水 稲 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發育の相違について*

山 崎 耕 宇

(東京大学農学部)

緒 言

植物の葉の外形が、葉位によつて異なる現象は、広く知られているところである(たとえば7)。禾本科植物の葉は、外形が単純で、葉位によつて著るしく変化することはないが、その大きさは、葉位によつて著るしく異なることが認められており、すでに水稻(2,8)、大麦(11)、トウモロコシ(1)などについての観察結果が報告されている。また、葉位を異にした場合の葉の内部構造の変化については、上位葉ほど乾生的構造をもつというザレンスキーの法則が提出されており(6)、近年、この点についての検討も、少なからず行なわれている(3等)。

しかし、これら数多くの研究のうち、葉の外形および内部構造の変動を、葉の發育経過に着目し、この点から検討している研究はきわめて少ない。禾本科植物についてみれば、Abbe 等(1)がトウモロコシを用いて、生長点基部の大きさと葉身幅との間に比例の関係のあることを指摘していることをあげうるにすぎないし、しかも、この場合も、中間の發育段階についての観察が欠けており、結論はあくまでも推論の域を出ないものである。本研究の目的は、著者(10)がすでに明らかにし得た事実(水稻の葉が、一定の發育段階を経て成熟葉に達するという)を規準にして、葉位を異にした場合の葉の發育が、それぞれいかなる形態の様相を示すものであるかを明らかにすることである。

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。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

観察材料および方法は、すべて、前報(10)と同様であり、水稻品種千本旭を用い、コンクリート製の枠に直播し、標準施肥を行なつて生育させた。材料の採取は、とくに前報で確認された規則性を考慮して、1枚の葉が抽出を開始する時期を選んで行なつた。材料採取後、各葉位別に、成熟葉(註1)の外形(葉身長、葉鞘長、葉身幅)を測定すると同時に、内部構造を観察し、また、葉原基および幼葉の發育状態を観察した。なお、観察の対象は、主程に發育する葉に限つた。

観 察 結 果

1. 葉位を異にした場合の成熟葉の外形の変化。

葉位別に成熟葉の外形を観察すると(第1図)、葉身長、葉鞘長、葉身幅(註2)の三者ともに、葉位が上がるにつれて増加しており、その増加の傾向は、葉身長において最も著るしく、葉鞘長これに次ぎ、葉身幅では、ゆるやかである。いいかえれば、葉位が上がるにつれて、相対的に細長い葉身をもつた大型の葉が形成されてくることになる。葉身長は、止葉(第1図; 第17葉)より2~3葉下の葉位で最大に達し、それより上位の葉では、著るしく減少する傾向を示す。葉鞘長の変化も、これと同じ傾向を示すが、最大に達するのは、葉身長の場合より、つねに1枚下の葉である。また、葉鞘長は葉身長と異なり、止葉において再び増加する。葉身幅は、葉位が上がるに従つて、ゆるやかに増加し、上位葉では、ほとんど一定の値に達するが、止葉に近づくにつれて、再び増加する。全般的にみれば、水稻の葉は、葉位が上がるに従つて、次第に大きくなって行くが、止葉近くの葉位において、この傾向は乱れてくるのである。

2. 葉位を異にした場合の成熟葉の内部構造の変化

成熟葉の組織構造を、とくに維管束の数および配列と気孔の分布状態とに着目し、葉位別に観察してみると(第1表)(註3)、まず、維管束数は、大維管束および小維管束のいずれについてみても、葉位が上がるにつれて、その数が増加している。しかし、その増加の様相は、大維管束と小維管束とでは、必ずしも同一の傾向を示さない。

維管束の間隔は、最下位の1~2葉を除いて、葉位によつて著るしく変動することはない。すなわち、葉

- 註1) 任意の葉が抽出を開始する時、それより1枚下の葉は、ほとんど伸長を完了している。本研究では、この伸長を完了した葉をも含め、それより下の葉を成熟葉として観察した。
- 註2) 水稻の葉身は、先端と基部とで細くなっているが、その間には、ほとんど幅の一定な部分が続いている。最大の値を示すのは、中央よりやや先端寄りに位置する部分であるが、この部分の値を葉身幅として測定した。
- 註3) 維管束間隔および気孔数についての数値は、1枚の成熟葉でも、部位によって若干異なり、先端と基部では、小さくなる傾向を示すが、葉身の中央部では、広い範囲にわたって一定している。測定は、この中央部について行なつた。

