

## コムギにおける分けつの生育に関する研究

### 第4報 シュートの高度に着目した有効分けつの 形態的特徴に対する解析\*

李 建 民・山 崎 耕 宇\*\*

(東京大学農学部)

1993年10月26日受理

**要 旨**: 分けつの有効化・無効化は個体群におけるシュート間の競争と関連している。本研究では、形態的な側面からこのような関連について検討した。まず、個体群における各シュートの高さ(最高葉高度および茎長)を追跡したところ、節間伸長開始期より高位・高次の分けつの相対的葉高度は著しく低下したが、このような差異は、これらの分けつの茎長と密接に関連していた。次に、登熟期に、相互に隣接する30~40個体のうちの最も小さい分けつの形態を、1圃場内の各所について調べたところ、局所密度の高い場所ほど、この最小分けつは止葉高度と茎長が高く、主茎との高度差が小さかった。さらに、各シュートの高さとその形態的特徴との関係を分析したところ、シュートの茎長が低いほど、また最小分けつにおいては主茎との茎長差が大きいほど、光をめぐる競争に有利に働くとみられる特徴(高い比葉面積、比茎長および葉茎比)が明かであった。このような結果から、分けつの有効化・無効化は、個体群におけるシュート間の競争からだけでなく、競争関係に対する分けつの適応的な形態変化からも影響を受けていたと考えられる。

**キーワード**: 競争, 形態, コムギ, 適応, 分けつ。

**Studies on Growth and Development of Tillers in Wheat** IV. Analyses of the morphological features of survived tillers from their shoot heights: Jian-min LI and Kooou YAMAZAKI (*Faculty of Agriculture, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

**Abstract**: In this study, two experiments were carried out to examine how the tillers survived and adapted morphologically to competition in the wheat (*Triticum aestivum* L.) plant population. In the first experiment, the heights (highest leaf blade height and stem length) of main stem and tillers were measured from tiller emergence to mid-maturity. It was found that, compared with the heights of main stems, the relative heights of the tillers, especially those which appeared from the leaf axils of higher positions and orders, decreased quickly after elongation of the main stems. In the second experiment, firstly, the heights of smallest tillers (ST) survived in local plant groups (about 30-40 plants), and the local shoot densities surrounding the ST were measured. A positive relationship was found between the local densities of shoots and the heights of ST. Then, analysis of the relationships between the shoot heights and the morphological features showed that, as the shoot heights decreased, the morphological features of shoots changed in the direction favorable to light competition, i.e. the specific leaf area, and the ratios of stem length to stem weight and leaf blade weight (of the uppermost 3 leaves) to stem weight increased. In ST, these changes were closely related to the stem length differences of the main stems and their ST. These results showed that the tiller's survival was affected not only by the competition in the plant population but also the morphological changes adapted to the competition.

**Key word**: Adaptation, Competition, Morphology, Tiller, Wheat.

前報<sup>6)</sup>では、分けつの生育が母茎に同調しているか否かが分けつの有効化・無効化に強くかかわっていることを明らかにした。そこで問題となるのは、分けつの生育速度の遅速がいかんにして有効化・無効化と関連しているかという点である。

分けつの有効化・無効化については、従来から炭水化物と光をめぐるシュート間の競争による影響が指摘されている<sup>4,5)</sup>。このような知見を踏まえ、本研究では、まず、生育速度の遅速の直接的な帰結と予

想される分けつの個体群における相対的位置関係に着目し、生育中の各シュートの高さの推移を追跡した。そして、登熟中期の個体群における局所的な個体集団(30~40個体)に着目し、この集団のシュート密度と生き残った最も小型の有効分けつ(最小分けつ)の高さとの関係、およびこの最小分けつを含めた各シュートの高さとその形態的特徴との関係を解析した。

本研究で特に留意した点が2つある。第1点は、個体群におけるシュート密度の局所的な変異に着目し、局所的な個体集団を単位として解析を行ったことである。これは個々の個体やシュートが相互に干

\* 一部は、第192回講演会(1991年11月)において発表。

\*\* 現在:東京農業大学総合研究所。

渉を及ぼし合う範囲が実際ごく狭いものと考えられるからである<sup>9)</sup>。第2点は、このような局所的な個体集団における最小分げつの形態に着目したことである。ここでの最小分げつは、登熟中期の個体集団における最も小さい有効分げつであるため、有効分げつの最小限界と無効分げつの最大限界の双方を近似する、いいかえれば有効分げつと無効分げつの境界的な位置を占めるものと想定される。したがって、この最小分げつの形態的特徴を解析することにより、分げつの有効化・無効化に関する諸問題への有用な手がかりが得られるものと期待された。

