

Saccharum officinarum L. の気孔構造について

池 畑 勇 作

YUSAKU IKEHATA: Structure of the stomata of *Saccharum officinarum* L.

Received March 31, 1972

Abstract

The stomata of the *Saccharum officinarum* L. belong to the SCHWENDENER's Gramineae type classified according to the dumb-bell shaped guard cell in its longitudinal section. The author made a schema of structure of the stomata.

The mechanism of stomatal movements is correlated with this peculiar construction of the guard cells as SCHWEDENER explained, and this may be asserted more positively by the fact that both ends of the stomatic pore extend to the middle part of the guard cells.

The author recognized close connection between the guard cell and the subsidiary cell concerning the structure and it suggests that the latter may have some role in the stomatal movements as KUIJPER described.

1. 緒 言

気孔は植物の光合成、蒸散など重要な生理作用におけるガス体の通路を構成しており、その構造、開閉の機作については、古くから研究されている。SCHWENDENER (1889) は多数のイネ科およびカヤツリグサ科植物について、これら植物の気孔は特殊な構造を有することを見出し、これを Gramineae type として他と区別した。その特徴は孔辺細胞の縦断面が唾鈴状をなすことで中央部のくびれた部分は壁が肥厚して、内部の空隙は狭道 (canal) となるが、両端は膨大して薄膜の袋状となっていることである。

DICKHOFF (1912), HABERLANDT (1924) および FITTING (1951) も同様の特殊構造を認めている。FITTING は孔辺細胞の開閉機構に関して、孔辺細胞が水平に変形運動して開閉を行なう型と、垂直に変形運動して開閉を行なう型の2型を区別し、前者の代表として Gramineae type と Amaryllidaceae type をあげ、後者の代表として Mnium type をあげている。

しかし KUIJPER (1914) は *Saccharum* の気孔構造は前述の Gramineae type とはかなり異なること、従ってその開閉機作も別の様式によるべきことを述べている。筆者はこれらの点について知見を得るため実験を行なった。

御指導を賜った恩師前名城大学学長故日比野信一氏、前新潟大学教授相馬悌介氏に深く感謝の意を表する。

2. 実験材料および方法

供試材料は栽培品種2725 P.O.J. および2883 P.O.J. の成熟葉を用い、片切を作り、また Schulzes macerations fluid やクロム酸、硫酸混合試薬を用いて maceration を行ない、あるいは灰像を作る等の方法により構造を解明した。灰像を検鏡する際、墨汁で処理すると骨格を明瞭にみる事ができたので、しばしばこの処理を行なった。

3. 結果および考察

1) 外部形態

葉片の表皮全面は表裏とも蠟物質で被われており、わずかに孔 (stomatic pore) の部分が除かれている。この蠟物質は気孔面上部にはとくに多量に塊状に堆積し、孔に接する部分は楕状の突起となっている (図1)。

蠟被覆をのぞいて気孔を上面から観察すると、気孔は相接するほぼ矩形の2つの孔辺細胞と、その両側に各1つずつ付随するところの紡錘形を縦に半割したような2つの副細胞からなり、全体として楕円形を示すのがみられる。大きさは縦40 μ 、横20 μ 内外である。相対する2つの孔辺細胞は互いに中央の孔道 (pore-passage) に向って軽い傾斜をなし、前庭 (front cavity) を形成する (図2)。

つぎに気孔を下面から観察すると、唾鈴状の孔辺細胞の膨大部が顕著にあらわれ、また副細胞は中央部において孔辺細胞の一部分を被っているのが認められる (図3)。

2) 内部形態

各部の切片を作ってその内部形態を調査した。中央部の横断切片においては、孔辺細胞の横断面積は最も小さくなり、ほぼ矩形を示す。細胞壁の肥厚度がもっとも高く、内部の空隙は著しく縮小し、空隙の形は楕円形をなしている。細胞壁の厚さは空隙の上下において最も厚く、内側すなわち孔道に面する部分がこれに次ぎ、副細胞に接する部分は最もうすく、副細胞の細胞壁と同程度までうすくなっている。副細胞はこの中央部において横断面積が最大となり、細胞膜は一樣にうすく、典型的な柔細胞の形態をなす (図5、図6)。

