

Undaria pinnatifida 成熟葉体の電子顕微鏡的観察

——特に篩管部の微細構造について——

奥 田 弘 枝

An Electron Microscopic Observation on Mature Leaves of a
Brown Alga, *Undaria pinnatifida*

——fine structure of sieve tubes——

Hiroe OKUDA

ABSTRACT

Many morphological studies on sieve tubes of Phaeophyta have been reported on many species of *Laminaria*, *Macrocystis*, *Nereocystis*, *Fucus*, etc.

In the present study, several coincidences as well as differences were found in the fine structure of sieve tubes of *Undaria pinnatifida* as compared to those of other algae reported as above.

Lateral cell wall of sieve tube cells of *U. pinnatifida* was made of a bilayer structure like other species of Phaeophyta. The sieve tube cells contained organelles, such as nuclei, chloroplasts, mitochondria and vesicular cytoplasm. The organelles were similar to those found in *Laminaria*, *Nereocystis* and *Pelagophycus*.

The sieve plate of *U. pinnatifida* was composed of the same kind of material as that of lateral wall of the sieve tube cell. In comparison of number, density and diameter of the sieve pores with those of *Pelagophycus*, *Macrocystis*, some difference was detected even among the Pheophyta, i. e., one sieve plate had many small sieve pores and another one possessed not many, but big sieve pores.

Oncogenesis of sieve tubes, sieve plates and sieve pores of *U. pinnatifida* could be observed in a specimen whose leaf was 3-5 cm in length. It is suggested that the sieve tube is formed gradually after cell division of medulary layer and subsequent removal of the septum between the two cells.

Callus, known to be formed in sieve plates of higher plants, *Laminaria* and *Macrocystis*, was not detected in *U. pinnatifida*. The sieve tubes of *U. pinnatifida* lacked companion cells. Absence of companion cells has also been confirmed in *Laminaria* and *Macrocystis*. The lacking may be a major difference from sieve tube tissues of higher plants.

I 結 言

Undaria pinnatifida の基本的構造を究める基礎的研究の一環として、これまでに成熟した *Undaria pinnatifida* の表層、皮層細胞および粘液腺 (奥田 1980), や毛巣と毛 (奥田 1982) の電顕的観察結果を報告した。

Undaria pinnatifida の髓層の糸状組織は篩管状の細胞が縦横に走り、極めて複雑な組織をつくっている。海藻中の篩管が Reinke (1876) によって発見されて以来, Will, H. (1884), Wille, N. (1885, 1897), Oliver (1887), Rosenthal (1890), Sykes (1908), Smith (1939), Esaw und Gifford (1953), Parker and Huber (1965), Schmitz and Srivastava (1974 a) をはじめ多くの研究者によって, Phaeophyta (Brown algae) では *Laminaria* の系列から, *Macrocystis*, *Nereocystis* や *Fucus* まで篩管部の形態学的研究報告がなされている。今回, *Undaria pinnatifida* 篩管部の微細構造と, これらの報告を比較した結果, 幾つかの共通点と相違点を見い出すことが出来たので報告する。

II 試料および試料の調整

1. 試 料

観察に用いた試料は, 1978年4月中旬, 広島県尾道市の海岸で採取した *Undaria pinnatifida* (ワカメ) の健全な葉状部である。葉体長は約 80 cm で, 成実葉をつけ, 十分に成熟した藻体である。

採取後, 藻体を 0.1 M Sodium cacodylate buffer (pH 7.4) で軽く洗い付着物を除去した後, 葉状部の中央部 (葉体長の1/2くらいの部位で羽状裂片と中肋の中間部分) から一片約 5 mm の小四角片を切り出し試料に用いた。

2. 試料の調整

(1) 光学顕微鏡 (以下, OLM) 観察用試料の調整

試料は 0.1 M Sodium cacodylate buffer (pH 7.4) で稀釈した 2% Glutaraldehyde で 5°C, 2時間の前回定の後, 2% Osmic acid で 5°C, 2時間の後固定を行った。用いた試料が海水中に生育していることから, 浸透圧の変化が細胞の形態に与える影響を考慮して, まず 0.1 M Sodium cacodylate buffer (pH 7.4) で稀釈した 10~40% の Ethanol 系列で順次脱水の後, Epon 包埋した試料から, 厚さ 5 μm の切片を作製し, Toluidine blue 染色を行った。

