

琉球大学学術リポジトリ

イネの根における細胞間隙の観察

メタデータ	言語: 出版者: 沖縄農業研究会 公開日: 2009-01-29 キーワード (Ja): イネ, 細胞間隙, 離生間隙, 根 キーワード (En): 作成者: 島袋, 敬一, Shimabuku, Kei-ichi メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/0002015130

イネの根における細胞間隙の観察*

島 袋 敬 一

(琉球大学文理学部)

Observation on the Intercellular Space of Rice Roots.

Kei-ichi SHIMABUKU

(Department of Biology, University of the Ryukyus)

わが国の主要作物であるイネについての研究はいろいろな観点からおこなわれ、稲作改良の基礎資料として蓄積されつつある。根の構造についても内外研究者によってその詳細がしだいに明らかにされつつある。根の皮層にある特異な形の細胞間隙については、Juliano & Aladama (1937), および Boeke (1940) の報文以来わが国においても多数の研究の論議の対象となってきた。イネの根の皮層における細胞間隙には先端に近い部分に生ずるひし形の小さい間隙と、成熟した部分に生ずる大きな間隙との2種類がみられる。ひし形の細胞間隙の形成過程の解剖学的観察、およびその terminology については異論がないが、大きな間隙についてのそれはいまだに問題点を残している。著者はさきにイネの根の頂端分裂組織について解剖学的観察をおこない (Shimabuku, 1960), その後、当時えられた資料をもとに細胞間隙についても観察を続けた結果、一応の見解をえたのでここに報告する。

材 料 と 方 法

材料は主として農林29号をもちい、室内でペトリ皿中の湿った濾紙上に発芽せしめたもの、苗代に生育中のもの、および田圃に栽培したものなどから、それぞれ種子根 (seminal root), 生育段階初期の不定根** (adventitious root), ならびに後期の不定根を採取し、イネの生育各段階のものがえられるようにつとめた。採取した材料はただちに FAA (ホルマリン5、氷醋酸5、50%アルコール90) で固定し、n-ブチルアルコールによりパラフィン誘導をおこない、厚さ約10 μ の切片を作製した。染色はハイデンハインの鉄明ばんヘマトキ

シリンとサフラン、あるいはフアストグリーンとの二重染色をおこなった。

観 察

この観察において、便宜的に根をつぎの六つの部分にわけ (Shimabuku, 1960) 1) 根冠 (root cap), 根の先端を保護する組織 2) 頂端始原細胞群 (apical initial region), 通常3層の細胞群からなる; 3) 前分裂組織 (promeristem), 頂端始原細胞群を含み、細胞分裂がさかんでない部分; 4) 分裂組織 (meristem), 根端 root apex, ここでは始原細胞群の部分の意味し、根冠の先端をさすものではないより 約100 μ 上部から約500 μ までの細胞分裂のさかんな部分、この数値はもちろんつねに一定したものではなく、その植物体の生育段階、生育の良否、および根の老幼などによってこの組織の範囲は増減する; 5) 伸長帯 (zone of elongation), 各組織の細胞が縦方向に伸長をおこない、同時に細胞質が急速に減少していく部分; 6) 成熟帯 (zone of maturation), 各組織の構成要素が生長の極に達し、木部要素は厚膜化を完成する。

