水稻葉身における小維管束の微細構造と光合成産物の移動経路*

兼子 真・長南 信雄・松田 智明・川原治之助

(茨城大学農学部)

昭和54年7月11日受理

葉肉細胞でつくられた光合成産物は、維管束鞘細胞や師部柔細胞などを通して師管に送られるが、このような光合成産物の移動経路については次の2つの基本的経路が想定されている。その1つは原形質連絡を通して移動する (symplastic transport) 経路で、もう一つは細胞壁の自由空間 (free space) を移動する (apoplastic transport) 経路である。このいずれの経路を通して光合成産物が移動するかは、トレーサーを用いて調べる方法が考えられるが、この方法には技術的に未解決の問題が残されているため、細胞の微細構造や原形質連絡の分布状態などから光合成産物の移動経路を推定しようとする研究が行われている。このような観点からコムギ¹¹⁾、トウモロコシ¹⁵⁾、テンサイ^{3, 5, 6)}、カボチャ¹⁶⁾およびエンドウ⁷⁾などの葉で維管束構成細胞の微細構造が観察されている。しかし、水稻の葉の維管束については光学顕微鏡による組織学的観察が行われている²⁾のみで、電子顕微鏡による観察も MIYAKE ら¹³⁾ によるプラスチックに関する報告だけである。

本研究は、水稻の展開葉と未展開葉の葉身について、小維管束構成細胞の微細構造を観察し、葉肉細胞から師管までの光合成産物の移動経路を推定しようとするものである。

材 料 と 方 法

展開葉における小維管束の観察にはフایتトロン内でポット栽培またはビニール保温苗代で育苗した水稻品種コシヒカリを用い、葉身が8.6の時に主稈第8葉の葉身中央部を細切し固定した。固定液はpH 7.0, 0.05Mのカコシル酸ナトリウム緩衝液により4%に希釈したグルタルアルデヒドを用いて、葉片を4°C 2時間固定し、緩衝液で水洗後さらに1.5%オスミック酸によって4°C, 1~2時間または室温で1晩固定した。脱水置換後スパー樹脂に包埋重合し、超薄切片

とした。染色はウラニウムと鉛によるメッシュ染色法を用い電子顕微鏡によって観察した。

未展開葉における小維管束の観察には同じく水稻品種コシヒカリを用い、葉令が6.5の時に葉鞘内にある第8葉を材料とした。この葉身の長さは123mmで、その基部から5, 10, 20, 30, 40, 50および80mmの各部より材料を採取し固定した。固定、包埋および染色の方法は展開葉の方法と同様である。

結 果 と 考 察

1. 展開葉における小維管束構成細胞の微細構造

(1) 小維管束の組織

第1図は小維管束全体の横断面で第2図は第1図の中央部を拡大した図である。水稻葉身の維管束鞘は、下位葉の小維管束では葉緑鞘 (parenchyma sheath)^{注1)}のみであるが、上位葉は2層の維管束鞘で囲まれ、葉緑鞘の内側にメストム鞘 (mestome sheath) がある²⁾。本研究に用いた第8葉では葉緑鞘 (PS) の内側に比較的細胞壁の厚い1層の柔細胞層 (TP) がある。この細胞層はメストム鞘に相当するものと考えられるが、維管束を完全に包囲せず壁肥厚程度も上位葉のメストム鞘細胞より少ないので、ここでは厚壁柔細胞層 (TP) と呼ぶことにする。

維管束の向軸側には木部があるが、展開葉の小維管束木部は後生道管 (V)⁹⁾ とその両側に存在する数個の木部柔細胞 (XP) より成る。

師部は木部の背軸側にあり厚壁柔細胞によって囲まれた部分で、師管 (SE) と伴細胞 (CC) および師部柔細胞 (PP) からなる。師管と伴細胞は隣接し対をなしているので SE-CC 複合体 (SE-CC complex) と呼ばれる。第1図において、維管束の最も背軸寄りにある SE-CC 複合体から順番に、SE¹-CC¹, SE²-CC², ……と表わすと、師管の大きさは向軸側になるに従って次第に小さくなる傾向がみられ、最も木部に近い

