水稻下位節間の挫折抵抗力に関する組織形態学的研究

第1報 下位節間の伸長過程に関する光学および電子顕微鏡観察*

松田 智明・川原 治之助・長 南 信雄

(茨城大学農学部)

昭和 57 年 4 月 28 日受理

従来、水稻の倒伏は重要な問題なので、下位節間の挫折抵抗力については種々の観点から研究が行われてきた。本研究は、これらの諸成果を土台として、主として組織学的手法を用い、水稻下位節間の構成各組織が挫折抵抗力に対して果たす役割をさらに詳しく解明しようとするものである。

まず、第1報では、伸長中の下位節間における稈径、基本柔組織、表皮、皮層繊維組織の形成過程を組織学的に観察する。従来、不伸長基部の組織の観察例や穂、葉、根と茎の生育関連についての観察は多いのであるが、水稻の伸長中の節間組織については観察例が少なく、川原ら^{6,7,8,9)}の光顕による報告が主なものである。

しかし、光顕には幾多の長所と共に、低解像力という短所がある。イネ科植物の節間伸長過程の電顕観察は、エンバクについて KAUFMAN ら⁴⁾の、ドクムギについて LAWTON ら¹⁰⁾の報告はあるが水稻についてはまだ見当たらない。そこで、水稻の下位節間の伸長過程を光顕で再度観察したのち、とくに、表皮、皮層繊維組織については電顕で観察し、その結果をここに報告する。

材料および方法

水田で慣行栽培した水稻品種コシヒカリの主稈および1次分げつの下位節間を、伸長開始期から3～5日ごとに採取した。穂首節間を第I節間として、伸長5節間のうち、第IV節間を観察対象とした。

徒手およびパラフィン切片のためには材料をFAAで固定し、作製した切片はトルイジンブルーで染色して光顕観察した。なお、稈径は長径と短径の平均値を求め、基本柔組織および表皮・皮層繊維組織の放射方向の細胞列数および厚さは、小維管束間中央部について6～8か所を測定した。

準超薄および超薄切片のためには、材料をグルター

ルアルデヒド(2～4%, pH 7.0, 0.05 M 磷酸またはカコジル酸緩衝液で稀釈)で4℃または室温で3時間固定し、その後、オスミック酸(1～2%)で2時間固定した。脱水にはエタノールを用い、スパー樹脂に包埋した。準超薄切片はメチレンブルーと塩基性フクシンで染色して光顕観察し、超薄切片はメッシュをウランと鉛で2重染色して電顕観察した。

観察結果および考察

1. 稈径、基本柔組織の形成過程の観察

稈径、基本柔組織の形成過程に関する光顕観察結果は、川原ら^{7,8,9)}のトネワセについての報告とはほぼ一致した。それ故、ここでは、挫折抵抗力の考察に関連する、コシヒカリについての二、三の観察事項を記述しておくにとどめる。

供試したコシヒカリの稈長は85.7 cm、第I～V節間長はそれぞれ、32.9, 20.2, 17.1, 10.4, 5.1 cmで、出穂期は8月4日、第IV節間の伸長期は7月12～27日であった。

第1図に急速伸長中の第IV節間(節間長4.4 cm)の稈径、並びに、基本柔組織および表皮・皮層繊維組織の厚さを示した。節間基部の直径は約3 mmであって、この値は第IV節間伸長期を通じてほとんど変化しない。そして、稈径は節間基部から約20 mmの間に急速に肥大するが、それは基本柔組織に関しては、横断面における細胞分裂によるものではなく、細胞の肥大によるものである。また、最終稈径は3.9 mmであるから、伸長過程において、稈径は基部の直径の約30%を増加したに過ぎない。

稈壁の厚さはその90%以上を占める基本柔組織の厚さによってほとんど左右される。基本柔組織の放射方向の細胞列数は節間基部から15 mmの間に、伸長に伴う髄部の破生崩壊によって、約40列から20列に半減し、厚さも約25%薄くなる。

2. 稈径、基本柔組織の形成に関する考察

第1図にみたように、稈径の約70%は節間伸長開

* 一部は第160回(昭和50年10月)および第171回講演会(昭和56年4月)において発表。

Fig. 1. Tissue development of the 4th internode in rapidly elongating stage.

