

## 水稻の茎における伸長と肥大の相対生長

誌名	日本作物學會紀事
ISSN	00111848
著者	根本, 圭介 山崎, 耕宇
巻/号	58巻1号
掲載ページ	p. 55-59
発行年月	1989年3月

## 水稻の茎における伸長と肥大の相対生長

根本 圭介・山崎 耕宇

(東京大学農学部)

昭和63年7月25日受理

**要 旨**：水稻の茎の伸長生長と肥大生長の間関係を検討した。すなわち、経時的に採取した材料（品種：日本晴，むさしこがね，土橋1号）を対象とし，主茎を構成する個々の要素の茎部分の長さや直径を比較した。

茎部分の伸長と肥大の相対生長に着目した場合，個体の發育相の轉換期をほぼ境として，異なる2つの生長様式を認めることができた。すなわち，栄養生長期には，發育中の茎部分の長さや直径との間に一定の直線的な関係（アロメトリー）が認められた。一方，個体の發育相が生殖相に轉換し，著しい節間伸長が始まるのに伴い，このような関係は認められなくなり，両者の関係は，伸長の側に偏るようになった。

この，生殖相における伸長の優先傾向は，盛んに介在生長を行う茎部分だけではなく，より茎頂に近い若い茎部分においても認められた。このことから，相轉換に伴う茎の特異な生長は，従来指摘されてきたように介在生長のみによって特徴づけられるものではなく，むしろ介在生長をも含むより包括的な生長経過とみるべきものと考えられる。

**キーワード**：アロメトリー，イネ，茎の生長。

**Allometric Relationships between Axial and Radial Stem Growth in Rice Plants** : Keisuke NEMOTO and Kou YAMAZAKI (*Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

**Abstract** : Allometric relationships between axial and radial stem growth in rice plants (cvs. Nipponbare, Musashikogane and Dobashi 1) were examined based on developmental studies on successive stem segments (= frusta) composing the main stem. During the vegetative phase of the plants, the development of each stem segment followed a uniform pattern represented by an allometric regression of its diameter v. length. At the beginning of the reproductive phase, however, most of immature stem segments shifted from this allometry to more elongating side. Such abrupt change in segment shape was mainly caused by the concurrent activity of intercalary meristem located in the lower part of stem segments whose corresponding leaf had just emerged. However, in the upper stem segments, which also exhibited the same tendency to elongate though less pronounced, the growth prevailed throughout the whole organs and definite intercalary meristems were not yet recognized. These results suggest that the characteristic stem development associated with the transition from vegetative to reproductive phase of the plants does not necessarily depend upon activities of their intercalary meristems alone.

**Key words** : Allometry, Rice plant, Stem growth.

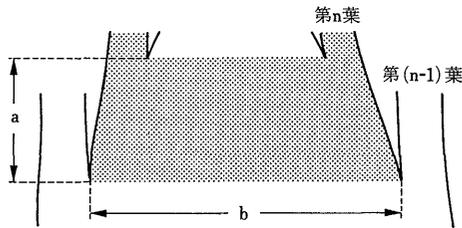
さきに著者らは，水稻の茎の發育経過を觀察している過程で，個体の發育相が栄養相から生殖相へ轉換するのと相前後して，著しい節間伸長が開始する一方，茎の肥大が抑制されることを見いだしたり，このような事実は，茎の生長を検討する場合，その伸長と肥大の相互関係に着目する必要があることを示唆するものと考えられる。

イネ科植物の茎の生長を特徴づける節間伸長については，これに関与するとされている茎の介在生長の消長と関連づけて，従来より数多くの形態学的研究が行われてきた。しかし，茎の伸長と肥大とが相互にいかなる関係をもって進行するかを定量的に調べた研究例はない。本研究では，経時的に採取した水稻を対象にして，とくに個体の發育相が栄養相から生殖相へ轉換する前後の時期に焦点を当てて，茎の伸長と肥大の量的関係を調べた。

### 材料と方法

1986年，東京大学農学部圃場において，水稻品種日本晴，むさしこがねおよび土橋1号を1/2000 a ワグナーポット（田無畑土壌を充填）に湛水栽培した。播種は5月12日に行い，6月13日（主茎の第6葉が出葉中）に1ポット当り4株（1株1個体）を移植した。肥料は，基肥として硫酸アンモニウム，過リン酸石灰および塩化カリウムを，ポット当り成分量にして各1g 施し，追肥は行わなかった。

