

## 水稻の出葉と葉原基分化に及ぼす重力の影響

(付. 図版4)

石 井 滋 規

(農学教室)

(昭和41年9月30日受理)

### Influence of Gravity on Leaf Formation in Rice Plants

Shigeki ISHII

(Department of Agriculture, Nara University of Education, Nara, Japan.)

(Received Sept. 30, 1966)

The present paper reports the influence of gravitational stimulus on the differentiation and emergency of rice leaves and gives a brief idscussion.

The emerging rate of leaves is delayed in the horizontal plot for the first seven days compared with that in the vertical one, in either case of soil culture and water culture. But the final number of leaves at the end of the experiment becomes more numerous in the horizontal plot than in the vertical.

In the horizontal plot, the sheath and blade of leaves to emerge newly decrease in length as compared with those in the vertical. This fact is conspicuously observed in the sheath of the first leaf and the second to emerge just after a start of the treatment, and in the blade of the leaves to emerge thereafter.

It was microscopically confirmed that the differentiation of leaf primordia is more accelerated in the seedlings kept horizontally than those kept vertically, whether the seedlings left intact were grown in hydroponics at the room temperature for ten days or those with roots and leaf blades excised were sealed into test tubes individually and kept in darkness at 30°C for three days.

All these facts suggest that the unilateral stimulation of gravity on rice axes has an effect to promote the differentiation of leaf primordia and to fasten the emergency of leaves after the axes would recover an erect posture.

水稻の出葉と葉原基分化との関係については西川・花田(1969), 山崎(1960,'63), 猪ノ坂(1954,'62)らが, また出葉と分けつの分化との関係については関谷(1958), 西川・花田(1959), 佐藤(1959), 山崎(1960), 猪ノ坂(1962)らが, 種々の異なる環境条件下で, あるいは水稻自体のagingとの関連において実験した報告があるが, 重力成形の面からこれらの点を観察したものは石井(1964a, b)による簡単な報告があるだけである. 一方, WAREINGおよびNARS(1958,'61), MULLINS(1965)は果樹の側枝の生長方向と生長量との関係について, あるいは一

部開花との関係についても報告し、また VAN OVERBEEK および CRUZADO (1957) はパイナップルの開花に対して重力の刺激的効果があるという興味ある事実を紹介している。材料において、またその観察内容において本研究とは相当趣きを異にするが、本質的な問題において関連するところがあるので、これらについては本文で改めて触れることにする。なお、本研究の一部は昭和38年度文部省科学研究費の助成を得て行なわれたものである。

## 実験材料と方法

### I. 出葉に関する実験

(a) 1963年5月11日グリーンハウス内で、風乾土壌 300gを充填した440cc容りポリエチレン製ビーカーの中央に催芽した水稻農林 29号を播種して、出芽後、厚さ 3 mm の円形合成樹脂板をもって、その中央に開けた径 8 mm の孔に幼苗を通しながらビーカーに蓋をし、葉令 3.0までは2日ごとに、その後は毎日重量法によって土壌水分をチェックし、ほぼ最大容水量の70%を維持するようにした。施肥は硫安、過磷酸石灰および塩化カリを N, P, K の成分にして1ポット当たり各 30mg ずつ混合磨砕したものを当初に土壌と混合する方法をとった。6月5日全個体60の中から葉令 4.9~5.0で、1号および2号分けつの長さとお葉数がそれぞれ近似したほぼ斉一な個体36を選んで3分し、高さ 15 cm の木製の台上で直立区(対照区)、水平区Aおよび水平区Bの処理を開始した(Photo. 1)。水平区はいずれも、稲の主稈葉の中肋部が水平面に対して平行になるように、ポットごと横倒しにしたもので(水平区における葉の中肋方向は以下いずれの実験においても同様)、その中のAは主稈および分けつが処理開始後背地的に起き上がるのを自然に任せ、Bは強く張った木綿糸によって主茎の屈起を抑制したものである。処理開始後の水平区に対する灌水はポットを立てて行ない、2~3分後水が土壌に吸収されるのを待って再びポットごと元通りに横倒しにした。

処理開始後3日ごとに主稈および分けつの草丈とお葉数を調査したが、12日目頃から水平区の土の表面に根が現われ始めだしたので15日目に処理を打切り、同時に主稈上位葉の葉身および葉鞘長をも測定した。

(b) 1966年6月19日水耕で育てた水稻農林17号の苗(葉令 3.0, 無分けつ)の基部を無剪根のまま、幅 3.5 cm のサラシ製ネットにて両側から挟み、a 実験と同様グリーンハウス内で、5 cm × 13 cm × 38 cm のトタン製ポットにて、Fig. 1 の如く、稲体のみについて直立区および水平区(厳密には水平面に対して苗の基部が約 10° の傾斜をもつ)をけ、木村氏 B 液をポットに満たして毎日補注設し、また3日ごとには全部更新した。なお直立区・水平区ともに苗の基部 2 cm が培養液中に漬かっているように工夫した。

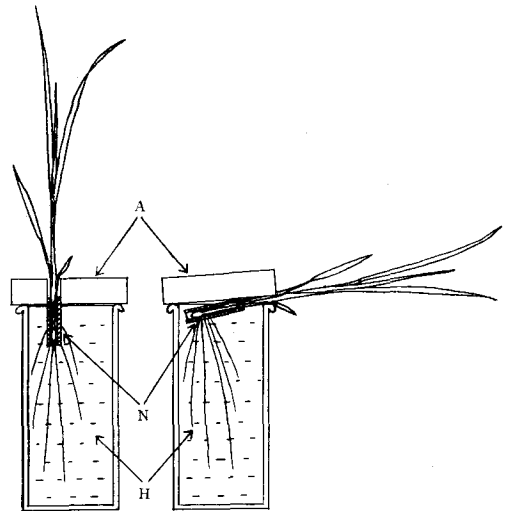


Fig.1 Treating method in water culture.

