ナツミカン *Citrus natsudaidai* Hayata 果実の毛状体の起源と発生

杉山明子^{*1}、坂口修一²

^{*1}埼玉女子短期大学、²奈良女子大学大学院人間文化研究科人間環境科学

(*連絡先：〒350-1227 埼玉県日高市女影 1616)

Origin and development of juice sacs in the fruits of *Citrus natsudaidai* Hayata.

Mitsuko Sugiyama^{*1} and Shuichi Sakaguchi²

¹Saitama Women's Junior College, 1616 Onakage, Hidaka City, Saitama 350-1227, Japan

²The Division of Human Environmental Sciences, Graduate School of Human Culture,

Nara Women's University, Nara City, Nara 630-8506, Japan

(*Author for correspondence)

Received December 28, 2002

要旨：ミカン状果の子房内に生じる毛状体の発生を研究した。毛状体はミカン状果の成熟に伴い、可食部である粒状の囊（砂じょう）へと変化する構造体である。観察の結果、毛状体は、子房内腔の背軸側（子房の外に近い側）に面した表皮および次表皮の細胞層を含む内果皮組織から発生を開始した。果実の成熟にしたがい、毛状体は成長し、外側の細胞層を残して内側の柔組織が崩壊し、毛状体内腔は果汁で満たされた。すなわち毛状体は、発生上、多細胞性であるが、内部細胞が崩壊することにより、一見、巨大単細胞状の囊構造となることがわかった。また、受粉前後において、子房内腔の向軸側（子房の中軸側）に位置する珠柄の基部に、単細胞性の毛状突起が認められた。この毛状突起は、子房が成熟するにつれて退化消失した。この構造については、これまで適当な名称がないため、珠柄の毛と呼ぶこととした。

Summary: Initiation and development of the juice sac of the hespidium were studied in *Citrus natsudaidai*. The study was carried out with counter stained sections using optical microscopes. In the present study, two types of hairy protrusions were found in the ovary locules in the different stages of fruit development. In a young flower unicellular hairs arose at the funicular base of the ovary and degenerated after the pollination. There is no previous report on this structure, and the term 'funicular hair' is given tentatively. After the pollination, the multicellular juice sacs were initiated at the dorsal side of ovary locule. The epidermis of the endocarp gave rise to the epidermis of the juice sac. The subepidermal cells of the endocarp also underwent cell division to construct the internal structure of the club-shaped juice sac. The internal cells of the juice sac became vacuolated as the fruit developed and degenerated at full maturation. The carpel was occupied with elongated juice sacs that were filled with edible juice.

Key words: *Citrus*, development of juice sac, fruit, funicular hair, hespidium

1. はじめに

ミカン状果の果実は酸味を多く含み、晩春から初夏にかけて可食となる。食用とするのは、子房に密に生じる毛状体（砂じょう：juice sacs, juice vesicle）に含まれる果汁である。Rauh (1950)やHartl (1957)およびEsau (1977)は、若い果実の顕微鏡観察などにに基づき、この毛状体が、子房内壁の表皮と次表皮の細胞から由来する多細胞性の突起構造であると記述している。一方、成熟した果実の毛状体は一見して、内部に細胞液を貯えた巨大な単細胞のような印象を与

Figures 1-4. 1: A young fruit (f) of *Citrus natsudaikai* at the shoot terminal. 2: A transverse section of a mature fruit showing the outer waxy exocarp (x), pulpy mesocarp (m) and membranous endocarp (n) with fully packed juice sacs (j). 3: A tuft of funicular hairs (fh) arise at the base of two ovules (o) on the adaxial side of the ovary locule (l), while on the abaxial side, the initiation of juice sacs is observed. The young fruit, whose diameter (D) was 5 mm, was collected on June 21, 1997. Arrow labeled with out indicates the direction to the outside of the fruit. 4: Magnified view of funicular hairs. Bars= 20 μ m in 3 and 15 μ m in 4.