注1) 葉身の parenchyma sheath (または parenchymatous bundle sheath) は葉緑体をもった維管束鞘であるので本論文では葉緑鞘と略して表わすことにする。

* 大要は第165回 (昭和53年4月) および166回 (昭和53年10月) 講演会で発表。本研究の一部は農林水産省総合研究「グリーンエネルギー計画」研究費によった (GEP 54-II-3-1)。

SE⁷の直径は最も大きいSE²の約4分の1となる。一方、伴細胞の大きさについては師管ほどに明瞭な変化はみられないが、木部寄りのCC^{6,7}はCC¹⁻⁵に比べて大きい。このためCC/SEの直径比はSE^{6,7}-CC^{6,7}において最大となる。いずれの師管とも対をなさない師部柔細胞は小維管束では背軸側の部分には少く、木部側に多い傾向がみられる。

(2) 維管束鞘細胞の微細構造

葉緑鞘細胞(第1図, PS)は液胞が大きく、細胞質はうすい層として細胞周辺部に分布する。葉緑鞘細胞内においては葉緑体(ch)の多くは遠心的に配列するが、ミトコンドリア(m)は求心的に配列する傾向がある。このようなミトコンドリアの求心的配列はC₄植物であるザクロソウ属(*Mollugo*)の葉緑鞘においても観察されており、葉緑鞘から師部への光合成産物の移動にこのミトコンドリアが関与しているものと推定されている¹²⁾。

コムギやエンバクなどの葉の維管束におけるメストム鞘細胞では、細胞壁の2次壁肥厚が葉緑鞘に接する外側の細胞壁では少ないが内側の細胞壁では著しく肥厚する¹⁴⁾。しかし水稻葉身における小維管束の厚壁柔細胞(TP)では、このような内外壁肥厚の差は認められない。また、コムギやエンバクのメストム鞘細胞壁にはスペリン層の存在が認められているが¹⁴⁾、水稻第8葉をウランウムと鉛染色の条件で観察した限りでは、厚壁柔細胞の細胞壁にスペリン層は観察されなかった。厚壁柔細胞内には、でんぷん粒を含む内膜系の未発達なプラスチックド(p)やミトコンドリアがみられた。

(3) 木部細胞の微細構造

道管(V)は維管束構成細胞中、最も2次壁肥厚の著しい細胞である。道管の両側に接する木部柔細胞(XP)は前述の厚壁柔細胞と同様に壁肥厚が著しく、道管に接する細胞壁は道管の斑紋に対応して厚さが変化し壁孔(pit)を形成している(第3図)。木部柔細胞は液胞が大きいが細胞質濃度は高く、小胞体(er)やミトコンドリアも多く観察できる。

(4) 師部細胞の微細構造

師管と伴細胞の微細構造を第1, 2図によって観察すると、背軸側にある師管(SE^{1,2})と伴細胞(CC^{1,2})には原形質分離と著しい細胞構造の破壊がみられる。これらの構造破壊は固定、脱水の際のアーティファクトによる可能性も考えられたので、固定液として浸透性の高いアクロレインやパラフォルムアルデヒドあるいは、それらの混合液を用い、固定液の濃度を常法の

2分の1に下げて固定した。またアルコール脱水系列における最初の濃度を40%から20%に下げたが、構造破壊のない電顕像は得られなかった。さらに、伴細胞(CC^{1,2})の構造を縦断切片(第4図)によって詳細に観察するとミトコンドリアの膨潤がみられる。また、細胞構造の著しい破壊はこれらの背軸側の師管と伴細胞に特異的に観察されることから、SE^{1,2}とCC^{1,2}のこの様相は固定、脱水の際のアーティファクトであることもある程度考慮すべきであるが、むしろ退化に伴う細胞構造の破壊を示すものと考えてよいであろう。これらの結果はオジギソウ(*Mimosa pudica*)の葉脈における師部細胞の退化に伴う構造破壊とよく一致している⁴⁾。

以上の結果からSE^{1,2}とCC^{1,2}は葉身の生長過程で機能を果す原生師部と一応推定した。それを確認するために葉鞘内の未展開葉について観察した結果、後述するように、背軸側にある師管と伴細胞の構造破壊のない正常な電顕像を得ることができたので、SE^{1,2}とCC^{1,2}が原生師部であると推定してよいであろう。

