

植物と外界との関係の數量的方法による研究：V. 種々の植物の葉の組織細胞間隙の測定並びにその生 態學的價值

竹内，亮
九州帝國大學農學部植物學教室

<https://doi.org/10.15017/20846>

出版情報：九州帝國大學農學部學藝雜誌. 5 (3), pp.254-263, 1933-02. 九州帝國大學農學部
バージョン：
権利関係：



植物と外界との關係の數量的方法による研究.

V. 種々の植物の葉の組織細胞間隙の

測定並びにその生態學的價值¹⁾

竹 内 亮

(昭和七年十一月五日受理)

前 が き

著者は從來その研究に於て屢々植物の葉の組織の變化と外的條件の變化との相互關係を取扱つた關係から、植物の葉の組織の細胞間隙の多少に注意する機會が多く、その生態學的意義の考察の興味を感じて本研究を行つたのであるが、元來植物の葉の組織の細胞間隙は HAERLANDT 氏の所謂通氣組織系 (Durchluftungssystem) (6) の一部として生理的に極めて重要な役割を分擔するものであることは今更茲に喋々を要しないことである。それ等は植物の種類を異にするに従ひ、又同種植物にあつても生育環境を異にするに従ひ、猶又同一の植物に於ても葉の着生位置の異なるに従ひそれぞれ可成な差があることが知られて居る (4, 5, 6, 14, 18, 19, 21)。而してかくの如き研究に於てはその發達の程度を數量的に表示するに云ふことが最も大切なことである。

一般に植物の葉の組織の細胞間隙の數量的測定方法としては直接的方法と間接的方法との二つがあるが、少くも生態學的方法としては葉の組織の解剖的所見による直接的測定方法は理論的には結構であるが、實際的には非常に煩雜な操作を要し、方法的に種々の困難が伴つて容易に實行し難い。そこで特に生態學的研究の目的に於ては操作が簡便でしかも相當な精密度をもたらすものであつてほしい。その意味で生態學の見地から實用の可能性のあるのは間接的測定方法である。而してその部類に屬する測定法にも從來種々の方法が諸學者によつて提出されてゐる。しかしそれ等は結局水或は他の適當なる液體を組織の細胞間隙内に浸潤せしめてその容積を以てその間隙の容積と組織の全容積に對する % で表はす方法であつて一般的に液體浸潤法と云はるべきものであらう。

水を組織の細胞間隙に浸潤せしむる方法は早くすでに UNGER 氏 (1854年, 17) によつて葉

1) 九州帝國大學植物學教室業績 第43號

片を單に水中に浸漬する方法が用ひられ、後 NEGER 氏 (16) 及び BOYSEN-JENSEN 氏 (3) 等の低壓の下で組織内の空氣を排除し、次に壓力によつて組織内に水を浸潤せしむる方法、及び ANDREWS 氏 (1) の提案の後を受けて WEBER 氏 (20) 及び KISSER 氏 (8) 等によつて試みられた遠心力浸潤法 (Zentrifugen-Infiltrationsmethode) 等が考案された。

併しながら元來 UNGER 氏の方法を除いてはいつれの方法も考案者の主要目的とした處は葉の氣孔の開閉の程度を數量的に測定するにあつて、それを葉の組織の細胞間隙の測定に應用するこゝになるこゝ多少考慮を要する點が生じて来る。

その内で BOYSEN-JENSEN 氏 (3) の方法はその裝置が簡便であるこゝは甚だ好都合であるが、高い程度の低壓が得がたい憾があり、従つて水の浸潤を云ふこゝも充分に行はれ難いこゝが起りがちであるを云ふ缺點がある。次に WEBER 氏 (20) 及び KISSER 氏 (8) の方法は水の浸潤が非常に迅速且つ完全であるを稱するが、遠心分離器の裝置を要する點で生態學的方法としては必ずしも一般的であるとは云ひがたい。しかるに NEGER 氏の方法 (16) はその裝置、操作共に簡單で且つ比較的高度の低壓が得られ、水の浸潤も BOYSEN-JENSEN 氏の方法に比して一層良好である等、稍理想に近い結果を得るこゝが出来ゝる點で甚だ便利であるを云はねばならぬ。

