

イネの茎葉生育の規則性に関する發育形態学的研究

第6報 主稈と各1次分げつ芽の間における葉原基の分化・發育の規則的關係*

松 葉 捷 也**

(中国農業試験場)

1996年2月13日受理

要 旨: 主稈と各1次分げつ芽での葉原基の分化・發育の経過を栄養生長の全期間にわたって解剖観察した。材料は、直播で個体間競合が生じないように育て、主稈各葉の抽出開始期 (n.1 葉期) とそれぞれの間期に採取した。葉原基分化の指標は、茎頂の側面にできる「膨らみ」とした。コシヒカリの6.1 葉期以降の各 n.1 葉期には、抽出開始葉の内側に、幼葉と葉原基一合わせて「内包葉」と呼ぶ一が4枚形成されていた。内包葉は、5.1 葉期以前の各 n.1 葉期には3枚であった。これに比べ、極早生品種で内包葉数が1枚増加する時期は、1, 2 葉期早かった。コシヒカリの主稈の1.1 葉期から10.1 葉期の間に、2~9 分げつ芽での葉原基の分化は、基本的に以下のように規則的に推移した。①半球状の分げつ原基が、主稈の抽出開始葉の葉腋にできている。②この抽出開始葉が展開し終わるまでの1 出葉期間に、分げつ原基の茎頂では前出葉と第1 葉の各原基が分化する。③この後の3回の各出葉期間に、葉原基は順次それぞれ2個、1個、そして2個分化する。ちなみに、この後者の2のうちの最新の葉原基は、主稈が n.1 葉基に達した時点の (n-3) 葉節の分げつの茎頂に認められ、膨らみ状の第6葉原基であった。この時その第2葉は抽出を開始していた。ただし、2, 9 分げつ芽では、それぞれの第6葉原基の分化が上記より少し遅れていた。これらの2~9 分げつ芽は、分げつに生長するが、上記の規則性からはずれた高位1次分げつ芽は途中で生長を停止した。

キーワード: イネ、形態形成、發育解剖、發育形態、分化、分げつ、分げつ芽、葉原基。

Morphological Studies on the Regularity of Shoot Development in Rice Plants VI. The regular relationship between leaf primordia developments in the main shoot and primary tiller buds : Katsuya MATSUBA (*Chugoku National Agricultural Experiment Station, Fukuyama, Hiroshima 721, Japan*)

Abstract: Rice cv. Koshihikari was seeded and grown for three years. Seedlings were dissected under a stereoscopic microscope for anatomical studies at the following stages ; in n.1 age when the (n+1)-th lamina of the main shoot emerges from the n-th leaf sheath of the same main shoot, and in the middle of n.1 age and (n+1). 1 age through the vegetative phase. Appearance of a protuberance at the peripheral zone of the shoot apex was used as the sign of differentiation of a leaf primordium. Through 1.1 age to 10.1 age, the main shoot of the plant at n.1 age developed at the axil of its (n+1) leaf a hemisphere primordium which evolves into a primary tiller bud. This relationship was true for the development of the 2nd to 9th primary tiller buds. During the phyllochron (leaf emergence interval) of the (n+1) leaf, two leaf primordia for the prophyll and the 1st leaf were formed on the above tiller apex. During the three successive phyllochrons, the number of leaf primordia formed on the tiller apex was two, one and two, respectively. When the above last leaf primordium corresponding to the 6th leaf of the tiller differentiates in the third phyllochrons, the 2nd lamina of the tiller starts to emerge from its 1st leaf sheath. Generally, the 2nd to 9th tiller buds evolved into tillers.

Key words: Anatomy, Differentiation, Leaf primordium, *Oryza sativa* L., Plastochron, Rice plant, Shoot apex, Tiller.

これまで、イネの分げつ体系や穂、葉群の構造上の規則性^{16,17,18,19)}について報告してきた。残された課題は、分げつ体系や穂の分枝構造および葉群構造について、その形態形成の経過と機構とを実証的に解明していくことである。

本報では、個体の葉群とその骨格をなす分げつ体系が形成されてくる経過を明らかにしようとした。このため、直播個体の主稈や1次分げつ芽の各茎頂

で進行する葉原基の分化・發育の経過を、分げつ原基の初期発生をも含めて解剖観察した。この種の観察は、すでに多数試みられているが、これまでの諸報告^{1~10,12,13,20,22~30)}に対する本報の特徴は、以下の2点にある。主稈と1次分げつ芽の各茎頂における葉原基の分化・發育の経過を、①栄養生長の全期間について主稈葉齢の0.5 齢間隔で解剖し、②その際、各茎頂の側面に膨らみ²⁾として認められる最新葉原基までを観察した、である。