以上の各部分のわけ方は記載上の便宜的なものであって、これを線を描いて明確に区別することは困難であり、ある部分が他の部分と多少かさなり合うと考えるべきであろう。

一方、頂端始原細胞群と組織との由来関係を縦断面で模式化すれば Fig. 1 のようになる。

* この研究に要した費用の一部は本土政府農林省の助成金による。結果の一部は農林省の「稲作における土壌と水に関する研究協議会」において発表した。

** 冠根 (crown root) をさす。

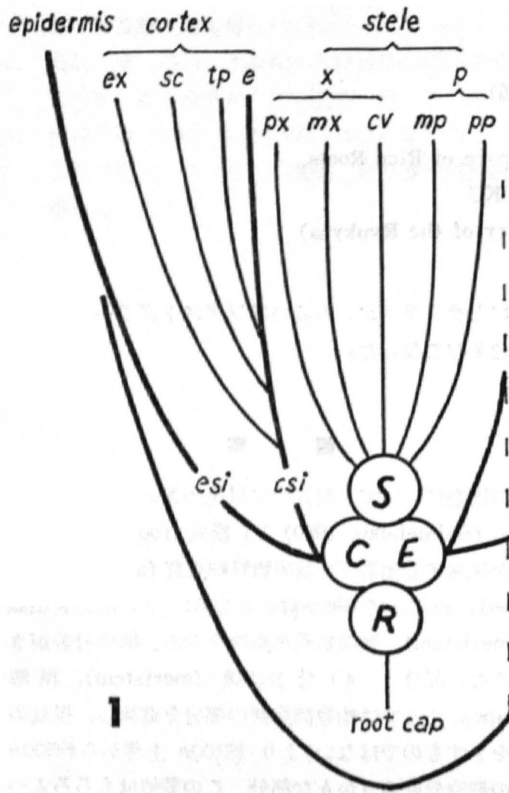
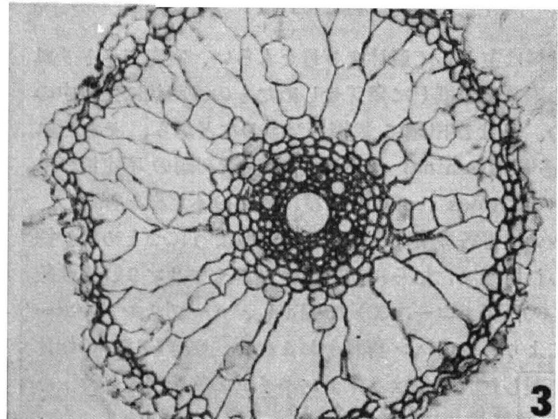
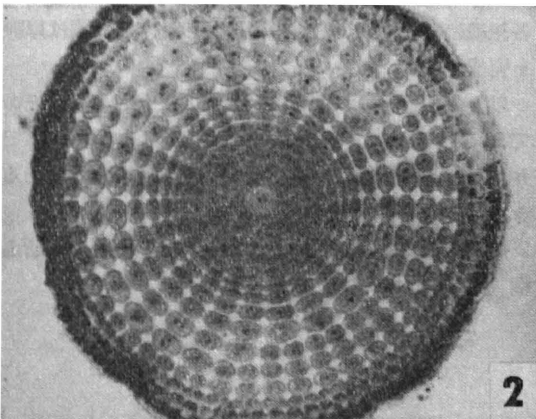


Fig. 1. Diagram of median longitudinal section of apical initials and their derivatives in rice roots, showing the origin of tissues. S stelar initials,

CE cortex-epidermal initials, R root cap initials, esi epidermal subinitials, csi cortical subinitials, ex exodermis, sc sclerenchyma, tp thin-walled parenchyma, e endodermis, x xylem, px protoxylem, mx metaxylem, cv central vessel (late metaxylem), p phloem, mp metaphloem, pp protophloem.

通常のばあい、頂端始原細胞群は a) 中心柱始原細胞群 (stelar initials), b) 皮層-表皮始原細胞群 (cortex-epidermal initials), c) 根冠始原細胞群 (root cap initials) の3群よりなる。前報 (Shimabuku, 1960) で示したように皮層-表皮始原細胞群は皮層 (cortex) と表皮 (epidermis) との共通の始原細胞群であり、これはただちに皮層母細胞 (cortical subinitials) と表皮母細胞 (epidermal subinitials) とにわかれる。皮層母細胞から外皮 (exodermis), 厚膜組織 (sclerenchyma) および薄膜柔組織 (thin-walled parenchyma) などの皮層の構成要素が形成され、皮層母細胞自身は Williams (1947) のいう分裂能力をうしなったのち、内皮 (endodermis) となる。

