

イネにおける穂軸の大維管束の走向と分化時期の品種間差異*

福 嶋 陽・秋 田 重 誠
(東京大学大学院農学生命科学研究科)
1996年3月14日受理

要 旨: 日本型品種むさしこがねとインド型品種 IR36 における穂軸の大維管束の走向と分化時期を比較した。穂軸中の大維管束は、主に1次枝梗由来の大維管束 (V_p) と2次枝梗由来の大維管束 (V_s) によって構成されていた。むさしこがねにおいては、いずれの1次枝梗からも1本の V_p が穂軸に入り、相互に合着することなく穂首節間まで下降していた。通常、 V_s は穂軸に入ることはなかった。その結果、穂首節間大維管束数を1次枝梗数で割った値(維管束比)はほぼ1となった。これに対して、IR36においては、上位の1次枝梗からは1本の V_p が穂軸に入るが、中～上位の1次枝梗からは1本の V_p に加えて2本の V_s が穂軸に入る場合が多かった。また、 V_s のいくつかは穂軸中で複雑に合着していた。その結果、維管束比はほぼ2となった。大維管束の分化時期をみると、いずれの品種においても、 V_p が分化するのは2次枝梗分化初期であり、 V_s が分化するのは穎花分化初～中期であった。以上の結果から、むさしこがねと比較してIR36では穂軸の発育に対する1次枝梗の発育が相対的に進行している可能性が示唆された。

キーワード: 1次枝梗, イネ, 大維管束, 品種間差異, 穂軸。

Varietal Differences of the Course and Differentiation Time of Large Vascular Bundles in the Rachis of Rice: Akira FUKUSHIMA and Shigemi AKITA (*Graduate School of Agricultural and Life Science, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

Abstract: The course and differentiation time of large vascular bundles in the rachis of japonica (cv. Musashikogane) and indica (cv. IR36) rice were compared. Large vascular bundles in the rachis consisted of large vascular bundles entering from the primary rachis branch (V_p) and the secondary branch (V_s). In Musashikogane, one V_p entered from each primary branch to the rachis and travelled down to the neck internode without fusion. Usually, V_s doesn't enter the rachis. Therefore, the vascular ratio shown by the number of large vascular bundles in the neck internode against the number of primary rachis branches was about one. On the other hand, in IR36, one V_p entered from the primary rachis branch to the rachis at the upper position on the rachis. However two V_s and one V_p entered the rachis at the middle and lower positions on rachis. Some of the V_s fused together in the rachis so that the vascular ratio was about two. In both cultivars, V_p differentiated at the early stage of secondary rachis branch primordia differentiation and V_s at the early to middle stage of flower primordia differentiation. These results imply that the development of primary rachis branches as compared with that of rachis is faster in IR36 than Musashikogane.

Key words: Large vascular bundle, Primary rachis branch, Rachis, Rice, Varietal difference.

イネ科作物における穂軸の維管束の分化・発達は穂を構成する各器官の発育と密接に関連している^{9,15)}。したがって、穂の形や大きさの制御にあたっては、穂軸の維管束の走向に関する知見は不可欠なものと考えられる。イネにおける穂軸の大維管束(穂軸内側の基本柔組織を縦走する維管束)の分化・発達は、日本型品種について詳細に研究されている^{5,8,13)}。すなわち、穂軸の大維管束は各1次枝梗原基の基部に1つずつ分化し、この大維管束は1次枝梗中を向頂的に発達すると同時に、穂軸を向基的に発達し、穂首節間を通過し止葉節において既存の茎中維管束と連絡する。その結果、原則的には穂首節間大維管束数を1次枝梗数で割った値(以下、維管束比)は1となるとされてきた。一方、インド型品種

の中には、1つの1次枝梗から複数の大維管束が穂軸に入る品種¹⁾や、維管束比が2に近くなる品種^{2,3,4,6,7)}があることが報告されている。しかし、これらのインド型品種の維管束比が日本型品種と異なる原因について検討したものはみあたらない。

そこで、本研究においては、維管束比がほぼ1になる日本型品種とほぼ2になるインド型品種について、穂軸中の大維管束の走向と分化時期を比較し、その結果をもとに穂軸における大維管束の分化・発達と幼穂発育の関係について考察した。

材料と方法

日本型品種むさしこがねとインド型品種 IR36 を実験材料として供試した。育苗用培土(ポットあたり N, P, K を成分量で、それぞれ 5, 11, 5.5 g 含む)を充填した 1/2000 a のワグナーポットに、5

