

今市涼子*： イワヒメワラビの腋外芽の研究 (2)
組 織 発 生**

Ryōko IMAICHI*: Studies on the extra-axillary buds of
Hypolepis punctata (2). Histogenesis**

(Plates I—III)

緒論 シダ植物の根茎では二又分枝以外に腋芽と腋外芽が苗条として伸長する分枝法が知られている。腋芽, 腋外芽を生ずるシダ植物の例は前報 (今市・西田 1973) で挙げたが, 特にイワヒメワラビを始め, コバノイシカグマ属, ワラビ属, ユノミネシダ属, パエシア属などコバノイシカグマ連に属するシダ植物では葉柄の背軸側基部に生ずる腋外芽が苗条として伸長し (葉柄分枝, Troop & Mickel 1968), 根茎は複雑な分枝系を作り上げる。Bower (1923) はワラビの腋外芽伸長による根茎の分枝を二又分枝の変形と解釈した。すなわち, 腋外芽は根茎の不等二又分枝の一方の短縮した枝で, それから後に葉が分出されるというのである。イワヒメワラビの根茎先端は外見上, 葉と根茎とがあたかも二又分枝のように分かれ, 葉がわずかに伸長した後, その背軸側基部に腋外芽が形成される。さらに腋外芽の分裂組織は, 茎頂に存在する葉原基の背軸側基部に, おくれて分化する事が明らかにされた (今市・西田 1973)。上述の事実から西田と筆者は根茎と葉が不等二又分枝に由来するそれぞれの枝であり, 葉は成長を抑制された一方の枝であると解釈し, 葉柄基部に生ずる腋外芽は葉柄の二又分枝の一方の枝であると考えた。これは葉柄基部が根茎先端と同質の褐色の毛で密におおわれており, さらにその維管束は葉柄独特の U 字配列をせず, むしろ根茎の管状中心柱に類似する点で, なお, 茎の性質を残しているという見解に基づくものである。この解釈を立証する為には腋外芽分裂組織の起原を知る事が必要とされる。

芽の発生に関して Wardlaw はコウヤワラビとクサソテツにおける実験観察 (Wardlaw 1946) からシダ植物に形成されるほとんどの芽は, 本来根茎の頂端分裂組織を構成していたプリズム細胞群の一部が取り残され, 後に分裂能力を回復したいわゆる “detached meristem” に由来するものとした (Wardlaw 1968)。前報 (今市・西田 1973) の解剖学的観察ではイワヒメワラビの腋外芽の起原については結論を出す事

* 千葉大学理学部植物系統学研究室 Laboratory of Phylogenetic Botany, Faculty of Sciences, Chiba University, Yayoicho 1, Chiba.

** 千葉大学植物系統学研究室業績 第 59. Contributions from the Laboratory of Phylogenetic Botany, Chiba University, No. 59.

ができなかった。もし、腋外芽の分裂組織の頂端細胞が根茎の頂端分裂組織から葉原基形成よりも先に分化し、未発達のまま特定の位置に休眠状態でとどまっているものであるとすればやはりこれは *detached meristem* 起原となり、同時に Bower の解釈のように不等二分枝の一方の短縮した枝と考えざるを得ないであろう。本研究では、西田と筆者による解釈を立証する為、腋外芽分裂組織の発生過程やその頂端細胞の起原などを明らかにした。