Note. A: Adiabatic plate, H: Hydroponic solution, N: Net for holding the plants.

処理開始後1週間目ごとに3回、他の実験目的も兼ねて各区から12個体ずつ採取、草丈・出葉数等を測定した。

## II. 葉原基分化に関する実験

(a) 分けつをもたぬ葉令6.1の水稻農林29号40個体を無剪根のまま、既報の如きパイプ型水耕試験器(石井, 1964c)によって直立区および水平区に分けて処理し木村氏B液で引続き水耕した。10月11日から21日まで室温(平均気温19.5°C)で培養した後茎軸部をFAAで固定し、10~15μのパラフィン切片(縦断および横断)として主茎および上位分けつ芽の葉原基分化度を検鏡した。本実験では苗の基端から1.5cm~3.0cm上部の葉鞘部をモルトプレン片で巻いた上ゴム栓でパイプに固定しているため、水平区においては苗が正常な姿勢で背地的に起きることを抑制され、代わりにパイプ中にある茎軸の基端部が背地的に屈起することになる。処理期間を長くすれば、この現象が水平区の葉原基分化度に二次的な影響を及ぼすこともあり得るので、10日間で打切った。なお、処理終了後の葉令は直立区で7.10(第8本葉抽出開始時)、水平区で6.95(第7本葉抽出展開終了時)であった。

(b) 葉令が6.2のほかは(a)と同様な水稻農林29号の根と展開した葉身をすべてその基部から剪除した後、苗を一旦蒸溜水中に完没して取出し、水滴のついたまますぐ径18mmの試験管に入れてコルク栓をし、30°Cの暗黒下で試験管を直立および水平に固定して、72時間経過せしめた(各区10個体)。剪根・剪葉作操は、重力方向に対する苗の主軸方向の差以外は、両区の処理条件に差がないようにするために行なった便宜的な方法で、暗黒条件もそのために与えた。処理終了後FAAで固定し、(a)と同様にパラフィン切片として検鏡した。なお参考までに縦断切片について5~7葉節の分けつ芽長をマイクロメーターで測定比較してみた。なお、処理終了後測定した第7本葉の抽出長(平均)は直立区10.5cm、水平区5.3cmであった。

## 実験結果

### I. 出葉に及ぼす影響

先ず水平区では、土耕・水耕試験ともに対照の直立区に比して主稈の草丈の伸長が著しく抑制された。この差は処理後土耕では9日目、水耕では7日目頃まで日を追う

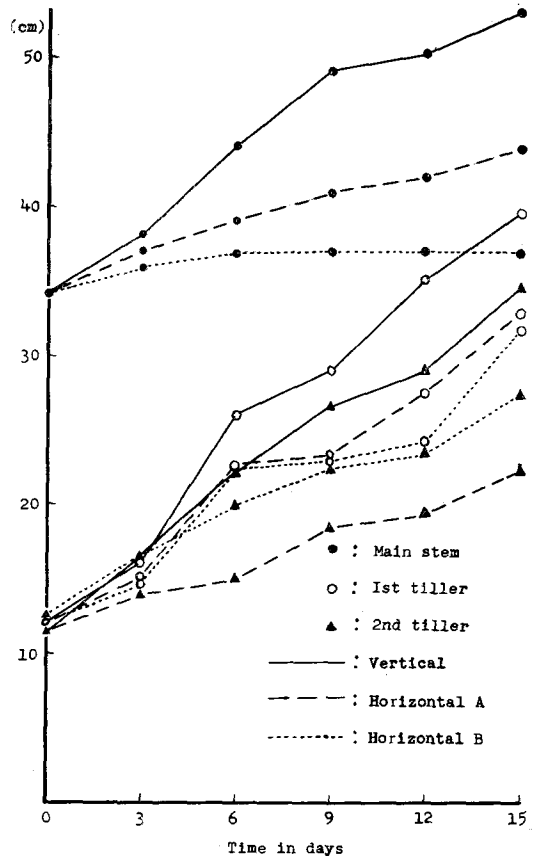


Fig.2. Plant height in the rice seedlings treated in soil culture for 15 days with their axes vertical or horizontal.

て拡大するが、その後水平区の稲が屈起してくるとともに平行した差を保つようになる (Fig. 2 および Fig. 3). しかし Fig. 2 の如く、横になった稲の屈起を人為的に抑制した場合 (水平区 B) には、6 日目以降主稈草丈の生長が認められなかった. また分けつにおいても対照区に比し水平区の生長が著しく抑制されたが、水平区の分けつ自身についてはその屈起に対して特別な規制を設けなかったので、A・B 両処理間には分けつの生長について一定の傾向が現われなかった.

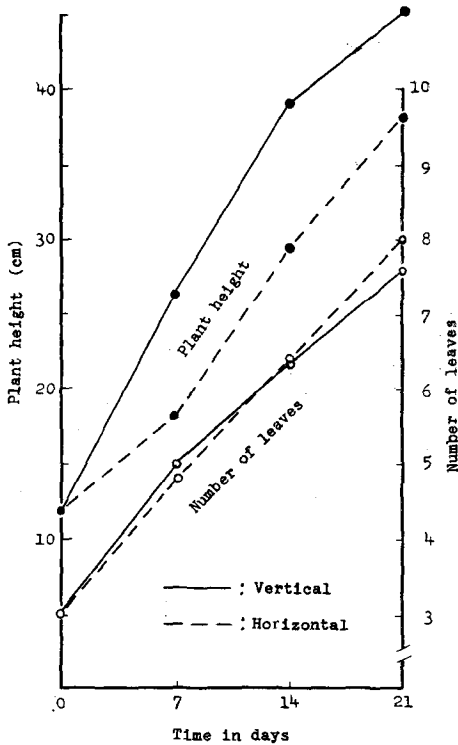


Fig.3. Plant height and leaf number in the rice seedlings treated in water culture for 21 days with their axes vertical or horizontal.

