馬鈴薯の塊莖形成に関する研究

第二報 塊莖形成過程の内部細胞組織的観察*

野田 健 児・山 本 健 吾

(東北大学農学研究所作物学研究室)

A study of tuberization in potato plant. II. Cyto-histological observations of tuberization.
K. Yamamoto and K. Noda.

馬鈴薯塊莖形成過程の外部形態的観察結果については既に報告したのであるが、それに附随して、内部的にはいかなる過程をたどるか問題として考へられる。従来塊莖形成に伴ふ内部成分についての變化は、古く Girard (1891) の観察、又最近は Singh a. Mathur (1937) の詳細な観察結果が報告されてゐる。筆者等は内部的な組織及細胞の變化發達を中心として觀察を行つた。ここにその大要を報告する。

材料は北海道産男爵を用ひ、大いさ 20g の整一なものを催芽播種する。播種月日は 4 月 20 日。萌芽後 5 日毎にその生育時期を A, B, C……M とし、第 1 報に於ける外部形態的観察と本報告の外部的生育過程とは本質的差はない。即萌芽後 10~15 日目頃迄が匍枝伸長期、25 日目頃迄塊莖形成期、以後收穫期 10~15 日前迄肥大期、最後が完成期と考へ得る。

塊莖形成期の觀察はその匍枝の先端の形態的變化の 4 段階に従つて行ひ、肥大及完成期に於ける發達變化は各生育時期に於ける代表的塊莖即大薯をとつてそれについて觀察する。各時期採取材料の平均大いさは次の如くである。

生育時期	萌芽後日數	材料の平均大いさ (g)	生育時期	萌芽後日數	材料の平均大いさ (g)
E	25	5.0	J	50	145.8
F	30	19.3	K	55	185.5
G	35	52.5	L	60	210.0
H	40	75.0	M	65	231.0
I	45	103.5			

観 察 結 果

1. 匍枝の發生伸長

先づ馬鈴薯主莖内の構造は、表皮、外内皮層、内皮、維管束、髓からなつて居て、維管束の構造は外篩複並立維管束である。しかし内篩部は外篩部に比して發達は極めて劣つてゐる。形成層が輪狀に外篩部と木部との間にある。

匍枝の發生は萌芽直後、極めて初期に地中主莖内節の部分に於て、外生長的に發生伸長してくる。即ちその部分の表皮膨大と共に皮層維管束の部分も膨大し、伸長してくるのである。匍枝の伸長した部分には葉隙が見られる。根は匍枝の両側に既に内生長的に發生伸長してゐるのが見られる。匍枝の發生時期について保井氏は「莖の先端生長點に於ける分裂組織に異變生じ、花芽形成への轉換がその原因であらう」とのべてゐる。

匍枝の伸長中の内部構造は、維管束の發達は極めて弱く、その細胞層數及細胞の大いさは第 1 表の如くである。

伸長中の匍枝は生育の一定時期に達すると伸長停止してその先端の肥大過程、即ち塊莖形成期に轉化する。

2. 塊莖形成期の變化

匍枝の伸長停止と共に、外部的にはその先端の形態膨大變化してくるのであるが、この過程は大別して I,

* 昭和 24 年 4 月 11 日 第 83 回講演會に於て發表 同日受理
日本作物學會紀事 第 19 卷 第 1~2 號。

第1表 匍枝の構造(單位 micron)

組織成分	細胞層數	細胞の大きさ		
		放射	切線	縦線
表皮	1	23.88	24.22	91.18
外皮層	2~4	21.71	25.05	100.20
内皮層	5~10	36.41	38.41	105.21
髓	7~15	55.11	—	142.62

より πr^2 に依つて算出される面積の量的變化を觀察した。第2表には組織各部分の面積の變化狀態を示した。

上記觀察に依ると、中心柱の發達増加が著しく大であり、それに比して皮層の發達増加は少い。中心柱の中形成層内側の髓の發達が特に著しいのであるが、介在層部分は皮層内皮と形成層との狹間部で、初めは全體の面積%から見ると極めて小さいのであるが、III、IV期と形成層から外側に作られる細胞はこの層の柔細胞層化となり、貯藏器官としても主要な部分を占める様になる。第2圖は第III期に於ける介在柔細胞層の發達を示した。外側皮層部とは一輪の木化細胞層に依つて區別される。又細胞の形態からも皮層細胞が縦横規則的な配列に對して介在層のそれは不規則である。

