

葉の葉身の形成と周縁分裂組織

——特に双子葉類の葉について——

Morphogenesis of Lamina of the Foliage

Leaf and the Role of Marginal Meristem

—— in particular consideration to

dicotyledonous leaf

杉山明子
Mitsuko Sugiyama

植物の地上部はからだを支持する茎と、光合成によって養分をつくる葉からなる。被子植物の双子葉類では、葉は一般に幅広く扁平に展開する葉身と細長い葉柄とに区別される (Fig. 1)。このような葉はふつう表面と裏面の区別があるので両面葉という。双子葉類の両面葉のなかには葉身に切れ込みの入らない全縁葉 (ツバキ) (Fig. 1), 切れ込みのある浅裂葉 (イロハカエデ) (Fig. 2), 幾つかの小葉をもつ複葉 (バラ) (Fig. 3) など

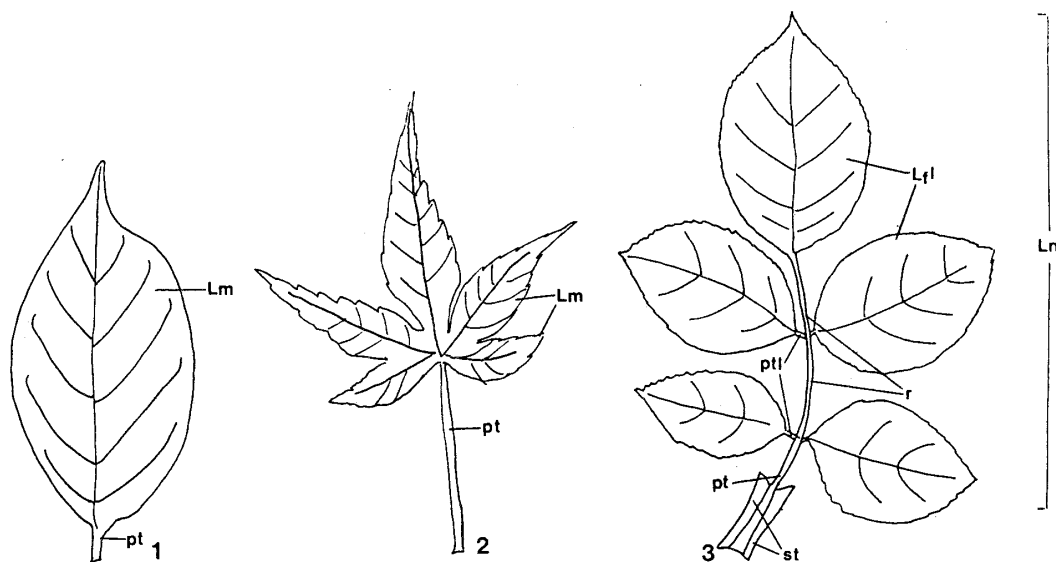


Fig. 1～3. 単葉, 浅裂葉, 複葉の葉。
1. ツバキの単葉。 2. イロハモミジの浅裂葉, 3. バラの羽状複葉,
Lm: 葉身, pt: 葉柄, Lfl: 小葉身, r: 複葉軸, st: 托葉, ptl: 小葉柄,
1～3の倍率は×5/13。

もある。このように葉は単葉、浅裂葉、複葉など様々な形態的多様性を示すが、これは後述するように葉の形態形成のパターンが一様では無いことに起因している。

葉の発生は双子葉類では次のような段階をたどる。即ち、

- ① 葉原基が茎頂分裂組織から盛り上がる (initiation of leaf buttress)
- ② 葉の主葉軸の突起が形成される (protuberance of leaf axis)
- ③ 葉身の形成と葉柄の伸長 (formation of lamina and extension of petiole)