材料及び観察方法は前報(今市・西田 1973)に述べた通りである。

観察 1. 頂端分裂組織 イワヒメワラビの茎頂は他の薄囊シダ類と同様、やや縦に長い三角錐状四面体の頂端細胞を持ち3側面で垂層分裂を行なっている。3方向に切り出された派生細胞はまず並層の不等分裂により外側に長い細胞、内側に短い細胞を作り出す。外側の長い細胞は垂層分裂によって細胞数を増すため、茎頂の縦断面では倒立三角形の頂端細胞の左右に数個の細長いプリズム細胞が観察される。(Pl. I A) プリズム細胞は頂端細胞から遠ざかるにつれて並層分裂により多くの小型の細胞を作り出していく。一方、頂端細胞に隣接する派生細胞の不等分裂によって生じた内側の短い細胞は不規則な面での分裂により小型の細胞群を作り茎頂の中心部を占めるようになる。頂端分裂組織の構成に関しては3組織帯、すなわち、頂端分裂組織帯 SZ (apical segmentation zone)、中心柱母細胞群 MS (mother cell zone of stele)、皮層母細胞群 MC (mother cell zone of cortex) が区別される (Fig. 1) が、これは相馬のコシダ、ウラジロでの観察とほぼ一致する (Soma 1961)。頂端細胞とそれに隣接する数個のプリズム細胞は大型で細胞壁が厚く核のヘトマキシリン染色性は高く、液胞化が進んでいる事から、まわりの他の細胞と区別され SZ として1つの組織帯を作っている。SZ 直下の中心部には細胞壁が薄く、核内の仁が明白な小型の細胞群がある。これは頂端細胞直下の未分化分裂組織という事から *Lycopodium* における中央帯 (central zone) を想起させ (Freeberg & Wetmore 1967)、この組織帯は薄囊シダ類のポストンタマシダやホウライシダにおいても観察され CZ とよばれている (Albertis & Paolillo 1972)。しかし、

Lycopodium の CZ の細胞は円形にちかく大型で液胞化の進んだ細胞群であり、CZ の周囲に環状に配列した細胞分裂のさかんな細胞群が直接、皮層と中心柱を形成する。これに対してイワヒメワラビではこの細胞群はやはり形は不規則であるがあまり大型ではなく液胞化も多少おこっているがむしろ分裂をさかんに行って中心部に髓母細胞

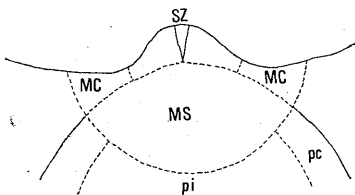


Fig. 1. Schematic illustration of the apical meristem of *Hypolepis punctata*. SZ: apical segmentation zone, MC: mother cell zone of cortex, MS: mother cell zone of stele, pi: pith, pc: procambium.

を、その周辺部に前形成層、すなわち中心柱を作る母細胞群で、皮層細胞を作る事はないため、ここでは相馬にしたがって CZ ではなく MS とする。SZ のプリズム細胞は並層分裂によって核のヘマトキシリン染色性の高い小型の細胞群を MS の外周に形成するが、これは皮層を作る母細胞群であるため、MC として区別される。SZ と MC との境界は MS と MC とのそれに比してやや不明瞭である。

2. 葉原基の分化 葉原基の分化は、細長いプリズム細胞のうちの数個が大型化する事に始まる。これらの大型プリズム細胞が突出部を作るため、縦断面では茎頂は全体としてややとがった錐形から次第に半だ円形に変形する (Pl. I B)。さらにこの大型プリズム細胞のうちほぼ中央に位置する 1 細胞が葉原基の頂端細胞に分化する。初め立方体状であったこのプリズム細胞は下部のせばまった 4 側面を持つ角錐状 (Pl. I C)、さらに 3 側面を持つ四面体 (三角錐) 状 (Pl. I D) に変形し、表面の細胞壁はこれに伴い凸型となる。この段階では茎頂の頂端分裂組織と葉原基はほぼ同じ大きさのドームを形成しているが、茎頂の頂端細胞は縦に長く巾の狭い三角錐状で表面の細胞壁はほとんど平らで、核内の仁は明瞭で液胞化は進んでいない。これに対して葉原基の頂端細胞では核のヘマトキシリン染色性は高く核内の仁は不明瞭でやや液胞化が進んでおり、表面の細胞壁が弧を描いている事から、茎頂のそれとは容易に区別できる。さらに四面体状の頂端細胞は 3 側面での分裂を開始すると、縦断面では頂端細胞を頂点として左右にプリズム型細胞が配列し、それと同時に頂端細胞直下の中心部には小型の細胞群が発達し、この段階での葉原基では茎頂の頂端分裂組織とほぼ同様の組織帯が区別される (Pl. II E)。さらに発生が進むと頂端細胞はついに半球状となり (Pl. II F)、葉原基は茎頂の方向 (向軸側) へ彎曲し、葉としての様相をととのえながら発達していく。