つぎに中央部と孔辺細胞膨大部との中間、すなわち移行部について横断切片を作ると、孔辺細胞の横断面は気腔 (air chamber) の方向、すなわち葉の垂直方向に長くのびた矩形となるのが認められる。内部の空隙は上下、とくに下方 (葉の裏面の方向) に長くのびて、不規則な形をとるにいたるが、その副細胞に接する部分は、依然として非常にうすい壁となっている (図7、図8)。

さらに孔辺細胞膨大部の横断切片については、孔辺細胞の横断面積は移行部と大して変わらないが、内部の空隙は著しく拡大して卵形をなし、壁は上部がやや肥厚するが、他は均一にうすい壁となっている。副細胞の横断面積は中央部、移行部、膨大部と次第に小さくなる (図9、図10)。

中央部縦断切片については、孔辺細胞が唾鈴状をなしているのが明瞭に認められ、肥厚の程度は空隙の上部においてとくに著しく、膨大部の上部にまで及んでいる (図11)。

3) 気孔の内容物

気孔細胞 (孔辺細胞+副細胞) の内容物について検鏡した結果はつぎのごとくである (図4)。

(1) 原形質 孔辺細胞にも副細胞にも豊富に存在し、その中に核を保っている。孔辺細胞の canal の中にも認められる。

(2) 核 孔辺細胞、副細胞ともに通常1つずつの核を有する。一般に副細胞の核の方が大きい。

(3) 葉緑体 孔辺細胞の膨大部にのみ見出されるが、通常の葉緑体のごとき球状をなさず、複雑な形状を示す。すなわち一部分は非常に小さな粒状となって散在するが、大部分は澱粉を包んでコロイド状の塊をなす。この形は葉片の同化組織内の葉緑体と非常によく似ている。

(4) 澱粉 孔辺細胞にのみ見出され、おもにその膨大部にみられるが、canalの部分にもまれに存在する。ほぼ 1.5μ 以下の小さな球状の同化澱粉とやや大形の貯蔵澱粉と思われるものとの2種類があり、多くは葉緑体に包まれて存在するが、別個にもみられる。

(5) 油脂 副細胞には1~3つの Sudan III によくそまる光輝ある滴状の物質が存在するが、油脂に属するものと思われる。

4) 気孔の分析調査

気孔の構造をさらに解明するため、maceration を行ない、さらに灰像を作って分析を試みた。maceration を行なうことにより、表皮細胞から分離した気孔を容易に得ることができ。しかし孔辺細胞と副細胞は緊密に結合して、両者の分離はきわめて困難であり、この両細胞の構造的な関連を推察することができる(図13, 図14)。

葉片をを坩堝の中で静かに焼いて灰にすると、気孔の骨格を示す灰像が得られるが、本方法による重要な知見は、孔の両端が常に孔辺細胞の膨大部の中央にまで達していることである(図12)。この事実は気孔の開閉機作を考察するについて重要な手掛りとなるものである。

5) 気孔の立体構造

以上述べた気孔の外部形態、内部形態、気孔細胞の内容物、気孔の分析調査等により得られた結果を総合して、筆者は気孔の立体構造に関して図15の模式図を提供するものである。

6) 気孔の構造と開閉機構に関する考察

SCHWENDENER はイネ科の気孔の開閉は、特殊な啞鈴状の構造をもつ孔辺細胞の働きによるものとし、その機作をつぎのごとく述べている。孔辺細胞の中央部は壁が著しく肥厚しているため、細胞浸透圧の如何なる変化も、この部分における運動を起させることはできない。しかし両端の膨大部は壁が著しくうすくなっているので、膨圧変化に応じて容積を変化し得る。すなわち細胞の膨圧が増大すると、膨大部は次第に膨張し、そのため中央部の厚壁の部分も受動的に掘げられて、平行に開いてきて、気孔は開孔するに至るといふ。

