

イネにおける分げつ芽の発育様式の品種間差異*

福 嶋 陽・秋 田 重 誠

(東京大学大学院農学生命科学研究科)

1996年4月17日受理

要 旨: 日本型品種のむさしこがね, Lemont とインド型品種の IR36, タカナリを用いて, イネにおける分げつ芽の葉の分化, および分げつ芽の幅の品種間差異を検討した. 主茎および分げつ芽の茎頂における葉の分化の様相から分化葉数を定義した. また, 分げつ芽の分化葉数の変化を主茎の分化葉数に対する相対的な関係から解析するために, 同伸葉理論から予測される分げつ芽と主茎の分化葉数の関係からの差 (分化葉数差) を求めた. 主茎の第 N 葉腋部の分げつ芽 (第 N 分げつ芽) の分化葉数差は, 主茎の葉齢が $(N+0.5)$ から $(N+1.5)$ の間に大きくなり, しだいに一定値に近づいていった. 品種間を比較すると, 第 N 分げつ芽の分化葉数差は, 主茎の葉齢が $(N+0.5)$ から $(N+2.5)$ の間を通じて, 日本型品種よりもインド型品種の方が大きかった. また, 主茎の葉齢が N の時における分げつ芽着生部の茎の直径に対する第 N 分げつ芽の幅も, 日本型品種よりもインド型品種の方が大きかった. 以上の結果から, 日本型品種と比較してインド型品種は, 主茎の発育に対する分げつ芽の発育が進行していること, およびこのような分げつ芽の発育様式の品種間差異は, 分げつ芽の発育の初期過程に生じることが示唆された.

キーワード: イネ, 出葉, 品種間差異, 分化葉, 分げつ芽.

Differential Developmental Pattern of Tiller Bud in Rice Cultivars: Akira FUKUSHIMA and Shigemi AKITA (*Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

Abstract: The initiation of leaves and the width of tiller buds on rice plants were compared between japonica type cv. Musashikogane, Lemont and indica type cv. IR36, Takanari. The number of initiated leaves was defined by the growth pattern of the leaf primordium. In order to elucidate the relationship between the initiation of the leaves of tiller bud and those of the main stem, the index expressed by the difference in the number of initiated leaves of tiller buds against those of the main stem (DIL) were calculated based on Katayama's concept of the tillering system. The DILs of the N -th tiller bud increased while the number of emerged leaves of the main stem increased from $(N+0.5)$ to $(N+1.5)$, and then became constant. All through this period, the DILs were larger in the indica type than the japonica type at most tillering positions on the main stem. The width of the N -th tiller bud against the diameter of the stem to which the tiller bud was attached was larger in the indica type than the japonica type when the number of emerged leaves of the main stem was N . These results imply that the development of tiller buds in comparison with that of the main stem is faster in the indica type than the japonica type, and these varietal differences of the development of tiller buds occur in the early process of the development of tiller buds.

Key words: Leaf emergence, Leaf initiation, Rice, Tiller bud, Varietal difference.

筆者ら¹⁾は, イネの幼穂の発育を研究する過程で, 日本型品種とインド型品種の間で穂軸の大維管束の走向が異なることを明らかにし, このことから日本型品種と比較してインド型品種は, 穂軸の発育に対して1次枝梗の発育が進行している可能性を示唆した. 1次枝梗は穂を構成する分枝であり, 分げつと相同の関係にある. したがって, 分げつ芽の発育様式も, 両品種群の間で異なる可能性がある.

イネの分げつ芽の発育様式は, これまで主に日本型品種を対象として研究されてきた^{2,7,12)}. しかし, 日本型品種とインド型品種の分げつ芽の発育様式を詳細に比較した報告はみあたらない.

そこで本研究においては, 日本型品種およびイン

ド型品種を用いて, 主茎の葉齢と葉の分化の関係について再検討し, その結果をもとにして分げつ芽の発育様式の品種間差異を, 分げつ芽の分化および分げつ芽の幅という視点から定量的に解析した.

