

トウモロコシにおけるシュートの發育に関する
形態形成学的研究

馬場 正

①

トウモロコシにおけるシュートの発育に関する形態形成学的研究

馬場 正

目次

	頁
緒言	1
第1章 成熟個体における各器官の外部形態	4
第1章の考察	23
第2章 個々の器官の発育過程	28
第2章の考察	48
第3章 個体の体制の決定	53
第1節 諸器官の発育経過と最終形態	55
第2節 側芽および1次根の着生位置の決定過程	71
第3節 葉身・葉鞘・節間の伸長経過	81
第3章の考察	94
総合考察	102
摘要	108
謝辞	112
引用文献	113

緒言

成熟個体における各器官の外部形態および組織構造が、茎軸上の位置によって変化することは高等植物一般に認められるものであり (Goebel, 1898; Ashby, 1948; Allsopp, 1965, 1967 など)、イネ科作物もその例外ではない (山崎 1963b; Greyson et al., 1982 など)。にもかかわらずこれらの変化の由来を形態形成論的な立場から明らかにする研究は、十分行われているとはいえない現状にある。その中でトウモロコシおよび水稲を中心に、器官相互の生長相関を検討する過程を通じて、成熟器官の茎軸にそった形態変化の由来を説明するいくつかの重要な知見が得られつつある。ここではまずイネ科作物全般について、成熟器官の形態変化の由来に関する現在までの成果をまとめてみたい。

イネ科作物の葉は、葉位によってその形態を著しく異にすることはないが、その大きさは茎軸にそってかなりの変異幅をもって推移していることが知られている (山崎, 1963b; Greyson et al., 1982)。たとえば、トウモロコシと水稲における主茎軸にそった葉身幅の推移は、葉が分化する時点での生長円錐基部の大きさの推移と密接な関係があるとされる (Abbe et al., 1941; 山崎, 1963b)。ただしトウモロコシでは生長円錐基部の大きさが栄養生長期を通じて増大傾向を示す一方、高位の成熟葉の葉身幅は止葉に向かって減少傾向を示すことが知られている (Greyson et al., 1982)。

一方、イネ科作物の茎軸の各部位から発生する1次根の数ならびに基部直径も、茎軸にそって大きく異なることが知られており (Martin and Hershey, 1935; 川田ら, 1978)、1次根の形態にみられるこのような推移は茎の太さの推移と密接な量的関係があることもまた知られている (山崎・掃山, 1982; Hoppe et al., 1986; 根本・山崎, 1986)。

このようにイネ科作物にみられる葉および1次根の大きさの茎軸上の推移は、茎との量的相互関係によって決まってくるものが断片的ではあるが明らかにされつつある。形態形成論的にみれば、イネ科作物において葉および1次根の発育する場である茎軸の発育様式が、側生器官の成熟形態を規定する上で重要な役割を果たしているのではないかと考えられる。とくにイネ科作物の多くでは程度の差はあっても、短縮した節間の形成に引き続いて、著しく節間が伸長するという特

異的な茎軸の発育様式が認められるため (Arber, 1934など)、節間伸長の開始期を注目すべき発育段階と捉えた上で、諸器官の形態の決定に関する解析が試みられている (根本, 1988)。水稻に関しては栄養相から生殖相への発育相の転換・移行に伴う発育様式の変化によって、主茎軸にそった各節間の直径ならびに節間長の著しい変化を説明する試みがなされている (根本, 1988)。

母茎の節間伸長の開始と密接に関連しているとみられる発育相の転換ならびに発育様式の変化は、その母茎より生じる分けつの発育にも大きな影響を及ぼすことが知られている。水稻やコムギの成熟個体では、出現後出葉を続けながらも最終的には穂をつけない無効茎が存在するが、これらの分けつの無効化は著しい節間伸長の開始とほぼ時を同じくして始まるとされている (片山, 1952; Hay and Kirby, 1991)。一方1次根に関しても、水稻ではほぼすべての節部の近傍でその原基の分化が確認されている (川田ら, 1978) が、節間伸長の著しい高位の茎軸の節部近傍からは、1次根の原基の発育・出根はみられない。いずれの現象も、著しい節間伸長の開始と相前後して始まる生殖相型発育と密接に関連していると考えられている (根本, 1988)。

出現後発育を続けて最終的に穂をつける有効分けつや、出現・伸長して養水分の吸収に寄与する1次根が、茎軸上のどの位置まで認められるかという問題は、各器官の大きさの推移傾向とともに、個体の体制を決定する上で重要な点と考えられる。とくに本研究で対象とするトウモロコシでは、雌穂をつける側芽が中位節に着生し、より高位の葉の腋には側芽の発達がみられない。また地際より上のやや伸長した節間の基部からは支柱根と呼ばれる特異な形態を持つ1次根が出現・伸長し、より高位の節間では1次根の発育が抑制される。トウモロコシでは側芽 (Ruget and Duburcq, 1983)、1次根 (Hoppe et al., 1986) などの発育過程について、個別的には詳細な研究が行われてきている。しかしこれらの器官ないし器官系の形態がその茎軸上の位置に対応して、他器官の発育と相関連しながらいかに決定されてくるかを、個体の発育の進行とむすびつけて形態形成論的に解明した研究はほとんどないといってよい。

本研究では上記した研究の現状を考慮して、トウモロコシの個体を構成する諸器官が、個体全体の発育の進行に対応して、いかに相互に関連しつつ形成され、その結果としてどのような個体の体制を有するようになるのかという問題、いわ

ば個体全体の体制の決定に関わる諸問題を、形態形成論的に明らかにしようと試みた。この問題意識のなかには、上記した各器官—葉身、葉鞘、節間—の茎軸にそっての大きさの推移傾向を解析する試みも含まれている。

以下本論文の第1章においては、トウモロコシの栄養諸器官(系)—茎・葉・1次根・側芽—の成熟時の外部形態が茎軸にそってどのように推移しているかを明らかにしようと試みた。引き続き第2章では各器官ないし器官系(側芽)の発育過程を詳細に観察し、外部形態的な特徴に基づきそれぞれの器官に認められる特異的な発育段階を明確に規定した。これらの観察結果を基礎とし第3章においては、各器官(系)の発育経過が個体の全体の発育の進行に対応して、いかなる影響をうけて最終的な形態を確立するに至るのか、すなわちその決定過程を形態形成論的立場から明らかにしようと試みた。最後にこれらの結果を総合して、トウモロコシ固有の個体の体制がいかなる発育様式を基本としてかたちづくられてくるかを、おもに水稻で得られている知見を参考にしながら比較検討した。

第1章 成熟個体における各器官の外部形態

緒言

一般にイネ科作物では、茎・葉・根などの栄養諸器官が茎軸上の位置によってその形状や大きさを著しく異にしている場合が広く知られている (Greyson et al., 1982など)。これら諸器官の茎軸上における形態の推移を問題にする場合、ひとつの個体あるいはシュート^{注1)}を、個々の葉とこれに続く茎部分、1次根および側芽をひとまとめにした形態単位の積み重ね構造として捉え、それぞれの形態単位ごとに諸器官の形態を相互に関連づけながら理解していく、という方法がしばしば用いられている (Etter, 1951; 川田ら1963など)。

上記した各形態単位を構成する諸器官は、時間的なずれはあっても、個体発生の所定の時期に一定の発育秩序にしたがって順次形成されてくるものであり、形態形成上相互に密接な関係をもっているものと考えられている (Sharman, 1942)。したがってこれらを一括し、相互に関連づけながら解析しようという上記の方法は、個体あるいはシュートの体制のなりたちを理解する上で、きわめて有効な方法と考えられる。

本研究で対象とするトウモロコシについてみると、個々の栄養器官および生殖器官の外部形態に関しては、すでに多くの詳細な研究成果が報告されている (Bonnet, 1940など)。しかしそれらの多くは、個体を上記したような形態単位の積み重ね構造として捉える視点が欠如しているため、個体の体制のなりたちを理解する上では不十分のところが多くない。とくに側芽の分化・発育については個別的な組織発生の観察は行われているが (Sharman, 1942)、器官相互の生長相関を考慮しながら、分化後の発育を観察した研究はほとんどなされていない。

本章では、上記した研究の現状を考慮し、次章以降で問題とする個体の体制のなりたちに関する形態形成学的解析の基礎的データを得ることを目的として、ト

注1) 以下本論文においてはシュート (shoot) という表現を、「一本の茎とこれを中軸として配列する側生器官からなるひとつの器官系」の意味で用いることとしたい。

ウモロコシの各器官—茎・葉・1次根—の成熟時の外部形態が、茎軸にそってどのように推移・変動しているかを明らかにしようと試みた。とくに従来から記載されることの少なかった側芽の成熟形態については、詳細な観察を行った。

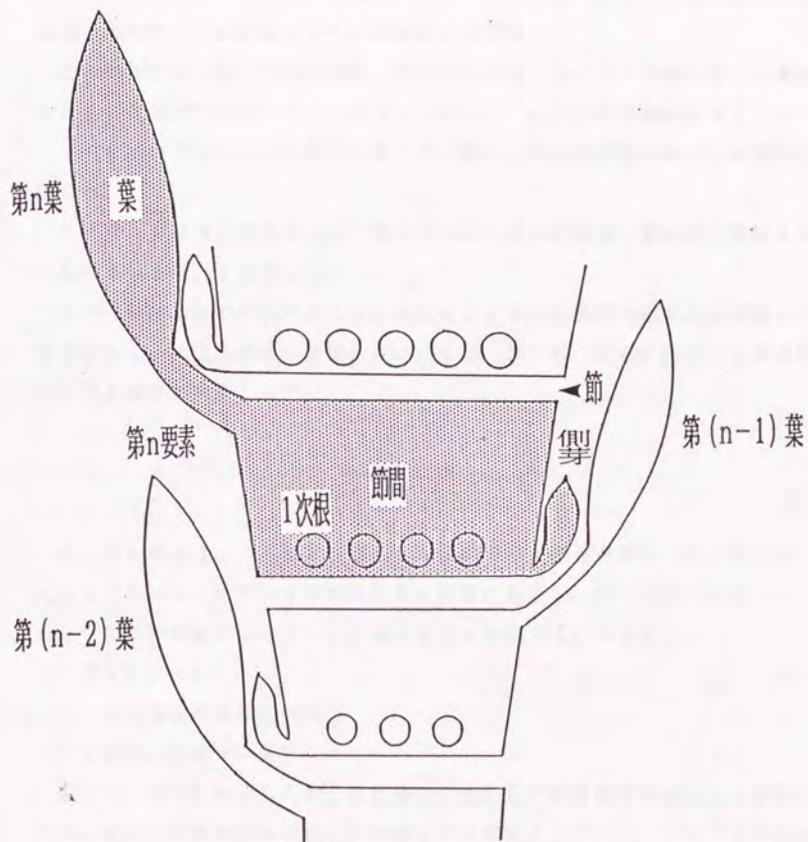
材料と方法

供試した材料は、デントコーン (*Zea mays* var. *indenta*, 商品名、バイオニア 3358)、ポップコーン (*Zea mays* var. *everta*, 商品名、ポップコーン)、スイートコーン (*Zea mays* var. *saccharata*, 商品名、スカイホークM) であった。1991年5月20日、東京大学農学部圃場に3粒ずつ点播し、第4葉出葉時に間引いてうね間70cm、株間30cm (栽植密度4762本/10a) の一本立てにした。施肥量は通常の栽培の基準にしたがい、窒素・リン酸・カリをそれぞれ成分量で15、22、5、15kg/10aを基肥として全層施肥し、追肥は行わなかった。

観察、測定に際して、個々の葉とこれに続く茎部分、1次根および側芽をひとまとめにした形態単位を考え、ひとつの個体をこの形態単位の積み重ね構造と捉える見方を採用した(第1図)。またこの形態単位を水稻についての川田ら(1963)の例にならい「要素」とよぶことにした。葉は主茎の基部から先端に向かって鞘葉、第1葉、第2葉、……とした。これに対応して各要素にも着生する葉と同じ番号をつけ、たとえば第1葉の属する要素は第1要素とした。なお、トウモロコシでは要素の概念を穂軸に適用する場合もあるが(Galinat, 1959)、栄養器官と生殖器官の相同関係がいまなお明らかになっていない(Poethig, 1988)ため、本論文では止葉を含む要素を最上位とし、より頂端側には要素の概念を適用しないこととした。

まず、登熟期に達した個体約20個体を無作為に選んで掘り取り、主茎の総要素数(主茎の節間数、総葉数に等しい)、着雌節位(雌穂をつける最も高位の側芽の位置)、出根要素数(1次根の出現が認められた要素数)等、側生諸器官—側芽・葉・1次根—が主茎軸上のいかなる要素に、どのような成熟形態を有して着生しているのかを調査した。

さらにこれらの約20個体の中から、総要素数および着雌節位が平均的な値を



第1図 茎軸に沿って要素(任意の第n要素をドットした)が積み重なり、シュートを構成している要素を示した模式図

示した6個体を選び、以下の諸形質の長さを測定した。

①主茎の草丈、雄穂長および節間長：草丈は地表から雄穂先端までの長さを、雄穂長は最基部の一次枝梗から雄穂先端までの長さを、節間長は葉の茎への着生部間の距離を、それぞれものさしを用いて測定した。

②各側芽の長さおよび着生葉数：側芽の長さは、プロフィール葉の茎への着生部から茎頂先端までの長さを、ものさしを用いて、または実体顕微鏡下でマイクロメーターを用いて測定した。側芽に着く葉の数は、実体顕微鏡下ないし肉眼的に測定した。

③主茎および最上位側芽につく葉の葉身長および葉鞘長：葉身長、葉鞘長ともものさしを用いて測定した。

なお、登熟期までに枯死あるいは脱落等により成熟形態の観察および長さの測定ができない低位の要素の諸器官については、より若い段階に採取した個体の成熟部分を測定の対象とした。

結果

得られた結果は、3品種とも類似した傾向を示す場合が多かった。そこでここではデントコーンについての観察結果を詳細に記述し、ポップコーンとスイートコーンについてはデントコーンと異なる点を指摘するにとどめた。

1. デントコーン

(1) 主茎および側芽の形態

1) 主茎および側芽の形状

個体は、胚から発育して地上に出芽し、直立して普通葉を着生した主茎を中軸とし、主茎の各葉腋から分化した側芽とから構成されていた。このうち主茎は、ほとんどの個体において20枚の普通葉を着出し、これに対応した20の要素から成っていた(第1表)。以下第1表によって主茎の要素を基準にして、それぞれの要素における側芽の成熟形態を記述する。

側芽は、主茎の第1要素ではその存在を認めることができなかった。第2要素より高位の要素において側芽が認められ、第15要素(最上位の側芽の着生素素)が最高位の着雌節位となる場合が多かった。形成された側芽のうち主茎の低位に

第1表 総要素数と側芽ならびに1次根の発現位置*

	総要素数	葉のみ側芽1)	最上位側芽2)	出根3)	分化根4)
デントコーン	19.9(19-20)	8.5(8-10)	15.0(14-15)	8.1(8-9)	11.1(10-11)
ホップコーン	20.6(20-21)	9.5(7-10)	16.8(16-17)	9.2(9-10)	12.3(12-13)
スイートコーン	14.9(14-16)	5.8#(5-6)	11.2(11-12)	7.3(7-8)	8.9(8-9)

*各器官が着生する要素の番号を登熟期の約20個体の平均値で示した。()内の数字は変異幅を示す。

- 1)葉のみ側芽: 生殖器官を分化しない側芽のうち最も高位に位置するもの
 - 2)最上位側芽: 最も高位に位置する側芽
 - 3)出根: 葉鞘を突き破って外界に出現した1次根のうち最も高位に位置するもの
 - 4)分化根: 葉鞘をむいたとき外観的に分化が認められた1次根のうち最も高位に位置するもの
- #スイートコーンでは低位の側芽が分けつ茎にまで発育する場合が認められたが、ここではこれらの側芽は対象外とした。

着生する側芽は、葉が完全に枯れ上がりその茎頂は崩壊ないし脱落していた。ほぼすべての個体で第8要素より低位の側芽がこれに相当していた。より若い段階に採取した個体の観察によると、これらの低位の要素の側芽は、葉を分化しただけで発育を停止し、その茎頂は生殖器官を分化しないまま崩壊・脱落していた。したがってこれらの側芽は以下、葉のみの側芽として取り扱った。

第9要素の側芽は観察したほぼ半分の個体でより低位の側芽と同様枯死・脱落していたが、残りの半分の個体ではその茎頂に生殖器官原基の分化が認められた。したがって登熟期においていかなる要素の側芽が脱落せず、その茎頂に生殖器官が認められるのかを問題とする場合、この第9要素を移行要素とするのが妥当とみられる。なお以下、本論文中ではとくに断わらない限りこの移行要素を、以下に述べる生殖器官を分化した要素に組み入れた。

ほぼすべての個体において、より高位に位置する第10要素より最上位第15要素までの計6個の側芽においては、生殖器官の分化・発育が認められた。ただし生殖器官の発育程度は頂端側の側芽ほど進行しており、基部側に位置する側芽ほど発育過程の早い段階で留まる傾向を示した。具体的にいえば、これら高位の側芽のうち最も基部側の側芽では雌性の小穂原基を分化した段階で発育を停止し、より頂端側の側芽ではひとつの小穂原基から対をなす小穂が分化した段階で、さらに頂端側の側芽では絹糸を分化した段階でそれぞれ発育を停止した。各要素の側芽がこの中のどの発育段階で停止するかに関しては必ずしも一定の傾向が認められなかった。ただし最も高位の2つの側芽（第14、15要素）は、分化した絹糸が外部に抽出するまでに伸長していた。これらの側芽は、最終的に稔実した粒をつけた。なお以下、これらの稔実した粒をつける側芽に限って、雌穂という呼称を当てることとした。

第16要素より高位の要素では側芽は認められなかったが、第15葉の葉腋（第16要素の茎部分に相当）には側芽の原基に相当するふくらみが認められる場合が多かった。このふくらみは痕跡状であり、器官の分化はまったく認められなかった。

2) 主茎および側芽の長さ

登熟期の主茎の草丈は、約2.6 mで、そのうち雄穂が先端のほぼ0.7 mを

占めた。茎軸にそっての各要素の成熟時の節間長を第2図に示した。節間は、第1要素から向頂的^(註2)に長くなり、第5要素で約6mmに達し、第13要素で極大値に達した。これより高位の要素では、第15要素まで減少傾向を、その後向頂的にやや増加傾向を示した。

主茎上に形成される側芽の長さの向頂的推移を第3図に示した。登熟期に脱落していた第8要素より低位につく側芽の長さは、より若い段階で採取した個体を用いて枯死する前の成熟段階に測定した。これら低位の要素における平均の側芽長はすべて5mm以下であった。一方移行要素に当たる第9要素に属する側芽の長さは、登熟期に生殖器官を分化した個体(対象とした約半分の個体)を用いて平均値を算出した。側芽長はこの要素では5mm以上に達していた。さらに登熟期に確実に生殖器官を分化していた第10要素より最上位の第15要素までの側芽の長さは、向頂的に著しい増加傾向を示し、このうち雌穂をつける第14、15要素の側芽長は極めて大型となった。

(2) 主茎および側芽における葉の形態

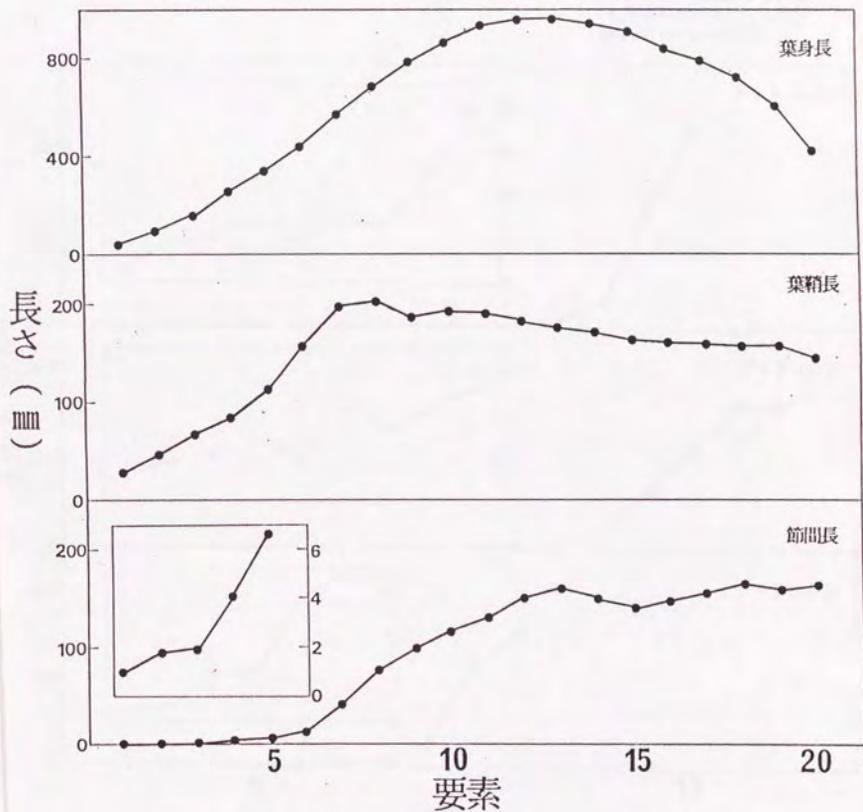
1) 主茎および側芽における葉の形状

主茎では、1枚の鞘葉の上に普通葉が1/2の葉序で互生していた。普通葉は、葉身と葉鞘からなり、葉身と葉鞘の間に葉関節が介在し、葉関節には薄膜状の葉舌が着生していた。止葉より上には外観的には葉状の器官は認められなかった。

側芽には配列および形態を異にする多数の葉が着生した。まず最上位の雌穂をつける側芽(第15要素)についてみると、その最も基部に位置する葉は、プロフィール(前葉)であり(第4図A下)、側芽の母軸(主茎)側に着生した。その形状は先端が二裂している点に特徴があり、また葉身・葉鞘の区別が認められなかった。

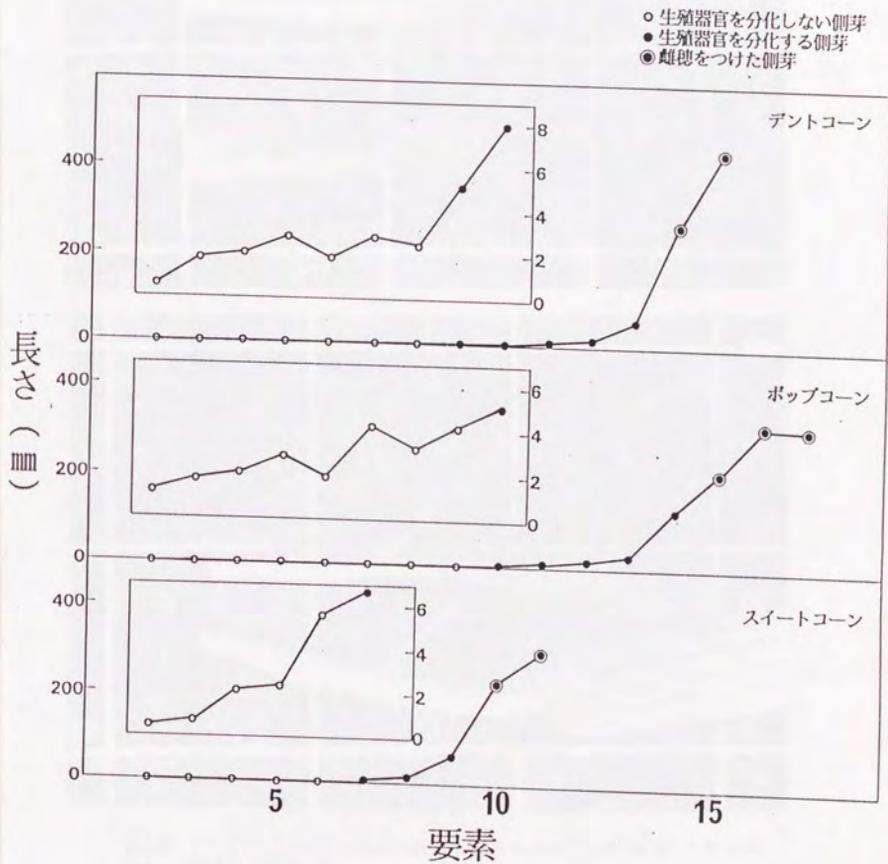
ついで向頂的にみると、葉身が短く葉鞘が雌穂をおおうように発達する葉が多数着生していた(第4図A上、その枚数については後述する)。Arber(1934)にしたがい雌穂をおおうようにして発育するこれらの葉を以後「苞皮(husk)」と

注2) 以下本論文においては「向頂的」という表現を「茎軸にそって個々の器官の低位の要素から高位の要素にむかって」の意味で用いることとしたい。

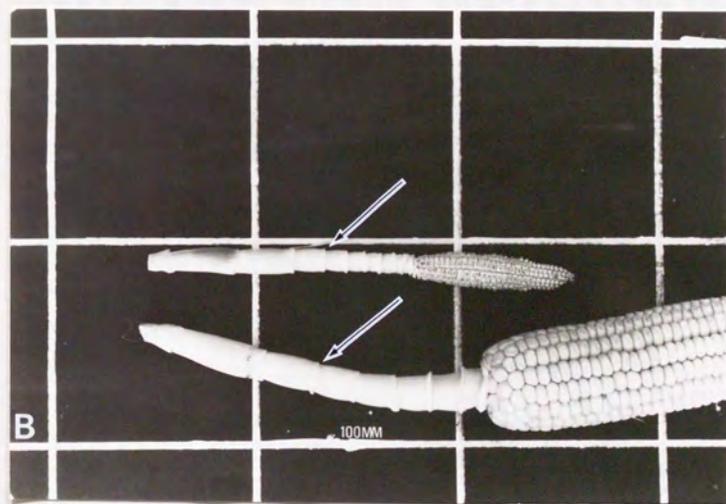
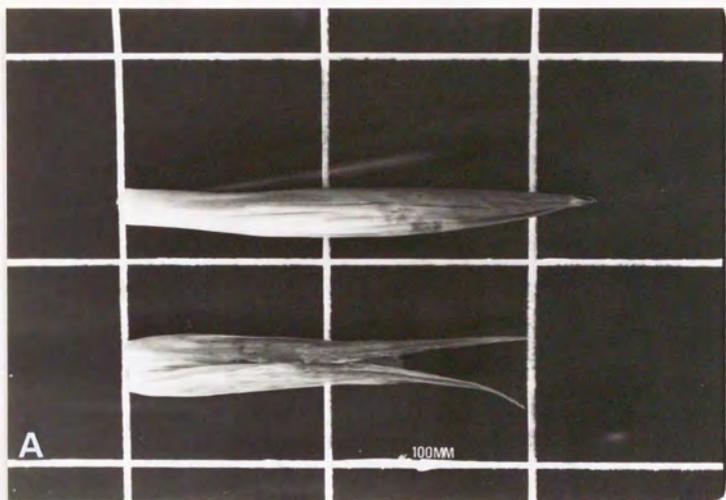


第2図 主茎における葉身長・葉鞘長および主茎節間長の向頂的推移 (デントコーン)
基部要素の節間長については拡大して枠内に示した。

なお本来ならば棒グラフで表示すべきであるが、推移の傾向を明示するため、とくに折れ線グラフで示した (以下第2、3図および第5～8図も同様)。



第3図 側芽の長さの向頂的推移
低位の側芽については枠内に拡大して示した。



第4図 デントコーンの側芽における苞皮 (A上)・プロフィール (A下)・ならびに
ridge (B矢印) の成熟形態

- A : 最上位の側芽 (第15要素) より採取
 - B上 : 第14要素につく側芽
 - B下 : 第15要素につく側芽
- 格子の一边は100mm。

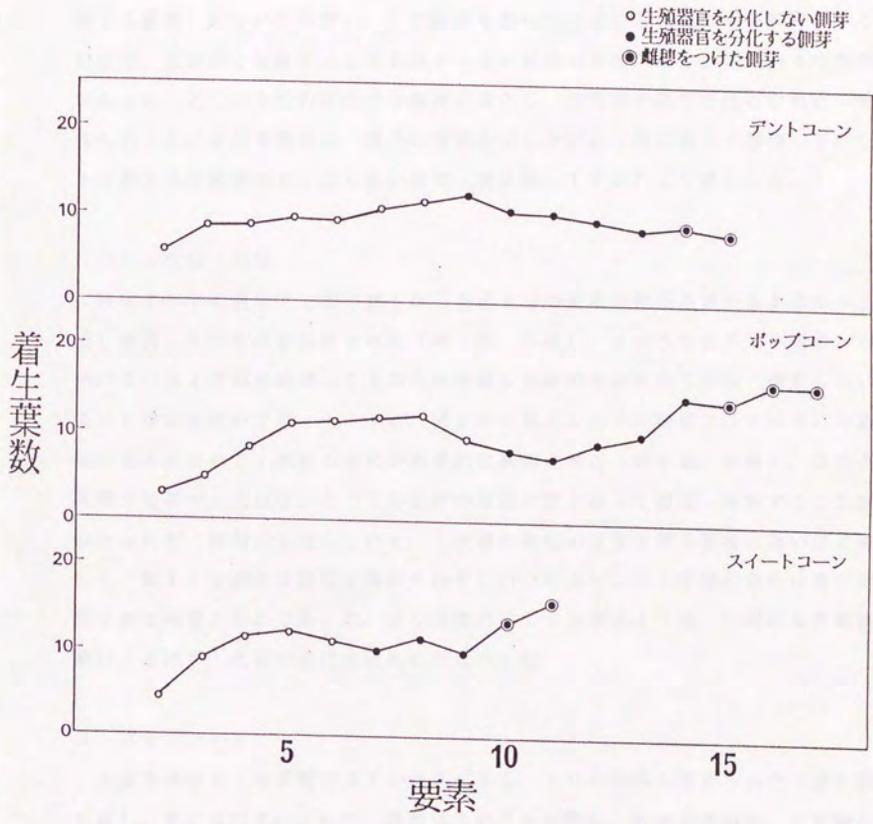
呼ぶことにする。苞皮は側芽の基部側では主茎につく普通葉と同様 $1/2$ の葉序をもって互生していたが、頂端側では必ずしも $1/2$ の葉序ではなくより複雑な互生葉序を呈する場合が多かった。苞皮のうち、より頂端側に位置するものの葉鞘は、葉縁基部が合着し筒状を呈する場合があった。また苞皮の茎への付着部分は「ridge」(Stephen, 1948) と呼ばれる盛り上がりを呈した(第4図B)。多くの場合茎部の盛り上がりである ridge の数と葉身の数とは等しかったが、まれにひとつづきの ridge に複数の苞皮が着生することがあり、ridge の数が葉身の数より少ない場合があった。苞皮より上には葉状の器官は認められなかった。

雌穂をつけた第14要素の側芽にも、上記した第15要素の側芽とほぼ同様の様式で各種の葉の着生するのが観察された。この側芽以下の、すなわち第13～第2要素の側芽においては、雌穂をつけないことに対応して苞皮のような構造の葉は存在しなかった。ただし先端が二裂するプロフィルはすべての側芽において認められた。葉の配列についてみると、生殖器官を分化する側芽(第9～第13要素)では、 $1/2$ の葉序以外の配列を示す葉が向頂的に認められる場合があった。一方、生殖器官を分化せず発育を停止する側芽(第2～第8要素)では $1/2$ の葉序で配列する葉しか認められなかった。

各側芽の着生葉数(雌穂をつけた側芽ではプロフィルを除いた苞皮の数、より低位に位置するそのほかの側芽では同じくプロフィルを除いた未発達葉の数)を第5図に示した。主茎軸上の低位に位置する生殖器官を分化しない側芽についてみると、第2要素の側芽から向頂的に高位の側芽にむかって、着生葉数は増加する傾向を示した。また、生殖器官を分化する側芽のうち最も低位の側芽(第9要素)では、約13枚の最も多くの葉の分化が認められ、より高位の側芽では向頂的に葉の数は少なくなる傾向を示した。また雌穂をつける第14、第15要素の側芽では8ないし9枚の苞皮が観察された。

