

アジア稲およびアフリカ稲と祖先野生種における 小枝梗の離層の類似性について

陳 日斗・佐野 芳雄*・井之上 準**

(韓国順天大学校農科大学・*国立遺伝学研究所・**九州大学農学部)

1991年10月17日受理

要旨: アジア稲およびアフリカ稲とそれぞれの祖先野生種、および他の9種の野生種について、籾離脱部位の解剖形態的特性を調査し、栽培種と祖先野生種、および野生種間における比較検討を行った。その結果、アフリカ稲の祖先野生種 (*O. barthii*) には、栽培種 (*O. glaberrima*) におけると同じく「完全離層」を有する系統のほかに「部分離層」を有する系統がみい出されたが、アジア稲の祖先野生種 (*O. rufipogon*, *O. nivara*) と他の9種の野生種には「部分離層」を有する系統はみい出されなかった。本実験に供した *Oryza* 属12種の野生種では、*O. longistaminata* を除いて、離層組織は完熟期にはほぼ完全に崩壊していたが、アフリカ稲の祖先野生種では栽培種と同じく離層組織と中心維管束の間に厚壁組織が発達していて、完熟期の離層部位における籾と小枝梗の連絡部 (supporting zone) はかなり太かった。ところが、アジア稲の祖先野生種や *O. longistaminata* など11種の野生種においては離層部位には厚壁組織がほとんどみられず、完熟期においては籾は中心維管束だけで小枝梗に連結していたため、アフリカ稲の祖先野生種より非常に脱粒性が強かった。なお、離層組織の形状には湾曲型、直線型およびV字型があり、Aゲノム種ではすべて湾曲型であった。

キーワード: アフリカ稲, 祖先野生種, 野生種, 部分離層, 離層組織。

Histological Similarities of Abscission Layers in the Pedicel of Asian and African Rices and Their Relatives: Il-Doo JIN, Yoshio SANO* and Jun INOUYE** (*Agricultural College, Suncheon National University, Suncheon 540-742, Korea; *National Institute of Genetics, Mishima 411, Japan; **Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812, Japan*)

Abstract: Histological peculiarities of the abscission layer between pedicel and spikelet were investigated in Asian rice, African rice, their putative ancestral wild species, and the other nine wild *Oryza* species. As in the African rice (*O. glaberrima* Steud.), both the normally developed and partially developed abscission layers were found in the African rice's ancestral wild species (*O. barthii*). In other wild *Oryza* species including the putative ancestral wild species (*O. rufipogon* and *O. nivara*) of Asian rice (*O. sativa* L.), only the normally developed abscission layer was found. In these wild *Oryza* species, the parenchymatous cells of the abscission layer cracked completely at maturity time, except for the wild species *O. longistaminata*. In the African ancestral wild species, sclerenchymatous cells were situated around the central vascular tissue, while any sclerenchymatous cells were situated in the other wild *Oryza* species. At maturity time, therefore, the thickness of the supporting zone consisting of the central vascular tissue and the sclerenchymatous cells was greater in the African ancestral wild species than in the other wild *Oryza* species. As the result, the latter was essentially more fragile. According to its shape, the abscission layer was classified into three types: curved, straight, and sunken. All the wild rice plants belonging to the A genome species had the curved type of abscission layer.

Key words: Abscission layer, African rice, *O. glaberrima* Steud., Wild rice.

野生系統にみられる完熟した種子の脱落性は種族保存のための重要な特性で、栽培化の過程で退化・喪失した形質であるが、作物によってはこれがかなり残存している場合がある。イネでも野生種は著しく脱粒しやすいことが知られており、これが栽培種と異なる生理生態的特性の一つとされているが⁹⁾、アジアの栽培種の中ではインド型品種はかなり脱粒し易いとされている⁹⁾。

ところで、稲における籾の脱落は、籾と小枝梗の間に形成されている離層組織の有無、発達程度および崩壊性によるものとされている^{1,4,5,10-13)}。前報⁶⁾において、著者らはアフリカ稲の脱粒難易強度を測

