

ネナシカズラの寄生に基因する桐癭瘤の解剖学的観察

徳重, 陽山

<https://doi.org/10.15017/14946>

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 21, pp.83-91, 1953-06-30. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：



ネナシカズラの寄生に基因する*

桐癭瘤の解剖學的觀察

徳 重 陽 山

Yozan TOKUSHIGE: Anatomical Observations of the
Paulownia Stem Gall caused by *Cuscuta*

前 言

ネナシカズラは廣く世界に分布する植物で、日本に於てもネナシカズラ (*Cuscuta japonica*) を始めその他 7 種程知られている。ネナシカズラ類は他の植物に纏繞し、寄主體內に吸根を挿入し、それによつて養分を吸収して生育する寄生植物である。従つて甚だしくこの寄生を受けた被害植物は生育が阻害せられ、又 繊細な作物は往々にして挫折、倒伏して大なる害を受けることがあり、カリフォルニア地方の柑橘園に於ては、ネナシカズラの除去が問題化している現状である⁹⁾。

ネナシカズラは寄生植物である爲に普通の植物と生態的にも形態的にも顯著な差異を有しており、この理由から純粹な植物學的興味の對象として、ネナシカズラの構造、吸根の形成及び侵入過程、養分吸収の方法、ネナシカズラと寄主組織との連絡關係等に就て主に解剖學的な見地より詳細な研究がなされてきた^{3,4,5,9,10)}。更に又、ネナシカズラの吸根侵入によつて起る寄主植物の反應についても種々の報告がある。特にその形態的變化を象徴する癭瘤 (gall) の發生について、Peirce⁹⁾は吸根侵入による寄主植物の反應は生理的なものであつて解剖上には何等變化は認められず、只 *Solanum jasminoides* Papt. の葉柄に全器官の腫脹を認めたと述べているが、Knorr⁶⁾及び Thomson¹¹⁾も癭瘤形成の事實を認めており、Dean²⁾は 5 種、1 變種の、ネナシカズラを使用して 28 種の寄主植物に形成される癭瘤の觀察を行つた結果、全部の種類に癭瘤形成の事實が認められたと報じている。筆者は 1949 年、ネナシカズラの侵害に因つて桐の莖に癭瘤が發生し、しかもその癭瘤が外部に附着しているネナシカズラの莖を除去した後も次第に腫脹していくのを認めた。更に翌 1950 年寄主植物である桐が生長を開始すると共に癭瘤も又 肥大し始め Fig. 1. に示す如き癭瘤

※ 本研究に對し種々御教示を賜つた佐藤敬二教授、吉井甫教授、木場三朗助教授に深謝の意を表する。

を形成するに到つた。筆者はこの瘰癧形成の現象は如何なる組織の増殖に基因するものであるか、又その増殖の原因はなんであるかという二つの點に興味を抱き瘰癧の組織解剖を行つた。その結果二三の事實を確認し得たのでそれを此處に發表する。將來この方面で行われると思われる諸氏のより廣範圍な研究の一資料として、いさゝかの參考になれば幸甚である。

観 察

1. 外 部 的 観 察

實生の一年生桐苗を鉢植えとなし、6月頃ネナシカズラを纏繞させた。充分吸根を挿入して旺盛な伸長生長を行つていたネナシカズラの外部莖を、8月下旬に完全に除去し、桐の莖に残つている吸根跡の瘰癧の肥大状態を観察し續けた。ネナシカズラが取去られた後、桐の生長期間中瘰癧は次第に肥大し完全な瘰癧となつた。併しその部分からネナシカズラは外部莖を再生することはなかつた。この瘰癧の中心には必ず吸根の侵入孔が認められ、理想状態を想定すれば侵入孔を中心とする半球形を呈するものと考えられる。瘰癧の外表面は表皮の一部が裂開し處々粗鬆な面をなし黒褐色を呈している。翌1950年此等の瘰癧は桐の生長と共に急速に肥大し、表皮を押し破つてカルス状の粗鬆なる面を露出し、黒褐色を帯びた巨大な瘰癧となつた。前年度に認められていた、ネナシカズラの吸根侵入孔は急激な瘰癧の肥大の結果、組織中に埋没されて殆んど判別が困難であるが、瘰癧の頂部に僅かにそれらしき痕跡が認められた。勿論それ等痕跡の部分及び瘰癧の他の部分から何等ネナシカズラの外部莖の再生及び伸長は認められなかつた。従つて、ネナシカズラの再生が認められないにも拘らず瘰癧のみは年々肥大していくと云う現象は甚だ興味深いものであつた。