原生師部の木部側にはSE³⁻⁷とCC³⁻⁷があるが、これらの細胞は著しい構造破壊を示さないことから、主として葉身の展開後に機能する後生師部と考えられる。師管は前述のように向軸側の木部に近くなるほど小型化するが、これと同時に細胞壁の肥厚も進み、木部側にある師管(SE⁷)では最も壁肥厚が顕著である。このような厚壁化した師管はトウモロコシ¹⁷⁾とコムギ¹⁰⁾の葉の維管束においても観察されている。SE³⁻⁷では核と液胞が消失して細胞基質が希薄化し、成熟した師管としての特徴を示し、しばしば、たんぱく体の結晶を含むP型プラスチックド(pp)¹⁾がみられる。また、これらの師管にはミトコンドリアと小胞体が細胞周辺部に分布しているが、その数は比較的少ない。ただし、成熟した師管の構造は、葉身を細切して固定する際に師管内の高い圧力が急激に解放されることなどにより破壊してアーティファクトが出易いので、今後さらに研究を重ねる必要がある。

一方、伴細胞についてみると、原生師部側の伴細胞(CC³⁻⁵)は細胞基質が濃いが、木部側の伴細胞(CC^{6,7})はこれよりもやや細胞基質がうすい。これらの伴細胞は核が相対的に大型で、ミトコンドリアと小胞体が多くゴルジ体(d)も観察される。特に木部側のCC^{6,7}では細胞の大型化に伴って、これらの小器官の数も多くなる。また、木部側に位置する師部柔細胞は木部側の伴細胞とほぼ同様な微細構造を示す。なお、伴細胞と師部柔細胞内には多くの好オスミウム性顆粒

Fig. 1. Transection of a small vascular bundle in the expanded leaf. $\times 4400$. Protophloem sieve elements ($SE^{1,2}$) and companion cells ($CC^{1,2}$) are degenerated.

Fig. 2. An enlargement of metaphloem in Fig. 1. $\times 4900$. Late-formed metaphloem sieve elements ($SE^{6,7}$) are narrow and thick-walled, but the associated companion cells ($CC^{6,7}$) are wider than the sieve elements and contain many mitochondria and endoplasmic reticulum. Ultrastructural features of the metaphloem parenchyma cells (PP) are the same as the companion cells.

Fig. 3. Longitudinal section through the lateral wall between vessel element and xylem parenchyma cell from expanded leaf. $\times 7300$. Many mitochondria and endoplasmic reticulum are seen in the pits of xylem parenchyma cell.

Fig. 4. Longitudinal section of a portion of protophloem and metaphloem in the expanded leaf. $\times 9400$. An apparent degeneration is seen in the protophloem sieve element (PSE) and companion cell (PCC), in which the mitochondria become swollen and their internal membranes are disorganized. Metaphloem companion cell (MCC) is rich in mitochondria and osmiophilic globule.

Abbreviations used in figures: **CC**, companion cell; **MC**, mesophyll cell; **MCC**, metaphloem companion cell; **MSE**, metaphloem sieve element; **PCC**, protophloem companion cell; **PSE**, protophloem sieve element; **PP**, phloem parenchyma cell; **PS**, parenchyma sheath cell; **SE**, sieve element; **TP**, thick-walled parenchyma cell; **V**, vessel element; **XP**, xylem parenchyma cell; **bpd**, branched plasmodesm; **ch**, chloroplast; **d**, dictyosome; **er**, endoplasmic reticulum; **m**, mitochondria; **o**, osmiophilic globule; **p**, plastid; **pd**, plasmodesm; **pp**, P-type plastid; **sp**, sieve pore.

Table 1. Relative frequencies of plasmodesmata between cell types in small vascular bundles.

