水稻下位節間の挫折抵抗力に関する組織形態学的研究

第3報 節間挫折部の形態と挫折の力学的考察*

松田 智明・川原 治之助・長 南 信雄

(茨城大学農学部)

昭和 57 年 7 月 31 日受理

本研究は主として組織学的手法を用い、水稻下位節間の構成各組織が挫折抵抗力に対して果す役割を解明しようとするものである。

そのためには、節間の挫折形態を外部形態ならびに内部組織の面から観察しておく必要があると考えられる。そこで、(1) 節間を手で折る、(2) 自然倒伏の実態調査を行うという方法で節間挫折部の外部形態を観察し、いくつかの挫折型に分類しようとした。また、それらの挫折部における内部組織の状態も観察した。さらに、節間が曲げられたとき、それらの挫折型が生じる力学的な機構について、材料力学の基礎的な方法^{3,5)}を参考にして一つの考察を試みた。その結果をここに報告する次第である。

材料および方法

1. 挫折試験

草型、品種の新旧、倒伏抵抗性などが異なる内外の水稻 35 品種を 2 年間水田に慣行栽培し、各品種の伸長各節間を供試材料とした。挫折試験は、各品種の収穫期に、主稈および 1 次分げつ茎の葉鞘つきの節間（以下、有葉鞘とする）および葉鞘を除いた節間（以下、無葉鞘とする）の場合について、各品種 5 本ずつ各節間の中央部約 10 cm を切り取り、その両端を両手で持ち、徐々に曲げて節間中央部を挫折させて行った。ただし、短い下位節間（第 IV および第 V 節間）の場合には、その節間の両端の節を両手で持って挫折させた。また、収穫期の下位節間では、葉鞘が褐変・枯死して節間と離れている例が多い。そのような葉鞘は立毛下位節間の挫折抵抗力の補助になるとは考えにくい。したがって、下位節間の有葉鞘の挫折試験は葉鞘が節間に密着して残存している場合にのみ行った。

挫折形態は節間の表面に生じた破壊の種類によって類別するとともに、低倍率で接写して記録した。挫折

させた節間は 70% エタノール中に保存した。

2. 倒伏実態調査

風雨によって自然倒伏した節間挫折部の形態を観察するために倒伏実態調査を行った。調査地は例年倒伏の多発する茨城県霞が浦周辺（土浦市および稲敷郡阿見町）の湿田地帯を中心とした。調査は出穂後 25 日以降 45 日頃（収穫直前）までの間で、降雨および強風後に、新たに倒伏が発生した水田で行った。

各調査地点では、倒伏の状態、挫折部位、挫折形態などを観察し、倒伏した稲株を採取して 1. と同様に保存した。調査した品種はコシヒカリが中心であったが、そのほかに、トドロキワセ、トヨニシキ、日本晴、ハッサクモチなどが含まれていた。調査は 4 年間、延べ 60 か所以上で実施した。

3. 節間挫折部の組織形態観察

挫折破壊が生じている節間構成組織の状態を観察する場合、最も注意を要するのは、切片作製時のアーティファクトである。これをさけるため、厚さ 200 μ m 前後の厚い縦断および横断徒手切片を安全カミソリ刃で注意深く作り、トルイジンブルーあるいはサフランインで染色して検鏡した。観察には、固定保存した挫折節間の中から各種の挫折形態の材料を選んで用いた。

観 察 結 果

1. 節間挫折部の外部形態

供試水稻 35 品種の伸長各節間について挫折試験を行った結果、節間挫折部の外部形態は、第 1 図（折れ型）、第 2 図（割れ型）および第 3 図（切断型）に示すような 3 種類の基本的な挫折型に分類できた。第 1 A 図および第 2 A 図は挫折節間の凸面から、第 1 B 図、第 2 B 図および第 3 図は側面から、第 1 C 図および第 2 C 図は凹面からのそれぞれ近接写真である。また、第 1 図中の m, n, o, p は節間彎曲部における、o は凸面、p は凹面、m および n は側面をそれぞれ示す。各挫折型における破壊の特徴は次のようである。

折れ型（第 1 図）は、凹面（p）から両側面（m,

* 一部は第 155 回講演会（昭和 48 年 4 月）において発表した。

n) に向って、節間長軸（以下、長軸とする）にはほぼ直角な折れ目（▶ 印）が生じた挫折である。なお、凸面（○）に破壊を伴うことは少ないが、両側面には長軸と平行な短い割れ目（→ 印）を伴うことが多い。