この観察結果は、今後出葉の周期性¹⁵⁾を詳しく分析するための基礎になるが、さらにはイネの茎葉

* 一部は、第191回講演会 (1991年4月) において発表。

** 現 農業研究センター。

第1表 試験設計の概要と観察期間の月別平均気温

試験 年次 ^a	供試品種	播種日 (月・日)	播種密度 ^b (粒/ポット)	施用 N 成分量 ^c (g/ポット)	観察期間 ^d (葉齢)	主 稈 総葉数	観察期間の月別平均気温 (°C)			
							5月	6月	7月	8月
1982	コシヒカリ	5.14	4	2.1	1~13	15, 16	18.2	19.8	23.2	
	レイメイ	5.14	4	2.1	1~7					
1989	コシヒカリ	5.10	5	1.6	1~6	15, 16	18.2	22.4	26.6	
	コシヒカリ	5.10	3	1.6	7~13					
	農林9号	5.10	5	1.6	1~6					
	瑞 豊	5.10	5	1.6	1~6					
1992	コシヒカリ	6.18	5	1.6	1~13	14, 15		21.3	25.9	26.9

a: 1982 年は北陸農業試験場で、他は中国農業試験場でそれぞれ試験を行った。

b: 催芽籾を 1/5000 a ワグネルポットの次の箇所(1)に 1 粒ずつ播種した。5 粒播き: ポット中央とその左右上下各 4.3 cm の箇所, 3 粒播き: 5 粒播きの上下を除いた箇所, 4 粒播き: 5 粒播きの中央を除いた箇所。材料は、個体間競合を避けるため順次に間引いて 6 葉期以降は 1 ポット 1 個体になるようにした。

c: 全量を基肥とし、三要素成分が各 15% (1982 年) あるいは各 16% の粒状尿素化成肥料をポットの土に混入して用いた。

d: 「不完全葉」を第 1 葉として、主稈の葉齢で表示した。

器官と穂の着粒構造のバランスを最適に制御するための基礎的知見にもなると考える。

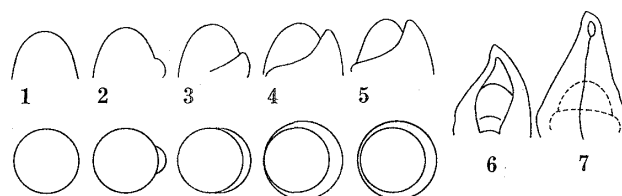
材料と方法

試験の設計概要を第 1 表に示した。

材料は採取当日に、最高倍率 40 倍の双眼実体解剖顕微鏡下で解剖し、主稈と 1 次分げつ芽について、①各葉腋での分げつ芽の発育状態と、②各茎頂から分化した葉原基の発育状態と個数とを記録した。葉原基の発育状態は、Kaufman¹²⁾と山崎³⁰⁾に従った(第 1 図)。1 供試主稈数は 5 茎を基本とした^{*1)}。

解剖時期は、原則として主稈各葉の抽出開始時とこれらの中間期とし、前者の各時期を n.1 葉期、後者を n.6 葉期と呼ぶ。コシヒカリの主稈は、1.1 葉期から 13.6 葉期までの間の計 26 葉齢期について 3 カ月で以下のように解剖を行った。1982 年は 1.6 葉期と 13.6 葉期を除く計 24 の葉齢期、他の 2 カ年はともに計 18 の葉齢期で、その結果、1.6, 5.6, 6.6, 8.6 の各葉期の解剖は 1 カ年のみとなった。コシヒカリ以外の 3 品種についても、第 1 表に示した観察期間の範囲でコシヒカリと同様に解剖した。なお、コシヒカリの 2~8 の 1 次分げつを、その 1.1~5.1 葉齢の各 n.1 葉期に主稈と同様に解剖した。

*1) 材料の根部を片手で持ち、もう一方の手にした異物針で解剖操作を行った。針の先は最大幅 1 mm 程度に細長く加工して、フード期の葉原基の除去を容易にし、茎頂の最新葉原基が膨化期にあるのかカラー期にあるのかを迅速に判断した。



2: 膨化期, 3: カラー期, 4~6: フード期, 7: 円錐期

第 1 図 イネの茎頂における葉原基の発育初期の経過。

図中の番号順に、葉原基の分化・発育が進む。番号の 1~5 は茎頂の側面図。下側の各図はそれぞれ真上からみた模式図。6 と 7 は正面図。

用語に関して、正に抽出を始めた葉を「抽出開始葉」と呼び、以下求式的に「最新展開葉」、「第 2 展開葉」、「第 3 展開葉」などと呼ぶ。従来一般に分げつ芽とは葉鞘から抽出するまでの分げつを指すが、本報では分げつの第 2 葉先端がその第 1 葉鞘から正に抽出を始めた時に、分げつ芽が分げつ(茎)になったとみた。また、葉腋に半球状に発生したばかりで葉原基のない分げつ芽は、特に分げつ原基と呼ぶ。なお、主稈や各分げつで、それぞれの n.1 葉期に抽出開始葉の内側にある幼葉や葉原基³⁰⁾を「内包葉」と総称する。

