水稻の葉の形態形成に関する研究

1. 葉の発育経過に関する一般的観察*

山 崎 耕 宇

(東京大学農学部)

緒 言

一般に成熟葉の外部形態および組織構造が、その葉の発育する際の環境条件や、植物体上の位置によって、著るしく変化することは周知のところであるが、これらの変化の由つて来たとを、葉の発育との関連に着目して検討している研究は、きわめて少ない。高等植物の葉は、生長点基部に生ずる隆起として発生し、その後、種々の分裂組織の働き^{註1)}によつて発育し、各種の組織分化を伴ないつつ、成熟葉となるのであるが、この間の、葉の発育のそれぞれの段階の特性と、成熟葉の外部形態ないし組織構造の変化とを対応させて考察しようとする試みは、断片的に、二、三、行なわれている¹⁾¹⁰⁾¹⁴⁾に過ぎない。

著者は、水稻の成熟葉における外部形態および組織構造の変化を、葉の発育との関連に着目して検討しようとするものであるが、まず、これらの観察を行なう前提として、水稻の葉の発育経過そのものが、適確に把握されなければならないと考えた。従来文献をみると、水稻以外の植物については、葉の全発育経過を観察したもの¹⁾が、二、見うけられる³⁾⁹⁾が、水稻に関しては、維管束系の分化を中心にして、部分的には、かなり詳細な観察結果が報告されている⁴⁾⁵⁾⁶⁾にもかかわらず、充分であるとはいえない。著者は、すでに¹⁵⁾、水稻の葉の発育段階が、環境条件や葉位に関係なく、一定の経過をたどることを明らかにしたが、本報においては、それぞれの発育段階における水稻葉の、外部形態および組織構造の特徴をまず明らかにしておきたい。

本研究は、野口弥吉教授(現名誉教授)の御指導のもとに始められ、引続き、川田信一郎教授の御指導のもとに完成したものである。ここに記して、両先生に厚く御礼申し上げる。

観察材料および方法

観察材料には、主として、水稻千本旭を用い、また場合によっては、水稻農林22号をも併せ用いた。種子をコンクリート製枠(50×50 cm)に直播し、標準施肥量を与えて生育させ、主稈に発育する葉を観察の対象とした^{註2)}。

材料の採取に当つては、つぎのような注意が払われた。すなわち、すでに著者¹⁵⁾によつて明らかにされ

たことであるが、水稻においては、発育の全期間を通じて、また、環境条件の変動にかかわらず、生長点における葉の発生と、外観的に認められる葉の抽出開始とが、ほとんど完全に同調しているということで、材料の採取は、葉が抽出を開始する時期を選んで行なわれた。

採取した材料の一部は、そのまま顕微鏡のもとで解剖して検鏡に供し、他は、FAA 固定液によつて固定し、その多くは、paraffin 法による縦断(6~10 μ)および横断(10~15 μ)切片として観察したが、また、徒手切片法をも併用した。染色には Haidenhein の鉄明ばん haematoxylin, fast green, crystal violet, safranin を用い、単染色あるいは二重染色を行なつた。また、表皮系および維管束系の観察には、NaOH 溶液によつて組織を透明化する方法¹⁴⁾¹⁶⁾を用いた。

観 察 結 果

水稻においては、発育の全期を通じて、葉原基の発生と葉の抽出との間には、時間的に密接な関係が存在する¹⁵⁾。すなわち、任意の葉の葉身先端部が、下の葉の葉鞘から抽出を開始する時期には、内部の生長点近傍には、発育段階を異にする4個の葉原基ないし幼葉^{註3)}が存在し、この内、若い方の葉原基は、生長点基部に出現したばかりの隆起の状態にある(第2図)。これらの葉原基ないし幼葉を、若いものから順に、 $P_1 \cdot P_2 \cdot P_3 \cdot P_4$ と呼ぶことにすると、抽出を開始した葉は P_5 さに、らに一枚下の展開をほとんど完了した葉は P_6 に、それぞれ相当する。以下、各発育段階にある葉原基ないし幼葉の外部形態(各項目の(1)に示す)および組織構造(各項目の(2)に示す)の特徴を記載して行く。