* 昭和38年5月31日受理

第1図 葉位を異にした場合の葉の大きさの変化

第1表 葉位による葉の内部構造の変化

葉 位	2	4	6	8	10	12	15
大 維 管 束 数	5.0	5.5	6.6	7.8	9.3	11.8	15.0
小 維 管 束 数	8.0	13.4	15.4	21.7	29.4	33.5	35.9
維 管 束 間 隔 * μ	150	200	196	194	190	208	218
気 孔 数 **	4.8	7.5	7.6	8.2	9.8	11.6	12.6
小維管束数/大維管束数	1.6	2.4	2.3	2.8	3.2	2.9	2.3

* 大小の維管束を問わず、各維管束の間隔を測定し、平均値を出した。大維管束と小維管束との間隔は、小維管束相互の間隔より若干大きい値を示すが、その差は顕著ではない。

** 1本の気孔列の1mm当りの気孔数の平均値を示した(本文参照)。

位が上がるに従って成熟葉の葉身幅が増加してゆく場合、維管束系に着目してみると、維管束の間隔が引き伸ばされるのではなく、維管束の数が増加するのであることがわかる。

気孔数は葉位が上がるにつれて増加してゆく。この数値は、気孔列(水稻の葉身においては、気孔は、葉身の長軸に沿って、列をなして配列している)の各々について、単位長さ(1mm)当りに存在する気孔の数を測定して得たものであるが、すでに報告したように(10)、気孔列は、維管束の両側の表皮に通常1列ずつ配列しているものであり、しかも、上述したように、維管束間隔が、最下位の葉を除くと、ほとんど一定していることを考慮すれば、葉身の単位面積当りの気孔数も、葉位が上がるにつれて増してゆくといえることができる。

3. 植物体の発育に伴う生長点の形態変化

葉位によつて成熟葉の形態が変化することを、葉の発育と関連づけて検討してゆく場合、まず、葉の発育の起点となつている生長点が問題にされねばならない。ここでは、生長点を、最も若い葉原基より上に位置する円錐状ないし半球状の部分と規定しておくが、この生長点は、新しい葉の原基を形成しつつ、植物体の発育に伴つて、その形態を変えてゆくものである。また、1つの葉原基が生長点の側部に現われてから、つぎの葉原基が現われるまでの期間、すなわち、1つの plastochron についてみても(第2図)、生長点の形態は、著るしく変動している。この点を、生長点の高さと基部直径についてみると(第4図)、両者とも、新しい葉原基の出現した直後(1つの plastochron の始期)において、最も小さく、つぎの葉原基

第2図 1つの plastochron における生長点の形態変化 (×300).

横に引いた白い線より上の部分が生長点. plastochron の始期 (a) から終期 (d) に向つて, 生長点は次第に大きくなってゆく. この間に, 発生したばかりの葉原基 P_1 および 1 段階发育の進んだ葉原基 P_2 は, それぞれ发育して, つぎの发育段階に移行してゆく.

の出現する直前 (同じ plastochron の終期) に最大となる. 植物体の发育に伴う生長点の形態変化を問題にする場合, 1つの plastochron のうちのどの段階の生長点を比較の対象にするかを決めてからねばならない. すでに述べたごとく, 本研究においては, 材料の採取は, つねに葉が抽出を開始する時期, すなわち生長点側部に新しい葉原基 P_1 (10参照) の出現する時期に行なつたわけであるから, それぞれの plastochron の始期に相当する材料が得られていることになる. しかし, 新しく出現した葉原基と生長点との境界は不明瞭であり, また, 場合によつては, 材料のわずかな发育上の変動によつて, 新しい葉原基を確認し難いこともあるので, ここでは便法として, 1つ前の plastochron

において形成された葉原基を規準とし, これより上の部分を生長点として測定した (第3図). したがつて, 規定通りの生長点の大きさではなく, 1つ前の plastochron の終期より若干大きい数値が得られたわけであるが, この数値は信頼し得ると思う.

植物体の发育に対応して, 生長点の形態が変化する様相を, このような方法によつて観察してみると (第3, 5図), 生長点の大きさは, 植物体の发育に伴つて増加する (すでに観察したように, 生長点の大きさは, 1つの plastochron を経過するごとに变化するが, 第5図にみられるものは, それらの变化の累積として現われたものである). これを生長点の基部直径についてみると, 发育の初期には増加の傾向が著るし

第3図. 植物体の發育に伴う生長点の形態変化 (×500)

それぞれ、第3葉 (a), 第5葉 (b), 第7葉 (c), 第9葉 (d), 第11葉 (e), 第13葉 (f) の抽出開始時における生長点を示す。矢印は新しい葉原基の発生を示す (a, b においては、材料のわずかな發育上の變動で、まだ葉原基の出現は認められない)。

