

二次通気組織の形成と植物の耐湿性

島村 聡^{1*}・望月俊宏²

¹作物研究所畑作物研究部・²九州大学大学院農学研究院

要 旨: 通気組織は成因により, 基本組織内に形成される一次通気組織とコルク形成層 (二次分裂組織) から形成される二次通気組織に分類される. 古くは「通気組織」という用語は二次通気組織のことを意味し, 19 世紀初頭からその形態形成に関する研究が行われてきた. 二次通気組織はコルク組織と相同関係にあり, コルク組織が死細胞から構成されているのに対して, 細胞壁がスペリン化しない生細胞から構成される白色のスポンジ状組織である. 耐湿性が強い植物では, 湛水条件下において, 茎, 胚軸から主根, 不定根および根粒に至るまで連続して形成され, 茎基部では大気中の酸素を植物体に取り込む皮目のような役割をすると同時に, 地下部組織へ酸素を供給している. 耐湿性が強いマメ科植物では, 湛水条件下においても二次通気組織を通じて酸素と同時に窒素が供給されるため, 根粒は高い窒素固定能を維持している. 現在のところ, 二次通気組織の形成機構や通気機能に関する研究は基礎的段階にあるが, 今後の研究進展によって二次通気組織の利用による畑作物への耐湿性付与が期待される.

キーワード: 二次通気組織, 耐湿性, 通気系, コルク形成層, 酸素

Secondary aerenchyma formation and its relation to flooding tolerance of plants : Satoshi SHIMAMURA (*Department of Field Crop Research, National Institute of Crop Science*) and Toshihiro MOCHIZUKI (*Faculty of Agriculture, Kyushu University*)

Abstract: The two types of aerenchyma are classified according to the formation mechanism, that is, primary aerenchyma formed in fundamental tissues and secondary aerenchyma differentiated from phellogen (secondary meristem). The term "aerenchyma" was originally given to secondary aerenchyma, and its morphogenesis has been researched from the beginning of the 19th century. Secondary aerenchyma is homologous with cork tissue and consists of white spongy tissue structured by living cells with non-suberized walls. It is continuously formed in the stem, hypocotyls, tap root, adventitious roots and nodules in plants with flooding tolerance under flooded conditions. It plays a role in lenticels entering atmospheric O₂ into the plant at the stem base and transports O₂ to underground tissues. In the flooding-tolerant legume plants, O₂ for respiration and N₂ for nitrogen fixation are transported to nodules through aerenchyma at the same time. Although the research of the formation mechanism of secondary aerenchyma and its function in aeration is at the fundamental level, it is expected that further progress in the research will lead to a better understanding of how to improve flooding tolerance of crops.

Keywords: secondary aerenchyma, flooding tolerance, aeration system, phellogen, oxygen

1. はじめに

湿生植物は湛水条件下においても生理的な障害を受けることなく成長を続けることが可能であるが, 中生植物は障害を受けやすく, 湛水期間が長期にわたる場合には枯死してしまう. 両者の違いは, 通気組織の有無によって説明することができる (有門, 1975). 湿生植物の茎や根には通気組織が発達し, これを通じて光合成によって生じた酸素や大気中の酸素が湛水下の地下部組織に供給されるため, 根は酸素呼吸を行うことができる. 一方, 中生植物は通気組織の発達程度が小さいために, 湛水下の根は酸素呼吸が困難である. 従って, 通気組織は湛水ス

トレスに対する適応的形態形成の一つと考えられている (Smirnov and Crawford, 1983; Justin and Armstrong, 1987; Crawford and Braendle, 1996).

通気組織は成因により一次通気組織と二次通気組織の2種類に分けられる. 前者は皮層組織などの基本組織内に形成されるのに対し, 後者はコルク形成層 (二次分裂組織) から新しい組織として二次的に形成される (巽, 1998). 一次通気組織に関しては, 形態・解剖学的観察をはじめ, その機能や形態形成に関して多くの報告がなされている. 近年, イネ (Kawai et al., 1998) やトウモロコシ (Drew et al., 2000; Gunawardena et al., 2001) では, 根の皮層組織

