綜 説

色素體の細胞學的研究* I

湯 淺 明

Akira YUASA: Cytological studies on plastids.* I

ま え が き

植物の葉緑體については、初期の研究者は一樣構造であると主張したが (Senn 1905), A. Meyer (1883) や Schimper (1885) は、葉緑體には無色の基質があり、その中に葉緑素の浸潤した粒狀體があると考えた。その後も、Liebaldt (1912) は葉緑體はときに一樣に見えることもあるとし、また特殊の場合に Weier (1936, 1938) によつて、一樣構造がみとめられている。Küster (1935), Guilliermond (1933) など、ある場合に一樣構造をみとめている。最近になつてから Doutrelinge (1935), Heitz (1936), Weier (1936) は、葉緑體は一ぱんに粒狀構造であるとして粒狀説をみとめ、Scarath (1924), Frey-Wyssling (1937), Menke および Küster (1938), Menke および Koydl (1939) もまた、葉緑體は少くとも顯微鏡で見うる程度の纖維狀構造であることをみとめ、平行にならぶ纖維または薄膜から成立つてゐるものと考えている。しかし、Weier (1938) はさらに、粒狀構造も纖維狀構造も、ともに正常であるとみている。Sachs (1862, 1863) は葉緑體中には、ヨード沃化カリ液で染まらない粒狀體をみ、また葉緑體の基質は蛋白質の性質をもつものであることをみとめたが、Frommann (1880) は、顯花植物の葉緑體は纖細な纖維狀構造であり、緑色の細い糸の網がみられ、この網の中に葉緑素がふくまれているとしたが、同様な網狀構造は Schmitz (1884) によつて、藻類の葉緑體にみとめられた。しかし、Schmitz は葉緑體の基質と網狀構造とのどちらが緑色であるかを決定することができなかつたが、網狀構造の方が緑色であると考える傾向になつていた。1883年に A. Meyer はランの1種 (*Acanthophippium*), クワ克蘭 (*Phajus grandifolius*), セキショウモ (*Vallisneria spiralis*), レンブクソウ (*Adoxa Moschatellina*), イチハツ屬の1種 (*Iris germanica*) など、葉緑體の基質中葉緑素の浸潤した粒狀體の見えることを知り、これを“Grana”とよんだ。“Grana”は葉緑體の周圍にラセン状にならんでいることをみたが、葉緑體の基質が無色であるかどうかは決定しえなかつた。Wager (1905) は、葉緑體が重なつてゐるときは粒狀にみえ、離れていれば纖維狀であると述べているが、纖維状の場合は、纖細な網狀構造であるとした。しかし、くわしく觀察すれば、葉緑體は泡沫狀構造で、その泡沫の間に葉緑素がめりこんでいて、あるときは粒狀に、またあるときは、纖維状に見えるものであるというのが Wager の考えであつた。

オリズラン屬の1種 *Chlorophytum elatum*, イワヒバ屬の1種 *Selaginella martensii*, クラマゴケ (*S. Kraussiana*) では、葉緑素は葉緑體の周圍の中空の球狀體の中にあつて、この球狀體の内部に網狀構造があるという觀察が Priestley および Irving (1907) によつて行われているが、この考えによれば、中央部分は空隙で、葉緑體が水分を吸収してふくらむと、中央に透明な部分が見えてくるという。同じような現象は、Coepfert および Cohn (1849) や Pringsheim (1881, 1881~1882) によつても示されており、また、中央部分に大形の液胞があるということは、Zirkle (1926) によつてもみられており、清原 (1935)

* 東京大學教養學部生物學教室業績 Contribution from the Biological Institute, Faculty of Culture, University of Tokyo.

も“Zentralgebilde”として、これをみとめている。Liebaldt (1913) は、つぎのように考えている。高等植物の葉緑體は、ように膨潤する Hydroidphase と Lipoidphase の性質をもつた緑色の部分とから成立っている。生きている葉緑體中には、Hydroidphase 中に Lipoidphase が細い emulsion 様に分配されているものであつて、顯微鏡的には、兩者の判定はできない。表面活性の物質の水溶液をはたかせる、この兩相の分配が適當に行われて、amikronisch から submikronisch に、さらに mikronisch に變つてみうようになる。表面活性物質の水溶液（脂肪系のアルコール、アルデハイド、ケトン、エステルなど）の濃度の變化にともなつておこる葉緑體の變化は、つぎのようである。1) 凝集期: Hydroidphase の膨潤の結果として、amironisch の分配状態から submikronisch の状態に移行して、かたまりができる。2) Chlorophyllolyse: 粒子は Mikron になり、前述の兩相は分離して細い滴狀分離および色素滴の形成がみられる。3) 結晶の形成: 溶解限度に達して、葉緑體に結晶ができる。

葉緑體中に“grana”があることは、その後、Heitz (1936, 1936) によつてもみとめられ（顯花植物の數種、コケ植物、シダ植物）、無色の基質中に“grana”があり、色素は“grana”にふくまれているとした。Metzner (1928) は、“grana”のみ螢光を發するものとしている。Weier (1936) は、サトウダイコン (*Beta vulgaris*) の葉緑體は澱粉をふくまない中は、無色の基質中に“grana”があり、“grana”の中には、葉緑素とズダン III にそまる物質があり、このことから、“grana”中には、葉緑素と類脂體複合體があるとしている。また、日あたりのよいところや、古い葉では葉緑體の構造は一樣であり、日かげにある植物の葉や若い葉では、粒狀構造がみられること、物質代謝の盛でない細胞では粒狀の葉緑體がみられ、一樣に見えるものも死後には粒狀になることを注意している。粒狀構造のものも中性赤を堆積し、硝酸銀を還元し、澱粉をつくつて加水分解し、正常の細胞の活動力を示し、粒狀のものも一樣構造のものともに生きているものであるとみている。

