

有限伸育型ダイズ品種における花器の分化と発育過程

—花房の着生位置に着目して—

齊藤邦行*・磯部祥子・黒田俊郎
(岡山大学)

要旨:ダイズ収量成立過程を解析するには、花器の分化と発育過程を明確にする必要がある。花房の着生位置に着目した場合、今までの分類は煩雑で、多くの労力を要する。光学顕微鏡による観察結果に基づいて、花器の分化・発育ステージを、花芽分化前 (I期)、花芽分化期 (II期)、萼分化期 (III期)、花弁分化期 (IV期)、雄ずい分化期 (V期)、雌ずい分化期 (VI期)、胚珠・葯分化期 (VII期)、花粉・胚嚢形成期 (VIII期)、開花期 (IX期) の9期に分類した。特定の節に着目すると、花芽は低次位から高次位へ花房次位の序列に従って分化した。個体内では2次の花芽が最も早く分化したが、III期以降は0, 1次の花器の発育が最も速く進行した。低次位の花芽は分化後急速に発育したのに対し、高次位の花芽では分化後の発育はゆっくりと進行した。0, 1, 2, 3次の花芽は開花始前までに分化し、4, 5次の花芽は開花始後に分化した。また、0, 1次の花芽の分化・発育は全ての着生位置で開花始前の短期間に集中して行われたのに対し、2次以上の花芽では開花始前後の長期間に及んだ。従って、低次位の花蕾数は開花始前に、高次位の花蕾数は開花始後に決定することが推察された。出葉日と花器の分化・発育との対応関係をみると、主茎第4, 7節は出葉後に花芽が分化したのに対し、10節以上は花芽分化が出葉より早くおこり、花芽の分化は栄養生長とは無関係に、各節でほぼ一斉に開始されることがわかった。

キーワード:花芽分化, 花器発育ステージ, 花房次位, 花蕾数, 形態観察, 光学顕微鏡, ダイズ。

前報 (郡ら 1998) では時期別の遮光処理を通じて、開花始前の乾物生産は低次位 (0, 1次花房) 花蕾数に、開花始後の乾物生産は高次位 (2次以上花房) 花蕾数に影響することを明らかにした。この結果は、花蕾数の決定する時期、すなわち花芽分化期が花房次位により異なることを示唆している。有限伸育型品種の開花は花房次位の序列に従っており、発育形態学的にみても1次花房の腋芽に2次花房が着生し、順次高次位へと開花は進行する。従って、開花のみならず、花芽分化の序列も花房次位に従っていることが推察される。

これまで、ダイズ花器の発育段階については詳細な検討がなされている (Guard 1931, Miksche 1961, 福井・後藤 1962, 加藤 1964, Carlson 1973)。しかし、これらの研究の多くは、特定の花器の分化・発育過程を追跡しており、主茎や分枝など個体内の異なる節位に着目して花芽の分化から開花に至る発育ステージを時系列的に観察した例は少ない。これまでの分類に従うと、開花日の異なる花器の発育ステージを追跡するには、多くの労力と煩雑さを要する。そこで、本報では花器の分化・発育過程を簡略化して表示することを試み、花房次位・着生節位別に花器の発育過程を光学顕微鏡により観察した。

材料と方法

有限伸育型品種タチスズナリ (生態型 IIb) を供試し、岡山大学農学部附属農場 (花崗岩質砂壤土) の畑作圃場 (50 m² 無反復) において、1993年と1994年の2カ年に試験を行った。孤立状態に近い個体を得るため、栽植密度は6.3本 m⁻² (80×20 cm) とした。基肥として10 a当り硫

安 10 kg (N 2.1 kg)、熔燐 50 kg (P 4.4 kg)、塩加 20 kg (K 10.0 kg) を施用し、両年とも6月22日に播種した後、慣行に従って培土栽培を行った。