材料と方法

日本型品種のむさしこがね, Lemont, インド型品種の IR36, タカナリを用いた. Lemont は, アメリカで栽培されている長粒品種であるが, DNA マーカーを用いた研究では, 日本型品種に分類される⁵⁾. 育苗用培土 (ポット当たり N, P, K を成分量で 2.1, 4.8, 2.3 g を含む) を充填した 5000 分の 1 a ワグナーポットに, ポット当たり 8 粒の催芽種子を円形に直播した. 3 葉期以降湛水状態とし, 追肥は行わなかった. また, 出現した分げつは過繁

* 大要は, 第 201 回講演 (1996 年 4 月) において発表.

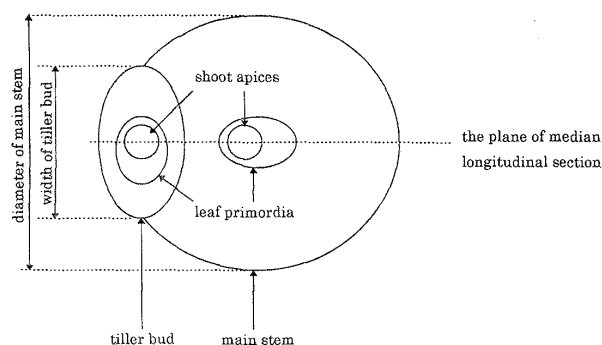


Fig. 1. Schematic diagram of the transverse section of main stem with tiller bud of rice.

茂となるのを避けるため随時除去した。分げつ芽の調査用の材料は、主茎の葉齢が4から8.5までの間、0.5の出葉間隔で採取し、分げつ芽を含む主茎の茎頂近傍を切り出し、FAAで固定した。その後、通常のパラフィン法によって分げつ芽を含む縦断切片および横断切片を作製した（第1図）。切片の染色には、サフラニン、オレンジG、タンニン酸、および鉄みょうばんによる染色法¹⁰⁾を用いた。横断切片については、主茎と分げつの分化葉数を測定した。横断切片については、分げつ芽の幅と分げつ芽の着生部分の茎の直径を測定した（第1図）。いずれの測定においても反復数は4とした。なお、いずれの品種においても調査した分げつの90%以上が正常に出現したが、中には休眠する場合もあった。そこで、正常に出現する分げつのみを調査対象とする目的で、他の反復と比較して発育状態が明らかに遅れている分げつ芽は、休眠芽になると考え、解析の対象から除外した。

本研究で用いる用語の内容は以下の通りである。

第N葉、第N分げつ（芽）：主茎の葉は、不完全葉を第1葉として求頂的に数え、第N番目の葉を第N葉とした。第N葉腋部の分げつあるいは分げつ芽を第N分げつ（芽）とした。分げつの葉については、前出葉は葉数に含まず、その次の葉を第1葉として、求頂的に数えた。

主茎の葉齢：主茎の第N葉が第(N-1)葉より長くなり、第(N+1)葉が出現する直前の主茎の葉齢をN、第(N+1)葉が第N葉の半分より長くなった直後の主茎の葉齢を(N+0.5)とした。

主茎および分げつ芽の分化葉数：主茎については、茎頂の基部の側面に第(N+1)葉原基となる並層分裂が認められた時の分化葉数を(N+0.25)、第(N+1)葉原基が隆起し、その頂端部が茎頂の

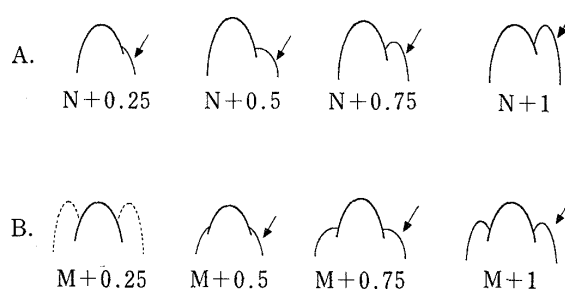


Fig. 2. Criteria of the number of initiated leaves of rice. Figure shows the medium longitudinal sections of shoot apex of main stem (A) and tiller bud (B). Arrows show (N+1)-th leaf primordia of main stem and (M+1)-th leaf primordia of tiller bud respectively.

