

培養液濃度の違いによるイネ幼苗の葉身形態変化の品種間差異*

江 原 宏**・土 屋 幹 夫・平 井 儀 彦・小 合 龍 夫***

(岡山大学農学部)

1990 年 12 月 28 日受理

要 旨 : 幼苗期における比葉面積 (SLA) の培養液濃度に対する変化の品種間差異に係わる葉身内部形態上の差異を明確にするために、葉位の進行に伴う葉身形態の変化の品種間差異、および培養液濃度の上昇に対する葉身形態変化の品種間差異を調査した。その結果、葉身形態形成の品種間差異は少なくとも第 5 葉以上の葉位で顕著であることが明確になった。そして、培養液濃度の上昇に対して葉面積当たり窒素含有量 (NCLA) のみが顕著に増大し、SLA が増大し難い NNN 型品種群では、NSN、NSn および SSN 型の品種群に比較して葉位の進行にともなう葉身長が増大程度が大であり、維管束数および葉幅の増大は顕著に小であった。また、培養液濃度の上昇につれて SLA が増大する品種群にあっても、その中の SSN 型品種群に属する Dular では、この品種群の他の品種とは異なり、培養液濃度の上昇に対する維管束数の増加は認められなかったが、維管束数がどの濃度においても著しく多く、葉幅の増大に係わっているものと考えられた。そして、培養液濃度に対する各品種群の葉幅と葉身長の変化から、NNN 型品種群は葉面積の拡大を葉身長の増大に、他の品種群は葉幅の増大に、各々より強く依存していることが明らかになった。これらの結果から、増肥にともなう SLA の増大は、本来維管束数が多い品種群、および増肥による維管束数の増加が著しい品種群において顕著なことが明確になった。そして、施肥の効果が生産機能の向上として効率よく発揮されるためには、増肥によって維管束数が増加せず、葉幅が拡大し難く、葉面積の拡大を葉身長に依存し、かつ葉身が直立している特性を有することが重要であろうと推察された。

キーワード : イネ, 形態形成, 培養液濃度, 品種間差, 葉位, 葉身, 幼苗期。

Varietal Difference on Morphological Change of Leaf Blade by Different Nutrient Concentration of Culture Solution in Rice Seedlings : Hiroshi EHARA, Mikio TSUCHIYA, Yoshihiko HIRAI and Tatsuo OGO (*Faculty of Agriculture, Okayama University, Okayama 700, Japan*)

Abstract : To make clear the internal leaf morphology concerned with varietal difference in specific leaf area (SLA) response to concentration of culture solution at the seedling stage, varietal differences in leaf morphological change with the advance of leaf position and in the response of leaf morphogenesis to nutrient concentration were investigated. Vascular bundle number (VBN) in transverse section of leaf blade and leaf width increased with the advance of position, but VBN did not increase with leaf width. Increase of leaf length with the advance of position was the greatest in NNN-type wherein nitrogen content per leaf area (NCLA) increased but SLA did not increase with nutrient concentration increase. The increase of VBN and leaf width in NNN-type were less than others. However, exceptionally in Dular, which was a variety in SSN-type wherein SLA increased with nutrient concentration, the VBN did not increase with nutrient concentration and was much more than others at every concentration. In the relationship between leaf width and length, leaf area expansion of NNN-type depended on leaf length, but others depended on leaf width increase. From these results, it was clear that SLA increase with heavy fertilization was extremely large in the varieties having many VBN by nature, and getting remarkable increase of VBN in response to fertilizer increase. Then, presumably, to improve rice productive ability efficiently in connection with fertilization, it is important that varieties have the characters, i. e. VBN and leaf width do not increase, leaf area expansion depends on the increase of leaf length, and moreover leaves are erect even under heavier fertilizer conditions.

Key words : Concentration of culture solution, Leaf blade, Leaf position, Morphogenesis, Rice, Seedling stage, Varietal difference.