3. 腋外芽分裂組織の分化 葉原基が向軸側へ彎曲し始める頃、その背軸側基部に分裂能力を持つ大型の立方体状細胞が 1~2 個観察される (Pl. II G)。これは核のヘマトキシリン染色性が低く核内の仁が明瞭である事からもまわりの他の細胞から明白に区別することができる。この細胞が垂層分裂により数を増し、5, 6 細胞になった時、ほぼ中央に位置する細胞が腋外芽分裂組織の頂端細胞として、立方体から四角錐 (Pl. II H)、そして三角錐 (Pl. III I) と変形しながら分化する。しかも葉原基発生の初期には葉原基の基部に腋外芽分裂組織の起原となるべき前述のような細胞は全く観察されない事から、腋外芽の頂端細胞は葉原基基部表層の細胞に起原を持つ事は明らかである。これは前報での解剖学的観察で腋外芽が葉原基の基部におくれて出現するという事実を裏付けるものである。また、イワヒメワラビで 1~3 個、セイタカイワヒメワラビでは 1~4 個の腋外芽を生ずるが、それらの位置は完全に葉柄の背軸側ではなく、背軸中央の左右に交互に 2 列に形成される。第二、第三、第四の腋外芽も上述の様式で分化する。しかし、これらの腋外芽は第一腋外芽と同時に形成されるのではなく、

葉原基の成長と共に第一腋外芽におくれてこれより上部の葉原基表層が起原となって順次形成される。この事からも腋外芽は根茎の頂端分裂組織に直接由来するものでない事は明らかである。三角錐形の腋外芽頂端細胞は茎頂のそれと同様、3側面で分裂し、生じたプリズム細胞は垂層分裂、並層分裂をくり返し、SZ, MC, MSの組織帯からなる分裂組織を形成する。さらに腋外芽の分裂組織内では頂端細胞の一方の側のプリズム細胞が、葉原基の頂端細胞に分化し、葉原基が発生する(Pl. III J, K, L)。このように、腋外芽分裂組織では根茎のそれと全く同様の組織分化が行なわれる事から、腋外芽は苗条として伸長する能力を持つ事が理解される。

論議 本研究においてイワヒメワラビの腋外芽分裂組織は、直接根茎の頂端細胞に起原を持つのではなく、葉原基の基部表層の1細胞が腋外芽の頂端細胞に分化する事が明らかになった。しかも第二、第三、第四の腋外芽分裂組織は第一腋外芽と同時に形成されるのではなく、葉原基の発達と共にその表層に順次分化してくる事から、Wardlawの言う detached meristem はイワヒメワラビの腋外芽には適用できないといえる。従って発生学的にみれば、腋外芽は根茎頂端分裂組織とは無関係に葉柄上の一定の位置に形成される外原生の苗条芽、すなわち一種の定芽とみなすことができる。また、腋外芽は決して葉原基に先行して形成されるのではないことから、腋外芽は根茎の二分分枝の一方の枝に相当するという Bower (1923) の解釈 (Fig. 2 A) も成立し得ないと思われる。一方西田と筆者は根茎と葉が二分分枝の両方の枝で葉は二分分枝に由来する仮軸分枝の一方の短縮したゆき止まりの枝と解釈した(今市・西田 1973)。すなわち、葉原基は根茎の頂端分裂組織とほぼ同じ大きさと同じ組織帯構成を

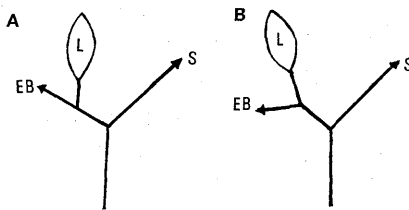


Fig. 2. Diagram of branching system in the rhizome of *Hypolepis*. A: Schema based on a hypothesis that a weaker shank of unequal dichotomy does not develop into a leaf, but an extra-axillary bud (modified from Bower, 1923). B: Schema based on a hypothesis that the leaf is the weaker shank of unequal dichotomy and the leaf branches out the extra-axillary bud dichotomously. EB: extra-axillary bud, L: leaf, S: shoot apex of rhizome.