* 大要は、第199回講演会(1995年4月)において発表。

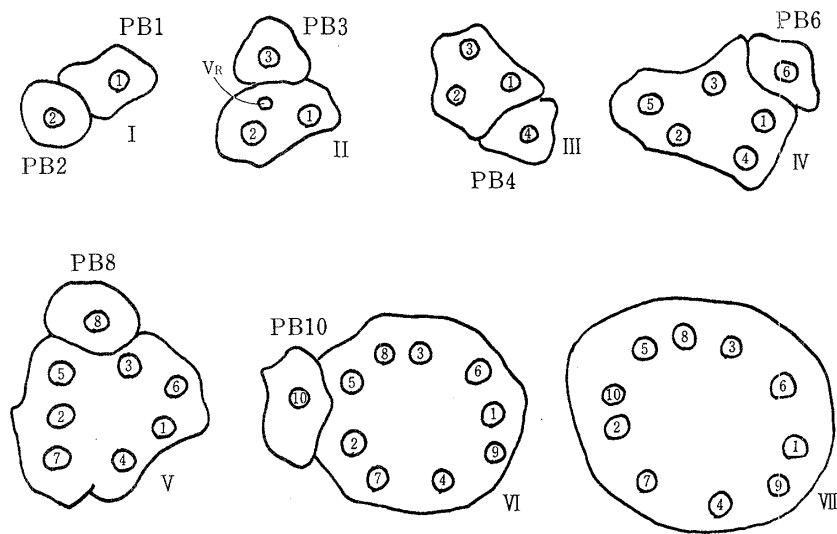


Fig. 1. Successive transverse sections of rachis of rice (cv. Musashikogane) from the top of young panicle (I) to neck internode (VII). PBN: N-th primary rachis branch from the top of young panicle, Numerals N in the figure: large vascular bundles (V_p) entering from N-th primary rachis branch, V_r : vascular bundles in the rachis.

月 12 日にポットあたり 32 粒の催芽種子を円形に直播した。3 葉期までは畑状態で水をかけ流し、余分な養分を取り除いた後に湛水状態で栽培した。また、過繁茂となるのを避けるため 5 号分けつまでを適時除去した。追肥は行わなかった。穂軸の大維管束の観察用材料は、幼穂分化の直前から出穂の約 15 日前までの間、2 日に 1 回採取し、主茎の幼穂近傍を切り出し FAA で固定した。その後、通常のパラフィン法によって厚さ 10 μm の縦断および横断切片を作成した。切片の染色には、サフラニン、オレンジ G、タンニン酸、および鉄みょうばんによる染色法¹⁴⁾を用いた。

大維管束の走向は、各品種につき約 5 個体の穎花分化後期の連続横断切片を用いて調査した。大維管束の走向は必ず幼穂の先端から基部に向かって追跡した。これは記載方法を統一するためであって、実際の大維管束の分化・発達方向性は調査しなかった。大維管束の分化時期については、あらかじめ幼穂の縦断切片を用いて幼穂の発育段階¹³⁾と暦日の関係を明らかにしておき、つぎに各品種につき約 20 個体の連続横断切片を用いて、大維管束の分化時期と幼穂の発育段階との対応づけを行った。

結 果

1. 穂軸における大維管束の走向

穂軸の大維管束は、主に 1 次枝梗から入る大維管束によって構成されていた。1 つの 1 次枝梗から穂軸に入る大維管束の数は、品種や穂軸上の位置によって、1~3 本の範囲で変動した。1 本の大維管束が入る場合、それは必ず大型のものであった。複数の

大維管束が入る場合、その内の 1 本は大型のものであり、残りは小型のものであった。穂軸および 1 次枝梗を向頂的にたどったところ、穂軸にみられる大型の大維管束は 1 次枝梗由来の大維管束 (large vascular bundle entering from the primary rachis branch; V_p) であった。穂軸にみられる小型の大維管束は、1 次枝梗着生部において大型の大維管束から下方向に分岐するように見えることもあったが、多くの場合、1 次枝梗基部側の 2 次枝梗由来の大維管束 (large vascular bundle entering from the secondary rachis branch; V_s) であると判断された。また、これらの大維管束は穂軸を下降する際に合着することがあり、この場合、 V_p は V_p と、 V_s は V_s と合着する傾向にあった。なお、いずれの品種においても、最先端の 2 つの 1 次枝梗の結合部分に現れ、穂軸の中央を 2~3 節下降し V_p に吸収されるように合着する V_p や V_s とは明らか異なる非常に小型の維管束 (vascular bundle in the rachis; V_r) が認められることがあった。 V_r は、その位置関係から最先端の 2 つの 1 次枝梗が合着した部分に分化した小維管束が穂軸中央部に入ったものか、あるいは穂軸先端の退化痕跡に由来する維管束と判断された。