著者らはこれまでに、比葉面積 (SLA) が増大し難く、葉面積当たり窒素含有量 (Nitrogen content per leaf area : NCLA) が高まり易い葉身の形態形成特性を有する品種の育成、あるいは葉構造の変化

を引き起こさないで光合成機能を高め得る施肥法の開発が、施肥生産効率の改善に極めて有意義であることを論じ、また、品種の形態形成上の比較が育種目標を検討する上で有意義な知見を与えるであろうことを指摘した^{1,5)}。

イネの葉身形態に関する研究は、これまでも数多くあるが、ごく限られた品種を対象として実施されたもの^{2,3,6,7,8,9)}が多く、多数の品種を用いて培養液

* 大要は、第 190 回講演会 (1990 年 10 月) において発表。

** 現在、三重大学生物資源学部。

*** 現在、岡山理科大学。

濃度に対する葉身形態形成反応を調査した報告は見あたらない。本研究では、多肥条件下における SLA の増大が著しい品種の有する葉身形態形成上の特性を明らかにするため、前報⁵⁾ で用いた生育日数、草型、分けつ性、耐肥性、耐乾性および耐塩性程度が異なるインド型、日本型品種を供試し、葉位の進行にともなう葉身形態変化の品種間差異、および培養液濃度の上昇に対する葉身形態形成の品種間差異を調査した。

材料と方法

1. 葉位の進行にともなう葉身形態変化の品種間差異

実験には、前報⁵⁾ と同じイネ 35 品種（日本型 13 品種、インド型改良 16 品種、インド型在来 6 品種）を供試した（第 1 表）。各品種の種子は消毒を行った後、発芽を揃えるために 18°C で 20 時間、20°C で 30 時間、30°C で 12 時間吸水させ、いわゆるハトムネ状態にまで発芽したものをを用いた。インド型在来品種については種子消毒に先立ち 50°C で 4 日間処理を行い、休眠打破を行った。200 ml 容プラスチックカップに入れたロックウールに播種し、木村氏 B 液基準濃度液（pH 5.5）を用いて、光強度約 60 klx、昼夜各々 12 時間、昼夜温度 27°C、相対湿度 75% としたグロースキャビネット内において、6 葉期まで培養した。調査対象部位を第 3、4、5 葉の葉身としてサンプリングを行い、葉身長、葉幅および葉面積を測定するとともに、光学顕微鏡を用いて葉身中央部断面の維管束数および維管束間距離を調査した。

2. 培養液濃度に対する葉身形態形成の品種間差異

前報⁵⁾ において培養液濃度に対する葉面積当り窒素含有量（NCLA）と比葉面積（SLA）の反応が典

型的に異なった、NNN 型の H4、農林 22 号、NSN 型の BPI-76、SSN 型の IR 58、Dular および NSnN 型の IR 32 の合計 6 品種を供試し、培養液濃度に対する葉身形態形成の品種間差を調査した。材料の育成は、光強度約 60 klx、昼夜各々 12 時間、昼温 25°C、夜温 23°C、相対湿度 75% としたグロースキャビネット内で行った。前述の方法と同様にして催芽させた種子を、5 l 入りプラスチックバットに張ったサランネット上に置床し、水道水を用いて第 2 葉展開期まで育成した。その後 1/5000 a ワグナーポットに取り付けたスチロール板を支持体として、1 ポット 10 個体を移植し、木村氏 B 液の基準濃度液を 100% とした濃度の異なる 3 区（40、100、160%）を設けて 8 葉期まで、各品種 1 区 1 ポットとして水耕栽培した。培養液の交換は 4 日毎に行い、培養液の pH は 2 日毎に pH 5.3~5.5 に調整した。調査対象部位を第 6 葉葉身として 1 区 5 個体をサンプリングし、葉身長、葉幅および葉面積を測定するとともに、光学顕微鏡を用いて葉身中央部断面の維管束数および維管束間距離を調査した。