側面と垂直となった時の分化葉数を(N+0.5)、第(N+1)葉原基はさらに隆起するが、その頂端が茎頂の高さの2/3に満たない時の分化葉数を(N+0.75)、第(N+1)葉原基の先端が茎頂の高さの2/3以上となった時の分化葉数を(N+1)とした（第2図A）。主茎と分げつ芽の葉の着生方向は互いに直角である。したがって、両者を同じ縦断切片の中に入れた場合、主茎と分げつ芽で茎頂の縦断面が異なることになる（第1図）。そこで、分げつ芽については、茎頂の両側面に第(M+1)葉原基となる並層分裂が認められた時の分化葉数を(M+0.5)、第(M+1)葉原基が隆起するが、先端が茎頂の高さの2/3に満たない時の分化葉数を(M+1)とし、その中間段階の分化葉数を(M+0.25)、(M+0.75)とした（第2図B）。以上述べた主茎と分げつ芽の分化葉数の判断基準は、横断切片などを用いて検討した結果、葉原基のほぼ同じ発育段階を表しているものと判断された。

主茎および分げつ芽の葉の分化速度： d [主茎の分化葉数]/ d [主茎の葉齢]、 d [分げつ芽の分化葉数]/ d [主茎の葉齢]をそれぞれ主茎、分げつ芽の葉の分化速度とした。

分化葉数差：分げつ芽と主茎の分化葉数の差異を次式によって求めた。

分化葉数差 = 分げつ芽の分化葉数 - {主茎の分化葉数 - (N+2)}

ここで、Nは対象とする分げつ芽の着生節位である。これは同伸葉理論⁹⁾による分げつと主茎の葉齢の関係からの差（相対葉齢差²⁾）を、分げつと主茎の分化葉数の関係に応用したものである。分化葉数差が0の場合は同伸葉理論でいう主茎・分げつ間

の出葉数の関係が分化葉数についても成立することを意味する。

結 果

1. 主茎の発育と分げつの出現

分化葉数から葉齢を差し引いた値は、いずれの品種においても主茎の葉齢が増加するにともなうやや大きくなったが、主茎の葉齢が等しい場合は品種による差異は小さかった (第1表)。

第 N 分げつが出現する時期は、いずれの品種や分げつ芽の着生節位においてもほぼ主茎の葉齢が $(N+2.0)$ から $(N+2.5)$ の間であった。

2. 分げつ芽の分化葉数の品種間差異

第 N 分げつ芽の分化葉数は、品種や分げつ芽の着生節位によらず葉齢が $(N+0.5)$ から $(N+2.5)$ の間にほぼ3枚増加した (第3図)。品種間を比較すると、第 N 分げつ芽の分化葉数は、葉齢が $(N+0.5)$ から $(N+2.5)$ の間を通じて IR36、タカナリで大きく、次に、むさしこがね、Lemont の順であった。

分げつ芽の分化葉数の変化を主茎の分化葉数に対する相対的な関係から解析するために分化葉数差を求めた。第 N 分げつ芽の分化葉数差は、品種や分げつ芽の着生節位によらず葉齢が $(N+0.5)$ から $(N+1.5)$ の間に大きくなり、しだいに一定値に近づいていった (第4図)。このことは第 N 分げつ芽の葉の分化速度は、葉齢が $(N+0.5)$ から $(N+1.5)$ の間には主茎の葉の分化速度よりも大きいが、

しだいに主茎の葉の分化速度と等しくなることを示している。品種間を比較すると、第 N 分げつ芽の分化葉数差は、すでに葉齢が $(N+0.5)$ の時に品種間で異なっており、葉齢が $(N+0.5)$ から $(N+2.5)$ の間を通じて IR36、タカナリ、むさしこがね、Lemont の順に大きかった。分げつの出現時期にあたる葉齢が $(N+2.0)$ から $(N+2.5)$ の間における分化葉数差は、同伸葉理論から予測される値0よりも、IR36 とタカナリでやや大きく、むさしこがねと Lemont で小さかった。

3. 分げつ芽の幅の品種間差異

葉齢が N の時の第 N 分げつ芽の幅は、いずれの

Table 1. Differences in the number of initiated leaves of main stem against the number of emerged leaves of main stem of 4 rice cultivars.

