

イネにおける穂の形態形成

V 穂の分枝型とその形成過程

松 葉 捷 也

(農林水産省野菜試験場)

Morphogenesis of the Panicle in *Oryza sativa* L.

V Branching types of the panicle and their formations

Katsuya MATSUBA

(Vegetable and Ornamental Crops Research Station,
Minist. of Agric. For. & Fisheries)

緒

言

先に、一次枝梗穂における小穂の様々な着生方式を分析し、それらの構造及び形成過程を統一的に説明した。⁴⁻⁶⁾残る大きな課題は、一器官としての穂の構造とその形成過程を総合的に説明することである。既に、穂の発育経過や着粒数に関する知見は、詳しく報告されている。例えば、着粒数あるいは枝梗数の変動と栽培条件との関係は広く調査されている。しかし、この変動を媒介する機構については、^{1, 2)}考察があるに過ぎない。

本報告では、この様な研究の経過を念頭に置きながら、一次枝梗穂の構造の着生位置による差異及びジベレリン処理によるその変化を分析して、上述した課題を果したい。また、併せて本研究に一応のまとめを着けたいと考える。

材 料 お よ び 方 法

材料は、³⁻⁵⁾I ~ III 報と同じである。その他、1967年に同様に栽培した数品種をも材料とした。穂の調査の項目及び方法は、I 報に述べた通りで、結果は1穂ごとに1枚の調査用紙に図示した。本報告では、特に各穂における一次枝梗総数及び各一次枝梗が有する節（二次側枝起点）数に注目した。さらに、調査した穂の一部については、III 報の「用語の定義と調査結果の表示方法」に従って調査表を作成し、その構造を詳しく分析した。

結

果

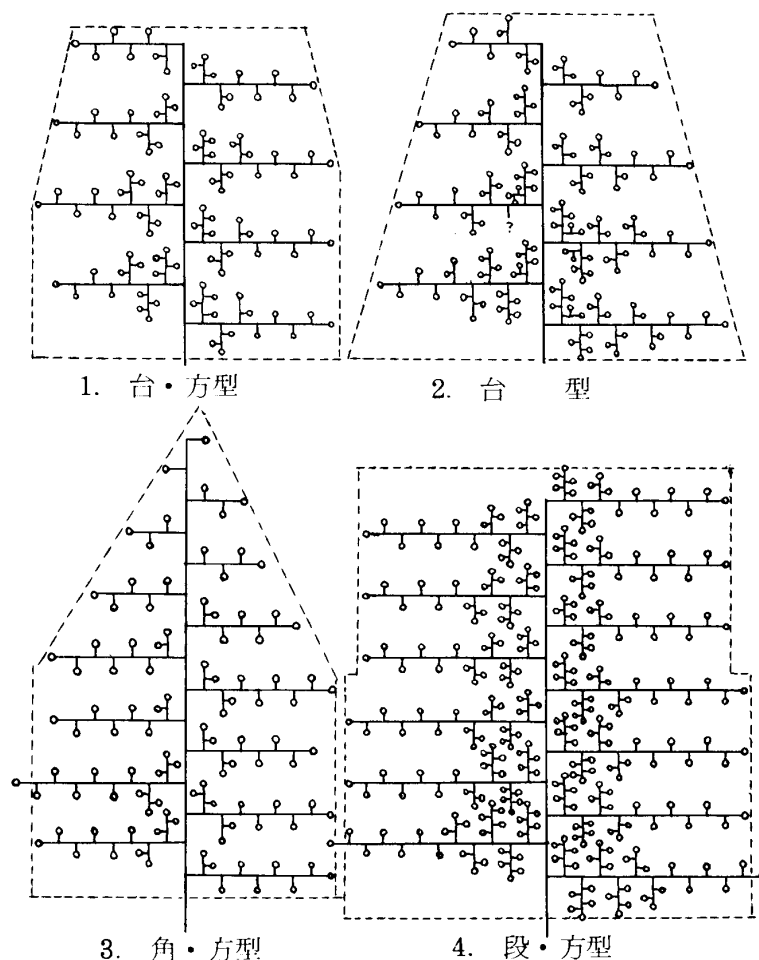
筆者はかつて、水稻20数品種に渡り数百本の穂の構造を詳細に調査する機会に恵まれた。その間に、穂には数種の型があると考えられるようになった。また、幼穂分化期前後のジベレリン処理によって、これらの型及びその出現頻度が変化することも認めた。

ここでいう穂の型とは、第1図のように調査の結果を図示した時、一次枝梗総数と各一次枝梗が有する

節数（以後、「一次枝梗節数」と略称する）との二要素だけで決定される穂の輪郭を、幾何学的図形に近似して得られる型（第1図の破線図形）で、これを「穂型」と仮称しておく。このような近似が成立するのは、穂型の左右の輪郭を決定する一次枝梗節数が、向基的に見てほぼ連続的に増加する部分とほぼ一定する部分とに分れるためである。この点が、本報告における分析の一対象である。

穂型の種類は、典型的に表現すれば、目下5種が認められる。すなわち、1) 二等辺三角形が長方形に重なった型（略称：角・方型）、2) 長方形型（同：方型）、3) 二段に長方形が重なった型（同：段方型）、4) 等脚台形が長方形に重なった型（同：台・方型）、そして等脚台形型（同：台型）である。