割れ型（第2図）は、凹、凸面および両側面の4か所に、長軸と平行な長い割れ目（→ 印）が生じた挫折である。割れ目は両側面のものが凹、凸面のものよりも常に長くなる。また、両側面にみられる張り出しは折れ型の場合よりも割れ型の場合が顕著であり、また凹、凸面では割れ目の部分が凹む。

切断型（第3図）は、凸面から凹面に向ってさまざまな程度に稈壁の切断が生じた挫折である。

第1表は供試35品種について、下位節間と上位節間（第I、II、III節間）に分けて、葉鞘の有無別に各挫折型の出現頻度を示したものである。無葉鞘の場合、上位節間では割れ型がかなりみられるが、下位節間では折れ型が大部分である。有葉鞘の場合は上、下位節間ともにほとんど折れ型になる。切断型はカマイラズという特殊な品種に集中して認められ、葉鞘の有無とは無関係であった。

つぎに、倒伏実態調査を行った年次内には、大型台風などによる極めて強い風雨はなかったため、短時間のうちに水田全面が挫折倒伏するような例はみられなかった。自然倒伏の一般的な経過は、最初主として降雨後になびき始め、その後、風雨の繰り返しによって徐々になびき角度が増し、ついには挫折倒伏に至るというものであった。

自然倒伏した水稻の下位節間は例外なく徒長して長く、挫折位置の大部分は徒長した第IV節間であった。

そして、挫折部の外部形態を調査した結果はすべて折れ型であり、割れ型や切断型は1例も認められなかった。折れ型挫折部の形態は挫折試験で現われた形態（第1図）と同様であったが、そのほかに、凹面の折れ目が長軸に対して斜めに形成されている例も少数認められた。これは、挫折試験の際にも、節間をねじりながら挫折させると斜めの折れ目が生じるので、風雨によって程がねじれながら挫折した例と考えられる。

2. 節間挫折部の組織形態観察

第4～7図は折れ型挫折部の凹面（折れ目の部分）を縦断切片で観察したものである。第4図に示すように、折れ目の部分には、髓腔面から表皮に向って生じた基本柔組織（p）の破断（➡ 印）と、皮層繊維組織（cf）ならびに大維管束（lv）と接する基本柔組織の破壊によって生じた空隙（× 印）が認められる。しかし、皮層繊維組織や大、小維管束の切断は認められない。折れ目の部分の表皮、皮層繊維組織をさらに詳しく観察すると次のようである。すなわち、表皮は切断することが多い（第6、7図※ 印）。しかし、表皮細胞壁の切断部分の詳細は確認できなかった。皮層繊維細胞は褶曲が著しいが、細胞壁は切断しない（第5～7図）。なお、第5～7図では切片が厚いため明瞭ではないが、皮層繊維細胞は分離して細胞間に隙間が生じている。基本柔細胞壁は一般に不規則に切断している（第6、7図）。また、節間を弯曲させて凹面に折れ目が生じ始めた折れ型挫折の初期段階にある節間縦断面を観察してみると、凹面の表皮・皮層繊維組織のみに破壊が認められ、基本柔組織には破壊がないよ

Table 1. The frequency of each breaking type in the breaking test*

Breaking type	A. Lower internodes**				B. Upper internodes***			
	Internodes without leaf sheath		Internodes with leaf sheath		Internodes without leaf sheath		Internodes with leaf sheath	
	Number	Ratio (%)	Number	Ratio (%)	Number	Ratio (%)	Number	Ratio (%)
Broken type	272	87.2	301	96.2	296	56.4	500	95.2
Split type	30	9.6	2	0.6	209	39.8	9	1.7
Separated type	10	3.2	10	3.2	20	3.8	16	3.1
Total	312	100.0	313	100.0	525	100.0	525	100.0

* The breaking test was done by bending each internode with both hands. Thirty five varieties, which differed in plant type and lodging resistance, were used for this experiment. Five culms were examined in each variety. In all the cases of naturally lodged culms by wind and rain, the breaking type in the lower internodes were the broken type failure.

