イネの茎葉生育の規則性に関する発育形態学的研究

第4報 分げつ体系における母茎・分げつの各生育型の構造的規則性*

松 葉 捷 也

(中国農業試験場)

1993年7月31日受理

要 旨:一試験区でイネを1株1本植えにした場合、各主稈の生育型一葉身長・葉鞘長・節間長の葉位別変化の型で規定一は、通常二つに分れることを先に報告した。この生育型は明瞭に異なり、しかも主稈総葉数の1葉差に対応しているの、総葉数が多い方のそれをN型とし、他を[N-1]型とした。本報では、この主稈の生育型に対する各分げつの生育型の構造的な対応関係を明確にし、主稈から各分げつに及ぶ葉群形成の機構を考究するとともに、いわゆる「相似生長理論」の当否を検討した。その結果、一般に分げつとその母茎の各生育型に次の対応関係が認められた。①前出葉を含む分げつの総葉数が、その分げつの出現節位より上の母茎(相関母茎と略称)の葉数に等しい場合、分げつの生育型は相関母茎の生育型と同型になり、いわば分げつは相関母茎の模写体になる。この時の生育型には通常二つの類型があり、相関母茎と分げつがともに[N-1]型、あるいはともに[N-2]型のいずれかになる。このうち前者の出現頻度が高いことから、これが母茎・分げつ間の基本関係であると判断した。②分げつの総葉数が相関母茎の葉数より1葉少ない場合、一般に相関母茎の生育型は[N-1]型であり、分げつの生育型は[N-2]型になる。ただし②の場合に関連して、③N型主稈の下位1次分げつの生育型は、一般に[N-1]型になる。この②と③は、前述の①を基本関係とする模写体形成の変型と考えられた。また、これらの対応関係は相似生長理論に対して規則的なずれをもっていたので、新たに「模写生長」の見方を提起した。

キーワード:イネ、形態形成、生長、生育型、発育形態、分げつ、葉鞘、葉身。

Morphological Studies on the Regularity of Shoots Development in Rice Plants IV. Structural regularity in the growth types of tillers and their mother shoots: Katsuya MATSUBA (*Chugoku National Agricultural Experiment Station, Fukuyama, Hiroshima 721, Japan*)

Abstracts: It has already shown that the main shoots of two different growth types coexist even in a precisely cultured plot. These types are: (i) N type with n leaves, (ii) N-1 type with n-1 leaves; these types may be identified by the pattern of the length of leaves and elongated internodes, that successively develop on the main stem. In this paper, I present a comparative analysis of the growth types of tillers and their mother shoots. 1) When the number of leaves on tiller (including prophyll, expressed as NLT) is equal to that of leaves in the nodes above the mother node which subtend the tiller in question (expressed as NLM), the growth type of the tiller is identical to the mother shoot. There are generally two patterns in this case: both tiller and its mother shoot represent N-1 type or N-2 type. 2) When NLT is one less than NLM, the mother shoot represents N-1 type and the tiller represents N-2 type. However, the lower primary tillers represent N-1 type on the main shoot of N type. 3) On the main shoot of N type, the upper primary tillers represent N-2 type. 4) It is considered that the growth types, as in case 1), are fundamental ones. The growth patterns in case 1), namely mother shoot-replica-tiller growth pattern shall be designated as "replicative tiller-growth".

Key words: Growth, Growth type, Leaf, Morphogenesis, *Oryza sativa*, Rice plant, Shoot development, Tiller.

イネの個体において、その主稈と各分げつの「同伸葉」^{注1)}は互いに相似的な形になっているという。いわゆる「相似生長理論」²⁾の原則である。しかし、後述するように、この原則には個々の葉身長の比較に基づく裏付けがなく、その当否の検討が必要になってきた。本報では、改めて上記の原則を事実関係に照らし直し、併せて個体の葉群の構造を明確にするために、主稈と各分げつの葉身長を測定し、各茎

における葉身長の葉位別変化の型を比較した。また、葉鞘長についても同様の比較を行った。

他方、葉群の形成に関して、相似生長理論では各分げつの体形(草姿)が主稈の体形と相似的に形成されていくとみている。理論自体の当否は別として、

注1)「同伸葉理論」²⁾において、原則として同時に出現・伸長するとみなされる個体内の各茎上の一群の葉で、各茎の止葉は最後の「同伸葉」と規定されている。また、この各止葉の下位の各葉も横断的にそれぞれ「同伸葉」であるとみなされるので、「同伸葉」は主稈・各分げつの一定の葉位(「材料と方法」に後述)を占めることになる。なお、後述するように、この同伸性は一般的には成立していない。

* 大要は、第171回講演会(昭和56年4月)、第177回講演会(昭和59年4月)、第186回講演会(昭和63年10月)、第196回講演会(平成5年10月)で発表。