Number of emerged leaves	(Number of initiated leaves) - (Number of emerged leaves)			
	Musashikogane	Lemont	IR36	Takanari
4	3.81	3.75	3.81	3.88
4.5	3.94	3.88	3.81	4.00
5	4.00	4.06	3.81	4.00
5.5	4.19	4.13	4.25	4.25
6	4.13	4.13	4.00	4.25
6.5	4.14	4.25	4.25	4.31
7	4.19	4.25	4.31	4.31
7.5	4.25	4.31	4.31	4.31
8	4.31	4.31	4.31	4.50
8.5	4.50	4.50	4.38	4.69

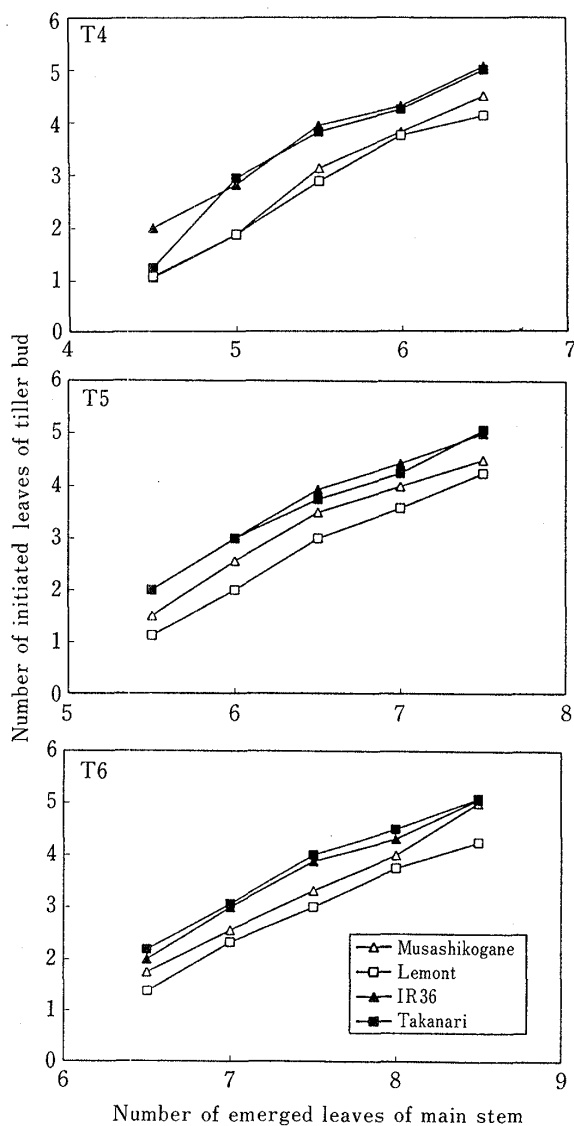


Fig. 3. Relationship between the number of initiated leaves of tiller bud and the number of emerged leaves of main stem of 4 rice cultivars at different tillering positions (T4, T5, T6).

