

## 第11回 葉の構造

今回の目標	C3植物とC4植物の葉の維管束構造の違いをスケッチによって把握する。 維管束構造の違いがC3植物とC4植物の光合成の違いとどのように対応しているかを考える。 葉の斜上するイネ科植物と葉の水平な双子葉植物の葉肉組織の分化の違いをスケッチすることによって把握する。 葉の角度・空間的配置の違いが葉肉組織の分化にどう対応しているのかを考える。
今回の提出物	イネとトウモロコシの葉身構造を描いたスケッチ(1枚) イネとツバキの葉身構造を描いたスケッチ(1枚)

### 葉の構造の観察

#### 1. C3植物とC4植物の維管束構造の違い

##### 材料

イネ *Oryza sativa* L.

トウモロコシ *Zea mays* L.

##### スケッチについて

両種の葉身構造(葉脈を直角に切った断面図)を維管束周辺に注目してスケッチする。なるべく葉身の中央を徒手切片法で切断する。始めに切片を観察して半模式図をスケッチする。その後、精密図をスケッチする。できるならばなるべく葉身中央部の同じところの切片を観察するのが望ましい。

スケッチは半模式図と精密図の2つをかき、半模式図は維管束の配列と間隔がわかる程度になるべく簡略にスケッチする。半模式図は表皮を黄色、葉肉組織を青、維管束鞘をオレンジ色、維管束を赤の境界線で区別する。さらにクロロフィルの存在するところは緑の点の数の多少によって、緑色の濃さ、すなわちクロロフィルの多少を表現すること。精密図は葉の表裏にわたり、大維管束とその周辺の組織を、各組織の細胞の形とその連絡がわかる程度の範囲でスケッチする。できるだけイネとトウモロコシのスケッチの大きさをそろえる。マイクロメーターで測定し、半模式図、精密図ともにスケールを必ず記入する。配ったプリントの表に両種の葉身構造、維管束構造、維管束密度の違いを記録する。さらに半模式図をスケッチした材料について、デジタルカメラで顕微鏡写真を撮影し、カラーレーザープリンターで印刷したものおよびプリントで配った表を埋めて、スケッチとあわせて提出する。以下の組織、器官名をスケッチに入れる。ただし必ずあるわけではない。

表皮・気孔・クチクラ・機動細胞・葉肉細胞・維管束・師部・木部・導管・維管束鞘

##### 観察のポイント

葉は機能を分業するように組織が分化している。それぞれの組織の主要な機能は何か。

C3植物とC4植物の葉の構造の共通点と相違点はなにか。

#### 2. 葉の葉肉構造の分化

イネ *Oryza sativa* L.

ツバキ *Camellia japonica* L. 切片を作るのが容易なので今回は葉の厚いツバキを用いた。

##### スケッチについて

両種の葉身構造(中央の葉脈を直角に切った断面図)を葉肉構造の違いに着目してスケッチする。なるべく葉身の中央を徒手切片法で切断する。始めに切片を観察して半模式図をスケッチする。そのあとで精密図をスケッチする。できるならばなるべく葉身中央部の切片を観察するのが望ましい。

スケッチは半模式図と精密図の 2 つをかき、半模式図は組織の分化の違いがわかるようになるべく簡略にスケッチする。半模式図は表皮を黄色、葉肉組織を青、柵状組織を紫、海綿状組織を黄緑色、維管束鞘をオレンジ色、維管束を赤の境界線で区別する。さらにクロロフィルの存在するところは緑色の点の数の多少によって、緑色の濃さ、すなわちクロロフィルの多少を表現すること。精密図は葉の表裏にわたり、大維管束とその周辺の組織を、各組織の細胞の形とその連絡がわかる程度の範囲でスケッチする。マイクロメーターで測定し、スケールを必ず記入する。スケッチの余白には両種の葉身構造の表裏性の違いを書く。さらに半模式図でスケッチした材料について、デジタルカメラで顕微鏡写真を撮影し、カラーレーザープリンターで印刷したものおよびプリントで配った表を埋めて、スケッチとあわせて提出する。

