

## 日本における古花粉学および花粉形態研究の課題

楡井 尊\*

## Some problems of paleopalynological and pollen morphological studies in Japan

NIREI, Takashi\*

## 要旨

日本における花粉形態研究では、日本産の種子植物のすべての種の花粉について調べられていない。本論では特に、現生の花粉形態研究の現状、外壁構造の重要性、APG 分類体系と花粉形態との整合性、絶滅属の問題などについて、いくつかの例を挙げて検討した。スギ科（狭義）の花粉化石記載は、研究者により同定基準が異なるなどの問題点も指摘した。

近年、花粉化石で記載されるようになった分類群があるので、過去の研究と比較するとき注意が必要である。

キーワード： 花粉形態学、古花粉学、APG 植物分類体系

## 1. はじめに

花粉形態研究は、花粉化石を研究する古花粉学の基礎となる重要な分野であるとともに、植物分類学とも密接に関わる。ところが、花粉分析に基づく古環境・古植生に関する研究は、数多く行われているにもかかわらず、日本では現生および化石の花粉形態に関する研究は相対的に少ない。ここでは、花粉形態研究の現状と課題をいくつか指摘し整理した。今後の古花粉学の発展に寄与すれば幸いである。なお、花粉形態の記載用語は原則として、楡井・那須（2000）によった。

## 2. 日本における現生花粉形態研究の現状

古花粉学（Paleopalynology）および花粉分析（Pollen analysis）は、現生花粉の形態、すなわち外形、彫紋、発芽装置、その他の形態に関する情報を基礎に行われている。古花粉学および花粉分析の基礎資料となる現生花粉の形態研究をまとめている日本産花粉の図鑑類は、現在までに光学顕微鏡による観察を主とするものとして幾瀬（1956, 2003）、鳥倉（1973）、中村（1980）などが、電子顕微鏡による観察を主とするものとしては、黒沢（1991）、三好ほか（2011）が出版されている。これらは、花粉化石を同定する際に

必要な情報が記載されており、重要な文献となっている。

そのうちもっとも記載された分類群の数の多い幾瀬（2003）は、207科1205属3089種を記載している。中村（1980）は155科624属1114種、三好ほか（2011）は207科794属1305種を記載している。日本産の種子植物の種数は約5500である（日本植物分類学会, 2007）から、すべての種の花粉が記載されていないことになる。花粉分析では、種子植物の花粉のみならず、シダ植物の胞子、コケ植物の胞子も検出される。シダ植物の胞子について、光学顕微鏡（明視野、位相差、微分干渉）、走査型電子顕微鏡を駆使して、詳細な記載を行った那須・瀬戸（1986）は特筆される。

このように網羅的に記載することとは別に、花粉分析において重要な分類群については、個別の分類群ごとに研究が進められている。マツ科については、Ueno（1959）、Saito and Tsuchida（1992）など、コナラ属（*Quercus*）については、藤木・三好（1995）、藤木ほか（1996）などがある。花粉または胞子化石を論じたもので形態の記載があるものの例としては、イヌカラマツ属（*Pseudolarix*）（田井・上野, 1965）、アカウキクサ属（*Azolla*）（瀬戸・那須, 1975）、タヌキ

2011年8月31日受付, 2012年1月26日受理

\* 〒369-1305 埼玉県秩父郡長瀬町長瀬1417-1 埼玉県立自然の博物館

Saitama Museum of Natural History, 1417-1 Nagatoro, Nagatoro-mach, Chichibu-gun, Saitama, 369-1305, Japan

E-mail: nirei.takashi@pref.saitama.lg.jp

モ属 (*Utricularia*) (辻, 1979), センダン属 (*Melia*) (辻, 1986) などがある。

これらの花粉図鑑類や個別の分類群の記載をもとに、花粉形態による検索表が提案されている (大西・渡辺, 2002; 三好ほか, 2011)。大西・渡辺 (2002) は花粉化石の検索表であるので鮮新-更新統に産出する日本からの消滅属を含んでいるが、三好ほか (2011) の検索表には含まれない。