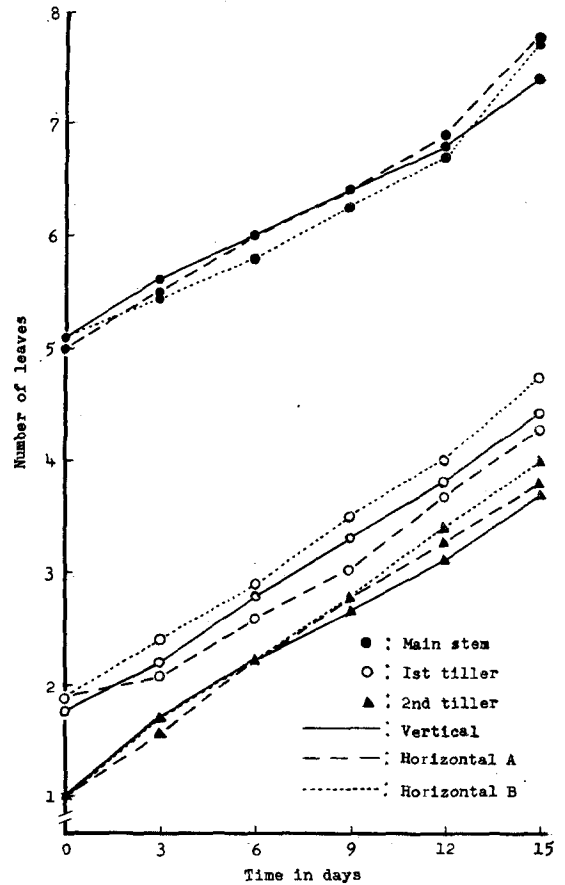


Fig.4. Number of leaves in the vertical and horizontal plots on each third day after start of experiment (soil culture).

次に葉速度について見ると、土耕・水耕両試験ともに処理開始後7日目頃までは対照区の出葉数が水平区のそれを僅かに上回るが、その後水平区においては出葉速度がやや速まり、2週間目もしくは3週間目には対照区に比し逆に0.3~0.4葉の葉数増加が見られた (Fig.3 および Fig. 4). このことは石井および佐藤 (1960) が黄金錦を用いて、普通期および晩期のコンクリート枠による試験を行なった結果ともよく一致するところである. 土耕試験の水平区における A・B

両処理間の比較では、主稈においてはA処理の、分けつにおいてはB処理の出葉数が優る傾向にあったが、12日目以降の出葉速度はいずれも主稈の屈起を抑制したB処理の方が大であった。

なお、処理終了後測定した上位葉の葉鞘・葉身長をFig. 5および Table 1について見るに、処理期間中に抽出展開した葉鞘・葉身長は、明らかに土耕・水耕試験いずれにおいても水平区で短小となり、とくに土耕の水平区B処理においてその傾向が著しかった。そして葉鞘長では処理開始時の最上位展開葉においてすでに直立・水平両区間に差を生じている (Fig. 5)。また Fig. 5および Table 1を通じていえることは両区間に見られたこの差は、葉鞘長においては処理開始後最初ないし2番目に抽出展開する葉で最大となり、葉身長においては第3番目もしくはその前後に抽出展開する葉で最大となっている。さらにまた、水平区に見られるこのような伸長の抑制は処理期間中に抽出展開する第1・第2番目の葉では葉身よりも葉鞘において大であり、第3番目以降の新葉においては逆の関係になることが認められた (Table 1)。

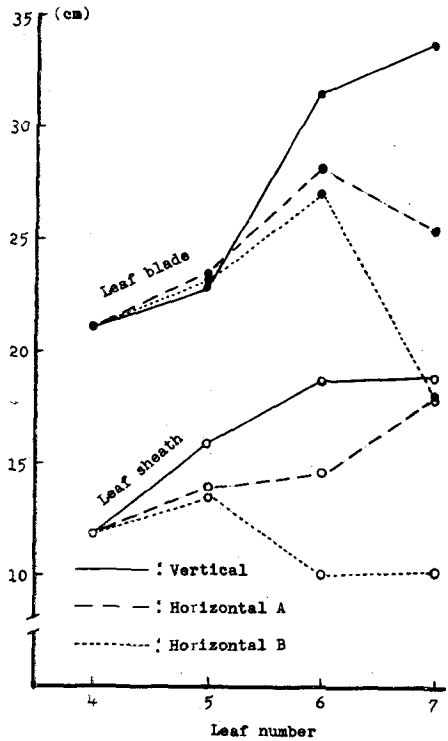


Fig.5. Length of leaf sheath and blade at end of the experiment in the vertical and horizontal rice plants (soil culture).

Table 1. Length of leaf sheath and blade in rice seedlings grown in hydroponics for 3 weeks with main axes vertical or horizontal.

