稲の幼穂分化・発育に伴う生長円錐の形態及び生理的变化の研究

I. 感光性品種の短日処理による多糖類の分布とその変化*

村 上 寛 一

(東北大学農学部)

I. 緒 言

本研究は幼穂の分化・発育に伴う稲の生長円錐での生理的機作を知る目的で、生長円錐にみられる物質の分布とその変化を追究したものである。本報告は感光性品種について、多糖類の分布とその変化を組織化学的に追跡するとともに、短日処理が生長円錐の多糖類におよぼす効果を観察したものである。

生長円錐での器官形成については、従来主として栄養生長期の構造とその生育に伴う変化について、形態学上或いは解剖学上の研究を行つたものが極めて多い。これらの研究については、Foster ('39) と Gifford ('54) の綜説的報告がある。又一方生長円錐での器官形成に関する生理生化学的研究も相次いで行われ、Wardlaw, Cutter および Allsopp 等のシダについての一連の研究 (Wardlaw, '52, '55, '56 a, b, '57 a, b, c; Wardlaw and Cutter '55, '56; Cutter '55, '56, '57; Allsopp, '52, '53a, b, '54, '55), 或いは Steward et al. によるクロマトグラフィーを用いた詳細な研究('54, '55) 等極めて興味ある報告が行われてきた。

稲の幼穂の分化・発育に伴う生長円錐或いは幼穂の形態学的変化については松島・真中 ('56), 生長円錐の解剖学的研究については猪ノ坂 ('57), 清水 ('56, '58, '59) および Brown et al. ('57) 等の報告がある。しかし生長円錐での器官形成と物質の変化との関係について考究したものは見当たらない。本報告はまずその一つとして、多糖類の変化と器官形成との関係について研究したものである。

II. 材料および方法

感光性の明瞭な品種として東北農業試験場から譲りうけた水稻陸羽 20 号を材料とした。

材料の養成; ウスプルン 1000 倍溶液で種子消毒後、これを4月25日に浸水、4月28日に予め化学肥料を施したコンクリート製苗床に播種した。1cm×1cmの等距離に1粒ずつ丁寧に播種し、湛水せず比較的畑地に近い状態で苗を養成した。この苗を6月10日に5.5cm×5.5cmの栽植距離でコンクリート枠の本田に1本植えた。その材料の一部は6月24日から7月2日まで1日9時間の短日処理を行つた。

昭和 35 年 2 月 29 日受理

試料の採取および多糖類検出法概要; 6月23日の短日処理前日および、6月29, 7月2, 4, 6日の5回にわたつて、自然区および短日区から30個体ずつ10時に材料を抜き取つた。自然区はさらに7月8, 11, 14, 17日にも材料の採取を行つた。

固定にはカルノア液を用い、固定後は常法に従つてエタノールによる脱水、クロロホルムによる置換を経て、パラフィンで包埋した。顕鏡には8μの縦断および横断切片を用いた。

多糖類の検出にはリリー氏法 (PAS 反応) とバウエル氏法 (市川 '53, Glick '49, Lison '53) を用いたが、両者の結果はほとんど一致していたので、観察はすべて次の順序の前者の方法によつた。(試薬) 1. リリー氏酸化剤, 2. Schiff 液, メルク製の塩基性フクシンをそのまま用いた。3. M/20 重亜硫酸ソーダ洗滌液 (染色法) キシロールとエタノールによる常法に従つて脱パラフィン後、蒸溜水で数回水洗—試薬1に10分—蒸溜水で水洗後試薬2に30分—新鮮な試薬3に5分ずつ5回移し変えて、Schiff 液を完全に洗滌する—流水で充分水洗後常法によつて脱水・封入。封入にはビオライト (応研工業製) を用いた。(結果) 多糖類は紫赤色顆粒として現われる。