これに対し KUIJPER は *Saccharum* の気孔開閉について副細胞の働きを考慮し、つぎのごとく推察した。すなわち1) 孔辺細胞の働きによる孔の開閉、2) 副細胞の伸縮により垂直の方向に孔道が伸縮し、あるいは広くなり、狭くなること。この2段の作用によりガス交換は適当に調節されるとした。なお同氏は孔の両端は膨大部にまで達していないと断言している。孔辺細胞の開閉機能は著しく制限され、その機作も SCHWENDENER とは異なってきて、副細胞の働きが重要視されるわけである。FITTING の述べた第1型に副細胞の垂直変形運動が複合した形と考えられる。

筆者の実験結果から推察するときは、*Saccharum officinarum* L. の気孔は SCHWENDENER の述べたと同様な機作により開閉すると考えられる。すなわち孔の両端が膨大部の中央近くまで食込んでいることは、膨大部の膨張、収縮に従って中央部が開閉することをもっともよく証明するものである。また孔辺細胞の中央部の厚膜部においても副細胞に接する壁は非常にうす

いことは、細胞の膨圧が高まり、中央部が外側に向って運動する場合に、好都合な構造を示すものと思われる。このことはまた副細胞と孔辺細胞との何等かの連絡を暗示するものと考えられる。副細胞が気孔開閉の機作に関与するであろうことは、*maceration* において示されたごとく、副細胞と孔辺細胞の分離が困難で緊密に結合されていることから推察されるところであるが、その連関作用について *KUIJPER* の推察が正しいか否かについては明らかにし得ていない。

4. 要 約

Saccharum officinarum L. の気孔構造について調査を行なった結果、孔辺細胞は独特の啞鈴状細胞であり、*SCHWENDENER* の分類した、いわゆる *Gramimeae type* に属することを認め、その立体構造模式図を作成した。

構造から推察できる孔辺細胞の開閉機作は *SCHWENDENER* の考えたところと一致し、孔の両端が孔辺細胞の膨大部中央にまで達する事実から、これをさらに明確にすることができた。しかし孔辺細胞と副細胞は構造上緊密な関連をもつことが認められるので、*KUIJPER* の指摘したとき、気孔開閉における副細胞の連関作用についても考慮すべきことを明らかにした。

引 用 文 献

- DICKHOFF W. C.* (1912) : Bijdrage tot de kennis van het rietblad. *Archief voor de Suikerind. in Ned-Indie.* I, 67.
- FITTING, H.* (1951) : *Morphologie im Lehrbuch der Botanik*, Piscator-Verlag. Stuttgart.
- HABERLANDT, G.* (1924) : *Physiologische Pflanzenanatomie*, 6 Aufl.
- KUIJPER (KUYPER), J.* (1914) : De bouw der huidmondjes van het suikerriet. *Archief. v. d. Suikerind.* 1679.
- SCHWENDER C.* (1889) : Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. *Sitzungsber. d. Königl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin*, VI.

附 図 説 明

- 図1 葉片気孔表面に堆積する蠟物質 (×1,000) ω : 蠟物質
- 図2 気孔表面視 (×2,000) e : 表皮細胞 s : 副細胞 g : 孔辺細胞 g' : 孔辺細胞の膨大部
f : 前庭 p : stomatic pore
- 図3 気孔裏面視 (×900) 孔辺細胞膨大部 (g') の隆起している状態を示す。
- 図4 気孔細胞の内容物 ch : 葉緑体 n : 核 f : 油脂物質 細点は原形質を示す。検鏡の際 c の
ごとき線がしばしばみられるが、これは図Aに示すとき孔辺細胞の内部構造による。
- 図5 気孔中央部横断 (×900)
- 図6 同上模式図 記号は図1, 図2と同じ。
- 図7 気孔中央部と孔辺細胞膨大部との中間移行部の横断 (×900)
- 図8 同上模式図
- 図9 孔辺細胞膨大部横断 (×900)
- 図10 同上模式図
- 図11 気孔中央部縦断 (×900) g : 孔辺細胞 c : canal e : 表皮細胞 s : 副細胞
- 図12 気孔の灰像裏面視 (×900)
p : stomatic pore 孔の先端は孔辺細胞膨大部の中央にまで達している。
- 図13 *maceration* により葉片表皮細胞から離脱した気孔を示す (裏面視) 記号は図2と同じ。