結果と考察

1. 葉位の進行にともなう葉身形態変化の品種間差異

培養液濃度の上昇に対して、SLA の増大が著しい品種群と比較的小さい品種群があり、幼苗の生長に大きく関わっていること⁵⁾、また、個葉の面積は葉身長と葉幅の積により推測できること⁴⁾から、個葉面積の拡大を葉身長および葉幅の増大という 2 つの要因に分け、まず、基準培養液濃度条件下における葉位の進行にともなう葉身長および葉幅と個葉面積の変化について検討した。

その結果、葉身長の伸長に対する個葉面積拡大の傾きは葉位が進んでもほとんど変化が認められな

Table 1. List of rice varieties used.

Response type*	Japonica	Indica
NNN	Horei, Yamabiko, Norin 22, Asahi, Omachi	H4, Azucena
NSN	Koganemasari, Toyonishiki, Toyohatamochi, Esoshimamochi, Tsukubahatamochi	IR38, BPI-76, C22, Kala-Rata 1-24, Pokkali, IR46
SSN	Rikuto Norin 12, Rikuto Norin 21, Akebono	CP231, BR4-10, IR58, Binato, Peta, Dular, Nona Bokra
NSnN		IR32, IR42, IR60, IR4595-4-1-13, IR50, IR52, IR28

*: Response type in nitrogen content per leaf area and specific leaf area to nutrient concentration of culture solution⁵⁾.

った (第1図)。しかし、葉幅と個葉面積の関係においては、第3葉と第4葉では葉幅増大に対する個葉面積拡大の傾きが同程度で、また、品種間変異も小さかったが、第5葉では葉幅に対する個葉面積の傾きが大きく、品種間変異も大きく (第2図)、その変動係数は約19%と葉身長の変動係数と同程度であった。前報⁵⁾において、培養液濃度に対する品種の対肥料反応の差異が6葉期以降に認められたことを考え合わせると、この結果は葉身形態形成の品種間差異が、少なくとも第5葉以上の葉位において現れることを示すものと考えられた。

次に、前報⁵⁾で培養液濃度に対する SLA-NCLA 反応型で分類した4つの品種群について、各品種群間で葉位の進行にともなう葉身長および葉幅の変化を比較した結果を第3図に示した。葉身長が品種、葉位によって異なる要因については明らかでないが、葉位の進行にともなう葉身長の増大は、培養液濃度の上昇に対して SLA が増大し難く NCLA のみが顕著に上昇する NNN 型品種群で最大であり、培養液濃度の上昇に対する SLA の増大が著しい NSnN 型品種群で最小であった。また、葉位の進行にともなう葉幅の変化については NNN 型品種群では、SLA が増大し易い NSN 型、SSN 型および NSnN 型品種群に比較して、葉幅の増大程度が小であることが認められた。これらのことから、NNN 型品種群では個葉面積の拡大を葉身長の増大に依存する割合が大きく、他方 NSN 型、SSN 型

および NSnN 型品種群では、葉身長と葉幅の両形質の増大によるものといえる。

このように、葉位の進行にともなう葉身長および葉幅の増大の仕方が品種によって異なることが明確になったが、葉身長の増大に品種間差がみられる要因については検討し難いことから、葉幅の増大に係わる要因について検討した。そのため、葉幅の大小関係を規定する要因の一つであると考えられる維管束数に着目し、葉幅との関係について検討したところ、葉位別でも、各葉位を含めた場合にも高い正の相関関係が認められた (第4図)。そして、両者の

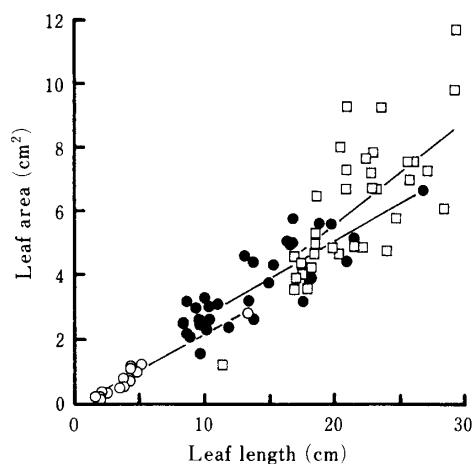


Fig. 1. Relationship between length and area of leaf blade in rice seedlings of 35 cultivars. Slope of the regression equations are 0.224 in 3rd leaf (○), 0.237 in 4th leaf (●), 0.331 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.973** in 3rd leaf, 0.839** in 4th leaf, 0.766** in 5th leaf, 0.923** in all leaves.

