

# 斑入り植物の話 一絞り と 柄 も の

岡 村 は た

## 1. はじめに

自生、または庭植した植物のなかから、変りものを発見し、選択し、育種した、また交配という手段もとり入れられ、一そう変化性が豊富になった。庭植から鉢植にされると形質はより細かく区別されるようになった。斑入り植物は約 200年前の文献からみられるが、約 150年前に出た草木奇品家雅見 (1827)、草木錦葉集 (1829) は約 2000 もの斑入りや奇形が特集され、作者名や産地名、栽培法などが付記されている。

日本では園芸方面の研究では相関芳郎、浅井敬太郎、横井政人、広瀬嘉道、形態遺伝発生学では藤田哲夫、今井嘉孝、笠原基知治らがある。形態形成の方面からも斑が利用されるようになった。

元来、緑色植物にはすべて斑入りが出現する可能性がある。私たちも野外で細心の注意を払うならば未記録の斑入り種が発見できる楽しみがある。浅井敬太郎が示したように、多くの出現様式があり、それぞれの様式に園芸上の呼び名がつけられているが、それらのいくつかの斑形が 1 株にあらわれるのがつねであり、品種の維持には、これらの斑形間の関係を知る必要がある。

## 2. 原因による斑の分類

斑	非遺伝性斑	① 病害虫によるもの
		② 生理的原因によるもの
	遺伝性斑	③ 非キメラ斑
		④ キメラ斑

非遺伝性斑はその植物の生長方向と関係がなく、斑の形が形成され、二次的には葉の表裏をとおした斑となり、斑部と地色部 (緑色部) との間の境界線は不鮮明である。

### ① 病害虫によるもの

中にはその植物の生活力を極度におとさずに共存するバクテリア、ウイルス性のものがあり、品種名さえついている。野外ではウイルスが寄生して葉脈とその付近が網目状に黄色になったキンモンヒヨドリとよばれるもの、また、ツバキの明石瀉に花弁のアントシアンの生合成が部分的にウイルスにより阻害されるぼかしの白斑をもつ大虹とよばれる品種などがある。また、竹類には稗にカビの寄生により斑が出現し、それが中国では古来筆軸として重宝されていたし、日本でもネマガリダケのものを圈紋竹と称して筆軸にしている。

### ② 生理的原因によるもの

重金属などの影響で、必要塩類が吸収不足になり、クロロフィルが形成されないものがあり、よく道端などで、一時的、局部的にみられる現象である。

### ③ 非キメラ斑、次項に記述する。

### ④ キメラ斑、次次項以下に記述する。


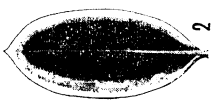
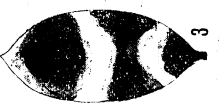

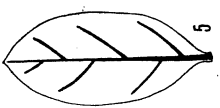
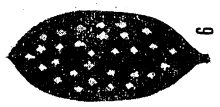

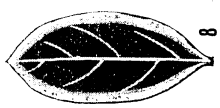
## 3. 定形斑 (模様斑)

体のどの部分の細胞も同じ遺伝質をもっているが、主として葉に部分的に斑紋を生じるもので、遺伝的な非キメラ斑である。この斑紋の出現の仕方は、枝単位のものと同葉単位のものにわけて考えるのが便利である。

元来、植物は葉が開いた当初から落葉まで同じ色をしているものはない。形態形成とともに色調もふつう淡緑黄～淡褐緑色から緑色へと変化する。この変化の著しいものの 1 つが光斑 (ひかりふ) で、若葉は黄色でそのうち緑色から濃緑色へと変わる。オウゴンヒバ、キャラボクのひかりふなどにみられる。それ故、若葉の出た頃みると枝先についた葉は黄、下の方の葉は緑色で、これが毎年、繰り返されるので、枝先はつねに明るい色をしているのである。また、セッカンスギ、メジロスギも同様に若芽は白い。イスノキにも若葉が白色にアントシアニン色素をかぶる淡紅色の系統がある。これらは皆、遺伝的に形態形成と色素形成との時間的ずれの著しいもので、のちぐらみ斑とよばれる。これが枝単位に出現する斑の 1 つの特徴である。

次は葉単位のもので、葉形はいろいろあるが、整理すると表現は次の表の 8 つのいずれかにふくまれる。これを顕微鏡観察の結果と組み合わせ表示した。もちろん、この葉身にみられる緑色が開葉当時からずっと同じ色をしているのではなく、多少の色の变化はみられる。最も多いのは斑部の葉肉細胞に無葉緑のものがあ、棚状組織の細胞の丈が低く、細胞間隙の多いのが普通である。野生のユキノシタ、ノアザミ、ミヤマウズラ、チトセカズラなどにみられるが、外来の所謂観葉植物には極めて多い。何故に斑部があらわれるかはちょうど私たちの体の細胞にいろいろな形や色やはたらきの分化がみられるのと似ている。

次のキメラ斑に比し、斑部と地色部との境界線は不鮮明である。また、種子繁殖によって、確実に同型のものが得られる。

表現型 (斑部位置)		斑部特徴															
斑部	表皮平滑	葉緑細胞		柵状細胞		柵状細胞		柵状細胞									
		有	無	有	無	有	無	有	無								
淡色	平滑	(1)	(4)	(5)	(11)	(15)	(20)	(25)									
	凹凸	(2)		(6)	(12)	(16)		(22)									
	平滑	(3)		(7)	(13)	(17)		(23)									
	凹凸	(8)		(8)				(24)									
濃色	平滑	(9)		(9)	(14)	(18)											
	凹凸	(10)		(10)		(19)											

第1図 定形斑(模様斑)の分類 (葉緑細胞とは表皮以外で葉緑体のない細胞をさす)

(品種名は省略した)

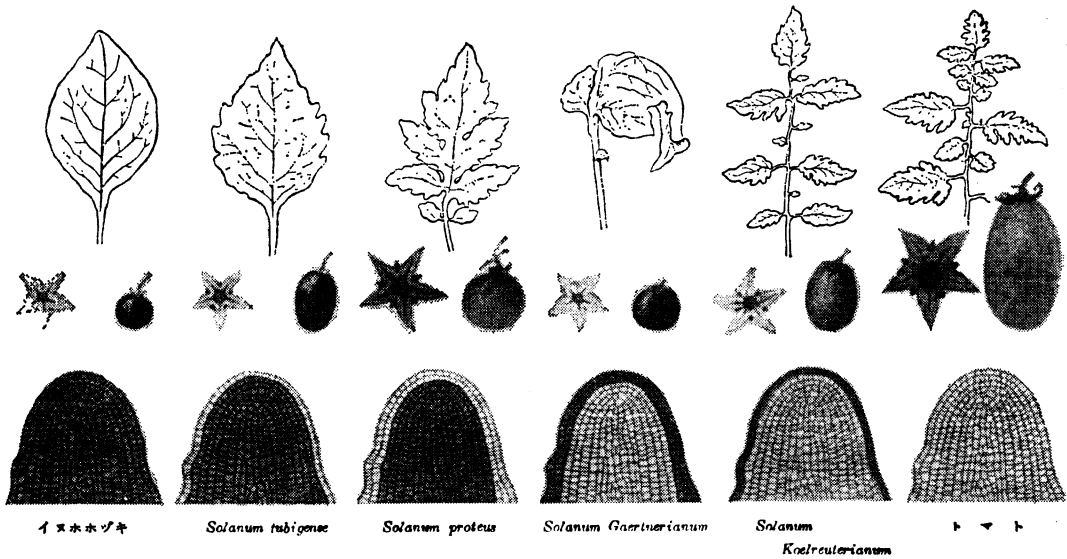
- |                           |                        |                        |              |
|---------------------------|------------------------|------------------------|--------------|
| (1) クロトン(1品), コリウス, マツザカシ | (7) ヤマジノホトトギス          | (16) ペペロミア             | (25) ハクチョウゲ, |
| ダ, フイリホコシダ                | (8) マタタビ               | (17) ピレア, ユキノシタ        | クロトン(1品)     |
| (2) ムラサキアザミ, ケイソウ, ヒサカキ   | (9) シロツメクサ             | (18) ヘミグラヒス, カラテア(1品)  |              |
| (3) カラテア(1品)              | (10) シゾンバ              | (19) カラテア(1品)          |              |
| (4) ハツユキソウ, アカリフア,        | (11) チョウセンアザミ, アフレンドラ, | (20) サントデスキア, キバナカラテア, |              |
| ツワブキ, フェノハナワラビ            | フィットニア, シンゴニウム         | シロバナカラテア               |              |
| (5) モヨウビユ, ツクモイ, ジャノメマツ,  | (12) チトセカズラ, ボタンヅル     | (21) ベゴニア(1品)          |              |
| タカノハススキ                   | (13) アグラオネマ            | (22) ゼブラナ              |              |
| (6) トラフセンネンボク,            | (14) マランタ, ホアマニア       | (23) カラテア(1品), シクラメン   |              |
| サンズビエリア                   | (15) カラジュウム, イレシネ, カエデ | (24) ベゴニア(1品)          |              |

