

原 著

本村浩之<sup>1,2</sup>・米倉浩司<sup>3</sup>・近藤錬三<sup>1</sup>：  
イネ科植物の泡状細胞珪酸体形状の多様性と記載用語の提案

Hiroyuki Motomura<sup>1,2</sup>, Koji Yonekura<sup>3</sup>, and Renzo Kondo<sup>1</sup>:  
Diversity and descriptive terminology of morphological features  
in bulliform cell phytoliths of grasses and bamboos

**要 旨** イネ科植物6亜科10連36属67種1亜種3変種18品種・栽培変種における泡状細胞珪酸体を光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡を用い網羅的に観察した。泡状細胞珪酸体は多面体で6つの面（上面、下面、2つの端面および2つの側面）で構成されていた。端面形状は、非対称形でなんら幾何学的形状を示さないものから、左右対称で、三角形、逆扇形、楕円形、長方形、正方形や円形状などの幾何学的な形状を示すものまであることに加え、端面上部、端面下部および端面側面と下面部の境界付近にも形状の変化があり、端面は他の面と比べて著しい多様性を示した。端面上部と端面下部を、その形状の差異に基づき5つの型（丸みを帯びる、角張る、先太になる、凹む、突起がある）と6つの型（丸みを帯びる、尖状、平坦、凹部が1つ、凹部が2つ、凹部が3つ）にそれぞれ区別した。泡状細胞珪酸体表面には模様と突起が観察された。模様は、下面表面だけに観察され、その形状の差異に基づき2つの主要な型（網目と縞）と2つの亜型（菱形状と格子）に区別した。突起には6つの型（釘の頭形、台形、棍棒、二股、2種類のいぼ）を認めた。この研究で提案した形状記載用語と既往の研究で用いられていた記載用語との対応関係を一覧表にまとめ、その異同について論議した。

**キーワード**：イネ科植物、記載用語、機動細胞珪酸体、植物珪酸体、泡状細胞珪酸体

**Abstract** Morphological diversity of bulliform cell phytoliths derived from 67 species and 22 other taxa of 36 genera in 10 tribes and 6 subfamilies of Poaceae was studied using light and scanning electron microscopy. Bulliform cell phytoliths were polyhedron constitutings with six faces, one top, one bottom, two end profiles, and two laterals. The end profile morphology varied widely from asymmetrical to symmetrical through triangular, rectangular, and round and had three characteristic features in the presence of protuberance at boundary and the outlines at top and bottom sides in the end profiles. The outlines at the top and bottom sides of the end profiles were classified into five types, rotundate convex, squarish, thicker towards the end, sunken, and with protuberances, and six types, rotundate convex, acute convex, flat, with one sunken place, with two sunken places, with three sunken places, respectively. The surfaces of bulliform cell phytoliths had protuberances and sculptural patterns. The sculptural pattern, observed only on the bottom surfaces, was classified into two main types, reticular and striped, and two subtypes, diamond shaped and latticed. The protuberances were classified into five types, nailhead-shaped, trapezoid, clavate-shaped, forked, and verruca.

**Keywords**: bulliform cell phytolith, descriptive terminology, morphological feature, opal phytolith, Poaceae

はじめに

泡状細胞珪酸体 (bulliform cell phytoliths) は、機動細胞珪酸体 (motor cell phytoliths) と呼ばれイネ科植物の葉身にある泡状細胞の細胞壁や内腔に非晶質含水珪酸 ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ) が集積してできたシリカの塊である。その形状は、植物分類学上の亜科、属、節、さらには

種と密接に関連すると言われている (杉山, 2000; 近藤, 2004)。泡状細胞珪酸体は、植物体が枯死し分解された後も、条件さえよければ堆積物の構成物質として長期にわたり残留する (Drees et al., 1989; 近藤, 2005) ので、堆積物や土壤中の泡状細胞珪酸体は過去に生育していたイネ科植物の種類を推定する有力な資料である。

<sup>1</sup> 〒090-8555 北海道帯広市稲田町西2線 帯広畜産大学環境土壌学研究室

Laboratory of Land Resource Science, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, Obihiro 090-8555, Japan

<sup>2</sup> 〒305-0047 茨城県つくば市千現2-1-1 物質材料研究機構複合材料グループ

Composite Materials Group, National Institute for Materials Science, Tsukuba, Ibaraki 305-0047, Japan

<sup>3</sup> 〒980-0862 宮城県仙台市青葉区川内12-2 東北大学植物園

The Botanical Garden of Tohoku University, Aoba-ku, Sendai 980-0862, Japan

過去のイネ科植生を推定する目的から泡状細胞珪酸体をみた場合、同珪酸体の給源植物を同定しなくてはならない。堆積物中の珪酸体は植物組織が分解されて単独で存在することが多いため、まず、現生の植物から取り出した珪酸体を観察し、分類群間の比較を行い、その結果に基づいて特徴的な形態と分類群の対応関係を明らかにする研究が必要である。このような研究を行った上で、対象とする泡状細胞珪酸体が珪酸体形状による分類体系のどこに位置づけられ、それがイネ科分類体系のどのレベルと対応するかどうかといった同定作業を行うことができる。現在、Clayton & Renvoize (1986) とその後に発表された分子系統解析結果 (例えば、Grass Phylogeny Working Group, 2001; Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Sungkaew et al., 2009) に基づいた分類体系に従うと、日本にはイネ科植物が帰化植物と栽培植物の種を含めて 6 亜科 23 連 110 属約 800 ~ 900 分類群分布している (例えば、北村・村田, 1979; Koyama, 1987; 長田, 1993; 鈴木, 1996; 米倉・梶田, 2009)。これらのうち泡状細胞珪酸体形状が論文中で多少とも記載されたのは 4 亜科 6 連 31 属の約 80 分類群である (藤原, 1976; 小林, 1986; 杉山・藤原, 1986; 杉山ほか, 1988; 江口, 1995; 吉田ほか, 2009)。しかし、既往の泡状細胞珪酸体の形状に関する研究は、分類学的関連性が希薄な少数の植物の泡状細胞珪酸体形状を記載した (江口, 1995; 吉田ほか, 2009) か、特定の属やそれと近縁な植物の泡状細胞珪酸体形状を記載した (藤原, 1976; 小林, 1986; 杉山・藤原, 1986; 杉山ほか, 1988) だけにすぎない。それを考えると、類似した形状の泡状細胞珪酸体がこれまでに記載された系統の異なる分類群にも出現している可能性があり、泡状細胞珪酸体の形状とイネ科の分類体系との対応関係から同定を行うには未だに不十分な状況にある。