第1図に、方型を除くこれらの実例を示した。



第1図 イネの穂型の種類（図中、○印は小穂を示す）

1. Vialone nano, 2. Vialone nano (GA処理区),
3. 東海旭 (GA処理区), 4. Pokkari

穂型の内、台・方型が通常最もよく見られる。この型には、最下位一次枝梗の節数が1（まれに2）増減したものも含めた。角・方型は、無処理区でもたまに出現するが、幼穂始原体分化期直前のジベレリン（GA）処理区に比較的多く見られた。また台型は、一次及び二次枝梗始原体分化期のジベレリン処理区に出現した。方型の例は多くはなかったが、一次枝梗総数が減少する点特徴がある。大きな穂を出す外国稲Pokkariでは、段方型が極めて多かった。なお、ジベレリン処理によって、一次枝梗総数あるいは一次枝梗節数が増加し、台・方型は大きくなる傾向を示した。この場合、節数の増加は下位の一次枝梗で顕著に見られた。

本報告で看過できないのは、着生位置が隣接した一次枝梗穂には同一構造のものが少ない事実である（第1図参照）。さらに、三次小穂数に1、2の増減があるだけで構造はほぼ同一の一次枝梗穂は、方型部分を有する穂ではかなり多かった。

考

察

1. 穂型とその形成過程

穂型は、一次枝梗節数の着生位置による変化を視覚化したものとも言える。この節数は、さらに二次枝梗を分枝する節数と二次小枝梗を分枝する節数とに区別されるが、考察の前半ではこの区別を捨象する。

松葉-イネにおける穂の形態形成 (V)

そして、各一次枝梗節数と一次枝梗総数との二要素に注目して、穂の骨格とその形成過程を問題としたい。穂型の種類は、二要素の内、各一次枝梗節数の向頂的变化によって決定される。方型にはこの変化がなく、台型はほぼ1節ずつ減少する。台・方型はこの両者の性格を合せ持ち、角・方型はその極端なものと思なし得る。これに対して、穂型の大きさは二要素で決定され、一次枝梗総数はその高さを決め、各一次枝梗節数はその幅を決める。

では幼穂の発育経過の中で、穂型はどのように決定されるのであろうか。まず一次枝梗始原体の総数は、最終的には幼穂の生長点が生長を停止した時点で決まる。角・方型では、一次枝梗総数（一次小枝梗数も含む）がかなり多くなる。これは、上述した生長点の生長停止が延期された場合に出現すると考えられよう。しかし、この生長停止は不可避のようで、最上位一次小枝梗の分枝節が穂軸先端となっていた。このため、厳密には角・方型は台・方型の極端なものと思なし得るのである。

次に、各一次枝梗節数は、最終的には二次枝梗始原体分化初期以降の数日間に決定されると考えられる。では通常の穂型である台・方型は、どのようにして形成されるのか、二次枝梗始原体分化初期には、一次枝梗始原体相互の間で、分化の順序と生長の順序とが逆転するとされている。⁸⁾ すなわち、一幼穂において、一次枝梗始原体は向頂的に分化するが、中・下位の同始原体は最上位の同始原体が分化するのを待ってほぼこれと同時に生長を開始し、二次枝梗始原体の分化では最上位の始原体の方が先行するという。その結果出現してくる穂型が、台・方型であるということになる。しかし、以上のような発育経過からすれば、出現する穂型はいわば逆台型あるいは逆台・方型になるはずと考えられないだろうか。

この一見矛盾する現象を統一して説明するには、各一次枝梗始原体生長点の生理的令を考慮に入れる必要がある。一例を引けば、イネの同次分けつの葉数は向頂的にはほぼ1葉ずつ減少する。²⁾ これは、分けつ生長点の生理的令の反映と考えられている。⁹⁾ そこで、一次枝梗始原体生長点も本来はかような生理的令を持つと考えるのである。この生理的令とは、量的に見れば、二次側枝の分化可能数のことで、下位の一次枝梗始原体生長点ほど多く、多いほど若いことになる。最上位の一次枝梗始原体生長点は、生理的令は最も古く、逆に時間的令は最も若いと言える。このように考えると、台・方型の台型部分は、生理的令が直接に、あるいはほぼ直接に現われたものと説明し得る。方型部分は、しかし、生理的令のみではその出現を説明し得ない。この説明には、先述した「逆転」を含む幼穂の発育経過の中で生理的令をとらえる必要がある。

一体、二次枝梗始原体分化初期に、一次枝梗始原体の間に現われる分化の順序と生長の順序の逆転現象とは何であろうか。下位の一次枝梗始原体が分化後直ちには生長を開始せず、幼穂の生長点が生長を停止した後にこの逆転が起ることから見て、そこには、先にも言及したように、頂芽優勢（その裏返しとしての側芽抑制）、あるいは側芽の内因的休眠に類する機構が介在していると推測できる。他方、一般にイネの穂をも含む様々な円錐（複総状）花序の内、これらの原型と思なされている典型的な円錐花序に近い花序の形成過程では、このような生長の一時的停止はなく、下位の一次側枝ほど節数が多くなる。⁷⁾ これに類する分枝は、イネの分けつ体系でも見られる。

このように考えて見ると、先述した逆転現象は、イネの進化史上比較的新しい時期に現われたものとみて、イネの穂も本来は典型的な円錐花序であったと仮定することも可能であろう。この花序は、穂型でみると二等辺三角型となるが、それが現実の幼穂の発育経過において修正され、通常は台・方型となり、時

として他の穂型になると考えると、穂型の形成が統一的に説明できるようになる。つまり、台・方型の方型部分は、中・下位の一次枝梗始原体の生長がその分化直後に一時停止する間に修正を受けて出現してくると見なすのである。この見方を以下において検討してみる。

