

全部の単子葉植物の維管束が茎の中で‘散らばっている’わけではない

犀 川 政 稔*

環境科学分野

(2016年5月25日受理)

SAIKAWA, M.: Not all of the vascular bundles are distributed widely and scattered irregularly throughout the transverse-sectional area of monocotyledonous stem. Bull. Tokyo Gakugei Univ. Div. Nat. Sci., **68**: 229–243. (2016) ISSN 1880–4330

Abstract

The vascular bundles in the stem of a monocotyledonous plant are described in the science textbooks in Japan as being scattered. The term ‘scattered’ is mostly correct when it is applied, for example, to stems of *Zea mays* in the order Poales in which a transverse section of the plant shows the vascular bundles to be widely distributed and irregularly scattered throughout the cross-sectional area of the stem. In different species of grass in the Poales, however, all transitions are to be found between stems of the *Zea* type and those in which the vascular bundles are in a single circle or a few concentric circles. According to the APG system, nine other orders, the Acorales, Alismatales, Asparagales, Dioscoreales, Liliales, Pandanales, Arecales, Commelinales and the Zingiberales are assigned to the monocotyledons in addition to the Poales. In selected 24 species in eight of the ten orders, the vascular bundles were found in the present study to be arranged in a regular manner in a transversely-sectioned stem of two species in the Dioscoreales and other two species in the Commelinales. Thus, the descriptions of the *Zea* type of vascular bundles should be annotated in a corrective manner in the textbooks of science.

Keywords: *Dioscorea*, Queva, Sachs, Schwendener, Strasburger, *Tradescantia*.

Department of Environmental Sciences, Tokyo Gakugei University, 4-1-1 Nukuikita-machi, Koganei-shi, Tokyo 184-8501, Japan

要旨: 単子葉植物の茎の維管束についてわが国のどの理科教科書も‘散らばっている’と述べている。この散らばっているという言葉は、たとえばイネ目のトウモロコシなら茎の横断切片中に見える維管束が広範囲にわたって不規則に散らばっているのが正しいといえる。しかし、イネ目の他種においてはこのトウモロコシ型と1～多重に並んだ維管束型との移行型が見つかるのである。APGの分類によると単子葉植物にはイネ目に加えてショウブ目、オモダカ目、キジカクシ目、ヤマノイモ目、ユリ目、タコノキ目、ヤシ目、ツユクサ目とショウガ目の10目がある。本研究ではこれら10目のうち8目の24種の茎の切片像を観察した。その結果、ヤマノイモ目の2種とツユクサ目の2種では茎の維管束は散らばってはならず、規則的に配列していることがわかった。したがって理科の教科書はトウモロコシ型の維管束についての記述に訂正の注釈をつけるべきだろう。

* 東京学芸大学 (184-8501 小金井市貫井北町 4-1-1)

1. はじめに

わが国の理科ではトウモロコシ (*Zea mays*) が単子葉植物の茎の観察材料になっている。教科書にはトウモロコシの茎の横断面が図示されており、そこには維管束が‘散らばっている’ (細矢ら, 2016; 岡村ら, 2016; 霜田ら, 2016; 塚田ら, 2016), あるいは‘ばらばらである’ (有馬ら, 2016) ことを述べた記述がある。しかし、私たち自身がトウモロコシ以外の茎の切片像をいくつか検鏡するか、あるいは切片像をたくさん図示した Schwendener (1874) の著書などを見れば、単子葉植物の茎がこのような表現で簡単には片づけられないことがわかるだろう。一般に略称で APG と呼ばれる Angiosperm Phylogeny Group (2009) によると単子葉植物は10目と、それに単子葉植物ではあるが系統関係がはっきりしない2科とで成り立っている。すなわち、サクライソウ科 (Petrosaviaceae), ショウブ目 (Acorales), オモダカ目 (Alismatales), キジカクシ目 (Asparagales), ヤマノイモ目 (Dioscoreales), ユリ目 (Liliales), タコノキ目 (Pandanales) とツクサ類 (commelinids) のダジポゴン科 (Dasypogonaceae), ヤシ目 (Arecales), ツクサ目 (Commelinales), イネ目 (Poales), ショウガ目 (Zingiberales) という10目と2科である。これらのうちトウモロコシはイネ目に分類されている。Schwendenerの描いた図を見ると同じイネ目においてもナガハグサ (*Poa pratensis*) などの茎の維管束はまったく散らばってはならず、茎の中で整然と配列しているのである。本研究では上記の2科とオモダカ目 (葉柄と気根の切片は検鏡した) とタコノキ目 (気根の切片は検鏡した) の2目を除く単子葉植物の8目24種の茎の切片を検鏡したのでその結果を示し、なぜトウモロコシの茎の切片像だけが教科書に採用され続けているのかについて推論する。

2. 材料と方法

単子葉植物24種の茎 (花柄や花序の柄などを含む) と7種の気根など茎以外の部分の切片を作り、永久プレパラートにした (表1)。切片はこれらをピス (ニワトコ *Sambucus sieboldiana* var. *pinnatisecta* の茎から分離した髓pith) に挟み、S35型ミクロトーム用替刃 (フェザー安全剃刀, 大阪) を装着したMTH-1型プラントミクロトーム (日本医化器械製作所, 大阪) で作製した。これをサフラニン (Safranin T; 特殊化学, 東京) とファストグリーン (Fastgreen FCF; Chroma, Stuttgart), またはサフラニンとライトグリーン

(Lichtgrün gelblich; Merck, Darmstadt) で二重染色し (木島, 1962), エポキシ樹脂 (日新EM, 東京) を用いて封入した。その封入剤は毎回 Quetol 812 と MNA と DDSA の3種類のモノマーの樹脂各1mℓ程度をほぼ等量混ぜたあと DMP30 をパストールピペットで数滴加え、よく攪拌してから使用した。その際染色された切片は田中・浜 (1970) の方法を参考にしてスパーテルを用い、100%エタノールに移されたあとスライドガラス上の1滴の樹脂に移された。カバーガラスを載せた後、樹脂はミニプレートグリル鍋 (APN170G-ST; 吉井電気, 高崎) を用い、60℃に約10時間保って重合させた。永久プレパラートとなった切片は Zeiss 製スタンダード型顕微鏡 (Oberkochen, Germany) に同社製の対物レンズ, Neofluar 6.3×, 同16×, および同40×を装着し、キヤノン製デジタルカメラ EOSM2 で撮影した。撮影装置はEFレンズ用, および EOSM 用の中間リング (中国製 Asian Zakka 楽天市場取扱) などを組み合わせて自作した。撮影レンズにはオリンパス光学製の NFK2.5LD を用いた。低倍率での明視野像と暗視野像は日本光学製の蛇腹式接写装置 PB-6M に同社製の対物レンズ PLAN1.2× を装着し、装置全体をオリンパス光学製 SZH 型実体顕微鏡のステージ SZH-ILLD の上に載せて撮影した。

3. 結果

3. 1 永久プレパラート作り

永久プレパラート作りは2016年の3月8日から5月6日までの約2か月間実施した。観察した単子葉植物は茎については24種、根など茎以外の部分については7種であった。これらは APG による単子葉植物の全10目に含まれるのであるが、オモダカ目とタコノキ目については茎を採取することができず、葉柄や気根を観察した (表1)。プレパラートには、①切片とした植物部分、②種名、③採取、または入手時の植物の状態と染色法、④採取、または入手した場所と期日、⑤製作者を印刷したラベルを貼った。

3. 2 切片の観察

教科書に示されているトウモロコシの茎の横断面のように、茎の大部分が中心柱で、中心柱全体に無数の維管束が広がっていたのはキジカクシ目のアスパラガス (*Asparagus* sp.; 図3a), ヤシ目のシュロ (*Trachycarpus fortunei*; 図8a-c), イネ目のクマザサ (*Sasa veichii*; 図10a, ただし、中心部は中空であった), チゴカンチク (*Chimonobambusa marmorea*; 図10b, ただし、

表 1. 用いた植物とそれらの切片とした部位

Species (和名または通称)	Order	切片とした部位	材料入手日
<i>Acorus calamus</i> (シヨウブ)	Acorales	T.S. stem	30 Apr, 2016
<i>Acorus gramineus</i> (セキシヨウ)	Acorales	T.S. subterranean stem	26 Apr, 2016
<i>Alocasia odora</i> * (クワズイモ)	Alismatales	T.S. leaf axis	8 Mar, 2016
<i>Alstroemeria ligtu</i> (ユリズイセン)	Liliales	T.S. inflorescens axis	3 Apr, 2016
<i>Asparagus</i> sp. (アスパラガス)	Asparagales	T.S. stem	6 Apr, 2016
<i>Aspidistra elatior</i> (ハラン)	Asparagales	T.S. peduncle	20 Mar, 2016
<i>Chamaedorea elegans</i> * (テーブルヤシ)	Arecales	T.S. leaf seath	6 May, 2016
<i>Chimonobambusa marmorea</i> (チゴカンチク)	Poales	T.S. stem	4 Apr, 2016
<i>Commelina communis</i> (ツユクサ)	Commelinales	T.S. stem	24 Apr, 2016
<i>Cordyline terminalis</i> (コルジリネ)	Asparagales	T.S. stem	3 Apr, 2016
<i>Cymbidium goeringii</i> (シュンラン)	Asparagales	T.S. floral axis	6 Apr, 2016
<i>Cymbidium insigne</i> * (シンビジューム)	Asparagales	T.S. root	4 Apr, 2016
<i>Dioscorea japonica</i> (ヤマノイモ)	Dioscoreales	T.S. stem	6 May, 2016
<i>Dioscorea tokoro</i> (トコロ)	Dioscoreales	T.S. stem	27 Apr, 2016
<i>Dracaena fragrans</i> (ドラセナ)	Asparagales	T.S., L.S. stem	8 Mar, 2016
<i>Juncus effusus</i> (イグサ)	Poales	T.S. leaf, basal part	9 Apr, 2016
<i>Lilium formosanum</i> (タカサゴユリ)	Liliales	T.S. stem	30 Apr, 2016
<i>Miscanthus sinensis</i> (ススキ)	Poales	T.S. juvenile stem	5 Apr, 2016
<i>Monstera deliciosa</i> * (ホウライシヨウ)	Alismatales	T.S., L.S. aerial root	29 Mar, 2016
<i>Pandanus odoratissimus</i> * (アダン)	Pandanales	T.S., L.S. aerial root	8 Mar, 2016
<i>Philodendron bipinnatifidum</i> * (ヒトデカズラ)	Alismatales	T.S., L.S. aerial root	9 Mar, 2016
<i>Polygonatum odoratum</i> (アマドコロ)	Asparagales	T.S. floral axis	6 Apr, 2016
<i>Ruscus aculeatus</i> (ナギイカダ)	Asparagales	T.S. stem	2 Apr, 2016
<i>Sasa veichii</i> (クマザサ)	Poales	T.S. stem	21 Apr, 2016
<i>Scirpus tabernaemontani</i> (フトイ)	Poales	T.S. stem	26 Apr, 2016
<i>Strelitzia reginae</i> (ゴクラクチョウカ)	Zingiberales	T.S. floral axis	11 Apr, 2016
<i>Trachycarpus fortunei</i> * (シュロ)	Arecales	T.S. petiole	17 Apr, 2016
<i>Trachycarpus fortunei</i> (シュロ)	Arecales	T.S. inflorescens axis	27 Apr, 2016
<i>Tradescantia spathacea</i> (ムラサキオモト)	Commelinales	T.S. stem	14 Apr, 2016
<i>Zyngiber mioga</i> (ミョウガ)	Zyngiberales	T.S. floral axis	19 Apr, 2016
<i>Zyngiber officinale</i> (シヨウガ)	Zyngiberales	T.S. stem	19 Apr, 2016

*観察した部位は茎ではなく葉柄、根、または気根である: L.S., 縦断切片; T.S., 横断切片.