図14 同上側面観

図13とともに孔辺細胞と副細胞は分離しがたいことを示す。

図15 葉片気孔の立体的構造模式図

- a : 表面観，孔のほかは蠟物質により厚く被われる。
- b : 孔辺細胞縦断面
- c : 気孔中央部横断面
- d : 孔辺細胞膨大部における気孔横断面
- e : 蠟物質，表皮細胞をのぞき，孔辺細胞と副細胞を裸出したもの。

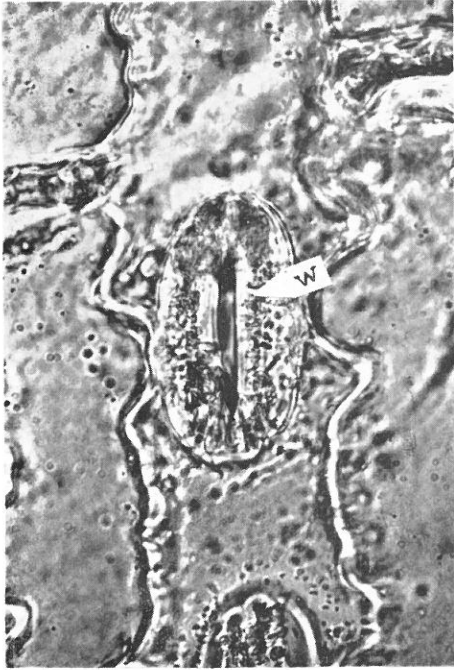


