稲の形態形成に関する研究

第10報 子房の背部維管束の電顕観察と転流機構について

川原治之助・松田智明・長南信雄

(茨城大学農学部)

昭和51年7月12日受理

小穂の維管束の観察によって³⁾、子房の背部維管束の師管から転流物質は師部と木部の間の柔細胞(以下、師部木部間柔細胞と称す)、木部、珠心突起、(珠心表皮)、糊粉層を経て胚乳に達すると考えられる。その場合、師管から水と溶質は共に師管外に出て、溶質は胚乳に達して不溶性となり、水は主として背部維管束の道管に吸入され、小穂軸維管束と内・外穎維管束を経て内・外穎から蒸散・排水されるであろうと考えられ、MÜNCHの圧流説に従えば、これらの機構が子房の膨圧を下げ、師管流吸引力の一部になると著者らは推論した。さらに、この推論を検討するためには、背部維管束の微細構造を電顕で観察する必要がある。しかし、イネ科作物における背部維管束の電顕観察は、小麦の珠心突起近傍に関する観察⁵⁾以外に報告がないようである。本報告は登熟期の子房背部維管束を電顕で観察し、転流機構について考察したものである。

材料と方法

湛水栽培した水稻品種コシヒカリの子房を開花期から開花後28日の期間を5段階にわけて、pH 7.0, 0.05 M 磷酸緩衝液で稀釈した4% グルタルアルデヒドと1% オスミック酸で2重固定した。メッシュはウランと鉛で2重染色した。

結果と考察

背部維管束の師管は胚乳基部では約50本であるが、先端に進むにつれて少なくなる²⁾。第1図は開花7日後の師部の横断面電顕像であって、18本の師管と7個の伴細胞(c)が認められる。このように、背部維管束では師管数に比して伴細胞数は少なく、第1図のSを付した師管は伴細胞を伴っていない。これらの伴細胞は細胞質の染色濃度が高く、ミトコンドリアに富み、他の器官の伴細胞と似ているが、伴細胞壁中の原形質連絡は背部維管束では少ない傾向がある。そして、師管は伴細胞以外の柔細胞に接する面積が大きい。それ故に、師管流は伴細胞を必ずしも通過することな

く、直接に師管に接する柔細胞、とくに師部木部間柔細胞に流れ出ることが考えられる。

第2図は開花14日後の師管と師部木部間柔細胞の電顕像であって、この師管は伴細胞を伴っていない。そして、師管壁には原形質連絡はほとんど存在しないので、転流物質は師管の原形質膜を通して自由空間(free space)に流れ出るのであろう。なお、師管内部は高い膨圧のため固定条件によって破壊し易いので¹⁾、この写真の師管内部は真実を伝えていないと考えられ、師管内部については今後の研究にゆだねたい。

師部木部間柔細胞についてその特徴を列記すれば次のようになる。まず、管状滑面小胞体(ser)が甚だしく多い。細胞質中の小胞の大部分はおそらく小胞体の横断面と考えられる。そして細胞壁に無数にある原形質連絡(Pd)とそれに小胞体が密着、あるいは近接している像が多い。第3図は師部木部間柔細胞の細胞壁の平面像であって、写真上部の細胞壁面には無数の原形質連絡が認められ、中央から下部にかけて細胞質内部にくもの巣状に滑面小胞体が分布している。その形は突起のある平板状、あるいは管状であって相互に連絡している。また、細胞壁と細胞質の接触部では矢印で示した原形質連絡は小胞体上にあって、小胞体と連絡しているものと考えられる。

第6図は師部木部間柔細胞における原形質連絡の拡大図で、小胞体膜は原形質連絡の内腔膜と連絡している。すなわち、師部木部間柔細胞には、小胞体と原形質連絡から成る連絡網が非常に発達しているのが最大の特徴である。そして、滑面小胞体は一般に物質輸送を一つの機能としてもつとされているから⁴⁾、この連絡網は師管から胚乳への物質転流の重要通路と考えられる。

つぎに、師部木部間柔細胞の液胞(va)は小さく分散して、大きな液胞には発達しない。また、核(n)、ミトコンドリア(m)、ゴルジ体(d)、多胞体(multivesicular body, mv)、プラスチッド(pl)が観察される。その数は多くはなく、プラスチッドのでんぷ

ん粒 (St) は第2図でいど以上に発達しない。

また、原形質分離は木部や珠心突起には認められないが、第2図で示されるように師部木部間柔細胞にはしばしば観察される。この原形質分離は固定液の浸透圧が高すぎるために生じた人工産物 (artifact) であるかどうかは判定できないのであるが、この原形質分離が人工産物でないとするならば、自由空間を流れる転流液におけるよりも師部木部間柔細胞の浸透圧は低いことになる。また、人工産物であるとしても、師部木部間柔細胞の細胞質は他の柔細胞よりも浸透圧と膨圧は低い状態にあることが推察される。このことは、圧流説によれば、師管流を受入れる師部木部間柔細胞にとって能率的な状態と考えられる。それでは、どのような機構で師部木部間柔細胞は低浸透圧・低膨圧の状態を維持できるのであろうか。とくに、ミトコンドリアが多いわけでないから、細胞の代謝活性のみに期待することはできないであろう。