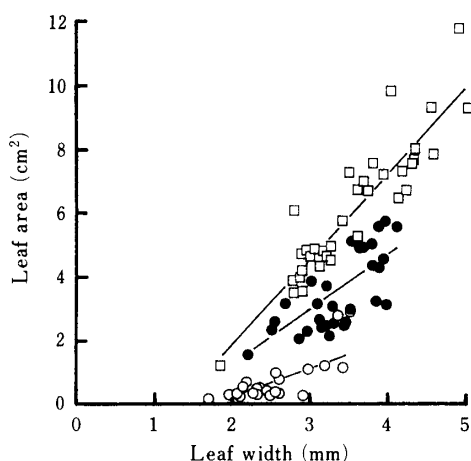


Fig. 2. Relationship between width and area of leaf blade in rice seedlings of 35 cultivars. Slope of the regression equations are 0.937 in 3rd leaf (○), 1.763 in 4th leaf (●), 2.680 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.725** in 3rd leaf, 0.659** in 4th leaf, 0.911** in 5th leaf, 0.843** in all leaves.

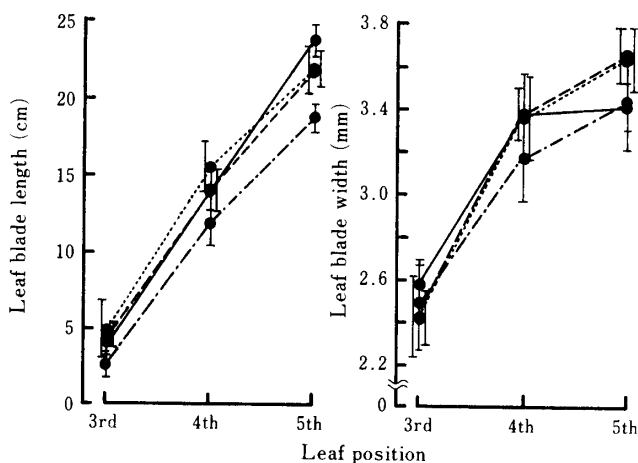


Fig. 3. Leaf blade length and width of 3rd, 4th and 5th leaf on the main stem in four varietal groups. —: NNN, ---: NSN,: SSN, - · - : NSnN. Bars indicate confidence interval.

関係の回帰直線の傾きは、葉位が異なっても第3葉で0.146, 第4葉で0.164, 第5葉で0.222とほぼ同様であったが、維管束数には明らかに葉位の進行につれて増大が認められた。他方、葉幅を規定するもう一つの要因であると考えられる維管束間距離との関係については(第5図), 葉位別には両者の間に正の相関関係は認められたものの、各葉位における回帰直線の傾きが、第3葉で9.859, 第4葉で17.036, 第5葉で34.117と増大するのみで、葉位が進んで葉幅が増大しても、維管束間距離には増大が認められないことが明確になった。これらの結果は、葉位の進行にともなう葉幅の増大には維管束数の増大が大きく関与していることを示すものである。そこで、葉位の進行にともなう維管束数の変化を指標として、SLA-NCLA 反応型⁵⁾で分けた各品種群の特徴を調査した結果、葉位の進行にともなう葉幅の増大が最小であった NNN 型品種群では維管束数の増加は小さく、他の品種群では大きいことが明らかになった(第6図)。