既往の泡状細胞珪酸体形状に関する研究は、泡状細胞珪酸体が観察方向に応じて非常に異なった形状にみえることを示し、形状の記載を葉内の特定の方向に対応させて行ってきた (藤原, 1976; 藤原・佐々木, 1978; 小林, 1986; 杉山・藤原, 1986; 杉山ほか, 1988; 江口, 1995; 吉田ほか, 2009)。しかし、泡状細胞珪酸体形状の記載用語が定義なしに用いられていることが多いことに加え、著者間で異なる場合もあり、形状の分類や記載が恣意的であるようにみえる。また、植物珪酸体の立体的な形態特徴の重要性が指摘されているにも関わらず、一部の研究 (小林, 1986; 吉田ほか, 2009) は一方向からの泡状細胞珪酸体の顕微鏡写真と記載を示しただけであり十分とは言えない。国際的には、植物珪酸体の命名や記載のルールに関する体制は整備されつつある (Mulholland & Rapp, 1992; Bowdery et al., 2001; ICPN Working Group,

2005) が、そこには泡状細胞珪酸体の形状を記載するための用語が少なく、これまでの泡状細胞珪酸体研究の成果があまり反映されていない。その最大の理由は、我が国と違他の多くの国の土壤中では泡状細胞珪酸体の含有量が低いため、珪酸細胞珪酸体 (silica cell phytoliths) のような他の種類の植物珪酸体の形状研究と異なって、泡状細胞珪酸体の形状の多様性に焦点をあてた研究が少なかったためと考えられる。さらに、泡状細胞珪酸体の形状研究の成果が主に日本語で発表されたことや、泡状細胞珪酸体形状の記載用語と命名に対する配慮がほとんどなかったことにも原因があるかもしれない。

一方、過去の植生推定によく用いられる花粉の形状については、世界で広く通用する詳細な用語・命名体系が完備されている (例えば、日本花粉学会, 1994)。しかも、花粉形状の記載用語には表面模様に対する形容語など、泡状細胞珪酸体の形状を記載する上で適用可能な用語が含まれている。そこで、本研究では、多数のイネ科植物の泡状細胞珪酸体について網羅的な比較形態観察を行い、花粉形状を含む既存の用語・命名体系を参考にして泡状細胞珪酸体の形状の観察や記載に必要な用語を命名・定義した上で、泡状細胞珪酸体の形状の概要を類型的に示す。

#### 材料と方法

本研究で泡状細胞珪酸体の形態観察に用いたイネ科植物は、6 亜科 10 連 36 属 67 種 1 亜種 3 変種 18 品種・栽培変種の計 89 分類群 102 個体である (表 1)。

植物から泡状細胞珪酸体を分離するために、一個体から健全で成熟した葉身を 1 枚ないし数枚採取し、表面を蒸留水で洗浄した後、48 時間 105°C で乾燥させた。これらの乾燥させた葉身から近藤・佐瀬 (1986) の方法に従って 5  $\mu\text{m}$  以上の大きさの珪酸体を分離し植物珪酸体試料とした。

泡状細胞珪酸体を観察するために、得られた珪酸体試料をよく混ぜた後、その一部をスライドガラス上にとり、クローブ油 (屈折率 1.53) でよく混合し、カバーガラスをかぶせて光学顕微鏡観察用プレパラートとした。これとは別に、珪酸体試料を銅製の試料台上に均一に分散するように載せ走査電子顕微鏡用試料とした。これらの顕微鏡観察試料を光学顕微鏡 (OLYMPUS 製, CHA 型) と走査型電子顕微鏡 (明石製作所製,  $\alpha$ -10 型) を使って観察した。

このように調整した植物珪酸体試料には、泡状細胞以外の細胞に由来する珪酸体が多数含まれている。泡状細胞は、葉の表皮表面から観察すると方形もしくは多角形で、横幅が他の種類の表皮細胞と比べて広く、横断面では方形あるいは扇形で、普通他の種類の表皮細胞と比べ大型である (Metcalf, 1960; Ellis, 1976) ことで区別できる。そこで、既往のイネ科の葉身表皮や断面に関連した解剖図と光学顕

表1 本研究で研究した植物名と分類階級, 試料数および採集地

Table 1 Plants examined in this study and their taxonomic ranks, number of collected individuals, and collection sites