I. P_1 (1) 生長点側部に出現したばかりの、わずかな隆起の状態にある。

(2) この隆起は、生長点を構成する細胞群のうち、最外層に位置する細胞の periclinal な分裂に起因し(第

註1) 分裂組織の働きとは、分裂組織を構成している細胞が、分裂・伸長することを意味している。また、これらの細胞が、もはや、分裂・伸長しなくなった場合、この分裂組織の働きは消滅したものとした。

註2) 分けつ茎に発育する葉も、その発育様式は、主稈のそれに準ずるものと考えられる。

註3) ここでは、発生して間もない若い状態のもの(P_1, P_2)を葉原基、それより発育したもの(P_3, P_4)を幼葉と、それぞれ呼ぶことにする。

* 昭和38年3月7日受理

3 図), この部分が, 頂端分裂組織 (apical meristem, 第 1 図参照) として, 葉原基の発育に参与している。P₁ の隆起には, いまだ組織の分化は全く認められず, 全体が分裂状態にある。

2. P₂ (1) 葉原基は高さ^{註4)}を増すと同時に, 側方へ伸びた分裂組織, すなわち葉縁分裂組織 (marginal meristem, 第 1 図参照) の働きによつて, 生長点基部を取囲む隆起 (いわゆる collar of meristematic region⁹⁾) を形成し, フード状に生長点をおおい始める (第 4 図, A)。また, これと時を同じくして, 中肋基部腹側が, 腹側分裂組織 (ventral meristem¹³⁾, 第 1 図参照) の働きによつて膨大してくる (第 5 図, A)。

(2) P₂ は, いまだ全体が分裂状態にある。しかし, 中肋基部の背側寄りの部分に, 2, 3, の維管束の分化が, 極めて始源的な状態であるが確認される (第 5 図, A, B)。これらの維管束は, 将来, 中肋の大維管束となるもので, 最初, 葉原基の基部に分化し, 向頂的に発達して行く。

3. P₃ (1) P₂ に比べ, 著るしく大きさを増し, 生長点および近傍の諸器官を, 完全におおつてしまう (第 4 図, B)。これは, 葉縁分裂組織および葉面全体に分布する基本分裂組織 (ground meristem, 第 1 図参照) の働きによつて, 幼葉が葉長を増すと同時に, 横方向への拡がりをもつようになるために起る現象である。NaOH 溶液で加熱処理し, 幼葉を展開してみる (第 6 図) と, 中肋から葉縁に向つて配列する多数の細胞列を観察することができるが, これらは, 基本分裂組織の働きによつて生じた細胞列であると考えられる。

(2) P₃ の先端部には, 毛茸の分化が認められる (第 4 図, B)。このことは, それまで働いていた頂端分裂組織が消滅した^{註1参照)}ことを意味する。これに引続いて, 頂端につながる葉縁分裂組織も, 頂端附近から, 次第にその働きを失つて行くものと考えられる。腹側分裂組織による P₃ の中肋の膨大は, P₂ よりさらに著るしい (第 2 図, 第 5 図, B)。大維管束の分化は P₂ においてはじまるが, P₃ においては, 次第に葉縁に向かう。さらに, これら大維管束にはさまれて, P² における大維管束のような始源的状態で, 小維管束が分化し始めるのが認められる (第 5 図, A, B)。葉縁においては, 維管束の分化は, 他の部分におけるほど明瞭でなく, 段階的にみて, 若干おくれる傾向がある (第 5 図, A, B)。表皮についてみると, 先端部に毛茸の分化が観察されるほかは, いまだ見るべき組織分化は起つていない。

4. P₄ (1) P₄ がそれより若い葉原基ないし幼葉と全く異なる点は, 葉耳・葉舌の発生によつて, 葉身と葉鞘が確然と区別されるというところである。すなわち, 腹側分裂組織の働きによつて, 中肋腹側の膨大は, この段階においてさらに著るしくなるが, この膨大部

第 1 図 葉原基ないし幼芽における種々の分裂組織の分布状態を示す模式図。

A : 頂端分裂組織 (apical meristem)
M : 葉縁分裂組織 (marginal meristem)
G : 基本分裂組織 (ground meristem)
V : 腹側分裂組織 (ventral meristem)
I : intercalary meristem