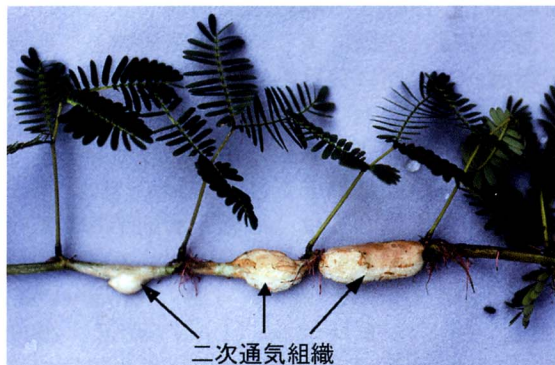
2005年11月8日受付

*連絡先 〒305-8518 茨城県つくば市観音台2-1-18 作物研究所畑作物研究部
Fax: 029-838-8392 E-mail: shimamu@affrc.go.jp

内に生じる破生細胞間隙の形成がプログラム細胞死 (programmed cell death) によるものであることが明らかにされている。一方、二次通気組織に関しては生理・生態学的研究は少ないものの、19世紀以降形態観察を中心に研究が行われ、近年ではダイズなどのマメ科作物にも湛水条件下で形成されることが明らかにされている (望月ら, 2000; 島村ら, 2001; Pires et al., 2002)。一次通気組織に関しては多数の研究論文や総説が公表されているので、本稿では二次通気組織に関する研究について紹介する。なお、二次通気組織を floating tissue, aerenchymatous phellem, spongy tissue, lacunate phellem, secondary air-tissue などと呼称することがあるが、本稿では二次通気組織 (secondary aerenchyma) に統一した。

2. 二次通気組織の用語について

「通気組織 (Aerenchym/ aerenchyma)」という用語はもともと Schenck (1889) が提唱したもので、コルク形成層から分化し、通気系としての役割を果たす組織、すなわち二次通気組織を指していた。ところが Haberlandt (1914) が、「通気組織」という用語は発生学的な立場よりも生態学的ないし解剖学的な立場から議論するのが妥当であると主張したことから、基本組織内に形成され、通気系の役割を果たす細胞間隙 (一次通気組織) についても通気組織と称されるようになった (Smirnov and Crawford, 1983)。そこで Arber (1920) は、発生学的な意味を持たせるためにコルク形成層から二次的に形成される通気組織を「二次通気組織 (secondary aerenchyma)」と呼ぶこととし、Fraser (1931)、Williams and Barber (1961)、有門 (1975)、有門ら (1990) および Jackson and Armstrong (1999) もこの呼称を踏襲している。なお「通気組織」の用語について解説している学術書を見ると、



第1図 ミズオジギソウの茎に発達する二次通気組織 (島村原図)。

20世紀前半までは二次通気組織を、その後は一次通気組織を例にとっている場合が多い。

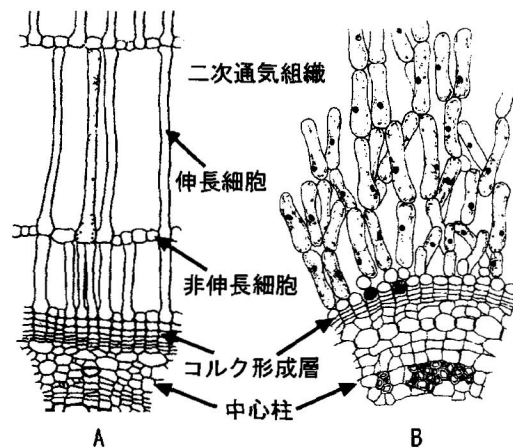
3. 19世紀における二次通気組織の観察事例

1) 二次通気組織の最初の報告

ミズオジギソウ (*Neptunia oleracea*) はマメ科に属する浮遊性の水生植物で、アジア、アフリカおよび中央・南アメリカの熱帯地方に分布している (Windler, 1966; 村井, 2002)。この植物の茎には浮き袋状構造の白色スポンジ組織 (第1図) が発達することが今から約200年前に報告されている (Humboldt and Bonpland, 1808)。Humboldtらの報告では、この組織の形成過程については明らかにされていないが、後に Rosanoff (1871) および Metcalfe (1931) が、組織の横断切片を作成してコルク形成層から形成されることを報告したことから、現在では二次通気組織と見なされている (Arber, 1920; Kuo, 1993; Sculthorpe, 1967)。従って、Humboldtらの報告が最初の二次通気組織の観察事例であると思われる。以後、二次通気組織の形成が多くの植物で確認されている。