第1表 試験設計の概要と各試験区における生育概況

試験実施年次 [播種月日]	試験 区名	供試品種	ポットの規格 (a)	施肥量 ¹⁾ (g/ポット)	供試個体数 ²⁾	主稈総葉数 ³⁾ (個体数)	平均有効 分げつ数 ⁴⁾
1980 [5.12]	K 00	コシヒカリ	1/5000	2	8	14(3), 15(5)	17.0(3)
	K 01	〃	1/5000	8	8	15(2), 16(6)	47.3(4)
	K 02	〃	1/2000	16	4	16(4)	78.8(5)
	S 00	清 明 早	1/5000	2	8	15(5), 16(3)	22.0(3)
	S 01	〃	1/5000	8	8	16(1), 17(7)	42.9
	S 02	〃	1/2000	16	5	17(5)	99.2
1981 [5.16]	K 11	コシヒカリ	1/5000	8	6	15(1), 16(5)	44.7(4)
1982 [5.14]	K 21	コシヒカリ	1/5000	10	10	15(8), 16(2)	69.0(5)
	R 21	レイメイ	1/5000	10	10	14(5), 15(5)	38.2(4)

1) 三要素成分量がそれぞれ15%の粒状尿素化成肥料を用い、全量を基肥とした。2) 催芽種子を直播して、1ポットで1個体を育てた。3) 「不完全葉」を第1葉として数えた。4) 有効分げつ数には主稈を含むが、1分げつ(「不完全葉」²⁾節の分げつ)は出現しないこともあったので、1分げつとその系列の分げつは含めなかった。ただし、S 01, S 02では全有効分げつの平均値、()の数字は、有効分げつの最高次位を示す。

この見方により、各分げつの茎葉の形成を、主稈の茎葉の形成に関連させて分析できるようになった。しかし、その後、この方面での研究はあまりみられないようである。そこで、この見方を発展させる立場から、主稈と各分げつの体形を、前述した葉身長・葉鞘長の葉位別変化の型の差異により、数種の「生育型」⁷⁾に類型化し、それらの形成機構について考察を加えた。

材料と方法

1. ポット試験、調査・測定および比較の方法

1980年から3カ年、北陸農業試験場(新潟県上越市)において、第1表に示したような直播土耕ポット栽培による試験を野外で行った。供試材料は第1～第3報^{7,8,9)}と同じであり、肥培管理方法の細目は第1報に述べたとおりである。

コシヒカリおよびレイメイの各供試区では、各個体の全茎を対象に出葉期調査を原則として毎日行い、各分げつの出現節位と葉数とを明確にした。

主稈と各有効分げつの体形を比較するため、穂長・節間長および上位葉5, 6枚の葉身長・葉鞘長を測定したが、本報では、葉身長と葉鞘長の測定値のみを用いた。測定は出穂後20～25日目に各株を掘り出して行い、測定値はミリメートルの単位まで求めた。測定材料は、コシヒカリおよびレイメイの各供試区では主稈と全有効分げつとし、清明早の供試区では主稈、1次分げつと一部の2次分げつとした。

主稈と各分げつとの間で葉身長・葉鞘長の葉位別

変化の型(以下、**葉身長・葉鞘長パターン**と略称)を比較してそれぞれの体形の異同を調べる場合、主稈・1次分げつ間、1次分げつ・2次分げつ間などといった、母茎・分げつの2茎間での比較が基本となる。そこで、ある分げつが出現した節位より上の母茎の部分を、その分げつの**相関母茎**とよび、相関母茎に分げつを対比することにした。この時、相関母茎と分げつ双方の各葉位の対応づけが問題となる。本報では、一般に**分げつの総葉数**(前出葉を含めた葉数、以下同じ)が相関母茎の葉数に等しくなる基本傾向を示す⁹⁾ことに基づき、第1図aのように**相関母茎の最下位の葉位に分げつの前出葉の葉位を対応させ、順次求頂的に対応づける方式**を基本として母茎・分げつ間での比較を行った。

次いで、主稈に、2次～4次の各分げつを対比する場合、以下の様に葉位を対応づけた。すなわち、第1図aの方式により、主稈・1次分げつ間、さらに1次・2次、2次・3次、3次・4次の各分げつ間で葉位を対応づけていくと、主稈の各葉位を起点とした対応葉位の連鎖ができる。例えば第1図aで、主稈の第(n-1)葉位には、1次分げつの第6葉位や2次分げつの第5葉位、3次分げつの第4葉位が連鎖する。このような連鎖を介して2次・3次・4次の各分げつの各葉位を主稈の葉位に対応づけた。ここで、主稈のある葉位と、それを起点とした各分げつの対応葉位の連鎖群とを合わせて新たに「**相関葉位**」とよび、各相関葉位を主稈の葉位で表すことにした。なお、上記の対応づけの特徴は、相似生長理論(第1図b)

第1図 母茎・分げつ間における各葉位の対応づけの方式。

a: 本報の方式, b: 相似生長理論の方式。

図a, bとも, 主稈の葉位は, 一般に止葉葉位を n とする求頂的な表示にし, 分げつとその相關母茎の間の各矢印の両端が指し示す葉位を対応づけた。pは前出葉の葉位である。図aの1次分げつと3次分げつの各総葉数はそれぞれの相關母茎の葉数に等しい。図bでは, 矢印で対応づけられた横並びの葉が「同伸葉」で, 各「同伸葉」の葉身長を同じ模様で各茎の右側に描き, 相似生長理論の原則を例示した(黒丸の葉位は, 分げつ出現節であることを示す)。これとの比較のため, 図aでも仮に「同伸葉」の葉位を横並びの位置においた。