	4th leaf		5th leaf		6th leaf		7th leaf	
	sheath	blade	sheath	blade	sheath	blade	sheath	blade
Vertical (cm)	9.57	13.69	11.64	16.90	15.38	24.03	17.14	27.38
Horizontal (cm)	6.80	11.44	8.50	13.31	12.39	16.66	14.33	21.18
Index of Hor. to Vert.	71.1	83.6	73.0	78.8	80.6	69.3	83.6	77.4

## II. 葉原基の分化度

無剪根苗の室温・水耕試験においても、剪根苗による定温・暗所試験においても、水平区では直立区に比し主茎および分げつ芽の生長点における葉原基分化度が促進されていることが確認された。すなわち両試験ともに処理開始時と同じ age の苗を縦断切片で見ると、主茎の第10葉原基が生長点を半ば覆うまでに生長して、中肋と反対側の生長円錐の基部——葉縁部の上位に Periclinal な細胞分裂が起り、第11葉原基の分化が始まっていたが (Photo. 2: a および b), 処理後その第11葉原基は、直立区では室温・水耕で生長点とほぼ同じ高さ (Photo. 2: V) に、定温・暗所で生長点をやや越える高さに達していた (Photo. 6: V—a) が、まだ第12葉原基の分化は始まっていなかった (同図および Photo. 6: V—b)。これに対し、水平区ではいずれの試験においても第11葉原基が生長点を完全に包み、室温・水耕で第12葉原基の分化開始時期 (Photo. 3: H) に、定温・暗所でその膨起時期 (Photo. 6: H—a および b) に到達していることが観察された。

分げつ原基の膨起がはっきり認められたのは室温・水耕、定温・暗所の直立・水平区ともに第9葉節および第8葉節であるが、すでに筆者 (1964, c) が触れたこともあるように、両区におけるこれらの分げつ原基の発育度の間にははっきりとした差を認めることができない (Photo. 4: 9—V および H, Photo. 4: 8—V および H)。第10葉節では、横断切片において、第10葉の中肋側に相当する茎軸の内部において Periclinal な細胞分裂が始まっているが、定温・暗所の試験ではその発達度に区間差がなく、室温・水耕試験では水平区における細胞分裂度がやや促進されているようであった (Photo. 4: 10—V および H)。

第7葉節になると、両試験とも分げつ原基が急速に発育して Prophyll および本葉を分化して分げつ芽としての形態を備えるが、直立区では第1本葉のみの分化もしくは発達が観察できるのに対し、水平区ではすでに第2本葉が分化初期の段階にあった (Photo. 5: 7—V および H, Photo. 7: 7—V および H)。

第6葉節では第3本葉が分化期前後にあったが、直立区では水耕で分化直前 (Photo. 5: 6—V), 暗所で分化始期 (Photo. 7: 6—V) の程度であった。水平区ではともに第3本葉の分化がかなりははっきり認められたが (Photo. 5: 6—H, Photo. 7: 6—H), 第7葉節および次の第5葉節における程区間差が大きくなかった。

第5葉節の葉原基分化度は水耕・暗所の両試験とも、直立区では第3本葉がはっきり認められても、まだ第4本葉の分化期には到達していない (Photo. 5: 5—V, Photo. 7: 5—V) のに対し、水平区では第4本葉の分化が認められる (Photo. 5: 5—H, Photo. 7: 5—H) 状態であった。

**Table 2.** Microscopic length of tiller buds on upper nodes in the vertical and the horizontal rice seedlings which were kept in darkness at 30°C for 3 days after their roots and leaf blades had been excised.

		bud on 7th node	bud on 6th node	bud on 5th node
Vertical	(mm)	0.28	0.82	1.31
Horizontal	(mm)	0.37	0.94	2.06

なお個体数(3個体)は少ないが、定温・暗所で処理した稲の縦断切片について測定した第7葉節～第5葉節の分げつ芽長を比較してみると、第6葉節の分げつ芽長には大きな区間差がないが、その他の葉節、とくに第5葉節では水平区の分げつ芽が明らかによく伸長していた(Table 2)。

## 考 察

本研究で特筆すべきことは組織学的観察の結果、主軸を水平に倒された水稻苗では主茎および上位げつ芽の生長点における葉原基の分化度が対照の苗に比して促進されているのを確認したことである。すなわち、(a) 実験では10日間、(b) 実験では3日間の直立・水平両区の葉原基の分化度を比較すれば、いずれの実験でもほぼ共通して、直立区では分化初期にあった第11葉原基がほぼ生長点の高さまで伸長して第12葉原基の分化開始前期まで進んでいるのに対し、水平区では第12葉原基分化初期から第12葉原基膨大開始期まで進んでいる。換言すれば、この間の葉原基分化度は直立区では1 plastochron 未満であったのに比し、水平区では逆に1 plastochron 強であったことになる。またこのような水平区における葉原基分化度の促進は上位分げつ芽においても(分げつ芽をつける主茎の節によってその促進の度合に強弱はあるが)認められた。なお(a) 実験と(b) 実験の間に処理期間の長短にもかかわらず、葉原基分化度に大きな差が生じなかったのは温度条件の著しい差に基づくものと考えられる。

いかなる生理的機作によってこのような現象が引き起こされたかについては今のところ不明であるが、単に横になった稲の生長点付近でオーキシンが下側に集積するからであろうという古典的な考えでは到底説明できぬものである。VAN OVERBEEK および CRUZADO (1948) は横倒しにされたパイナップルに見られる花芽誘起の促進に対して次の如く推論している。すなわち、重力刺激によって横になった生長点の下半側にはオーキシンが集積し、その高濃度化によって下側に花芽が誘起される。一旦下側に花芽形成が起こると、その刺激(氏は直接この言葉を使っていないが)によって生長点全体のオーキシン生産が盛んとなり、それによって全生長点が花芽を形成するに至る、という。本研究はパイナップルの花芽形成とは本質的に問題を異にする点もあるが、筆者も水平にされた稲の生長点における葉原基分化の促進に対して、オーキシン生理の面からはこれに近い見解を抱いている。しかし筆者は、その生理的機作をオーキシン生理の面からだけ説明しようとするには大きな無理があると思う。例えば、水平にされた稲の分げつ芽が最もよく生長を促進される節位はその時のいわゆる活動中心葉の節位と密接な関係があり(石井, 1966 a), 今後この問題はオーキシン生理および養分生理の密接な相互関係において追求する以外に十分解明できる途はないと考える。