2) 主茎および側芽における葉の長さ

主茎における葉身長の変遷をみると(第2図、11頁)、第1要素から向頂的に長くなりほぼ第13要素で最大値を示した。より高位に位置する葉身は短くなる傾向を示し、止葉ではその減少程度が著しかった。一方葉鞘長は(第2図、11頁)、第1要素から向頂的に長くなり第8要素で最大値を示した。より



第5図 各要素から発生する側芽の着生葉数の推移

高位の要素では止葉の要素までほぼ減少傾向を示したが、その減少程度は葉身長の場合よりも小さかった。

側芽につく成熟葉の葉身および葉鞘に関しては、雌穂をつけた最上位の側芽（第15要素）について観察し、その結果を第6図に示した。最上位の側芽につく苞皮は、主茎葉と比較すると葉身長が小さく葉鞘の発達が著しい点に大きな特徴があった。とくに上位の苞皮では葉身が退化し、葉関節や葉舌が認められない場合もあった。また葉鞘長は、若干の変動を示したがほぼ同じ長さで推移していた。その長さは主茎葉のもっとも長い葉鞘（第2図、11頁）より長かった。

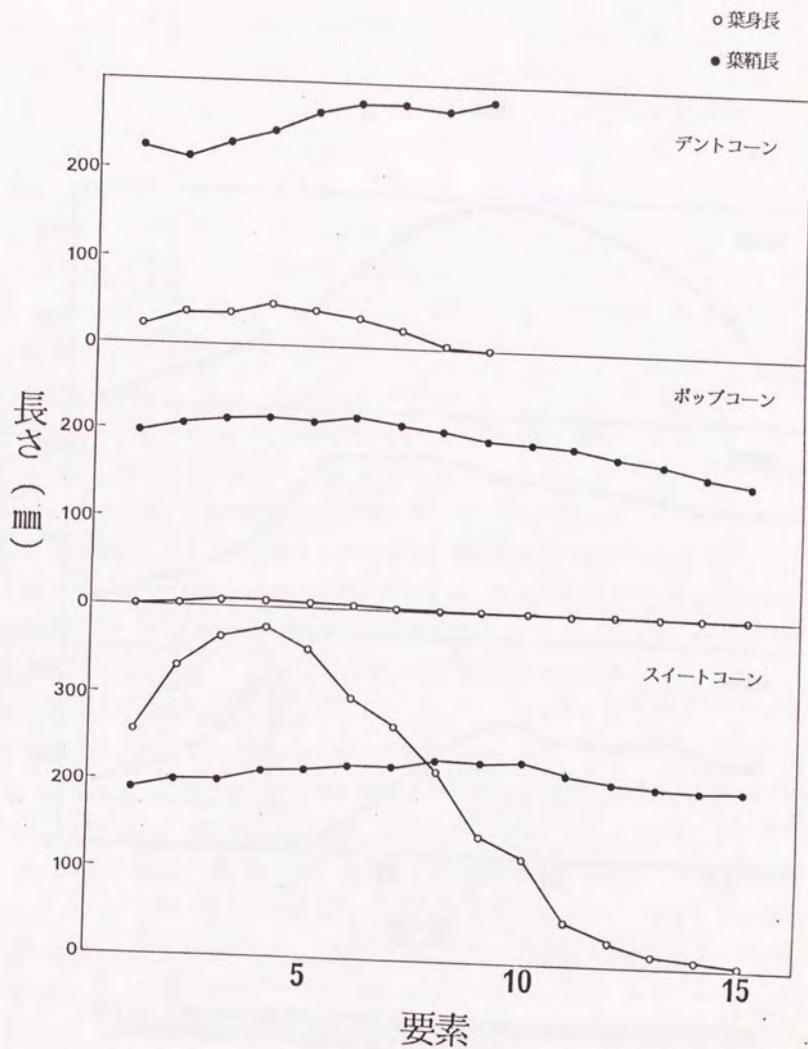
（3）1次根の形態

ほぼすべての個体で主茎の第1から第8までの要素の節間基部から1次根が出現し伸長しているのが観察された（第1表、8頁）。このうち第7、8要素から伸びている1次根は地際より上のやや伸長した節間の基部から出現・伸長しているいわゆる支柱根であった。一方、第9から第11までの要素ではそれぞれの節間の基部において1次根の分化が外見的に観察された（第1表、8頁）。このうち第9要素の1次根はひとつ下の要素の葉鞘を突き破って出現・伸長することはなかったが、隆起状を呈していた。1次根の隆起の程度は第9要素に近いほど著しく、第11要素では隆起は認められずに白い斑点として1次根の分化位置が確認された程度のものであった。より高位の第12要素以上では、肉眼的な外部観察による限り1次根の分化は認められなかった。

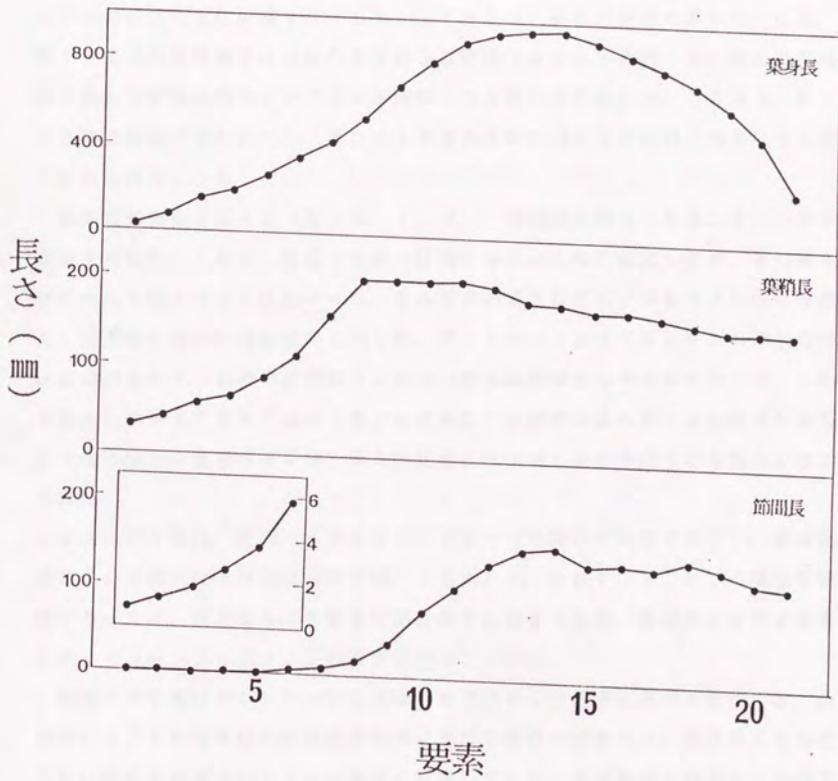
2. ポップコーン

主茎を構成する要素数は21の個体が多く、20の個体も認められた（第1表、8頁）。草丈は約2.1mで、雄穂はそのうちの約0.6mを占めた。主茎軸にそって節間長の向頂的推移の傾向をみると（第7図）、第5要素までの節間は5mm以下で推移しており、第6要素で5mmを越え、第14要素で極大値に達した。これより高位の要素では若干の長短の変動はあったが減少傾向を示した。なお節間長が5mmを越える要素および極大値を示す要素は、デントコーンよりひとつ上の要素に相当していた。

側芽は主茎を構成する要素のうち第2要素から第17要素で認められる場合が



第6図 最上位の側芽（雌穂をつける）につく葉（苞皮）の葉身長・葉鞘長の推移



第7図 主茎における葉身長・葉鞘長および主茎節間長の向頂的推移 (ポップコーン)
 基部要素の節間長については拡大して枠内に示した。

多かった（第1表、8頁）。ほぼすべての個体で第2要素から第9要素までの低位に位置する側芽は、生殖器官を分化せず登熟期までに枯死・脱落していた。ただしまれにはあったが第8、9要素の側芽に生殖器官が分化するのが認められることがあった。全般的には第10要素が移行要素とみなされ、第11要素から第17要素までの計7個の側芽で生殖器官の分化が認められた。このうち雌穂をつけるのは最も上位の第15、16、17の3つの要素の側芽であった。なお、第18要素の葉腋部では外観的には側芽は確認できなかったが、その部位に先端が二裂した原基状態のプロフィルが認められる個体が存在した。この場合、側芽の茎頂は確認できなかった。また第19要素より高位には外観的に側芽はまったく認められなかった。

側芽長の推移をみると（第3図、12頁）、登熟期に枯死・脱落していた第9要素より低位のものは、脱落する前の段階の伸長停止時に測定したが、その長さは5mmを越えることはなかった。移行要素の第10要素で側芽長は5mmを越え、向頂的に著しい増加傾向を示した。デントコーンと比べると長さの増加傾向は直線的であり、雌穂の存否による長さの差異は極端なものではなかった。しかも最上位の第17要素ではなく第16要素につく側芽が最も長くなる場合が多く、最上位の第17要素の側芽は、第16要素とほぼ同じか若干短くなる傾向が認められた。

主茎につく葉は、配列・形状ともデントコーンの場合と同様であった。葉身長、葉鞘長の向頂的な推移傾向（第7図、18頁）も、ほぼデントコーンの場合と同様であったが、最大値を示す要素は葉身長では第14要素、葉鞘長では第9要素とデントコーンよりひとつ上の要素に相当していた。

側芽につく葉はデントコーンと同様、生殖器官を分化する高位の側芽では、向頂的に1/2の葉序以外の複雑な葉序が現れる場合が認められ、生殖器官を分化しない低位の側芽では1/2の葉序で互生していた。また雌穂を有する上位の3つの側芽では苞皮が向頂的に形成されているのが観察された。各側芽の着生葉数は（第5図、15頁）、第2要素の側芽から向頂的に多くなり、第8要素の側芽で極大値を示した。また第11要素の側芽で極小値をとったのち、より高位の要素から形成される側芽ではほぼ向頂的に増加傾向を示した。雌穂をつける高位の側芽では14ないし15枚の苞皮を有していた。最上位の側芽につく苞皮の葉身

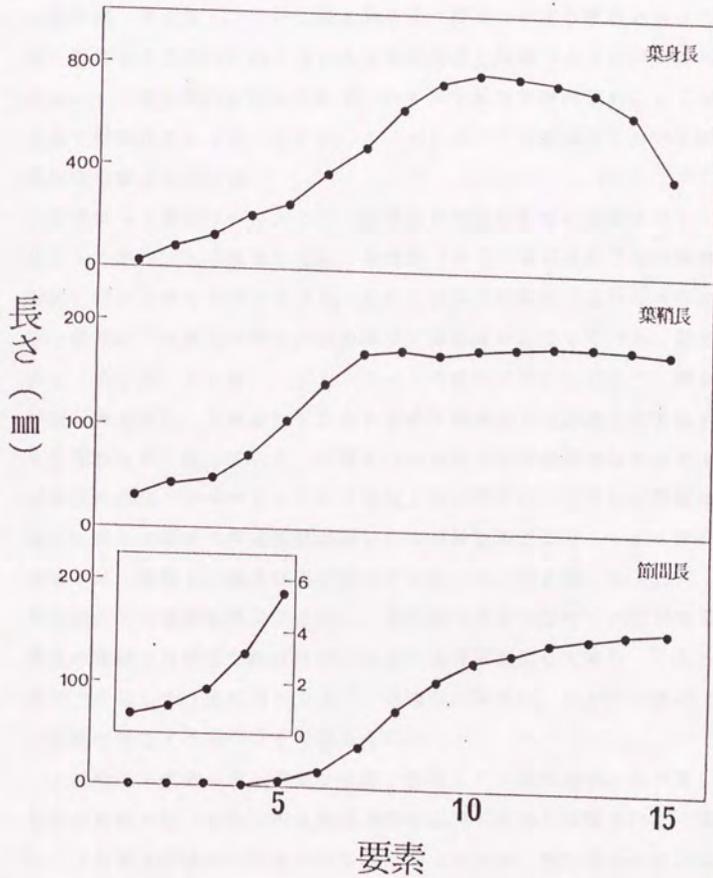
長、葉鞘長の側芽莖軸上での向頂的推移は、デントコーンと同様であった（第6図、17頁）。ただし苞皮の葉身の退化は著しく、最上位の側芽ではすべての苞皮に葉身の認められない場合も観察された。またひとつづきの ridge に複数の苞皮が着生する傾向はデントコーンより著しいものだった。

1次根はほぼすべての個体で主莖の第1要素から第9要素の節間基部で出現し伸長しているのが観察された（第1表、8頁）。このうち第8、9要素から伸びている1次根が地際より上のやや伸長した節間の基部から伸長している支柱根であった。なお第7要素の1次根は、デントコーンでは支柱根となったが、ポップコーンでは地表下で出現・伸長していた。より高位の第10から第12までの要素では1次根の分化が外観的に認められたが出現・伸長するには至らず、さらに高位の要素ではデントコーンの場合と同様、肉眼的な外部観察による限り1次根の分化は認められなかった（第1表、8頁）。

3. スイートコーン

主莖を構成する要素数はデントコーン、ポップコーンに比較して少なく、多くの個体が15で、個体数こそ少ないが14の個体も散見され、わずかながら16の個体も認められた（第1表、8頁）。草丈は約1.6mで、雄穂がそのうちの約0.5mを占めた。節間長は莖軸にそって特異な推移を示し、デントコーン、ポップコーンのように極大値をとらず、第1要素から止葉の属する第15要素まで一貫して増加していた（第8図、21頁）。

側芽は主莖の第2要素から第11要素において認められる場合が多かった（第1表、8頁）。スイートコーンでとくに注目されたことは、第3ないし第4要素の側芽が発育して大型のシュートとなり、主莖と同様の体制を有する分げつ莖にまで発育する場合が少なからず認められたことである。このような分げつ莖の発達しない個体では、ほぼ第6要素までの低位に位置する側芽は生殖器官を分化せず、登熟期までに枯死・脱落した。またほとんどの個体で、第7要素より第11要素までの計5個の要素の側芽で生殖器官の分化が認められた。雌穂をつけたのは、このうち上位の2個の要素（第10、11要素）の側芽であった。なお第12要素の莖部分（第11葉の葉腋）にはポップコーンの場合と同様、先端が二裂した原基状態のプロフィルが認められる個体が存在した。



第8図 主茎における葉身長・葉鞘長および主茎節間長の向頂的推移 (スイートコーン)
 基部要素の節間長については拡大して枠内に示した。

要素別にみた側芽の長さの推移は、前述した発達した分けつ茎の有無によって変化したが、このような分けつ茎が認められない場合に限れば、向頂的に長くなる傾向を示した（第3図、12頁）。とくに雌穂をつける第10、11要素の側芽は著しく大型化した。

主茎につく葉は、配列・形状ともにデントコーンの場合と同様であった。葉身長の向頂的にみた推移傾向もデントコーン、ポップコーンの場合と同様であった（第8図、21頁）。ただし最大値を示す要素は第10要素であった。葉鞘長は第8要素まで向頂的に長くなる点はこの品種と同様であったが、より高位の要素においても減少傾向は認められず、わずかではあるが向頂的に長くなる傾向を示す点で特異的であった。これは、スイートコーンの節間長において認められた特異傾向に類似していた。

側芽につく葉についてみると、生殖器官を分化しない側芽では1/2の葉序で互生しており、生殖器官を分化する側芽では1/2の葉序以外の複雑な葉序が向頂的に現れる場合が認められた。ただし低位の要素から出現し大型に发育した分けつ茎では、主茎と同様1/2の葉序で普通葉が互生していた。各側芽の着生葉数は（第5図、15頁）、ポップコーンの推移と類似しており、第5要素の側芽で極大値を示し、生殖器官を分化する第7要素以上では高位に位置する側芽ほど着生葉数は多くなっていた。雌穂をつける最上位の側芽ではおよそ15枚の苞皮が認められた。スイートコーンでは最上位の側芽につく苞皮の形状は、他の2品種に比較して葉身の発達程度が著しい点特徴的であり、とくに側芽基部の7枚の葉では、葉鞘より葉身の長さの方が長かった（第6図、17頁）。より頂端側では他の2品種同様葉身が退化し、葉関節や葉舌の認められない葉も存在した。苞皮の葉鞘の向頂的な推移傾向は他の2品種に類似しており、一貫してほぼ同じ長さで推移した。またポップコーンの場合と同様に、ひとつづきの ridge に複数の苞皮が着生する場合が多く認められた。

1次根は、主茎の第1要素から第7要素までの節間基部から出現し伸長しているのが観察され、まれに第8要素からの出現・伸長も認められた（第1表、8頁）。この第8要素の1次根が支柱根となったため、支柱根の存在しない個体が多かった。多くの個体では第8要素と第9要素において1次根の分化が外観的に認められ、それより高位では1次根の分化は確認されなかった（第1表、8頁）。

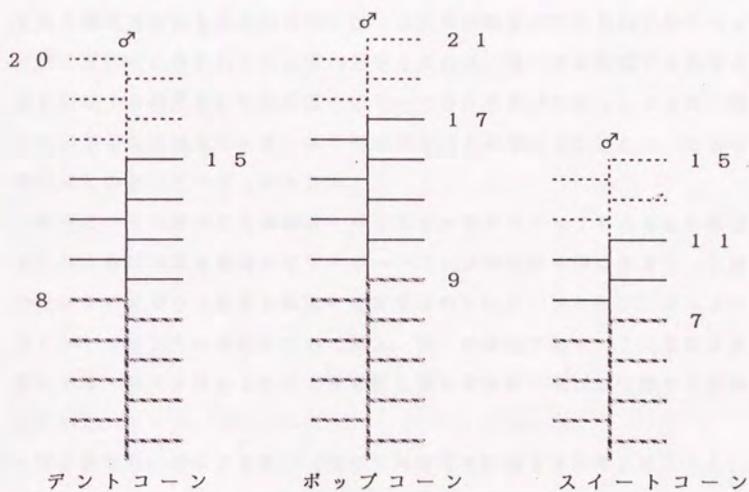
第1章の考察

本章ではトウモロコシの3つの基本的栄養器官—茎、葉、1次根—ならびに器官系としての側芽について、登熟期の個体を対象として、それぞれの外部形態を観察・記述した。主茎を要素の積み重ね構造とみる視点から、得られた結果を再整理し、トウモロコシ特有の個体の体制、ならびにトウモロコシの各品種それぞれ固有の個体の体制を明らかにしたい。

本章における外部形態的な観察によって、主茎の要素を器官構成の性格から大別すると、以下の3つの要素群に分けるのが妥当と考えられた。すなわち茎軸の低位から、(1)葉、側芽、1次根すべてを含む第1要素群、(2)このうち1次根のみを欠く第2要素群、(3)1次根と側芽の両方を欠く第3要素群、の3群がそれである(第9図)。具体的には、1次根が出現・伸長しているか否かを基準に第1要素群とそれより上位の要素群を分け、後者をさらに雌穂をつける最も高位に位置する側芽の位置を境に第2要素群と第3要素群とに分けたのである。以下、各要素群の特徴を、諸器官の発育の様相と関連づけながら、若干の考察を加えてみたい。

本章の結果からトウモロコシの1次根は、第1要素群で出現・伸長が認められ、第2、3要素群では発育が抑制された。このように主茎の高位の要素で1次根の出現・伸長が抑制される現象は、他のイネ科作物の多くでも同様に認められているところである(中元・山崎,1988など)。一方、トウモロコシでは外観的に分化が認められるが出現・伸長しない1次根においても、出現・伸長した1次根と同様、茎の維管束との連絡が認められており、組織学的に明らかな差はないという(Hoppe et al.,1986)。ただし出現・伸長している1次根は、養水分吸収や個体の支持等、根の機能面を考慮すると、分化段階に留まり出現・伸長しない1次根とは明らかにその役割を異にするものであって、本研究ではこの点を考慮して、第1要素群と第2要素群とを区別する指標としたのである。

一方側芽についてみると、最も基部に位置する第1要素(この要素については今後、別途検討する必要がある)を除くと、第3要素群においてその発育が抑制された。従来から着雌節位より頂端側には側芽は分化しないとされてきたが(Bonnett,1940など)、最近の組織学的観察によると着雌節位のひとつ上の要素に



第9図 各品種における要素群の境界を示す模式図

- : 第1要素群 (葉・側芽・1次根が発現)
- : 第2要素群 (葉・側芽が発現)
- : 第3要素群 (葉のみが発現)

も側芽の分化が認められるとされている(佐藤・佐々木,1987)。本研究においても、この部位にふくらみ(デントコーン)、あるいは原基状態のプロフィル(ポップコーン、スイートコーン)が観察されている。水稻においても止葉葉腋まで分けつ原基の分化が認められており(佐藤,1959)、またトウモロコシの突然変異系統では止葉要素まで側芽が認められる場合が知られている(Stephens,1948)。これらの知見をふまえると、トウモロコシでも第3要素群において側芽の発生がまったく認められないとは考えにくい。ただし本研究において、着雌節位を境に側芽の形態が大きく変化していたことは事実であり、この点を重視し、着雌節位を第2要素群の最も高位の要素とし、未発達側芽が認められるひとつ上の要素は第3要素群に含めたことは妥当と考えられる。葉のみを形成する側芽と生殖器官を形成する側芽との形成位置をめぐって移行要素が存在したように、茎軸にそっての側芽の形態変化には、移行的様相を示す段階のあることは、むしろ一般的な現象とみるべきではなからうか。

側芽は、その茎頂に生殖器官を分化するか否かによっても大きく形態を異にしていた。分けつ茎を発達させたスイートコーンの個体を別にすると、生殖器官を分化しない側芽のうち最も高位に位置する側芽はデントコーン、ポップコーン、スイートコーンそれぞれについて第8、9、6要素であり、この要素はほぼ1次根の出現・伸長が停止する第1要素群と第2要素群の境界に位置する要素に相当していた。

第2要素群に着生する側芽(ほぼ生殖器官を形成する側芽に相当する)の形態を相互に比較すると、向頂的に付加的な発育を増加していた。いいかえれば基部側に位置する側芽ほど、最上位の側芽の発育過程のより早い段階で留まっているようであった。生殖器官を形成する側芽が最上位から基部に向かって著しい退化現象を示すことは、すでに報告されているところであるが(Weatherwax,1930; 伊藤ら,1991)、着生する主茎軸上の具体的な位置を明らかにし、すべての側芽を対象に着生葉数や側芽長といった定量的な側面を明らかにしたのは初めてと思われる。一方、第1要素群に認められる出現・伸長する1次根は、向頂的にその数ならびに基部直径を増していることが知られている(山崎・埴山,1982)。

このように第1要素群では葉、側芽、1次根すべての発現が認められるが、側芽の発育は抑制され、1次根の発育は向頂的な増大傾向を示した。すなわち、第

1要素群は、特殊な場合を除いて、主茎が一本立ちするというトウモロコシの基本体制が栄養器官の形成を基本として確立する段階の要素群とみなすことができよう。また第2要素群では1次根の出現・伸長が抑制される一方、側芽の発育程度は向頂的に著しく増大した。いかえれば、第2要素群は、第1要素群を前提として、次世代に寄与する生殖器官の形成へと発育相が展開する段階を担う要素群とみることができよう。さらに、葉の形成を専らとしその先端では雄穂が発育する第3要素群は、生殖器官の完成を基本とし、個体の一生を完結させるための要素群とみることができよう。

本研究で用いた3品種は、主茎総要素数（止葉葉位）がそれぞれ異なっていたが、これに対応して上記した3つの要素群相互の割合が変化していた（第9図）。すなわち、各品種は、総要素数の増減にともない上記3要素群いずれの要素数が増減するかによって、固有の個体の体制を有していた。3品種のうち、スイートコーンで第1要素群に属する要素数が相対的に多かった点、デントコーンで第3要素群に属する要素数が相対的に多かった点、はそれぞれ特徴的などころであった。具体的にいえば、スイートコーンで出現・伸長する1次根および分けつ茎を除く生殖器官を分化しない側芽が、相対的により高位にまで認められ、デントコーンで着雌節位が相対的に低位であることが指摘できる。これらの現象と関連して、トウモロコシでは1次根の出根位置や着雌節位が収量や倒伏性の問題と密接に関連していることが知られている（Helms and Compton, 1984など）が、これらの位置の決定過程については、第3章で詳細に検討することにする。

最上位の側芽につく苞皮は、葉身が短く、葉鞘の長い点において主茎につく普通葉とは形態を異にしていた（第6図）。イネ科作物では、直立茎の他にほふく茎を有する場合、葉の形態が着生するシュートによって著しく異なることが知られている（Sharman, 1947; Etter, 1951）。トウモロコシは雌穂を中位節に着生し、雄穂を主茎の頂端につけるという特徴的な体制をとっており、これに対応して葉の形状ならびに長さは、着生するシュートの性格によって著しく異なるものだった。またとくにスイートコーンでは最上位の側芽につく苞皮の葉身の長さは、他の2品種と著しく異なっていた（第6図）。苞皮の葉身が様々な伸長程度を示すことは、すでに報告されているところであるが（Weatherwax, 1918）、定量的に示したのは初めてと思われる。苞皮で特徴的であった葉身の伸長抑制は、程度の差

はあるものの主茎の第3要素群に属する要素につく葉においても認められた(第2、7、8図)。葉の形態はおそらく生殖器官の発育さらにその雌雄性と密接に関連しつつ決定しているものと思われる。

雌穂を有する側芽では、複数の苞皮がひとつづきの茎部の盛り上がり(ridge)から伸長している場合が認められた。この現象は、これらの側芽の節間が特異的に短縮し、となりあう節が近接ないし合着することに起因するとされる

(Stephens, 1948)。このように節間が著しく短縮する現象は、節間の圧縮(condensation)と呼ばれている(Anderson, 1944; Stephens, 1948)。節間の圧縮はまた、雌穂を有する側芽が1/2の互生葉序から複雑な葉序へと移行する現象の由来とも考えられている(Stephens, 1948)。突然変異系統のトウモロコシでは雌穂をつける側芽だけでなく、主茎においても節間の圧縮が認められる場合が存在するが(Greyson and Walden, 1972)、一般的には節間の圧縮はシュートの雌雄性と関連があるとされる(Stephens, 1948)。

このように生殖器官に近接する葉や節間では、その雌雄性に対応した特異の成熟形態を有するものと思われる。成熟形態のみではこれ以上の立ち入った論議はできないが、今後生理学的側面からのアプローチや、成熟に至る発育経過をみながら諸器官の形状や大きさを決定する機構を明らかにしていく必要があるものと思われる。なお主茎軸にそった諸器官の長さの推移については、第3章で要素ごとに伸長経過を検討する過程を通じて詳細に触れたい。

以上、トウモロコシの個体を要素の積み重ね構造とみる見方を採用した上で、全要素を構成する器官から三つの群に分けた。要素群の境界は各品種ではほぼ固有の値を示し、この境界をはさんで上下の要素で器官の形態は大きく変化することになる。

第2章 個々の器官の発育過程

緒言

第1章においては、トウモロコシの成熟個体を要素の積み重ね構造として捉え、葉、莖、根の3つの基本器官および側芽のそれぞれに着目して外部形態を記述した。その結果、主莖は雄穂を除くと大きく3つの要素群から構成されることが示された。すなわち、最も基部側に位置する第1要素群に属する要素は1次根の優先的発育によって、その上に続く第2要素群に属する要素は側芽の優先的発育によって、さらに最も頂端側に位置する第3要素群に属する要素は葉のみの発育によって、それぞれ特徴づけられた。

一般に、個々の器官の形態は、あるまとまりをもった始原細胞群が、一定のシグナルに対する固有の反応性を獲得し、その結果誘導される形態形成反応によってもたらされる、と考えられている (McDaniel, 1984a, b)。しかし、各種の器官の集合体であるひとつのシュートに着目した場合、各器官の形態は相互に著しく異なるものであり、この場合、各器官がその形成時期のそれぞれの段階に、個体の生理学的条件に対応して固有の最終形態に至ると考えるのが適当であろう

(Battey and Lyndon, 1990)。トウモロコシでは高位の特定の要素で栄養諸器官の発育が抑制された(第1章)が、個体の発育段階のいかなる時期のどのような発育段階にある器官において発育の抑制が認められるのかを明らかにすることができれば、器官の最終形態を決定する機構を解析する上で重要な知見となろう。そのためには、まず各器官の発育過程を詳細に確定しておく必要がある。

トウモロコシを対象として個々の器官の発育過程を記述した報告は少なくない (Bonnett, 1940, 1948, 1953, 1966; Kiesselbach, 1949, 1950; Cheng et al., 1983)。しかし、栄養諸器官、とくに側芽に関する発育過程の記述は断片的でしかなく (Sharman, 1942)、また雄穂あるいは雌穂の分化前後の形態的变化については、いまなお詳細な記述がない状況である (Warrington and Kanemasu, 1983; Stevens et al., 1986)。

そこで本章では、個々の器官の発育過程を形態学的見地から詳細に観察することを通じて、それぞれの器官の発育段階の特徴を明らかにしようとした。次章

においては個体の体制の決定過程を問題とするが、その前提として、解析のために必要とされる基礎的知見を得るのが本章の目的である。また、補足的に茎頂部に実験的処理を加えることによって、形態形成機構を明らかにするための手がかりを得る実験も併せて試みた。

材料と方法

供試した材料は第1章で用いた材料と同一のデントコーン、ポップコーン、スイートコーンの3品種で、栽培方法、年次も同一であった。各器官の発育過程を的確に把握するためには、同一の個体の所定の器官について、分化から成熟までの過程を非破壊的かつ経時的に追跡するのが理想である(Erickson, 1976)。しかしイネ科作物のように発育途上にある器官の多くが成熟した葉鞘の中に隠れている植物では、このような方法を適用することは事実上不可能である。したがってこのような場合には、破壊的に採取した個体の観察結果から、ひとつの個体の発育を可能な限り再現する工夫が必要である。

上記の点を考慮し、本章におけるサンプリングは以下の方法にしたがった。すなわち、あらかじめ各品種それぞれ4個体を無作為に選定し、これらの個体について出葉葉位および出葉程度を毎日同時刻(午前10時前後)に観察・記録しておく。得られたデータから出葉葉位および出葉程度に関して平均的な個体を想定し、これに合致する個体を同一個体群の中から各品種最低1個体を毎日採取した。このような操作により仮想的な個体についてはあるが、個体の発育の進行にとりもなう各器官の経時的な変化を把握し得ると考えた。

上記の方法により経時的に採取した材料を対象として、第1章で取扱った主茎、側芽、葉、1次根について、器官の分化から成熟までの外部形態の変化を観察した。観察はおもに実体顕微鏡下で行い、発育途上にある各器官のうち典型的な形態を示すと判断されたものについてはあわせて写真撮影を行った。

以上の観察とは別に、実験形態学的な試みとして、発育途上にある主茎の茎頂部を破壊し、それ以後の各器官の発育の変化を観察した。すなわちデントコーンを供試し、第5葉出葉時(栄養生長期)、第10葉出葉時(雄穂分化開始期)、第13葉出葉時(雌穂分化開始期)の3時期について、各5個体を対象として主

茎の茎頂部を破壊した。茎頂部の破壊は、最上位の出根位置を基準にして葉鞘を指で軽く圧して茎頂の位置を推定し、この部分に葉鞘の上から水平に針を刺して行った。後述するように成功率は低かったが、登熟期に材料を採取し、総葉数、最上位雌穂位置、1次根の出根部位を観察した。

結果

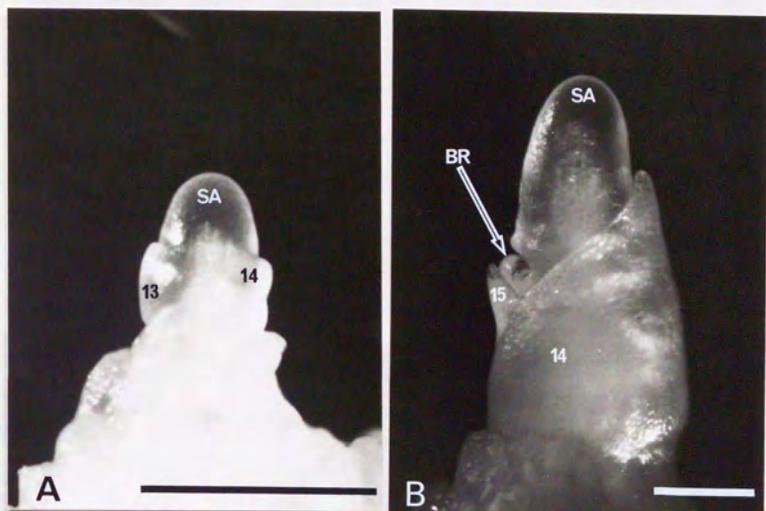
第1章同様、得られた結果は、3品種間ではほぼ同様の傾向を示した。以下、諸器官の発育の一般的な経過についての観察結果（時間経過や各時点における器官の大きさ等については第3章で詳述する）を記載するとともに、品種間で異なる点についてはその都度品種名をあげて言及することとした。なお、写真は、それぞれの発育段階について最も典型的な形態を示すと判断された品種のものを掲載した。