中心部の維管束は疎であった)とススキ (*Miscanthus sinensis*) の 5 種のみであった。クワズイモ (*Alocasia odora*) の葉柄の維管束もほぼ均等に散在していたのであるが、皮層は認められず、2 ~ 3 重に並んだ表皮近くの維管束には太い繊維細胞群が付随していて (図 2a, b), いわゆるトウモロコシ型ではなかった。以下に 24 種の茎と 7 種の茎以外の部分を観察した結果について概説する。

3. 2. 1 ショウブ目の茎

シヨウブ (*Acorus calamus*) とセキシヨウ (*A. gramineus*) の地下茎を観察した (図 1)。両者ともその切り口は楕円形で、皮層と中心柱が明確に識別でき

(図 1a, c), 内皮も認められた (図 1b)。細胞間隙の発達によって皮層と中心柱の基本組織は互いに隔てられて糸状の細胞列となっており、全体が網状になっていた (図 1b)。維管束は繊維細胞鞘に囲まれた並立型で、皮層にも中心柱にも散在していたが、中心柱内の維管束のうち細いものは内皮の近くに偏在していた (図 1a-c)。シヨウブの場合、中心柱の中央寄りの維管束の幅は内皮に密着したものや皮層の中のものより 2 倍ほど太かった (図 1c)。図 1 の左下には中心柱に生じ、表皮を貫いて伸び出ようとする 1 本の根が認められる。

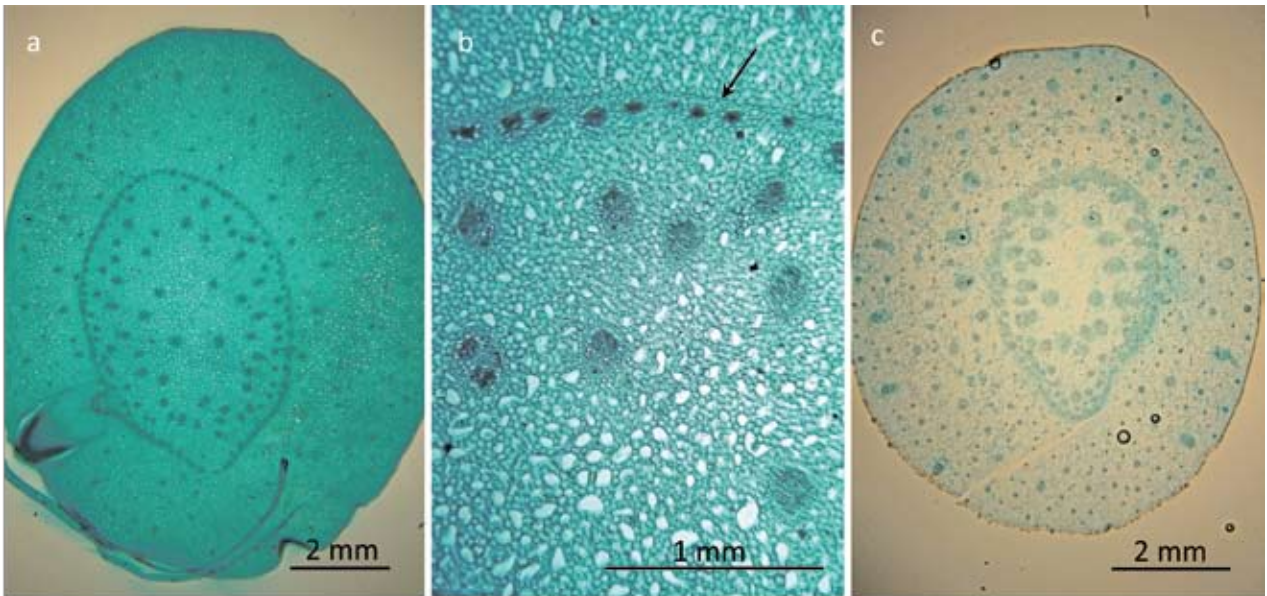


図 1. ショウブ目のショウブ (*Acorus calamus*) の茎 (a, b) とセキショウ (*A. gramineus*) の地下茎 (c) の横断切片像。a. 茎には内皮が認められ、皮層と中心柱が明瞭に区別できる。中心柱内の維管束は皮層のものより2倍程度太い。b. 中心柱の細い維管束が内皮 (矢印) に密着し、一列に並んでいる。皮層も中心柱も細胞間隙が発達しており、そのため細胞は網状に連なっている。c. 切片像はショウブのものと同様である。ただし、中心柱の維管束は内皮のものより数倍太い。

3. 2. 2 オモダカ目の葉柄と根

クワズイモの葉柄 (図 2a, b) とホウライショウ (*Monstera deliciosa*; 通称モンステラ) の気根、それにヒトデカズラ (*Philodendron bipinnatifidum*) の気根 (図 2c) を観察した。クワズイモの葉柄は皮層と中心柱の区別のない基本組織でできており、各維管束には粘液が通る1本の太い道管があった (図 2a, b)。維管

束は並立型で、表皮に近い2～3重の維管束のそれぞれには厚壁の繊維細胞群 (f) が付随していた (図 2b)。ヒトデカズラの気根の横断面を見ると中心柱には5つの深い凹みがあり、いわゆる車形をしていた。維管束は単子葉植物の根に特有の多原型で、無数の木部 (x) と師部 (p) とが交互に整然と内皮に密着して並んでいた (図 2c)。

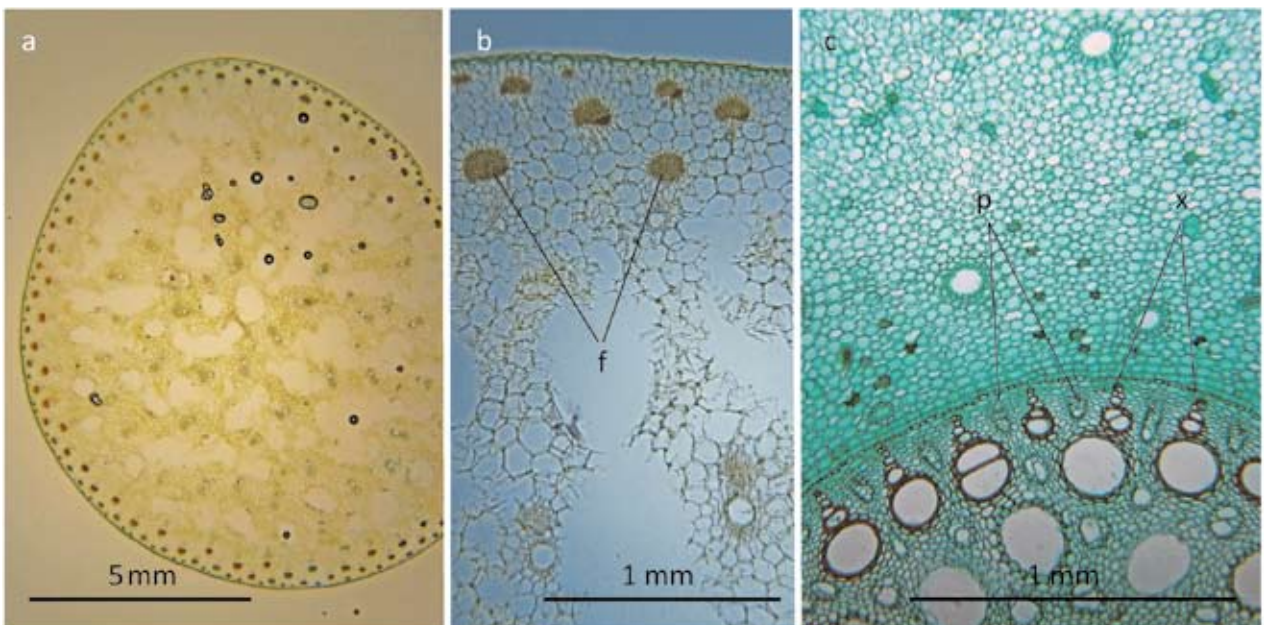


図 2. オモダカ目のクワズイモ (*Alocasia odora*) の葉柄 (a, b) とヒトデカズラ (*Philodendron bipinnatifidum*) の気根 (c) の横断切片像。a, b. 多数の維管束が葉柄全体に広がって分布しているが、周辺部の2～3重に集まっている維管束だけにはその外側に繊維細胞群 (f) が随伴している。c. 気根では単子葉植物に一般的な多原型を示している。中心柱の周縁部分の内皮のすぐ内側に師部 (p) と木部 (x) とが交互に配列している。木部には1本 (まれに2本) の極太の道管が通っている。それ以外の太い管や皮層中の管は粘液管である。

3. 2. 3 キジカクシ目の茎 (1)

アスパラガス, ハラン (*Aspidistra elatior*; 花柄), コルジリネ (*Cordyline terminalis*), シュンラン (*Cymbidium goeringii*), シンビジューム (*C. insigne*; 根のみ), ドラセナ (*Dracaena fragrans*), アマドコロ (*Polygonatum odoratum*), ナギイカダ (*Ruscus aculeatus*) の8種を観察した。これらのうちアスパラガスの茎の横断切片ではイネ目のトウモロコシの茎のように中心柱が広く、そこに無数の維管束が全体に広がっていた (図3a)。しかし、それぞれの維管束には茎の中心に向かった側に濃く染まった小さい原生木部 (protoxylem) が残存しており、後から生じた後生木部 (metaxylem) の道管の列が師部を挟んで左右一対U字状に並んでいた (図3a)。ハランの花柄 (図3b) とナギイカダの茎 (図3c) の維管束はふつうの並立型で比較的細く、両者とも繊維細胞鞘に包まれていた (図3b, c)。