定するとともに、離層形成部位の縦断切片を作成して離層組織の観察を行ったところ、アジア稲においては今までに見られなかった「部分離層」あるいは「不完全離層」を有する品種が、アフリカ稲においては供試42品種の中に約38%もみい出されたことを明らかにした。

本報では、アジア稲およびアフリカ稲のそれぞれの祖先野生種について籾離脱部位の解剖形態的特性を調査するとともに、栽培種と同じAゲノムを持つ2種の野生種に加え、B, C, D および E ゲノムを有する他の7種の野生種についても同様の予備的観察を行った。

材料と方法

供試したアジア稲およびアフリカ稲品種は九州大学農学部農学第二講座において維持保存中のもの、野生稲は国立遺伝学研究所遺伝実験生物保存研究センターにおいて維持保存中のものである。

これらのイネ品種・系統は、1989年に九州大学農学部構内において約4l容のプラスチックポットを用い、1品種・系統当り2ポット、1ポット2株、1株1本植えとし、出穂までは8時間日長条件下で、出穂後は自然日長条件下で栽培した。肥培管理はほぼ慣行法に準じて行った。

籾と小枝梗の間に形成されている離層組織を観察するためには、出穂期と完熟期の2回、各品種・系統ごとに主稈と低節位の一次分げつの穂を2-3本採取し、穂の先端部の枝梗から、籾と小枝梗の連結部位を中心に長さ約2mmの材料を1穂当り約5個ずつ切り取り、直ちにFAAで固定・保存した。数週間後、フッ化水素酸で脱珪酸処理を行い、常法によりパラフィン連続切片を作成し、ヘマトキシリン、サフラニン及びファーストグリーンで三重染色後、カナダバルサムで封入し、検鏡した。また、脱粒難易強度の測定には非接着型ストレーンゲージ荷重変換器(UT=1kg)を用い、籾を小枝梗に平行に引っ張って籾が小枝梗から離れるのに要する力「抗張強度²⁾」を測定した。測定には離層組織の観察材料を採取したと同じ穂を用い、先端部の一次枝梗に着生する約30粒の籾を供した。

結果と考察

1. 栽培稲と祖先野生種の離層組織の異同

アフリカ稲とその祖先野生種、アジア稲および雑草型稲³⁾については、出穂期と完熟期の両材料が得られたが、他の野生稲では完熟した籾は自然に脱落したので、完熟期の材料は採取できなかった。そのため、第1図A-Fには完熟期の材料の写真を、第1図GとHおよび第2図A-Gには出穂期の材料の写真を示したが、後者について籾の脱落部位を観察した結果、完熟期には離層は完全に崩壊していることが確認された。

前報⁴⁾において、アフリカ稲(*O. glaberrima*)にはアジア稲(*O. sativa*)と同じ「完全離層」を有する品種のほか、「部分離層」や「不完全離層」を有する品種が存在することを報告したが、本実験に供したアフリカ稲の祖先野生種(*O. barthii*)2系統のうち1系統(W 822)は「完全離層」を(第1図A)、残りの1系統(W 825)は「部分離層」を有していた(同B)。ここで「部分離層」とは、小枝梗の片側半分には離層が形成されているが残りの片側半分には離層が形成されていないものを指すが、W 825系統においては「部分離層」を有する栽培稲(同D)におけると同じく、彎曲した離層組織が内穎側に形成されており、外穎側には離層組織の形成は認められなかった。なお、W 822系統においては「完全離層」を有する栽培稲(同C)におけると同じく、内穎側の離層組織は籾側に陥入・彎曲していたが、外穎側の離層組織はほぼ直線であった。

