

雑穀類の栄養器官および通導組織間の量的相互関係

第1報 要素構造からみた雑穀類の形態

中 元 朋 実*・山 崎 耕 宇

(東京大学農学部)

昭和63年1月11日受理

要 旨 : 8種類の雑穀類を対象に、主茎上に形成される要素ごとに、葉、茎、根の大きさや数が、要素の順に向頂的にいかに変化するかを定量的に観察した(第1, 2図)。

各作物の出葉と出根は直線関係で示される規則性を保ちながら進行した(第1表)。

いずれの作物においても、葉身長、葉身幅、葉鞘長、節間長および茎直径は、低位の要素から向頂的に順次増加して極大あるいは最大値に達し、さらに高位の要素では減少傾向に転じた(第3図)。葉鞘長、節間長、葉身長、葉身幅は、この順に相対的に高位の要素において最大(極大)に達した。1次根の数と直径はともに、出根の認められた要素を通じて向頂的に増加した(第4図)。

各作物のすべての要素は、上記した要素諸形質の向頂的な推移の様相、とくに節間の伸長を基準にして、第1, 第2, 第3の3つ(シコクビエでは2つ)の要素群に分割することが可能であった。要素の諸形質の向頂的な変化は、いずれの作物においても基本的には同一であったが、諸形質の向頂的な変化の程度によって、8種の雑穀類を一つの系列に並べることができた。諸形質の向頂的な推移は、器官間にみられる生育秩序によって規定されている側面が強いのではないかと推察された。

キーワード : 1次根, 雑穀, 節間, ヘテロプラスティ, 葉鞘, 葉身, 要素。

Quantitative Relationships among Vegetative Organs and Their Conductive Tissues in Several Millets

I. Morphological characters of successive shoot-units: Tomomi NAKAMOTO* and Kooou YAMAZAKI (Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Tokyo 113, Japan)

Abstract : Morphological characters of successive shoot-units on a main shoot (Fig. 1,2) were observed in field grown millets, i.e. *Setaria italica*, *Sorghum bicolor*, *Pennisetum typhoideum*, *Panicum miliaceum*, *Echinochloa frumentacea*, *Eleusine coracana*, *Coix lacryma-jobi* and *Coix lacryma-jobi* var. *frumentacea*. All species showed a linear, but species-specific relationship between the number of shoot-units with emerging leaf and those with emerging primary roots (Table 1). At maturing, the length and width of the leaf blade, length of leaf sheath, length of internode and the diameter of the stem increased acropetally, reached the maximum, then decreased (Fig. 3). The length of leaf sheath, length of internode, length of leaf blade and width of leaf blade reached the maximum in the order as stated above. The number and diameter of the primary roots increased acropetally.

In all species examined, the shoot-units on the main stems can be divided into three shoot-unit groups (two groups in *Eleusine coracana*), i.e. 1st, 2nd and 3rd groups respectively, according to the acropetal trends in morphological characters, especially the length of internodes (Fig. 3). According to these trends, eight species can be ranked in a sequence.

The bearing of the results on the mechanisms causing such morphological trends were discussed with regard to the developmental processes of each organ.

Key words : Heteroblasty, Internode, Leaf blade, Leaf sheath, Millet, Phytomer, Primary root, Shoot-unit.

作物体を構成する各種栄養器官(葉、茎および根)は、器官相互の間に、また器官を構成する組織相互の間に、密接な量的関係を保ちながら生長する。これは、作物の諸器官の形成が物質的に相互に依存しながら進行することによるものと考えられる。またこのようにして確立された作物体の各種栄養器官の量的関係は、作物体内の生理的機能のバラ

ンスにも関与していると考えられる。以下、一連の研究は、雑穀類を対象に、栄養諸器官および器官を構成する諸組織(とくに通導組織)相互の量的関係を形態学的に明らかにすることを目的として行われたものである。

作物体を要素³⁾(下記「材料と方法」の項参照)の積み重ね構造と理解し、個体あるいは一茎上の全要素にわたって、それら諸器官の形態を相互に関連づけて明らかにした研究例は少ない。わずかに、水稻、コムギ¹⁾あるいはトウモロコシ²⁾の特定の品種を対象としてえられたいくつかの研究例を総合し

* 現在: 東京大学農学部附属農場。

Present address: Experimental Farm, Faculty of Agriculture, the University of Tokyo, Midori-cho 1-1-1, Tanashi-shi, Tokyo 188, Japan.

