

大豆根瘤の組織学的研究(予報)*

池田 弘

Histological Studies on the Root Nodules of Soy Bean

Hiroshi IKEDA

(*Laboratory of Crop Science*)

I 緒 言

豆科植物の根瘤に関する細胞学的、組織学的研究は従来多く行われているのであるが、大豆については研究が少なく、唯 BIEBERDORF (1938) の研究が最も新しくまとまつたものとされている。しかし、近年井上等 (1951) によりその内容が再検討されてきた。本研究は大豆の根瘤について (1) 根瘤菌の寄主(大豆)への侵入経路、(2) 根瘤構造及び (3) その分裂母体組織の決定、(4) 寄主維管束と根瘤附着位置との関係、(5) 根瘤維管束の分化の諸点について組織学的観察を行つたものである。この研究に際し懇切な御指導を賜つた東大野口彌吉教授及び本学部故松尾大五郎教授に深謝する次第である。

II 実験方法と材料

初年度は品種「農林一号」を植木鉢栽培した。土壤は東大田無農場で採取したものである。菌株番号 501 の 3 agar slants を 350 cc の水に懸濁し、その 1 cc づつを種子に直接接種した。次年度は品種「九州一号」と「操大豆」を用い、鹿大農場の土壤を使用した。菌株 506 の 1 agar slant を 100 cc の水に懸濁し、その 1 cc づつを種子に接種した。両実験共土壤殺菌せず、肥料は基肥のみで、1 個体当たり硫安 0.25 g、硫加 0.2 g、過石 0.66 g を施用した。

材料の採取はそれぞれ子葉が殆んど全部地上に現われようとする時期 (stage 1: 発芽後 5 日)、初生葉の展開期 (stage 2: 8 日目)、第 1 複葉展開期 (stage 3: 16 日目) 等と各葉の展開期に採取し、最後は開花直後に行つた。

ズアン液及びフォルマリン-醋酸-アルコールで固定し、パラフィン法で 10 μ 内外の切片とし、ヘイデンハイムの鉄明礬ヘマトキシリン、サフラン、ライトグリーン等で染色した。なお、stage 4 以後は沸化水素により材料を軟化してからパラフィン法にて切片とした。

III 観察結果と考察

(1) 根瘤菌の寄主への侵入経路

根瘤菌は普通若い根毛から侵入し (Fig. 1-1, 1-3), 表皮 (Fig. 1-2) 及び根の傷面例えは側根が突出する時破壊された主根の皮層等から侵入する。これらのこととは BIEBERDORF 初め多くの研究によつて認められていい。

根毛から侵入する場合普通は屈曲現象 (deformation, curvature, curling) が起るのであるが (Fig. 1-1), BIEBERDORF によれば根毛の両側面から同時に侵入した場合には屈曲しない。本実験では根毛の先端から侵入した場合は屈曲現象を起さないことを認めた (Fig. 1-3).

* 本研究は鹿児島大学農学部作物学研究室の研究員として在職中の業績である。

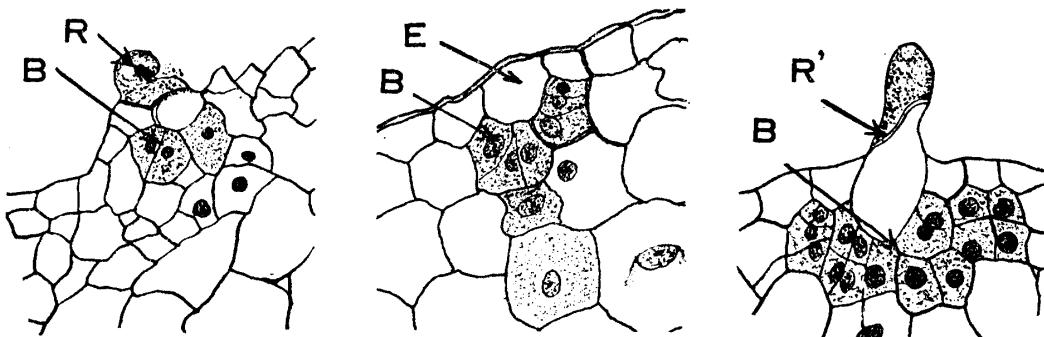


Fig. 1-1.

Fig. 1-2.

Fig. 1-3.

