イネ小穂の貫生化に関する研究

第9報 貫生化にともなう外穎の葉的変形*

武岡 洋治・清水 正治

(名古屋大学農学部)

昭和54年7月28日受理

小穂に貫生形質をもつ水稻の突然変異体を温室で周年栽培すると、季節により貫生の形態が変化することを先に報告した⁸⁾。これによれば、7月から10月にかけて出穂した穂には小穂反復型(S型)の貫生体が多く見られるが、12月に出穂した穂には雌性増強型(P型)の貫生体が卓越し、1月から3月にかけて出穂したものの中には葉条型(L型)の貫生体が多数を占めた。

本報は、貫生体の外穎または葉条の葉的器官が、貫生形態の変化にともない次第に第1葉の特徴を示すことを組織学的に明らかにしようとしたものである。このために、S型貫生体およびP型貫生体の外穎、ならびにL型貫生体の葉条器官などにおける組織の変化を、通常の外穎、および第1葉の組織と比較して観察した。なお、本実験に供試した突然変異系統の外穎は、結果の項で記述するように通常の外穎とはかなり異なった組織的特徴を示しているのので、ここでは、両者を区別する意味で貫生体の外穎を「外穎」に、正常系統の外穎を単に外穎と記すことにした。

材 料 と 方 法

供試材料のうち小穂と貫生体は、筆者らが1968年以来温室で土耕による周年栽培をしている水稻品種レイメイのX線突然変異系統の株、および同品種の種子を播種して栽培した株より出穂したものであり、いずれも既報⁸⁾で供試したのと同じものである。

外穎は9月に出穂した穂より採取し、S型貫生体の「外穎」(以後S型「外穎」と略称する)は8月に、P型貫生体の「外穎」(P型「外穎」)は12月に、L型貫生体の葉条葉的器官(L型葉的器官)は3月にそれぞれ出穂した穂から採取した。第1葉は、品種レイメイの種子をシャーレに浸漬後30°C暗黒恒温器中で催芽させたのち、4000ルクス採光恒温器中で生育させた第2葉期の実生から採取した。

小穂から切り取った外穎、「外穎」、葉的器官、ならびに第1葉は、いずれも採取後ただちにホルマリン・酢酸・アルコール混合液(FAA)で固定し、一部は十分水洗したのちスライドガラス上で蒸留水またはグリセリン40%液により封入した。また一部は水洗後氷結ミクロトームで厚さ約20μmの切片を作製し、40%グリセリン液で封入して、青、緑、および黄の三色フィルターをかけた顕微鏡ですみやかに検鏡・撮影した。

顕微鏡観察に当っては、水稻の葉、および外穎の組織分化に関するこれまでの知見^{1,3,4,5,9)}をもとに、第1表に列挙したような外穎と第1葉の主要な組織学的特徴について、S型「外穎」、P型「外穎」、ならびにL型葉的器官がこれらを分化・発達させているかどうかを検討した。

結 果

観察により得られた結果は次のとおりである。

Table 1. Comparison of histological features between lemma and the first leaf in rice.

Histological feature	Lemma	The first leaf
Longitudinal vein	5	10-13
Transverse vein	not differentiate	differentiate
Abaxial epidermis		
Tubercle	well develop	not develop
Stomata	not differentiate	differentiate
Cork-silica cell pair	not differentiate	differentiate
Lysigenous aerenchyma	not develop	develop
Leaf blade	not develop	differentiate

* 大要は第160回講演会(1975年10月)で発表した。

1. S型「外穎」、およびP型「外穎」は、外穎と同様の舟形 (boat-shaped) をしているが、第2表に示したように外穎に比べてともに著しく長くなった反面、幅はやや狭くなり全体に細長い形状に変化した。L型葉的器官は、第1葉に類似の細葉形 (slender-shape) をしており、下から5番目以上のものでは、第11図に見られるように葉身と葉鞘に分化して第1葉と同じ形態をしていた。

2. 縦走維管束は外穎では5本であるのに対し、S型「外穎」には7本を有するものが多く、P型「外穎」では7本ないし9本に増加し、L型葉的器官では9本ないし11本へと増加していた。横走維管束は外穎では分化しないが、P型「外穎」、およびL型葉的器官では第1葉と同様に多数分化していた。第1図と第2図はそれぞれP型「外穎」とL型葉的器官における横走維管束による脈間連絡の様子を示し、第3図は第1葉における脈間連絡の様子を示す。この横走維管束の縦断面を見ると、第12図に明らかに認められるように木部導管が分化していた。