なお多糖類確認のためには次のような唾液消化試験を行つた。脱パラフィン・水洗後の切片を、人の濾過唾液 4cc に pH 7.0 の磷酸緩衝液 1cc を加えた唾液で覆つて、37°C に1時間放置する。このスライドを充分水洗後上述のリリー氏法処理を行えば、多糖類の陽性顆粒は消失する。

III. 結 果

稲の生長円錐には多糖類の陽性顆粒として、極く微小のものと比較的大粒のものとが認められ、前者を小粒多糖、後者を大粒多糖と呼ぶことにする。又栄養生長期の生長円錐の内部構造は図1のように解剖学上は大きく tunica と corpus の2つの部分に、growth pattern の面からは Popham ('58) の考え方で、mantle-central mother cell zone-cambium like zone-pith-peripheral zone の分け方に準じて、結果の観察を行つた。

短日処理前日 (6月23日, 生育59日) の背腹方向中央縦断の切片で観察した多糖類分布の1例は写真 a, b に示されている。2層の tunica の細胞にはいづれの

第1図 生長円錐縦断模式図 (Popham '58)

1. mantle, 2. central mother cell zone,
3. cambium-like zone, 4. pith,
5. peripheral zone.

切片でも多糖類がみられない。分化・発育中の葉の原基とその附近の corpus, および central mother cell zone とみられる部分には多糖類が検出されないか、検出されても 1~2 の細胞に小粒多糖が僅かみられるにすぎない。葉の原基の側の cambium-like zone と peripheral zone に近い corpus では tunica の内側 1~2 層の細胞まで多糖類が検出されない。しかし葉の原基と向頂的に対称的位置にある corpus では, tunica の直ぐ内側の細胞から小粒多糖が検出され, この部位から比較的多量に含まれる pith にかけて分布する (図 2-a)。pith の中心部には多糖類が多く, mantle の細胞を含めて, 頂点から基部に 5~6 層の細胞から大粒多糖が明瞭に検出される。節に最も多く, 節間にも比較的多く蓄積している。要約すれば, 栄養生長期の生長円錐では, 多糖類が多量に含まれる節間・節および pith から, 葉序の上から葉の原基と対称的位置にある cambium-like zone の corpus に多糖類が分布し, 生長円錐に多糖類の濃度勾配がみられることになる。この濃度勾配は横断切片からも確かめられた。

短日処理6日目(6月29日, 生育65日)には, corpus 或いは pith の部分で多糖類が検出される細胞数が増加するとともに, 大粒多糖が増加して, 細胞当りの量も増加する。その上 central mother cell zone の細胞

にも小粒多糖が検出されるようになり, 節や節間での増加も著しい。生長円錐に多糖類の濃度勾配がみられることは前述と同様である。

短日処理9日目(7月2日, 生育68日)には, 伸長肥大した生長円錐全体に多糖類が多量に分布している個体(写真c)と pith に小粒多糖が僅か検出されるにすぎない個体(写真d)とが観察された。前者では pith は勿論, 分化・発育中の原基およびその附近の若干の細胞を除いては, cambium-like zone の corpus の細胞から central mother cell zone の細胞まで多糖類が観察され, 生長円錐全体に多量の多糖類が蓄積している。後者では前述のように pith に僅か検出される程度で, 生長円錐全体での多糖類が極めて減少している。松島・真中('56)の区分に従えば, 後者は第1苞始原体分化期頃で, 前者(幼穂分化直前)よりやや形態上の生育が進んでいた。

短日処理後2日(7月4日, 生育70日)には, 形態上苞や第1次枝梗の始原体が明瞭に認められ, 第1次枝梗始原体分化初期~中期であつた。この時期の生長円錐では, 栄養生長期に2層であつた tunica が1層となつている。これらの分化した幼穂では, 新しく器官の形成が行われているとみられる組織が隆起した附近には, 一般に多糖類を含む細胞が少ない。反対に組織の隆起がみられず, 器官形成が行われていないとみられる附近には, 多糖類を含む細胞が多く観察される傾向を示した(写真e)。又栄養生長期の tunica には2層とも多糖類がほとんど検出されないが, 分化後の幼穂では多糖類が多量に分布する部位の第1層の細胞にも検出されるようになる。なお栄養生長期の切片では多糖類の濃度勾配は左右いずれか一方にのみみられるが, 分化後の幼穂では1切片中に数カ所の濃度勾配(分布の地域性)が観察される。