2. 内 部 的 観 察

1949年度及び1950年度の秋に瘰癧を採取して、固定液（フォルマリン、醋酸、アルコール）で固定し、スライディングミクロトームに依つて縦、横、接線断面の切片を作成し、鐵ヘマトキシレン、エオシン及び沃度沃度加里で染色し、顯微鏡下で健全組織との比較観察を行つた。

(i) ネナシカズラの残存吸根

1949年度の瘰癧は (Fig. 2, E₂, F₂; Fig. 3, E₃, F₃) に示す如く、吸根の中心部

は枯死して油脂状物質が残存するに過ぎないが、寄主細胞と接する部分に大なる核を有する巨大な形状の細胞（吸根の外周細胞）が数層認められた。即ち中空の圓錐形状をなして寄主植物中に生存しているのである。越えて1950年度の瘻瘤は Fig. 5 に示す如く明らかに第二次の肥大生長を行っており、前年度の瘻瘤との區別は劃然としている。前年度に生存していた、ネナシカズラの巨大細胞と同様な細胞が Fig. E₃ に示す如く、1950年度の新瘻瘤組織中に認められた。此等生存細胞の中央部は前年度と同様黒色の油脂状物質で充満していた。従つて、ネナシカズラの吸根細胞は外莖から獨立して寄主植物内に長期に亘り生存する能力を有し、寄主植物の肥大生長と共に細胞分裂を行つていることが判明した。以上の結果よりこの残存外周細胞が寄主植物に瘻瘤を形成させる原因ではないかと考えられる。

(ii) 瘻 瘤 の 組 織

瘻瘤組織と健全組織を表皮、皮層、韌皮部、木質部の順序に比較すれば次の如くである。

表 皮

桐の幼莖は一層の表皮を有しているが瘻瘤組織では時として表皮の裂開消失を起している部分があり、二年目の瘻瘤では直接栓皮が露出している。

木 栓 層

正常な木栓層に比して瘻瘤のそれは1.5~2倍程度に肥厚している。縦、横、接の三斷面を通じて細胞の大きさ、細胞の配列、細胞膜の肥厚、その他に差異を認め難い。従つて木栓層の肥厚は單に細胞數の増加に外ならぬものと觀察される。

皮 層

正常な組織では7~8層の厚角細胞層とそれ以下の柔細胞層に分けることが出来る。

a. 厚 角 細 胞 層

正常な組織は縦斷面では長く (Fig. a₂)、横斷面では短くしかも緊密に結合された小型の厚い細胞膜を有する細胞から成立している (Fig. a₃)。瘻瘤の厚角細胞層は縦斷面では大小不整の細胞で何れの方向にも長短なく比較的密に結合しており (Fig. A₂)、横斷面では圓形又は橢圓形の細胞が間隙を有しつつ、緩く結合しており多量の澱粉粒を含有している (Fig. A₃)。

b. 柔細胞層

正常な組織の縦断面では厚角細胞よりも大きく、形は略々整一で角張った細胞として見え、多量の澱粉粒を含有している (Fig. b₂)。横断面では圓形の多くの細胞間隙を有し、緩く結合している細胞が多くの澱粉粒を含有する (Fig. b₃)。癭瘤組織の縦断面では圓形の大きい細胞が多量の澱粉粒を有して、多くの細胞間隙を残しながら緩く結合しており (Fig. B₂)、横断面では非常に多量に澱粉粒を有するやゝ角張った形の細胞として現れている (Fig. B₃)。接線断面に於ても多量の澱粉粒を有する圓形の大形細胞として認められる (Fig. B₄)。

癭瘤の皮層部分に於ける厚角細胞層は柔細胞層と細胞の形態及び機能に殆んど區別出来ない状態であり、厚角細胞の退化乃至未發達が癭瘤皮層の組織的な特徴である。従つて正常皮層に比較して癭瘤の皮層が2~3倍に肥厚している事實は總べて等方性の柔細胞の量的増加として説明される。