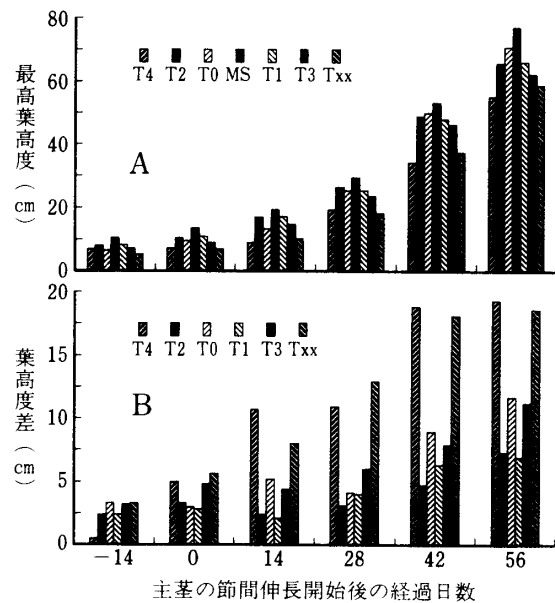
### 材料と方法

供試材料は、1990年11月から翌年6月まで東京大学農学部圃場で栽培したコムギ品種農林61号である。材料の栽培に当たっては、ビニールハウス内において灌水を制限した乾燥区、10日おきに東京の旬別平均降雨量に相当する水量を灌水した灌水区、および露地で生育させた露地区の3実験区を設けた。元肥として、1m<sup>2</sup>当たり窒素6g、リン酸12gおよびカリ12gを与え、追肥としては1m<sup>2</sup>当たり窒素4gを施した。播種密度は150粒/m<sup>2</sup>とし、30cmの畦幅で条播した。

個体群における各シュートの高さの追跡は、分げつの形成初期から登熟中期にかけて行った。各実験区とも1週間間隔で3~5個体を経時的に採取し、各シュートの最高葉高度（地面から再上位の展開した葉の葉舌までの高さ）および莖長（各伸長節間の長さの合計）を測定した。結果の解析に際しては各処理区のデータを一括し、シュート別に整理して比較に用いた。

個体群における局所的なシュート密度と最小分げつとの関係、および各シュートの形態的特徴を検討するための試料は、同年度の露地区で栽培したものをを用いた。個体間の競争関係を変化させるため、付加的に播種密度を100粒/m<sup>2</sup>とした区を設けた。以下、この2区における材料の採取と測定について記述する。

まず、5月25日（登熟中期、出穂後4週間目に相当）に局所的な個体集団（約30~40個体からなる）を無作為に決めて、その集団から莖長が最も低いと肉眼で判断した有効分げつをこの集団における最小分げつとして選定した。次に、この最小分げつの着生する個体から同じ条の前後それぞれ15cmの間における有効莖数を測定し、これを単位面積当たり



第1図 節間伸長前後における最高葉高度と葉高度差の推移。

A: 最高葉高度, B: 葉高度差, MS: 主茎, T0: 鞘葉葉腋からの分げつ, T1~T4: それぞれ第1~4葉葉腋からの分げつ, Txx: 2次分げつ。

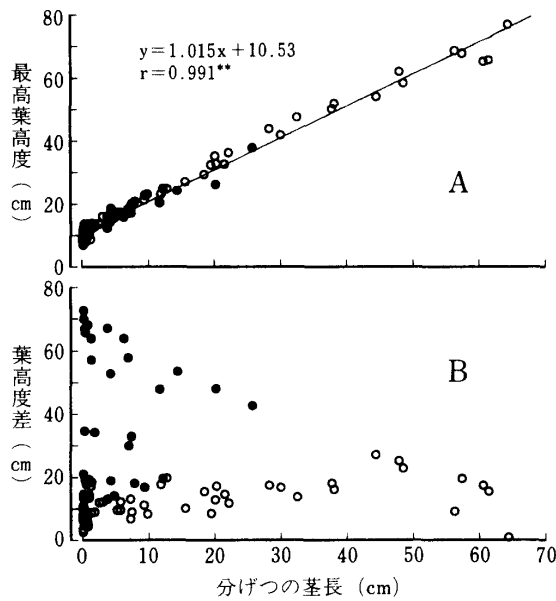
の密度に換算し、最小分げつを取り巻く個体集団のシュート密度（局所密度）とした。最後に、この最小分げつを持つ個体を採取し、主茎、最小分げつ、および主茎と最小分げつの両者に関連する分げつ（以下、関連分げつと呼ぶ、最小分げつが2次分げつの場合にはその母茎、1次分げつの場合にはT1分げつをもって代表させた）における止葉着生高度（地面から止葉葉舌までの高さ）、上位3葉の葉身長、最大葉身幅、葉身乾物重、および莖長（第1伸長節間基部から穂首までの長さ）、莖乾物重を測定し、各シュートの比葉面積、比莖長などを算出した。なお、結果の解析に際しては、2区のデータを一括した。