え、従来から、ミカン状果の毛状体の単細胞説が広く流布する原因となっている。成熟段階の毛状体の構造は、固定・切片化の作業が難しく、顕微鏡による組織学的記載は筆者たちの知る限りこれまでなされていない。ミカンは身近な教材としてよく用いられる事もあり、本研究では、毛状体が子房の内壁から発生する初期過程から成熟段階に至るまでの発生過程を一貫して顕微鏡で観察し、本来、多細胞であるはずの構造が、単細胞状に見えるようになる理由を解明することとした。

2. 材料と方法

ナツミカン *Citrus natsudaikai* Hayata はミカン科の木本である。葉はほとんど全縁、楕円形で革質、葉柄は長さ 1.5 ~ 4 cm、ミカン属のなかでは例外的で、葉柄に翼のないものが多いが、時に弱い翼を生じることもある。当年枝は緑色を呈し、芳香を放つ白色の花が 1 ~ 数個生じ、春 ~ 初夏に開花する。数個の花を生じる場合には穂状のまばらな花序をつくる。花は頂生先熟で、頂生する花が最も大きく、受粉・結実するのは頂生する花であることが多い (Fig. 1)。萼片は 5 枚で緑色、表面は有毛である。花弁は 5 枚を生じる。雄ずいは多数、花糸は基部から合着するが葯は離生する。雌ずいは多くの場合、13-15 個の子房室からなり、柱頭から花柱は合着する。子房は上位、花床は子房基部を取り囲むように円盤状に盛り上がる。子房室には 1 ~ 数個の倒生胚珠を生じる。

材料のナツミカンは東京大学大学院理学系研究科付属植物園で栽培されているものを用いた。検体試料は 1998 年から 2001 年に、春～初夏の花の時期からミカン状果が完熟する翌年の春までの各成熟段階の花と果実を採集し、ホルマリン・酢酸・50%エタノール固定液 (FAA) で固定した。比較的若い段階の固定試料は、パラプラストに包埋して切片化した。すなわち、通常の第三ブチルアルコール法により脱水後、パラプラストに包埋し、回転式マイクロトームにより厚

Figures 5–10. 5: Juice sacs (j) are initiated on the abaxial side of the ovary locule (l). The fruit (D = 3.5 mm) was collected on May 19, 1999. 6: Larger view of initiation of a juice sac. The fruit (D = 3 mm) was collected on May 11, 1999. 7: Elongated club-shaped juice sacs. The fruit (D = 12 mm) was collected on June 15, 1997. 8: Cross view of the juice sac. The fruit (D = 48 mm) was collected on Nov. 18, 1998. 9: Magnified view of figure 8. 10: The juice sac of the matured fruit, in which the inner parenchyma cells have degenerated. The fruit (D = 81 mm) was collected on July 20, 1999. Bars = 5 μ m in 5 and 6, 20 μ m in 7 and 200 μ m in 8–10. **Arrows** labeled with **out** indicate the direction to the outside of the fruit.

さ 5~15 μm の切片を作成し、ヘマトキシリン、サフラニン、ファストグリーンによる多重染色を行った (Sass 1958)。より成熟した段階の試料は、エタノール系列で脱水後、Historesin Plus 樹脂 (Leica) に包埋し、回転式マイクロトームで約 6 μm の切片とし、ヘマトキシリンで染色した。試料は光学顕微鏡 (Nikon Labophoto および Olympus BX50) で観察し、デジタルカメラ (Nikon Coolpix 900 および同 995) で写真撮影した。

3. 観察結果

成熟した果実の果皮は、オレンジ色をして多数の油腺を分布する外果皮、白色でパルプ状の中果皮、薄い膜状の内果皮からなる。若い果実ではパルプ状の中果皮は油腺を生じる外果皮の5倍程度の厚みを持つが、果実が成熟するにつれてパルプ状の中果皮は相対的に薄くなる。内果皮で囲まれた内腔には毛状体がぎっしり詰まっている (Figs. 1 & 2)。

ナツミカンの子房内に生じる毛状の構造体には2種類あることが観察された。1つは若い花の胚珠基部に見られ、内果皮の表皮に起源する毛状の突起体であり (Figs. 3 & 4)、他は受粉後に子房の発達に伴って、背軸側 (子房外部に近い側) の子房内壁から起源する毛状体である (Figs. 3 & 5-10)。若い花の子房室の珠柄基部に生じる毛状の突起体は珠柄基部の表皮細胞が伸長した単細胞の構造である (Fig. 4)。受粉後果実の成熟に伴いこの単細胞の毛状の突起は消失する。