Zirkle (1926) は、高等植物の葉緑體は、中空のやや平たい長隨圓體形で、外層は基層から成り、この基層中に葉緑素のみたされた層がある。この層には多くの孔があつて、外層と内部の中空部分とを連絡している。外部層の表面には數個の粒狀體がついている。また、清原 (1935) によると、高等植物の葉緑體は基質中に葉緑素をふくむ球狀體があり、その内部に澱粉がつくられる。葉緑素をふくむ球狀體中には、オスミウム酸または硝酸銀を還元する物質をふくむ輪狀體がみえるという。アオミドロ屬 (*Spirogyra*) の葉緑體構造については、A. Meyer (1920)、Lloyd (1926)、Gickhorn (1933) などの報告があり、坂村 (1933) はアオミドロの葉緑體は溝狀の帶で、そのまわりに凹凸があり、溝の中に細胞質が入りこんでいて、この細胞質を Rinnenplasma とよんだ。

Menki および Kogdl (1939) は、ツノゴケ (*Anthoceros punctatus*) では、葉緑體はようやく顯微鏡でみえる程度の蛋白質の薄膜と類脂質分子との交互の二重層から成立つていて、染色したミクロトーム切片には、その構造をみることができる。澱粉をふくまない葉緑體は、1~2 μ の厚さであつて、これを構成する薄膜は 5×10^{-6} cm (500 Å) くらいの厚さをもっている。しかも、この構造は“grana”のみえる葉緑體にも、一樣構造の葉緑體にも觀察されるのであつて、葉緑體の基礎構造と考えられるという。Menke (1940) は葉緑體を紫外線で觀察して、ツノゴケの1種 (*Anthoceros* sp.) では薄膜構造であり、薄膜の肥厚部として紡錘形のピレノイド (pyrenoid) があることをみ、また、イワヒバ屬 (*Selaginella*) やベニバナインゲン (*Phaseolus multiflorus*) の葉緑體は薄膜から成り、そのところどころが肥厚して“grana”があることをみている。Kausche および Ruska (1940) は、電子顯微鏡を用い、シロバナヨウシュチョウセンアサガオ (*Datura Stramonium*) のタバコ・ビールスに侵されたものの葉緑體の基質中にタバコ・モザイク・ビールス蛋白質があり、基質とビールス蛋白質との間に、一定の關係のあることをみている。また、健康なタバコの葉緑體のまわりに大小多くの圓板狀體のあることをみた。

電子顕微鏡によつて Menke (1940) は、ホウレンソウ (*Spinacia oleracea*) の葉やソラマメ (*Vicia fava*) の根では、核、細胞質、葉緑體ともに原形質の基礎構造は小棒状の小片で、蛋白質分子と同一のものと考えられるが、これが単一分子であるか、Polypeptid の糸状分子のあつまりであるかは未決定であつた。また、Kausch および Ruska (1947), Menke および Koydl (1939), Ardenne (1940) の報告のように葉緑體は、膜状構造のあつまりで、その間に “grana” があり、“grana” も膜状構造でおおわれているとも考えられた。Granick および Porter (1948) は葉緑體の “grana” の部分が、小さな粒状體のあつまりで、粒状體のまわりにも小粒状體の散在しているようすを電子顕微鏡でみている。

物理化學的研究による葉緑體の膠質學的構造については、Küster (1933), Menke (1934), Baas-Becking および König (1934), Hubert (1935) Frey-Wyssling (1938) などの研究があるが、これらについては、いまはふれないことにする。

著者はすでに (1947, 1940, 1940), シダ植物では葉緑體の外周に薄膜があり、内部には基質があつて、この中に “grana” と連絡糸とがある網状構造であるとしたが、さらにこの網状構造について検討を加えて、主としてシダ植物では、實はラセン構造で、そのラセンの中に葉緑素がふくまれており、この構造に對して “緑ラセン (green spiral)” という名稱を與えた。

葉緑體の外周に薄膜があるかどうかということについては、Nägeli (1840) は cellulose-membrane があるとし、Tschirch (1883) は membrane, Bredow (1891) は plasma membrane, Senn (1907) は fine membrane をみている。Meyer (1883), Mohl (1855), Sachs (1864) は膜をもたないとし、清原 (1935) も膜はないと考えている。Zirkle (1926) も粒状體のない細胞質のさやをもっているが、osmotic membrane をもたないとした。

色素體の分裂については古くは、Strasburger (1880: ツノゴケ), Haberlandt (1882, 1888: イワヒバ属), Nägeli (1863), Sachs (1875), Schmitz (1882: 藻類), Nemec (1910: ツノゴケ), Scherrer (1914: ツノゴケ), Carter (1919, 1920: ツヅミモ類), Heitz (1922, 1925: 蘚類) などの研究があつて、大體二分法でふえることが知られていたが、これに對しては確固たる證據はなく、同一の色素體を追跡して分裂をたしかめる人はなかつたが、1926年に清原の研究は、その分裂をたしかめ、つづいて、Ma (1928), Senjaninova (1928), Stone (1932), Reinhard (1933), 楠および川崎 (1936) などの研究は、さらに、このことを確實にした。

なお、葉緑體の起原については、コンドリオゾームとの相同問題と關聯して多くの議論が出ているが、Stone (1932) などは、細胞質の一部がしだいに凝縮して色素體にかわるものであるとしている。ともかくも、色素體はつねに既存の色素體に由來し、1時代からつぎの時代へとつたえられ、分裂によつてふえるものである。

葉緑體とコンドリオゾーム (condriosome) とが相同であるかという問題については、多くの論争が行われ、色素體はコンドリオゾームから生ずるとする人々に、Lewitsky (1910, 1925), Forenbacher (1911), Guilliermond (1911~), Cavers (1914), Moreau (1914), Nassonow (1918), Emberger (1920, 1927), Alverdo (1923), Friedrichs (1922), Mangenot (1925), Kirby (1928), Cowdry (1926), Senjaninova (1927), Motte (1928), Cunha (1929), Zirkle (1929), Loni (1930) などがあり、色素體とコンドリオゾームとは別個であるとする人々には、Meyer (1911), P. A. Dangeard および P. Dangeard (1919~), Lundegårdh (1911), Rudolph (1912), Mottier (1918, 1921), Scherrer (1914), Noack (1921), Harper (1919), Löwischin (1913, 1914), Sapěhin (1915), Krupke (1926), Bowen (1927, 1927), Bowen および Buck (1930), Anderson (1935) などがある。Guilliermond (1911~) は、色素體はコンドリオゾームの變形したものに過ぎないとしたが、後に兩者はたがいに獨立したものであらうという考えを表明している。Loni (1930) は螢光顕微鏡で觀察して、葉緑體とコンドリオゾームの母體は同一であつて、區別をつか