Fig. 1. Transverse section of the infected area

R : The infected root hair, causing a characteristic curvature. E : The infected epidermal cell. R' : The root hair in which infection occurs at the tip of the root hair. B : Sub-epidermal cells containing bacteria. $\times 140$

この様な屈曲現象によつて根毛からの侵入を直ちに知ることが出来るが、菌の侵入位置を知るもう一つの特徴は菌の侵入を受けた表皮細胞及び根毛細胞の基部が異常肥大 (Hypertrophy) を行いやがて核が崩壊し空腔で満されてしまうことである。この後者の特徴は根瘤が肥大生長し成熟した後迄痕跡として残る。

根瘤菌の侵入の時期について THORNTON (1929) は第1複葉展開期に侵入し始めると言つているが、本実験の結果は BIEBERDORF の結果と一致する。すなわち、最初に菌が侵入するのは発芽直後である。

侵入した菌は侵入を受けた表皮細胞（または根毛）から直接それに接している第1層の皮層細胞に移動する。BIEBERDORF によれば感染糸が形成され菌はこれを通じて第3～4層の皮層細胞迄運ばれる。従つてこの皮層の第3～4層が bacteroid 組織になるとしている。併し本実験では感染糸は発見出来ず、菌は皮層の最外層に止り、それ以内の皮層細胞に移動することはない。従つて、bacteroid 組織の母体細胞は侵入を受けた表皮細胞（又は根毛）に接する第1層の皮層細胞である。

大豆はこれ迄 MILOVIDOV の分類によると第1型（正常型）つまり細胞内感染糸 (intracellular infection strand) によつて菌が寄主内に侵入移動するとされていた。そして BIEBERDORF によれば感染糸によつて bacteroid 組織を形成するという。

併し井上 (1951) は大豆根瘤の bacteroid 組織内の細胞は根瘤菌の侵入する迄は間接分裂によつて増殖するが、根瘤菌の侵入を受けると間もなく間接分裂を止めて、その代り直接分裂を行うと述べて、正常型から大豆を分離し第4型を新しく設けた。併し井上の言う菌の侵入移動とは根瘤形成分化の相当後期のことを言つていると考えられ、菌が初めて寄主の根に侵入移動する場合については明らかでない。若し井上の観察が根瘤分化の比較的後期のものであれば、井上と BIEBERDORF との相異は直接分裂と間接分裂との違いのみであり、直ちに第4型を設けるのは尙早である。

本実験においては、上述の如く極く初期においても感染糸は認め得なかつた。さらに侵入を受けた第1層の皮層細胞においては間接分裂像を認めることは出来なかつた。BIEBERDORF は快晴の日の午後1時と4時半に採取した材料に最も多くの間接分裂像を認めると述べている。

そのため、本実験では材料の固定を種々の時間に行つたが、いずれの場合にも間接分裂像を認め得ず、逆に直接分裂像を認めた。すなわち、井上によつて報告された方法によつてまず仁が2分しやがて核が2分する。

また、本実験では bacteroid 組織の母細胞のみならず他の分裂母細胞においてもアミーバ状の核を多く認め間接分裂像を認め得なかつた。つまり核は2分されるばかりではなく時には3分以上にもされ、従つて分裂初期においては多核の場合が多い(Fig. 2)。これらのアミーバ状核については古くから議論されているが、これを単に直接分裂と見るか、核退化現象の一端階として見るかについては断定出来なかつた。

(2) 根瘤の構造

根瘤の構造が一応整うのは、菌の侵入後18日内外(stage 3)においてである。すなわち第1複葉展開期になると3mm位の直径を持つ数個の根瘤を認めることが出来る。

この時期の内部構造はFig. 3に示す通りで、まず球形の根瘤の中心には根瘤菌を多数含む所謂 bacteroid 組織がある。これは単なる球状ではなく多くの凹凸があり、また根瘤の皮層に連続していて菌を含まない細胞が組織内深く入り込んでいる。

bacteroid 組織の外表面を形成層に似た2~3層の細胞が包んでいる。この分裂組織は bacteroid 組織の肥大を容易にしている。その外側は約10層からなる皮層部でその中を根瘤維管束(又はその procambium)が多く分岐をして走っている。分岐の状態は Fig. 4 に示す通りで分岐した維管束は必ず他の分岐と接続し網の目のように bacteroid 組織を包んでいるが、それと接することはなく数層の皮層細胞に隔てられている。分岐数は根瘤によつて厳密には一定しないが、大体 Fig. 4 に類似する。これらの前形成層(procambium)は根瘤の基部において2本となり、さらに1本に合流して寄主の皮層を走り原生木部域(protoxylem point)において寄主の維管束と連結している。

寄主の皮層を走り分岐維管束と protoxylem point の間に介在する維管束を連結維管束と命名しておく。stage 3においては連結維管束は数本、分岐維管束は基部において数本の成熟した導管を有しているが、根瘤の頂部においては未だ前形成層のままである。

根瘤皮層の外側には整然と1層に分化し始めている厚膜組織がある。この厚膜組織は根瘤を包み、根瘤の基部においては連結維管束をその中に藏め、寄主中心柱の纖維細胞と連続する。厚膜組織の分化は頂部、基部において同時に起り、分化の方向性を認め得ない。

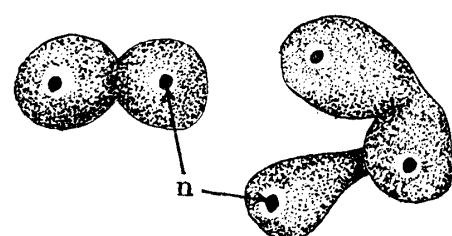


Fig. 2
Showing the amoeboid appearance of the nuclei in the nodule cells
n : nucleolus. $\times 900$