#### 4. キメラとその遺伝的研究のはじまり

ギリシャ神話では頭がライオン、胴がヤギ、尾が竜の架空の動物をさすが、植物学では、周縁キメラという言葉を用いて、ウインクラー（1907）はイヌホウズキとトマトとの接木雑種の不定芽から出る種々な組み合わせの周縁キメラ体を鮮やかに説明した。この2種の植物の間には形質遺伝学でいういくつかの遺伝子が異っているのかは不明であるが、とにかくトマトとイヌホウズキの間には自然に出来たキメラは得られていない。トマトはイヌホウズキより細胞が大きいので、*S. gaertnerianum* は生長点では大小の差はないが大きいものが小さいものに包まれて、むりをしていく形となっている。この図示

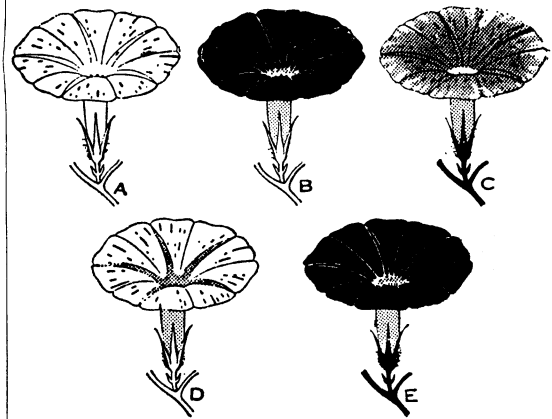
のものだけで、起原層は3層構造であることがわかり、図のようにイヌホウズキA、トマトをBとするならば、BAA, BBA, AAB, ABBはみられるが、BABやABAは遂に得られなかったのである。

ところが自然の体細胞突然変異によって出現するキメラはその隣りあった細胞塊の間には1遺伝子のちがいがいしかなないのである。現在生物学ではこれをキメラと呼んでいるが、アサガオ、オシロイバナなどの中の突然変異の率の高い系統では1個の花の中にもいくつかの遺伝質の異った部分がみられることがある。その場合も、隣りあった部分をみるかぎりには1遺伝子しか異なるのである。



第2図 トマトとイヌホウズキおよびその間に生じた周縁キメラ（ストラッスブルガー）

歴史的には今井嘉孝（1929～30）のアサガオのフレイクトの研究にはじまる。フレイクトは白色地に斑を生ずる系統であるが、この株には図のような種々なタイプの花が咲いた。CとEからは次代がすべて有色花とフレイクト花が3：1に得られ、A、B、Dからはフレイクトが得られた。茎頂の各起原層の細胞がアサガオの花冠形成をするとき、L Iは表層のすべての部分で花卉のふちの方はL Iのみからなり、L IIは花卉のふちは分担せず、L IIIは花卉の中の星状部のみを分担形成する。各起原層の表現型を遺伝子記号であらわすと、Aは  $r'r'r'$  Bは  $Rr'r'$ 、Cは  $rRR$ 、Dは  $r'r'R$ 、Eは  $RRr'$  である。CとEとの共通点はL IIがR、A、B、Dの共通点はL IIが  $r'$  であることである。このキメラで表現型Rと  $r'$  とが隣接しているので、この間の遺伝子は1つの相異であるからRの遺伝子型は  $Rr'$  である。すなわち、赤部分の遺伝子型はすべて  $Rr'$  であるから、CとEの



第3図 アサガオのフレイクトおよびそれに見られる枝変りの花の種々相（今井）  
A ( $r'r'r'$ )、B ( $Rr'r'$ )、C ( $rRR$ )  
D ( $r'r'R$ )、F ( $RRr'$ )、

L IIは Rr' であり、これの有性生殖ではR (RR+Rr') : r = 3 : 1となるわけである。A, B, DではL IIの遺伝子型 r'r' で、その有性生殖ではすべて r'r' となり、フレクトになるわけである。

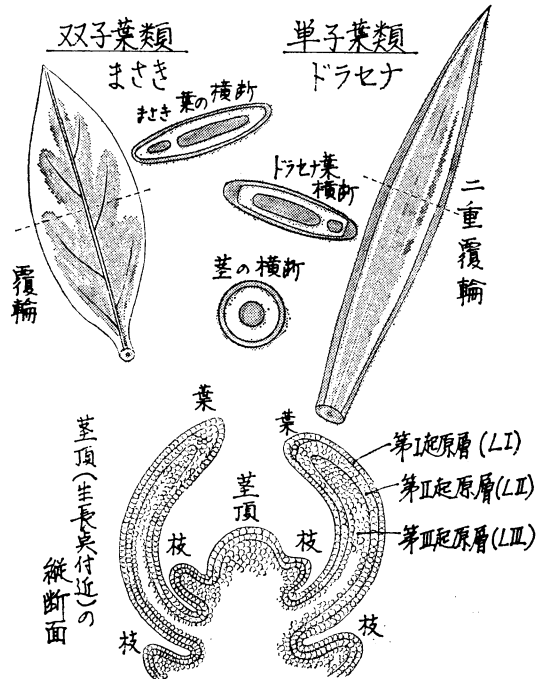
今井はこれについて葉にこの理論を発展させた。単子葉類の覆輪、中斑について、覆輪は外層(ectoderm)は白、内層(endoderm)は緑、中斑は外層は緑、内層は白であるとした。双子葉類は外層は表皮のみしかつからないので、覆輪は中層は白、外層は緑、内層は緑、中斑は外層と中層とは緑、内層は白であるとした。

5. 周縁キメラ斑の出現様式

茎頂は半球形で中央を縦断すると第4図のような細胞列の層状構造がみられる。普通は3~4層でその内部は細胞が不規則に並んでいる。これらの層はそれぞれの層の細胞数を増す方向(垂層分裂)に分裂する。この層を起原層といい、外からこれをL I, L II, L III (L IV)と呼んでいる。茎頂の分裂域から遠ざかるにしたがって次第に細胞は分化し、葉、茎、花の組織、器官を作ってゆく。

その後の研究で、単子葉類にもL Iが表皮だけしか作らないもの(アヤメ科, ユリ科, ツユクサ科)がみつき、3起原層, 4起原層からなるもの(サンスビェリア, シンビジウム, ドラセナなど)がみつかったが、サギソウは斑の表現様式からみて2層からなっていると考えら

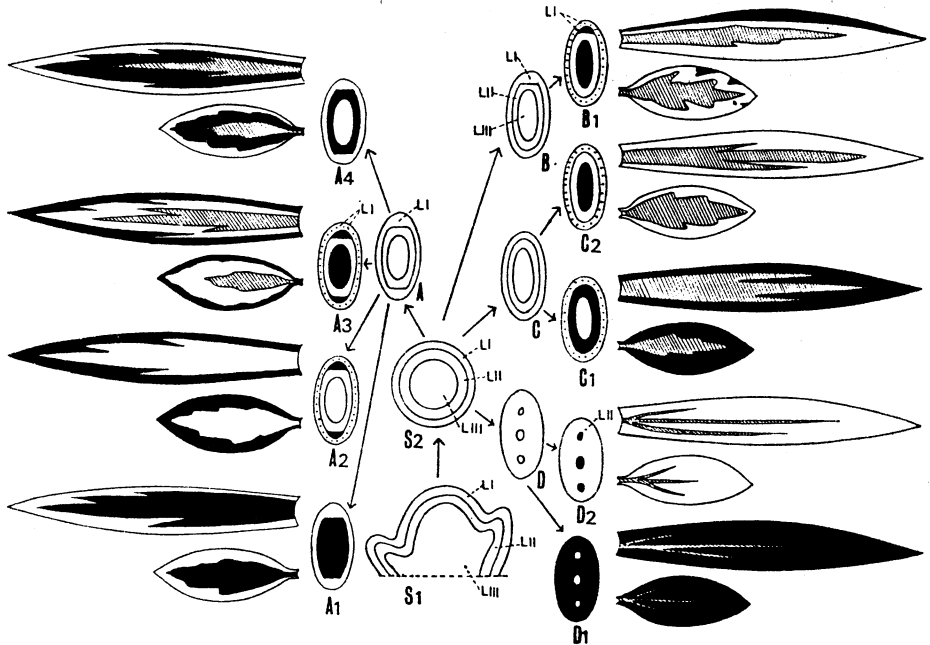
れている(笠原)。また、双子葉類にもL Iが表皮だけでなく、葉肉の細胞も分担形成しているジンチョウゲがある。



第4図 周縁キメラ斑の葉 (GgG)

第5図 周縁キメラ斑を示す。

注 各図の黒部は肉眼的緑色、白色は肉眼的白色、斜線部は肉眼的淡緑色、乳緑色、A2・A3・C1の黒点印はL Iが肉眼的無色で遺伝的緑色を示す。



A: 単子葉類一般およびジンチョウゲ型, A1 覆輪, A2中斑, A3 二重覆輪, A4 二重覆輪(珍)の横断面と平面図  
B: 単子葉類および双子葉類の特殊な型 B1 は横断面と平面図  
C: 双子葉類一般およびユリ, ツユクサ型

C1中斑, C2 覆輪の横断面と平面図  
S1: 茎頂の中央部の縦断面  
S2: 同上部の横断面  
D: タケ, ササ型 D1 はギンメイチク, ギンメイホテイ, D2 はギンメイチク, キンメイチクの再生竹に出現, 横断面と平面図