以下の組織、器官名をスケッチに入れる。ただし必ずあるわけではない。

表皮・気孔・クチクラ・機動細胞・葉肉細胞・柵状組織・海綿状組織・維管束・師部・木部・導管・維管束鞘・細胞間隙・毛

観察のポイント

イネ科・ユリ科・アヤメ科など単子葉植物の中には葉が斜上するものがある。このような斜上する葉はふつうよくみられる水平に展開する葉と比べると表裏の違いが少ない。

ツバキは水平に葉の出る種である。しかし、ほかの種と違うところはないだろうか。

解説

葉の構造

### 1. 葉の構造

葉の多様性

大部分の植物の葉は 2 つの基本的な機能すなわち栄養物質の生産（光合成）と蒸散作用を行う。蒸散作用は土壌の水を地上部に供給するための蒸散流のための力を供給し、暑熱条件下で葉の冷却を促進する。葉は地球上のさまざまな環境条件に適応して多様な形態をとっている。

葉の基本的な外部形態（図 1）

葉は基本的に葉身、葉柄、托葉の 3 部分からなる。葉身は光合成を営む主体で、扁平で光を受けやすい形に広がり、ガス交換や蒸散に効率のよい形となっている。葉柄を葉身を空間に支え、茎から葉身へ光合成原料や生活養分を供給し、逆に葉身での光合成産物を茎に輸送するパイプの役割を有する。葉身と葉柄の境や葉柄の基部には関節状の葉枕があり、葉身の展開角度を調節する。托葉は一般に小型の付属器官にすぎないが、種によっては、托葉や葉柄が発達して副次的な光合成機能を果たすものもある（例：エンドウの托葉やイネ科の葉鞘）。

図 1 ダイズの葉の構造  
pu：葉枕，p：葉柄，pl：小葉柄，s：托葉，sl：小托葉

葉は種によって一定の葉序をもって生じ、すべての葉が光を受けるように配置されている。さらに茎が伸びることにより葉は立体的に配列され、葉面積指数を増す。光受容の点から理論的に考えると葉は小さくたくさん直立的につき、相互遮蔽のない位置に着くとき個体もしくは群落の光合成は最大となると考えられる。しかし、葉には蒸散など他の重要な生理機能もあるので、これらも含めた環境適応の総合結果として、種によってさまざまな葉の形・つきかたがとられている。

葉の内部形態と機能

葉は光合成と蒸散の 2 つの重要機能を営む。光の当たる表側は光合成に、裏側は蒸散に適した内部構造が葉には分化する。さらに C 4 植物では光合成を分業するために葉に特徴ある構造がみられる。

A. 葉の表裏性（図 2）

葉の形態の特徴の1つは表裏性である。葉原基が茎頂に分化した際に茎軸に面した側が葉の表側（向軸側）になる。一般に葉の表面は光受容の機能を、裏側（背軸側）はガス交換や蒸散などの役割を持ち、葉の断面構造はそれに適した形になっている。しかし、イネ科・ユリ科などのように細く斜上する葉を有するものは葉の表裏の形態および機能の区別が小さい。一般的な葉はクチクラで保護され、ところどころに気孔の存在する表皮、光合成を主に行う葉肉組織、転流や通導をつかさどる維管束からなる。

#### B．表皮組織

葉の表皮の表裏は外側の細胞壁がクチクラ化した、葉緑体を含まない細胞層で組織の防護や蒸散防止の役割を持つ。ガス交換や蒸散の門戸である気孔は、表皮に一定の間隔で散在、または平行脈の葉では縦列に並んでいる。気孔は葉の表面よりも裏面に多いのが一般的である。