品種においても分げつ芽の着生節位が高くなるにもなって大きくなった(第5図)。品種間を比較すると、分げつ芽の幅は、第4分げつ芽ではIR36で最も大きかったが、第7, 8分げつ芽ではむさしこがねとタカナリで大きかった。このように分げつ芽の幅の品種間差異は不明確であった。しかし、いずれの品種においても分げつ芽着生部の主茎の直径に対する分げつ芽の幅は、IR36, タカナリ, むさしこがね, Lemontの順で大きかった(第6図)。こ

の順位は、分化葉数差の順位と一致していた。

考 察

イネ科作物の分げつ芽の分化・発育は、主茎の葉の分化・発育と密接に関連しているので^{9,12)}、分げつ芽の発育様式は、主茎の分化葉数を時間軸とすることによって正確に解析できると思われる。しかし、イネにおいては、主茎の分化葉数と葉齢の差異は栄養生長期を通じてほぼ一定であるため、測定の容易な

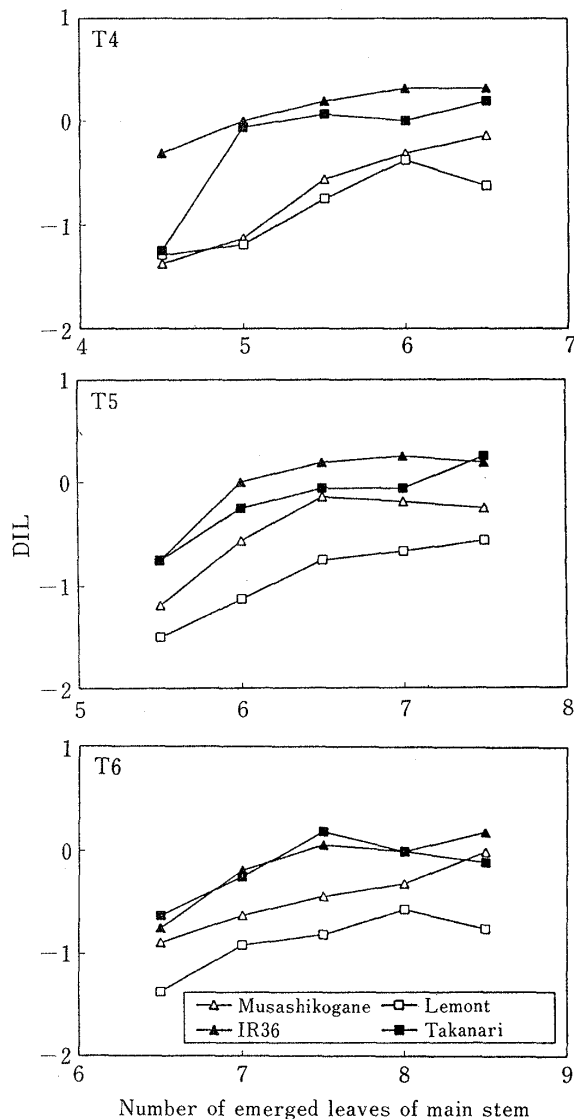


Fig. 4. Relationship between the difference of initiated leaves (DIL) and the number of emerged leaves of main stem of 4 rice cultivars at different tillering positions (T4, T5, T6). DIL is given by following equation:

$$DIL = (\text{the number of initiated leaves of tiller bud}) - \{(\text{the number of initiated leaves of main stem}) - (N+2)\}.$$

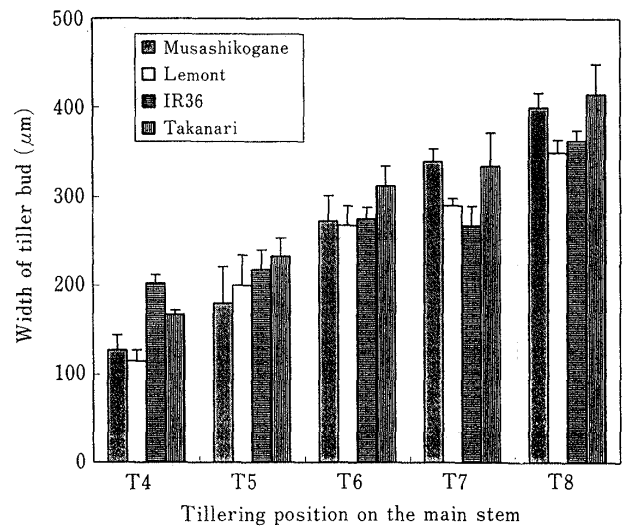


Fig. 5. Differences of the width of tiller bud at the different tillering positions among 4 rice cultivars. Bars in the figure show standard deviation (n=4).