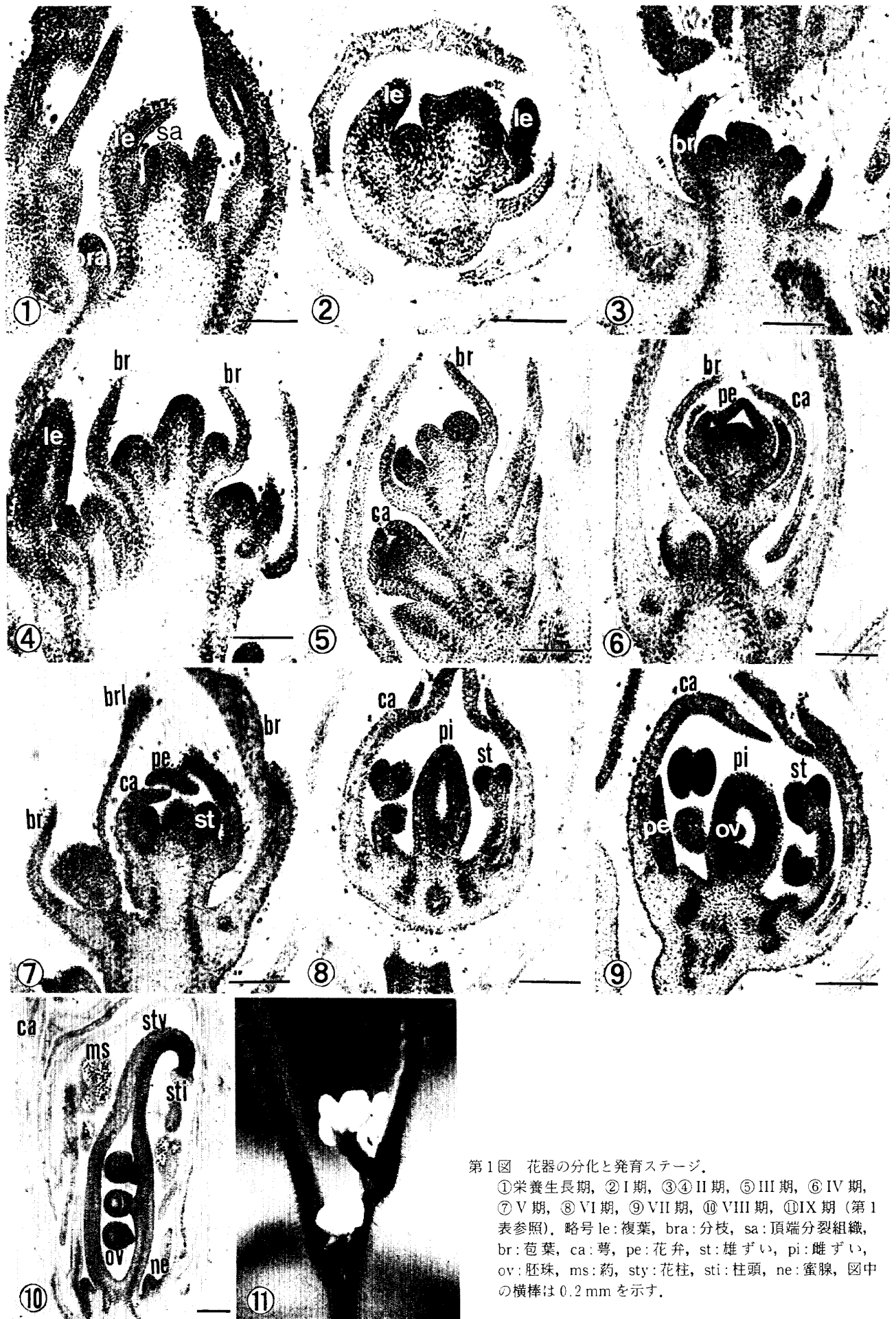
初生葉が出葉する播種後日数 (DAP) 6日から開花が終了する DAP 76日まで2日毎に3個体を観察材料として抜き取った。それぞれの個体は主茎の第4, 7, 10, 13, 15節の腋芽 (子葉節を第1節とする) と0次花房が着生する頂端の植物単位に切り分けて FAA に固定した。