今までに、アジアの栽培稲には「完全離層」を有する品種と有しない品種のあることが明らかにされており、アフリカ稲にみられるような「部分離層」や「不完全離層」を有する品種の存在は報告されていない。「完全離層」を有するアジア稲においては、アフリカ稲におけると同じく離層組織と中心維管束の間に厚壁組織が発達しているが、本実験に供した脱粒性の強い雑草型稲(同F)においても、栽培稲品種(同E)と同じように離層組織と中心維管束の間に厚壁組織が認められた。ところが、アジア稲の祖先野生種(*O. rufipogon*, *O. nivara*)においては離層組織が護穎の基部から中心維管束まで発達していて、離層組織と中心維管束の間に厚壁細胞の存在は認められなかった(同G, H)。なお、本実験に供したアジア稲(ヴェトナム産品種)、雑草型稲、およびアジア稲の祖先野生種においては離層組織はすべて籾側に陥入・彎曲しており、その程度は栽培稲が最も大きく、野生稲が最も小さかった。

そこで、離層が形成されている部位の解剖形態的特性についてみると(第1表)、離層部位の直径はアフリカ稲と祖先野生種ではほぼ同じ大きさで、また、「完全離層」を有する品種・系統(N-1, F-11・W 822)と「部分離層」を有する品種・系統(N-9,

H. Fully developed abscission layer without any sclerenchyma tissue around central vascular tissue of *O. nivara* (W 106)

A-F: at maturity time, G and H: at heading time.

Abbreviations: a: abscission layer, p: pedicel, ru: rudimentary glume, sl: sterile lemma, st: sclerenchyma tissue, sz: supporting zone, v: vascular tissue.