結局のところ、花粉形態は、すべての種が記載されてはいないし、その記載レベルもまちまちである。花粉形態の計測にはたいへんな労力が必要であり、すべての種を同じレベルで記載し尽くすことは現実的でない。古環境復元に重要な分類群や分類学的に課題の多い分類群から順次研究が進められていくことが現実的だと思われる。

### 3. 外壁構造の重要性

花粉分析においては、光学顕微鏡下で同定・計数されており、花粉の外壁構造の観察が欠かせない。図1は、Faegri and Iversen (1964) による外壁の構造の模式図である。花粉壁 (pollen wall) は、内壁 (intine) と外壁 (exine) に分けられるが、外壁の構造は分類群によって差異があり同定の際に重要である。外壁は外層が外表層 (tectum) と柱状層 (columellae) をもつ複構造 (tectete) とそれらをもたない単構造 (intectete) がある。花粉の多くは複構造の外壁をもつ。日本産花粉図鑑類の記載内容は、外形、発芽装置の配列、粒径、彫紋の記載にとどまり、複構造の細部や外壁の構造に関する記載は十分でない。また、走査型電子顕微鏡の普及に伴い、電子顕微鏡下での彫紋の観察・記載は増えている。

ところで、日本語での花粉形態記載用語では exine を外膜と表現することが多かった。しかし花粉は細胞壁であるので、細胞膜と紛らわしい用語は避けるべきである (高橋, 1995) ので、ここでは外壁という用語を用いる。古い文献の多くが外壁を外膜と表現して

るので、注意が必要である。

走査型電子顕微鏡では、花粉の表面の彫紋の微細構造が判ることが有利な点であるが、観察の前処理として、金あるいは、金・パラジウム合金を蒸着するため、柱状層より内部の構造は観察が難しい。一方、光学顕微鏡はその解像限界が0.2 $\mu$ m であるものの、光学顕微鏡下でピントを順におくらせ得られる明暗のパターンを分析する L-O 分析法 (Erdtman, 1952) により、複構造を立体的に観察できる (図2)。例えば、那須・飯田 (1978) はソバ属花粉の外壁構造観察し、島状の底部層 (foot layer) をもつ複雑な外壁構造を記載している (図3)。

また、外壁の厚さも分類群によっては重要な指標となる。楡井・崎尾 (2008) は、トネリコ属 (*Fraxinus*) においてシオジ節 (Sect. *Fraxinus*) は外壁外層 (ektexine) の厚さが1 $\mu$ m 以下であることに対し、トネリコ節 (Sect. *Ornus*) は1.6~1.4 $\mu$ m と厚い点で異なり、同定の指標となることを見いだした。この形質は、走査型電子顕微鏡では花粉の断面が見える標本でない外壁の厚さは観察できない。従って、花粉形態の研究を進めるには、電子顕微鏡による観察と光学顕微鏡による観察を相互に補うことが必要である。

ところで、花粉化石の同定の指標として粒径を用いることがかつて多く行われていた (田井・上野, 1965; Tai, 1973など)。しかしながら、花粉化石の粒径は、封入剤によっては経年変化する (中村, 1967, 1980)。花粉化石の粒径は相対的な基準で、統計的な傾向として示すことは可能だが、花粉化石自体の同定基準には使えない。ほかの基準を求めることが必要で、特に外壁の内部構造に着目することが重要と思われる。

このように、複構造花粉の外壁構造は、光学顕微鏡を用いた L-O 分析でない観察できない形質である。花粉分析学的研究が光学顕微鏡を主に用いて行われていることから、光学顕微鏡の特性と能力を生かした花粉形態観察が重要といえる。