即ち NEGER 氏の前記の方法は、すでに記した如く元來葉の氣孔の開閉度を測定する目的に考案されたものであるが、結局氣孔を通じて水を組織内の細胞間隙内に浸潤せしむるこゝになるので、その浸潤された水の容積を以て細胞間隙の大きさを測るものであるが、その方法は先づ厚い硝子瓶内に空氣を排除せる蒸留水 (15°C) を入れ、その中に測定せんとする葉片を投入して堅く栓を施し、一方の口から強力な水流ポンプにより瓶内の空氣を引いて氣壓を低下せしめ組織内の空氣を排除して後、栓を開きてその時の壓力によつて組織内に水を浸潤せしむるものである。かくして水を浸潤せしめたる葉の組織は透明となり、處理前は全くその色相を異にする。

次に水以外の液體を浸潤せしむる方法については MOLISCH 氏 (15) によつて提議せられ、現今廣く葉の氣孔の開閉の程度を検するために用ひらるゝ所謂浸潤法の應用をあげるこゝが出来ゝる。この方法は何等特別な裝置を要せず、かつその操作も簡便であるを云ふ特徴はあるが、アルコール、エーテル、ベンジン、流動パラフィン等の液體を用ひるので、それ等の液體の性質上多くは著しく組織を害し、又或者は甚だ容易に揮發する等の使用上の缺點があつて細胞間隙の測定に之を利用するこゝは多少遺憾な點がある。しかし NIS 氏 (17) によるミテレピンは組織を害するこゝなく組織間隙の測定の目的に適當であるこの事であり、これによるこゝ凋萎せる

葉もそのまゝの状態で組織内に浸潤せしむることが出来る點で甚だ便利であるといふが、又これと類似の他の液體を使用するも同様の効果があるであらう。此種の場合はその使用せる液體の比重を知るこゝにより容易に水の容積に換算することが出来る。

而してその水以外の液體を浸潤せしむる方法は水分を浸潤せしむるのに比して一層操作が簡便である點を特徴とするが、いづれも多少組織を害する缺點を度外視し得ないのは遺憾である。植物生態學的方法としてはなるべく特別な裝置を要せずして、かつ簡便なる操作で足りる此の種の方法の合理的改善は甚だ望ましいこゝであり、これは將來充分に研究すべき價值があらうと思はれる。

以上種々の方法を記したが著者は種々の點を考慮して本研究の遂行にはその裝置及び操作共に簡便である NEGER 氏の方法を採用し生態を異にする種々の植物の葉についてその細胞間隙の測定を行ひ、その結果の生態學的意義に就いて考察を試みた。

此の研究は九州帝國大學植物學教室に於て瀧澤教授の指導の下に行はれたもので、こゝに謹んで同教授に對し深厚なる謝意を表する。

I. 研究方法及び研究材料

著者は NEGER 氏の水分注入法により植物の葉の組織の細胞間隙を測定したが、その組織の全容積の測定には NINUS 氏 (17) の如く直接に組織の面積と厚さを測定して算出する方法もあるけれども充分とは云ひ難いので、特に組織の全容積測定のために AFRED J. AMSLER 會社の製作發賣にかゝる水銀を媒劑とする測容計 (volumeter) を使用した。元來本器は主として木片の容積を測定するために考案されたものであるが、葉の組織の如き比較的軟質なるものに於ても充分測容の目的を達し得るのみならず、その構造操作共に甚だ簡單で、しかも最小限度の精密度を有し、精密測定の目的に適するが、著者の場合では $\frac{1}{1000}$ の精密度に止めて置いた。

尙葉の容積は内的或は外的條件の變化に應じて非常に變化性の甚しいものであるから (2, 9, 10, 11, 13, 17) 任意の時の葉の容積を基礎として細胞間隙の容積を表示するこゝになるこゝその結果は甚だ不定なものとなるこゝを考慮して葉の組織的緊張が自然狀態に於て最大に達する早朝に於て (11, 13) 材料を採集し、かつ充分に水を注入して人工的に組織が充分緊張した時の容積を以て計算の基礎とするこゝにし、葉の容積の變化性から起る誤差を出来る丈避けるこゝにした。材料を早朝に採集するこゝ云ふ注意は如上の理由の外に組織内の水分注入に際し組織の