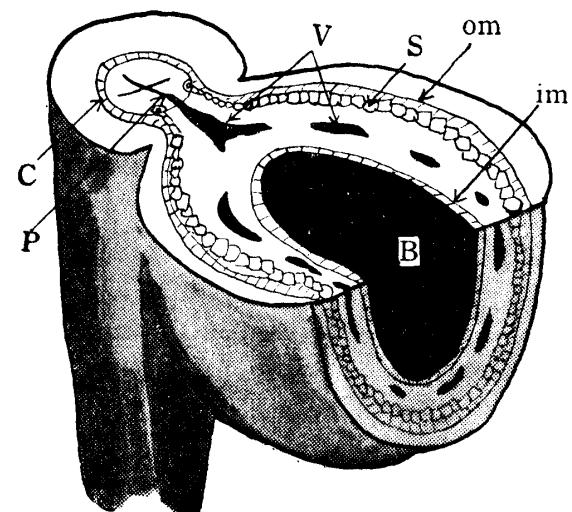


Fig. 3
Diagrammatic representation of the structure of the nodule at stage 3

B : bacteroidal tissue, im : inner meristem, V : vascular bundles of the nodule, S : sclerenchyma, om : outer meristem (cork-cambium of the nodule), P : a protoxylem point in tetrach xylem tissue, C : cork-cambium of the root.

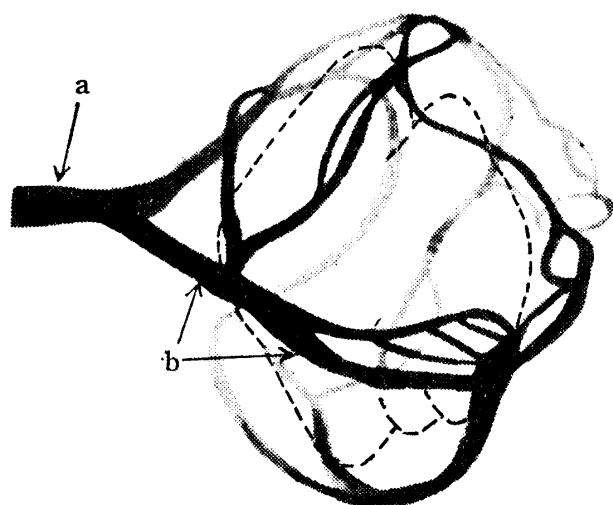


Fig. 4. Showing the branches of the procambium strands in cortex of the nodule
A dotted line shows the bacteroidal tissue.

- a : vascular bundle, connecting the nodule with the protoxylem point (conecting vascular bundle).
- b : vascular bundle, branching and surrounding the bacteroidal tissue (branching vascular bundle).

厚膜組織の外側を2~3層の木栓形成層が包む。この組織は後述するように極く初期に分化するもので寄主の木栓形成層と連続している。木栓形成層の外側は5~6層の柔細胞及び寄主の皮層細胞の残骸から成りこれらは寄主の皮層と連続している。

stage 4以後においてはその構造はbacteroid組織が著しく肥大して行き、一方、厚膜組織も発達し1~2層の強固な殻を形成する。ために根瘤の皮層は著しく圧迫され横に長い細胞層となる。形成層類似の分裂層もやがて消失する。厚膜組織が完成するとその外側の木栓形成層も消失する。根瘤皮層を走る維管束はさらに成熟していく。

(3) 分裂母体組織について

次に前述の根瘤の構造が形成される時にたどる生長分化の経過について論述したい。

BIEBERDORFによると寄主の表皮は脱落し、皮層の第1層は根瘤の表皮となり、感染糸によ

つて運ばれた菌は皮層の第3~4層に放出され、この部分がdacteroid組織に分化する。本実験で確め得たところでは菌はまず根毛細胞または表皮細胞に侵入し、やがて皮層の第1層に移動する。そして表皮細胞または根毛細胞の基