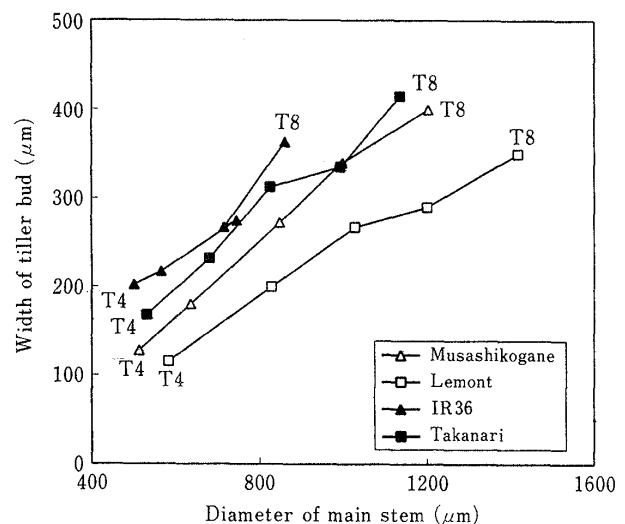


Fig. 6. Relationship between the width of tiller bud and the diameter of main stem attaching the tiller bud at the different tillering positions of 4 rice cultivars.

主茎の葉齢を時間軸として分げつ芽の發育様式が解析されることが多かった^{3,7,12)}。本研究においても、主茎の葉齢が等しい場合、主茎の分化葉数と葉齢の差異は、いずれの品種においてもほぼ同じであったので (第1表)、従来の知見と容易に比較できる主茎の葉齢を時間軸として用いた。また、分げつ芽と主茎の葉の分化の関係については分化葉数差を用いて解析を進めた。一方、分げつ芽の着生節位が異なる分げつ芽の發育様式を比較する場合には、主茎の葉齢と分化葉数の差異に注意する必要があるが、両者の差異は第4分げつ芽から第6分げつ芽の間では比較的小さいものと思われる。

花田⁹⁾は、日本型品種について主茎の葉齢がNから(N+2)に増加する間に第N分げつ芽においては約3枚の葉が分化すると報告している。本研究では、インド型品種も含めた4品種につき、ほぼ同様の發育様式を示すことを明らかにした (第3図)。さらに、この過程を詳細にみると、分げつ芽の葉の分化速度は、主茎の葉の分化速度よりも大きい、しだいに主茎の葉の分化速度と等しくなっていく (第4図)。これに対して、関谷⁹⁾および松葉⁹⁾の報告は、分げつ芽の葉の分化速度は、一度小さくなり、再び大きくなることを示唆していると判断される。このように実験結果が若干異なっている原因としては、葉の分化の判断や時間軸の取り方が異なっていたことが挙げられる。品種間を比較すると、分化葉数差は、すでに主茎の葉齢が(N+0.5)の時期において、IR36、タカナリ、むさしこがね、Lemontの順に大きかった。このことから、分化葉数の品種間差異は分げつ芽の發育の初期過程から生じているものと推察される。

主茎の葉齢に対する分げつの出現時期は、正確に判断することはできなかったが、分げつ芽の分化葉数や分化葉数差から判断すると、IR36、タカナリ、むさしこがね、Lemontの順に早くなると推察される。なお、夏ら¹¹⁾は半矮性遺伝子 *sd-1* を持った品種や系統は、主茎の葉齢に対する分げつの出現時期が若干早くなると報告している。しかし本研究の供試品種の中で、少なくともIR36とLemontは半矮性遺伝子 *sd-1* を持っていると思われるが、両品種の間にも分げつ芽の分化葉数に大きな差異が認められた。このことから、半矮性遺伝子 *sd-1* の効果よりも、日本型品種とインド型品種という遺伝的な背景の違いの方が分げつ芽の發育様式を強く規定しているのではないかと推察される。

