

Plantlet Formation on the Leaf Tip of *Heloniopsis orientalis* (Liliac.); A Histogenetic and Experimental Study.

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2022-03-24 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/2297/00065726

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.



熊沢正夫* ショウジョウバカマの葉上不定芽

M. Kumazawa : Plantlet Formation on the Leaf Tip of *Heloniopsis orientalis* (*Liliac.*); A Histogenetic and Experimental Study.

ショウジョウバカマ *Heloniopsis orientalis* (Thunb.) C. Tanaka は欧米には産しないが、日本には広く分布するものであり、葉の先端近くに不定芽を生じ易い奇性のあることは衆知の通りである。然し種子植物には例の少いこの型式の不定芽の発生については、不思議なことに筆者の知る限りでは、立ち入って記述されたものがないように思われるので、こゝに二三の観察結果を記述して欠を補うことにする。

外 部 的 所 見

1 株から叢生する多数の葉はそれぞれ多少にかゝらず弓状に彎曲しているが、そのうち葉先が地面に接触しているものは3—4個の葉を有する不定芽が発達していることは誰も知る通りである。然しこのような姿勢の葉がすべて不定芽を生ずるものではなく、従つて自生している株を数多く調べても、發育した不定芽の殆ど見掛けられないこともある。又一方1個の親株の周囲に不定芽から由来した数個以上の小株が一円をなして生えている場合もある。不定芽の発生には、葉先が地面に接触することが必ずしも必須条件ではないらしく、葉先が地面に接触する可能性のないような姿勢の葉からも不定芽の發育している場合が少くない。

不定芽の生ずる部位は必ず葉先の表面中肋上であるが、厳密に云えば葉の真実の先端ではない。葉の真の先端 (Fig. 1, t) 長さ1—2mm は外觀上背腹性がない。不定芽の現われるのはこの部に接近した部位である。充分發育した葉においても、初めこの部位は他の部分と外見上、何等差別がない (Fig. 1)。外觀上判別のできる不定芽分化の第1階段はこの部位の中肋が少し隆起し (Fig. 2, c), 又緑色が淡くなることである。次いでこの隆起は更に成長し半透明となり、この隆起の中から不定芽に属する最初の葉を生じ (Fig. 3), 更に1—2個の葉が現われるに及び隆起の中から根を生じ地面に固着する (Fig. 4)。不定芽の葉は初夏頃に初まり、数個の葉と根を発生した状態で冬を越し、翌年親株が開花後新葉が成長し古葉が枯死するに及んで、不定芽から由来した小株は母株から独立する。不定芽はこれ以外の方法で母株から分離することはない。普通には葉の先端近くに唯1個の不定芽を生ずるものであるが、稀には2個以上の不定芽が相互に接近して1列をなして発生し (Fig. 5), 後に別々の小株となることもある。

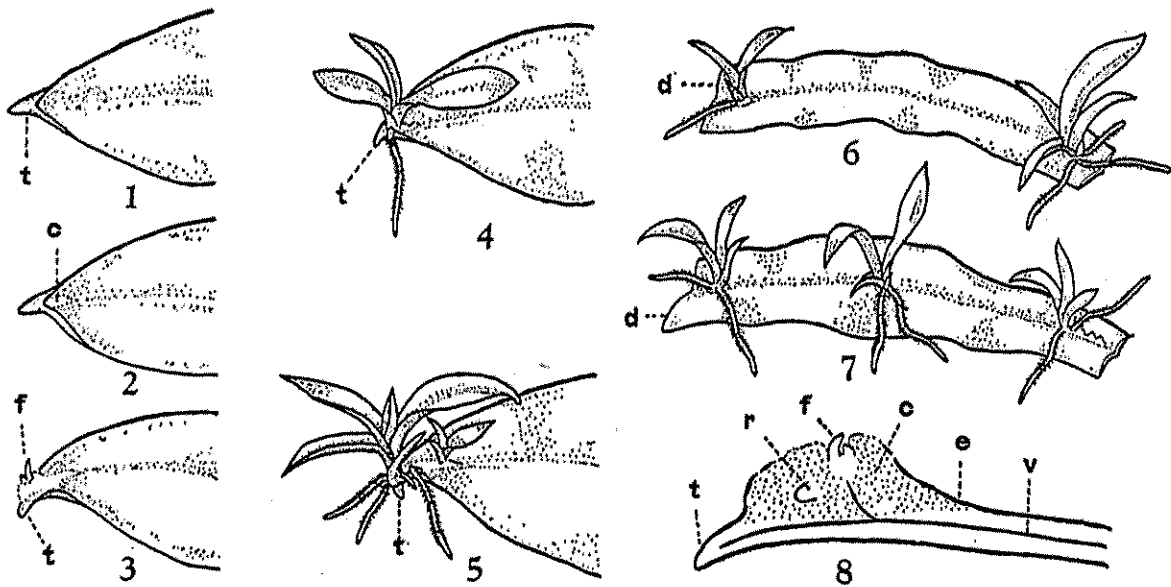
不定芽の発達した葉は余り沢山には見られないことを前に述べたが、詳細に観察すると、不定芽の発生すべき部位の中肋が僅少なながら隆起している葉は極めて多い。これは不定芽発生第1段階に達して内部的に或る程度細胞分裂を開始している証拠であるが、大部分の葉ではこれ以上に分化が進行せず、少数の例外の場合のみが実際不定芽と認められるまでに発達するに過ぎない。