固定を行った材料を用いて、パラフィン切片法に従って永久プレパラートを作成し、検鏡を行った。すなわち、固定を終えた組織片を50%エチルアルコールで洗浄後、漸次高濃度のエチルアルコールに移して脱水を行った。さらに安息香酸エチルとベンゼンを用いて組織内のアルコールを取り除き、パラフィン (融点 52°C) を浸透させた後、組織片をこのパラフィンで包埋した。組織片を含むパラフィンブロックを回転式マイクローム (LR-75-D, 大和光機) で厚さ 15 μm の切片を作成し、スライドガラスに貼付した。ヘマトキシリンを用いて染色した後にカナダバルサムとキシレンでカバーガラスを付着させ、永久プレパラートを作成した。光学顕微鏡 (BX50, オリンパス) を用いて倍率 25, 10 倍で検鏡を行い、花房の着生位置に着目して花芽の分化と発育の様子を観察した。

結 果

1. 花器の分化と発育ステージ

ダイズ花器の分化と発育ステージは加藤 (1964) により13期に、さらに福井・後藤 (1962) により19期に区別されている。そこで本研究では、花器の分化・発育過程を簡



第1図 花器の分化と発育ステージ。

①栄養生長期, ②I期, ③④II期, ⑤III期, ⑥IV期, ⑦V期, ⑧VI期, ⑨VII期, ⑩VIII期, ⑪IX期 (第1表参照)。略号 le:複葉, bra:分枝, sa:頂端分裂組織, br:苞葉, ca:萼, pe:花弁, st:雄ずい, pi:雌ずい, ov:胚珠, ms:葯, sty:花柱, sti:柱頭, ne:蜜腺, 図中の横棒は0.2mmを示す。

第1表 花器の分化と発育ステージ.

略称	分化・発育ステージ
I期	花芽分化前
II期	花芽分化期 (小花分化, 苞確認)
III期	萼分化期
IV期	花弁分化期
V期	雄ずい分化期
VI期	雌ずい分化期
VII期	胚珠・葯分化期
VIII期	花粉・胚嚢形成期
IX期	開花期 (胚嚢, 花粉完成)

略化して表示することを試み、新器官の分化に着目して花器の分化と発育ステージを以下の9期に分類した(第1表, 第1図).

栄養生長期 (写真①): 複葉が2/5葉序に従って左右交互に分化し、枝条頂端の生長点はほぼ半円状を示している。

主茎の各節の腋芽からは分枝が順次分化しつつある。

第I期花芽分化前 (写真②): 生長点が膨大し始め、栄養生長から生殖生長への転換が行われていることを示している。膨大した生長点に小花原基が突起状に出現している。

第II期花芽分化期 (写真③, ④): 葉腋の生長円錐体基部の突起が伸長して苞葉となり、小花の分化が明確に判断できる。この時期をもって生殖生長に移行したと判断した。

第III期萼分化期 (写真⑤): 生長円錐体は円頭状となり、その側方に萼始原体の突起が生じる。また苞葉よりやや上方に小苞葉が認められる。その後萼片は伸長して生長円錐体を包み込む形となる。

第IV期花弁分化期 (写真⑥): 萼片が生長円錐体の上部全面を覆うと、萼片のすぐ内側に花弁の始原体が分化する。その後花弁は伸長して生長点の上部全面を覆う。

第V期雄ずい分化期 (写真⑦): 萼片に覆われた生長点の内部で雄ずいが分化する。雄ずいは交互に輪生する。

第VI期雌ずい分化期 (写真⑧): 中央に雌ずい始原体の突起が分化する。分化した直後の雌ずいは心皮のみからなり、その内部に空洞(子房腔)が生じる。雄ずいは花糸の伸長とともに頂部が膨らみ、葯の形成が始まる。福井・後

藤(1962)は、この時期には精原細胞の分化は認められないとしている。

第VII期胚珠・葯分化期 (写真⑨): 子房腔を囲む子房壁に胚珠始原体の突起が生じ、その後球状となって胚珠を形成し始める。雄ずいは花糸頂部の突起が葯となり、葯細胞内に新たな細胞が出現してくる。さらに発育が進むと、胚珠が伸長して楕円形となる。葯では葯室が2室に分かれ、花粉母細胞が認められる。