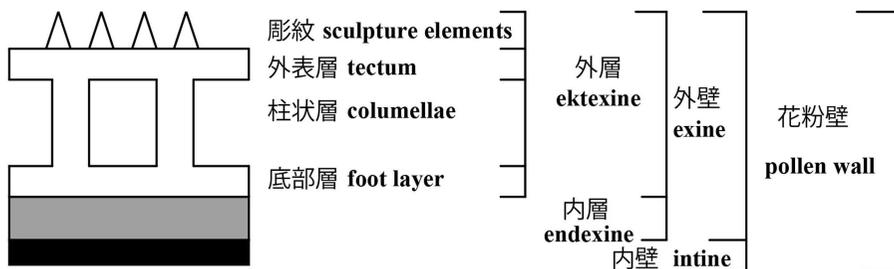


図1 花粉壁の構造と記載用語。Faegri and Iversen (1964) による区分をもとに作成。

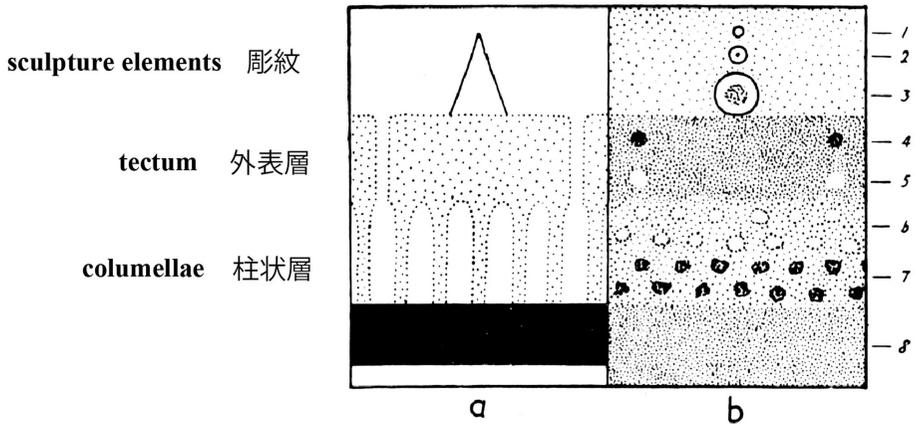


図2 L-O分析法による花粉壁の構造 (Erdtman, 1952). Erdtman (1952) の図を一部改変し, Faegri and Iversen (1964) の外壁の用語を対応する部分に加筆した. 光学顕微鏡下でbの1~8の順にピントをおくと得られる明暗のパターンからaの外壁の構造を得ることができる.

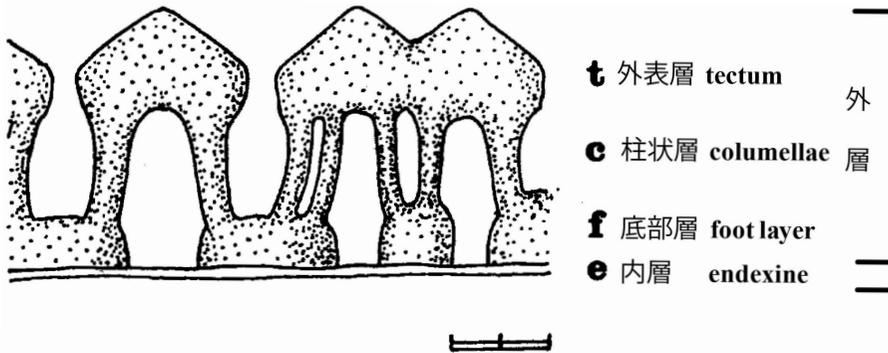


図3 ソバ属花粉の外壁構造. 那須・飯田 (1980) を一部改変. スケールは2  $\mu$ m.

#### 4. 花粉形態と植物分類体系

花粉形態は植物の分類に重要である. 遺伝子解析を基にしたAPG分類体系 (Angiosperm Phylogeny Group, 2003, 2009など) では, 真正双子葉類は三溝型花粉を基本的にもつ単系統群とされる (大場, 2009). APG分類体系では, カエデ科がムクロジ科に含まれるなど, 慣れ親しんだ分類と異なる点が多い. ここでは, 科の移動のあった分類群について, 花粉形態による分類とAPG分類体系を比較してみる.

ガマズミ属 (*Viburnum*) は, 従来スイカズラ科 (Caprifoliaceae) に属していたが, APG分類体系では, レンプクソウ科 (Adoxaceae) に移された. スイカズラ属 (*Lonicera*) やタニウツギ属 (*Weigela*) などスイカズラ科の花粉形態は, 彫紋が刺状紋である点で共通するが, ガマズミ属は網状紋である点で異なっている. レンプクソウ属 (*Adoxa*) は網状紋であるので

ガマズミ属とは共通する. したがって, ガマズミ属がスイカズラ科からレンプクソウ科に変更されたことは, 花粉形態による彫紋を基にした分類と整合的である.