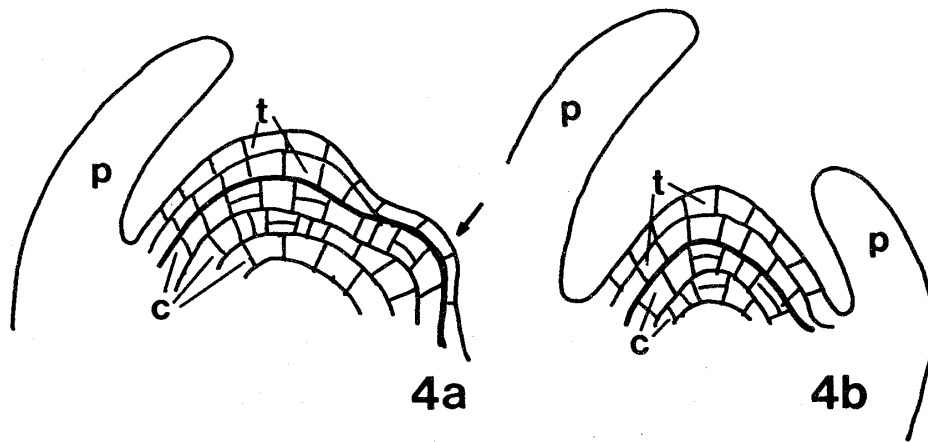


Fig.4. 葉原基の始原と茎の頂端部位の模式図。

2層の外衣(t)とその内方に数層の内体(c)の細胞層がある。
 a: 若い葉原基の突起(p)と茎頂の側方に「盛り上がり」(矢印)がみられる。
 b: 「盛り上がり」が発達して若い葉原基の突起(p)となる。

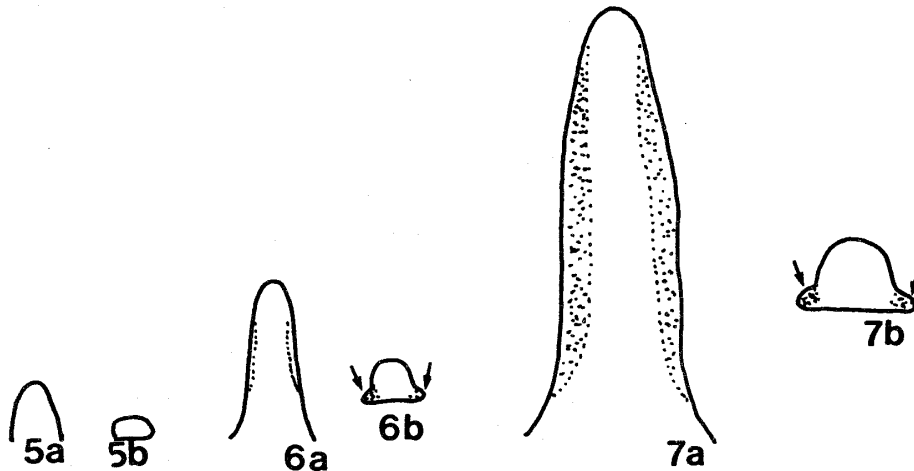


Fig.5~7. 葉身の発達。

5: 始原したばかりの葉原基, まだ葉身の分化は見られない。
 6: 僅かに葉身の分化が見られる葉原基。
 7: 葉原基の葉身の分化がより進んだ状態をしめす。
 a, 正面から見た葉原基。点で示した部位で葉身が分化する。
 b, 葉原基の横断面。点と矢印で示した部位で葉身の分化が見られる。
 (Averyの図より改変)

葉の原基は、まず、茎の先端部に近い茎の頂端分裂組織の側方部から「盛り上がり」として生じる。この「盛り上がり」は茎の頂端分裂組織の外衣 (tunica) (表皮を分化する) とこの内方の内体 (corpus) (表皮より内方の組織を分化する) の細胞から由来する。この様にして葉は茎の側生器官として発達する (Fig. 4a, b)。茎の頂端部の外衣第 1 層は葉の表皮 (epidermis) となり、その内方の 1 ~ 2 層の細胞からは葉肉 (mesophyll) と維管束 (vascular bundle) が形成される。「盛り上がり」は次第にコブ状に大きくなり、向軸側はやや偏平になる。葉原基はやがてはっきりした突起に成長し若い葉の葉軸 (leaf axis) となる (Fig. 5a, 6a, 7a)。葉軸は将来、単葉の中肋 (midrib) と葉柄 (petiole) (柄のある葉の場合のみ) に発達し (Fig. 1), 複葉の複葉軸 (rachis) となる (Fig. 3)。葉軸の形成に関する細胞分裂は葉原基の発生初期には葉軸の先端に集中しているが、のちには分裂域が葉軸全体に広がる。即ちこれは葉の発達が頂端成長 (apical growth) から介在成長 (intercalary growth) への変化を示すものである。シダ植物では葉の頂端分裂組織の存在の認められるものもあるが、種子植物の葉ではその存在が証明されているものではなく (Mauseth 1988), 葉の発達は葉原基全体でおこるとみられている。