## 結 果

### 1. 生育中の各シュートにおける高度の推移

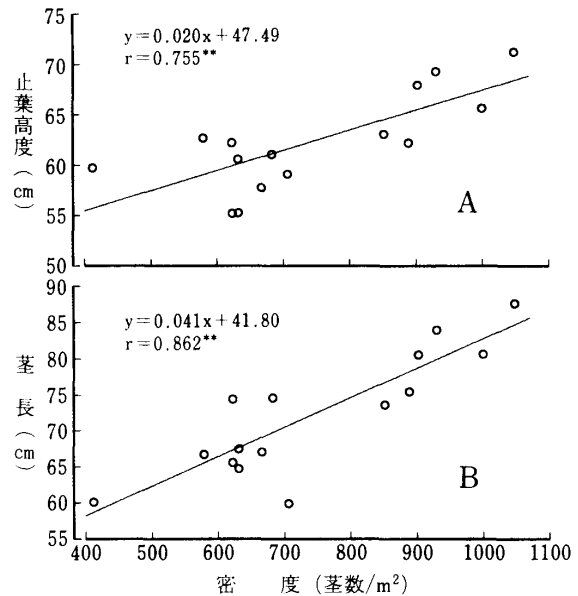
#### (1) 最高葉高度の葉高度差

第1図には節間伸長前後の各シュートにおける最高葉高度、および各分げつにおける主茎との最高葉位の葉高度差（主茎の最高葉高度-各分げつのそれぞれの最高葉高度）の推移を示した。正確を期するため、生育途中で無効になった分げつおよび生育の遅延した分げつは除外した。まず、最高葉高度の推移（同図A）についてみると、いずれのシュートにおいても最高葉高度は、主茎の節間伸長開始後の経過日数の増加に伴って急速に増加し、また増加の速



第2図 節間伸長期における葉長と最高葉高度、葉高度差との関係。

A: 最高葉高度, B: 葉高度差, ○: 有効分けつ, ●: 無効分けつ, \*\*: 1%レベルで有意。



第3図 局所密度と止葉高度、茎長との関係。

A: 止葉高度, B: 茎長, \*\*: 1%レベルで有意。

度は時間の進行に伴って次第に大きくなる傾向を示した。各シュートを比べると、最高葉高度が常に最も高かったのは主茎 (MS) で、T0, T1, T2およびT3がこれに次ぎ、終始最も低かったのはT4とTxxであった。

第1図Bには各分けつにおける主茎との葉高度差を示した。ただし、この場合には所定の分けつを持つ主茎だけが対象となるため、同図Aから読み取れる主茎と各分けつの差異とは異なっている。この結果についてみると、全体的には節間伸長の開始前においては各分けつにおける主茎との葉高度差は僅かであったが、節間伸長の開始に伴ってこの差は次第に大きくなった。とくに、T4とTxxにおいてはこの傾向が顕著であった。

(2) 節間伸長 (茎長の増加) による影響

続いて、上述した期間における節間長と最高葉高度および葉高度差との関係を第2図に示した。有効分けつと無効分けつの差異を比較するため、無効分けつの多発したT4を例として挙げた。まず、分けつの茎長と最高葉高度の関係 (同図A) をみると、最高葉高度は節間伸長期を通じて、有効、無効分けつを問わずに茎長と直線的関係を持ち続けた。相関係数から、両者の関係は極めて密接で、最高葉高度が完全に茎長に依存しているといっても過言ではないほどであった。