3. 外穎の背軸側表皮では長軸に沿って円形突起 (tubercle) の列がよく発達するが、S型「外穎」では円形突起が小さくなり、P型「外穎」およびL型葉的器官では第1葉と同様円形突起は見られず、代って8個ないし10数個のイボ状突起をもつ長細胞が分化した。表皮細胞細胞壁における接面方向の櫛状突起⁹⁾は、外穎では第3表に示すように幅が $47.6 \pm 2.5 \mu\text{m}$ である (第4図) のに対しS型「外穎」では $22.7 \pm 2.0 \mu\text{m}$ に減少し (第5図)、P型「外穎」ではさらに $10.7 \pm 0.6 \mu\text{m}$ に減少した (第6図)。第7図はL型葉的器官の表皮細胞であるが、細胞壁の接面の方向の弯曲は外穎で見られた櫛状ではなく、第1葉の長細胞と同様の

Table 2. Comparison of length and width of lemmas between proliferated spikelet and normal spikelet in rice, cultivar 'Reimei'

Organ	Length (mm)	Width (mm)
Normal lemma	7.6 ± 0.2	3.3 ± 0.2
Proliferated lemma		
S-type	$8.7 \pm 0.8^{**}$	$2.3 \pm 0.4^{**}$
P-type	$13.1 \pm 0.8^{**}$	$2.2 \pm 0.6^{**}$

** Signif. at 1 % level.

波状を示していた。この波状振幅は $5.9 \pm 0.8 \mu\text{m}$ で、外穎の櫛状突起の幅に比べ約8分の1に減少していた。また、細胞壁の厚みも、外穎の $8.0 \pm 0.5 \mu\text{m}$ に対し $1.5 \pm 0.3 \mu\text{m}$ と約5分の1に薄くなっていた (第3表)。

4. 背軸側表皮における気孔の孔辺細胞は、外穎およびS型「外穎」では認められなかったが、P型「外穎」およびL型葉的器官では維管束に沿って多数分化していた。第8図はP型「外穎」の背軸側表皮で観察された気孔孔辺細胞である。

5. 垂鈴状のシリカ細胞と細胞質にとむコルク細胞とが交互に配列したコルク・シリカ細胞対 (CSC)⁹⁾ は、葉の表皮では形成されるが外穎の表皮では形成されない (第1表)。ところが、S型「外穎」の表皮では第9図に示したようにCSCが明らかに分化しており、P型「外穎」およびL型葉的器官でも同様にこの細胞対が観察された。また、とくにL型葉的器官の表皮において、第10図に示すような円形の短細胞が随所に分化しているのが認められた。

6. L型葉的器官の横断切片を見ると、第13図に示したような破生通気組織が器官の中央から周縁部にわたって発達していた。

Fig. 1. Plane view of lemma of P-type proliferation indicating the differentiation of transverse connecting bundles in it ($\times 70$). Fig. 2. Plane view of a leaf-like organ of L-type proliferation indicating the differentiation of transverse connecting bundles in it ($\times 70$). Fig. 3. Plane view of the first leaf indicating the differentiation of transverse connecting bundles in it ($\times 70$). Fig. 4. Tangential undulation of cell walls in outer epidermis of control lemma ($\times 420$). Fig. 5. Tangential undulation of cell walls in outer epidermis of S-type lemma ($\times 420$). Fig. 6. Tangential undulation of cell walls in outer epidermis of P-type lemma ($\times 420$). Fig. 7. Tangential undulation of cell walls in outer epidermis of a leaf-like organ of L-type proliferation ($\times 420$). Fig. 8. Stomatal apparatus in outer epidermis of lemma of P-type proliferation ($\times 950$). Fig. 9. Cork-silica cell pairs in outer epidermis of S-type lemma ($\times 950$). Fig. 10. A round short-cell in outer epidermis of a leaf-like organ of L-type proliferation ($\times 950$). Fig. 11. Upper portion of a leaf-like organ of L-type proliferation indicating the differentiation of blade on its tip ($\times 40$). Fig. 12. Transverse section of a leaf-like organ of L-type proliferation indicating the differentiation of transverse connecting bundle in it ($\times 560$). Fig. 13. Transverse section of a leaf-like organ of L-type proliferation indicating the development of lysigenous aerenchyma in it ($\times 560$).