韌皮部

a. 韌皮纖維

正常の韌皮纖維に比較して長さは短く太さも細く、非常に貧弱な發達をしている。纖維の走向は癭瘤が大きくなればなる程不規則となつている (Fig. 2, 4)。

b. 韌皮髓線

木質部の髓線が韌皮部に走入した部分に認められるが、正常材の韌皮髓線の如く、他の韌皮柔細胞との區別は明瞭ではない。

c. 韌皮柔細胞

正常の韌皮柔細胞は縦断面では軸方向にやゝ長く角張った細胞からなり (Fig. c₂)、横断面では圓形又は橢圓形狀の多くの細胞間隙をもつて緩く結合された細胞である (Fig. c₃)。癭瘤の細胞は縦断面では正常のものと殆んど同様であるが澱粉粒をやゝ多量に有している (Fig. C₂)。横断面ではやゝ角張った大小不整の細胞が多量の澱粉粒を含有して存在している (Fig. C₃)。

癭瘤の韌皮部は正常韌皮部の1~2倍程度に肥厚しているが、これは皮層の柔組織細胞と同質の韌皮柔細胞の量的増加によつて起るものと觀察される。

木 質 部

a. 導 管

瘰癧の導管數は幾分増加しているが直徑は小さくなつてゐる。正常材の導管は縦斷面では溝狀に、横斷面では圓形の孔として觀察されるのである。瘰癧の材では縦斷面 (Fig. 2)、横斷面 (Fig. 3) に導管が斜めに切斷されているのが認められ、接線斷面ではネナシカズラの侵入部を迂迴するような方向をとつてゐるのが見られる (Fig. 8)。導管の配列は桐は環孔材であるに拘らず瘰癧組織では散孔狀を呈する。

b. 木 質 纖 維

正常な木質纖維は縦、接線斷面では狹長な細胞として (Fig. d₂)、横斷面では四角乃至は多角の細胞として認められる (Fig. d₃)。然しながら瘰癧の木質纖維細胞はその走向不整であるのみならず纖維の幅に對する長さが顯著な短縮状態にある。

c. 木 質 柔 細 胞

正常材の木質部に見られる柔細胞は髓線を除くれば僅かに導管周圍の一層の細胞に限られる。瘰癧の木質部にあつては髓線の周圍 (Fig. D₁) 導管の周圍或は、ネナシカズラの吸根と接した部分 (Fig. G₂) 等に非常に多數認められる。1950 年度即ち二年目の瘰癧木質部にあつてはこの特殊な形の柔細胞が大半を占めるに至つてゐる (Fig. G₅)。特殊の柔細胞は大きさは普通の細胞の二倍近くもあり、且つ多角形で等方性であつて、細胞膜には何れの方角の膜にも紋孔を有し、核と細胞内容物を有する柔細胞である。

d. 髓 線

正常な髓線は縦斷面には 5～10 層をなす帶狀の柔細胞列として見られ (Fig. d₂)、横斷面では中心より半径方向に走る條線として認められ (Fig. d₃)、接線斷面に於ては 1～2 列の 5～10 細胞の集團として木質纖維の中に存在する (Fig. d₁)。瘰癧の髓線は縦斷面では斷續的に帶狀として存在し (Fig. 2)、横斷面では扇狀形をなして外部に向つて擴がつており (Fig. 3)、接線斷面では 3～4 列の 5～10 層からなる柔細胞束として認められる (Fig. D₁)。此等は髓線走向が正常でないことを示すばかりでなく、髓線細胞の異常増殖を示している。

正常な木質部に比較して瘰癧の木質部は 2～3 倍、時には 6～7 倍程度の肥厚を

きたしている。木質繊維は量的にも形の上からも減少しているが、木質柔細胞及び髓線柔細胞の異常増加が認められるから、木質部に於ける増加は主として柔細胞の増加により生じたものと思われる。

考 察

外部のネナシカズラが取り去られた際に、瘰癧中の残存組織の生存期間及びその再生能力について、Knorr³⁾は Tahiti lime (*Citrus aurantifolia* (Christm.) Swingle) に生じた若い瘰癧からは、ネナシカズラ除去後10日以内に新しい、ネナシカズラの莖が再生されるのを認めている。併し古い瘰癧からは、ネナシカズラの再生は見られず、吸根の生きた細胞も発見出来なかつたと述べている。Dean²⁾は同様にネナシカズラ除去後の瘰癧から非常に稀に再生される場合のあることを報告している。併し他の再生しなかつた寄主植物の瘰癧中にも生きた吸根細胞の存在を認め、此等はしばしば寄主植物の生育期間中生存しているのを確めて、恐らく再生能力を有するものであろうと推論している。筆者の観察によれば外部のネナシカズラ除去後、ネナシカズラを再生し得た瘰癧は一つもなかつた。併し生きた吸根の存在は明らかに看取出来たし、更に翌年肥大生長を行つた瘰癧の第二次肥大組織中に生きた吸根の存在が認められた。材料の都合から三年目の瘰癧を観察出来なかつたが、恐らく吸根は生存し続け得るものと考えられる。従つて、ネナシカズラの残存吸根の生存期間は非常に長いものと思われる。併しそれからのネナシカズラの再生現象は特定の寄主植物に限り起るのかも判らない。