2. 木部柔細胞

背部維管束横断面中に散在している道管³⁾によって囲まれた柔細胞をここでは木部柔細胞とした。木部柔細胞には2つの型があり、第2図師部木部間柔細胞と同様な細胞小器官をもつ柔細胞と、道管に接して第4図のような柔細胞とが認められる。第4図の木部柔細胞はミトコンドリアに富み、滑面並びに粗面小胞体 (rer) が多い。また、数多い原形質連絡と平板状あるいは管状滑面小胞体は連絡している。そして、ゴルジ体、および、粗面小胞体の一部が肥大して多胞体が形成されつつある様相がみられる。また、プラスチックと小さな液胞については師部木部間柔細胞の場合に似ている。この型の柔細胞は代謝活性に富むと考えられ、道管に接していることから転流に関する特異な機能をもつと推察される。

3. 珠心突起

第5図は開花14日後の珠心突起の縦断面の電顕像であって、師部木部間柔細胞と同様にミトコンドリア

は少なく、滑面小胞体とそれに連絡する原形質連絡に富む。細胞壁の肥厚と木化は開花後7日頃から始まり、第5図ではその進行が顕著であり、登熟につれて進む。第7図は開花21日後の細胞壁であって、原形質連絡を除外して2次壁に黒い層が認められる。また、第5図にはゴルジ体、粗面小胞体と多胞体がある。ゴルジ体と多胞体の機能については断定できないが、最近の報告から考えると^{2,4)}、細胞壁肥厚と関係しているものであろう。また、小さな液胞とプラスチックの様相も師部木部間柔細胞に似ているが、スーダンブラックに黒染する好オスミウム性の不定形脂質たん白体が多数存在する。この脂質たん白体は糊粉層に近づくにつれて珠心突起内で増加し、開花後5日頃から出現し、登熟につれて肥大し、その数も増加してその後減少しない。形成過程をみると、小胞体の一部、あるいは小さな液胞に脂質たん白質が沈積するようにみえる。この様相から、この脂質たん白質は貯蔵養分であるのか、胚乳への転流物質から汙過された不用成分か、あるいは代謝の老廃物である可能性も考えられるが、今後の研究をまちたい。

4. 背部維管束における転流機構の一考察

第9報³⁾のように道管は排水管として機能すると考えられ、電顕観察によって、師管から珠心突起を通じて小胞体と原形質連絡による連絡網が発達していて転流物質の通路となり、師部木部間柔細胞の細胞質の浸透圧と膨圧が低いという結果から次のような転流機構が推論される。

第8図は師管から珠心突起に至る水 (実線) と溶質 (点線) の主要な通路を示した模式図である。師管から水と溶質の大部分は直接自由空間に流れ出る。水の大部分は師部木部間柔細胞内に入ることなく、自由空間を流れて道管に吸入され、珠心突起の木化細胞壁を通過できない。溶質の一部は師管から伴細胞に入ったのち自由空間に出てくる。自由空間の溶質は師部木部間柔細胞に吸収されると、直ちに小胞体内に入り、小

Fig. 1. Transection of phloem in the dorsal bundle at 7 days after flowering. ($\times 3,000$) As there are few companion cells (c), the sieve elements (s) are accompanied by no companion cell. v, vessel.

Fig. 2. Parenchyma cells between phloem and xylem at 14 days after flowering. ($\times 15,000$) The parenchyma cells have small vacuoles (va) and abundant smooth endoplasmic reticulum (ser), some of which are adjacent to numerous plasmodesmata (pd). The sieve element has few plasmodesmata. Plasmolysis is shown often here, but is not observed in the parenchyma cells of xylem and nucellar projection.

m, mitochondria; pl, plastid; st, starch; n, nucleus; d, dictyosome.

Fig. 3. Face view of the cell wall in the parenchyma cell between phloem and xylem. ($\times 25,000$) Note the abundant plasmodesmata (pd) and the networks of smooth endoplasmic reticulum (ser). The plasmodesmata marked by arrows situate on endoplasmic reticulum.

Fig. 8. Diagram showing a transport mechanism of phloem current from sieve elements to endosperm. Water flows along the solid line, and assimilates move along the dotted lines.

s, sieve element; c, companion cell; ip, parenchyma cell between phloem and xylem; pd, plasmodesmata; xp, xylem parenchyma cell; np, nucellar projection; er, endoplasmic reticulum; lw, lignified cell wall.