主稈・1 次分げつ芽の各茎頂での葉原基および各 1 次分げつ原基がそれぞれ膨らみとして認められる膨化期(葉原基については第 1 図 2 を参照)の形状を「分化」の指標とした。ただし、本報の解剖時期は n.1 葉期と n.6 葉期であるので、この時点で膨化期になかった最新の葉原基については、葉齢をずらし

た補助解剖も行い、第1図に関する知見^{12,30)}なども参考にして、その膨化期を判断した。

結 果

コシヒカリの試験結果は、3カ年とも基本的に同じであったので、これを主に全体の結果を3節に分けた。なお、主稈の1出葉期間は、n.1葉期 (n.1葉齢時を含まない) から (n+1).1葉期までとした。

1. 主稈茎頂での葉原基の分化・発育の経過とその品種間差異

コシヒカリと瑞豊では、主稈の6.1葉期に第11葉原基が膨化期にあって、内包葉は4枚であった。これ以降、止葉原基分化期まで観察したコシヒカリでは、主稈各葉の抽出開始期とそれぞれの4葉位上の葉原基の膨化期が同時平行し、内包葉が常に4枚となっていた (第2図の縦軸参照)。この4枚とは、山崎³⁰⁾の記述どおり内側から順に、膨化期とフード期にある葉原基 (第1図6参照) と2枚の幼葉である。この時、後者の幼葉の葉身先端部は抽出開始葉の葉節 (ラミナジョイント) に包まれていた。

これに対して、上記2品種の主稈の1.1葉期には第5葉原基が膨化期にあって、内包葉は3枚であった。また、2.1, 3.1, 4.1, 5.1の各葉期の内包葉も3枚であった。なお、これらの各葉期の最新葉原基一順に第6・第7・第8・第9葉一の発育状態は、第1図に即していえば、第6原基が3の直前、第7原基が4、第8原基が5、そして第9原基が6の直前に相当していた¹⁴⁾。

他方、レイメイでは5.1葉期に、また極早生の農林9号では4.1葉期にそれぞれ抽出開始葉の4葉位上の葉原基が膨化期にあって内包葉が4枚となり、それ以前の各n.1葉期より1枚増加した。この5.1あるいは4.1の各葉期以降、観察した範囲でのn.1葉期に、内包葉はいずれも4枚になっていた。なお、2品種の1.1葉期には第5葉原基が膨化期にあった。

上記の葉原基の発育経過に関して、内包葉が4枚となった後のn.1葉期には、第1図でいえば、その2と6が同調し、n.6葉期には3と7が同調する。図の7の円錐期の最新葉原基は、葉齢の進行に対応し少しずつ発育が進み、カラー期後半からフード期前半 (図の3~4) の時期にあった。なお、第1図で1の茎頂は5の時期の茎頂に対応する。

2. 主稈と1次分げつ芽の茎頂における葉原基の

分化・発育の経時的関係 (コシヒカリ)

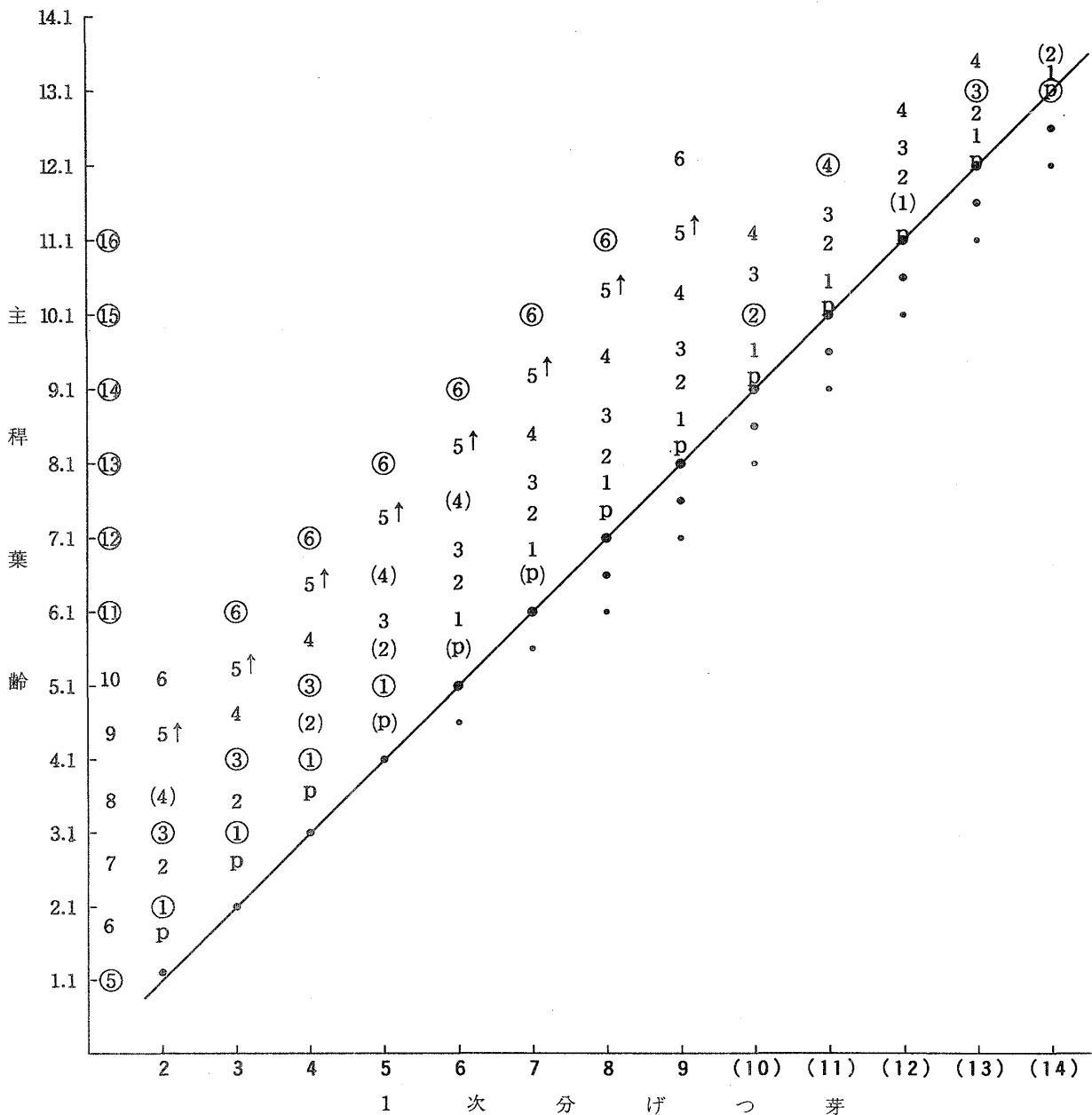
以下では、主稈総葉数が15か16になった1982年と1989年の結果を主にして述べる。出現した1次分げつは1から9までで、不完全葉¹⁴⁾節の1分げつ芽は、休眠した事例が多かった²⁾ため除外した。