1. 主茎の発育の経過

(1) 茎頂近傍における普通葉の分化とその発育

種子中において主茎の茎頂近傍には、すでに数枚の葉（普通葉）の分化が完了しているのが観察された。デントコーンでは第6葉まで、ポップコーンとスイートコーンでは第5葉までの葉原基の分化が認められた。播種後水分を吸収すると茎頂は縦に長くなり、その基部から順次新しい普通葉の原基が向頂的に分化した（第10図A）。

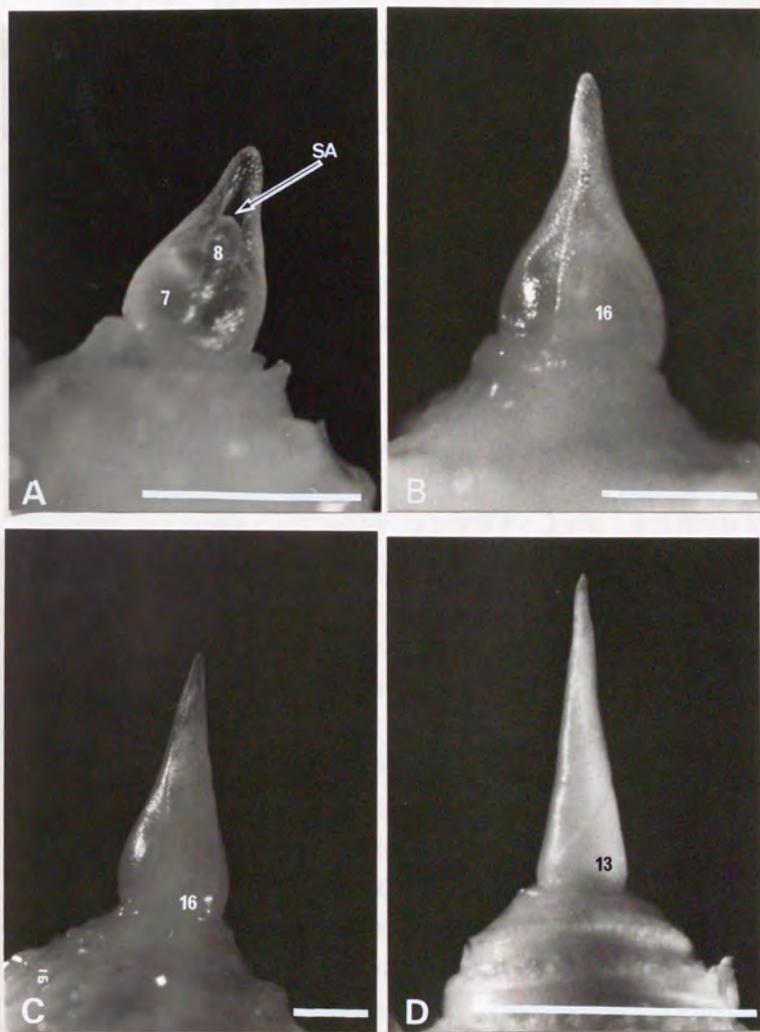
普通葉の原基は、分化後茎頂をおおうように生長した。すなわち、まずその先端が長軸方向に伸長して茎頂を越し（第11図A、普通葉の発育過程は、葉位、品種にかかわらず同様の傾向を示したため、写真は典型的なものについて示した。以下の写真についても同様である）、次いでその葉縁基部が側方に発達して完全に茎軸をとりまき（第11図B）、さらにその葉縁が相互に重なった（第11図C）。その後葉原基は急激に長軸方向に伸長するが（第11図D）、その過程で、写真中では明確に識別できないが、葉原基基部から1mm弱の部位に水平に走る白い帯状の領域、すなわち葉関節が分化する。葉関節の分化により葉身と葉鞘が区別できるような体制が整った。発育段階的にみれば、未分化の状態の葉原基段階から普通葉の基本的な体制を整えた幼葉段階に入ったといえよう。



第10図 主茎の発育経過 (図中の数字は葉位を示す)

- A : 第12葉までを取り除いた播種後21日目のスイートコーンの茎頂部。葉原基の形状から栄養生長期の茎頂部であることが分かる。
- B : 第13葉までを取り除いた播種後23日目のスイートコーンの茎頂部。第15葉の葉腋に将来一次枝梗に発達する原基の分化(矢印)が認められ、茎頂部は生殖生長への移行期であることが分かる。

図中の記号 : BR=一次枝梗の原基 ; SA=茎頂, Bars=500 μ m.



第11図 主茎につく普通葉の發育経過 (図中の数字は葉位を示す)

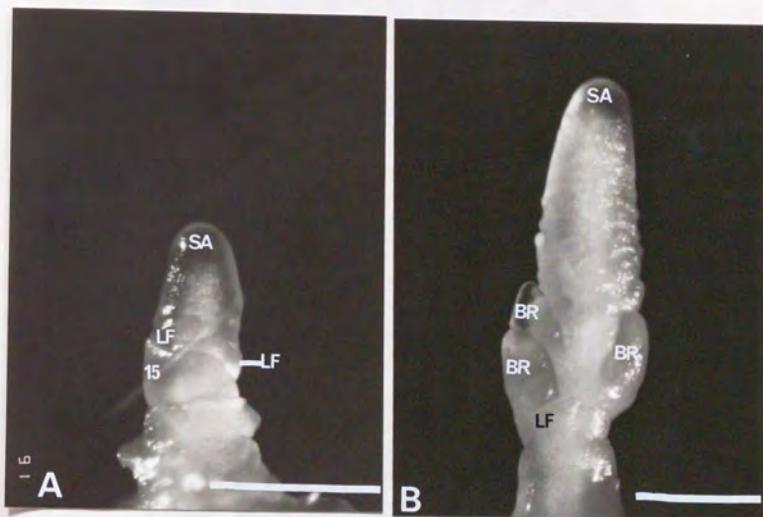
- A : 第6葉までを取り除いた播種後5日目のデントコーンの主茎。第7葉の先端が茎頂(矢印)を越えるほどに伸長している。
 B : 第15葉までを取り除いた播種後29日目のデントコーンの主茎。第16葉の葉縁基部が茎軸を完全にとりまわっている。
 C : 第15葉までを取り除いた播種後30日目のデントコーンの主茎。第16葉の發育が進み葉縁基部が相互に重なっている。
 D : 第12葉までを取り除いた播種後29日目のデントコーンの主茎。Bと同一の個体である。葉原基が長軸方向に伸長を開始している。

図中の記号 : SA=茎頂, A-C bar=500 μ m ; D bar=5000 μ m.

その後さらに葉身は伸長を続け、その先端が外部に出現する。葉身は出現を開始した後も伸長を継続するが、外部に出現し始めた頃には葉が成熟段階に近づきつつある。葉身先端の出現とほぼ時を同じくして、葉関節には将来葉舌となる舌状の隆起が認められるようになった。外部に出現した葉身は展開を開始し、またこの時期に相前後して、葉身の幅方向への葉面の拡大が停止し、これに続いて葉身の長軸方向への伸長が停止した。さらに葉身は、葉鞘の伸長に対応して押し出される形で展開し、葉関節ならびに葉舌の外部への出現をもって、展開を完了した。続いて葉鞘も伸長を停止し、葉は外観的に発育をほぼ停止した。主茎上のすべての要素に属する普通葉は、ほぼ上記の発育過程を経過して成熟に達した。

(2) 生殖相への移行にともなう茎頂部の形態的变化

各品種とも基部の要素から上部の要素に向かって、上記した発育様式にしたがって順次、普通葉の分化・発育が進行し、将来止葉となる葉原基の分化をもって普通葉原基の分化は完了した。ついで、止葉葉原基の上部に、普通葉とは形態を異にする通常2枚の葉の原基が互生して分化した(第12図A)。これら2枚の葉の原基は普通葉と同じく茎頂基部に側生の突起として出現したが、分化後、茎頂をおおような生長様式を示すことなく、またその先端が茎頂を越えて伸長することもなかった。葉原基基部の葉縁も最初は茎軸をとりまくように生長したが、葉縁が重なるまでに生長することなく発育を停止した。原基段階の普通葉の葉縁はなめらかな曲線を描くが、これら新生した通常2枚の葉では葉縁がなみうつような形になることがあった。またこれらの葉は葉関節を分化することなく原基段階以上には生長・発育が進まないため、雄穂の成熟とともに肉眼的には確認しにくくなった。しかしまれに大きく生長することがあり、この場合の成熟形態は、雌穂を有する側芽につく苞皮(第1章参照)に類似していた(第13図)。なお、ここで観察された普通葉とは形態を異にする葉のことを以下、本論文では Evans and Grover (1940) が数種のイネ科作物で認められた同様の形態をもつ器官に当てた用語にしたがって「葉的器官 (leaf fundament)」と呼ぶことにする。葉的器官の分化後、茎頂は縦方向に急激に伸長し、雄穂を構成する諸器官の形成が始まった。したがって葉的器官の分化は、主茎が生殖相へと移行する段階に相当していた。



第12図 生殖相への移行段階における主茎の茎頂部 (図中の数字は葉位を示す)

- A: 第14葉までを取り除いた播種後22日目のスイートコーンの茎頂部。止葉となる第15葉より頂端側に2つの葉的器官の分化が認められる。
- B: 基部側に位置する葉的器官までを取り除いた播種後31日目のデントコーンの茎頂部。葉的器官の葉腋およびその頂端側の位置に一次枝梗原基の分化が認められる。この個体では基部側に位置する葉的器官の葉腋には一次枝梗原基が認められなかった。

図中の記号: BR=一次枝梗の原基; LF=葉的器官; SA=茎頂. Bars=500 μ m.



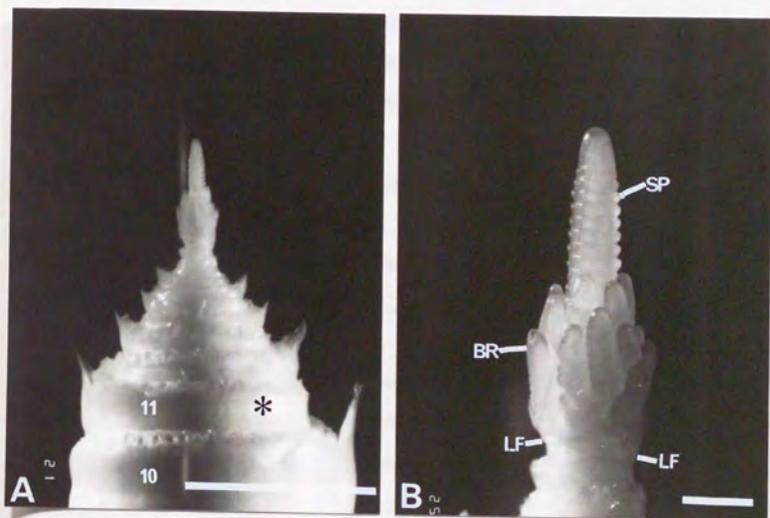
第13図 デントコーンにおいて認められた止葉 (*) より頂端側に発達した葉状物 (矢印)

上記した葉的器官の分化後、葉に相当する原基の分化は外観的には認められなくなった。一方、ふたつの葉的器官の原基の頂端側に、将来の雄穂基部の一次枝梗となる原基が分化した（第10図B、第12図B）。これらの原基の分化は順次向頂的にすすみ、引き続きより頂端側では将来雄性の小穂として発育する原基が分化した（第14図B）。将来一次枝梗として発育するか、雄性の小穂になるかは、原基段階において外部形態的に判別することはできなかった。これらの生殖器官の原基の分化と同時に、より基部側に位置するふたつの葉的器官の原基の葉腋にも将来一次枝梗として発育する原基が分化した（第12図B）。通常、2つの葉的器官のうちより基部側に位置する葉的器官の腋に分化を開始した一次枝梗の原基が、雄穂の最も基部側に位置する一次枝梗として発達した。ただし、最も基部に位置する一次枝梗の原基は、その発育が抑制される場合も認められた。葉的器官より基部側に位置する止葉の腋には、生殖器官の原基の分化は認められなかった。

（3）節間伸長

個体の生育にともない、茎軸を向頂的にたどると、次第に節間伸長が認められるようになった（第14図A）。デントコーンの場合には、茎頂に第16葉が分化する時期と前後して、第5節間に初めて伸長帯が認められた。伸長帯はひとつの節間の頂端側に現れるうすい緑色の帯状部分として識別され、根の分化が認められる基部側の白い帯状部分とは明らかに区別された。この時期の第5節間長は1ないし2mmであったが最終的にこの節間の長さは5mmを越えた。時間の経過とともに向頂的に第6節間より高位のすべての節間において伸長帯が認められ、順次節間の伸長が生起した。

伸長帯の外部形態の様相は品種間で差は認められなかったが、伸長帯が確認される時期は品種によって異なっていた。ポップコーンではデントコーン同様、栄養生長期においてすでに伸長帯が確認されたが、その時期は止葉より1ないし2枚下位の葉（第20ないし19葉に相当）の分化時であった。一方スイートコーンでは栄養生長期には伸長帯が確認されず、茎頂部において生殖器官の分化開始後しばらくしてから伸長帯が認められた点で他の2品種の場合と異なっていた。



第14図 生殖相における主茎 (図中の数字は要素番号を示す)

- A: すべての葉を取り除いた播種後39日目におけるポップコーンの主茎。第11要素の節間において伸長帯 (*) が確認される。
 B: Aの拡大図。雄穂部分の基部に发育を停止した葉的器官が認められる。

図中の記号: BR=一次枝梗の原基; LF=葉的器官; SP=雄性の小穂原基。A bar=5000 μm ; B bar=500 μm 。

2. 側芽の發育の経過

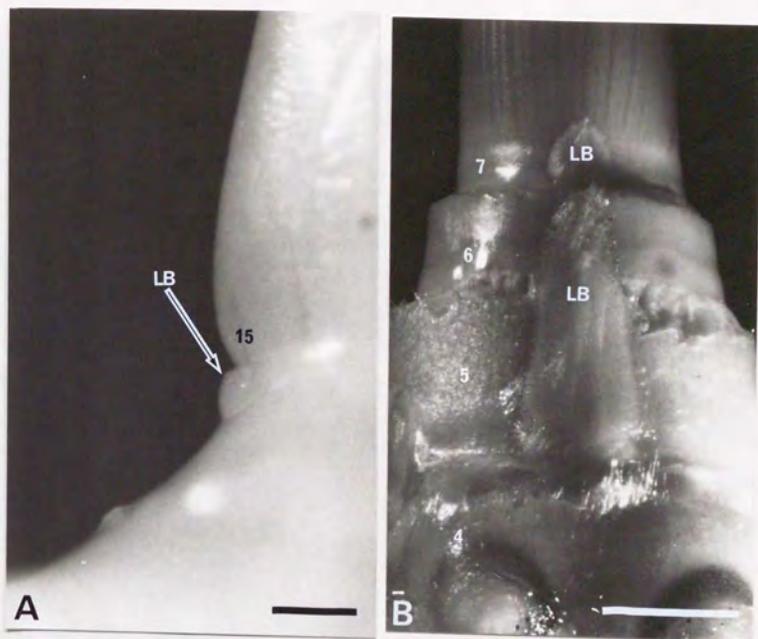
(1) 側芽の分化・形成

主莖の莖頂基部に分化し發育を開始した普通葉の腋からは側芽の原基が分化した。側芽の分化開始は外観的には葉腋部のふくらみをもって確認されるが、播種後数日で、第2要素の側芽が分化し始め、以後側芽の分化は順次向頂的に進行し、各品種とも将来最上位の側芽（第1章参照）となる側芽までが分化した。第1要素ならびに最上位の側芽より高位の要素では葉腋部に若干の隆起が認められる場合があったが、以下に述べる側芽の原基としての明瞭な外部形態を整えるには至らなかった。

それぞれの側芽は、一連の發育過程を経て生長したが、高位の要素の側芽ほど付加的な發育段階を経過し、最終的に到達する形態はより複雑となった。ここでは最上位の側芽を中心にその發育経過を記述するが、そのほかのより基部に形成される側芽は、それぞれの最終形態に応じて途中で發育を停止したものと理解してよい。

最上位の側芽の形成される要素（デントコーンの場合には第15要素）の葉腋にふくらみとして分化を開始した側芽は、その後主莖に沿いながらその長軸方向につきでるように生長し、まず舌状の隆起として形態的に明瞭に識別できるような發育段階に達した（第15図A、なお以下の写真には、最上位の側芽の他に、最上位の側芽とほぼ同様の發育過程を経過し、典型的な形態を示したより基部側の側芽を撮影したものも含まれている）。つぎに、この隆起の向軸側（主莖側）の部分に左右2つの隆起が生じプロフィル（前葉）の原基となった（第16図A）。ほぼ同時に隆起の背軸側の斜面は大きくふくらみ、半球状の形態をもった側芽の莖頂が明瞭に識別されるようになった。この莖頂の基部から順次葉原基が向頂的に分化するが（第16図B、C）、葉原基が2ないし3枚分化したとき、プロフィルは莖頂部や莖頂から分化した葉の原基を完全におおうまでに発達する（第16図D）。側芽はこの發育段階で芽としての形態を整えたといえる。

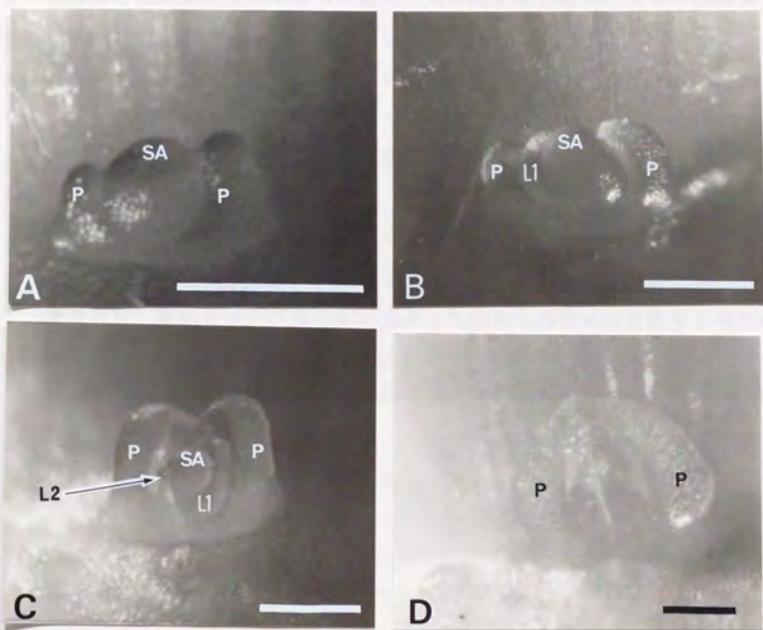
側芽の莖頂においては、1/2の互生葉序にしたがって向頂的に葉原基の形成が進行した。主莖の相対的に基部寄りの要素における側芽においては、やがて、この状態で生長が停止した。その外観はすべての葉がプロフィルにおおわれたままの状態であった。これらの側芽は第1章における「生殖器官を形成するに至ら



第15図 側芽の発育経過1 (図中の数字は葉位もしくは要素番号を示す)

- A: 播種後30日目のデントコーンの第15要素の側芽(矢印)。第14葉までを取り除いてある。第15要素の側芽は舌状の隆起に達したばかりである。
- B: 第6葉までを取り除いた播種後29日目のスイートコーン。第7要素の側芽は芽としての形態を整えた後の状態である。一方第5要素の側芽はプロフィルが長軸方向へ縦に長く伸長している。第6要素の側芽は背後に着生しているため、この写真では観察できない。

図中の記号: L, B=側芽。 A bar=250 μ m; B bar=2500 μ m.



第16図 側芽の発育経過2

- A: 播種後8日目におけるデントコーンの第4要素につく側芽。向軸側(主茎側)の部分に2つの隆起としてプロファイルの原基が分化している。また、背軸側の部分には半球状の形態をもった側芽の茎頂が明瞭に識別できる。
- B: 播種後23日目におけるスイートコーンの第9要素につく側芽。プロファイルの葉縁が伸長し、その直上に側芽の第1葉の葉原基が分化している。プロファイルは外観的には2枚の葉のように見える。
- C: 播種後21日目におけるデントコーンの第6要素につく側芽。プロファイルの向軸側の葉縁は合着している。側芽の第1葉はその先端が側芽の茎頂を越えるほどに生長し、側芽の第2葉の分化も始まっている(矢印)。
- D: 播種後11日目におけるデントコーンの第3要素につく側芽。プロファイルが茎頂部や茎頂から分化した葉の原基をおおうまでに生長している。以後葉の分化はプロファイルにおおわれたまま行われる。

図中の記号: L1=側芽の第1葉; L2=側芽の第2葉; P=プロファイル; SA=茎頂。Bars=250 μ m.

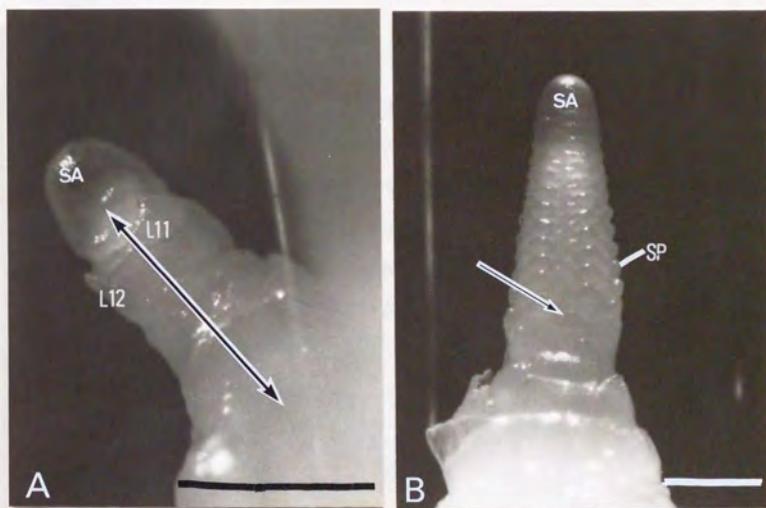
ない側芽」に対応した。

1/2の互生葉序に次いで、明らかに1/2とは異なる葉序の葉原基が向頂的に形成される場合が認められた(第17図A)。この時点から向頂的に葉原基基部の葉縁の生長の程度(莖軸を取り巻く程度)が減少し、外観的には莖軸の横断面に何枚もの葉が着生して輪生状に配列する様相がみられた。さらに頂端側では多数の葉が軸方向に縦列をなして分化し、となりあう縦列間では葉原基の分化位置が上下に少しずつずれていた。この場合の葉の原基の列数は通常6から8であった。なお生殖器官を分化する側芽のうち、雌穂をつけない側芽の多くでは、1/2の互生葉序に次いで、すぐその直上に軸方向に縦列する多数の葉の原基が分化していた。

このように縦列をなして分化する葉の原基が向頂的に約3段(1縦列当り3枚)分化した時期に、将来雌性の小穂となる原基が分化を開始した。最初に認められる小穂原基は、縦列をなして分化した葉のうちの最も基部側に位置するものの腋に分化した。その後小穂の原基は長軸方向に縦列をなして形成された葉の各葉腋に、順次向頂的に分化した。したがって分化・形成された小穂原基もまた縦列をなして並び、またとなりあう縦列では小穂の分化位置が上下に少しずつずれていた(第17図B)。一方雌穂をつける側芽ではより基部側に位置する1/2とは明らかに異なる葉序の葉原基の葉腋にもまったく同様の形態をもつ小穂原基を分化する場合があった。これらの葉は縦列をなしていないので、小穂原基の並びは乱れた(第17図B)。莖軸上のより基部側に位置する雌穂をつけない側芽の多くは1/2とは明らかに異なる葉序の葉をもたないので、雌穂をつける側芽のように向基的に進む小穂の分化は認められなかった。なお生殖器官を形成する側芽のうち、最も基部側に位置する1ないし2つの側芽においては、やがて小穂原基を分化したままの状態で生長を停止した。

その後、分化を開始していたひとつの雌性の小穂原基から対をなす小穂が分化した。この結果縦列している6ないし8列の小穂原基は、12ないし16列の小穂となった。雌穂をつけないが生殖器官を形成する側芽のうち中ほどに位置する1ないし2つの側芽は、この状態で生長を停止した。

さらに各小穂からは絹糸が分化し伸長を開始した。雌穂をつけないが生殖器官を形成する最も頂端側に位置する1ないし2つの側芽(デントコーンの場合第



第17図 生殖相への移行段階における側芽の茎頂部

- A: 播種後37日目におけるスイートコーンの第9要素につく側芽。写真の矢印の方向が1/2の互生葉序で葉原基が分化したときその先端が位置すべき軸。側芽の第11、12葉ともに1/2とは異なる葉序で分化を開始している。
- B: 播種後39日目におけるスイートコーンの第11要素につく側芽。将来雌性の小穂となる器官が縦列をなして分化しているのが認められる。となりあう縦列では小穂原基の位置が上下に少しずつずれている。矢印はより基部側に分化した雌性小穂原基。縦列からは、はずれた部位に分化を開始している。

図中の記号: L11=側芽の第11葉; L12=側芽の第12葉; SA=茎頂; SP=雌性の小穂原基。Bars=500 μ m.

1 2 ないし 1 3 要素の側芽)は、絹糸が外部に抽出する以前の段階で生長を停止した。

各小穂に分化した絹糸は急激に伸長し、最終的に外部に抽出するまでに至った。雌穂を有する側芽(デントコーンの場合第 1 4、1 5 要素の側芽)では確実にこの發育段階まで進行した。

なお、いずれの側芽においても、莖頂において縦列した葉原基が出現した時点(ほぼ生殖相への転換を開始した時点に相当する)では、外観的にはすべての葉がプロフィールにおおわれたままの状態であった。

(2) 側芽における葉の發育過程

それぞれの側芽にはさまざまな形状・大きさをもつ葉が形成された。それぞれの葉は一連の發育過程を経て生長したが、主莖の高位の要素の側芽につく葉ほど付加的な發育段階を経過した。ここでは最上位の側芽につく葉を中心に發育経過を記述するが、より基部側に位置する側芽につく葉は、それぞれの最終形態に応じて途中で發育を停止したものと理解してよい。

プロフィールは、側芽の原基が舌状の隆起に達した後、向軸側(主莖側)の部分に2つの隆起として分化を開始した(第 1 6 図 A)。側芽の莖頂が半球状に形を整えるにともないプロフィールの原基の葉縁はこれをとりかこむように伸長したが、外観的には2枚の葉のように見えた(第 1 6 図 B)。その後まず向軸側の葉縁の基部が合着し、2裂の底部に当たる向軸側の葉縁部も長軸方向に伸長した(第 1 6 図 C)。さらに背軸側の葉縁も、莖頂や分化した新しい葉原基をおおい包むように生長した。さらに後には背軸側の葉縁も相互に重なり、莖頂部を完全におおった(第 1 6 図 D)。プロフィールはその後側芽の長軸方向へ縦に長く伸長した(第 1 5 図 B、5 要素の側芽に注目されたい)。プロフィールはすべての側芽において同様の發育過程を経過したが、多くの場合主莖葉の葉腋から外部に出現するまでに伸長することはなかった。ただし雌穂を有する側芽につくプロフィールは伸長を継続し、主莖葉の葉腋から外部に出現するほどに発達した。

1/2の互生葉序にしたがって分化を開始した側芽の葉原基は、主莖の普通葉と同様の發育過程を経過した。ただし生殖器官を分化しない側芽、ならびに雌穂をつけない側芽では、これらの葉は葉関節を分化することなく原基段階以上に生

長・発育が進むことはなかった。したがってこれらの葉はプロフィールから外部に出現することはなかった。一方雌穂をつける高位の側芽では、1/2の互生葉序にしたがって分化を開始した葉原基は、やがて葉関節の分化によって葉身・葉鞘に区分されるが、葉身は短く葉鞘が雌穂をおおうように発達する苞皮にまで発育した。苞皮は、主茎の普通葉よりは早い段階で葉身が伸長を停止し、その後の葉鞘の著しい伸長によって特徴づけられた。プロフィールの先端が主茎葉の葉腋から外部に出現する時期と相前後して、これらの苞皮の葉身がプロフィールの先端から出現した。さらに雌穂の発達にともない、苞皮の葉鞘もプロフィールの葉縁部を引き離すようにして外部に出現した。

1/2とは異なる葉序にしたがって分化した葉原基のうち、縦列をなさない葉原基の発育経過は、1/2の互生葉序で分化した葉のそれと同様であった。これらの葉は、生殖器官を分化する側芽で認められる場合があったが、これらの側芽のうち雌穂をつけない側芽では原基段階以上には発育が進行しなかった。一方雌穂をつける側芽では、1/2の互生葉序に引続き、全く同様の経過で苞皮にまで発育した。ただし頂端側に位置する一部の葉原基は、原基段階で発育を停止する場合が認められた。これらの葉原基はその腋に雌性の小穂原基を有しており、この小穂原基の発達とともに、葉原基の方は外観的には確認できなくなった。

さらに生殖器官を分化する側芽において認められ、縦列をなして分化した葉原基もまた、分化後直ちに発育を停止した。これらの葉もその腋部より分化する小穂原基の発達とともに目立たなくなり、外観的には確認できなくなった。

3. 1次根の発育過程

1次根の分化開始は、外観的には節間の基部に白い斑点として確認されるが、播種後数日で第1要素の節間基部において1次根の分化開始が初めて確認された。以後1次根の分化は第2要素より高位の要素に向かって向頂的にすすみ、各品種それぞれの1次根の最上位分化要素（第1章第1表参照、8頁）におよんだ。より高位の要素では外観的には1次根の分化を認めるには至らなかった。なお、第1要素を除くと、各要素において1次根の分化が確認された時期は、同じ要素の側芽はすでに舌状の隆起にまで発育を経過した後であった。

最初、節間の基部に白い斑点として分化が認められた1次根の原基は、徐々に

盛り上がり隆起状を呈した。その後茎をとりまく葉鞘を突き破り出現・伸長し、土中で2次根やさらに高次の分枝根を発生させた。ただし地際より上のやや伸長した節間の基部から出現した支柱根では、葉鞘を突き破って出現した後、土中に侵入するまでの部分では2次根を分化せず、土中への貫入後、2次根を分化した。また分化したまま伸長せずに止まる、より高位の要素にある1次根の原基は、ひとつ下の葉の葉鞘を破ることなく発育を停止した。

4. 主茎の茎頂部の破壊による各器官の発育の変化

(1) 栄養生長期処理

栄養生長期にある主茎の第5葉出葉時に処理した5個体のうち、処理後完全に主茎の茎頂部が破壊され、主茎の発育が停止した個体は1個体のみであった。この個体では、無処理の個体と比較して、主茎が第6葉までの出葉後発育を停止するとともに、第3、4、5要素の側芽が、通常の主茎と同様の体制を有する分けつ茎にまで発育した点特徴的であった。また、ほかの2個体では主茎の茎頂部が完全には破壊されなかったため、主茎は以後の発育を停止するに至らなかったが、下記するような特異的な発育を示し、同時に第3要素ないし第4要素の側芽が分けつ茎にまで発育した。残りの2個体では、茎頂の破壊が不完全であったため、個体の体制に処理による影響はほとんど認められなかった。

茎頂破壊処理の影響の現れた個体を対象として、各分けつ茎（主茎同様の体制を有するに至った）に発現した側生器官の茎軸上の位置ならびに形態を調査するため、各分けつ茎につく葉にプロフィールを除いて基部から番号をつけ、さらにこれに対応して各要素にも着生する葉と同じ番号をつけた。