次に、分けつにおける茎長と主茎との葉高度差と

の関係 (同図B) についてみると、有効分けつにおいては、プロットによって変動したが、全体的に30cm以下の葉高度差にとどまっていた。また、主茎との葉高度差は茎長の増加に伴って、若干の変動傾向、すなわち最初に小さく、その後やや大きく、最後に再び小さくなる傾向を示した。一方、無効分けつにおいては、茎長が全体的に短かった。また、個体によって生育の低下または停止の時期が異なるため、主茎との葉高度差は大きく変動した。

2. 個体群中の局所密度と最小分けつの高度

(1) 最小分けつの止葉高度と茎長

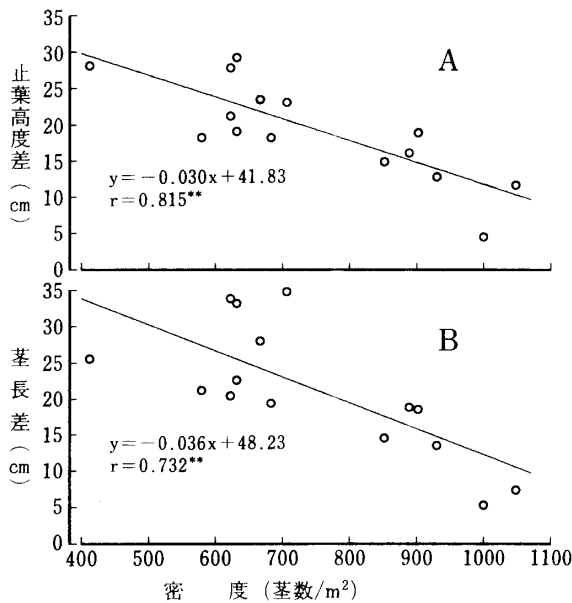
調査した20箇所を最小分けつとして選定された分けつの構成は、1次分けつが6本、具体的にいえばT0, T3, T4およびT5がそれぞれ1, 2, 2, 1本で、2次分けつが14本、すなわちT0, T1およびT2から形成したものがそれぞれ3, 9, 2本であった。

まず、局所密度と最小分けつの止葉高度との関係 (第3図A) についてみると、最小分けつの止葉高度は、明らかに局所密度の増加に伴って次第に高くなっていく傾向を示した。次に、局所密度と最小分けつの茎長との関係 (同図B) についてみると、最小分けつの茎長は止葉高度と同様、局所密度の増加に伴って、次第に高くなる傾向を示した。このような結果は、局所密度の高い個体集団においては、相対的に高い分けつのみ生き残れたのに対して、局所密度の低い個体集団においては、かなり低い分けつも

生き残っていたことを示している。

(2) 最小分げつの相対高度 (主茎との高度差)

一般的に止葉葉位が個体によって変動し、これによって止葉高度が個体によって大きな差を示す場合が少なくない。また、このような差が、主茎と最小分げつとで必ずしも同方向に現れるわけでもない。このような差異を減らすため、負の関係を持って変動する止葉高度と止葉葉身長とを加算し、その値を



第4図 局所密度と止葉高度差, 茎長差との関係。  
A: 止葉高度差, B: 茎長差, \*\*: 1%レベルで有意。

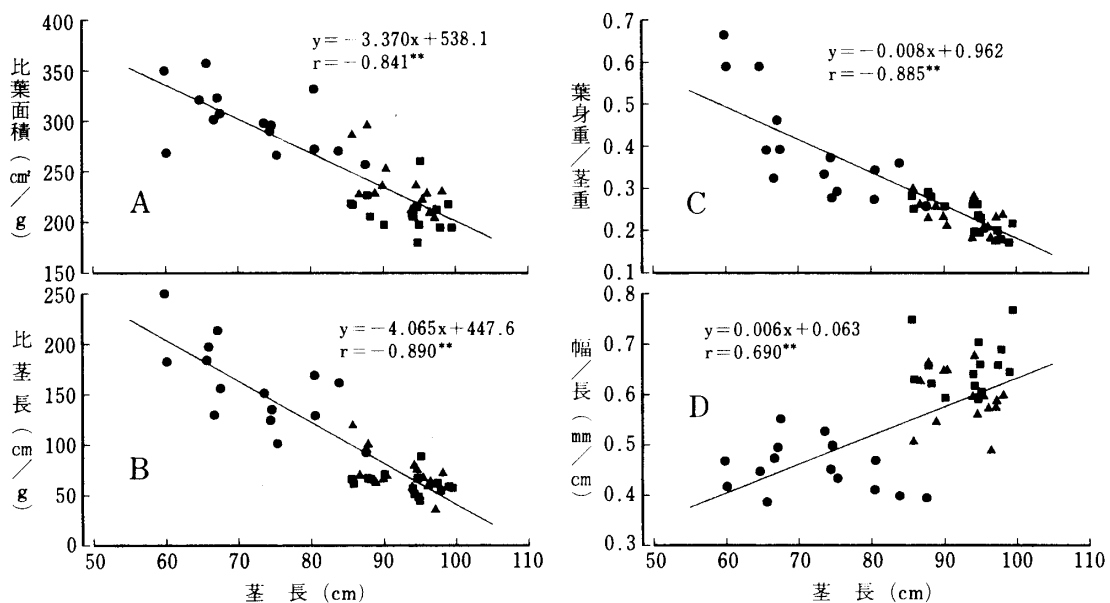
止葉の最高高度として調整した。したがって、ここでの止葉高度差は主茎と最小分げつにおける止葉高度プラス止葉葉身長との差である。