て、この間の状況を推定しうるにすぎない。

本研究においては、数種の夏作の雑穀類を対象に、主茎の各要素を構成する葉、茎部分、根などの形態的形質が、要素の順に向頂的にいかに推移するものであるかに関して、基礎的な知見を得ることを試みた。得られた結果を通じて、作物体の構造に関して、とくに雑穀類に共通してみとめられる一般性を明らかにすることに努めた。

材料と方法

観察には、アワ (*Setaria italica* Beauv. 品種：虎尾)、モロコシ (*Sorghum bicolor* Moench 品種：堀川在来)、トウジンビエ (*Pennisetum typhoideum* Rich. 品種不詳)、キビ (*Panicum miliaceum* L. 品種：信濃1号)、ヒエ (*Echinochloa frumentacea* Link. 品種：飛驒白ヒエ)、シコクビエ (*Eleusine coracana* Gaertn. 品種不詳)、ジュズダマ (*Coix lacryma-jobi* L. 自生種) およびハトムギ (*Coix lacryma-jobi* L. var. *frumentacea* Makino 品種不詳) の8作物を用いた。いずれも東京大学農学部附属多摩農場で採種されたものである。これらを1984年に東京大学農学部圃場の畑地に栽培した。耕起とともに基肥として、N,P,Kを10a当り成分量として各5kgを施用し、追肥は行わなかった。種子は5月30日および6月9日（アワ、キビのみ）に条播（畦間60cm）した。いずれの作物についても、播種後約1ヵ月の間に、畦に沿って10cm当り2,3個体を残すように間引いた。登熟期に至るまで経時的に材料の採取を行ったが、その際には個体全体に損傷のないものを選び、主茎のみを観察の対象とした。

水稻³⁾あるいはトウモロコシ⁷⁾の例にならい、主茎の葉は基部から先端に向かって、鞘葉、第1葉、第2葉、・・・とし、それぞれの葉、その着生部位から向基的に1枚下の葉の着生部位までの茎部分、およびその各茎部分基部付近から発生する1次根（冠根）、の3種の器官を一括したものを要素と規定し、各葉位の番号を付して第1要素、第2要素、・・・と呼ぶことにする（第1図）。

作物の種によって主茎上の要素の数は著しく異なっていたため（第1表）、要素を構成する器官の諸形質を異なる作物間で比較するにあたっては「相対要素」なる尺度を用いた。すなわち、各要素の要素番号を総要素数（主茎の総葉数、あるいは止葉要素番号に等しい）で除した値を相対要素とし、それぞ

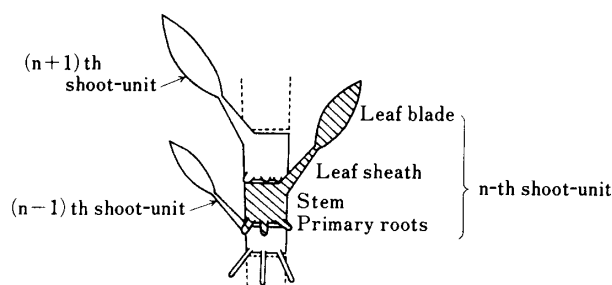


Fig. 1. Diagram of a shoot portion composed of successive shoot-units. The hatched part represents the n -th shoot-unit counted from base of the shoot.