受粉後すぐに始原するのが、子房内腔背軸側の内果皮の表皮に由来する毛状体である (Figs. 3, 5 & 6)。毛状体は、内果皮の表皮細胞が垂層分裂をおこない、それに伴い次表皮細胞が垂層分裂と並層分裂を行うことで生じる (Fig. 5)。内果皮の表皮細胞は毛状体の表皮となり、次表皮細胞に由来する内側の細胞群を被う (Figs. 5-7)。内果皮の表皮がそのまま毛状体の表皮になることは、毛状体の発生初期に内果皮の表皮と毛状体の表皮とが連続していることと、毛状体の発生を通じて、表層の細胞層が一定の厚さをもった連続したシートを成しており、並層分裂が観察されないことから、推定される。毛状体の基部は早い時期に分裂を停止するが、頂端部位は分裂を続け、さらに伸長し、太さも増して棍棒状となり果実の成熟に従い子房室内を埋める (Figs. 2 & 7)。子房室を埋める毛状体は全てが同時に発生するものではなく、背軸側の内果皮から発生が始まり、順次、向軸方向 (子房の中軸方向) へと発生部位が広がる。

果実の成熟が進むと、多細胞の毛状体の中心部位の柔細胞は液胞化し、その後の成熟に伴い液胞化した細胞の崩壊が進む (Figs. 8-10)。すなわち、成熟に近づいた果実の毛状体の横断切片では、表皮とこれを裏打ちする数層の細胞層、および、その内方に液胞化の著しく進んだ柔細胞が見られる (Figs. 8 & 9)。さらに果実の成熟が進むと、中央部の液胞化した柔組織の細胞壁が崩壊し、表皮とこれを裏打ちする細胞層に被われた毛状体は果汁を蓄えた構造となる (Fig. 10)。

4. 考察

本研究において、光学顕微鏡を用いたマイクロトーム切片の観察結果から次のことが明らかになった。

ミカン状果の子房室を埋める毛状体は子房室の背軸側の内果皮に生じる多細胞構造体で、内果皮の表皮と次表皮に由来する。Esau (1977) は、Citrus 属の毛状体への次表皮の関与について、“... subepidermal layer may add cells also.” とあいまいな表現をしているが、少なくともナツミカンの場合、次表皮の関与は明らかである (Figs. 5 & 6)。むしろ、内果皮のさらに内方の細胞層が毛状体へ細胞を供給している可能性も否定できない。

ミカン状果の果実の成熟に従って、毛状体の内側の細胞から順次液胞化が進み、細胞壁が崩壊して、毛状体は表皮とこれを裏打ちする数層の細胞層に囲まれた中に果汁を含むようになる。果実が成熟したときの毛状体の様子が俗説としてミカン状果の子房室の毛状体が単細胞であると誤解されてきた理由と考えられる。

今回の発生的観察の結果、子房内腔の背軸側の内果皮に起源する毛状体とは別に、花の若い時期に珠柄の基部に単細胞性の突起が密に生じることが明らかになった。この毛状の突起は長さ 20 μm 前後であった。この珠柄基部の構造体については、これまでに報告が無いことから、この毛状の突起体を珠柄の毛 (funicular hair) とし、多細胞性で子房内腔の背軸側から生じる毛状体 (juice sac) と区別することにした。珠柄の毛は毛状体が発生するまでは、顕著に観察でき

るが、果実の成熟にしたがって退化消失することも明らかにされた。

4. 謝辞

材料の提供の便宜をはかっていただいた東京大学大学院理学系研究科附属植物園長邑田仁教授、固定試料の処理などに実験室の使用、その他この研究を行うに当たって必要な器具、薬品の提供などの便宜をはかっていただいた東京大学総合資料博物館大場秀章教授に深謝いたします。

引用文献

Esau, K. (1977) *Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed. John Wiley and Sons, New York; pp. 439–440.

Hartl, D. (1957) Struktur und Herkunft des Endokarps der Rutaceen. *Beitr. Biol. Pfl.* 34: 35–49.

Rauh, W. (1950) *Morphologie der Nutzpflanzen*. Quelle & Meyer Verlag, Wiesbaden

(日本語訳: ヴェルナー ラウ著 中村信一・戸部博訳 (1999) 植物形態の事典 朝倉書店; pp. 288–292)

Sass, J.E. (1958) *Botanical Microtechnique*. The Iowa State University Press. Iowa