第5図は黒部が肉眼的緑色、白部は肉眼的白色、斜線部は肉眼的淡緑色、乳緑色、A2, A3, B1, C1の黒点部はL1が肉眼的無色で、遺伝的に緑色を示す。

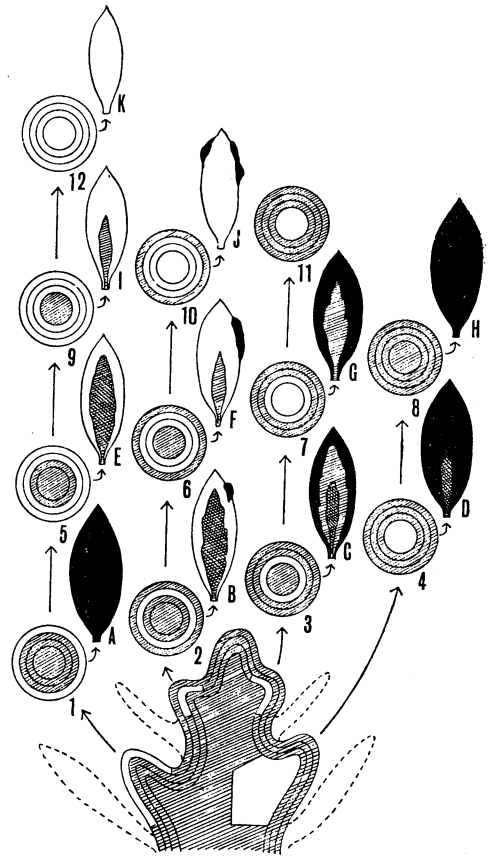
Aは単子葉類一般の場合で、L1が表皮以外に葉肉の一部をも分担するのがつねであり、しかし、葉の表面観では、葉身の中央部で表皮のみを分担するので横断面におけるこの部分はA1 ( $gGG$ )の場合に表皮直下に緑色の葉肉細胞が並んでおり、L2の緑色が非常に鮮やかに見える。また、A2 ( $Ggg$ )の場合、表皮直下に白色細胞が並んでおり、L2の白色が非常に鮮やかに見えるところから、これら単なるコンベ斑が周縁キメラに出現したものであるにもかかわらず、すじとか縞斑としてあつかわれることが多い。ランではこれを中透けと呼んでいる。

A3 ( $GgG$ )は単子葉類に多い二重覆輪である。ランではこれを中斑とよんでいて、A2の呼び名を一般に中斑とよぶのとまぎらわしい。双子葉類には少ないが、覆輪のベッコウマサキ、ギンマサキなどの刈込んだあとの不定芽などに展開する葉の一部にみられることがある。A4 ( $gGg$ )は非常に珍しい。L1およびL3が白であるので2回の突然変異がおこななければ出現しない。B1 ( $GgG$ )はL2が白で、L1, L3は緑で、元来はC2 ( $GgG$ )タイプであったものが、頂端分裂域でL1の一部が並層分裂をなし、葉肉の部分まで分担したもので、長太郎ユリ、シロシマハカタカラクサなどの葉縁に部分的にみられる。また、双子葉類ではベッコウマサキ、インドゴムノキ(ふくりん)、タラヨウ(ふくりん)などにみられた。草木錦葉集にはジンチョウゲ、キョウチクトウのこの型のものが出ている。

突然変異の中には正常緑から白、のちぎえ白、また黄、のちぎえ黄、のちぐらみ黄、淡緑となるものがあり、これが起原層別にみられ、普通緑以外のものは2次的に突然変異で出現したものである。三重覆輪とよばれるL1が黄、L2が白、L3が緑 ( $YgG$ )のゴールドンワーネッキー、東亜錦(キンリョウヘン)などがある。D1, D2は特殊なもので、イネ科のタケ、ササ類がこれに属し、葉身はL1のみから形成されている。

### 6. 周縁キメラとその起原層の編制替

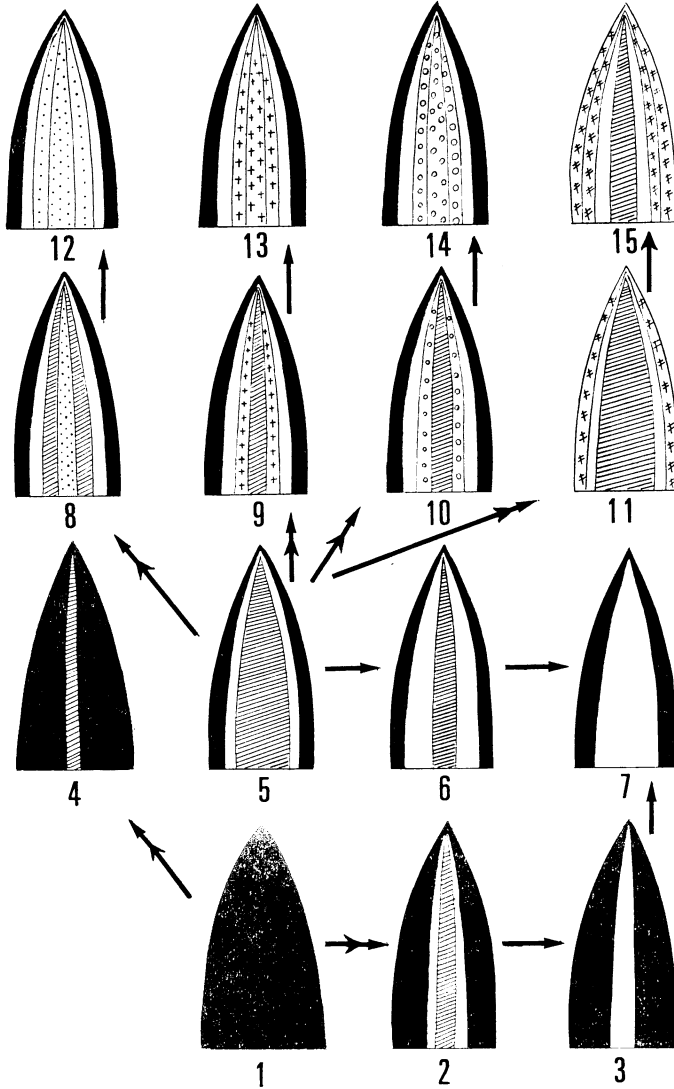
第6図の中央下は茎の頂端の縦断面図で、1はL1, 2はL2, 3はL3, 4はL4にそれぞれ突然変異がおこり、周縁キメラの葉が出た場合、その後の変化のおこりやすいコースについて図示したものである。すなわち、周縁キメラ型の変化はその外に位置する起原層の細胞が茎頂で垂層分裂をくりかえす間に並層分裂をはさむと、内部の起原層の分担範囲を補充することが多い。しかし不定芽ではその逆のこともあり、1つ内側の起原層の並



第6図 周縁キメラ斑出現とその編制替

層分裂により、外の起原層の部分までつくることがある。ギンメイタクの開花前後の変異にもこのような例がみられた。

第7図はドラセナデレメンシスの系統関係を示したものである。5はシロシマセンネンボク、6はオオシロシマセンネンボクである。5からは2が出ることもあり、2から3が出る。これはL4が出おくれたと考えられL3がL4を補い、L2がL3を補い、L1がL2を補った。5から6が出るのはL2がL3を補った。6→7はL3がL4を補い、L4は出おくれた。7のようになると主脈の部分が弱いので、葉が立たずに外に折れ曲り、姿勢が悪くなる。8, 9, 10, 11は5から突然変異によって出現した、8はL4が逆転斑をもつようになったもので、 $GgGg'$ であらわされる。9はそのL3がのちぎえ黄になったもので、 $Gg^{\circ}G$ であらわされ、10はL3が暗緑黄色になったもので  $Gg^dG$  であらわされる。また、11はL1が淡黄色になったもので、 $g^yG$  である。この突然変異は珍しい。しかし、8→12, 9→13, 10→14, 11→15の変化はそれぞれの編制替であり、これらの株にはつねにみられる。Dracaena deremensis



第7図 ドラセナデレメンスの品種と型

- 1 GGGG (Janet Craig)
- 2 GGgG
- 3 GGgg (Longii)
- 4 GGGg
- 5 GgGG (Warneckeii)  
シロシマセンネンボク
- 6 GggG (Bausei)  
オオシロシマセンネンボク
- 7 Gggg (J. A. Truffaut)
- 8 GgGg'
- 9 Ggg°G
- 10 Ggg<sup>d</sup>G
- 11 g<sup>y</sup>gGG (Golden Warneckeii)
- 12 Ggg'g'
- 13 Ggg°g°
- 14 Ggg<sup>d</sup>g<sup>d</sup> (Rolhrs gold)
- 15 g<sup>y</sup>g<sup>y</sup>gG

Gは緑, gは白, g<sup>y</sup>は Pale Yellow  
 g°は Light Redish Yellow  
 g<sup>d</sup>は Dark Yelow Green  
 g'は 緑に戻りやすい白(白地に緑細点)  
 —→は起原層の編制替, —→→は突然  
 変異によって出たと考えられるもの

