

# インコアナナスに見られた一区分キメラ斑について

岡村はた

## はじめに

インコアナナスを多量に栽培している八丈島の園芸業者の鉢場で生じた写真のような斑入りを、笠原基知治博士からいただいた。斑の形状や分布様式を見るとキメラ斑ではあるが、何れの標準型にも属さず特異な型のように見うけられる。そこでこの型の発生機構を解明することにより、斑の原因、あるいはこの植物の葉の発生上の特異性などの上で何らかの特異な事実が得られることが期待される。



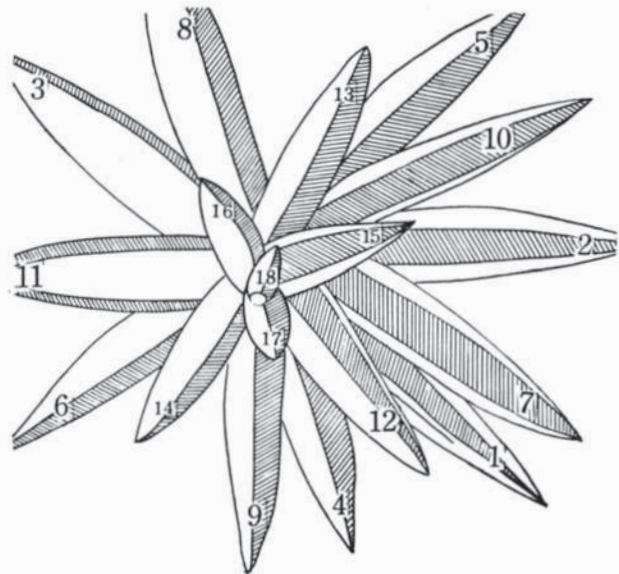
研究方法は設備の関係上、種子を通じて後代を追求することが困難なので、今回は一応外面から斑形を観察する方法だけに止めた。

本研究は法政大学教授笠原基知治博士のご指導をいただいております。ここに記して厚くお礼を申し上げます。

## 材料個体の外観

問題のインコアナナスは生じているすべての葉に斑が入っている。しかし、各葉に現われる斑型は一見、覆輪様のものから中斑様のものまで、あるいは種々の割合の区分キメラなど表現が実に変化に富んでいる。このような表現がどうしてできるかを知るため、まず検鏡を行なった。

その結果、白色部の表皮の孔辺細胞にも葉緑体が見られた。したがって外観条斑は第2組織原由来のものである。また、区分キメラ状の葉では緑の側は緑の細胞が、また白の側は無色の細胞が、表皮直下まで整然と並んでいる。次に一見、周縁キメラ様のものも前者と同じく第2組織原の区分キメラによるもので、また、白色無地のところは、組織的にも完全な白色で、葉緑体はみられなかった。したがって、原因究明は第2組織原の区分キメラの発現機構を追及することになる。



第1図 材料株の条斑外観

## 考え方と分析法

葉脈に沿って葉の先端から基部に達する区分キメラ斑であれば、原因はその葉を分岐した茎にあるはずである。その場合、出現様式から考えられるとおり、突然変異の原因によるものであれば、茎頂の2か所以上に白部が生じる可能性は確率上まず考えられない。そこで茎の横断的1か所だけが白化したと考えると、葉の発生的特性によって、このような区分キメラが解明できるかどうか鍵になる。

まず、全緑のものを根元近いところから、すべての葉を切りおとし、株元の葉の並び方をもとにして葉序を求め、つぎにこの葉が茎をほぼ1回とりまくことから、白/緑区分キメラの株に現在生じている18枚の葉の巾方



第2図 全緑のインコアナナスの(直列線右まわりのもの)葉の位置を示す横断面図

図示した切口は中心部の葉(すなわち上部の葉)は比較的根もとを切り、周辺部の葉(すなわち下部の葉)は比較的上の方を横断したことになった。破線は葉の切口の巾の midpoint をむすびつけたもの(芽の位置はここから少しずれる)。

向の白と緑の測定をなし、すべての葉にみられる白い巾の部分の合計と緑の巾の部分の合計とを求めて、緑と白との境目をなす2本の区分境界線が茎の中心部でなす中心角が何度であるかを求めた。