れの要素の主茎上における位置の高低を相対的に表わす指標にした。なお便宜上、鞘葉とその下に位置する中茎および種子根は第0要素に属するものとして取り扱った。第0要素は要素の数には算入せず、その相対要素は0とした。

経時的に採取した材料（各作物別に計10～40個体を対象にした）を用いて、出葉と出根の関係等、生育の様相を調査した。また登熟期に達した各作物について、それぞれ約20個体の中から平均的な大きさの6個体を選び、成熟器官を対象として下記の観察を行った。すなわち、全要素について、葉身長、葉身幅（葉身全長の中央の位置における幅）、葉鞘長、節間長（主茎基部の短縮した茎部分も含む）、茎直径（節間中央部における直径）、1次根数（要素の茎部分基部から発生する1次根の数）および1次根直径（個々の1次根の基部直径）を測定した（第2図）。なお枯死あるいは脱落などによりこれらの測定ができない下位のいくつかの要素の諸器官については、より若い段階に採取した植物体の成熟部分を測定の対象とした。

結 果

1. 各作物の生育の様相

各作物の主茎の総要素数（主茎の総葉数に等しい）、および出根要素数（1次根の出現のみられた要素数）は第1表に示した通りであった。節間が伸長しなかった基部の要素では、例外なく出根が認められた。出根要素数を総要素数で除した値は0.36～0.56の範囲にあった。

出葉要素（葉身が出葉中の要素）と出根要素（観察時点で1次根の出根が認められる最高位の要素）との位置関係の間には、生育期間を通じて直線関係が認められた。直線回帰することによって求めた出

Table 1. Number of shoot-units of each crop examined and the relationship between leaf and primary root emergence on successive shoot-units of the main stem.

	Total number of shoot-units (A)	Number of shoot-units with primary roots at maturity (B)	B/A	Regression formulae between the number of shoot-unit with emerging leaf (x) and that with emerging primary roots (y)
<i>Setaria italica</i>	15.2	8.0	0.53	$y = 0.54x - 1.0$
<i>Sorghum bicolor</i>	14.9	8.0	0.54	$y = 0.64x - 0.9$
<i>Panicum typhoideum</i>	17.0	9.5	0.56	$y = 0.59x - 0.8$
<i>Panicum miliaceum</i>	16.0	9.0	0.56	$y = 0.60x - 0.3$
<i>Echinochloa frumentacea</i>	18.5	10.3	0.56	$y = 0.67x - 0.6$
<i>Eleusine coracana</i>	28.8	13.0	0.45	$y = 0.52x + 0.4$
<i>Coix lacryma-jobi</i>	17.0	7.5	0.44	$y = 0.39x + 0.4$
<i>Coix lacryma-jobi</i> var. <i>frumentacea</i>	17.0	6.5	0.38	$y = 0.39x + 0.8$

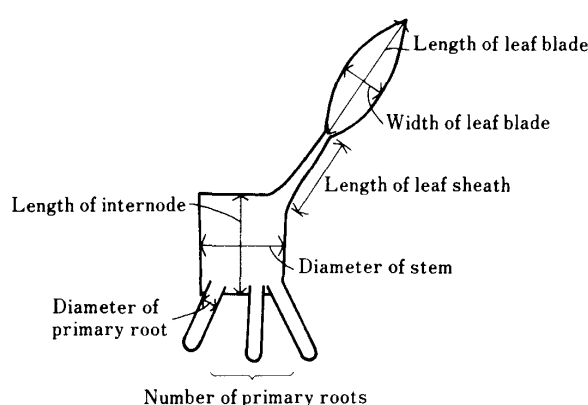


Fig. 2. Diagram of a shoot-unit indicating its morphological characters measured.

