Fiddle Headと葉軸・羽軸の溝の形成並びに展開過程の研究

ーイヌワラビとミヤマシケシダの比較研究をとおしてー

原　　嘉　彦

Y. Hara : Study on Formation and Developmental proccess at groove of Fiddle Head or Costa and Rachis in Pteridophyta. Through comparison with *Athyrium niponicum*(Mett)Hance and *Lunathyrium pycnosorum* (Christ) Koidz.

I はじめに

Fiddle Head とは，薄のうシダ類の葉の形成過程の初期において生ずるところの，通称"わらびまき"と言われているもののことで，葉柄がかなり伸長するまで，葉身の部分は，Fiddle Headの形態で成長を続けた後，葉身を拡げて成熟した葉になって行くものが多い。成熟葉の組織や形態の基本的な形成は，Fiddle Head の時期にすでに行なわれている。シダ類の形態の解剖学的研究は，前世紀から蓄積されてきており，今世紀第1・4半期までのシダの形態については，Bower, F. O.により，The Ferns として，3巻にまとめられている。シダ類の脈系の組織形成については，Gobel は1922年に*Adiantum*の葉で，Play は1960年に，*Nephrolepis exaltata* の葉で，続いて1962年に，*Regnellidium diphylum* の羽片で，原襄は，1962年にクサソテツの小羽片で，続いて，1964年にコウヤワラビの羽片で研究し，報告した。シダ類の脈理（外部形態）については，岩槻邦男が，ヒメシダ群シダ類の葉脈について，1962年にシダ類の脈理（外部形態）については，1969年に報告し，その他，シダ植物の分類学的研究の中で，数多く発表されている。

但し，これらの研究は，いづれも，葉軸や葉軸の溝の形態形成については，ふれていない。そこで，葉身の展開過程を追うなかで，どのように溝を生じてくるのか，特に，葉軸と羽軸の溝が接続するイヌワラビと，接続しないミヤマシケシダとの異質性は，どこにあるのかを，追求してみようとしたのが，この研究である。この研究を行なうにあたり，指導助言並に校閲をして下さった，京都大学岩槻邦男先生に厚く感謝の意を表する次第である。

II 材料と方法

イヌワラビとミヤマシケシダは，山野に自生するものを採集し，観察した。切片の観察には，FAA I液を固定液とし，キシロール・パラフィン法によって，パラフィンに埋没し，ミノット式ミクロトームを用いて作成した。厚さ5～15μの切片を用いた。染色液には，ヘマトキシリン，サフラニン，ファストグリーンを用いたが，染色しないで観察したものもある。写真は，キャノンFTを用いて撮影した。

III、経果と考察

イヌワラビの根茎は，横に這い，地下のFiddle Head は，晩夏から晩秋にかけて，形成され

るものが多いが，不定期に，春や夏にも形成されるものがあり，根茎の先端に数個（図Ｉ）束生することが多いが，１～２個先端に生ずるものもあり，土地の肥沃度によってふくらみの大きいものもあれば，貧弱なものもある等，個体変異が大きい。ミヤマシケシダの根茎は，ほゞ直立し，上方に数個～１０数個のFiddle Headを，晩夏から晩秋にかけて形成する。イヌワラビ・ミヤマシケシダ共に，翌春，地上にFiddle Headを持ちあげてくることになる。

Fiddle Headの初期形成は，先ず，根茎に突出部（図２・ａ）を生じることから始まる。突出部は，更に突出するにつれて，負の屈地性を示すため，重力の方向と逆の方向に屈曲しはじめる（図２・ｂ）。この部分は，根茎の組織をそのまま延長したと考えられる，丈夫な組織でできあがっており，やがて，葉柄基部となって，葉身を根茎にしっかりと固定する部分となるところである。図２のａ・ｂ共に，イヌワラビの切片によって得たものであるが，ミヤマシケシダにおいても，ほぼ同種で，両者共に太さと長さを増しつづけ，鱗片も生じ，0.5～1.5㎝に達する頃から，鱗片内に，イヌワラビではほゞ葉柄に直角方向に，ミヤマシケシダでは，ほゞ斜上に生じた，ぽつんと肉眼でみとめられる，小さな葉身の原基を認めることができる。