#### 分析順序と結果

1. まず、本種の葉序を知る目的で、斑株と同数葉の出ている全緑のインコアナナスをえらび、葉のつけ根に近い部分から切りとり、切株の方を用いた。この切断位置は内は葉のつけねより2cm内外、外(下)の葉はつけねより3cm内外、上の辺りを切断したことになる。この株元を上からみてその切口における葉の巾方向の位置を同心円上に記入したのが第2図である。この図の中心に近い葉は根元に近いところを横断したため巾広く、外に位置する葉は上の方を切断したことになっているので割合からみて巾が狭いのである。

2. 次に斑入りのインコアナナス(第1図)における外から1~18の番号をつけて、このうち条斑が略同一表現を示す葉が何枚目に位置しているかをみたところ、6.11.16...、2.7.12.17...、3.8.13.18...など、それぞれ6枚目のものが上下関係に位置していることがわかった。

3. そこで、全緑株(第2図)にも外側から内側へと1~18の番号をつけ、それぞれの葉の巾方向の midpoint を、1-6-11-16...と結び、同様に2-7-12-17...と



第3図 第2図の5個のラセンをより戻したもの。

3-8-13-18...、5-11-16...も結びあわせたとこ、図示のような上からみて右へ旋回する直列線が5個得られた。

4. 第2図において $\angle 308$ 、 $\angle 8013$ のなす角はそれぞれ $25\sim 30^\circ$ で、それぞれ右にずれている。このずれは5葉平均すれば1円につき $6^\circ\sim 5^\circ$ ということになる。

5. 次に第2図をもとに発生上の機構ではなく、二次的の伸長過程で生じたと考えられている前記のずれを消去するため、上からみてねじれの角度だけ左に回し戻して、並べたのが第3図である。これによって、これらの葉の midpoint はほぼ同じ角度に交わる5放射線上に整列するようになった。この結果、この植物の葉序は、いわゆる $\frac{3}{5}$ であることがわかった。

6. 次におのおのの葉の根もとが、それぞれ茎をほぼ1回とり巻いているところから、葉面にあらわれた緑:白の比を求めると、中心 $360^\circ$ に対して、区分キメラ線が何度に交わるかが得られることが予想されたので、18枚の葉にみられる白と緑の巾の実測を行なった(表参照)。この表から白の巾の合計:緑の巾の合計 $\approx 3:2$ 、すなわち、これで $360^\circ$ を分配すると緑 $144^\circ$ 、白 $216^\circ$ となる。

7. 次に同心円18個を画き、中心角 $144^\circ$ の部分緑色、残る中心角 $216^\circ$ の部分が白色部として、表の実測値をもとに、葉の横断面に緑部と白部の区分境界を記入していった。これには各葉の示す彷徨変異と測定上の誤差と思われるものもあったが、大体第4図のようになった。

8. この植物は茎をとりまく葉縁のあわせ目の外に次の下の腋芽が位置するので、これを第4図に記入したの



表 斑入り葉の白と緑の中の  
測値(単位mm)  
表中……は第4図の……  
と一致する位置である

18	7	5		
17		7	8	
16	5	10		
15		2	9 6	
14		12	7	
13	10	10		
12		17	15 7	
11	9	22	8	
10		7	12 17	
9		17	19	
8	14	17		
7		12	10 12	
6		18	9	
5	15	13		
4		12	8 4	
3	6	22		
2		5	10 12	
1		12	5 10	
茎よりの	緑	白	緑	白
下部	緑=186	白=279		