Cell types		PP	TP	PS	M ₂ CC	M ₁ CC	PCC
Number of cells*		(2.8)	(6.1)	(8.7)	(1.4)	(2.6)	(2.2)
XP	(2.0)	2.8%	5.6	12.0	4.3	—**	—
PP	(2.8)	3.1	8.6	—	11.1	2.2	—
TP	(6.1)		9.0	29.8	6.2	0	0
M ₂ SE	(1.4)	0	—	—	2.2	0	—
M ₁ SE	(2.5)	0	—	—	—	2.5	0
PSE	(2.1)	0	0	0	—	—	0.6

* Number per transection of a small vascular bundle.

** Cell combination absent.

Note M₁SE and M₁CC, early-formed metaphloem sieve elements and companion cells;

M₂SE and M₂CC, late-formed metaphloem sieve elements and companion cells;

PSE and PCC, protophloem sieve elements and companion cells;

PP, phloem parenchyma cells; PS, parenchyma sheath cells;

TP, thick-walled parenchyma cells; XP, xylem parenchyma cells.

(o) が見られることがある。

(5) 原形質連絡の分布

小維管束構成細胞間の原形質連絡の頻度分布は第1表に示されている。この表は8つの小維管束の横断面によって測定した結果で、断面全体に存在する原形質連絡の総数を100とし、各細胞間にみられる原形質連絡数の比率で表わされている。

葉緑鞘細胞 (PS) はその外側の葉肉細胞と原形質連絡によって連絡する一方、厚壁柔細胞 (TP) および木部柔細胞 (XP) との間にもそれぞれ原形質連絡をもっている。第1表では葉緑鞘細胞と厚壁柔細胞間の頻度分布が最も高い値を示しているが、これは両組織の構成細胞数が多いことによるものである。厚壁柔細胞相互の間にも比較的多くの原形質連絡が存在するが、厚壁柔細胞とその内側の師部との頻度をみると、木部側の後生師部伴細胞 (M₂CC) と厚壁柔細胞の間で 6.2%，師部柔細胞 (PP) と厚壁柔細胞の間で 8.6% と共に比較的高い値を示している。そしてさらに、木部側の後生師部伴細胞と師部柔細胞の間で 11.1% という

高い値が得られた。したがって、厚壁柔細胞と師部柔細胞および木部側の後生師部伴細胞の間では、相互に原形質連絡によって緊密に連絡しているといえることができる。

師管と伴細胞の間の細胞壁には、分枝状原形質連絡 (第5図) がみられる。このような原形質連絡の特殊な構造は原生師部と後生師部において共通しているが、師管と伴細胞の間における原形質連絡の頻度は原生師部よりも後生師部において高い値を示している。また伴細胞とその他の柔細胞との間の頻度をみると、原生師部の伴細胞 (PCC) では、いずれの柔細胞とも連絡していないが、原生師部側の後生師部伴細胞 (M₁CC) では師部柔細胞との間にのみ原形質連絡を有し、さらに木部側の後生師部伴細胞 (M₂CC) では厚壁柔細胞や師部柔細胞の他に木部柔細胞との間にも比較的高い頻度でそれぞれ原形質連絡をもっている。

2. 未展開葉における師部柔細胞の微細構造

展開葉では背軸側の原生師部において細胞構造の破壊がみられたが、この原生師部は葉身の生長過程で機

Fig. 5. Branched plasmodesmata (bpd) between a sieve element and a companion cell. $\times 36400$. The plasmodesmata are branched on the companion cell side.

Fig. 6. Transection of a small vascular bundle at 5 mm from the base of folded leaf. $\times 4000$. The protophloem sieve elements (SE¹⁻³) and companion cells (CC¹⁻³) are discernible, but the future metaphloem cells cannot be identified with certainty. The first protophloem sieve element (SE¹) is matured.

Fig. 7. Transection of a small vascular bundle at 30 mm from the base of folded leaf. $\times 3300$. Two sieve elements (SE^{1,2}) are matured.

Fig. 8. Transection of a small vascular bundle at 80 mm from the base of folded leaf. $\times 4200$. The proto- and metaphloem sieve elements are matured except the latest-formed metaphloem sieve element (SE⁶) with dense cytoplasm. The first protophloem sieve element (SE¹) has become crushed.