細胞自体内に吸収せらるゝ水分を出来る丈少なくして、それから當然来ることを考えねばならぬ細胞間隙の測定誤差をも避ける事を意味してゐる事は云ふ迄もない。

研究に用ひた植物は普通の状態に野生又は培養せらるゝ種々の植物で水生草本、中生草本、常緑闊葉樹、落葉闊葉樹、多肉性草本等に亘つて選び、異なる材料毎に 3 株宛、各株より中位にある葉を採集する (1—3 枚) ことにした。

次に水分の注入にあつては組織の細胞間隙内に充分完全に水分が浸潤することが第一の必要条件であることは云ふ迄もないことである。又組織内への水分浸潤の速さは NEGER 氏 (16) もすでに認めて居る様に極めて區々であつて、植物の種類の異なるに従ひ、或は同じ種類でもその採集せる時の状態の如何によつて決して一定でないのを見た。概して云へば中生草本及び多肉性草本の葉の組織は最も迅速且つ容易であり、常緑闊葉樹及び薄質の落葉闊葉樹の葉では可成困難であつた。NEGER (16) 及び McLEAN 氏 (14) は極めて稀薄なるアルコール溶液 (McLEAN 氏 (14) によれば約 4%) を用ひることにより水分注入の困難を除き得たと云つて居る。著者は斯様な材料では葉片に多数の切れ目を入れるか、或は針で多数穿孔する (16) 等の操作をあらかじめ施して注水を行つた。其結果はいつでも 5 分乃至 30 分内外で相當の良効果をあげることに出来た。

次に NEGER 氏の方法によつて測定した數値が果して信頼するに足るものなりや否やの吟味を行ふために、豫じめ一二の斷片的觀察を試みた。即ち數種の植物の葉によつて此の水分注入法による測定を行ふと共に對照として葉の組織の横斷面の組織圖をカメラルシタによつて紙面に轉寫し、プラニメーターによつて全面積に對する細胞間隙の面積の % を求めたところによる (第 1 表)、この二つの異つた方法によつて得た數値の各材料に對する比數の量的傾向が略一致してゐるのであり、以て NEGER 氏の水分注入法が大體に於て本研究の目的に適ふものなることを裏書する様に思はれた。

第 1 表 NEGER 氏水分注入法と斷面積測定法による
細胞間隙測定結果の比較

植物名	細胞間隙							
	斷面積測定法による場合				水分注入法による場合			
	陽地葉	陰地葉	陽地葉	陰地葉	陽地葉	陰地葉	陽地葉	陰地葉
	實數(%)	比數	實數(%)	比數	實數(%)	比數	實數(%)	比數
ミゾヒキ	33.04	106(100)	38.61	(116)	28.27	107(100)	34.27	(121)

スミレ	36.17	116(100)	20.90	(58)	23.01	87(100)	20.24	(83)
オモダカ	39.35	127	—		36.37	138	—	
ツバキ	28.64	92	—		22.39	85	—	
ツルナ	18.32	59	—		21.61	83	—	
平 均	31.10	100	—		26.33	100	—	

括弧内の數字は同種植物間の陽地葉と陰地葉との比數で横に比較され、その他はすべて縦に比較された數値である。數値はいづれも3株、3枚の平均である。

II. 同種植物の陰地葉と陽地葉とに於ける細胞間隙の比較

周知の如く一般に植物の葉の組織は日光の照射度の強弱に應じて組織學的に可成著しい差を認めることが出来るのであり、日光照射度の弱い環境に生育したる葉はその反射の場合に比して概して組織が疎であり、従つて細胞間隙が大であることが認められて居る(14, 21)。

そこで著者はミヅヒキ、スイバ、スミレ、カナメモチの4種に就いて、それぞれ陰地葉と陽地葉との比較を試みた。その細胞間隙測定の結果は第2表に示す通りで、スミレを除いては概して從來の一般的知見と一致する處があつた。

第2表 同種植物の陰地葉と陽地葉との細胞間隙の比較

植 物 名	細 胞 間 隙	
	陽 地 葉	陰 地 葉
ミヅヒキ	100 (28.27)	121
スイバ	100 (27.42)	110
スミレ	100 (23.01)	93
カナメモチ	老 葉 100 (21.59)	122
	新 葉 100 (24.18)	113