** Total values of the 4th and the 5th internode from the top.

*** Total values of the upper three internodes.

うにみえる。したがって、折れ型挫折の場合は、まず表皮・皮層繊維組織から破壊が始まり、強く挫折した段階で基本柔組織が破壊したものと推察される。

つぎに、第8～10図は、折れ型および割れ型挫折における割れ目の部分を横断切片で観察したものである。表皮(ep)、皮層繊維組織(cf)および小維管束鞘(svs)の割れ目は、主として構成細胞間の中葉の部分が分離して生じる(第8, 10図)が、皮層繊維細胞では2次壁のS₁層とS₂層の間が分離した例も認められた(第9図→印)。なお、割れ型挫折の場合も、表皮、皮層繊維組織だけでなく、基本柔組織にも破壊が生じている。この場合も、基本柔細胞壁は不規則に切断し(第8, 10図▶印)、中葉で分離した例は少なかった。

考 察

本観察の範囲内では折れ型挫折が多かったが、水稻節間には3種類の挫折型が認められた。そこで、これらの挫折型が生じる原因を考えるために、曲げる力によって節間内部に生じる応力(stress)^{注1)}の方向、位置および大きさについて考察してみたい。

第11図のように、均質な円柱あるいはパイプを曲げた場合、弯曲部の凸側は円柱長軸に平行な引張応力が生じて引き伸ばされ、凹側は、圧縮応力が生じて圧

縮される。この引張および圧縮応力は材料力学では曲げ応力(bending stress)と呼ばれる⁵⁾。中立軸(opとMNを含む面)は伸縮せず応力は生じない。第11図の縦断面の各位置における応力の大きさは、各位置から中立軸に下した垂線の長さに正比例する^{5, 5)}。このため、第11図に示した最外側表面のAとBにおける引張または圧縮応力が最大となる。これは、BERNOULLI-EULERの仮定およびNAVIERの仮定といわれる材料力学における実測された基礎理論の一つである^{3, 5)}。

したがって、折れ型挫折における凹面の折れ目は、節間の凹面表皮近傍における圧縮応力が、その部分の表皮・皮層繊維組織の最大圧縮抵抗力を超過したために生じたものと考えられる。また、凸面表皮近傍にも凹面表皮近傍と等しい大きさの引張応力が働いていたのであるが、その部分にある表皮・皮層繊維組織の抗張力(最大引張抵抗力)が引張応力を上回っていたために、凸面には切断が生じなかったものと考えられる。しかし、抗張力がとくに弱いと推定されるカマイラズのような特殊な品種の場合には、凸面の引張応力によって切断型挫折が生じることになると考えられる。

つぎに、節間を曲げた場合に、節間の横断面上に生じる長軸と直角な方向の応力(材料力学では、せん断応力, shearing stressと呼ぶ⁵⁾)について考えてみたい。一般に、せん断応力の分布は複雑な場合が多いので、主要なせん断応力に着目して考察する。なお、

注1) 応力とは、物体に外力が作用したとき、その外力に抵抗して物体内に生じた内力をいう^{3, 5)}。

Abbreviations: cf, cortical fibers; ep, epidermis; lv, large vascular bundle; ML-S₁, middle lamella, primary wall and outer layer of the secondary wall; mx, metaxylem of small vascular bundle; S₂, central layer of the secondary wall; S₃, inner layer of the secondary wall; sv, small vascular bundle sheath.

Figs. 1~3. Basic three patterns of the breaking types in the lower internodes. A, B and C indicate the views of convex, side and concave of the breaking parts respectively, in Figs. 1 and 2.

Fig. 1. The broken type. ×5.5.

The symbols m and n indicate the sides, o and p indicate the convex and the concave, arrow (→) and arrow head (▶) indicate a split and a fold, respectively.

Fig. 2. The split type. ×6.4.

Fig. 3. An example of the separated type. ×5.7.

Figs. 4. (×47), **5.** (×290), **6.** (×440) and **7.** (×440). Longitudinal sections of the fold parts in the broken type failure. Dark arrow (⇨), crosses (×) and asterisks (*) indicate the fracture of fundamental parenchyma, the gaps formed by breaking the parenchymatous cells, and the cracking parts of epidermal cells, respectively.

Figs. 8. (×1,040), **9.** (×990) and **10.** (×830). Transections of the split parts in the broken and the split type failure. Most of the epidermal and cortical fiber cells are divided in the middle lamella. Arrows (→) indicate an example of the cortical fiber cells which are divided between S₁ and S₂ of the secondary wall, in **Fig. 9.** Arrow heads (▶) indicate the parenchymatous cells which break irregularly, in **Figs. 8.** and **10.**

6

7

8

Fig. 11. Diagram showing the bending stress in the bending part of homogenous pipe or column. Arrows ($\rightarrow$) indicate the directions of stresses. The plane including op and MN indicate the neutral axis.