次に出葉に関する実験から得られた、主軸を水平にされた水稻では直立のものに比べて一時出葉速度が低下するが、7日目頃からやや速度を高め、実験終了時の16日目(土耕)あるいは21日目(水耕)においてはいずれも逆に水平区の葉数がやや多くなったという事実も、上に述べた葉原基分化度の観察結果と結びつけて考えればよく説明できるところである。すなわち、水平区では主軸がほぼ水平になっている数日間に、出葉は抑えられても生長点における葉原基の分化度は逆にやや進み、その後稲が屈地性に従って起き上ってくるにつれてその分だけ急速に出葉してくるためと考えられる。従って、土耕試験において稲の起き上がりを人為的に抑制した場合には出

葉速度がより長く停滞し、ややその抑制に緩みが生じた10日目以降に急速に出葉速度が高まることになったものと思う。ただ、水平に寝かされた稲では何故に葉鞘・葉身の伸長が著しく抑制されるかは不明であるが、恐らくこれは細胞の極性と重力の方向との相互関係に基づくものであろう。この点に関しても、一方では、あるageの稲の主軸を重力方向に対して傾斜させると、直立のものより節間伸長が促進される事実もあり(石井, 1966, b), 今後究明すべき興味ある問題である。

## 摘 要

重力刺激が水稻葉の形態形成に及ぼす影響を観察するために、(1)土耕および水耕試験によって、直立の稲と水平に倒された稲について出葉速度と外部形態を調査し、別に(2)水耕した稲および試験管内で“in vitro”に処理した稲について、直立・水平両区間の生長点における葉原基の分化度を検鏡比較した。

(1)—a: 土耕試験では水稻農林29号を出葉数が5.0のときから15日間処理し、水耕試験では出葉数3.0の水稻農林17号を21日間にわたって処理したが、いずれの場合でも、水平区では出葉速度が一時低下するが、7日目頃からその速度を増し、処理終了時には逆に直立区よりもやや出葉数が多くなった。

(1)—b 水平区では新葉の葉鞘長および葉身長がいずれの場合でも短かくなったが、処理開始後抽出する1~2葉では葉身長よりも葉鞘長がより短小となり、その後は逆に葉身長がより短小となる傾向があった。

(1)—c, 以上(1)—aおよびbの傾向は、水平区において稲の主軸が処理開始後屈地性に従って自然に起ち上がるのを抑制した場合にとくに顕著に現われるようであった。

(2) 第7本葉が抽出始めの水稻農林29号を、一部は無剪根・無剪葉のまま室温にて10日間水耕し、一部は剪葉・剪根して試験管内に密封し、30°Cの定温暗黒下に3日間おいたところ、いずれの場合にも直立区に比し水平区では主茎および上位の分げつ芽の生長点における葉原基の分化度が若干促進されていることが観察された。

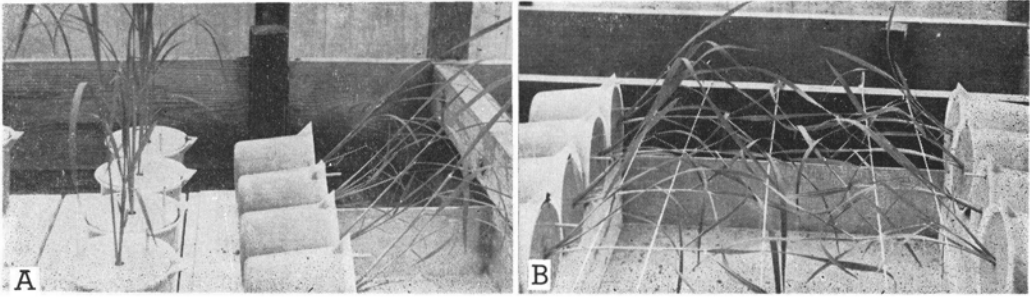
以上のことから、主軸を水平にされた水稻では、一時出葉速度が直立の稲に劣るも、生長点における葉原基分化度は逆に促進されており、これによってその後の出葉数の増加がもたらされるものであることが確認された。

## 文 献

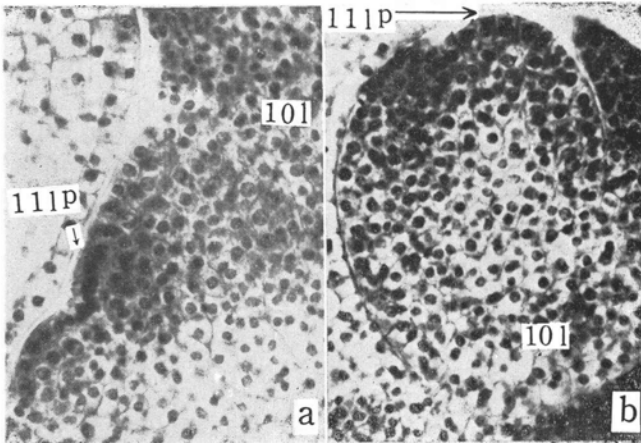
- (1) 猪ノ坂正之(1954). 水稻の葉原基の発達に関する解剖学的研究(第1報) 水稻の葉原基発生の徴候及び発達(要旨). 日作紀, 23, 68.
- (2) 猪ノ坂正之(1962). 稲の維管束の分化発達及び維管束による各器宮の相互連絡と成育との関係についての研究, 宮崎大学農学部研究時報, 7, 1, 15~116.
- (3) 石井滋規・佐藤一郎(1960). 水平植えが水稻の地上部生育に及ぼす影響. 近畿育・作会報, 5, 31~33.
- (4) 石井滋規(1964, a). 禾本科作物の発育に及ぼす重力の影響に関する研究. 第2報 苗の条件による水稻の発育度の差について(要旨). 日作紀, 32, 376.
- (5) 石井滋規(1964, b). 主軸を水平においた水稻苗が示す組織学的な変化について(II), 近畿育・作会報,