3. 2. 4 キジカクシ目の茎 (2), ドラセナ類

ドラセナ類もキジカクシ目であるが、茎が年々肥大する特異な単子葉植物なのでこの別項を設けた。本研究ではドラセナ (図4a) とコルジリネ (図4b, c) の茎の横断切片を観察したが、後者において ‘形成層’ と思われる層状構造が観察された (図4b, c)。層を構成しているのは細胞壁の薄い細胞であった。図示した茎の切片には表皮が存在するので (図4b), その形成

層は活動前の状態にある。双子葉植物の場合と異なり、形成層は維管束内や維管束間にあるのではなく、皮層と中心柱との境にあった (図4b, c)。

3. 2. 5 ヤマノイモ目の茎

ヤマノイモ (*Dioscorea japonica*) とトコロ (*D. tokoro*) の茎を観察した (図5)。中心柱は皮層と接するところが厚壁化した繊維細胞層となっており、維管束はそのすぐ内側に並んでいた。ヤマノイモの場合にはどの維管束も中心部からその繊維細胞層に向かって細長く、かつ放射状に伸びており、ほぼ等しい間隔をおいて整然と並んでいた (図5a, b)。各維管束とも左右1対の太い道管が目立っていた (図5a, b)。トコロの維管束も繊維細胞層の内側で整然と並んでいたが、維管束の太さに大小があり、層からやや離れた太い維管束からなる輪と、層に密着した細い維管束の輪とが交互に二重になって並んでいた (図5c, d)。それぞれの細い維管束には太い道管が上下に分れた師部を挟んで1対あったが (図5d, 左側の維管束), 太い維管束には大中小の道管の列が1対あった (図5d, 右側の維管束)。トコロの太い維管束は本部が2つの師部を包囲した複並立型かつ外木包囲型であったが、細い維管束とヤマノイモの維管束は単なる複並立型の維管束であった。後者の場合、師部は木部に包囲されてはおらず、維管束の両端の2か所に互いに離れて存在していた (図5b, d)。

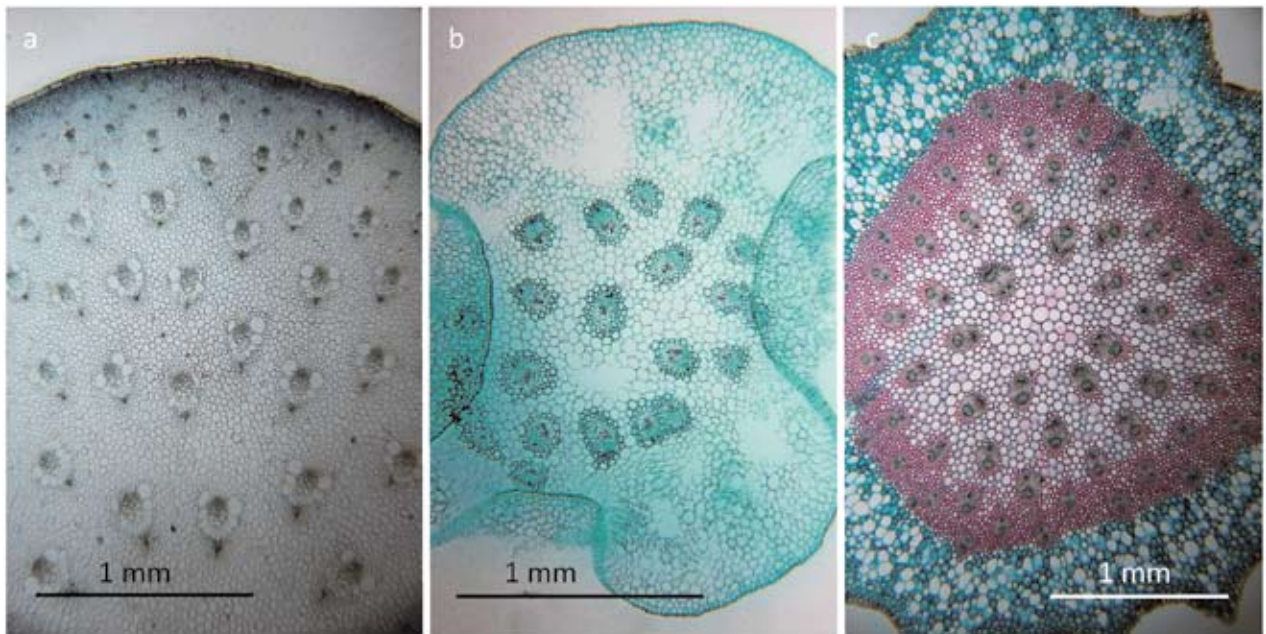


図3. キジカクシ目のアスパラガス (*Asparagus* sp.) の茎 (a) とハラン (*Aspidistra elatior*) の花茎 (b) とナギイカダ (*Ruscus aculeatus*) の茎 (c) の横断切片像。a. 維管束のそれぞれはU字形に師部を包む道管列をもった木部が目立つ。皮層はあるが、茎が太いためにこの倍率では目立たない。b. 維管束は花茎の中心部に集中している。それぞれは並立維管束であるが、全体を繊維細胞鞘が包んでいる。c. bと同じく維管束は茎の中央に集まっている。中心柱のすべての部分が木化しているが、周縁部はとくに厚壁の繊維細胞層となっていて茎は硬い。

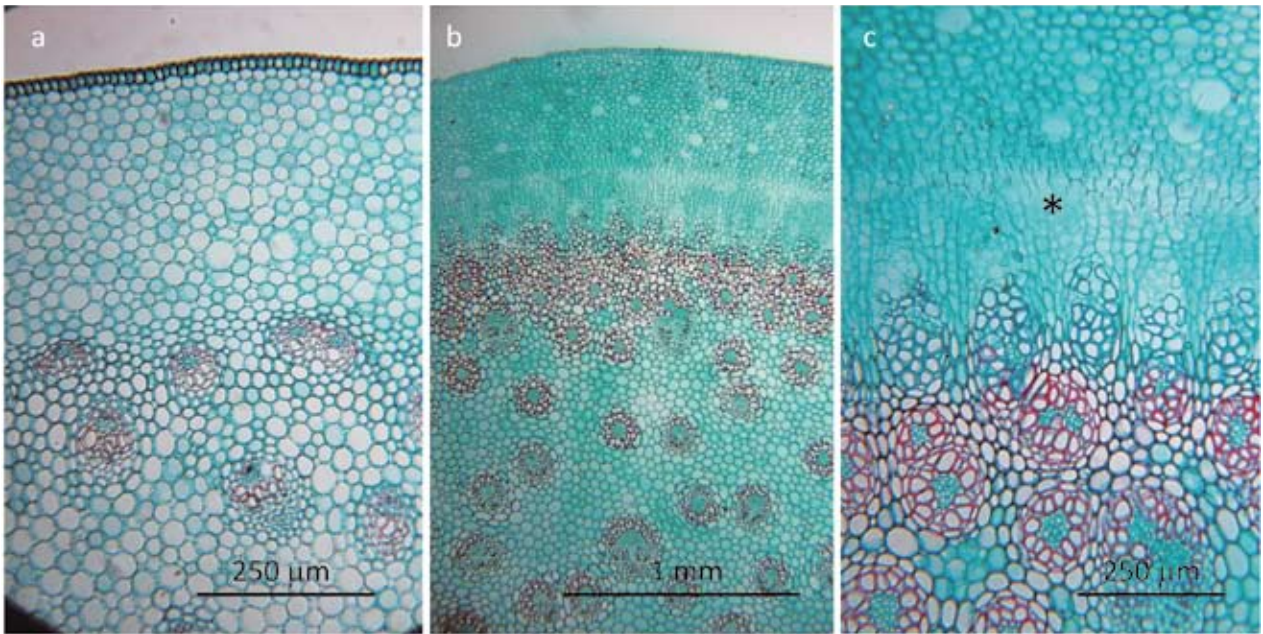


図 4. キジカクシ目のドラセナ (*Dracaena fragrans*) の茎 (a) とコルジリネ (*Cordyline terminalis*) の茎 (b, c) の横断切片像。a. 維管束は外木包圍型に近い並立型で、中心柱にのみ散在しているが、皮層に接する周縁部にとくに集中している。その集中部分の近くに形成層は認められない。b, c. 維管束は外木包圍型で、やはり中心柱にのみ散在しており、皮層の近くでは互いに密着している。c. 互いに密着した維管束帯と皮層との間に細胞壁の薄い細胞からなる形成層がある (*)。