葉身の形態形成に関与する分裂組織として従来から特に重要視されているのは周縁分裂組織である。これは葉軸上の向軸側で左右のへりに沿って始原する細胞群であり、帯状の分裂細胞として生じる (Fig. 6b, 7b の矢印)。この周縁分裂組織の活動は葉原基が 1 ミリ以下の大きさの頃にはすでに始まっている (Avery 1933, Foster 1963)。周縁分裂組織は表皮を形成する周縁始原細胞 (marginal initial) と、その内方に位置する次周縁始原細胞 (sub-marginal initial) からなり、後者が葉肉の細胞の数を分裂によって増やしている (Maksymowytsch and Erickson 1960)。葉原基の葉身は周縁分裂組織の細胞が並層面や垂層面或いは斜めなど様々な分裂面で分裂することにより発達する。葉原基の表面に平行な面での分裂である並層分裂 (periclinal division) により葉肉の細胞層が増え葉は厚みを増すが、この様な細胞層の増加は無限に続くものではないので並層分裂の活動は限定される。植物の種によって葉肉を構成する細胞層の数が決まっており、葉の厚みは一定となる。他方、葉原基における葉の面積は葉の表面に平行な分裂面での分裂、即ち、垂層分裂 (anticlinal division) により増大する。葉の形態形成の早い時期に葉の厚さに関する並層分裂はとまるが、葉面積の増大に関する垂層分裂は比較的遅くまで行われている。葉面積の増大に関係しているのは板状分裂組織 (plate meristem) で、この分裂組織は垂層分裂のみを行い平面的に細胞の量を増やして葉身の幅を広くすることに参与しているも

のである。時には葉身全体に存在する板状分裂組織は介在的な分裂組織と共に葉の発達がかなり進んでからも断続的に活動を続けて葉面積の大きい葉を形成する。葉の発達の初期に周縁分裂組織の活性が部分的に抑制されると様々な形の変化を示し、浅裂葉、複葉などの葉を形成する (Foster 1936)。

Maksymowych & Wochok (1969) は葉身が背腹性を持ち偏平に成長することに関与する周縁分裂組織の活動は発達の初期だけで、この後は板状分裂組織が働いて葉身が形成されると説明している。彼らはオナモミの葉で研究した結果、葉身の形成には2種類の分裂組織、即ち、周縁分裂組織と板状分裂組織が関与していると述べている。周縁分裂組織は極く若い葉原基においてのみ活動し、この細胞群から板状分裂組織が由来して偏平な葉身を形成する。又時折垂層分裂も行って細胞層を増やし葉の厚みをつくと説明している。

Foster(1935)が説明している様な周縁分裂組織の働きは葉の発生の極く初期に見られるものであり、葉身の主要部分は板状分裂組織に依り形成されるものと見なしている。複葉の形成においては、葉身形成の初期に関与するこの周縁分裂組織の活性が一様では無くなり、部分的に分裂が抑制される。葉軸の左右にある帯状の分裂組織は不連続に分布するようになり、分裂活性が活発な部位では小葉が形成され、活性が抑制される部位では複葉の葉軸だけが分化すると説明されている。その結果として、羽状葉、掌状葉などの複葉が形成されるものである。(Hagemann 1970)。