品種別にみると、むさしこがねにおいては、いずれの 1 次枝梗からも 1 本の V_p が穂軸に入り、相互に合着することなく穂首節間まで下降していた (第 1 図)。しかし、調査した材料によっては、穂軸中で伴走する 2 本の V_p が合着することや、最基部の 1 次枝梗から 1 本の V_p とともに 1 本の V_s が入ることがあり、その結果、維管束比は約 80% の個体では 1 となり、約 20% の個体では 1 に近い値となった。

これに対し、IR36 においては、上位の 1 次枝梗から

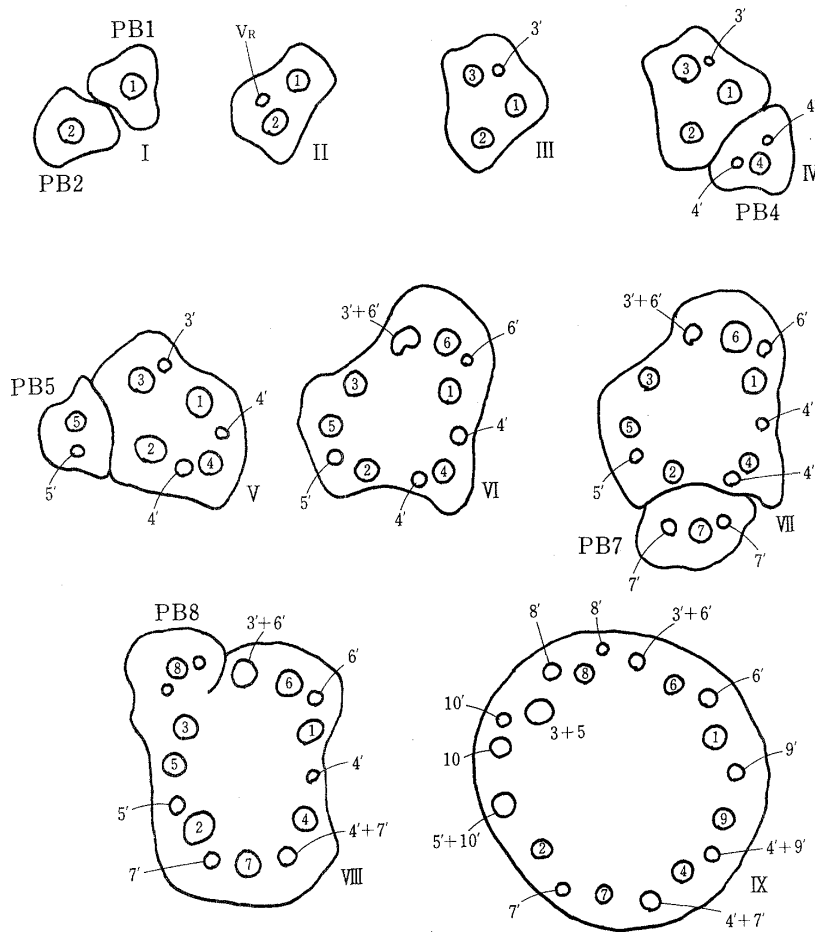


Fig. 2. Successive transverse sections of rachis of rice (cv. IR36) from the top of young panicle (I) to neck internode (IX).

Numerals N' in the figure: large vascular bundles (V_s) entering from the secondary rachis branch at the base of N-th primary rachis branch, the other symbols are the same with Fig. 1.