- 9, 10~13.
- (6) 石井滋規 (1964,c). 水稻苗の発根と分げつ芽の発育におよぼす重力の影響 I. 奈良学芸大紀要 (自然), 12, 66~77.
- (7) 石井滋規 (1966,a). 水稻苗の発根と分げつ芽の発育に及ぼす重力の影響 II. 奈良学芸大紀要 (自然), 14, 71~81.
- (8) 石井滋規 (1966,b). 重力が水稻の節間伸張に及ぼす影響について I. 近畿育・作講演会にて発表 (1966,5.29), 同会報, [12 (1967) に掲載予定.
- (9) LONGMAN, K.A., and WAREING, P. F. (1958). Gravimorphism in Trees. Effect of Gravity on Flowering and Shoot Growth in Japanese Larch. *Nature*, Lond., 182 (4632), 380~381.
- (10) MULLINS, M. G. (1966). Lateral Shoot Growth in Horizontal Apple Stems. *Ann. Botany*, N. S. 29, 73~78.
- (11) 西川五郎・花田毅一 (1959). 作物の分枝性に関する研究, 第 1 報 播種密度を異にした水稻苗における分げつの分化及び発育について. 日作紀, 28, 191~193.
- (12) 佐藤庚 (1959). 稲の繊維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.
- (13) 関谷福司 (1958). 水稻幼作物の分葉原基及び分葉芽の発育過程. 日作紀, 27, 75~76.
- (14) VAN OVERBEEK, J., and CRUZADO, H. J. (1957). Flower Formation in the Pineapple Plant by Geotropic Stimulation. *Amer. J. Bot.*, 35, 410~412.
- (15) WAREING, P. E., and NASR, T. A. A. (1958). Gravimorphism in Trees. *Nature*, Lond., 182 (4632), 379~380.
- (16) 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. 水稻・小麦における分げつ芽の発生について. 日作紀, 28, 262~265.
- (17) 山崎耕宇 (1962). 水稻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.



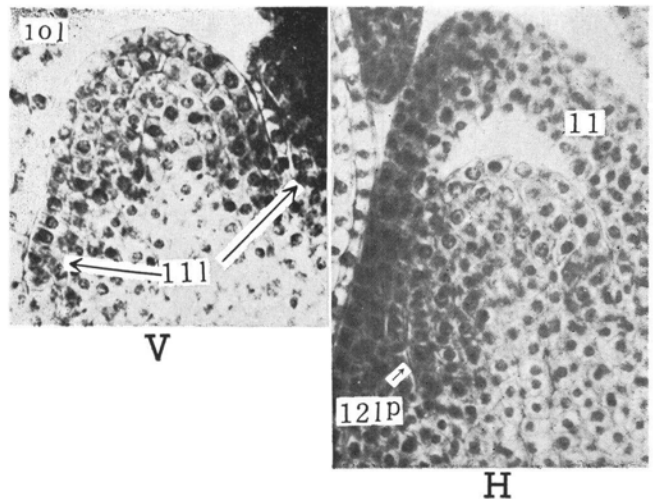
**Photo. 1.** Treating method in soil culture. A: left, Vertical plot; right, Horizontal A plot, where the main axes were made to stand up naturally by geotropism, B: Horizontal B plot, where the main axes were made not to stand up by the thread stretched over them.

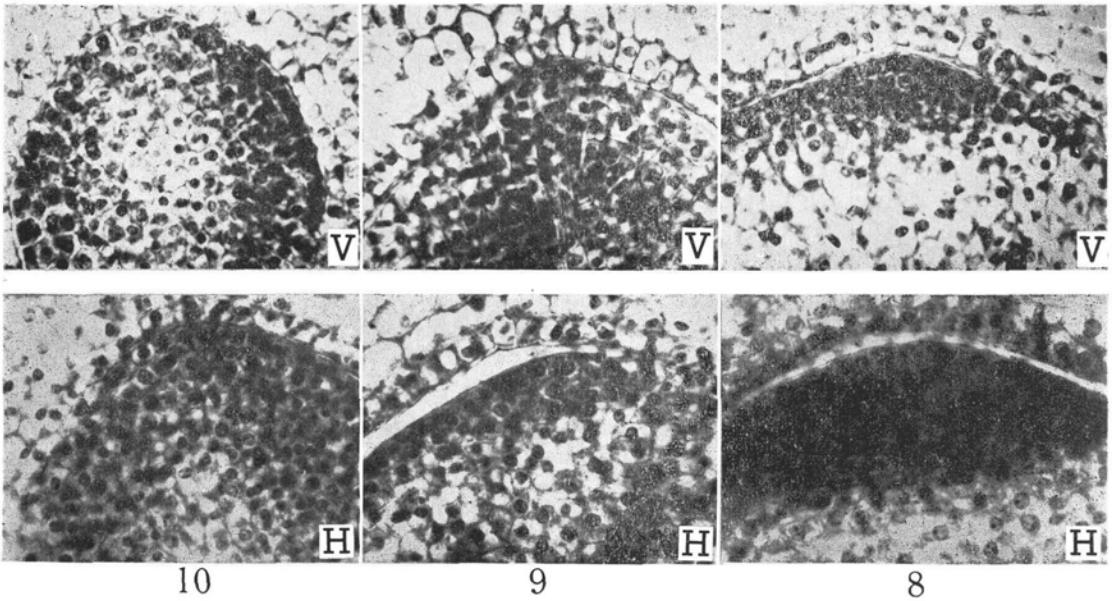


**Photo. 2.** Stage of leaf differentiation of main stem at start of this experiment. a, longitudinal section; b, cross section. 10l, 10th juvenile leaf; 11lp, primordium of 11th leaf. ( $\times 400$ )