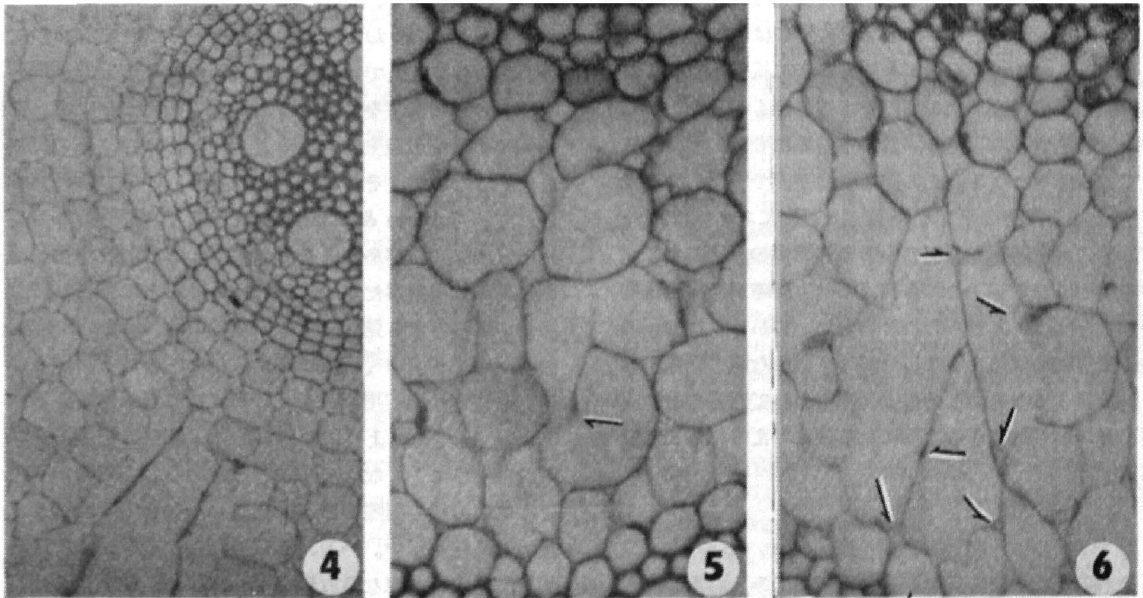
以上の皮膚の構成要素のうち、ここで問題とする細胞間隙が生ずるのは薄膜柔組織の部分である。イネの根の細胞間隙は、1) 根端に近い部分の薄膜柔組織の細胞の角隅に出現し、横断面でひし形のもの (Fig. 2), 2) 成熟帯において典型的な様相を呈し、横断面での形状が車輪状となるもの (Fig. 3), との二つの様式にわけることができる。



Figs. 2, 3. Transections. 2, later-formed adventitious root, showing the level 110μ from the tip, note the arrangement of the cortical cells, and the shape and size of the diamond-shaped intercellular spaces (schizogenous intercellular spaces), $\times 200$. 3, cross sectional view in the zone of maturation of a seminal root, showing the wheel-shaped intercellular space (lysigenous intercellular space), $\times 200$.

ひし形の細胞間隙 (diamond-shaped intercellular space):— 始原細胞群にごく近いところの横断面をみると、ほとんどすべての細胞が長方形で皮層の薄膜柔組織の細胞間に間隙はみられない。根端から遠ざかるにしたがい細胞はだ円形となり、これまで接着していた細胞相互の角の部分に離れ、ひし形の離生細胞間隙 (schizogenous intercellular space)がみられるようになる。この間隙がひし形となるのは薄膜柔組織の細胞が放射方向へ(横断面で)ほぼ整然と配列し、おおくのばあい細胞相互の角隅に4個の細胞が相接していることによる (Fig. 2)。間隙の最初の出現は薄膜柔組織のなかでも外部に近い部分においてであり、いまだに根冠におおわれ、皮層母細胞が分裂を続けているところであって根端に相当に近く、どの状態の根でもほぼ一定で20~50 μ であった。根端から遠ざかるにしたがい、この間隙は求心的にその数と大きさを増し、のちには内皮の部分にもその存在がみとめられるようになる。伸長帯の末端に近づくにつれて、細胞質がしだいに減少し、細胞自体の張力も減退したとみられる部分では、ひし形の細胞間隙の形が不規則となり、かえってその大きさも小さくなるばあいもみられた。