く、中期から後期にかけては、この傾向はゆるやかで、最後に、止葉の形成される段階に至ると、再び急激に増加する。生長点の高さは、發育の初期から中期

にかけて著るしく増加し、やがて最大に達して後は減少する。基部直径と高さの増加の傾向が異なるため、最初、半楕円球状を呈していた生長点 (第3図 a,b)

第4図 連続する2つの plastochron における生長点の大きさの変化。

著者による生長点の規定(本文参照)にしたがえば、新しい葉原基の生ずる時(plastochron が変わる時)は、生長点の大きさの変化は、不連続となる。2つの plastochron の始期を比較すると(点線)、1 plastochron を経過して生長点が基部直径についても、高さについても、大きくなることわかる。なお、生長点の基部直径は、第2図における横線部分の長さ、高さは、この線より頂端までの距離を示している(以下同様)。

は、やがて中央部の高さを増して、円錐状となり(第3図 c~e)、最後には、高さを減じて扁平な半球状を呈するに至る(第3図 f)。この半球状になった生長点は、止葉が発生した後は、基部直径および高さの何れについても、急激に大きさを増し、花芽の形成を開始する。このように、生長点の大きさは、植物体の発育に伴って、全体としては、著るしく増加してゆくが、これを構成する細胞の大きさには、著るしい相違は認められない(第3図)。すなわち、生長点の大きさの増加は、細胞の大きさによるよりも、細胞数の増加にもとづくものと考えられる。

4. 葉位を異にした場合の葉原基ないし幼葉の発育の相違

すでに明らかにしたように(10)、生長点側部に出現した葉原基は、高さを増すと同時に、側方に生ずる分裂組織によつて、生長点の基部を取囲むように発育する。したがって、葉原基の横方向への拡がりは、最初、生長点基部の大きさと直接的関係をもっていることになる。生長点の基部直径が大きくなれば、それに

註 4) 葉原基の基部直径は、各葉原基の基部の径を生長点基部直径と同様の要領で測定したものである。葉原基の側方への拡がりを示す一つの指標と考えられる。

第5図 植物体の発育に伴う生長点の大きさの変化
横軸の()内の数字は、それぞれの発育段階において、生長点に発生する葉原基(P_1)の葉位を示す。

対応して、葉原基の基部直径(註 4)も大きくなることは、このことから理解できる。葉原基のその後の発育経過を追って、葉位の相違が葉原基ないし幼葉の大きさにどのような関連をもっているかを、第12、第13葉の比較において観察してみると、つぎのようになる(第6図)。すなわち、両者ともに、発育段階を追って、指数函数的に増大する傾向を示すことは、前報(10)の結果と同様であるが、第13葉の発育は、つねに、同じ発育段階の第12葉の発育を上廻っている。1つの plastochron を経過すると、生長点の大きさが、高さについても、基部直径についても、わずかながら前より増加することは、すでに観察した(第4図)が、この関係が、そのまま、それから発育してくる葉原基の大きさの差となつて現われてくるのが、この観察結果からうかがわれるのである。第8、11、14葉について、幼葉における分裂帯および伸長帯(10参照)の分布を観察してみると(第7図)、同じ発育段階にある幼葉でも、葉位が上がると葉長が大となり、これに対応して、分裂帯および伸長帯の長さも大きくなることが認められる。

5. 葉位を異にした場合の1枚の葉の出葉展開に要する日数

以上の観察結果から、葉位が上がるにつれて、生長点も葉原基ないし幼葉も大きくなるという一般的傾向を知った。ここでは、それらの葉の形成される時間的経過について若干ふれておきたい。各葉位の葉について、その出葉展開に要する日数を調べてみると(第8図)、発育初期の、すなわち、葉位が下の葉の場合には、出葉展開に要する日数に短い、植物体の発育に

第6図 葉位を異にする葉原基の發育経過。
実線：第13葉。破線：第12葉。縦軸は対数尺となつてゐる。

伴なつて、この日数は次第に増加していることがわかる。すでに明らかにしたように(10)、水稻においては、植物体の發育の全期間にわたつて、葉の抽出と、生長点における plastochron の経過、および、葉原基ないし幼葉の段階的發育経過は、ほとんど同調しているから、植物体の發育の後期に、出葉展開に日数がかかるということは、1枚の葉の形成に、それだけ多くの日数がかかっていることを意味している。