葉一出根直線の傾きは、作物によって若干異なっていたが、ほぼ0.4~0.6であった(第1表)。

2. 要素の諸形質

葉身長、葉身幅、葉鞘長、節間長、1次根数および1次根直径の要素別の推移は第3図に示す通りであった。

葉身長は、アワを除く各作物では、低位から高位の要素にかけて次第に増加し、やがて最大値に達し、より高位の要素で減少に転じた。アワの葉身長は最高位の要素に至るまで増加し続けた。葉身幅は、いずれの作物においても、葉身長と似た傾向をもって推移したが、葉身長と同じ要素あるいはやや高位の要素で最大値に達した。葉鞘長は葉身長に比べると不規則に推移し、いずれの作物においても、相対要素が0.5から0.6にあたる位置でいったん極大に達する傾向を示した。ただし、それより高位の要素にかけては、増加傾向が続くもの(アワ)や止葉要素の葉鞘のみが著しく長くなるもの(モロコシ、トウジンビエ)があり、極大値が必ずしも最大

値にはならないものがあった。

節間長については、節間が著しく伸長する中位の要素での増加が顕著であった。それより高位の要素においては、節間長はほぼ一定(アワ、モロコシ)あるいは減少傾向にあった。シコクビエは、高位要素において、節間が1つまたは2つおきに長くなる特異な様相を呈していた。茎直径は、著しい節間伸長の始まる要素付近で最大になり、それより高位の要素では一定(アワ)あるいは減少傾向にあった。

1次根の発生は、節間長の短い低位の要素に限られていた。1次根数は向頂的に増加し、その増加の程度は高位の要素ほど著しかった。作物によっては1次根数が向頂的に著しい変化を示さないものもあった(シコクビエ、ジュズダマ、ハトムギ)。1次根直径はいずれの作物においても、向頂的に直線的に増加した。

以上、要素諸形質の向頂的な推移の様相に関しては、いずれの作物も基本的には類似したパターンを示したが、詳細にみると、一方ではアワとモロコシ、他方ではシコクビエ、ジュズダマ、ハトムギがそれぞれに他の作物とは異なった傾向を示す場合がみられた。

3. 要素群の区分

前項の観察結果から、節間伸長が開始する要素とこれに続く数要素における著しい節間長の増加は、測定した他の要素別の推移と密接に関連しているとみられた。そこで、各作物の主茎要素の全体を、とくに節間長の推移に着目して3群に分けて検討することを試みた(第3図、図中の縦線に注意されたい)。すなわち、全要素を、向頂的に節間長の増加がわずかししか認められない下位の要素群(以下第1要素群と呼ぶ)、節間長が急激に増加する中位の要