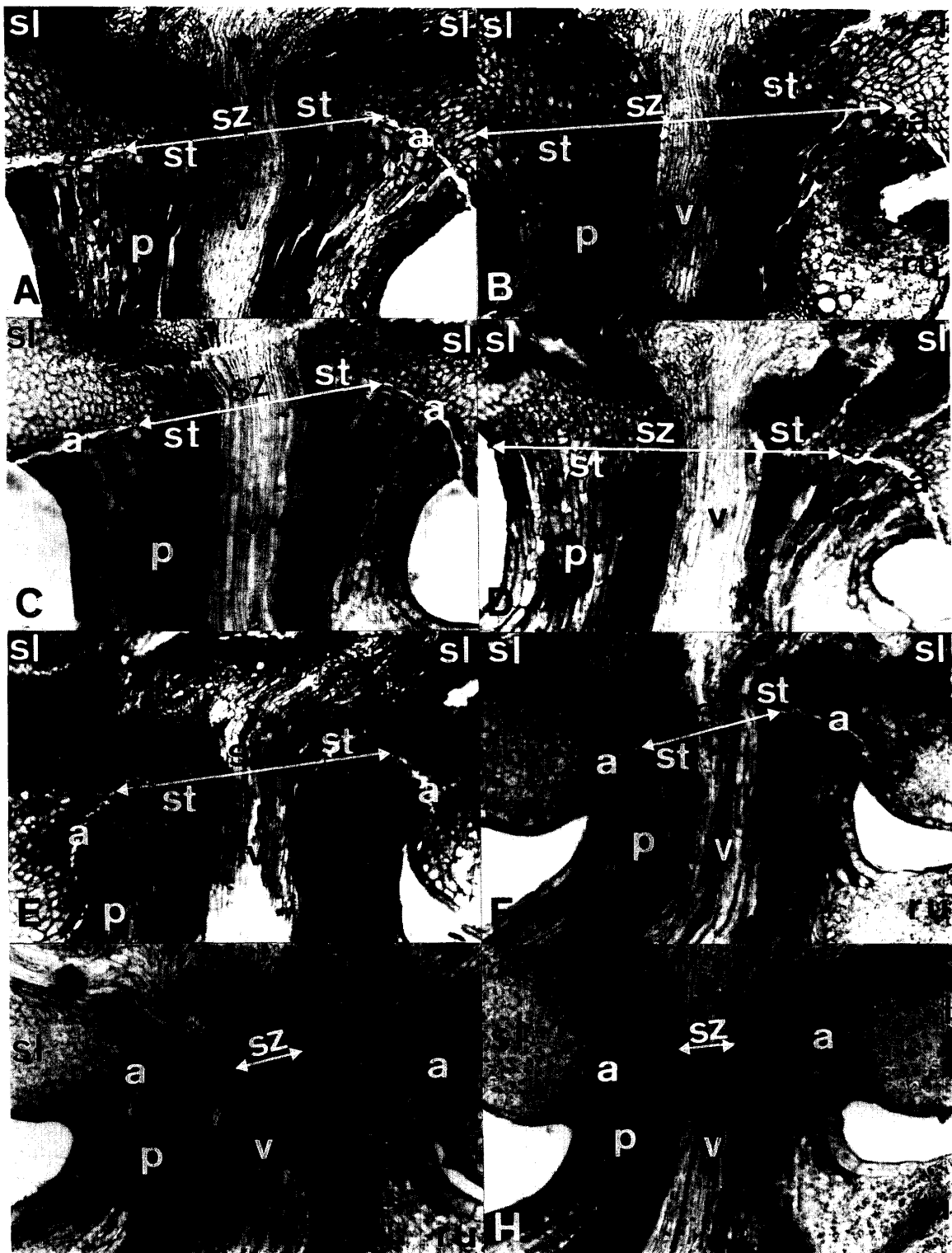


Fig. 1. Longitudinal sections of abscission region between pedicel and rachilla of cultivated rices and its wild relatives.

- A. Fully developed abscission layer of *O. barthii* (W 822)
- B. Partially developed abscission layer of *O. barthii* (W 825)
- C. Fully developed abscission layer of *O. glaberrima* (F-8)
- D. Partially developed abscission layer of *O. glaberrima* (N-1)
- E. Fully developed abscission layer of *O. sativa* (V-1)
- F. Fully developed abscission layer of *O. sativa* (V-65, an Asian weed rice)
- G. Fully developed abscission layer without any sclerenchyma tissue around central vascular tissue of *O. rufipogon* (W 117)

F-8・W 825)の間にも大きな差異はなかったが、アジア稲の祖先野生種 (W 106, W 117, W 149, W 630)には栽培稲 (V-1)より直径が大きい系統から小さい系統までの変異がみられた。つぎに、小枝梗先端突出部の太さや中心維管束の太さの品種・系統間差異は離層部位の直径の場合とほぼ同じであったが、アフリカ稲および祖先野生種においては小枝梗先端突出部の幅は離層部位で太く、副護穎に近いほどだんだん細い形を示し、アジア稲および祖先野生種とやや異なっていた (第1図 A-H)。さらに、離層部位において中心維管束と離層組織の間に形成されている厚壁組織の厚さは、「完全離層」を有するアフリカ稲と祖先野生種およびアジア稲ではほぼ同じ程度であったが、雑草型稲 (V-65)では栽培稲 (V-1)の約1/2、アジア稲の祖先野生種では厚壁組織は観察されなかった。一方、アフリカ稲および祖先野生種において、内穎側の厚壁組織の厚さは「部分離層」を有する品種・系統と「完全離層」を有する品種・系統ではほぼ同程度であったが、外穎側の厚壁組織の厚さは前者が後者の約2倍であった。なお、

これらの品種・系統では完熟後に離層組織が崩壊したので、杓は中心維管束と厚壁組織によって小枝梗に連結していたため、連結部 (supporting zone)の幅はアフリカ稲および祖先野生種の「部分離層」を有する品種・系統が最も太く、ついでアフリカ稲および祖先野生種の「完全離層」を有する品種・系統、アジア稲、雑草型稲の順で、厚壁組織を有しないアジア稲の祖先野生種が最も細かった。