考 察

水稻においては、葉位が上がるにつれて、成熟葉の葉身長、葉鞘長、葉身幅は、ともにその大きさを増し、葉身長は止葉より2～3葉下の葉で最大に達し(平均値は、2葉下で最大になるが、最大値が3葉下になる場合も、少なからず観察される)、葉鞘長の最大値は、これよりさらに1葉下にみられる。このような現象は、すでに行なわれた水稻についての一、二の観察結果(2, 8)と一致しており、また、同様の現象が、大麦についても観察されている(11)。最大に達

第7図 葉位を異にする幼葉 (P₄ 段階) における成熟部分、伸長帯、分裂帯の分布状態。

縦軸は対数尺であるから、幼葉長の大きいものほど、先端からの成熟部分、伸長帯の長さの絶対値は大きい。

した葉身長、葉鞘長が、それより上の葉位で急激に減少する点については、葉身幅の著しい増加の傾向とともに、それら最上位の葉の發育が、生長点における幼穂の形成と同じ時期に進行していることと関連して、植物体内の生理の変化に対応しているものと考えられるが、詳細は明らかでない。

生長点が植物体の發育に伴なつて大きくなることは、水稻をも含めて、数多くの植物について認められているが、厳密に比較の規準を設けて観察しているものはない。本研究では、この点が考慮に入れて、あらかじめ、1つの plastochron における生長点の形態変化を観察し、その一定の發育段階を比較することを試みた。その結果によると、植物体の發育に伴なつて、生長点の大きさは変化するが、その変化の様相は、成熟葉の大きさが葉位が上がるにつれて変化する様相と一定の対応関係にあるようにみえる(第1図と第5図とを比較されたい)。すなわち、生長点の基部直径の

第8図 葉位を異にした場合の1枚の葉の出葉展開に要する日数。

第2表 生長点基部の大きさと発生する維管束数との関係

葉位	6	8	10	12	15
生長点基部周囲*/大維管束数	19.3	20.4	22.2	21.6	20.2
生長点基部周囲/小維管束数	8.2	7.3	7.1	7.8	8.4
生長点基部周囲/維管束総数	5.7	5.3	5.4	5.5	5.9

* 生長点基部横断面を円と仮定し、基部直径の数値から算出した。

大きさの変化は、成熟の葉の葉身幅の変化に；また、生長点の高さの変化は、成熟葉の葉身長および葉鞘長の変化に、それぞれ対応しているのである。

すでに Abbe 等(1)は、トウモロコシを材料として観察を進めた結果、成熟葉の葉身幅が、その葉の発生する際の生長点基部の大きさによつて規定されるものであることを報告しているが、禾本科植物にみられるように、葉が生長点基部を取囲む形で发育する場合に、葉身幅と生長点基部の大きさとが、发育的にみて、直接的な関係をもつものであることは疑いを入れない。本研究の観察結果(第6図)からも、生長点基部の大きさの相違が、そのまま、葉原基ないし幼葉基部の大きさの相違となつて現われてくることがわかる。この点を、葉の内部組織について検討してみると(第2表：第1表および第5図の数値より算出した)、形成される維管束の数は、大小いづれについても、生長点基部の大きさと、密接な数的関係をもっているのである。また、これを発生的にみれば、大維管束は、葉原基が生長点をフード状におおうまでに发育した段階(P₂の段階)に、葉原基の基部に発生してくる(10)から、生長点基部の大きさと発生的にも密接な関係をもっている(生長点基部周囲の約 20 μ に1本の割合で生ずる)。葉身の小維管束は葉原基の发育がさらに進んで、葉身と葉鞘との区別が生じた後、葉身の横方向への拡大に対応して生ずるものである(10)から、発生的にみれば、生長点基部の大きさととの関係は、かなり間接的になるわけであるが、数値的にみた両者の対応関係は、なお、かなり密接であるといわねばならない。もつとも、大維管束数と小維管束数との比率は、葉位によつて、ある程度変動するものであり(第1表)両者の生長点基部の大きさととの対応関係も、それぞれ異なっているのではないかと考えられるが、この点に関する検討は、後の報告にゆずることにする。

成熟葉の葉身長および葉鞘長の場合には、葉身幅の場合のように、生長点の大きさととの発生的な対応関係を論議することはできない。しかし、現象的にみれば、先に述べたように、生長点の高さの変化の様相と、葉身長および葉鞘長の変化の様相とは、密接に対応しているし、また、葉原基の高さの大小が、それ以後の发育段階で、幼葉長の大小に比例的に引継がれること(第6図)も、葉身幅の場合と同様である。ただし、葉身長と葉鞘長とでは、その変化の様相に1葉の

