent independent occurrences of noncordiform gametophytes. *Am J Bot* 100: 735-743.
- Farrar, D. R. (1974) Gemmiferous fern gametophytes - Vittariaceae. *Am J Bot* 61: 146-155.
- Farrar, D. R., Dasler, C., Watkins, J. E., and Skelton, C. (2008) Gametophyte ecology. In: Ranker, T. A., and Haufler, C. H. (eds) Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp 222-256.
- Horn, K., Franke, T., Unterseher, M., Schnittler, M., and Beenken, L. (2013) Morphological and molecular analyses of fungal endophytes of achlorophyllous gametophytes of *Diphasiastrum alpinum* (Lycopodiaceae). *Am J Bot* 100: 2158-2174.
- Imaichi, R. (2013) A new classification of the gametophyte development of homosporous ferns, focusing on meristem behaviour. *Fern Gaz* 19: 141-156.

- Masuyama, S. (1975) The gametophyte of *Pleurosoriopsis makonoi* (Maxim) Fomin. *J Jpn Bot* 50: 105-114.
- 百瀬 静夫 (1967) 日本産シダの前葉体. 東京大学出版会, 東京.
- Nayar, B. K. (1963) Contributions to the morphology of *Leptochilus* and *Paraleptochilus*. *Am J Bot* 50: 301-308.
- Nayar, B. K., and Kaur, S. (1971) Gametophytes of homosporous ferns. *Bot Rev* 37: 295-395.
- Nayar, B. K., and Kazmi, F. (1964) The gametophyte of *Acrostichum aureum* L. *Proc Indian Acad Sci* 59: 185-194.
- Ogura-Tsujita, Y., Sakoda, A., Ebihara, A., Yukawa, T., and Imaichi, R. (2013) Arbuscular mycorrhiza formation in cordate gametophytes of two ferns, *Angiopteris lygodifolia* and *Osmunda japonica*. *J Plant Res* 126: 41-50.
- Raghavan, V. (1989) Developmental biology of fern gametophytes. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Schuettelpelz, E., and Pryer, K. M. (2008) Fern phylogeny. In: Ranker, T. A. and Haufler, C. H. (eds) Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp 395-416.
- Stokey, A. G. (1948) Reproductive structures of the gametophytes of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. *Bot Gaz* 109: 363-380.
- Stokey, A. G., and Atkinson, L. R. (1957) The gametophyte of some American species of *Elaphoglossum* and *Rhipidopteris*. *Phytomorphology* 7: 275-292.
- Stone, I. G. (1960) Observations on the gametophytes of *Grammitis billardieri* Willd. and *Ctenopteris heterophylla* (Labill.) Tindale (Grammitidaceae). *Aust J Bot* 8: 11-37.
- Stone, I. G. (1965) The gametophytes of the Victorian Hymenophyllaceae. *Aust J Bot* 13: 195-224.
- Takahashi, N., Hashino, M., Kami, C., and Imaichi, R. (2009) Developmental morphology of strap-shaped gametophytes of *Cohysis decurrens*: a new look at meristem development and function in fern gametophytes. *Ann Bot* 104: 1353-1361.
- Takahashi, N., Kami, C., Morita, N., and Imaichi, R. (2012) Comparative development of heavily asymmetric-cordate gametophytes of *Anemia phyllitidis* (Anemiaceae) focusing on meristem behavior. *J Plant Res* 125: 371-380.
- Watkins, J. E. Jr., Mack, M. K., and Mulkey, S. S. (2007) Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns. *Am J Bot* 94: 701-708.
- Winther, J. L., and Friedman, W. E. (2007) Arbuscular mycorrhizal symbionts in *Botrychium* (Ophioglossaceae). *Am J Bot* 94: 1248-1255.
- Winther, J. L., and Friedman, W. E. (2009) Phylogenetic affinity of arbuscular mycorrhizal symbionts in *Psilotum nudum*. *J Plant Res* 122: 485-496.
- Yoroi, R. (1972) Studies on spore germination and gametophyte of Japanese Hymenophyllaceae. The Science Report of the Tokyo Kyoiku Daigaku Sec.B, Vol.15 (225), pp 81-110.

Received: 22 February 2014