節間は剛性材パイプではなく、弾性材パイプに近いので、曲げに伴う変形は厚肉のビニールチューブを曲げる過程と類似の様相を呈する。

第 12 図は曲げた弾性材均質パイプの弯曲部における、主要なせん断応力と横断面の変形過程を示す模式図である。第 12A 図に示したように、均質パイプを曲げると、長軸方向の曲げ応力によって、パイプ表面から中立軸に向かって垂直にせん断応力が生じる。したがって、このせん断応力は曲げ応力の大きさに比例する。この場合のパイプ横断面が第 12B 図である。すなわち、せん断応力が最も強く働くのは、曲げ応力が最大である A および B 点である。そして、A および B 点を中心に矢印 ($\Rightarrow$) 方向に圧縮されると、C および D 点は外側へ押し出され ($\Rightarrow$ 印)、横断面は円形から楕円形に変形することになる。このような横断面の楕円変形の結果、第 12B 図に矢印 ($\rightarrow$) で示したように、C, D, E, F 点には、それぞれ、外面および内面を引張する応力が、一方、A, B, G, H 点には圧縮する応力が働く。したがって、パイプのたわみ（弯曲程度）が増し、横断面変形がさらに進むと、第 12C 図に示すように、C および D 点ではパイプ外面から、E および F 点ではパイプ内面から、それぞれ、割れ目が生じることになると考えられる。以上の考察によって、節間の割れ型挫折（第 2 図）における挫折部の形態と割れ目の発生位置は理解できるであろう。一方、折れ型挫折に随伴して生じた両側面の割れ目（第 1 図）や基本柔組織の破壊（第 4, 6 図）は、凹面の表皮、皮層繊維組織が節間の中心方向へ深く折れ込んだために、2 次的に生じたものと考えられる。

以上のように、3 種類の基本的な挫折型の原因となる曲げ応力およびせん断応力について考察してきたが、それでは、水稻下位節間の挫折型がほとんど折れ型になる理由は何であろうか。それは、下位節間に曲げる力が加えられた場合、下位節間が横断面の変形を生じ

Fig. 12. Diagrams showing the distribution of the principal shearing stresses and the process of deformation in bending part of an elastic homogeneous pipe. Arrows ($\rightarrow$) and dark arrows ($\Rightarrow$) indicate the directions of stresses and deformation, respectively.

にくい組織構造のため、割れ目が発生する以前に凹面の折れ目が生じるからであろう。また、無葉鞘の上位節間に割れ型挫折がかなり認められたのは、上位節間が弯曲し易く、かつ、横断面が変形し易い組織構造のため、折れる以前に割れが生じたためと考えられる。

つぎに、第 11, 12 図の均質パイプに生じる応力を節間にそのまま適用してきた点について考察を加えたい。観察結果でみたように、下位節間を曲げて凹面表皮に折れ目が生じ始めた時には、まだ基本柔組織の破壊が認められなかった。しかし、皮層繊維組織に隣接する基本柔細胞については、中立軸からの距離が皮層繊維組織とほぼ等しいとみなされるので、節間が第 11 図のような均質パイプであれば両者に働く圧縮応力はほぼ等しいはずである。また、基本柔組織の圧縮抵抗力は皮層繊維組織に比べるとかなり小さいと予想される、したがって、均質パイプの理論⁵⁾を適用すれば、

表皮・皮層繊維組織が破壊する以前に基本柔組織の破壊が始まるはずであるが、これは観察結果と一致しない。この矛盾は、節間に均質パイプの理論をそのまま適用したことに原因があると考えられる。すなわち、表皮・皮層繊維組織と基本柔組織の間にはヤング率（伸び弾性率, YOUNG'S modulus）に大差があると推定されるので、水稻節間は少なくとも2種類の異質材料から成る不均質パイプと考えるべきであろう。さらに、挫折の直前において、表皮・皮層繊維組織には大きな圧縮応力が働いても、基本柔組織に働く圧縮応力は大きくないのではなからうか。これらの点については再検討の必要がある。