主茎の茎頂部が完全に発育を停止した個体について、各分けつ茎の着生葉数（プロフィールを除く）をみると、主茎の第3、4、5要素の分けつ茎はそれぞれ18、18、17枚であった。このうち主茎の第4要素につく分けつ茎の第11要素の葉腋から外部に出現した雌穂が認められた。主茎の第3、5要素につく分けつ茎には葉腋から外部に出現するほどに発育した雌穂は認められなかった。さらに1次根の出根は主茎の第3、4、5要素の分けつ茎それぞれにおいて、第7、6、5要素まで認められた。

主茎が発育を継続したものの側芽が分けつ茎にまで発育した個体においても、

各分げつ茎の成熟形態は上記した主茎の茎頂部が完全に発育を停止した個体の各分げつ茎とほぼ同様であった。ただしこれらの分げつ茎には葉腋から外部に出現するほどに発育した雌穂は認められなかった。これらの個体では、主茎の成熟形態は特徴的で、止葉は無処理個体の場合と変わらず第20葉であったが、草丈は無処理個体の約半分の長さであり、この大きさは同一個体において発達した分げつ茎より小さかった。また主茎の最上位の側芽の着生位置は、無処理個体のそれよりひとつ上の要素に相当する第16要素であった。さらに主茎の1次根の出現・伸長も無処理個体より4つ上の要素に相当する第12要素まで認められた。

(2) 雄穂分化期処理

主茎の雄穂分化期に相当する第10葉出葉時に処理した5個体のうち、処理後完全に主茎の茎頂部が破壊され、茎頂の発育が停止した個体は得られず、すべての個体の主茎がその頂端に雄穂を発達させた。その中で1個体のみは主茎が発育を継続する一方で、第6要素につく側芽が分げつ茎にまで発育した。この分げつ茎には、葉腋から外部に出現するほどに発育した雌穂は認められなかった。また他の2個体ではそれぞれ第6要素、または第5要素につく側芽が分げつ茎として発育し、前者で第6葉、後者で第5葉までの出葉後それぞれ発育を停止した。処理を加えた5個体のすべてで、主茎は第20葉が止葉となり、最上位の側芽（雌穂をつける）の着生位置は第15要素であった。1次根の出根位置も含めて各側生器官の着生位置と形態は、上記した一部の例外を除いて、無処理個体と同様であった。

(3) 雌穂分化期処理

最上位の側芽における雌穂分化開始期（主茎の第13葉出葉時に相当）に処理した5個体のうち処理後完全に主茎の茎頂部が破壊され、主茎の頂端に雄穂を発達させなかった個体は1個体のみであった。この個体では主茎は第14葉まで通常と同様の発育を行い、より高位につく葉、側芽および1次根は完全に破壊されていた。基部側に位置する側芽が発達することはなかったが、最上位の第14要素の側芽が通常より大きく発達しており、第13要素の側芽とあわせて稔実した粒を有する雌穂となっていた。この場合、2つの雌穂ともに無処理個体の場合よ

り葉身の発達の著しい苞皮を有する点が特徴的であった。そのほかの個体では処理による影響が少なく、無処理個体とほぼ同様の体制を示したが、雌穂を有する側芽につく苞皮には通常より葉身の発達が著しい場合が認められた。

第2章の考察

本章では、個々の器官の発育過程を形態学的見地から観察し記述しようと試みた。その結果、従来の観察結果を補完するいくつかの知見が得られたので、以下簡単にまとめておきたい。

トウモロコシにおける普通葉の発育過程は従来から多く記載されており (Sharman, 1942; 吉田, 1973; Becraft et al., 1990)、本研究で得られた結果もほぼそれらの知見と一致した。さらに本研究では、葉身先端の外部への出現 (出葉) の開始から葉関節の外部への出現、すなわち葉身の展開完了までの間に、葉身の幅方向への葉面の拡大、および葉身の長軸方向への伸長の停止が起こることが新しい知見として示された。水稻では葉身の先端が外部に出現する時点で葉身はほぼ伸長を停止し、それに先だって葉身の幅方向への葉面の拡大もまた停止することが知られている (Kaufman, 1959; 山崎, 1963a)。このような水稻葉との比較でみる限り、トウモロコシでは水稻より若い発育段階の葉身が、その先端を外部に出現するとみることができよう。ただしトウモロコシの葉身では外部に出現した部分から順に向基的に、葉の組織学的な成熟の進行することが知られており (Sharman, 1942)、この現象は水稻でも同様に認められているところである (Kaufman, 1959)。すなわちトウモロコシおよび水稻では共通して、葉身先端の外部への出現開始および展開完了をもって、それぞれ組織学的な成熟の出発点、終了点と位置づけてよいものと思われる。

トウモロコシの雄穂の発育に関しては従来から多くの形態学的観察がある (Bonnett, 1940 など) が、雄穂の分化前後の茎頂部近傍の外部形態的な様相については現段階まで詳細に記述されることはなかった (Stevens et al., 1986 など)。本章においては従来トウモロコシでは言及されることのなかった止葉より頂端側に位置する $1/2$ の葉序で互生する2つの葉的器官について詳細に記載するとともに、さらにこれら葉的器官の分化に対応してその腋に分化し、将来一次枝梗に発育する生殖器官の原基ならびにその分化順についてより詳細な記述を行った (第12図A、B)。コムギ (*Triticum aestivum*)、シバムギ (*Agropyron repens*)、カナリークサヨシ (*Phalaris canariensis*) など数種のイネ科植物では、穂軸において生殖器官の原基が向頂的、向基的の両方向に分化することが知られ

ており、向基的に分化した生殖器官の原基は、向頂的に分化したそれに比べて痕跡のはっきりした葉に抱かれるという特性のあること、が明らかにされている (Evans and Grover, 1940; Bonnett, 1966)。本論文で明らかにしたトウモロコシの観察結果もほぼこれに準ずるものであった。すなわち、止葉の分化後に1/2の葉序で互生する2つの葉的器官の原基が分化し、その後茎頂は縦に長くなり、以後葉の分化は外部形態的には認められなくなる一方で、将来一次枝梗ないし雄性の小穂に分化する器官の原基が向頂的に分化していく。しかし一方、同時にこれらの生殖器官の原基は2つの葉的器官の葉腋にも向基的に分化したのである。とくに1/2の葉序で互生する葉的器官は、水稻との対応でいえば、第1苞(松島, 1957)に相当する器官と考えられ、そのほかトウモロコシと最も近縁といわれるテオシントをはじめイネ科作物で広く認められている (Evans and Grover, 1940; Sunderberg and Orr, 1986, 1990)。さらにこれらの葉は発育を継続して大きくなる場合があるという点でも共通しており(第13図, Evans and Grover, 1940; 松島, 1957)、イネ科作物にほぼ共通した器官と考えてよいだろう。

トウモロコシにおける主茎の節間伸長開始時期に関しては、外部形態的には、雄穂において将来の一次枝梗の原基がはじめて分化した時に、主茎の基部側に位置する節間で始まるとされてきた (Bonnett, 1940, 1953)。この場合どのような形態学的変化をもって節間伸長と認めるかについて必ずしも明確な記載はなされていない。本論文で示したように外部形態的に明瞭に認められる伸長帯の出現をもって節間伸長の開始と規定するならば、主茎茎頂における雄穂の分化開始よりはるか以前(普通葉の原基が分化を継続している時点)にすでに節間伸長が認められる品種(デントコーン、ポップコーン)があったという事実は、トウモロコシの節間伸長問題に新たな視点を与えるものであろう。しかしまた一方で、同様の規定に照らしてみた場合、茎頂部において生殖器官の分化が認められてからしばらくの後に節間伸長が認められた品種(スイートコーン)もあった。

イネ科作物については、節間伸長の開始時期に言及した報告は多く、水稻では主茎の茎頂における花芽分化と相前後するといわれる (Kaufman, 1960 など)。また数種のイネ科牧草でも生殖相への移行時期と節間伸長の開始とが一致する場合が多いとされているが、茎頂が栄養生長段階においてすでに節間伸長が認められることを示唆する観察結果もある (Evans and Grover, 1940)。またコムギでは、

穂軸の最も頂端に位置する小穂が分化した時点で節間伸長が始まるとされている (Hay and Kirby, 1991)。水稻において節間伸長の開始時期が、関連する諸器官の成熟形態に大きな影響を及ぼすことが指摘されており (根本, 1988)、この問題は器官の形態形成を問題とする際、重要な意味をもっていると考えられる。ただし本研究で得られたデータは、外部形態的な観察に基づくものであり、節間伸長の開始時期に関する厳密な議論を行なうには、なお不十分であるといわざるを得ない。今後は節間の内部形態的な伸長過程の観察を綿密に行うなどの操作を通じて問題の解明にさらに努める必要があると思われる。

側芽の発育過程については、雌穂分化以後の過程に関しては多くの研究が報告されているが (Bonnett, 1940 など)、栄養生長段階ないし雌穂分化前後に関する記載は極めて限られている (Sharman, 1942) のが現状である。本論文では、とくに栄養生長段階にある側芽を対象として、それぞれの発育段階を明確に規定しつつその発育過程を詳細に記述することを試みた。さらに最上位の雌穂を形成するに至る側芽を中心に、その茎頂部が生殖相へ移行するのにもなって起こる形態的变化について詳細な観察を行った (第 15、16、17 図)。

栄養生長段階の側芽の発育に対しては、形態的に明瞭に識別できる発育段階として、舌状隆起の段階 (第 15 図 A)、および芽としての形態を整えた段階 (第 16 図 D) というふたつの発育段階を設定した。芽としての形態を整えた側芽は、外観はプロフィールにおおわれたままの状態、1/2 の互生葉序にしたがって向頂的に葉原基を形成した。

また生殖相への移行過程では、i) 将来雌性の小穂となる原基が分化する前の段階で、すでいくつかの葉の原基が 1/2 の互生葉序とは異なる配列で分化する場合のあること (第 17 図 A)、ii) 次いでその頂端側には葉原基が軸方向に縦列をなして分化しその葉腋に小穂が分化すること (第 17 図 B)、の各発育段階のあることを明らかにした。ただし雌穂をつけない側芽の多くでは、このうち i) の 1/2 の互生葉序とは異なる配列の葉原基を分化せず、1/2 の互生葉序に次いですぐその直上に軸方向に縦列する多数の葉原基を分化した。生殖器官の原基の分化は、縦列した葉の基部でまずおこり向頂的かつ向基的にすすんだ。ただし雌穂をつける側芽では、腋に小穂原基を分化した葉の原基は原基段階以上に発達することはなく、より基部に位置する葉の原基のみが最終的に苞皮にまで発達

した。葉原基の配列の点で雄穂と異なるが、基本的な発育様式は同様であった。以上述べた段階以後の雌穂の発育に関してはBonnett (1940, 1948, 1953, 1966) の詳細な形態学的報告と一致するものであった。

次に、本章で補足的に行った茎頂部を破壊した実験に触れておきたい。用いた方法は成功率および再現性の点でなお問題を残しているが、得られたデータから少なくとも以下の推論を導くことが可能ではなかろうか。すなわち、得られた結果から問題点を摘出してみると、実験に用いたデントコーンでは、i) 第5葉出葉時である栄養生長期には、第3、4、5要素の側芽が旺盛に生育し得る可能性を保有していること、ii) 同様に雄穂分化開始期には第5、6要素側芽が生育し得る可能性を保有していること、iii) さらに無処理個体では発育が抑制される第16要素より高位の側芽や、第9要素より高位の1次根でも、個体の内的環境の変化に対応して、発達する可能性を保有すること、の3点に要約できよう。第1章で述べた3つの要素群は、それぞれ各種器官の欠損や発育不全によって特徴づけられるものであった。しかし本実験の結果からみた場合、各要素群における器官の発生運命は、むしろ個体全体の体制をかたちづくる抑制機構によって規定され、しかもそれぞれの器官の生育は茎頂部を中心とし、その発育相の如何によって決定されているものとみられないだろうか

最後に第1章で述べた要素群と第2章で得られた結果との関係について考察したい。すでに述べたように、個体の発育にともない、また個体の体制が体内外の要因によって変化するにともない、茎軸に形成される各器官の発現位置も、またその形態も変化した。これらの結果は、ある特定の器官の分化・発育が、他の器官の発育に何等かの影響を及ぼすことを示すものであろう。すなわち第1章においては、器官の発育程度を基準に各要素群の境界を設定したが、それぞれの器官に与えられた位置と形態は、個体全体の体制をかたちづくるいわば“設計”上の必然として決まってくるものではないかと思われる。本論文では諸器官を統合した要素を単位として、諸器官の相互関連を解析することを一つの主眼としているが、この視点から、各器官の原基の外部形態的な分化・生長の時間的推移を観察してみると、単一要素内では、葉→側芽→1次根の順に分化・生長の生起するのが認められた。これを第1章で得られた結果と照合すると、上記した器官のうち分化・生長の遅く始まる器官ほどこれを欠く要素が多いことが注目される。別

の見方をすれば、栄養生長段階の個体のある発育段階に着目してみると、葉は相対的に高位の要素まで分化し、側芽は中間的で、1次根が最も低位の要素までしか分化していないという結果が得られている。すなわち要素を構成する諸器官の分化・生長時期が異なるという時間軸を基準とする発育秩序を考慮することによって、各要素群の境界を決める発育様式を明らかにすることができるのではないか。このような問題意識に立ち、引き続き第3章で、諸器官の発育の時間経過や各時点における器官の大きさを観察し、さらに器官どうしの発育秩序を解析する過程を通じて各要素群の境界がどのように決まっているかを明らかにしていきたい。

第3章 個体の体制の決定

緒言

茎軸上の異なる位置に着生する諸器官は、それぞれ異なる時期に発育を開始し、固有の発育段階を経て成熟する。個々の器官の発育過程および固有の発育段階の詳細については、前章で明らかにしたところである。本章では前章までに得られた結果をふまえて、個体の発育のそれぞれの時期に、どのような発育段階にある器官が、いかなる経過を経て最終的な形態を確立するに至るか、を検討することを目的としている。このような検討を通じて第1章で明らかにした成熟個体の体制がどのようにして決まってくるかを明らかにしようと試みた。

たとえば最上位の最も大きく発育する雌穂についてみると、従来の研究では個体の発育時期でいえば、雄穂の分化もしくは節間伸長の開始時が問題となり、この時期に分化を開始した側芽が、最大の雌穂に発達するように運命づけられる、とされてきた (Bonnett, 1940, 1948, 1966; Kiesselback, 1950; Urano et al., 1958)。しかしこの時期には、将来最上位となる側芽よりさらに頂端側に位置する側芽の原基も、すでに分化を開始していることがその後示され (佐藤・佐々木, 1987)、従来の知見は再検討を要するようになってきている。また1次根についてみると、個々の1次根の発育過程は組織学的には詳しく研究されている (Sharman, 1942; Martin and Harris, 1976; Hoppe et al., 1986)。ただし個体を形態単位の積み重ね構造と捉えた場合、茎軸上のどの位置まで1次根が出根するのは極めて興味深い問題となるが、このような点については従来明らかにされるところがなかった。

これらの問題と同様、個体の体制を決定する上で重要なもうひとつの問題は、主茎軸にそった葉ならびに茎部分の大きさの推移である。従来から葉身、葉鞘、節間に関しては、要素ごとにその伸長経過が明らかにされているが (Heimsch and Stafford, 1952; 吉田, 1973)、成熟器官の主茎軸にそった大きさの変化の由来を、個体の生育の進行にともなう伸長経過の変化から説明しようという試みはなされてこなかった。

本章ではこのような研究の現状を考慮し、まず第1節において、諸器官の発育

経過を要素ごとに観察した上で、個体の発育のいかなる時期に、どのような発育段階にある器官が、最終的にどのような形態を有するようになるのかを検討した。次に第2節において、側芽および1次根の最終的な形態が大きく変化する茎軸上の位置（第1章の考察で明らかにした各要素群の境界）が、どのような過程を経て決定してくるのかを検討した。さらに第3節において、各要素における葉身長、葉鞘長、節間長の伸長経過を観察し、成熟個体におけるこれら3形質の主茎軸にそった推移傾向がどのような過程を経て成立しているのかを明らかにしようと試みた。

なお以上3節の内容は、それぞれ相互に関連するところが少なくないため、この点を考慮し、考察は章末で一括して行うことにする。

第1節 諸器官の発育経過と最終形態

緒言

第1章で明らかにしたように、各器官の最終的な形態は特定の要素を境として大きく変化する。本節では、葉、側芽および1次根に着目して、各要素におけるそれぞれの器官の発育経過を追跡した上で、個体の発育上いかなる時期に、どのような発育段階にある器官が、最終的にいかなる形態をもつに至るのかを検討した。

材料と方法

供試した材料は第1章で用いた材料と同一のデントコーン、ポップコーン、スイートコーンの3品種で、栽培方法、年次も同一であった。第2章で述べた方法により経時的に毎日1ないし2個体を採取し、所定の要素に属する器官がいかなる発育段階にあるのかを調査した。調査基準とした各器官の発育段階は、第2章で明確にした段階のなかから外部形態的に最も明瞭に識別可能で、かつ重要と思われた以下の項目であった。

①葉：原基の分化、葉関節の分化、葉身先端の外部への出現の開始、葉身の展開の完了（＝葉関節の外部への出現）

②側芽：舌状の隆起、芽としての形態、小穂原基の分化

③1次根：分化、出現・伸長の開始

なお、個体の発育段階の指標としては、とくに栄養相から生殖相への発育相の転換・移行に留意し、第2章で得られた知見をもとに、主茎の茎頂については葉的器官の分化終了の時期を調査した。また最上位の側芽については、1/2以外の葉序で葉原基の分化が認められた時期と、小穂原基の分化の開始時期をそれぞれ調査した。

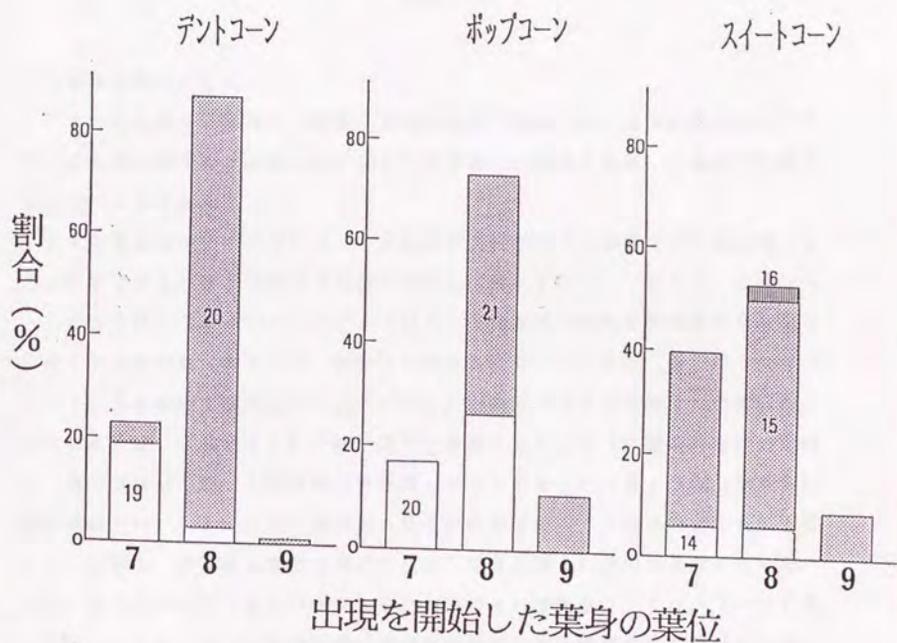
さらに、側芽の発育に関してはその量的な側面と発育段階との関係を明らかにするため、側芽長（プロフィルの主茎への着生部から茎頂先端までの長さ）を測定した。側芽の長さの測定は、各品種ともに測定可能なすべての側芽を対象とし

て行い、主茎の葉が出現を開始する時期を選んで採取した3ないし6個体を対象に行い、それぞれ平均値を算出した。なお主茎のすべての葉が出現した後も伸長を続ける側芽が認められたため、止葉出現開始後については1〜3日ごとに採取した3〜6個体を対象に測定を行い、最終的にすべての側芽が完全に伸長を停止した時期に、最後の3個体を採取して、同様の測定に供した。

第1章で述べたように、個体の体制は若干の個体群内変異を示していた。この変異が発育中の側芽の長さに及ぼす影響を可能な限り小さくするため、側芽の長さを測定する個体は、葉齢を基準とする以下のような方法に従って採取した。すなわち各品種を植栽したそれぞれ1うね40個体をあらかじめ選定し、これらのすべての個体について経時的（毎日午後5時前後）に出現葉位を観察・記録した。その中で最も発育のすすみの速い（葉齢の大きい）個体において、所定の第n葉の出現が観察された場合、その翌日に別のうねから第n葉が出現直後の状態にある個体を無作為に3から6個体を選び、これを採取し測定に供した。

このように個体群の発育のすすみを観察し、発育のすすみの速い個体を選ぶという採取方法を採用したのは以下の理由による。すなわち、第1章でみたように各品種の総要素数は、デントコーン、ポップコーン、スイートコーンのそれぞれで20、21、15の個体が最も多く、そのほかの個体のほとんどは1要素少ないそれぞれ19、20、14であった。わずかに1要素の相違であっても、後述するように、異なる総要素数の個体を一括して取り扱うことは、とくに高位要素における器官形成を検討するに際しては、大きな混乱を招く恐れがある。したがって、総要素数の1要素少ない個体をできる限り観察の対象から排除する必要がある、このためには発育のすすみの速い個体を選べばよいと考えたのである。

この推定を確認するため、主茎の茎頂がまだ栄養生長期にある播種後24日目において出現を開始している葉位を調査し、さらに同一個体の成熟後の総要素数を調査し、両者の対応関係を検討した（第18図）。播種後24日目の時点では3品種ともに、出現を開始している葉位が個体によって異なっており、最も発育のすすみの遅い個体では第7葉が、速い個体では第9葉がそれぞれ出現を開始していた。この時点で第8葉や第9葉を出現している発育のすすみの速い個体は、成熟後の調査によれば、総要素数が最も頻度の高いデントコーンで20、ポップコーンで21、スイートコーンで15（それぞれ棒グラフのドットで塗りつぶし



第18図 播種後24日目における出現葉位と成熟後の総要素数

棒グラフのドットで塗りつぶしてある部分が、最も出現頻度の高かった総要素数（デントコーンで20、ポップコーンで21、スイートコーンで15）を示した個体の割合を示し、白ヌキの部分が、これらの総要素数よりひとつ少なかった個体の割合を示している。このほかスイートコーンでは総要素数が通常よりひとつ多い個体も認められた。黒線で示した部分がこの個体に相当する。

である部分)となる傾向が強く、採取の対象として適当であると考えられた。逆にこの時点で第7葉を出現している発育のすすみの遅い個体は、成熟後の総要素数も少なくなる傾向を示した(棒グラフの白ヌキの部分)。この観察結果から、葉身の出現のすすみの相対的に速い個体を採取することによって、最も出現頻度の高い総要素数を有するであろう個体を選ぶことができると考えた。

結果

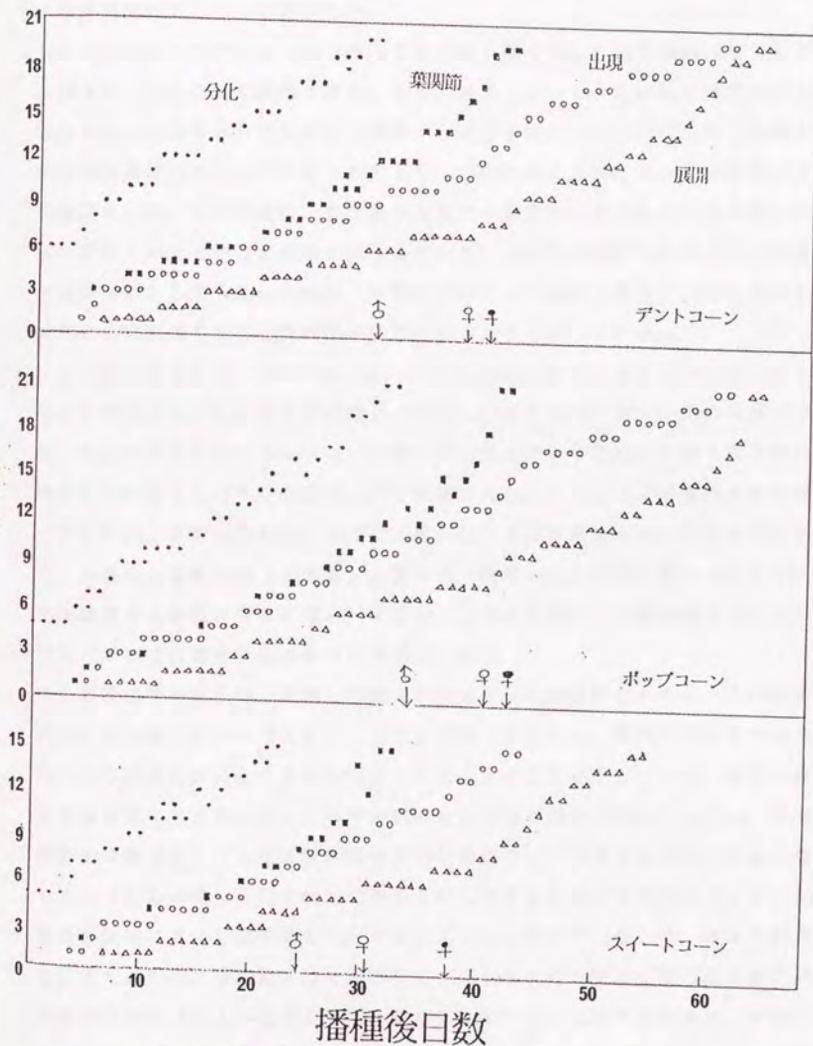
1. 個体の発育の進行

いずれの品種も、播種後、順調に栄養生長期を経過した。個体の発育の進行をとくに主茎の茎頂および最上位の側芽の生殖相への転換に着目して観察した結果は以下のものであった。

まず主茎の茎頂についてみると、葉的器官の分化終了(雄穂の分化開始期とみることができる)までに要する播種後日数は、デントコーンで30日、ポップコーンで33日、スイートコーンで24日で、ほぼ品種の総要素数の増加に対応して長くなっていた(第19図、横軸♂に注目されたい)。また、最上位の側芽に1/2以外の葉序で葉原基の分化が認められる時期(側芽の生殖相への移行期とみられる)は、3品種ともに主茎の茎頂で雄穂が分化した(=葉的器官の分化終了、第19図♂)後、1週間前後を経過してからであった(第19図、横軸♀に注目されたい)。そのため、播種から最上位の側芽に1/2以外の葉が分化するまでの日数も、ほぼ総要素数の増減に対応して3品種それぞれで異なっていた。一方、最上位の側芽に雌性の小穂の分化が認められる時期は、デントコーンとポップコーンでは1/2以外の葉序で葉原基が認められる時期のすぐ後(2日後)であった(第19図、横軸♀に注目されたい)。しかしスイートコーンでは、1/2以外の葉序で葉原基が認められてから雌性の小穂の分化が認められるまでに要する日数が他の2品種より長い(約1週間)点が特徴的であった。

2. 要素別にみた主茎における葉の発育経過

以上述べた個体の生殖相への移行期をも含め、要素別に主茎葉の発育経過を観察した結果を図示したのが第19図である。前章にならい葉の発育段階として、



第19図 要素別にみた葉の發育経過

図中の記号等：分化＝葉原基の分化；葉間節＝葉間節の分化；出現＝葉身の出現開始；展開＝葉身の展開完了；♂＝主莖の茎頂における葉的器官の分化終了；♀＝最上位の側芽における1/2以外の葉序の葉原基の分化開始；♂＝最上位の側芽における雌性の小穂原基の分化開始。

とくに原基の分化、葉関節の分化、葉身の外部への出現開始、葉身の展開完了に着目し、毎日採取した1ないし2個体について、それぞれどの要素の葉がどのような発育段階にあるかを調査した。

第19図中の各プロットは、個々の個体から得られたデータを示している。図の読み取り方について説明すると、たとえばデントコーンにおいて雄穂の分化が認められた播種後30日目では(横軸♂に注目されたい)、茎頂近傍では第20葉の普通葉原基の分化が認められており、この時第12葉において葉関節の分化が確認された。また葉身は、第9葉が出現する直前の段階であり、さらにこの時までに第6葉までの葉が展開を完了していた。一方♀を横断的にみると、各要素の葉が原基として分化した時期、葉関節が分化した時期、葉身が出現を開始した時期および展開を完了した時期が読みとれるようになっている。

まず普通葉の原基についてみると、その分化は主茎軸にそって向頂的にすすみ、分化の間隔はほぼ2日に1枚の割合で進行し、ほぼこの間隔で止葉の原基まで分化した。グラフにはプロットしていないが、次いでより頂端に位置する2枚の葉的器官が時間を空けずに分化するのが観察された。このような葉原基の分化速度(第19図、黒丸の配列の示す勾配)は、3品種間で顕著な差は認められなかった。品種間の総要素数(総葉数)の違いは、原基の分化速度の違いではなく、分化が継続する期間の長さの違い、すなわち主茎の茎頂がいつ葉的器官を分化し、ひきついで雄穂を分化するかに由来していた。

各要素の葉の原基は、発育して葉関節を分化し幼葉段階に入るが、この葉関節の分化も基部の葉から主茎軸にそって向頂的に進行した。葉原基の分化が認められてから葉関節が分化するまでには10日以上の日数を要しており、高位の葉ほど原基段階にとどまっている時間が長くなる傾向が認められた。ただし、最も頂端側に位置する4~5葉では葉関節が短い間隔で次々と分化するのが認められたため、これらの葉では幼葉段階に至るまでに要する日数が若干短くなっていた。高位の幼葉において葉関節が次々と分化するのが認められたのは、個体の発育との関連でいえば、ほぼ最上位の側芽で1/2とは異なる葉序で葉原基の分化が認められた時期(第19図♀の時期)に相当していた。これらの傾向は、供試した3品種のいずれについてもほぼ共通して認められた。

葉の外部への出現は、生育初期の出芽後から第3葉の出現開始までは、ほぼ1

日に1葉の割合で進行した。以後間隔は少し長くなったが、向頂的にほぼ一定の間隔で、葉が出現を開始していくのが観察された。しかし高位の葉では、最上位の側芽に小穂の原基の分化が認められる時期(第19図、★の時期)を境に、出現間隔は短くなった。さらに最も高位のいくつかの葉身の出現開始は、各品種固有の様相を呈しており、デントコーンとポップコーンでは葉身の出現間隔が長くなったが、スイートコーンでは止葉の葉身の出現までこの同一間隔が維持された。葉関節の分化が確認される時期と葉身の先端が外部に出現する時期とは、主茎のより基部側に位置する葉ではほぼ同時期であったが、雄穂を分化する時期を境にして、葉身の出現が認められるしばらく前の段階において、すでに葉関節の分化が確認された。

葉身の展開完了は、ほぼ一定の間隔で進行した。しかし高位の4~5葉ではこの間隔が短くなっていた。葉身が短い間隔で次々と展開を完了させ始めるこの特異的な時期が、個体の発育の進行のいかなる時期に相当するかを検討したが、両者の間に明白な関係は認められなかった。葉身が出現を開始してから展開を完了させるまでに要する日数は、向頂的に徐々に長くなる傾向を示した。