ネナシカズラの寄生によつて起る寄主植物の瘰癧組織について、Dean²⁾は若い瘰癧は皮部組織の増殖の結果であり、古い瘰癧は皮層の柔細胞増加と木質部の肥厚によつて形成されていると述べている。Knorr³⁾は *Sphaeropsis tumefaciens* の寄生によつて起る瘰癧組織と類似しており皮層部分の肥厚の結果出来たものと云つてゐる。Gertz⁴⁾は等方性の柔細胞が増加することによつて瘰癧は形成されるとしているが、寄主植物によつては正常な状態では見出せない石細胞が出現しており、單なる量的變化の他に質的變化を生じていることを報じている。桐の瘰癧の場合では組織解剖學的な見地よりすれば、韌皮部では厚角細胞層の消失と柔細胞層の増大及び木質部では髓線の變質と量的増加とその周邊細胞の柔細胞化、更に木質繊維細胞の減少と特

殊木質柔細胞の出現等明らかに組織上に質的變化を遂げている。然しながら細胞學的に云つて木質部の特殊な柔細胞を、Gertz⁴⁾ が韌皮部に於て見出した石細胞と同様な傾向のものとして、質的變化であると思ふか否かは疑問である。要するに桐の莖に發生した癭瘤は皮層部の柔細胞の増殖と木質部の柔細胞の増殖によつて生じた瘤狀物であり、Küster⁷⁾ の云う退化的増殖 kataplastische Gewebebildungen の範疇に入れ得ると思う。

癭瘤發生の機構について Gertz⁴⁾ は、ネナシカズラの吸根侵入の結果生理的な傷が出来るが、これに對して寄主植物の組織に傷痕木栓層が形成されないから、ネナシカズラの吸根は傷痕木栓層形成を阻止するような物質を分泌するのではなかろうかと考えた。即ちこの物質が分泌される爲に傷痕組織は常に肥大すると云う説である。これに對して Dean⁴⁾ は 1000 本以上の植物を材料として、その莖に傷をつけて 3 年間觀察を續けたが、ネナシカズラによつて出来る癭瘤程の大きさに達したものはなかつた。依つて同氏は癭瘤形成には、ネナシカズラの吸根侵入の刺激が必要であると述べており、Thomson¹⁰⁾ も活潑な細胞分裂を續ける吸根の刺激によるものであると云つている。Dean が行つた人工的な傷と、ネナシカズラによつて出来る傷とは相當な相異があるとは云え Gertz の支持する説は餘りにも飛躍的であり、後者の説は刺激と云う曖昧な用語によつて表現しているから正確な論議の對象とは成り難い。筆者は癭瘤形成には、ネナシカズラの生きた吸根細胞の存在は必須條件であるが、それが分泌するホルモン類似物質により形成層の分裂速度を異常に増進させ、その結果分裂した細胞は完全に組織的分化を行わずに、韌皮部には韌皮柔細胞、木質部には木質柔細胞の増加となり、更に此等柔細胞の再分裂により外觀上所謂癭瘤が形成されるのではなかろうかと考察する。

摘 要

1. 本研究は、ネナシカズラ (*Cuscuta japonica*) の寄生により桐 (*Paulownia tomentosa* Steud.) の莖に発生した瘰癧に對して解剖觀察を行つたものである。
2. ネナシカズラを除去した後吸根の周邊細胞は長期間(二年以上)單獨に寄主植物の組織中に生存し得る。併し、ネナシカズラの外莖を再生した例は見られなかつた。
3. 瘰癧組織の解剖結果よりすれば皮層の厚角細胞層の消失と柔細胞の増加が起つており、木質部では髓線細胞の異常増殖及びその周邊細胞の柔細胞化、更に等方性の特殊な柔細胞の多量出現が認められた。従つて瘰癧は主に此等柔細胞の異常増殖に基くもので組織的には一種の退化増殖の結果である。