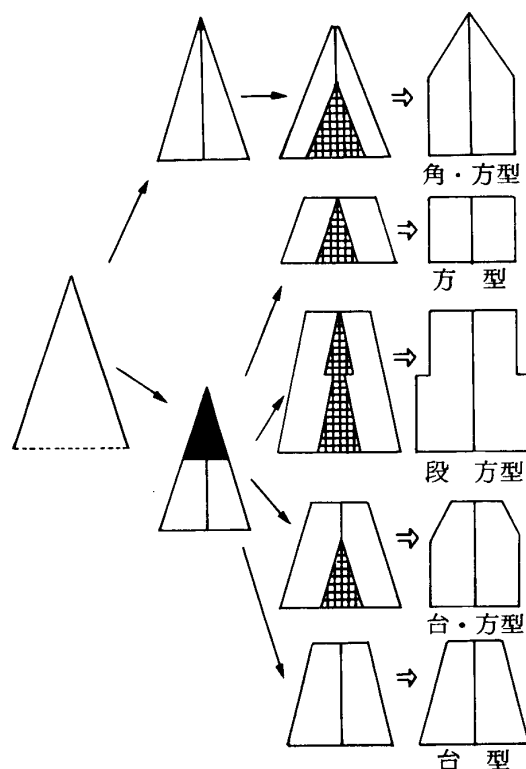
ジベレリンが植物の生育を調節する上で重要な役割を果たしていることは周知のことであるが、イネでは、内生ジベレリンを増加させるチッ素¹⁰⁾施用によって着粒数が増加することが知られている。また、幼穂形成期のジベレリン処理によっても着粒数が増加する。双方とも、着粒数の増加は、主として中・下位一次枝梗における二次枝梗の増加に強く関連している。さらに、着粒数が決定される幼穂形成期には、イネの内生ジベレリン含量は減少し、

これ以前の分けつの分化が盛んである分けつ初期にその含量のピークがあることが知られている。これらを合せ考えると、内生ジベレリンの相対的不足が、幼穂の生長点の生長停止及び中・下位一次枝梗始原体の生長の一時

的停止に関与し、二等辺三角形型の穂型の修正をひきおこしている可能性が強いといえよう。

ただし、この修正は、一度分化した器官が退化する形での修正ではなく、生長点のまま生長が永久あるいは一時的に停止する形での修正である⁶⁾と考える。つまり、前報でも述べたように、生長が一時停止する間に生理レベルでは、器官分化なしの生理的令の老化(分化可能側枝数の減少)がある⁶⁾と考える。また、この老化は下位の一次枝梗始原体ほど早く始まっていると考えられる。従って、各一次枝梗始原体がほぼ同時に生長を開始する時には、生長の一時停止がないと考えられる上位数本を除き、それらの生理的令はほぼ同じになっており、結局実際に分化する二次側枝数はほぼ同じになると説明し得る。これで、隣接した着生位置に同一構造の一次枝梗穂がよく出現することも理解できるし、それらの一次小穂の開花日が良く揃うことも説明がつく。この見方の実証には、一次枝梗始原体の分離培養試験があろう。

以上の検討を総合して、穂型の形成過程を模式化すると、第2図となる。ただこの図では、幼穂の生長点の生長停止による一次枝梗総数の最終的決定と、一次枝梗始原体生長点の一時的生長停止による一次枝梗節数の決定とを分離して図示したが、現実にはこの2つの過程は同時進行しているのである。なぜなら一次枝梗総数が決定された時点では、各一次枝梗始原体に分化する二次側枝(節)数は、既にその生理的令に応じて潜在的に決定されていると考えられるからである。なお、穂型の大きさの決定要因等に関する考察は、今後の課題としたい。



第2図 イネの穂型の種類とその形成過程に関する仮説
黒ぬりの部分は、幼穂生長点の生長停止による欠落、格子目の部分は、一次枝梗始原体生長点の生長が一時停止することによる欠落を各々意味する。

2. 分枝型論

穂型が二等辺三角形型となる穂は、典型的な円錐花序以外にはあるまい。ここでの問題は、その具体的構造、換言すれば具体的な分枝の型式（以後、「分枝型」と称す）である。以下これを考察するが、その前にイネの分けつ体系の分枝型を見ておきたい。

1) イネの分けつ体系の分枝型

佐藤¹⁾及び本田・尾田²⁾は、共にイネの主稈と分けつにおける葉分化の相関を調べ、一般に主稈で n 葉が分化する時には、 $(n-2)$ 葉側芽が膨起し、かつ $(n-3)$ 葉側芽では前出葉が、 $(n-4)$ 葉側芽では第1本葉がそれぞれ分化し、以下各側芽ではほぼ1葉ずつが増加することを見出した（第3図）。後者はこの相関を普遍的に、「同分化葉性」と称した。本報告ではこの知見を、片山の記号²⁾によって、「同分化葉性： $n/0 = 1/n-4$ 」（ 0 ：主稈。ただし、この相関は主稈・一次分けつ間に限らない。）と略述する。

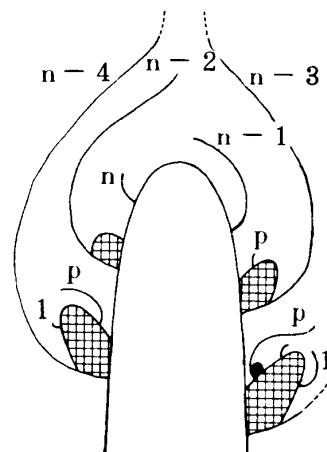
これより先、片山²⁾が提起したいわゆる同伸葉理論は、氏自身の総括によれば以下の2つの事柄に基づく。「第一、主稈と分蘗に於ける総ての葉と分蘗の出現は、極めて規則正しく、常に一定の間隔を保って行われる。