⊙ 白地に緑点散布, ⊕ 後牙え黄 ⊖ 緑黄色 ⊕ 淡黄色 ⊖ 乳緑色

Warneckeii は1か所に3000~5000株を栽培している温室などでは必ず突然変異の現場や編制替の現場を発見することができる。

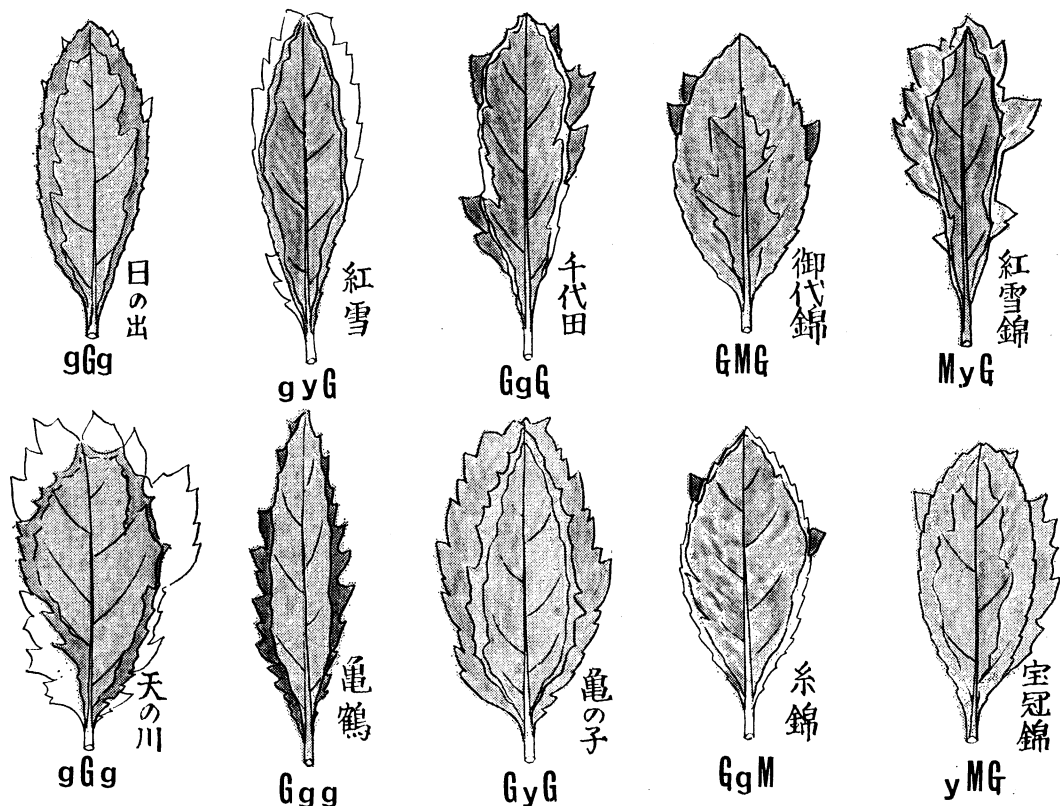
### 7. ヤブコウジの斑入品

ヤブコウジはわが国の山野に自生し、実生起原の多くのタイプの葉が知られているが、栽培の歴史も古く、品種名は古い文献のものも調べると60あまりもあり、現物と現在のカタログだけで約50あり、そのうち約40はその起原層のいずれかに白部(色のちがう部分)、または斑部(白と緑との区分キメラ)をもっている。

また、若葉がアントシアンを出現し、黄褐緑色にみえるものがあり、また、これが白部にアントシアンを伴う

ときは美しいピンク色になる。また、これらの品種は季節的にみて、あるいは個々の若枝の伸びる発育段階にしたがって、非常に異なる葉型、斑型を出現するので、園芸ではこれを段替りといっているが、またコンベ斑の多少、葉の長短、起原層の分担範囲の広狭など著しい変化をみせる品種がある。

L IIが小形細胞(白色または黄緑色)のとき、L Iのコンベ斑が出やすく、また、コンベ斑が葉の縁に連続するとフリルをつけたようになる。このコンベ斑は葉身形成の初期に局部的にL Iが並層分裂(起原層に平行に分裂し、厚さを増す方向)をしたためと考えられる。L I, L IIともに緑の場合もコンベは観察できるが、L IIが白



第8図 コンベを伴う周縁キメラ斑のヤブコウジ品種 (Mは散斑)

で小形の場合はL I コンベは非常に目立ち、それが観賞用となったものが多い。

コンベは歴史的にはヤブコウジの「日の司」の白コンベが明治初期に発見命名されたのがはじめという。この部分の色はL I の遺伝的性質を表現するものとして重要である。「花車」のコンベはフリルを付けたように葉縁に波うって突出するので葉身は平らにおくことができな。これと同様な形をとるものに、ツバキ(多福弁天)、サザンカ(二重弁天)、ヤマモミジ(松が枝)、イロハモミジ(限錦)、クチナン(L II 散斑品)などであり、クサギではL II が小細胞の白色覆輪のため、そのコンベ部は非常に大きく突出する。L II g の棚状細胞の高さは全緑の正常型のその部分の細胞の1/2内外である。

次に、白(黄)と緑との周縁キメラ品種を整理する。Gは緑、gは黄、白、Mは区分キメラ斑、±はコンベの性質を示し、左からL I, L II, L IIIの順に表現型を表記する。各層の後芽え、後暗みの白や黄も一様にgであらわし簡単化した。

1.  $\underline{gGg}$  天の川(L I, L III初期黄緑), 日の出(L I初期黄緑), 三保の松, 鶺鴒
2.  $\underline{ggG}$  紅雪(L I初期黄緑, L II終生黄緑), 君が

代, 鶏冠, 不二はいずれも紅雪に同じ。

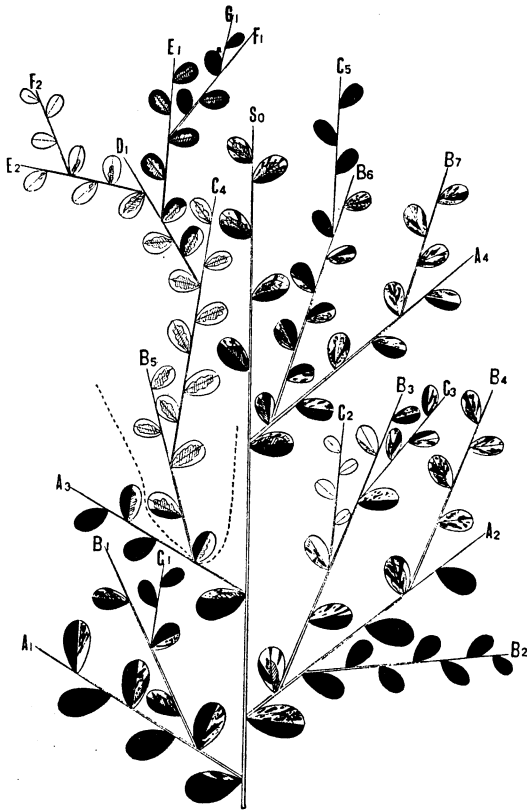
日の司(L I初期黄緑), 伊達, 御所車, 白雪(L I, L II初期黄緑), 八洲(白雪に同じ)

3.  $\underline{Ggg}$  松島(L II, L III初期黄緑), 亀鶴(L IIIのちぐらみ)
4.  $\underline{GgG}$  紅司(L III初期黄緑), 高砂(L III模様の砂子), 千代田(L I初期黄緑), 峰雪, 花車, 舞衣, 黄金花, 帝はいずれも変化は千代田に同じ。亀の子(L I黄緑, L II黄), 白王冠(L II初期黄緑), 白牡丹(L I, L III初期黄緑), 高輝冠, 帝冠, 誉, 白王殿, 糸覆輪。
5.  $\underline{GgM}$  天照錦
6.  $\underline{GMg}$  御代錦, 天光錦
7.  $\underline{MgG}$  紅雪錦, 伊達錦
8.  $\underline{GGM}$  宝冠錦, 御宝錦
9.  $\underline{GMM}$  三笠錦, 干網(本品のみ核内遺伝子斑)
10.  $\underline{MgM}$  糸錦
11.  $\underline{GMG}$  白王錦

(ヤブコウジのくわしい発表は後日おこなう)。

## 8. キメラ斑の出現と発展

いずれかの起原層に  $G \rightarrow g$  の変化がおこったとする。まず、その変化がどこでおこるかが問題である。この変化が茎頂でおこれば、その細胞は変化しなかった細胞とともに無限に分裂をくりえかし、同調生長をする。そしてその部分に大きい斑が緑地中にあらわれることになる。また、この変化が葉身形成の細胞数的に完成の直前におこると、その変異した細胞があと分裂することが少ないので、肉眼でみえるほどの斑には発展しない。斑が見えるためには突然変異が器官完成のかなり前段階でおこっていなければならない。



第9図 不規則的の区分キメラの出現と発展

$S_0$ の茎頂のL IIに不規則的の区分キメラが出現し、この腋芽  $A_1, A_2, A_3, A_4$  はその後の変化の可能性の大きいものについて模式化したものである。

緑色遺伝子(G)が易変性白色遺伝子( $g'$ )に変化すると白地に緑斑が出現することになる。斑紋の数は突然変異の回数を示し、1個の紋は大小を問わず1回の突然変異によって生じた細胞のかたまりである。大きい紋はその器官が細胞数的に完成するかなり以前の細胞分裂時に突然変異をおこしたものであると考えられる。

このような白斑の部分から芽が出て葉になれば、この

場合は覆輪になる。また、それがL I, L IIの編制替をおこすと中斑になり、L IIがL IIIまで分担形成すると白葉になる。このような周縁キメラになってしまうと、その白部の原因を知るには交配する以外方法がない。葉身の斑の表現を模式的にあらわし、その横断面の顕微鏡写真図を模式化したものが第10図である。

## 9. 核内遺伝子の突然変異による斑

キメラ斑の原因は大きく分けると2つある。核内遺伝子の突然変異および色素体遺伝子の突然変異である。そして、これらはその出現の初期にはよくみれば観察だけでも区別することができる。