#### C．葉肉組織

葉肉は主に葉緑体を持った同化組織で、他に若干の機械組織と、種によっては分泌組織なども含む。典型的な葉の葉肉組織は表側（向軸側）には直角に長い柱状細胞が密に並ぶ柵状組織、裏側（背軸側）には球形または不規則形の細胞が疎に数層連なり、内部に維管束の走る海綿状組織がある。葉肉組織では細胞間隙がよく発達して連絡し、気孔を通じて外部に通じる系を形成している。柵状組織の細胞は細長くすることによって光合成する面積を広くしており、海綿状組織は気孔から取り込んだ  $\text{CO}_2$  が柵状組織に行きわたるように間隙の多い構造となっている。しかし、葉の直立するイネ科などでは表裏の区別は明瞭でない。

#### D．通導組織

葉脈は葉身における流れ方によって網状脈・平行脈・二叉脈などがあるが、構造はいずれも維管束とその周囲に機械組織をともなったもので、通導機能のほかに葉の骨格の役割も有する。維管束は茎のそれと基本的には同様で、表側（向軸側）に木部、裏側（背軸側）に師部がある。維管束は末端ほど細くなり、構造は簡単になってついには師部も欠き、末端では仮導管のみとなる。維管束はふつうの葉肉細胞とは異なった1層の維管束鞘に囲まれている。

### 2．C3植物とC4植物の葉の維管束構造の違い

#### C3植物とC4植物の生理生態的な違い

低濃度の  $\text{CO}_2$  でも効率的に固定する能力を有するC4植物は低い  $\text{CO}_2$  濃度、高温、多日射の条件に適応している。乾燥条件では気孔を頻繁に閉鎖する必要があるので、できるだけ効率よく  $\text{CO}_2$  を利用することが望ましい。高温、多日射時に群落の光合成が盛んになり、群落中の空気中の  $\text{CO}_2$  濃度が低くなくても光合成効率があまり低下しないことなどの利点がある。

C4植物はC3植物よりも気孔開閉の反応が敏感である。低濃度の  $\text{CO}_2$  も効率的に固定できるC4植物は空気中の  $\text{CO}_2$  を葉内に取り込むために長期間、気孔を開けておく必要が少ない。C4植物では気孔の開閉を頻繁に行うことによって蒸散によって失われる水を少なくすることができる。

図2 ダイズの葉の内部構造

A：葉身，細い葉脈を含む部分 B：太い葉脈の部分 eu：上表皮 p：柵状組織，sp：海綿状組織，el：下表皮，st：気孔，C：葉の横断面 vs：細い葉脈，vl：太い葉脈，vm：中肋，D：葉身の表面に平行な断面（上表皮），E：同柵状組織部分，F：同海綿状組織部分，G：同下表皮，H：葉柄の横断面，I：葉柄の横断面  
E：下表皮，end：内皮，ss：硬膜鞘，ph：師部，cam：形成層，x：木部，par：柔細胞（髓）

C4植物は光呼吸をほとんど行わない点でC3植物よりも光合成効率が低い。C3植物においてRuBPカルボキシラーゼは、高O<sub>2</sub>、低CO<sub>2</sub>条件では、RuBPオキシゲナーゼとしての活性（平衡反応における逆反応）が強まるため、酸化反応を触媒して、CO<sub>2</sub>の発生を促す。一方、C4植物ではあらかじめPEPカルボキシラーゼが濃縮したCO<sub>2</sub>を利用するのでRuBPカルボキシラーゼ・オキシゲナーゼによる光呼吸はほとんど見られない。

C3植物とC4植物の形態上の違い（図3）

C4植物は維管束鞘がよく発達しており、また、維管束鞘細胞は葉緑体に富んでいる。こうした構造を Kranz 構造（えりかざりという意味のドイツ語）という。C4植物のこうした構造は次のような生理機能を反映している。C4植物のPEPカルボキシラーゼは葉肉細胞で活性が高く、空気中から取り入れたCO<sub>2</sub>を固定する。固定した炭素化合物を維管束鞘細胞に送り、CO<sub>2</sub>を取り出して、RuBPカルボキシラーゼによってカルビン・ベンソン回路に取り込み、グルコースを生成する。C4植物は2つの組織（葉肉組織と維管束鞘）の分業によって光合成を行い、生成した光合成産物は維管束鞘のすぐ近くの篩管に送られ転流する。一方、C3植物の光合成はその全過程を分業することなく、葉肉細胞で行っている。そのためC3植物では維管束鞘はあまり発達しないのがふつうである（例外：イネ）。