ねることをみ、Anderson (1935) も色素體の原基とコンドリオゾームとは區別をつけかねるとした。清原 (1935) は、植物細胞のコンドリオゾームの存在を否定し、いわゆるコンドリオゾームは變形した葉緑體から生じ、Schimper (1883), Meyer (1883) の主張のように、葉緑體は自己の分裂によつてのみ繁殖するものであるとした。Sorokin (1938) は、ヤヌス緑で生體染色されるものをミトコンドリア (mitochondria) とよび、色素體と區別できるとした。ヤヌス緑 B で染つて、そのまま分裂することもある小粒がミトコンドリアで、これに似ているが、染色されない間は分裂するが、染色すれば分裂能力の失われる小體、つまり、生きてゐる中は、ヤヌス緑 B にそまらず、死後はじめてそまる小粒が色素體であると、定義したのである。

シダ植物の孢子形成の間におけるコンドリオゾームの行動は、山内 (1908) によつて、タマシダ (*Nephrodium molle*) において、また、Emberger (1921) によつてスギナにおいて示された。Emberger は、シダ植物の生殖細胞では、葉緑體がコンドリオゾームに變わるとした。イヌスギ (*Equisetum palustre*) で、Lewitzky (1925) は、孢子形成中の色素體やコンドリオゾームの行動をしらべて、色素體は變化したコンドリオゾームのなかまでであると結論した。1929 年には、色素體はその發育の早期においてさえ細胞中の他の要素とは根本的にちがうという Meyer の主張 (1883) を支持して、Bowen (1929) は、高等植物やシダ植物の細胞中に、二つの小體を區別した、一つは、色素體に發育する plastidome で、他の一つは、他の著者によつて chondriosome とよばれている pseudo-plastidome である。

前述のように、シダ植物でも色素體とコンドリオゾームとの相同問題について、いろいろの議論があつたが、他方において、細胞學者のつかつてゐる言葉が一樣でないということからも混亂がひきおこされている。Sharp (1934) は、混亂をさけるために、chondriosome という言葉と mitochondria という言葉があれば十分であると、Sorokin (1938) は、前述のように、ヤヌス緑 B のうすい液で生體染色される粒狀體、または小棒狀の小體を mitochondria とよび、これはヤヌス緑 B に對する反應で區別できるとしてゐる。

Cunha (1944) は mitochondria は chondriocont に變化した後にのみ、色素體に變りうるとし、Newcomer (1946) は、mitochondria の 2 型 (色素體と眞のコンドリオゾーム) を否定している。

色素體は白色體の形で卵細胞中にふくまれているが、精子または雄精細胞が受精のときに、色素體をとまなうかいは、色素體遺傳と關聯して重要な事實である。

雄精細胞が細胞質をとまなうかどうかは、決定がむづかしいが、精子の場合には、その詳しい觀察がよいのであるので、精子が受精のときに色素體をとまなうかどうかは、比較的たやすく決定ができる。

この書きものでは、色素體の構造と分裂、色素體とコンドリオゾームとの關係、色素體の分配などの問題を主として、著者の從來の研究を綜説し、つぎにいままでの研究者による研究を綜説比較した。

1. 觀 察 方 法

以下に述べる研究においては生體觀察を主とし、とくに、分裂をみるとときには、生體觀察によつてひきつづいて觀察した。生體の葉の一部にヨード沃化カリ液あるいは醋酸カーミン液をかけて檢鏡し、また醋酸アルコール液に 1 晝夜浸して後、75% アルコール中に入れ、適宜とり出して醋酸カーミン液で檢鏡して、綠ラセンをみることができる。

HNO₃ (1.5%) あるいは KOH (0.1%) で 30 分間處理した後、水洗して醋酸カーミン液で染色し、あるいは 60°C の湯で數分處理した後、醋酸カーミン液で染色して綠ラセンをみることができる。Benda 液で固定後、HNO₃ (1.5%) あるいは KOH (0.1%) で 30 分間處理し、水洗し、nigrosin, 醋酸カーミン液, gentian violet, methyl orange, neutral red, methyl green, brilliant green, malachite green, aniline blue などの 0.1~0.01% 水溶液で 24 時間染色してもよい、これらの中、nigrosin はとくによい。固定に La

Cour 液, Navashin 液, クロム酸水溶液 (1%) を用いてもよい。Benda 液固定後 KOH (0.1%) で処理し, nigrosin で染色したものは, 脱水後, 永久プレパラートとすることができる。また, La Cour あるいは Navashin 液で, 20分~12時間固定し, 0.1% KOH に10分~12時間くらい入れ, 酸性フクシンで染色して永久プレパラートとする方法も用いられた。生體觀察に際して青色その他のフィルターを用いる方法 (Heitz 1936), ヤヌス緑 1% 水溶液, エオシン 0.1% 水溶液を用いる方法なども併用した。葉緑體中に生ずる澱粉粒のために觀察のさまたげられることをふせぐ意味で, 鉢植の材料植物または水にさした材料を一晝夜暗室中においたものについて上記の觀察を行つた。クロム醋酸液, 醋酸アルコール液などで固定した後, ミクロトーム切片として Heidenhain 鐵明鑒へマトキシリンで染色した材料も比較のために觀察された。材料としては, 主としてイワヒバ屬 (*Selaginella*) を用い, そのほか, コケ植物, シダ植物, 種子植物の多くのものが用いられた。

2. 構造についての細胞學的研究

シダ植物では, 葉緑體の外部にうすい原形質膜をもっており, 内部に基質がある。基質の内には, 不規則なラセンあるいはひきのばされたラセンの糸が入っており, この糸の中に葉緑素がふくまれている。