2~9分げつ芽の一例に6分げつ芽をみると (第2図)、主稈の5.1葉期に、抽出を始めた第6葉の葉腋に半球状となった原基が認められた。これより0.5葉齢以前にその膨らみは認められた。この原基から、6.1葉期までの1出葉期間に、前出葉と第1葉の葉原基が順次に分化した (第3図1)。次いで7.1葉期までの1出葉期間に、第2葉と第3葉の各葉原基 (第3図2, 3) が分化した。さらに、8.1葉期までと9.1葉期までの各1出葉期間には、それぞれ第4葉の葉原基と第5葉・第6葉の葉原基とが分化した。この6分げつ芽の第1葉の出現は、8.5葉期の頃で、9.1葉期にはその第2葉が、片山¹⁴⁾の指摘どおり主稈の第10葉とともに抽出を開始していた (以後、この分げつは独立的に生長していくことになる)。ただし、2, 9分げつでは、その第6葉原基の分化が、それぞれ主稈の第6葉あるいは第13葉の抽出開始より少し遅れた。

1次最終分げつとなった8あるいは9分げつ芽では、上記の規則性が認められない事例もあった。すなわち、1989年には7.1葉期以降、1982年には8.1葉期以降、抽出開始葉となった第8葉あるいは第9葉がそれぞれ最新展開葉となるまでの1出葉期間にその葉腋の分げつ原基から、前出葉を含む3枚の葉原基の分化が認められた事例もあった。この場合、次の1出葉期間での葉原基の分化は1枚となっていた。なお、8, 9分げつ芽の第6葉原基は、第1苞になる場合もあった。特に、9分げつ芽の第6葉原基はすべて第1苞とみられた。

第10~第13の抽出開始葉節の1次分げつ原基からは、抽出開始葉が最新展開葉となるまでの1出葉期間に3枚の葉原基が常に分化してきた (第2図)。これらの分げつ芽は、第4葉原基を分化した後、みずみずしい張りを失って生長を停止した。中にはその第4葉原基が第1苞となっていた事例も認めた。

次に、第2図で主稈の各n.1葉期の抽出開始葉節の分げつ原基だけを選ぶかたちで、つまり図の斜線上の原基 (黒丸とp) について、その発育状態を相互に比較した。2.1~12.1葉期の間には、この節の各分げつ原基は、いずれも半球状であったが、それ



第2図 主稈と1次分げつ芽の各茎頂における葉原基の分化の経過。

横軸に2以下の1次分げつ芽を順に配置し、縦軸に主稈葉齡を等間隔にとった。葉原基分化の指標を膨化期とし、縦軸の右側の数字とその位置で主稈各葉の膨化期を、またこれ以外の数字で各分げつ芽の各葉（前出葉はp）の膨化期をそれぞれ示す。○と()はそれぞれ主稈葉齡がn.1あるいはn.6の時に膨化期にあった原基を示す。黒丸は分げつ原基を示し、下から上に順次大きくして膨化の進行に対応させた。↑は分げつ芽の第1葉が葉鞘内から抽出したことを示す。なお、11.1葉期に膨化した第16葉原基は、16葉主稈では止葉となり、15葉主稈では穂首の第1苞となる。