イヌワラビでは，直立部・屈曲部に，長さや太さを増しながら，屈曲部の最先端は，うずまき状にまいているものの，屈曲部より先全体は，下方に向いたままで，成長を続ける。屈曲部より先端部までが，葉身の原基（原始葉身）であり，成長につれて，羽片の原基が分化してくる。イヌワラビは，屈曲部で２つ折りになった形（図３）をしているが，ミヤマシケシダでは，先端部だけでなく，屈曲部より先全体が，うずまき状に巻きこみながら成長するので，球状になる。そこで，イヌワラビのような，Fiddle Head を，２つ折り型と名付け，ミヤマシケシダのようなHiddle Headを，うずまき型と名づけた。

溝は，屈曲部附近で生じ，それより先の方は，成長に伴って，持続的に形成されて行く。どのようにして，溝が形成されるのか，追求するため，屈曲部より先が１㎝位の，Fiddle Hiddleの横断の連続切片と，縦断の切片とを作り，観察した結果は，次のようであった。

イヌワラビでは，最先端の部分は，図４のように，うずまき状に巻きこんで成長しているが，頂端には，頂端始原細胞があり，ところどころにみられる白斑部は，羽片の原基を生じたか，生じつつある部分であると考えられるが，この部分の横断面の観察では，まだ，溝は形成されていない。次には羽片の原基が生じ，羽片が，まきこんでくるが，この段階に達しても，溝の形成はみられない（図5ａ）が，この段階では，向軸側に，明らかな平坦部が，形成されており，表皮細胞層が明確になり，表皮細胞の平坦部の角に，表皮細胞の突出がみられる。これは，腺毛の突出しはじめで，腺毛は，表皮の角の部分から特に，さかんに突出し，図５・ｂにも，みられる。図５・ｂは，図５・ａより，発達が進んでいる断面を示しており，断面の形が，四角ばっていて，向軸側の表面全体に，やや彎曲がみられはじめ，維管束も，だ円形状になっている。更に発達がすすんでいる断面・図５・ｃでは，向軸側の表面に，なめらかな凹状形と，側端への突出が，観察され，維管束に

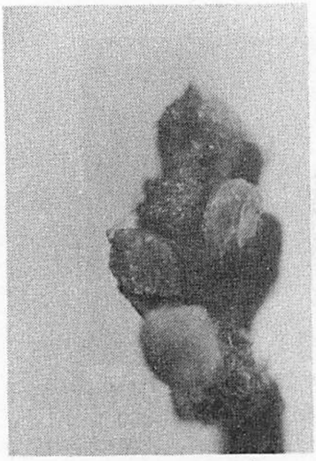


図1　イヌワラビの地中にみられる　　（接写）束生の FiddleHead（肥大型）

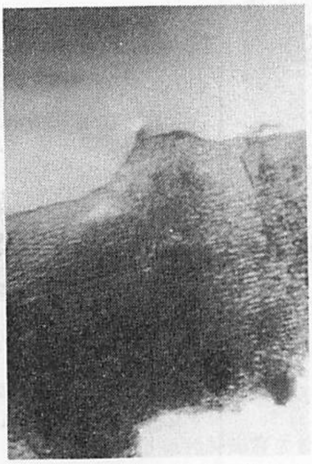


図2. a　根茎の途中に生じはじめたイヌワラビ葉柄基部の始源(×20)