持つ突出部として発達し、葉と茎頂の2個のドームは二分分枝の両方の枝と解釈し得ると思われる。このように、葉を根茎系における二分分枝の一方の行き止まりの枝とすれば、腋外芽はその行き止まりの軸から仮軸的に二分分枝した枝であると考えることができる (Fig. 2 B)。イワヒメワラビではこの腋外芽伸長による分枝の他には根茎自身の二分分枝は行なわれず、根茎系を作り上げている。

一般に二分分枝の際の茎頂での組織分化については次の3説がある。第一は頂端細胞自身が2個の娘細胞に分裂しその各々が新しい頂端細胞となるもの (*Osmunda*; Cross 1931)、第二は頂端分裂

組織を構成する側方のプリズム細胞が新しい頂端細胞として分化するもの (*Nephrolepis*; Sperlich 1908), 第三は, もとの頂端細胞は消失し, 頂端分裂組織を構成するプリズム細胞のうちの2細胞が新たにそれぞれの頂端細胞として分化するものである (*Pteridium*; Gottlieb & Steeves 1961)。イワヒメワラビの場合, 根茎の真の二又分枝は見られないが, 根茎から葉の分出の組織発生の過程は上述の第二の場合と非常に類似しており, 葉と茎との相同説を考えるにあたって興味深い問題となる。

終りに本研究を御指導下さった千葉大学西田誠教授に感謝の意を表し, また種々御助言下さった東京水産大学の相馬研吾博士に深謝いたします。

Summary

Three cyto-histological zones, apical segmentation zone (SZ), mother cell zone of stele (MS), and mother cell zone of cortex (MC), have been recognized in the apical meristem of *Hypolepis punctata*. The apical segmentation zone is composed of a single, tetrahedral apical cell and its lateral derivatives, so-called prismatic cells, which are rectangular in shape in longitudinal section. The mother cell zone of stele consists of various cells in shape, underlying the SZ. Those cells in MS differentiate into pith and procambium which will build up solenostele, and contain several nucleoli which are highly stained by Heidenhain's haematoxylin. The mother cell zone of cortex is composed of the small-sized cells which are located in the outer regions of MS and differentiate into the tissues of cortex.

The leaf primordium has a single apical cell which originates in one of the derivatives of the apical cell of shoot apex. First the foliar apical cell shows a rectangular configuration having four cutting faces in longitudinal section, then it changes in shape from tetragonal ob-pyramid truncated at its basal end to triangular ob-pyramid and finally it becomes hemispherical.

The meristem of the extra-axillary bud does not originate in detached meristem suggested by Wardlaw. Several rectangular cells in surface layer at the abaxial base of the leaf primordium become meristematic and one of them differentiates into the apical cell of the extra-axillary bud. The organization of the apical meristem of the extra-axillary bud is the same pattern as those of the parent shoot apex, namely three zones (SZ, MS, MC) are recognized also. Finally a new leaf primordium and a new extra-axillary bud arise as parent shoot apex did.

It has been elucidated that extra-axillary bud is formed in particular position of the petiole without any direct relation to the apical meristem, after leaf primordium was formed. By this examination, it would be possible to suggest that the frond of this fern would be the weaker shank of an unequal dichotomy of the rhizome and that the extra-axillary bud would also be the one of two shanks of a dichotomous branching which occurs in the petiole, for the basal part of petiole of this fern exhibits cauline characters.

References

- Albertis, J. & Paolillo, D. J. (1972): The concept of incipient vascular tissue in fern apices. *Amer. J. Bot.* 59(1): 78-82. Bower, F.O. (1923): The Ferns (Filicales) Vol. I. Cambridge. Cross, G.L. (1931): Meristem in *Osmunda cinnamomea*. *Botanical Gazette* 91: 65-76. Freeberg, J.A. & Wetmore, R.H. (1967): The Lycopside-A study in development. *Phytomorph.* 17: 78-91. Gottlieb, J.E. & Steeves, T.A. (1961): Development of the Bracken Fern, *Pteridium aquilinum* (L) Kuhn. III. Ontogenetic changes in the shoot apex and in the pattern of differentiation. *Phytomorph.* 11: 230-242. Imaichi, R. & Nishida, M. (1973): Studies on the extra-axillary buds of *Hypolepis punctata* (L). External morphology and anatomy. *J. Japan. Bot.* 48: 268-280. Soma, K. (1966): On the shoot apices of *Dicranopteris dichotoma* and *Diplopterigium glaucum*. *Bot. Mag. Tokyo* 79: 457-466. Sperlich, A. (1908): Zur Entwicklungsgeschichte der Stolonen von *Nephrolepis*. *Flora* 98: 341-362. Troop, J.E. & Mickel, J.T. (1968): Petiolar shoot in the Dennstaedtioid and related ferns. *American Fern Journal* 58: 64-70. Wardlaw, C.W. (1946): Experimental and analytical studies of Pteridophytes. VIII. Further observation on bud development *Matteuccia Struthiopteris*, *Onoclea sensibilis*, and species of *Dryopteris*. *Ann. Bot. N.S.* 9(38): 117-132. — (1968): Morphogenesis in Plant. A Contemporary Study. Methuen, London.