2. ゲノムの異なる野生稲間における離層組織の差異

まず、離層組織の形状についてみると、Aゲノムの *O. longistaminata* (AA) および *O. meridionalis* (AA) では前述の栽培稲およびその祖先野生種と同じく、離層組織はすべて弯曲していた (第2図 A)のに対し、*O. punctata* (BB), *O. punctata* (BBCC), *O. alta* (CCDD), *O. latifolia* (CCDD) および *O. australiensis* (EE) では離層組織はほぼ直線 (同 B), *O. minuta* (BBCC) では離層組織の内側が中心維管束付近で小枝梗の方に凹んだ V 字型を示し (同 C), *O. officinalis* (CC) もほぼ同様であった (同 D)。

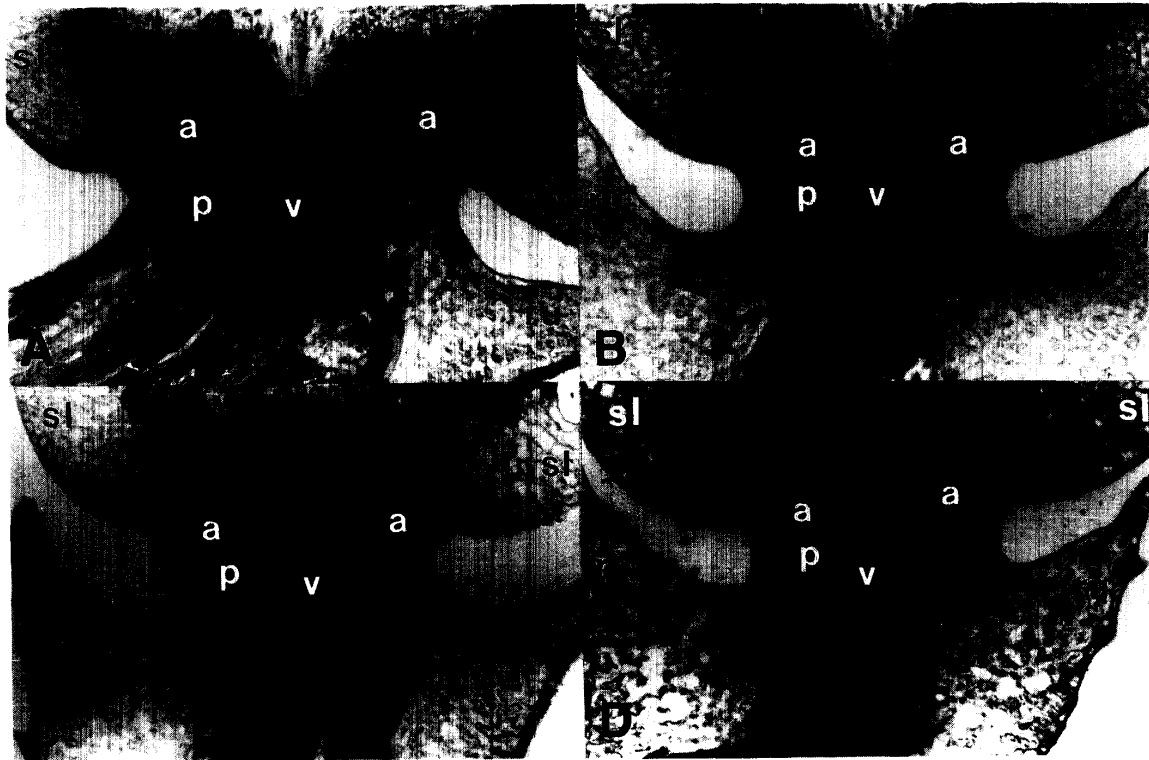


Fig. 2. Longitudinal sections of various abscission layers of wild rices at heading time.

- A. Curved type abscission layer of *O. meridionalis* (W 1635)
- B. Straight type abscission layer of *O. punctata* (W 1582)
- C. Sunken type abscission layer of *O. minuta* (W 1318)
- D. Sunken type abscission layer of *O. officinalis* (W 0012)

Abbreviations are the same with Fig. 1.

Table 1. Some histological peculiarities of the abscission region between pedicel and rachilla of cultivated rices and its wild relatives.