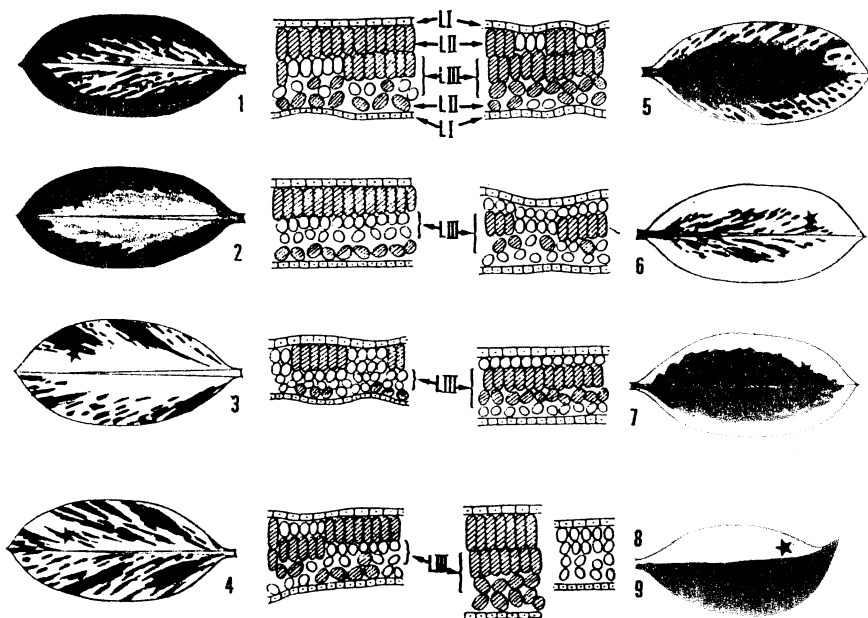
核内遺伝子突然変異によるものでは、緑色安定遺伝子(G)から極くまれに突然変異がおこり、この変化して出来た遺伝子が、白色安定遺伝子であれば、その部分に白斑が1個出来るだけである。しかし、緑色安定遺伝子(G)から易変性緑色遺伝子( $G'$ )に突然変異した場合には以後、分裂を繰り返すかぎり、緑地に白条を多数出現することになる。また、易変性白色遺伝子( $g'$ )に突然変異した場合は、この細胞が以後分裂を繰り返すかぎり、白地に緑斑を多数出現することになる。所謂、斑葉品種の中のイヌタデ、ピナンカズラ、ヒイラギナンテン、センリョウ、ヤブコウジ(干網)、チャ、ケヤキ、ウリカエデ(ハツシモ)にみられている。これらは無性的にも、有性的にも次代に同様な斑葉が得られる。また、白葉ばかりをつける枝や緑葉の枝は出ない。

緑色株から出現第一歩を考えると、双子葉類では  $G \rightarrow g'$ ,  $G \rightarrow G'$  の変化がL IIにおこれば発見しやすいし、また、L IIが生殖細胞をつくるので、多くの場合、枝変りとして出現したもので、この枝の花から種子を採って播くと斑入りを出現することが多いのであるが、L IIIがまだGのままであると親木の表現は5であるのに次代は4の表現となり、親と同様な表現のものは得られない。

有性生殖の結果、3層とも  $g'$ 、または  $G'$  の遺伝子をもつようなものでも、この遺伝子をもった細胞が形態形成のいつ、どれぐらいの割合で転化するか、また、どの器官形成のときどれぐらい転化するかにより表現は大きく変化する。例えばウリカエデの初霜、ケヤキの一品では葉身の縁辺に位置した細胞ではしばしば  $G' \rightarrow g$  の変化がおこり、葉の中央は緑のまま転化していない。周辺部で白( $g$ )斑が多くみられ、一見覆輪のようにみえる。また形態形成に伴って器官の各部で  $g' \rightarrow G$ ,  $G' \rightarrow g$  への変化が著しく異なるものがある。タケ類では、キンメイチク、オウゴンチクでは茎が黄色( $g'$ )に緑条(G)を少数出現するが、これは幅にして3~5%である。葉鞘さらに葉身形成をするときには幅に換算して95%も転化するので、葉身は一見、緑色にみえる。 $G'$ では葉身で95



注—それぞれの★印の部分の横断面を画いたが、○は緑色細胞、○は無色の細胞を示す。この場合表皮はすべて遺伝的緑色、表現型は無色である。



第10図 周縁区分キメラのいろいろ

1~9のLはすべて表皮のみを分担し、遺伝的緑色であるときの図である。

1. L II 緑, L III 散斑  
2. L II 緑, L III 白  
3. L II 散斑, L III 白

4. L II 散斑, L III 散斑  
5. L II 散斑, L III 緑  
6. L II 白, L III 散斑

7. L II 白, L III 緑  
8. L II, L III ともに白  
9. L II, L III ともに緑

%黄色に変化するものはみられない。もし、出現しても生存不可能なかも知れない。

G'遺伝子, g'遺伝子はいずれもイヌタデ, アサガオ, マルバアサガオ, オンロイバナなどの研究結果で一般にG遺伝子に比して劣性であるから, 表現型G'やg'はホモG'G', g'g'である。そうすると, これが芽条変異で出現したのならば, その親の遺伝子型はすでにGG', Gg'になっていなければならないのである。タケの斑の多くが核内遺伝子系で, しかも芽条変異であることからみて, タケはこれらの斑の遺伝子に関して, すでにヘテロ状態になっていたと考えねばならない。タケは毎年開花するものではないので, 体細胞には長年月間の突然変異が蓄積されているのであろう。

#### 10. 色素体突然変異による斑

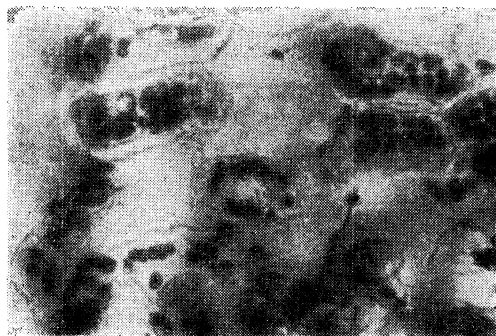
これも多くの表現的特徴をもっている。斑部の大きさは1細胞から肉眼でようやくみえるもの, さらに大きいもの, 1枚の葉, 1本の枝につく多くの葉が白葉になったものまで1株中に斑の規模のいろいろなものを出現する。また, 逆に緑葉, 緑枝を出現するのが, この斑の著しい特徴である。剪定にはこの緑枝を切除し, 小白斑を有する葉をもつ枝の芽をのこすべきである。白枝は観賞用にはよいが, 斑の発展性からみるとよいものではない。何故ならば白葉をもつ枝の芽からは逆に新たな突然変異がおこらないかぎり, 再び小白斑の葉は出ないから

である。これに対して小白斑のある枝を残せば, ここからは種々なタイプの斑の葉が出現する可能性がある。しかし, 如何に気をつけても, この小白斑の枝からは白枝, 白葉, 緑枝, 緑葉が出現するのが常であるので, つねに剪定に注意せねばならない。

有性生殖をするかどうかということについては, 植物の受精に際して花粉の細胞質がどの程度持込まれるかについて, 同じ種でもばらつきがあるといわれるので, 単純な結論は出せない。少しでも細胞質が持ち込まれれば相反交配の結果がかわらなくなるし, 持ち込まれないならば斑の枝の花は斑, 緑, 白のいずれの花粉と交配しても, 統計的には斑, 緑, 白の3タイプが出現する。この場合, 斑の個体が最も数多く出現し, その斑の程度は緑から白までの間のいろいろの程度のものが出現する。

色素体突然変異により白斑が出現する経過は次のように考えられている。すなわち, 細胞は一定数の葉緑体をもっている。その1つに緑→白の突然変異がおこる。これは白色体とよばず, 変異色素体とよぶが, 光学顕微鏡でみれば, 葉緑体より小さく, 不定形である。この細胞がまだ以後分裂する能力をいくらか残しているかにより結果は異なるが, 生長点(頂端分裂域)で突然変異がおきたとすると, その後この細胞はまわりの細胞同様に無限に分裂する。細胞内の葉緑体(生長点では前葉緑体で無色である)はすべて2分裂をくりかえす, 無葉緑化

したのも2分裂をくりかえす、この変異色素体が以後どの細胞に分配されてゆくかは全くランダム的であり、規則性はない。この分裂のくりかえしの途中で全く葉緑体を含まない細胞、すなわち変異色素体みの細胞が出現すれば、これが以後分裂して作った部分に肉眼的に白斑が出現することになると考えた。1細胞中に半数ぐらいずつふくまれたのでは肉眼的に目立たない。このような出現経過であると考えられるから、1細胞中に葉緑体の数の少ないものほど出やすいと考えられる。筆者はツクサでそのような細胞を実際観察した。ツクサではその葉肉細胞が約50個の葉緑体をもっている。葉緑体と変異色素体とが混合している細胞は、葉緑体の数が少ないほど小形であった。



第11図 ツクサの混合細胞

本来、葉肉細胞には50個内外の葉緑体をもつが写真では1~40の葉緑体をもつ細胞がみえる。これらの細胞の中には変異した無色の色素体がみられる。(p. 100に再出)。

