形態形成と組織形成

Hagemann, W. and Gleissberg, S. (1996). Organogenetic capacity of leaves: the significance of marginal blastozones in angiosperms を読んで

原 襄

明星大学・青梅・一般教育
(198 東京都青梅市長淵 2-590)

Noboru Hara, Meisei University, Ome
(2-590 Nagabuchi, Ome City, Tokyo 198, Japan)

要旨

HagemannとGleissberg(1996)の論文の“blastozone”の考え方を重視して、高等な植物において形態形成を主と考え、組織形成を従と考える立場の必要性を論じた。

Abstract

Hagemann and Gleissberg(1996) proposed the new term “the blastozone”. From the standpoint of the idea of the blastozone, it is needed to investigate whether the morphogenesis induces the histogenesis or not, and the morphogenesis should be emphasized in the study of the higher plants.

キーワード： 形態形成、組織形成、起原帯(blastozone)

顕微鏡が存在しなかった時代から植物学には“形態学”という学問分野は存在していた。その当時は、形態は認識できても、組織の認識は明確ではなかったろう。そのころには、植物が成長して大きくなるときにおこる形態の変化は“形態形成”として認識されたに違

いない。しかし、顕微鏡による細胞の認識から“組織学”が成立してきたのであり、おそらく、引き続いて“組織形成”も認識されることとなってきたと思われる。筆者としてはこの時代の生物学の歴史には詳しくないが、およそ上記のことに誤りはないだろう。

“形態形成”の語の変遷

顕微鏡の発明によって可能になったことは、肉眼でみることのできる植物の組織や細胞を明確に理解できるようになったことのほかに、肉眼ではみることのできなかつた微細な藻類、菌類、細菌類の発見につながった。藻類の中の肉眼でみることのできる大形の藻類であっても、その細胞相互には陸上の植物にみられるほどの組織分化はみられない。しかし、形態形成は存在する。

ところで、20世紀も半ばを過ぎて、新しい分野として発生生物学が台頭してくると、植物学では、明確な組織分化をもたない単純な構造の生物がその研究対象となりやすかった。その結果、“形態形成”の研究はおもに生化学的にも物理的にも取扱いやすい藻類や菌類が中心となり、複雑な構造をもつ高等な陸上植物の研究は乏しかった。そこで、“形態形成”は藻類や菌類の発生生物学の用語であるかのような印象になってきて、被子植物を研究材料としている研究者が形態形成の研究をしていると言うと首をかしげられるような時期が長かった。

このような時代の中で、高等な植物に関係する形態学の中では下等な植物がもたない組織を意識する研究が行われ、下等な植物の形態形成の研究者が理解しがたい分裂組織を中心とした組織形成に関する研究がさかんになった。

要するに、古くからの形態学では、“形態形成”の語がいつのまにか使いにくくなって、その代償のように“組織形成”が強調され、しよせんは組織形成の結果として形態形成が行われるのであるという漠然とした意識が高等な植物を材料とする形の変化を追う研究者のあいだでは強くなってきたと思う。

形態形成の意味

一般に、多くの生物に共通にみられることが生命現象に基本的に存在することであろう。形態形成と組織形成とについて考えてみれば、もちろん単細胞生物については細胞レベルの形態形成が存在するであろうが、多細胞生物の場合は、下等な生物から高等な生物まで形態形成は必ず観察される問題である。これに対して組織形成は、動物界を除けば、陸上植物、とりわけ維管束植物を中心とした植物に顕著な問題であり、植物界全体にわたる問題ではない。

したがって、維管束植物においても、その形態形成が細胞説を基礎として、組織の形成の結果として現れる現象であるとするには問題があると考えらるべきであろう。

生物に広く存在するのは形態形成であり、維管束植物でも、まず“形態形成”があつて、これが組織分化を導き、“組織形成”を行うと考える立場は、これまでの細胞説を基礎と

して考える立場と対等以上に重要ではないかと思う。

遺伝子のレベルを考える場合も、遺伝子によって各細胞がつくられ、その集大成として全体の形態がつくられると考えるよりは、まず植物体全体の形態形成を誘導する遺伝子があって、それぞれの細胞はそれぞれの与えられた場で細胞分化を行うと考えるほうが考え方としてもスムーズである。このように考えれば、形態形成を誘導する遺伝子は自己調節平衡（正常の発達を阻害されればこれを修復すること）にも働くと考えてよいだろう。もっとも、形態形成に働く遺伝子と組織形成に働く遺伝子の中間的な形質に関与する遺伝子もあるだろう。

HagemannとGleissberg(1996)の研究

HagemannとGleissberg(1996)はAvery(1933)、Foster(1936)などのころから多くの研究者が注目してきた葉の周縁分裂組織(marginal meristem)による周縁成長(marginal growth)にとくに注目して、維管束植物におけるシュート頂の分裂組織と葉の分裂組織との関係、葉の形成過程における葉の分裂組織の様相について再検討を加え、細胞説を基礎とした従来の葉の頂端分裂組織、周縁分裂組織を中心とした組織形成を重視する立場に批判的な立場をとり、起原帯(blastozone – ギリシア語でblasto=bud, germ – budding or germ zone の意味)という新しい概念を提案して形態形成を重視した。