の対応づけからみると, 主稈と1次~4次分げつ間で, 主稈のある葉位に対応する分げつの葉位がそれぞれ順次1, 2, 3, 4と上方にずれていく点にある。いわば本報の比較方式は, 相似生長理論における「同伸葉」の比較方式に対し, 相關葉位にある「相關葉」の比較方式である。

本報の方式による葉身長・葉鞘長パターンの比較は, 葉身長と葉鞘長の葉位別変化をそれぞれ折れ線グラフに描いて, 以下の順序で行った。まず, 同一試験区で総葉数が同じ主稈は, その葉身長・葉鞘長パターンが同じになる⁷⁾ので, ①各試験区で主稈総葉数が同じになった個体群ごとに, 主稈と各1次分げつの間で比較を進めた。この場合, 各主稈の折れ線はまとめて1枚のグラフ用紙に描き, 1次分げつのもそれぞれの出現節別別にまとめて描いた。これらのグラフ用紙を重ねて透視し, 各個体内での比較と個体間での比較を同時に試みた。②同様に, 各試験区内で主稈総葉数の異なる個体群間での異同を調べた。③1次~4次の各母茎・分げつ間, および主稈と2次~4次分げつの間でも, 透視による同様の比較を展開した。④測定値が比較的多かった場合には, 平均値による葉身長・葉鞘長パターンも比較し, 各平均値の標準偏差・変異係数を算出して, それぞれの変異を比較した。

2. パターン比較の結果の記述方法

試験区内の主稈総葉数には1葉の変異があった⁷⁾

(第1表参照)ので, 一般に総葉数の多い方の主稈止葉葉位を n として, この主稈を N 葉主稈とよび, また総葉数が1葉少ない方の主稈止葉葉位を $(n-1)$ として, この主稈を $[N-1]$ 葉主稈とよんだ⁷⁾。 N 葉主稈と $[N-1]$ 葉主稈の各葉身長・葉鞘長パターンはそれぞれの群内でよく揃い, かつ両者の葉身長パターンは, 求頂的にみて第 $(n-1)$ 葉位まで, また葉鞘長パターンは第 $(n-2)$ 葉位まで, それぞれ同じになる⁷⁾。それで先に⁷⁾, この葉身長・葉鞘長パターンによりこれらの主稈の体形を類型化し, 二つの「生育型」— N 型と $[N-1]$ 型—を規定した。この知見が本報の比較・分析の基礎である。

次に, 各分げつの葉身長・葉鞘長パターンを主稈のそれに対比して図示する場合(第2図参照), 第1図に示した, 主稈の求頂的葉位 $[\dots, (n-2), (n-1), n]$ を相關葉位として横軸にとり, これに各分げつの各相關葉位を対応づけて, 葉身長・葉鞘長の葉位別変化を折れ線で描いた。なお, 分げつの総葉数が相關母茎の葉数に等しい場合, 分げつと相關母茎の各止葉は同じ相關葉位を占める(第1図a参照)。

本報の試験は相似生長理論の追試でもあるため, 施肥は全量を基肥とした。この施肥条件は, 茎葉の生長に一時的な急変をさける点でも都合がよい。以下に述べる比較・分析の結果は, このような施肥条件下で得られたものであるが, とりまとめはできる限り一般化した。

結果と考察

1. 同位分げつの総葉数の変異および生育型

同一試験区では主稈総葉数が1葉異なった個体間でも、出現節位が同位の分げつ (以下、同位分げつと略称) は、その出現節位に応じた基準葉数をもち、これより1葉減少する場合もみられた⁹⁾。

各同位分げつの葉身長・葉鞘長パターンは、主稈の場合⁷⁾と同様に、分げつの総葉数に対応していた。すなわち、①総葉数が同じになった同位分げつの葉身長・葉鞘長パターンは、ほとんどの場合著しく類似した (第2図、細い実線同士あるいは破線同士)。また、②総葉数に1葉の変異があった同位分げつ間では、主稈の場合⁷⁾と同様に、葉数の少ない方の葉身長パターンは、他方のその止葉欠落型になっていた (第2図、細い実線と破線とを比較)。

この二点は、同一試験区であれば、主稈総葉数の1葉の変異に関係なく同位分げつに共通的に認められた (ただし、総葉数に変異のない同位分げつもあった)。上述の①に関連して、葉身長の葉位別変異係数は比較的小さく、主稈の場合⁷⁾と同程度か、それよりやや大きい程度であった (第2表)。葉鞘長の変異係数は、全体にこれよりさらに小さかった。