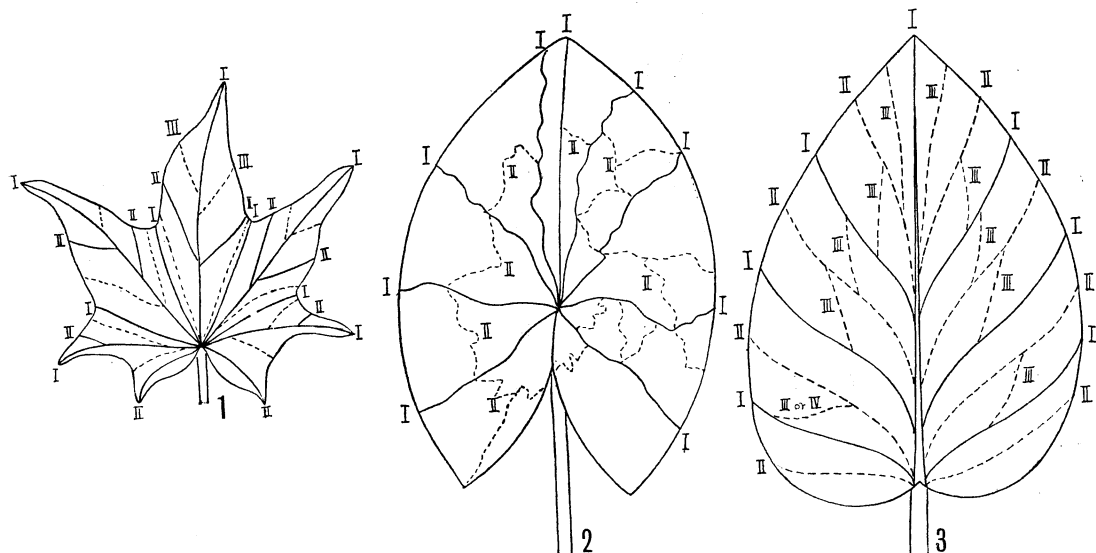
### 11. キメラ斑を用いて形態形成を分析する

キメラ斑は遺伝質が突然変異をおこして出来た異質の細胞がその後分裂して、一定の大きさ以上になり、変化しなかった細胞がその後分裂した部分との間に境界線を明示するとき、肉眼にも見えるようになるものである。この境界線は1細胞が分裂していった方向と範囲を示すものである。

このような立場にたつてキメラ境界線の位置を1枚の葉身図の上に重ねて書き、統計的に処理するならば、その種類における葉身の形態形成の基本的なものがつかめるであろうとの予想のもとに1966年以来イタヤカエデ、フィロデンドロン、スキндаブサス、タケ、コウホネ、

ヒメジョオン、カンナなどについて、キメラ境界線をもとに、その発生の分析をある程度行った。それぞれの種について細かいところは未調査である。

このような考えに対して、斑入りはその斑の部分の細胞が非常に小さく奇形であるから正常な分裂をしないので、これを用いて得た結果を全緑のものにあてはめるということは不適當であるとする意見があるが、それは不適當な材料だけをみている人の話である。生物は材料が多いので、適当なものを選べばよいのである。ツルニチニチソウは覆輪に多くの系統があり、L IIの白部が小さい細胞からできているものと、そうでないものがある。覆輪、中斑、全緑の葉の柄の断面の細胞数は等し



第12図 区分キメラ斑を利用した葉身の形態形成の分析

図は、イタヤカエデ、フィロデンドロン、コウホネのキメラ境界線から葉基母細胞のそれぞれの分担したと考えられる範囲を示したものである。IとIとの境界線間は1葉基母細胞がその後分裂して分担した範囲と考えられ、IIは葉基母細胞が第1回目に分裂した方向を示すと考えられる。

く、覆輪、中斑のそれぞれのL I, L II, L IIIの細胞層数は白い場合と緑の場合とは同数の細胞列を有していることを観察している。

葉身の根元から葉縁までつづくキメラ境界線のうちで最も接近した2本の線にはさまれたひろがりの部分が、1葉基母細胞がその後分裂してつくれた部分のひろがりと考えられるが、葉表と裏とではその境界線に多少のずれがみられる。これはその幼芽が茎および重力の方向とどんな関係で伸び展開したかによるのではないかと考えている。スキндаブサスはこの方法で分析した結果、その葉基母細胞数が10個と考えられるときは、生長点で葉が分化するとき、実際に生長点の断面ではそのドーム状の突出部で最底部の円周方向に並んだ細胞数が20個内外観察された。これはのびて平たくなり葉身として展開す

るので、裏が10、表が10の葉基母細胞から発展したということになる。また、タケ、ササでは、葉身に13の境界線が割り出されたがドーム最底部の円周方向には32個の細胞がみられた。これは葉鞘が稈を一周以上しているが、葉鞘母細胞と葉身母細胞が分化するとき、つねに円周方向の細胞列の一部をすてて葉身が形成されるからであろうと考えられる。このような研究をすすめる上で、将来、葉鞘部に斑のはっきり出現するオオケタデを用いて、さらに詳細に茎、葉鞘、葉身の関係を明確にしたいと考えている。

## 12. 竹の区分キメラ斑

竹の斑の研究は形態形成の研究と並行して笠原基知治によりかなり伸展した。はじめの研究はホウライチク系の条斑品であるスホウチク、ホウショウチクの稈面にあ

稈の条斑型で分類(稈はL I, II, IIIが協同してつくり芽溝部ではL I分担範囲は狭い)

黄金竹型  $g^m g^m g^m$

- チゴカンチク
- オウゴンチク
- オウゴンホテイ
- オウゴンモウソウ
- スホウチク
- ハチク系シマダケ

金明竹型  $g^m GG$  (緑心黄皮型)

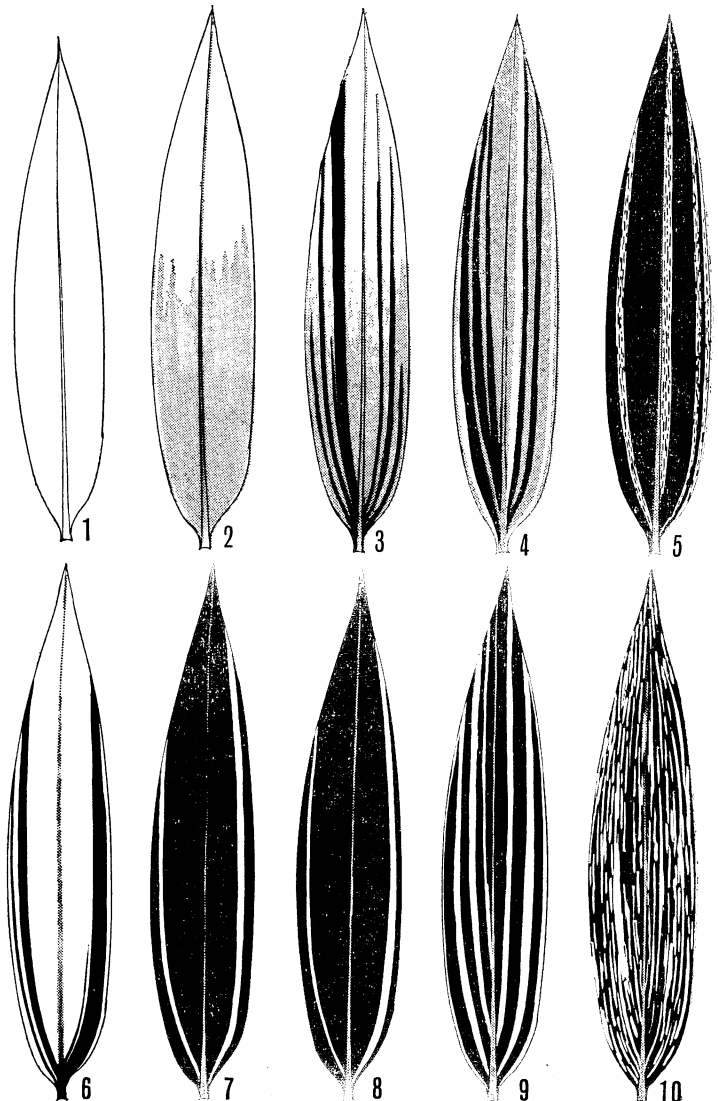
- キンメイチク
- キンメイモウソウ
- キンメイスホウ
- キンメイホウチク
- キンメイインヨウ
- ハチク系メジロチク

銀明竹型  $Gg^m g^m$  (黄心緑皮型)