材料の採取は主茎の第9～14葉の各葉の葉身が最終長のおよそ1/2 出葉した時期（以下，それぞれ出葉中の葉の番号をとって，「第9葉出葉期」，…，「第14葉出葉期」と呼ぶことにする）および出穂期に行い，個体ごと FAA（ホルマリン・酢酸・アルコ



第1図 茎部分長および茎部分直径の測定部位を示す模式図。

分けつ芽を含む正中面に直交する縦断面を示す(このような縦断面では、同一葉位の葉の断面が両側に等しく認められる)。

- a: 第n要素の茎部分長,  
b: 第n要素の茎部分直径。

ール)で固定、保存した。これらの材料について、主茎各要素の「茎部分長」(茎部分の長軸方向の長さ。具体的には、相上下する2葉の葉腋間の長軸方向の距離をさす。第1図a)と「茎部分直径」(分けつ芽を含む正中面に直交する縦断面において観察される茎部分下端部一つ下の要素の葉の葉腋部一の直径をさす。第1図b)を、実体顕微鏡下で測定し、それぞれ茎部分の長さとして便宜的な指数とした。その場合、測定は原則として、実体顕微鏡下で測定可能な部位、すなわち出葉中の葉を含む要素を基準とし、その一つ上から2つ下までの4要素の茎部分を対象として行った。これらの茎部分はいずれも未成熟(以下、「未成熟」という用語を、「最終的な大きさに達していない」という意味で用いることにする)の段階にあった。測定後の材料は、さらに通常のパラフィン法にしたがって茎頂近傍を縦断切片とした後、サフラニン・ファストグリーン2重染色を施し、光学顕微鏡下で茎頂近傍の形態(葉原基の形成状態など)を観察した。

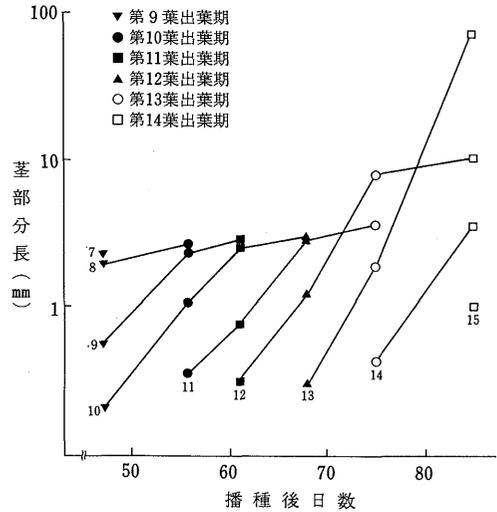
## 結 果

### 1. 主茎の止葉葉位

第14葉出葉期および出穂期に採取した5個体を対象として主茎の止葉葉位をみると、いずれの品種においても、15と16のものが混在していた。なお、茎部分長が5mm以上である茎部分を伸長節間とみなす<sup>9)</sup>と、日本晴およびむさしこがねではほぼ第12要素から上の要素の茎部分が、また土橋1号ではほぼ第11要素から上の茎部分が、それぞれ伸長節間に相当していた。