2) 二次通気組織の種類

Schenck (1889) は33種の双子葉植物について、それぞれに形成される二次通気組織の横断切片を観察し、その形状によって2種類に分類している。一つは、放射方向に伸長する細胞と、中心柱を同心円状に取り囲む非伸長細胞の2種類の細胞から構成される、網目構造の二次通気



第2図 二次通気組織の形状。

A, *Ludwigia peruviana*の茎: 網目構造 (Schenck, 1889より改変)。

B, *Sesbania aculeata*の根: 海綿状構造, 二次通気組織を構成する細胞には核が描かれ、生細胞であることを示している (Scott and Wager, 1888より改変)。

組織である(第2図A)。もう一つは、葉の海綿状組織に類似した二次通気組織である(第2図B)。植物種ごとに網目状または海綿状のどちらか一方の二次通気組織が形成されることから、その形状は遺伝的に決定されていると思われる。しかし、*Epilobium hirsutum* のように、2種類の二次通気組織が観察されるものもある(Batten, 1918)。

4. 二次通気組織とコルク形成層との関係

1) 二次通気組織とコルク組織

コルク形成層は非湛水条件下ではコルク組織を、湛水条件下では二次通気組織を形成する。従って、二次通気組織とコルク組織とは相同関係にあるが、両組織の性質および形状は大きく異なっている。コルク組織は死細胞から構成され、組織内に細胞間隙は認められず、その細胞壁はスベリン化する(原, 1994)。これに対して、二次通気組織は生細胞から構成され、細胞間隙に富み、その間隙に空気を含むために白色を呈しており、その細胞壁はスベリン化しない(Scott and Wager, 1888; Schenck, 1889; Schrenk, 1889; Batten, 1918; Arber, 1920; Metcalfe, 1931; Sifton, 1945; 有門, 1953; Arikado, 1954; Shiba and Daimon, 2003; Little and Stockey, 2003; Graham, 1964; 小倉, 1920; 小倉, 1962)。このため、二次通気組織を構成する細胞には核および原形質が認められ(Scott and Wager, 1888; Angels, 1992)、コルク反応を示さない(猪野, 1954)。また、表皮や皮層の崩壊によって二次通気組織は直接水と接することになるが、その表面には強い撥水性があるため、細胞間隙内に水が浸透することはなく、通気系としての機能が保持されている(Batten, 1918)。ミソハギ科植物の茎には、網目状(第2図A)の二次通気組織が形成されるが、中心柱を取り囲む非伸長細胞には、カスパー線に相当する物質が存在することが確認されている(Lempe et al., 2001)。このようにコルク形成層は環境条件によって異なる組織を分化するが、現在のところ分化方向を決定する生理学的、遺伝学的機構は明らかにされていない。なお、二次通気組織は二次生長によって形成される組織であるため、湛水条件下であっても根端部のような若い組織には認められない。

2) コルク形成層の特性

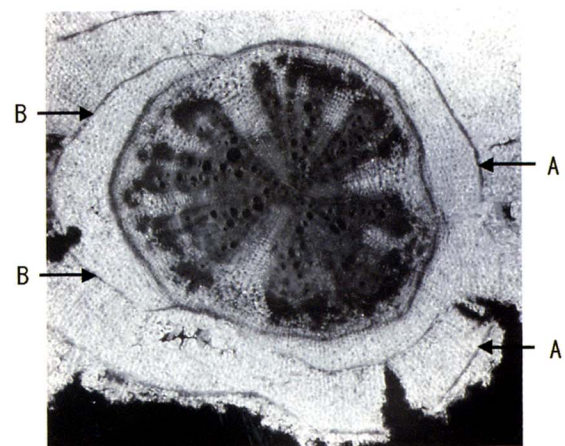
樹木では、コルク形成層の分裂機能には永続性がなく、その内側に新しいコルク形成層が分化し、外側の古いものは順次植物体から剥離し