らは1本の V_p 、中～下位の1次枝梗からは1本の V_p と2本の V_s が穂軸に入ることが多かった(第2図)。3本の大維管束が穂軸に入る場合、 V_p と1本の V_s は、その場では他の大維管束と合着することなく下降し、もう1本の V_s は穂軸中を併走する V_s と合着することが多かった。また、この他の走向様式もしばしば認められ、その結果、維管束比は2に近い値となった。

2. 穂軸における大維管束の分化時期

いずれの品種においても、 V_p は2次枝梗分化初期に各1次枝梗の基部に1つずつ分化した(第3図A)。この段階では、1次枝梗原基数と穂首節間大維管束数の間にほぼ1対1の対応関係が認められた。穎花分化初期～中期になると、いずれの品種においても2次枝梗中に V_s が分化し、これが2次枝梗から1次枝梗に入った場所で V_p と合着していた。ただし、IR36においては1次枝梗の基部側の2次枝梗からの V_s が、1次枝梗中で V_p に合着することなく穂軸に入り、その中の一部は穂首節間まで下降することがあった(第3図B)。すなわち、IR36においては、穎花分化初期～中期に分化した V_s の中の一部

が、穂軸に入ることによって維管束比が大きくなることが明らかとなった。

考 察

従来、日本型品種の維管束比は原則として1となるが、場合によっては基部側の1次枝梗から V_s が直接穂軸に入る、穂軸中の大維管束が下方に分歧する⁸⁾、および穂軸中の大維管束が向頂的に退化することもあり、維管束比は1より大きくなることもあるとされている。本研究に用いた日本型品種むさしこがねにおいては、 V_s が穂軸に入ることはあったが、大維管束の分歧や退化は見られなかった。また、穂軸中の大維管束が合着することもあることが明らかになった。このように観察結果に若干の違いが認められたが、日本型品種の穂軸の大維管束の走向は、従来の知見と基本的に一致するものと考えられる。

一方、インド型品種 IR36 の穂軸の大維管束は、これまで一括して取り扱われたが、由来の異なる2種類の大維管束 V_p と V_s によって構成されていることが明らかになった。このような穂軸の大維管束の

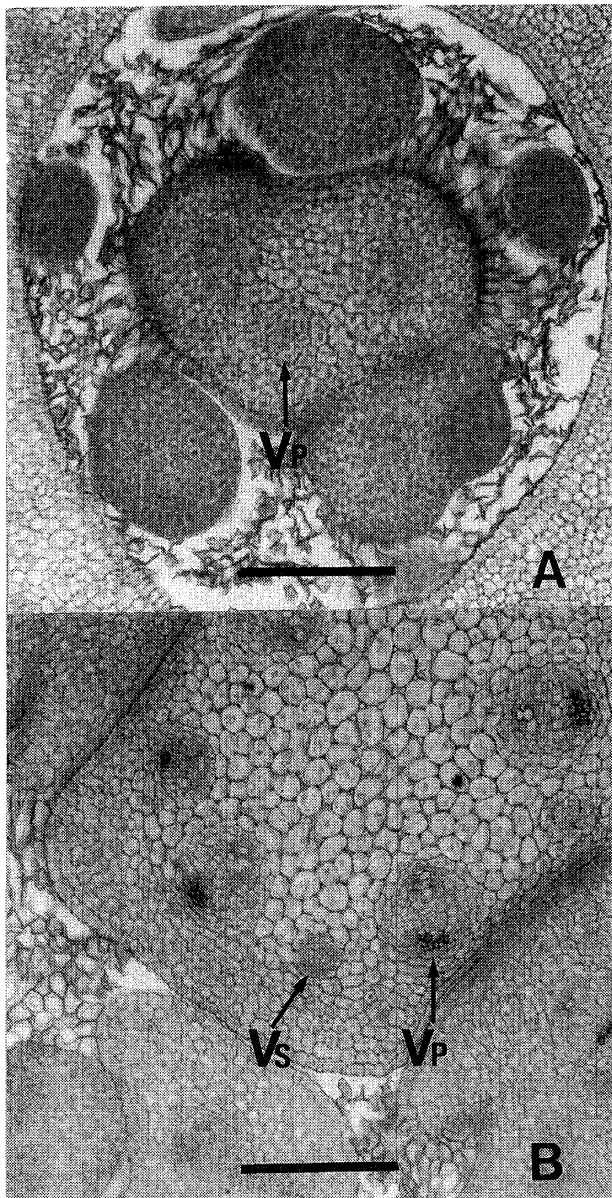


Fig. 3. Differentiation of large vascular bundles in the rachis of rice (cv. IR36).

A. Differentiation of large vascular bundles entering from primary rachis branch (V_p) at the early stage of secondary rachis branch primordia differentiation.

B. Differentiation of large vascular bundles entering from the secondary rachis branch (V_s) at the early to middle stage of flower primordia differentiation. Bars are 100 μm .