Table 3. Comparison of the size of comb-shaped undulation in the lateral walls of outer epidermis between proliferated lemma or leaf-like organ and normal lemma in rice

Organ	A	B	C
Normal lemma	$47.6 \pm 2.5 \mu\text{m}$	$8.0 \pm 0.5 \mu\text{m}$	$11.8 \pm 0.8 \mu\text{m}$
Proliferated lemma or leaf-like organ			
S-type	22.7 ± 2.0	4.6 ± 0.9	10.3 ± 0.9
P-type	10.7 ± 0.6	1.5 ± 0.3	5.2 ± 0.4
L-type	5.9 ± 0.8	1.5 ± 0.3	6.7 ± 0.6

A; Width of undulation
 B; Thickness of the component of undulation
 C; Distance between the tips of undulation

Table 4. Comparison of histological features among proliferated lemma or leaf-like organ, normal lemma, and the first leaf in rice.

Histological feature	Lemma	Proliferated lemma or leaf-like organ			The first leaf
		S-type	P-type	L-type	
Longitudinal vein	5	5—7	7—9	9—11	10—13
Transverse vein	—	—	+	+	+
Abaxial epidermis					
Tubercle	++	+	—	—	—
Stomata	—	—	+	+	+
Cork-silica cell pair	—	+	+	+	+
Lysigenous aerenchyma	—	—	—	+	+
Leaf blade	—	—	—	+	+

++.....well developed
 +.....developed or differentiated
 ±.....weakly developed
 —.....did not develop or did not differentiate

以上の観察結果を要約して、これを第4表に示した。

考 察

S型貫生体やP型貫生体の「外穎」は、ともに舟形をしている点通常の外穎と同じ形状であるが、とくにP型「外穎」は著しく長く、インド型水稻の外穎とよく似た形をしている。S型「外穎」は外穎よりやや細長い程度であるが、組織分化の様子を見ると、維管束が増加しコルク・シリカ細胞対が分化するなど、外穎には見られない変化が起っている。S型「外穎」の表皮細胞壁における接面方向の櫛状突起の幅が外穎に比べて小さくなったが、P型「外穎」からL型葉的器官にかけてさらに小さくなり、次第に第1葉の表皮長細胞に近似したことを考えると、櫛状突起幅の減少は葉への変形の1徴候と見なしてさしつかえない。

これらを併せ考えるならば、葉への変形はすでにS型「外穎」において始まっているといえる。

P型「外穎」になると維管束がさらに増加し、円形突起の発達が衰えるのみならず横走維管束や孔辺細胞が分化したが、このことは、P型「外穎」は形状が外穎であっても組織形成の面ではすでに外穎ではなくなっていることを示す。さらにL型葉的器官になると、S型「外穎」やP型「外穎」に見られた葉の様相に加えて破生通気組織が発達し、葉身が分化してくるのであって、第1葉がもつ葉の特徴を備えるに至っている。

「外穎」および葉的器官における組織・細胞分化の様式についてみる限り、貫生体のタイプの変化は本来生殖器官であった小穂が栄養器官である葉へ転化したことを意味する。S型、P型、およびL型という貫生体のタイプは、小穂始原体の茎頂（生長点）で形成される器官の種類によって小穂型、雌性器官型、および葉条型と名付けたものであり、器官形成の点から見ればS型もP型も生殖器官の部類に入れる性質のものである。ところが、「外穎」の組織形成の点から見れば、先述のようにS型貫生体においてすでに葉への

転化が始まり、P型貫生体では外穎と呼べない程に変化が進んでいるのであって、明らかに組織レベルの変化が器官レベルの変化に先行している。

外穎は小穂の器官であってもその組織・細胞はすでに葉の様相を帯びているということは、外穎の機能を葉との関連で比較検討する上できわめて注目されることである。葉的変形の徴候は先ず円形突起および表皮細胞壁の櫛状突起の衰え、および維管束の増加とコルク・シリカ細胞対の分化という形で現われる。次いで孔辺細胞および横走維管束の分化の形をとり、最後に破生通気孔の発達、舟形から細葉形への変化、ならびに葉身の分化となつて、葉としての条件を備えるに至る。円形突起がどのような機能をもっているのか、いまのところわかっていない。少なくとも本実験に見る限り、外穎の葉的変形は段階的かつ連続的に進行するので、この点を足がかりに、表皮系の微細構造の変化に注目した外穎と葉とくに第1葉との比較観察を行なうことによって、これらの問題も解明されるものと考ええる。今後の課題にしたい。