維管束間距離はC4植物の方がC3植物よりも短い。これは葉肉細胞で固定した空気中の炭素をいち早く維管束鞘に送ることができる点、効率的な光合成能力によって生み出される多量の同化産物を速やかに転流できる点で有利な適応である。

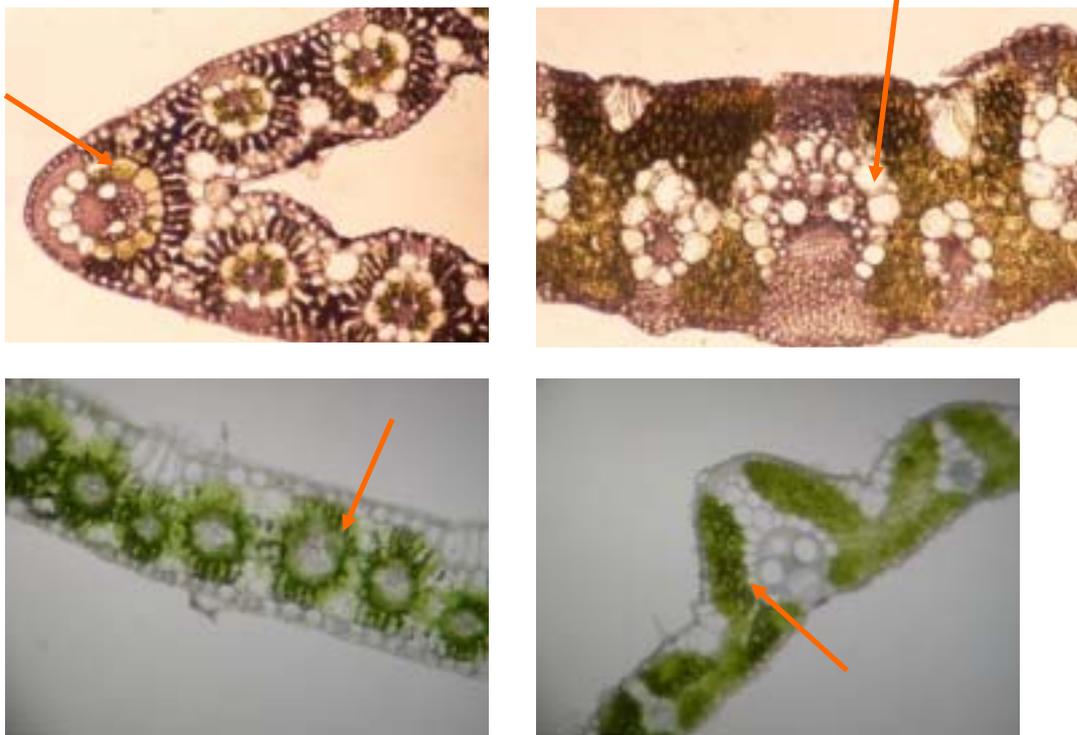


図3 イネ科植物の葉の維管束鞘（矢印で示した部分）の形態

左上：C4植物のシロクビエと左下：C4植物のトウモロコシでは維管束鞘の細胞が大きく発達し、細胞内に特殊化葉緑体がある。右上：C3植物のヨシでは維管束鞘はあまり発達していない。右下：C3植物のイネでは維管束鞘は比較的発達しているが、その細胞内に葉緑体はみられない。