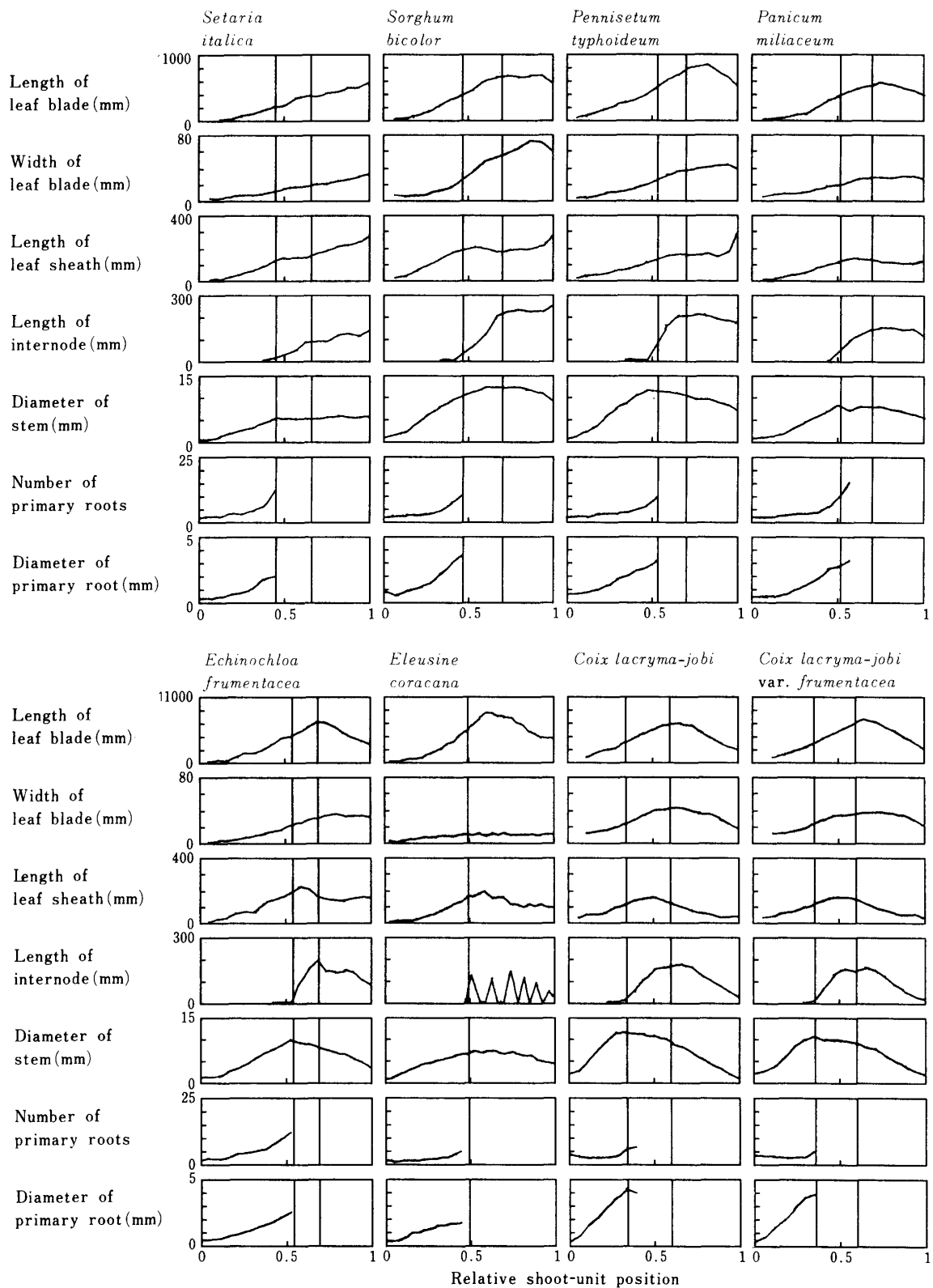


Fig. 3. Trends in morphological characters of successive shoot-units (shown by relative position of each shoot-unit on a stem). Vertical lines indicate the boundaries of the three (two in *Eleusine coracana*) shoot-unit groups.

素群 (第2要素群) および節間長が一旦ほぼ一定になった要素より上位の要素群 (第3要素群) とに分けた。ただし、シコクビエについては、向頂的にみた節間長の推移が、さきに述べたように特殊な様相を示したため、著しい節間の伸長がみられる要素を境界に、2つの要素群に分けるにとどめた。

1次根の出現が、ほぼ第1要素群に限られることはいうまでもないが、一見不規則な推移を示すアワやモロコシの葉鞘長の推移もまた、3つの要素群に対応する3つの部分から構成されていることが明瞭になった。葉身長、葉身幅、茎直径などについても、しばしば各要素群の境界において増加あるいは減少の程度が顕著に変化しているのが認められた。このように、要素群ごとにこれら諸形質の推移の様相は異なっていたが、1つの要素群内での変化は比較的一定していた。

また、要素群に分けてみると、アワ、モロコシ、トウジンビエ、キビ、ヒエに加えて、シコクビエ、ジュズダマ・ハトムギを、この順に続けて一つの系列として把握することが可能であった。すなわち、この順にしたがって、要素別の諸形質の値が向頂的に増加から減少に転じる際、減少の程度が緩やかなものから急激なものへと、順次配列しているものとみることができた。たとえば葉鞘長についてみると、アワでは第2要素群から第3要素群にかけて一貫して増加 (非減少) 傾向にあり、モロコシおよびトウジンビエでは第2要素群において極大値を示したのち、より高位の要素ではほぼ一定の値を維持する傾向にあった。一方、キビ、ヒエ、シコクビエ、ジュズダマおよびハトムギでは、葉鞘長は第2要素群において極大値を示した後は向頂的に減少傾向にあり、とくにジュズダマおよびハトムギでは減少の程度が大きかった。葉身長、節間長、茎直径についても同様の傾向を認めることができ、アワからジュズダマ・ハトムギにかけて図示した順に、第3要素群での向頂的な減少傾向が顕著であった。