つぎに、挫折部の組織観察でみたように、皮層繊維細胞壁は切断することなく、主に中葉が破壊して細胞が分離した。これは、皮層繊維細胞は2次壁が厚く、かつ、セルロース微繊維によるペニヤ板状の3層構造²⁾であるため、切断しにくいことによるのであろう。中葉はリグニン沈積の最も顕著な部分⁴⁾ではあるが、うすく、かつ、無定形 (amorphous) な部分であるために破壊したものと考えられる。また、第9図のように、S₁層とS₂層の境界で細胞が分離した例も認められた。針葉樹の仮道管壁では、S₁層とS₂層の境界部において、セルロース微繊維の配列方向が逆転する移行構造が存在する¹⁾。おそらく、水稻でも同様な移行構造が存在し、その部分が構造的に弱いためにS₁層とS₂層の境界で分離したのであろう。

摘 要

水稻の伸長各節間における挫折部の外部形態を観察して、折れ型、割れ型および切断型の3型に分類した。草型、倒伏低抗性などが異なる内外の水稻35品種の伸長各節間を手で折った場合および自然倒伏した場合の挫折形態は、いずれも、下位節間では折れ型が

大部分であった。

挫折部の徒手切片による組織観察によると、挫折は表皮・皮層繊維組織の破壊から始まるようである。また、折れ目の部分では、皮層繊維細胞は著しく褶曲し、分離するが切断はせず、割れ目の部分では、主として中葉の部分で細胞が分離している。挫折部の基本柔細胞は一般に不規則に切断している。

弾性材均質パイプを曲げた時に生じる曲げ応力およびせん断応力の方向、位置および大きさを節間に適用し、3種類の挫折型が生じる機構を考察した。

謝 辞

供試品種の選択と種子の入手に当っては、茨城大学農学部育種学研究室谷口晋助教授の御助言をいただいた。また、挫折試験ならびに倒伏実態調査の実施に当っては、大関隆司、門井秀憲、村上喜信、伊五沢正光、岡 三徳、谷島ふみ子諸氏の協力を得た。ここに記して深謝する。

引 用 文 献

1. 原田 浩・宮崎幸男・若島妙子 1958. 木材の細胞膜の電子顕微鏡的研究. 林試研究報告 **104**: 1—115.
2. 川原治之助・和田 清 1968. 稲の形態形成に関する研究. 第6報 稈構成細胞壁の構造、とくに2次細胞壁における微繊維の走向について. 日作紀 **37**: 597—607.
3. 北原覚一 1967. 木材物理. 森北出版, 東京. 1—226.
4. 松田智明・川原治之助・長南信雄 1983. 水稻下位節間の挫折低抗力に関する組織形態学的研究. 第2報 下位節間の2次壁肥厚過程に関する光学および電子顕微鏡観察. 日作紀 **52**: 84—93.
5. 岡本舜三 1968. 材料力学通論. 東大出版会, 東京. 1—337.

Histological Studies on Breaking Resistance of Lower Internodes in Rice Culm

III. Morphology of the breaking parts and a dynamic consideration of the breaking

Toshiaki MATSUDA, Harunosuke KAWAHARA and Nobuo CHONAN
(Faculty of Agriculture, Ibaraki University, Ibaraki 300-03)

Summary

The external breaking forms of elongated internodes in rice culms were observed, and were classified into three patterns basically, namely, the broken type (Fig. 1), the split type (Fig. 2) and the separated type (Fig. 3). The broken type was the most frequent in the lower internodes both in the breaking test by hands and in the lodged culms by natural force like as wind and rain (Table 1).

Histological observations on the breaking parts by free hand sections indicate that the breakings seem to begin from the epidermis and cortical fibers and extend to parenchyma. In fold parts of the broken type failure, the cortical fiber cells are bent remarkably and divided longitudinally in each other, but are not cut off transversely (Figs. 4-7). In split parts of the broken and the split type failure, most of the epidermal and cortical fiber cells are divided in middle lamella. The parenchymatous cells in breaking parts are broken irregularly (Figs. 8-10).

A dynamic consideration is attempted to clarify the mechanism which causes the three patterns of the breaking forms in the lower internodes. In a bent internode, bending stress and shearing stress seem to cause as illustrated in Figs. 11 and 12. Therefore, the compressive stress acting on the concave and the tensile stress acting on the convex seem to cause the failure of the broken type and the separated type, respectively. The shearing stress, on the other hand, acting on the transverse plane seem to cause the failure of the split type (Figs. 11 and 12).