また, エノキ属 (*Celtis*) やムクノキ属 (*Aphananthe*) はニレ科であったが, アサ科 (Cannabaceae) に移された. ニレ属 (*Ulmus*) やケヤキ属 (*Zelkova*) などのニレ科 (Ulmaceae) の花粉はその彫紋がしわ紋 (rugulate) ~ 網状紋 (reticulate) であるのに対し, エノキ属とムクノキ属は粗状紋 (scabrate) であり, アサ科のカラハナソウ属 (*Humulus*) やクワ属 (*Morus*) と類似する. 花粉形態は, 外形や粒径に違いがあっても, 科レベルでは彫紋に共通性があることが多いので, これらの例は, 花粉形態の特徴では整合的でなかった従来の分類に対して, APG分類体系において整合的になった例といえる.

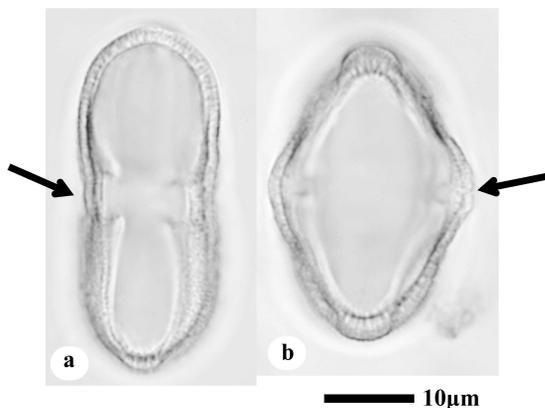


図4 セリ科花粉化石 (a) とチドメグサ属花粉化石 (b). いずれも赤道面観。埼玉県鴻巣市。完新統産 (楡井・小林, 2010). 矢印の部分が発芽装置。光学断面のため、2つの発芽装置が見えるが、他の1つは背面にあり見えない。

一方、チドメグサ属 (*Hydrocotyle*) はセリ科 (Apiaceae) からウコギ科 (Araliaceae) に移された。セリ科は種類も多く花粉形態も多様だが、基本的に三孔溝粒 (tricolporate) で極軸長 (P) と赤道径 (E) の比が2倍以上の過長球形で、粒径は赤道径が10~20 $\mu\text{m}$ である。セリ科の彫紋の記載は、中村 (1980) は棒状紋 (baculate), 三好ほか (2011) はしわ状紋, 幾瀬 (2003) は細網状紋としており、まちまちである。ウコギ科は三孔溝粒, 赤道径は20~35 $\mu\text{m}$ で多くが長球形 (P/E比が2~1.33) であるものが多い (数値はいずれも中村, 1980)。彫紋は網状紋である。ウコギ科とセリ科の花粉では三孔溝粒である点で共通するが、P/E比や彫紋に違いがあると言える。チドメグサ属は過長球形である点では、ウコギ科よりもセリ科に類似するが、赤道に配置する発芽装置 (germinal aperture) 周辺が突出することや、外壁外層が極付近で厚くなる特徴はセリ科の一般的な形態とは異なる (図4)。セリ科は種数も多く、花粉形態の多様性の検討が課題であるといえる。今後の検討が待たれる。

##### 5. 絶滅属の同定に関する問題

鮮新-更新統の花粉化石の中には、現在は日本では消滅しているが、中国大陸や朝鮮半島に現生する分類群の化石が発見される。それらの絶滅層準は、分類群によって、また地域によって異なるので生層序学的に重要である。1980年代までに産出報告がなされた絶滅

属には、イヌカラマツ属 (*Pseudolarix*)、アブラスギ属 (*Keteleeria*)、メタセコイア属 (*Metasequoia*)、カリヤグルミ属 (*Carya*)、フウ属 (*Liquidambar*)、ヌマミズキ属 (*Nyssa*) などがある。近年になって、花粉形態の検討が進んだ結果、いくつかの分類群が新たに同定されるようになってきた。最近同定されるようになった例をあげる。