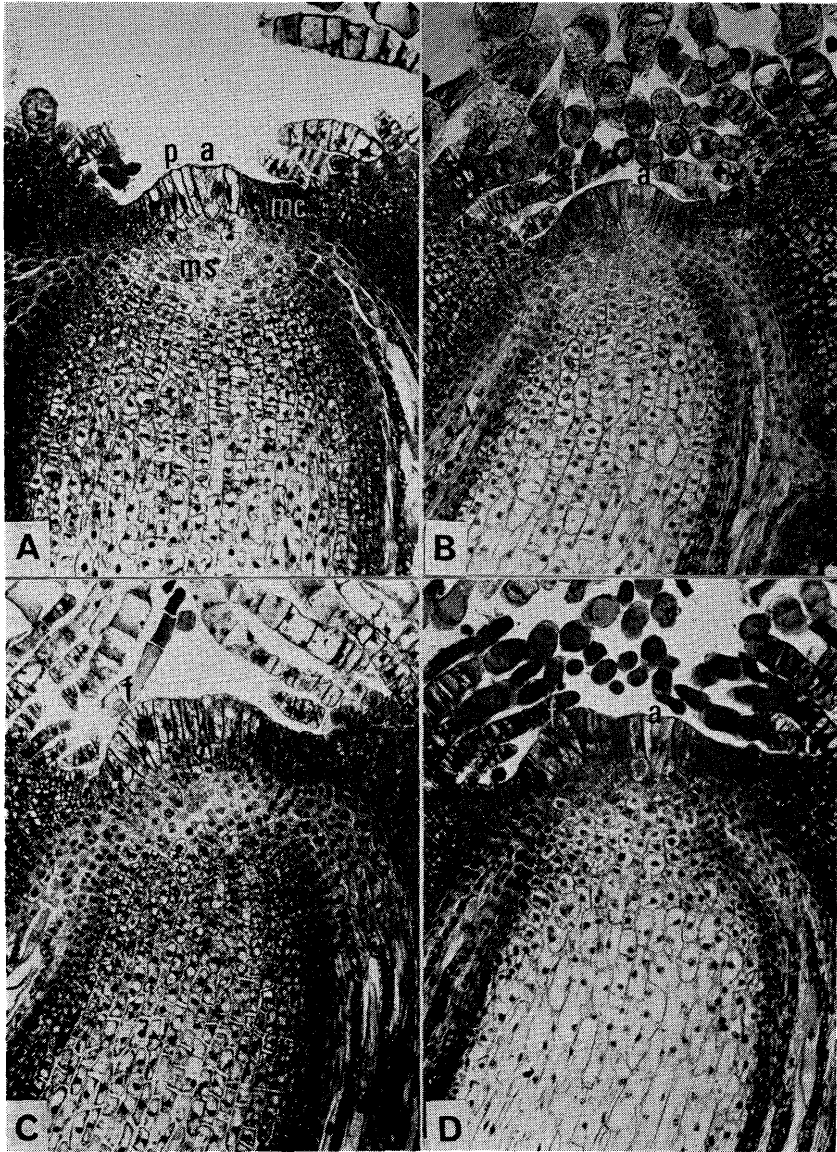
Explanation of Plates I-III

- A. Apical meristem of *Hypolepis punctata*. A single apical cell (a), its derivatives (prismatic cells, p), the mother cells of cortex (mc) and the mother cells of stele (ms) are exhibited (cf. Fig. 1).