図2. b　図2. aが更に成長して屈曲しはじめたもの（×20）

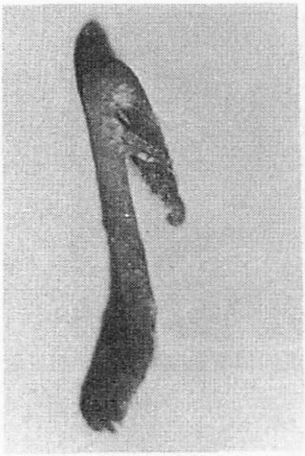


図3　　地上にあらわれたイヌワラビのFiddld Head（接写）

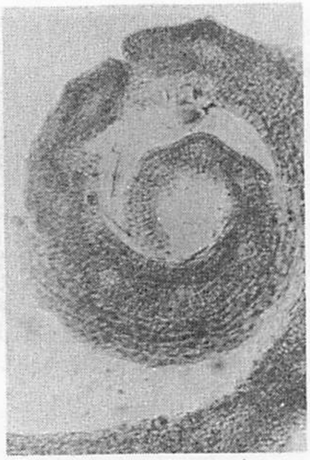


図4　Fiddle Head（イヌワラビ）の先端部の断面（×20）

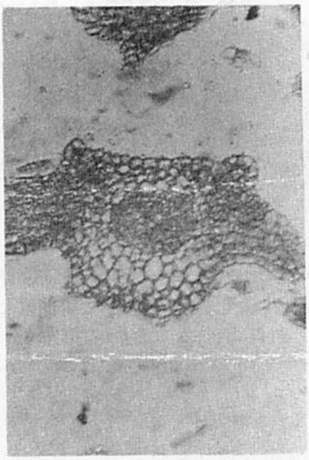


図5. b（×50）

図5 a・b・cは、イヌワラビのFiddle Headの羽片原基の生じた断階の横断面（葉軸）

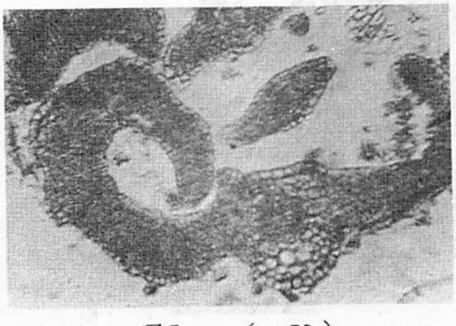


図5. a　（×50）

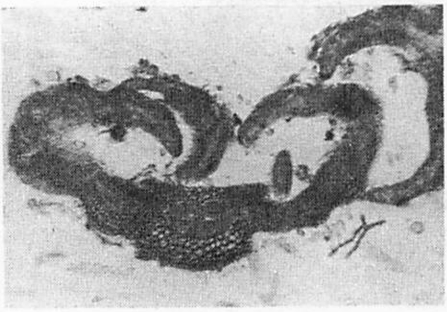


図5. c　（×50）

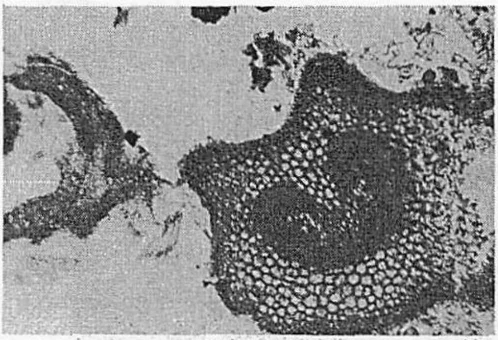


図 6. イヌワラビの向軸側に溝（又は溝の縁）の完成した状態の横断面（葉軸）（×50）

凹点
↓

図 7　地中にある屈曲初期のFiddle Head（イヌワラビ）の縦断面　（×50）

図 8. a　Fiddle Head（ミヤマシケンダ）の横断面発達段階の異った断面が5っほどある。右側の一番大きいのは葉柄基部　（×20）

図 8. b　ミヤマシケンダの横断面（葉軸）　（×50）

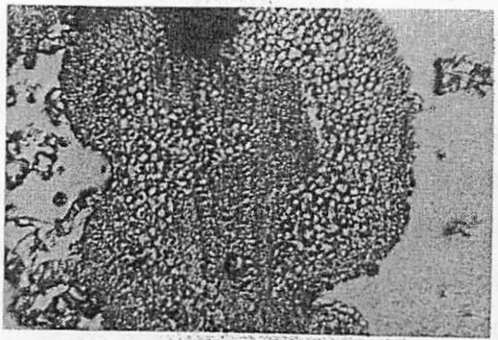


図 8. c　ミヤマシケンダの横断面（葉軸）

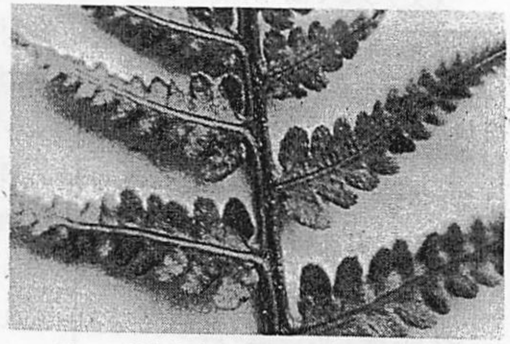


図 9　成熟葉（イヌワラビ）　（接写）

るものが多いが，不定期に，春や夏にも形成されるものがあり，根茎の先端に数個（図I）束生することが多いが，1～2個先端に生ずるものもあり，土地の肥沃度によってふくらみの大きいものもあれば，貧弱なものもある等，個体変異が大きい。ミヤマシケシダの根茎は，ほゞ直立し，上方に数個～10数個のFiddle Headを，晩夏から晩秋にかけて形成する。イヌワラビ・ミヤマシケシダ共に，翌春，地上にFiddle Headを持ちあげてくることになる。