幼穂がさらに発育して, 第1次枝梗始原体分化中期~

後期(7月6日, 生育72日)になると多糖類分布の地域性はますます明瞭になり, 将来新しく器官の分化が行われるとみられる部位に主として多糖類が分布する。以上生育に伴う稲の生長円錐での多糖類の分布とその変化を模式的に示したのが図2である。

第2図 生長円錐および幼穂での多糖類分布模式図(短日処理区)
a. 栄養生長期(幼穂分化前9日)
b. 同上(幼穂分化前6日)
c. 幼穂分化直前
d. 第1苞始原体分化期
e. 第1次枝梗始原体分化期

生長円錐および幼穂での多糖類の分布 (写真)

- a. 幼穂分化前9日, (短日区, 150×), b. 同上 (同上, 600×), c. 幼穂分化直前 (同上, 600×), d. 第1苞始原体分化期 (同上, 600×) e. 第1次枝梗始原体分化期 (同上, 600×) f. 幼穂分化前8日 (自然区, 600×)

短日処理を行わず, 生育 83 日目に始めて形態上の幼穂分化がみられた自然区での多糖類の変化は次の通りである。

栄養生長期の生長円錐にみられる多糖類の分布とその変化は短日区の場合と概ね類似していた。しかし短日区にくらべて多糖類を含む細胞数も又その量も可成り増加していた。例えば自然区では幼穂分化8日前 (生育 72 日) の生長円錐で, central mother cell zone の細胞や

cambium-like zone の tunica の直ぐ内側にある大半の細胞に小粒多糖が検出され, 大粒多糖は2~3層目の細胞からみられるようになる (写真 f)。すなわち短日区で最も多量に多糖類が蓄積している幼穂分化直前頃のものに匹敵するか, それ以上に多量に蓄積している。pith, 節および節間でも短日区よりその蓄積が多い。一般に自然区では短日区より多糖類を含む細胞数と1細胞当りの量が多いため, 器官形成に伴う多糖類の濃度勾配はやや不明瞭であるが, 前述の短日区の場合にみられるような濃度勾配が認められた。

生育が進むにつれて, 生長円錐全体に多糖類の蓄積が次第に増加する。幼穂分化期の7月14日 (生育 80 日) には, 伸長肥大した生長円錐に多量の多糖類が認められるものと, 短日区の場合程は明瞭でないが, 多糖類が

減少しているものとが観察された。分化後の幼穂にみられる多糖類分布の地域性は短日区の場合と同様であった。

IV. 考察

以上の結果から, 栄養生長期の生長円錐では多糖類が節に最も多く, 次いで節間, および pith に主として分布していることが確かめられた。さらに詳細な解剖学的見地からは次のような分布をしめす。すなわち2層の tunica の細胞には一般に多糖類が含まれないか, 含ま

れても僅かである。corpus の細胞では葉の原基およびその附近の細胞にはみられず、葉序の上から対称の位置にある cambium-like zone や peripheral zone の近くの細胞に分布する。幼穂分化期に近づくまでは central mother cell zone には認められないか、或いは僅かであるのが普通である。要約すれば、多糖類はこれが多量に蓄積している pith の部分から、分化・発育中の葉の原基とは対称の側にかけて主として分布していることになる。このような多糖類の濃度勾配の出現には、おそらく次のようなことが関係しているものと思われる。すなわち生長円錐の基部から上昇してくる養分、特に炭水化物が葉の原基の側で、原基の発育に必要なエネルギー源や蛋白合成に使われ、この部位では多糖類合成より炭水化物の分解・消費が活発に行われる。その結果、葉の原基の側には多糖類の蓄積がみられず、器官形成が行われていないため、蛋白合成が不活発な反対の側に蓄積してくるものと思われる。このような多糖類の濃度勾配の出現は、多糖類合成が蛋白合成より活発な1種の生理的生長域(growth field)を cambium-like zone に形成してくるものと思われる。生長円錐に上述の生長域が葉序に従って形成され、ここに葉の initial cell が分化してきて、栄養生長期の器官形成が進められるものと推察される。