学名 Scientific name	和名 Japanese name	個体数 n	採取地 Collection sites
<b>タケ亜科 Bambusoideae</b>			
<b>ホウライチク連 Bambuseae</b>			
<i>Bambusa multiplex</i> (Lour.) Raeusch. ex J.A. et J.H. Schult.	ホウライチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>B. multiplex</i> 'Silverstripe' [Fig. 2A]*	ホウショウチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>B. vulgaris</i> Schrad. ex J.C. Wendl.	ダイサンチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<b>メダケ連 Arudinariae</b>			
<i>Phyllostachys edulis</i> (Carrière) Houz.	モウソウチク	1	千葉県 松戸
<i>P. reticulata</i> (Rupr.) K. Koch [Fig. 2B]	マダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. reticulata</i> 'Geniculata'	ムツオレダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. makinoi</i> Hayata	タイワンマダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. nigra</i> (Lodd.) Munro	クロチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>Hibanobambusa transquillans</i> (Koidz.) Maruy. et H. Okamura	インヨウチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>Semiarundinaria fastuosa</i> (Mitford) Makino ex Nakai var. <i>fastuosa</i>	ナリヒラダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. fastuosa</i> var. <i>viridis</i> (Makino) Makino ex Sad. Suzuki	アオナリヒラ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>Sinobambusa tootsik</i> (Makino) Makino ex Nakai	トウチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. tootsik</i> var. <i>tenuifolia</i> (Koidzumi) Sad. Suzuki	ホソバトウチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. tootsik</i> 'Suzukonarihira'	シマトウチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>Shibataea kumasasa</i> (Zoll.) Makino	オカメザサ	1	千葉県 松戸
<i>Sasa kurilensis</i> (Rupr.) Makino et Shibata	チシマザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. spiculosa</i> (F. Schmidt) Makino	オクヤマザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. spiculosa</i> 'Nebulosa'	シャコタンチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. tsuboiana</i> Makino	イブキザサ	2	茨城県 森林総合研究所, 静岡県 富士竹類植物園
<i>S. hayatae</i> Makino	ミヤマクマザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. palmata</i> (Lat.-Marl. ex Burb.) E.G. Camus [Fig. 2C]	チマキザサ	2	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. veitchii</i> (Carrière) Rehder var. <i>veitchii</i>	クマザサ	1	千葉県 松戸
<i>S. veitchii</i> var. <i>tyugokensis</i> (Makino) Sad. Suzuki	チュウゴクザサ	2	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. megalophylla</i> Makino et Uchida	オオバザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. nipponica</i> (Makino) Makino et Shibata [Fig. 2D]	ミヤコザサ	2	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. gracillima</i> Nakai	ウンゼンザサ	2	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. tsukubensis</i> Nakai ssp. <i>tsukubensis</i>	ツクバナンプスズ	2	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. tsukubensis</i> ssp. <i>pubifolia</i> (Koidz.) Sad. Suzuki	イナコスズ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. oshidensis</i> Makino et Uchida	オオシダザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. shimidzuana</i> Makino	ハコネナンプスズ	2	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. borealis</i> (Hack.) Makino et Shibata	スズタケ	2	静岡県 富士竹類植物園, 北海道 厚岸
<i>Sasaella masamuneana</i> (Makino) Hatus. et Muroi	クリオザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. ramosa</i> (Makino) Makino var. <i>ramosa</i>	アズマザサ	2	静岡県 富士竹類植物園
<i>S. ramosa</i> var. <i>suwekoana</i> (Makino) Sad. Suzuki	スエコザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>Pseudosasa japonica</i> (Siebold et Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai	ヤダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. japonica</i> 'Tsutsumiana'	ラッキョウヤダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>Pleioblastus bindsii</i> (Munro) Nakai	カンザンチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. linearis</i> (Hack.) Nakai	リュウキュウチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. gramineus</i> (Bean) Nakai	タイミンチク	1	千葉県 松戸
<i>P. simonii</i> (Carrière) Nakai [Fig. 2E]	メダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. simonii</i> 'Heterophyllus'	ハガワリメダケ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. kodzuma</i> Makino	キボウシノ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. chino</i> (Franch. et Sav.) Makino [Fig. 2F]	アズマネザサ	2	千葉県 松戸, 静岡県 富士竹類植物園
<i>P. argenteostriatus</i> (Regel) Nakai f. <i>glaber</i> (Makino) Murata	ネザサ	1	三重県
<i>P. argenteostriatus</i> 'Distichus'	オロシマチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. argenteostriatus</i> 'Akebono'	アケボノザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. shibuyan</i> Makino ex Nakai	シブヤザサ	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>P. fortunei</i> Makino ex Nakai 'Variegata'	シマダケ (チゴザサ)	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>Chimonobambusa marmorea</i> (Mitford) Makino	カンチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>C. marmorea</i> 'Variegata'	チゴカンチク	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>C. quadrangularis</i> (Franceschi) Makino	シホウチク	1	静岡県 富士竹類植物園

表 1 (続き)  
Table 1 (continued)

学名 Scientific name	和名 Japanese name	個体数 n	採取地 Collection sites
<b>イネ亜科 Ehrhartoideae</b>			
イネ連 Oryzeae			
<i>Oryza sativa</i> L. 'IR25' [Fig. 2G]	イネ (IR25)	1	静岡県 富士竹類植物園
<i>O. sativa</i> 'Kirara397'	イネ (キララ 397)	1	北海道 旭川
<i>O. sativa</i> 'Ouu312'	イネ (奥羽 312)	1	長野県 長野農試飯山
<i>O. sativa</i> 'Shinkou420'	イネ (信交 420)	1	長野県 長野農試飯山
<i>Leersia oryzoides</i> (L.) Sw.	エゾノサヤヌカグサ	1	北海道 天塩川
<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Turcz. ex Stapf [Fig. 2H]	マコモ	1	北海道 生花沼
イチゴツナギ亜科 Pooideae			
スズメノチャヒキ連 Bromeae			
<i>Bromus inermis</i> Leyss	コスズメノチャヒキ	1	北海道 帯広
ダンチク亜科 Arundinoideae			
ダンチク連 Arundineae			
<i>Arundo donax</i> L.	ダンチク	1	愛知県 知多半島
<i>A. donax</i> var. <i>versicolor</i> (Mill.) Stokes [Fig. 2I]	セイヨウダンチク	2	静岡県 富士竹類植物園, 東京都 小石川植物園
<i>Hakonechloa macra</i> (Munro ex S.Moore) Makino ex Honda [Fig.2J]	ウラハグサ	1	東京都 小石川植物園
<i>Molinia japonica</i> Hack. [Fig. 2K]	ヌマガヤ	1	北海道 生花沼
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. [Fig. 2L]	ヨシ	1	北海道 生花沼
<i>P. karka</i> (Retz.) Trin. ex Steud. [Fig. 2M]	セイタカヨシ	1	沖縄県
ヒゲシバ亜科 Chloridoideae			
スズメガヤ連 Eragrostideae			
<i>Leptochloa fusca</i> (L.) Kunth	ハマガヤ	1	タイ国 コンケン
<i>Eragrostis ferruginea</i> (Thunb.) Beauv.	カゼクサ	1	青森県 八戸
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn. [Fig. 2N]	オヒシバ	1	東京都
<i>Muhlenbergia japonica</i> Steud.	ネズミガヤ	1	北海道 帯広
<i>M. curvيارistata</i> (Ohwi) Ohwi var. <i>nipponica</i> Ohwi [Fig. 2O]	ミヤマネズミガヤ	1	北海道
ギョウギシバ連 Cynodonteae			
<i>Chloris gayana</i> Kunth	アフリカヒゲシバ	1	タイ国 コンケン
<i>C. barbata</i> Sw. [Fig. 2P]	シマヒゲシバ	1	タイ国 コンケン
<i>Zoysia japonica</i> Steud. [Fig. 2Q]	シバ	1	千葉県 松戸
<i>Z. matrella</i> (L.) Merr.	コウシュンシバ	1	千葉県 松戸
キビ亜科 Panicoideae			
キビ連 Paniceae			
<i>Oplismenus undulatifolius</i> (Ard.) Roem. et Schult. var. <i>undulatifolius</i> [Fig. 2R]	ケチヂミザサ	2	千葉県 松戸, 東京都
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauv.	イヌビエ	1	北海道 帯広
<i>E. esculenta</i> (A. Braun) H. Scholz [Fig. 2S]	ヒエ	1	北海道 滝川
<i>Eriochloa villosa</i> (Thunb.) Kunth	ナルコピエ	1	千葉県 長生
<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. et Schult.	キンエノコロ	1	北海道 帯広
チゴザサ連 Isachneae			
<i>Isachne globosa</i> (Thunb.) Kuntze	チゴザサ	1	千葉県 長生
ヒメアブラススキ連 Andropogoneae			
<i>Spodiopogon sibiricus</i> Trin. [Fig. 2T]	オオアブラススキ	1	北海道 帯広
<i>Saccharum officinarum</i> L.	サトウキビ	1	沖縄県
<i>Miscanthus sinensis</i> Anderss.	ススキ	2	北海道 大樹, 群馬県 玉原
<i>M. condensatus</i> Hack. [Fig. 2U]	ハチジョウススキ	1	東京都 八丈島
<i>M. sinensis</i> f. <i>zebrinus</i> (Nichols.) Nakai	タカノハススキ	1	北海道 札幌
<i>M. sacchariflorus</i> (Maxim.) Benth. [Fig. 2V]	オギ	1	北海道 帯広
<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Beauv. var. <i>koenigi</i> (Retz.) Pilger	チガヤ	1	東京都
<i>Zea mays</i> L. [Fig. 2W]	トウモロコシ	1	北海道 帯広
<i>Coix lacryma-jobi</i> L. var. <i>lacryma-jobi</i> [Fig. 2X]	ジュズダマ	1	千葉県 松戸
<i>C. lacryma-jobi</i> var. <i>mayuen</i> (Roman) Stapf	ハトムギ	1	東京都 小石川植物園