圖1は正常狀態の日照中にある葉の葉緑體を, 直接, 醋酸カーミン液によつて觀察したもので, 中央に黒く示されたものは澱粉粒で, その間をみだしている糸は粒狀または糸狀に見えるが (パラフィン法で固定染色したものでは網狀に見えることもある) が, 顯微鏡の微動裝置を上下して觀察すると, 不規則なラセンの糸のあつまりであることがわかる。このラセンは規則正しく回旋していることもあり, また, かなりのびて, 曲りくねつた糸, あるいは糸をひきのばしてよじつた程度のラセンとなつていゝこともある。このラセンを“綠ラセン (green spiral)”とよぶ。このような觀察はシダ植物では, 生體においてもみとめることができる。

圖1 ×ca. 4500. a~c, 日照中にある葉の葉緑體 (澱粉粒をふくむ). 醋酸カーミン液で染めたもの. a, イワガネソウ. b, c, コンテリクアラマゴケ. d, 醋酸カーミン液で内容の收縮したイワガネソウの葉緑體. (原圖)

綠ラセンは, ほとんど一様な糸と見えることがあるが, その屈曲點や光學的斷面は觀察の際に粒狀に見え, また, ところどころ粒狀の肥厚がある。とくに醋酸カーミンで長く處理した材料では, 糸のところどころが粒狀にふくれてくる場合があり, 葉緑體中にはまた, 醋酸カーミン液が滴狀に堆積していることもある。このほか, “綠ラセン” がところどころ密に巻いているために塊りにみえることがあり, これらは大形 grana とみえることもある。これらの關係は, 核のラセン糸上に染色小粒があつたり, ラセン糸が密にまいていゝために, その部分が結節にみえたりすると全く同様である。

一つの葉緑體中にある“綠ラセン”がすべて連絡しているのであるかどうかは不明であるが, 大部分, はなればなれの糸として葉緑體中をみだしているものと考えられる。

葉緑素は綠ラセン中に一樣にふくまれているものであるが, ときに不均一になることがあり, 後にのべるように, とくに grana のみえるときには, 綠ラセンの構造はそのまま, 葉緑素が部分的に凝縮する場合もあると思われる。醋酸カーミン液によると, 綠ラセンはわずかに赤く染り, ヨード沃化カリ液その他による場合もわずかに色づいてみえる。

葉緑體の内容のみが、細胞の原形質分離のように収縮してしまうこともみられるが、醋酸カーミン液やヨード沃化カリ液によつてみる場合にも、ときにこのような現象があらわれ、“緑ラセン”および基質が収縮して、外圍にうすい膜をのこすことがある(圖1d)。この膜は基質の一部であり、葉緑體の外圍は他の部分よりも粘性が高く、原形質膜を形成しているものと思われる。

葉緑體中に澱粉粒が多くなると、ラセン構造は見えなくなり、葉緑素が一様に分散するようにみえるが、これは緑ラセンが押しつけられて、部分的にみえにくくなる場合と、緑ラセンが膨潤してたがいには接着し、一樣構造のようにみえる場合もある。澱粉粒のあるため一樣構造にみえる葉緑體も、暗室中におくと1晝夜の後は、緑ラセンをみとめうるようになる。醋酸カーミン液で固定後、75%アルコール中に保存しておいて、これを適宜とり出して醋酸カーミン液でみる方法も緑ラセンの観察につどうよい。核が醋酸カーミンによつて粒状にみえても實はラセン糸のあつまりであると同様に、葉緑體が粒状に見えても實は、緑ラセンのあつまりであることは前述の通りで、圖2e, fはオモトの葉緑體を醋酸カーミン液およびヨード沃化カリ液で染色したものであつて、少しつぶれた葉緑體の緑ラセンである。同様な構造は生體にもみられる。澱粉の形成はすでに報じたように(1940, 1940)緑ラセンの一部に堆積しはじめて、しだいに大きくなる。

コンテリクヤマゴケの葉の上表面の細胞中には、1~4個の大形葉緑體があり、核はつねにこれら葉緑體の中央附近にある(圖3a~d)、葉の一片を醋酸カーミン液で染色してから1日くらいの後に、核は明瞭に染色される。葉緑體は1個のときは、やや筒状にまき、その中に1個の核がみられる。核の位置と葉緑體の状態との間には何らかの連關があると考えられる。

醋酸カーミン液で染色したプレパラートで1日くらい後に観察すると、葉緑體の周圍にくるい輪廓線が見えてくる。これは葉緑體の内容が、黒い輪廓線の方に少し収縮して、表面の緑ラセンの一部と周圍の原形質膜とが一しよに觀察されたものであり(圖3e)、この黒い輪廓線と固定液の浸入方向および葉緑體の内部構造とは、密接な關係があるものと思われる。このような構造は、すでに Sapěhin (1915), Weier (1931, 1932), 著者 (1940) などによつて固定染色したコケ植物、シダ植物などについてもみられている。

ラセン構造はシダ植物一ばんの色素體についてみられるが、高等植物では固定染色したときに原則としてラセン構造がみられ、ときにラセンは圓板狀體の連絡した形(ヒルムシロ屬の1種 *Potamogeton* sp.), また粒狀體がラセンの糸によつて結ばれた形(ハマユウ *Crinum asiaticum* var. *japonicum*)となつていることもあり、生體で緑ラセンの見えることもある。

圖2. $\times$ ca. 4500. a, 澱粉の多く貯えられたハゴロモシダの葉緑體. 緑ラセンは部分的にみとめにくくなる. g, 緑ラセン. s, 澱粉粒. b~d, 暗室中に1晝夜放置した材料の葉緑體. b, クサソテツ. c, シケシダ. d, イワガネソウ. e, 少しつぶれたオモトの葉緑體の緑ラセン(醋酸カーミン染色). f, ヨード沃化カリ液染色.(原圖)