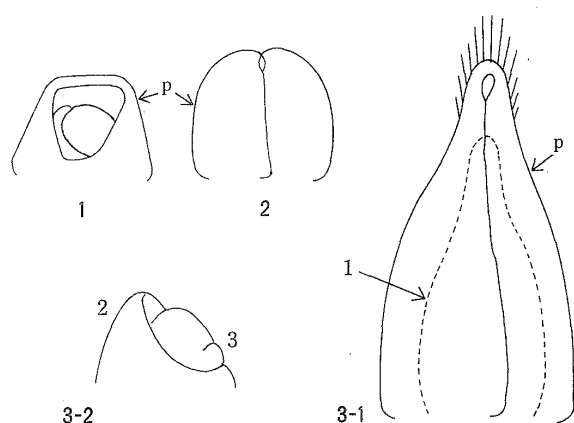
らは主稈の葉齡が進むにつれて順次大きいものになっていた。そして、穂首分化期をすぎた13.1葉期には、その茎頂に前出葉原基の膨化を認めた。

同様に、第2図の斜線に沿って、最新展開葉節から第4展開葉節までの各分げつ芽をそれぞれに選びだして、發育狀態を相互に比較した。いずれの比較でも、2～9の各分げつ芽の發育狀態は主稈葉齡の

進行とともに少しずつ進んだものになっていたが、葉原基の数は図のとおり等しかった。

3. 主稈と各1次分げつ芽の茎頂間における葉原基の分化・發育の節位別比較 (コシヒカリ)

本節では第2図を横断的にみて、主稈の任意の1出葉期間、つまりn.1葉期から(n+1).1葉期に至る期間に、最上位から最下位までの各1分げつ芽の



第3図 分げつ芽における葉原基の分化・発育の経過。

1: 前出葉原基 (p) に包まれた茎頂の左側 (あるいは右側) に第1葉原基が分化。2: 桃型となった前出葉原基 (p)。その内部で第1葉原基がフード状になり、第2葉原基が分化している。3: 不整円錐型の第1葉原基 (3-1の1) の内側で、第2葉原基がフード状になり、第3葉原基が分化している (3-2の2, 3)。

各茎頂に分化した葉原基 (前出葉を含む) の数について述べる。

10.1葉期までに、3~7分げつ芽では以下のとおりであった。すなわち、主稈の最新展開葉節 (n葉節) と抽出開始葉節の各分げつ原基では、それぞれ2個ずつ、(n-1)葉節の分げつ芽では1個、そして(n-2)葉節の分げつ芽では2個、である。なお、2, 9分げつ芽では、先述のとおり第6葉原基の分化が少し遅れた。また、8, 9分げつ芽では、これらを腋生させる抽出開始葉が最新展開葉になる1出葉期間に3個 (前出葉~第2葉の各原基) となり、次の1出葉期間には1個となる事例もあった。次の1出葉期間には1個となる事例もあった。これらの2点を除けば、上記の規則性は、有効分げつになる2~9の全分げつ芽の範囲で基本的に成り立っていた。

以上の点から、主稈のn.1葉期に抽出開始葉節から求基的に各節位の1次分げつ芽を同時にみると、それぞれがもつ分化葉数 (前出葉を含む) の数列パターンは0-2-4-5-7となっていた。

ところで、前節の結果で、ある抽出開始葉節に膨化した分げつ原基について、葉齢の進行とともに増加する葉原基数を4出葉期間の数列パターンとしてみると、一般に0-2-4-5-7となった。したがって、2~9の各1次分げつ芽に関しては、主稈のn.1葉期に求基的にみた各分げつ芽の分化葉数の節位別数

列パターンと、任意の分げつ芽のでの分化葉数の経時的数列パターンとが一致する結果となった。

なお、上述の主稈葉の4出葉期間を0.5葉齢きざみにして、n.1葉齢とn.6葉齢の計9時期における各分げつ芽の茎頂での内包葉数の増加パターンを比較すると、2, 3, 4分げつ芽, 5, 6, 7分げつ芽, 8, 9分げつ芽で差異がみられた (第2図参照)。とくに、主稈の半展開葉節の分げつ原基に前出葉原基が分化するのは、5分げつ芽以降の1次分げつ芽であった。

