

## 論文の内容の要旨

論文題目 Developmental morphological and evolutionary studies on shoots in some species of Podostemaceae

(カワゴケソウ科数種のシュートの形態形成および進化に関する研究)

氏名 厚井 聡

### 【序論】

水生被子植物のカワゴケソウ科は、3 亜科約 50 属約 300 種からなり、熱帯・亜熱帯に分布する。滝や早瀬といった急流中の岩に固着して生育し、雨季には水没した岩上を根が匍匐して栄養シュートを側生し、乾季になると花芽をつけ空中で開花・結実し、枯死する。他の維管束植物が進出できない環境に適応し、さらにそこで種分化を繰り返したため、特異な形態進化を起こした。被子植物の茎の頂端には未分化な細胞からなる茎頂分裂組織が存在し、その周縁部で茎と葉を形成する。一方、カワゴケソウ科のカワゴケソウ亜科は、(1) 茎頂分裂組織が存在し、葉と茎からなる (Jäger-Zürn 1999 ほか)、あるいは (2) 茎頂分裂組織が存在せず、葉から葉が作られる (Hammond 1936 ほか)、と見られ、研究者によって解釈が異なっている。その理由としては外部形態からの観察のほかに詳細な発生解剖学的観察が無く、シュート頂での形態形成の過程が不明だったことが挙げられる。ウェッデリナ亜科に関しても外部形態からの観察はあるものの (Wächter 1897 ほか)、解剖学的な研究は無い。残るトリスティカ亜科のシュート (短枝) は茎頂分裂組織を持つとされているが (Imaichi et al. 1999 ほか)、分枝過程に関しては、単軸分枝 (Rutishauser and Huber 1991)、仮軸分枝 (Jäger-Zürn 1997) の二つの仮説が提唱されている。本研究は、シュートを発生解剖学的に観察して、(1) カワゴケソウ亜科シュートの形態形成、(2) ウェッデリナ亜科のシュートの形態形成、(3) トリスティカ亜科のシュートの分枝過程を明らかにし、さらにカワゴケソウ科のシュートの進化を推定することを目的とする。

### 【材料と方法】

用いた材料は、カワゴケソウ亜科の *Apinagia longifolia* (ガイアナ)、*Cladopus queenslandicus* (オーストラリア)、*Cladopus fukienensis* (中国)、*Diamantina lombardii* (ブラジル)、*Polypleurum* sp. (タイ)、ウェッデリナ亜科の *Weddellina squamulosa* (ガイアナ)、トリスティカ亜科の *Tristicha trifaria* (ブラジル) である。採集した材料を現地または実験室で固定し、脱水処理の後、光学顕微鏡、走査型 (SEM) および透過型 (TEM) 電子顕微鏡観察を行った。

## 【結果】

### 1. カワゴケソウ亜科のシュートの形態形成

*C. queenslandicus* に関して詳しく観察した。シュートは葉を二列互生しながら約 9cm にまで伸長する (図 1)。シュートの頂端は向かい合う 2 枚の葉が密接しておりその間には組織が介在しない (図 2A)。最も若い 2 枚の葉原基のうち古い方 (P2) の基部表層の細胞は液胞化し、その下層が新たな葉原基の形成予定部位 (I1) となる (図 2A, 3A)。発生が進むと、I1 から葉原基 (P1) が発生する (図 2B)。その後、P1 と向かい合う葉の基部の細胞で同様の液胞化が起こる (図 2C)。液胞化した細胞は自らの細胞壁を溶解して葉の基部から離脱し、葉と葉の間の空間に遊離する (図 3B-3D, 3G, 3H)。さらに、最も若い葉

原基の間の基部組織の細胞壁中央に亀裂が生じる (図 3E, 3F)。従って *C. queenslandicus* のシュートは、茎頂分裂組織が存在せず、その不在で葉が葉を作り出しており、典型的な茎は消失したと考えられる (図 4)。他のカワゴケソウ亜科の *Cladopus fukienensis*、*Polypleurum* sp. も同様に茎頂分裂組織を持たず、細胞離脱を伴った葉形成を行うことが観察された。一方、*Apinagia longifolia* と *Diamantina lombardii* は同様に茎頂分裂組織を持たず、葉の基部から新たな葉が発生するが、細胞の離脱は観察されなかった。