ニレ科のハリゲヤキ属 (*Hemiptelea*) は、現生種と化石の花粉形態の検討からニレ科の他の属であるニレ属やケヤキ属とは彫紋が異なり、識別可能であることが、楡井 (1996) によって示された。Hongo (2007) はポーリング資料の花粉分析結果からハリゲヤキ属の時空間的な分布を検討し、その古生態を検討した。ハリゲヤキ属の花粉化石は更新世以前の花粉分析学的研究の中で、ほぼ必ず同定されるようになってきた。裏返して言えば、1990年代までの更新世以前の花粉分析学的研究の中で、*Ulmus-Zelkova* (ハイフンは and/or の意味で古花粉学では広く使われている) と記載されてきたものには、ハリゲヤキ属が含まれている可能性があることになる。

キクロカリア属 (*Cyclocarya*) は、クルミ科 (Juglandaceae) の単型属で中国に現存する。花粉形態は、クルミ属 (*Juglans*) やサワグルミ属 (*Pterocarya*) が5~8の発芽装置をもつことに対し、キクロカリア属は発芽装置が3~5と少なく (図5)、発芽装置周辺で外壁外層が顕著に肥厚する (図6) ことで区別できる。肥厚部が顕著であることと発芽装置数からカバノキ科 (Betulaceae) のハンノキ属 (*Alnus*) と類似する印象があるが、彫紋が他のクルミ科の属と同様、疣状紋 (verrucate) であり、カバノキ科の各属がしわ状紋 (ruglate) であることとは異なる。また、発芽装置の形態も異なっている。しかしながら、注意深く識別点をチェックしないとハンノキ属などとの混同の可能性があると思われる。Hongo (2007)、楡井 (2007)、本郷 (2009) などにキクロカリア属の花粉化石の記載例がある。

カタヤ属 (*Cathaya*) は、マツ科の1属1種の分類群で、マツ属 (*Pinus*) に類似する花粉形態を示すが、「花粉本体の背部の内部を構成する物質は *Pinus* 属よりも密に分布し、一つ一つの構成物が太い内部構造や外形の特徴を総合的に観察すること」で、同定可能なことが齋藤ほか (2001) で示された。従来は、*Pinus* 属と混同されている可能性が考えられる。