* 名古屋大学教養部生物学教室

不定芽の第1葉の向きには一定の規則性は見られない。

組 織 発 生

ミクロトーム切片による所見では ショウジョウバカマの 葉肉組織は 6—8 細胞層から成り、各細胞は葉の長軸の方向に多少伸びた形態で、柵状、海綿両組織の分化は殆ど見られない (Fig. 9)。中肋維管束と表面表皮との間には 3—4 細胞層が存在するが、初夏の頃外観上全く不定芽分化の徴候の察知できない葉の横断切片を見るに、不定芽分化予想部位では該細胞群が他の部位におけるそれらと或る程度組織学的に相違がある。即ち予想部位では一般に細胞が稍小形であり、細胞質が多く、葉緑体の発達が悪く、往々澱粉粒を含んで

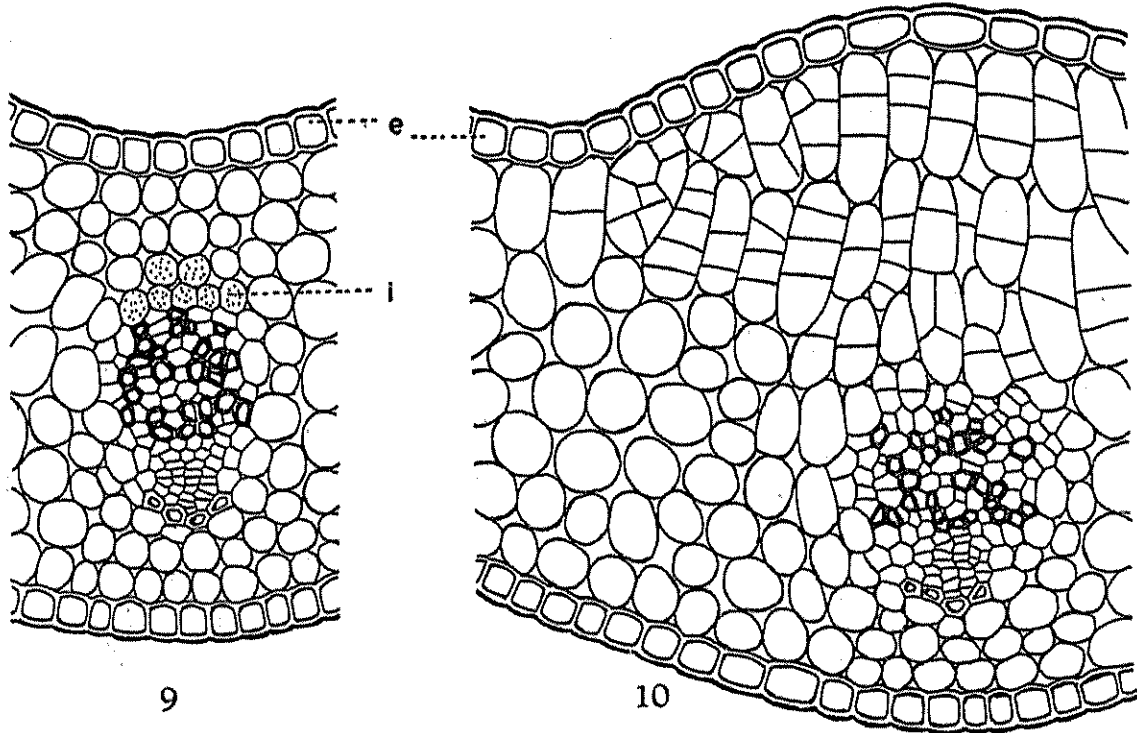


Figs. 1—5 : successive stages of habituated plantlet formation on the intact leaf. The proximal portion of each leaf is not shown. ($\times 1.5$).