圖3. $\times ca. 1660$. a~d, コンテリクラマゴケの葉の表皮細胞で核と葉緑體との位置を示す. e, 醋酸カーミン液で處理したコンテリクラマゴケの葉の細胞の葉緑體のまわりに見える黒線. (原圖)

また、デンドロビウム (*Dendrobium*) のように同化産物が大部分で、緑ラセンはきわめて少く、したがって粒状に見えるものもある。

以下、植物界全般にわたつて、緑ラセンをみたものについて記す。1. **アオミドロ** (*Spirogyra* sp.): 緑色の葉緑體の帯は、ほとんど一様にみえるが、Carnoy's (3:1) 固定後、醋酸カーミン液によると、帯の中に細い多数の糸をみとめることができる。青色のフィルターあるいは Zeiss の Trichromfilter によると、生のままでみとめられる。

2. **ホシミドロ** (*Zygnema* sp.): 生體では、細胞内に粒状體が多く、ラセンはみにくい、青色のフィルターあるいは Trichromfilter を用いると、ややみえ、Carnoy 液固定後、醋酸カーミン

液を用いると緑ラセンがみえる。3. **Tetraspora** sp.: Trichromfilter を用いると、壺状葉緑體には、きわめて不明瞭に、緑ラセンがみえ、醋酸カーミン液によると、きわめて細い緑ラセンがみえる。4. **フラスモ** (*Nitella* sp.): 醋酸カーミン液で緑ラセンが見える。5. **シャジクモ** (*Chara* sp.): ほとんど一様にみえるが、澱粉粒の間に、きわめて細い緑ラセンがみえる。6. **Riccia** sp.: 澱粉粒の間に、まばらに緑ラセンがみえる。7. **Mnium** sp.: 生體では粒状にみえるが、醋酸カーミン液あるいはヨード沃化カリ液によると、緑ラセンがみえる。8. **Volvox** sp.: 粒状にみえるが、ところどころ緑ラセン構造を示している。9. **クロモ** (*Hydrilla verticillata*): 醋酸カーミン液によつて、緑ラセンがみえる。10. **イバラモ** (*Najas major*): クロモの場合におなじ。11. **ヒルムシロ属の1種** (*Potamogeton* sp.): 緑ラセンは伸びて、糸状になつてまばらに散在し、糸は一樣でなく、短い棒状部を糸で縦につらねた形になつている。12. **オリズラン** (*Chlorophytum comosum*): 生體および Carnoy 液固定後、緑ラセンをみとめうる。13. **アマリス** (*Amaryllis Belladonna*): 同前。14. **シクラメン** (*Cyclamen europaeum*): 同前。15. **サクラソウ** (*Primula* sp.): 同前。16. **カニサボテン** (*Epiphyllum truncatum*): 同前。17. **ツクバネアサガオ** (*Petunia violacea*): 同前。18. **ハマユウ** (*Crinum asiaticum* var. *japonicum*): 粒状にみえるが、これらの粒は、細い糸で連絡され、不規則なラセンである。19. **Euphorbia** sp.: ハマユウにおける状態が、極端になつて、大小の粒状體が細い糸で連絡されている。20. **Dendrobium** sp.: 光合成の産物と思われる粒状體がきわめて多く、それらの間がわずかに緑色にみえ、この部分に緑ラセンがあるらしい、Carnoy 液 (3:1) 固定後、醋酸カーミン液處理によつて、1日後に緑ラセンをみることができる。21. **アマリスの1種** *Amaryllis* sp.: *Dendrobium* と同様な状態がみとめられる。22. **スイセン** (*Narcissus Tazetta* var. *Suisen*): 太いラセンがのびて糸状になつており、生體ではやや粒状にみえる。23. **スキゴケ** (*Polytrichum* sp.): 生體では、ほとんど一様にみえるが、Carnoy 液固定後、醋酸カーミン液によると、わずかに緑ラセンをみとめうる。24. **キズタ** (*Hedera Tobieri*), **スイレン** (*Nymphaea japono-koreana*), **シキザキベコニア** (*Begonia semperflorens*), **オモト** (*Rhodea japonica*): 以上の4種では、醋酸カーミン液によつて緑ラセンをみうる。25. **Petunia** sp.: ひじょうにうすいが生體で緑ラセンをみうる。26. **ヒ**

メジオオン (*Stenactis annua*): 生體ではややみにくい、醋酸カーミン液では、緑ラセンがみえる。27. ヨウシュヤマゴボウ (*Phytolacca americana*): 緑ラセンは生體では見にくい、固定すればよくみえる。28. イチョウ (*Ginkgo biloba*): 緑ラセンはきわめてみにくい。29. ムラサキツユクサ (*Tradescantia virginiana*): 生體では粒状にみえるが、緑色、赤色フィルターによつて、または、Carnoy液固定後、醋酸カーミン液によつて、引のばされ、やや太い糸とみえる。

ソラマメの白化した莖の白色體においては、その内部に葉緑體の場合に似た無色のラセン構造がみえる、すなわち、白色體もその基礎構造においては、葉緑體とかわりがない。ミカン (*Citrus Unshu*) の果實の有色體についても、有色の部分、ラセンづくりである。

ラセン構造を人為的處理によつて、どのように變化させることができるかということをしらべてみる、つぎのような結果がえられた。

55~60°C の湯: 5分間處理することによつて、緑ラセンは明かとなるが、葉緑體は一様にひろがることがあり、25分間處理すると、緑ラセンはとけ、葉緑體膜もこわれる。熱湯では、葉緑體は凝固するが、緑ラセンはみえなくなる。NaOH あるいは KOH (0.1%): 30~45分で緑ラセンは太くなる。75% アルコール: 原形質分離のようなようすを呈し、緑ラセンは不明瞭になる。1M HCl (60°C): 2~5分處理で水洗すると、膜はとけて緑ラセンはのび出して、ラセンがみえる。Benda 液固定後、1M HCl (60°C): 5分間 HCl をはたらかすと、緑ラセンは消えるが、きわめてうすくなり、5分間後には緑ラセンも葉緑體膜も消える。Benda 液、La Cour 液、Navaschin 液、クロム醋酸液で固定後、HNO₃ (1.5%): 30分で膜はうすくなり、ラセンに外にのび出る。La Cour 液、クロム酸液固定後、KOH (0.1%): 5~10分でラセンはみよくなる。固定せず KOH (0.1%) 40分處理で、ラセンはよくみえる。