- ギンメイホテイ
- ギンメイチク
- ギンメイモウソウ
- ギンメイホウライ
- ハチク系メグロチク

黄金竹型と金明竹型とは葉身の斑型は同様である。各起原層の表現型を3つ並べてかいた。

GGGはマダケ型野生型全層緑



第13図 竹の葉身の区分キメラ斑

第14図 竹笹類葉身斑の表現型分類表（竹笹の葉身はL Iからつくられる）

核内遺伝子系		右肩の数字は幅に直して何%が突然変異しているかを表示したもの	
(A) $G \begin{smallmatrix} m \\ w \end{smallmatrix}$ (緑から白に突然変異するもの)	(1) $G \begin{smallmatrix} 10 \\ w \end{smallmatrix}$	ホウショウチク, ギンタイアズマネザサ, ギンタイネザサ(ウエダザサ) フイリアズマザサ, フイリケネザサ, フイリイヨスダレ(A)	
	(2) $G \begin{smallmatrix} 50 \\ w \end{smallmatrix}$	フイリホテイ, チゴザサ, スズコナリヒラ, フイリイヨスダレ(A') フイリホウオウ, シロシマカンザン, オキナダケ(マダケ系) シロシマシヤ, シロシマインヨウ, ハガワリナダケ	
	(3) $G \begin{smallmatrix} m \\ w' \end{smallmatrix}$	シモフリネガリ (葉身途中条斑多数)	
(B) $G \begin{smallmatrix} m \\ w' \end{smallmatrix}$ (緑から白に突然変異しさらに緑に逆転するもの)	(4) $G \begin{smallmatrix} 50 \\ w' \end{smallmatrix}$	ヒメシマダケ フイリイヨスダレ(B) (白条中に逆転の緑斑あり)	
(C) $G \begin{smallmatrix} m \\ y \end{smallmatrix}$ (緑から黄に突然変異するもの)	(5) $G \begin{smallmatrix} 5 \\ y \end{smallmatrix}$	キスジスズ	
	(6) $G \begin{smallmatrix} 10 \\ y \end{smallmatrix}$	タテジマキンメイモウソウ(A) キンタイザサ, キシマシヤ, キスジコンゴウ, フイリケネザサ	
	(7) $G \begin{smallmatrix} 50 \\ y \end{smallmatrix}$	タテジマキンメイモウソウ(B), キスジミヤコ, キシマケネザサ キシマネザサ, ノチザエキシマネマガリ	
(D) $G \begin{smallmatrix} m \\ v \end{smallmatrix}$ (緑から紺に突然変異するもの)	(8) $G \begin{smallmatrix} 5 \\ v \end{smallmatrix}$	コンシマチシマ	
	(9) $G \begin{smallmatrix} 50 \\ v \end{smallmatrix}$	コンシマダケ	
(E) $G \begin{smallmatrix} m \\ b \end{smallmatrix}$ (緑から褐色に突然変異するもの)	(10) $G \begin{smallmatrix} 5 \\ b \end{smallmatrix}$	チャスジチシマ	
(F) $y \begin{smallmatrix} m \\ G \end{smallmatrix}$ (黄から緑に突然変異するもの)	(11) $y \begin{smallmatrix} 5 \\ G \end{smallmatrix}$	カムロザサ	
	(12) $y \begin{smallmatrix} 95 \\ G \end{smallmatrix}$	オウゴンチク, キンメイチク, ベニホウオウ, キンメイアズマ, キンメイモウソウ, スホウチク, チゴカンチク, キンシンチク, キンメイホウチク, キンメイインヨウ	
(G) 非キメラ? あけぼの性	(13) $w$	アケボノザサ, シロアケボノネマガリ シロカンシロアケボノネマガリ	
	(14) $y$	キアケボノヤダケ キアケボノネマガリ, キカンキアケボノネマガリ	
(H) 複合斑	(15) いろいろのものをふくむ	キアケボノスジヤダケ チシマザサで数品種	

染色体遺伝子系		
(I) あばれ斑	(16) $w$	シロスジャクシマ, シロシマネマガリ, シロスジオカメザサ
	(17) $y$	キスジャクシマ, キシマネネマガリ, キンタイチシマ フイリベニホウオウ(錦葉集の図?), ヤダケ(錦葉集)

第13図の番号は第14図中の(1~15)を相当箇所に入ると下記ようになる。

- 1(1), (2), (3), (4), (12), 2(13), (14), 3(15), 4(15), 5(4), 6(11), 7(5), 8(12), 9(2), 10(3)

らわれるキメラ斑により、稈と葉鞘（竹の皮）、葉身の分化の解明であり、突然変異がおこる率が器官により異なることの発見であった。つぎに、キンメイチク、ギンメイチク、キンメイモウソウを材料とした竹の色素性周縁キメラ構造を解明され、葉身が主としてLⅠのみから作られることなど多くの解明がなされた。また、開花による体内環境の変化により、易変性遺伝子の突然変異率が大きく変動することを発見された。その他、10篇あまりが富士竹類植物園報告に発表されている。

タケ類の開花はまれなことであり、また結実して実生が育つことはもっとまれである。それ故、現在日本に生育するマダケなど大竹の多くの品種は芽条変異(枝変り)でできたものと考えられる。日本古来の自生種である笹では30~60年といわれる開花周期をくりかえし、多くの結実が可能であった。日本の山野で人類出現の以前から多くのものが世代を重ねた。それ故、多くの変りものが出たわけである。変りものは野生に比し生活力が劣るものが多いので運よく発見されれば、生き残ることができるが、野生型の間では生存競争に負けて枯れてしまいやすい。先年、1967~69年に兵庫県氷の山のチンマザサ（ネマガリダケ）がほとんど全面開花した。当時、変りものを求めて登山し、開花後、2~3年めに多くの斑入り個体を発見したのである。これらおよび今まで栽培されている斑入り竹笹の葉身にみられる斑型を整理すると第14図のようになる。

竹笹のグループの中に多くの共通した斑に関する遺伝子のあることがわかった。それはタケ、ササの葉身はほぼ同様な形をしているのでこの間の関係がよくわかるのであるが、この様な斑の関係をかなり観察したのち、ある時、アズマネザサの葉表にほとんど白条なく、裏に少数の白条をみつけた。そのとき、もしキンメイ型ではなかろうかと考えて、その稈をみたところ、まさにそうであったというような法則性のようなものがつねにみられるのである。

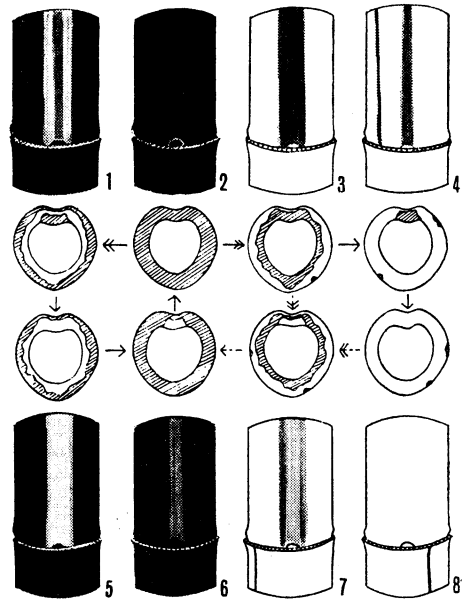
竹のような画一的な形の葉身でも、これが形態形成の途上に、どのような分裂順序で形成されていったかは全緑のものをみていたのでは葉脈が平行脈であるからといって、葉の形成に際して、細胞分裂が一方にかなり規則正しくすすんだということの支えにはならない。葉脈は部分的に分化し、連絡されるものであるからである。これに対して条斑品種を用いると、この条斑の成因からみて、1条斑はもと1細胞に由来するので、生長点の細胞分裂の方向を観察するまでもなく、幅方向の分裂が集中的に行われたのち、長さ方向の分裂が集中的に行われ、また、細胞自身の伸長が行われたであろうと考えられるのである。これと逆に幅方向と長さ方向の分裂が交互に行われたのであれば、白緑の細胞がこんなにも直

線的に並ぶようなことにならないであろう。

また、稈表にあらわれる区分キメラを観察した結果、何節間にもわたる連続条斑の幅方向の変異は大きく、1節間の条斑の幅の変異は少ないことが統計的に明らかになっている。茎頂部から稈基まで連続した条では、地下茎の芽が地下茎から出るときすでに条斑がその部分にあったものである。また、何節間かつづく条斑の変異の幅が大きいのは、その茎頂部でのドームの底部に近い部分で突然変異がおこり、それ以後の分裂の方向が自由であったため、横方向（経線方向）によく分裂してのち、縦方向に分裂したものは条斑の幅がひろくなり、あまり分裂しないで、縦方向の分裂にうつったものは幅が狭くなったと考えられる。節分化ののちに転化した細胞はその分裂の自由度が低いため、横に分裂することをあまりせず、縦の分裂にうつったものであろうと考えられる。

### 13. 竹の周縁キメラ斑

キンメイチクが色素性の周縁キメラであることは前述のように笠原により明らかにされた。キンメイチクの稈が黄色で芽溝部側が緑色であるのは、内層が緑で、外層が黄色の周縁キメラであろうと考え、芽溝部では外層が厚さ方向にうすいため、外層の黄色層をとおして、中の緑色層を見ていることになるのだと考えた。若い稈の枝



第15図 マダケ系周縁キメラ各品種

1. 準銀明竹 (GgG) 2. マダケ (GGG)
3. 金明竹 (gGG) 4. 弱金明竹 (ggG)
5. 銀明竹 (Ggg) 6. 弱銀明竹 (GGg)
7. 準金明竹 (gGg) 8. 黄金竹 (ggg)

(いずれも g は  $g^m$  で多少の緑条が出現する、 $\leftarrow\leftarrow$ は突然変異、 $\leftarrow$ は編制替、 $\cdots$   $\leftarrow\cdots$ は珍しもの)

の切片をつくり、それを確めた。また、マダケ林の開花後に出現した準ギンメイは筆者が切片をつくり観察した。

第15図は竹類の稈の周縁キメラ斑をまとめたものである。これがマダケ系の場合は2マダケ、LⅠがg'になると3 (g'GG) キンメイチクとなり、LⅡがg'になると1 (Gg'G) 準ギンメイとなり、LⅢがg'になると6 (GGg') 弱ギンメイとよばれる。