Figs. 6—7 : plantlets on the excised leaf, whose distal portion was cut off. ($\times 0.8$). Fig. 8 : longitudinal median section of the distal portion of a leaf, showing an early stage of plantlet formation. t, leaf tip. c, callus-like tissue. f, the first leaf of plantlet. r, root apical meristem of plantlet. e, upper epidermis. v, midrib vascular bundle. d, distal cut.

いる。特に中肋木部に近い細胞においてこれ等の特徴が著しい (Fig. 9, i)。この細胞群を葉の組織形成当初から温存されてきた分裂組織そのものと断定するには疑問があるが、少くとも不定芽の始原細胞群と見なし得る。何となればこの種の細胞は不定芽発生予想部位を遠ざかるに従い、細胞数が減少すると共に前記の組織学的特異性が稀薄となるからである。従つて不定芽発生予想部位から数 mm 遠ざかつた部位では、中肋木部と表皮との間に位置する 3—4 層の細胞は他の部位のそれと何等差別が見られない。

不定芽形成の第1歩は前記の始原細胞、特にそのうち中肋木部に接近する細胞が不規則な方向に分裂を開始することにある。この最初分裂する始原細胞は内鞘に相当するか、或



いは木部の構成要素であるかは不明である。何となれば本種の中肋維管束には内皮を確認できないからである。

Figs. 9—10: transverse sections of leaf, showing the midrib vascular bundle.
 Fig. 9: the stage in which the plantlet formation is not yet initiated. ($\times 180$).
 Fig. 10: an early stage of plantlet formation. ($\times 180$). e, upper epidermis. i, dormant initial cells of plantlet.

不規則方向の細胞分裂は次第に表皮に近い方向の葉肉細胞にも波及する。然し間もなく各細胞の分裂は主として葉の表裏の方向に統一され無色のカルス様組織を形成するに至り外観上中肋が隆起した観を与える (Fig. 10)。この場合表面表皮は全く分裂せず、従つて早晚表皮細胞は破壊し去る。隆起したカルス様組織の表面近くの1部の細胞は不規則方向の分裂を繰り返して、小形の細胞群から成る分裂組織を形成し、これが不定芽の頂端分裂となる。然しその周囲のカルス様組織は更に葉の表裏の方向に分裂して大形の細胞を増殖するので、その結果不定芽の頂端分裂組織はカルス様組織中に沈下して存在する如き観を与える (Fig. 8)。頂端分裂組織からは不定芽の第1葉以下が分化し外部に現われる。その後カルス様組織の深部に根の成長点 (Fig. 8, r) が分化し、これはカルス様組織を貫通して外部へ出る。

不定芽の始原細胞の分裂は初発した部位から中肋に沿うて求基的に或る程度進行するので、第1の不定芽に次いで時には第2・第3の不定芽の出現することも起きるわけである。

カルス様組織中には維管束が分化し中肋維管束と不定芽との連結が完成するが、この維管束の分化と連結の詳細については充分検討していない。

厳冬期なる1月に採取固定した材料では外見上全く不定芽発生の徴候のない葉でも、これをミクロトーム切片で検鏡した結果はすべての葉に於て、不定芽の始原細胞が多少にかゝわらず不規則方向の分裂を行い、この状態で留まっていた。この事は前年の成長期の最後に展開成長した一見未熟と思われるような葉にあつても同様であつた。即ちたとえ不定芽として我々が外観的に指摘できなくても、すべての葉が環境の如何に関係なく成長期の最後までには或る程度、不定芽発生の歩を進めているわけである。然しこれ等の場合には自立し得る不定芽を生ずることなしに枯死するものである。

再 生 実 験

栽培下の個体から成る可く同大(長さ5—6cm)の成熟した葉を選んで基部から切り取り、肉眼的に不定芽発生の徴候の認められないことを確めた。次いでこの1部の材料(A)を湿った砂を入れた容器に、その葉を裏面を下にして水平に並べ板硝子で覆つておいた。この場合少くとも基部の切断面と葉先とは砂面に接触する。他の材料(A')は葉先から約1cm離れた部位で中肋に直角の方向に長さ数mmの裏面にまで通る切傷を入れ中肋を切断してAと同様に処理した。又1部の材料(B)は葉先約5mmを切り棄ててAと同様に処理した。これらの処理を1953年7月20日に行い南面する室内においた。