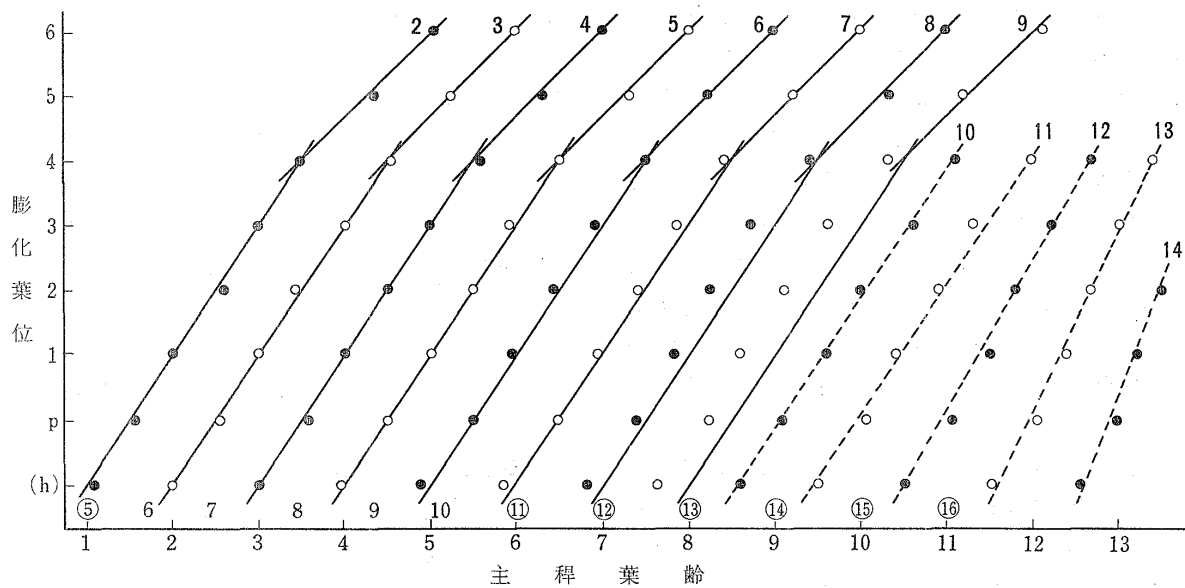
他方、各1次分げつでは、本節の全体を通して、その1.1葉期以降は、基本的に各葉の抽出開始期には4葉位上の葉原基が膨化期にあって、内包葉は4枚になった。ただし、2分げつなど、1.1葉期に内包葉が3枚であったものでも、すべて4枚になる直前の状態にあった。先述したが、コシヒカリの主稈では6.1葉期以降の各n.1葉期に内包葉は常に4枚であった。この点で主稈と1次分げつを比べる場合、出葉周期は主稈に比べて分げつの方が短いこと¹⁵⁾を念頭におく必要がある。

考 察

従来、葉原基の分化・発育の一観察時の供試茎数は多い場合で10ないし20であるが、5の場合もある。孤立的な直播個体で予備的に解剖観察した筆者の結果では、同一葉齢の個体間差異はごく小さかった。それで、一観察時に5個体の供試数でも精度の高い観察ができると判断した。解剖観察に際して、葉原基の膨化期を指標にしたのは、各葉の抽出開始期と葉原基の分化期の周期性を明確にするためである。

分げつ原基の発生始期の識別について、本報の観察法には限界がある。まず、主稈の1.1葉期に抽出を開始する第2葉の葉腋に、分げつ原基の膨らみ²⁷⁾が明瞭には認められなかった。また、第2図の黒丸で分げつ原基の発生を示したが、その極初期には膨らみが識別しにくかったので、これより早い時期が発生始期の可能性もある。ちなみに、フード期の葉原基の葉縁基部に分げつ原基が分化するという報告^{6,29)}や、これより1節下の葉腋に分げつ原基が膨らんでいたという報告²⁾がある。

葉原基の分化では、主稈の1.1葉期に第5葉原基の膨化が各品種に共通的に認められ、関谷²⁸⁾のブレパレートによる観察結果に一致した。しかし、星川による幼苗の観察結果⁷⁾では、第5葉原基の「分



第4図 主稈の葉齡に対比した各1次分げつ芽の葉原基分化の速度。

第2図を基に作図。横軸の上側の数字で主稈各葉の膨化期を表示し、hで分げつ原基を、pで前出葉をそれぞれ表示した。黒丸と白丸で、偶数番号と奇数番号の分げつ芽を区別した。2~9分げつ芽の葉原基分化の経過に添って引いた実線の勾配は、それぞれ2と4/3で、点線は、葉原基分化の各経過の近似回帰直線である。

化」が第2葉期となっている外、第6葉~第9葉の各原基の分化期も本報の結果より遅れている。これは、材料とした稚苗の播種密度が、花田²⁾による4合播 (1.5×1.5 cm) より格段に高いためであろう。この幼苗期に関する花田の観察結果と本報の結果とは大きな差異はない。なお、1.1葉期より前の発芽時期と胚の時期とにみられる葉原基と分げつ原基の分化については、星川^{5,6)}の文献解題に詳しい。