ときに葉緑體中に結晶様の小體がみえることがあり、生のままで觀察できる。この小體は Millon の試薬、ビュレット反應で陽性で、蛋白質と考えることができる。1葉緑體中に1個で、1細胞中に1個である。多くの葉緑體をもつ細胞では、蛋白質は、その一つにのみふくまれるようであり、二つの葉緑體をもつ細胞では、その中の一つのみにふくまれている。その形は、葉緑體の存在する細胞の状態によつてちがつているが、球形あるいは桿状である。若い葉の基部の細胞中に二つの葉緑體のあるときには、蛋白質のある方の葉緑體が大きく、ラセンも明かである。分裂する色素體では、蛋白質は、分裂のくびれ部分にあつて、分裂後は二分しないで、そのまま一方の緑葉體中に入る。蛋白質が緑ラセンと連絡し、また縦裂していることがあり、その周囲に緑ラセンや、カロチノイドのならんでいることもある。HCl で處理して、葉緑體のこわされたときにも、蛋白質はのこつているし、温湯や熱湯で處理した場合にも同様である。Nigrosin によく染まり、Benda 液固定後、1M HCl で60°C に2分間たもつてから水洗すると蛋白質はよくみえる。

スギナ (*Equisetum arvense*)、イヌワラビ (*Athyrium nipponicum*)、ホウライシダ (*Adiantum capillus-veneris*)、コガネシノブ (*Trichomanes orientale*)、ケゼニゴケ (*Dumortiera hirsuta*)、ジャゴケ (*Conocephalus conicus*)、*Jungermannia* sp.、アオミドロの1種 (*Spirogyra*)、ムラサキツユクサ (*Tradescantia virginiana*)、オオマツヨイグサ (*Oenothera Lamarckiana*)、ネギ (*Allium fistulosum*)、シャガ (*Iris japonica*)、ヒメジオオン (*Erigeron annuus*) など、いずれも葉緑體に生體で緑ラセンをみとめうるが、アミジグサ (*Dictyota dichotoma*)、ナタネナ (*Brassica chinensis*) の花びらの雑色體にもラセンづくりがあり、この中に色素をふくんでいる。これら植物は、その一部を12時間くらい暗所におくと、ラセン構造は明かになる。

アオミドロ (*Spirogyra*) では、葉緑體の帯は細胞の一部に始まり、ラセン状にまいて、他端に終るものがふつうであるが、このラセン状の葉緑體はリボン状で、へりは凸凹があり、中央部分の内側には、太いすじがみえる。このすじは1~3本くらいで、ところどころ切れ、とくに、核に近い分節で切れている (圖

4)。アオミドロの糸を12時間くらい暗所におくと、上記のすじは幾本にも分かれ、たがいにまきついて、引のばされ、相關ラセンのような糸状構造にみえる。また、リボン状の部分にも細かい多数の緑ラセンがみえ、とくに0.1% KOHに2時間くらい入れたものでは、すじはいくつにもわれ、リボン状の部分の緑ラセンは明瞭である。

ホウライシダやムラサキツユクサの葉の一部をプレパラートとしたとき、葉緑體が細胞外に出て膨潤し、基質もこわれかかつて、緑ラセンだけが緑色のかご状にのこつている場合が、しばしばみられる。コンテリクマゴケ、オモト (*Rhodea japonica*)、ネギ、ムラサキツユクサなどでは、生の状態で緑ラセンをよくみることができるが、ラセンが膨潤したり、あるいはちみつにふくまれている場合のほか、緑ラセンの間に明かに透明なすきまがみられることがあるので、緑ラセンの部分が緑色で、葉緑素をふくんでいる部分であることが知れる。

ムラサキツユクサ、オオマツヨイグサ、*Jungermannia*、ネギ、イヌワラビ、シャジクモ (*Chara* sp.) などは、ときに緑ラセンがみにくい、1日中暗室中にいれておくと、緑ラセンは明かになる。

ことにふつうの状態では緑ラセンのほとんどみえないもの、たとえば *Jungermannia* やケゼニゴケなどでは、これを1日以上暗所に入れておくと、緑ラセンはひじょうに明かとなり、光と緑ラセンとの関連が考えられる。

後に述べるように緑ラセンは、それ自身、膨潤すると、たがいに密着して一様にみえるものと思われ、緑ラセンが多少、失潤すると、みやすくなるもののようである。^{*} ケゼニゴケの一部を水でプレパラートし、0.1% KOHをプレパラートの側方に加えると、緑ラセンは見えるようになり、イヌワラビでは緑ラセンは生體ではやや不明瞭であるが、水で封じたプレパラートに0.1% KOHの少量を加えると、緑ラセンは見えるようになる。しかし、しばらくすると不明瞭になる。コンテリクマゴケでは0.1% KOHをはたらかせると、12時間くらいの後に、まえからみえていた緑ラセンはひじょうに明かとなる。*Jungermannia* sp. では生體では緑ラセンはみえにくい、0.1% KOHを4時間はたらかせると、緑ラセンは細くなつて、よくみえ18時間の後には、ふたたび少し太くなる。

アオミドロやエドゴニウムなども暗所におくか、あるいは0.1% KOHをはたらかせて、緑ラセンがみえるようにすることができる。KOHは葉緑體の基質をこわして、緑ラセンのみのこす傾向をもつものと考えられる。

50°C くらいにあたためると、緑ラセンがみえてくる場合があり、1N 鹽酸、5% 醋酸、0.1% ピクリン酸、0.01% クロム酸、0.1% 硝酸などで30分くらい處理すると、緑ラセンは見やすくなり、固定液によつても明かになる。