引 用 文 獻

1. Dean, H. L. : Science 80, 588, 1934a
2. ————, : Amer. Jour. Bot., 24, 167, 1937
3. Gertz, O., : Jahrb. f. wiss. Botanik., 56, 121, 1915
4. ————, : Zentralbl. f. Bakt., 2 Abt., 51, 287, 1920
5. Kindermann, A. : Planta, Zeitschr. wiss. Biol., Abt. E. 5, 769, 1928
6. Knorr, L., Carl. : Phytopath., 39, 8, 616, 1949
7. Küster, E. : Pathologische Pflanzenanatomie, 2 auf., 1916, Jena.
8. Peirce, G. J. : Annals Bot., 7, 291, 1893
9. ————, ————, 8, 53, 1894
10. Thoday, M. G., : Annals Bot. 25, 655, 1911
11. Thomson, J., : Nature, 116, 66, 1925
12. 吉 井 甫 : 解剖植物病理學, 248, 1947

ANATOMICAL OBSERVATIONS OF THE PAULOWNIA
STEM GALL CAUSED BY CUSCUTA

(Résumé)

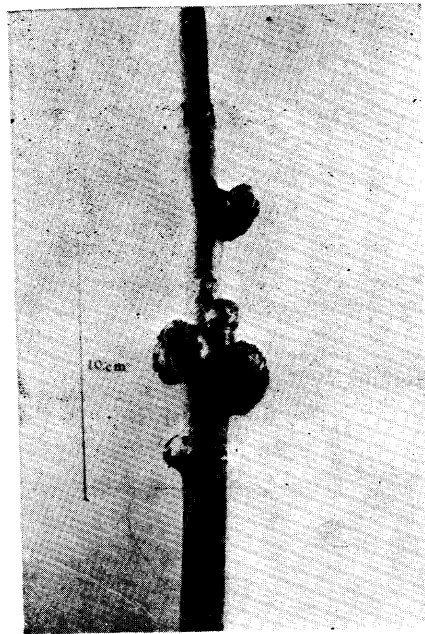
Yozan TOKUSHIGE

1. Present paper deals with the anatomical studies on the gall of paulownia (*Paulownia tomentosa*) stem caused by the invasion of the dodder haustoria (*Cuscuta japonica*).
2. After the elimination of the external dodder stems, galls grow in thickness every year (Fig. I, 5) and the haustoria situated within the gall remain alive (Fig. E₂, F₂, E₃, F₃, E₅). However, new dodder stems do not regenerate from the haustorial tissues thus enclosed.
3. The histological features of the gall tissue are as follows: the disappearance of collenchyma (Fig. A₂, A₃), the hyperplasy of the parenchyma in the cortex portion (Fig. B₂, B₃, B₄), the abnormal segmentation of the ray (Fig. D₄), parenchymatous cells around the ray tissue (Fig. D₄), and the new formation of the special wood parenchyma in the xylem portion.

Consequently galls are formed mainly by the abnormal growth of those parenchymatous tissues. It may be explained histologically as the "katakplasmatische Gewebebildungen."

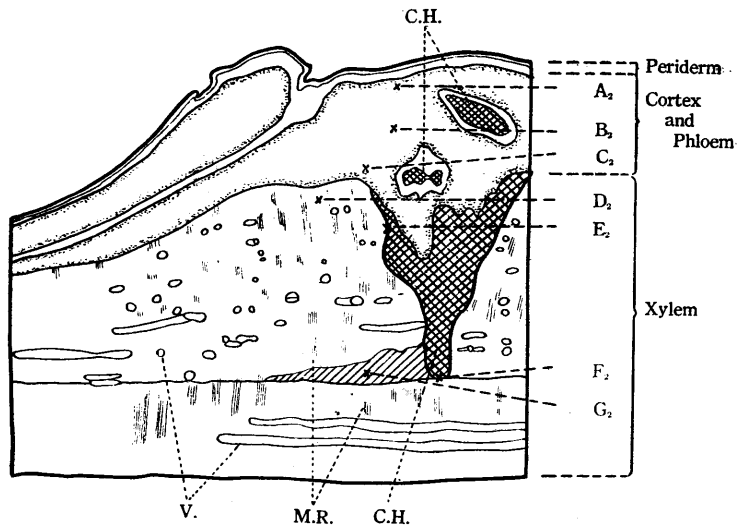
第 1 圖 二年目の桐樹幹の癭瘤

Fig. 1 Gall of paulownia stem
in two years.