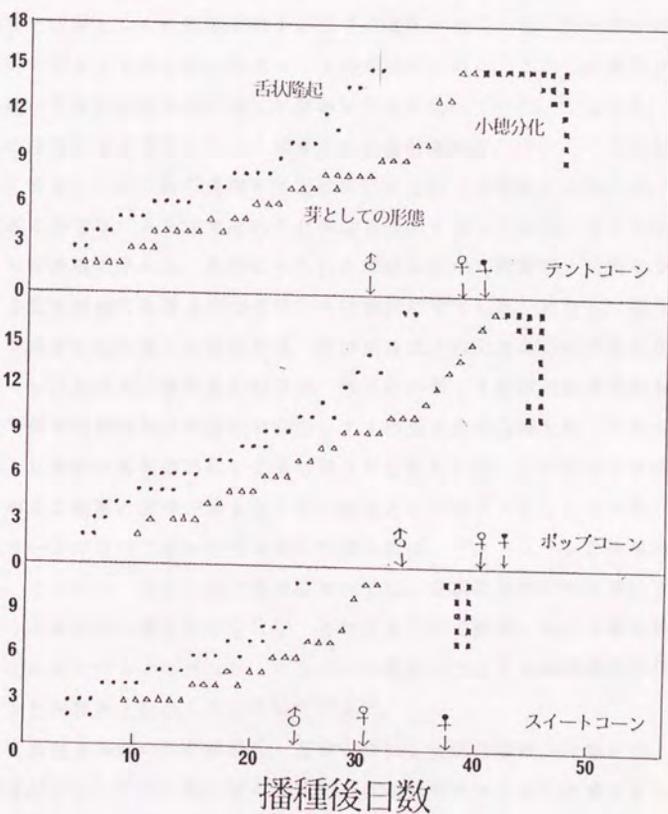
ひとつの葉に着目すれば、葉の発育の一般的経過は、原基の分化→葉関節の分化→葉身の出現開始→葉身の展開完了の順に進行した。また異なる要素に属する葉相互の発育の時間経過を比較してみると(第19図)、葉原基の分化間隔が最も短く、葉関節の分化間隔がこれに続き、葉身が出現を開始する間隔、および展開を完了する間隔は、葉原基の分化間隔と比べて相対的に長くなっていた。

3. 要素別にみた側芽の発育経過と最終形態

(1) 要素別にみた側芽の発育経過

各要素における側芽の発育経過を図示したのが第20図である。前章にならって側芽の発育段階として、とくに舌状の隆起、芽としての形態、小穂原基の分化の各段階に着目し、毎日採取した1ないし2個体について調査を行った。図のプロットや読み取り方式は第19図と同様である。

まず舌状の隆起として認められる段階の側芽についてみると、ある要素の側芽が舌状の隆起を呈してからひとつ上の要素の側芽が舌状の隆起を呈するまでの間隔は、主茎軸にそって向頂的にほぼ一定であった。ただし最も頂端側に位置



第20図 要素別にみた側芽の発育経過

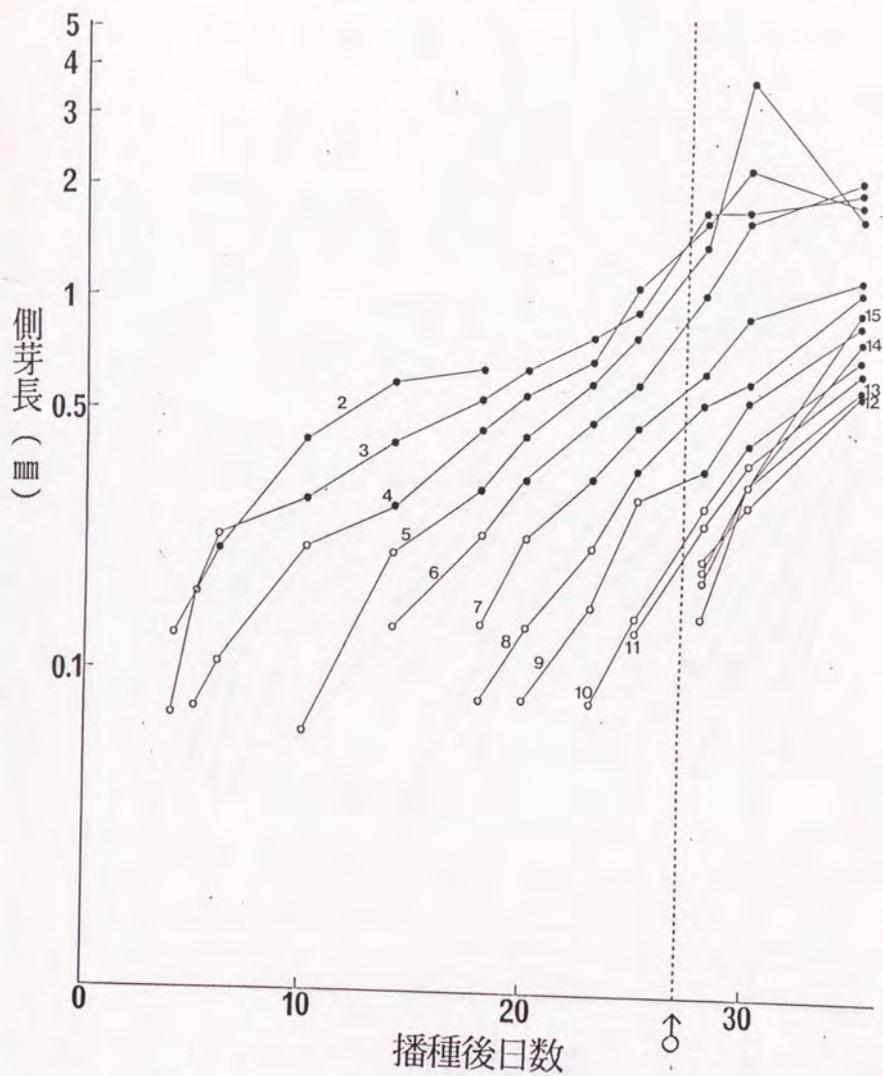
図中の記号等：舌状隆起＝舌状の隆起に達した側芽の原基；芽としての形態＝芽としての形態を整えた側芽；小穂分化＝雌性の小穂原基の分化。そのほかの略記号は第19図を参照。

する2~3の側芽では、短い間隔で次々と舌状の隆起に達するのが認められた。主莖上に雄穂の分化が確認されて以後は、新しく舌状の隆起に達する側芽は認められなかった。これらの傾向は3品種に共通して認められた。

各要素の側芽は舌状の隆起に達した後、2ないし3枚の葉原基を分化するが、この段階でプロフィルは葉原基をも含め、側芽の莖頂部を完全におおうまでに發育する。本研究では、この段階を側芽が芽としての形態を整えた段階と規定した。側芽が芽としての形態を整える間隔は3日から5日であり、向頂的にはほぼ一定の間隔が維持された。ただしこの傾向は雄穂の分化開始とともに変化し、高位に位置する側芽では芽としての形態を整えるまでの間隔が短くなり、各側芽が向頂的に短い間隔で芽としての形態を整えていくのが観察された。これらの側芽は、前記した急速に舌状の隆起段階に達した側芽にほぼ対応していた。すなわち、向頂的に舌状の隆起にまで發育していく側芽形成の進行過程と、芽としての形態を整えるまでに發育していく進行過程とはほぼ平行的に起こる現象とみられた。

小穂原基の分化は、3品種でそれぞれ異なる傾向を示していた。デントコーンにおける小穂原基の分化は、側芽にみられた原基の分化・發育順とは異なり、最も遅くに分化を開始した最上位の側芽から向基的にすすんだ。ただし、第9要素から第12要素までの4つの側芽では、ほぼ同時に小穂原基の分化が認められた。ポップコーンにおける小穂原基の分化は、最上位の第17要素の側芽が最も早く、この第17要素の側芽から向基的に分化がすすむ点は他の品種と同じであったが、同時に第10要素から向頂的にもすすむ場合が認められた。この場合には中間に位置する第12要素の側芽が最も遅くに小穂原基を分化することになった。一方、スイートコーンで分けつ莖を有する個体の場合には、デントコーンと異なる傾向を示した。すなわち、分けつ莖の莖頂においては、主莖の莖頂に引き続いて一次枝梗もしくは雄性の小穂原基を分化し、これは最上位の側芽における雌性の小穂原基の分化に先立つものであった。そのほかの側芽における小穂原基の分化はデントコーンと同様最上位から向基的にすすんだ。

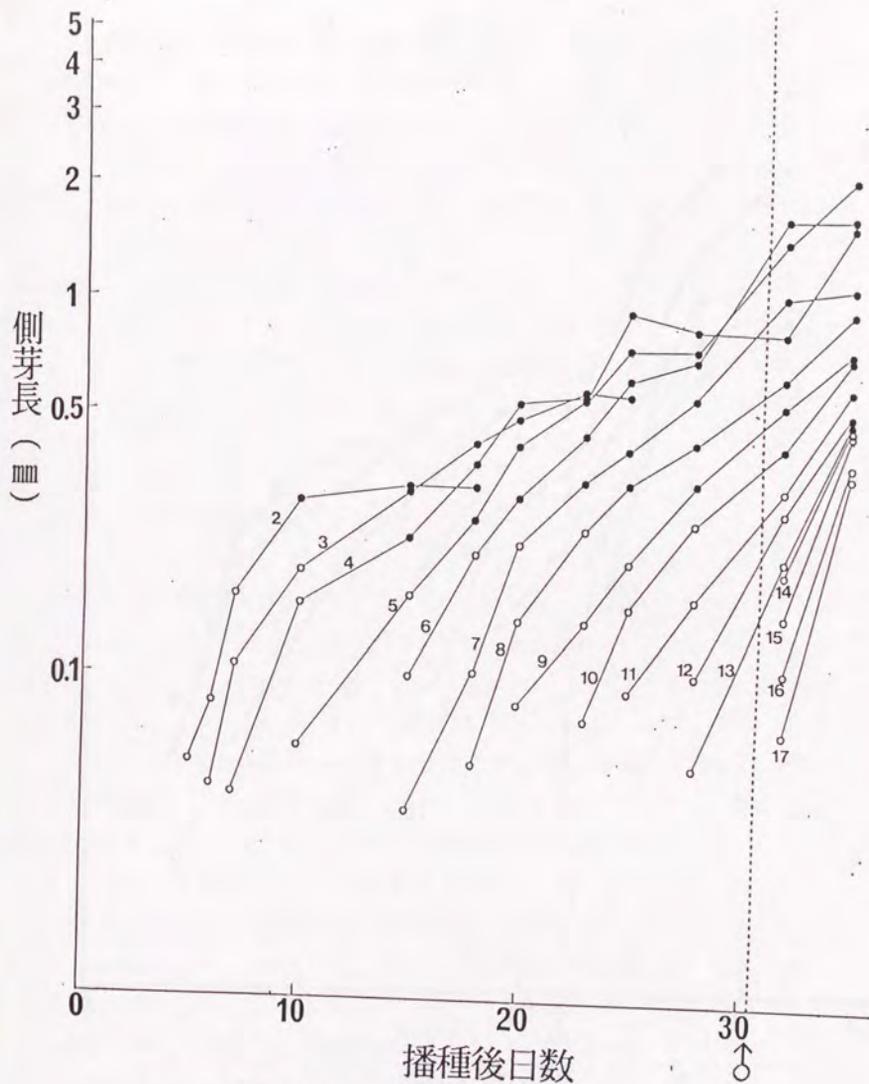
各要素における側芽の伸長経過を、發育を開始した舌状隆起の段階から、それぞれの側芽が芽としての形態を整える時期の前後までを示したのが第21~23図である。横軸は播種後日数を、縦軸は側芽長を対数目盛りでとってある。各要素における側芽の伸長経過をみると、個別にかなりの変動がみられたが、主莖



第21図 要素別にみた側芽の伸長経過 (デントコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白ヌキのプロットは芽としての形態を整える前の側芽を、黒丸のプロットは芽としての形態を整えた後の側芽を示す。

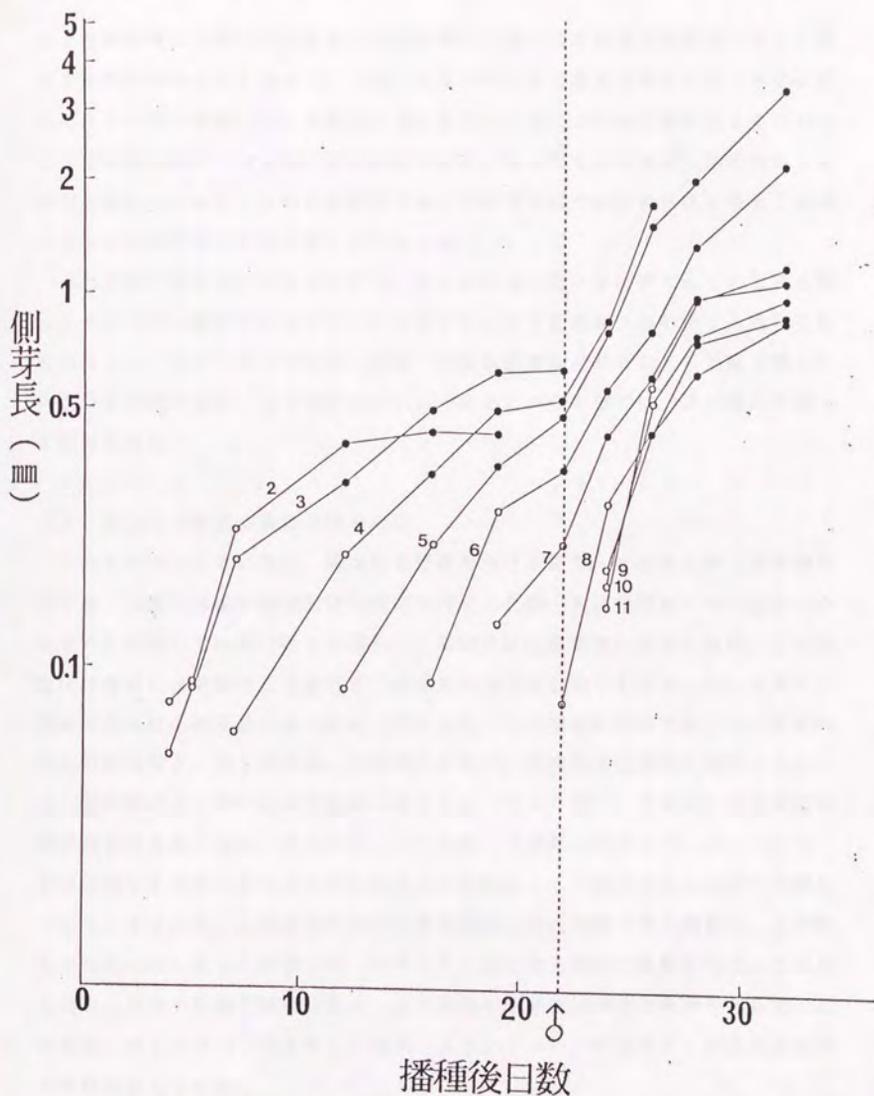
図中の記号は第19図参照。



第22図 要素別にみた側芽の伸長経過 (ポップコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白ヌキのプロットは芽としての形態を整える前の側芽を、黒丸のプロットは芽としての形態を整えた後の側芽を示す。

図中の記号は第19図を参照。



第23図 要素別にみた側芽の伸長経過 (スイートコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白ヌキのプロットは芽としての形態を整える前の側芽を、黒丸のプロットは芽としての形態を整えた後の側芽を示す。

図中の記号は第19図を参照。

のより基部側に位置する側芽ではほぼ直線状を呈し、それぞれの直線の傾きに顕著な差異は認められなかった。一方、主茎の高位に位置する側芽では、すでに述べたように短い間隔で次々と舌状の隆起を生じ、芽としての形態を整えるといった発育段階が進行するため、伸長経過が相互に重なりあい同時進行的に伸長する様相を呈した。ただしこれらの側芽でも、対数尺でみてはほぼ直線状を呈して伸長する点では基部側の側芽と変わらなかった。

それぞれの側芽は、側芽長が約0.3 mmに達したときに芽としての形態を整えていた（折れ線グラフのプロットが白ヌキ○から黒丸●へと転換する点に注目されたい）。ただし若干ではあったが、高位の側芽ほど芽としての形態を整えた時点の側芽長が大きくなる傾向を示した。なおこれらの傾向は、3品種に共通して認められた。

(2) 最上位の側芽の着生位置の決定

デントコーンにおいては、最上位の雌穂をつける側芽、すなわち第15要素の側芽は、主茎の茎頂が葉的器官の分化を完了した時、舌状の隆起として認められるほどに発育していた（第20図）。この側芽は以後発育を継続したが、この舌状の隆起にまで発育しておらず、ふくらみの段階以前でとどまっていた第16要素より高位の側芽は以後の発育を停止した。この現象について最上位の側芽の着生位置（以下、第1章同様、着雌節位と略す）の異なる品種間で比較したところ、着雌節位によらず同様の結果が得られた（第20図）。すなわち主茎茎頂の葉的器官分化終了時に、ポップコーンでは第17要素の側芽まで、スイートコーンでは第11要素の側芽までがそれぞれ舌状隆起として認められるほどに発育していた。すなわち、主茎茎頂において葉的器官の分化が終了する時期に、舌状隆起の段階に達していたか否かが、側芽のその後の発生運命に影響を与え、これらの側芽は以後も発育を継続したが、より高位の側芽は以後の発育を停止した。この結果、ポップコーンでは第17要素、スイートコーンでは第11要素がそれぞれ着雌節位となった。

(3) 生殖器官を分化しない側芽の位置の決定

デントコーンについて最終的に生殖器官を分化しない第8要素までの側芽を観

察したところ、これらの側芽は主茎の茎頂における葉的器官分化終了時まですでに芽としての形態を整える段階まで発育していた（第20図）。また側芽長も0.5mmほどに達していた（第21図）。この時、第1章で移行要素とされた第9要素の側芽は、芽としての形態を整えるに至るまでの過渡的な発育段階にあった（第21図）。一方、最終的に確実に生殖器官を分化する第10要素より高位の側芽は、この段階には芽としての形態を整える発育段階に至っていなかった（第21図：第9要素に関する折れ線のプロットが白ヌキ○から黒丸●へと転換する点に注目されたい）。

この現象について、生殖器官を分化しない側芽の位置が異なる3品種で観察したところ、デントコーンと同様の結果が得られた（第20、22、23図）。すなわちポップコーンでは主茎の茎頂の葉的器官の分化終了時まで、確実に芽としての形態を整え、その大きさもおよそ0.5mmに達していた第9要素より低位の側芽が、最終的に生殖器官を分化しなかった（第22図）。さらにこの時点で、移行要素とされた第10要素の側芽は、芽としての形態を整えるに至る過渡的な発育段階にあり、最終的に確実に生殖器官を分化する第11要素以上の側芽は明らかに芽としての形態を整える発育段階には至っていなかった（第22図）。一方、スイートコーンでは主茎の茎頂の葉的器官分化終了時に第6要素より低位の側芽が芽としての形態を整えており、以後芽としての形態を整えた第7要素より高位の側芽は最終的に生殖器官を分化するまでに発育を継続した（第20、23図）。

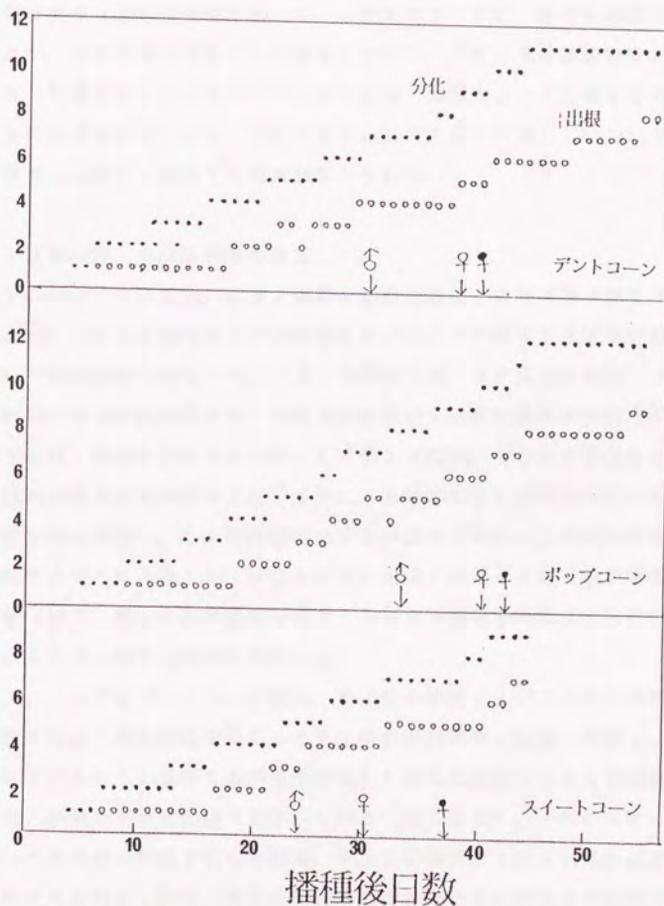
3. 要素別にみた1次根の発育経過と最終形態

(1) 要素別にみた1次根の発育経過

要素別に1次根の発育経過を観察した結果を図示したのが第24図である。前章にならって1次根の発育段階として、外観的な分化、出現・伸長のふたつの発育段階に着目し、毎日採取した1ないし2個体について調査を行った。図のプロットや読み取りは、第19図および第20図と同様である。

まず外観的な分化が認められた1次根に関してしてみると、主茎の生育にともない、その分化は主茎軸にそって向頂的にすすみ、分化の間隔は徐々に長くなっていった。しかし高位の1ないし3要素では若干短くなる傾向を示した。

要素



第24図 要素別にみた1次根の発育経過

図中の記号等：分化＝1次根の外観的な分化；出根＝1次根の出現・伸長。そのほかの略記号は第19図を参照。

1次根は外観的に分化が認められてから徐々に隆起を増し、茎部分の表皮ならびに葉鞘を破って出現・伸長するが、この出現・伸長も分化と同じく主茎の生育にともなって主茎軸にそって向頂的にすすんだ。出根間隔は一定ではなく、第1要素の1次根が出現・伸長してから第2要素の1次根が出現・伸長するまでには長い時間を要する点が特徴的であった。以後1次根の出現・伸長の間隔は幾分短くなったが、その間隔は品種ごとに異なっており、一定の傾向は認められなかった。ただし外観的に分化が認められてから出現・伸長するまでに要する時間は3品種ともに向頂的に長くなり、分化を開始したが出現・伸長していない1次根の数が、茎軸上に徐々に蓄積する傾向が認められた。

(2) 1次根の最上位出根要素の決定

デントコーンにおいては、出現・伸長した最上位の1次根は第8要素の1次根であったが、この1次根は最上位の側芽に1/2以外の葉序で葉原基が分化するより前に分化が認められていた。一方この時期には、より高位の第9、10要素には1次根の分化が認められず、これらの要素の1次根は最終的に分化の段階でとどまり出現・伸長することはなかった(第24図)。すなわち最上位の側芽に、1/2以外の葉序で葉原基が分化する前に、外観的に分化が確認された1次根が、最終的に出現・伸長し、この時外観的に分化が認められない1次根は最終的に出現・伸長することはなかった。次に1次根が出現・伸長する最上位の要素の茎軸上の位置(以下、最上位出根要素と略す)の異なる品種を対象に、同様の現象を観察したところ、以下の事実が判明した。

ポップコーンではデントコーン同様、最上位の側芽に1/2以外の葉序で葉原基が分化するより前に分化が認められた1次根が最終的に出現・伸長し、最上位の側芽に1/2以外の葉序で葉原基が分化して以後に認められた1次根は、最終的に出現・伸長せず分化段階で留まっていた(第24図)。一方、スイートコーンについても同様の観察を行った結果、最上位の側芽に1/2以外の葉序で葉原基が分化する時期までには、最上位出根要素のひとつ下にあたる第6要素の1次根までしか分化が認められておらず、最上位出根要素に相当する第7要素の1次根はこの直後に分化していた(第24図)。

第2節 側芽および1次根の着生位置の決定過程

緒言

第1節において、個体の発育のいかなる時期に、どのような発育段階に達している器官が、最終的にどのような形態をもつに至るのかを具体的に明らかにした。とくに側芽および1次根について得られた結果は、品種間でそれぞれの着生位置が若干異なっている場合があったにも関わらず、一般的な傾向としてはほぼ共通のものであったといえる。しかし第1章で示したように、総要素数の増減にともなう各要素群に属する要素数の増減は、品種固有の特性が認められた。

本節では、側芽および1次根の外部形態が大きく変化する要素が、どのような過程を経て決まってくるのか、いわば要素群の境界をなす要素の決定過程を明らかにしようと試みた。

材料と方法

本節では、第3章第1節において得られたデータをそのまま用いた。着雌節位、生殖器官を分化しない側芽の位置および最上位出根要素がどのような過程を経て決定されているのかを明らかにするため、これまで側芽および1次根の注目すべき発育段階として指摘してきたそれぞれの段階、すなわち、

- ①舌状の隆起に達した側芽
- ②芽としての形態を整える側芽
- ③分化が認められる1次根

が、個体の発育のいかなる時期に、主莖軸上のいかなる要素で確認されるかを追跡した。主莖軸上の位置(要素)を表示する場合には、莖頂からの器官形成の経過を把握する必要上、以下の方法にしたがった。すなわち側芽に関しては、主莖の莖頂で最も新しく分化した葉原基を基準として、この葉が属する要素をP1要素とし、以下向基的にP2要素、P3要素、……とした(通常の向頂的な要素番号とは逆になり、常に莖頂に新生される要素が、新たなP1要素に交代していくことに注意されたい)。利用したデータは葉的器官が分化を完了するまでの期間

のものであったが、葉的器官そのものは基準とする葉原基から外し、止葉を最上位の葉として位置の表示を行った。一方1次根に関しても、茎軸上の位置については同様の表示法を採用したが、同時に最も新しく出現を開始した葉を基準として、この葉が属する要素をE1要素とし、以下向基的にE2要素、E3要素、…とする表示法をも併せて用いた。

結果

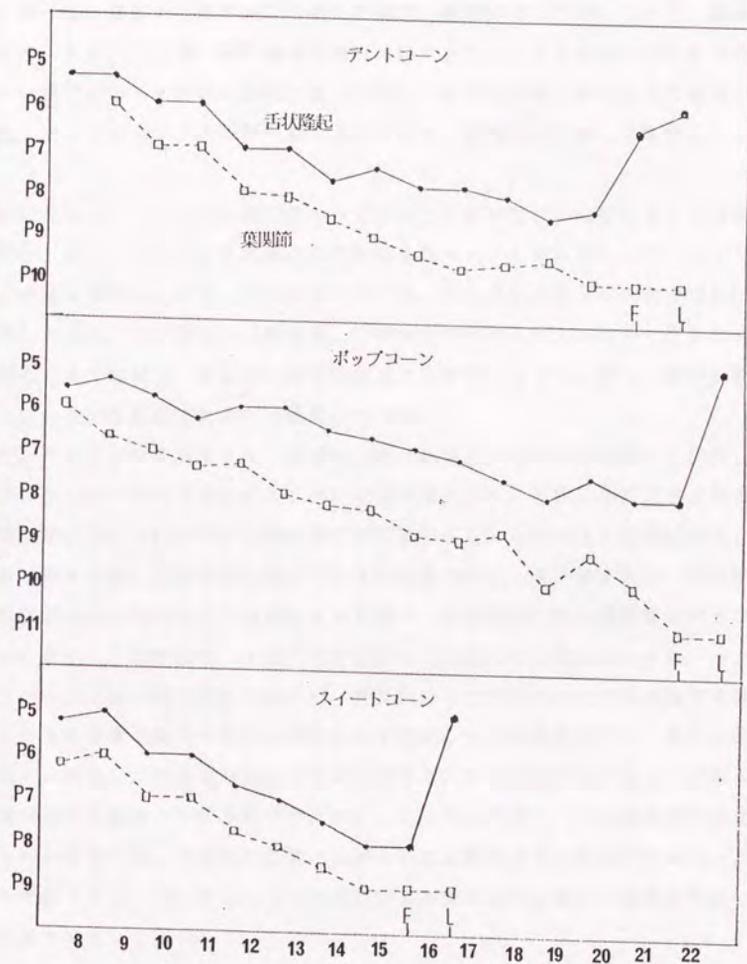
1. 着雌節位の決定過程

主茎軸上のどのような位置にある要素において側芽が舌状の隆起を呈するのかを調査した結果を第25図に示した。横軸に主茎の茎頂で分化を開始した葉原基の葉位（基部から数える通常の葉位—要素—の表示法を使っている）をとり、それぞれの時期について主茎軸上のどのような位置の要素で側芽が舌状の隆起にまで達しているかをプロットした（第25図；実線で結んだ黒点に注目されたい）。

たとえばデントコーンについてみると（第25図、上図）、主茎の葉原基の分化（横軸）を基準にすると、発芽直後（主茎茎頂で第8葉が分化した時期を想定されたい。この時期には第8葉の要素がP1要素に相当する）にはP5（主茎第4葉の）ないしP6（主茎第3葉の）要素までの側芽が舌状の隆起段階にまで発育していた。その後、主茎の葉原基の分化速度が相対的にはやまり（側芽の分化が相対的に遅くなり）、止葉の分化前にはP8ないしP9要素の側芽が舌状の隆起に達していた。その後、葉的器官が2枚、短い間隔で次々と分化するが、ほぼ時を同じくして分化を開始していた側芽も向頂的に急速に舌状の隆起の状態に達するのが観察された。この結果、葉的器官の分化終了時には止葉（P1要素＝第20葉）からいえばP6要素の側芽が舌状の隆起にまで発育しており、最終的に着雌節位はP6要素＝第15要素となった。

一方、ポップコーン、スイートコーンについて同様の観察を行った結果（第25図、中図・下図）、発芽直後ではデントコーンと同じくP5ないしP6要素の側芽が舌状の隆起に達していた。着雌節位が相対的に高位にあるポップコーンでは、主茎の茎頂において葉原基が分化していく速度と側芽が向頂的に舌状の隆起にまで発育していく速度との間に、デントコーンほどの差が認められず、止葉

主茎軸上の位置 (分化を開始した葉原基を基準)



分化を開始した葉原基の葉位

第25図 舌状の隆起に達した側芽および葉間節を分化した葉の主茎軸上の位置に関する経時的変化

縦軸に分化を開始した葉原基を基準とした主茎軸上の位置を表示した。詳細は本文の材料と方法の項を参照。横軸には分化を開始した葉原基の葉位を示した。

図中の記号等：舌状隆起＝舌状の隆起に達した側芽の原基；葉間節＝葉間節の分化；F＝止葉の原基が分化；L＝葉的器官が分化。

の分化前には、ほぼP8要素までの側芽が舌状の隆起にまで発育していた。最終的にはデントコーン同様、葉的器官が短い間隔で分化するとともに、分化を開始していた側芽が次々と舌状の隆起にまで発育し、最終的に着雌節位はP5要素となった。ポップコーンでは止葉が第21葉なので、着雌節位は第17要素となった。

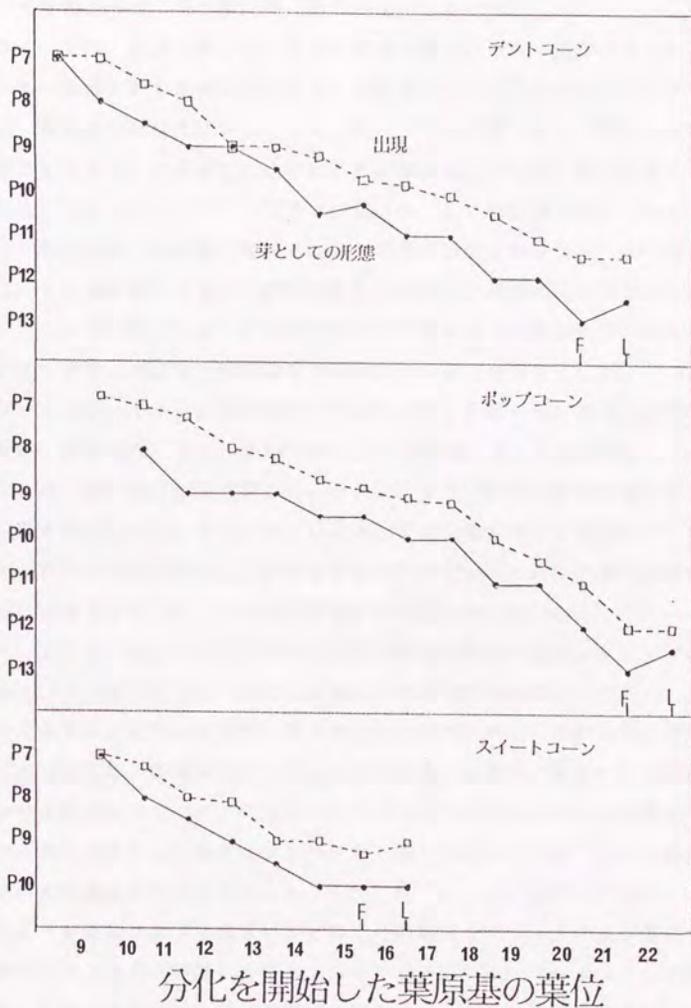
さらにスイートコーンでは葉原基の分化速度と側芽が舌状の隆起を呈する速度との間に、デントコーンとほぼ同様の差が認められた。しかしデントコーンより早くに止葉を分化したので、止葉の分化前には、P8要素の側芽が舌状の隆起にまで達していた。その後他の品種同様、葉的器官の分化とともに側芽も次々と舌状の隆起にまで発育し、最終的に着雌節位はP5要素となった。第15葉が止葉となったので、着雌節位は第11要素となった。