マダケの開花後の藪に一部キンメイチク (g'GG) とマダケ (GGG) との上から下までの区分キメラがみられた。これはG→g'の変化がマダケの地下茎の先でおきた条斑の一部から出た稈である。

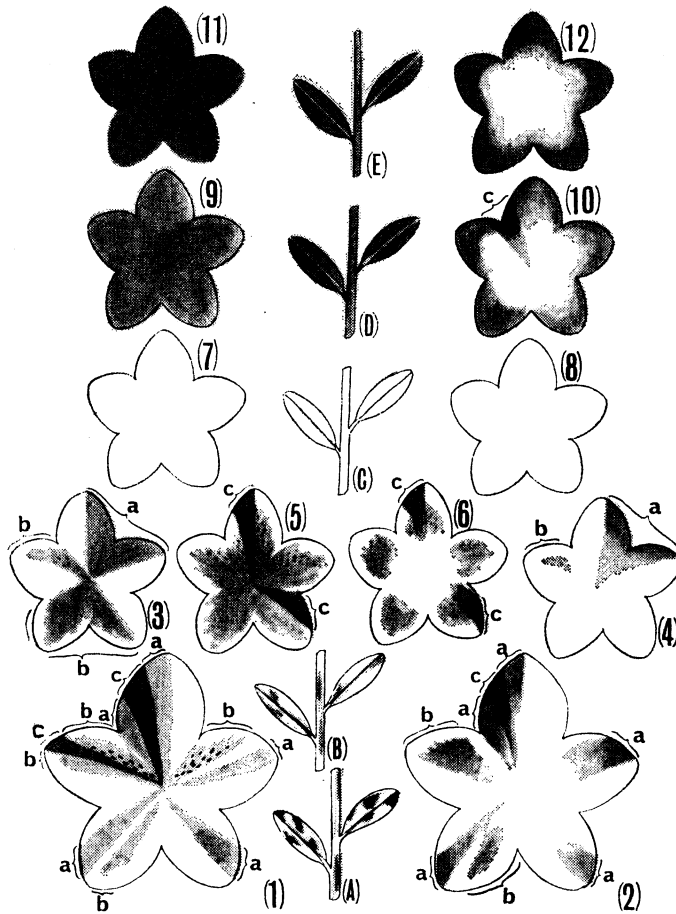
キンメイチク (g'GG) は開花後に弱キンメイ (g'G'G), オウゴンチク (g'g'g'), マダケ (GGG) などを出現したが、それらは開花時の異常体内環境により、隣接する組織の異常分裂がおきたものである。さらに開花後のギンメイチク ((Gg'g') からオウゴンチク (g'g'g') が出現したことは笠原も実際にみるまで考えてもみなかったことであったといわれるほど著しい現象であった。

またキンメイチク (g'GG), オウゴンチク (g'g'g') から葉に多数の白条をもつオキナダケ (G'GG, G'g'g') が出現した。この変化はLⅠのg'がG'に変化したためであり、この変化は平時にはみられない開花直後にだけみられ、あとはそれが安定し遺伝した。

g'Gg' は準キンメイとよばれるが、これはキンメイチク g'GG の開花後の再生竹の枝に出たまれな例である。g' は核内遺伝子の項でのべたように変異性である。今、オウゴンチク (g'g'g') の地下茎の茎頂の辺りで分岐点のLⅠにg'→G'の変化がおけると、この部分を含んで筍が出てくるとその稈はギンメイチク (Gg'g') となる。現にオウゴンチク林にはギンメイチクとオウゴンチクとの区分キメラ稈をみかける。同様な現象はホテイチクのオウゴンチク型のオウゴンホテイ (g'g'g') 林にはギンメイホテイが出現している。

g'Gg' は準キンメイとよばれるが、これはキンメイチク g'GG の開花後の再生竹の枝に出たまれな例である。g' は核内遺伝子の項でのべたように変異性である。

今、オウゴンチク (g'g'g') の地下茎の茎頂の辺りで分岐点のLⅠにg'→G'の変化がおけると、この部分を含んで筍が出てくるとその稈はギンメイチク (Gg'g') となる。現にオウゴンチク林にはギンメイチクとオウゴンチクとの区分キメラ稈をみかける。同様な現象はホテイチクのオウゴンチク型のオウゴンホテイ (g'g'g') 林にはギンメイホテイが出現している。



第16図 サツキのキメラ斑

#### 14. 花のキメラ斑

アサガオ、オンシロバナ、サツキ(ツツジ)、ツバキなどには色変りが多く、また、その中には絞りの品種も多く知られている。これら双子葉類の葉ではLⅠが表皮のみを分担形成するのであるが、花卉ではLⅠが広範囲を分担するので、LⅠの性質は外観からでもよくわかる。

サツキの多数の品種の中には易変性白色遺伝子を有し、これが花冠の形成時に細胞分裂に伴い、白(r)→赤(R)に突然変異して、花冠のあちこちに赤斑を出現するものが極めて多い。サツキの絞りは枝変りが狭い範囲におこり、まとまった1つの盆栽の中にもいくつかの枝変りがみられることが特徴である。花冠は主にLⅠ、LⅡからつくられる。絞りの株はLⅠ、LⅡともに絞りの花が基本である。(1)はそれを示した。(2)はその底白遺伝子の加わったものである。

ツツジの花冠では左右相称、5浅裂し、赤花では上位は1弁で、中心に赤い斑紋が多数みられる。これをガイドマークとよんでいる。白花ではそれが淡黄緑色の斑紋となっている。このマークはすべての花に一定か所に一定数だけあり、さきに述べた定形斑と同様の原因にもとづくものである。ただし、この部分はLⅠがうすくなっていて、LⅡの細胞が外の方まで分担するのでLⅡが赤のときは目立つが、LⅠ赤、LⅡ白のときはこの花のガイドマークは不明瞭となる。(1)ではLⅠ、LⅡが易変性白色遺伝子をもち、これが発生に伴って、r→Rに突然変異をして、白地に赤斑を出現する。aの部分ではLⅠの部分だけで、r→Rのおきたところ、bの部分ではLⅡの部分だけでr→Rのおきたところである。CはLⅠの斑紋位置とLⅡの斑紋位置とが重なった部分である。

サツキの開花期に多く植えているところでは多くの変化タイプの花をみる事ができる。一方、オオムラサキツツジ(咲品種rR)が公園などに植込まれているところでは、(5)が中心であるが、LⅠは元来、易変性白であるため、必ずどこかに赤斑を見つけることができる。また、大きな赤斑、すなわち、LⅠ、LⅡとも赤になった花、枝を見つけることができる。また、LⅠの編制替によりLⅠ、LⅡとも易変性白となった部分の芽から、LⅠ赤、LⅡ白の花(Rr)が出たところもみつかると。

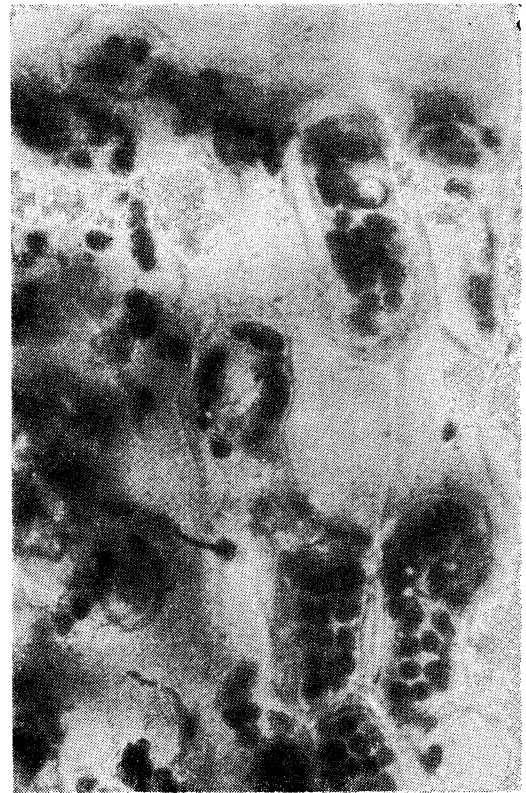
この赤斑の大きさと位置は白(r)→赤(R)に突然変異のおきた時期を示す。すなわち、大きい斑は花冠形成の初期に、小さい斑は花冠形成の後期に突然変異がおきたものである。赤斑の数は突然変異の回数を示している。例えば絞りの株(LⅠ、LⅡともに易変性白色をもつもの)では、その株上にこの図のすべての型がみられるのが普通である。

他の植物でも花のキメラ斑はこのような原理にもとづいて出現する。オンシロバナでは2座の遺伝子のそれぞれ

が、複対立遺伝子をもっているため、花の斑の表現は複雑になる。

#### 参考文献

1. 今井嘉孝(1923) 遺伝学講義 (雄鶏閣)
2. 笠原基知治(1967) 斑入植物の話(サカタ種苗)
3. 岡村はた(1976) 植物の斑入り発現様式に関する研究(自費)



ツユクサの混合細胞(再出)

#### (後記)

私は、1981年3月31日付で36年6か月勤めた県立兵庫高校を希望退職し、4月から聖和大学(西宮市岡田山)に勤務する予定です。一般生物学と保育領域自然を担当するので、この方面の勉強と、今までの斑入りと竹の研究をつづけたいと思います。今後ともよろしくお願い致します。

神戸市東灘区住吉台5-1-803

岡村はた

(なお斑入りの論文は実費2,500円でおわけ致します。)