車輪状の細胞間隙 (Wheel-shaped intercellular space):— 成熟の最初の段階で厚膜組織が肥厚しはじめるころ、薄膜柔組織の細胞の形状が不規則になるにつれて細胞は崩壊しはじめ、皮層の大部分は車輪状の間隙によってしめられるようになる。この間隙が完成されたのを見ると、中心柱と厚膜組織間に放射状に糸をはったようになっている (Fig. 3)。その形成過程は一様ではなくいろいろなばあいが観察された。その主要なものには、1) 薄膜柔組織の細胞が張力をうしなって収縮をはじめ、1列の放射状に配列したひし形の細胞間隙が相互に連絡し、個々の間隙が一つの大きな間隙となる (Fig 4), 2) 放射状に配列した柔細胞の放射壁が崩壊してできた間隙と、ひし形の間隙との合成による (Fig 5), 3) 柔細胞の放射壁の崩壊によってひし形の間隙とは別個に生じ、ひし形の間隙は柔細胞の放射壁が崩壊してできた糸状の残骸のなかに包みこまれてしまう (Fig. 6), などがある。ある一つの横断面においてこれら三つのうち一つの様式のみがみられるというよりも、混在していることがおおいように観察された。



Figs. 4, 5, 6. Transectional view of different patterns of lysigenous intercellular spaces in the zone of maturation. 4, later-formed adventitious root, $\times 250$. 5, seminal root, an arrow indicates the disintegration of radial wall, $\times 400$. 6, seminal root, arrows show early-formed schizogenous spaces, $\times 400$. Parts of stele are observable in the upper parts of figs. 5 and 6, also sclerenchyma in the lower parts, respectively.

以上の過程によって生じたこの破生間隙 (lysigenous intercellular space) は成熟帯全域にわたって存在するものではない。側根 (lateral root) の発生する部分では、側根の周辺の柔細胞の膜壁は他の部分の柔細胞のそれよりいくらか厚いように見え、他の部分に破生間隙が生じてこの部分には細胞の崩壊はすくなく、側根の伸長にともなう圧縮がみられるが、破生間隙を生じることにはすくない。また根の基部の茎の節部 (node) に近い部分においても破生間隙の存在がすくない傾向がみられた。

地上部の間隙との連絡：— いろいろな過程によって形成された破生間隙と、茎の節部に存在する破生間隙との連絡についても観察をおこなった。不定根を生ずる節部は組織が強固で珣酸質を含み、切片作製には特殊な方法を必要とした。最初に弗化水素をもちいて珣酸質を除去し、その後塩酸によって組織の軟化処理をおこない、24時間水洗のち、徒手切片を作製した。その観察結果はつぎのとおりである。

茎の節部から生ずる不定根はその基部（ここでは茎の皮層内に存在する部分）に密接した小形の10内外の細胞層があって、茎と根の皮層の境界となっているようにみえる。不定根の伸長初期には茎の皮層には破生間隙は存在せず、またこの小形の細胞層も緊密に接着しているため、根の間隙と地上部の間隙との連絡はもちろんみられない。成熟するにしたがい茎の皮層内にも破生間隙が生じてくるようになる。この間隙は横断面で交互して存在し、大形の細胞よりなる薄膜柔組織間にみられる。一方、根の破生間隙も基部の小形の細胞層の直下にまで達するようになるが、これら双方の破生間隙が直接連絡し合うことはほとんどみられなかった。しかし、この小形の細胞層には成熟するにしたがって微細な離生間隙がみられるようになる。この離生間隙を介して双方の破生間隙のガスが相通じうるようになるのは考えられることである。

考 察

イネの根において皮層の薄膜柔組織にみられる細胞間隙の観察はふるくからおこなわれ、すでに1911年Haan*によって記載されている。根端に近い部分に生じ、薄膜柔組織の横断面でひし形の間隙の出現について Boeke (1940) は根端から 30~35 μ にはじまるとしており、著者の観察の20~50 μ の数値とほぼ一致している。ひし形

の間隙の形成過程が離生的であることについては異論がない。著者の観察において離生間隙の出現する高さが、根の種類、老幼などをとわずおよそ一定していることは注目すべきである。このことは特異な条件下に生育するイネの根の特異な生理状態を暗示しているように思われる。これに反し、分裂組織、伸長帯などの範囲は、根の生育状態、老幼などによっていちじるしく変化するようである。その詳細については後日報告の予定である。