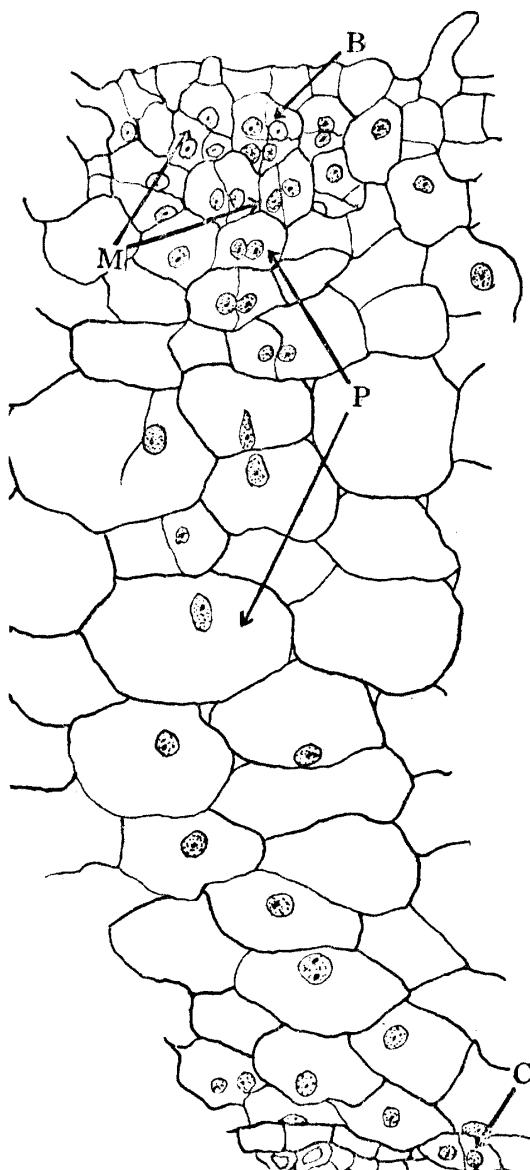


Fig. 5. Transverse section of the soybean root directly after infection

B : sub-epidermal cell containing bacteria, M : first and second layers of uninfected cortical cells which surround B, P : meristematic cells of cortical parenchyma between the infected area and the protoxylem point. $\times 140$

部は異常肥大を行い、菌が移動した皮層細胞の第1層は直ちに分裂を開始する。この細胞が**bacteroid**組織の母体細胞である。

次にその細胞を取巻く第1層と第2層の皮層細胞が次々に分裂を始める。これらの細胞が2~3分される頃になるとFig. 5に示すように侵入部位とprotoxylem pointとの間の皮層細胞は1列の帶状にmeristematicとなる。そして直ちに外側から分裂を始め、**bacteroid**組織

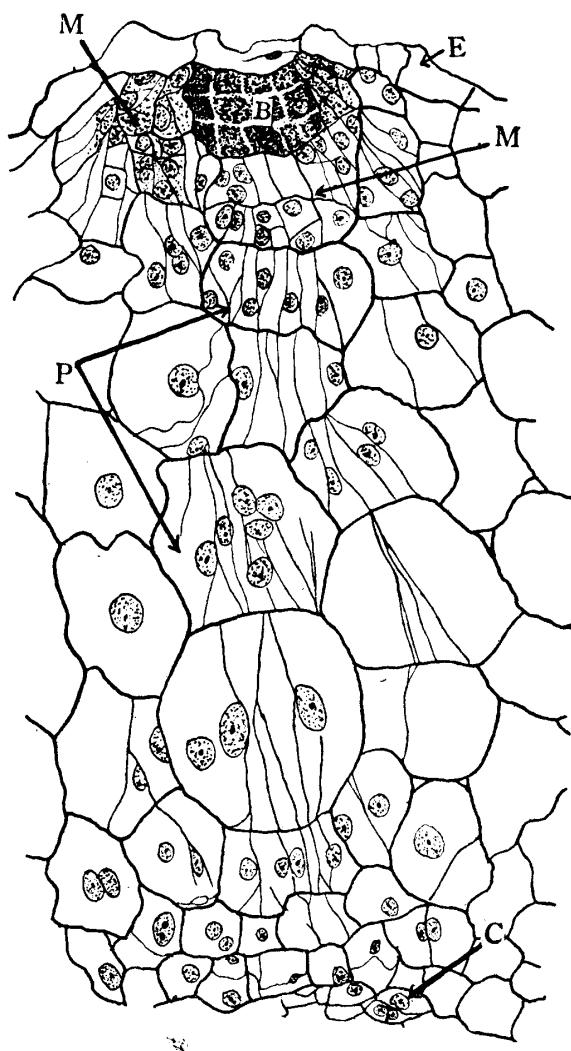


Fig. 6. Transverse section of the soybean root at stage 1

E : epidermis of the root, B : sub-epidermal cell containing bacteria, M : first and second layers of uninjected cortical cells which surround B, P : procambium strands, C : pericycle. $\times 140$

組織の母体細胞が5~6分される頃には1列に皮層の最内層迄分裂する。

Fig. 6はstage 1の中、最も分化の進んだものを示したのであるが**bacteroid**組織の母体細胞は10内外に細分されそれを囲む皮層細胞も分裂を繰返して1つの分裂組織を形成する。表皮細胞も稀に分裂している。また、侵入部位とprotoxylem pointの間に帶状に分裂していた皮層細胞は3帯に増え、中央の帯が放射方向に6~7分され、両側の帯は分裂を始めている。内鞘は未だ分裂が旺盛でなく他のprotoxylem pointに比してmeristematicではあるが、数個の細胞が放射方向に分裂しているに過ぎない。

上述の通りstage 1においては3つの分裂組織つまり(1)**bacteroid**組織の分裂母体組織、(2)それを包む皮層の第1と第2層から発生した分裂組織、(3)皮層の第3層以内に帶状に発生した前形成層(procambium)を分化する。