### 2. ウェッデリナ亜科のシュートの形態形成

*Weddellina squamulosa* のシュート (最長約 30cm) は、軸状の茎 (1 次側枝) と側枝 (2 次側枝)、さらにその上に作られる大型・小型鱗片葉、糸状体から構成される (図 5D)。大型鱗片葉は 2 次側枝の両脇に位置し、小型鱗片葉は大型鱗片葉または 2 次側枝の下方に生じる。1 次側枝は二列互生に配列し、先端部に若い 1 次側枝が見られる (図 5A)。1 次側枝 M2 の基部の M3 側には最も若い 1 次側枝 M1 が見られる (図 5B, 5C)。1 次側枝の両脇には大型鱗片葉が存在し、若いときは完全に覆われている (図 5C, 5D)。2 次側枝もその両脇に大型鱗片葉を伴い、茎に二列互生する (図 5B, 5D)。1 次側枝の頂端にはドーム状の外衣・内体構造をした頂端分裂組織が存在していた (図 6A, 6B, 6D, 6E)。頂端分裂組織は周縁部で 2 次側枝とその両脇の大型鱗片葉を同時かつ求頂的に形成する (図 6B, 6D, 6F)。2 次側枝を抱く位置には大型鱗片葉が存在しない。大型鱗片葉は表皮と内部柔組織からなり維管束を持たない。小型鱗片葉の発生は特異である。細胞分裂と細胞伸長により大型鱗片葉の間の節間が伸びるにつれて、小型鱗片葉が求基的に発生する (図 6H, 6I)。頂端分裂組織は徐々に小さくなって糸状体を形成し、やがて柔組織に分化する。一方、2 次側枝や鱗片葉を形成する前段階の 1 次側枝の基部の、ひとつ古い 1 次側枝側から新たな 1 次側枝 (M1) が発生する (図 6A)。新たな 1 次側枝原基は発生が進むにつれてドーム状の構造をとるが、後から形成される 2 次側枝と比べて発生は遅い (図 6C, 6D)。新たな 1 次側枝原基の両脇にも大型鱗片葉が発生する (図 6G)。しかし、新たな 1 次側枝を抱く鱗片葉は存在しない。このように、*W. squamulosa* では茎の基部の次に古い茎側から新たな茎を繰り返し形成する仮軸分枝を行う一方、それ自身は単軸分枝および側生器官形成を行い、有限成長する。

### 3. トリスティカ亜科のシュートの形態形成

*Tristicha trifaria* の短枝 (ラムリ) は根の側部に生じる (図 7A)。短枝は頂端分裂組織を持ち、鱗片葉 (SL) を側生する (図 7B)。発生が進むと、短枝 (R2) の基部の、ひとつ古い短枝 (R3) 側から新たな短枝 (R1) が発生する (図 7C, 7D)。

## 【考察】

今回の観察結果から、カワゴケソウ亜科 5 種のシュートは茎頂分裂組織を欠いていることが明らかとなった。このことから、いわゆるシュートのボディープランは、カワゴケソウ亜科では葉のみから成り立っていると考えられる。一方、ウェッデリナ亜科はトリスティカ亜科と同様に、頂端分裂組織を持ち、2 次側枝と鱗片葉を求頂的に形成する。被子植物の茎頂分裂組織は茎形成、葉形成、および葉の極性決定に必須である。カワゴケソウ亜科は茎頂分裂組織を欠いており茎形成は起こらないが、葉の基部が葉形成を行い、古い葉が新しい葉の極性を決定するという、機能の移行が起こった可能性がある。さらに、3 亜科で若い器官の基部から新たな器官