第2表の材料の、平均値による葉身長・葉鞘長パターンは、それぞれ第3、第4図のようになったが、この比較・分析は次節で行うことにして、先に、葉身長パターンのピークが相関葉位の (n-3)、(n-4) のいずれかになり (第2図も参照)、同位分げつ内でも、この二つの葉位の範囲で、1葉位ずれることがあった点を見ておく。このような場合、全般に第n~第(n-3)葉位までの上位3、4葉の葉身長パターンは、互いに並行的でほとんど変動がなかった。また、第(n-4)葉位以下のパターンでも同様のことがみられた。しかも、年次や分げつの出現節位によっては、このずれが生じないことがあった。この3点からみても、このピークのずれが、各同位分げつの総葉数の変異に対応した葉身長パターンの類型を基本的に左右するとは考えられないので、このずれは生育型の類別にとっては偶然的なことと判断した^{注2)}。

この上で、新しく分げつについても、その体形を試験区内の生育型として、主稈の場合⁷⁾と同様に、平

第2図 同位分げつの葉身長・葉鞘長パターン。

K 11区で主稈総葉数が16葉となった5個体の各2 (1次2号) 分げつで例示した。0はその主稈5本の平均値による葉身長・葉鞘長パターンで、点線のパターンは7分げつの一例を示す。n=16 (本誌50, 別1, P 142にK 02区例示)。

均値による葉身長・葉鞘長パターンで類型化し、規定することができると考えた。なお、伸長節間長のパターンは別の機会に詳しく分析する。

2. 主稈と1次分げつの生育型の構造的対応関係

主稈と1次分げつの葉身長・葉鞘長パターンを比較・分析し、各生育型に関して以下の結果を得た。

一般にN型主稈に対して、1次分げつは3種類の葉身長・葉鞘長パターンをとった。まず、①1次分げつの総葉数が、第1図aのように、相関母茎の葉数に等しい場合、両者の止葉は同じ相関葉位nを占め、葉身長・葉鞘長パターンは同じになった (第2図、主稈のパターンと各破線を比較)。従って、この1次分げつの生育型の類型は、主稈と同じくN型といえる。次に、②1次分げつの総葉数が、相関母茎の葉数より1葉少ない場合、分げつの止葉は相関葉位(n-1)を占め、その葉身長パターンは、主稈の止葉が

注2) 葉身長パターンのピークのずれに着目した主稈の生育型の分類事例は既に一部報告^{5,6)}したが、このずれは出葉速度の遅速^{14,15)}と関係している可能性があり、その分析結果を別途報告する予定である。

第2表 主稈と1次, 2次分げつの各葉身長の葉位別変異係数*

主 稈	2	3	4	5	6	7	8	21	22	23	24	25	
分	げ	つ											
2	3	4	5	6	7	8	21	22	23	24	25		
(n-1)	6.5	7.2	7.8	9.7	6.5	4.9**	1.2**		9.0**	8.8	11.6**		
(n-2)	8.0	8.1	10.2	9.3	6.6	5.2	7.5	8.2	8.0	8.7	10.4	10.0	7.1
(n-3)	2.9	7.8	4.8	6.5	5.0	6.6	4.4	7.9	7.8	7.9	10.9	11.4	8.4
(n-4)	3.9	2.8	3.5	2.4	2.6	2.7	7.0	3.4	3.8	1.6	1.7	3.0	3.3
(n-5)	3.5	5.8	3.5	3.9	3.3	3.2	7.2	6.4	7.1	4.7	4.7	8.5	5.1
(n-6)	2.9	4.0	3.7	3.2	3.1	3.7	4.1	12.5	3.8	4.5	4.3	5.5	9.0

* K 21 区の, 主稈総葉数が 15 葉 [相關葉位: (n-1)=15] となった 8 個体についての測定値で算出.

** 止葉葉位が (n-2) になった分げつがあったため, その測定値の個数は 8 ではなく, 左より順に 6, 2, 7, 3 であった.

第3図 平均值による主稈・各1次分げつの葉身長パターン

K 21 区で主稈総葉数が 15 葉となった 8 個体を材料とした. 0 は主稈を, 2~8 は各 1 次分げつをそれぞれ示す. 6, 7 分げつはそれぞれ 6 茎の, 他は各 8 茎の側定値を用いた. $n-1=15$.

欠落したパターンと同じになった (第2図, 主稈のパターンと細い実線を比較). この場合, 葉鞘長パターンを含めて, その生育型の類型は, 主稈の N 型に対比して, [N-1] 型といえる. ③ 1 次分げつの総葉

第4図 平均值による主稈・各1次分げつの葉鞘長パターン

第3図と同じ材料の測定値を用い, 同様に図示した. ただし, 測定値が密集したので 4 は省略した.

数が相關母茎の葉数より 2 葉少ない場合, 分げつの止葉は相關葉位 (n-2) を占め, その葉身長パターンは, [N-1] 型の止葉が欠落したパターンと同じになった (第2図, 細い実線と点線を比較). それで, その葉鞘長パターンも併せて, このような両パターンをもつ生育型を新たに [N-2] 型と規定した¹⁰⁾. この場合, 止葉葉身長は, その稈長の割には長かったが, これは単なる栄養競合によるものではないといえる.