ていくことが知られている(原, 1994)。コルク形成層が二次通気組織を分化する場合にも同様の現象が認められ、草本のツルマメ(Arikado, 1954)やダイズ(第3図; 島村ら, 2003)、木本の *Viminaria juncea* (Fraser, 1931) には二次通気組織内に部分的に1から2層のコルク形成層が観察されることがある。この層には分裂能はなく、最内部のコルク形成層のみが分裂機能を有している(Arikado, 1954; 有門, 1975)。また、この層の末端部が内側の活動しているコルク形成層と連続している場合があることから、同一層のコルク形成層が一斉に活動を停止するものではないと思われる(第3図)。

ところで、コルク形成層からは保護組織としてのコルク組織だけではなく、皮目部位においては薄膜球状をした添充細胞(complementary cell)を分化する。そのためこの部位では細胞間隙が良く発達し、木本植物ではここから大気中の酸素が取り込まれている(Eames and MacDaniels, 1947; 小倉, 1962)。この添充細胞は、海綿状の二次通気組織を構成する細胞と形成過程、特性および機能において極めて類似している(Sifton, 1945; Eames and MacDaniels, 1947)。

5. 二次通気組織と植物の耐湿性

Armstrong et al. (1994) は、細胞間隙が通気系として機能するには、地上部から地下部まで連続していることが重要であるとしている。また、Jackson (1985) は、細胞間隙の形成に関する研究は多いが、それらの連続性の実証が少ないことを指摘している。二次通気組織は一次通



第3図 不定根の二次通気組織中に剥離したコルク形成層(島村ら, 2003より改変)。

A, 剥離したコルク形成層。

B, 剥離途中のコルク形成層。

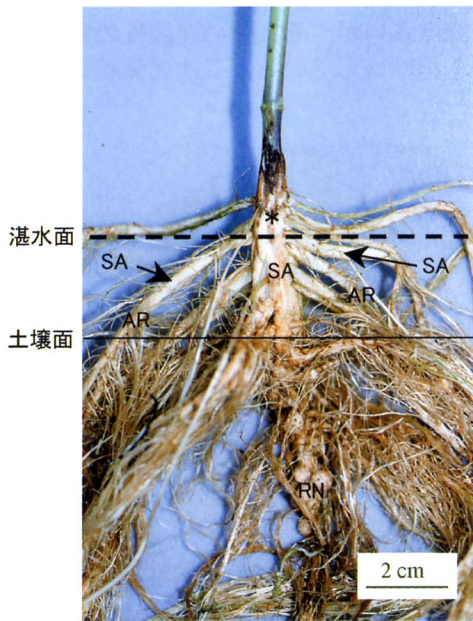
気組織と異なり、皮層や表皮が崩壊して組織が直接外部に露出するため、連続性を容易に観察することができる(第4図)(Walker et al, 1983; 有門, 1979; 有門, 1996)。さらに、二次通気組織は耐湿性が強い植物に形成されやすいこと、湛水条件下や低酸素条件下で形成が促進されることなどから、耐湿性との関連性が極めて高いと思われる。望月ら(2000)によれば、生育初期のマメ科作物の耐湿性程度は、湛水条件下で胚軸に形成される二次通気組織の形成程度と有意な正の相関関係があるという。また、二次通気組織が発達した部位の空隙率は、ダイズの胚軸で20%以上(Shimamura et al., 2003)、エゾミソハギ(*Lythrum salicaria*)の茎で48%以上(Stevens et al., 1997)、*Viminaria juncea*の茎および根でそれぞれ32%および33%(Walker et al.,

1983)など、極めて高い事例が報告されている。二次通気組織は皮目において空気の取り入れ口役割をし(第4図)、下部の組織ではその空気を地下部へ供給する通気系の役割をされると考えられている(有門, 1953; 有門ら, 1990)。Shimamura et al. (2003)は、胚軸をワセリンで被覆して二次通気組織と外界とを遮断した場合、湛水条件下では生育、特に根の生育が顕著に抑制されることを報告している(第1表)。また、湛水条件下において、*Lythrum salicaria* 茎部の二次通気組織を環状剥離すると、根の組織中の酸素濃度が有意に低下するという(Stevens et al., 2002)。このように二次通気組織は明らかに地下部組織に酸素を供給する役割を果たしており、耐湿性の付与に貢献している。加えて、Schrenk(1889)は、二次通気組織は植物体を水面に浮かべる役割があると報告している。第1図に示したように、ミズオジギソウなどの浮遊性水生植物には有効な機能である。