第2表 塊莖形成期に於ける各組織の量的發達變化 (mm²)

時期	表皮	コルク層	外皮層	内皮層	中心柱	介在層	髓
I	0.05	—	1.59	3.93	3.14	0.82	2.07
II	0.80	—	1.77	6.18	5.64	3.02	2.54
III	1.27	3.62	3.21	14.69	25.48	10.99	13.17
IV	2.66	9.21	6.99	33.56	94.48	35.08	50.77

2) 細胞の大きさ

上記組織の量的發達變化は更に細胞的に考へるときには、細胞の大きさと細胞數の増加に依つてなされるものである。先づ細胞の大きさの變化を組織の主要な部分を占めるところの

第1圖

内皮層及髓について觀察すると、第3表の如くである。

組織の發達増加の著しいのに比して、細胞の大きさの變化は特に著しくない。

髓の細胞は中心部完成されたものに於ては維管束近くのものに比して大きい。

第2圖

Stage III に於ける皮層及介在柔細胞層 E.: 表皮。R.: 皮層。P.P.: 原生篩部。I.P.: 介在柔細胞。K.: 形成層。P.X.: 原生木部。M.: 髓。×50.

第3表 塊莖形成期に於ける細胞の大きさの變化 (μ)

時 期	内 皮 層			髓	
	放射徑	切線徑	縱 徑	横斷面徑	縱 徑
I	38.7	38.4	52.9	38.2	45.9
II	42.6	52.3	55.3	48.8	58.0
III	47.9	51.8	58.5	57.6	59.8
IV	50.1	58.5	61.8	74.3	79.3

特に塊莖形成期初めの頃に於てこの状態が明瞭である。

3) 細胞数の増加(細胞の増殖)

組織の増加に比して、細胞の大きさの増加は著しくないことは細胞数の増加が主要な役割をなしてゐることが考へ得る。之は組織と細胞の生長率の比較に依つて想像し得るものであり、今面積に依つてその生長率*を換算比較した。

之に依るとIII及IV期と(組織の生長率-細胞の生長率)に依つて現される細胞の増殖が著しいことがわかる。

第4表 塊莖形成期に於ける組織・細胞の大きさの相對生長率

時 期	皮 層			髓		
	組織の面積	細胞の大きさ	細胞の増殖	組織の面積	細胞の大きさ	細胞の増殖
I-II	0.19590	0.17898	0.01692	0.08991	0.21484	-0.12493
II-III	0.38697	0.04113	0.34584	0.71355	0.12560	0.58795
III-IV	0.35859	0.07215	0.28644	0.58624	0.22659	0.35965

面積に依つてその増殖率を見るときには皮層部分は外側にあるので、内部の増加と共に横への増加が現れるのであるが、之を横斷面に依る半徑上の細胞層数の變化に於ては皮層部分は髓部分の極端な増加に對して、殆んど増加が見られない。半徑上の長さでは細胞の大きさ(放射徑)の變化と平行的となるのである。

第5表 細胞層数の發達變化 (カツコ内は平均値)

時 期	コルク層	外皮層	内皮層	髓
I	—	2~3 (2.40)	6~8 (6.30)	8~10 (8.80)
II	—	2~3 (2.50)	6~7 (6.40)	10~15(13.50)
III	2~4 (3.00)	2~3 (2.50)	6~9 (7.20)	20~25(23.40)
IV	5~6 (5.50)	2~3 (2.30)	6~10(7.30)	更に増加

以上の結果は髓及介在層には維管束内の形成層の活性化による顯著な分裂増殖があるのに比して、皮層部には之が見られないことに依ると考へられる。

4) 維管束 匍枝の維管束は主莖内維管束に比して發達極めて悪く、塊莖形成期に入つて匍枝の先端の膨大變化と共に、維管束内形成層に依つて形成される細胞は將來貯藏器官たるべき柔細胞が主體であつて、馬鈴薯塊莖形成に當つて維管束の發達は極めて少いのである。木部の構造より見るとき殆んど螺旋或は環紋の初生木部に止つてゐる。この傾向は塊莖肥大期に入つても同様である。