能していると考えられたので、葉鞘内の未展開葉について、材料と方法で述べた各部の小維管束師部細胞の微細構造を観察した。

葉身基部から 5 mm の位置 (第 6 図) では小維管束のほとんどの細胞が分裂中で、未分化の状態にあり、維管束の各組織を区別し難いが、 SE^{1-3} と CC^{1-3} はその形や大きさならびに位置などから判断して原生師部の師管と伴細胞にあたるものと思われる。最も背軸側の SE^1 では液胞が消失して、細胞内容が希薄化していることから、すでに成熟^{注2)}しているものとみられる。なお、5 mm の位置で観察した小維管束でも構成細胞数の少ない維管束では第 6 図に示したような小さな SE^1 と CC^1 は分化せず、細胞の大きさからみて SE^2 と CC^2 に相当するものが最初に形成される場合もあった。

葉身基部から 30 mm の位置 (第 7 図) では葉肉細胞や葉緑鞘細胞の状態からみて、細胞の急速な肥大生長がほぼ終了した時期にあたるものとみられる。小維管束の各組織は後生師部にいたるまで完全に分化し、すでに SE^1 と CC^1 が成熟し SE^2 も細胞内容が希薄になってきている。

基部から 80 mm の位置 (第 8 図) では、成熟も始まっているが、後生師部の最も木部側に位置する師管 (SE^6) は、細胞質が多く残っていて未成熟の状態にある。また SE^1 と CC^1 では、すでに退化に伴う構造破壊がみられるが、 $SE^{2,3}$ では原形質分離は認められず、 $CC^{2,3}$ においても顕著な構造破壊はまだみられない。

以上の観察結果から原生師部は葉身の急速伸長の過程で成熟し機能も果すが、葉鞘内から抽出する前に退化して機能を失い抽出展開後は後生師部のみが機能しているものと考えられる。

3. 葉肉細胞から師管までの光合成産物の移動経路

葉肉細胞から師管までの各細胞間に存在する原形質連絡の分布状態 (第 1 表) から光合成産物の移動経路を推定すると次のようになる。

すなわち、葉肉細胞 (MC) から葉緑鞘細胞 (PS) に集められた光合成産物は厚壁柔細胞 (TP) を通って直接後生師部伴細胞 (MCC) に送られる経路と、厚壁柔細胞から師部柔細胞 (PP) を経由して後生師部伴細胞に送られる経路が考えられる。後生師部の中でも木

注2) ここでは核、トノプラスム、リボソームなどが消え、細胞内容が希薄化した状態をもって師管の成熟とみなした。

部に近い大型の伴細胞はその周囲の厚壁柔細胞や師部柔細胞との間に原形質連絡が多いことから、光合成産物はこの 2 つの経路を通して木部側の後生師部伴細胞に入るものと考えられる。一方、原生師部側にある伴細胞 ($M_1 CC$) は厚壁柔細胞との間に原形質連絡はほとんどなく、師部柔細胞との間に原形質連絡をもっているもので、主に $TP \rightarrow PP \rightarrow M_1 CC$ の経路をとるものと推定される。そしてさらに後生師部伴細胞に入った光合成産物は分枝状原形質連絡を通して、それぞれ対をなす後生師管 (MSE) に送られる。Kuo ら¹¹⁾ はコムギの葉身小維管束について、メストム鞘の内側の細胞壁における壁孔と原形質連絡の分布を調べた結果、後生師部に接するメストム鞘細胞に原形質連絡が最も多く分布し、葉の向軸側と背軸側に近いメストム鞘細胞ほど原形質連絡が少なくなることを観察した。この結果はコムギの葉身小維管束においても水稲の場合と同様な移動経路をとる可能性を示唆している。