第1表 湛水およびワセリン処理がダイズの地上部地下部および全乾物重に及ぼす影響 (Shimamura et al., 2003より改変)。

処理区	個体当たり乾物重 (g plant ⁻¹)		
	地上部	地下部	全乾物
湛水区	1.13 a	0.42 a	1.55 a
湛水ワセリン区	1.10 a	0.43 a	1.53 a
湛水区	1.01 a	0.25 b	1.26 b
湛水ワセリン区	0.78 b	0.08 c	0.86 c

同一のアルファベットがついた値の間には1%水準で有意差のないことを示す (Tukeyの多重検定による)。数値は初生葉展開後2週間目の10個体の平均値。品種はアソアオガリで、初生葉展開時に湛水処理と同時に胚軸にワセリン処理を行った。

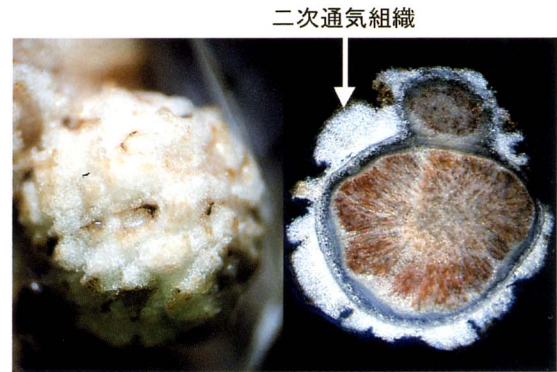


第4図 湛水処理開始後3週間目の幼植物における根系と二次通気組織の発達 (Shimamura et al., 2003より改変)。

AR: 不定根, RN: 根粒, SA: 二次通気組織。
*の部位から酸素が取り込まれる。

6. 二次通気組織とマメ科植物の根粒との関係

一般にダイズの根粒表面には白色の皮目が観察される (Bergersen and Goodchild, 1973)。これは皮目部位に二次通気組織が発達し、露出しているためで、この皮目を通じて根粒と外界(土壌)とのガス交換が行われていると考えられている (Pankhurst and Sprent, 1975)。ダイズのみならず他のマメ科植物においても、湛水または低酸素条件下の根粒表面には皮目が発達し、やがて表皮および皮層が脱落して二次通気組織が根粒全体を覆うようになる(第5図)(Walker et al., 1983; Loureiro et al., 1994; Parsons and Day, 1990; Shimamura et al., 2002)。耐湿性の強いマメ科植物では、湛水条件下でも根粒は生存しており、その横断面はレグヘモグロビンの存在を示すピンク色を呈し、アセチレン還元法によつ



第5図 湛水条件下でダイズの根粒に発達する二次通気組織 (Shimamura et al., 2002より改変)。

左、根粒表面。
右、根粒横断面。

でも高い活性が維持されていることが明らかにされている (Walker et al., 1983; Loureiro et al., 1994; James and Crawford, 1998; James and Sprent, 1999). 一般に, 根粒の呼吸速度は根に比較してかなり高く (Bond, 1941; 杉本, 1994), ダイズでは生重 1g 当たりの根粒の酸素消費量は, 同じ重量の根の 5~6 倍に達することが知られている (阿江・仁紫, 1983). 従って, 湛水条件下で根粒活性が高く維持されるためには, 根粒に酸素が供給され, 酸素呼吸が十分に行われる必要がある. Shimamura et al. (2002) は, 湛水条件下で栽培したダイズ幼植物の胚軸をワセリンで被覆し, 二次通気組織への酸素の取り込みを遮断した場合, アセチレン還元法によるエチレンの生成および茎の出液に含まれる窒素化合物を分析した相対ウレイド法により, 根粒活性が顕著に低下することを報告している(第2表). 同時に, 根粒が窒素固定をするには大気中の窒素が根粒に供給される必要があるが, *Viminaria juncea* (Walker et al., 1983) や *Sesbania rostrata* (Saraswati et al., 1992) では, 大気中の窒素が二次通気組織を通じて根粒に供給され, 窒素固定に利用されていることが, 重窒素を用いた実験で証明されている. このように湛水条件下においてマメ科植物では二次通気組織は酸素に限らず窒素も根粒に供給している.