第二、1株全体の主稈及び総ての分蘗は、同時に出現する数枚の葉——同伸葉——によって構成されている。」

氏はまた、「断定は他日に譲る」としながらも、「総ての分蘗第1葉の分化は、ことごとく相対葉の分化と同時である²⁾」と推定している。周知のように、第一の事柄は略述すれば、「同伸葉性： $n/0 = 1/n-3$ 」となろう。また第二の事柄では、要するに総ての分けつの止葉及び主稈の止葉は同伸葉である、としている。しかし、氏の推定に反して、同伸葉と同分化葉とは1葉ほどズレることが同分化葉性の知見によって判明した。

とは言え、規則的な現象としての同伸葉性は、同分化葉性と共に現存していることに変わりはない。賛否は別として、このズレに説明を与えているのは、本田・尾田¹⁾のみのようである。氏は、同伸葉性と同分化葉性とは、各々伸長と分化という異なる局面における規則性であること、及び後者は前者とは無関係に成立していることを明示した。これらの知見を踏えて、以下で同伸葉理論を少しく分析する。

同伸葉理論の最も重要な実測資料は、片山著『稲・麦の分蘗研究』（1951年）の“第12表 主稈と各次各号分蘗の各葉出現期”（同書P40-41. 以後「第12表」と略称する）であろう。またその理論的帰結は、同書の“第29表 稲麦の「標準株」の同伸葉、同伸分蘗一覧表”（P116. 以後「第29表」と略称する）と見なし得る。この両表を比較対照すると、対応する二次、三次有効分けつの葉数が、規則的なズレを示している。このズレとは、（実測葉数－理論葉数）で見た。「第12表」は、7株の調査結果をまとめているため、各実測葉数には大部分1葉の差がある。それで、大きい実測葉数を採ると、ズレは、二次有効分けつでは総て「1」、三次有効分けつでは大部分が「2」となっている。しかも、ズレは、実測葉数の平均値で見ても同様の規則性を示す。加うるに、三次有効分けつに限り、主稈止葉と同時出現すると見なし



母稈 n 葉の分化直後

第3図 母稈・側枝間における葉分化の相関（同分化葉性）

（佐藤¹⁾及び本田・尾田¹⁾に従って作図）
P：前出葉， 1：第1本葉，

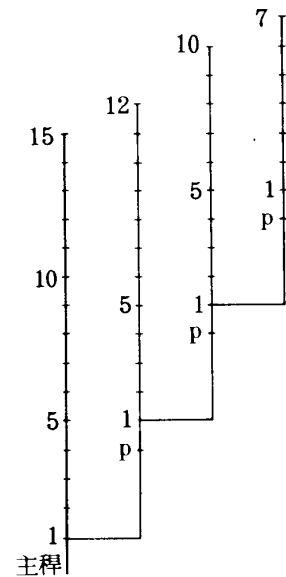
得るのは、片山の第二の事柄に反して、多くはその止葉より一節下位の葉となっている。氏は、これらのズレを総て誤差として説明したのであるが、果してそうであろうか。

結論から言えば、上述したズレを生む原因は、「第12表」が同伸葉性の実態（各葉出葉期）と葉分化の結果（各葉数）とを反映しているのに対し、「第29表」は同伸葉性の実態の理論的解釈のみを相関づけている点にある。当初片山は、「第29表」が葉分化の局面でも成立していると推定したので、その立場から上述したズレを誤差として説明したものと推察される。筆者は、氏のいう第二の事柄は、主稈の止葉と総ての分けつ止葉は同伸葉であると規定した点において、問題があると考ええる。

実際に、「第12表」から一例として、主稈及び一～三次の各一号分けつの葉数（順に、15, 12, 10あるいは9, そして7）を取り、同分化葉性： $n/0 = 1/n - 4$ の關係に各葉を乗せて図示すると、第4図となる。注目すべきは、母稈・側枝間（主稈・一次分けつ間、一次分けつ・二次分けつ間、等）で同分化葉を対比すると、母稈での葉分化完了後、側枝ではなお1, 2回の葉分化が残されていることである。この点を、「第12表」の全有効分けつに就いて調べたところ、同様のことが認められた。すなわち、葉分化の残りは、主稈に対して一次分けつでは大部分が1回、一次分けつに対しての二次分けつ及び二次分けつに対しての三次分けつでは、いずれも2回が多かった。つまり、大部分の同次分けつの止葉は同分化葉である。また、三次分けつでは、多くの場合主稈の葉分化完了後、なお5回の葉分化が残されていることになる。このことと同伸葉性との關係を説明することは別の機会に譲る。ここでは、先に指摘した三次分けつの止葉出葉期が片山の第二の事柄から見てズレている事実は、同分化葉性： $n/0 = 1/n - 4$ から見れば、必然性を持っていると説明し得ることを述べるに止めたい。