分げつ芽の幅は、いずれの品種においても分げつ芽の着生節位が高くなるに伴って大きくなった (第5図)。これは栄養生長期においては葉の長さや幅¹³⁾、茎の直径¹⁴⁾が求頂的に大きくなることと対応した現象であると考えられる。また、主茎の分化葉数から葉齢を引いた値が葉齢の増加に伴って大きくなったことも (第1表)、葉齢を時間軸として測定した分げつ芽の幅に影響を及ぼすと考えられる。一方、分げつ芽の着生部分の茎直径に対する分げつ芽の幅は、IR36、タカナリ、むさしこがね、Lemontの順に大きかった (第6図)。このことは、主茎の茎頂基部から分げつ芽が分化する時期が、IR36、タカナリ、むさしこがね、Lemontの順に早かったことを示唆している。

以上のように、分げつ芽の分化葉数および幅という視点からみると、インド型品種は日本型品種よりも主茎の發育に対する分げつ芽の發育が進行していると推察された。このことは生殖生長期においてインド型品種は日本型品種よりも穂軸の發育に対する1次枝梗の發育が進行しているという仮説¹⁾と基本的に一致していた。また、分げつ芽の分化葉数および幅の品種間差異はいずれも分げつ芽の發育の初期過程に生じると推察された。今後、分げつ芽の發育様式の品種間差異が生じる機構や分げつ芽の分化葉数と幅の因果関係を明らかにするためには、分げつ芽の發育のより初期過程について研究する必要がある。

謝辞: 本論文について貴重な助言を頂いた東京大学大学院農学生命科学研究科の根本圭介博士に深く感謝します。

引用文献

1. 福嶋 陽・秋田重誠 1997. イネにおける穂軸の大維管束の走向と分化時期の品種間差異. 日作紀 66: 24—28.
2. 後藤雄佐・星川清親 1988. 水稻の分げつ性に関する研究. 第1報 主茎と分げつの生長の相互関係. 日作紀 57: 496—504.
3. 花田毅一 1977. 水稻における分げつ芽の分化ならびに發育に関する研究. 東教大農紀要 23: 43—137.
4. 片山 佃 1951. 稲・麦の分蘖研究. 養賢堂, 東京. 1—117.
5. Mackill, D.J. 1995. Classifying japonica cultivars with RAPD markers. Crop Sci. 35: 889—894.
6. 松葉捷也 1991. 稲の分げつ体系の新しい見方. 10. 主稈とその分げつ芽における葉原基の分化・生長の推移. 日作紀 60 (別1): 260—261.
7. 関谷福司 1959. 水稻幼作物の分蘖原基および分蘖芽

- に関する研究. 第7報 分蘖原基及び分蘖芽の発育過程. 日作紀 27:75—76.
8. ——— 1977. ———. 第12報 分げつ原基および分げつ芽の分化および生長について. 日作紀 46:474—482.
9. Sharman, B.C. 1940. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Ann. Bot. 6:245—282.
10. ——— 1943. Tannic acid and iron alum with safranin and orange G in studies of the shoot apex. Stain Tech. 18:105—111.
11. 夏宝森・花田聡一・菊池文雄 1991. イネにおける半矮性遺伝子の形質発現に関する研究. 第2報 分げつの出現と発育. 日作紀 60:373—379.
12. 山崎耕宇 1960. 生育条件を異にした作物の形態発育に関する基礎的研究. II. 水稻・小麦における分げつ芽の発生について. 日作紀 28:262—265.
13. ——— 1963. 水稻の葉の形態形成に関する研究. II. 葉位を異にした場合の葉の発育の相違について. 日作紀 32:81—88.
14. ———・根本圭介 1986. 水稻の主茎軸上における葉, 茎, 根の形態的推移とその相互関係. 日作紀 55:236—243.
-