が①～⑯である。次にこれらの芽を②—⑦—⑫—⑰…、④—⑨—⑭…と結びあわせた。

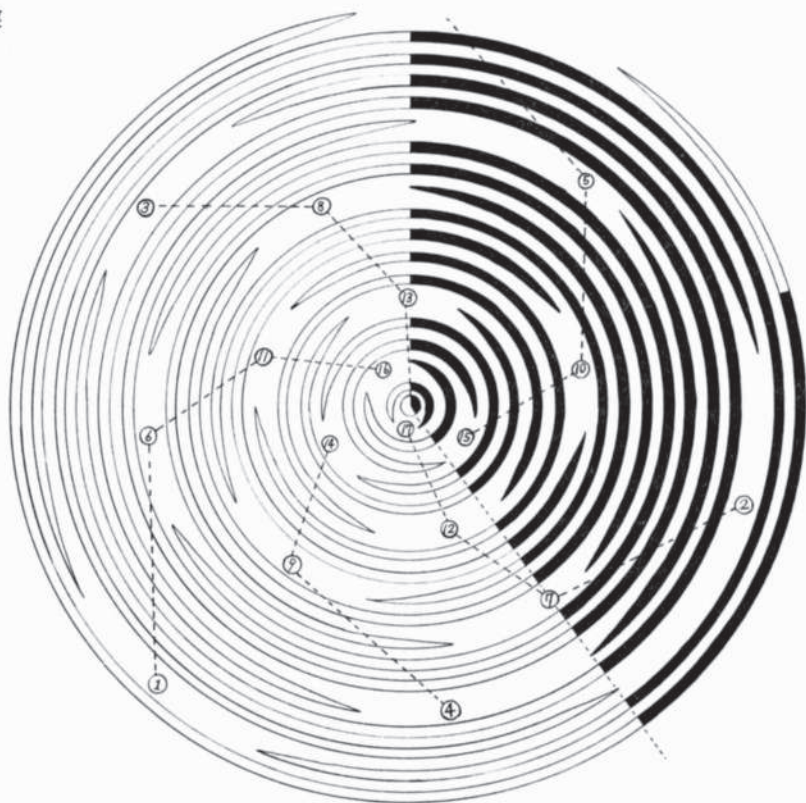
9. これらの芽は外側の葉によって囲まれているが、葉のつけねの中央に腋芽が位置するのではなく、常に一定のずれがみられる。上へ上へと新しい芽ができてゆくが、一段下の葉の腋芽が大ききときは、その上の葉巾がそれによって、両端の生長がおさえられるようである。

#### 結論と論議

インコアナナスに生じた前記の斑入り個体について、その発現機構を追究した結果、次のような結論が得られたので論議を加えて記述する。

1. 用いた材料は茎の生長点が、円周的にみて白色細胞群と緑色細胞群とが3:2の比率で接着する単純な区分キメラに落付いた。白色部が優勢のこの比率は茎の下部から上部まで同じで、生長に伴う変動の方向というようなのはみられない。

2. 単に2分された白と緑との区分キメラであるにも



第4図 斑株の葉序と各葉の区分キメラ型. ならび  
にこれから推測した茎の区分キメラの形状

かわからず、それにつくすべての葉が白と緑との区分キメラになる。その原因の1つは葉の発生機構に求められる。多くの植物の中には、円周的に狭い部分から一葉の原基が発生するものが多い。ところが本種では各葉とも茎のほぼ全円周から分岐がおこる。したがって、仮に生長点の1細胞だけに緑から白の変異を生じて、その形質がどの葉にも含まれることになる。

3. 仮に生長点の区分キメラ型が全く同じでも、それにつく葉の斑のあらわれ方(形状、その種類の数など)は、植物の葉序がちがえば大きく変動する。本種の場合は放射的5方向に葉をつけるいわゆる5葉序である。したがって、葉の区分キメラ型は5種類のものができ、茎の生長に伴ってそれらが6枚目ごとにくりかえして出現することになる。

4. 各直列線に属する5種類の区分キメラ葉は1葉中に緑部と白部との境界線が1本あるものと、2本あるものとに大別できる。このうち2本あるものは葉の主脈部が生長点にある2本の区分キメラ線の間回りから分岐した場合と考えられる。このうち、中央が緑色で両縁部が白色の葉は葉の中央部が茎の緑色部側から分岐した場合であり、逆に主脈部が白色で縁部が緑色の葉の分岐点



はそれらの主脈あたりが、ちょうど反対側の茎の白色部の中央線近くから分岐した場合である。

次に緑と白との区分キメラ線を1本含む葉の茎における分岐点は、葉の主脈部が茎の区分キメラ線に近い位置から分岐したものである。2区分線は大体むかいあっているから、区分キメラ線をほぼ中央にもつ葉は互にむかいあって位置し、緑と白とがその葉身の左右において逆の位置をとる。それぞれの葉の基部における区分キメラ線の位置は茎のキメラのそれと一致するはずである。

5. 葉序が%といわれるにもかかわらず、植物体上方から見下した時の葉の位置は整然とした5方向をとらないのは直列線に捩れがおこるためと考えられる。

もっともこのような現象は多少とも他の植物でも見られる一般現象である。本種の場合の捩れの程度は葉序の進行する方向に向って葉ごとに5~6°ずつ進行するから同一直列線上の上下の葉はその5倍に当る30~25°の角度を持って位置する。