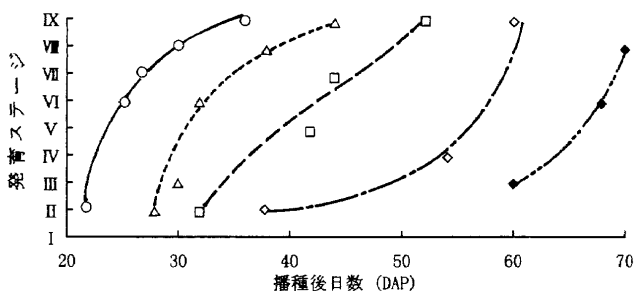
第VIII期花粉・胚嚢形成期 (写真⑩): 葯室が広がり、花粉が形成されつつある。蜜腺が子房基部の両脇に分化し、子房の先端は花柱となり、次第に湾曲してその先端に柱頭が認められる。

第IX期開花期 (写真⑪): 胚嚢、花粉ともに完成して受精を待つ状態を開花期とし、本研究では開花の確認された日を開花期とした。

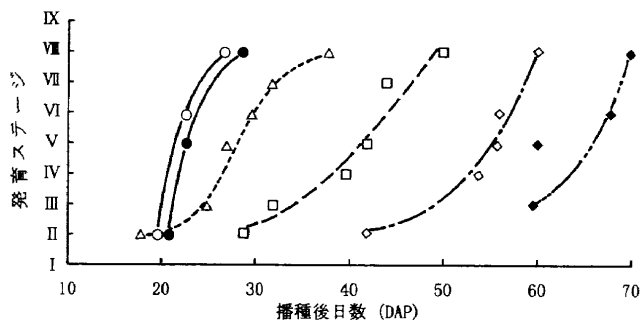
2. 花房次位による花芽の分化・発育の相違

それぞれの節においては、花芽は1次から2次、3次へと花房次位の序列に従って分化した(第2図)。各次位の花芽分化期(II期)をみると、1次花房(以下1次と省略)の花芽の分化が最初に認められたのはDAP 22日で、約1週間遅れてDAP 28日に2次、さらに4日後のDAP 32日には3次の花芽が分化して、開花始前までに3次までの花芽が分化を開始した。4次の花芽分化は開花直後のDAP 38日に認められた。5次の花器で花芽分化期にあるものは観察できず、明確な花芽分化期は識別できなかった。

花房次位別に花器の発育ステージの進行状況を見ると、1次の花器は花芽分化期から3日間で雌ずい分化期(VI期)まで急速に発育し、その後5日間で胚珠・葯分化期(VII期)を経て花粉・胚嚢形成期(VIII期)へと移行し、開花期を迎えた。2次の花器も1次とほぼ同様な傾向で発育ステージの進行が認められ、1, 2次の花器はともに開花始前までに花粉・胚嚢形成期(VIII期)を迎えていることが明らかとなった。3次以上の高次位の花器は1, 2次の花器とは発育の傾向が異なり、花芽分化後の発育は1,



第2図 主茎第15節における花房次位別の花器の分化と発育ステージの進行(1994年)。各発育ステージが最初に認められた日を示す。○:1次, △:2次, □:3次, ◇:4次, ×:5次。



第3図 個体内における花房次位別の花器の分化と発育ステージの進行(1994年)。各発育ステージが個体内で最初に認められた日を示す。●(0次)以外のシンボルは第2図と同様。

2次の花器に比べてゆっくりと行われ、3次の花器は花芽分化後約10日で雄ずい分化期 (VI期) をむかえ、4次の花器は花芽分化後約15日で花弁分化期 (IV期) に達した。

つぎに個体内の0次から5次までの花器について各発育ステージが最初に認められたDAPを花房次位別に比較した (第3図)。花芽の分化が最も早く始まったのは2次の花器であり、これは1次の花器が着生しない分枝発生節に