Fiddle Headの初期形成は，先ず，根茎に突出部（図2・a）を生じることから始まる。突出部は，更に突出するにつれて，負の屈地性を示すため，重力の方向と逆の方向に屈曲しはじめる（図2・b）。この部分は，根茎の組織をそのまま延長したと考えられる，丈夫な組織でできあがっており，やがて，葉柄基部となって，葉身を根茎にしっかりと固定する部分となるところである。図2のa・b共に，イヌワラビの切片によって得たものであるが，ミヤマシケシダにおいても，ほぼ同種で，両者共に太さと長さを増しつづけ，鱗片も生じ，0.5～1.5㎝に達する頃から，鱗片内に，イヌワラビではほゞ葉柄に直角方向に，ミヤマシケシダでは，ほゞ斜上に生じた，ぽつんと肉眼でみとめられる，小さな葉身の原基を認めることができる。

イヌワラビでは，直立部・屈曲部に，長さや太さを増しながら，屈曲部の最先端は，うずまき状にまいているものの，屈曲部より先全体は，下方に向いたままで，成長を続ける。屈曲部より先端部までが，葉身の原基（原始葉身）であり，成長につれて，羽片の原基が分化してくる。イヌワラビは，屈曲部で2つ折りになった形（図3）をしているが，ミヤマシケシダでは，先端部だけでなく，屈曲部より先全体が，うずまき状に巻きこみながら成長するので，球状になる。そこで，イヌワラビのようなFiddle Headを，2つ折り型と名付け，ミヤマシケシダのようなHiddle Headを，うずまき型と名づけた。

溝は，屈曲部附近で生じ，それより先の方は，成長に伴って，持続的に形成されて行く。どのようにして，溝が形成されるのか，追求するため，屈曲部より先が1㎝位の，Fiddle Hiddleの横断の連続切片と，縦断の切片とを作り，観察した結果は，次のようであった。

イヌワラビでは，最先端の部分は，図4のように，うずまき状に巻きこんで成長しているが，頂端には，頂端始原細胞があり，ところどころにみられる白斑部は，羽片の原基を生じたか，生じつつある部分であると考えられるが，この部分の横断面の観察では，まだ，溝は形成されていない。次には羽片の原基が生じ，羽片が，まきこんでくるが，この段階に達しても，溝の形成はみられない（図5 a）が，この段階では，向軸側に，明らかな平坦部が，形成されており，表皮細胞層が明確になり，表皮細胞の平坦部の角に，表皮細胞の突出がみられる。これは，腺毛の突出しはじめで，腺毛は，表皮の角の部分から特に，さかんに突出し，図5・bにも，みられる。図5・bは，図5・aより，発達が進んでいる断面を示しており，断面の形が，四角ばっていて，向軸側の表面全体に，やや彎曲がみられはじめ，維管束も，だ円形状になっている。更に発達がすすんでいる断面・図5・cでは，向軸側の表面に，なめらかな凹状形と，側端への突出が，観察され，維管束に

も，向軸側では，なめらかな凹状がみられる。この時期を，溝形成の初期と，みなすことができるであろう。この形態の向軸側の側方への突出部を，上方に持ちあげ，全体を，向軸側の中央部が凹状になるように曲げると，図6のようになって行く。従って，内部組織の維管束も，中央が凹状になって，ほゞ，凹状が，並行して，進行している。このことから，図5・cから図6への進行は葉軸の発達過程で，翼の突出部を持ちあげ，突きあげるような，全体の組織づくりが，行なわれることによって，溝を形成していったのではないか，と思われるが，もっと確かな確証を，今後の研究によって，得ることが，必要であろう。

尚，Fiddle Head の，葉身原基のできはじめの，まだ羽片の原基ができない初期の，縦断切片は，図7のように，屈曲しはじめの向軸側に凹点が観察される。この凹点より先端の，凹点附近の横断面では，向軸側の表面は，平坦か，やゝ凹面形が観察されることから（基部では，やゝ凸状形），イヌワラビの溝形成の始点は，屈曲部のはじまるこの始点にあると言うことができるであろう。この凹始点より，基部も先端部も共に成長するために，この凹始点は，次第に上方に移動するが，移動につれて明確でなくなって行くのである。