他方, [N-1] 型主稈に対して, 1 次分げつは 2 種類の葉身長・葉鞘長パターンをとった. まず, ① 1 次分げつの総葉数が相關母茎の葉数に等しい場合, 両者の止葉は同じ相關葉位 (n-1) を占め, 葉身長・葉鞘長パターンは互いに同じ (第3, 第4図, 0 に対する 2~6) になったので, 分げつの生育型の類型は,

主稈と同じく [N-1] 型といえる。② 1 次分げつの総葉数が相関母茎の葉数より 1 葉少ない場合、分げつの葉身長パターンは、[N-1] 型の止葉が欠落したパターンと同じになった (第 3, 第 4 図, 0, 2~6 に対する 7, 8)。これは、葉鞘長パターンも含め生育型としては [N-2] 型といえる。

以上、各 1 次分げつの生育型は、その総葉数の変異に対応して上位 1, 2 葉の部分は明瞭に異なっているが、基本的にはその相関母茎である主稈の生育型と同型かその変型になっているといえる。従来、このような比較・分析は見当たらない。この結果に関連し、K 01・K 11・K 21 の 3 区の 1 次分げつについて、生育型の各類型の出現数を、N 葉主稈、[N-1] 葉主稈ごとに調べてみた。その結果¹⁰⁾、1 次分げつは 2 から 9 まで出現したが、それらの生育型は主稈の生育型によらず基本的には [N-1] 型になり、上位の 7~9 分げつは [N-2] 型になりやすいといえた。なお N 型が、K 01・K 11 区の下位 1 次分げつに少しだけみられた。

ここで各生育型の特徴を整理しておく。先に⁷⁾主稈の生育型を規定した際にも述べ、また第 2~第 4 図でも分るとおり、一般に N 型、[N-1] 型、[N-2] 型とも、その葉身長パターンは逆 U 字型あるいは逆 V 字型になり、三者のパターンは第 (n-2) 葉位までは同じとなる。これより上の葉位では、止葉葉位が上位にある生育型ほどその葉身長が短くなり、N 型の止葉欠落型が [N-1] 型に当たり、後者の止葉欠落型が [N-2] 型に当たる。葉鞘長パターンは、第 (n-3) 葉位までは同じ (第 2 図) で、それより上の葉位では止葉葉位に対応した独自のパターンをとるが、三者とも止葉葉鞘長は比較的長くなる。

3. 分げつと相関母茎における生育型の組合せの種類とその出現頻度

前節でみた主稈・1 次分げつ間の各生育型の対応関係と同様のことは、1 次・2 次や 2 次・3 次、3 次・4 次の各母茎・分げつ間でも認められた。この比較・分析で分った全体的な特徴を述べておく。

第 1 に、分げつの生育型の類型は、総葉数の変異に対応していた。一般に、各分げつの止葉がそれぞれ相関葉位の n, (n-1), (n-2), (n-3) を占めた場合、生育型はこれに対応して、N 型、[N-1] 型、[N-2] 型、[N-3] 型となる。[N-3] 型とは、葉身長パターンでみた [N-2] 型の止葉欠落型である。

第 2 に、各生育型の葉身長・葉鞘長パターンからみて、ずれていると感じられた折れ線グラフでは、

第 5 図 [N-1] 型の生育型が主稈から 4 次分げつまで連続した事例の葉身長・葉鞘長パターン。

主稈総葉数が 15 葉となった K 21 区の 1 個体での測定値で図示した。なお、相似生長理論の批判的検討のために、主稈の止葉に対する各分げつの「同伸葉」に矢印をつけた。0 は主稈で、2, 22, 22 p, 22 p 1 の各分げつの総葉数は、それぞれ 13, 10, 9, 7 である。n-1=15。

測定値の誤りが確認されるほどにこのパターンは各生育型ごとに明瞭な差異性を持ち、かつ型内では類似性を保持していた。ただし、高次の弱小分げつではこのパターンが少し崩れた事例もあった。

第 3 に、主稈や比較的大きい下位の 1 次分げつなどを母茎とする分げつでは、下位分げつほどその葉身長・葉鞘長の縮小程度が極く小さく、中位分げつでは上位葉 3, 4 枚がより縮小し、上位分げつでは全体に縮小していた (第 2~第 4 図参照)。

第 4 に、止葉が相関葉位を同じくする主稈・分げつの系列内では、同じ生育型が連続してみられた。その一例を第 5 図に示した。

さて、第 5 図には主稈の第 (n-4) 葉位の葉身長とその下位の葉鞘長に部分的乱れはあるが、この図の

第6図 分げつ体系における母茎・分げつの各生育型の組合せの種類。

A～Jとも、左が母茎で、右が分げつ。上位葉の葉身を稈の右側に模式的に描いて葉身長パターンの類型を示した。N, N-1, N-2, N-3は、葉身長・葉鞘長パターンに基づく生育型の各類型を示す。N型の止葉葉位が相関葉位のnである。同じ模様の葉が互いに相似的であったことを示すが、相似生長理論の批判的検討をしやすくするため「同伸葉」を横並びにした。図中の○印は穂を表す。

ような場合、基本的に分げつの生育型は、その総葉数と葉身長・葉鞘長の両面で相関母茎の生育型の模写体になっているといえる。これを個々の葉長で見ると、第1図bのように「同伸葉」が相似的なのではなく、同図aで説明した相関葉位にある葉、「相関葉」がそれぞれ相似的であるといえる。