### 3. 葉の表裏性

葉は茎、根と異なり、平面構造をしており、背腹性（表裏性）がある。このように葉の組織が分化

するのは 2 つの基本的な機能（光合成と蒸散）を効率的に分業するためである．水平葉では表裏の構造の分化が明確であり，向軸側（表）は光がよく当たるので，光合成に効率的な柵状組織が分化する．向軸側（裏）は水を気孔から蒸散させ，空気中の  $\text{CO}_2$  を取り込むのに効率的な，空隙の多い海綿状組織が分化する．表側には気孔は少なく，裏側に多い．葉に光が当たって，葉温が上昇すると水が蒸発しやすくなるが，葉の裏の方に気孔があれば，水を失う量は相対的に少なくなる．

イネ科，ユリ科などのように葉が直立するものは葉の表裏性はあまり明確でなくなる．導管が向軸側，師管が背軸側にあるのは被子植物共通の葉の表裏性の特徴の 1 つであり，イネ科でも変わらない．しかし，イネ科では柵状組織，海綿状組織の分化はみられない．気孔も葉の裏で多い傾向がつつうでも，水平葉でみられるほどの差はない．あるいはハナショウブ，スイセンなどでは葉の両表皮側に柵状組織が発達し，中央部に海綿状組織ができる．水草，ハスのように水面に葉が浮かぶものでは気孔は葉の表面だけにある．チャでは気孔は葉の表には全く見られず，裏だけにある．葉はこのように生育環境に対して大きな変化をして適応している．今回の実験材料であるツバキの葉の断面構造の写真を図 4 に示す．



図 4 ツバキの葉の横断面

#### 4．葉柄の断面構造

葉柄は光合成をつかさどる葉身と茎を連絡させ，光を効率よく受け取るように葉身を配置する役割と葉身に養水分を供給し，師管を通して葉身で同化された物質を他の器官へ転流する通導器官としての役割を主に担っている．茎と異なる点はその断面構造が背腹性（表と裏の区別があること）を示す点である．図 5 はインドゴムノキとツバキの葉柄の写真であり，その維管束構造は葉身に類似し，茎のそれとは異なっている．

図 5 葉柄の維管束（左：インドゴムノキ，右：ツバキ）  
スケール 200  $\mu\text{m}$

#### 5．イネの葉の内部構造

イネの葉身（図 6,7）は直立する傾向があるため柵状組織と海綿状組織との分化はほとんど認められない．イネの葉肉細胞は内側に突起を持った特殊な形をしており，表面積を大きくすることによって同化面積を拡大し，かつ細胞間隙を大きく

することによって光や養水分を効率よく輸送している。

イネの維管束鞘は比較的発達しているが、その中にはほとんど葉緑体はない。気孔は表皮の表裏両側に存在し、裏がやや多い。上表皮には機動細胞が存在し、葉の水分が減少すると膨圧を失って収縮することによって葉を巻いて、蒸散を抑制し、光合成を停止する。

イネの葉鞘(図8)は茎に近い役割を果たすため、構造も葉身と異なっている。厚壁機械細胞が発達し、物理的な強度を増して、イネの体を支え、通気腔が発達し、根や茎に空気を送っている。葉緑体は外側の表面2~3層の細胞に存在するが、それより内側にはなく、光合成能力は葉身と比べてずっと低い。

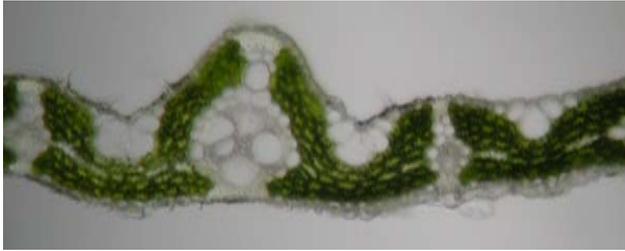


図6 イネの葉身の断面写真

図8 イネの葉鞘の内部構造(横断面)

図7 イネの葉身の内部構造(横断面)

1. 葉身の辺縁部, 2. 大維管束と小維管束, 3. 中肋