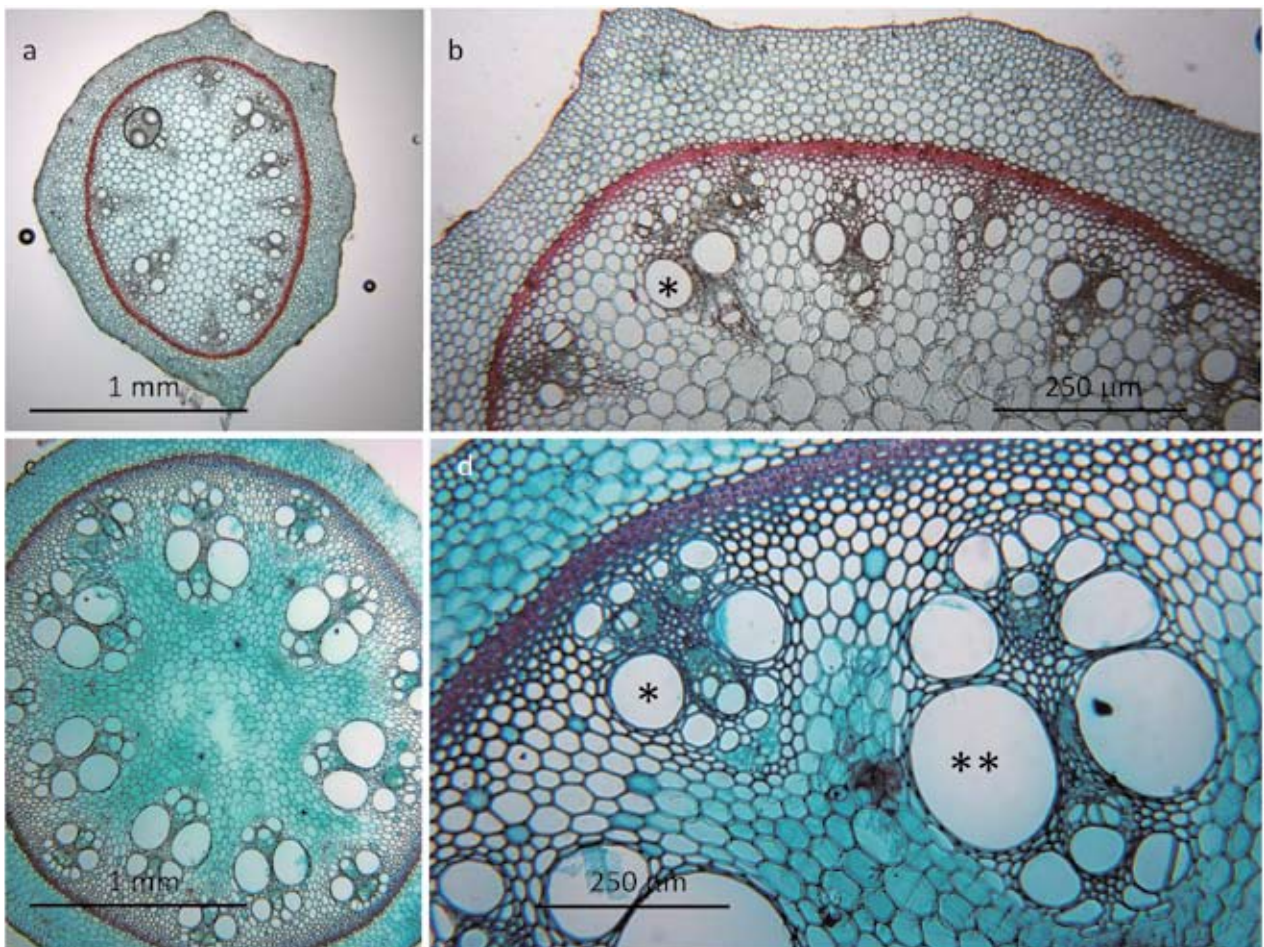


図 5. ヤマノイモ目のヤマノイモ (*Dioscorea japonica*) の茎 (a, b) とトコロ (*D. tokoro*) の茎 (c, d) の横断切片像。a. 細長い維管束が皮層と中心柱の中間にある繊維細胞層の内側に並んでいる。b. 各維管束は通常一対の太い道管 (*) をもつ。c. 中心柱の繊維細胞層の内側に細い小維管束 (外層) と太い大維管束 (内層) が二重になって並んでいる。d. c の一部分の拡大図である。小維管束は一対の太い道管 (*) をもつが、大維管束では縦の方向に1列に並んだ道管列を一対もつ。それぞれの中央部の道管 (**) は極太である。

3. 2. 6 ユリ目の茎

タカサゴユリ (*Lilium formosanum*) とユリズイセン (*Alstroemeria ligtu*) の茎を観察した (図6)。タカサゴユリの場合、維管束は皮層のすぐ内側の中心柱に分布していたが、いくつかは内皮の部分にできた厚壁の繊維細胞層に密着していた (図6a, b)。維管束のそれぞれは木部の外側に師部がある並立型であった (図6c)。ユリズイセンの場合、茎の切片とした部分は扁平で、茎には縦の方向に陵があった。横断切片を見ると中心柱もその外径に合わせた形になっており、皮層との境がタカサゴユリの場合と同じく繊維細胞層になっていた (図d)。維管束の太さには大小があり、細いものは繊維細胞層と密着し、太いものは細長く、中央部分に集まっていた (図6d)。各維管束は同じく並立型であった (図6e)。

3. 2. 7 タコノキ目の気根

アダン (*Pandanus odoratissimus*) のタコの足のように斜めに下垂する気根を観察した (図7)。維管束は多原型で、無数の木部と師部とが中心柱の内皮のすぐ内側のところにだけ局在しており、交互に整然と並ん

でいた (図7a-c)。茎を採取することはできなかった。

3. 2. 8 ヤシ目の葉柄、花序の柄および葉鞘

シュロの葉柄 (図8a, b) と花序の柄 (図8c), それにテーブルヤシ (*Chamaedorea elegans*) の幼茎の葉鞘部分 (図8d) を観察した。両種とも維管束は並立型であったが (図8a-d), 厚い細胞壁をもった繊維細胞鞘の太い束が維管束全体を包んだり (図8a, b), あるいは繊維細胞群となって維管束の外側に付随していたりした (図8c, d)。皮層はシュロの花序の柄に認められたが (図8c), その葉柄や (図8a, b) テーブルヤシの葉鞘 (図8d) には認められなかった。

3. 2. 9 ツユクサ目の茎

ムラサキオモト (*Tradescantia spathacea*) とツユクサ (*Commelina communis*) の茎を観察した (図9)。両種の茎には1層の細胞からなる内皮があり、皮層と中心柱とが明瞭に区別できた。ムラサキオモトでは維管束は内皮に一定の間隔で介在して輪状に連なっていたが (図9a, b), それは維管束の部分ではごく細く

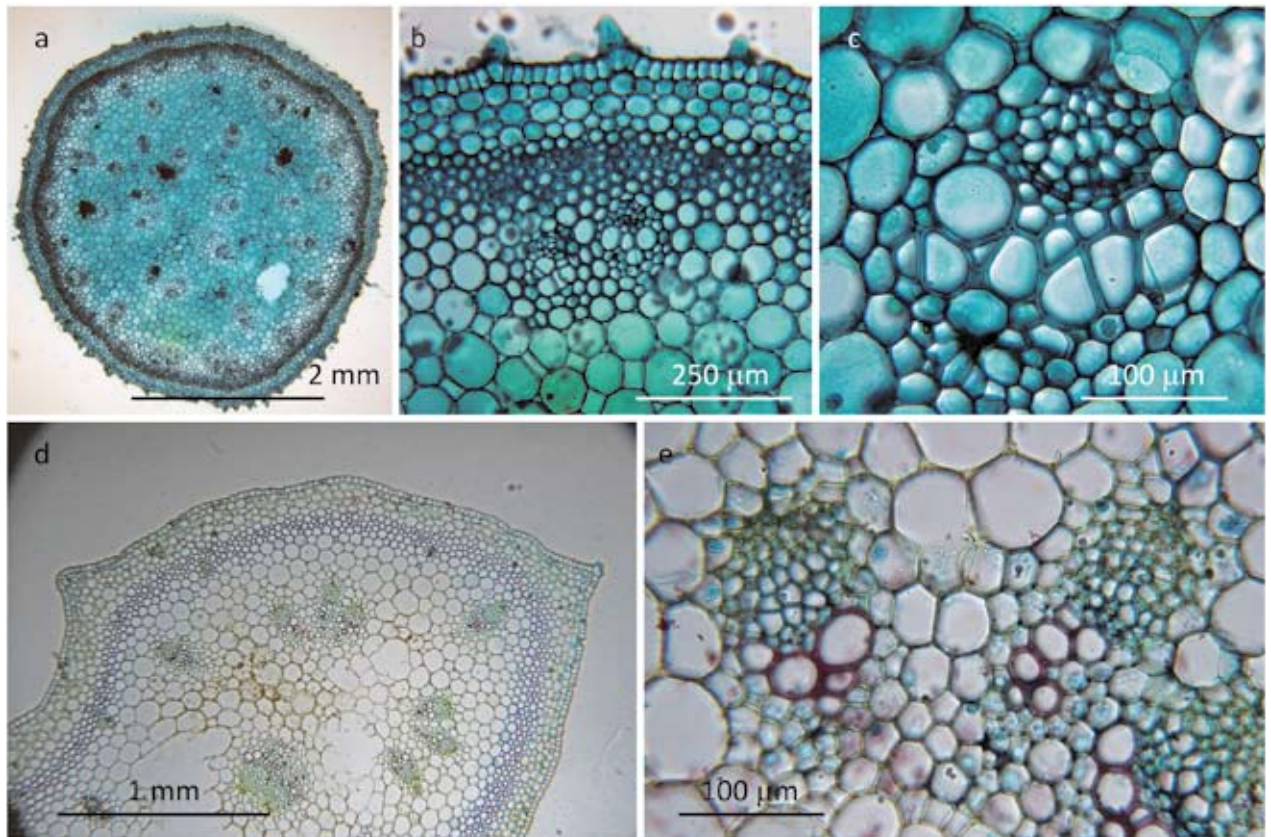


図6. ユリ目のタカサゴユリ (*Lilium formosana*) の茎 (a-c) とユリズイセン (*Alstroemeria ligtu*) の茎 (d, e) の横断切片像。a. 皮層と中心柱との間に繊維細胞層があり、維管束は中心柱にのみ散在する。b. 繊維細胞層に接着する維管束。c. 維管束の拡大。並立型である。d. 維管束は中心柱の中央寄りに寄っている。皮層と中心柱の境にある繊維細胞層には小さい維管束がまばらに集まっている。e. 維管束は並立型で細長い。

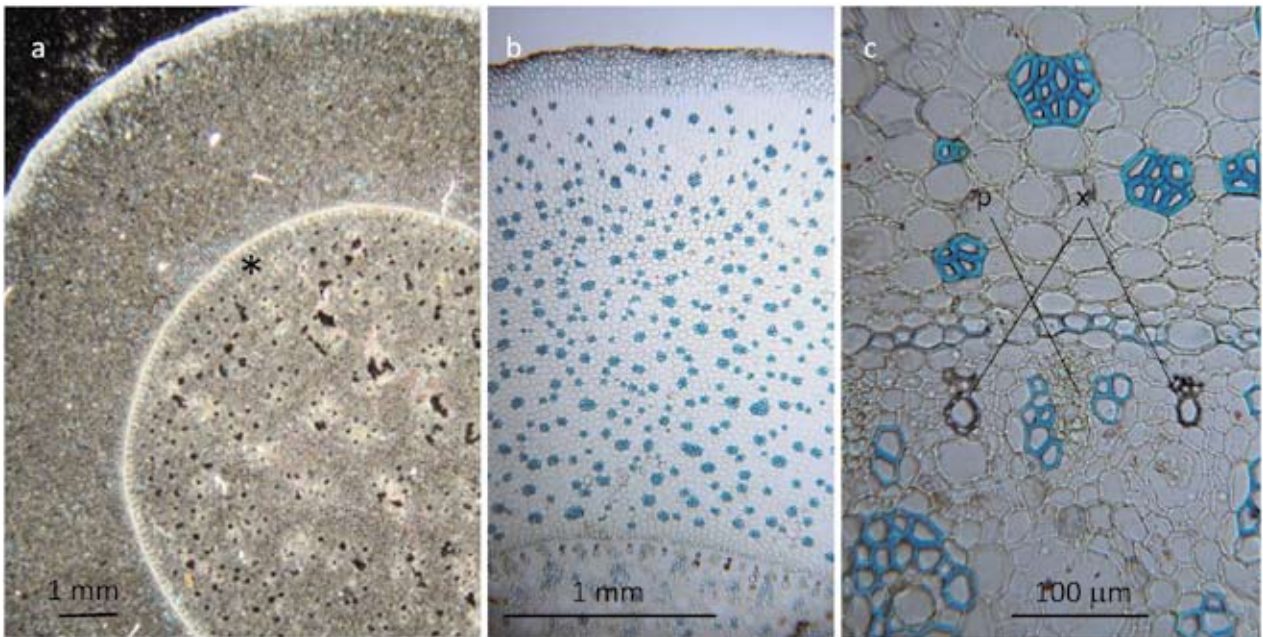


図 7. タコノキ目のアダン (*Pandanus odoratissimus*) の気根 (a-c) の横断切片像。維管束は内皮のすぐ内側において木部と師部とが交互に並んだ多原型である。a. 暗視野像である。物差しの目盛りのように見えるところ (*印) が維管束である。b. 皮層に散在しているのは小規模な繊維細胞群で、維管束ではない。維管束は図の下のように内皮とともに確認できる。c. 拡大した木部 (x) と師部 (p)。