始以前にすでに決定されているのであるから、この点を考察してみる必要がある。

猪ノ坂²⁾、川原ら^{6,7)}によれば、生長点に n 葉が分化するとき、不伸長茎の稈径肥大に関する並側(並層)分裂と放射分裂^{注1)}は、生長点から $n-4$ 要素まで認められ、 $n-5$ 要素には認められない。伸長茎第 V 節間の形成期は幼穂分化初期に当たるが、生長点直下における茎形成分裂組織のパターンは不伸長茎の場合と同様である。そして、第 V 節間の場合には、不伸長茎ならば分裂の終了しているはずの $n-5$ 要素に相当する時期に第 V 節間に部間分裂組織が分化して急速伸長する。そして、ある分げつの稈径は分げつ発生以後の要素数が増すにつれて、1 要素ごとに、徐々に肥大し、第 V 節間に至って最大となり、第 IV 節間の稈径は第 V 節間の稈径の影響を受ける。このような形成過程を考えると、 n 要素の稈径は $n \pm 1$ 要素の稈径の制約を強くうけるので、 n 要素の稈径のみを急激に肥大させることは困難である。このため、伸長茎下位節間の稈径は、その分げつの要素数が多いほど、すなわち、早期に出る低次分げつほど大となる傾向が一般にみられる。

注1) 川原ら⁶⁾は横断面の分裂をすべて並側分裂としたが、正確には、並側と放射の両分裂が含まれている。

ことになる。そして、稈径が大となることは、葉幅や葉身長の増加を伴うことが多い¹²⁾ので、下位節間に加わる曲げモーメントも同時に大となり易い。

稈壁の 90% 以上を占める基本柔組織の厚さは、節間伸長以前の厚さと急速伸長に伴う髓部の破生崩壊の程度によって左右される。一般に、節間長と稈壁の厚さの間には明瞭な相関はないが、強度に徒長した下位節間では、節間長と稈壁の厚さの間に負の相関が認められている^{5,11)}。

3. 表皮、皮層繊維組織の形成過程の観察

(1) 表皮

光顕による観察結果は川原ら⁸⁾の報告とほぼ一致するので、考察に関連する二、三の事項についてとくに述べる。部間分裂組織の下端を基点とすると、急速伸長中のコシヒカリの第 IV 節間では、表皮の長・短細胞、珪酸・コルク細胞、毛茸の分化は基点から約 3.5 mm までに終り(分化帯)、長細胞の伸長は基点から約 35 mm で停止して(伸長帯)、細胞長は約 200 μ m となる。また、表皮細胞の横断面における放射分裂は部間分裂組織で認められる。これらを電顕で観察すると次のような様相を呈する。

第 2 図は部間分裂組織における垂側(垂層)分裂後間もない表皮縦断面である。部間分裂組織における表皮細胞はほぼ立方体で、細胞中央に大型の核(n)があり、核の周囲に中型の液胞(v)が配置している。細胞質中にはミトコンドリア(m)が多く、ゴルジ体(g)と粗面小胞体(er)の多くは原形質連絡(pd)に富む垂側壁に沿って分布している。プラスチド(pl)中には微小なでんぷん粒が含まれている。

第 3 図は短細胞(sc)分化直後の表皮縦断面である。短細胞の分化は、やや伸長した長細胞(lc)の核が細胞上方に片寄り、不等垂側分裂して行われる。この時期は細胞質中のリボソーム分布密度が著しく高い。

第 4 図は短細胞の再分裂によって、コルク細胞(cc)と珪酸細胞(si)の対が分化した表皮縦断面である。分化後しばらくの間、両細胞は形態的には差異が認められないが、伸長帯において、節間の基部側がコルク細胞に、その上方が珪酸細胞になる。この様相はエンバクの場合⁴⁾とよく似ていた。

第 5 図は伸長初期の毛茸の縦断面である。節間上方に向って伸長中の毛茸の先端部には、ミトコンドリア、粗面小胞体、ゴルジ体、プラスチドなどの細胞小器官が局在し、リボソーム分布密度が高く維持されていた。

Abbreviations: **cc**, cork cell; **cf**, cortical fiber; **ep**, epidermal cell; **er**, rough endoplasmic reticulum; **g**, Golgi apparatus; **gv**, Golgi vesicle; **lc**, long cell; **m**, mitochondria; **n**, nucleus; **o**, osmiophilic globule; **pd**, plasmodesmata; **pl**, plastid; **sc**, short cell; **si**, silica cell; **v**, vacuole.