これらの場合は、いずれも葉緑體をころして緑ラセンをみることであり、葉緑體の非可逆的凝固をおこしたものであるが、明かに生きていて考えられる場合に、緑ラセンの見える場合がある、コンテリクマゴケやオモトの葉の細胞で緑ラセンのみえうるものが、原形質分離法で生きていることが證明されるし、葉緑體が分裂する場合もみられ、シャジクモの原形質流動をしているものに、明かに緑ラセンをみうることもある。またシャジクモでは明かに生きている細胞で、一様あるいは緑ラセンの不明瞭な葉緑體にまじつて緑ラセンの明かにみえるものがあり、これらは観察中に一様な、あるいは緑ラセンの不明瞭な状態にもどつてしまうさまもみられている。

* 緑ラセン自身の膨潤によつて、たがいに密着して緑ラセンがみえにくくなる ことがあり、緑ラセン自身が膨潤しなくても、葉緑體が膨潤したために、緑ラセンがみえやすくなる場合もあり、極端な例は、前述のようにかご状の緑ラセンをつくるものもある。新家溟雄博士の私信(1948)によれば、ツノゴケでは、多少膨潤した状態で糸状體(著者のいう緑ラセン)が明かにみえる場合があるという。これらの點に關しては御教示を給われる同博士に深謝する。

アルコール、ホルマリン、昇汞、ピクリン酸などは一ぱんに細胞あるいは核をふくらませる試薬であるが、緑ラセンのみえない場合にも、これらの試薬でみえるようにすることもできるし、 NH_4Cl (2/5M) などの染色体基質をふくらませるものは、緑ラセンのみえるものをみえにくくしてしまうことからみて、天然にも緑ラセン自身の膨潤と失潤とによって、緑ラセンが不可視となつたり、可視となつたりすると考えられた。

コンテリク라마ゴケの場合は、葉の一部を Benda 液、La Cour 液、Novashin 液で固定した後、0.1% KOH に 12 時間入れ、水洗して 1% 酸性フクシンで 2 時間染色、アルコールで脱れ、キシロールからバルサムに封じて緑ラセンの永久プレパラートができるが、この方法は、植物の種類によつて、固定染色の時間を適宜かえて利用できる。染色に 1% ニグロシン、鐵明礬ヘマトキシリン、1% ライト緑、1% ゲンチアナ紫、1% ヤマズ緑、1% エオシン、1% コンゴ赤などを用いたが、酸性フクシンが最も結果がよかつた。

前述のようにある植物は、暗所においては、緑ラセンが明かにみえるようになるとのべたが、スギナ、イヌワラビ、ジャゴケ、タマネギ、マツヨイグサなどでは明るい場所では grana がみえるが、暗所では緑ラセンとなる。ツノゴケでは色素體は一樣にみえるが、實はきわめて小さな grana であり、暗所におくと (3 日間くらい) 一部葉緑體は緑ラセンをあらわす。しかし、胞子嚢のかべの細胞では、明るいところでも緑ラセン状にみえ、色素體の中央にいわゆるピレノイド (pyrenoid) がある。暗所では、この状態はさらに明かになる (圖 5)。

ツノゴケの葉状體の色素體で、一樣構造とみえるものも、醋酸カーミン液によると、しだいにひきのばされたラセン構造 (せんい状構造) を示す。また、葉緑體をおしつぶすと緑ラセンが見えてくる。このことから凝固によつて、緑ラセンができるということが考えられるが、生體でも可逆的に grana 状とラセン構造との間に、變換があり、胞子嚢のかべの細胞中でつねに、せんい状にみえ、また胞子あるいは胞子母細胞中にある色素は、grana 状であり、これらが連絡してせんい状に變ろうとするようすも見えることから $\text{grana} \rightleftharpoons \text{緑ラセン}$ という可逆的の變化が考えられ、ある条件のもとでは色素體は可逆的の凝固の状態になりうると考えられる。

ミズエラの葉では、生體で緑ラセンがみえるが、ときに grana のみえることがあり、しかも、暗所では緑ラセン構造となる。マツモでは緑ラセンと grana の状態がともにみられ、また、grana から緑ラセンにうつる途中と考えられる grana の連絡した型もみられた。サンショウモでもかなり太い緑ラセンが生體でみえる。これらの結果を考え合せると色素體はかりに、つぎの三つの型に分けられる。

1. つねに緑ラセンを示すもの (イワヒバ、オモト、サンショウモ、その他シダ植物)。これらの状態は、人爲的に一樣構造にかえることができる。2. 自然の状態で、一樣構造と緑ラセン構造との間に轉換するもの (シャジクモ、フラスモ、ツノゴケその他)。これらの變換は、人爲的にも行わせることができる。3. Grana が細い糸でつづけられているもの (ヒルムシロ、ハマユウなど)、完全に Grana の状態になつている場合もある。また、Grana から緑ラセンにうつり變る途中の状態にも、このようすのみられることがある (たとえばマツモ)。4. Grana 状と緑ラセン状との間に變換しうるもの (スギナ、イヌワラビ、ジャゴケ、タマネギ、マツヨイグサなど)。

圖 4. アオミドロの葉緑體. (原圖)

圖 5. ツノゴケの胞子嚢のかべの細胞. (原圖)

これらの事實から grana は、まえに述べた緑ラセンの光學的斷面、緑ラセン自身のふくらみ、ちみつにまいた部分、同化産物である場合の他に、實際に grana を示して、緑ラセンとの間に變換する場合もあると考えられる。緑ラセンは凝固像としてあらわれることもあるが、凝固しても緑ラセンのあらわれない場合もある。しかし、概して固定液によつて固定すると緑ラセンがみえてくるから、凝固像と考えることができる。また、天然に grana との間に可逆的に緑ラセンのみえることもあるから、一ぱんにいえば、色素體の基礎的構造は緑ラセンで、grana との間に可逆的には變換しうものと思われる。したがつて、人爲的にも grana と緑ラセンとの間に變換をおこさせうものである。試薬によつて、生きている細胞の緑ラセンの基礎物質をふくらませ、あるいは凝固せしめて、grana 状態または一樣構造と緑ラセン状態との間に人爲的轉換を行わせうるのであるが、この場合には色素體はおそらくは死ぬが、これに似た變換が、天然にも色素體におこっているのではなからうか。比較のために生きている核のラセン糸と核自體のふくらみをみた。+ はふくらむことを示し、○ は緑ラセンまたはラセン糸のみえるようになるという意味である。ツノゴケではつぎのようになる。