ここでは、同分化葉性： $n/0 = 1/n - 4$ に従った場合、母稈・側枝間に生じる葉分化完了時期の差を問題としたい。これは、生長点の生理的令に關係していると考えられるので、第1段階として、この差を次の様に規定して考察を進めることにする。先にも述べたが、まず生理的令を分化可能葉数で量的に把握することにする。次に、一般にある時点で $(n+1)$ 次茎の生長点が残す分化可能葉数を「残令」（残りの生理的令の意味）と仮称し、これと n 次茎の生長点の同一時点における残令との差を、 n 次茎に対する $(n+1)$ 次茎の「残令差」と仮に定義する（以後これを、 $(n+1)$ 次茎の残令差、と略称する）。この残令差の値が、 n 次茎に対する $(n+1)$ 次茎の葉分化完了時期の差を示すことになる。具体例を示す。結果論ではあるが、第4図の主稈と一次分けつで、前者の第4葉と後者の前出葉が分化した時点をとると、前者の残令は「11」、後者のそれは「12」となる。従って、この一次分けつの残令差は、 $12-11=1$ 、で「1」となる。繰り返すが、その意味するところは、主稈の葉分化完了後この一次分けつではなお1回の葉分化が残る、ということである。

次に第2段階として残令差を葉分化の局面で見るため、同分化葉性： $n/0 = 1/n - 4$ を模式図化した第3図で残令差を考えてみる。今、 n 葉分化直後の母稈の生長点の生理的令、すなわち残令が「x」



第4図 イネの分けつ体系における同分化葉性

（片山²⁾の調査資料を使用）

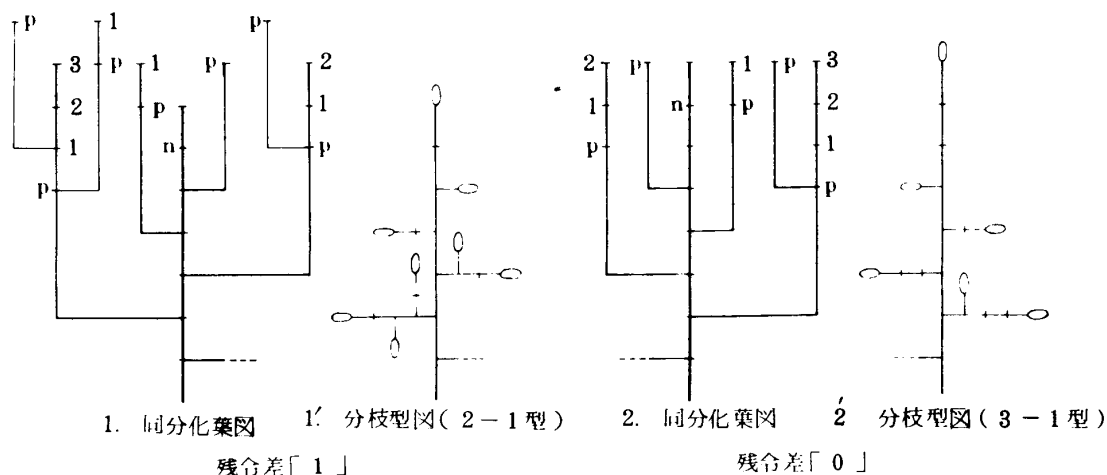
水平位置が同じ葉が同分化葉，p：前出葉，

松葉－イネにおける穂の形態形成 (V)

あるとする。また、残令は葉分化のたびに1葉ずつ減少（老化）するものと仮定する。この時、一般に残令「 x 」がそのまま、しばらく後に膨起してくるはずの n 葉側芽の生長点に伝達され、その生理的令となる場合を考えてみる（尾田⁹⁾は、一般的にこのような可能性があるとしている）。すると、 $(n-1)$ 葉側芽の生長点の生理的令は $(x+1)$ となり、 $(n-2)$ 葉側芽のそれは $(x+2)$ となる。また、 $(n-3)$ 葉側芽では合計としての生理的令は $(x+3)$ であるが、既に前出葉が分化しているので、その生長点の残令が $(x+2)$ となる。以下同様に見て、理論上、下位の側芽の生長点はすべて残令が $(x+2)$ となる。この上で、考察の単純化のために

$x=1$ として、葉分化とそれに伴う分枝を完全展開して同分化葉図を作成すると、第5図-1となる。この図で注目すべきは、各同次茎の最終葉が同分化葉で、かつ常に母程の葉分化完了時と側枝の葉分化完了時との間に2発生間隔の差が存在することである。この図は、実は母程の先端部周辺の同分化葉図に相当しており、ここでは先述した残令差の定義は適用不可となる。そこで定義を拡張する。すなわち、一般に同一時点において $(n+1)$ 次茎と n 次茎とが残す各々の発生間隔の差を、残令差と規定する。そうすれば、先述の定義と同様に、葉分化完了時期の差が算出できる。要するに、前出葉の下にある2つの假定節位を仮りに葉数として残令に算入すれば、先の定義に適用制限が付かなくなるのである。従って、上述の場合、残令差は「2」となる。

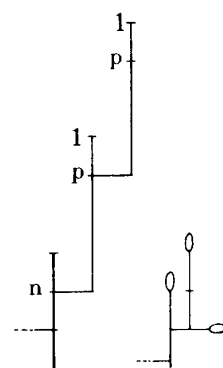
以上の検討から、残令差は、母程の生長点の生理的令が側芽の生長点に伝達される際の量的関係を示す指標になっていると考えられる。試みに、先述した第3図の時点で、 n 葉側芽の生長点に伝達された生理的令を先より1だけ減じて $(x-1)$ とすると、この場合の残令差は「1」となり、同じく $(x-2)$ とすると、その場合の残令差は「0」となる（各々第6図の1と2参照）。これらは、しかし、伝達される生理的令は常に x であり、抑制等その後の条件に応じて生理的令が葉分化なしに老化した結果とも考えられる。いずれにしても、残令差は生理的令の伝達の結果的に見た量的関係を示す指標となり得るであろう。