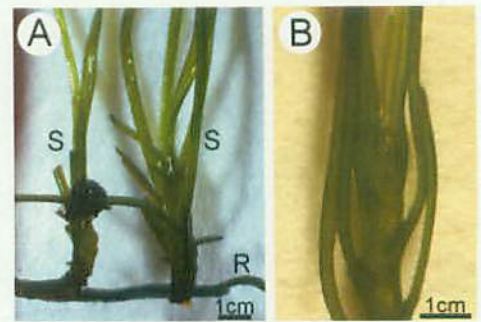


図 1. *Cladopus queenslandicus* のシュート。  
A. 根 (R) の上に形成されたシュート (S)。B. シュートの上部における二列互生の葉序。R = 根。S = シュート。

を形成するという共通のパターンがあることが確かめられた。ウェッデリナ亜科およびトリステイカ亜科は1次側枝または短枝の基部からそれ自身の原基を作る。この分枝パターンは、葉腋にできる他の被子植物の分枝とは、葉腋外にできるという点で異なる独特のパターンであり、系統関係から考えて科の進化の初期に生じたと示唆される。カワゴケソウ亜科では葉の基部から葉を作り出す。さらに、カワゴケソウ亜科のアジアの系統では器官形成領域で細胞離脱と組織亀裂が起こる。シュート（頂端分裂組織の働きにより形成）と葉という別の器官で、共通のしかも特異な発生パターンが存在することから、トリステイカ亜科、ウェッデリナ亜科の「シュート」がカワゴケソウ亜科の「葉」へ進化した可能性が今後の研究への作業仮説のひとつとして考えられる。

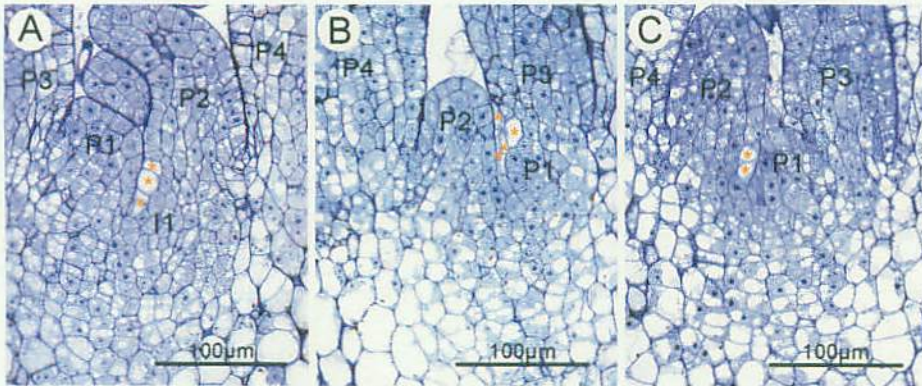


図2. *Cladopus queenslandicus*の葉の発生。A-C. シュート頂の縦断面。A. 葉原基P2の基部に染色活性の低い細胞(★)が存在。B. 染色活性の低い細胞(★)の下層(Aの葉予定部位)から葉原基(P1)が発生。C. P2基部に新たな染色活性の低い細胞が形成。I1 = 葉予定部位。P = 葉原基。

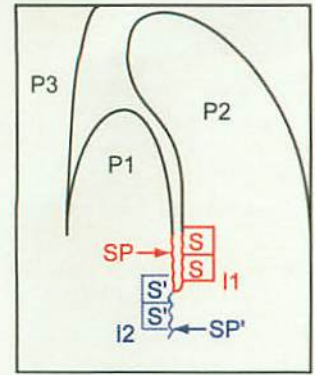


図4. *Cladopus queenslandicus*の葉の発生。離脱細胞(S, S')と組織亀裂(SP, SP')を伴ってI1, I2から葉原基が発生。I = 葉予定部位。P = 葉原基。S = 離脱細胞。SP = 組織亀裂。