局所密度と最小分げつにおける主茎との止葉高度差との関係 (第4図A) をみると、止葉高度差は、局所密度の増加に伴って次第に低下する傾向を示した。すなわち、局所密度の増大に伴い最小分げつの止葉高度は次第に主茎に接近していた。局所密度と最小分げつにおける主茎との茎長差との関係 (同図B) についてみても、極めて一致した傾向が示された。すなわち、局所密度が高いほど、最小分げつにおける主茎との茎長差は小さく、最小分げつの茎長は主茎に接近する傾向を示した。以上のような結果は、局所密度の高い個体集団においては、主茎との高度差が小さい分げつしか生き残れなかったのに対して、局所密度の低い個体集団においては、主茎との高度差が比較的に大きい分げつでも生き残れたことを示している。

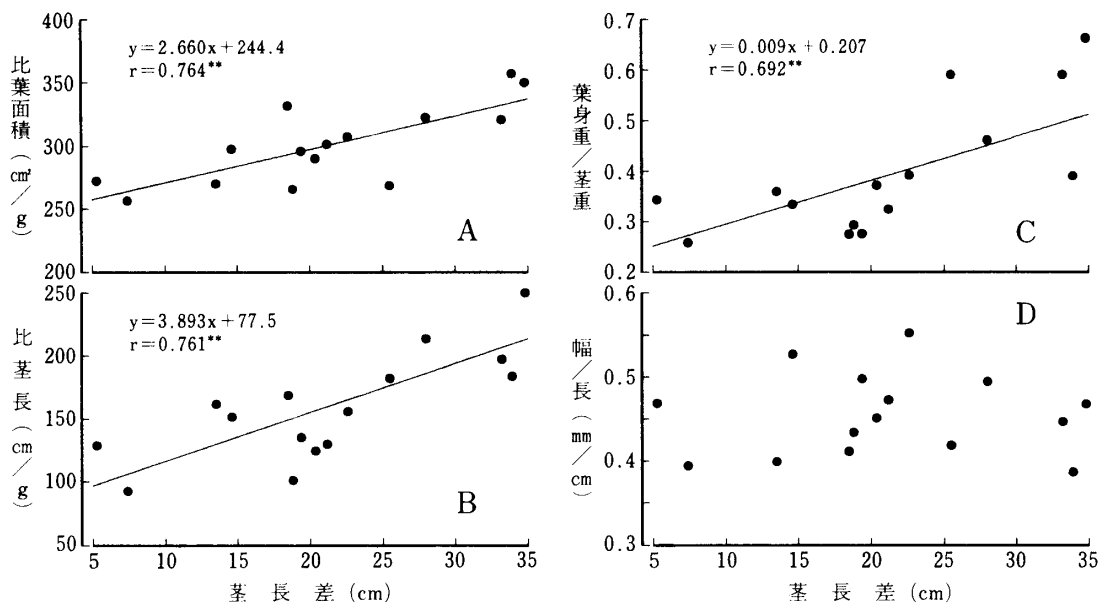
### 3. 各シュートの高度と形態的特徴

#### (1) 各シュートの高度と形態的特徴

高度に応じての形態的な変化を捉えるため、まず最小分げつを含めた各シュートを対象に比葉面積 (単位乾物重当りの葉面積)、比茎長 (単位乾物重当りの茎長)、葉茎比 (上位3葉の葉身重/茎重) および幅長比 (上位3葉の葉身幅/葉身長) を算出し、各シュートの茎長とこれら諸形質との関係を検討した (第5図)。