	核		色素體	
	ラセン糸	核そのもの	緑ラセン	基質
うすいアンモニア水	○	+	+	+
1 N NaOH			+	+
1 M KCl	+	+	○	+
0.4 M NH ₄ Cl	○	+	○	+

アンモニア水では、核はふくらみ、ラセン糸はよくみえてくる。色素體では緑ラセンも基質もふくらんで、緑ラセンのみえていたものでは、一樣構造になつてくる。1 N NaOH でも色素體については上と同じであり、1 M KCl では、核もラセン糸もともにふくらみ、色素體では基質のみふくらみ、緑ラセンがみえはじめる。0.4 M NH₄Cl では核はややふくらみ、ラセン糸はみえてくるし、色素體の場合も基質はふくらんで緑ラセンはみえてくる。ミズナラの葉の細胞については、つぎのようになる。

	核		色素體	
	ラセン糸	核そのもの	緑ラセン	基質
うすいアンモニア水	+	+	+	+
	○	+	○	+
1 M KCl	+	+	○	+
1 N NaOH	+	+	+	+

フラスモは、0.018 M KOH あるいは 0.4 M NH₄Cl 中で1時間後にも原形質流動をつづけた。0.4 M NH₄Cl 中ではすべて緑ラセンを示す。0.018 M KOH では grana と緑ラセンとの中間型がみえる。アンモニア水では、色素體の基質はふくらんで一樣にみえたものも、緑ラセンがみえてくる。1 M KCl では、色素體の基質はふくらんで、grana を示すもの、緑ラセンを示すものがある。

このように、緑ラセンまたは、grana が基質とともにふくらむと、緑ラセンまたは grana はみえにくくなり一樣構造を示し（一樣構造のものの中にも、grana がきわめて小さいために一樣とみえるものもある）、基質がふくらむと緑ラセンはみえるようになる。

イワヒバのように緑ラセンのつねにみえるものも、NH₄Cl などによつて、基質と緑ラセンをともにふくらませると、緑ラセンがみえなくなつてしまうことから、色素體の膨潤、失潤によつて、緑ラセンはみえたり、みえなくなつたりするものであり、また、一時的の凝固によつて、grana 状態は、緑ラセン状態にうつりうものと思われ、さらに、このような變換は、種によつて、かなり變異をもつものと思われる。

(202 頁へ続く)

4. *T. Tsunodae* (Broth.) Sak. ヒメナガハキヤラボクゴケ——廣島(土井)攝津六甲山(宇野確雄)肥後久木野(兼田)越後日出谷(池上)
5. *T. assimile* (Broth) Sak. セイナンキヤラボクゴケ——紀伊(南方)伊勢内宮(孫福)三河東坂峠(高木)越後笠堀(八木)肥後神瀬(兼田)
6. *T. subassimile* (Broth.) Sak. ヒナキヤラボクゴケ——屋久島(土井)肥後津奈木(兼田)伊豆白山(長田正)
7. *T. molle* Sak. サツマキヤラボクゴケ——薩摩紫尾山(新敏夫)
8. *T. nitidulum* Sak. コンテリキヤラボクゴケ——伊勢國東山(槌賀)伊豫石鎚山(越智)薩州紫尾山(新敏夫)越後彌彦山(池上)
9. *T. Giraldi* (C. M.) Fl. コキヤラボクゴケ——本州, 四國, 九州各地
10. *T. planifrons* (Broth. et Par.) Fl. ミギハキヤラボクゴケ——房州鋸山(櫻井)野州日光霧降瀧(櫻井)
11. *T. Iwasakii* Sak. コガネキヤラボクゴケ——越後村上(岩崎二三)
12. *T. Yasudae* Broth. ヒメキヤラボクゴケ——相州高麗山(長田正)伊勢内宮(孫福)攝津箕面(宇井)

臺 灣 産

13. *T. taiwanense* Sak. タイワンキヤラボクゴケ

(220 頁より續く)

色素體の周圍に原形質膜のあるらしいということもすでに(1940)報告したが、形態學的には顯微鏡下にみがたい。しかし、ときに色素體の内部が外部の膜部分をのこして、收縮することがあり、外周が内部とちがう構造をもっていることは形態學的にわかる。たとえば 50% アルコール, 75% アルコール, 10% 蔗糖水溶液などで處理した場合に、葉緑體の内部から水分がとりのぞかれて、内部が收縮したか、あるいは水分が過度に入りこんで内部を壓縮したか、ともかくも外部に膜狀部分がのこることがある。楠(1944)がフラスモの種類(*Nitella*)やクロモ(*Hydrilla verticillata*)の 0.1% クノッ溶液または蒸留水培養でみた葉緑體の“Zentralchloroplast”の外周に無色部分のあるのも、上述のような葉緑體膜を示している場合と考えることもできる。これらの事實は、葉緑體の外周に形態學的にはみにくい、内部と構造のちがう膜部分のあることを示すものである。コンテリクヤマゴケの假根は赤色色素をふくんでいるが、これはカロチノイドであり*、この色素の球が、引のばされあるいは押しぢめられたラセンの糸の上につながっている。その構造は、この植物の色素體の構造と全く一致する。この有色體は生體のままに観察すると、いろいろな形像がみられ、それらは主として分裂に關係のある諸時期であり、また固定によつて現われたいろいろな形像は生體でも観察される。ただし、この場合は、固定液の影響を考える必要がある。従来、植物の生活圏中のある時期(たとえば精子形成のとき)は、とくに現われてくると考えられた色素體の型も、ほとんどすべてみられ、これらの型が生活圏中のある時期に、特徴であるという考えは否定されなければならないようである。

* この赤色色素カロチノイドについては林孝三博士の御教示をえたので、ここに深謝する。Savelli (1938) も同じように考えている。