山崎³⁰⁾は、本報でいう内苞葉が4枚である時期の葉原基と幼葉の發育形態を明確にした。また、主稈の生育が進むにつれて内苞葉数は増加するともいわれていた^{1,29)}。星川⁴⁾は、主稈第1葉の抽出期に第4葉原基が分化して、3.1葉期までの範囲で内苞葉は3枚であることを指摘した。その後、筆者は、コシヒカリでは6.1葉期を境に、内苞葉が3枚から4枚に変化することを予備的に報告¹⁴⁾した。根本²⁴⁾は農林29号の第3~第5葉の出葉期には内苞葉が3枚で、それ以降の出葉期には4枚であったと報告している。先述した極晩生品種の瑞豊でも6.1葉齡に内苞葉が4枚になったので、この葉齡までには主稈の内苞葉は4枚になるものと考え。極早生品種の農林9号では4.1葉期に主稈の内苞葉が4枚となった。この差異は、各品種の幼若期の差異に対応している可能性がある。分げつ芽でも、その第1葉の出現直前には内苞葉が3枚で、コシヒカリの5.1葉齡

期と同様の發育状態にあった。この点からも、内苞葉が3枚の時期は、幼若期として、内苞葉が4枚となる栄養生長期とは区別できよう。この内苞葉が3枚の時期は、三本ら²¹⁾の日長感應性からみた幼若期と基本的に一致している。

西川・花田²⁵⁾は、カラー期ないしフード期の葉原基を指標にして、1次分げつ芽の莖頂で主稈の1出葉期間に葉原基が2枚増加する局面があることを初めて報告した (その後、花田²⁾にはさらに詳しい報告がある)。この点は、本報の観察でも認められた。関谷²⁸⁾も同様の観察結果を報告しているが、第2展開葉節の分げつ芽で葉原基の分化数を1枚少なくみている。いずれにしてもこれらの報告により、分げつ芽の葉数も「同伸葉理論」¹¹⁾に対応して求頂的に1枚ずつ減少するとしていた従来の見方が明確に否定された。

以上、既往の發育解剖の結果と本報の結果とにより、1.1葉期から穂首分化期までの期間に主稈の莖頂から分化した葉原基およびこれらの葉腋に分化した分げつ原基の發育経過が明らかにされ、またそこの葉原基分化の周期的相関が統一的に把握できたと考える。これに、胚の形成期⁵⁾と発芽期^{4,6)}の知見を加えれば、栄養生長期のイネの發育史は一貫した描像を得ることになる。2次以上の分げつでの経過や穂首分化期以後の経過は改めて報告する。

分げつ芽での葉原基の分化・発育の速度に関して、生殖生長期に入ってから速やかになる²⁶⁾といわれる。第2図の第13葉節、第14葉節の分げつ芽がこれに相当しよう。しかし、9.1葉期以降、第10葉節以上の分げつ原基で、1出葉期間に分化する葉原基数が3枚に増えることには、出葉間隔の長さも関係してこよう。例えば、1982年に1ポット当たり1個体で育てたコシヒカリ(K21区¹⁵⁾)の出葉間隔は、15葉主稈の8個体の平均では、1.1葉期～9.1葉期の間に4.4日で、9.1葉期～14.1葉期の間には8.1日であった。また、第2図に示したとおり、9.1～12.1の各n.1葉期には抽出開始葉節の各分げつ原基で前出葉原基が分化直前の状態にあった。これらの点から概算すれば、分げつ芽の茎頂で1葉原基の分化に要する期間(葉間期)は9.1葉期以前の約2日に対して9.1葉期以降では約3.5日と長くなっていた。

試みに、主稈の葉齢を等間隔で横軸にとり、各1次分げつ芽での葉原基の分化速度を比較したのが第4図である。一見すると、第2節～第14節の各分げつ芽での葉原基の分化速度(図中斜線の勾配)がほぼ同様にみえる。しかし、前述したように、9.1葉期以降の出葉間隔はそれまでの約2倍になる。このことからみれば、生殖生長期には葉原基の分化速度が速やかになるとはいえない。ちなみに、第4図は、主稈と1次分げつ芽の同時分化葉位を示している。

第4図で、生長が途中停止しない2～9分げつ芽をみると、その第4葉原基の分化期を境として分化速度の変調点が認められる。また、「結果」で述べる2～4, 5～7, そして8, 9の各分げつ芽の差異もみてとれるし、1次最終分げつとなる9分げつ芽の主要発育期間が、出葉間隔が大きく変化した後であることも興味深い。上述のことは分げつ芽の生長と出現にそれぞれ転換期のあることを意味し、1次分げつの出現停止の機構に深く関連している可能性がある。

他方、第4図で生長を停止した第10葉節以上の分げつ芽では、葉原基の分化が第4葉で終わっている。柿崎¹⁰⁾は生長を停止した分げつ芽の多くは葉原基を第3葉までしか分化していないことをみた。花田²⁾は、第3葉原基を分化した分げつ芽(主稈の第2展開葉節の分げつ芽)が環境変動の影響を一番受けやすいとしている。なお、この分げつ芽が生長を続けた場合には、この時期以降の約1.5の出葉期