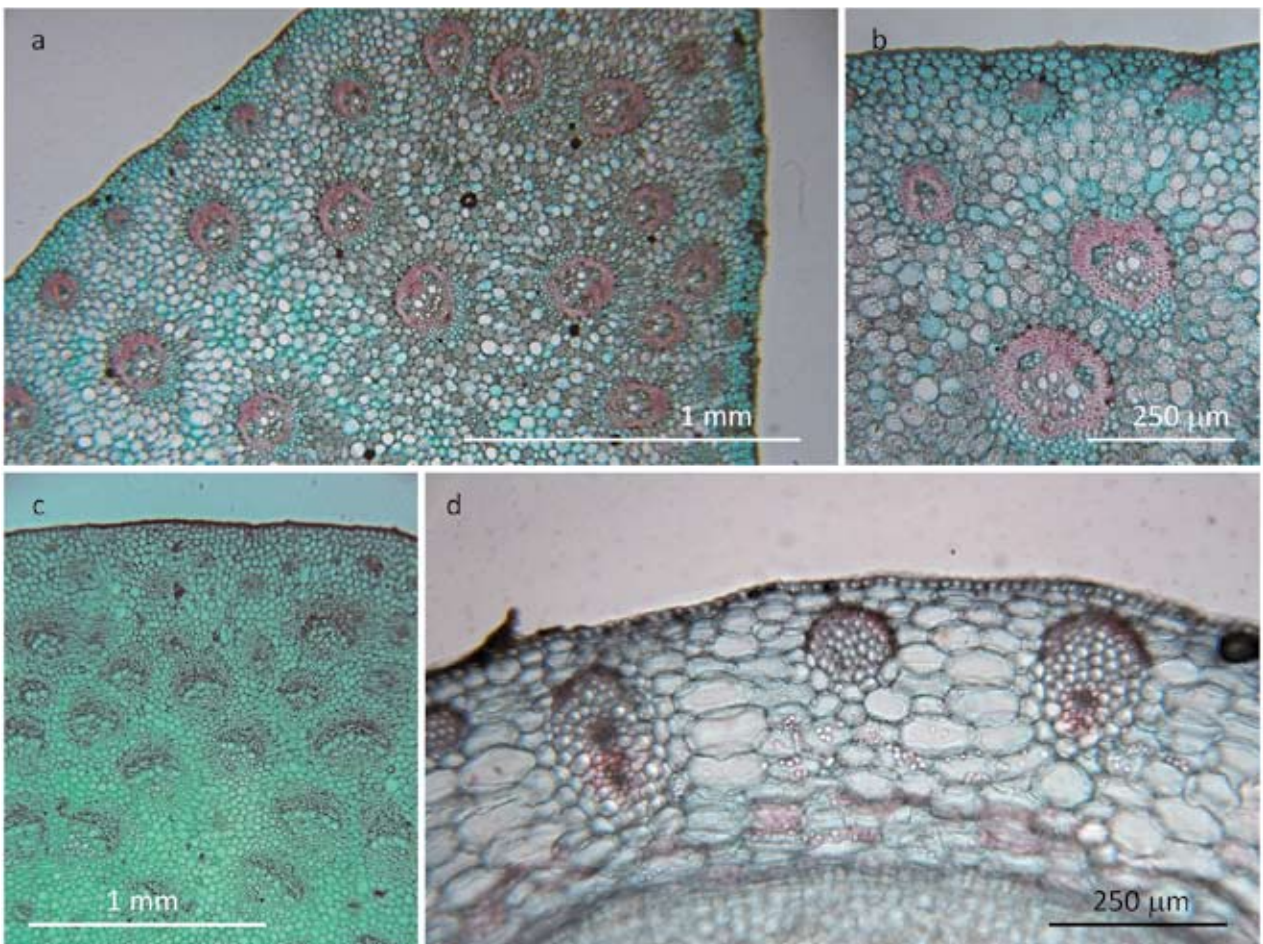


図 8. ヤシ目のシュロ (*Trachycarpus fortunei*) の葉柄 (a, b) と花序の柄 (c), それにテーブルヤシ (*Chamaedorea elegans*) の幼植物の葉鞘 (d) の横断切片像。a. 皮層と中心柱の区別は認められない。維管束は並立型で、葉柄の深部にあるものは維管束全体を繊維細胞鞘が包んでいる。b. aの一部を拡大したもの。図の下半分に見える維管束では師部が左右に分かれている。c. 維管束は並立型で横方向に広がっている。d. 幼茎を包んでいる葉鞘中の維管束である。各維管束の上部には繊維細胞群がある。

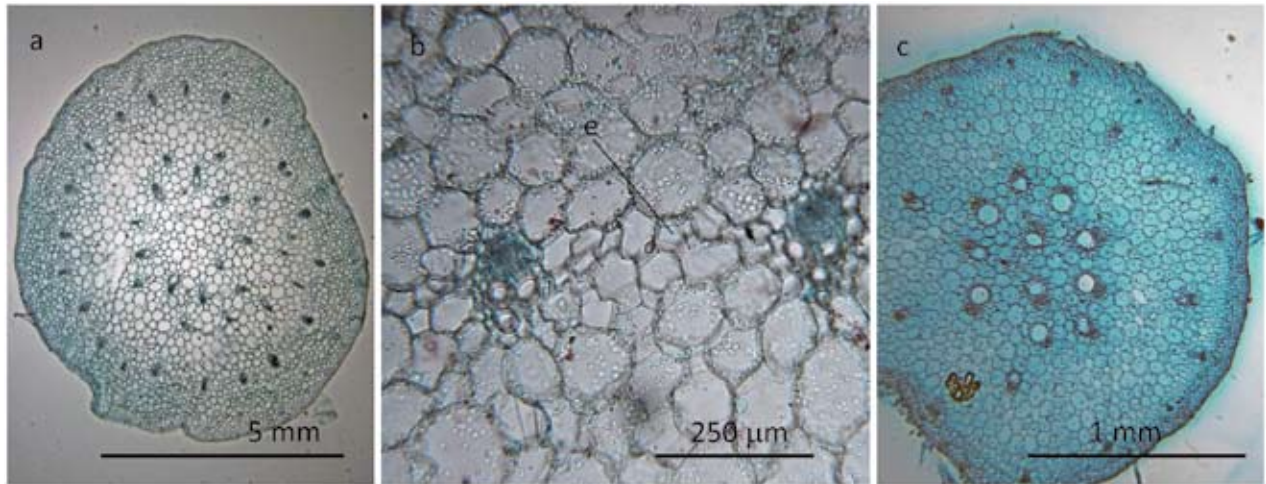


図 9. ツクサ目のムラサキオモト (*Tradescantia spathacea*) の茎 (a, b) とツクサ (*Commelina communis*) の茎 (c) の横断切片像。a. 維管束は皮層と中心柱の境に輪状に並ぶものと、中心柱の中央に散在するものがある。b. aの一部を拡大した図。輪状に並ぶ維管束のうちの2個を示す。維管束間に内皮 (e) が認められる。内皮を構成する細胞は各維管束のところで細くなっており、師部の部分を包むように迂回している。c. aと同じく維管束は皮層と中心柱の境に輪状に並ぶものと、中心柱の中央に散在するものがあるが、後者は前者の数倍太い。

なっており、小径の細胞が師部の外側を迂回するように取り巻いていた (図 9b)。ツクサの維管束も輪状に並んでいたが (図 9c)、内皮の細胞が細くなることはなく、そのまま師部の外側を取り巻いていた。両種ともこれら輪状に並んだ維管束に加え、中心柱の中央寄りに維管束の集まりが観察された (図 9a, c)。ツクサの場合、これら中央部に集まった維管束は輪状に並んだ維管束より数倍太かった (図 9c)。両種とも並立型の維管束であったが、中央部に集まったツクサの維管束の場合、それぞれの木部には1本の極めて太い道管があった (図 9c)。

3. 2. 10 イネ目の茎

タケ類のクマザサ (図 10a) とチゴカンチク (図 10b, c) を、タケ類以外ではイグサ (*Juncus effusus*) とススキとフトイ (*Scirpus tabernaemontani*; 図 10c, d) の茎の切片を観察した。皮層はきわめて薄く、中心柱の基本組織中を維管束が密に詰まっていた。その様子はヤシ目のシュロの場合と似ていた。しかし、維管束は同じ両立型ではあるが細長くはならず、表皮のある方向を上とした場合、原生木部が下にあり、そこからV字の方向に左右対称に後生木部が配置していた。それぞれに太い道管を1対もつ点はタケ類の他種とも共通していた (図 10a-c)。水辺の植物であるフトイの茎は横断切片の全面にわたって網状の構造があった (図 9d)。維管束はタケ類のものと似た両立型で、その網状構造にのみ存在した (図 10e, f)。ショウブとセキショウの茎に見られた基本組織の細胞でできた網とは違って、フトイの網は細胞壁の厚い繊維細胞ででき

ており、柔細胞がそれぞれの網目に詰まっていた (図 10e, f)。

3. 2. 11 ショウガ目の茎

ゴクラクチョウカ (*Strelitzia reginae*; 図 11a, b)、ショウガ (*Zyngiber officinale*; 図 11c)、それにミョウガ (*Z. mioga*; 図 11d) の茎を観察した。どの茎も皮層と中心柱の境に厚壁の繊維細胞からなる層があった。維管束は両立型で、師部は木部と接する部分を除いて繊維細胞の太い束で包まれていた (図 11b)。維管束は皮層にも中心柱にも分布していたのであるが、太い維管束は皮層の中にのみ存在した (図 11a-d)。

4. 考察

4. 1 これまで茎の教材となった主な植物について

理科の授業において単子葉植物の茎を観察するための材料は主にイネ目のトウモロコシであるが、それは100年以上も前からの伝統である。トウモロコシ型を単子葉植物一般の茎の図として後世に伝えることになったのは Strasburger et al. (1894, fig. 124) の著書 ‘Lehrbuch der Botanik für Hochschulen (大学用の植物学教科書)’ であったろうと思われる。イネ目の中にも茎に整然と並んだ維管束をもっている種が存在することは当時すでに知られていたが (Schwendener, 1874; de Bary, 1877), Strasburger et al. はトウモロコシのみを採用したのである。たぶん紙面が限られていたのだろう。作図は共著者のひとり Schenck とされている (木島, 1962)。彼らの教科書は英語版 ‘A text-book