第 2 圖 瘰癧組織の縦断面

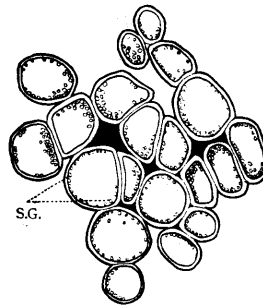
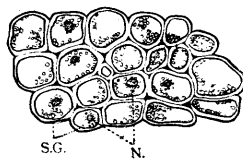
Fig. 2 Longitudinal section of the gall tissue.



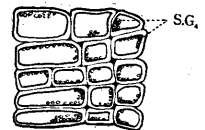
C.H.---Cuscuta Haustorium. M.R.---Medullary ray. V.---Vessel. S.G.---Starch Grain.
N.---Nucleus. L.F.---Libriform Fiber. H.T.---Host Tissue. W.P.---Wood Parenchyma.

B₂: Parenchyma in gall tissue.

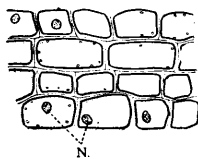
A₂: Collenchyma in gall tissue.



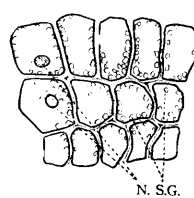
C₂: Phloem parenchyma in gall tissue.



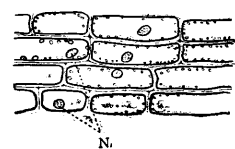
a₂: Collenchyma in normal tissue.



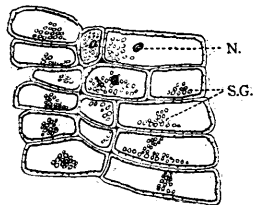
b₂: Parenchyma in normal tissue.



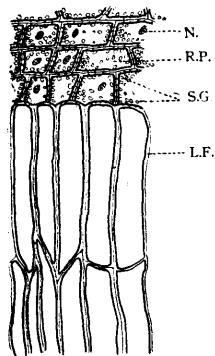
c₂: Phloem parenchyma in normal tissue.



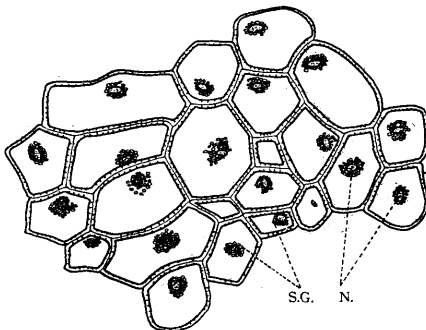
D₂: Wood parenchyma
in gall tissue.



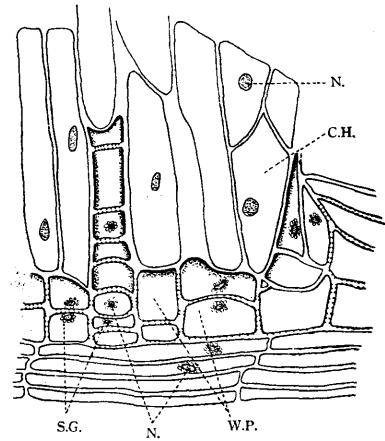
d₂: Longitudinal section
of normal wood



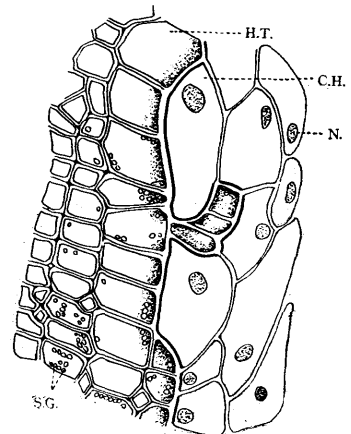
G₂: Special wood parenchyma



F₂: Condition of the contact part of
haustorium with host tissue.