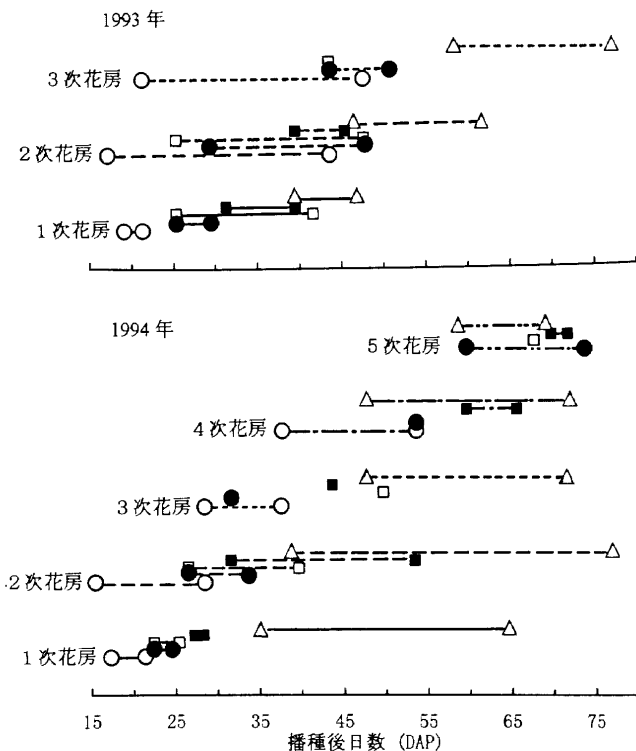
分化する2次の花器によるものである。従って、花芽分化の序列は開花の序列とは異なり、DAP 16日にはすでに分枝発生節の腋芽に花芽が形成されていることが明らかとなった。しかし、早く分化した2次の花器も萼分化期への移行が遅く、萼分化期以降は開花の序列と同様に発育ステージも0, 1次, 2次, 3次と低次位から高次位へ進行した。

また、個体内の0次から5次までの花器について各発育ステージが最も早く認められたDAPと最も遅く認められたDAPから、花房次位別に発育期間の長さを求めた (第4図)。0, 1次の花器の分化と発育は他の次位に比べて個体内において短期間に集中的に行われ、1994年は1993年に比べて開花期間が長かったにも拘わらず、その傾向が顕著であった。2次以上の花器は各発育ステージの期間が長く、特に1993年の2次と3次の花器では約30日と著しく長かった。また、1994年では3, 4, 5次の花器の発育期間は2次の花器に比べて短かった。4, 5次の花器は各発育ステージが重なる期間が長く、個体内の着生位置により花器の発育ステージの変動の大きいことが明らかとなった。

3. 着生節位による花器の分化・発育の相違

ダイズの栄養器官の生長は下位から上位へと進行し、複葉も先に分化した下位節のものから順次展開を始める。しかし、1次の花器は個体内でほぼ同時に分化・発育していることから (第4図)、葉と花器の発育ステージの関係は各節によって異なることが推察された。そこで、複葉の発育ステージの指標となる出葉日 (複葉が8mmに達した日) と花芽分化期及び開花期との関係を検討した (第5図)。

4節と7節においては各節の最初の花芽が分化するのは出葉日よりも後であったが、10節以降では花芽分化が出



第4図 個体内における花房次位別にみた花器の発育期間の比較 (1993, 1994年)。○はI~II期, ●はIII~IV期, □はV~VI期, ■はVII~VIII期, △は開花期間の長さを示す。

第4節 (分枝発生節) △---●----- 2次花房

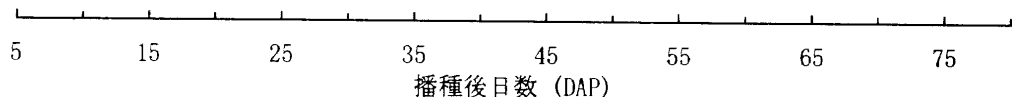
第7節 (分枝発生節) △---●----- 2次花房

第10節 (分枝発生節) ●---△-----◇ 2次花房
 ●---△-----◇ 3次花房

第13節 ●---△-----◇ 1次花房
 ●---△-----◇ 2次花房
 ●---△-----◇ 3次花房
 ●---△-----◇ 4次花房
 ●---△-----◇ 5次花房