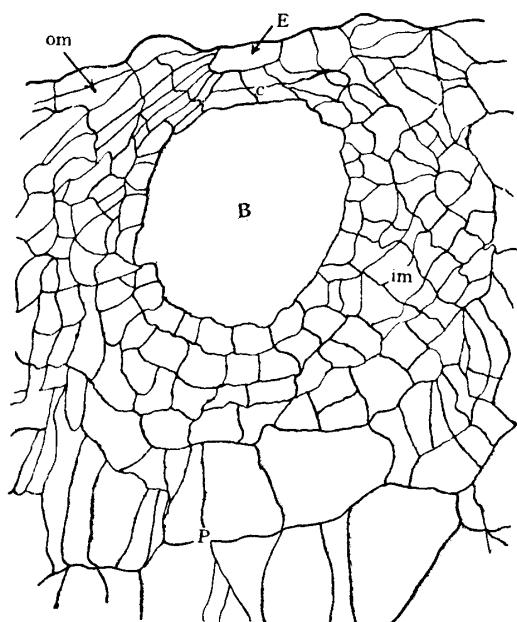


Fig. 7. Transverse section of the nodule primordia at stage 2

E : infected epidermal cell, B : bacteroidal tissue, im : inner meristem, om : outer meristem, P : procambium strands. $\times 280$

stage 2においては Fig. 7 に示す通りこれら 3 つの分裂組織がさらに分裂を繰返し、bacteroid 組織の母体細胞（図中、中心の空白の部分）は 16～20（ただしこの数は bacteroid 組織の大円に含まれる細胞数、前述の諸数字も同じ）である。この時前形成層は 4 帯の皮層細胞が各々 6～8 に放射方向の分裂を行い、protoxylem point 附近の内皮、内鞘共に分裂旺盛で前形成層は完全に侵入部位と寄主中心柱とを連結する（後述（5）項参照）。

bacteroid 組織の母体細胞を包む分裂組織は Fig. 7 のように母体細胞群を中心に分裂を繰返すが、特に stage 2 の初期においてはこれらの分裂組織をさらに包んでいる表皮細胞及び皮層細胞も分裂し、菌が侵入した表皮細胞を中心に半球状に 1 つの分裂組織を形成する。これら内部の分裂組織と外部の分裂組織は後に前者は根瘤皮層、分岐維管束及び厚膜組織に、後者は所謂木栓形成層及びそれより外側の表皮系に分化する。また、最初に侵入を受け肥大している表皮細胞の直下に bacteroid 組織から分離した細胞が tangential に分裂し（Fig. 7 の c），従つてここに内外両分裂組織は完全に bacteroid 組織を包囲するに至る。

上述の 4 分裂組織が完成した後 bacteroid 組織はさらに分裂を繰返す一方、内部分裂組織の寄主中心柱側は主として切線方向の分裂を、表皮側の内部及び外部分裂組織は主に放射方向の分裂を繰返すことによつて寄主皮層から外側に根瘤を押し出して行く。根瘤の諸組織の分化、成熟は共に向頂的（acropetal）であり、根瘤の頂部は最も分化が遅く、根瘤菌の侵入を受けた表皮細胞は痕跡として残つているが、この細胞と bacteroid 組織との間は stage 3 においても完全に分化を行つていはない。

以上 stage 1 から 3 迄根瘤の形成過程を追つて来たが、内長分枝法による側根の発生とは根本的に異なることは言う迄もない。

（4）根瘤附着位置と寄主維管束との関係

根瘤菌は好気性菌であるため地中深い根には附着しないが比較的地表面に近い所では胚軸及び主根、側根の何処にも侵入する。（1）において述べた通り菌は表皮、根毛等から普通侵入するが、根瘤の発生初期にそれら侵入部位と protoxylem point との間に連結維管束が形成されるため、寄主の中心柱、特に protoxylem point とそれに対する侵入部位との間に位置的関係があるのではないかと考えられ、この点について観察した。その結果侵入部位と中心柱との間には何らの位置的関係も存在しない。すなわち、菌は寄主中心柱に対してどの位置にも侵入し根瘤を形成するのであって、連結維管束は Fig. 8 の a, b, c のように侵入部位と寄主維管束とを連結しているのが認められた。