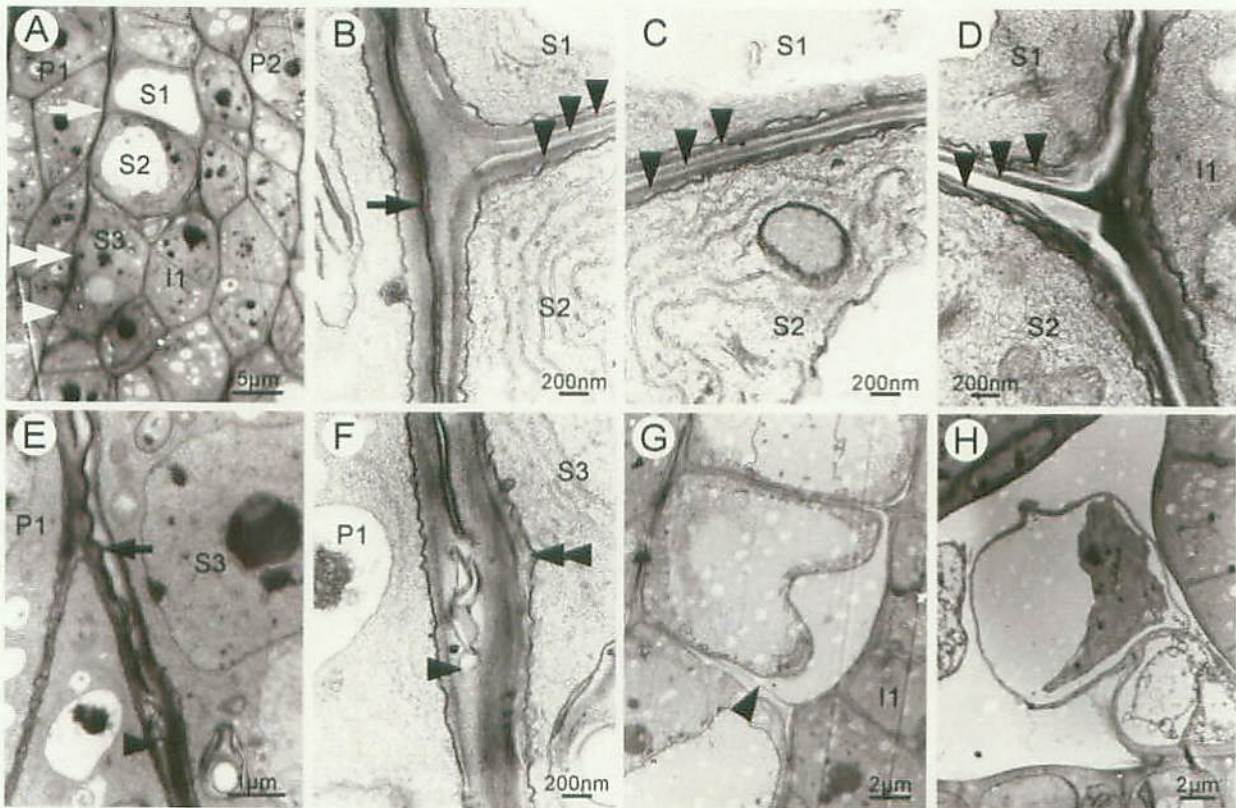


図3. *Cladopus queenslandicus*の葉の発生に伴う細胞離脱と組織亀裂を示す電顕像。A-Fは図2Aと同じ試料。A. P2基部の液胞化した細胞(S1-S3)。矢印、二重矢頭、矢頭はそれぞれB、E、Fの位置を示す。B-D. S1とS2の細胞壁が3層(矢頭)に分離。矢印はP1とP2間の間隙を示す。E、F. P1とS3(P2内)間に生じた細胞壁の亀裂(矢印)およびその先端(矢頭)。S3の細胞壁が溶解している(二重矢頭)。G. 細胞壁の中央の層(矢頭)を残して離脱する細胞。H. 葉の組織から離脱した液胞化細胞。I1 = 葉予定位置。P = 葉原基。S = 離脱(予定)細胞。