括弧内の數字は測定の実數で%で示される。數値はすべて3株3枚の平均である。

しかしスミレは他の3種に比してその趣を異にし、陰地葉に於てかへつて陽地葉より細胞間隙が小であるとの結果を得た。而してこの測定結果は同時に施した組織學的觀察に於ても肯定し得たものであり、更にそれを數量的に比較するために葉の組織の横斷面圖による直接的測定方法で全面積に對する細胞間隙の面積の%を求めたところによる(第1表)、陽地葉では

36.17%, 陰地葉では 20.90% で, 前者を 100 とすれば後者の比数は 58 で表はすことが出来て, 水分注入法によつて得たる数値の傾向と一致する處があつた。

III. 種々の植物の葉の組織の細胞間隙の比較

次に形態的に又は生態的に可成差異のある種々の植物の葉についてその組織の細胞間隙の比較測定を試みた。

元來葉肉組織を形成する細胞の形態は植物の異なるに従ひ可なりな差があり (5, 12), 従つて細胞間隙の形態的差異を來すところとなり, 同時に一方では細胞間隙の葉肉組織内に於ける分布に於ても差異があり (7, 16), それ等の第一次の原因と生育環境に由來する第二次の原因とが相伴つて異なる植物の間にはその葉の細胞間隙の量的差異が可成廣い範圍に亘ることは Nius 氏 (17) もすでに明かにした處である。

そこで著者も陰地性の中生草本, 陽地性の中生草本, 常緑潤葉樹, 落葉潤葉樹及び多肉性草本等に亘る 40 種の植物の葉に就いてそれぞれ組織の細胞間隙の測定を試みたがその結果は第 3 表に示す如くである。

即ち組織の全容積に對する % で示された葉の組織の細胞間隙の廣さは供試材料中ではカンアフヒの 44 % を最大とし, ウメの 17 % を最小として可成著しい變異のあるのを認めることが出来る。それによる概して中生草本の葉は (例へばカンアフヒ, シラヤマギク, モミヂサウ, キク, ノゲシ等) では比較的大なる細胞間隙を有し, 又概して陰地に生ずる種類 (例へばカンアフヒ, ツハブキ, ユキノシタ, ミヅヒキ等) では陽地に生ずる種類 (例へばフデナデシコ, ダーリヤ, スミレ等) に比し著しく大なる値を示し, 又常緑潤葉樹 (例へばマサキ, ツバキ, ヤツデ等) 及び葉質の薄い落葉潤葉樹 (例へばコクヨウ, ウメ等) に於て小なる値を示す傾向があつて, 大體に於て Nius 氏の觀察したる値の傾向 (17) と一致する處があつた。しかるに一方では概して軟質の中生草本 (例へばカンアフヒ, モミヂサウ, キク, ツハブキ, ユキノシタ等) の葉は厚い常緑潤葉樹 (例へばマサキ, ツバキ, ヤツデ等) の葉又は葉脈の密にして且つ薄質の落葉潤葉樹 (例へばコクヨウ) の葉に比して一層水の浸潤が迅速且つ容易なることを見たが, これは甚だ興味あることで, すでに他の研究者も注意した如く (16, 17) 通氣組織系全體の形態又は分布と密接な關係があると思はれるが, それ等の詳細なる考察は又別の機會にゆづることとする。

第3表 種々の植物の葉の組織の細胞間隙(組織の全容積の%にて示す)