\* Brackets: numbers of SEM photographs shown in Fig. 2.

Subfamily and tribal classifications follow Clayton & Renvoize (1986) and the results of the molecular phylogenetic analysis in Poaceae (Grass Phylogeny Working Group, 2001; Bouchenak-Khelladi et al., 2008; Sungkaew et al., 2009).



顕微鏡写真 (例えば, Metcalfe, 1960; 岩田, 1962; 宇都宮ほか, 1974; 難波・裴, 1982) を参考に, それぞれの植物珪酸体試料について外形や相対的な大きさの違いに基づき, 他の細胞に由来する珪酸体と泡状細胞珪酸体との区別を行った。ただし, 泡状細胞珪酸体と他の種類の細胞に由来する珪酸体との判断がつかない場合は, それらを除外して観察には加えなかった。

## 結 果

### 1. 泡状細胞珪酸体の各面の名称と形状の概要

個々の泡状細胞珪酸体は6つの面で構成されており, 観察する方向に応じて非常に異なった形状を示した (図1)。泡状細胞珪酸体の形状を記載するために, その6つの面を, Mulholland & Rapp (1992) の用例に従って, 端面, 上面, 下面および側面と呼び区別した。

端面は, 葉の長軸方向に対して垂直あるいは垂直に近い角度に形成された泡状細胞珪酸体の末端である。この面の輪郭は, 本研究で参照したイネ科の葉横断面の解剖図や写真に示されていた泡状細胞の断面形状とよく似ており, 端面を他の面から容易に区別することができた。

端面は, 上面と下面, および2つの側面と接している。上面は葉身の向軸・背軸表皮に配列する泡状細胞の表面側, 下面は同細胞の裏側に形成された泡状細胞珪酸体の表面である。上面は下面と比較して幅が狭くこの2つの面を容易に区別することができた。上面の幅は大きく変異し, 泡状細胞珪酸体の端面下面部の幅と端面上面部の幅の相対的な比率が大きいものから小さいものまで変化し, 端面形状に多様性を与える一つの要因となっていた。残りの2つの側面は, 葉の縦断面で観察される泡状細胞珪酸体の表面である。上面と下面および2つの側面はそれぞれ向かい合わせの位置にある。側面と下面の境界には側長方向に平行な線状構造が観察される場合が多かった (図1)。側面表面には, 他にもこのような線状構造が形成される場合があり, 側面と下面の境界と直行する線状構造を特に稜と呼び, 側面と下面の境界に形成されるそれと区別した (図1)。

光学顕微鏡下において, 多くの泡状細胞珪酸体は, その端面がプレパラートと平行に配置され上に向いていたが, 時折, 側面, 上面および下面が平行に配置され上に向いていた。これは, 泡状細胞珪酸体の端面の大きさと側面の大きさの相対的な比率が関係していた。側面のサイズが大きく端面の大きさが小さな泡状細胞珪酸体はプレパラート上で端面を観察することが難しく, これとは逆に側面の大きさが小さく端面のサイズが大きな泡状細胞珪酸体は端面以外の面の観察が難しかった。これらのことは, 光学顕微鏡によって全ての面を詳細に観察することが困難であることを示している。

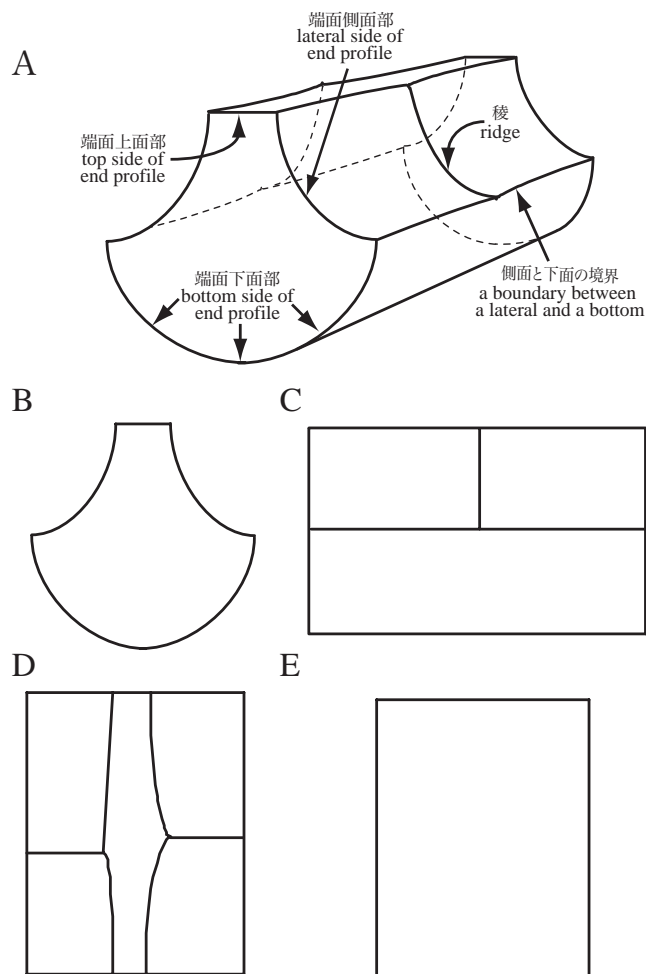


図1 様々な方向から見た泡状細胞珪酸体の模式図, 上面の幅が下面の幅と比べ狭く, 側面の長さが端面の高さと幅に対して比較的大きな泡状細胞珪酸体をモデルにしている。— A: 立体観, B: 端面観, C: 側面観, D: 上面観, E: 下面観。

Fig. 1 Diagrams of bulliform cell phytoliths in all its aspects. — A: Three-dimensional aspect, B: end view, C: side view, D: top view, E: bottom view.