本研究の観察によって、葉肉細胞でつくられた光合成産物が原形質連絡を通して師管まで移動する可能性が示されたが、このことは移動経路としての自由空間の役割を否定するものではない。マメ科植物の小脈 (minor vein) では、伴細胞の変形とみられる A 型トランスファ細胞と、師部柔細胞の変形とみられる B 型トランスファ細胞がみつまっている。これらのトランスファ細胞は細胞壁の内部突起をもち、面積的に著しく拡大された原形質膜を通して自由空間から光合成産物を細胞内にとり込む働きをもつと考えられている^{7, 8)}。水稲の葉身小維管束にはこのようなトランスファ細胞は見られないが、後生師部の木部側に位置する伴細胞や師部柔細胞は、木部寄りの後生師管に比べて細胞が大きく、細胞質も豊富でミトコンドリアや小胞体を多量に含んでいることから、生理的活性のきわめて高い細胞とみられ、自由空間から光合成産物を積極的にとり込み、これを濃縮して師管に送り込んで師管の膨圧を高める働きをもっていることも考えられる。このように木部側の後生師部伴細胞と師部柔細胞は光合成産物の移動にとって重要な役割をもつと同時に、その豊富な細胞小器官の働きによって有機物を合成している可能性も考えられる。すなわち、木部側の後生師部伴細胞と師部柔細胞はそれぞれ木部柔細胞と原形質連絡によって連絡しているが、この木部柔細胞は木部トランスファ細胞と同じような機能をもち、道管を上昇してきた水の中から無機成分やアミノ酸などの溶質を汙過吸収し、これを木部側の後生師部伴細胞や師部柔細胞に送り込んで有機物合成のための原材料を提供

しているものと考えられる。

摘 要

水稻の第8葉葉身における小維管束構成細胞の微細構造と原形質連絡の分布状態を電顕により観察し、葉肉細胞から師管までの光合成産物の移動経路を推定した。

1. 葉緑鞘細胞の葉緑体は遠心的に配列するがミトコンドリアは求心的に配列する傾向がみられる。葉緑鞘の内側には1層の厚壁柔細胞が配列して師部を包囲するが、この細胞層は上位葉におけるメストム鞘に相当するものと考えられる。

2. 小維管束の背軸側に位置する原生師部の師管と伴細胞は、葉身の抽出展開の過程で退化し、展開後は機能を失うものと推定される。

3. 後生師部の師管は木部側に近くなるほど小型になって厚壁化するが、伴細胞はむしろ大型化して多数のミトコンドリアと小胞体をもっている。後生師部柔細胞もこの伴細胞と類似した微細構造を示す。

4. 葉緑鞘細胞はその外側の葉肉細胞と原形質連絡によって連絡する一方、厚壁柔細胞および木部柔細胞との間にもそれぞれ原形質連絡によって連絡している。木部側に位置する後生師部伴細胞は、その周囲の師部柔細胞、厚壁柔細胞および木部柔細胞とそれぞれ多くの原形質連絡によって連絡している。また師管は伴細胞とのみ分枝状原形質連絡によって連絡している。

5. これらの結果から、葉肉細胞でつくられた光合成産物は原形質連絡によって後生師部師管に送られるものと推定されるが、これと同時に後生師部の木部側に位置する伴細胞や師部柔細胞は自由空間から光合成産物を細胞内にとり込み、これを師管に送り込んでいることも考えられる。