6. 一般的問題として、直列線に捩れを生ずる原因は茎の外面を走る脈の走行から推して二次的生長の過程に生ずると考えられている。しかし、その場合、生長点を構成する細胞の分裂方向が規則的にゆがむことが多少とも原因に加わっているのではなかろうかとの不安をぬぐい去ることは方法的に不可能に近い。その場合、本種のような区分キメラ斑を用いれば適切な解答が求められるはずである。

それは同一直列線上の葉に現われる区分キメラ線の位置が不変で、葉の上下の重なり方だけが捩れがみられるか、または上下にあたる葉間の区分キメラ線の位置が方向的にまた角度的に一定のずれを示すかどうかを調べれば得られる。

実際は第2図にみられるように③⑧⑬⑱, ④⑨⑭…などの上下の葉がどちらにずれるか、また、各葉の間にみられる白と緑の区分キメラ線はどちらにずれるかの2つについて見たところ、葉の出る方向は常に葉序によって葉の廻る方向(個体により左または右)へずれていることがわかった。しかし、区分線の葉身におけるずれは右まわりのものにおいても左まわりのものにおいても、あるときは右に、あるときは左にずれて一定の規則性のないことを示している。

このことは、生長点の各細胞が葉を分岐する時点では捩れずにきまった器官のきまった部分を受け持つ。しかし、同一直列線上に生ずる葉の間に斑のずれのおこる原因は彷徨変異によると考えられる。

7. 白色部の表皮組織の孔辺細胞が葉緑体を含むということは、第1組織原が緑色遺伝子を担っていることである。すると白色部は白心緑皮型、すなわち、本来なら中斑を表現する周縁キメラの管である。元来、単子葉植

物の周縁キメラ葉では、第1組織原が全表皮のほか、葉緑部の実質まで分担形成すると見られてきた。その場合、分担する葉緑部の広狭は科により、あるいは種によってかなりの開きがあった。ところが、本種の表現は $\frac{1}{2}$ 区分キメラ葉の白色部が示すように、肉眼的に縁辺まで白色である。このように第1組織原が表皮しか分担しない例は単子葉類では珍しい。

2・7・10などの覆輪型、11の中斑型はともに竹の芽列線に直交する $\frac{1}{2}$ 区分キメラ斑に準じた斑である。しかし、竹と異なるのは白色部が正式には周縁キメラであるから、それと普通の緑色との区分キメラ、すなわち、正しくは周縁区分キメラと言うことになる。

8. 第1図の第1葉の白色部の中に、本来の区分キメラと関係のない細い緑条が1本含まれている。白色部の細胞中に葉緑体が全く含まれていないこと、その他から細胞質の不等分裂による緑色細胞の析出とは考えられないし、他の白色部に類例を見ないことから、遺伝子突然変異によるとも考えにくい。すると残りは第1組織原の1細胞が葉の形成される比較的初期に葉の厚さを増す方向の分裂を行ない、その結果表皮に落ちこんだ1細胞が後に表皮下の緑条部をつくったためと考える。

9. 最後にこの斑入り個体が発現した経緯を検討する。白色部が周縁キメラであることと、緑色部が安定遺伝子であることは、緑色からの栄養体突然変異によって生じた変異であることを示唆する。白色細胞の検鏡結果からはこれが核内遺伝子によるものか、色素体遺伝質の変異形質であるか決めては得られなかった。しかし、仮に核内遺伝子だとすれば、白色が緑色に対して劣性形質であることからみて、栄養体突然変異のおこる可能性は極めて少ない。すると原因は色素体突然変異に絞られるが、その場合、緑色組織から一抱に純白色細胞が出現することは考えられない。順序としては、まず、生長点の1細胞中に含まれる葉緑体の1個が白色体に色素体突然変異をおこし、以後2種の色素体が直接分裂によってそれぞれその個性を維持しつつ増殖し、続く細胞分裂時に細胞質とともに機会的に2細胞に分配される操作を繰返す間に、白色体だけの細胞と葉緑体だけの細胞に分れることもおこる。恐らくこのようなことで、第2組織原中の1生長点細胞が純白になって、白の細い区分キメラ条を生じ、ついでこの白と緑との境界線上から分岐した枝は、白条の巾は母茎よりも広がるが、このようにしてついに緑色2:白色3の本個体が生じたと推測される。

10. 第1葉に葉序の乱れがあるが、その原因については材料が不足のため結論を保留する。