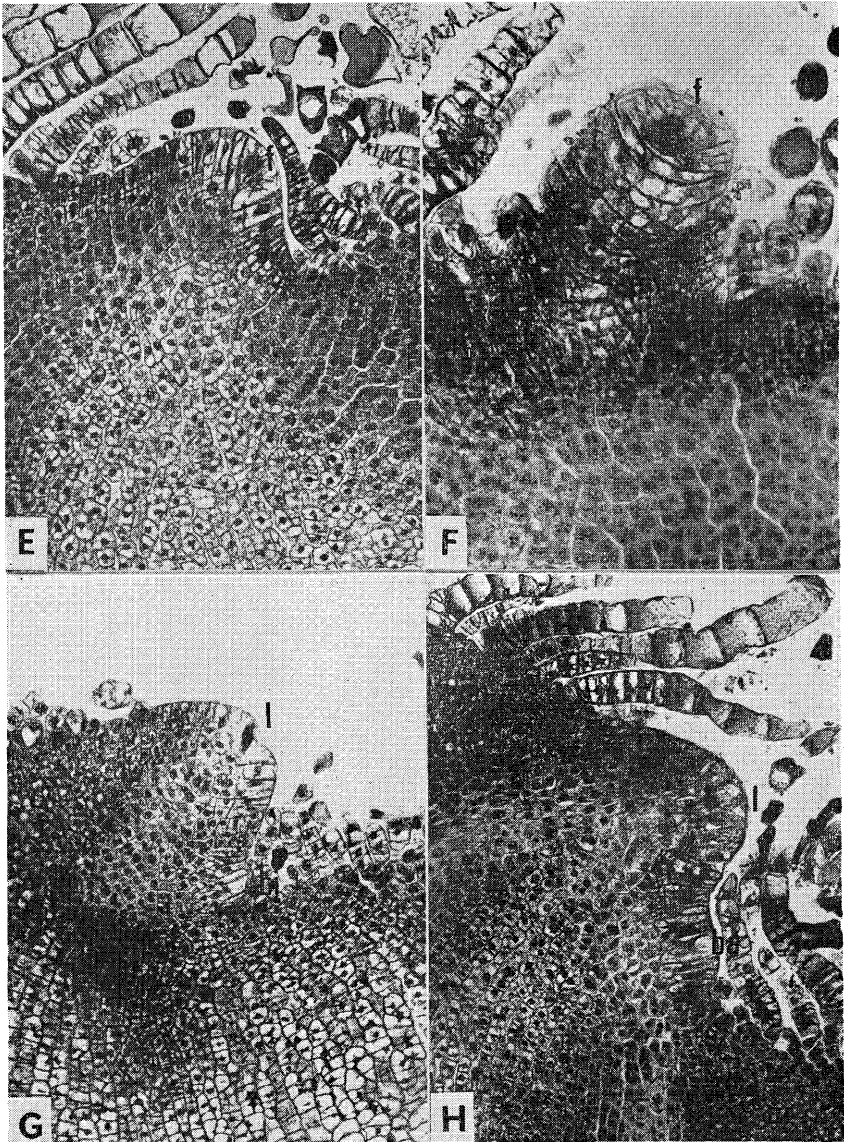
- B-F. The process of formation of leaf primordium. First a few prismatic cells increase their width (B) and one of them differentiates into a foliar apical cell, which exhibits a rectangular configuration (B) in longitudinal section in the early stage, and changes in shape afterwards from tetragonal ob-pyramid truncated at its basal end (C) to triangular ob-pyramid (D). Then the foliar apical cell divides actively and leaf primordium turns towards adaxial side (E). Finally it becomes hemispherical (F). a: apical cell of shoot apex, f: foliar apical cell.
- G-J. The process of differentiation of extra-axillary bud. Several large, rectangular cells appear on the surface layer at the abaxial base of the leaf primordium (G) and these cells divide actively (H). One of them differentiates into extra-axillary bud changing the shape from rectangle (H) to slender triangle (I) in longitudinal section. After formation of apical meristem of extra-axillary bud a new foliar apical cell is formed (J). ba: apical cell of extra-axillary bud, bi: extra-axillary bud initials, bf: foliar apical cell of extra-axillary bud, l: leaf primordium.
- K and L. The more advanced stage of the leaf primordium formation in the extra-axillary bud. K: leaf primordium having a tetrahedral apical cell. L: apical meristem. ba: apical cell of extra-axillary bud, bf: foliar apical cell of extra-axillary bud.
- A-F and G-J: \times ca. 90. F, K and L: \times ca. 120.