ずれがあり、この点については、別の視点からの検討が必要であらう。すなわち、葉身と葉鞘とは、发育的にみると、つねに、1段階の開きがある(任意の葉の葉身の发育は、1枚下の葉の葉鞘の发育と同調している(10))わけ、今、葉長を変化させるような要因がある特定の時期に働くものとすれば、その影響の現われ方は、葉身と葉鞘とでは、1葉ずれて生ずることになる。本研究の結果は、生長点の大きさが、成熟葉の大きさを完全に規定してしまつていくのかのとき印象を与えるが、上述のごとき点を考慮する時、著者は、むしろ、生長点の大きさを変化させるような要因が、同時に、发育中の葉原基ないし幼葉にも働いて、このような比例的な対応関係を成立せしめているものと考えたい。この点についてのさらに詳細な検討も、後の報告にゆずることにする。

成熟葉の組織構造の葉位による変動をみると(第1表)、気孔の分布については、上位の葉ほど密になるという、いわゆる乾生的構造(6)を示し、禾本科植物では、コムギについて観察された結果(5)と一致しているが、維管束の配列については、周知のごとく、乾生的構造を示す葉は、葉脈の配列が密になるものであるが、本研究の観察結果からは、平行脈に関する限り、このような傾向は認められない。しかし、この点に関しては、平行脈を連絡している維管束連絡組織(9)の分布を観察した上でなければ、早急な結論を出すことを控えねばならないことはいうまでもない。

最後に、1枚の葉の出葉展開に要する日数について若干ふれておくと、水稻において、植物体の发育に伴つて、出葉速度が低下する(1枚の葉の出葉展開に多くの日数を必要とする)ことは、すでに詳細に研究されており(4)、本研究の観察結果も、これと同じ傾向を示している。もちろん、出葉展開に要する日数と、展開した葉の大きさとの間には、必ずしも厳密な比例的關係は認められないが、大きな葉が形成されるためには、時間的にも、ある程度、長い日数を必要とするものであるということであろうか。

引用文献

1. ABBE, E. C., and PHINEY, B. O. 1951. The growth of the shoot apex in maize: External features. Amer. Jour. Bot. 38: 737.
2. 嵐嘉一 1951. 秋落型水稻の外部診断的特徴。

- (1). 農及園 26: 1143.
3. ASHBY, E. 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. II. The area, cell size, and cell number of leaves of *Ipomoea*, in relation to their position on the shoot. *New Phytol.* 47: 177.
4. 片山佃 1952. 稲・麦の分蘖研究, 養賢堂.
5. 前田英三 1955. 小麦の葉身長を構成する細胞長及び細胞数の葉位別変化について. 日本作物学会東海地域談話会, 第13回研究発表梗概: 8
6. Максимов, Н. А. 1952. Избранные работы по засухостойчивости и зимостойкости растений. Том 1; 野口弥吉監修, 川田信一郎・菅原友太・高橋 勇・高橋英二訳 (1959) N. A. マクシーモフ: 植物と水——植物の水分生理と耐乾性に関する論文集——刀江書院.
7. SINNOT, E. W. 1960. *Plant morphogenesis*. MacGraw-Hill Book Co.
8. 田中明 1954. 葉位別に見た水稻葉の生理機能の特性及びその意義に関する研究. (第1報)生育に伴う各葉の形態的変遷. 土肥誌 25: 53.
9. 山崎耕宇 1961. 水稻の葉における維管束連絡について. 日作紀 29: 400.
10. 山崎耕宇 1963. 水稻の葉の形態形成に関する研究. I. 葉の発育経過に関する一般的観察. 日作紀 31: 371.
11. 安田昭三・高橋隆平 1954. 麦類の出穂生理とその遺伝. IV. 大麦における主稈葉長の推移の規則性, 農学研究 42: 79.

Studies on Leaf Formation in Rice Plants

II. The development of leaves in relation to their position on a stem.

KOOU YAMAZAKI

(Faculty of Agriculture, University of Tokyo)

Summary

The change in size and structure of mature leaves and their development were investigated in relation to their position on a stem.

The size of successive mature leaves on a stem is generally proportionate to the size of shoot apices at the time of initiation of each leaf primordium (length of a mature leaf corresponds to height, and its width to basal diameter of a shoot apex respectively). Such relationship is attained through the course of leaf development affected by the change in height and basal diameter of the shoot apex. The number of vascular bundles in a mature leaf is also found to be closely related to basal diameter of the shoot apex.

It can be concluded from these observations that the size and the structure of a leaf are primarily controlled by the size of the shoot apex from which it initiates.