同年8月4日の観察では、Aの85%が常例の如く葉先近くの中肋上に明かな隆起を生じていたが、9月2日には半数の材料において不定芽の葉1個が現われていた。9月24日まではすべての材料に2—3葉を有する不定芽が発達したが、それと共に過半数の材料では葉の基部の中肋上(切断箇所から数mm離れた部位)にも1箇所淡色の隆起を生じていた。後日そこから不定芽が発達した。

A'の材料は不定芽の発生の時期と部位についてAと有意義の差はなかつた。

葉先を切り棄てたBでは葉の基部中肋上にのみAの場合と同様に不定芽を生じたが、その發育はAやA'の場合のその部位のものに較べて少し進捗し、9月24日の観察では既に2—3葉を有する不定芽のできているものがあつた。12月1日までは、葉の先の方向に近い葉面上には全く不定芽発生の徴候は見られず、これを最後として材料の観察を打切つた。然し翌年6月15日に偶然残つていたそれらの材料を観察したら、Bでは葉の先端の方向の断面に近い葉面にも不定芽(Fig. 6)が発生していたものが多く、中には両方の切断面の間の中肋上からも不定芽の発達している例(Fig. 7)も見られた。

前記の通り自然状態で不定芽の発生する部位以外には組織学的に識別できる始原細胞はない。従つてそのような部位からの不定芽の発生は中肋木部と表面表皮との間の葉肉細胞の dedifferentiation によつてカルス様組織を生ずることにより端を発するもので、その他の点では常例の葉先に現われる不定芽の場合と区別ない。

考 察

茎に着生したまゝの葉からの不定芽の生ずる例はシダ類には多いが、双子葉類にもその例が少くない。然し単子葉類にはその例が甚だ少い。我々が良く知る例ではカラスビシヤク *Pinellia ternata* Breitenbach が葉身基部と葉鞘頂端部に珠芽を生ずる。スルガテンナンショウ *Arisaema yamatense* Nakai var. *Sugimotoi* Kitam. では葉鞘頂端部に珠芽を生

じ、Troll (1938) によれば同科の *Amorphophallus bulbifera* の小葉基部に珠芽ができる。Kerner von Marilaun (1887) はラン科のヤチラン *Malax ispaludosa* Sw. の葉縁に多数の不定芽の着生を図示しているが、Troll (1938) によると葉の先端にも着生するという。尚 Rauh がコルシカ産の *Hyacinthus fastigiatus* Bertol の地中の葉上に仔鱗茎を観察した由を Troll が紹介しているが、詳細な報告はない。とに角頂端成長を比較的永い間継続するシダ類では、その先端近くに不定芽を生ずる傾向があるが、早期に頂端成長を停止する種子植物中では、葉先近くに不定芽を生ずるシヨウジョウバカマの如きは全く異例の存在である。

母株から分離した葉から再生的に不定芽を生ずることは、園芸家が葉挿として利用するほどの一般的な現象であり、*Sansevieria* の如く葉の短い断片を使って小苗を作る位であるが、いずれの場合でも極性が見られ、本来の基部に近い方向から不定芽が発生する。Drawert (1952) によるとユリ科の *Drimiopsis kirkii* Bak. では茎に着生したまゝの葉でも葉の表皮又は葉肉に少しばかりの切傷を入れると小鱗茎を再生するが、その位置は葉先に近い方の傷口附近であり、それはやはり根極の方向と云える。クルマユリ *Lilium medeoloides* A. Gray の鱗茎に見られる鱗片葉はそれぞれ1—2個の溢れた関節を有するが、筆者の所見ではこの鱗片を関節部で2—3個に分離して植えると各断片の根極の方からそれぞれ不定芽を生じ何の特筆することはないが、1鱗片を途中の関節から分離することなく、そのまま植えても同様の部位から各々独立に不定芽を再生する。従つてこの場合にはたとえ各節は有機的に連続している状態にあつても各節毎に独立の極性が決定しているわけである。

これに対する例外的な事実は Goebel (1904, 1928) の示した着生生活をするミミカキグサ類の *Utricularia montana*, *U. longifolia* やモウセンゴケ *Drosera rotundifolia* である。いずれも茎から切り離した葉では、その先端に不定芽を生じ、又その葉の先端を切り棄てた場合でも残りの部分中の先端に近い方向に不定芽を生じ、前述の常例とは極性が逆方向になつている。

シヨウジョウバカマの場合葉先近くには潜在的に早くから不定芽分化の可能性があるから、こゝからの不定芽発生を度外視して考える時、茎から切り離した上で更に先端を切り棄てた葉に於て、その両端方向から共に不定芽の発生することは、両方向に向つて極性の勾配が存在することを示すものと思われて特に興味が深い。