□D. Burger Hzn.: **Seedling of Some Tropical Trees and Shrubs Mainly of South East Asia.** Centre for Agricultural and Documentation, Wageningen. 1972. 7,800 円. 芽生えは分類学的に重要な形質の一つであり、形態的・生態的に分化している。これを図とともにきちんと記載して集大成したものがあれば非常に便利であろうとかねてから感じている。アジアの熱帯・亜熱帯の種の芽生えについてはかねてから Troup の *Indian Trees* (1921) が良い参考になっていた。本書はそれと共通する種類も多いが、51科188種の主としてジャワに自生するものを取りあげており、種類数は多くないが、科としての一般的な芽生えの記載、扱った種類の芽生えによる検索もあり、記載・図とも判りやすくよく出来ていて便利である。主なものはマメ科35種 (ジャケツイバラ科7, ネムノキ科19, ソラマメ科9), トウダイグサ科15種, センダン科14種, プナ科10種, クマツヅラ科とフトモモ科ともに9種, などである。

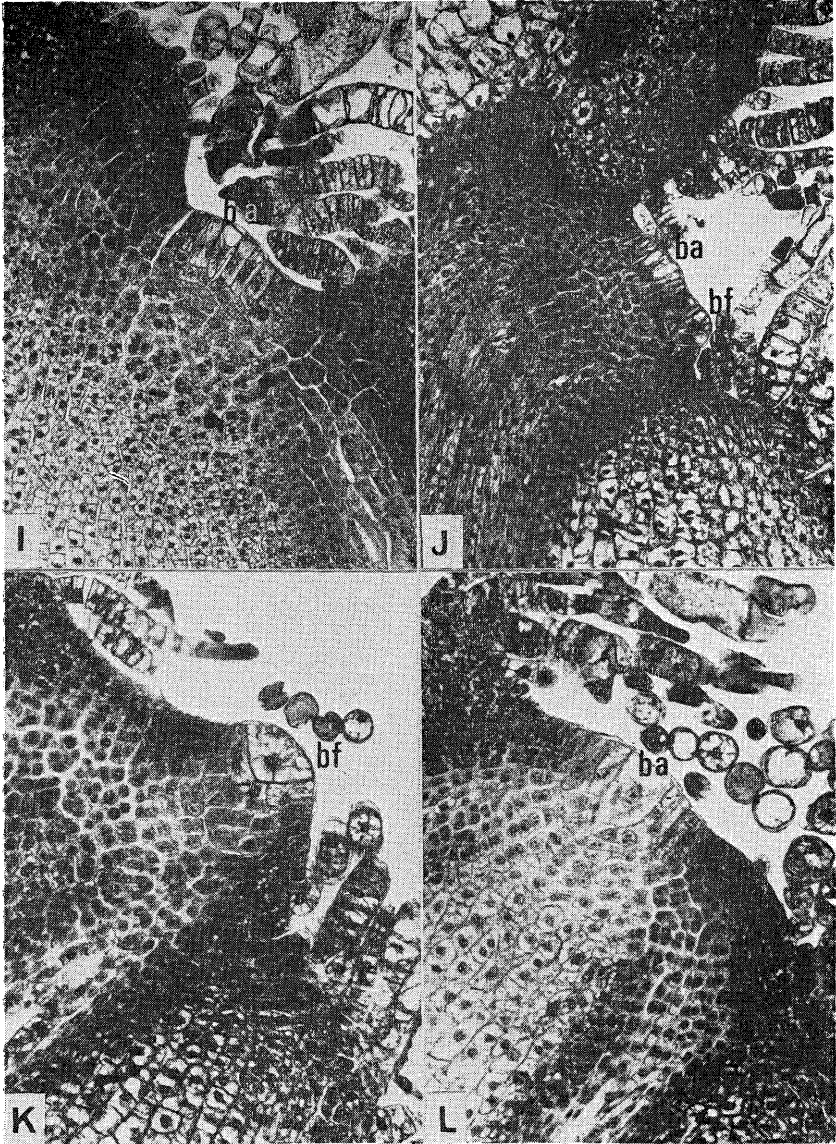
(大橋広好)



R. IMAICHI: Extra-axillary buds of *Hypolepis*



R. IMAICHI: Extra-axillary buds of *Hypolepis*



R. IMAICHI: Extra-axillary buds of *Hypolepis*