Species and strain	Diameter (μm)			Thickness of sclerenchyma tissue (μm)*		Diameter of supporting zone (μm)
	Abscission region	Pedicel	Vascular tissue	Palea side	Lemma side	
<i>O. barthii</i>						
W 822	607 \pm 32.7	468 \pm 33.3	108 \pm 4.6	112 \pm 21.1	290 \pm 27.6	507 \pm 44.1
W 825	574 \pm 31.7	435 \pm 31.5	93 \pm 7.8	113 \pm 17.1	128 \pm 24.9	334 \pm 30.6
<i>O. glaberrima</i>						
N-1	579 \pm 24.9	441 \pm 21.8	101 \pm 5.7	132 \pm 12.2	281 \pm 13.8	513 \pm 16.7
F-11	569 \pm 23.0	407 \pm 15.2	100 \pm 7.1	85 \pm 20.8	285 \pm 23.1	471 \pm 33.1
N-9	572 \pm 17.3	431 \pm 20.0	102 \pm 6.9	107 \pm 12.9	144 \pm 14.7	353 \pm 19.9
F-8	565 \pm 30.6	427 \pm 30.6	96 \pm 4.8	102 \pm 15.7	135 \pm 13.7	332 \pm 24.2
<i>O. rufipogon</i>						
W 117	515 \pm 32.0	461 \pm 40.8	98 \pm 10.0	0	0	98 \pm 10.0
W 149	323 \pm 11.7	294 \pm 13.2	77 \pm 8.1	0	0	77 \pm 8.1
<i>O. nivara</i>						
W 106	330 \pm 18.3	293 \pm 13.9	72 \pm 9.5	0	0	72 \pm 9.5
W 630	371 \pm 21.2	314 \pm 20.3	77 \pm 6.4	0	0	77 \pm 6.4
<i>O. sativa</i>						
V-1	412 \pm 30.3	370 \pm 28.4	94 \pm 6.2	93 \pm 8.7	101 \pm 8.1	288 \pm 14.8
V-65	394 \pm 31.7	332 \pm 10.6	87 \pm 5.6	34 \pm 9.4	48 \pm 10.4	169 \pm 21.9

* Thickness of the sclerenchymatous tissue surrounding central vascular tissue at the supporting zone. Values are means \pm standard deviations.

Table 2. Difference of the histological peculiarities of the abscission region among wild *Oryza* species.

Genome	Species	Strain	Diameter (μm)			Thickness of sclerenchyma tissue (μm)	
			Abscission region	Pedicel	Vascular tissue		
AA	<i>O. longistaminata</i>	W 1573	469 \pm 13.2	420 \pm 19.0	101 \pm 5.8	0	
		W 1625	<i>O. meridionalis</i>	370 \pm 16.1	326 \pm 24.1	77 \pm 6.9	0
				W 1635	375 \pm 20.9	340 \pm 20.9	77 \pm 4.2
BB	<i>O. punctata</i> (2n)	W 1582	280 \pm 9.1	244 \pm 10.4	48 \pm 3.4	0	
BBCC	<i>O. punctata</i> (4n)	W 1564	301 \pm 8.5	258 \pm 11.6	62 \pm 4.5	0	
		W 1318	<i>O. minuta</i>	305 \pm 16.5	267 \pm 15.7	58 \pm 3.6	0
				W 1319	299 \pm 4.7	265 \pm 9.5	55 \pm 2.7
CC	<i>O. officinalis</i>	W 0012	262 \pm 13.8	236 \pm 14.6	50 \pm 4.4	0	
		W 0065	312 \pm 11.1	272 \pm 9.7	59 \pm 4.0	0	
CCDD	<i>O. alta</i>	W 1147	287 \pm 10.8	263 \pm 11.8	52 \pm 3.0	0	
		W 1155	244 \pm 6.0	216 \pm 6.6	55 \pm 3.4	0	
EE	<i>O. australiensis</i>	W 0008	326 \pm 26.9	290 \pm 26.7	83 \pm 9.8	0	

* Thickness of the sclerenchymatous tissue surrounding central vascular tissue at the supporting zone. Values are means \pm standard deviations.