細胞間隙				細胞間隙			
植物名	習性	實數(%)	比數	植物名	習性	實數(%)	比數
カンアフリ	陰地生多年生草本	44.17	160	フジナデシコ	陽地生二年生草本	25.14	91
ベンケイサウ	陰地生多肉草本	43.43	157	ウリノキ	陰地生落葉灌木	25.07	91
ツハブキ	陰地生常綠草本	42.61	154	カナメモチ	陽地生常綠灌木	24.18	88
シラヤマギク	陰地生宿根草本	41.42	150	キリンサウ	半陰地生多肉草本	23.97	87
ユキノシタ	陰地生多年生草本	38.67	140	バセウ	半陰地生宿根草本	23.89	87
ハマヒルガホ	海岸砂地の蔓草	36.86	133	ドクダミ	陰地生宿根草本	23.75	86
オモダカ	水生宿根草本	36.27	131	ニハトコ	半陰地生落葉灌木	23.54	85
モミヂサウ	陰地生宿根草本	35.20	127	ゴンズイ	半陰地生落葉灌木	23.27	84
ミヅヒキ	陰地生宿根草本	33.58	121	ダーリヤ	陽地生宿根草本	22.88	83
キスミレ	陽地生宿根草本	33.56	121	マサキ	陽地生常綠灌木	22.79	83
オカトラノヲ	半陰地生宿根草本	33.47	121	ツバキ	半陰地生常綠喬木	22.39	81
カノコサウ	半陰地生宿根草本	30.38	110	ツルナ	陽地生多肉草本	21.61	78
キク	陽性宿根草本	28.33	102	スミレ	陽地生宿根草本	20.34	74
ミセバヤ	半陰地生多肉草本	28.19	102	ヒシ	水生宿根草本	19.94	72
ギバウシ	半陰地生宿根草本	27.50	99	ヤツテ	陰地生常綠灌木	18.87	68
ノゲシ	陽地生一年生草本	27.48	99	イハレンゲ	陽地生多肉草本	17.91	65
スイバ	陽地生多年生草本	27.42	99	コクヨウ	陽地生落葉喬木	17.83	65
アケボノスミレ	陽地生宿根草本	27.21	99	マルバマンネングサ	陽地生多肉草本	17.62	64
アヂサイ	半陰地生落葉灌木	26.88	97	ウメ	陽地生落葉喬木	17.06	62
アカザ	半陰地生一年生草本	25.38	92	平均		27.64	100
シロヤマブキ	半陰地生落葉灌木	25.33	92				

數値は各種類毎に3株3—9枚の平均なり。

V. 摘 要

1. 本研究は生態を異にする種々の植物の葉の組織の細胞間隙の廣さを數量的に測定し、その結果によつてそれ等の植物の有する生態學的意義を考察するの一助たらしめんと行はれたものである。

2. 著者は葉の組織の細胞間隙の廣さを數量的に測定する方法として數種の方法の得失を考察したる後生態學的研究の目的に最も適切と考へられる NEGER 氏の組織内水分注入法を採用した。

3. この水分注入法によつて測定せる細胞間隙は一般に行はれる如く組織の全容積に對する%で表はしたが、その容積の測定法として著者は特に ALFRED J. AMSLER 會社製の水銀を媒劑とする測容計 (volumeter) を用ひて可成精密なる値を得ることが出來た。

4. 著者は又實驗を進めるに先ちてあらかじめ二三の植物の葉に就いて水分注入法及び對照として行つた葉の組織の横斷面圖による直接的面積測定法によつて細胞間隙の%を計算したが兩者の數値はその傾向に於て全く一致した。即ちこれにより採用したる水分注入法による結果が相當信賴するに足るものであることを間接的に證明する一助を得た。

5. 同種植物の陽地葉と陰地葉とにつき水分注入法によりその組織の細胞間隙を測定比較したる結果は從來の組織學的所見の結果と一致し、概して陰地葉に於て陽地葉より大なる値を示した。

6. しかるにスミレの葉に於てはその一般的傾向と反對でかへつて陽地葉に大なる値を得たのであり、こは生態學的に注意すべきことである。

7. 生態を異にする種々の植物の葉の組織の細胞間隙を測定したる結果は概して中生草本に於て最大なる値を示し、その内でも概して陰地生草本は陽地生のものに比し大なる値を示し、又常綠闊葉樹及び薄質の落葉闊葉樹にては著しく小なる値を示したことは、他の研究者の得たる研究結果の傾向と大體に於て一致した。

8. 之れを要するに茲に採用したる方法による細胞間隙の測定は、生態學の一研究方法として利用てし相當の効果を擧げ得るものと認められる。

(1932 年九州帝國大學植物學教室に於て)