葉の発達についての研究の初期には、Avery (1933)や Foster (1936)等が周縁分裂組織の活動と葉の発達の関係について特に強調して論じている。以来、葉の発生において、葉が偏平に発達する時にみられる分裂組織はすべて周縁分裂組織と説明されてきた。その後、Maksymowych (1969)らは周縁分裂組織と板状分裂組織の交代が葉原基の発達の早い時期に生じて、偏平な葉身は板状分裂組織に依って形成されるものという報告をしている。しかしこの両分裂組織の交代は連続的であり、それぞれを区別することは実際の場合には困難であることが多い。

この様に葉の形態形成については周縁分裂組織の働きが重要な役割を果たしているとする見解が長い間、多くの支持を受けてきた。最近これに対して異なった見解が幾つか報告されている。Dubuc-Lebreux & Sattler (1980) は単葉のタバコの葉の発達を観察し、特に次の4点、即ち、葉のトポグラフィックな観察、細胞組織学的観察、細胞分裂の活性、周縁分裂組織の機能などに注目しつつ、周縁分裂組織の存在について検討した。まずタバコの葉の葉身の発達をトポグラフィックに観察したところ、葉身が周縁部位のいわゆる周

縁分裂組織から生じることを確認出来なかったと述べている。また細胞組織学的に調べた結果では、若い葉原基においても特に周縁分裂組織として他と明らかに区別出来る分裂組織が認められず、また板状分裂組織との区別がはっきり認められなかった。細胞分裂の活性においても周縁部位での分裂活性が特に他の部位と比較して優勢であることはなかった。彼らは葉の若い原基で全ての細胞が分裂組織的であると指摘している。同様な傾向は既に *Paulownia* (キリ属) の幼葉で Jeune (1972) が観察し報告している。さらに *Galium* (アカネ属の1種) の葉の発達も観察して、周縁分裂組織があれば当然葉の周縁部に局在しているはずの細胞分裂の活性が認められなかったと報告している (Jeune 1980)。

Foster (1936) は周縁分裂組織について厳密な定義を与えておらず、単に葉原基のへりに沿って存在する分裂組織として示している。この為葉の発達に大きく関与すると見做されている周縁分裂組織は研究者によってその意味するところが必ずしも同じではない。この定義の曖昧さ (一般に分裂組織は厳密に区別しにくいものではあるが) が周縁分裂組織の存在とその機能上の意義について様々な見解を生むもとになっているようである。周縁分裂組織の意義を認める研究者の観察は主に葉原基の発達初期の材料に基づくものであり (Hara 1957; Merrill 1988), 他方周縁分裂組織が認められないという報告の多くは葉の原基の大きさが 1 mm 以下のものであっても、葉の発生の程度は比較的進んでいるものようである。 (Maksymowych & Wochow 1969)。

従来の葉の形態形成に於ける見解では、発達の初期にまず葉原基の頂端分裂組織が活動し、細長い突起状の主葉軸が形成され、周縁分裂組織の働きで葉身が分化し、その後は板状分裂組織や介在分裂組織に依って細胞の増加、葉身の面積の増加などを生じるものと説明されている。しかし、単葉の形態形成においては、周縁分裂組織は葉身の形成に大きく関与するのではなく、扁平な葉身をつくる板状分裂組織を導きだす為に働くもので、葉原基の発達の極く初期に限って分裂組織としての役割を分担し、葉身の大部分は実は板状分裂組織から形成されるとの見解もある。更に葉身の発達においては、既に分化した組織に組み込まれてもなお分裂能力を維持している介在分裂組織が大きな役割を果たしているとする見方もある。

先に述べた様に Hagemann (1970) は浅裂葉や複葉の葉身の形成は周縁分裂組織の働きが葉縁で部分的に不活性となり、分裂が残存している部位の周縁分裂組織から小葉の原基が形成されると述べている。さらに、Foster (1936) は羽状複葉の発達において、小葉の形成を周縁分裂組織の働きによると説明している。これらの見解は広く認められ、最近