第5図 各シュートの茎長と比葉面積, 比茎長, 葉身重/茎重および葉身幅/葉身長との関係。  
A: 比葉面積, B: 比茎長, C: 葉身重/茎重比, D: 葉身幅/葉身長比, ■: 主茎, ▲: 関連分げつ, ●: 最小分げつ, \*\*: 1%レベルで有意。



第6図 最小分けつにおける茎長差と比葉面積, 比茎長, 葉身重/茎重比および葉身幅/葉身長比との関係。

A: 比葉面積, B: 比茎長, C: 葉身重/茎重比, D: 葉身幅/葉身長比, ■: 主茎, ▲: 関連分けつ, ●: 最小分けつ, \*\*: 1%レベルで有意。

まず, 茎長と比葉面積の関係 (同図 A) についてみると, 茎長が長いほど, 比葉面積は小さくなる傾向を示した。なお, 比葉面積をシュート別に比べると, 関連分けつは主茎よりやや大きく, 最小分けつは両者より遥かに大きかった。以上のような傾向は, 同図 B に示した茎長と比茎長の関係および同図 C に示した茎長と葉茎比の関係においても明らかに認められた。一方, 同図 D に示した幅長比は, 茎長の増加に伴って大きくなる傾向を示した。シュート別に比べると, 主茎は関連分けつよりやや大きく, 最小分けつは最も小さかった。

#### (2) 最小分けつの相対高度と形態的特徴

第5図の最小分けつに関するデータを, それらの相対高度 (主茎との茎長差) に着目して整理したところ (第6図), 主茎との茎長差の増加に伴って, 最小分けつの比葉面積 (同図 A), 比茎長 (同図 B), 葉茎比 (同図 C) のいずれも大きくなる傾向を示した。幅長比 (同図 D) においては, 全体的な傾向が認められなかった。

### 考 察

1. 主茎の節間伸長に伴う最高葉高度の推移からみると (第1図 A), 各シュートの葉が占めていた位置は, 常に主茎で最も高く, T4 と Txx で最も低かった。そして, シュート間における差, とくに T4, Txx と主茎との差は, 節間の伸長が進むにつれて次

第に拡大する傾向を示した (第1図 B)。このようなシュート間の最高葉高度の差およびその時間的推移が, 節間の伸長経過に依存していることは, 最高葉高度と茎長との密接な関係 (第2図 A) から推測される。事実, T4, Txx では, 主茎に比べて節間伸長の開始が遅く, また伸長速度も小さかった (前報<sup>6)</sup> 第2表)。このような節間伸長パターンの差異が, T4, Txx における主茎との最高葉高度差をもたらす原因と考えられる。個体群における各シュートの受光条件の優劣は, 上位の葉が葉層中のいかなる位置にあるかによって大きく影響されると考えられるため, T4, Txx において無効分けつが多発する傾向も, 最高葉高度が低いことによる受光条件の不利に起因しているものと推定される。

また既に指摘したように, 無効分けつにおける出葉速度の低下の開始は節間伸長開始後およそ1週間であり (前報<sup>6)</sup> 第2図), これは主茎との最高葉高度の差が急速に増大する時期と一致していた (第1図 B)。このことも, 分けつの無効化が節間伸長にともなう分けつの受光条件の悪化に深く関連していることを示す一つの傍証であろう。本研究は受光条件を解析するに必要とされる諸データを測定・提示したのではないが, 個体群における各シュートの受光条件が, おもに各シュートの節間伸長の開始時期と速度によって影響されていることを示唆した点で, 分けつの有効化・無効化の問題に形態的な側面から

一つの手がかりを与えたものといえる。

2. このような光を巡るシュート間の競争は、シュートの密度によって大きく影響されることはいうまでもない。そこで、本研究では個体群における局所的なシュート密度と生き残った最小の有効分げつとの関係を分析した。その結果、局所密度が高いほど、生き残った最小分げつの高度(止葉高度および茎長)は高く(第3図)、主茎との高度差は小さかった(第4図)。本研究で最小分げつを同定した時期には、全ての分げつが成熟形態に達していたが、著者らの予備的な追跡調査によると、局所的な個体集団においては、無効化の進行する時期を通じて分げつの大小関係が逆転せずに保たれており、個体集団の最小分げつはその局所における有効分げつと無効分げつの境界的な存在と見なし得る。従って、上述した結果は、局所密度が分げつの高度または周囲シュートとの高度差を通じて、分げつの有効化・無効化に影響を及ぼしたことを示すものといえる。