このように、先行研究との比較の際に、従来同定されていない分類群のあることを念頭に置く必要があることになる。

# JUGLANDEAE

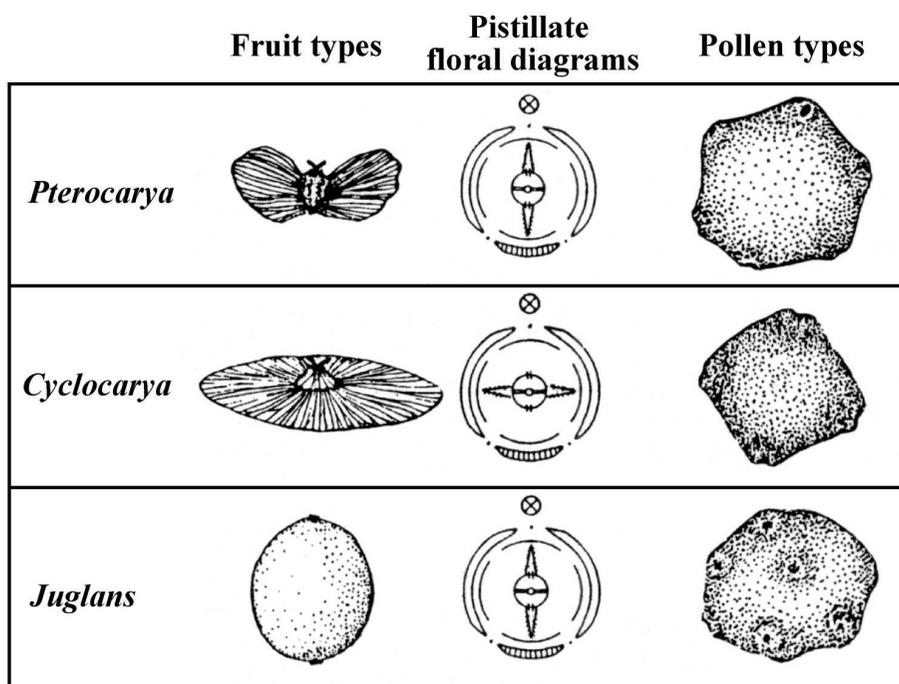


図5 Juglandeae (クルミ亜科)の果実、雌花の花式図、花粉のタイプ。Cyclocaryaは、JuglansやPterocaryaより発芽装置が少ない。Manchester (1987) を一部改変。

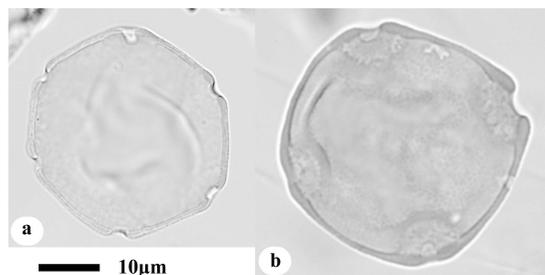


図6 *Juglans*-*Pterocarya* (a)と*Cyclocarya* (b)の花粉化石。いずれも極面観。a:長野県神城盆地完新統産(楡井, 2009)。b:埼玉県下部更新統上総層群仏子層産(楡井, 2012)。

6. スギ科(狭義)植物の花粉の分類にまつわる問題  
球果類の遺伝子解析による分類を行なったFarjon (2008)によれば、スギ科(Taxodiaceae)はヒノキ科(Cupressaceae)に含まれている。スギ科(狭義)はスギ属(*Cryptomeria*)、メタセコイア属(*Metasequoia*)、セコイア属(*Sequoia*)、セコイアデンドロン属(*Sequoiadendron*)、ヌマスギ属(*Taxodium*)、スイショウ属(*Glyptostrobus*)、コウヨウザン属(*Cunninghamia*)、ミナミスギ属(*Athrotaxis*)、タイワンスギ属(*Taiwania*)

の9属からなる。そのうち5属が1属1種であり、遺存的隔離分布あるいは固有分布が著しい(堀田, 1974)。また、新第三紀~第四紀前期に繁栄し消滅の過程をたどった分類群としてメタセコイア属(*Metasequoia*)、スイショウ属(*Glyptostrobus*)などが含まれ、古植物学的にも生層序学的にも重要な分類群が多い。

スギ科(狭義)の花粉形態において、指状突起を有するものはスギ属、セコイア属、メタセコイア属、ヌマスギ属、スイショウ属の5属で、指状突起が極めて短いのはタイワンスギ属とコウヨウザン属の2属、ミナミスギ属とセコイアデンドロン属については不明である。これらの多くは日本における消滅属で、花粉化石で同定できるかどうかは重要である。

指状突起を有する5属は、外層の厚さ、annular ring (Sohma, 1985)の有無、指状突起の形態などに違いがあるが、花粉化石の場合はこれらの特徴が明確に観察できない場合も多い。それでも過去の研究例では、いくつかの分類群が同定されている。ところが、これら分類群の記載が研究者により異なる。スギ科の花粉の同定と記載については多くの異なる立場の研究例があり、相馬(1986)のまとめがある。

花粉化石の検索表を示した大西・渡辺(2002)で

は、指状突起（乳状突起と記されている）のあるスギ科（狭義）のコウヨウザン属、スギ属、セコイア属、メタセコイア属、ヌマスギ属、スイショウ属について、指状突起の短いものと指状突起が存在し極めて短いものに分け、それ以下の区分は粒径の大きさによっている。一方、三好ほか（2011）は、指状突起のある花粉を、突起の先端が曲がるグループ（スギ属）と曲がらないグループ（メタセコイア属、セコイア属、コウヨウザン属、ヌマスギ属、スイショウ属）に分けた。スギ属については、Sohma（1985）の annular ring に相当すると思われる彫紋の特徴を記述している。それ以下の区分の基準は示していない。タイワンスギ属とコウヨウザン属は検索表の対象になっていない。