第6図 イネの分けつ体系における同分化葉性と分枝型（作図の仕方は第5図に同じ）

なお、第5, 6図において、同分化葉図の各側枝及び主稈の先に穂が直接着いたと仮定して、各々の分枝型の模式図を示した。

では、 n 葉側芽の生長点に伝達された生理的令が、母稈のそれより1だけ多い場合、すなわち1葉分若返る場合の残令差はどうなるであろうか。先と同様、 $x = 1$ として同分化葉図を描くと第7図となる。残令差は、「3」となっている。また、この分枝型は、実に興味あることには、単出集散花序に見られるもので、総状型の分枝をするイネでは通常出現しないと考えられる。このことから、第5図の残令差「2」の分枝型が、イネの分けつ体系における極限の分枝型であると判断し得る。この分枝型は、形の上から見ると、一般に n 次茎に分枝する単一の $(n+1)$ 次茎が常に1本で、この反復が特徴であるので、以後「1-1型」と呼ぶ。同様の見方から、第6図の1'及び2'の分枝型を、それぞれ「2-1型」及び「3-1型」と呼ぶことにする。



1. 同分化葉図 1'. 分枝型図

第7図 残令差「3」の分枝型
(分枝が2回の場合)

それでは、イネの分けつ体系に片山が考えたような意味での「標準株」があるとするれば、それはどのような分枝型をしているものか。「第12表」から判明した残令差は、一次分けつでは「1」が、二、三次分けつでは「2」が多かった。これは、比較的分けつが展開し易い直播栽培における結果である。その場合に、一次分けつの残令差が大部分「1」であったのだから、残令差がすべて「2」である1-1型が「標準株」であるとは考えにくい。従って残令差が「1」の2-1型が、少なくとも「標準株」と幹となっていると推定し得る。しかし、この点は今後の実証を待つところが大きい。なお、片山の標準株の分枝型は、2-1型となる。ただ、同伸葉図と同分化葉図とで見た場合には、最上位葉の並び方で互いに異なる。

2) イネの穂の分枝型

1)における考察から、分枝型の形成は、同分化葉性と残令差によって規定されていることが判明してきた。この知見に従って、イネの穂の分枝型を以下で考察して見たい。ただし、同分化葉性： $n/0 = 1/n-4$ は、穂内の苞葉及び穎の分化においても成立していると仮定する。⁶⁾Ⅳ報で報告したように、穂においても、少なくとも何らかの同分化葉性が存在している可能性がある。従ってたとえそれが、 $n/0 = 1/n-4$ でなかったとしても、以下の考察の基本は不変であると考ええる。

まず、苞葉分化と相違する点は、葉序を含め2, 3あるが、ここで問題となるのは、前出葉の有無であろう。穂では、内穎を除き、前出葉の存在は確認されていない。従って問題は、これを生理的令でどのように扱うかにあり、見方は2つ可能であろう。その1つは、生理的レベルでも存在しないと見て生理的令に加算しない見方。ただし、同分化葉性に従って前出葉に相当する節位は空位としておく。他は、分枝には関与しないが、生理的レベルでは存在すると見て生理的令に加算する見方である。

これらの正否は、一次枝梗穂先端部の一次小穂と最上位二次小穂との分枝関係を用いて検証し得る。今上述した各々の見方に立って、この分枝関係を同分化葉図に示すと、前者の見方は第8図-1に、後者は

注) この分枝型が、葉序が十字対生である花序で展開すると、二出集散花序になると考えられる。この一例として、宿根カスミソウがある。十分な観察をなお必要とするが、筆者の見た範囲では、その同分化葉性もイネと同じであった(未発表)

松葉イネにおける穂の形態形成 (Ⅴ)

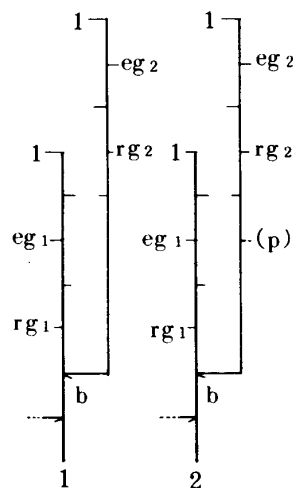
同図-2にそれぞれ相当する。両者とも、残令差は「3」となるが、これを苞葉分化の局面で見よう。この場合、いずれも二次小穂を腋生させる苞葉(図中、b)が、先の第3図での考察におけるn葉に相当すると考えてみると、その分化直後における母穂(一次枝梗)の生長点の残令は「5

(穎)」であったこと (仮説)

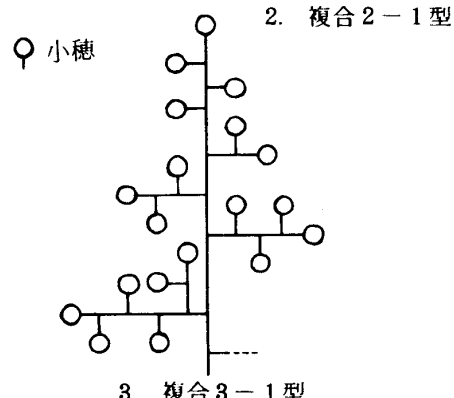
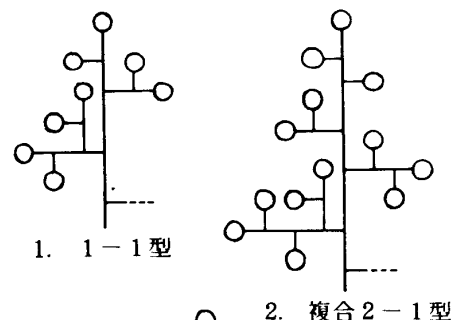
1: 前出葉の無い場合 2: 前出葉を仮定したもの
rg: 副護穎 eg: 護穎 1: 外穎
p: 前出葉 b: 苞葉