(2) 透過型電子顕微鏡 (以下, TEM) 観察用試料の調整

試料は OLM の Epon 包埋の方法と同様に固定脱水の後, LKB Ultramicrotome で 200~

400 Å の超薄切片を作製し, Uranyl acetate 液で20分間, Milloning 液で10分間染色を施した。観察は HS-7 型, JEM 100-B 型 TEM を用い, 加速電圧はいずれも 80 KV で行った。

III 実験結果および考察

1. 髓層 (Medulary layer) および篩管 (Sieve tube) の一般形態

Undaria pinnatifida の髓層は, 葉体の縦断面から見ると, *Laminaria* 構造の中央部に位置し, 葉体の厚さの約 $\frac{2}{3}$ を占め, 表層や皮層とは明らかに区別される糸状組織からなる。糸状組織は, 皮層細胞に近いところに存在する細長い糸状細胞や, 管状の細胞が縦横に錯綜し, 基質は Toluidine blue で紫色に染色され, 粘質性に富む (Fig. 1)。管状細胞のあるものは篩板 (Sieve plate) を備えている。これに対し, Will, H. (1885, 1897) は Siebhyphen または Siebzellen と名付けた。Ziegler (1962) は Siebhyphe の言葉を用いている。Macmillan (1899), Sykes (1908), Oltmanns (1922), Smith (1939), Fritsch (1945) や Parker and Fu (1965) らは Sieve tube と称し, Oliver (1887) は True sieve tube, Ziegler (1962) は Siebschläuche, また, Esau (1963) は Sieve filament の名称を用いている。広瀬 (1959) は篩管 (Sieve tube) と称し, 猪野 (1964) は篩部細胞 (Sieve cell) または篩管 (Sieve tube) の言葉を用いている。しかし, 現在のところこれらの篩管状細胞の機能的面, 解剖学的面からの厳密な定義づけが出来ないため, ここでは篩管 (Sieve tube) と称することにする。髓層の中心部にある篩管は細胞壁の肥厚が見られ, 2 個の細胞の接する節の部分が膨れて, 漏斗を合わせた形に見える (Fig. 2)。これを Oliver (1897) は Trumpet hyphae と名付けた。Ziegler and Ruch (1967) は Trompetenzellen という名称を用い, Van Went ら (1973 b) は Trumpet filament と称し, 広瀬 (1959) はラッパ状細胞, 猪野 (1964) は喇叭管細胞 (Trumpet hyphae) と言っている。これらの細胞の隔膜も篩板 (Sieve plate) になっている (Figs. 1, 2)。図のように糸状細胞や管状細胞の細胞質には Toluidine blue によって緑色に染色される物質が観察される。また, これらの細胞の細胞壁は PAS, Safranin, Light green 液に好染する (奥田ら1977) ことから Cellulose が主成分であると言える。

2. 篩管 (Sieve tube) の微細構造について

篩管は直径約 3.0~5.5 μm の細長い細胞で, 細胞壁 (縦壁) の厚さは約 1.0 μm ある。これらの細胞壁は2層構造で, 外層 (1st wall layer) は電子密度の高い Microfibrils の集まりであり, 内層 (2nd wall layer) はやや密度の低い Microfibrils が粗に集まっている (Fig. 3)。高電子密度の外層は波状形をしているものも観察される (Fig. 4)。Rosenthal (1890) は様々な海藻の細胞壁について, 染色, 溶解試験を行い, 細胞壁の構成成分について詳しく述べている。それによると, 多くの海藻の細胞壁は2層で構成され, 外層は主として Algin-

säure からなり、鎖状の Polysacchariden は D-Mannuronsäure と L-Guluronsäure の残基で構成されている。その残基は β -1,4 結合であり、Jod を含んだ試薬で黄色に染色され、酸性を示したと述べている。内層は Chlorzinkjod で董色に染まり、主として Cellulose または Cellulose に似た Polysacchariden で構成されているとしている。*Undaria pinnatifida* の Cellulose の層は Microfibrils で構成され、複雑に絡み合っており、その太さは $60\sim 90\text{Å}$ である。これは Cronshaw and Preston (1958) が *Laminaria* の細胞壁で得たデータと、ほとんど一致している。また、彼らは Microfibrils の長さは決まっておらず、この層が明瞭な重屈折を示すと述べている。

細胞間基質も細胞壁と同様に不規則に互いに絡み合った Cellulose の Microfibrils で構成されており、細胞間基質と細胞壁の境界では Microfibrils の一部が細胞間基質に入り込んでいるのが見られる (Fig. 3)。