图 1

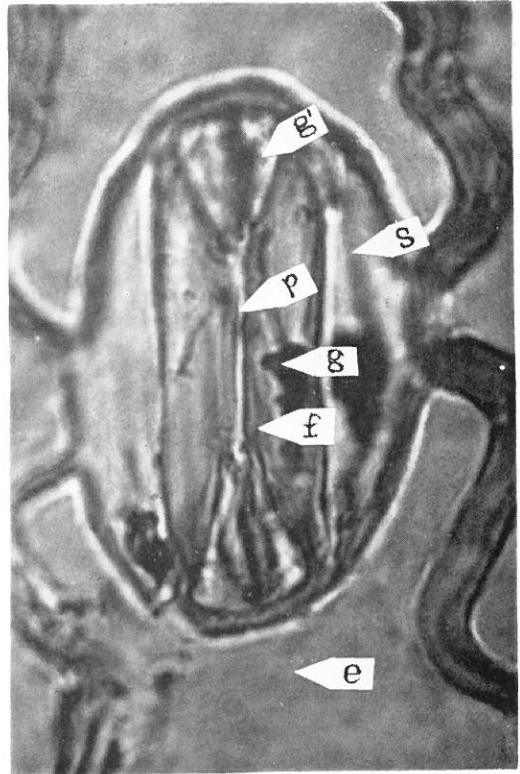


图 2

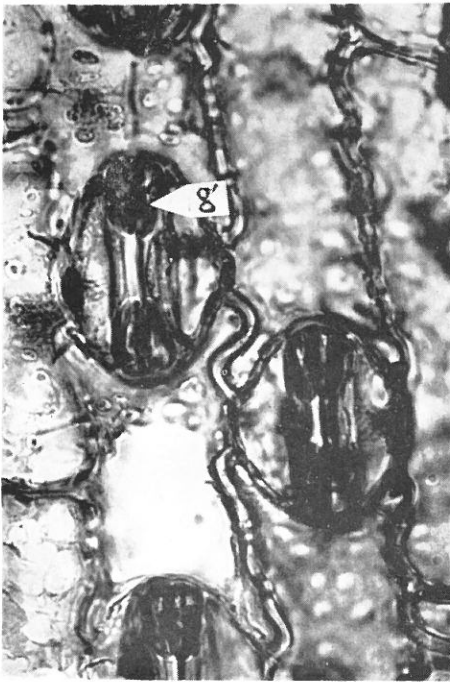


图 3

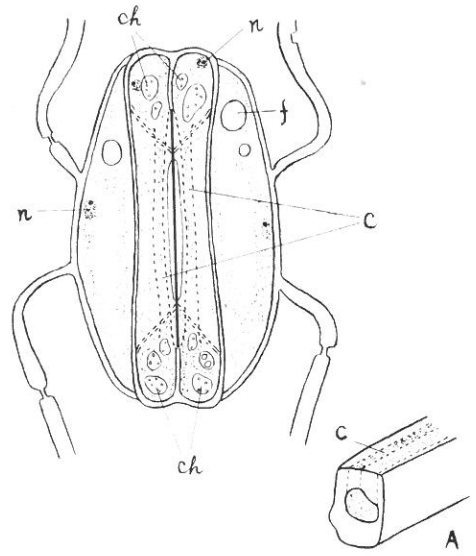


图 4



图 5

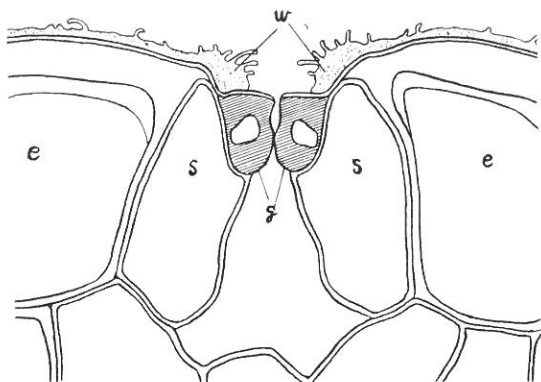