次に多糖類合成が活発な生長域での initial cell の分化には次のような過程が関係するものと想像される。一旦生長域が形成されると、そこに多糖類が次第に蓄積してくる(生長域の拡大と単位当りの増加)。その量が或る程度に達すると、生長域にある組織或いは細胞での多糖類合成作用が再び次第に低下してくるようになる。この低下がある段階までくると、分裂能をもつ生長域の細胞で蛋白合成作用と多糖類合成作用との平衡が破れ、蛋白合成が活発に行われるようになる。すなわち多糖類合成優越の段階から蛋白合成優越の段階に変化することによって、生長域に蛋白合成が活発な initial cell が分化してくるものと思われる。

生長円錐での器官形成の生理学的研究には Wardlaw, Cutter および Allsopp 等のシダについての一連の報告が注目される(前述)。彼等は直接的な観察ではないが、生長円錐の外科的手術などによって、器官形成の要因として、細胞質や核蛋白その他重要な細胞成分の precursor である炭水化物、および酵素や生長物質の重要性を指摘している(Wardlaw '57b)。すなわち遠心的或いは求心的に移動する養分や生長物質の生長円錐での濃度勾配・physiological field の形成・これらの物質に対する利用や反応についての競合等の意義を強調している(Wardlaw '52)。また彼等は生長物質が生長円錐での器官形

成に大きな役割をもつとするのは適切でないと述べ(Wardlaw and Cutter '55, '56; Cutter '57 Allsopp '56), 下方から生長円錐に供給される養分、特に糖類の移動に注目している。

上述した本研究の観察結果からも、結果であるか原因であるかは不明にしても、生長円錐の下方から移動してくる養分、特に糖類の変化(濃度勾配の生起・生長域の形成・多糖類合成優越から蛋白合成優越への変化)が葉の分化に大きな意味をもつものと推察される。

次に生育が進むにつれて、生長円錐全体に多糖類の蓄積が増加し、幼穂分化期に近づくにつれて、central mother cell zone にも検出されるようになる。幼穂分化開始期の試料では、多糖類が最も多量に蓄積している個体と、pith に小粒多糖が僅か認められるにすぎない(短日区)か、或いは再び減少している(自然区)個体とが観察された。前者は幼穂分化直前のものであり、後者は形態上は第1苞始原体分化期にあたり、前者より生育がやや進んでいた。第1苞始原体分化期の生長円錐で多糖類が減少しているのは、幼穂分化が開始されて蛋白合成が活発になり、多糖類が蓄積しないか或いは蓄積したものが分解して蛋白合成等に使われていることを示すものと考えられる。すなわち生長円錐全体(主として central mother cell zone と cambium-like zone)としての多糖類合成優越の段階が多糖類分解・蛋白合成優越の段階に変化していることを示している。幼穂分化期の生長円錐全体での上述の変化は、栄養生長期の生理的生長域にみられる変化と基本的には同じであることになる。従って生長円錐全体、特にその頂端部での多糖類蓄積の増加・多糖類合成作用の低下・蛋白合成作用との平衡の変化を経て、蛋白合成が活発な幼穂分化がおこるものと思われる。ただ栄養生長期には主として cambium-like zone にある生長域が、幼穂分化期には生長円錐頂端部、特に central mother cell zone が主要な意味をもつ点異なる。この両時期の growth pattern が異なることは、従来多くの人達が一致して指摘してきているが(Boke '41, Ball '49, Griffith '52, Wardlaw '52, '56 b, Ledin '54, Popham '58), 本研究での多糖類の分布からも推測出来る。