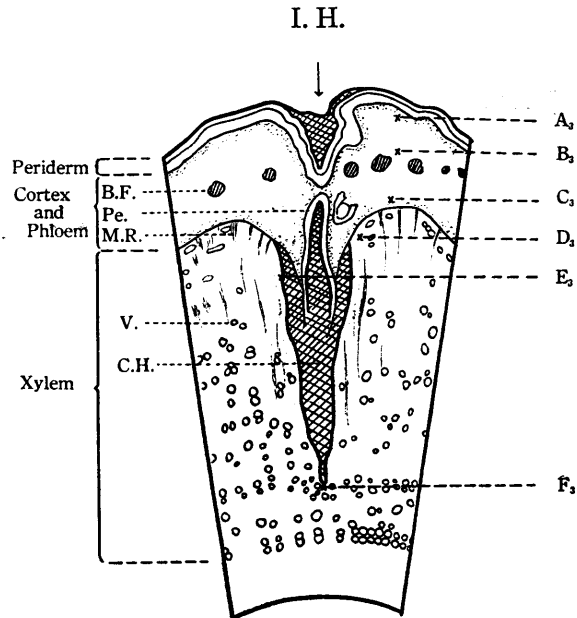


E₂: Condition of the contact part of
haustorium with host tissue.



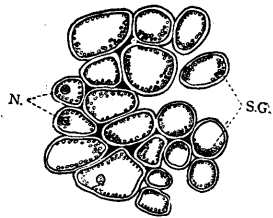
第 3 圖 瘰癧組織の横断面

Fig. 3 Cross section of the gall tissue

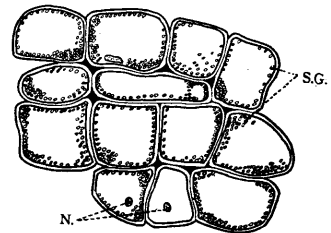


B. F. ... Bast Fiber. Pe. ... Periderm. M. R. ... Medullary Ray.
 C. H. ... Cuscuta Haustorium. V. ... Vessel.
 I. H. ... Invasion Hole of the Cuscuta Haustorium.
 N. Nucleus. L. F. ... Libriform Fiber.
 S. G. ... Starch grain. H. T. ... Host Tissue.

A₃: Collenchyma in
gall tissue.



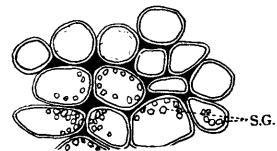
B₃: Parenchyma in gall
tissue.



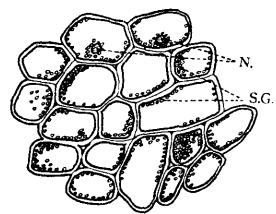
a₃: Collenchyma in
normal tissue.



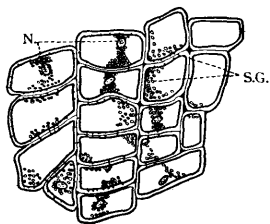
b₃: Parenchyma in
normal tissue.



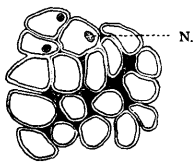
C₃: Phloem parenchyma
in gall tissue.



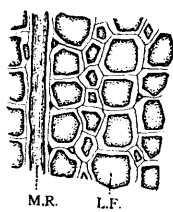
D₃: Wood parenchyma
in gall tissue.



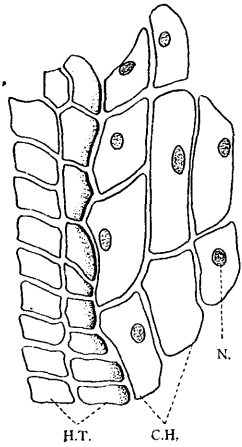
c₃: Phloem parenchyma
in normal tissue.



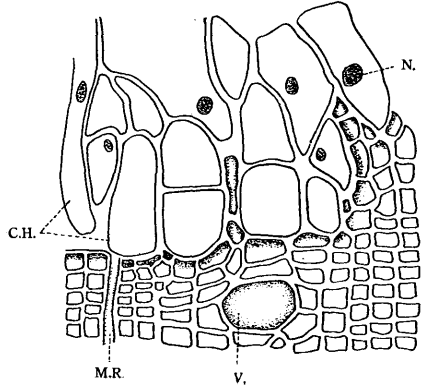
d₃: Cross section of the
normal wood.



E₃: The contact part of haustorium
with host tissue.