次に、どのような要素において側芽が舌状の隆起にまで発育するのかを検討した。デントコーンおよびスイートコーンでは側芽が舌状の隆起にまで達する要素は、葉関節の分化が認められた葉の属する要素の1ないし2つ上の要素に相当していた(第25図; 破線で結んだ白点に注目されたい)。言い換えれば、ある要素の側芽が舌状の隆起にまで発育してまもなく、その要素の葉に葉関節が分化することになる。この関係は、止葉の分化前後までほとんど変化しなかった。一方ポップコーンでは、発芽直後を除くと、葉関節の分化が認められた葉の属する要素の2つ上の要素で側芽が舌状の隆起にまで発育している場合が多く、ある要素の側芽で舌状隆起が認められてからその要素の葉に葉関節が分化するまでに要する時間が他の2品種より若干長い傾向があった(第25図)。なお葉関節の分化が認められた葉の属する要素の位置には明らかな品種間差異が認められなかったことを考慮すると、ポップコーンでは相対的に高位の要素において側芽が舌状の隆起にまで発育していた。

2. 生殖器官を分化しない側芽の位置の決定過程

主莖軸上のどのような位置にある側芽が芽としての形態を整えた(プロフィールが側芽の莖頂近傍を完全におおい抱く段階)かについて、調査した結果を第26図に示した。図の読み取り方は第25図と同様であり、実線で結んだ黒丸が、主莖莖頂での新しい葉原基の分化の進行にともない(横軸)、芽としての形態を整

主茎軸上の位置 (分化を開始した葉原基を基準)



第26図 芽としての形態を整えた側芽および出現を開始した葉の主茎軸上の位置に関する経時的变化

縦軸に分化を開始した葉原基を基準にして主茎軸上の位置を表示した。詳細は本文の材料と方法の項を参照。横軸には分化を開始した葉原基の葉位を示した。

図中の記号等：出現＝葉身の出現開始；芽としての形態＝芽としての形態を整えた側芽。そのほかの記号は第25図を参照。

えた側芽が主茎軸上のどのような位置にあるかを示している。

デントコーンでは、発芽直後においてP7要素（茎頂に出現したばかりの新しい葉原基をもつ要素をP1要素と規定する）の側芽が芽としての形態を整えていた。その後、葉原基の分化速度が速くなり、芽としての形態を整える側芽の位置（P \times で示される要素）は相対的に低位にとどまる様相を呈した。葉の器官の分化終了時には、P12ないしP13要素で側芽が芽としての形態を整えていた。デントコーンの止葉は、本実験の範囲では第20葉と判定されるため、この時点においては、P13要素に相当する第8要素までの側芽は確実に芽としての形態を整えていたことになる。しかしこれらの側芽は、最終的に生殖器官を分化しなかった。P12要素に相当する第9要素の側芽は移行的な様相を呈した。

ポップコーンについて同様の観察を行った結果（第26図）も、ほぼ同様の傾向を示したが、若干高位において側芽が芽としての形態を整える傾向があった。葉の器官分化終了時にはP12（第10）ないしP13（第9）要素の側芽が芽としての形態を整えていた。ポップコーンにおいては止葉が第21葉なので、第9要素までの側芽は確実に芽としての形態を整えていたが、これらの側芽は最終的に生殖器官を分化せず、第10要素の側芽は移行的な様相を示した。

一方スイートコーンでは、デントコーンとほぼ同様の要素で側芽が芽としての形態を整えていた（第26図）。ただし止葉の分化が相対的に早かったため、葉の器官の分化終了時にはP10要素（第6要素）の側芽が芽としての形態を整えていた。この場合には、側芽が芽としての形態を整える位置が、相対的により低位となる前に止葉を分化したことになる。スイートコーンの止葉は第15葉に相当するので、第6要素までの側芽は芽としての形態を整えていたが、これらの側芽は最終的に生殖器官を分化しなかった。

次にどのような要素において側芽が芽としての形態（プロフィールが側芽茎頂を含む内部器官を抱きおおう段階）を整えているかを検討した。デントコーンでは出現を開始した葉の属するひとつ下の要素の側芽が芽としての形態を整えていた（第26図：破線で結んだ白点に注目されたい）。言い換えれば、ある要素の葉が出現を開始してまもなく、その要素の側芽が芽としての形態を整えたことになる。この関係は止葉の分化前後までほとんど変化なく維持された。さらに同様の関係はポップコーンおよびスイートコーンにおいても認められた（第26図）。

3. 最上位出根要素の決定過程

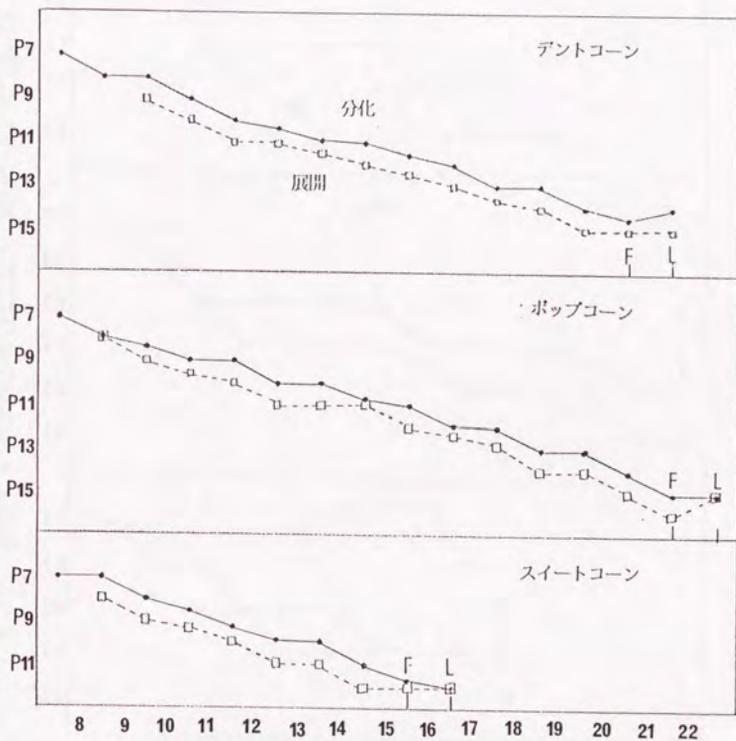
主莖軸上のいかなる位置(要素)において、外観的にみて1次根が分化を開始しているか、を調査した結果を第27図に示した。図の読み取り方は第25、26図と同様であり、実線で結んだ黒点が分化を開始した1次根の主莖軸上の位置を示している。

デントコーンでは、主莖の葉原基の分化開始を基準にした場合、発芽直後にはP7要素(第1要素に相当する)で1次根の分化開始が認められた。以後主莖軸上において、葉原基の分化速度が相対的に速まったため、1次根の分化開始が認められる要素は、主莖軸上相対的に低位にとどまる様相を呈した。その結果、止葉の分化前後にはほぼP15要素で1次根の分化が認められた。具体的にはこの時点において第6要素まで1次根の分化が認められたことになる。

一方、雄穂の分化開始以後に分化が認められる第7要素より高位に位置する1次根も最終的に出現・伸長していたので、1次根に関してはさらに、出現を開始した葉を基準にして、分化がどの要素まで認められるかを検討した(第28図; 実線で結んだ黒丸に注目されたい)。デントコーンでは、発芽直後には出現を開始したばかりの葉の属するE1要素(第1要素に相当する)において1次根の分化が認められた。以後新しい葉が順次と出現したが、1次根の分化はゆっくりとしたペースでしか進行しなかったため、1次根の分化の認められる要素は主莖軸上の相対的に低位にとどまる様相を呈した。この結果、最上位の側芽に1/2以外の葉序で葉原基が認められる前の段階において、E4要素で1次根の分化が認められた。具体的にはこの時点で出現を開始している葉は第11葉であったので、1次根の分化は第8要素まで認められたことになる。この第8要素が最終的に最上位出根要素となった。

一方、ポップコーンおよびスイートコーンにおいて同様の観察を行った結果、デントコーンとほぼ同じ傾向を示した(第27、28図)。ポップコーンでは止葉の分化前後にP15要素=第7要素まで1次根の分化が認められた(第27図)。また、1/2以外の葉序で葉原基が認められる前の段階においてE5要素の1次根が分化しており(第28図)、この時の出現葉が第13葉であったので第9要素まで1次根の分化が認められた。この第9要素が最終的に最上位出根要

主茎軸上の位置（分化を開始した葉原基を基準）



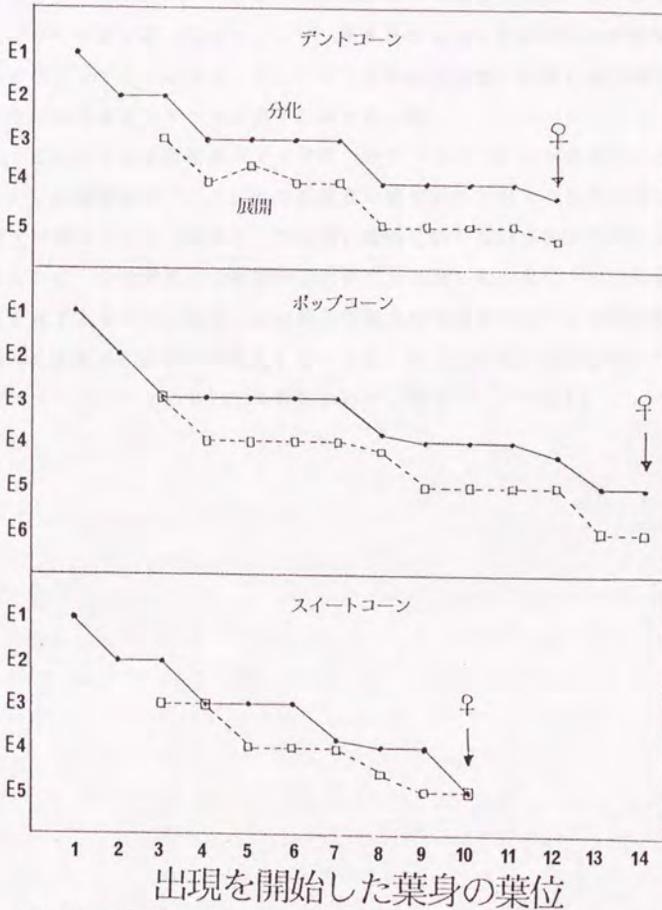
分化を開始した葉原基の葉位

第27図 分化の認められた1次根および展開を完了した葉の主茎軸上の位置に関する経時的变化

縦軸に分化を開始した葉原基を基準にして主茎軸上の位置を表示した。詳細は本文の材料と方法の項を参照。横軸には分化を開始した葉原基の葉位を示した。

図中の記号等：分化=1次根の分化；展開=葉身の展開完了。そのほかの記号は第25図を参照。

主茎軸上の位置 (出現を開始した葉を基準)



第28図 分化の認められた1次根および展開を完了した葉の主茎軸上の位置に関する経時的変化

縦軸に出現を開始した葉身を基準にして主茎軸上の位置を表示した。詳細は本文の材料と方法の項を参照。横軸には出現を開始した葉身の葉位を示した。

図中の記号等：分化=1次根の分化；展開=葉身の展開完了。♀=最上位の側芽で1/2以外の葉序の葉原基の分化開始。

素となった。スイートコーンでは止葉の分化前後にP 1 2 要素=第4要素まで1次根の分化が認められた(第27図)。1/2以外の葉序で葉原基が認められる前の段階でE 4要素までの1次根が分化しており(第28図)、この時出現を開始したばかりの葉が第9葉だったので、第6要素まで1次根の分化が認められた。スイートコーンではこの直後に分化した1次根も最終的に出根したため、最終的な最上位出根要素はひとつ上の第7要素となった。

次に、どのような要素において1次根の分化が認められるかを検討した。デントコーンでは展開を完了したばかりの葉身の属するひとつ上の要素において1次根の分化が認められた(第27、28図; 破線で結んだ白点に注目されたい)。言い換えれば、ある要素に1次根の分化が認められてまもなく、その要素の葉身が展開を完了することになる。この関係は最上位の側芽で1/2以外の葉序で葉原基が分化するまでほとんど変化しなかった。さらに同様の関係はポップコーンおよびスイートコーンにおいても観察された(第27、28図)。

第3節 葉身・葉鞘・節間の伸長経過

緒言

第1章で明らかにしたように、主茎軸にそってみた場合、普通葉の葉身長、葉鞘長、および節間長は、いずれの品種においても類似した傾向で推移していたが、その最大値を示す要素は品種によって異なっていた。また、雄穂に近い高位の要素に属する葉鞘および節間の長さの推移は、とくにスイートコーンで特徴的な様相を示していた。本節では、各要素ごとに葉身、葉鞘、節間の伸長経過を追跡した上で、それぞれの器官が、相互にどのような発育秩序を保ちながら伸長し、最終的に主茎軸上において第1章で示したような推移傾向をもつに至るかについて検討した。

材料と方法

供試した材料は第1章で用いた材料と同一のデントコーン、ポップコーン、スイートコーンの3品種で、耕種概要も同様のものであった。主茎の葉身、葉鞘、節間の伸長経過を明らかにするため、葉身長、葉鞘長、節間長を経時的に測定した。これらの器官の測定は、本章第1節で述べた方法にしたがって、各品種ともに要素ごとに、その要素の葉が出現する時期を選んで採取した3ないし6個体を対象に行い、それぞれ平均値を算出した。なお主茎のすべての葉が出現した後も伸長を続ける器官が認められたため、止葉の出現開始後の材料については1～3日ごとに採取した3～6個体を対象に測定を行い、最終的にすべての器官が完全に伸長を停止した時期に、3個体を採取し、同様の測定に供した。

なお、これらの器官の発育の量的な側面と発育段階との関係を明らかにするため、上記の方法によって採取した個体については長さの測定と同時に、出現を開始している葉身、展開を完了している葉身、および出現・伸長している1次根が、主茎軸上のどの要素にまで認められるかを調査した。

結果

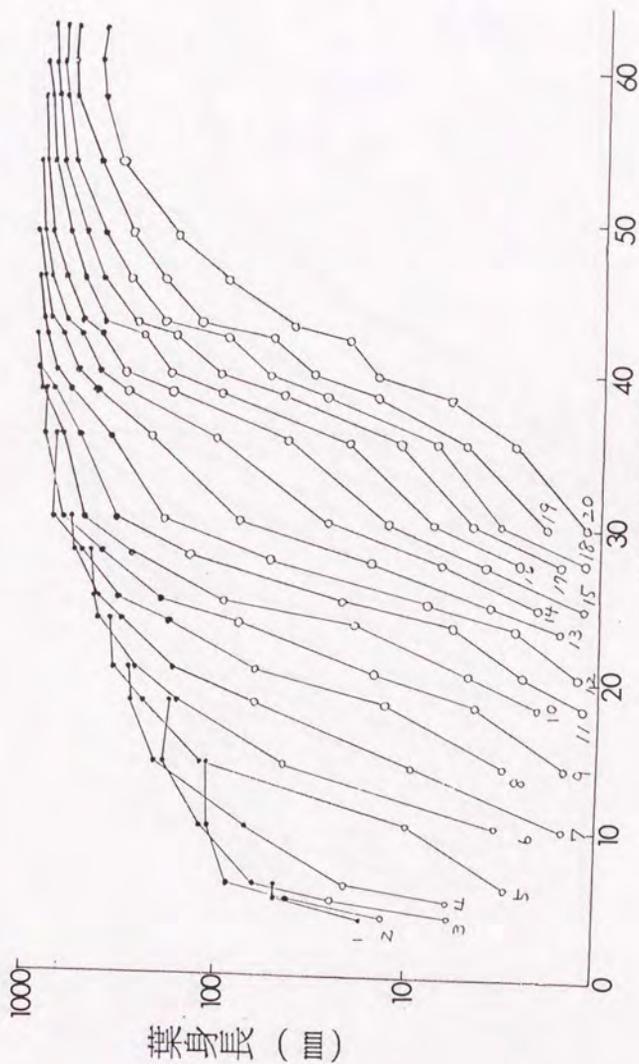
1. 葉身の伸長経過

各要素における葉身の伸長経過を示したのが、第29～31図である。横軸に播種後日数を、縦軸に葉身長を対数目盛りでとった。各要素における葉身の伸長経過は、とくにデントコーンとスイートコーンにおいて、播種後30日目から36日目間に伸長の鈍る時期があった。ポップコーンでもわずかではあったが同様の傾向が認められた。播種後30日目から36日目の間、3品種は相互に個体の発育段階の異にしていたため、このような伸長の鈍化は、個体の発育の進行と密接に関連して誘起される現象とは考えられなかった。この間の気象条件をみると、雨天・寡照が続き、気温もまた低かったため、この時期には葉身の出現間隔が長くなり、結果的にグラフの上では葉身の伸長経過が鈍るような傾向が認められた。

各要素の葉身の伸長経過をみると、第1要素から最大値を示す要素（デントコーンでは第13要素、ポップコーンでは第14要素、スイートコーンでは第10要素）までは、多少の変動はあったが、最終長に達するまでほぼ直線状を呈し、それぞれの直線の傾き（縦軸が対数目盛りなので、直線の傾きは相対生長率を示す）には顕著な差異は認められなかった。

一方、葉身長が最大値を示す要素より高位にある要素の葉身についてみると、伸長の初期段階では基部側要素の葉身とほぼ同様の伸長経過を示す葉身もあったが、相対生長率を示している直線の傾きが次第に緩やかになっていた。また直線の傾きが緩やかになる傾向は、高位要素の葉ほど伸長の早い段階に始まった。

グラフの各プロットは採取した3～6個体の葉身長の平均値を示しているが、このうちサンプリングの段階ですでに外部へ出現していた葉身から得られた値は、黒丸のプロットで示した。3品種のすべての要素に共通して、葉身はその先端が外部に出現した時点では伸長を停止しておらず、出現を開始した後も伸長を継続していた。また、葉身が出現を開始する時点の葉身長、すなわち各要素において最初に黒丸のプロットが認められるときの葉身長をみると、出現を開始した時点での葉身長は、高位要素の葉ほど長い傾向が認められた。

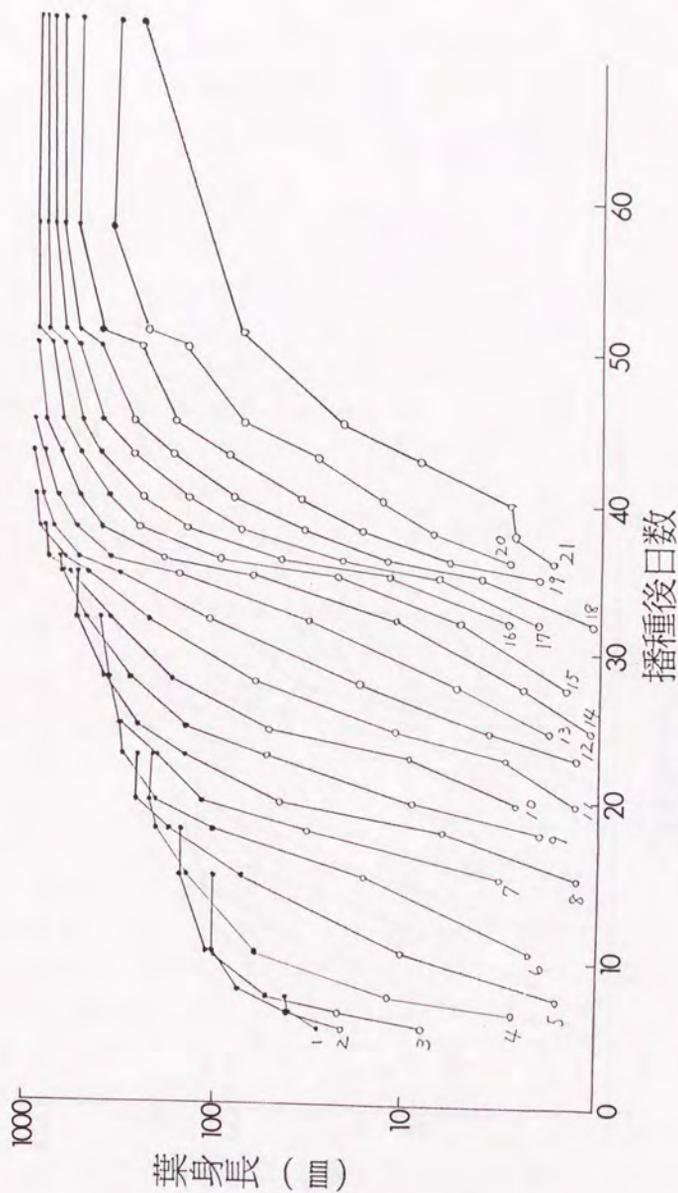


播種後日数

第29図 要素別にみた葉身長の伸長経過 (デントコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白マキのプロットは出現を開始する前の葉身を、黒丸のプロットは出現を開始した後の葉身を示す。

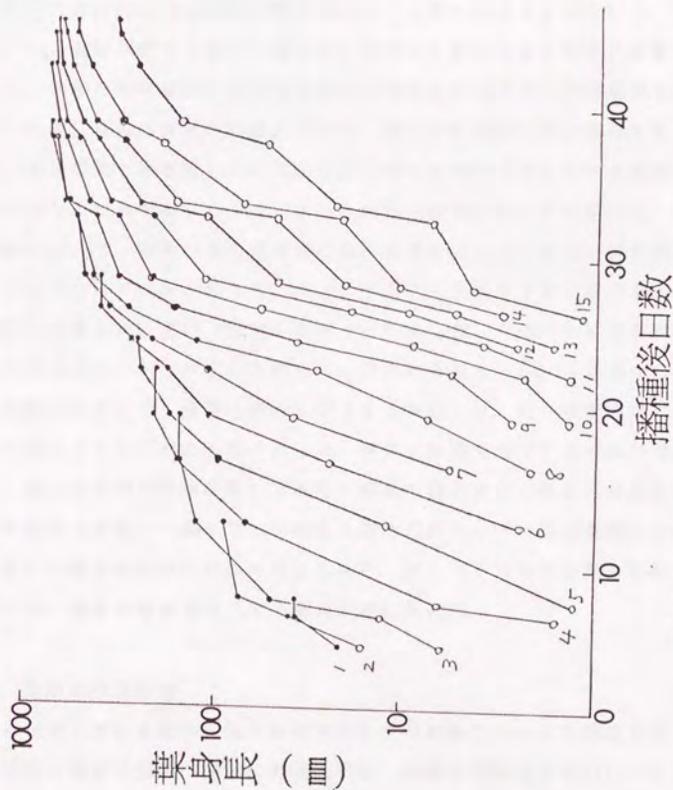
図中の記号は第19図を参照。



第30図 要素別にみた葉身長の伸長経過 (ポップコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白ヌキのプロットは出現を開始する前の葉身を、黒丸のプロットは出現を開始した後の葉身を示す。

図中の記号は第19図を参照。



第311図 要素別にみた葉身長の伸長経過 (スイートコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白ヌキのプロットは出現を開始する前の葉身を、黒丸のプロットは出現を開始した後の葉身を示す。

図中の記号は第19図を参照。

2. 葉鞘の伸長経過

各要素における葉鞘の伸長経過を示したのが第32～34図である。葉身長の場合と同様、横軸に播種後日数を、縦軸に葉鞘長を対数尺で示した。播種後30日目から36日目頃の寡照・低温の影響が、この時期に伸長中の葉鞘においても認められた。

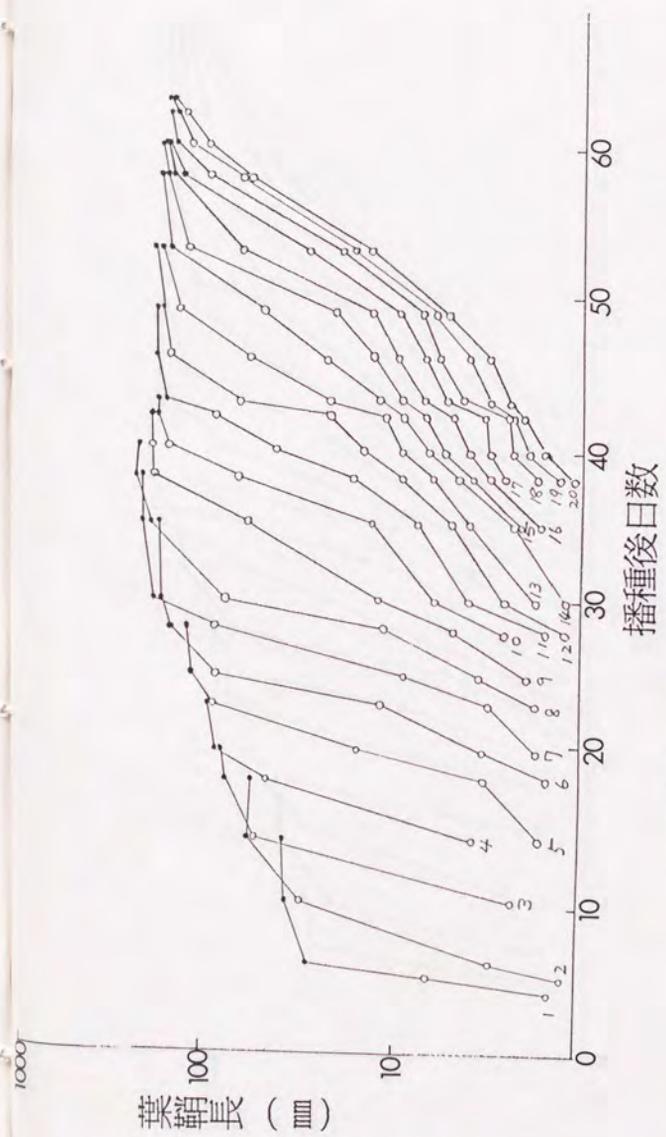
各要素の葉鞘の伸長経過は、第1要素から最大ないし極大値を示す要素（デントコーンでは第8要素、ポップコーンでは第9要素、スイートコーンでは第8要素）までは、葉身長同様多少の変動があったが、最終長に達するまではほぼ直線状を呈し、それぞれの直線の傾きには顕著な差が認められなかった。ただし各要素の葉鞘の伸長経過を示す折れ線の間隔は葉身長の場合より広く、この結果は同一期間中に伸長中にある葉鞘の数が葉身より少ないことを示していた。

一方、葉鞘が最大（極大）値を示す要素より高位にある要素の葉鞘についてみると、伸長の初期段階では基部側要素の葉鞘とほぼ同様の伸長経過を示す葉鞘もあったが、高位の要素の幼葉において、葉舌が向頂的に短い間隔で次々と分化した（第3章第1節参照）のに対応して、相対生長率を示している直線の傾きが緩やかになる傾向を示していた。またこれらの要素に属する葉鞘では、伸長の後期段階において、勾配の急な直線状の伸長経過を示している点が特徴的であった。

グラフの各プロットのうち、サンプリングの段階ですでに展開を完了していた葉身から得られた値は、黒丸のプロットで示した。グラフの縦軸が対数目盛で示してあるので、かならずしも明らかには認められないが、3品種ならびにすべての要素に共通して、葉身が展開を完了する時点では、同一要素の葉の葉鞘は、伸長を停止するより前の段階であった。葉身が展開を完了する時期に着目してみると、個体の生育の初期における低位の要素の葉の場合、葉身の展開完了はひとつ下の要素の葉鞘より長くなった時点で認められた。一方高位要素においては、当該要素に属する節間の伸長が起こるため、ひとつ下の要素の葉の葉鞘より短い場合でも、葉身が展開を完了する場合が認められた。

3. 節間の伸長経過

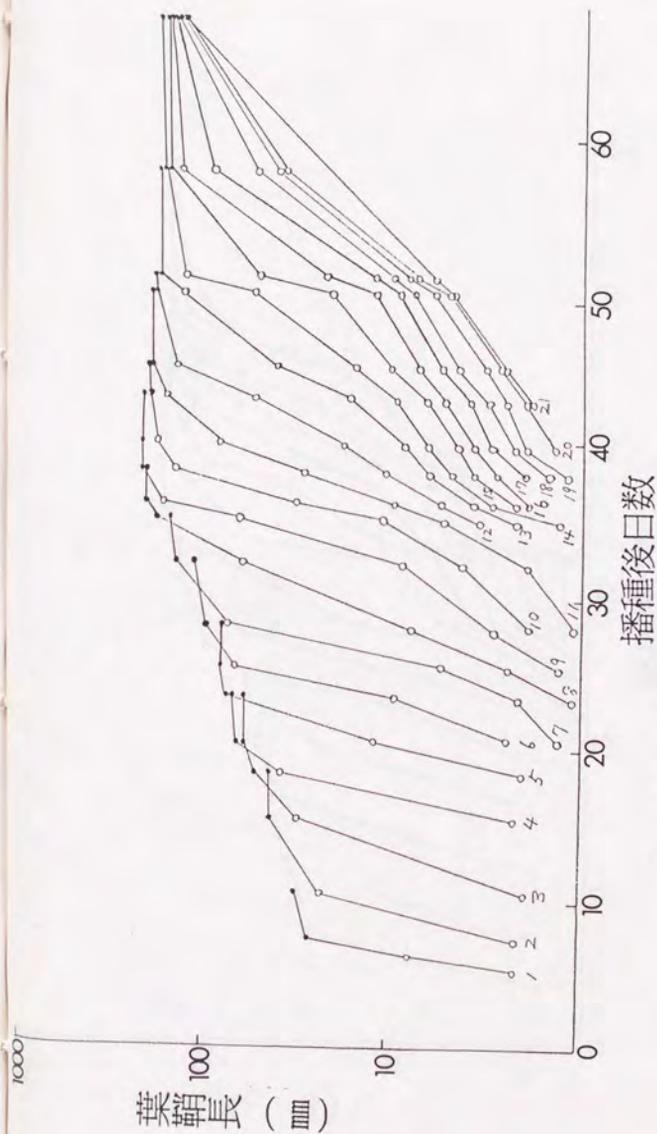
各要素における節間の伸長経過を示したのが第35～37図である。葉身長、葉鞘長の場合と同様、横軸に播種後日数、縦軸に節間長を対数尺で示した。播種



第32図 要素別にみた葉鞘長の伸長経過 (デントコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白スキのプロットは展開を完了する前の葉身を、黒丸のプロットは展開を完了した後の葉身を示す。