したがって、葉位の進行にともなう葉身形態変化の特徴からは、培養液濃度に対して NCLA のみが顕著に増大し SLA が増大し難い NNN 型では、葉身長が増大は大きい葉幅の増大が小さく、一方、SLA の変化が大きい他の品種群では、葉身長が増大は小さい葉幅の増大が大きいといえる。そして、葉幅の増大に葉身の維管束数の増加が強く係わっていたことを考え合わせると、イネ幼苗期の生育

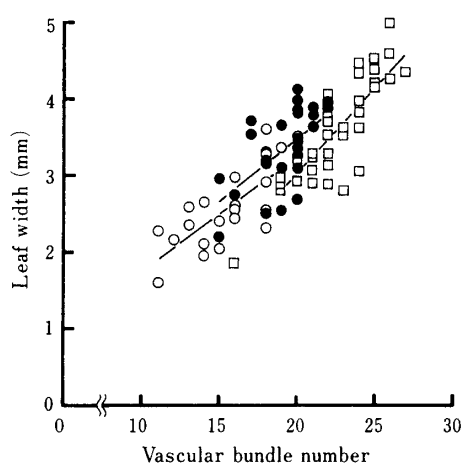


Fig. 4. Relationship between vascular bundle number and width of leaf blade.

Slope of the regression equations are 0.146 in 3rd leaf (○), 0.164 in 4th leaf (●), 0.222 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.722** in 3rd leaf, 0.609** in 4th leaf, 0.866** in 5th leaf, 0.822** in all leaves.

においては、本来的に葉位の進行にともなう維管束数の増加が著しい品種群と比較的小さい品種群があり、培養液濃度に対する SLA の変化が小さい品種群で維管束数の増加が小さいことが推察された。

2. 培養液濃度に対する葉身形態形成の品種間差異

培養液濃度に対する維管束数の変化についてみると、NNN 型に属する H 4 および農林 22 号では変化が認められなかったのに対して、SSN 型の Dular では培養液濃度に対する変化は小さいが、どの濃度

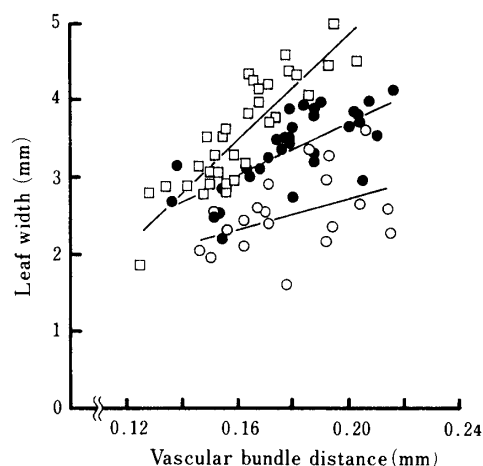


Fig. 5. Relationship between vascular bundle distance and width of leaf blade.

Slope of the regression equations are 9.859 in 3rd leaf (○), 17.036 in 4th leaf (●), 34.117 in 5th leaf (□). Correlation coefficients are 0.429* in 3rd leaf, 0.724** in 4th leaf, 0.872** in 5th leaf, 0.383** in all leaves.

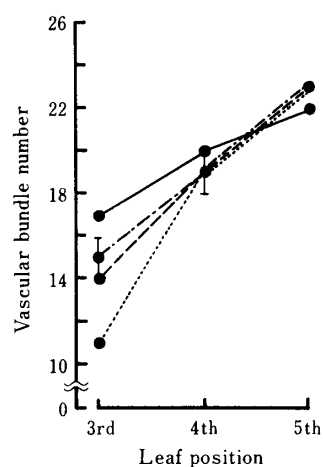


Fig. 6. Vascular bundle number of 3rd, 4th and 5th leaf on the main stem in four varietal groups.

—: NNN, ---: NSN,: SSN, - · - ·: NSnN.

Bars indicate confidence interval.