1では、側枝(二次小枝梗)上に母穂と同様5穎が分化するだけなので、伝達された生理的令は母穂の生長点の残令に等しかったことになる。他方2では、実質的には側枝上に6穎が分化することになるので、伝達された生理的令は母穂の生長点の残令より「1」だけ多くなければならない。つまり、この場合には側枝の生長点は生理的に若返る必要がある。先述したように、この様なことは、単出集散花序ではともかく、総状花序とみなし得る一次枝梗穂の先端部では通常起り得ない。従って、前者の見方が正当と考えられる。一方、詳細は省くが、この検討を下位の二次小穂にまで展開すると、前出葉のないイネの穂では、残令差がすべて「3」の分枝型が極限の分枝型であることが判明する。ただし、その型は、分けつ体系におけると同様、1-1型となっている(第9図-1。この同分化葉図を作成すると、残令差がすべて「3」であることが分る)。なお、第8図での検討からも分るように、穂では、残令差は各小穂の残令差となる。

1-1型は、穂としては典型的な円錐花序の1つである。これに類似する典型的な円錐花序としては、第9図-2, 3等が考えられる。この内後者は、Ⅱ~Ⅳ報⁴⁻⁶⁾で検討した一次枝梗穂の理想型モデルと同一構造をしている。さて、今度は逆に、これらの分枝型からその残令差を調べてみる。それで、これらを同分化葉図に乗せて見ると、いずれも残令差は単一ではないことが分った。その結果を一般的に言えば、第9図-2の分枝型では、n次枝梗上の最上位(n+1)次小穂の残令差が「3」である以外は、すべての小穂の残令差は「2」となっている。また同図-3の分枝型では、同じく最上位(n+1)次小穂の残令差が「3」であり、その下の同次小穂の残令差が「2」である以外は、すべての小穂の残令差は「1」となっている(この同分化葉図は、Ⅳ報⁶⁾の第2図である)。これらの分枝型を、第6図の2つの分枝型と対比してみると、第9図-2は、第6図-1'の空白節が埋められた型に相当し、同様に第9図-3は、第6図-2'に相当する。これは、分けつ体系と穂との分枝型の対応関係を示唆する好例であると考え、そこで、第9図-2の分枝型を、「複合2-1型」と、また同図-3の分枝型を、「複合3-1型」と、それぞれ仮称する。



第8図 穂の先端部における同分化葉性 (仮説)



第9図 典型的な円錐花序 (先端部)の例

ところで、分けつ体系と穂とでは、前出葉の有無に対応して、極限の残令差が各々「2」と「3」と異なることが先に判明した。しかし、極限の分枝型は共通して、1-1型であった。今、この分枝型から見ると、他の2-1型、3-1型、また複合2-1型、複合3-1型等は、すべて部分的に「抑制」を受けた分枝型と見なし得る。なぜなら、極限の残令差のみが、母稈生長点の生理的令がそのまま側芽生長点に伝達される場合に対応しているからである。従って、1-1型は、極限の分枝型であると同時に、無抑制の分枝型であるとも考えられる。1-1型に複合分枝型がないゆえんである。この見方によると、例えば現実に残令差が「3」である最上位二次小穂は、その分化時に限れば、無抑制で形成されていると言える。このことは、同一一次枝梗始原体で見ると二次枝梗始原体間の分化の順序と生長の順序とが逆転するという⁸⁾知見に合致して興味深い。同様に、最上位一次枝梗も無抑制で形成されている可能性がある。ただし、これは1-1型がイネの穂の理想型、あるいは少なくとも穂型の理想型、であるとした場合のことである。

以上の考察を踏えて、イネの穂の理想型について若干考えてみたい。筆者は、先に理想型を、「一定の整然とした規則性をもった構造」と考えた。そして、一次枝梗穂に対してであるが、イネ固有のものとして、複合3-1型を理想型と見なし、⁵⁾報でその実証を試みた。しかし、本報告の考察で典型的な円錐花序の形成条件が明らかとなったので、これに照して理想型に関する従来の見方をより詳細に吟味する必要があると考える。とは言え、今までの全考察から、穂の理想型の具体的構造は、1-1型、複合2-1型、そして複合3-1型のいずれか、あるいはこれらの部分的混合型であると言えよう。本報告の考察から、理論上真に完全展開型である円錐花序は、1-1型のみであることが判明したのであるが、進化を背景にしたイネの特殊性に照しても、真の完全展開型であるか否かが問題となろう。他方、イネの「標準株」の分枝型は、2-1型と思われる節があったが、この分枝型の前出葉を除去した型は、実に3-1型となる。つまり、穂の分枝型が複合3-1型であるとする、イネにおける分枝型は、同分化葉性と残令差で基本的に一貫することになる。この面での検討も今後の課題となろう。