なお、これらの野生稲においては離層組織は護穎の基部から中心維管束まで発達していて、離層組織と中心維管束の間に厚壁組織の存在は認められなかった。アジアの栽培稲の中でインド型稲品種の離層は完熟期にはほぼ完全に崩壊するのに対し、日本型稲

およびインドネシアのブル稲品種は完熟期においても離層組織が崩壊しないとされている⁷⁾が、本実験に供した野生稲においては、*O. longistaminata*を除いて、完熟期までに離層組織は完全に崩壊していた。つぎに、離層部位の解剖形態的特性についてみる

と(第1, 2表), 離層部位の直径はAゲノムの野生種が他の野生種より太く, Aゲノム種の中では *O. barthii* が最も大きく, 次いで *O. longistaminata*, *O. meridionalis* の順であった. 離層部位の直径が最も小さかった野生種は *O. latifolia* (CCDD) で, 次いで *O. punctata* (BB) や *O. alta* (CCDD) など小さかった. 小枝梗先端突出部の太さや中心維管束の太さも離層部位の直径とほぼ同じ傾向であったが, 各野生種とも供試した系統数が非常に少なかったため, ここでゲノムが異なる野生種間の比較を論ずるのは無理と思われる.

3. 脱粒性程度と離層部位の形態的特性との関係

完熟期においては, 離層組織と中心維管束の間に厚壁組織が発達しているアフリカ種および祖先野生種とアジア種および雑草型種では抗張強度が測定できたが, 他の野生種では完熟した籾は自然に脱落したので, 抗張強度は測定できなかった. 従って, 野生種間における脱粒性程度の違いをみるためには, 開花後籾が自然に脱落するまでの期間を調査するなど, 他の判定手段が必要と思われる.

測定できた結果についてみれば(第3表), アフリカ種および祖先野生種の脱粒性程度は前報⁶⁾のアフリカ種の結果とほぼ同様で, 「部分離層」を有する品種・系統の抗張強度が「完全離層」を有する品種・系統に比べて強く, その程度は栽培種より祖先野生種が大きかった. アジア種についてみれば, 離層組織と中心維管束の間の厚壁組織の厚さが栽培種の1/2以下であった雑草型種の抗張強度は栽培種の約1/3であった. なお, 出穂期の抗張強度についてみれば, アフリカ種および祖先野生種, *O. longistaminata* および *O. australiensis* がやや大きいようであったが, 同一種内においても品種・系統間で差がみられ, 本実験に供した材料の範囲内では一定の傾向はみられなかった. また, 出穂期における野生種間の抗張強度の差異は離層組織の弯曲性や発達程度, および完熟期における離層の崩壊性や厚壁組織の有無などとは関連が無いようであった.

上述のように, アフリカ種の祖先野生種 (*O. barthii*) にはアフリカ種 (*O. glaberrima*) に特有の「部分離層」を有する系統がみ出され, 離層の形態についても両者には共通点のあることが示された. 一方, アジア種 (*O. sativa*) については, 完熟期までに崩壊する離層を有する品種, 崩壊しない離層を有する品種, および離層を有しない品種の3種類が知られている⁷⁾が, 本実験に供したアジア種の祖先野

Table 3. Relation between tensile strengths required to detach spikelet from its pedicel in the wild and cultivated rice species.