7. おわりに

地球温暖化に伴う異常気象の増加や農地の不良化が懸念されており, 環境ストレス耐性を作物に付与することはこれまで以上に重要な育種課題と考えられる. 耐湿性も重要な環境ストレス耐性の一つであり, イネ, コムギ, トウモロコシなどのイネ科主要作物では, 根の皮層に形

第2表 湛水およびワセリン処理がダイズの根粒活性に及ぼす影響 (Shimamura et al., 2002 より改変).

処理区	根粒乾物量 (g plant ⁻¹)	エチレン発生量		相対ウレ イド値* (%)
		個体当り ($\mu\text{mol plant}^{-1}\text{h}^{-1}$)	根粒乾物量1g当り ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{h}^{-1}$)	
湛水区	0.87 a	61.03 a	71.81 a	70.09 a
湛水ワセリン区	0.73 a	60.83 a	83.54 a	67.74 a
湛水区	0.57 ab	37.38 b	65.44 a	74.34 a
湛水ワセリン区	0.28 b	0.10 c	0.67 b	1.44 b

同一のアルファベットがついた値の間には1%水準で有意差のないことを示す (Tukey-Kramerの多重検定による).

数値は初生葉展開後4週間目の6~7個体の平均値. 品種はアソアオガリで, 初生葉展開時に湛水処理を行い, その後3週間目に胚軸にワセリン処理を行った * 出液中の全窒素量に占める根粒ウレイド態窒素の割合.

成される破生通気組織の生理・生態学的研究が進んでいる. 例えば, 非湛水条件下で根の皮層に破生通気組織が形成されないトウモロコシと, 形成されるイースタンガマグラス (*Tripsacum dadyloides*) またはテオシント (*Zea luxurians*) との交配による F1 雑種は, 非湛水条件下でも破生通気組織を形成することが明らかにされており (Ray et al., 1999), このことからイネ科畑作物への耐湿性付与の可能性が示唆されている.

一方, 二次通気組織に関する研究は, 湿生植物を中心とした形態形成の植物種間差や, その形態的, 解剖学的観察のレベルにとどまっており, 形成機構や通気機能の解明は進んでいない. そのため, 現段階ではただちに実用的な利用を目指すことは困難であるが, 生理学的, 遺伝学的研究の進展によって, 二次通気組織を利用した畑作物への耐湿性付与が期待できるかもしれない.

引用文献

- 阿江教治, 仁紫宏保 1983. ダイズ根系の酸素要求特性および水田転換畑における意義. 土肥誌 54: 453-459.
- Angeles, G. 1992. The periderm of flooded and non-flooded *Ludwigia octovalvis* (Onagraceae). IAWA Bull. 13:195-200.
- Arber, A. 1920. Water plants: a study of aquatic angiosperms. Cambridge University Press, Cambridge. pp1-436.
- 有門博樹 1953. 野生大豆の通気組織. 日作紀 21: 267-268.
- Arikado, H. 1954. Different responses of soybean plants to an excess of water with special reference to anatomical observations. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 23:28-36.
- 有門博樹 1975. 通気組織系と作物の耐湿性. オリエンタル印刷, 三重. pp1-149.
- 有門博樹 1979. 第2次通気組織の二事例. 日作紀 48(別2): 163-164.
- 有門博樹 1996. 湛水条件下でセスバニアの茎, 根に形成される第2次通気組織. 日作紀 65(別1): 162-163.
- 有門博樹, 池田勝彦, 谷山鉄郎 1990. 水稻における通気組織と通気組織系に関する解剖学的ならびに生態学的研究. 三重大学生物資源紀要 3: 1-24.
- Armstrong, W., Brändle, R., Jackson, M.B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. Acta Bot. Neerl. 43: 307-358.
- Batten, L. 1918. Observations on the ecology of