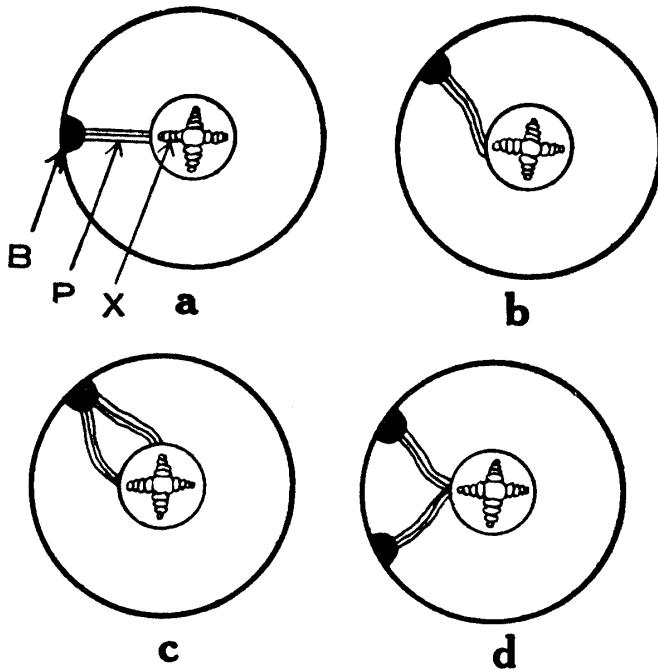


Fig. 8. The various procambium strands which connect the infected area with the protoxylem points.

B : infected area, P : procambium strand, X : tetrach xylem tissue of the soy bean root.

1箇所の侵入部位が1箇の根瘤を形成するという場合が多いが、必ずしも絶対的なものではない。数箇所に相接近して侵入した場合はその接近の程度によって(1) bacteroid組織も2分されることなく、1箇所の侵入部位から発達した根瘤と全く同一の構造となるもの、(2) bacteroid組織が2分あるいはそれ以上に分れるが、他の分裂組織及び連結維管束は共有するもので外観的には1箇の根瘤と見えるものあり、また凹凸をし中央がくびれて2瘤に見えるものもある。また(3)bacteroid組織が2分以上に分れ、他の分裂組織は共有しているが、連結維管束は別々に分化するもので同一の protoxylem point に連結する場合もあり(Fig. 8 の d), 別々の protoxylem point に連結する場合もある。外観は(2)の場合と同じである。

側根の発生分化と侵入部位との間にも別に位置的関係は見られないが、protoxylem point を側根に奪われるため、前形成層(または連結維管束)は直線的に protoxylem point に伸び得ず根瘤を下方に迂回して側根直下の protoxylem point と連結する。

(5) 根瘤維管束の分化について

前述の如く、根瘤の維管束には連結維管束と分岐維管束とあり、その発生の仕方も異なる。

連結維管束は菌が寄主に侵入した直後直ちに分化を始めるもので、まず侵入部位からそれに近い protoxylem point に1列に meristematic となり、求心的に放射方向の分裂を行つて前形成層を形成する。この求心的分裂は stage 1においてはまだ内鞘に迄至っていないが、stage 2では初め1帯であつた前形成層も数帯に増え、分裂は内鞘迄至る。stage 2における内鞘附近の状況は Fig. 9 に示す通りである。すなわち、胚軸部では寄主中心柱の形成層環は形成され第2期組織も形成されているが、その protoxylem point において内鞘細胞が各々原生木部、原生節部、形成層、第2期木部及び節部の方向に分裂し、前形成層は完全に寄主中心柱と連結する。また根部では未だ形成層は環を形成していないが、侵入部位に近い protoxylem point の形成層は他の位置の形成層より分裂が激しく、前形成層と連絡し内鞘細胞も各々原生木部及び節部の方向に分裂し前形成層と寄主中心柱とが完全に連結する。

上述の如く、連結維管束の分化は求心的であるが、成熟は遠心的である。すなわち、protoxylem point における成熟が最も早く、円錐形の階紋導管(あるいは仮導管)によつて寄主木部と相接している。また stage 3 では連結維管束の前形成層の中心に、数本の成熟した階紋導管を認めた。

連結維管束が stage 1 の極く初期に分化するのに対し、分岐維管束は stage 2 の後期に分化し始める。前述の通り、stage 2 の後期においては内部分裂組織の寄主中心柱側は主として切線方向に、表皮側は放射方向に分裂を繰返し、寄主皮層から根瘤を押出して行くが、内部分裂組織は根瘤の基部から漸次向頂的に根瘤皮層へ分化していく。根瘤基部の皮層には連結維管束の前形成層に接する部分において、2分した前形成層(分岐維管束)が分化し、これは順次根瘤皮層の形成と共に分岐しながら向頂的に伸びて行く。

分岐維管束の成熟も分化の方向と同様で、根瘤基部においては stage 2 の後期に階紋導管を認めだが、頂部においては stage 3 に至るも前形成層のままで全維管束が完全に成熟し終るのは stage 4 以後である。

これら分岐維管束の構造は外節包圍型で中心に数本の階紋導管を持ち、その外側に円型に整然と数層の meristematic な細胞がある。この細胞は非常に細長い細胞で 10 μ の切片で検鏡してもその性格を確認することは出来なかつた。これらの数層の細胞は外側を更に1層の内皮に似た細胞に包まれている。