においても供試品種の中では維管束数が著しく多いこと、他の品種群では培養液濃度の上昇につれて維管束数が増加することが明らかになった (第7図). NNN 型品種群においては葉位の進行に対する維管束数の変化が小であることを考え合わせると、この品種群は葉面積拡大の際に葉幅が変動し難い性質を有するものと考えられた。次に、葉幅と葉身長の関係を示した第8図に示したが、葉幅の増大に対する葉身伸長の傾きは、H4で8.287、農林22号で6.958、BPI-76で2.900、IR58で5.431、Dularで-0.786、IR32で5.237であり、培養液濃度の上昇に対する反応においても、NNN 型品種群では葉幅の増大に対する葉身伸長の傾きが他の品種に比較して大きく、葉面積の拡大を葉身の伸長に比較的強く依存していることが、一方、他の品種群では葉幅の増大に依存する傾向が強いことが、それぞれ明確になった。したがって、培養液濃度に対する維管束数、葉幅および葉身長の変化からは、イネ品種の葉身形態形成は、本実験で H4 および農林 22 号にみられたように維管束数が高培養液濃度条件下でも増加せず、葉面積の拡大を葉身長の伸長に強く依存するタイプ (LL 型と称する)、Dular にみられたように本来維管束数が多く、培養液濃度の上昇によっても維管束数は増加しないが、葉幅が主に増大して葉面積が増すタイプ (LW 型)、そして BPI-76、IR58 および IR32 にみられたように葉身長も増大するが、と

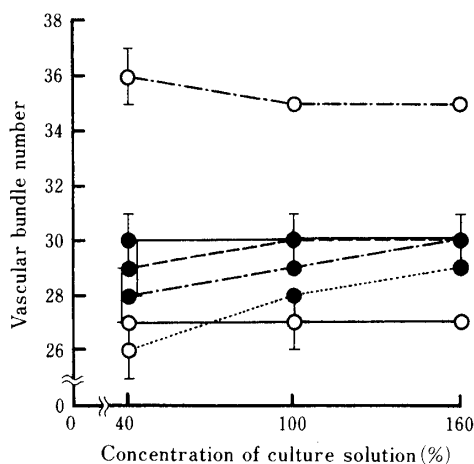


Fig. 7. Change of vascular bundle number to concentration of culture solution.

● — : H4, ○ — : Norin 22,
● - - - : BPI-76,
● - · - : IR58, ○ - · - : Dular, ● ··· : IR32.
Concentration of culture solution denotes percentage to standard concentration of Kimura B solution.
Bars indicate confidence interval.

くに維管束数が増えて葉面積の拡大を葉幅の増大に強く依存するタイプ (VNLW 型) の3つに大別できるものと考えられた。そして、この葉身形態形成上の型と SLA-NCLA 反応型⁵⁾との対応関係についてみると NNN 型は LL 型に、その他の品種群は概ね VNLW 型に属すること、また、LW 型には SSN 型の中の Dular が属することが明らかになった。

ところで、山崎⁸⁻¹¹⁾は、葉の形成過程において、生長点基部にわずかな隆起として分化する時期を P1、出葉開始期を P5 とすると、大維管束数は P1~P2 段階に決定され、小維管束数は P2~P3 段階に、葉幅は P3~P4 段階に、そして葉身長は最後の P4~P5 段階に、それぞれ決定されることを明らかにしている。一方、松島^{2,3)}によれば、窒素施肥あるいは窒素吸収制限が葉の形態形成に及ぼす影響は、急速伸長期にある葉原基に最も強く現れ、葉原基の生育段階からみると、葉幅は最も早期の段階で影響を受け、ついで葉身長の順に影響を受けると言う。これらのことを考え合わせると、葉身形態形成の過程において、VNLW のタイプに属する品種群は、葉の形態形成のより早い段階から培養液濃度の影響を受け、維管束数が増加して葉幅が拡大し易く、また、LW タイプは本来維管束数が著し