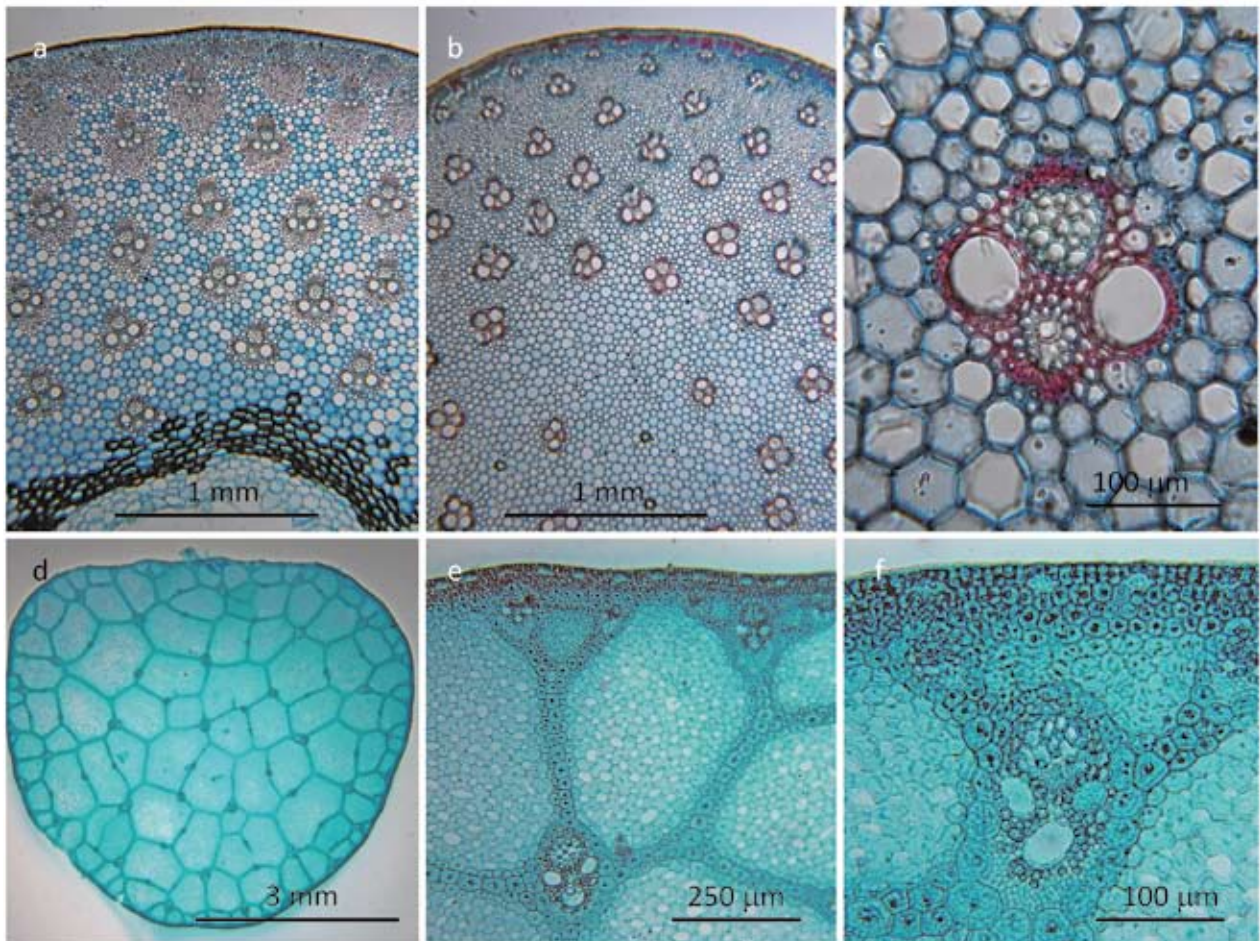


図10. イネ目のクマザサ (*Sasa veichii*) の茎 (a), チゴカンチク (*Chimonobambusa marmorea*) の茎 (b, c) とフトイ (*Scirpus tabernaemontani*) の茎 (d-f) の横断切片像。a. 茎は中央部が中空で、皮層と中心柱との区別はない。維管束はほぼ円形で、基本組織の全体にわたって散在している。各維管束の篩部と左右一対の道管は茎の周辺部分のものほど小径となるが、反対に維管束に付随する繊維細胞群はしだいに太くなっている。ヤシ目の場合 (図8) と異なり、繊維細胞群は維管束の木部側についている。b. 一対の道管が目立つ維管束はaと同様であるが、茎がまだ若いので維管束に付随する繊維細胞群は認められない。c. 維管束の拡大図。左右に一対の道管とその中間の上部と下部にそれぞれ繊維細胞群と篩部とがある。繊維細胞群の中央にも1本の細い道管が認められる。d. 茎全体に厚壁の繊維細胞群からなる網状の構造があり、維管束は網の目のところに存在する。e. dの拡大図。網の厚壁細胞に囲まれた部分は柔細胞からなる柔組織である。f. 維管束の拡大図。道管は左右に一対あるほかに繊維細胞群の中にも1つある。

of botany'のほか日本語版 'ストラスブルガー植物学' (三宅・草野訳, 1917) などが出版されたうえ、書名が 'Strasburger Lehrbuch der Botanik für Hochschulen' (たとえば Strasburger et al., 1908 など), あるいは 'Strasburger's text-book of botany' (たとえば英語版第5版, Fitting et al., 1921 など) と変わった後もトウモロコシの図はしばらくそのまま引き継がれ、その上たくさんの専門書や教科書などに転載された。同時代に出版された植物学教科書の 'Botany' (Hooker, 1877) と 'Lehrbuch der Botanik' (Giesenhagen, 1895) も同様の箇所に、それぞれアスパラガスとオオアマナ (*Ornithogalum eclorii*) の茎の図を採用したのであるが、トウモロコシ型だけが単子葉植物に一般的な構造として世界中に知られるようになったのである。教科書の内容と、それに伴う発行部数の違いだろうと思われる。

ところで Strasburger et al. (1894) のトウモロコシの茎は双子葉植物の茎と比較するのが目的であるが、その場所にこの植物を採用したのは Sachs (1868) の著書 'Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft' の影響である。なぜなら、その教科書の p.92 (fig. 83) にもトウモロコシの維管束1本の横断面図があり、次の図 (fig. 84) が双子葉植物のヒマ (*Richinus communis*, 別名トウゴマ) の切片像であるからである。単子葉植物としては現在までもっぱらトウモロコシが用いられてきたが、それと比較するための双子葉植物の材料としては、なぜか一般的ではないヒマカウマノスズクサの1種 (*Aristolochia siphon*) が、そしてわが国ではホウセンカ (*Impatiens balsamina*) が使われてきた (犀川, 2014, table 8)。それはなぜだろう。これら3種に共通する特徴は皮層

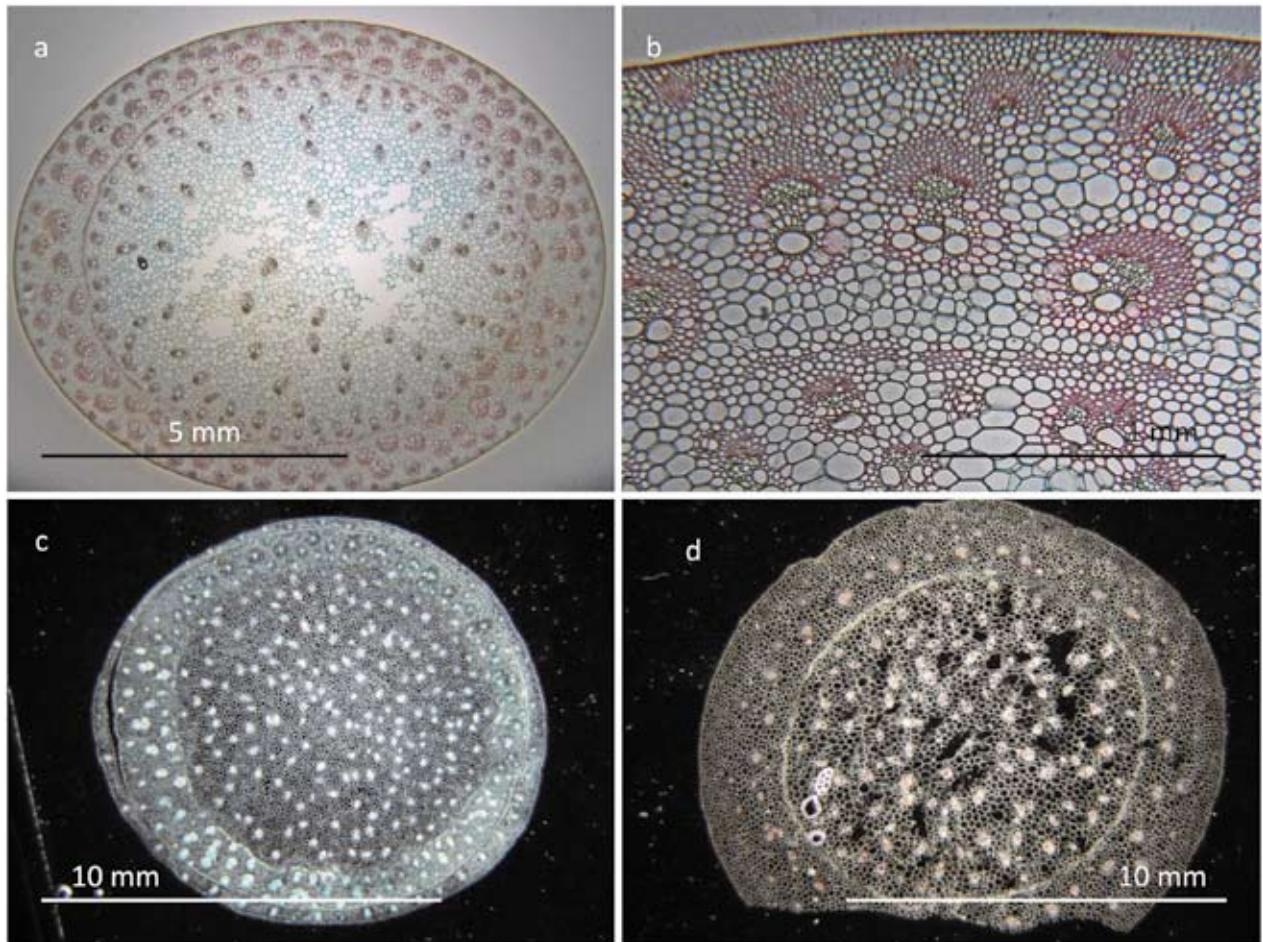


図11. ショウガ目のゴクラクチョウカ (*Strelitzia reginae*) の茎 (a, b) とショウガ (*Zyngiber officinale*) の茎 (c), それとミョウガ (*Z. mioga*) の茎 (d) の横断切片像。a. 茎には内皮があり, 太い維管束が皮層に, 細い維管束が中心柱に散在する。b. aの一部の拡大図。内皮 (図の下から1/3あたり) は拡大するとめだたない。各維管束には師部を包むように繊維の束が存在する。c. 暗視野像。皮層と中心柱における維管束の様子はaと同様である。d. これも暗視野像である。a, cの場合と反対で, 皮層の維管束より中心柱のもののほうが太い。