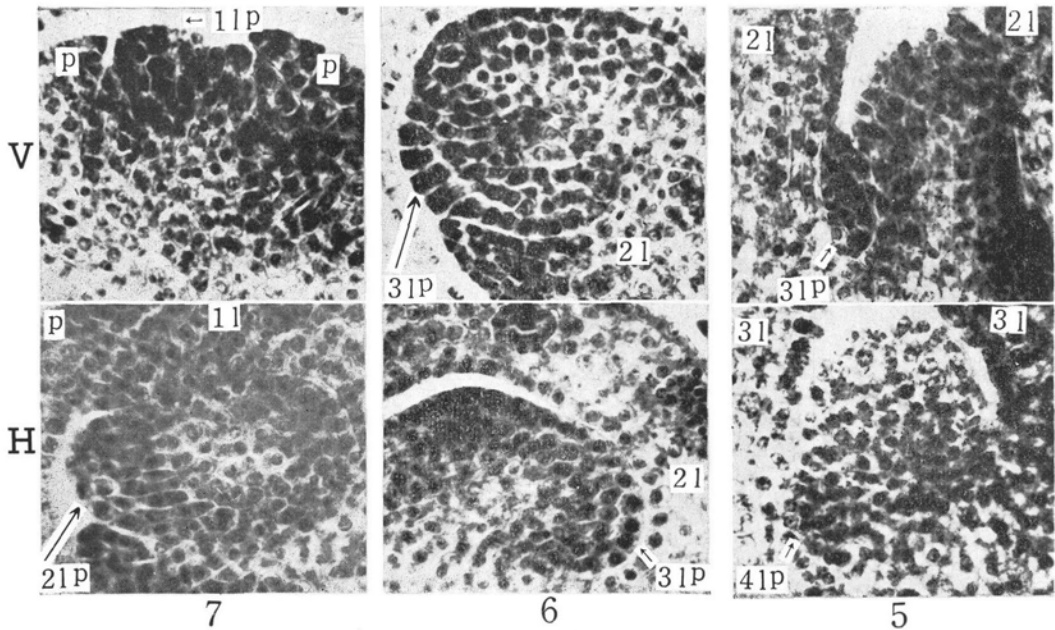
**Photo. 3.** Stage of leaf differentiation of main stem treated in water culture for 10 days, as seen in longitudinal sections.

V, vertical seedling; H, horizontal seedling. 10l, 10th juvenile leaf; 11l, 11th juvenile leaf, 12lp, primordium of 12th leaf. ( $\times 400$ )