Figs. 2-5. Longitudinal sections of epidermis.

Fig. 2. Epidermal cells in intercalary meristem. $\times 7,300$.

Fig. 3. A long cell and a short cell just differentiated. $\times 6,700$.

Fig. 4. A silica cell and a cork cell just differentiated. $\times 11,200$.

Fig. 5. A elongating trichome. $\times 7,000$.

Figs. 6. ($\times 6,800$) and **7** ($\times 7,500$). Longitudinal sections of epidermis and cortical fibers in intercalary meristem, showing cell walls just formed anticlinally ($\Rightarrow$) in Fig. 6 and periclinally ($\blacktriangleright$) in Fig. 7.

Figs. 8 ($\times 5,600$) and **9** ($\times 5,700$). Transections of epidermis and cortical fibers in intercalary meristem. Arrows ($\Rightarrow$) and arrow heads ($\blacktriangleright$) indicate cell walls just formed radially and periclinally, respectively.

Fig. 10. Longitudinal section of the tip of cortical fiber cell growing intrusively. $\times 15,400$.

Figs. 11. ($\times 4,500$) and **12** ($\times 13,300$). Transections of cortical fibers elongating rapidly. Asterisks (*) indicate the tips of cortical fiber cell growing intrusively.

Figs. 13 ($\times 20,500$) and **14** ($\times 20,300$). Longitudinal sections of middle part of epidermal cell (Fig. 13) and cortical fiber cell (Fig. 14) elongating rapidly. Note the numerous organelles, especially Golgi apparatus and rough endoplasmic reticulum. All bars = $1.0 \mu\text{m}$.

（2）皮層繊維組織

光顕による観察結果は川原ら⁸⁾の報告とはほぼ一致するので、考察に関連する二、三の事項について述べる。急速伸長中のコシヒカリの第IV節間では、皮層繊維組織の垂側分裂は基点から約1.2mmの間で認められる。ひきつづき、細胞伸長は基点から約35mmまで続き（伸長帯）、顕著な割り込み生長^{注2)}が認められ、平均細胞長は1.2mmとなる。また、横断面における並側と放射分裂は基点から約2.5mmまでに終り、この間に放射方向の細胞列数は3列から5列に増加する。伸長帯では割り込み生長があって、細胞列数は最終的には6～7列となる。その間、細胞直径の肥大も伴うので、表皮・皮層繊維組織の厚さは、第1図のようなカーブを辿って基点から35mmの部分において約2倍となる。

また、表皮に接する皮層繊維細胞列を第1列とすると、内側の第5～7列に向って細胞径は大となる。

小維管束の周辺では、小維管束鞘と皮層繊維組織の境界が明瞭ではなく、細胞径の小さい繊維細胞が発達しているが、その発達程度は小維管束間の皮層繊維組織の発達程度と正の相関がある。これらを電顕で観察すると次のような様相を呈する。

第6、7図は部間分裂組織における表皮、皮層繊維組織の縦断面である。第6図には垂側分裂後間もない皮層繊維細胞壁（➡印）がみられるが、このような垂側分裂の頻度は皮層繊維第1列の細胞で最も高かった。第7図では並側分裂後間もない並側壁（▶印）が皮層繊維第1列の細胞に観察できるが、このようにして、細胞列数は3から5に増加する。部間分裂組織における皮層繊維細胞の特徴は、細胞中央の長い核（第7図n）とかなり大きな液胞である。しかし、リボソームの分布密度はかなり高く、ミトコンドリア、ゴルジ体、粗面小胞体、でんぷん粒を含むプラスチドなどの細胞小器官と共に好オスミウム性顆粒（○）が多量に認められる。

第8、9図は部間分裂組織における表皮、皮層繊維組織の横断面である。皮層繊維細胞は横断面では5～7角形を呈し、並側分裂（第9図▶印）のほかに、縦断面では認められない放射分裂（➡印）が頻度高く認められる。皮層繊維細胞の並側分裂は第1列でその頻度が高いが、放射分裂は第1～3列で認められる。