小穂の貫生化により外穎が葉に変形する事例は、*Dactylis glomerata* L.⁷⁾、*Deschampsia caespitosa* Beauv.⁷⁾、*Zea mays* L.²⁾ などでも認められている。PHILIPSON⁷⁾は、秋になると貫生化する*Dactylis glomerata* L.の小穂を調べ、下位より2番目の小穂の最下位外穎は第1小穂の最下位外穎と同様に通常より4倍も長くなり、通常5本の維管束が9本に増えるとともに、下から2番目の外穎は葉身、葉舌、葉鞘に分化した正常な葉に変化すること、これにより上位3枚の外穎も完全に葉身と葉鞘に分化しそれらの葉腋では生殖器官が退化すること、などを明らかにした。*Deschampsia caespitosa* Beauv.においても第1小穂の第3外穎は葉舌をもつ正常な葉に転化し、第2小穂でも下位の外穎から次第に葉化が進んで、3番目の外穎には葉舌と鱗片とが認められている。また、*Zea mays* L.に対して日長処理を行うと、暗期が11½時間から12½時間の処理区では花は全て不稔に終り、外穎が葉身、葉舌、および葉鞘に分化した葉に変化することが明らかにされており、さらに、Timothyの一系統S48に24時間明期を2週間ないし4週間続けると、穂に貫生現象が誘発され、外穎が伸長して葉状の構造に変化し、葉舌も分化することが認められている⁶⁾。

これらの報告は、イネ科植物の花の器官とくに外穎が天然においても、日長処理などによっても葉に転化しうることを示しており、葉化の傾向は下位小花から上位小花にかけて向頂的に顕著になることを表わして

いる。葉化に際し外穎が著しく伸長することは上記の研究でも観察されているが、貫生形態への変化には植物ホルモンの関与していることが知られていること¹⁰⁾を併せ考えるならば、外穎の著しい伸長と組織形成における葉的様相の現われという面においても、何らかの形で植物ホルモンが関与していることが予想されるのである。

花器官における組織・細胞形成の遺伝的支配と貫生による葉的変形、これに関与する植物ホルモンならびに関連物質の動態の解明という問題は、イネおよびイネ科植物の形態形成とその制御の面できわめて重要な意義をもつ研究課題であるといえよう。

摘 要

小穂に貫生形質をもつ水稻の突然変異系統において、貫生形態の変化が小穂の生殖器官から栄養器官への転化を意味することを組織学的に明らかにする目的で、貫生体の「外穎」（通常の外穎と区別するためにこのように記す）ならびに葉的器官と通常の外穎および第1葉との比較解剖を行った。

水稻品種レイメイのX線突然変異系統を周年栽培して得られる小穂型（S型）貫生体および雌蕊型（P型）貫生体の「外穎」、ならびに葉条型（L型）貫生体の葉的器官と、同品種の第1葉と外穎のFAA固定試料および氷結切片を顕微鏡下で観察し、以下の結果を得た。1. 貫生の形態がS型、P型およびL型へと進むにつれて「外穎」の形状は舟形から細葉形へと変化した。L型貫生体の葉的器官には葉身と葉鞘に分化した第1葉形態のものが認められた。2. 貫生形態の変化とともに縦走維管束数が増え、P型およびL型の両貫生体では横走維管束も分化した。3. 通常の外穎表皮に見られる円形突起の発達は貫生形態の変化とともに衰え、代ってイボ状突起をもつ長細胞が分化した。表皮細胞壁の接面方向の櫛状突起の発達も衰え、L型貫生体では第1葉と同じ形態の細い波状の構造になった。4. 背軸表皮での気孔はP型貫生体とL型貫生体に現われ、コルク・シリカ細胞対は全ての貫生体で認められた。L型貫生体では破生通気組織も発達していた。5. S型「外穎」とP型「外穎」はともに外穎より細長い形状に変化した。

上記三つのタイプの貫生体の「外穎」および葉的器官に見られる組織学的な特徴の変化は、幼苗第1葉に近似するものであり、しかも、外穎と同じ舟形をしたS型「外穎」においてすでに葉への転化の徴候が現われることにより、組織・細胞レベルの変化が器官レベ