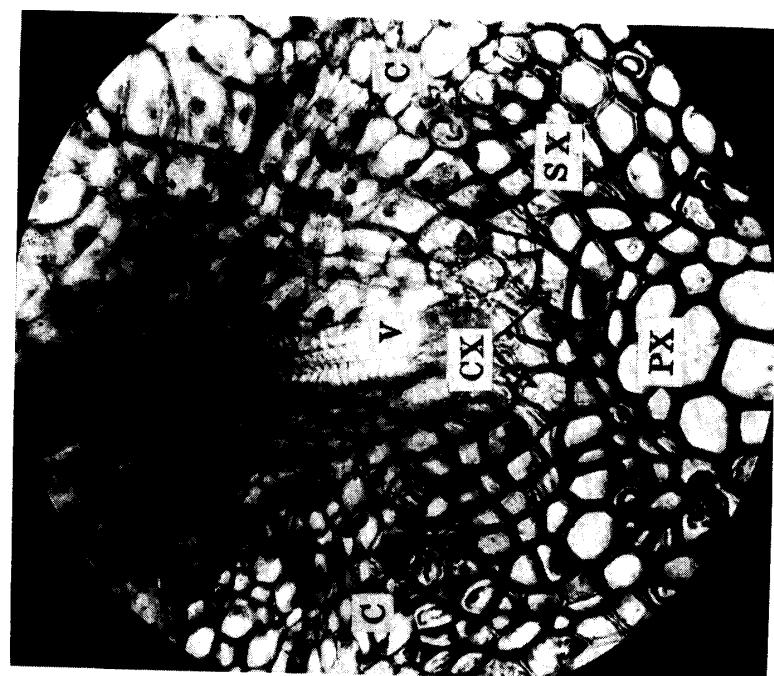


Fig. 10. Transverse section of the soybean root, showing the protoxylem point at stage 3
 V : connecting vascular bundle, SX : shaped vessels, CX : secondary xylem, PX : protoxylem, C : cambium. $\times 630$

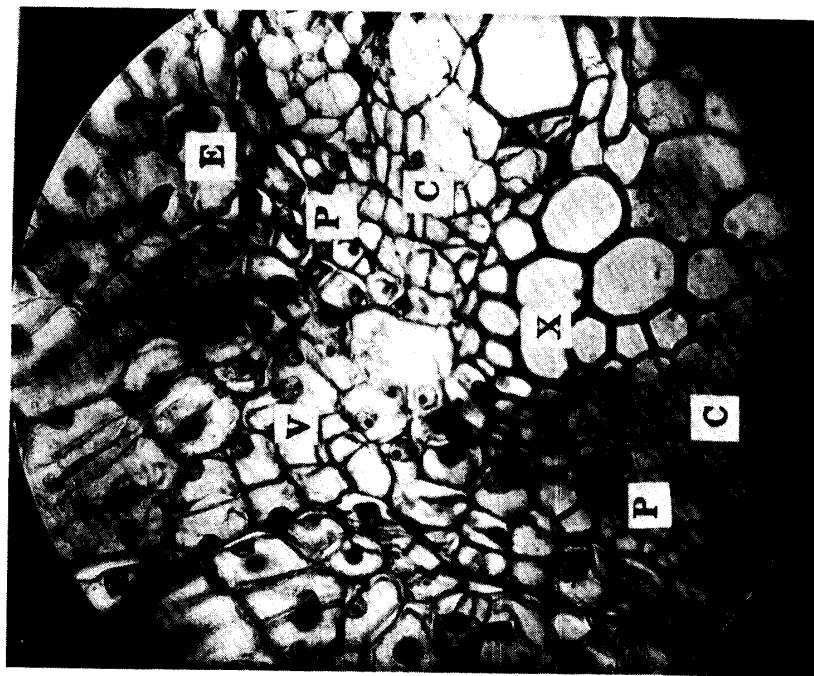


Fig. 9. Transverse section of the soybean root, showing the protoxylem point at stage 2
 V : procambium strand, E : endodermis, P : protophloem, C : cambium, X : secondary xylem. $\times 630$

IV 摘 要

1. 根瘤菌は根毛や表皮細胞から侵入するが、侵入を受けた根毛は普通屈曲する。しかし、根毛の先端から侵入した場合は屈曲しない。
2. 菌が侵入した根毛の基部や表皮細胞は異常肥大し空腔となり根瘤が形成された後迄痕跡として残る。
3. 根瘤菌は表皮細胞からそれに接する皮層の第1層に移動し、それ以内の皮層細胞に移動しない。BIEBERDORF の報じた感染糸は認められない。
4. 菌の侵入を受けた皮層細胞は直ちに直接分裂を行う。他の分裂組織でもアミーバ状の核となり、根瘤分化の初期には多核の場合が多い。
5. 菌の侵入を受けた寄主皮層の第1層が bacteroid 組織の母体細胞となる。stage 1 ではこの母体細胞を包む寄主皮層の第1と第2層が内部分裂組織を、第3層以内の皮層が protoxylem point に帶状に前形成層を形成する。stage 2 では内部分裂組織を包む表皮及び皮層が外部分裂組織を形成する。
6. 内部分裂組織は根瘤皮層に、外部分裂組織は根瘤の木栓形成層及び表皮系に分化する。根瘤の構造は一応 stage 3 に整う。
7. stage 3 において根瘤皮層から厚膜組織が分化するが、他組織の分化が向頂的であるのに反し分化の方向性を認めなかつた。
8. 菌の侵入部位と寄主中心柱との間には位置的関係はない。
9. 1個の根瘤が必ず1侵入部位から形成されるとは限らない。外観的には1個の根瘤でも侵入部位が2箇所以上の場合もあり、侵入部位の接近程度によつて外観がいろいろ凸凹している根瘤を形成する。
10. 根瘤の維管束には連結維管束と分岐維管束があり、前者は侵入直後寄主皮層に求心的に分化し、その前形成層は stage 2 において完全に寄主中心柱と連結する。分岐維管束は stage 2 の後期に根瘤の皮層から分化するもので根瘤の皮層の形成と共に分岐しながら向頂的に分化する。両維管束共、向頂的に成熟する。
11. 根瘤の維管束は外輪包围型で中央に階紋導管を持つ。