光学顕微鏡を使った予備的な観察の結果, 同一試料中で泡状細胞珪酸体の大きさや形状にかなりの変異があることがわかった。例えば, 端面形状は泡状細胞珪酸体を区別するために最も重要であるとされているが, 同一試料中で複数の異なる端面形状をもつ泡状細胞珪酸体がしばしば観察された。一方, 同じ属の植物や同じ種の間だけでなく異なる連や亜科に帰属する植物でも類似した形状の泡状細胞珪酸体が観察されることがあった。これらのことは, 泡状細胞珪酸体の形状に顕著な多様性があることを示していることに加え, 形状と分類群の関係が非常に複雑であることを示唆している。

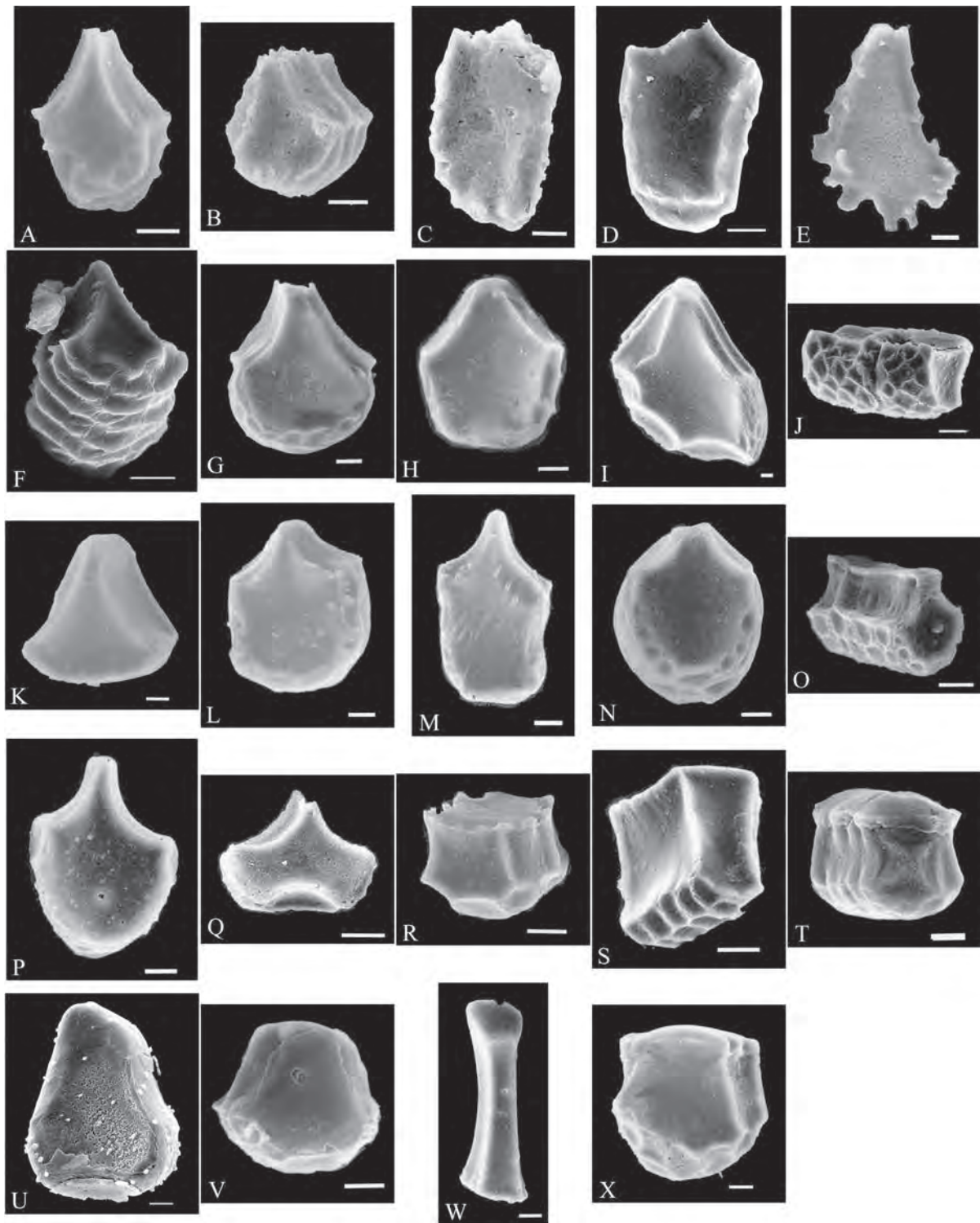


図2 イネ科植物の葉から分離した泡状細胞珪酸体の走査電子顕微鏡写真(A, C-E, G-I, K-N, P, Q, U-X:端面. B, F, J, O, R-T: 立体的な外観). Tの側面と上面の境界付近には細胞壁由来の有機物が除去されずにリング状に付着したまま残っているように見える. Uの下面中央部付近にも細胞壁由来の有機物が除去されずに残っており, 下面表面の一部が見えていない. 学名は表1を参照. スケール=10  $\mu$ m.

Fig. 2 Scanning electron microphotographs of bulliform cell phytoliths isolated from leaf blades of several grasses and bamboos (A, C-E, G-I, K-N, P, Q, U-X: end views; B, F, J, O, R-T: three dimensional aspects). See table 1 for taxonomic names. Bars = 10  $\mu$ m.