3. 塊莖肥大に伴ふ發達變化

既に述べた材料に依つて塊莖の肥大完成期に伴ふ内部的變化を觀察した。塊莖の横斷面に於いて組織の部分分を皮層、介在柔細胞層、外髓、内髓に分けて觀察を進める。外内髓の區別は薄く切斷すると透明度に依つて見わけられるのであるが、他の組織部分との區別ほど明瞭ではない。

1) 組織の量的發達變化 量的發達變化を各組織の面積及、長短徑上の長さの變化に依つて觀察する面積は肥大と共に増加するが、その%はG期迄は多少髓部が増加するが以後は殆んど本質的變化はない。しかし半徑上の長さには於て見ると皮層には殆んど變化なく、髓には特に著しく増加する。(第6表、第7表参照)

* 相對生長率 (Relative growth rate). t : 時期, w : 測定値とする絶対量の増加速度は $\frac{dw}{dt}$. 従つて相對生長率 $R = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{w}$ 積分すると $\log w = Rt + C$ ($C = \text{Constant}$). 故 t_1 の測定値 w_1 , t_2 のそれを w_2 とする $R = \log w_2 - \log w_1 / t_2 - t_1$ である。

第6表 塊莖肥大完成期に於ける面積に依る組織の發達變化 (cm²)

時 期	全	皮 層		介在柔細胞層		外 髓		内 髓	
		面 積	%	面 積	%	面 積	%	面 積	%
E	3.34	0.62	18.6	0.98	29.3	1.62	48.5	0.12	3.6
F	7.22	1.40	19.4	1.80	24.9	3.66	50.7	0.36	5.0
G	17.56	2.48	14.1	4.28	24.4	9.74	55.5	1.06	6.0
H	18.00	2.42	13.4	4.88	27.1	9.78	54.3	0.92	5.2
I	21.79	2.49	11.4	5.61	25.7	12.86	59.0	0.83	3.9
J	26.91	3.33	12.4	7.33	27.2	15.17	56.4	1.08	4.0
K	30.69	3.73	12.2	8.90	29.0	16.98	55.3	1.08	3.5
L	34.26	4.35	12.7	9.13	26.6	19.18	56.0	1.60	4.7
M	40.15	6.04	15.0	10.06	25.1	22.17	55.2	1.88	4.7

第7表 塊莖肥大完成期に於ける半径上長さによる組織の發達變化 (cm)

時 期	巾								厚							
	全	皮 層		介在柔細胞層		髓		全	皮 層	介在柔細胞層	髓	全	皮 層	介在柔細胞層	髓	全
		長	%	長	%	長	%									
E	1.05	0.11	10.5	0.19	18.1	0.75	71.4	0.98	0.09	9.2	0.20	20.4	0.69	70.4	0.69	70.4
F	1.63	0.14	8.6	0.26	16.0	1.23	75.4	1.31	0.14	10.5	0.21	16.0	0.96	73.5	0.96	73.5
G	2.33	0.14	6.7	0.27	11.6	1.92	82.4	1.87	0.16	8.6	0.28	15.0	1.43	76.4	1.43	76.4
H	2.67	0.16	6.0	0.33	12.4	2.18	81.6	2.13	0.15	7.0	0.40	18.8	1.58	74.2	1.58	74.2
I	2.81	0.19	6.8	0.37	13.2	2.25	80.0	2.42	0.20	8.3	0.36	14.9	1.86	76.8	1.86	76.8
J	3.03	0.18	5.8	0.46	15.2	2.39	79.0	2.65	0.18	6.8	0.39	14.7	2.08	78.5	2.08	78.5
K	3.32	0.19	5.7	0.52	15.7	2.61	78.6	2.83	0.19	6.7	0.51	18.0	2.13	75.3	2.13	75.3
L	3.53	0.20	5.7	0.53	15.0	2.80	79.3	3.14	0.19	6.1	0.52	16.6	2.43	77.3	2.43	77.3
M	3.74	0.21	5.6	0.66	17.6	2.87	76.8	3.23	0.20	6.2	0.58	18.0	2.45	75.8	2.45	75.8

2) 細胞の大きさの發達變化 塊莖横断面に於て細胞の大きさを切線徑及放射徑にて測定し、この両者より細胞の面積の變化を比數に依つて觀察した(第8表)。放射及切線徑及面積の比數とも、I~J 期頃の大きさのもの迄増加さかんで、以後は殆んど増加しない。細胞の大きさの増加には塊莖の肥大とは全く一致した關係があるのではなくて、一定の限界に裏付けられてゐる。