文 献

- 1) BIEBERDORF, F. W. : *Jour. Amer. Soc. Agron.*, **30**, 375—389 (1938).
- 2) FRED, E. B., BALDWIN, I. L., and Mc COY, E. : *Uni. of Wisconsin, Maidison*.
- 3) 井上重陽：日作紀. **20**, (1, 2).
- 4) 井上重陽、藤田時雄：日作紀. **19** (3, 4).
- 5) 小西龍太郎：綠肥と根瘤菌の研究 (1947).
- 6) MILOVIDOV, P. F. : *Centbl. Bakt. Abt.*, **2**, 68 (1926).
- 7) SPRATT, E. : *Ann. Bot. (London)*, **33**, (1919).
- 8) THORNTON, H. G. : *Roy. Soc. London. Proc., Ser. B.* **104**, (1929).
- 9) WILSON, W. P. : *The biochemistry of symbiotic fixation* (1940).

Résumé

1. The entry of the nodule-forming bacteria is usually effected through the root hairs or regular epidermal cells. The tip of the infected root hair usually bends over in a characteristic manner, but this is not always the case; when infected at the tip, for example, the curvature does not occur.

2. Immediately after the invasion of the bacteria, the base of the infected root hair or epidermal cell becomes greatly enlarged (i.e. hypertrophy), vacuolated and clear. This state may be recognized as a trace even at the full-grown stage of the nodules.

3. The bacteria migrate to the first layer of cortex adjoining the infected part, but fail to penetrate deeper. So far as the author's investigation was concerned, no infection strand (BIEBERDORF) was discovered at all throughout the developmental period.

4. The sub-epidermal cells, immediately after the invasion of the bacteria, commence a very active cell division, amitosis. In the uninfected meristematic tissue, the nuclei also exhibit an amoeboid appearance, consequently multinuclear cells are frequently observed during the early stage of development.

5. The infected sub-epidermal cells which continue to divide and enlarge are the original cells of the bacteroidal tissue. The first and second layers of uninfected cortical cells surrounding the original cells divide very actively also and become a meristem (the inner meristem). At the same time, cortical parenchymatous cells between the protoxylem point and the infected area divide and form the new walls parallel to the radius of the root, procambium strands. These processes occur at stage 1 (within 5 days after germination).

6. Outside the three meristems above-mentioned, another meristem (the outer meristem) is produced at stage 2 (within 8 days after germination), issuing from epidermal and cortical parenchymatous cells surrounding the inner meristem.

7. The first layer of infected cortical cells, the inner meristem, and the outer meristem give rise to the bacteroidal tissue, the cortex of the nodule, and the cork-cambium and epidermis of the nodule, respectively. The structure of nodule is almost accomplished at stage 3 (within 16 days after germination).

8. At stage 3, a layer of sclerenchyma develops in the cortex of the nodule, surrounding the vascular bundles and the bacteroidal tissue. The differentiation of the layer takes place simultaneously at the apex and at the base of the nodule, differing from an acropetal differentiation of other tissues.

9. No relation between the position of the origin of the nodules and of the protoxylem points of host plants was observed.

10. It is not always that an infected area gives rise to a nodule; a nodule in appearance may be formed of two or more infected areas; the nodule becomes irregular in shape, due to the approach of infected areas.

11. In the root nodules of soy beans, two kinds of the vascular bundle are distinguished; one connects the nodule to a protoxylem point, and the other is branched and completely surrounds the bacteroidal tissue. The connecting vascular bundles are formed of procambium strands, the first sign of which is a radial division of cortical parenchymatous cells at the situation already mentioned just at the stage 1 when the infected cells are sub-divided into five or six, and its connection to the protoxylem point is completed at stage 2. On the other hand, the branching vascular bundles are produced from procambium strands differentiated acropetally from the cortical parenchyma of the nodule in the latter term of stage 2. The maturation of vascular tissues proceeds acropetally after stage 3.

12. The vascular bundles of the nodules are of an ectophloric concentric bundle type, having several scalariform vessels in centre.