部間分裂組織における皮層繊維細胞の伸長は緩慢で、縦断面でみた細胞末端部の形状は表皮に似て長方

形である。しかし、急速伸長を開始すると垂側壁が傾斜し、次第に細胞の両末端部は細く尖り、繊維細胞特有の形状を呈するようになる。

第10図は伸長帯における皮層繊維細胞末端部の縦断面である。割り込み生長を行っている細胞末端部では細胞質濃度が高いという光顕観察⁸⁾があるように、末端部では液胞は小さく、細胞基質の電子密度が高く、細胞小器官とくにミトコンドリアとリボソームの分布密度が高い点に注目すべきであろう。すなわち、この部分は強い代謝活性を有すると考えられる。

第11、12図は伸長帯における皮層繊維組織の横断面である。第8、9図（部間分裂組織）との比較から明らかなように、伸長帯では割り込み生長部分（*印）の認められる頻度が増し、組織としての細胞配列が乱れて不規則になり、細胞列数も1～2列増加する結果となる。

第13図は伸長帯における表皮長細胞、第14図は伸長帯における皮層繊維細胞中央部の縦断面である。伸長帯では皮層繊維細胞の中央を大型の液胞が占めるが、細胞周辺部の細胞質中には、表皮細胞と同様に、ゴルジ体および粗面小胞体の著しい増加とリボソームの高密度分布が認められる。また、急速伸長に伴って、プラスチド中のでんぷん粒および好オスミウム性顆粒はともに減少あるいは消失する。

なお、上記のような細胞小器官の様相は、小維管束間、小維管束周辺部、並びに、小維管束鞘の各繊維細胞においてはほぼ同様である。

4. 表皮、皮層繊維組織の形成に関する考察

観察結果から明らかなように、皮層繊維組織の厚さは、部間分裂組織における並側と放射分裂、伸長帯での割り込み生長および細胞径の肥大の程度によって決まる。そして、割り込み生長によって細胞配列が乱れる。

一方、部間分裂組織および伸長帯の表皮と皮層繊維細胞において、細胞小器官が密度高く分布していたが、これは、急速な細胞生長に必要な多量のたんぱく質や壁材料の供給と密接に関連した現象であろう。また、部間分裂組織の表皮と皮層繊維細胞に多量に認められた好オスミウム性顆粒とでんぷん粒が伸長帯において減少あるいは消失したのは、これらの含有物が一時的な貯蔵物質であり、急速な細胞伸長に伴って消費されたものと考えられる。

また、繊維細胞の割り込み生長の際、細胞末端部において、細胞小器官とくにミトコンドリアとリボソームの高密度分布がみられた。このような先端生長部に

注2) 川原ら⁸⁾は“迂り生長”を用いたが、最近では“割り込み生長”が一般に用いられる。

おける細胞小器官の高密度分布は毛茸(第5図)でもみられたが、他の植物の根毛¹⁾や花粉管²⁾などでも認められており、一般的な現象と考えてよいであろう。

このように考えてくると、横断面における皮層繊維組織の厚さ、細胞列数、細胞直径、細胞配列の乱れの程度、皮層繊維細胞長などは、皮層繊維組織の発達程度を示す指標となり、それらを大きく発達させるには皮層繊維組織の高い代謝活性が要求されることになる。さらに、皮層繊維細胞の割り込み生長が旺盛であればあるほど、繊維細胞相互の接触面積が広くなり、結合が強化されることになる。以上のような横断面と縦断面の繊維組織の発達は、いわゆる機械的強度(挫折重、圧縮並びに引張抵抗力)を増大することになるであろう。

以上が部間分裂組織から伸長帯における表皮、皮層繊維組織の発達の様相である。ひきつづいて、細胞伸長停止後、2次壁肥厚とリグニン沈積が行われて表皮、皮層繊維組織は完成するが、これらについては第2報において検討したい。

摘 要

挫折抵抗力を検討するために、水稻第IV節間の伸長過程を光顕と電顕によって観察した。

節間伸長中に、第IV節間の稈径は節間基部のそれに比して約30%増加し、基本柔組織の厚さは髓部の破生崩壊によって半減し、表皮、皮層繊維組織の厚さは約2倍となる。皮層繊維組織の厚さは、部間分裂組織における並側分裂と放射分裂、伸長帯における割り込み生長と細胞径の肥大の程度によって決定する。部間分裂組織および伸長帯における表皮、皮層繊維細胞では細胞小器官の分布密度が高い。また、好オスミウム性顆粒やでんぷんも多いが、これらは細胞伸長に伴って減少あるいは消失する。割り込み生長中の皮層繊維細胞末端部では、とくに、ミトコンドリアをはじめとする細胞小器官の分布密度が著しく高い。