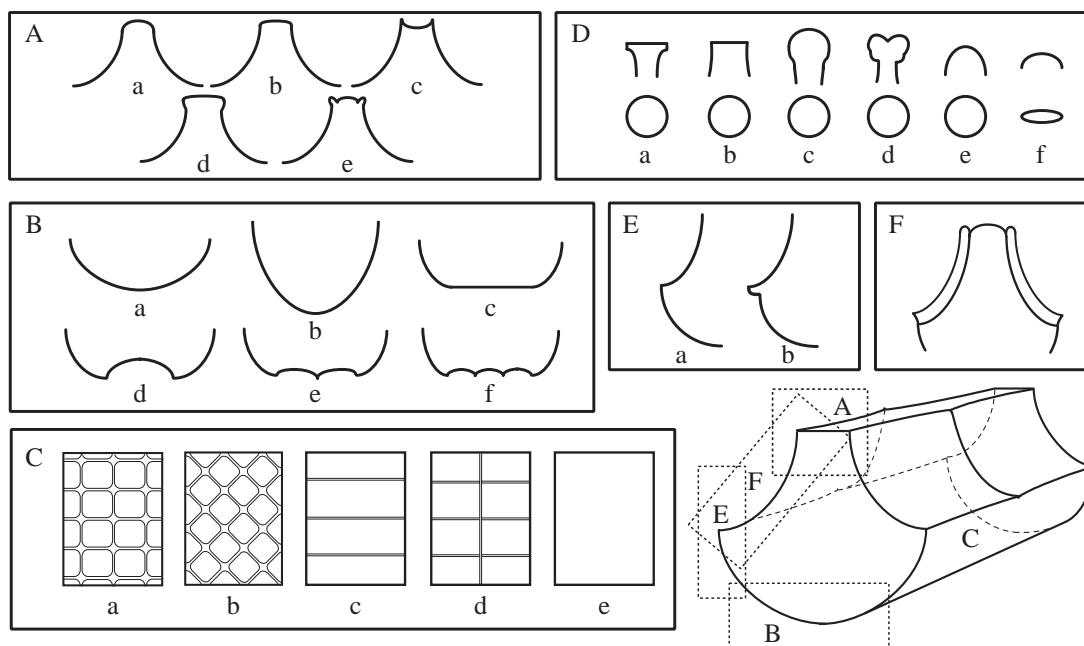


図3 イネ科植物における泡状細胞珪酸体の各部位の形態的特徴。上面の幅が下面の幅と比べ狭く、側面の長さが端面の高さと幅に対して比較的大きな泡状細胞珪酸体をモデルにしている。— A. 端面上部部の形状 (a: 丸みを帯びる, b: 角張る, c: 凹む, d: 先太になる, e: 突起がある), B. 端面下部の形状 (a: 丸みを帯びる, b: 尖状, c: 平坦, d: 凹部が一つ, e: 凹部が二つ, f: 凹部が三つ), C. 下面模様 (a: 網目模様, b: 菱形模様, c: 縞模様, d: 格子模様, e: 皺模様もしくは模様が不明瞭), D. 突起物 (a: 釘の頭形, b: 台形, c: 棍棒, d: 二股, e, f: いぼ), E. 側面と下面の境界形状, F. よく発達した稜。

Fig. 3. Typological diagrams of morphological features of bulliform cell phytoliths in grasses and bamboos examined in this study. — A. Top side forms in end profiles (a: rotundate convex, b: squarish, c: thicker towards the end, d: sunken, e: with protuberances); B. Bottom side forms in end profiles (a: rotundate convex, b: acute convex, c: flat, d: with one sunken place, e: with two sunken places, f: with three sunken places); C. Sculptural patterns on bottoms (a: reticular, b: diamond-shaped, c: striped, d: latticed, e: wrinkled pattern or unclear); D. Protuberances (a: nailhead-shaped, b: trapezoid, c: clavate-shaped, d: forked, e and f: verruca); E. Two types of boundary between lateral and bottom sides in end profiles; F. Highly developed ridges in an end profile.

## 2. 泡状細胞珪酸体の特徴的な形状と類型

光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡を併用した詳細な観察は、端面形状が最も変化に富んでいることを明らかにした。端面の輪郭は、非対称形でなら幾何学的形状を示さないものと、左右対称で、三角形、逆扇形、楕円形、長方形、正方形や円形状などの幾何学的な形状を示すものまであった (図2)。さらに、端面上部および端面下部と側面部の境界形状にも変化があり端面に著しい多様性をもたらしていた (図2, 3A, E, F)。端面上部は、通常丸みを帯びていた (図3Aa) が、角張るもの、凹みがあるもの、先太になるものや突起を持つものも観察された (図3Ab-e)。端面下部の形状にも多様性が認められ、円形 (図3Ba)、楕円形 (図3Bb)、平坦 (図3Bc) および凹状 (図3Bd, e, f) の形状が観察された。端面下部の凹部の数は1から3の場合があった (図3Bd-f)。

端面以外の面の輪郭は方形もしくは多角形で多様性に

乏しかったが、下面の表面には、しばしば凹凸が観察され、その凹凸の大きさと、形状、配列様式は特徴的であった。凹凸は、多くの場合、下面全体に分布し類似した大きさを示していたが、下面中央部に顕著な凹部が生じていた場合もあった。このような特徴を有する泡状細胞珪酸体の端面下部の中央付近は平坦 (図3Bc) もしくは凹状 (図3Bd-f) となっており、下面観だけでなく端面観からも下面に顕著な凹部が形成されていることを確認できた。一方、凸部と凹部が明瞭で凹部が小さく下面全体に分布する場合、その凸部が模様となって観察された。これを下面模様と呼び、下面中央部に生じる顕著な凹部と区別した。

下面模様は、下面の表面に生じた凹部と多少とも垂直に隆起する壁からなる単位構造が繰り返されてきた模様で、下面全体もしくは下面の一部に形作られていた。単位構造の輪郭には形状の違いがあり、その差異に基づいて、網目 (図3Ca, b)、縞 (図3Cc, d)、皺もしくは不明瞭と、下面



表 2 本研究で提案した形態用語と既往の研究で使用された用語の対応関係

Table 2 Correspondence between terminologies proposed in this study and those used in previous studies

本研究で提案した形態用語 Terminology proposed in this study	藤原 1976	藤原・佐々木 1978	杉山・藤原 1986	小林 1986	杉山ほか 1988	江口 1995	吉田ほか 2009
上面 top	表面 surface		表面側	表面 surface		表面部 surface	表面部 surface
下面 bottom	裏面 back		裏面側	背面 back		裏面部 behind	
端面 edge	断面 cross	断面 cross	断面	断面 cross			断面 cross
側面 lateral	側面 lateral						側面 lateral
側面突起 protuberance on boundary	側面突起						
下面模様 sculptural pattern	裏面 (の) 紋様			背面模様	亀甲状模様		
網目模様 reticular pattern	亀甲状模様	亀甲状の小斑					
縞模様 striped pattern	横縞状	横縞状	裏面の稜				
皺模様あるいは模様が不明瞭 wrinkled or unclear pattern		不規則, 不齊一					
端面上面部 top side of end profile				chord of surface		表面部の先端	