ミヤマシケシダでは，イヌワラビのように，屈曲部ができないでうずまき状にまきこんでおり，溝の形成されはじめの部位が，切片でははっきり観察されないが，イヌワラビと同様に，基部は，根茎の組織とほとんど変わらない，丈夫な細胞をもち，葉柄基部となっており，葉身を根茎に保持するところになる部分では，溝はなく，やゝ凸面状であって，その先に，葉身の原基（原始葉身）が形成され，分化して行く。

ミヤマシケシダの葉軸の溝の形成は，イヌワラビと同じように，横断面が，円形であるところの最先端部から，向軸側では，平坦状になっている段階へと進む。しかし，両翼部の側面，又は上部への突出のはっきりした段階はみられず，向軸側全体が，両端部の丸味のある部分を除いて，滑らかな凹状面の形を持つ，形態形成が行なわれる。葉軸の肥大と共に，次第に両側面全体が盛りあがるので，凹面状部は次第におし縮められて，流れ込みがなくなり，あたかも，陥没したかのような形（図8・a・b・c）になる。即ち，イヌワラビとミヤマシケシダの溝の形の違いは，溝の縁になる部分の発達の仕方の差異によって生ずるものと考えられる。

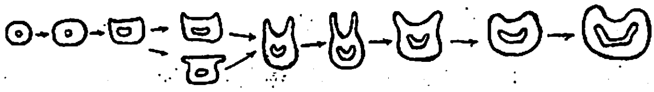
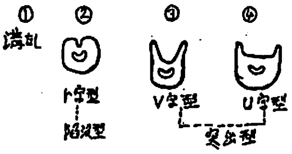
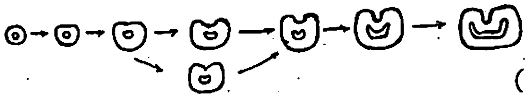


図10．a．イヌワラビの溝の形態形成（横断面）の略模式図（薬軸）





（横断面）

図 11．葉柄・羽軸の溝のタイプ

図10．bミヤマシケンダの溝の形態形成（横断面）の略模式図（薬軸）

溝の形態には，U字型，V字型，r字型のあることが知られているが，イヌワラビの溝は，流れ込んでいて，明らかにV字型であり，ミヤマシケシダは流れ込んでおらず，r字型である。U字型

も流れ込んでおり，イヌワラビの発達過程の中に，僅かではあるが，U字型と類似した状態がみられ，V字型とU字型とは，類縁関係が高いと思われる。イヌワラビとミヤマシケシダでの考察では，V字型は，向軸側の平坦面の，両端の，細胞の，分化発達による突出と全体の彎曲とにより完成して行き，r字型は，向軸側の，平坦面の，中央点附近の，発育低下と全体の発育成長による両側面からの，圧力により，できあがって行くように考えられる。そこで，U字型とV字型のように，流れ込んでいるものを突出型と名付け，r字型のものを陥没型（おちこみ型）と，名付けることにした。（図11 ）。

溝のtypeには，今のところ，①溝のないもの，②葉軸と羽軸の溝が不連続のもの，③葉軸と葉軸の溝の連続しているもの，④葉軸の溝のへりが，葉片に接続しているもの，の4つあることが知られているが，イヌワラビは，明らかに③のタイプであり，ミヤマシケシダは，明らかに②のタイプであり，③と④のタイプは，突出型に属し，②のタイプは，陥没型に属するものである（種類と溝と葉軸・羽軸の内部構造との間には，関係がないとされている）。

イヌワラビは，先述のように，葉軸の向軸側の，両翼の細胞の，上方への突出又は側方への突出が，上方へ持ちあがる事によって，溝が生ずると考えられるのであるが，葉軸の突出によって生ずる部分の組織は，分岐して生じた，羽軸の突出部の組織と同時的に発達するため，葉軸の突出部の細胞群と，羽軸の突出部の細胞群とが連続的に接続して発達するために，葉軸の突出部の細胞群は，羽軸によって中断され，従って，凹部（溝）は，葉軸と羽軸と接続することになる。葉軸・羽軸の分岐点の，上側の方の突出部は，時により生じないものもあるが，それより少し先方へ行くにつれて，再び，突出部の細胞群が盛りあがりを見せる。展開したての，若い葉で観察すると，葉軸と羽軸とが，2叉分岐的に分岐する過程で，突出部を生じ，それが成熟葉にまで及んでいると考えられる。2叉分岐的に，分岐した証拠としては，葉軸の木部（維管束）が屈曲していることと，それに伴って，溝も屈曲していることから判断される。即ち，溝の接続は，2叉分岐的に，葉軸と羽軸が分岐し，2叉分岐状のときに，突出部を生じるためで，即ち，突出部が羽軸と葉軸とで，同時的同列的に生じたための，形成物としてとらえる事ができるだろう。だから，成熟したイヌワラビでは，葉軸の突出部即ち，溝の両縁が，羽軸に沿って，羽軸の下側の溝の縁と接続してしまうことになり，図9のように，葉軸の溝と羽軸の溝とが中断されずに，つながる結果となるにいたる。葉軸を茎の分岐におきかえて考えると，この分岐形態は，2叉分岐から，片出軸分岐の形に変わり，単軸分岐の形に変わる。発展過程を示すものと考えられる（叉状型仮軸分枝的）。