分の基部に近い腹側の表皮細胞に periclinal な分裂が起つて, 葉舌が形成されるのである (第 2 図)。

外観的には, P₄ は P₃ に比べ著るしく細長く伸長し, 葉身と葉鞘の境界は, 葉縁のくびれによつて確認できる (第 4 図, C)。この境界より上の葉身は, 著るしい横方向への拡がりをみせ, ひだを作りながら捲いているのに対し, くびれより下の葉鞘では, この傾向はわずかししか認められない。P₄ を NaOH 溶液で加熱処理し, 組織を透明化すると同時に柔軟にして展開してみる (第 7 図) と, この段階の幼葉の形態を観察することができる。すなわち, P₄ の外部形態および葉脈の走向は, ある種の双子葉植物や, 禾本科以外の単子葉植物のそれに, きわめて類似しているのである。

(2) P₄ においては, 葉身の大維管束は羽状に配列し, 詳細に観察すると, これら大維管束の間に, 1 ~ 8 本の小維管束が大維管束に平行に走っているのが認められる。これら小維管束の内 1 本は葉鞘につながっているが, 他のものは, 先端, 基部ともに, 盲端に終っている。これらの小維管束群は, 幼葉が P₃ から P₄ の段階に発育するに伴つて, すでに分化している大維管束の間の部分が基本分裂組織の働きによつて拡大され, その部分に新しく生じたものであつて, ほとんど等間隔に平行に配列している。また, P₄ においては, 中肋腹側に腹側小維束の分化が観察される。すなわち, これらは葉身の基部近くで分化を開始し, 向基, 向頂の両方向に分化が進み, 両端とも盲端として終っている。

平行に走る大小維管束は, P₄ で分化を完了する (葉縁にも維管束が分化し, したがつて, 葉縁分裂組織の働きは消滅する^{註1参照)}。これらの維管束群とは別に P₄ においては, 葉身先端より向基的に維管束連絡¹⁶⁾が

註 4) 中肋の基部から先端までの長さを示す。幼葉の場合には, 同じものを葉長と表現することにする。

第2図. 生長点近傍の葉原基ないし幼葉の配列を示す縦断面. $P_1 \sim P_5$ はそれぞれの發育段階にある葉原基ないし幼葉の中肋部を示す. V; P_3 および P_4 の中肋腹側が腹側分裂組織の働きによつて膨大した状態を示す. L; P_4 葉縁部にみられる葉舌の分化. $\times 100$.

第3図. 生長点近傍縦断面. P_1 の矢印は最外層細胞に periclinal な分裂が起り、葉原基 P_1 の隆起の形成される部位を示す. P_2 , P_3 はそれぞれの葉原基ないし幼葉の中肋部を示し、Mは P_2 の葉縁に相当する隆起を示す. $\times 700$.

第4図. 各發育段階における葉原基ないし幼葉の実体図 A: P_2 . P_1 は隆起が小さく、 P_2 の葉縁におおわれて、ほとんど識別できない. S; 生長点. $\times 400$. B: P_3 . M; 葉縁. H; 分化を開始した毛岸. $\times 100$. CI: P_4 . L のくびれより上が葉身、下が葉鞘. CII: CI の模式図. 葉身において、ひだ(点線)を作つて横方向へ葉面の拡大が起つている状態を示す. $\times 60$.

第5図. 生長点近傍横断図. **A**: 拡大図. **S**; 生長点. $P_2 \sim P_4$; それぞれの発育段階にある葉原基ないし幼葉. **V**; 腹側分裂組織. P_2, P_3 における矢印は, P_2 においては太維管束の, P_3 においては小維管束の, 始源的分化開始の状態をそれぞれ示している. $\times 700$. **B**: **A** と同じ対象を縮小したもの. $P_2 \sim P_4$ はそれぞれの発育段階にある葉原基ないし幼葉. **V**; P_3, P_4 における腹側分裂組織による中肋部の膨大を示す. P_3 においては, 葉縁が分裂状態にあるが, P_4 では, 葉縁まで維管束が分化している. $\times 100$.

第6図. P_3 展開図. **M**; 中肋. 矢印方向に細胞列の規則正しい配列が認められ, 基本分裂組織の活動の様相を示している. $\times 250$.