篩管内部には電子不透明で無定形な物質が観察され (Fig. 3) また、ある篩管では電子密度の高い無定形な物質が密集して存在している。

数多くの篩管細胞を観察した結果、核が存在するであろうと推定出来る像を捕えることが出来た (Figs. 5, 6 一重の矢印)。中等度の電子密度を有する長径 $1.0\sim 3.3\ \mu\text{m}$ 、短径 $0.6\sim 1.1\ \mu\text{m}$ の 1 個の核が存在し、核の中心部には電子密度の高い直径 $0.3\sim 0.37\ \mu\text{m}$ の核小体が 1 個見られる。Ziegler und Ruck (1967) や Van went and Tammes (1972) らは成熟した *Laminaria* の篩管は核を持った生きた細胞であると述べている。また、Smith (1939), Parker and Fu (1965) や Schmitz and Srivastava (1974 a) らも、*Laminaria*, *Nereocystis* や *Pelagophycus* の成熟した篩管に核を観察している。しかし、*Macrocystis* では明瞭な核を確認することが出来なかったと述べている (Ziegler 1962, Parker and Huber 1965)。Wille, N. (1897) は *Macrocystis* に核があるか否かを調べるため、Karminessigsäure で染色する実験を行ったが、その結果、篩板がまだほとんど分化していない若い篩管には核が存在するが、古い篩管の場合には消失すると言っている。

葉緑体は 1 個の篩管断面に 1~数個見られた。その大きさは長径 $1.0\sim 5.0\ \mu\text{m}$ 、短径 $0.2\sim 1.0\ \mu\text{m}$ 前後で楕円形をしており、内部に 3~6 条のチラコイド・バンドが観察される (Figs. 5, 6, 7 二重の矢印)。しかし、他の篩管では葉緑体のチラコイド・バンドが不明瞭で、その痕跡を僅かに残すだけのものもあった。毛巢壁細胞や毛細胞に存在する葉緑体 (奥田 1982) と同様に、表層、皮層細胞の葉緑体 (奥田 1980) に比較してその数も少なく、チラコイド・バンドの発達が悪い。Ziegler und Ruck (1967) や Van Went and Tammes (1972) らは成熟した *Laminaria* の篩管に、ごく稀に葉緑体が存在し、時には Lamellen-systeme が見られたと述べている。*Macrocystis* の葉緑体はレンズ形をしており、その構造

は大体 *Fucus* の葉緑体 (Leyon und Wettstein 1954, Wettstein 1954) とよく似ているが、Lamellen の数は *Fucus* より少なく、5~7枚であると言っている。以上のことから、*Undaria pinnatifida* の篩管と同様に *Laminaria*, *Macrocystis* や *Fucus* にも葉緑体が存在し、*Laminaria* の場合は稀にはあるが、チラコイド・バンドを認めている。*Macrocystis* のチラコイド・バンドの数は *Undaria pinnatifida* に近似していると言える。

ミトコンドリアは篩板の周囲に数個から、多いもので10数個観察された (Figs. 6, 7, 8)。Bourne はミトコンドリアが植物細胞の篩部に沢山存在するのは、物質輸送と関係があるので、酸化還元過程との関係が深いと述べている。ミトコンドリアの形態は楕円、円形、棍棒状等をしており、小さいもので長径 $0.35\sim 0.7\ \mu\text{m}$ 、短径 $0.2\sim 0.35\ \mu\text{m}$ であり、大きいものでは長径 $0.5\sim 1.4\ \mu\text{m}$ 、短径 $0.35\sim 0.47\ \mu\text{m}$ ある。Cristae は表層、皮層細胞 (奥田 1980) や、毛細胞 (奥田 1982) のそれに比較して、明瞭な小管状構造を示さず、小胞状構造であり、中には崩壊途中のものも見られる。Ziegler und Ruck (1967) や Van Went and Tammes (1972) とも *Laminaria* の篩管で mit Sacculi なミトコンドリアを認めている。また、Parker and Huber (1965) は *Macrocystis* の篩管中によく発達した Cristae を有する数多くのミトコンドリアを見ている。

今回の観察では筆者は明瞭なゴルジー体を確認することが出来なかったが、Huber (1965) は *Macrocystis* で Occasional なゴルジー体を観察したと述べている。

また、高等植物に見られるような同伴細胞 (Companion cell) は観察されなかった。*Laminaria* (Ziegler und Ruck 1967) や *Macrocystis* (Ziegler 1963, Parker and Huber 1965) でも同伴細胞を欠くと述べている。高等植物の篩管が同伴細胞を伴うのに対して、やはり特殊性のある篩管部組織であると言えよう。