要するに、わかりやすくいえば起原帯(blastozone)とは形態形成帯という意味とみればよいだろう。起原帯の考え方によると、まず形態の大枠が決められ、そこで各細胞がそれぞれの置かれた位置で組織に分化して成熟する。このとき、形は決められても、大きい葉がつくられることもあり、小さな葉がつくられることもある。したがって、細胞の数は形態形成のときに決められてくると考えるのが妥当であろう。

頂端起原帯からの葉起原帯の分離： HagemannとGleissbergはつぎのように“起原帯”を考える。

シュートの先端にはまず頂端起原帯(apical blastozone)がある(図1 A, a)。葉起原帯(leaf blastozone)はこの側方に由来する(図1 B, l)。

図1 シュート頂における頂端起原帯から葉起原帯の発生。A – D 発生順。

a 頂端起原帯、l 葉起原帯。

aとlの境あたりの細胞の細胞壁が厚くなり、ふたつの起原帯に分かれる(aとl)。aは大きい部分であり、やがて放射状の形に戻るが、lは放射状に戻ることなく、背腹性をもつ葉へと分化する(図1D)。ここで注目すべきことは、葉は放射状の形の棒状突起として起原するのではなく、当初、頂端起原帯から分かれるときから背腹性をもつということである。このようにして、従来の考え方、すなわち、葉の原基はまず葉突起(leaf buttress)として放射構造をもって現れ、葉の頂端分裂組織によって短期間の頂端成長が行われて葉軸方向の成長がはじまり、ついで周縁分裂組織が分化して周縁成長が行われ、背腹性をもつ葉身の形成がはじまるとする考え方を批判した。HagemannとGleissbergは彼らの論文のFig. 9で、頂端起原帯から葉起原帯がつくられるときには、葉軸となる部分を含めて葉の周縁をつくる周縁起原帯(marginal blastozone)が頂端起原帯から直接つくられると考えていると思われる。彼らはおそらくこれまで葉の頂端分裂組織と呼ばれていた部分も周縁起原帯の頂端にあるものとみなしているようである。

葉の周縁起原帯： HagemannとGleissbergはシュート頂と葉の周縁部を形態形成の場と考える。シュート頂において、葉の起原帯は発生すると水平方向に周縁起原帯をのばしていくが、葉原基の葉柄と葉の基部となるところでは早期にその活動が衰えて消える。しかし、とくに小葉、葉身、鋸歯は周縁起原帯の活動によって生じてくる。そして組織を分化して組織形成の段階が終了し、器官の起原が終わることとなる。

研究者によっては小葉や鋸歯などの起原が終わってから葉身の周縁の組織分化が始まるといっているが、形態形成はつねに、組織分化が毛状突起の出現や細胞の液胞化が起こるようになって終わるものであるとHagemannとGleissbergは考えている。そして、詳細は省略するとして、周縁起原帯の活動によって複葉の小葉をつくる起原帯がつくられていくと考えているようである。

結論

高等な植物、とりわけ維管束植物に関して“形態形成”を論じることは、ごく最近ではあたりまえのことと認識されていると思う。しかし、かつて、遺伝学、生理学、生化学などの広い範囲に基礎をもつ発生生物学の台頭以来、おもに形だけを論じていた維管束植物の形態形成の研究については急速にその議論が衰退して、組織形成へと研究の中心が移っていった。ただし、生殖関係では花葉の初期発生の形の変化が問題となることが多く、形態形成を論じる立場は十分に残されていたと思う。

いずれにしても、組織形成中心の研究に偏っていた維管束植物の形態学的研究はある意味ではバランスを多少なりともくずした発展を示していたといえるかもしれない。維管束植物における形態形成への違和感をもった初期の発生生物学の研究者も、このような雰囲気の中で形態形成の研究から無意識的な逃避をした維管束植物の研究者も、深く反省する必要があるだろう。とくに後者の責任は重い。

形態形成は生物界に広くみられる現象であり、組織形成はその一部の生物——植物では維管束植物——にとくに顕著にみられる現象である。どちらが主でどちらが従かよく見極めるべきである。幸いなことに、最近では走査電子顕微鏡で維管束植物の形態形成の研究が進めやすくなったといえるだろう。そして、この時期にHagemannとGleissbergが維管束植物で形態形成を重視した考え方を提案したことは意義深いと思う。彼らも十分にはつめて考えてはいないように見受けられるが、細胞説的な立場が重要で組織形成が形態形成を誘導するのか、それとも起原帯 (blastozone) を考える立場が重要で形態形成が組織形成を誘導するのか、真けんに考えるべき時期にあるのではないかと思う。

HagemannとGleissbergの考え方には筆者からみてもいくつかの問題点はあるが、大綱において彼らの敷いた思考のレールは貴重であり、今後、高等な植物の形態学の研究者は十分にその考え方の基礎を汲みとって研究を進めるとよいと思う。

引用文献

- Avery, G. S. (1933) Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20: 565-592.
- Foster, A. S. (1936) Leaf differentiation in angiosperms. *Bot. Rev.* 2: 349-372.
- Hagemann, W. and Gleissberg, S. (1996) Organogenetic capacity of leaves: the significance of marginal blastozones in angiosperms. *Pl. Syst. Evol.* 199: 121-152.