上記の、相関葉が相似的であるという知見を基礎に、母茎・分げつの各生育型の構造的な対応関係を整理し、双方の生育型の組合せの種類を比較した(第6図)。また、この種類別の出現頻度を、年次は異なるが栽培条件はほぼ同じK 01・K 11・K 21の3区で調べ、第3表に示した。まず第6図で、分げつ体系における母茎・分げつの各生育型の組合せの種類をみる。従来、この種の分析はなされていない。

第6図A, E, Iのように、母茎・分げつがともに、N型, [N-1]型, [N-2]型のいずれかになる組合せがあり、これらの場合、分げつの総葉数は相関母茎の葉数に等しかった。

同図B, F, Jのように、母茎のN, [N-1], [N-2]型に対して、分げつがそれぞれ[N-1], [N-2], [N-3]型の組合せがあり、これらの分げつの総葉数は相関母茎の葉数より1葉少なく、分げつの生育型は母茎の生育型の止葉欠落型となった。

母茎の[N-1], [N-2]型に対して、分げつがそれぞれN, [N-1]型の組合せ(第6図D, H)、および母茎のN, [N-1]型に対して、分げつがそれぞれ[N-2], [N-3]型の組合せ(第6図C, G)もあった。相関母茎に対する分げつの総葉数は、前者では1葉多く、後者では2葉少なかった。

次に、各組合せ別の出現頻度(第3表)をみると、母茎が[N-1]型で、分げつが[N-1]型か[N-2]型の組合せが、3カ年とも合わせて80%前後を占めた。この中では、分げつが[N-1]型のものがやや多かった。外に、N型母茎に[N-1]型分げつと、[N-2]型母茎に[N-2]型分げつの両組合せが、それぞれ10%前後を占めた。K 11区で、N型を母茎とし

第3表 母茎・分げつの各生育型の組合せの種類別・試験区別出現頻度。

母茎の 生育型	試験区名 (調査茎数)	分 げ つ の 生 育 型			
		N	[N-1]	[N-2]	[N-3]
	本	%	%	%	%
N	K 01* (54)	0.5	13.3	0.8	
	K 11 (61)	1.9	20.5	0.8	
	K 21 (16)		2.1	0.3	
[N-1]	K 01* (288)		35.5	42.0	0.5
	K 11 (196)	0.4	44.1	30.0	
	K 21 (551)		41.4	39.8	
[N-2]	K 01* (23)			6.0	0.3
	K 11 (6)			2.3	
	K 21 (112)		1.5	14.0	1.0

* 1, 2本の母茎が不出穂のため生育型の関係が不明の4組合せがあり、比率の総計が100%にならない。なお、各試験区とも調査茎数と同じ数だけ母茎・分げつの組合せ数がある。

た[N-1]型分げつが20.5%になったのは、この区でN葉主稈が多かったことによる。

従って、母茎は[N-1]型になるのが一般的で、分げつは[N-1]型か[N-2]型になるといえる。この時、葉身長・葉鞘長パターンの対応関係でみると、[N-2]型は[N-1]型の止葉部分が欠落した不完全型と考えられる(第6図E, Fを比較参照)ので、母茎・分げつ間では[N-1]型に対する[N-1]型(第6図E)が基本関係であると判断した。

以上、葉身長・葉鞘長パターンに基づく分げつの生育型の類型は四つに分れたが、いずれも基本的にはその出現節位と総葉数に応じて、相関母茎の生育型を求頂的に縮小しつつ模写した型になっていた。つまり、分げつは相関母茎を模写しつつ生長するといえる。これは上位5, 6葉の比較結果ではあるが、これらより下位にある葉は、葉位が上がるにつれ次第に大きくなっていく¹⁷⁾ので、「模写生長」ともいえるべき茎葉生育の性質を概念化できると考える。この点は後半でさらに詳しく検討する。

4. 母茎・分げつの各生育型からみた相似生長理論の当否

前節でみた母茎・分げつの各生育型の構造的な対応関係を、部分的ではあるが分げつ体系について模式化すると、第7図のようになる。これに対して、相似生長理論の原則(第1図b)のような、「同伸葉」が互いに相似的になるという構造的な対応関係は、同次分げつ間に限れば部分的に成り立っていることもあった(第7図、二つの1次分げつ間)が、一般

第7図 「模写生長」で形成された葉群の構造的規則性(模式図)。

主稈とその右側の1次分げつ、この1次分げつと2次分げつが、それぞれ[N-1]型対[N-1]型の基本関係にある。左端の1次分げつの生育型は[N-2]型である。第1図bとの比較のため、「同伸葉」を横並びの葉位に置き、互いに相似的になった葉身を同じ模様にして稈の右側に図示した。葉位の黒丸は第2報⁸⁾による分げつ出現節であることを示す。