と髄の中間に, 間隔をおいて維管束が並んでおり, 維管束は維管束間形成層 (interfascicular cambium) で繋がったIFC型の維管束であることである。IFC型維管束は茎の先端部の構造であるが (Braune et al., 1971, p.153), 伸びきった茎では隣同士の維管束が密着するか (密着型), あるいは完全に連続しているため (連続型), ほとんど見るできない特殊な構造である (犀川, 2014)。Sachsが用いたヒマも入手の難しい薬用の有毒植物である。Strasburger et al. もそのヒマが入手できず, IFC型の維管束をもつ別の植物を探し, その結果ウマノスズクサを見つけたに違いない。わが国で採用されているハウセンカも同様の過程を経たものと思われる。すなわち藤井 (1911など) による色水の浸透実験と, その茎の切断面が載った教科書を見て。その切断面がヒマ, あるいはウマノスズクサのものに似ていることに誰かが気づき, それら2種の代用として採用されたものであろう。しかし, ハウセンカの維管束は木部と師部が混在する特殊な形態なので

(植田, 1983), ヒマやウマノスズクサの代用とはならないのである。実際, 霜田ら (2016) の理科教科書にある図 (p.167) で ‘師管’ と棒線で指しているのは誤りで, その部分は維管束の外の皮層の柔細胞の1つである。ハウセンカの場合は師管もほとんど形成層の内側にあるのである (植田, 1983)。

4. 2 検鏡した24種の茎の横断切片像でわかったこと

Schwendener (1874) はトウモロコシと同じイネ目の中にも茎の維管束が皮層と中心柱の境界に輪状に並ぶ種があることを図示している。それらの図は *Scirpus lacustris* (図12a), *Isolepis pauciflora* (図12b), *Juncus bufonicus* (図12c), ナガハグサ (*Poa pratensis*, 図12d), *Boeckhia striata* (図12e), *Fimbristylis spadicea* (図12f), *Cyperus sphaerospermus* (図12g) などの横断切片像である。S. lacustrisの場合は, 維管束が輪状に並んではいないが, 維管束が通る厚壁の繊維細胞か

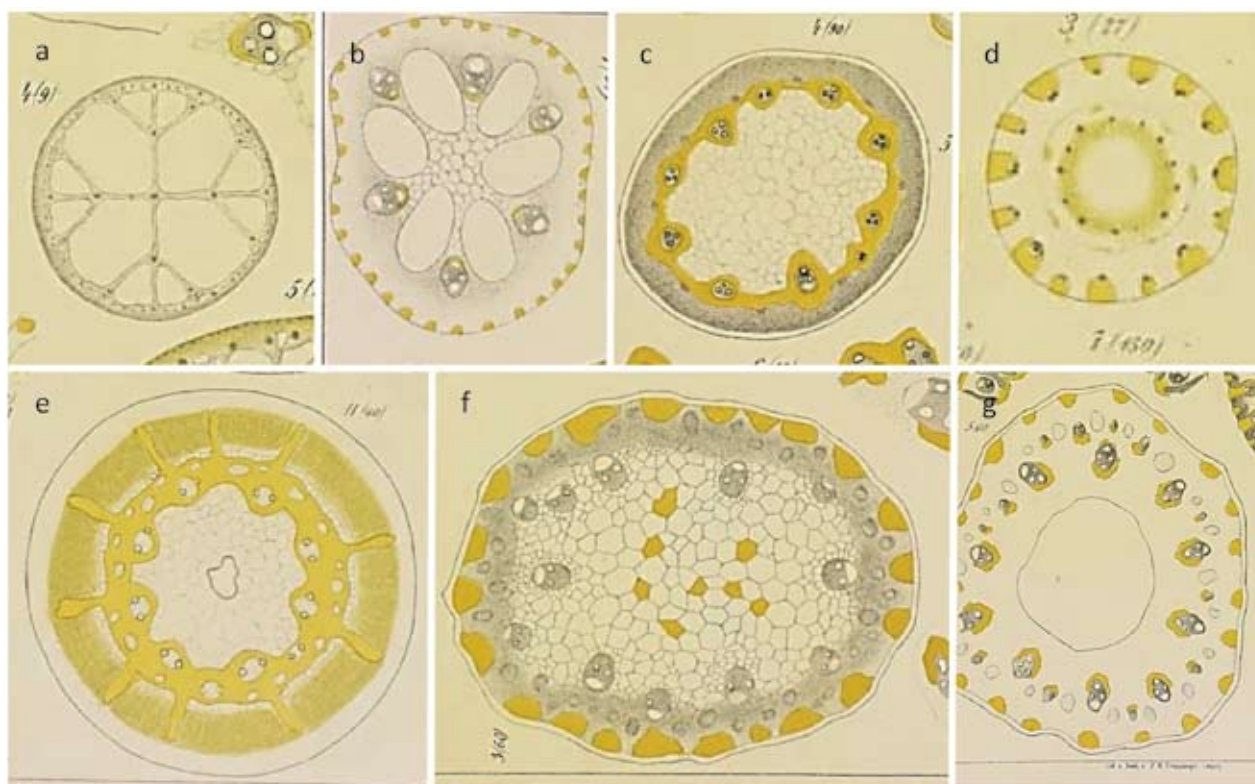


図12. イネ目の *Scirpus lacustris* (a), *Isolepis pauciflora* (b), *Juncus bufonius* (c), *Poa pratensis* (d), *Boeckhia striata* (e), *Fimbristylis spadicea* (f), と *Cyperus sphaerospermus* の茎(g)。すべて Schwendener (1874, taf. IV, figs. 4, 7; taf. VII, fig. 4; taf. X, figs. 3, 11; taf. XI, fig. 3; taf. XII, fig. 5) の図を転載した。

らなる網状構造が整然と配置している (図12a)。
Bower (1919) も *Schoenus nigricans* と *Scirpus caespitosus* とヨウシュマगाヤ (*Molinia coerulea*) で維管束が整然と並んだ図を示している。そこで本研究では単子葉植物の10目の中にはこれらより規則的に並んだ維管束をもつ種が存在するはずであると考えて調査した。残念ながらオモダカ目とタコノキ目では茎を採取できなかったため、その他の8目の24種の茎を観察した。その結果教科書のトウモロコシ型のように茎の大部分が中心柱になっていて、中央部から周辺部まで維管束がほぼ均等に分布していたのはキジカクシ目のアスパラガス (図3a), ヤシ目のシュロ (図8a-c), イネ目のクマザサ (図10a) とチゴカンチク (図10b), それにススキの5種のみであった。これらの5種と、厚壁の繊維細胞が1列に並んで網状になったイネ目のフトイを除くと、ショウブ目の2種, ヤマノイモ目の2種, ツククサ目の2種それにショウガ目の3種などでは茎に内皮または内皮の位置に繊維細胞層が存在し、皮層と中心柱とははっきりと区別できた。それらのうち、ヤマノイモ目のヤマノイモ (図5a, b) とトコロ (図5c, d), それにツククサ目のムラサキオモト (図9a, b) とツククサ (図9c) の茎では、中心柱の内皮と接するところにある維管束が一定の間隔で規則的に並んで

いたのである。なお、本論文における皮層と中心柱は Van Tieghem and Douliot (1886) の考えた‘皮層の最内層を内皮と見做しその膜の特徴の有無を問はない’とする定義 (小倉, 1930, p.66) に従った。

4. 3 規則的に配列したヤマノイモ目とツククサ目の維管束

ヤマノイモ目の各種の維管束は基本的に木部の上下に師部がある両立維管束である (Ayensu, 1972)。それが双子葉植物のヒマヤウマノスズクサの維管束のように茎の中で規則的に並んでいることは古くから知られていた (Queva, 1894)。Quevaの図版 (planche V) の一部を転載した (図13)。その図には *Dioscorea* 属と近縁の *Tamus communis* (図13a) と *Testudinaria elephantipes* (図13b), それにナガイモ (*Dioscorea batatas*; 図13c-e) の茎の横断切片像が描かれているが、維管束はいずれの種においても中心柱の内皮の近くに規則的に配列している (図13)。図13a, b, d, eでは維管束に大小が認められるが、図13aと13eの場合にはだいたい大小小, 大小小というふうになり、図13bと図13dの場合には大小, 大小というふうに並んでいて、配列は種と茎の太さによって異なる。どの場合も大維管束のほうが小維管束よりも茎のやや内側にシ

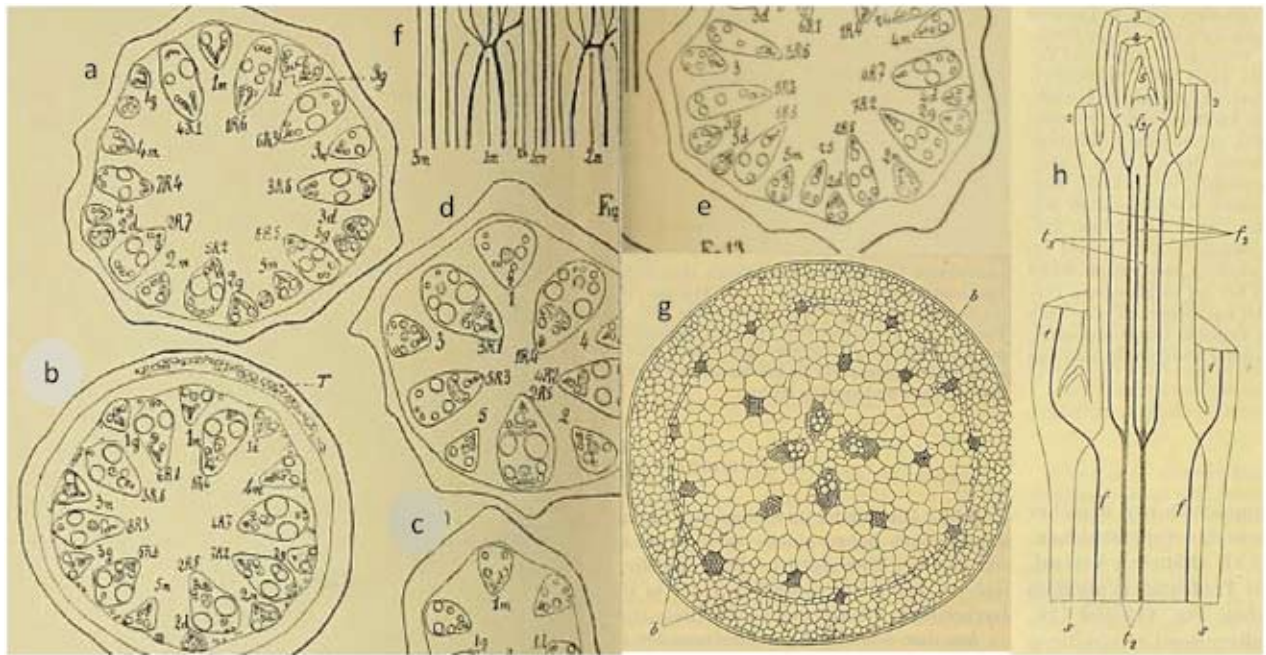


図13. ヤマノイモ目の *Tamus communis* (a), *Testudinaria elephantipes* (b), ナガイモ (c-e) とツユクサ目の *Tradescantia albiflora* (g) の茎の横断切片像と維管束の走向図 (f, h)。a-f, Queva (1894, *planche V*) g, h, de Bary (1877, *figs. 119, 120*).