考 察

1. 供試したいずれの作物についてみても、要素を構成する諸器官の大きさは、要素の高低すなわち要素が作物体上に占める位置によって、大きく変化していた (第3図)。異種の作物間で比較すると、この差異はさらに大きくなる場合が少なくなかった。このように、多様に変動する諸器官の大きさや数を主茎を構成する要素数の異なる作物間で比較す

るにあたっては、茎軸上の各要素の位置をどのように対応づけるかが大きな問題となる。たとえば、同じ要素番号の要素であっても、個々の作物の総要素数の違いによって作物体上に占める位置が著しく異なっている場合がありうる。本報告で提唱した「相対要素」の考え方は、個々の要素の主茎上に占める相対的な位置を規定するものである。このような相対的な尺度を設定することによっては一挙に、一つの試みではあるが、総要素数の異なる異種の作物を相互に比較することが可能になるものと考えられる。

2. 相対要素を基準にして比較を行ってみると、要素を構成する各器官の形態的諸形質が、要素の順にしたがって向頂的に推移する様相には、観察した雑穀類に共通して、ほぼ類似した傾向が認められた。すなわち、1) 測定した要素の各形質ごとに、向頂的な推移の様相にほぼ一定の傾向が認められ、2) この傾向をもとに、全要素を3つの要素群に分割しうる、ことが明らかになった。

葉身長・幅、葉鞘長、節間長、茎直径は、高位の要素に向かって順次増加して最大値に達し、それより高位の要素では減少傾向に転じ、図示すれば山型をなして推移する (第4図)。出現が第1要素群に限られる1次根は、数、直径がともに向頂的に増加する。第1要素群においては、1次根のみならず上記したすべての形質は向頂的に増加傾向を示すが、とくに1次根数、1次根直径および茎直径は第1要素群と第2要素群の境界で最大値に達する。それより高位の要素では、葉鞘長 (第2要素群内)、節間長 (第2要素群と第3要素群の境界)、葉身長 (第3要素群内)、葉身幅 (第3要素群内) の順に、それぞれほぼ所定の相対要素で極大あるいは最大に達する。

以上述べた諸形質の推移を、1つの要素に着目し

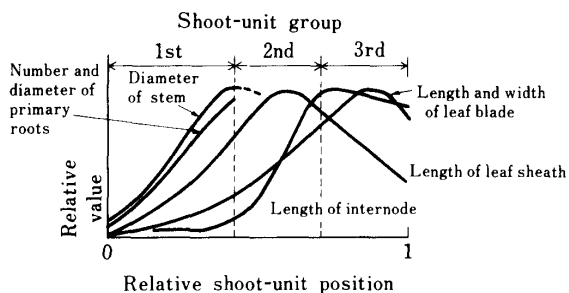


Fig. 4. A common acropetal trends in morphological characters on shoot-units of several millets examined.

てみると、個々の要素の先端側に位置する器官（葉身など）の形質ほど、より基部側に位置する器官（茎、根など）の形質に比較して、高位要素に至るまで増加する傾向が強いといえる（ただし後述するように、葉鞘長と節間長に関しては順序が逆転している）。このことは要素の形態が向頂的に非相似的に変化することを意味し、個々の器官についてみれば、器官の形態が作物体上の位置によって非相似的に変化する現象、すなわちヘテロブラスティ (heteroblasty)²⁾ の現れとみることができる。