ルの変化に先行しつつ外穎の葉的変形が進行することが明らかになった。

貫生による外穎の葉的変形の意義について若干の考察を行った。

引用文献

1. DE HAAN, J. VAN B. 1943. De Rijstplant—Eene anatomische beschrijving der rijstplant. 原島重彦訳註, 稲—稲体解剖記載. 71—90, 一杉書店. 東京.
2. GALINAT, W. C. and A. W. NAYLOR 1951. Relation of photoperiod to inflorescence proliferation in *Zea mays* L. Amer. J. Bot. **38**: 38—47.
3. JULIANO, J. B. and M. J. ALDAMA 1937. Morphology of *Oryza sativa* Linnaeus. Philippine Agric. **26**: 1—134.
4. KATAYAMA, T. C. 1969. Botanical studies in the genus *Oryza* I. Morphological and anatomical investigations of glume- and leaf-surface with the SUMP and histological method. Memoirs Facult. Agric. Kagoshima Univ. **7**: 89—117.
5. KAUFMAN, P. B. 1959. Development of the shoot of *Oryza sativa* L.—II. Leaf histogenesis. Phytomorph. **9**: 277—311.
6. LANGER, R. H. and G. J. A. RYLE 1958. Vegetative proliferation in herbage grasses. Jour. British Grassl. Soc. **13**: 29—33.
7. PHILIPSON, W. R. 1934. The morphology of the lemma in grasses. New Phytol. **33**: 359—371.
8. 武岡洋治・清水正治 1974. イネ小穂の貫生化に関する研究. 第5報 X線突然変異系統における形態の季節的变化. 日作紀 **43**: 523—530.
9. ———— 1976. 日本型水稻における外穎の組織形成について. 日作紀 **45**: 569—581.
10. ————・清水正治・畔柳千枝子 1977. イネ小穂の貫生化に関する研究. 第7報 貫生形態の変化におよぼす GA および NAA の影響. 日作紀 **46**: 19—23.

Vegetative Proliferations of Floral Spikelets in *Oryza sativa* L.

IX. Transformation of lemma to foliaceous leaf according to the proliferation

Yoji TAKEOKA and Masaharu SHIMIZU

(Faculty of Agriculture, Nagoya University, Chikusa-ku, Nagoya 464)

Summary

Our primary objectives in this study are to make clear the histological process of transformation of lemma and leafy-organ in proliferated spikelets to the foliaceous leaf in rice.

For this purpose, an X-ray mutant of rice, which was selected from plants two generations after 20 kR X-ray irradiation of dry seed of Japonica cultivar, 'Reimei', was used.

In this mutant spikelets are proliferative, changing from Spikelet-type (S-type) to Pistil-type (P-type) to Leafy shoot-type (L-type) as seasons change.

Lemmas of S-type proliferation and P-type proliferation were the same on their shapes as normal lemma, but leaf-like organ in the leafy-shoot of L-type proliferation was almost the same as the first leaf on its shape. Leafy-organ above the fifth from the base in the leafy-shoot of L-type proliferation differentiated to blade and sheath (Fig. 11).

The number of longitudinal veins in this mutant lemmas and leafy-organ was more than that in normal lemma; the number in S-type proliferation was about seven, that in P-type proliferation was seven to nine, and that in L-type proliferation was nine to eleven. Transverse veins were frequently observed in P-type proliferation (Fig. 1) and L-type proliferation (Fig. 2).

In the outer surface of S-type lemma, tubercle formation was poorly expressed, and, wart-shaped protuberances and many papillae differentiated in place of the poorly-

developed tubercles, and, comb-shaped undulations of tangential cell wall in the outer epidermis also was poorly expressed, changing to wave-shaped one as that of the tangential cell wall in the first foliage leaf epidermis.

In P-type and L-type proliferations, rows of long-cell and short-cell system differentiated instead of tubercles in their lemma surfaces (Figs. 6 and 7).

In contrast with normal lemma, lemmas and leafy-organs in all of proliferations have cork-silica cell pairs (Fig. 9), and those of P-type and L-type proliferations have stomata in their outer surfaces (Fig. 8) respectively. Leafy-organ of L-type proliferation has lysigenous aerenchyma in its inner tissue (Fig. 13).

Thus, lemmas of S-type and P-type proliferations, and leafy-organ of L-type one have one of the characters expressed only in foliage leaves.

In this study, light microscopic observation on the surface of lemma and leafy-organ of S-type, P-type, and L-type proliferation showed that the epidermal system thereon was transformed to one closely resembling to that of rice leaf surface.