第15節 ●---△-----◇ 1次花房
 ●---△-----◇ 2次花房
 ●---△-----◇ 3次花房
 ●---△-----◇ 4次花房
 ●---△-----◇ 5次花房

主茎頂端 ●---△-----◇ 0次花房



第5図 主茎における出葉と花房次位別の花芽分化, 開花との関係 (1994年)。△:出葉始, ●:花芽分化始, ◇:開花始。

葉よりも早く起こった。この傾向は上位の節ほど顕著であり、特に主茎頂端節の出葉は花芽分化から10日以上も遅れていた。0, 1次の花芽分化は異なる節位でほぼ同時に起こり、開花日もほぼ等しかった。2次の花芽についてみると、分枝が発生した4節と7節の花芽分化期は早いものの、その後の発育が停滞し開花には至らなかった。分枝の発生する節位の中では上方に位置する10節の2次と3次の花芽についても13, 15節の各次位の花芽に比べて分化は早かったものの開花は遅くなった。

考 察

特定の一つの節の中では花芽は低次位から高次位へとその序列に従って分化した(第2図)。花房次位別の花器の発育ステージの進行状況を見ると、1次の花器は花芽分化期から3日間で雄ずい分化期まで急速に発育したのに対し、3次の花器は分化後10日で雄ずい分化期をむかえ、4次の花器は分化後15日で花芽分化期に達していた。すなわち、分化後の花器の発育は花房次位により遅速が生じ、低次位の花器ほど発育が優勢的に行われることが推察された。

開花始前までに花芽分化期を迎えたのは0, 1, 2, 3次の花器で、4, 5次の花芽は開花始後に分化した(第3図)。しかし、花房次位別に各発育期間の長さを比較すると(第4図)、0, 1次の花器の発育は開花始前の短期間に集中していたのに対し、2次の花器は発育期間が1993年で約30日、1994年で約40日と長期に及び、開花始以降にも発育を完了していない花器が多数存在した。2次以上の花器は主茎下位の花器のように、特定の発育段階で発育を停止するものもあり、そのような花器が各発育期間を長くする一つの要因と考えられた。他方、2次以上の花房が1次花房の両脇に分化するという特性も各発育期間を長くする原因と推察される。すなわち、2次の花房は1次の脇に2つ着生しうが、この2つの花房は強勢なものとして弱勢なものに区別することができる。この花房の強弱が左右で異なる性質は2次以上の花房で認められたが、その傾向は特に2次花房において顕著であった。強勢な2次花房は必ず先に分化・発育して椀枝花房となり易く、弱勢な花房は遅れて分化・発育し、複葉を伴うことは少ない。両年ともに2次椀枝の開花が2次よりも先に進行していたが、このような相違は花房の強弱が左右で異なることに起因していると考えられる。

前報(郡ら 1998)で時期別の遮光処理を行い、開花始前の遮光は低次位(0, 1次)花房の花蕾数を、開花始後の遮光は高次位(2次以上)花房の花蕾数を減少させた。すなわち、低次位花房の花蕾数は開花始前に、高次位花房の花蕾数は開花始後に決定されることを推察した。前述したように、低次位の花器は開花始前までに発育を終了していたが、高次位の花器は分化期間が長期化し、発育を休止・停滞させるものもみられた。したがって、形態学的観

察結果は前報(郡ら 1998)の結果を裏付けている。

1993年は3次の花蕾数は総数の3%にも達していないのに対し、1994年の3次の花蕾数は総数の約10%を占めていた(齊藤ら 1998)。しかし、1993年においても3次の花芽分化は数多く認められたことから、3次の花芽は分化してもその多くが開花に至らなかったことが推察された。また、1993年は4, 5次の花芽の分化は認められなかったのに対し、1994年は多く認められた。前報(郡ら 1998)において、各期間のNARと花蕾数の間には密接な相関関係が認められたことから、高温多照であった1994年は開花始後も高いNARが維持され、4, 5次の花芽分化を行うことができたものと考えられた。