ひし形の離生間隙は、はじめ皮層の外部に近い部分にあらわれ、のち求心的に形成されることが観察された。これは皮層の細胞のうち外層のものほど成熟の段階がすすんでおり、皮層の内層のものほど若いということを示すものであると考えられる。Williams (1947) はすべての維管束植物の根において若い内皮細胞は分裂能力をもち、その分裂によって生ずる細胞が皮層を形成することを観察した。著者もききにイネの根で若い内皮細胞（皮層母細胞）に分裂像をみ、また縦断面における内皮と他の皮層の細胞の配列の状態などから彼を支持した (Shimabuku, 1960)。離生間隙が求心的に形成されるのはさらに以上のことを証する事実と思われる。

車輪状の細胞間隙についてはいろいろな観点からの研究が数おおくあり、その形成の生理学的考察、形成過程の解剖学的観察、およびその名称などについて論議がなされてきた。ここでは著者が観察しえたその形成過程と名称について考察をくわえる。従来の研究において、この間隙の形成が破生的であると考え、あるいはその記載に破生、ないしはそれに近い用語をもちいている研究者として、Juliano & Aladama (1937)、藤井 (1953)、川田 (1956) らがあり、一方、間隙の形成が皮層柔組織の細胞の放射壁がたがいに離れていくことに着目して離生的であるとする見解にたつ研究者には、Boeke (1940)、渋谷 (1958 a, b)、森 (1959) らがあげられる。以上の研究の観察結果、用語例を Table 1 に表示する。Table 1 でみるように、観察結果の記載に相異がみられ、それにとまって用語もことなる。すでにのべたように車輪状の間隙の形成様式は単一なものではなく、複雑な様相を示す。一方、形成過程の1の様式における柔細胞の収縮は単なる収縮でなく、収縮の結果、この細胞本来の形はなくなり、膜壁の残骸だけとなることについては2、3の様式のばあいとかわらない。一般に離生

*Haan, J. Van B. De (1911): De Rijstplant 1.
原報未見

Table 1. Comparison of observations on the wheel-shaped space in rice roots.

Authors	Observed results of the space	Applied terms
Juliano & Aladama (1937) 藤井 (Fuji) (1953) 川田 (Kawata) (1956)	Disintegration. 崩壊 —	Air space or chamber. 崩壊間隙 lysigenic intercellular space. 破生通気組織
Boeke (1940) 渋谷 (Shibuya) (1958a,b) 森 (Mori) (1959)	Shriveling, not lysigenous. 収縮 contraction, not lysigenous. 崩壊にあらず、収縮	Air cavity. 皮層空隙 cortical lacunas. 離生間隙

間隙は細胞相互の角隅の部分がかはなれることによって形成され、その周辺はこわれてない細胞によって囲まれる (Esau, 1953, 1960; 小倉, 1940) のに反し、破生間隙はその腔所に膜壁の破片が残存する (Eames & MacDaniels, 1947; Esau, 1953, 1960; 小倉, 1940) ことから、細胞間隙を離生間隙 (schizogenous space) と破生間隙 (lysigenous space) の二つにわけたばあい (Esau, 1953, 1960; 小倉, 1940, 1962; Sifton, 1957), イネの車輪状の細胞間隙は破生間隙とするのが妥当と考えられる。

Esau (1960) は大きな細胞間隙の存在は根の皮層の特徴であり、この間隙には細胞の崩壊したのが含まれ、これをとくに通気組織 (aerenchyma) とよび、その例としてイネをあげている。

Pillai & Pillai (1962) は数種の単子葉植物について根の間隙を三つの様式にわけた。すなわち、1) 破生的に生じ、大きさを増していくもの、2) 離生的に生じ、のち破生的に大きくなるもの、3) 離生的に生じ、大きくなるもの、がみられるという。イネのばあいこのうち2の型に相当すると考えられる。

イネにおいて根の細胞間隙と地上部の間隙とに連絡があることは、すでに藤井 (1953) も種子根でみとめている。著者の観察から不定根にもその可能性があると思われる。

この研究にあたって終始御懇篤なる御指導を賜った東京大学理学部植物学教室互理俊次博士、御世話になった北村玲子氏に心から御礼を申し上げる。また材料で御配慮を戴いた農業技術研究所相見靈三博士に感謝する。