第7図. P_4 の展開図. 羽状に展開している太い線が大維管束, その間をこれと平行に走るのが小維管束 **L**; 葉身, 葉鞘の境界部. この段階に平行維管束系の分化が, 葉身の葉縁まで完成しているのに注意されたい. $\times 60$.

第8図. 葉身における気孔の分化, 成熟. 各図ともに, 上方に実体図, 下方にその模式図を示した. 点をうつた細胞が気孔に分化する. いずれも $\times 800$. **A**: 表皮細胞に長短の区別が生じ, 長短細胞が交互に配列している. **B**: 短細胞を中心にして (註5参照) 分裂が起こり, 特異的な構造が生ずる. **C**: 中央の細胞がさらに二分して気孔の原型ができ上る. **D** 成熟した気孔. 開口部を識別しうるようになる.

分化しはじめ、平行に走る維管束を側方に連絡する。この維管束連絡の分化は、後に述べる intercalary meristem の働きが、向基的に消滅して行く^{註1}（参照）のと相対して、次第に基部に及んで行くのである。

P₃ において葉身先端部に毛茸の分化をみた表皮系は、P₄ では著しい組織分化をみせる。すなわち、毛茸は先端より向基的に分化して行くが、これよりさらに明瞭に観察されるのは、気孔の分化、成熟である。水稻の葉の表皮は、葉の長軸に沿って配列する細胞列よりなっており、維管束の両側に対応する表皮（向軸、背軸の両表皮についていえることであるが）の細胞列の1ないし2列から気孔が分化する。すなわち、幼葉の発育がある段階に達すると、この細胞列を構成する細胞に長短の差を生じ、長細胞と短細胞が交互に配列する（第8図、A）。この短細胞は、長細胞に比べて原形質が充実しており、やがて、この短細胞を中心にして^{註2}特異な分裂が起り、気孔の始源体ともいふべき特殊な構造が生ずる（第8図、B）。さらに、このうちの中央の細胞が分裂し

（第8図、C）伸長して、成熟した気孔^{註6}となるのである（第8図、D）。P₄ においては、幼葉の先端部にのみ成熟した気孔がみられ、基部方向に向つて、順次発達程度を異にしに分化中の気孔が観察されるのである。

5. P₅ (1) 葉身の先端は一枚下の葉の葉鞘から抽出を開始し、葉身長は、ほぼ成熟葉のそれに達しているが、葉鞘は数 mm の長さに過ぎず、いまだ未成熟の段階にとどまっている。

(2) 維管束連絡の分化は、葉身においては完了しているが、葉鞘においては、向基的に進行中である¹⁶（参照）。表皮についてみると、気孔の分化は、葉身、葉鞘の境界部近くに達し、それより先端寄りの大部分の気孔は、成熟している。場合によっては、気孔の分化が

註 5) 短細胞自身が分裂するのではなく、短細胞に接した隣の列の細胞の分裂によつて、このような構造ができるものと考えられる。

註 6) 気孔の成熟とは、孔辺細胞が正常の大きさに達し、開口部を明瞭に確認しうるのを指している。

第9図 葉長の発育段階別の変化と intercalary meristem の消長。
縦軸の葉長 (P₁, P₂ においては、葉原基の高さ) は対数尺で示しある
(主稈第6葉についての測定値である。)

向基的に進んで、すでに葉鞘に及んでいるのも観察される（段階的に進んだものである）が、葉鞘における気孔の分化は、葉身のそれと若干異なり、長細胞中に時たま短細胞が現われ、これが気孔に分化するという様式をとっている。

分裂組織に著目してみると、P₅ の葉身長は、ほぼ、成熟葉のそれに達しているから、分裂組織ないし伸長帯といわれる部分は、ほとんど消滅しているが、葉鞘は、依然として、さかんな分裂および伸長を行なっている。P₅ における頂端分裂組織の働きの消滅後、幼葉の長軸方向の伸長は、主として、intercalary meristem^{註7} の働きによるものとされている。しかし、実際にこの分裂組織を識別することは、著しく困難である。一般に、分裂組織は、原形質の充実した

註 7) 部間分裂組織ともいわれ、永久組織の間にはさまれた分裂組織を意味する。この分裂組織による生長を intercalary growth (部間生長) という。ここでは、intercalary meristem という呼称を、そのまま用いることにする（第1図参照）。