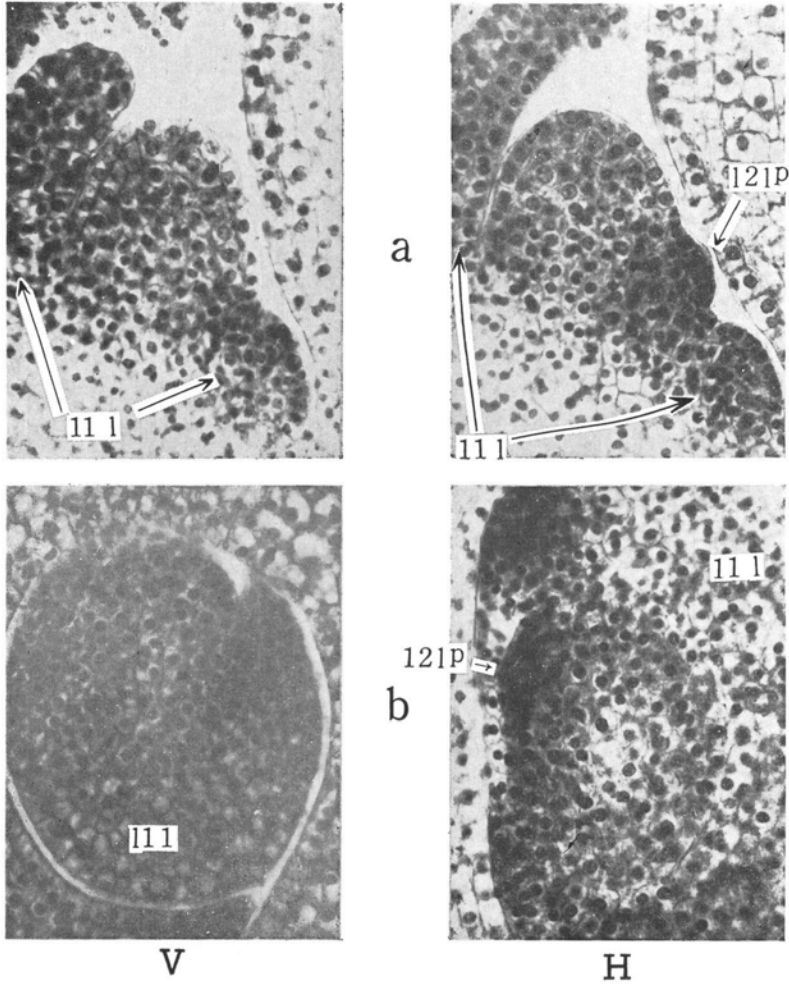




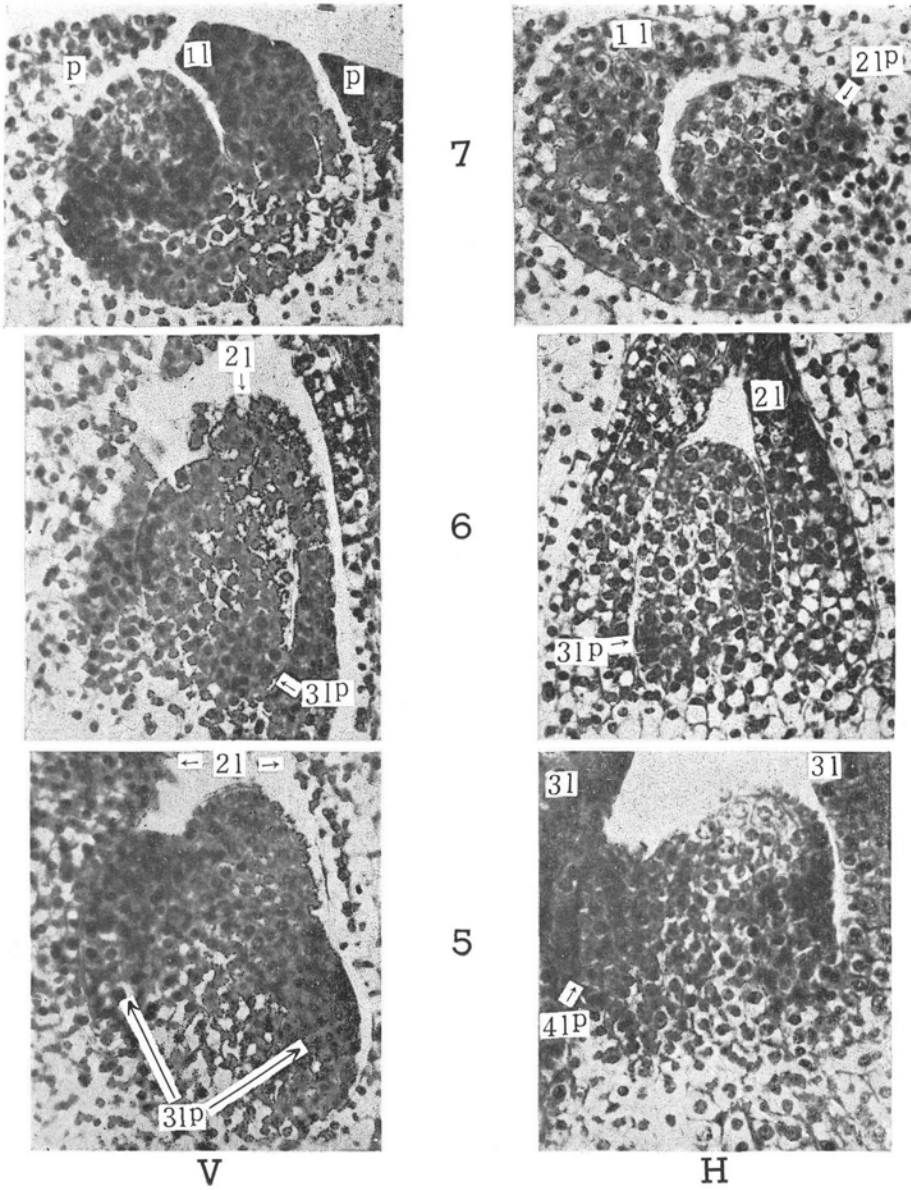
**Photo. 4.** Degree of differentiation and growth of tiller primordia on 10th, 9th and 8th node, respectively, in the seedlings treated in water culture for 10 days, as seen in cross section. V, vertical seedlings; H, horizontal seedlings. 10, 9 and 8 show the tillering primordia on 10th, 9th and 8th node, respectively. ( $\times 400$ )



**Photo. 5.** Stage of leaf differentiation in tiller buds on 7th, 6th and 5th node in the seedlings treated in water culture. V, vertical seedlings; H, horizontal seedlings. 7, 6 and 5 show the tiller buds on 7th, 6th and 5th node, respectively; p, prophyll; 1l, 1st juvenile leaf; 11p, primordium of 1st leaf; 2l, 2nd juvenile leaf; 21p, primordium of 2nd leaf; 3l, 3rd juvenile leaf; 31p, primordium of 3rd leaf; 4l, primordium of 4th leaf. ( $\times 400$ )



**Photo.6.** stage of leaf differentiation of main stem treated in testing tube in darkness for 3 days. a, longitudinal section; b, cross section; V, vertical seedlings; H, horizontal seedlings; 11l, 11th juvenile leaf; 12lp, primordium of 12th leaf. ( $\times 400$ )



**Photo. 7.** Stage of leaf differentiation in tiller buds on 7th, 6th and 5th node in the plant treated in testing tube in darkness. V, vertical seedlings; H, horizontal seedlings; 7,6 and 5 show the tiller buds on 7th, 6th and 5th node, respectively. p, prophyll; 1l,1st juvenile leaf; 2l, 2nd juvenile leaf; 2lp, primordium of 2nd leaf; 3l, 3rd juvenile leaf; 3lp,primordium of 3rd leaf; 4lp, primordium of 4th leaf. ( $\times 400$ )