個体内において花房次位別に各発育ステージが最初に認められた日を比較すると、花芽分化が最も早く始まったのは2次であった(第3図)。しかし、早く分化した2次の花芽はその後の萼分化期への移行が遅く、萼分化期以降は開花の序列と同様に発育ステージも低次位から高次位へと進行した。早く分化した2次の花芽は分枝が発生し1次花を着生しない主茎下位節のものであったが、これら花芽の多くは萼分化期から次の発育ステージに進行することなく、生育後期には認められなくなった(第5図)。

最後に栄養生長における発育ステージの指標となる出葉日と花器の分化・発育との対応関係について考察する。主茎第4節と7節では最初の花芽が分化するのは出葉日より後であったが、10節以上では花芽分化が出葉より早く起こり、その傾向は上位の節ほど顕著であった。特に、0, 1次の花芽は各節でほとんど同時に分化したことから、花芽の分化は栄養生長とは無関係に起こることが推察された。

以上の結果、ダイズの収量成立過程における花蕾数の決定は、花房次位の序列に従っており、それぞれの時期の栄養条件を良好に保つことが花蕾数を増加する上で重要であると考えられた。次報においては、結莢から子実発育に至る過程を追跡することを通じて、莢数の成立機構を明らかにしたいと考えている。

引用文献

- Carlson J.B. 1973. Morphology. In Caldwell B.E. ed., Soybeans: Improvement, Production, and Uses. The American Society of Agronomy Inc., Madison. 17-95.
- 福井重郎・後藤虎夫 1962. 日長及び温度が大豆の花芽の分化並びに花器の発達に及ぼす影響の品種間差異. I 大豆花器の発達過程. 育種 12:17-26.
- Guard A.T. 1931. Development of floral organs of the soy bean. Bot. Gaz. 91:97-102.
- 加藤一郎 1964. 大豆における脱落花器及び不稔実粒の組織学的並びに発生学的研究. 東海近畿農試研報 11:1-52.
- 郡健次・齊藤邦行・黒田俊郎・熊野誠一 1998. ダイズ収量成立過程における花器の分化と発育について 一時期別遮光が花蕾数と結莢率に及ぼす影響一. 日作紀 67:79-84.

Miksche J.P. 1961. Developmental vegetative morphology of *Glycine max.* Agron. J. 53: 121-128.

器の分化と発育について - 英数と花蕾数の関係 - . 日作紀 67: 70-78.

齊藤邦行・磯部祥子・黒田俊郎 1998. ダイズ収量成立過程における花

Differentiation and Developmental Stages of Floral Organs as Influenced by Nodal Position on the Stem and Raceme Order in a Determinate Type of Soybean : Kuniyuki SAITOH*, Sachiko ISOBE and Toshiro KURODA (*Fac. of Agr., Okayama Univ., Okayama 700-0082, Japan*)

Abstract : Microscopic observations of floral organs were needed to clarify the determining process of soybean yield. As previous studies have classified the development of floral organs into many stages, we tried to provide a simple classification by dividing the development into 9 stages through referencing the appearance and formation of organs, pre-differentiation (I), floral differentiation (II), bract formation (III), petal formation (IV), stamen formation (V), pistil formation (VI), ovule-anther formation (VII), pollen-embryo sac formation (VIII), and flowering (IX). The floral organs were differentiated at the same time on different nodes of the stem irrespective of the vegetative leaf growth on each node. In a node, the floral organs were differentiated from the 1st to the 2nd and 3rd order raceme. Within a plant, the floral organs were differentiated at first on the axil of the main stem accompanied by primary branches at the 4th-10th nodes from the base (2nd order raceme). As the subsequent progress of developmental stage was delayed or rested, flowering within a plant progressed according to raceme order, from the 1st to the 2nd and 3rd order raceme. The floral differentiation of the terminal and the 1st (basal) raceme, and 2nd and 3rd (upper) racemes were observed before the beginning of the flowering period. In spite of the basal raceme developing rapidly at the same time, the upper raceme was differentiated and developed separately among nodes for a long time. In conclusion, the number of floral organs on the basal raceme were determined before the beginning of the flowering period and that on the upper raceme during the flowering period.

Key words : Developmental stage of floral organ, Floral differentiation, Light microscope, Morphogenesis, Number of flowering buds, Raceme order, Soybean.