3. 篩板 (Sieve plate) と篩孔 (Sieve pore) の微細構造について

篩管の縦断面では篩板は篩管の縦軸に対して直角なもの (Figs. 7, 8)、高等植物の篩板とよく似た形で傾斜のあるもの (Fig. 3)、多くの篩孔が開いている (Fig. 9)。篩板は篩管細胞壁 (縦壁) と同様に Microfibrils の層で構成されている (Figs. 8, 9, 10)。篩板の面積は $25\sim 50\ \mu\text{m}^2$ 、篩孔の直径は $0.02\sim 0.03\ \mu\text{m}$ 前後であり、篩板 $1\ \mu\text{m}^2$ 当りの密度は約 $180\sim 200/\mu\text{m}^2$ ある。篩板全体では約 $4,500\sim 10,000$ になる。篩板の厚さはほぼ一定で約 $0.2\ \mu\text{m}$ あり、Microfibrils の密度を異にする三層からなる。中央部は Microfibrils の密度が高く、その両側の層の密度は粗である (Fig. 10)。Microfibrils の太さは篩管細胞の縦壁とほとんど同じである。篩孔の間隔は必ずしも一定していない (Figs. 8, 9, 10)。篩板が篩管細胞の縦壁につながる部分では、これらを構成する Microfibrils の密度が高く、厚くなり、縦壁に直接連絡している。即ち、篩板と篩管細胞の縦壁を構成する物質は基本的には

同一の物質であると言える (Figs. 3, 7, 8)。Fig. 9 (一重の矢印) では篩管細胞の縦壁の一部にも篩孔が開いているように見えるが、縦壁の他の部分では観察されなかったことから、篩板の発生初期にはその部分までが篩板であり、篩孔も存在するが、篩管細胞の縦壁の肥厚に伴い、篩板を中心に両サイドの Microfibrils が盛り上がった結果、篩孔だけがそのまま残存しているものと考えられる。篩孔は原形質連絡を行っていることが推定され、内部に原形質糸の単一膜が見られる (Figs. 8, 9)。また、篩孔の間中間間隔 (Zwischenspangen) のない篩孔も観察される (Fig. 9 二重の矢印)。

2~3個の篩管細胞が結合している場合には、その部分にある篩板は二又や三又状になっているが (Fig. 6)、篩板の直径は約 4~10 μm 、篩板の面積は約 20~50 μm^2 、篩孔の直径は 0.02 μm 前後であり、篩板の厚さは約 0.2 μm で単一の篩板の場合とほとんど変わらない。

Ziegler und Ruck (1967) は *Laminaria* の篩板の組織について次のように述べている。篩板は Cellulose からなり、Fibrin の中間層がある。分析の結果、その構成成分には Alginsäure が大きく関与しているとしている。また、Will, H. (1884) は *Macrocystis* の篩板を ClzNJ で染めて、構成成分は Cellulose、または Cellulose に似た Polysacchariden であると述べている。TEM による観察結果も、*Undaria pinnatifida* の篩板は基本的に *Laminaria* や *Macrocystis* の篩板に類似しているように見える。また、Bisalputra (1966) は *Laminaria* と *Lessonia* を比較して、次の面で一致点を見い出している。即ち、篩孔やその充填物の組織は同一である。篩孔は *Laminaria* の方が直径がいくらか大きく、篩孔密度が高いが、*Lessonia* は 1 μm^2 当り13の篩孔があるのに対して、*Laminaria* は50~60ある。これらの点を *Undaria pinnatifida* と *Laminaria* さらに *Pelagophycus* や *Macrocystis* について比較し、図表化してみると次のようになる (Tab. 1)。

これらの数値を比較すると、同じ Phaeophyta でも数多くの狭い篩孔をもった篩板から、

Table 1. The numbers, density and diameter of the sieve pores of the sieve plates in Laminariales

	<i>Undaria pinnatifida</i>	<i>Laminaria</i> *	<i>Pelagophycus</i> **	<i>Macrocystis</i> ***
Numbers of pores	4,500~10,000	20,000~30,000	1,000~2,000	100~200
Density of pores	180~200/ μm^2	50~60/ μm^2	4~6/ μm^2	1/ μm^2 (auf ca. 9 μm^2 1 pore)
Diameter of a pore	0.02~0.03 μm	ca. 0.06 μm	0.3~0.8 μm	2~3 μm

* Ziegler (1967)