模様を大きく 3 つの型に分類した (図 3Ce)。網目は、隆起部分が互いにつながって窪みの四方を取り巻いており、縞は隆起部分が窪みの四周を完全には取り囲まない。皺には凹凸の境界がはっきりせず模様の不明瞭なものを含めた。網目は、端面観で端面下面部を縁取る「うろこ状の模様 (scale-like decoration)」(Lu et al., 2002) として観察され (例えば, 図 2G, N, X), 下面を観察しなくても端面観察だけで下面に網目模様が形成されていることがわかった。網目の形状を注意深く観察した結果, 方形や円形の凹部で構成される網目 (例えば, 図 2O, S) と菱形状の凹部からなる模様 (図 2J) が認められたので, その差異に基づき網目を 2 つの亜型に細別した (図 3Ca, b)。同様に、縞には横縞だけからなる模様と横縞に縦縞が加わった模様が認められたので、これらの模様を 2 つの亜型に細別した (図 3Cc, d)。

この他の特徴的な形状として泡状細胞珪酸体表面の突起が見いだされた。突起は、普通端面に少なかったが、端面に多くの大きな突起を有する珪酸体が観察されることもあった。突起は、ランダムに分布していることが多かったが、側面と下面の境界に沿って配列した場合には側面突起として (例えば, 図 2B, G), 上面にある場合には端面上面部先端を飾る先端突起として (例えば, 図 2B, R), 端面に特徴的な形状を与えることがあった (図 3Ae, 3Eb)。通常、突起は下面模様を形成する凹部よりも小さかったが、非常に大きい突起が形成される場合もあり、そのような突起を下面に持つ泡状細胞珪酸体は端面観において端面下面部

が火焰状を呈した (例えば, 図 2E)。突起を形状に基づいて 6 つの型に区別した (図 3D)。突起の型と突起が形成される場所の間には特に密接な関連はないようにみえた。

側面突起や端面上面部の先端突起に類似した突起様構造が稜の発達によっても生じていた (図 3E, F)。稜は、側面に観察される、下面との境界に対して垂直な線状の隆起である。これが発達した泡状細胞珪酸体は、端面上面部から側面部と下面部の境界にかけて、輪郭の外側に翼状構造が観察され、上面部の両側もしくは片側および側面部と下面部の境界付近が突き出ているのがしばしば観察された (図 3F)。

## 考 察

1. 既往の研究で用いられてきた記載用語と本研究で用いた用語との関連

本研究は、系統の異なるイネ科の多数の分類群間で泡状細胞珪酸体の形状を比較し特徴的な形状を典型的に示した初めての研究である。光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡の両方を用いて観察することによって、多くの特徴的な形状を見いだすことができた。本研究で観察された形状は、既往の論文や総説で示された顕微鏡写真に写っているか、その文章中に記述されているが、記載用語が定義なしに用いられていることが多く、形状の分類や記載用語が著者間で異なる場合があり、形状の区別が明確ではなかった。本研究では、以下に述べるように、既存の用語・命名体系を参考にしつつ、一貫性のある形状記載用語体系に



なるように、適当な言葉を選ぶか新たに造語して使用している。今後、ここで提案した用語の妥当性が植物珪酸体研究者の間で広く議論されるようになることを期待したい。

表2は、従来の記載用語と本研究で提案した用語との対応関係を示している。本研究では、「側面」、「側面突起」および「縞」という用語は既存のものを継承して使用しているが、それ以外は今回新たに提案した用語か、あるいはこれまで長らく使用されてきた用語を改めたものである。例えば、「上面」を指す用語として「表面」が長らく用いられてきたが、本研究では Mulholland & Rapp (1992) の珪酸細胞珪酸体に対する用例に従って「表面」を「上面」に改めた。今後、「表面」という言葉は植物珪酸体の表面全体に対して用いるべきである。同様に、「断面」を「端面」に、「裏面」と「背面」を「下面」に改めた。このため下面に形成される模様を「裏面模様」と「背面模様」から「下面模様」と呼び代え名称の統一を図った。5種類の下面模様の中で、「網目」を「亀甲」と呼ぶことがあったが、本研究では花粉の表面模様 (日本花粉学会, 1994) を参考にして「亀甲」の代わりに「網目」を採用した。「亀甲」は元来イネ属やそれと近縁な植物の泡状細胞珪酸体で見いだされる多数の丸みを帯びた凹部からなる模様に対する形容語であり (藤原, 1976; 藤原・佐々木, 1978)、それがイネ属とは異なるより方形に近い凹部で形成された模様に対して盲目的に当てはめられる例があったため、今回の処置によって模様が「亀甲」に見えない場合にも「網目」を使用することで広く適用できるようになった。

#### 謝 辞

宮内泰之氏 (恵泉女学園大学) には本研究で用いたいくつかの植物の千葉県内での採集に際して手助けいただいた。柏木治次氏 (富士竹類植物園) には本研究で用いたタケ類の葉の採取に関して便宜を図っていただいた。帯広畜産大学環境土壌学研究室の方々には、同研究室所蔵の植物珪酸体試料の使用を許可していただいた。百原新博士 (千葉大学) には投稿前の原稿を査読していただいた。以上の方々に感謝する。