引 用 文 献

1. BEHNKE, H. D. 1972. Sieve-tube plastids in relation to angiosperm systematics—An attempt towards a classification by ultrastructural analysis. *Bot. Rev.* **38**: 155—197.
2. 長南信雄・川原治之助・松田智明 1974. イネ科作物の葉の維管束に関する組織形態学的研究. 第1報 水稻の葉身、葉鞘および伸長節間における維管束の走向と組織. *日作紀* **43**: 425—432.
3. ———— 1972. Cytology of sieve elements in minor veins of sugar beet leaves. *New Phytol.* **71**: 161—168.
4. ———— 1973. Comparative structure of companion cells and phloem parenchyma cells in *Mimosa pudica* L. *Ann. Bot.* **37**: 625—632.
5. GEIGER, D. R. and D. A. CATALDO 1969. Leaf structure and translocation in sugar beet. *Plant Physiol.* **44**: 45—54.
6. ————, F. MALONE and D. A. CATALDO 1971. Structural evidence for a theory of vein loading of translocate. *Amer. J. Bot.* **58**: 672—675.
7. GUNNING, B. E. S., J. S. PATE and L. G. BRIARTY 1968. Specialized “transfer cells” in minor veins of leaves and their possible significance in phloem translocation. *J. Cell Biol.* **37**: 7—12.
8. ———— and J. S. PATE 1974. Transfer cells. In *Dynamic Aspects of Plant Ultrastructure*. (Ed.) A. W. ROBARDS, McGraw-Hill, England. 441—480.
9. 川田信一郎・鎌田悦男・山崎耕宇 1962. 水稻の葉、茎および根における木部の構成要素. *日作紀* **30**: 266—278.
10. KUO, J. and T. P. O'BRIEN 1974. Lignified sieve elements in the wheat leaf. *Planta* **117**: 349—353.
11. ————, T. P. O'BRIEN and M. J. CANNY 1974. Pit-field distribution, plasmodesmatal frequency, and assimilate flux in the mestome sheath cells of wheat leaves. *Planta* **121**: 97—118.
12. LAETSCH, W. M. 1971. Chloroplast structural relationships in leaves of C₄ plants. In *Photosynthesis and Photorespiration*. (Ed.) M. D. HATHCH, C. B. OSMOND and O. SLATYER, John Wiley & Sons, Inc., New York. 323—349.
13. MIYAKE, H. and E. MAEDA 1976. The fine structure of plastids in various tissues in the leaf blade of rice. *Ann. Bot.* **40**: 1131—1138.
14. O'BRIEN, T. P. and D. J. CARR 1970. A suberized layer in the cell walls of the bundle sheath of grasses. *Aust. J. Biol. Sci.* **23**: 275—287.
15. SHIN, A. P. and L. M. SRIVASTAVA 1972. The fine structure of corn phloem. *Can. J. Bot.* **50**: 839—846.
16. TURGEON, R., J. A. WEBB and R. F. EVERT 1975. Ultrastructure of minor veins in *Cucurbita pepo* leaves. *Protoplasma* **83**: 217—232.
17. WALSH, M. A. 1974. Late-formed meta-phloem sieve-element in *Zea mays* L. *Planta* **121**: 17—25.

Ultrastructure of the Small Vascular Bundles and Transfer Pathways for Photosynthate in the Leaves of Rice Plant

Makoto KANEKO, Nobuo CHONAN, Toshiaki MATSUDA
and Harunosuke KAWAHARA

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

Summary

The ultrastructure of small vascular bundles of the 8th leaf blades in rice seedlings was examined with the electron microscope.

1. In the parenchyma sheath cells (PS in Fig. 1) the chloroplasts have a centrifugal position, whereas the mitochondria have a centripetal position. The phloem is bounded by a single layer of thick-walled parenchyma cells (TP in Fig. 1), which differentiate into the mestome sheath cells in the upper leaves. The thick-walled parenchyma cells have the plastids with starch granules, mitochondria and dictyosomes. The suberized lamellae are not detected in the walls of these sheath cells.

2. The protophloem sieve elements and companion cells located abaxially within the vascular bundles show an apparent degeneration in the expanded leaf (SE^{1,2} and CC^{1,2} in Fig. 1, PSE and PCC in Fig. 4), but the degeneration is not observed in the elongating zone of the folded leaf (Fig. 7). Thus, the protophloem may degenerate during the leaf emergence and ceases to function after leaf expansion.

3. Late-formed metaphloem sieve elements (SE^{6,7} in Fig. 2) are narrow and thick-walled, but the associated companion cells (CC^{6,7} in Fig. 2) are wider than the sieve elements. The metaphloem sieve elements have the P-type plastids and a small amount of mitochondria and endoplasmic reticulum. The metaphloem companion cells contain many mitochondria and endoplasmic reticulum, and often contain osmiophilic globules. Ultrastructural features of the metaphloem parenchyma cells (PP in Fig. 2) are the same as the companion cells.

4. The distribution of plasmodesmata in transections of the small vascular bundles has been determined (Table 1). The plasmodesmata occur in the outer and inner tangential walls of the parenchyma sheath cells. The late-formed metaphloem companion cells are connected by numerous plasmodesmata with adjacent parenchyma cells of the metaphloem and metaxylem, and also with the thick-walled parenchyma cells respectively. The companion cell and the sieve element are connected by plasmodesmata which are branched on the companion cell side (Fig. 5).

The data support the view that photosynthate moves through a symplastic pathway from mesophyll to the metaphloem sieve elements. The following pathways are suggested.