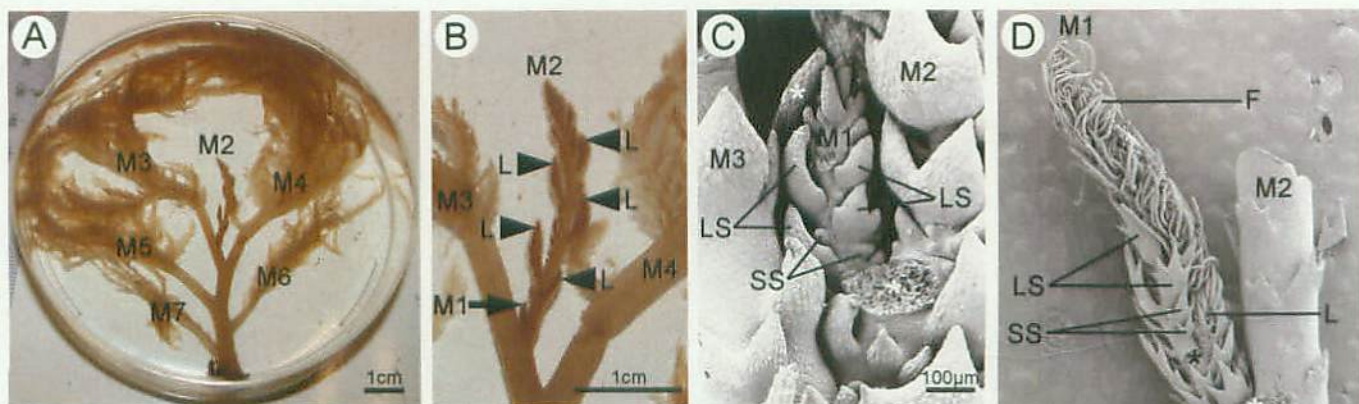


図5. *Weddellina squamulosa* のシュート。A. 1次側枝 (M2-M7) は見かけ上二列互生に配列。B. Aの拡大。M2の基部にもっとも若い1次側枝M1が存在。2次側枝(L)は二列互生に配列する。C. 若い1次側枝M1。両脇に大型鱗片葉が存在(☆)。D. 発生の進んだ1次側枝。2次側枝(L)、大型鱗片葉(LS, ☆)、小型鱗片葉(SS)、系状体(F)からなる。M1の側部には大型鱗片葉(☆)が存在。F = 系状体。L = 2次側枝。LS = 大型鱗片葉。M = 1次側枝。SS = 小型鱗片葉。