分化後の幼穂には再び多糖類が増加し、苞や第1次枝梗始原体が活発に分化・発育している部位には多糖類が検出されないか少なく、将来新しく分化するとみられる部位には多く分布する傾向を示した。このことは栄養生長期の生長域および幼穂分化開始期の生長円錐頂端部にみられる現象と一致している。従って幼穂発育期の器官形成にも栄養生長期の器官形成と同じように、幼穂に多

糖類合成が活発な生理的生長域が形成されて器官形成が進められるものと思われる。

最後に感光性品種の陸羽 20 号が短日処理されると、生長円錐での多糖類の蓄積が抑制され、しかも幼穂分化が約 12 日促進された。従つて多糖類蓄積の減少と幼穂分化の促進との間には何等かの関係があることになる。分裂能をもつ組織での多糖類蓄積の増加—多糖類合成作用の低下—多糖類合成優越段階から蛋白合成優越段階への変化という過程を経て、器官形成がおこるという前述の仮説に従えば、短日処理による幼穂分化促進の効果は次のように説明出来る。すなわち短日処理によつて生長円錐での多糖類合成作用が抑制されるため、蛋白合成優越段階への変化が早められ、その結果幼穂分化開始期が促進する。短日処理による生長円錐での多糖類合成作用抑制の機作については、ここでは確められていないが、この機作に生長物質或いは生長抑制物質が関係しているのかも知れない。

V. 摘 要

稲の幼穂の分化・発育に伴う生長円錐での生理的機作を知る目的で、その一つとして生長円錐での多糖類の分布とその変化を“PAS”反応によつて観察した。

栄養生長期には、多糖類は節に最も多く、次いで節間や pith に多量に分布する。さらに、pith から葉の原基に対し対称の位置にある cambium-like zone にかけて分布し、生長円錐に多糖類の濃度勾配（分布の地域性）がみられる。この多糖類分布の地域性は幼穂発育期の幼穂にも明瞭に認められる。

生育が進むにつれて、生長円錐全体に多糖類の蓄積が増加し、幼穂分化直前に最も多く蓄積する。しかし幼穂の分化が開始されると、これが一旦減少する。

分裂能をもつ組織での多糖類蓄積の増加—多糖類合成作用の低下—多糖類合成優越段階から蛋白合成・多糖類分解優越段階への変化という過程によつて器官形成がおこるとの仮説について考察した。この過程は栄養生長期・幼穂分化期および幼穂発育期のいづれでも基本的には同じであつた。

感光性品種の陸羽 20 号が短日処理されると、生長円錐での多糖類の蓄積が抑制され、しかも幼穂分化開始期が 12 日間促進された。この促進効果を上述の仮説によつて説明した。