第1表 各發育段階における外部形態および組織の特徴一覽

発 育 段 階		P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅	P ₆
外 部 形 態		生長点基部のわずかな隆起	フード状に生長点をおおい始める	生長点近傍を完全におおつてしまう	葉耳・葉舌発生し、葉身、葉鞘の区別ができる	抽出開始。葉身長は、ほとんど成熟葉のそれに達する	展開完了。葉鞘長も、ほとんど成熟葉のそれに達する
葉 長 ※※		50 μ	260 μ	1.2 mm	8.0 mm	13.5 cm	25.0 cm
分 裂 組 織	頂端分裂組織						
	葉縁分裂組織						
	腹側分裂組織						
	基本分裂組織						
	intercalary meristem						
維 管 束	大 維 管 束						
	小 維 管 束						
	維 管 束 連 絡						
表 皮	毛 茸						※
	気 孔						※

P₁ ~ P₆ は特定な段階を示すものであるが、ここでは、一応その前後の時間的發育経過をも含めて表示した。分裂組織はその活動している期間を、また、維管束、表皮の場合は分化中の期間を、それぞれ示した。

※: intercalary meristem の消長に対応し、向基的に分化する性質のものである。

※※: 主稈第6葉についての測定値を示した。P₁, P₂ の場合は葉原基の高さを示している。

未分化の細胞群として識別され、細胞は小型であるが、intercalary meristem は、このような特徴を示していない。すなわち、この部分には、完全に分化した維管束が貫通し、また細胞自身も大型で、その多くは空胞化しているにもかかわらず、このような細胞群の中に、しばしば、細胞分裂の生起するのが認められるのである。

すでに述べたように、毛茸、気孔、維管束連絡のいずれについてみても、その分化、成熟は、幼葉の先端に始まり、それぞれの組織によつて若干の遅速はあつても、向基的に進行するものである。しかも、これらの組織の分化、成熟は、intercalary meristem の消長と対応して起こるものと考えられる。

ここでは、分化、成熟の経過を、最も明瞭に観察できる気孔に着目して、intercalary meristem の分布状態の推定を試みた。P₄ の段階において観察した(第8図)ように、気孔の分化、成熟は、いくつかの段階を経て完了する。幼葉の基部から先端に向つて観察を進めた場合、短細胞を中心とした特殊な構造を生ずるまでの部分を、ここでは、分裂帯; それより先端に向つて、気孔が成熟するまでの部分を伸長帯; さらに、それより先端寄りの部分を成熟部分、とそれぞれ呼ぶことにする。この場合、intercalary meristem は、分裂帯および伸長帯によつて占められる部分を指している。このような規定にしたがつて、幼葉における intercalary meristem の存在状態を観察してみると(第9図)、幼葉の發育に伴つて、intercalary meristem は増加

し、P₄ および P₅ の中間段階で最大(主稈第6葉の場合には、基部から2 cm 余り)に達する。この段階は、それまで、ほぼ一定の指数函数的増加を示していた葉長が、さらにこれを上回る著しい伸長を示す段階に相当している。さらに段階が進むと、成熟部分の増加に対応して、intercalary meristem は、急速に減少して行く。しかし、この段階においても、葉鞘は一段階前の葉身におけるごとく、著しい伸長を示すのである。

6. P₆ (1) 葉はほとんど展開を完了し、葉鞘長も、ほとんど成熟葉のそれに達する。

(2) intercalary meristem は、基部のきわめてわずかな部分(主稈第6葉の場合には基部0.2 mm)を占めるに過ぎず(第9図)、葉はこの段階で、ほとんどその形態の形成を完了したものと考えられる。

以上の観察結果をとり纏めて一表にしてみる(第1表)と、各發育段階に対応した分裂組織の消長、および各組織の分化の様相が把握できると思う。

考 察

水稻の莖葉部において、任意の一枚の葉の先端が抽出を開始した時、環境条件のいかんを問わず、また、植物体の發育程度の相違にかかわらず、内部に4個の發育段階を異にする葉原基ないし幼葉が含まれているという事実¹⁵⁾は、種々の条件下で發育する葉を比較する際の基準とすることができる。本報告は、このよ