胞体と原形質連絡より成る連絡網内部を珠心突起の方向に進む。また、木部の自由空間に流れてきた溶質は第4図のような道管に接する代謝活性の高い木部柔細胞に吸収されるので、道管に吸引されることが防止される。このように溶質は小胞体内部に封入されるので、背部維管束の柔細胞の細胞質浸透圧と膨圧は低く保たれることとなる。以上が著者らの推論である。

圧流説によれば、この低浸透圧・低膨圧は師管流吸引のポンプ動力の一部となる重要な条件であるが、こ

の状態が維持されるためには、次の機構が円滑に行われねばならない。まず、道管の負圧が大きいほど排水は能率的であるから、内・外類からの蒸散量を左右する気象条件は師管転流速度に関して重要な意味をもつことになる。すなわち、晴天が望まれるのである。つぎに、自由空間から原形質膜内への溶質のとり込みと小胞体への移行および小胞体内部での転流は細胞質の代謝活性に負うところが大きいと考えられるので、維管束柔細胞の活性度と老化速度は重要となる。さらに、最終のシンクである胚乳細胞におけるでんぷんなどの生合成能力は小胞体内部の溶質に対する吸引を支配する最大の要因である。これらの機構のいずれかが不十分な場合には師管転流は低下する。このような子房内部における転流機構から、弱勢籾、不完全登熟籾の問題を再検討する必要がある。

摘 要

1. 登熟期の水稻子房の背部維管束を電顕で観察した。伴細胞数は師管数に比して少なく、師管壁の原形質連絡数も少なく、師管は師部柔細胞、とくに、師部木部間柔細胞に接する面積が大きい。

2. 師部木部間柔細胞、木部柔細胞、珠心突起を通じて多数の原形質連絡と滑面小胞体から成る連絡網が顕著に発達している。

2. 師部木部間柔細胞は低浸透圧、低膨圧の状態にあり、道管に隣接する木部柔細胞にはミトコンドリアに富む活性の高い柔細胞がある。また、珠心突起の細胞壁は開花後7日頃から肥厚と木化が始まる。

4. 師管から水と溶質の大部分は直接自由空間に出て、水の大部分は柔細胞内に入ることなく道管に吸入されて排出され、溶質は柔細胞に吸収されて原形質連絡と小胞体から成る連絡網を通して胚乳方向に送られると推論される。

Fig. 4. Xylem parenchyma cell adjacent to a vessel at 14 days after flowering. ($\times 11,000$) Two types of xylem parenchyma cells are observed. One type is shown in Fig. 2, and the other is presented in this photograph, which has many mitochondria (m).

Fig. 5. Longitudinal section of nucellar projection at 14 days after flowering. ($\times 9,000$) Many plasmodesmata (pd) and smooth endoplasmic reticulum (ser) are shown. The cell walls are thickening and lignifying, and lipid-protein bodies (lp) are formed in endoplasmic reticulum or small vacuoles.

Fig. 6. Plasmodesmata in the cell wall of the parenchyma cell between phloem and xylem at 14 days after flowering. ($\times 36,000$) The plasmodesmata connect with the smooth endoplasmic reticulum.

Fig. 7. Plasmodesmata in the cell wall of nucellar projection at 21 days after flowering. ($\times 28,000$) pm, plasma membrane.

引用文献

1. CRONSHAW, J. 1974. Phloem differentiation and development. In *Dynamic aspects of plant ultrastructure*. (Ed.) A. W. ROBARDS. McGraw-Hill, England. 391—413.
2. HEMMES, D. E. and H. R. HOHL 1969. Ultrastructural changes in directly germinating sporangia of *Phytophthora parasitica*. *Amer. J. Bot.* **56**: 300—313.
3. 川原治之助・松田智明・長南信雄 1977. 稲の形態形成に関する研究 第9報 小穂における維管束の構造と転流機構について 日作紀 **46**: 82—90.
4. MORRE, D. J. and H. H. MOLLENHAUER 1974. The endomembrane concept. A fundamental integration of endoplasmic reticulum and golgi apparatus. In *Dynamic aspects of plant ultrastructure* (Ed.) A. W. ROBARDS. McGraw-Hill, England 84—137.
5. ZEE, S. Y. and T. P. O'BRIEN 1970. Studies on the ontogeny of the pigment strand in the caryopsis of wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* **23**: 1153—1171.

Studies on Morphogenesis in Rice Plant

X. Ultrastructure of the dorsal vascular bundle in the ovary and a transport mechanism.

Harunosuke KAWAHARA, Toshiaki MATSUDA and Nobuo CHONAN

(Faculty of Agriculture, Ibaraki University, Ibaraki, 300-03)

Summary

The dorsal vascular bundle of the rice ovary in milk-ripe stage has been observed with an electron microscope. The sieve elements are accompanied by few companion cells with small number of plasmodesmata (Fig. 1).

Conducting networks composed of abundant endoplasmic reticulum and plasmodesmata are ramified like a cobwebs through the bundle parenchyma cells and nucellar projection (Figs. 2, 3, 4 and 5). The parenchyma cells between phloem and xylem are controlled in low osmotic and low turgor pressure (Fig. 2), and some parenchyma cells adjacent to the vessels have many mitochondria (Fig. 4), but no transfer cell has been observed in the ovary. The cell walls of the nucellar projection commence to be thickened and lignified at about 7 days after flowering (Figs. 5 and 7).

It may be possibly supposed that, the phloem current flows out directly to free space from the sieve elements, and the greater part of water is absorbed and drained out by the vessels, and the assimilates are absorbed by the bundle parenchyma cells and are transported to the endosperm through the networks composed of endoplasmic reticulum and plasmodesmata (Fig. 8).