第8表 塊莖肥大完成期に於ける細胞の大きさの發達變化 (micron)

時 期	皮 層			介在柔細胞層			外 髓			内 髓		
	切線徑	放射徑	面積比數	切線徑	放射徑	面積比數	切線徑	放射徑	面積比數	切線徑	放射徑	面積比數
E	80.4	61.7	1.00	82.5	79.6	1.00	80.4	82.9	1.00	93.3	97.9	1.00
F	108.8	76.7	1.68	107.1	112.5	1.83	97.1	115.4	1.68	117.1	115.5	1.46
G	138.3	93.3	2.60	135.0	133.8	2.75	122.9	125.4	2.31	116.7	135.0	1.72
H	140.8	85.4	2.43	133.8	133.8	2.72	128.3	125.4	2.41	132.1	127.5	1.84
I	133.3	101.7	2.73	140.4	150.0	3.21	141.7	139.6	2.90	148.3	150.0	2.43
J	162.5	107.5	3.40	146.7	158.3	3.54	145.8	139.6	2.91	145.8	141.7	2.26
K	156.3	95.8	3.01	140.4	157.9	3.38	145.8	147.6	3.21	141.3	150.8	2.33
L	160.0	98.8	3.19	141.7	160.4	3.46	147.9	158.3	3.51	147.5	155.0	2.50
M	156.7	101.7	3.21	148.3	162.1	3.69	150.0	160.0	3.60	150.0	141.7	2.33

各組織部分の細胞について見ると皮層の細胞は放射徑に比して切線徑が大である。この傾向は外皮層の方がより甚しい。又皮層の細胞は介在層又髓のそれに比して配列が規則的である。

維管束内形成層附近の新生されたと思はれる細胞は成熟細胞よりはるかに小さい。又介在柔細胞層には木化細胞が多い傾向がある。

3) 細胞の増殖 組織の發達と細胞の大きいさの差を以て細胞數の増加を觀察した。之には組織の發達及細胞の大きいさの發達の相對生長率を算出し、之に依つて考察した。皮層に於ては面積によつて見るとその細胞の増殖は多少の差はあるが大體常に行はれる。しかし半徑上長さに於ては殆んど0である。長さに於ける増加が殆んど0であることは組織の發達増加が細胞の大きいさの増加することであり、又この裏付けとして細胞層數を見るに殆んど變化が見られない。

結局皮層部分面積の増加は塊莖肥大に伴つて切線方向への細胞増加が主體となつてゐることを示す。

介在柔細胞層に於ては面積に於ては生育初期は生育後半に比して細胞の増殖は多少大である。半徑上の長さに於ては生育全般を通じてわづか見られる。

髓に於ては面積に於ては生育前半は後半に比して特にはなほだしい。之は半徑上長さに於ても大體同一傾向である。

馬鈴薯塊莖肥大に於て細胞の大きいさが一定の限界があつて、ある肥大型に至るとその大きさは恒常的になるに對して、塊莖が肥大する限り、その肥大を司る主要因として細胞の數は常に増殖して行くと考えられる。その細胞の増殖は髓に於ては形成層よりの分裂があり、之が主體となるのに對して、皮層では内部の増大に伴ふ不時的切線方向の細胞の分裂であると考えられる。この増殖に對しては更に別の面から觀察を進めるべきである。

組織及細胞の大きいさの相對生長率から細胞の増殖を觀察した狀態を皮層、髓について圖示すると第3及4圖の如くである。

第3圖 塊莖肥大型の組織並細胞の相對生長率曲線

第4圖 塊莖肥大型の組織並細胞の相對生長率曲線

4. 澱粉の發達變化

澱粉は匍枝の伸長停止と共に、先づ最初皮層の最内側内皮の部分に小澱粉が多く見られる。塊莖形成期すゝむと共に組織全面に多量見られる様になり、その大きいさも増加して行く。澱粉の大きいさ及其變異を見ると、平均の大きいさ(縦+横徑/2)は内髓を除いて皮層、介在柔細胞層、外髓にてはH~I期頃迄次第に増加し、以後多少増加度落る。完成期にては殆んど變化はない。内髓に於ては塊莖肥大型に於てその肥大に伴つて變化す

(皮層部 ●: 組織 ×: 細胞の相對生長率)