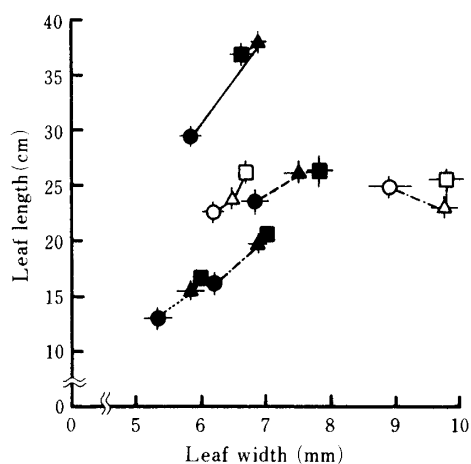


Fig. 8. Relationship between response of leaf width and leaf length to concentration of culture solution.

Circle symbols indicate 40%, triangle symbols indicate 100%, square symbols indicate 160%.

● — : H4, ○ — : Norin 22, ● - - - : BPI-76,
● - · - : IR58, ○ - · - : Dular, ● ··· : IR32.

Bars indicate confidence interval.

く多くて増加はしないが、形態形成過程の中期以降に影響を受けて葉幅が拡大し易く、そのため、各々 SLA が増大し易く、NCLA が高まり難い性質を持つものと推察される。他方、LL タイプの品種群では葉身の内部構造が決定した後の形態形成の遅い段階のみが高い培養液濃度に対して感受性をもち、構造としては同質のものが伸長することによって葉面積の拡大が生じ、NCLA を高く維持できる性質を有するものと理解される。

培養液濃度の上昇に対して反応を示す葉の形態形成過程の段階が、品種群によって異なる理由は全く不明であるが、これらのことから、葉身の光合成機能の対肥料反応性が葉の形態形成上の品種特性の違いに基づいていることが強く示唆され、施肥に対する生産効率の高い品種を育成する上での興味深い知見として注目されよう。そして、施肥に対する生産効率の高い品種を育成する上では、増肥に対しても維管束数が増加せず、葉幅が拡大し難く、葉面積の拡大を葉身長に依存しつつも、受光態勢上葉身が直立している特性に注目することが重要であろうと推察された。

引用文献

1. 江原 宏・土屋幹夫・小合龍夫 1990. イネの対肥料反応性に関する研究. 第1報 幼苗期における生長速度の品種間差. 日作紀 59: 426—434.
2. 松島省三・真中多喜夫 1961. 水稻収量成立原理とその応用に関する作物学的研究. LVIII. 生育各期の異常多施が水稻の収量・収量構成要素・生育外部形態および体内成分に及ぼす影響. 日作紀 29: 202—206.
3. ———・田中孝幸 1963. ————. 第66報. 稲の姿勢を任意に調節する方法の研究. 日作紀 32: 44—47.
4. Ross, V. 1967. 光合成と群落構造. 内嶋善兵衛訳, 技術会議調査資料 No.60: 108—116.
5. 土屋幹夫・江原 宏・小合龍夫 1990. イネの対肥料反応性に関する研究. 第2報 幼苗の対肥料反応型について. 日作紀 59: 435—442.
6. Tsunoda S. 1959. A developmental analysis of field crops. I. Leaf area per plant and leaf area ratio. Jap. J. Breeding 9: 161—168.
7. ——— 1959. ————. II. The assimilation-system of plants as affected by the form, direction and arrangement of single leaves. Jap. J. Breeding 9: 237—245.
8. 山崎耕宇 1963. 水稻の葉の形態形成に関する研究. I. 葉の發育経過に関する一般的觀察. 日作紀 31: 371—378.
9. ——— 1963. ————. II. 葉位を異にした場合の葉の發育の相異について. 日作紀 32: 81—88.
10. ——— 1963. ————. III. 一, 二の環境条件が葉の形態形成に及ぼす影響. 日作紀 32: 145—151.
11. ——— 1963. ————. IV. 葉の形態形成を解明する二, 三の実験. 日作紀 32: 237—242.