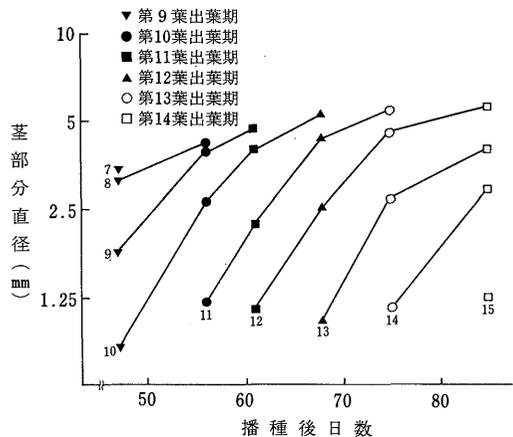
### 2. 茎部分の長さおよび直径の経時的変化

各品種とも、第9~14葉出葉期の各時期に採取し



第2図 要素別にみた茎部分の伸長の経過(日本晴)。

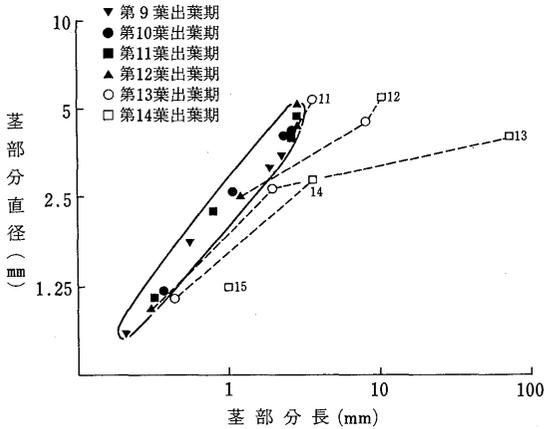
縦軸は対数尺で示し、図中の数字は要素番号を示す(第3図も同様)。



第3図 要素別にみた茎部分の肥大の経過(日本晴)。

た材料からそれぞれ標準的な生育を示した1個体を選び、主茎の未成熟の茎部分(第7~15要素の茎部分がこれに該当する)について茎部分長と茎部分直径の経時的変化を観察した。

日本晴についてみると、第7~15要素の茎部分の伸長は、順次、低位の要素から高位の要素に向かって進行した(第2図)。これら各要素のうち、第12要素から上の要素の茎部分は成熟時に伸長節間になるものであったが、その著しい伸長(いわゆる節間伸長に当たる)は第13葉出葉期(播種後75日目に相当)および第14葉出葉期(播種後85日目に相



第4図 茎部分長と茎部分直径との関係(日本晴).

実線で囲まれたプロットは、アロメトリーのみられた時期の茎部分を示す。第11~14要素については、その後の経過を、順次、破線でつないで示した。第15要素については、若い1時期の測定結果を示した。縦軸、横軸は対数尺で示し、図中の数字は要素番号を示す(第5、6図も同様)。

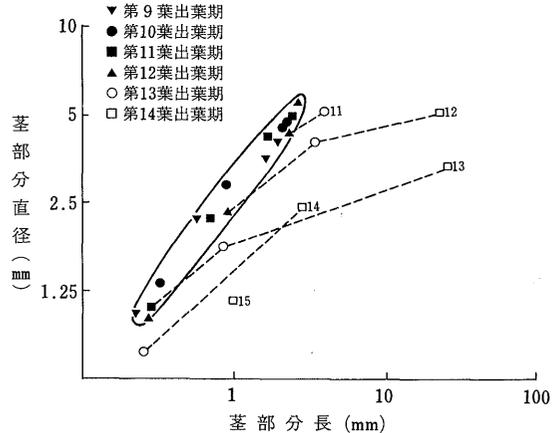
当)の主茎で認められた。なお、この13葉出葉期の主茎は、その茎頂において第17葉に相当する葉原基(第15ないし第16葉が止葉になるとすれば、実際は第2ないし第1苞原基に当たる)が始原した直後のものであった。これらの要素の茎部分の肥大も、順次、低位の要素から高位の要素に向かって進行した(第3図)。

図示しなかったが、まったく同様の傾向は、むさしこがねおよび土橋1号においても認められた。ただし、土橋1号では、他の2品種と異なり、節間伸長が第12葉出葉期(播種後68日に相当)の主茎においても起こる場合もみられた。

### 3. 茎部分の肥大と伸長の相対生長

つぎに、前項で得た個々の茎部分長と茎部分直径の測定値を対応づけて両対数グラフの上にプロットし、発育にともなう両者の間の関係の推移、すなわち肥大と伸長の相対生長を調べた(第4~6図)。

日本晴についてみると(第4図)、第9~12葉出葉期(図中の黒印)の主茎においては、両者の間に直線的な関係(アロメトリー)がみられた。しかしながら、第13、14葉出葉期(図中の白抜き印)の主茎では、これとは異なる特異な様相が認められた。すなわち、第13葉出葉期に、成熟直前の状態にあった第11要素の茎部分の測定値は、上記したアロメトリーに位置するものとみられたが、出葉の