ミヤマシケシダでは，できはじめの未熟葉では，葉軸と羽軸とは，2叉分岐的であるけれども，イヌワラビと同じ程度に展開したもので，この両者を比較すると，ミヤマシケシダでは，既に，葉軸が直線的であり，主軸性が確立していると言えるだろう。このように，単軸的形態がずっと早く確立し，溝が生ずる時点では，葉軸が主軸的に成長した葉軸から，側枝的に分岐する枝と同様に，葉軸の溝とは無関係に，羽軸のつけねから，溝の形態形成が行なわれる形態をとって，羽軸が成熟

して行くために，溝がつながらないのであろうと考えられる。また，前述の様に，陥没型であるミヤマシケシダでは，羽軸の溝と，葉軸の溝とが同時発生的でなく，葉軸の溝の形成が先行しており，葉軸の縁（突出部）の，縦に走っている細胞群を断ち切って，葉軸の溝が羽軸の溝につながることはできえないことであろうと考えられる。

要約すると，溝の縁が形成されるとき，イヌワラビでは，葉軸と羽軸とが，同時的形成的であるのに対して，ミヤマシケシダでは，葉軸先行的である。このことが，溝のつながると，つながらぬとを，生ぜしめている根本原因ではなかろうか，と思われるのである。その事は，溝又は，その縁（突出部）のできる，発達段階のとき，２叉分岐的であるのか，単軸分岐的であるのかの差異とも深い関係があると，考えられるのである。

尚，イヌワラビの，よく成熟した葉のもとの方では，羽軸基部の溝が，葉軸の溝とつながっていないのをよくみかけるが，これは，葉軸の旺盛な肥大発達のために，葉軸の突出部（溝の縁）の，細胞群の下にあって，羽軸のつけ根においても，葉軸内を，直線状にはしっている細胞群が，羽軸基部の突出部（溝の縁）の細胞群を，側方に押しのけて，旺盛に向軸側に発達することに由来すると考えられる。また，オシダの成熟葉は，先端部は，イヌワラビ的であり，葉軸の大部分は，ミヤマシケシダ的であり，このように，両方の型を含みもつ種もある。これは，叉状的に分岐した，溝形成後　間もなくの段階から，イヌワラビの肥大成熟葉の，もとの方におこると，同じ現象が，起ることにより，生じたものと考えられる。溝の形成・展開から考えると，ミヤマシケシダよりイヌワラビの方が，進化の程度が低く，原始的な，系統的位置にあるように思われる。

文　　献

Bower (1922, reprint 1968)　The Ferns (Filicales). Bd. I. Cambridge.

原　　襄 (1968)　葉脈の前形成層分化　Bot. Mag. 81:158-169

――――― (1962)　Histogenesis of the Venation in the Pinnuld of *Matteuccia struthiopteris* Todaro. Sci. Papar coll. General Educ. Univ. Tokyo. Vol. 12:57-63

――――― (1958)　Structure of the Vegetative Shoot Apex and Development of the Leaf in the Ericaceae and their Allies. Doctoral thesis (Tokyo University)

岩 槻 邦 男 (1962～65)　Taxonomy of the Thelypteroid Ferns, with special reference to the Species of Japan and Adjacent Regions. 京大紀要

Wolfgang Hagemann (1967)　Bemerkungen zur Entwicklung und Differenzierung des Farn-blattes und das Fiederwachstum von *Regnellidium diphyllum* Lindm. Z. Pflanzenphysiol. Bd. 57 S. 26～45

Thomas R. Pray　Ontogeny of the open Dichotomous Venation in the pinna of the Fern Nephrolepis. American Jour. Bot. №5. 1960