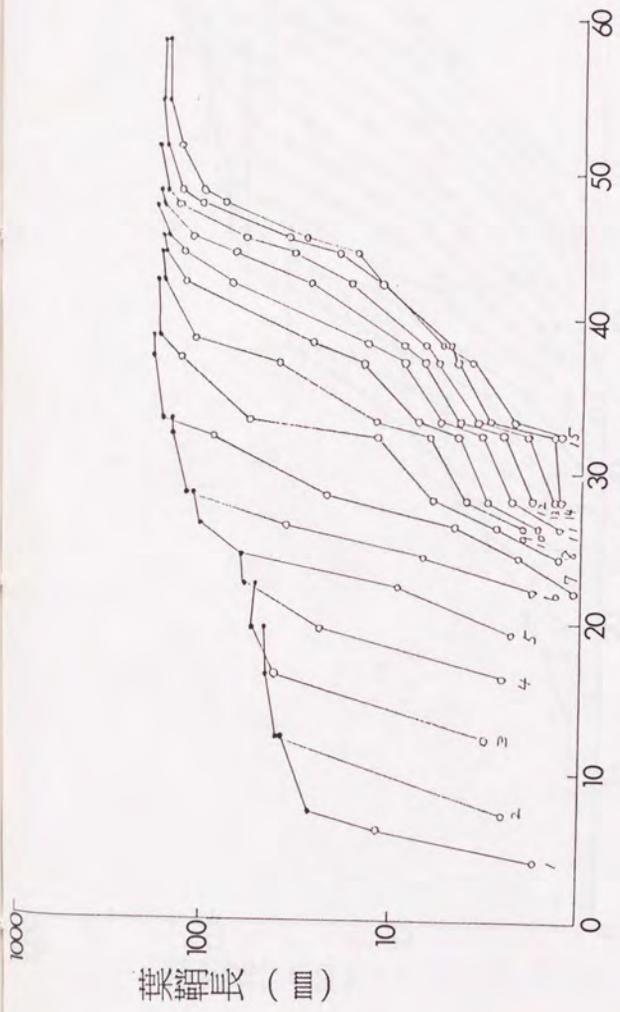
図中の記号は第19図を参照。



第33図 要素別にみた葉鞘長の伸長経過 (ポップコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白スキのプロットは展開を完了する前の葉身を、黒丸のプロットは展開を完了した後の葉身を示す。

図中の記号は第19図を参照。

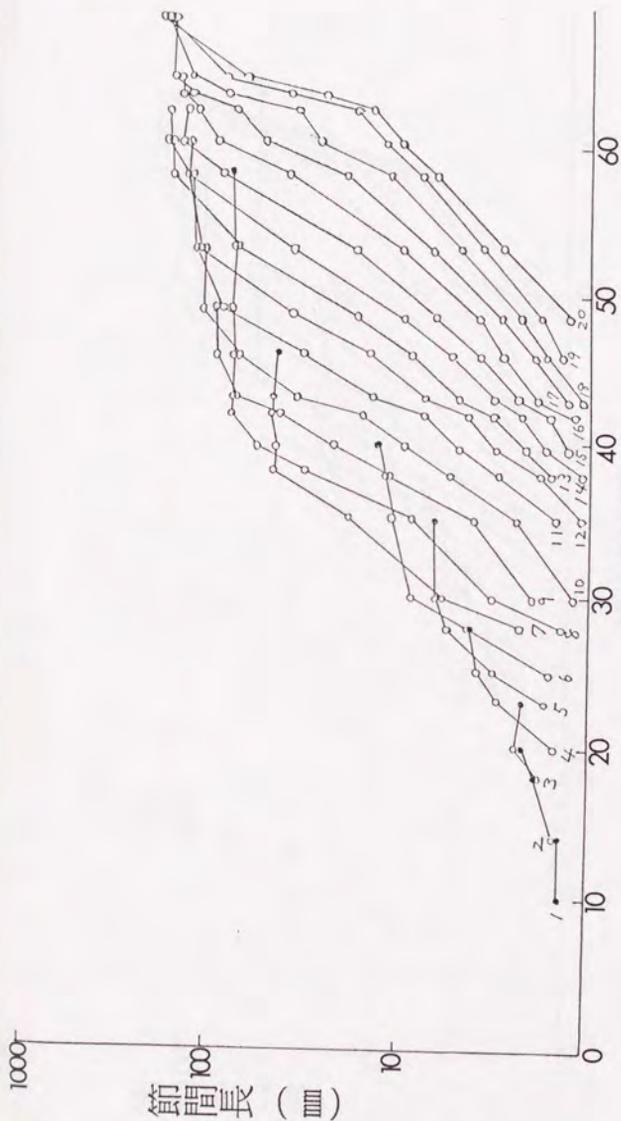


播種後日数

第34図 要素別にみた葉鞘長の伸長経過 (スイートコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白スキのプロットは展開を完了する前の葉身を、黒丸のプロットは展開を完了した後の葉身を示す。

図中の記号は第19図を参照。

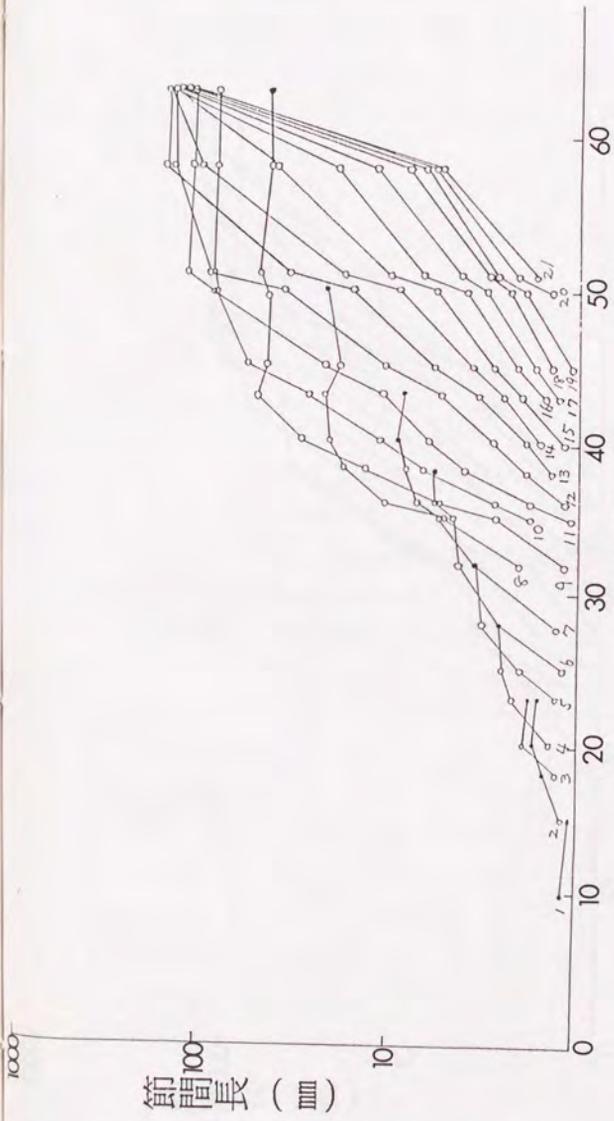


播種後日数

第35図 要素別にみた節間長の伸長経過 (デントコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白ノキのプロットは、その基部から1次節が出現・伸長する前の節間を、黒丸のプロットは1次節が出現・伸長した後の節間を示す。

図中の記号は第19図参照。

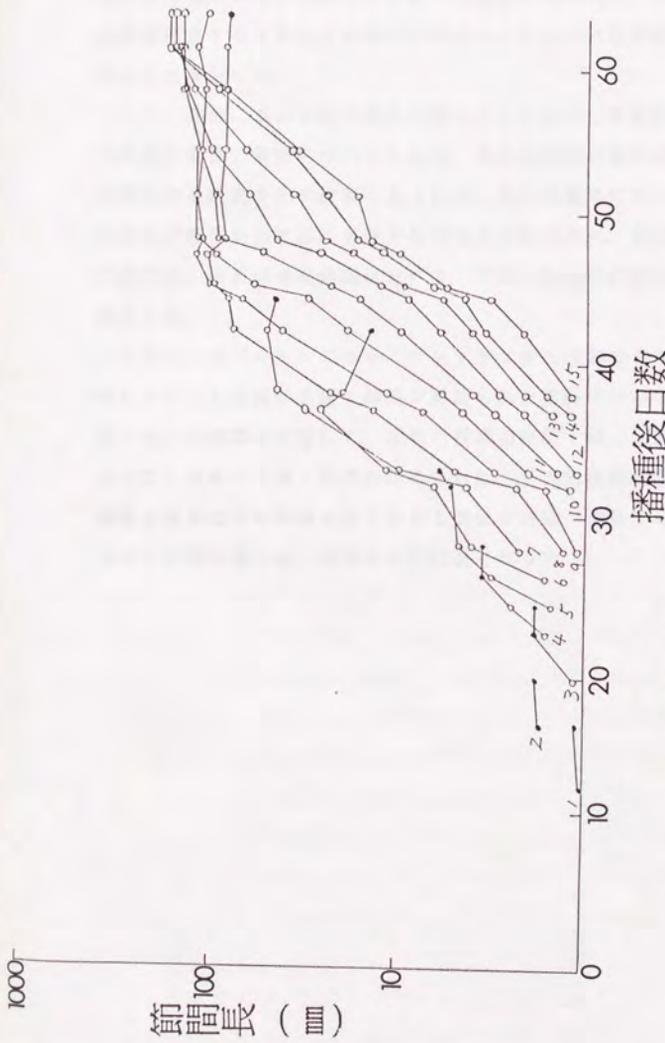


播種後日数

第36図 要素別にみた節間長の伸長経過 (ポップコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白スキのプロットは、その基部から1次根が出現・伸長する前の節間を、黒丸のプロットは1次根が出現・伸長した後の節間を示す。

図中の記号は第19図参照。



第37図 要素別にみた節間長の伸長経過 (スイートコーン)

縦軸は対数目盛りである。図中の白ヌキのプロットは、その基部から1次根が出現・伸長する前の節間を、黒丸のプロットは1次根が出現・伸長した後の節間を示す。

図中の記号は第19図参照。

後30日目から36日目頃の寡照・低温の影響が、この時期に伸長中の節間においても、葉身、葉鞘と同様に認められた。

各要素の節間の伸長経過は、葉鞘長の場合と似た傾向を示した。すなわち向頂的に増加傾向を示す基部側に位置する要素の節間長は、多少の変動があったが、最終長に達するまでほぼ直線状に増加し、それぞれの直線の傾きには顕著な差が認められなかった。

一方、品種において若干傾向を異にしていたが、最終長がほぼ同じ長さであった高位の要素の節間についてみると、伸長の初期段階では基部側の要素の節間と同様の伸長経過を示す節間もあったが、高位の要素に向かって伸長の初期段階から傾きの緩やかな直線状を呈する傾向が認められた。またこれらの要素に属する節間では、伸長の後期段階において、勾配の急な直線状の伸長経過を示すのが認められた。

グラフの各プロットのうち、サンプリングの段階ですでに同一要素の節間の基部において1次根の出現・伸長が認められた節間については、黒丸のプロットで示した。3品種に共通して、低位の要素の節間では、ほぼ伸長を停止した節間において1次根の出現・伸長が認められた。一方高位の要素の節間では、節間の伸長停止後かなりの時間を経ってから1次根が出現・伸長するのが認められた。これらの1次根の多くは、最終的に支柱根となった。

第3章の考察

本章では、第1章で明らかにしたトウモロコシの成熟個体の体制が、個体の発育の進行に対応していかに確立されるかを明らかにしようと試みた。その結果をもとに、まず側芽および1次根がその形態を大きく変化させた主茎軸上の位置、すなわち各要素群の境界が、いかにして決まるのかについて検討したい。

本章第1節において、第2要素群と第3要素群の境界に当たる着雌節位は、主茎の茎頂において葉的器官が分化を終了した時点で舌状の隆起の段階に達していた側芽の属する要素に相当していることが明らかとなった。続く第2節において、各側芽が舌状の隆起に達する主茎軸上の位置に関して検討を行い、主茎茎頂における葉原基の向頂的な分化の進行と対比して、舌状の隆起に達する側芽の位置が相対的に低位にとどまる傾向を明らかにした(第25図; 舌状の隆起にまで達した側芽の主茎軸上の位置を示したプロットを結んだ実線が、右下がりの傾向を示していることに注意されたい)。

基部側の要素では、分けつ茎が発育した個体(スイートコーンで特異的に認められた)を除けば、葉を分化しただけで発育を停止し、最終的に生殖器官を分化しない側芽が認められた。本章第1節において、これらの基部側の要素の側芽は、主茎の茎頂において葉的器官の分化終了時までに芽としての形態を整えた側芽に相当することを明らかにした。さらに各側芽が芽としての形態を整える時期を検討した結果、主茎茎頂における葉原基の向頂的な分化の進行と対比して、芽としての形態を整える側芽の主茎軸上における位置が、相対的に低位にとどまる傾向を明らかにした(第26図; 芽としての形態を整える側芽の主茎軸上の位置を示したプロットを結んだ実線が、右下がりの傾向を示していることに注意されたい)。観察した3品種のなかでは、スイートコーンにおいて総要素数が少ないにもかかわらず、生殖器官を分化しない側芽の数が相対的に多くなる傾向が認められた(第1章第9図)。これは、スイートコーンでは芽としての形態を整える側芽の位置が、相対的に低位の位置をとるようになる前に、葉的器官が分化したため、と考えられた(第26図)。

第1要素群と第2要素群の境界に当たる最上位出根要素の位置の決定には、最上位の側芽に1/2以外の葉序で葉原基の分化が認められる時期までに、どの要

素の1次根までが分化しているかが基準となることが示唆された。また1次根の分化が認められる要素は、主茎莖頂における葉原基の分化の進行と対比して、相対的に低位の要素にとどまる傾向を示した(第27図: 外観的に分化の認められた1次根の主茎軸上の位置を示したプロットを結んだ実線が、右下がりの傾向を示していることに注目されたい)。スイートコーンでは、総要素数が少ないにもかかわらず、最上位出根要素が相対的に高位であったが(第1章第9図)、これは1次根の分化位置が、相対的に低位の位置をとるようになる前に、1/2以外の葉序の葉原基が分化していたため、と考えられた(第27図)。

第2節においては、舌状の隆起に達した側芽、芽としての形態を整えた側芽、および外観的に分化の認められた1次根、の3者について主茎軸上の形成位置(要素)を経時的に観察した。これらの要素では相前後して葉が発育中であり、葉関節の分化、葉身の出現開始、葉身の展開完了が順次ほぼ並行的に進行していた(第25、26、27、28図: 各図の実線および破線の推移が並行的であることに注目されたい)。側芽の発育段階の進行および1次根の分化とそれぞれの葉の発育状態との対応関係にいかなる要因が関与しているのかは、現段階では明らかでないが、たとえば葉身の出現開始と側芽が芽としての形態を整える時期との同調関係は、水稲やコムギでも認められるところであり(山崎, 1960)、イネ科作物にかなり共通して認められる現象であると考えられる。

水稲では、栄養生長期においてつねに、出現を開始した葉の内部に、原基段階にとどまる葉が3枚、普通葉としての体制を整え幼葉段階にある葉が1枚、の合計4枚の葉原基ないし幼葉が存在し、さらに出現を開始した葉より一つ下の要素につく葉は完全に展開を完了していることが知られている(山崎, 1963a)。これに対してトウモロコシでは、本章第2節で明らかにしたように、葉関節を分化する葉、出現を開始する葉、展開を完了する葉のいずれもが、主茎莖頂における葉原基の分化の進行と対比して、相対的に低位にとどまる傾向が認められた(第25、26、27図: 各図の破線の推移が右下がりの傾向を示す点に注目されたい)。

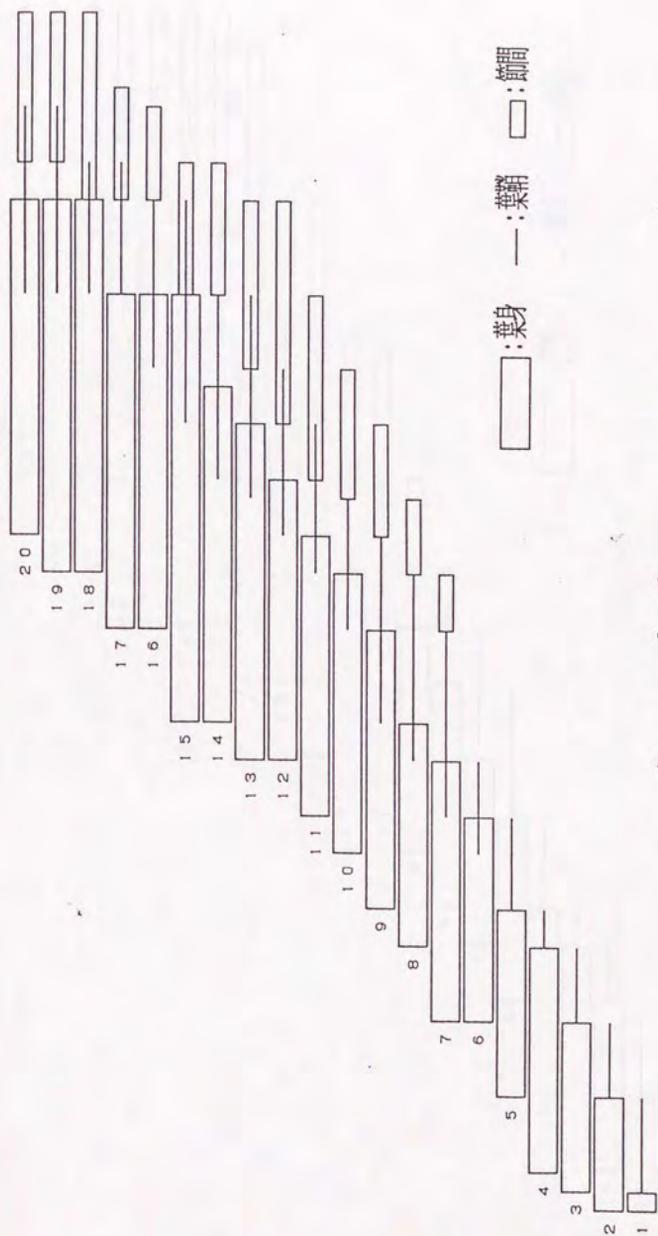
このようにトウモロコシでは、展開を完了した葉の内側に(発生的にみればより向頂的に)、伸長中にある葉が水稲の場合より多く存在している。しかし上記したように、葉関節の分化、葉身の出現開始および展開完了が認められる要素に

着目すれば、それぞれほぼ並行的に、側芽が舌状の隆起に達し、芽としての形態を整え、さらに1次根の分化が外観的に認められるという規則性が存在するので、これらの結果から推察すると、トウモロコシの葉において認められた発育様式は、トウモロコシにおける個体の固有の体制を決める上できわめて重要な生長相関的現象であるものと考えられた。

以上明らかにしたような過程を経て、各要素群の境界は決まってくることになるが、個体の体制をかたちづくる上で重要なもうひとつの問題は、主茎軸にそった葉および茎部分の形状に関する推移傾向である。各器官の伸長経過と結び付けて、それぞれの形状の成立過程を解析しようと試みたのが本章第3節である。

第3節において、葉身、葉鞘、節間の3者について、各要素別に伸長経過を観察して、得られたデータ(第29~37図)をもとに、それぞれの長さが10 mmに達した時点伸長の開始とし、また最終長の90%に達した時点伸長の終了として、各要素について葉身、葉鞘、節間の伸長期間を模式的に整理したのが第38~40図である。これらの模式図には説明の都合上、個体の発育段階として雄穂が外部に出現した時期(雄穂抽出期)を付け加えた。この模式図を用いてこれら3形質の伸長経過と成熟個体における茎軸にそった長さの推移との関係について検討しておきたい。

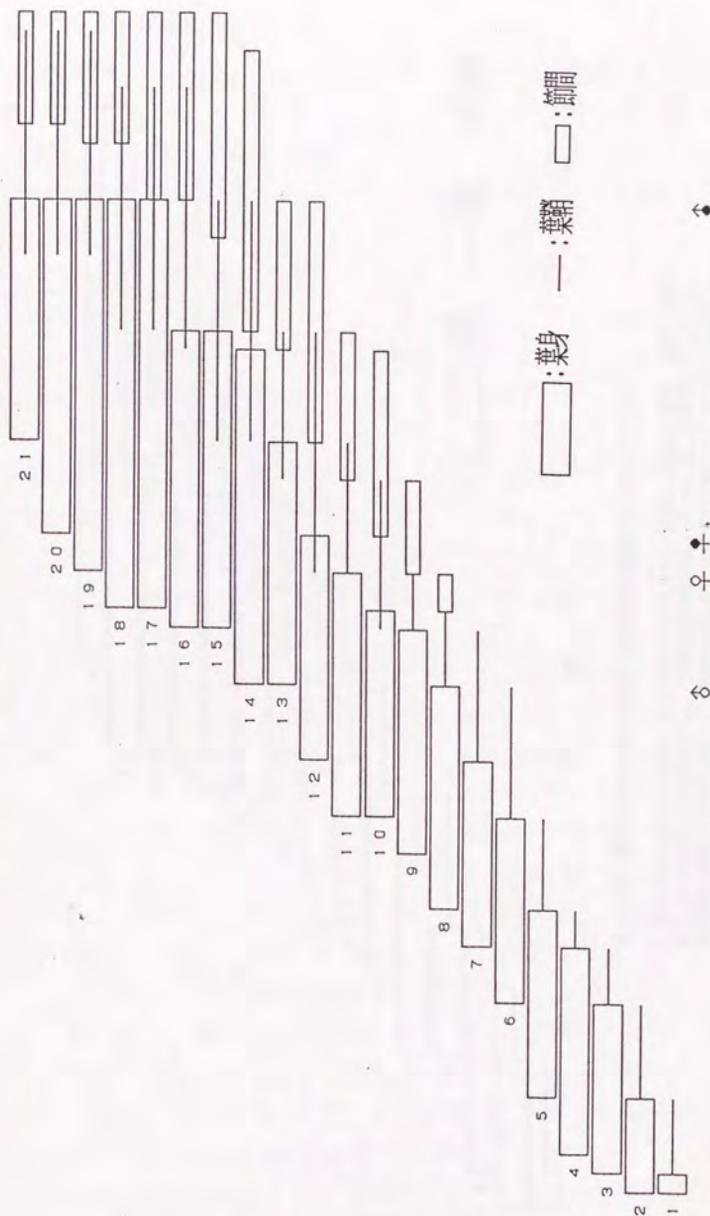
葉身長伸長の経過をみると、雄穂の外部への抽出に先だって、高位のいくつかの要素では葉身がほぼ一斉に伸長を停止した(第38~40図)。このような葉身の集中的な伸長の停止と、成熟個体における葉身長の推移との関係をみると、集中的に伸長の停止が認められた葉を境として、より高位の葉において葉身長の減少傾向が認められた。この傾向は、観察した3品種においてほぼ同様に認められており、葉身長の推移傾向の由来を考える上で、極めて示唆的である。葉身の集中的な伸長停止がいかなる要因で引き起こされるかは明らかでないが、集中的に伸長が停止する葉身はすべて、伸長中においてすでに伸長速度の低下が認められていた(第29~31図)。本研究のような気象の変動のはげしい圃場条件下における観察によって、とくに伸長速度に関して、これ以上の立ち入った論議は困難である。ただし、1) 個体の特定の発育段階以後、葉身の伸長速度が低下すること、さらに2) 雄穂抽出期に先だって葉身が伸長を集中的に停止すること、の2つの要因は、葉身の向頂的な減少傾向を規定する発育様式として重要なものと



第38図 要素別にみた葉身・葉鞘・節間の伸長期間 (デントコロン)

図中の数字は要素の番号。それぞれのカラムないし道線の左端は、葉身・葉鞘・節間が1.0 mmに達した時期を示し、右端は最終平均長の90%に達した時期を示している。基部側に位置する要素の節間では最終長が1.0 mmに満たなかったたので対象から除外した。

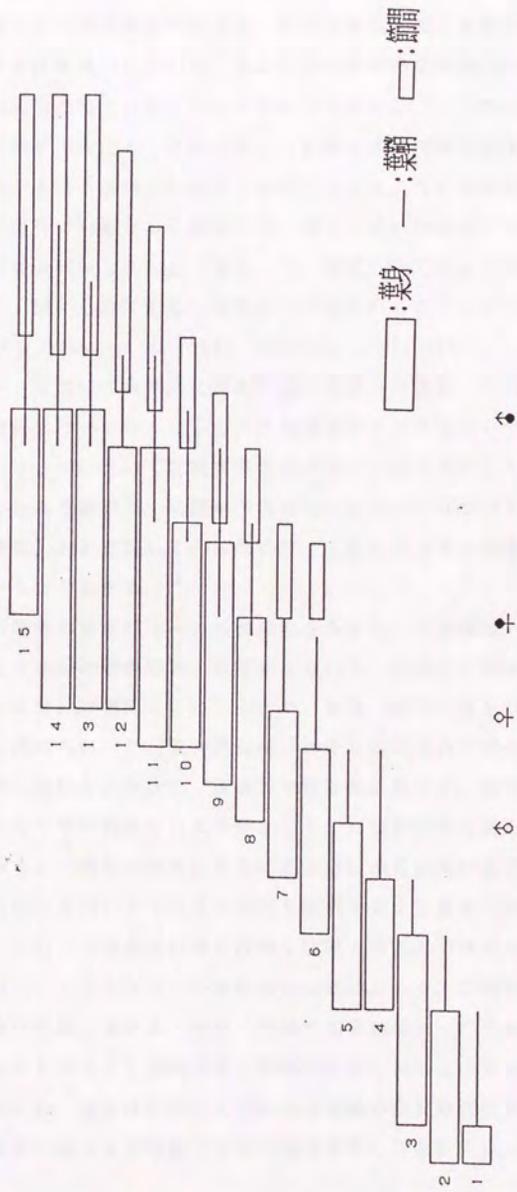
図中の記号：♂=主茎の葉頂における葉的器官の分化終了；♀=最上位の側芽における1/2以外の葉序の葉原基の分化開始；♯=最上位の側芽における雌性の小穂原基の分化開始；◆=雄穂の外部への出現。



第39図 要素別にみた葉身・葉鞘・節間の伸長期間（ポップコーン）

図中の数字は要素の番号。それぞれのカラムのないし道線の左端は、葉身・葉鞘・節間が1.0mmに達した時期を示し、右端は最終平均長の90%に達した時期を示している。基部側に位置する要素の節間では最終長が1.0mmに満たなかったため対象から除外した。

図中の記号は第38図を参照。



第40図 要素別にみた葉身・葉鞘・節間の伸長期間 (スイートコーン)

図中の数字は要素の番号。それぞれのカラムないし直線の左端は、葉身・葉鞘・節間が10mmに達した時期を示し、右端は最終平均長の90%に達した時期を示している。基部側に位置する要素の節間では最終長が10mmに満たなかったため対象から除外した。

図中の記号は第38図を参照。

思われた。

節間長の伸長経過をみると、高位の要素に属する節間は、葉身長と同様、集中的に伸長を停止していた。ただしこの集中的な伸長の停止は、葉身長よりも遅い時期に起こっていた。デントコーンとポップコーンでは、このような節間の集中的な伸長の停止と、これに先立つ節間の伸長速度の低下とによって、節間長が極大値をとる主茎軸上の位置が決定しているように思われた。

本研究で対象とした品種では、雄穂に近い頂端側のいくつかの節間長は、向頂的に増大傾向を示した(第2、7、8図)。このような現象は、トウモロコシでは広く認められており、雄穂から供給されるジベレリンの影響によると考えられている(Rood et al., 1980; Greyson et al., 1982)。これに関連して、スイートコーンにおいて特異的に認められた節間長の推移、すなわち一貫した向頂的な増加傾向については、以下のような推測が可能ではないだろうか。すなわち、スイートコーンにおいては総要素数が少ないことに対応して、節間長が極大値をとると思われる要素と、雄穂から供給されるジベレリンの影響により長さを増す節間(要素)とが近接しているために、上記したような現象がみられたのではないかと考えている。

葉鞘長の茎軸にそった推移傾向をみると、3品種のいずれもが第7ないし8要素より高位の要素に属する葉鞘において、向頂的な増加傾向を停止した(第2、7、8図)。葉鞘においてもまた、葉身、節間にみられた集中的な伸長停止が同様に認められ、この集中的な伸長の停止は両者の中間的な時期に起こっていた。ただし葉鞘長の場合は、葉身長や節間長と異なり、集中的な伸長の停止の時期よりかなり早い段階で伸長を停止していた葉鞘が最大長を示した。葉鞘の伸長経過をみると、個体の特定の発育段階を境に伸長速度が低下しており、この時期が葉鞘長の主茎軸にそった推移傾向を説明する上で重要であるとも考えられた。今後は、このような個体の発育段階を特定する方向で検討を進めていきたい。

以上、トウモロコシの成熟個体の体制として、①側芽および1次根の主茎軸上の着生位置、②葉身・葉鞘・節間の主茎軸にそった推移傾向、をとりあげ、それぞれがどのような過程を経て最終的に決定に至るのかを形態形成学的な観点から検討した。前者は雄穂分化期における葉の発育の様相によって、後者は雄穂抽出期前後にはじまる諸器官の集中的な伸長とこれに先立つ伸長速度の低下によっ

て、ほぼ説明することができると思われる。

総合考察

トウモロコシの諸器官の形態については、発育過程をふくめて多くの知見が得られている (Sharman, 1942; Esau, 1943; Bonnett, 1948; Abbe and Phinney, 1951; Hoppe et al., 1986 など)。組織学的、外部形態的観察によるこれらの研究成果を基に、最近では形態形成過程における遺伝子レベルの制御機構も解析の対象となっている (Poethig, 1988; Becraft et al., 1990 など)。

これらの研究のように、個々の器官の形態形成過程のみに関心が限られる場合には、用いる材料が個体の発育のいかなる時期のものであっても、また茎軸上のどこに位置する器官であっても、必ずしも問題とはならないであろう。しかし、本研究で問題としたように、茎軸上にそった各器官相互の形態の推移を解明しようとする場合、個々の器官の限られた観察のみに頼ることはできない。目的にそって、形成時期の異なる個々の器官それぞれについて経時的な観察を行い、器官相互の生長相関を検討することが必要とされよう。このような研究は、従来の研究とは明らかに異なる視点を必要とするため、本研究では観察に際していくつかの点に留意した。以下、まずこの点について述べておきたい。

その第一は、シュートを一種の形態的単位である要素の積み重ね構造として捉える視点を採用したことである。個体をこのような形態単位の反復構造とみることにより、個々の要素において器官間の形態的な相互関係を検討するとともに、さらに要素相互の比較検討を通じて個体全体の体制の理解に達するという方法を採用することができた。要素という見方のもうひとつの利点は、各要素の茎軸上の位置がそれぞれの発育時期と対応しているという点にある。各要素は個体の発育の進行にしたがって低位から高位に向かって次々と形成される。またそれぞれの器官は、各要素の形成時期に応じて相前後して形成され、それぞれに固有の形態を保有していた。ひとつの茎軸にそって諸器官の形態がどのように推移するかを問題とする場合、このような要素の見方を採用したことによって、個体の発育の進行と諸器官の形態の変化との関係を、統合的に明らかにできたものと思われる。

留意した第2の点は、諸器官の発育を外部形態的な変化に限って追求したことである。一般に諸器官の発育過程を観察する場合、微視的に限られた部分を組織

学的に観察することが多く行われるが、器官相互の生長相関を明らかにするといった本研究の視点からみれば、このような手法は不十分の謗りを免れない。本研究では、多くの器官の発育を同時にかつ経時的に追跡することを必要としたため、高倍率の実体顕微鏡を用いた他は、専ら肉眼的な計測・観察に依存して、諸器官の発育を外部形態に限って観察することを主眼とした。外部形態的な分化と、これに先だって起こる組織レベルの変化との対応関係は、当然追求されなければならない重要な課題であり、とくに1次根のように内生的に分化を開始する器官については、外部形態のみによる観察は、なお不十分な部分を多く残している。この点については今後の検討に待ちたいところである。

次に本研究において得られた結果について若干の総合的考察を試みたい。

まず第1の成果として挙げられるのは、外部形態的な観察を経時的に詳細に行うことによって、とくに節間伸長の開始時期と、主茎の茎頂における雄穂分化前後の茎頂の様相、および側芽の発育経過について、その実態を詳細に明らかにすることができたということである。

このうち、とくに雄穂ならびに雌穂の分化前後における茎頂の形態的な変化を明らかにしえたことは、一つの大きな収穫であった。従来の外部形態的研究においては、栄養器官、生殖器官がそれぞれ個別に記載されることが多く、生育相の転換すなわち生殖相への移行期における形態的变化は、多くの場合観察の対象とされてこなかった。その点本研究で得られた知見の中で、とくに雄穂の分化に先立つ葉的器官の存在が確認されたことは、発育段階的視点からの意義のみでなく、他のイネ科作物との比較形態学的視点からも重視さるべきものと考えられる。