- Epilobium hirsutum*. J. Ecol. 6: 161-177.
- Bergersen, F.J., Goodchild, D.J. 1973. Aeration pathways in soybean root nodules. Aust. J. Biol. Sci. 26: 729-740.
- Bond, C. 1941. Symbiosis of leguminous plants and nodule bacteria. I. Observations on respiration and on the extent of utilization of host carbohydrates by the nodule bacteria. Ann. Bot. 5: 313-337.
- Crawford, R.M.M., Braendle, R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. J. Exp. Bot. 47: 145-159.
- Drew, M.C., He, C.J., Morgan, P.W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. Trends Plant Sci. 5: 123-127.
- Eames, J., MacDaniels, L.H. 1947. An introduction to plant anatomy. 2nd ed. McGraw-Hill, New York. pp262-266.
- Fraser, L. 1931. The reaction of *Viminaria denudata* to increased water content of the soil. Proc. Linn. Soc. New South Wales 56: 391-406.
- Graham S.A. 1964. The genera of Lythraceae in the southeastern United States. J. Arnold Arbor. 45: 235-250.
- Gunawardena, A., Pearce, D.M., Jackson, M.B., Hawes, C.R., Evans, D.E. 2001. Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). Planta 212: 205-114.
- Haberlandt, G. 1914. Physiological plant anatomy. Translated from the fourth German edition by Drummond, M., Macmillan, London. pp1-777.
- 原 襄 1994. 植物形態学. 朝倉書店, 東京. pp139-141.
- Humboldt, A., Bonpland, A. 1808. Plantes équinoxiales. Tome1. Schoell F. ed., Paris. pp55-58. (Reprinted by Theatrvm Orbis Terrarvm, Amsterdam, 1971).
- 猪野俊平 1954. 植物組織学. 内田老鶴圃, 東京. pp420-434.
- Jackson, M.B. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 145-174.
- Jackson, M.B., Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. Plant Biol. 1: 274-287.
- James, E.K., Crawford, R.M.M. 1998. Effect of oxygen availability on nitrogen fixation by two *Lotus* species under flooded conditions. J. Exp. Bot. 49: 599-610.
- James, E.K., Sprent, J.I. 1999. Development of N₂-fixing nodules on the wetland legume *Lotus uliginosus* exposed to conditions of flooding. New Phytol. 142: 219-231.
- Justin, S.H.F.W., Armstrong, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant responses to soil flooding. New Phytol. 105: 465-495.
- Kawai, M., Samarajeewa, P.K., Barrero, R.A., Nishiguchi, M., Uchimiya, H. 1998. Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots. Planta 204: 277-287.
- Kuo, J. 1993. Morphological and anatomical responses to waterlogging and submergence in selected plants. In Kuo, C.G. ed., Adaptation of food crops to temperature and water stress: Proceedings of an international symposium, Taiwan, 13-18 August 1992. Asian vegetable research and development center, Taipei. pp205-219.
- Lempe, J., Stevens, K.J., Peterson, R.L. 2001. Shoot responses of six Lythraceae species to flooding. Plant Biol. 3: 186-193.
- Little, S.A. Stockey, R.A. 2003. Vegetative growth of *Decodon allenbyensis* (Lythraceae) from the Middle Eocene Princeton chert with anatomical comparisons to *Decodon verticillatus*. Int. J. Plant Sci. 164: 453-469.
- Loureiro, M.F., De Faria, S.M., James, E.K., Pott, A., Franco, A.A. 1994. Nitrogen-fixing stem nodules of the legume, *Discolobium pulchellum* Benth. New Phytol. 128: 283-295.
- Metcalf, C.R. 1931 The 'aerenchyma' of *Sesbania* and *Neptunia*. In Bulletin of Miscellaneous Information, His Majesty's Stationery Office, London. pp151-154.
- 望月俊宏, 高橋卯雪, 島村 聡, 福山正隆 2000. 数種夏作マメ科作物の胚軸における二次通気組織の形成. 日作紀 69: 69-73.
- 村井千里 2002. オジギソウ (含羞草). 農業技術大系・花卉編8. 農文協, 東京. pp 追録4-498の8-9.
- 小倉 謙 1920. 植物形態学. 養賢堂, 東京. pp345-346.
- 小倉 謙 1962. 改著植物解剖および形態学. 養賢堂, 東京. pp94-97.
- Pankhurst, C.E., Sprent, J.I. 1975. Surface features of soybean root nodules. Protoplasma 85: 85-98.
- Parsons, R., Day, D.A. 1990. Mechanisms of soybean nodule adaptation to different oxygen pressures. Plant Cell Environ. 13: 501-512.
- Pires, J.L.F., Soprano, E., Cassol, B. 2002. Morphophysiological changes of soybean in flooded soils. Pesq. Agropec. Bras. 37: 41-50.
- Ray, J.D. Kindiger, B. Sinclair, T.R. 1999. Introgressing