** Parker u. Fu (1965)

*** Ziegler (1963)

数は少ないが大きい篩孔をもつ篩板に至るまでの違いを知ることが出来る。

Undaria pinnatifida の篩板に Callus が存在するか否かを確認した文献はない。そこで、Carolin solution を用いて染色した結果、検出することが出来なかった。また、TEM の観察でも認められなかった。Ziegler und Ruch (1967) は *Laminaria* の篩板上の Callus の検出実験を行っている。その報告によると、Resorcinblau 染色では、明瞭な Callus の検出は行われていない。この結果は Sykes (1908) の結果と一致している。しかし、Wasserblau 染色では、Callus の存在を示す螢光色素が表われたと述べている。また、*Macrocystis* (Ziegler 1963) や *Pelagophycus* (Parker and Fu 1965) も篩管の篩板上に明らかな Callus を検出している。Ziegler (1963) によると、*Macrocystis* の Callus はその光学的反応、染色、溶解、そして Papain の Callus に対する反応において高等植物の Callus と同じであると述べている。Callus の存在については、*Undaria pinnatifida* はこれらの Phaeophyta とは性質を異にするとと言える。

Laminariales 中の新陳代謝で生じた物質の輸送については、Parker (1963, 1965, 1966), Lüning ら (1971), Nicholson and Briggs (1972), Hellebust and Haug (1972), Schmitz ら (1972), Steinbiss and Schmitz (1973) らによって様々な解説が提供され、篩管が物質輸送の細道であることを実証した。Parker (1965), Steinbiss and Schmitz (1973) は篩管浸出物は海水より Na 含有量が少ないと述べている。しかし、D-Mannitol, Amino acid, Protein や Potassium (Parker 1966) に富み、高等植物の篩部浸出物に類似していると結論づけている。また、*Macrocystis* の篩管浸出物の内容分析が Parker (1966) によって、試みられているが、それによると Sodium 濃度は海水のわずか 8% であり、Potassium の濃度は海水の 24 倍ある。Mannitol や Amino acid および、ある種の Protein を含む典型的な細胞液を示したと述べている。Arisy (1969) は篩板の無数の Plasmodesmata を通って摂取した栄養分が、藻体各部に移動することは明らかであるとしている。しかし、これが細胞質流動 (Cytoplasmic streaming) によって、刺激された可溶性物質 (Soluble substances) の拡散による流動、即ち、物質交換であるかについては知られていない。

4. 篩管 (Sieve tube), 篩板 (Sieve plate) と篩孔 (Sieve pore) の発生

Undaria pinnatifida の葉体長が 3~5 cm になると組織は完全に分化し、表層、皮層、髓層の区別が明瞭になる。葉体長が 3 cm の葉状部の髓層中央部には光顕レベルでも篩管を認めることが出来るが、篩管の数はまだ少ない。篩管の発生を電顕で追ってみると、髓層に存在する細胞が分裂し、隣接する細胞との間にある Septa が取れて、次第に篩管が形成されるものと考えられる (Fig. 11)。また、ある細胞は初めから篩板を形成する機能を持っており、細胞分裂、さらに Slide を繰り返して篩管が伸長し、篩板を備えた成熟した篩管を

形成していくことが推定される。また、ラップ管状細胞を形成している篩管もあり、篩板が観察される (Fig. 12)。

発生初期の篩板の厚みは部分によって大きな差があり、細いところで約 $0.1\sim 0.2\ \mu\text{m}$ 、厚い部分では約 $1.4\sim 2.3\ \mu\text{m}$ ある。篩孔の出来方には、はっきりした規則性は見られないが、篩管細胞の縦壁に近く、篩板の両端が細くなっている部分に、篩孔が形成されている場合が多い。Parker and Huber (1965) は篩孔の出来方について、次のように述べている。篩孔は細胞壁の一部が酵素作用によって形作られ、原形質連絡はこの過程にもたらされるとしている。

篩管細胞の断面には直径約 $1\sim 1.5\ \mu\text{m}$ の1個の核が存在し、核質は微小な顆粒物からなる。核の中心部には電子密度の高い直径約 $0.2\sim 0.3\ \mu\text{m}$ 前後の核小体が1個見られる場合が多い。葉緑体は3~4個観察され、大きさは長径 $0.5\sim 0.8\ \mu\text{m}$ 、短径 $0.2\sim 0.3\ \mu\text{m}$ で楕円形をしている。チラコイド・バンドは篩管発生の初期から不明瞭であったり、その痕跡を残すのみで、退化現象の見られをもつものもある。ミトコンドリアは多いもので20個近く観察されるが、Cristae は成熟した篩管に見られるように、小胞状化し、中には崩壊現象が認められるものもある (Fig. 12)。篩孔の大きさは直径約 $0.02\sim 0.035\ \mu\text{m}$ あり、図は4個の篩管細胞に5つの篩板が観察される。篩板の近くには多くの Vesicular cytoplasm が存在する。Zigler und Ruck (1967) は *Laminaria* の篩管細胞に同じ様な Vesicular cytoplasm を見出ししている。Van Went and Tammes (1972) も *Laminaria* の篩管に同様な物質を認めているが、この物質に対して、Vesicular cytoplasm の他に Vesicular ground plasma の言葉を用いている。また、Parker and Huber (1965) も *Macrocystis* の篩管細胞に、大きさの異なる多数の Vesicles を観察している。