图 6



图 7

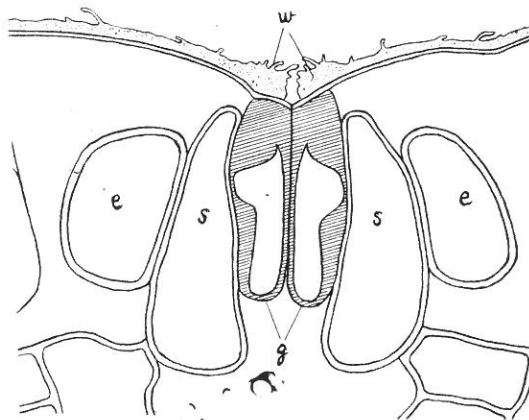


图 8

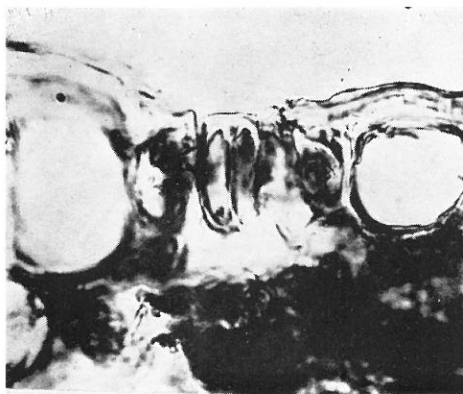


图 9

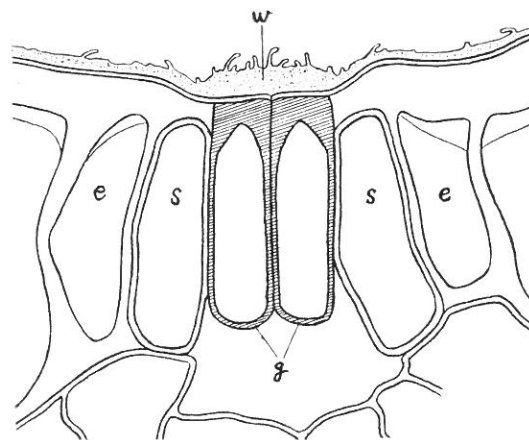


图 10

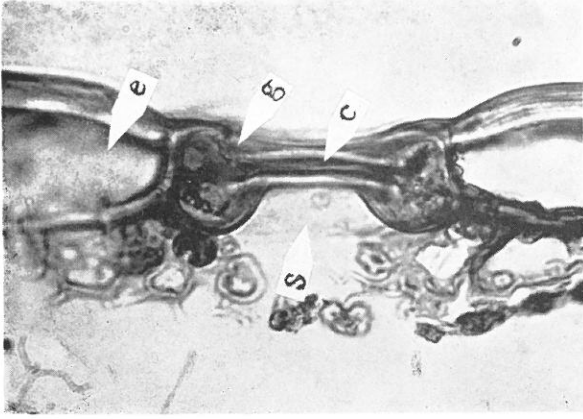