イネ科の作物においては、要素を構成する諸器官の生長は、1要素内では向基的に（葉身、葉鞘、節間、1次根の順に）進行し、それぞれの形成・伸長の時期が異なっていることが知られている^{4,5,6)}。連続する要素を順に向頂的にみた場合に、器官ごとに形質値の推移に差異がみとめられたという本研究の観察結果（第3, 4図）は、器官ごとに形成・伸長の時期が異なるという上記したような生育秩序を考慮に入れることによって、理解しうる面が多いと考えられる。すなわち、各要素諸器官の形質値の大小は、それぞれの形質が決定される各時期の個体全体（栄養器官全体）の生育の趨勢に規定されているのではないか、ということがいえよう。この点に関連して、出葉と出根の関係（第1表）にみられるように、各作物ごとに生育の規則性が異なっていたことに注目しておきたい。要素ごとの諸形質の推移に、各作物の固有の傾向が認められたこと（第3図）は、それぞれの作物によって、生育の規則性が異なることにもとづくところが大いではないかと考えられる。なおここでえられた出葉と出根の関係式（第1表）は、すでに著者らが報告したところ⁸⁾と類似したものであり、出葉と出根の関係は、種あるいは品種によってかなり固定的なものではないかと考えられる。

以上述べた一般的な傾向とは異なり、節間長と、葉鞘長とを比較した場合には、要素のより先端側に位置する葉鞘の長さが、基部側の節間長に比べて必ずしも高位の要素に至るまで増加傾向を維持しているとはいえなかった（第3図）。むしろ、葉鞘長の増加は節間長の急伸長にともなって制限される傾向を示し、個体全体の生育の趨勢とは別の要因によって規定されているもののように思われた。このような過程を通じて、結果的には受光体制等にかかわる葉身の空間的配置が適当に保たれると考えられるが、これを規定している機構についてはまったく不

明といわざるをえない。

3. 本研究は各作物の主茎だけを対象としており、分けつは問題としなかった。ここで扱った作物には、本研究で設定した生育条件下では分けつをまったく発生しないもの（アワ、モロコシ）と、多数の分けつを発生するもの（その他の作物）とが含まれていた。また、とくにジュズダマとハトムギは、伸長した茎部に複数の穂を側生する点で、他の作物と顕著に異なっていた。これら側生器官の発育は、主茎諸器官の形態に少なからぬ影響を及ぼすものと考えられるが、この点については今後の研究課題としたい。

また本研究においては、各作物は単一の条件下で栽培したにすぎない。作物体を取りまく環境条件の相違によって、要素の数をはじめ個々の器官の数や大きさが変化することはしばしば認められるところであり、諸器官の形態の量的な相互関係もまた多様に変化しうられると思われる。本観察によってえられた諸器官相互の量的関係が、環境要因によっていかに変動するのかもまた、今後解明すべき問題である。

謝辞：本研究で用いた材料の種子を供与された東京大学農学部附属農場の角田公正教授（現名誉教授）ならびに研究の遂行にあたり有益な助言を頂いた東京大学農学部栽培研究室の原田二郎助教授、森田茂紀助手に心からお礼申し上げます。

引用文献

1. 藤井義典 1969. 稲麦における根の生育の規則性に関する研究. 佐賀大学農学部彙報 12: 1—117.
2. Greyson, R.I., D.B. Walden and W.J. Smith 1982. Leaf and stem heteroblasty in *Zea*. Bot. Gaz. 143: 73—78.
3. 川田信一郎・山崎耕宇・石原邦・芝山秀次郎・頼光隆 1963. 水稻における根群の形態形成について、とくにその生育段階に着目した場合の一例. 日作紀 32: 163—180.
4. 佐藤 庚 1952. 水稻主稈に於ける葉及び節間の伸長生長について（予報）. 日作紀 21: 75—76.
5. 瀬古秀生 1962. 水稻の倒伏に関する研究. 九州農試報 7: 419—499.
6. Sharman, B.C. 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Ann. Bot. 22: 245—282.
7. 山崎耕宇・帰山長憲 1982. トウモロコシ根系を構成する1次根の外部形態およびその伸長方向. 日作紀 51: 584—590.
8. ———・中元朋実 1983. 数種のイネ科畑作物における地上部の生育と1次根の形成. 日作紀 52: 342—348.