うな見地に立つて、各發育段階を特徴づける種々の性質を、とくに分裂組織の分布および消長、維管束の分化、表皮の分化および成熟とに着目して観察を行なつた結果である。以下、それぞれの組織およびこれに関連した外部形態上の特性について、若干の考察を加えてみたい。

1. 分裂組織. 葉の發育にあたつて、種々の分裂組織の消長が、葉の形成に関与していることは、観察結果より明らかなことであるが、第1にあげられる点は、 P_2 において、生長点基部を取囲む隆起が形成され、葉原基は生長点をおおう筒状の構造として發育することであつて、このことは、単子葉植物なかんずく禾本科植物の葉が形成される際の特徴として、すでに知られているところ¹¹⁾である。第2に、 P_3 から P_4 の段階において、葉縁分裂組織および基本分裂組織の働きによつて、著るしい横方向への葉面の拡大（とくに葉身において）が起こることである。したがつて、この段階の幼葉は、広葉の単子葉植物²⁾や、ある種の双子葉植物の成熟葉に類似する外部形態を呈し、葉脈も羽状に展開している。すなわち、一旦、筒状の構造として發育した幼葉が、次の段階では、著るしい横方向への拡がりを獲得するということである。さらに注目すべき第3の点は、intercalary meristemの存在である。頂端分裂組織の働きが比較的若い段階で消滅することは、単子葉植物では一般的な現象であるといわれている¹²⁾が、これに代つて活動するintercalary meristemによつて、一旦拡大した葉面が、葉の長軸に沿つて著るしく伸長し、羽状に展開していた葉脈も、結果的には長軸に沿つた平行脈となつて、禾本科植物特有の葉の形態が形成されるに至るのである。このような intercalary meristem の存在については、従来の業績をみてみても、莫然とした記載^{7,9)}が行なわれていたにぎないのであつて、その分布および消長を、葉の發育に対応させて示したのは、本報告が最初ではないかと考える。とくに、 P_3 以後の幼葉の伸長に、intercalary meristem の果たす役割は大きく、葉身は $P_4 \sim P_5$ の段階で、また葉鞘は一段階おくらせて $P_5 \sim P_6$ の段階で、それぞれその伸長が最も著るしくなるのである。

2. 維管束. 維管束の分化については、すでにいくつかの報告があり、本研究における観察結果も、ほぼそれらの報告と一致する^{註8)}ものであつて、ここでは多くを述べない。ただ、大維管束と小維管束の分化とが、著者の規定した段階区分に従えば、一段階ずれて起こること；また、これら維管束の分化が、最初、中肋部に起こり、次第に葉縁に及ぶこと；を指摘するにとどめておく。これらの維管束とは全く異なつ

た分化様式を示す維管束連絡については、すでに著者の報告した¹⁰⁾ところである。

3. 表皮. 表皮の分化、成熟の特徴は、つねに、葉の先端に始まり向基的に進むことである。段階的には、 P_3 以後、intercalary meristem の働きの向基的な消滅に対応して進行する。この際、毛茸は気孔に先立つて分化して行くのがみられるが、その進行状態は、ほとんど平行的で、表皮を構成する他の細胞の分化、成熟も、これと相前後して起こるものと考えられる。

引用文献

1. ABBE, E. C., L. F. RANDOLPH, and J. EINSET (1941) The developmental relationship between shoot apex and growth pattern of leaf blade in diploid maize. Amer. Jour. Bot. 28; 778.
2. ARBER, A. (1925) Monocotyledons. A morphological study. Cambridge.
3. AVERY, G. S. Jr. (1933) Structure and development of the tobacco leaf. Amer. Jour. Bot. 20; 565.
4. 猪ノ坂正之 (1962) 稲の維管束の分化発達及び維管束による各器官の相互連絡と成育との関係についての研究. 宮崎大学農学部研究時報 7; 15.
5. 川原治之助 (1960) 水稻幼穂形成前後における維管束の走向と発生に関する研究. 野口弥吉編; 開花の生理生態的研究: 52.
6. 前田英三 (1959) 水稻茎葉における維管束の発生と連絡. 日作紀 27; 466.
7. MAEDA, E. (1962) Structure and development of the vegetative shoot in rice plant. Proc. Soc. Crop Plant Develop., Fac. Agr. Nagoya Univ. 1; 1.
8. SCHUSTER, W. (1910) Zur Kenntnis der Aderung des Monokotylenblattes. Ber. Deut. Bot. Ges. 28; 268.
9. SHARMAN, B. C. (1942) Developmental anatomy of the shoot of Zea mays L. Ann. Bot. n. s. 6; 245.
10. 清水正治 (1955) 生長点附近の meristematic level の変遷と葉成形との対応に関する生理解剖学的考察. 日本作物学会東海地域談話会第13回研究発表梗概; 4.
11. TRÉCUL, A. (1853) Mémoire sur la formation des feuilles. Ann. Sci. Nat. Bot., 3 ser., 20; 235. (from Eames, A. J., and L. H. MacDaniels (1947) An introduction to plant anatomy. MacGraw-Hill.)
12. TROLL, W. (1948) Allgemeine Botanik. Ferdinand Enke Verl. Stuttgart.
13. TROLL, W. und H. F. MEYER (1955)