的には成立しておらず、実際に相似的になる葉の葉位は、母茎・分げつ間ごとに1葉位上にずれていた(第7図)。以下でこの点を分析する。

相似生長理論の原則は、ある「同伸葉」より上の、主稈・各分げつの茎葉部が互いに相似的な姿になっているという判断^{1,2)}を基礎にしているが、注目すべ

きことに、この判断はコムギの個体生育の経時的な達観観察から導かれている。このように、個々の葉身長や葉身長パターンの比較を経ない定性的判断が、一般化されイネにも適用できるとみなされてきた。その理由は、この判断が、同伸葉理論²⁾を不可分の前提にしている²⁾ ことにある。

上記の前提の具体的内容とは、イネ・ムギの主稈・各分げつにおいて、①ある「同伸葉」より上位に出る葉の数は互いに等しく、②各止葉に至るまでの出葉周期は同じ（同伸性）ということである。しかし、この二つは、一般的には成り立っていなかった。すなわち、ある「同伸葉」より上位の葉の数を各分げつで実測してみると、その各葉数は同伸葉理論で決められたそれぞれの葉数に対して、分げつ次位と同じ数だけ、あるいはそれより1葉少ない数だけ規則的に多くなることが分った⁹⁾。そのことが第7図や第1図aに反映されている。つまり、主稈・各分げつの葉基部が互いに相似的な姿になっているという基本的には間違っていなかった定性的判断が、分げつの葉数を過少に見積った同伸葉理論に結びつけられたところに、相似生長理論の難点がある。

同伸性についてもずれば規則的⁴⁾で、この点には外にも批判的検討^{3,12)}がある。つまり、母茎・分げつ間では、常に分げつの側で出葉周期が短いところから、相似生長理論は葉群の形成に関しても原則的に成り立たないといえる。この点は、出葉経過の調査結果を別途とりまとめる際に詳論する。

以上でみてきた相似生長理論の原則と実際の葉群構造とのずれは、主稈と高次分げつの間では著しいものになることは、第5図をみれば明らかである。従って、相似生長理論は、主稈の生育型の知見と本報での模写生長との知見に基づいて、その枠組みを基本的に変える必要があると考えた。なお、相似生長理論の応用として「延葉長」^{2, 注3)}の問題がある。これは、主稈の合計葉長から各分げつの合計葉長を推定するもので、本報で可否を検討してきた葉群の構造的規則性に前提がある。従って、ここでは「延葉長」の可否の具体的検討は省略した。

5. 「模写生長」の発生的背景およびその応用

母茎・分げつの各生育型の[N-1]型対[N-1]型(第6図E)の基本関係は、個体の葉群の構造的規則性を原理的に示すとともに、個体の葉群の形成における原理的単位といえ、基本的にはこの関係が反復・展開されて分げつ体系が形成されるとみることができる。この原理的關係は、第3報⁹⁾で分析した母

茎・分げつ間の葉数関係(同報、第2図の一減型)の構造を示している。第3報では、分げつ体系の基幹部は一減型の連続的反復で形成されるとみたが、この原理的關係は一減型に属している。

この原理的關係が主稈から4次分げつまで連続した事例の葉身長・葉鞘長パターンを先に第5図に示したが、このような事例は、本報での分げつ体系の基幹部をなす2,3分げつの系列ではめずらしくはなかった。この点からみて、[N-1]型が、第2報⁹⁾で分析した理論的な最大分げつ体系のすべての母茎・分げつ間で連続した場合、個体の葉群が理想的に最大限に形成されると考えることもできよう。

先^{注4,11)}に、分げつの総葉数が相関母茎の葉数に等しくなる傾向⁹⁾を根拠にして、母茎・分げつの頂端分裂組織の間で生理的齡(分化可能葉数で規定)が等価授受¹¹⁾されるとする仮説を提起した。本報での分析による[N-1]型の基本関係は、分げつの総葉数と相関母茎の葉数が基本的に等しくなるという点において、この茎葉の形成に関する仮説に一致し、これを構造的側面からも補完するものと考ええる。また、[N-1]型を基本型とすれば、N型、[N-2]型、[N-3]型は、花成反応の感受性の差による総葉数の変異に対応して出現した変型であると推測される^{注5)}。

主稈の葉身長パターンがいわば逆V字型のようになるのは、頂端分裂組織の大きさの変化を反映していると考えられる¹⁷⁾。このことと、分げつは基本的には相関母茎の葉身長・葉鞘長パターンを模写して生長するという本報での事実から、上述した母茎と分げつ原基の頂端分裂組織間における生理的齡の授受に際しては、単に葉原基の分化能が等しく受け継がれるのみならず、その時の母茎の頂端分裂組織の大きさも分げつ原基の大きさに反映されるものと推測される。この根拠として、同じ母茎上では上位分げつほど前出葉や第1葉の葉身が大きいという事実¹⁾(本報でも確認)を挙げることができる。また、

注3) 延葉長の資料に次のものがある。片山 佃・江藤博六(1954) 水稻収量予測に関する基礎研究。農林省統計調査部 試験研究資料第13集:1-46。

注4) 日作紀50, 別1(第171回講演会):141-142。日作紀53, 別1(第177回講演会)講演会152-153。

注5) この推測の根拠は、試験区間で主稈あるいは同位分げつの総葉数に平均で1葉の差をもたらすには、イネに利用可能な窒素量で2-2.5倍の差をつける必要がある⁷⁾という事実にある。このような差が、準精密栽培による試験区内の個体間に生じるとは考えにくいので、問題とする総葉数の変異が、養分吸収量の大きな差によらないとすれば、花成反応の差によると推測しても大きな誤りではないと考えた。