トウモロコシでは、雄穂を含めた主茎軸全体を、小部分の形態単位に分ける試みが多く行われている。たとえば、栄養器官と生殖器官との相同関係を基準にした形態単位を、個体全体に適用しようという試みなどはその一つである

(Galinat, 1959)。この場合、個々の葉と、その着生部位の上に続く茎部分、およびその葉腋につく側芽、とをひとまとめにした形態単位が適当とされている。葉的器官を含む形態単位を考える場合にも、また器官相互の位置関係の相同性を考えた場合にも、この分け方にしがたの方が、成熟個体を理解しやすいことは確かである。

しかし本研究のようにおもに栄養器官を対象とし、要素内の器官の形態的な相互関係を、器官相互の発育・生長関係にまで拡大して問題としようとする場合には、本研究で採用した要素の見方は、極めて有効と考えられる。たとえば、葉原基が分化し、その葉縁が茎部分の反対側に達した頃、これに呼応して側芽の原基の分化が始まるとした規則性 (Sharman, 1942; Ledin, 1954) などは、このように規定した要素の概念を利用した方が適切に理解しうるように思われる。従来から個々の形態単位について、その生物学的な意味の正否が論議されてきたが

(White, 1979)、いかなる形態単位が適当であるかは、それぞれの観察目的に応じて決められるべきものであると考える。要はこうして得られた結果が、相互に比較検討される過程を通じて、広く植物界における諸体制のより深い理解に貢献するか否かにある (Rutishauser and Sattler, 1985)。

第2の成果として挙げられるのは、トウモロコシの各要素において、諸器官の分化および生育の順序を明確にしえたことである。これらの知見によって、トウモロコシの個体全体の体制の成立ちを、形態形成論的に明らかにするための基準を設けることができた。以下、まず本研究で得られた結果を再整理しておきたい。

まず葉原基が分化し、分化した原基の葉面が伸長・拡大して茎頂近傍をおおようになる。茎頂を中心として、分化した葉原基のちょうど反対側の部位に側芽の原基が分化を開始し、舌状の隆起としてその外形を明瞭に確立した。その後、葉原基の基部から1mmにみえない部分に帯状の葉関節が分化し、葉身と葉鞘が区別できるようになり、葉は原基段階から普通葉としての体制を整えた幼葉段階へと発育した。その後、葉身の先端が外部に出現し、これに対応してその葉と同一の要素の側芽は、プロフィールに内部が完全に取り囲まれ、芽としての形態を整えた。続いて葉身の長さ方向の伸長が停止した。このころ同一要素の節間の基部には1次根の分化が認められ、しばらくして葉身は展開を完了した。次いで葉鞘の長さ方向の伸長も停止し、さらに節間の伸長が停止したが、このころ分化を開始していた1次根が出現・伸長した。

個体全体の体制は、分化・形成時期が異なり、形態的にも異なる各要素が相互に積み重なることによって成り立つとも理解できよう。すなわち、主茎軸にそって向頂的にみれば、中位に位置する要素 (第2要素群に相当) では1次根の出現・伸長が、上位に位置する要素 (第3要素群に相当) では1次根に加えて側芽

の發育が、それぞれ抑制されるという特異性が認められた。

各要素群の境界をなす側芽・1次根の着生位置ならびにその發育形状に関しては、第3章で詳細に検討した。トウモロコシでは、主莖莖頂に順次向頂的に形成される葉原基の分化速度が早く、これに側芽および1次根の分化・發育の進行が追いつかないため、結果的に個体の發育にともない、側芽・1次根の着生位置は相対的に低位にとどまる様相を示した(第25~27図)。各要素ごとにみれば、側芽・1次根の分化および發育の進行は、葉の各種發育段階(葉関節の分化・葉身の出現開始・葉身の展開完了)の進行とほぼ対応していた(第25~28図)。

トウモロコシの葉の發育様式をみると、原基段階にとどまる葉の数、出現葉の内部にある葉の数、さらに展開を完了していない葉の数が、個体の生育の進行にしたがって、増加する点が特徴的であった(第19、25~28図)。水稻では、栄養生長期を通じて、これらの葉数が一定に維持される(山崎,1963a)点でトウモロコシの發育様式と異なっている。トウモロコシの葉において認められた固有の發育様式が、どのような生態的生理的意味をもつのかはいまのところ定かではない。しかしこのような葉の發育様式が、トウモロコシ固有の個体の体制を成立させる上で、重要な意味をもっているのではないかと考えられる。今後、イネ科作物全体を見通しながら、これらの関係を検討していくことによって、それぞれの個体の体制を解析する糸口が与えられるのではないかと期待される。

トウモロコシの各要素における器官の伸長に関しては、葉身から葉鞘、さらに節間から1次根へと続く「伸長の波(wave of elongation)」の存在が指摘されている(Sharman,1942)。また維管束などの組織の成熟の進行も、基本的にはこの波にしたがうという(Sharman,1942; Esau,1943)。これらの結果は、栄養生長期の材料を用いて得られたものである。生殖相への移行後も伸長を行っている高位の要素に属する器官については、上記した「伸長の波」の規則が若干ずれて、葉鞘と節間の伸長が同調することが知られている(Heimsch and Stafford,1952)。

本研究で用いた3品種における葉身、葉鞘、節間の伸長の様相は、第38~40図に模式的に整理されている。これらの模式図を利用して、葉身・葉鞘・節間の伸長経過についての上記した従来の知見との比較検討を行ってみたい。

最も基部側に位置する数要素では、Sharman(1942)の指摘通り、葉身の伸長停止後に葉鞘の伸長が開始していた。しかしより高位に位置する要素では、葉身と

葉鞘の伸長期には重なりがあった。これら高位の要素では、葉鞘と節間の伸長期にもまた類似した重なりが認められた。ただし葉身・葉鞘・節間ともに、伸長開始期および伸長停止期を基準にすれば Sharman (1942) のいう「伸長の波」がすべての要素を通じて連続して認められたとみてよい。すなわち、葉身→葉鞘→節間の順で伸長が開始し、持続し、やがて停止するという「伸長の波」の推移の様式が示されていた。

本研究で作成した模式図(第38~40図)をある時間断面できり、その時点における葉身、葉鞘、節間の伸長に認められる相互関係を整理すると以下のようなになる。栄養生長期においては、任意の第 n 要素の葉身長がほぼ伸長を停止した時点をも想定した場合、第 $(n-1)$ 要素の葉鞘長はほぼ同時に伸長を停止するという関係が存在する。伸長停止時期に認められるこの同時性は、雄穂分化前後まで持続するのが認められた。生殖生長期に移行するとこれらの関係は変化し、任意の第 n 要素の葉身長が伸長を停止した時点をも想定した場合、第 $(n-2)$ 要素の葉鞘長がほぼ伸長を停止するという関係があり、さらに節間長については、第 $(n-4)$ 要素においてほぼ伸長を停止するという特徴が認められた。この同調的關係は雄穂抽出期直前まで持続する興味深い相互關連的な現象であった。

ついで興味深いことは、雄穂抽出期に先だって、高位のいくつかの葉身がほぼ一斉に伸長を停止するのが認められたことである。これに引き続いて高位の要素に属する葉鞘が、さらに少し遅れて高位の要素に属する節間が、葉身同様に集中的に伸長を停止するのが認められた。第3章第3節で示したように、これらの集中的な伸長の進行・停止という伸長様式により、とくに高位要素における葉身・節間の主茎軸にそった推移傾向を説明することが可能であった。なお、各器官で認められたこれらの集中的な伸長の停止が、いかなる要因で引き起こされるかについては、いまのところ明らかでない。しかし伸長停止の集中化が、上記した各要素における「伸長の波」と同様、極めて短縮した形であったが、葉身→葉鞘→節間の順で認められたことは興味深い点として挙げておきたい。

従来水稻では、任意の第 n 要素の葉身の伸長停止と、ひとつ下の要素の葉鞘との伸長がほぼ同時に起こることが知られている(潮古, 1962; 川原ら, 1968)。トウモロコシの栄養生長期における葉身、葉鞘の伸長パターンは、水稻におけるこの知見とほぼ一致していた。ただしトウモロコシでは生殖相への移行後に葉身、

葉鞘の發育様式は変化しており、この点は水稲とは異なる傾向を示していた。しかし一方で生殖相へ移行後雄穂抽出期までに認められた葉鞘と節間の伸長停止時期の關係は、水稲で認められる關係（根本, 1988）と類似していた。また高位の要素で器官の伸長が集中的に起こる点も水稲と同様であり（川原ら, 1968）、おそらく莖葉の器官相互に認められる伸長パターンは、イネ科作物にかなり共通に認められる現象ではなかろうか。

以上本研究では、個体の体制がいかにかたちづくられているのかを、トウモロコシ独自の發育様式とむすびつけて明らかにしようとした。得られた結果は、個体の体制の異なる3品種においてほぼ共通のものであったが、圃場条件という限られた範囲の実験であったため、厳密な検討に耐えない部分も少なからず残している。今後は、実験的な各種の処置も加え、さまざまな環境条件のもとで同様の観察を行い、本研究で得られた結果をさらに検証していきたいと考えている。

摘要

トウモロコシの栄養諸器官(葉、側芽、1次根)は、主茎軸上の着生位置によって、その形状や大きさを著しく異にしている。本研究では、トウモロコシの3品種(デントコーン、ポップコーン、スイートコーン)を対象として、主茎軸上における諸器官の発現位置および形態がどのように決まってくるかという問題、いわば個体の体制の決定にかかわる諸問題を、形態形成論的に明らかにしようと試みた。解析に際しては、個体あるいはシュートを一連の形態単位(要素)の反復構造とみなし、個々の要素において器官相互間に認められる発育秩序を検討した上で、主茎軸上における諸器官の最終形態の差異を、その形成時期と対応づけて明らかにしようと試みた。

1. 成熟個体における各器官の外部形態

個体の体制に関する基礎的なデータを得ることを目的として、トウモロコシの各器官(茎・葉・1次根)および器官系(側芽)の成熟時の外部形態が、主茎軸にそってどのように推移・変動しているかを明らかにした。

主茎の要素を構成器官の外部形態的な特徴によって大別すると、3つの要素群に分けるのが妥当と思われた。最も基部側の第1要素群は1次根の出現・伸長によって特徴づけられ、側芽は生殖器官を分化することなく枯死した。主茎軸の中ほどに位置する第2要素群では、1次根の出現・伸長が認められなくなる一方、側芽は生殖器官を分化するまでに発育し、その発育程度は向頂的に著しかった。先端に雄穂をつける第3要素群では、1次根はもとより側芽の発育も認められなくなり、専ら葉の形成のみが行われた。

葉身長、葉鞘長、節間長の主茎軸にそった推移は以下の通りであった。葉身長は向頂的に増加し最大値を示した後、止葉まで向頂的に減少した。一方葉鞘長と節間長はともに、ほぼ向頂的な著しい増加傾向を示した後、若干の変動はあったがほぼ同じ長さで推移していた。

2. 個々の器官の発育過程

個体の体制の決定過程を問題とする場合、その解析に必要な基礎的知見として、

個々の器官の發育過程を詳細に把握しておく必要がある。そこで経時的に材料を採取し、各器官が経過する發育段階の特徴を明確にすることを試みた。

主莖の普通葉はいずれも莖頂の基部に原基として分化し、その後葉関節を分化して葉身と葉鞘の区別がつくようになり、未分化の原基状態から普通葉の基本的な体制を整えた幼葉段階にすすんだ。その後葉身は急速に伸長しその先端が外部に出現した。さらに葉鞘が伸長して葉関節が外部に抽出し、葉身は展開を完了した。ついで葉鞘も伸長を停止し葉は外観的には成熟に達した。

主莖の莖頂において止葉の原基が分化する時期に相前後して、第5節間において節間伸長の開始が認められた。節間伸長の開始期は、観察した3品種で若干異なり、デントコーンとポップコーンでは止葉が分化する前の段階で、スイートコーンでは止葉が分化した後の段階であった。

主莖の莖頂は将来止葉となる葉原基を分化した後、その上部に普通葉の原基とは形態を異にする通常2枚の葉（葉的器官）の原基を分化した。これら2枚の原基は通常原基段階で留まっていた。一次枝梗ならびに雄性の小穂原基の分化は、葉的器官の頂端側の部分から始まり、向頂的に進む一方で向基的にも進行し、基部側に位置する2枚の葉的器官の葉腋においても分化が認められた。

側芽は主莖の普通葉の腋にふくらみとして分化を開始し、直ちに舌状の隆起となってその形態を明確にした。隆起の向軸側の部分にプロフィール（前葉）が分化し、次いで側芽の莖頂基部からは1/2葉序で葉原基が順次分化した。葉原基が2ないし3枚分化したとき、プロフィールが莖頂部や葉原基を完全におおい、側芽は芽としての形態を整えた。生殖器官を形成する側芽では1/2の互生葉序に次いで、向頂的に1/2以外の複雑な葉序で葉原基を分化し、さらに多数の葉原基が軸方向に6~8列の縦列をなして分化した。雌性の小穂原基の分化は、縦列をなして分化した最も基部側の葉原基の腋から始まり、その分化は向頂的に進む一方、向基的にも進行し、縦列をなしていないより基部側に位置する葉原基の腋においても分化が認められた。

1次根は主莖の基部側の要素で認められるが、その分化は外観的には節間の基部に白い斑点として確認された。その後、白い斑点は徐々に盛り上がって隆起状を呈し、さらに葉鞘を突き破って外部に出現・伸長した。

3. 個体の体制の決定

以上得られた結果を基準とし、多様な形態をもつ諸器官からなる個体の体制の決定過程を検討した。具体的にはまず、諸器官の発育経過を要素ごとに観察した上で、側芽および1次根の最終的な形態が大きく変化する茎軸上の位置（前記3要素群の境界）が、どのような過程を経て決定してくるのかを検討した。さらに各要素における葉身長、葉鞘長、節間長の伸長経過を観察し、成熟個体における主茎軸にそったこれらの諸器官の推移傾向の決定過程を明らかにした。

調査したいずれの品種においても、順調な栄養生長期の後、①主茎茎頂での葉的器官の分化、次いで、②最上位の側芽における1/2以外の葉序の葉原基の分化、さらに、③雌性の小穂原基の分化、が順次認められた。葉的器官の分化終了までに要する日数は、総要素数（総葉数）の増加とともに長くなっていた。

第2要素群と第3要素群の境に当たる最上位の側芽の着生位置は、主茎の茎頂において葉的器官が分化を終了した時点（雄穂の分化の開始期に当たる）において、舌状の隆起にまで発育していた側芽のある要素に相当していた。さらに側芽が舌状の隆起にまで発育する主茎軸上の位置を検討した結果、個体の発育にとともに、主茎茎頂における葉原基の分化の進行と対比して、舌状の隆起に達する側芽の位置が相対的に低位にとどまる傾向が強くなることを明らかにした。

最終的に生殖器官を分化しない側芽の位置の決定過程を検討した結果、葉的器官の分化終了時（雄穂の分化開始期）までに、芽としての形態を整えていた側芽がこれに相当していた。さらに側芽が芽としての形態を整える主茎軸上の位置を検討し、これが主茎茎頂における葉原基の分化の進行と対比して、相対的に低位にとどまることを明らかにした。

第1要素群と第2要素群の境に当たる1次根の出根最上位要素の決定過程を検討した結果、その要素は、最上位の側芽に1/2以外の葉序の葉原基が認められる時期までに、1次根の分化が外観的に認められている要素とほぼ一致していた。1次根の分化が認められる要素は、個体の生育の進行にしたがって、相対的に低位にとどまる傾向を示した。

一方、各要素における葉身、葉鞘、節間の伸長経過を観察した結果、個々の要素では葉身→葉鞘→節間の順に伸長が進行していた。要素相互の伸長経過を検討すると、雄穂抽出期に先だって、まず伸長中にある高位の5～7枚の葉身がほぼ

一斉に伸長を停止するのが認められた。これに引き続いて同一要素の葉鞘、さらに節間においても同様に、ほぼ一斉に伸長を停止するのが認められた。また一斉に伸長を停止するのが認められたこれらの要素では、これに先立って葉身、葉鞘、節間のいずれにおいても、伸長速度の低下の認められる場合が多かった。成熟個体における葉身、葉鞘、節間の主茎軸にそった推移傾向は、これらの発育様式によって規定されている側面が大きいものと思われた。

以上本研究では、トウモロコシの個体の体制の成立過程をトウモロコシの諸器官に認められる固有の発育様式と結び付けて明らかにしたものである。側芽・1次根の着生位置は、要素を構成する諸器官の分化・発育時期が異なるという、時間軸を基準とした発育秩序を考慮することによって、また葉身長・葉鞘長・節間長の推移傾向は、雄穂抽出期と相前後して認められる諸器官の伸長の一斉停止、およびそれに先立つ伸長速度の低下とによって、それぞれ説明されるものと考えられた。

謝辞

本研究は、東京大学農学部栽培研究室において、東京大学教授・山崎耕宇博士の指導のもとに行われたものである。研究の遂行から本論文の作成まで懇篤なる指導を賜った同博士に謹んで感謝の意を表す。

また、論文のとりまとめにあたって、校閲の労をとられた東京大学助教授・森田茂紀博士および有益なる助言をいただいた同助手・根本圭介博士に厚く敬意を表す。

さらに、研究の遂行に際し、多方面にわたって援助を賜った東京大学助手・阿部 淳氏に心からお礼を申し上げるとともに、多大の便宜を与えられた新潟大学助教授・伊東睦泰博士ならびに李建民氏、姜始龍氏をはじめとする栽培研究室の大学院、学部学生諸氏にも感謝の意を表したい。

引用文献

- Abbe, E.C., L.F. Randolph and J. Einset 1941. The developmental relationship between shoot apex and growth pattern of leaf blade in diploid maize. *Amer. J. Bot.* 28:778-784.
- Abbe, E.C. and B.O. Phinney 1951. The growth of the shoot apex in maize: External features. *Amer. J. Bot.* 38:737-744.
- Allsopp, A. 1965. Heteroblastic development in cormophytes. In *Encyclopedia of Plant Physiology* (Ed) W. Ruhland, Springer, Berlin. Vol. 15, 1172-1221.
- Allsopp, A. 1967. Heteroblastic development in vascular plants. *Advance. Morphogenesis* 6:127-171.
- Anderson, E. 1944. Homologies of the ear and tassel in *Zea mays*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 31:325-343.
- Arber, A. 1934. *The Gramineae: A study of cereal, bamboo, and grass.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Ashby, E. 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. I. An essay on leaf shape. *New Phytol.* 47:153-176.
- Batley, N.H. and R.F. Lyndon 1990. Reversion of flowering. *Bot. Rev.* 56:162-189.
- Becraft, P.W., D.K. Bongard-Pierce, A.W. Sylvester, R.S. Poethig and M. Freeling 1990. The *liguleless-1* gene acts tissue specifically in maize leaf development. *Dev. Bio.* 141:220-232.
- Bonnett, O.T. 1940. Development of the staminate and pistillate inflorescence of sweet corn. *J. Agric. Res.* 60:25-37.
- Bonnett, O.T. 1948. Ear and tassel development in maize. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 35:269-287.
- Bonnett, O.T. 1953. Developmental morphology of the vegetative and floral shoots of maize. *Illinois Agric. Exp. Sta. Bull.* 568.
- Bonnett, O.T. 1966. Inflorescence of maize, wheat, rye, barley, and oats:

- their initiation and development. Illinois Agric. Exp. Sta. Bull. 721.
- Cheng, P. C., R. I. Greyson and D. B. Walden 1983. Organ initiation and the development of unisexual flowers in the tassel and ear of *Zea mays*. Amer. J. Bot. 70:450-462.
- Etter, A. G. 1951. How kentucky bluegrass grows. Ann. Missouri Bot. Gard. 38: 293-375.
- Erickson, R. O. 1976. Modeling of plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 27: 407-434.
- Esau, K. 1943. Ontogeny of the vascular bundle in *Zea mays*. Hilgardia 15: 327-356.
- Evans, M. W. and O. Grover 1940. Developmental morphology of the growing point of the shoot and the inflorescence in grasses. J. Agric. Res. 61 :481-520.
- Galinat, W. C. 1959. The phytomer in relation to floral homologies in the American *Maydeae*. Bot. Mus. Leaflets, Harvard U. 19:1-32.
- Goebel, K 1898. Organography of Plants, Pt. 1. Transl. Balfour, I. B., 1900. Oxford University Press, Oxford. 139-148.
- Greyson, R. I. and D. B. Walden 1972. The ABPHYL syndrome in *Zea mays*. I. Arrangement, number and size of leaves. Amer. J. Bot. 59:466-472.
- Greyson, R. I., D. B. Walden and W. J. Smith 1982. Leaf and stem heteroblasty in *Zea*. Bot. Gaz. 143:73-78.
- Hay, R. K. M. and E. J. M. Kirby 1991. Convergence and synchrony - a review of the coordination of development in wheat. Aust. J. Agric. Res. 42:661-700.
- Heimsch, C. and H. J. Stafford 1952. Developmental relationships of the internodes of maize. Bull. Torrey Bot. Club 79:52-58.
- Helms, T. C. and W. A. Compton 1984. Ear height and Weight as related to stalk lodging in maize. Crop Sci. 24:923-924.
- Hoppe, D. C., M. E. McCully and C. L. Wenzel 1986. The nodal roots of *Zea*: their development in relation to structural features of the stem.

Can. J. Bot. 64:2524-2537.

- 伊藤美環子・宗形信也・高橋肇・中世古公男 1991. トウモロコシにおける雌穂の
發育過程と退化現象について. 育種・作物学会北海道談話会会報 31:26.
- 片山佃 1952. 稲・麦の分蘖研究. 養賢堂, 東京.
- Kaufman, P.B. 1959. Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf
histogenesis. *Phytomorpha*, 9:277-311.
- Kaufman, P.B. 1960. Quantitative studies on stem development in rice
(*Oryza sativa* L.). *Indian J. Agric. Sci.* 30:233-249.
- 川原治之助・長南信雄・和田清 1968. 稲の形態形成に関する研究 第3報 葉
穂, 稈の伸長の相互関係および稈の分裂組織について. 日作紀 37:372-383.
- 川田信一郎・山崎耕宇・石原邦・芝山秀次郎・頼光隆 1963. 水稻における根群の
形態形成について. とくにその發育段階に着目した場合の一例. 日作紀 32:
163-180.
- 川田信一郎・原田二郎・山崎耕宇 1978. 水稻茎部に形成される冠根始原体の数お
よび直径について. 日作紀 47:644-654.
- Kiesselbach, T.A. 1949. The structure and reproduction of corn. *Nebraska
Agr. Exp. Sta. Research Bull.* 161.
- Kiesselbach, T.A. 1950. Progressive development and seasonal variations
of the corn crop. *Nebraska Agr. Exp. Sta. Research Bull.* 166.
- Ledin, R.B. 1954. The vegetative shoot apex of *Zea mays*. *Amer. J. Bot.* 41:1
1-17.
- Martin, E.M. and W.M. Harris 1976. Adventitious root development from the
coleoptilar node in *Zea mays* L. *Amer. J. Bot.* 63:890-897.
- Martin, J.M. and A.L. Hershey 1935. The ontogeny of the maize plant- the
early differentiation of stem and root structures and their
morphological relationships. *Iowa State Coll. J. Sci.* 9:489-503.
- 松島省三 1957. 水稻収量の成立と予察に関する作物学的研究. 農技研報告 A5:
1-271.
- McDaniel, C.N. 1984a. Competence, determinatin and induction in plant
development. In *Pattern Formation: A Primer in Developmental Biology*

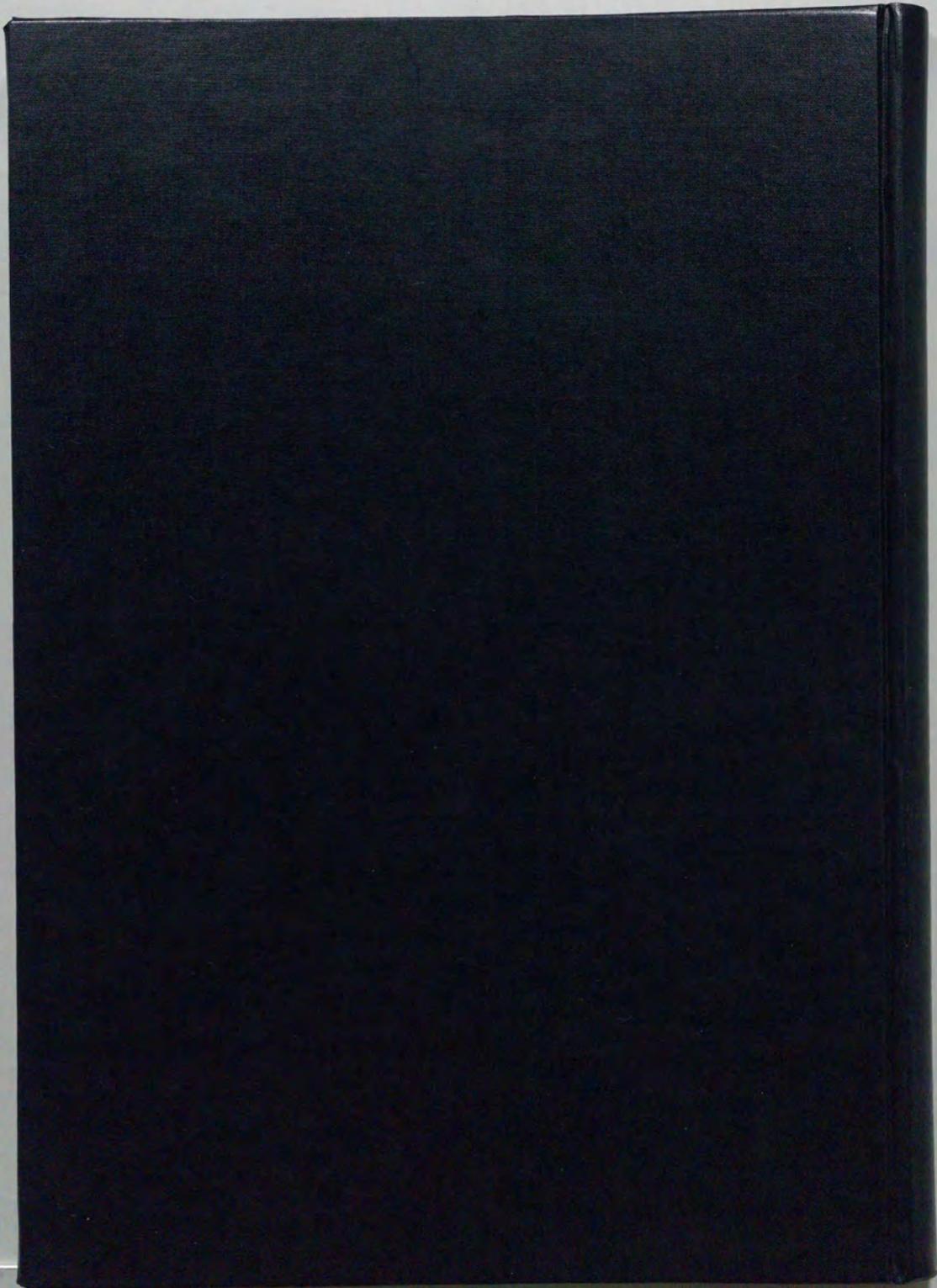
- (Ed) G.Malacinski, Macmillan Co., New York. 393-412.
- McDaniel, C.N. 1984b. Shoot meristem development. In *Positional Controls in Plant Development* (Ed) P.W.Barlow, D.J.Carr, Cambridge Univ. Press, Cambridge. 319-347.
- 中元朋実・山崎耕宇 1988. 雑穀類の栄養器官および通導組織間の量的相互関係 第1報 要素構造からみた雑穀類の形態. 日作紀 57:476-481.
- 根本圭介 1988. 水稲における茎の発育に関する研究. 東京大学学位請求論文.
- 根本圭介・山崎耕宇 1986. 水稲主茎における茎の伸長, 肥大と1次根の形態との関係. 日作紀 55:352-359.
- Poethig, R.S. 1988. Heterochronic mutations affecting shoot development in maize. *Genetics* 119:959-973.
- Rood, S.B., R.D.Pharis and D.J.Major 1980. Changes in the endogenous gibberellin-like substances with sex reversal of the apical inflorescence of corn. *Plant Physiol.* 66:793-796.
- Ruget, F. and J.B.Duburcq 1983. Developpement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maiz: stades de differenciation, nombre de fleurs. *Agronomie* 3:797-808.
- Rutishauser and Sattler 1985. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations. *Bot. Jahrb. Syst.* 107:415-455.
- 佐藤庚 1959. 稲の組織内澱粉に関する研究. 第6報 高節位側芽の生長について. 日作紀 28:30-32.
- 佐藤庚・佐々木秀一 1987. トウモロコシの腋芽の発達過程とその品種間差. 日作紀 56:345-350.
- 瀬古秀生 1962. 水稲の倒伏に関する研究. 九州農試彙報 7:419-499.
- Sharman, B.C. 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. *Ann. Bot.* 22:245-282.
- Sharman, B.C. 1947. The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Graminae. *New Phytol.* 46:20-34.
- Stephen, S.G. 1948. A comparative developmental study of a dwarf mutant

- in maize, and its bearing on the interpretation of tassel and ear structure. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 35:289-299.
- Stevens, S. J., E. J. Stevens, K. W. Lee, A. D. Flowerday and C. O. Gardner 1986. Organogenesis of the staminate and pistillate inflorescences of pop and dent corns: Relationship to leaf stage. *Crop Sci.* 26:712-718.
- Sunderberg, M. D. and A. R. Orr 1986. Early inflorescence and floral development in *Zea diploperennis*, diploperennial teosinte. *Amer. J. Bot.* 73:1699-1712.
- Sunderberg, M. D. and A. R. Orr 1990. Inflorescence development in two annual teosintes: *Zea mays* subsp. *mexicana* and *Z. mays* subsp. *parviglumis*. *Amer. J. Bot.* 77:141-152.
- Urano, K., S. Sakaguchi and Y. Tanaka 1958. Relation of photoperiod to diecision of topmost ear-producing node in *Zea mays* L. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 27:103-105.
- Warrington, I. J. and E. T. Kanemasu 1983. Corn growth response to temperature and photoperiod. I. Seedling emergence, tassel initiation and anthesis. *Agron. J.* 75:749-754.
- Weatherwax, P. 1918. The origin of maize. *Bull. Torrey Bot. Club* 45: 309-342.
- Weatherwax, P. 1930. The ontogeny of the maize plant. *Bull. Torrey Bot. Club* 57:211-219.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:109-145.
- 山崎 耕宇 1960. 生育条件を異にした場合の作物の形態発生に関する基礎的研究. II. 水稲・小麦における分けつ芽の発生について. *日作紀* 28:262-265.
- 山崎 耕宇 1963a. 水稲の葉の形態形成に関する研究 I 葉の発育経過に関する一般的観察. *日作紀* 31:371-378.
- 山崎 耕宇 1963b. 水稲の葉の形態形成に関する研究 II 葉位を異にした場合の葉の発育の相違について. *日作紀* 32:81-88.
- 山崎 耕宇・婦山長憲 1982. トウモロコシ根系を構成する1次根の外部形態および

その伸長方向. 日作紀 51:584-590.

吉田稔 1973. トウモロコシの草型基本形質に関する研究. I 器官別生長について.

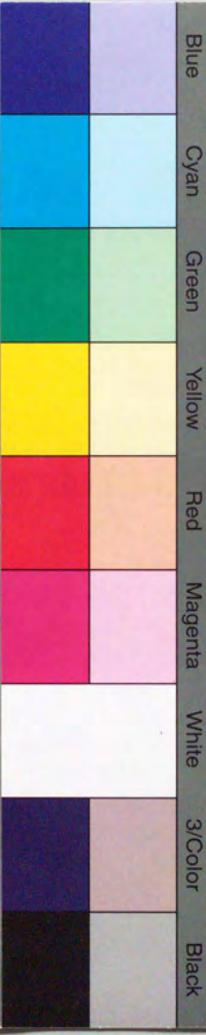
北大農邦文紀要 9:87-97.





Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 **M** 8 9 10 11 12 13 14 15 **B** 17 18 19