文 献

1. ANDREWS, F. W., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 56, 221-253 1915.
2. BACHAMANN, F., Studien über Dickenänderungen von Laubblätter, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 61, 372-429, 1922.
3. BOYSEN-JENSEN, P., Apparate zur Messung der Kohlensäure Assimilation, der Respiration, der Oeffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. *Planta*, 6, 465, 1928.
4. CLEMENTS, F. E., *Plant Physiology and Ecology*, New York, 1907.
5. HABERLANDT, G., Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 13, 74-188, 1882.
6. HABERLANDT, G., *Physiological Plant Anatomy* (English edition by M. Drumond), London, 1914.
7. KAMMERZELI, A., Beiträge zur Anatomie des Durchlüftungssystems, *Bot. Arch.*, 17/18, 313, 1927.
8. KISSER, J., Die Verwendung der Zentrifugen-Infiltrationsmethode zur Lösung mikrotechnischer Fragen, *Protoplasma*, 3, 507-523, 1918.
9. KOKETSU, R., Ueber die Brauchbare und Zweckmässigkeit der "Pulvermethode" für die Bestimmung des Wassergehaltes im Pflanzenkörper, *Bot. Mag. Tokyo*, 39, 168-175, 1925.
10. KOKETSU, R., Variation of the Water Content of Leaves as Related to the Wilting of Plants, *Journ. Dep. Agr., Kyushu Imp. Univ., Fukuoka*, 2, 93-116, 1928.
11. LIVINGSTON, B. E. and BROWN, W. H., Relation of the Daily March of Transpiration to Variation in the Water Content of Foliage Leaves, *Bot. Gaz.*, 53, 309-330, 1912.
12. LOEBEL, O., Anatomie der Laubblätter, vortügleich der Blattgrünführender Gewebe, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 20, 38-77, 1889.
13. MAXIMOV, N. A., *The Plant in Relation to Water*, London, 1929.
14. MCLEAN, R. C., Studies in the Ecology of Tropical Rain-Forest, with Special Reference to the Factors of South Brazil, *Journ. Ecolog.*, 7, 5-54, 1919.
15. MOLISCH, H., Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode) *Zeit. f. Bot.* 4, 106, 1912.
16. NEGER, F. W., Spaltöffnungsschulusz und künstliche Turgorsteigerung, *Ber. d. d. Bot. Ges.*, 30, 179-194, 1912.
17. NIUS, E., Untersuchungen über den Einfluss des Interzellularvolumens und der Stomata auf die Luftwegigkeit der Laubblätter, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 74, 33-126, 1931.
18. TAKENOUCI, M. and KOKETSU, R. (竹内亮・織瀬理一郎), 植物と外界との關係の數量的方法による研究・九大・農・學藝, 1, 149-168, 1925.
19. TAKENOUCI, M. (竹内亮), 植物と外界との關係の數量的方法による研究. IV, 九大・農・學藝, 4, 191-217, 1931.
20. WBEER, F., Vitale Blattinfiltration, *Protoplasma*, 1, 581-588, 1927.
21. YAPP, R. H., *Spiraea Ulmaria* and Bearing on the Problem of Xeromorphy in Marsh Plant, Maximov's "The Plant in Relation to Water", 328, (*Me'm. Polytech. Inst. Kiev.*, 4, 1-203 (russian), 1904.)

INVESTIGATIONS ON THE RELATION BETWEEN PLANTS AND
THEIR SURROUNDING CONDITIONS BY THE QUANTITATIVE
METHOD. V. MEASURING OF DIMENTION OF LEAF-
INTERCELLULARSPACES ON SEVERAL SPECIES OF
PLANTS AND ITS ECOLOGICAL SIGNIFICANCE¹⁾

Makoto TAKENOUCHI

The author has measured the dimensions of intercellularspaces of leaf tissue on several different ecological types of species and indicated in value in percent of the volume of tissue. In the measurement he made use of an improved method of NEGER's using ALFRED J. AMSLER's volumeter in measuring the volume of tissue.

The results obtained concur with those of some other investigators in showing generally larger values in the leaves of mesophitic herbs than in the leaves of evergreen or deciduous trees or shrubs, and also larger values in shady leaves than in sunny ones belonging to the same or different species of plants.

To conclude, the present method with the results obtained recommends itself for the purpose of quantitative studies of ecology regarding the intercellular spaces of leaf tissue.