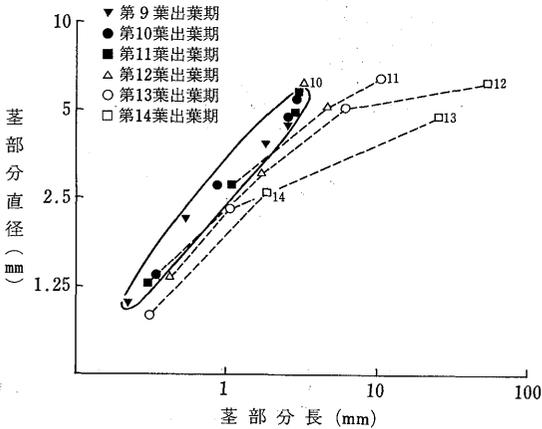


第5図 茎部分長と茎部分直径との関係(むさしこがね)。

完了直後の状態にあった第12要素の茎部分(さきに述べたように節間伸長がみられた)の測定値は、上記のアロメトリーからずれて茎部分長の側に著しく偏っていた。なお、相対生長よりみたこのような伸長の優先傾向は、より高位の若い要素についても認められた。すなわち、第13要素から上の要素のプロットも、上記のアロメトリーからずれて、茎部分長が相対的に大となる傾向を示した。第14葉出葉期の主茎についてみると、観察したいずれの要素(第12~15要素)も上記のアロメトリーからずれており、しかも茎部分長が相対的に大となる傾向はさらに著しかった。なお、第11要素以下の要素について第4図に示した結果は、成熟直前までの測定値にもとづいている(第2、3図参照)ことから、最終的な茎部分の長さとの関係が、上記したところから大きくはずれることはないともて差し支えない。

むさしこがねにおいてもほぼ同様の結果が得られた(第5図)。すなわち、第9~12葉出葉期(図中の黒印)の主茎においては茎部分長と茎部分直径との間にアロメトリーがみられた。第13葉出葉期の主茎(この場合も第17葉に相当する葉原基が始原した直後のものであった)および第14葉出葉期の主茎では、観察を行ったすべての要素(第11~15要素)において茎部分長が相対的に大となった。

土橋1号では(第6図)、第9~11葉出葉期(図中の黒印)の主茎において、茎部分長と茎部分直径との間にアロメトリーが認められた。第12葉出葉期の主茎(この場合は、第16葉に相当する葉原基が始原した直後の状態にあった)では、第10要素



第6図 茎部分長と茎部分直径との関係(土橋1号)。

(茎部分が成熟直前の状態にあった)を除く要素(第11~13要素)において茎部分長が相対的に大となった。第13, 14葉出葉期の主茎では、観察を行ったすべての要素(第11~14要素)で茎部分長が相対的に大となった。

### 考 察

以上、本研究で得た結果は、茎の伸長と肥大とが相互に密接に関連しているとともに、そのような関係(相対生長)が個体の発育に対応して変化することを示すものとみることができるといえる。

1. 本研究では、茎部分の生長様式を、各要素の茎部分の伸長と肥大の間の相対生長という視点から検討した。その結果、ある特定の時期(第12~13葉出葉期)までは、茎部分長と茎部分直径との対応関係を両対数グラフの上にプロットした場合、両者の間に直線的な関係(アロメトリー)の成り立つことが明らかとなった(第4, 5, 6図)。このことは、この特定の時期までは、茎部分長の相対生長率と茎部分直径の相対生長率との間に一定した比率が保たれていること、いいかえれば、茎部分の伸長と肥大の間には一定のバランスが保たれているということを意味している。

一般に、個体や器官の種々のディメンション(長さ、幅、面積、容積など)相互の関係が生長に伴っていかに変化していくかを問題とする相対生長の概は、それら個体や器官の生長様式を解析する上で重要な手がかりを与えるものと考えられている<sup>2)</sup>。従来、茎の生長を相対生長に着目して検討した例はみられず、この点で本研究が明らかにした茎部分長と

茎部分直径の間のアロメトリーは、茎の生長を特徴づける現象の1つとして注目し値する。

2. 前項で述べた未成熟の茎部分における茎部分長と茎部分直径の間のアロメトリーは、個体の発育のある時期になると認められなくなり、その後の伸長と肥大の関係は、観察を行ったいずれの茎部分においても、伸長の側に著しくずれるようになった(第4, 5, 6図)。相対生長におけるこのような変化は、ある特定の時期を境にして、茎の生長様式が一斉に変わるということを示唆している。本研究での測定は、3品種の主茎に限って行われたものではあったが、上述した傾向はいずれの品種をも通じて、きわめて明瞭にあらわれていた。