引 用 文 献

1. BONNETT, H.T., Jr. and E.H. NEWCOMB 1966. Coated vesicles and other cytoplasmic components of growing root hairs of radish. *protoplasma* **62**: 59—75.
2. 猪ノ坂正之 1962. 稲の維管束の分化発達及び維管束による各器官の相互連絡と成育との関係についての研究. 宮崎大農研報 **7**: 15—116.
3. JENSEN, W.A. and D.B. FISHER 1968. Cotton embryogenesis: The entrance and discharge of the pollen tube in the embryo sac. *Planta* **78**: 158—183.
4. KAUFMAN, P.B., L.B. PETERING and J.G. SMITH 1970. Ultrastructural development of cork-silica cell pairs in *Avena* internodal epidermis. *Bot. Gaz.* **131**: 173—185.
5. 川原治之助・中里見清 1966. 稲の形態形成に関する研究 第1報 霞が浦・利根川流域における栽培条件を異にした水稻稈組織の比較. 日作紀 **34**: 329—336.
6. ———・太田敏郎・長南信雄 1968. ———. 第2報 水稻地上部における維管束の分化と器官・組織の形成との関連について. 茨城大学農学部学術報 **16**: 7—41.
7. ———・長南信雄・和田 清 1968. ———. 第3報 葉、穂、稈の伸長の相互関係および稈の分裂組織について. 日作紀 **37**: 372—383.
8. ———・和田 清 1968. ———. 第4報 稈の表皮および皮層繊維の形成について. 日作紀 **37**: 384—392.
9. ———・——— 1968. ———. 第6報 稈構成細胞壁の構造、とくに2次細胞壁における微繊維の走向について. 日作紀 **37**: 597—607.
10. LAWTON, J.R., P.J. HARRIS and B.E. JUNIPER 1979. Ultrastructural aspects of the development of fibres from the flowering stem of *Lolium temulentum* L. *New Phytol.* **82**: 529—536.
11. 宮城県立農業試験場 1958. 昭和32年度に於ける水稻倒伏の実態. 1—110.
12. 山崎耕宇 1963. 水稻の葉の形態形成に関する研究 III. 一、二の環境条件が葉の形態形成におよぼす影響. 日作紀 **32**: 145—151.

Histological Studies on Breaking Resistance of Lower Internodes in Rice Culm

I. Observation on histogenesis of elongating internodes with light and electron microscope

Toshiaki MATSUDA, Harunosuke KAWAHARA and Nobuo CHONAN
(Faculty of Agriculture, Ibaraki University, Ibaraki 300-03)

Summary

Histogenesis of the 4th internode from the top of rice culm, var. Koshihikari, was observed in the rapidly elongating stage with light and electron microscope.

The materials, for preparation to electron microscope, were fixed with 2—4% glutaraldehyde, postfixed with 1—2% osmium tetroxide, and embedded in Spurr's resin. Meshes were stained with uranium and lead.

Proliferation and enlargement of the tissues at the base of internode bring approximately 30% increase in diameter, reduction by half in thickness of the fundamental parenchyma and duplication in total thickness of the epidermis and cortical fibers (Fig. 1).

Epidermal cells, just above the intercalary meristem, differentiate to long and short cells (Fig. 3). The short cells again differentiate to silica cells, cork cells and trichomes (Figs. 4 and 5). The long cells elongate in the range of 35 mm above the intercalary meristem and attain a length of about 200 μ m.

Cortical fiber cells divide anticlinally, periclinally and radially in the zone of intercalary meristem, and in the range of 35 mm above it, they elongate rapidly to a length of average 1.2 mm (Figs. 6—9). Meanwhile, the number of periclinal rows in cortical fibers increases from 3 to 5—7, and the cell arrangement falls into disorder by intrusive growth.

The intercalary meristematic cells have dense cytoplasm, and contain a number of starch grain and osmiophilic globules, which decrease during cell elongation.

Dense cytoplasm, a large number of mitochondria and ribosomes are represented by the tips of the cortical fiber cells growing intrusively (Figs. 10—13).

We think, therefore, that the developmental activities of the cortical fibers are reflected in the tissue thickness, the number of periclinal rows, the degree of rows irregularity and the cell length.