IV 要 約

1. *Undaria pinnatifida* の篩管細胞の縦壁は2層構造で、外層 (1st wall layer) は高電子密度の Microfibrils の集合体であり、波状形をしている場合もある。内層 (2nd wall layer) はやや電子密度が低く、粗な Microfibrils で構成されている。*Laminaria* をはじめ、多くの海藻の場合も *Undaria pinnatifida* とよく似た2層構造の場合が多い。

2. 成熟した Phaeophyta (Brown algae) の篩管は、しばしば高等植物の篩管と比較されてきた。しかし、*Undaria pinnatifida* は核、葉緑体、ミトコンドリアや Vesicular cytoplasm 等の細胞小器官を有する点で、高等植物の篩管とは異なる。また、*Laminaria* をはじめ、*Nereocystis* や *Pelegophycus* でも核の存在が確認されているが、*Macrocystis* ではまだ見出しされていない。Phaeophyta の篩管が核を有する細胞として、同化産物の遠

距離輸送を行うことが出来るとすれば、これは植物界の特異な事例ではないであろうか、もし核を有しないとすれば、組織や細胞の特殊性からして、篩管と呼ばれるべきではないと考える。

3. 篩板は篩管細胞の縦壁と同様に Microfibrils の層で構成されている。Undaria pinnatifida の篩孔の数、篩孔の密度、篩孔の直径を Phaeophyta の他の仲間である Laminaria, Pelagophycus, Macrocytis の数値と比較してみると、数多くの狭い篩孔を持った篩板から、数は少ないが大きな篩孔を持つ篩板に至るまでの違いを知る事が出来る。これらは植物の進化と、何らかの関係があるのではないかと推定されるが、これについてはさらに維管束系植物の研究成果を待つ以外にない。

4. 高等植物の篩板に形成される Callus は Undaria pinnatifida では検出されなかった。Laminaria や Macrocytis の篩板では検出されていることから、Callus の存在については、これらの Phaeophyta や高等植物とは性質を異にすると言える。また、同伴細胞 (Companion cell) は観察されない。Laminaria や Macrocytis でも存在しないことが確認されている。これは高等植物の篩管部組織とは非常に異なる点と言えよう。

5. 篩管、篩板と篩孔の発生は葉体長が 3~5 cm に達した試料で観察することが出来る。篩管は髓層の細胞が分裂し、隣接する細胞との間の Septa がとれて次第に形成されるものと考えられる。発生初期の篩板の厚さは部位によって大きな差がある。篩孔の出来方には明確な規則性はないが、篩管細胞の縦壁に近い、篩板の端の細い部分に篩孔が見られる場合が多い。篩管細胞には核、核小体、葉緑体、ミトコンドリアや多くの Vesicular cytoplasm 等が存在する。

6. 以上のことから、Undaria pinnatifida をはじめ、Laminaria, Macrocytis, Nereocystis, Fucus や Pelagophycus 等の Phaeophyta の篩管は高等植物の篩管と相同ではなく、機能的に相似性を有していると考えられる。

最後に、終始御懇切な御指導を頂いた筑紫女学園短大 川上いつゑ教授、広島大学原爆放射能医学研究所 岡本直正教授、佐藤幸男助教授に深く感謝申し上げます。試料採取に御援助を頂いた兵庫水産試験場の山内幸児氏に心から厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 奥田弘枝 ワカメ成熟葉体の電子顕微鏡的観察 特に表層、皮層細胞および粘液腺の微細構造について. Jap. J. Phycol. 1980. 28 : 256-263.
- 奥田弘枝 ワカメ成熟葉体の電子顕微鏡的観察 特に毛渠、毛の微細構造について. Jap. J. Phycol. 1982. 30 : 237-240.
- Reinke, J. Beiträge zur Kenntnis der Tange. J. Jb. Wiss. Bot. 1876. 10 : 317-382.