ただし相対生長に変化の起こるこの特定の時期を、個体の発育段階と厳密に対応づけることは難しい。なぜなら、用いた各品種を通じて、止葉葉位はいずれも16または15であり、いずれも1葉位の変動を示したからである。土橋1号を例にとると、第16葉に相当する葉原基が始原した時期(第12葉出葉期)より相対生長の転換が認められた(第6図)が、この茎の第16葉に相当する葉原基が止葉になるか、あるいは第1苞になるかは、発育途上の材料を対象とした場合には明確にできない。同様の不明確さは他の2品種にも認められたところであり、相対生長に変化の起こる時期について品種間差を論ずることも、現段階ではできない。これら諸点については、十分な数の材料を用いて、さらに検討する必要があるが、いずれにしても止葉、あるいは第1苞が始原してくるような時期、すなわち、個体の発育が栄養相から生殖相へ転換する時期と相前後して上記した特異な生長が始まるとみて、大きな誤りはなからう。

3. 生殖相への転換と相前後して起こる特異な茎の生長を考える上で問題になるのは、この型の生長様式が節間伸長といかなる関係にあるかということである。この時期以降における茎の伸長の優先が、一部の要素に節間伸長をもたらすことはすでにみたとおりである。しかし、著者らの観察した茎の生長の時間的経過は、以下に述べるように、従来指摘されてきた節間伸長の時間的経過と必ずしも一致するものではなかった。

イネ科植物において、従来より節間伸長と呼ばれてきた現象は、介在生長(intercalary growth, ほぼ成熟に達した組織の間に存在する介在分裂組織の活動にもとづく生長と定義される)によってもたら

される茎の著しい伸長生長であり<sup>4)</sup>、それらは、葉の伸長がほぼ完了した要素において起こるとされてきた<sup>5)</sup>。このような知見にもとづいて、節間伸長は茎を構成する一連の要素において、基部より順次向頂的に進行していくものと理解されてきている。

しかしながら、本研究で、伸長と肥大の間の相対生長に着目して得られた結果は、葉の伸長がほぼ完了した要素に限らず、より若い要素においても上記した特異な生長が同時併行的に生起することを示すものであった(第4, 5, 6図)。このような生長様式の転換は、茎部分の伸長と肥大の相対生長を検討した結果見いだされたものであり、第2, 3図のように茎部分の伸長あるいは肥大の過程を個別に図示する限りにおいては、決して顕著なものとしては認め難い性質のものである。これらのより若い茎部分には成熟した組織は存在せず、したがって、生長様式の転換以降における特異な茎の生長は、必ずしも定義通りの介在生長にのみもとづくものではないということになる。とくに、このような生長様式の転換は、茎の未成熟部位の広範にわたって一斉に始まるものであって、決して基部より順次向頂的に進行していくものではない、という点に、際だった特徴がある。

以上、相対生長を通してみた生殖相の茎の生長の動態は、節間伸長をもつばら介在生長にもとづくとする従来の知見とは、必ずしも一致しないものであ

った。むしろ、この發育段階の茎の生長は、介在生長をも含むより包括的な生長過程によってもたらされるものとするべきものではなかろうか。ただし、本研究では組織学的な面に立ち入って検討するには至らなかった。また、發育相の転換とは無関係に起こる茎の著しい伸長(浮稻等に見られる)については、別途検討する必要がある。さらに詳細な検討は今後の課題としたい。

謝辞：本研究で用いた種子の一部は、農林水産省農業研究センター稲育種研究室より頂いた。厚くお礼申し上げる。

### 引用文献

1. Buchholtz, M. 1920. Über die Wasserleitungsbahnen in den interkalaren Wachstumszonen monokotylar Sprosse. Flora 114: 119—186.
2. Gould, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev. 41: 587—640.
3. Kufman, P. B., S. J. Cassell and P. A. Adams 1965. On nature of intercalary growth and cellular differentiation in internode of *Avena sativa*. Bot. Gaz. 126: 1—13.
4. 根本圭介・山崎耕宇 1986. 水稻主茎における茎の伸長、肥大と1次根の形態との関係. 日作紀 55: 352—359.
5. 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.
6. 末次 勲 1968. 水稻の節間伸長開始期に関する研究—茎の形成上の發育段階—. 日作紀 37: 489—498.