間の後に、急速に伸長して葉鞘の外に出ていく。

コシヒカリの主稈・1次分げつ芽の各茎頂における葉原基の分化・発育の経過に、主稈総葉数の1葉差に対応する差異は、止葉原基分化期以外では検出できなかった。また、年次間差もほとんどみられなかったが、これは、分げつ芽の分化がその生長に比べて環境条件に比較的影響されにくい^{2,25,29)}ことによると考える。この2点を含め、分げつ原基の発生と葉原基の分化・発育の規則的かつ周期的な上述の経過を支配する機構の解明は、今後の課題としたい。

謝辞: 本報の解剖用材料は野外で栽培したので、その期間の月別平均気温を第1表に示した。その測定は、北陸農業試験場と当場の気象資源研究室による。ここに明記して謝意を表す。

引用文献

1. 長南信雄 1967. 水稻における葉原基の発生経過. 特に気温の変化との関係について. 日作東北支部会報 9: 19—20.
2. 花田毅一 1977. 水稻にける分げつ芽の分化ならびに発育に関する研究. 東京教育大学農学部紀要 23: 43—137.
3. 本田 強・尾田義治 1961. 水稻の生長と発育に関する研究. 第2報 分げつ出現および主稈と各分げつ芽における葉分化の相互関係に対する日長および温度の影響について. 東北大農研彙報 12: 161—176.
4. 星川清親 1971. 稚苗の生理と育苗技術. 農文協, 東京. 30—49.
5. ——— 1973. 機械移植栽培のための水稻育苗の理論と技術 [5]. 農及園 48: 1121—1124.
6. ——— 1974. ——— [19]. 農及園 49: 1299—1302.
7. ——— 1974. ——— [21]. 農及園 49: 1549—1552.
8. 猪ノ坂正之 1959. 維管束の相互連絡から見た水稻茎葉の生育について. 日作紀 28: 269—270.
9. 柿崎洋生 1965. 水稻の分げつに関する研究. 第1報 地上部環境と分げつ芽の消長. 東北大農研彙報 16: 87—104.
10. ——— 1987. 水稻の分げつ発生と温度環境 [1]. 農及園 62: 1323—1330.
11. 片山 佃 1951. 稲・麦の分蘖研究. 養賢堂, 東京. 39—52.
12. Kaufman, P. B. 1959. Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf histogenesis. *Phytomorphology* 9: 277—311.
13. 川原治之助・太田敏郎・長南信雄 1968. 稲の形態形成に関する研究. 第2報 水稻地上部における維管束の分化と器官・組織の形成との関連について. 茨大農学術報告 16: 7—41.
14. 松葉捷也 1982. 稲の分げつ体系における葉原基分化

- の相互関係について. 北陸作物学会報 17:23—24.
15. ——— 1983. 稲の分げつ体系の新しい見方. 5. 出葉経過と同伸葉について. 日作紀 52 (別1):89—90.
16. ——— 1987. イネの茎葉生育の規則性に関する發育形態学的研究. 第1報 同一栽培条件下で総葉数を異にした主稈の生育型について. 日作紀 56:313—321.
17. ——— 1988. ——— 第2報. 分げつの出現停止の規則性と最大分げつ数. 日作紀 57:599—607.
18. ——— 1991. イネの穂の着粒構造の分析およびその形成機構論. 中国農業試験場研究報告 9:11—58.
19. ——— 1994. ——— 第4報 分げつ体系における母茎・分げつの各生育型の構造的規則性. 日作紀 63:230—239.
20. 松島省三・田中孝幸 1963. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. 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.
21. 三本弘乗・梁瀬雅則・中條博良 1989. 水稻における幼若期と日長感應性の品種間比較. 日作紀 58:628—634.
22. 永井 衛 1966. 水稻の栄養生長性に関する生態学的研究. 2.葉の發育過程, 特に出葉と関連して. 日作紀 35:234—238.
23. ——— 1968. 水稻における出葉および分けつの出現様相に関する研究. 静岡大農学部研究報告 18:1—74.
24. 根本圭介 1988. 水稻における茎の發育に関する研究. 東京大学博士学位論文. 1—109.
25. 西川五郎・花田毅一 1959. 作物の分枝性に関する研究. 第1報 播種密度を異にした水稻苗における分けつの分化および發育について. 日作紀 28:191—193.
26. 佐藤 庚 1959. 稲の組織内澱粉に関する研究. 第6報 高節位側芽の生長について. 日作紀 28:30—32.
27. 関谷福司 1958. 水稻幼作物の分蘖原基及び分蘖芽に関する研究. 第7報 分蘖原基及び分蘖芽の發育過程. 日作紀 27:75—76.
28. ——— 1977. 水稻幼作物の分けつ原基および分けつ芽に関する研究. 第12報 分けつ原基および分けつ芽の分化および生長について. 日作紀 46:474—482.
29. 山崎耕宇 1959. 生育条件を異にした場合の作物の形態発生に関する基礎研究. II. 水稻・小麦における分けつ芽の発生について. 日作紀 28:262—265.
30. ——— 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.