主稈や同位分げつの葉身長パターンの各類型が、N型からみれば、他はその上位部分の一部欠落型になるという事実関係は、主稈・各分げつの頂端分裂組織の大きさの変化が、ともに相似的であることを暗示する。この時、相関葉位は生理的齢の対応相関を示す指標となろう。要するに、「模写生長」とは、母茎・分げつ間での葉群形成において、分げつが相関母茎の各葉位を求頂的に、かつ近似的、縮小的に模写していく生長様式であるといえよう。

模写生長の規則性に関連して、松島¹³⁾がイネの姿勢を自由に変えうるとしている点に触れておきたい。この松島第II理論¹³⁾は、瀬古ら¹⁶⁾による茎葉器官の生長解析を一基礎としているが、さらにその背後には、分げつの生育が主稈の生育から相似的に推定できるという相似生長理論の観点がある。相似生長理論では、筆者が第1報⁷⁾で試みたような主稈の体形の類似性と差異性の分析がみられず、また各個体の類似性と差異性の分析も十分とはいえなかった。主稈の体形が比較されなかったのは、量的形質の個体変異は正規分布するという一般的見地から、個体の類似性を前提にしていたためともみられる。しかし、この点の具体的知見がないと個体間あるいは群落内、試験区内での茎葉生育の比較・分析に適用可能な理論にはなりえないと考える。松島による草姿の把握は、いわば個体を達観する方法によるもので、厳密には個々の茎単位のものではない。

模写生長の規則性の解明により、まず1株1本植えの試験区で、主稈など主要な茎の生育過程を指標にして一層精密な茎葉生育の調査・分析が可能となったといえる。この場合、秋落診断など茎葉生育に著しい差のでる場合のみならず、通常の圃場試験区での茎葉生育の解析も、茎単位で可能となった点が重要である。また、模写生長の知見は、品種・系統の固定度の一層精度の高い判定法や品種間差異の評価の基礎にもなろう。さらに今後1株に複数個体を移植した試験区をも対象として、新しい生育診断法や理想群落構造の制御法を具体的に探求するための基礎的知見が得られたと考える。

引用文献

1. 片山 佃 1944. 稲麦の分蘖に関する研究. I 大麦及小麦の主稈及分蘖に於ける相似生長の法則. 日作紀 15: 109—118.
2. ——— 1951. 稲・麦の分蘖研究 一稲・麦の分蘖秩序に関する研究一. 養賢堂, 東京. 1—117.
3. 後藤雄佐・星川清親 1988. 水稻の分げつ性に関する研究. 第1報 主茎と分げつの生長の相互関係. 日作紀 57: 496—504.
4. 松葉捷也 1983. 稲の分げつ体系の新しい見方. 5. 出葉経過と同伸葉について. 日作紀 52(別1): 89—90.
5. ——— 1984 a. イネの稈長及び節間長の調査基準について. 北陸作物学会報 19: 1—6.
6. ——— 1984 b. 同一区におけるイネの主稈の生育型と各器官長の変異について—農学試験に関する一考察—. 日作東海支部研究梗概 97: 1—6.
7. ——— 1987. イネの茎葉生育の規則性に関する発育形態学的研究. 第1報 同一栽培条件下で総葉数を異にした主稈の生育型について. 日作紀 56(3): 313—321.
8. ——— 1988 a. イネの茎葉生育の規則性に関する発育形態学的研究. 第2報 分げつの出現停止の規則性と最大分げつ数. 日作紀 57: 599—607.
9. ——— 1988 b. イネの茎葉生育の規則性に関する発育形態学的研究. 第3報 分げつの葉数決定の規則性. 日作紀 57: 614—620.
10. ——— 1990. イネの「模写生長」と生育型の試験区内変異. 日作中国支部研究集録 31: 30—31.
11. ——— 1991. イネの穂の着粒構造の分析およびその形成機構論. 中国農業試験場研究報告 9: 11—58.
12. 松島省三 1957. 水稻収量の成立と予察に関する作物学的研究. 農技研報 A 5: 1—271.
13. ——— 1973. 稲作の改善と技術. 養賢堂, 東京. 1—393.
14. 森田 敏・松葉捷也 1993. 水稻主稈の出葉速度の違いに伴う地上部諸器官長の変異. 日作中国支部研究集録 34: 58—59.
15. 根本圭介・原田弘昭・山崎耕宇 1991. 水稻の主茎における伸長節間の形態的変異についての一解析. 日作紀 60(別1): 258—259.
16. 瀬古秀生・佐本啓智・鈴木嘉一郎 1957. 水稻地上部諸器官の発育経過に関する研究. I. 水稻伸長期に於ける地上部諸器官の伸長・乾物重の推移及びその相互関係について. 東海近畿農業試験場研究報告 栽培部 4: 1—15.
17. 山崎耕宇 1963. 水稻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発育の相違について. 日作紀 32: 81—88.