イネ科作物においては、個体密度の増加が個体当たりの分げつ数の減少をもたらすことがよく知られており<sup>2,7)</sup>。この場合、分げつの生育を左右する最大の要因が光ではないかと予測されてきたが、詳細な研究は行われていない。本研究で明らかにした局所密度と最小分げつの高さとの関係は、形態的側面から上記の推定を強く裏付けるものといえる。すなわち、局所密度の低い個体集団においては、周囲シュートとの高度差の大きい分げつ(相対的に小型の分げつ)でも生育の継続に必要とされる光条件が満たされ、有効化の機会に恵まれたと考えられる。一方、局所密度の高い個体集団においては、光条件が悪いため周囲シュートとの高度差の大きい分げつは生育の維持が困難となり無効化したと推定される。このような推察は、止葉抽出期に主茎の茎長の3分の2に達しない分げつが無効化するという冬オオムギに関する結果<sup>3)</sup>との符号するものである。

3. 本研究の結果からみると、有効化した分げつ(最小分げつを含む)の形態はシュート自身の高度(茎長)と、また最小分げつの形態は周囲シュート(主茎)との高度差(茎長差)と、密度に関連していた。すなわち、高度が低く周囲との茎長差が大きい分げつほど、比葉面積、比茎長および葉茎比が大きくなる傾向が認められた(第5, 6図)。したがって、各分げつは周囲との高度差の増大に伴って、形態的に薄く細長い葉、細い茎を形成するような生育パターンを示したといえる。

一般に、シュートの形態のこのような変化傾向は、光条件の悪化に対する形態形成上の適応と考えられている。たとえば、個体群内の照度の低下あるいはそれに伴うFR/R比の上昇によって、比葉面積や葉身・葉鞘長が増大する<sup>1,8)</sup>。本研究の結果は、このような適応的形態変化の度合が局所密度に依存することを示すものだろう(第3, 6図)。すなわち、局所密度が低いほど、最小分げつにおける主茎との高度差は大きく、最小の乾物重で最大の受光機会を獲得できるような形態的な適応変化が大きかったと考えられる。無論、適応的な形態変化を示した分げつがすべて有効化するとは限らない。有効分げつになるためには、周囲シュートとの高度差を一定範囲内に抑えるだけの生長速度、つまり周囲シュートに近い生育速度が要求されると考えられるからである(前報<sup>6)</sup>参照)。このような生育を維持できる物質的な基礎が満たされなければ、分げつは適応的な形態変化を示しながらも無効化していくのであろう。

#### 引用文献

1. Casal, J.J., V.A. Deregisbus and R.A. Sanchez 1985. Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far-red irradiation. *Ann. Bot.* 56: 553-559.
2. Darwinkel, A. 1978. Patterns of tillering and grain productions of winter wheat at a wide range of plant densities. *Neth. J. Agric. Sci.* 26: 383-398.
3. Garcia del Moral, L.F., J.M. Ramos and L. Recalde 1984. Tillering dynamics of winter barley as influenced by cultivar and nitrogen fertilizer: a field study. *Crop Sci.* 24: 179-181.
4. Kirby, E.J.M. and D.G. Faris 1972. The effect of plant density on tiller growth and morphology in barley. *J. Agric. Sci. Camb.* 78: 281-288.
5. Lauer, J.G. and S.R. Simmons 1985. Photoassimilate partitioning of main shoot leaves in field-grown spring barley. *Crop Sci.* 25: 851-855.
6. 李 建民・山崎耕宇 1994. コムギにおける分げつの生育に関する研究. 第3報 分げつの生育特性とその有効化. *日作紀* 63: 460-466.
7. Simons, R.G. 1982. Tiller and ear production of winter wheat. *Field Crop Abstr.* 35: 857-870.
8. Smith, H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 481-518.
9. Soetono and D.W. Puckridge 1982. The effect of density and plant arrangement on the performance of individual plants in barley and wheat crops. *Aust. J. Agric. Res.* 33: 171-177.