註 8) 研究者によつて、材料の採取の仕方が相違しているため、本報告とは、若干ずれた記載もみられるが、この点を考慮に入れれば、ほとんど相違点は認められない。

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. *Planta* **46**; 286.

14. 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的研究. I. いんげんの葉の構造の変化. 日作紀 **27**; 381.

15. 山崎耕宇 (1960) 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的研究. 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.

16. 山崎耕宇 (1960) 水稻の葉における維管束連絡について. 日作紀 **29**; 400.

Studies on the Leaf Formation in Rice Plants.

I. Observation on the successive development of the leaf.

KOOU YAMAZAKI

(Faculty of Agriculture, University of Tokyo)

Summary

In rice plants, when a leaf begins to emerge from the adjacent lower leaf sheath, the shoot always contains four immature leaves (including leaf primordia) at different developmental stages, irrespective of the change in environmental conditions or of the difference in growth stages of the plant. These immature leaves or leaf primordia show successive stages of leaf development and are termed from the youngest as P_1 , P_2 , P_3 , P_4 respectively (Fig. 2). Thus the emerging leaf corresponds to P_5 , and the lower one just adjacent to it, to P_6 . The morphological and anatomical characters of these were examined with special reference to the distribution of meristems, the differentiation of vascular system and the differentiation as well as the maturation of epidermal tissues.

Several kinds of meristem (Fig. 1) are involved in the formation of a leaf. First of all, by the activity of the apical meristem, a minute protuberance (P_1) appears at the foot of the shoot apex. While it grows sideways by the activity of the marginal meristem as well as upwards by the activity of the apical one, it encircles and covers the shoot apex like a hood (P_2 in Fig. 4A). P_3 is large enough to envelope all inner portions near the shoot apex (Fig. 4B). The thickness of midrib at this and later stages is attained by the ventral meristem (Fig. 2:V). P_4 shows a typical leaf form with leaf blade and leaf sheath demarcated by the newly formed ligule (Fig. 4C). There is conspicuous expansion of leaf blade at this stage by the activity of the ground meristem, and the form of the immature leaf at this stage (Fig. 7) resembles that of the mature leaves of other monocotyledonous plants or some of the dicotyledonous ones. From the stage P_5 , the activity of almost all meristems becomes more or less indistinct, and instead of these meristems the intercalary meristem situated in the basal portion of the leaf plays an important role in the growth of the leaf. The distribution of this meristem is determined by stomatal differentiation. By the activity of this meristem a conspicuous elongation occurs in the leaf blade (P_4 - P_5), and then, one stage later, in the leaf sheath (P_5 - P_6). At the stage P_6 both leaf blade and leaf sheath attain their full length and the final form of the leaf is achieved.

Meanwhile, large vascular bundles differentiate at the stage P_2 , and small one, at the stage P_3 (Fig. 5). They appear first at the base of midrib and later towards the margin of the leaf. The differentiation of each vascular bundle advances acropetally into the leaf. The connecting strands of these vascular bundles differentiate at the tip of P_4 and it advances basipetally.

The differentiation of epidermal tissues occurs at the tip of P_3 (in the case of hairs) and P_4 (in the case of stomata) respectively, and advances basipetally in accordance with the basipetal extinction of the activity of the intercalary meristem.