文 献

- 1) ALLSOPP, A. ('52) Ann. Bot. N. S. 16, 165-183
- 2) ——— ('53a) " 17, 37-55
- 3) ——— ('53b) " 17, 447-463
- 4) ——— ('54) " 18, 449-461
- 5) ——— ('55) " 19, 247-264
- 6) BALL, E. ('49) Amer. J. Bot. 36, 440-454
- 7) BOKE, N. H. ('41) " 28, 656-664
- 8) BROWN, W. V., C. HEIMSCH and W. H. P. EMERY ('57) " 44, 590-595
- 9) CUTTER, E. G. ('55) Ann. Bot. N. S. 19, 485-499
- 10) ——— ('56) " 20, 143-165
- 11) ——— ('57) " 21, 343-372
- 12) FOSTER, A. S. ('39) Bot. Rev. 5, 454-470
- 13) GIFFORD, E. M. ('54) " 20, 477-529
- 14) GLICK, D. ('49) Techniques of Histo- and Cytochemistry, Interscience, New York
- 15) GRIFFITH, M. M. ('52) Amer. J. Bot. 39, 253-263
- 16) 猪ノ坂正之 ('57) 日作紀 25, 212-213
- 17) 市川 収 ('53) 細胞化学, 本田書店, 東京
- 18) LEDIN, R. B. ('54) Amer. J. Bot. 41, 11-17
- 19) LISON, L. ('53) 今泉正訳, 組織化学および細胞化学, 白水社, 東京
- 20) 松島省三, 真中多喜夫 ('56) 水稻幼穂の発育経過とその診断, 農業技術協会
- 21) POPHAM, R. A. ('58) Amer. J. Bot. 45, 198-206
- 22) 清水正治 ('56) 日作紀 25, 90-92
- 23) ——— ('58) " 27, 210-213
- 24) ——— ('59) 育雑 9, 79-86
- 25) STEWARD, F. C., R. H. Wetmore, J. F. Thompson and J. P. Nitsch ('54) Amer. J. Bot. 41, 123-134
- 26) ———, ——— and J. K. Pollard ('55) " 42, 946-948
- 27) WARDLAW, C. W. ('52) Ann. Bot. N. S. 16, 207-218
- 28) ——— ('55) " 19, 389-399
- 29) ——— ('56a) " 20, 121-132
- 30) ——— ('56b) " 20, 363-373
- 31) ——— ('57a) New Phytol. 56, 221-229
- 32) ——— ('57b) Amer. J. Bot. 44, 176-185
- 33) ——— ('57c) Ann. Bot. N. S. 21, 427-437
- 34) ——— and E. G. Cutter ('55) " 19, 515-526
- 35) ———, ——— ('56) " 20, 39-56

Studies on morphological and physiological changes in shoot apex
of rice plant during floral differentiation

I. Distribution of polysaccharides in shoot apex of a light-sensitive
variety observed under short-day treatment

Kan-ichi MURAKAMI

(Faculty of Agriculture, University of Tohoku)

Résumé

Distribution of polysaccharides and their changes in quantity in shoot apex of a light-sensitive variety, Rikuu No. 20, during the morphogenesis of foliar and floral primordia were investigated by means of "PAS" reaction. The purpose of this study was to get some information about the rôle of polysaccharides in the physiological process of flower bud differentiation.

Throughout the stages of vegetative growth a large amount of polysaccharides was always observed to deposit in node, internode and pith, showing the highest concentration in node. However, when examined closely, they are confirmed to distribute as far as in cambium-like zone which situates in the opposite side of the youngest leaf primordium. Such is the localization and the concentration gradient of polysaccharides in shoot apex in the rice plant in its vegetative growth stage. The same localization of polysaccharides is also observed in the early stage of generative growth when shoot apex has already changed into a young ear.

As the vegetative growth approaches its end, concentration of polysaccharides in the region of shoot apex increases gradually and reaches their maximum amount in the stage just before the ear differentia-

tion. However, when the differentiation starts, their concentration in the region decreases rapidly. The situation observed here shows that the process is essentially the same in both the vegetative and generative development in so far as polysaccharides deposit first in the tissue having meristematic potentiality and then organogenesis follows.

From the facts it is easily approved that polysaccharides play an important rôle in supplying necessary energy and in synthesizing proteins for the organogenesis that follows. However, to make the inceptive cause of organogenesis clear it is necessary to investigate closely the behavior of proteins in the site of shoot apex during the critical period in which transition from the vegetative to the generative growth occurs, which will be dealt with in the second report.

Some reference to the physiological cause of promotion of earing under short-day treatment of the light-sensitive variety, Rikuu No. 20, was made. It has been pointed out that less deposition of polysaccharides in shoot apex in such a variety under short-day than under normal conditions is taken to have an important bearing on the inception of generative organogenesis.