フトしている。このように大小が並ぶのは茎の中の維管束の走行と関係しており、大小の維管束の多くは節のところで連続している (図13f)。すなわち個々の維管束の横断面の形態は走向する維管束の部位によって太さが異なり、太い部分の横断面はほぼ種によって決まっている。本研究ではヤマノイモ (図5a, b) とトコロ (図5c, d) の維管束像を観察したが、ヤマノイモでは木部の太い道管が左右一対あるのみで、しかも維管束型も1種類のみであったが、トコロの場合、小維管束は一対の道管が目立つだけであるのに対して、大維管束には特大の道管が一対あり、それを挟んで縦方向に中と小の複数の道管が並んだ道管列を左右一対もっていた (図5d)。このような一つの維管束に左右一対の道管列をもつ独特の維管束はナガイモの他に、*D. multicolor*, *Rajania pleioneura* や (Queva, 1894), *D. kalkapershadii*, *D. tomentosa*, *D. pentaphylla* などでも観察されている (Anto and Sunny, 2014)。

一方、ツユクサ目のムラサキオモトとツユクサの維管束も内皮直下の中心柱に間隔を置いて規則的に並んでいた (図9)。ただし、この2種ではこの環状に並んだ維管束に加えて、それらとほぼ同数の、より太い維管束が中心柱の中央付近に集まっていた。de Bary (1877) は *Tradescantia albiflora* を使ってそのような内皮部と中心柱の中心部とに分かれた維管束の切片図 (fig.119 = 図13g) と維管束の走行図 (fig.120 = 図13h) を示した。その走向図を見ると、この植物の場合も大小の維管束の多くは節のところで連続している

ことがわかる (図13h)。Tomlinson (1969) は *Commelina imberbis* の横断した茎において、気孔を含む表面部分、皮層に半分突出した維管束、皮層に内接した維管束、中心柱の中央部に集まった維管束の詳細な図を示した。これらの図のうち、皮層に突出した維管束のところでは、内皮の細胞は小さくならず連続しており、維管束を迂回していた (Tomlinson, 1969, fig. 12d)。本研究で用いたツユクサにおいても同様の維管束を部分的に包んだ内皮が認められた。ムラサキオモトの場合は維管束を包む部分の内皮の各細胞はいろいろな程度に小さくなっており、細胞の幅はどれもが他の内皮の細胞の半分以下になっていた (図9b)。

4. 4 学校における単子葉植物の茎の学習

中学校理科の教科書 (有馬ら, 2016; 細矢ら, 2016; 岡村ら, 2016; 霜田ら, 2016; 塚田ら, 2016) の ‘茎の観察’ のところを開いてみた。どの教科書においても単子葉植物の茎の材料はトウモロコシで、どの図にも茎全体の横断面が示されていた。霜田らの教科書以外は Strasburger et al. (1894, fig. 124) の図と同じく茎の輪郭の一部がわずかに凹んでいてそれらしく見えるが、細かいところはよく見えず、Strasburger et al. の線画には及ばない。霜田らの教科書の図 (p.166) はさらに問題である。なぜなら染まっている維管束は実際の維管束の一部だからである。犀川 (2015, figs. 6-9) によると、チゴカンチクの茎とヒマの葉柄の場合、色水は茎の中の維管束を均等に浸透しなかったの

である。ついでに言えば、色のついた部分は茎の中の水の‘通り道’を示してはいるが、それは蒸散と、それによって引き起こされる吸水によって茎を上昇するわけではなく、葉のあるなしにかかわらず、また茎の上下や生死にかかわらず茎や葉柄の中を速やかに浸透するのである(犀川, 2015)。霜田らによる作為的な維管束の分布図は、有馬らの教科書にある表現どおり、‘ばらばら’という印象を読者に与えてしまうだろう。単子葉植物の中にはヤマノイモ目やツユクサ目の各種のように双子葉植物のLLP型やIFC-LL型によく似た整然と並んだ維管束をもつ種もたくさん存在するのである。ホウセンカの茎の切片像が、あいかわらず双子葉植物に一般的な切片像として採用されているのもよくない。教科書に「トウモロコシの図」とか「ホウセンカの図」というように具体的に植物名を載せるなら、担当者はトウモロコシやホウセンカの形態を実際によく見て、見たとおりの写真や図を使用すべきである。細矢ら(2016, *p.154*)の教科書中、「茎の断面の維管束の分布には、(中略)トウモロコシやツユクサのように全体に散らばっているものがある」という記述がある。担当者は自身でツユクサの茎を見ずに、思い込みでこう書いてしまったのである。

ところでわが国ではなぜトウモロコシ型が単子葉植物一般の茎と思われるようになったのだろうか。その主原因と考えられるものに専門家による維管束と中心柱との関係を示す模式図(小倉, 1930, *p.61*)や表(植田, 1958, *p.63*; 木島, 1962, *p.182*)がある。模式図や表はたいがい複雑怪奇な事項を単純明快に整理したもので、ふつうは有難いが、この維管束や中心柱については単純化し過ぎたように思われる。小倉の模式図ではA～Fまでの中心柱型を示す6図のうち、最後のFだけが不斉中心柱(単子葉類型)となっているが、その図は単子葉植物10目のうちのイネ目の、その中のトウモロコシ型のそれなのである。また、植田による中心柱と維管束との関係を示す表の「茎」のところの‘単子葉植物’を見ると、「維管束」は‘閉鎖で並立’、「中心柱」は‘不斉中心柱’、「例」はなんと‘全部!’となっているのである。

謝辞

私は東京学芸大学の元理科教員高度支援センター長で現副学長の長谷川正先生、ならびに前センター長で現在同センター特命教授の松川正樹先生には大変なお世話になった。また、同センターの浅羽宏先生と川角博先生、それに今村直美さんには参考文献に関する情

報提供などでお世話になった。本研究では外国の古い文献を多数引用したが、それはかつて東京学芸大学学術情報課の高橋隆一郎氏にお世話になったおかげである。

引用文献

- 有馬朗人ほか62名. 2016. 新版理科の世界1年. 大日本図書.
藤井健次郎. 1911. 女子理科植物教科書. 開成館.
細矢治夫・養老猛司・丸山茂徳ほか27名. 2016. 自然の探究 中学校理科1. 教育出版.
木島正夫. 1962. 顕微鏡を主とする植物形態学の実験法. 改訂第1版. 廣川書店.
三宅驥一・草野俊助(訳). 1917. ストラスブルガー植物学上巻第一冊. 隆文館図書.
小倉謙. 1930. 植物系統解剖学. 岩波書店.
岡村定矩・藤嶋昭ほか49名. 2016. 新編新しい科学1. 東京書籍.
犀川政稔. 2014. ホウセンカの維管束図を双子葉植物一般の図として教科書に用いることは不適当. 東京学芸大学紀要自然科学系66: 159-180.
犀川政稔. 2015. 蒸散や吸水とは無関係な切り花着色剤の茎や葉柄への浸透. 東京学芸大学紀要自然科学系67: 151-162.
霜田光一・森本信也ほか29名. 2016. 中学校科学1. 学校図書.
田中克己・浜清. 1970. 顕微鏡標本の作り方. 第9版. 裳華房.
塚田捷・大矢禎一・江口太郎・鈴木盛久ほか58名. 2016. 未来へひろがるサイエンス1. 新興出版社啓林館.
植田利喜造. 1958. 生物実験講座2. 植物形態学. 岩崎書店.
植田利喜造(編). 1983. 植物構造図説. 森北出版.
Angiosperm Phylogeny Group (APG). 2009. An update of the APG classification for the orders and families of the flowering plants. Bot. J. Linn. Soc. 161: 105-121.
Anto, P. V. and Sunny, H. 2014. Cellular architecture in selected species of the genus *Dioscorea*, Kerala, India. Intern. J. Adv. Res. 2: 761-768.
Ayensu, E. S. 1972. Anatomy of the monocotyledons. VI. Dioscoreales. Clarendon Press, Oxford.
Bary, A. de. 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
Bower, F. O. 1919. Botany of the living plant. Macmillan, London.
Braune, W., Leman, A. and Taubert, H. 1971. Pflanzenanatomisches Praktikum. Gustav Fischer, Jena.
Fitting, H., Jost, L., Schenck, H. and Karsten, G. 1921. Strasburger's

犀川： 全部の单子葉植物の維管束が茎の中で ‘散らばっている’ わけではない

- text-book of botany. Macmillan, London.
- Giesenhagen, K. 1894. Lehrbuch der Botanik. Wolf, München.
- Hooker, J. D. 1877. Botany. Appleton, NY.
- Queva, C. 1894. Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétative des Taccacées & des Dioscorées. L. Danel, Lille.
- Sachs, J. 1868. Lehrbuch der Botanik nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Schwendener, S. 1874. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. and Karsten, G. 1908. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Neunte umgearbeitete Auflage. Gustav Fischer, Jena.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. and Schimper, A. F. W. 1894. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Gustav Fischer, Jena.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. and Schimper, A. F. W. 1898. A text-book of botany. Macmillan, London.
- Tomlinson, P. B. 1961. Anatomy of the monocotyledons. II. Palmae. Clarendon Press, Oxford.
- Tomlinson, P. B. 1969. Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales. Clarendon Press, Oxford.
- Van Tieghem, P., Douliot, H. 1886. Sur la polystélie. Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 7, 3: 275–322.