いずれにしても、当面幼穂の発育解剖等によって、穂における同分化葉性： $n/0 = 1/n-4$ の存否を確認することが先決問題となる。しかしながら、本報告において、分枝型は、同分化葉性をいわば分枝展開の規則条件とし、かつ残令差及び前出葉の有無をいわば末端の決定条件として、形成されることが明らかになった。この知見によって、様々な分枝型は、互に無関係のものではなくて、上述した3条件の下に統一して理解できるようになった。従って、なお仮節の部分が少なくないとは言え、イネの分けつ体系及び穂双方の分枝型と、これらの形成過程を総合的に説明するための足場が築かれたと信ずる。

〔補 論〕

穂の理想型の小穂数とその穂上における分布とを知るために、1-1型、複合2-1型、及び複合3-1型について、一次側枝別・次数別の小穂数を調べ、その結果を第1表(次ページ)に示した。そこで明らかなように、各次数ごとに見た向基的な一次枝梗別小穂数は、それぞれ固有の数列をなし、それ自体は分枝型によらず同じである。また、ある次数の数列は、その一次上の数列の階差数列となっている。特に複合2-1型では、向基的にみた一次枝梗別小穂総数は、フィボナッチ数列をなす。このことを筆者に指摘したのは、名古屋大学大学院農学研究科の近藤貞昭修士である。

なお、イネの理想的な分けつ体系でも同様の数列が存在し、八柳らは、1-1型相当の分けつ型について理論的検討を加えている。²⁾また、片山の「標準株」は2-1型に相当するが、その向頂的な同伸葉数¹³⁾

松葉－イネにおける穂の形態形成(Ⅴ)

(「第29表」参照)は、フィボナッチ数列をなしている。

稿を終るに当たり、本務の傍ら少しずつではあるが考察を進めることができ、本研究をここまで展開し得たのは、多くの方々の御理解と御協力そして温かい励ましによるところが大きい。いちいち御氏名はあげないが、ここに改めて深謝する次第である。

引用文献

- 1) 本田 強・尾田義治 1961. 東北大農研彙 12 : 161 - 176.
- 2) 片山 佃 1951. 稲・麦の分蘖研究集養賢堂
- 3) 松葉捷也 1978a. 日作東海支部研究梗概 82 : 59 - 64..
- 4) ——— 1978b. ————— 82 : 65 - 69.
- 5) ——— 1979a. ————— 84 : 27 - 35.
- 6) ——— 1979b. ————— 84 : 37 - 41.
- 7) ———・佐本啓智・中川 脩 1979. 園芸学会昭和54年度秋季大会研究発表要旨 : 294 - 295.
- 8) 松島省三 1957. 農技研報告 A 5 : 1 - 254.
- 9) 尾田義治 1961. 生物科学 13 : 103 - 108.
- 10) 長田明夫・菅 洋・洪川三郎・野口 徹 1973. 日作紀 42 : 41 - 45.
- 11) 佐藤 庚 1959. 日作紀 28 : 30 - 32.
- 12) 高木真一・佐藤陽一・佐藤文雄・大友郁夫 1964. 農林省試験研究資料集第27集 : 39 - 44
- 13) 八柳三郎・昆野昭晨・工藤 一 1951. 日作紀 20 : 9 - 14.

〔訂正〕

- (1) Ⅲ報の P 35, 16行目 : 大久保⁵⁾陸弘氏を大久保⁵⁾隆弘氏 に訂正.
- (2) Ⅳ報の P 40, 第3図-3 : 中心軸の先に位置する一次小穂に第一副護穎を補う.⁶⁾
- (3) Ⅳ報の P 41, 1行目 : 生理的⁶⁾命令を生理的令 に訂正(2ヶ所).

第 1 表 分枝型による穂の一次側枝別・次数別小穂数

小穂の軸	一次側枝 (向基的順位による)																				次数別小穂総計
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
0	1																				1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	n
2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	(n - 1)	$\frac{1}{2!} n(n-1)$
3	1	3	6	10	15	21	28	36	45	55	66	78	91	-	-	-	-	-	-	$\frac{1}{2!} (n-1)(n-2)$	$\frac{1}{3!} n(n-1)(n-2)$
4	1	4	10	20	35	56	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{1}{3!} (n-1)(n-2)(n-3)$	$\frac{1}{4!} n(n-1)(n-2)(n-3)$
計	1	1	2	4	8	15	26	42	64	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
0	1																				1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	n
2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	(n - 2)	$\frac{1}{2!} (n-1)(n-2)$	$\frac{1}{3!} (n-2)(n-3)(n-4)$
3	1	3	6	10	15	21	28	36	45	55	66	78	91	-	-	-	-	-	-	$\frac{1}{2!} (n-3)(n-4)$	$\frac{1}{4!} (n-3)(n-4)(n-5)(n-6)$
4	1	4	10	20	35	56	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{1}{3!} (n-4)(n-5)(n-6)$	
計	1	1	1	2	3	5	8	13	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
0	1																				1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	n
2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	(n - 3)	$\frac{1}{2!} (n-2)(n-3)$	$\frac{1}{3!} (n-4)(n-5)(n-6)$	$\frac{1}{4!} (n-6)(n-7)(n-8)(n-9)$
3	1	3	6	10	15	21	28	36	45	55	66	78	91	-	-	-	-	-	-	$\frac{1}{2!} (n-5)(n-6)$	
4	1	4	10	20	35	56	84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	$\frac{1}{3!} (n-7)(n-8)(n-9)$	
計	1	1	1	1	2	3	4	6	9	13	19	28	41	-	-	-	-	-	-	-	