走向の質的な差異は維管束比に反映されると考えられる。本研究においてはインド型品種を1品種しか取り扱わなかったが、インド型品種の維管束比は1.6~2になるとする報告が多いこと^{3,6,7)}、および維管束比は環境条件の影響を受けにくいこと²⁾から判断して、IR36に認められた穂軸の大維管束の走向

は、多くのインド型品種の特性であろうと推察される。

一般に、イネ科植物において側生器官からの維管束が母軸中を下降する程度を比較すると、維管束の分化時期における母軸の発育が進行していないほど、維管束の下降程度が大きい傾向にある。たとえば、イネの葉の大維管束は、茎中を2節下降するが、その後分化する小維管束は茎中を1節しか下降しない⁸⁾。また、トウモロコシの葉の大維管束は多数の節を下降するが、この時、茎部分は組織分化が進行していない節および節間が多数積み重なった状態にある^{10,11)}。同様の見方をすると、IR36の V_s が穂軸中に入り、穂首節間まで下降したことは、 V_s が分化する穎花分化初期~中期においてIR36は穂軸の発育が進行していなかった可能性を示唆していよう。すなわち、むさしこがねと比較してIR36は、穂軸の発育に対する1次枝梗の発育、その中でも基部側の2次枝梗の発育が相対的に進行していると推察される。

このことから V_s が穂軸に入る維管束比の大きい品種は、1次枝梗の発育が旺盛であろうと予測される。一般に、維管束比の大きな品種は1次枝梗あたりの穎花数が大きくなる傾向にあるが、アケノホシのように維管束比は小さいにもかかわらず、1次枝梗あたりの穎花数が大きくなる品種もある^{6,7)} (福嶋ら未発表)。したがって、1次枝梗あたりの穎花数と1次枝梗から穂軸中に入る大維管束の数の関係については、さらに検討する必要がある。

また、維管束の分化には、オーキシンが深く関与することが知られており¹²⁾、本研究の結果は幼穂中のオーキシンの局所的な濃度、および、その時間的な変化が品種間で異なっていた可能性も示唆している。

引用文献

1. Chaudhry, F.M. and K. Nagato 1970. Role of vascular bundles in ripening of rice kernel in relation to locations on panicle. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 39: 301-309.
2. 福山利範・石井博和 1993. 栽培イネの1次枝梗及び大維管束形成に対する環境の影響. 育雑 43(別1): 203.
3. Fukuyama, T. and T. Takayama 1995. Variations of the vascular bundle system in Asian rice cultivars. Euphytica 86: 227-231.
4. 林 把翠 1976. 水稻の大維管束数と穂の形成に関する研究. 第1報 稈の大維管束数と草型との関係. 日

- 作紀 45:322—327.
5. 猪ノ坂正之 1962. 稲の維管束の分化発達及び維管束による各器官の相互連絡と成育との関係についての研究. 宮崎大学農研時報 7:15—116.
 6. 石原 邦・熊谷忠彦 1987. 水稻における穂首維管束と穂の形態との関係の品種間差. 日作関東支報 2:27—28.
 7. 亀島雅史・松尾喜義・小松良行 1987. 多収性外国稲の品種生態の解析. 8. 超穂重型品種の穂首節間における大維管束数とその大きさ. 日作紀 56(別2):55—56.
 8. 川原治之助・太田敏郎・長南信雄 1968. 稲の形態形成に関する研究. 第2報 水稻地上部における維管束の分化と器官・組織の形成との関連について. 茨城大学農学部学術報告 16:7—41.
 9. Kirby, E.J.M. and J.L. Rymer 1974. Development of the vascular system in the ear of barley. *Ann. Bot.* 38:565—573.
 10. 熊沢正夫 1942. たうもろこしノ維管束解剖. (第四報) 節網維管束ノ起源ト構造. 植物学雑誌 56:528—536.
 11. ———— 1946. ————. (第V報) タウモロコシ茎の維管束分化順位並に合成維管束・最辺周部維管束の走向. 植物学雑誌 59:42—52.
 12. Lyndon, R.F. 1990. *Plant Development: the Cellular Basis*. Unwin Hyman Ltd, London. 135—164.
 13. 松島省三 1957. 水稻収量の成立と予察に関する研究. 農技研報 A5:1—254.
 14. Sharman, B.C. 1943. Tannic acid and iron alum with safranin and orange G in studies of the shoot apex. *Stain Tech.* 18:105—111.
 15. 武岡洋治 1977. 水稻における穂首節間大維管束の分化発達と一次枝梗大維管束の連絡様式. 日作紀 46:58—66.
-