(髓部 ●: 組織 ×: 細胞の相對生長率)

ることなく、恒常である。その數も他の組織に比して明らかに少い。澱粉の大きいさを14に分けてその生育肥大型に於てその肥大に伴つて變異度を觀察するに、初めは小さいものが多いが次第にその變異が甚しくなり、末期には大小種々のものが見られる。之は早く形成された澱粉は次第に大きさを増加すると共に一方では常に新しい小澱粉が形成されつづけることを示す。

5. 表皮の變化並コルク層の發達

塊莖形成期に於て初めは一層の規則正しい細胞層たる表皮の組織はIII期頃から退化を初める。IV期にては殆んど退化してゐる。一方コルク層は外皮層の部分からIII期頃から形成され、IV期には5~6層が見られ、塊莖肥大型に入ると共にコルク層の層數に於ては殆んど完成されてゐる。即6~9層のコルク層が見られる。しかしコルク細胞は初めは多少活性あるが生育時期すゝむと共に漸次的に壓縮され、鞏固な保護作用組織化し

て行く。従つてコルク層の厚さは漸次的であるが多少生育期進むと共に薄くなる。

摘 要

1. 匍枝の發生は萌芽直後地下主莖の節の部分より外生長的に起り、伸長して行く。匍枝の維管束は主莖維管束に比して極めて發達劣つてゐて、木部は主に初生木部である。

2. 匍枝の伸長停止と共に、塊莖形成期に入る。塊莖形成期に於ける内部的發達變化の特色は、髓部の著しい増加、介在柔細胞層の發達である。組織の増大には細胞の大きさの増加と共にその數の増加が關與してゐるが、特にその數的增加の方が著しい様である。

3. 塊莖形成期に次いでその肥大型に於いては、肥大に伴つて各組織部増大するが、初め髓の増大が皮部より勝つてゐるが、後半に於てはその増大の比率は各組織殆んど差がない。

肥大型に於ける細胞の大きさの増加は初めさかんであるが、一定の限界に達すると殆んど變化がなくなる。之に比して細胞數の増加は塊莖肥大に伴つて多少の差はあるが、ある程度行はれつゞける様である。皮層に於ては放射方向の増加は行はれずして、切線方向のそれである。之に比して内側、介在柔細胞、髓では形成層より放射方向にも細胞の形成が行はれ、増加して行く。

4. 澱粉は初め内皮に於て小粒として形成され、之が組織全面に亘り、肥大型を通じて、小澱粉の新生と、各澱粉粒の大きさの増加に依つて裏付けられてゐる。

5. コルク層の形成は塊莖形成期既に初まり、肥大初め頃に量的には既に完成し、以後漸次多少壓縮されて鞏固な保護層化して行くのである。

Summary

We carried out cyto-histological observations to the tuberization of potato plant. The results are as follows.

1. The stolon emerges extrophly from the node of subterranean main stem at once after germination. Yasui (1946) described that the emergence of stolon would be induced by the differentiation of flower organ in the growing point of the terrestrial main stem. The vascular bundle of stolon develops weakly and scarcely in comparison with the main stem.

2. The stolon-top begins to change its form as soon as it ceases to "Tuber formation period". The most characterized results in cytohistological observations of this period are as follows.

1) Conspicuous increase of mark in comparison with rind. 2) Development of inter-parenchyma cell layer. Increases of each tissues are induced by enlargement of cell and increase of cell number.

3. "Tuber swelling period" is continuous to "Tuber formation period." In this period every tissues increase in company with tuber swelling, but rate of increase of mark is more than it of cortex at the beginning of this period, and after this the rate stated above are nearly no difference in every tissues. Enlargement of cell in every tissues is continuing to a limiting point of tuber swelling process, this point is about in J stage (tuber weight about 140 g). Increase of cell number is considered by relative growth rates of both increase of tissue and enlargement of cell, and it is continued to the latest stage of swelling period.

4. Small starch grains are observed at first in the endodermis of cortex and they spread to every tissues and increase their size (Trans. Dimension + Longi. Di. / 2 in measurement). On the other hand they are formed newly during tuber swelling period.

5. The cork layer of tuber is commenced to form in III stage of "Tuber formation period" and completed quantitatively in the beginning stage of "Tuber swelling period," after this its thickness is decreased and become to completed protected layer.