Species and var. or strain	Tensile strength (g)	
	Heading time Mean ± S. D.	Maturity time* Mean ± S. D.
<i>O. barthii</i>		
W 822	191 ± 38.4	126 ± 44.6
W 825	213 ± 54.4	62 ± 46.1
<i>O. glaberrima</i>		
N-1	184 ± 37.5	109 ± 49.0
F-11	185 ± 33.2	102 ± 37.8
N-9	231 ± 29.6	95 ± 27.9
F-8	237 ± 33.2	75 ± 21.2
<i>O. nivara</i>		
W 106	129 ± 16.1	—
W 630	157 ± 15.6	—
<i>O. rufipogon</i>		
W 117	259 ± 35.0	—
W 149	123 ± 30.0	—
<i>O. sativa</i>		
V-1	160 ± 37.7	126 ± 27.4
V-65	167 ± 46.8	41 ± 31.2
<i>O. longistaminata</i>		
W 1575	190 ± 26.9	—
<i>O. meridionalis</i>		
W 1625	82 ± 16.7	—
W 1635	138 ± 25.7	—
<i>O. punctata</i> (2n)		
W 1582	157 ± 32.6	—
<i>O. punctata</i> (4n)		
W 1564	162 ± 11.6	—
<i>O. minuta</i>		
W 1318	90 ± 18.4	—
W 1319	113 ± 30.6	—
<i>O. officinalis</i>		
W 0012	113 ± 17.9	—
W 0065	169 ± 23.5	—
<i>O. alta</i>		
W 1147	119 ± 27.5	—
<i>O. latifolia</i>		
W 1155	105 ± 34.4	—
<i>O. australiensis</i>		
W 0008	180 ± 37.9	—

* — : Grains had shattered from the panicle at maturity.

生種 (*O. rufipogon*, *O. nivara*) には, 崩壊しない離層を有する系統および離層を有しない系統はみられなかった. 今後より多くの系統を供試して, アフリカ種の祖先野生種の中に「不完全離層」を有する系統はどの位の割合で存在するのか, また, アジア種の祖先野生種の中にも, 日本種の中にあるような

崩壊しない離層を有していながら脱粒しやすい系統があるのかどうかなどについて、さらに調査を行いたい。

引用文献

1. Hu, C.H., K.N. Kao and C.C. Chang 1964. Histological and genetic studies on shedding and lodging habits of rice plants. Bot. Bull. Acad. Sin. 5: 170—180.
2. 伊藤健次・井之上準・近井謙二 1969. 作物における種子の脱落に関する研究。—水稻の脱粒性の難易の測定法について—。日作紀 38: 247—252.
3. Inouye, J., I.D. Jin and V.T. Xuan 1990. Degree of grain shedding and histological peculiarity of abscission region of floating rice and companion weed rices in the Mekong Delta. Jpn. J. Trop. Agric. 34: 61—67.
4. 陳 日斗・井之上準 1982. 韓国の日印交雑水稻品種における脱粒性と離層組織の関係。日作紀 51: 43—50.
5. ————— 1982. 韓国の日印交雑水稻品種における脱粒性の品種間差異と小枝梗の内部形態の関係について。日作紀 51: 271—275.
6. —————・—————・N.Q. Ng 1990. アフリカ稲 (*O. glaberrima* Steud.) における離層の組織構造の特異性と脱粒性程度の関係。日作紀 59: 475—480.
7. —————・寺尾寛行・井之上準 1982. アジアの栽培稲における離層組織の崩壊性について。日作紀 51: 542—545.
8. 松尾孝嶺 1952. 栽培稲に関する種生態学的研究。農技研報 D 3: 1—112.
9. 岡 彦一・森島啓子 1990. 野生稲と栽培稲, 栽培稲の起源と分化, いねの起源と分化。松尾孝嶺編, 稲学大成, 第3巻, 遺伝編。農山漁村文化協会, 東京。57—76.
10. Srinivas, Y., M.K. Bhashyam and H.S.R. Desikachart 1979. Histological peculiarities at the region of attachment of grain stalk associated with the shedding quality of rice. Indian J. Agric. Sci. 49: 78—81.
11. 竹内叔雄 1922. 水稻子実脱落に関する調査報告。台湾総督府中央研究所農業部報告 8: 1—17.
12. 山崎義人 1928. 稲の脱粒性に関する研究。満州日報社, 大連。1—48.
13. Zee, S.Y., B.S. Vergara and T.M. Chu 1979. Abscission layer in rice plant. IRRN 4: 5—6.