图 11

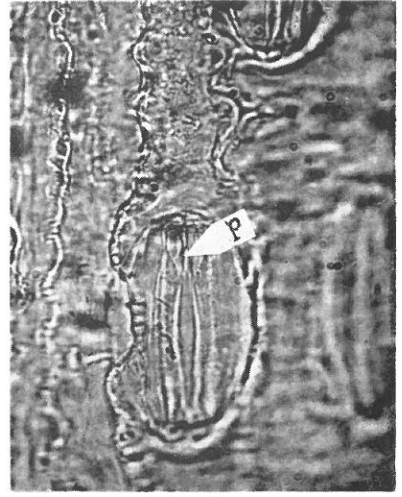


图 12

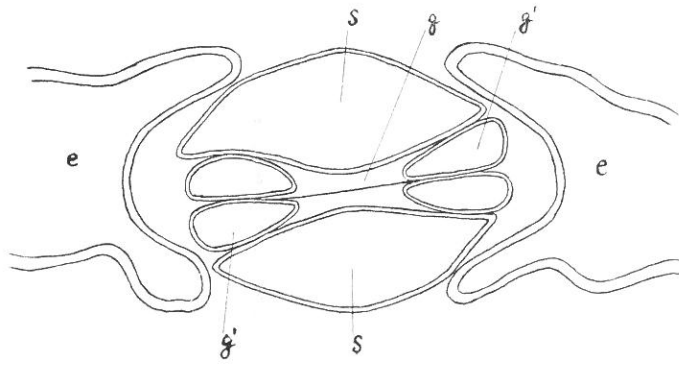


图 13

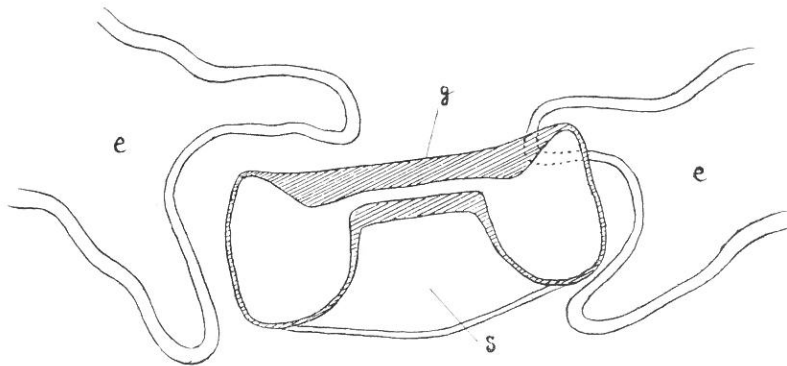


图 14

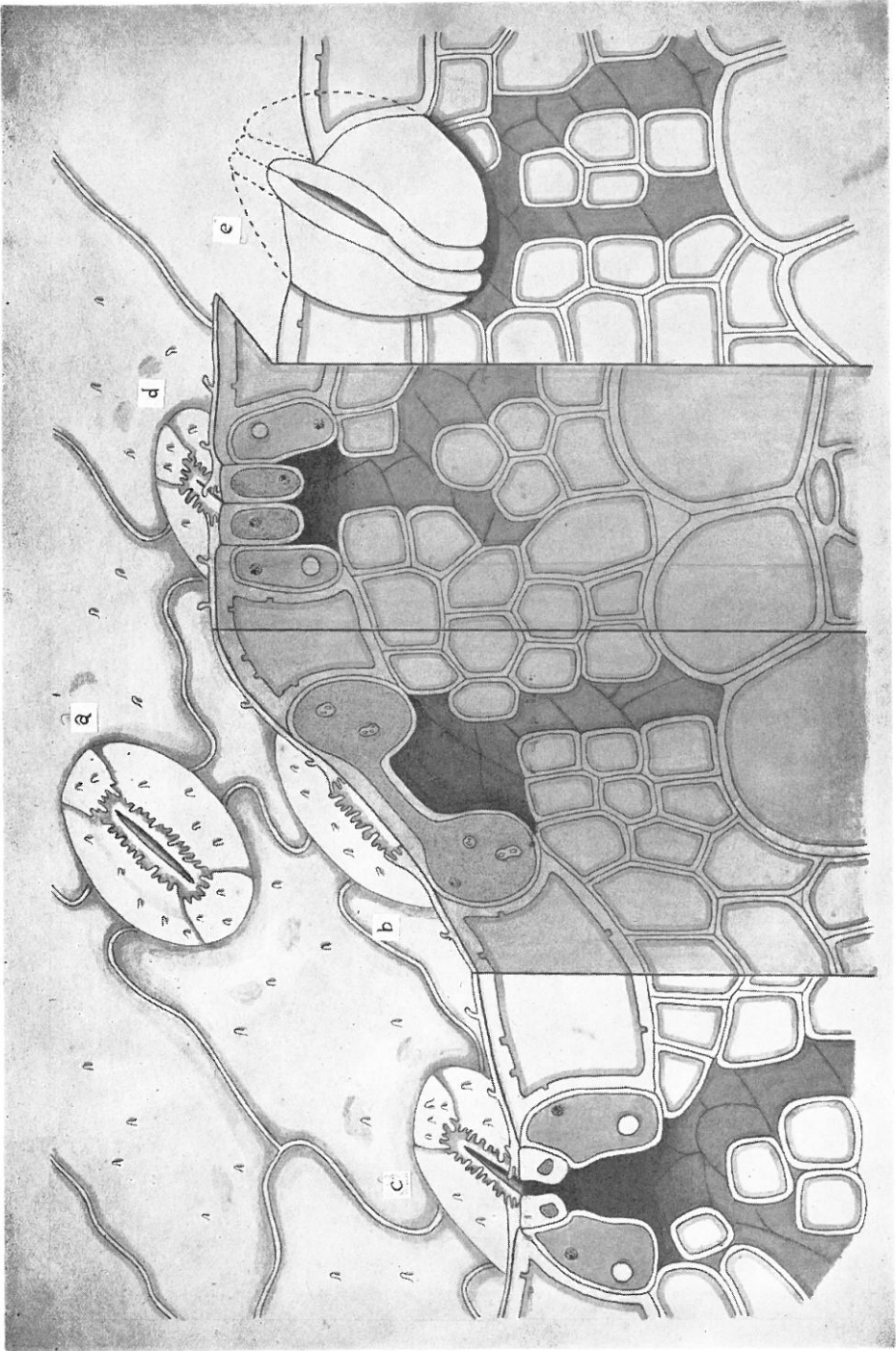


图 15