- Wiil, H. Zur Anatomie von *Macrocystis luxurians*. Hook. et fil. Bot. Ztg. 1884. 40 : 801-808, 825-830.
- Will, N. Siebhyphen bei den Algen. Ber. dtsh. bot. Ges. 1885. 3 : 29-31.
- Will, N. Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen. Det. Kgl. Norske Fredericks Universitat, 1897. 135.
- Oliver, F. W. On the obliteration of the sieve-tubes in *Laminariaceae*. Ann. Bot. 1887. 1 : 95-117.
- Rosenthal, O. Zur Kenntnis von *Macrocystis* und *Thalassiophyllum*. Flora. 1890. 48 : 105-147.
- Sykes, M. G. Anatomy and histology of *Macrocystis pyrifera* and *Laminaria saccharina*. Ann. Bot. 1908. 22 : 291-325.
- Smith, A. The comparative histology of some of the *Laminariales*. Amer. J. Bot. 1939. 26 : 571-585.
- Esau, K. Cheadle, V. I. and Gifford jr, E. M. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem. Amer. J. Bot. 1953. 40 : 9-19.
- Parker, B. C. and Huber, J. Translocation in *Macrocystis*. II. Fine structure of the sieve tubes. J. Phycol. 1965. 1 : 172-179.
- Schmitz, K. and Srivastava, L. M. Fine structure and development of sieve tubes in *Laminaria groenlandica*. Rosenv. Cytobiologie, 1974 a, 10 : 66-87.
- Ziegler, H. Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. II. Die Siebplatten bei der Braunalge *Macrocystis pyrifera* (L.). Ag. Protoplasma. 1962. 57 : 786-799.
- Macmillan, C. Observations on *Nereocystis*. Bull. Torrey Bot. Club. 1899. 26 : 96-173.
- Oltmanns, F. Morphologie und Biologie der Algen. Gustav Fischer. Bd. 2. Jena. 1922, 2 Aufl. 67.
- Fritsch, F. E. Structure and reproduction of algae. Cambridge University Press. England. 1945. 2.
- Parker, B. C. and Fu, M. The internal structure of the egg kelp (*Pelagophycus species*). Can. J. Bot. 1965. 43 : 1293-1305.
- Esau, K. Ultrastructure of differentiated cells in higher plants. Am. J. Bot. 1963. 50 : 495-506.
- 広瀬弘幸 藻類学総説. 内田老鶴圃新社, 1959. 399-400.
- 猪野俊平 植物組織学. 内田老鶴圃新社, 1964. 399-400.
- Ziegler, H. and Ruck, I. Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. III. Die "Trompetenzellen" von *Laminaria*-Arten. 1967. Planta. 73 : 62-73.
- Went, J. L. Van, Aelst, Van A. C. and Tammes, P. M. L. Open plasmodesmata in sieve plates of *Laminaria digitata*. Acta Bot. Neerl. 1973 b. 22 : 120-123.
- 奥田弘枝・請川琴子 ワカメに関する研究 (第1報) ワカメの一般組織と β -carotene について. 広島女学院大学論集, 1977. 27 : 131-144.
- Cronshaw, J. Myers, A. and Preston, R. D. A chemical and physical investigation of the cell walls of some marine algae. Biophysica Acta. 1958. 27 : 89-103.
- Went, J. L. Van and Tammes, P. M. L. Experimental fluid flow through plasmodesmata of *Laminaria digitata*. Acta Bot. Neerl. 1972. 21(4) : 321-326.
- Will, H. Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen. Det. Kgl. Norske Fredericks Universitat, 1897. 126.
- Leyon, H. und Wettstein, D. V. Der Chromatophoren-Feinbau bei den Phaeophyceen. Z. Naturforsch. 1954. 9 b : 471-475.
- Wettstein, D. V. Formwechsel und Teilung der Chromatophoren von *Fucus vesiculosus*. Z. Naturforsch. 1954. 9 b : 476-481.