文 献

- 1) Boeke, J. E., (1940). On the origin of the intercellular channels and cavities in the rice-root. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 50:197-208.
- 2) Eames, A. J., & L. H. MacDaniels, (1947). *Introduction to plant anatomy*. 2nd ed. New York.
- 3) Esau, K., (1953). *Plant anatomy*. New York.
- 4) _____, (1960). *Anatomy of seed plants*. New York.
- 5) Fuji, Y., (1953). Studies on the development of the intercellular spaces in the roots and leaves of the seedlings of the rice plants. (in Japanese, English summary). *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.* 22:45-46.
- 6) Juliano, J. B., & M. J. Aladama, (1937). *Morphology of Oryza sativa Linnaeus*. *Philippine Agriculturist* 26:1-134.
- 7) Kawata, S., (1956). Studies on root formation in certain cultivated plants. 3. Relation between primary root formation and canal development. (in Japanese, English summary). *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.* 24:232-236.
- 8) Mori, T., (1959). Histological studies on the tissue differentiation and development of rice roots. (in Japanese, English summary). *Bull. Inst. Agr. Res., Tohoku Univ.* 11:159-203.
- 9) 小倉 謙, (1940). *植物形態学*, 東京。
- 10) _____, (1962). *植物解剖および形態学* (改版) 東京。
- 11) Pillai, A., & S. K. Pillai, (1962). Air-spaces in the roots of some monocotyledons. *Proc. Indian Acad. Sci.* 55:296-301.
- 12) Shibuya, T., (1958a). Studies on the absence of morphological "lysis" in so-called

- lysigenous tissue in the cortex of rice roots. 1. (in Japanese). Bull. Yamagata Univ., Agr. Sci. 2:
- 13) _____, (1958b). Histogenesis of cortical lacunas in rice roots. (in Japanese, English summary). Proc. Crop Sci. Soc. Jap. 27:17-20.
- 14) Shimabuku, K., (1960). Observation on the apical meristem of rice roots. Bot. Mag. Tokyo 73:22-28.
- 15) Sifton, H. B., (1957). Air-space tissue in plants. 2. Bot. Rev. 23:303-312.
- 16) Williams, B. C., (1947). The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the roots of vascular plants. Amer. Jour. Bot. 34:455-462.

Conclusive summary

In this study, the author observed the intercellular spaces in the cortex of the rice root, and discussed with special reference to different patterns of formation of the spaces.

Two types of intercellular spaces are recognized in the root of *Oryza sativa* L., namely, the diamond-shaped space appeared near the root tip, and the wheel-shaped space emerged in the zone of maturation.

The diamond-shaped spaces are formed schizogenously, become visible in the outer layer of the thin-walled parenchyma at the level proximately 50μ or less from the tip where the root cap still persists. The formation of the spaces proceeds centripetally in the cross section; in other words, the cells of outer portion in the cortex are older than inner ones. Williams (1947) has indicated that in the tip of primary root in various vascular plants the cell layer, which becomes the endodermis finally, acts like a cambium giving rise to all tissues of the cortex. The cambial nature of endodermal cells was confirmed also in the previous paper on the rice root of the author (Shimabuku,

1960). Present observation should be noticed in this connection. From the fact that in the present study the centripetal formation of schizogenous spaces is found among the thin-walled parenchymatous cells, it may be conceivable that the cambial nature of endodermal cells, moreover, is brought to light.

The level at which the diamond-shaped intercellular spaces appear agrees with Boeke's observation (1940). It is an interest fact in the present observation that the level is almost constant in any case, while the range of the zone of the active cell division and of elongation fluctuate considerably according to kind and growing stage of the root and other conditions.

The principal forming patterns of the wheel-shaped space appeared in the zone of maturation are as follows: 1) the parenchymatous cells separate each other along the radial walls, then contract their size and are disorganized, finally the schizogenous spaces combined one by one form themselves into a large space in radial rows (Fig. 4); 2) some spaces being formed by disintegration of the radial walls of the cells and the diamond-shaped spaces are united into large one (Fig. 5); and 3) large cavities emerge in disintegration of the radial walls of the cells, then the diamond-shaped spaces are enveloped in collapsed cell walls (Fig. 6). These patterns, however, could not be observed individually through observation in a cross section but they were combined each other in many cases. In the wheel-shaped spaces, partly disintegrated or collapsed cells appear along the periphery of the space in any way. From the described above, it may be proper to apply the term **lysigenous** space to the wheel-shaped space in the cortex of rice roots, regardless of the opinion of some authors that the term schizogenous should be applied to the space.