#### 引用文献

- Bouchenak-Khelladi, Y., Salamin, N., Savolainen, V., Forest, E., van der Bank, M., Chase, M. W. & Hodkinson, T. R. 2008. Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): progress towards complete tribal and generic level sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 488–505.
- Bowdery, D., Hart, D. M., Lentfer, C. & Wallis, L. A. 2001. A universal phytolith key. “*Phytoliths: Applications in Earth Science and Human History*” (Meunier, J. D. & Colin, F., eds.), 267–278. A.A. Balkema Publishers, Lisse.
- Clayton, W. D. & Renvoize, S. A. 1986. *Genera Graminum: Grasses of the World*. 389 pp. Kew Publishing, Richmond.
- Dress, L. R., Wiling, L. P., Smeck, N. E. & Senkayi, A. L. 1989. Silica in soil: quartz and disordered silica polymorphs. “*Minerals in Soil Environment*, 2nd ed.” (Dixon, J. B. & Weed, S. B., eds.), 913–965. Soil Science Society of America, Madison.
- 江口誠一. 1995. 沿岸域に生育する主要植物群の植物珪酸体形態. *植生史研究* 3: 29–32.
- Ellis, R. P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12: 65–109.
- 藤原宏志. 1976. プラントオパール分析法の基礎的研究 (1) —数種イネ科植物の珪酸体標本と定量分析法—. *考古学と自然科学* 9: 15–29.
- 藤原宏志・佐々木 章. 1978. プラントオパール分析法の基礎的研究 (2) —イネ (*Oryza*) 属植物における機動細胞珪酸体の形状—. *考古学と自然科学* 11: 9–20.
- Grass Phylogeny Working Group, Baker, N. P., Clark, L. G., David, J. I., Duvall, M. R., Guala, G. F., Hsiao, C., Kellogg, E. A. & Linder, H. P. 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 373–457.
- ICPN Working Group, Madella, M., Alexandre, A. & Ball, T. 2005. International code for phytolith nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96: 253–260.
- 岩田悦行. 1962. 禾本科の牧草および野草の葉にみられる機動細胞について. *日本草地学会誌* 8: 7–14.
- 北村四郎・村田 源. 1979. 原色日本植物図鑑 木本編 II. 545 pp. 保育社, 大阪.
- 小林幹夫. 1986. 八丈島産ササ属植物における機動細胞珪酸体について. *植物地理・分類研究* 34: 31–35.
- 近藤鍊三. 2004. 講座 植物ケイ酸体研究 I. ペドロジスト 48: 46–64.
- 近藤鍊三. 2005. 講座 植物ケイ酸体研究 II. ペドロジスト 49: 38–51.
- 近藤鍊三・佐瀬 隆. 1986. 植物珪酸体, その特性と応用. 第四紀研究 25: 31–63.
- Koyama, T. 1987. *Grasses of Japan and its Neighboring Regions: An Identification Manual*. 570 pp. Kodansha, Tokyo.
- Lu, H. Y., Liu, Z. X., Wu, N. Q., Berné, S., Saito, Y., Liu, B. Z. & Wang, L. 2002. Rice domestication and climatic change: phytolith evidence from east China. *Boreas* 31: 378–385.
- Metcalfe, C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae*. 731 pp. Clarendon Press, Oxford.
- Mulholland, S. C. & Rapp, G. 1992. A morphological classification of grass silica-bodies. “*Phytolith Systematics*”

- (Rapp, G. & Mulholland, S. C., eds.), 65–89. Plenum Press, New York.
- 難波恒雄・裴 基煥, 1982. 竹葉およびタケ科植物の生葉学的研究 (VIII) アズマザサ属およびササ属のミヤコザサ節の葉の内部および表面の構造について. 生葉学雑誌 36: 55–64.
- 日本花粉学会, 編, 1994. 花粉学事典. 454 pp. 朝倉書店, 東京.
- 長田武正, 1993. 増補日本イネ科植物図譜. 777 pp. 平凡社, 東京.
- 杉山真二, 2000. 植物珪酸体 (プラント・オパール). 「考古学と自然科学—③考古学と植物」(辻誠一郎編), 189–213 pp. 同成社, 東京.
- 杉山真二・藤原宏志, 1986. 機動細胞珪酸体の形態によるタケ亜科植物の同定. 考古学と自然科学 19: 69–84.
- 杉山真二・松田隆二・藤原宏志, 1988. 機動細胞珪酸体によるキビ族植物の同定と応用—古代農耕追求のための基礎資料として—. 考古学と自然科学 20: 81–92.
- Sungkaew, S., Stapleton, C. M. A., Salamin, N. & Hodkinson, T. R. 2009. Non-monophyly of the woody bamboos (Bambuseae; Poaceae): a multi-gene region phylogenetic analysis of Bambusoideae s.s. *Journal of Plant Research* 122: 95–108.
- 鈴木貞雄, 1996. 日本タケ科植物総目録 増補改訂版, 日本タケ科植物図鑑. 271 pp. 聚海書林, 佐倉.
- 宇都宮宏・太田 勉・山県 恂・土井彌太郎, 1974. イネ科植物の機動細胞と葉面の凹凸について. 山形大学農学部学術報告 25: 905–916.
- 米倉浩司・梶田 忠, 2003. BG Plants 和名—学名インデックス (YList). [http://bean.bio.chiba-u.jp/bgplants/ylist\\_main.html](http://bean.bio.chiba-u.jp/bgplants/ylist_main.html) (2009年11月13日参照).
- 吉田真弥・森島 濟・渡邊真紀子・Palijon, A. M. 2009. フィリピン, 中部ルソン地域の丘陵地における草本植物の植物珪酸体の形態的特徴. 植生史研究 17: 33–36. (2009年12月1日受理)

書 評:塚腰 実, 監修;佐治康生, 撮影;住友和子編集室・村松寿満子, 編集, 2010. 植物化石—5億年の記憶. A4判変形, 72頁. ISBN978-4-87275-851-1. INAX 出版, 東京. 1575円.

「百聞は一見に如かず」と言うが, この本はまさに手にとつて開いてみるまで, その価値は分からないであろう。この本は植物化石の形と色のおもしろさを紹介したもので, 現在, INAX ギャラリーで行われている展示 (下記参照) の図録として刊行されたものである。

圧巻は巻頭の12ページで, このような生々しい印刷が可能となったことには驚かざるを得ない。それに続く様々な植物化石の写真もさすがにプロが撮ったものであり, 植物化石の, ものとしての面白さを実感できるものとなっている。往々にして植物化石の本質は細かい部分にあり, とくに生殖器官などは拡大して見ないと, その意味するものは把握できない。一般向けの展示では, こうした細かい部分を標本から直接観察できるようにするのはほとんど不可能で, 写真パネルで拡大して呈示することになる。この図録はそうした細かい部分を手元で確認しながら展示されている実物を見るように構成されており, 秀逸である。紹介されている植物化石標本は, 大阪市立自然史博物館が所蔵するもので, 三木茂コレクションや米阪紀雄コレクションなどが含まれている。

本書の構成は, スロトロマトライトから始まって広葉樹まで, 植物のそれぞれの進化段階を見開きで簡潔に紹介するようになっており, 一般の方にも分かりやすいと思われる。こうした図録としての解説の後に, 西田治文氏による

漬け物化石やゴミ化石についてのエッセイと, 塚腰実氏による三木茂の研究生活の解説があり, 植物化石研究者という生き方の紹介となっている。

欧米では *The Greening of Gondwana* (M. E. White, 1988) などをはじめとして植物化石の面白さをカラー写真を多用して一般向けに解説した本はいくつか出版されてきているが, 日本ではおそらく初めての試みという点でも, この本は評価できるものである。

#### 展示

##### INAX ギャラリー 1 (東京)

東京都中央区京橋 3-6-18 INAX:GINZA 2F  
2010年6月3日～8月21日(休館日:日祝日, 夏季休業)  
10:00～18:00 入場無料

##### INAX ギャラリー大阪

大阪府大阪市中央区久太郎町 4-1-3 伊藤忠ビル 1F  
INAX 大阪ショールーム内  
2010年9月4日～11月18日(休館日:水曜日)  
10:00～17:00 入場無料

(能城修一)