でもMerrill(1986)がニワトコの複葉の発達の研究に基づいて支持しているが、筆者はこの説明にまだ満足していない。筆者は羽状複葉をもつアケビ科の植物,*Decaisnea*属の葉の初期発生を走査型電子顕微鏡で観察しその結果を報告した(Sugiyama & Hara 1988)。この観察で、複葉の形成においても、茎の頂端部から葉原基の「盛り上がり」を生じる様子は単葉と違いはなかったが、複葉では葉原基からすぐに扁平な葉身をつくるのではなくまず小葉の原基が突起して、この小葉原基上に扁平な小葉身を分化するものであった。*Decaisnea* 属の若い葉原基を光学顕微鏡で細胞学的に観察すると、発生初期には葉原基全体が分裂能力を維持しているが、発達が進むに従って次第に分裂組織が局在していく様子が確認された(Sugiyama 未発表)。即ち、葉軸上の左右でやや向軸側の部位に小葉の原基が、また葉軸の中心部には将来中肋の維管束をつくる前形成層 (promeristem)がそれぞれ局在するのが認められた。複葉軸上で小葉の原基は小さくゴブ状に盛り上がり、全体が一様な分裂組織となり、小葉軸 (petiolule) を形成する。その後各小葉軸の向軸側で周縁分裂組織或いは板状分裂組織が働いて小葉身が形成される。この場合、単葉では葉身形成は軸葉の形成にすぐ続くものであるが、複葉においては、上記の筆者の細胞学的観察では、まず複葉軸上に小葉軸が形成されてから小葉身の分化が行われる。従って複葉において、果たして、周縁分裂組織の活動が直接に小葉の原基の始原に関係するものかについては更に詳しい観察が必要である。

複葉の形態形成における周縁分裂組織の役割、また単葉の形態形成との比較などについて、細胞レベルの詳しい観察も含めて様々な角度からのさらに詳しい研究が必要であり、今後の解明が期待される課題であろう。

参考文献

- Avery, G.S. Jr. 1933 Structure and development of tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20:565-592
- Dubuc-Lebreux, M. A. & R. Sattler 1980. Développement des organes foliacés chez *Nicotina tabacum* et le problème des méristèmes marginaux. *Phytomorph.* 30:17-32.
- Foster, A.S. 1936. Leaf differentiation in Angiosperm. *Botanical Review* 2:349-372.

- Hagemann, W. 1970. Zur entwicklungs geschichte der angiospermblätter.
Bot. Jb. 90:297:413.
- 1984. Morphological aspect of leaf development in ferns and
angiosperms. In D. White and W.C. Dickison(eds). Comtemporary
problem in plant anatomy 301-349 Academic Press.
- Hara, N. 1957. On the types of the marginal growth in dicotyledonous foliage
leaves. Bot. Mag. Tokyo 70:108-114.
- Jeune, B. 1972. Observation et expérimentations sur les feuilles juvéniles du
Paulownia tomentosa H. Bn. Bull. Soc. Bot. N. Fr. 119:215-230.
- 1980. Croissance des feuilles et stipules du *Galium palustre* L. ssp.
elongatum (C. Presl.) Lange et la valeur de ces données de
morphogénèse pour la phylogénie. Adansonia 10:451-465.
- Makymowytch, R.& R.O. Erickson 1960. Development of lamina in *Zanthium*
italicaum represented by the plastochron index. Amer. J. Bot.
47:451-4591.
- & Z.S. Wochok 1969. Activity of marginal and plate meristems during
leaf development of *Xanthium pennsylvanicum*. Amer. J. Bot.
56:26-30.
- Mauseth, J.D. 1988. Plant anatomy. p26. Benjamin Cummings Publishing
Co. Inc.
- Merrill, E.k. 1986a. Heteroblastic seedlings of green ash I. Predictability of
leaf form and primordial length. Canad. J. Bot. 64:2645-2649.
- 1986b. II. Early development of simple and compound leaves. *ibid.*
64:2650-2661
- Marrill, E.K. 1986c. III. Cell division activity and marginal meristems *ibid.*
64:2662-2668.
- Sugiyama, M. & N. Hara 1988. Comparative study on early development of the
compound leaves in Lardizabalaceae. Amer. J. Bot. 75:1598-1905.