- Bourne, G. H. Division of labor in cells. Academic Press, Inc. New York. 1970. 江上信雄, 中沢透監訳, 細胞内の機能分化. 丸善株式会社, 69—71.
- Bisalputra, T. Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. *Canad. J. Bot.* 1966. 44 : 89-93.
- Parker, B. C. Translocation in the giant kelp *Macrocystis*. *Science*, New York. 1963. 140 : 891-892.
- Parker, B. C. Translocation in the giant kelp *Macrocystis*. I. Rates, direction, quantity of ^{14}C -labelled products and fluorescein. *J. Phycol.* 1965. 1 : 41-46.
- Parker, B. C. Translocation in *Macrocystis*. III. Composition of sieve tube exudate and identification of the major ^{14}C -labelled products. *J. Phycol.* 1966. 2 : 38-41.
- Lüning, K. Schmitz, K. and Willenbrink, J. Translocation of ^{14}C -labelled assimilates in two *Laminaria* species. In *proc. 7th Int. Seaweed Symp.* Sapporo. Japan. 1971. 420-425.
- Nicholson, N. L. and Briggs, W. R. Translocation of the photosynthate in the brown alga *Nereocystis*. *Am. J. Bot.* 1972. 59 : 97-106.
- Hellebust, J. A. and Haug, A. Photosynthesis, translocation and alginic acid synthesis in *Laminaria digitata* and *Laminaria hyperborea*. *Can. J. Bot.* 1972. 50 : 169-176.
- Schmitz, K. Lüning, K. and Willenbrink, J. CO_2 -fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. II. Ferntransport ^{14}C -markierter Assimilate bei *Laminaria hyperborea* und *Laminaria saccharina*. *Z. Pflphysiol.* 1972. 67 : 418-429.
- Steinbiss, H. H. and Schmitz, K. CO_2 Fixierung und Stofftransport in benthischen marinen Algen. V. Zur autoradiographischen Lokalisation der Assimilattransportbahnen im Thallus von *Laminaria hyperborea*. *Planta.* 1973. 112 : 253-263.

Explanation of the Figures

- Fig. 1.** Longitudinal section of the matured *Undaria pinnatifida* 80 cm in length. The medulary layer is located middle part of the Laminaria structure. The ground substance is stained violet with toluidine blue showing mucious substance. ×1000
- Fig. 2.** Longitudinal section of the medulary layer of the same material. The thickening of the cell wall of the sieve tube are observed. The funnel like sieve tubes are formed where two cells are joining each other. The separating membrane of these two cells is corresponds to the sieve plate. ×1060
- Figs. 3~12.** Electron micrographs of the medulary layer of the *Undaria pinnatifida*.
- Fig. 3.** The thickness of the cell wall of the sieve tube is about $1.0\ \mu\text{m}$ and consist of two layers structure; 1st and 2nd wall layers. Inside of the sieve tube, amorphous and election opaque materials are observed. The intracellular matrix consist of microfibrils. ×12000
- Fig. 4.** Longitudinal section of the wall of the sieve tube. Some part of the wall show wave like form with high election density. ×17000
- Fig. 5.** Longitudinal picture of the sieve tube. The nucleus (\uparrow) with nucleolus are seen in the sieve tube cell. The chloroplast ($\uparrow\uparrow$) are also observed. ×19000
- Fig. 6.** Electron micrograph of a three-forked sieve plates and tubes resulted from joined three sieve tube cells. In the sieve tube some chloroplasts ($\uparrow\uparrow$), mitochondria (M) and a nucleus (\uparrow) are observed. ×9400
- Fig. 7.** Electron micrograph of the sieve tube and plate. A chloroplast with six thylakoids bands ($\uparrow\uparrow$) are noticed. The autolytic mitochondria (M) are also seen. ×10300
- Fig. 8.** Electron micrograph of the sieve tube and plate. The sieve plate consist of microfibrils and connecting with the cell wall. At the root of the plate the density of the microfibrils are high. In the sieve tube some mitochondria (M) are seen near the sieve plate. ×26000
- Fig. 9.** The diameter of the sieve pore is $0.02\sim 0.03\ \mu\text{m}$ and the density of the pores per $1\ \mu\text{m}^2$ is $180\sim 200$. The pores are also seen in a part of lateral cell wall of the sieve tube (\uparrow). In some pores plasmodesmata are observed and some pores are exist closely ($\uparrow\uparrow$). ×48000
- Fig. 10.** High magnification of sieve plate. The thickness of the sieve plate is about $0.2\ \mu\text{m}$ and consist of three layers of microfibrils. The middle part of the sieve plate shows high density. The distances between pores are not always constant. ×75000
- Fig. 11.** Longitudinal picture of the sieve tube whose leaf was 5 cm in length, showing subsequent removal of the septum between the two cells. ×21600
- Fig. 12.** Sieve tube whose leaf was 5 cm in length. Five sieve plates are observed in four sieve tube cells. A nucleus (\uparrow) with a nucleolus, autolytic many mitochondria (M) and vesicular cytoplasm are also noticed. ×10000