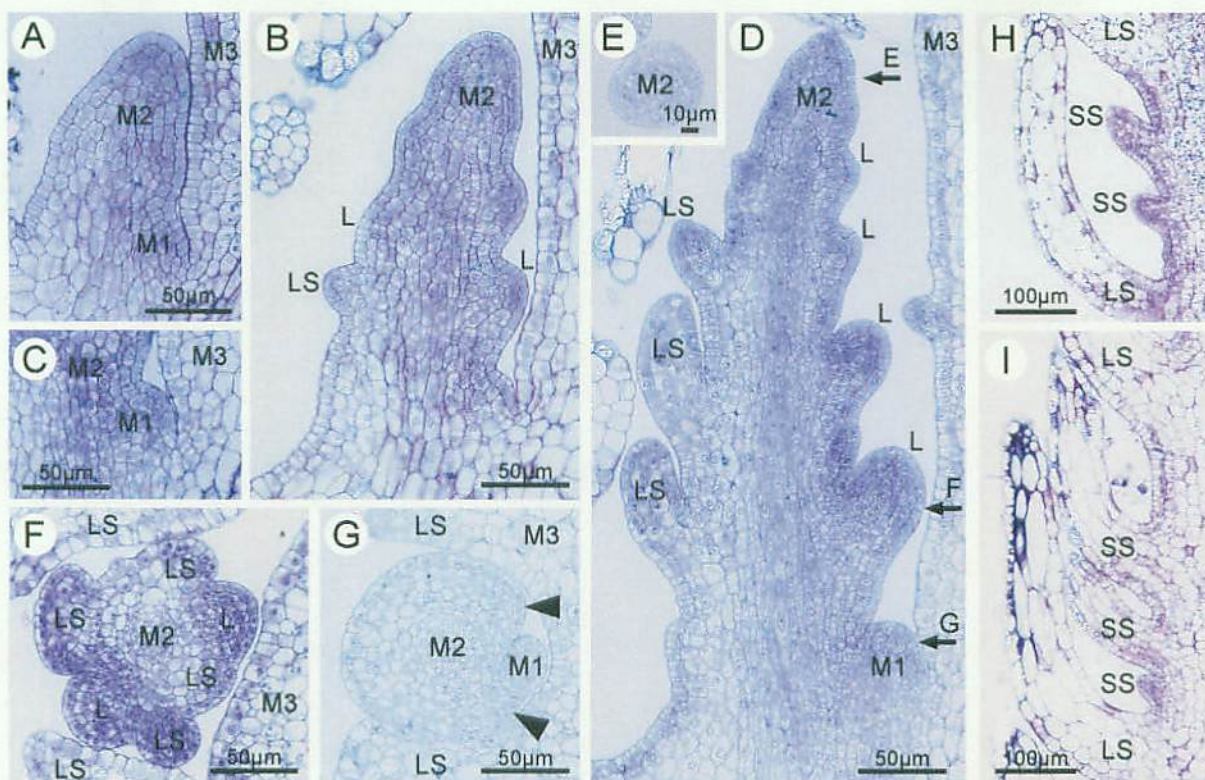


図6. *Weddellina squamulosa* のシュートの形態形成。A-D, H, I. 縦断切片。E-G. 横断切片。B, CおよびE-Gは同一試料。A. 1次側枝(M2)の基部に生じた若い1次側枝(M1)。B. 頂端分裂組織から2次側枝を形成。C. 若い1次側枝(M1)。D. 発生の進んだシュート。2次側枝(L)と大型鱗片葉(L)を形成。矢印はそれぞれE-Gに相当。E. 頂端分裂組織の横断面。F. 2次側枝(L)と大型鱗片葉(LS)は同時に発生。G. 若い1次側枝(M1)と両脇に生じる大型鱗片葉(矢頭)。H, I. 小型鱗片葉(SS)は求基的に発生。L = 2次側枝。LS = 大型鱗片葉。M = 1次側枝。SS = 小型鱗片葉。

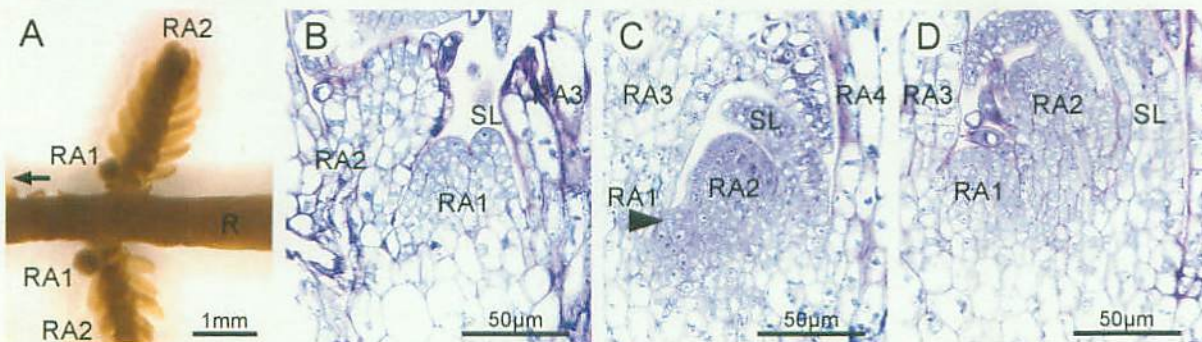


図7. *Tristicha trifaria* のシュートの形態形成。A. 根(R)の側部に形成されたシュート。1番目の短枝(RA2)の根端側(矢印)に2番目の短枝(RA1)が生じる。B. 短枝(RA1)の頂端付近で鱗片葉が発生。C. 短枝(RA2)の基部から新たな短枝(RA1)が発生。D. 発生の進んだ短枝(RA1)。R = 根。RA = 短枝。SL = 鱗片葉。