- root aerenchyma into maize. *Maydica* 44: 113-117.
- Rosanoff, S. 1871. Ueber den Bau der Schwimmorgane von *Desmanthus natans* Willd. *Botanische Zeitung* 29: 829-838.
- Saraswati, R., Matoh, T., Sekiya, J. 1992. Nitrogen fixation of *Sesbania rostrata*: contribution of stem nodules to nitrogen acquisition. *Soil Sci. Plant Nutr.* 38: 775-780.
- Schenck, H. 1889. Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 20: 526-574.
- Schrenk, J. 1889. On the floating-tissue of *Nesaea verticillata* (L.), H.B.K. *Bull. Torrey Bot. Club* 16: 315-323.
- Scott, D.H., Wager, H. 1888. On the floating-roots of *Sesbania aculeata*, Pers. *Ann. Bot.* 1: 307-314.
- Sculthorpe, C.D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London. pp61-71.
- Shiba, H., Daimon, H. 2003. Histological observation of secondary aerenchyma formed immediately after flooding in *Sesbania cannabina* and *S-rostrata*. *Plant Soil* 255: 209-215.
- 島村 聡, 望月俊宏, 福山正隆 2001. 湛水条件下においてダイズの胚軸に形成される二次通気組織量の品種間差異. *九大農場研究報告* 10: 13-18.
- Shimamura, S., Mochizuki, T., Nada, Y., Fukuyama, M. 2002. Secondary aerenchyma formation and its relation to nitrogen fixation in root nodules of soybean plants (*Glycine max*) grown under flooded conditions. *Plant Prod. Sci.* 5: 294-300.
- Shimamura, S., Mochizuki, T., Nada, Y., Fukuyama, M. 2003. Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. *Plant Soil.* 251: 351-359.
- 島村 聡, 望月俊宏, 名田陽一, 福山正隆 2003. 湛水条件下で栽培したダイズにおける二次通気組織の形成と生育・収量. *日作紀* 72: 25-31.
- Sifton, H.B. 1945. Air-space tissue in plants. *Bot. Rev.* 11: 108-143.
- Smirnoff, N., Crawford, R.M.M. 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Ann. Bot.* 51: 237-249.
- Stevens, K.J., Peterson, R.L., Reader, R.J. 2002. The aerenchymatous phellem of *Lythrum salicaria* (L.): a pathway for gas transport and its role in flood tolerance. *Ann. Bot.* 89: 621-625.
- Stevens, K.J., Peterson, R.L., Stephenson, G.R. 1997. Morphological and anatomical responses of *Lythrum salicaria* L (purple loosestrife) to an imposed water gradient. *Int. J. Plant Sci.* 158: 172-183.
- 杉本秀樹 1994. 水田転換畑におけるダイズの湿害に関する生理・生態学的研究. *愛媛大学農学部紀要* 39: 75-134.
- 巽 二郎 1998. 通気組織. 根の事典編集委員会編 根の辞典. 朝倉書店, 東京. pp14-16.
- Walker, B.A., Pate, J.S., Kuo, J. 1983. Nitrogen fixation by nodulated roots of *Viminaria juncea* (Schrad. & Wendl.) Hoffmans. (Fabaceae) when submerged in water. *Aust. J. Plant Physiol.* 10: 409-421.
- Williams, W.T., Barber, D.A. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 15: 132-144.
- Windler, D.R. 1966. A revision of the genus *Neptunia* (Leguminosae). *Aust. J. Bot.* 14: 379-420.
- 参考) Schenck (1889) 論文の英文抄録
1889. Reviews of foreign literature. *Bull. Torrey Bot. Club* 16: 332-333.
1889. Note and news. *Bot. Gaz.* 12: 317.