シダ類の葉上不定芽の組織発生には Kupper (1906), Mac Veigh (1934) 等の研究があるが、すべて外生的発生をなし表皮が分裂して不定芽形成の発端となるし、*Begonia* の葉上不定芽は以前から表皮起原なることが知られていて、Zavadskij (1951) によると単一の表皮細胞から独特の経過で由来すると云う。Yarbrough (1936) によるとユキノシタ科の *Tolmiea Menziesii* の葉上芽、Moulaert (1937) によると *Drosera rotundifolia* の葉上芽も等しく外生的発生をなす。葉上芽が容易に発生するために昔から色々な点で注目されてきた植物は *Bryophyllum* である。これについては Mehrlich (1931), Howe (1931), Naylor (1932), Freeland (1933), Johnson (1934), Yarbrough (1932, 1934), Goetz

(1952), Rach (1953), Vardar and Acarer (1957) 等の研究があるが、殆どの人達はいづれも葉上芽の発生を外生的起原としているが、唯 Goetz (1952) のみは内生的起原であり、周囲の組織を突き破つて発達するとなしている。Wieling (1952) によるとトマトにも往々葉上不定芽を生ずるが、これは表皮直下の組織から由来するから内生的発生と云える。*Bryophyllum* における Yarbrough (1932, 1934), Vardar and Acarer (1957) の観察も不定芽発生は葉の Subepidermis の分裂により開始されることは Wieling (1952) のトマトの場合と同様であるが、尚外生的と記載されているところから考えれば、外部の組織は破壊されるものであらう。然し不定根発生の場合に表皮下の皮層に起原を發し、その分裂組織が表皮を突き破つて伸長する場合にもこの発生型式を外生的と記載されている例もあるから、その点検討を要する。

シヨウジヨウバカマの場合には、中肋木部に接近した部位に於ける数個の始原細胞に端を發し、表皮は全く細胞分裂せずして破壊し去るので、明かに不定芽は内生的起原である。

引用文献

- 1) Drawert, H. (1952). Ber. Deuts. Bot. Gesels. 65 : 400.
- 2) Freeland, R. O. (1933). Amer. Jour. Bot. 20 : 467.
- 3) Goebel, K. (1904). Flora 93 : 98.
- 4) Goebel, K. (1928). Organographie d. Pflanzen. Aufl. 3, Teil 1.
- 5) Goetz, O. (1953). Zeits. Bot. 41 : 445.
- 6) Howe, M. D. (1931). Amer. Jour. Bot. 18 : 387.
- 7) Johnson, M. A. (1934). Bull. Torrey Bot. Club 61 : 355.
- 8) Kerner von Marilaum (1887). Das Pflanzenleben.
- 9) Kupper, W. (1906). Flora 96 : 337.
- 10) Mac Veigh, I. (1934). Bot. Gaz. 95 : 503.
- 11) Mehrlich, F. P. (1931). ibid. 92 : 113.
- 12) Moulaert, B. (1937). Bull. Soc. roy. Bot. Belgique 19 : 100.
- 13) Naylor, E. (1932). Amer. Jour. Bot. 19 : 321.
- 14) Rack, K. (1953). Phytopathol. Zeits. 21 : 1.
- 15) Troll, W. (1938). Vergl. Morphologie d. höheren Pflanzen. 1 (2).
- 16) Vardar, Y. and P. Acarer (1957). Phytion 8 : 109.
- 17) Wieling, U. (1952). Biol. Zentralbl. 71 : 415.
- 18) Yarbrough, J. A. (1932). Amer. Jour. Bot. 19 : 443.
- 19) Yarbrough, J. A. (1934). ibid. 21 : 467.
- 20) Yarbrough, J. A. (1936). ibid. 23 : 16.
- 21) Zavadskij, K. (1951). Dokl. Akad. Nauk. SSSR N. S. 79 : 153 (ref. in Ber. Wiss. Biol. 76 : 38)

Summary

Heloniopsis orientalis (Thunb.) C. Tanaka habitually produces the plantlet on the ventral side of the leaf near the tip. The plantlet formation is initiated by the division of mesophyllar cells between the upper epidermis and the xylem of midrib. Epidermal cells of the leaf do not contribute to the plantlet formation.

An excised leaf produces the plantlets not only in the habitual position mentioned above but also at an upper part of the midrib near the proximal cut. In the case of the excised leaf, whose tip was cut off, regenerative plantlets are usually produced on two sites of the midrib, one near the proximal cut, the other near the distal. In the excised leaf, therefore, the plantlet formation is usually bipolar.