Sohma（1985）はメタセコイア（*Metasequoia glyptostroboides*）とスギ（*Cryptomeria japonica*）の花粉形態を透過型電子顕微鏡と光学顕微鏡で詳細に観察し、スギには明瞭な annular ring があることを示した。ただし、ほかの分類群にも annular ring が観察できる例があるとして、同定基準とするには不適切とした。

筆者は、スギ科（狭義）のうち指状突起を有する花粉の中で、外壁が厚く annular ring のある指状突起を有する花粉は、スギ属であると判断している。そのほかの指状突起を有する分類群も外壁の厚さなどで区分可能と考えているが、詳細な観察と計測が必要と思われる。

ところでマツ属は、花粉本体の遠心極面が疣状紋であるか平滑紋であるかで単維管束亜属（*Haploxylon*）か複維管束亜属（*Diploxylon*）か区別できるが（Ueno, 1959）、検鏡時に遠心極面が観察できない位置にある場合もあり、その場合、単維管束亜属、複維管束亜属と不明マツ属（indistinct *Pinus*）の3つに分けて記載することが行われている。

スギ科（狭義）の指状突起を有する花粉化石も決定できる同定基準が観察しがたい場面もあるので、マツ属と同様、同定基準が観察しがたい場合には、不明スギ科（indistinct Taxodiaceae）とするのが妥当であろう。ただし、ヒノキ科にスギ科（狭義）を含める新たな分類体系を記載に取り入れるなら、Taxodiaceae とは表現できない。Farjon（2008）の分類に従えば、長い指状突起を有する5属は、Sequoioideae と Taxodioideae に含まれるので、上記の花粉形態による区分をしない場合は indistinct Sequoioideae-Taxodioideae と表記するのが良いであろう。

現在、日本での古花粉学的研究では、従来通りスギ科（狭義）花粉は Taxodiaceae と表記している例がほとんどだが、今後はヒノキ科とする分類体系に準拠

した記載が行われるようになるであろう。その際、どの分類体系で記載したか明確にする必要があるとともに、スギ科（狭義）のように議論の多い分類群については、少なくとも同定の根拠も示す必要があると思われる。

## 7. おわりに

古花粉学および花粉分析学的研究の基礎となる花粉形態の研究は、未解明な点が多く課題を残している。分子情報を基にした新たな植物分類体系の進歩も考慮しつつ、より同定精度の高い検討が行えるよう、花粉形態の研究を推し進める必要がある。

## 謝辞

元大阪市立自然史博物館の故那須孝悌氏には、花粉形態の観察方法についてご指導いただき、絶滅属の同定に関しても多くの示唆を与えていただいた。埼玉県教育局の須田大樹氏には、種子植物の種数についてご教示いただいた。査読いただいた、大阪市立自然史博物館の塚腰実氏、名城大学の齊藤毅氏には有益なご指導をいただいた。記して感謝の意を表する。

## 引用文献

- Angiosperm Phylogeny Group (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**, 399-436.
- Angiosperm Phylogeny Group (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**, 105-121.
- Erdtman, G. (1952) *Pollen Morphology and Plant Taxonomy Angiosperms (An Introduction to Palynology)*. Almqvist & Wiksell, Stockholm, Sweden, 553pp.
- Farjon, A. (2008) *A natural history of Conifers*. Timber Press, Portland, 304 pp.
- Feagri, K. and Iversen, J. (1964) *Textbook of pollen analysis*. Munksgaard, Copenhagen, Denmark, 237pp.
- 藤木利之・三好教夫 (1995) アカガシ亜属（ブナ科コナラ属）の花粉形態. 日本花粉学会誌 **41**, 21-29.
- 藤木利之・守田益宗・三好教夫 (1996) 日本産コナラ亜属（ブナ科コナラ属）の花粉形態. 日本花粉学会誌 **42**, 107-116.
- 堀田 満 (1974) 植物の進化生物学Ⅲ 植物の分布と分化. 三省堂, 東京, 400頁.
- Hongo, M. (2007) Satratigraphic distribution of *Hemiptelea*