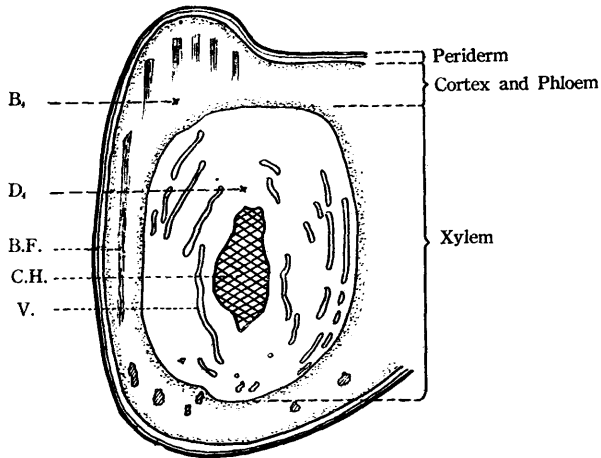


F₃: The contact part of haustorium
with host tissue.

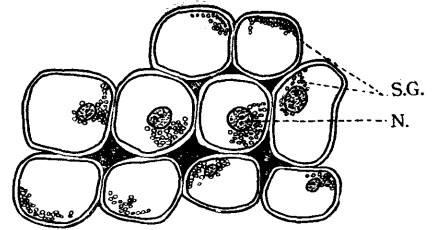


第 4 圖 癭瘤組織の接線斷面

Fig. 4 Tangential section of the gall tissue.

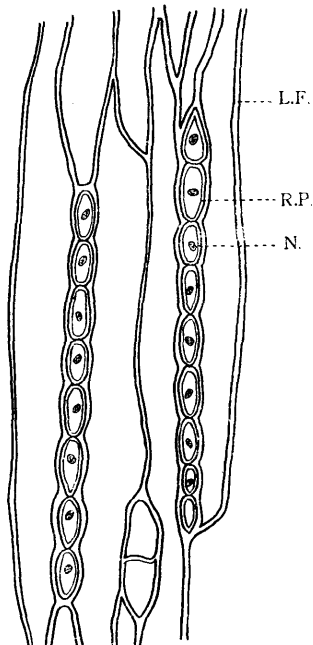


B₄: Parenchyma in the cortex of the gall.

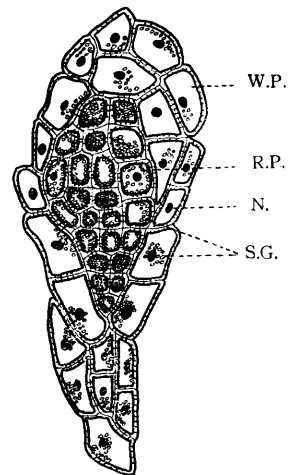


- | | |
|---------------------------|-------------------------------|
| B. F. ... Bast Fiber. | C. H. ... Cuscuta Haustorium. |
| V. Vessel. | W. P. ... Wood Parenchyma. |
| R. P. ... Ray Parenchyma. | N. Nucleus. |
| S. G. ... Starch grain. | L. F. ... Libriform Fiber. |

d₄: Tangential section of normal wood.

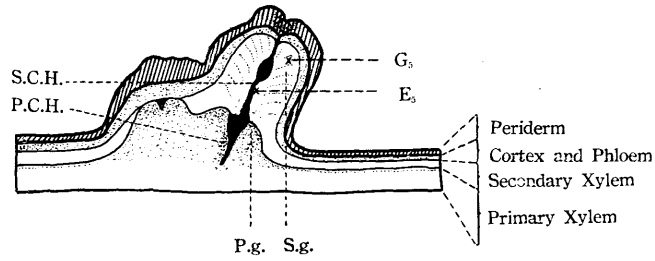


D₄: Medullary ray in the gall tissue.



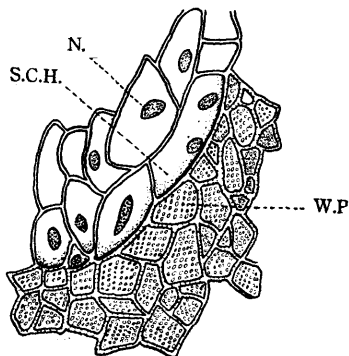
第 5 圖 二年生癭瘤の縦断面

Fig. 5 Longitudinal section of two years gall.



P. g. Primary gall. S. g. ... Secondary gall.
 P. C. H. ... Primary cuscute Haustorium.
 S. C. H. ... Secondary Cuscute Haustorium.
 N. Nucleus. S. G. ... Strach Gramin.
 W. P. Wood Parenchyma.

E₅: Contact part of haustorium
 with host tissue.



G₅: Special wood parenchyma.

