

## 雑穀類の栄養器官および通導組織間の量的相互関係

### 第4報 葉と根の量的関係

中 元 朋 実\*・山 崎 耕 宇

(東京大学農学部)

昭和63年4月1日受理

**要 旨：**イネ科に属する雑穀類で、系統上はキビ亜科に属するアワ、キビ、ヒエ、トウジンビエ（キビ族）、モロコシ（ヒメアブラススキ族）、ジュズダマ（トウモロコシ族）およびスズメガヤ亜科に属するシコクビエ（ヒゲシバ族）を対象に、成熟段階および生育途上における、主茎上の葉と根相互の量的関係について検討した。

1. シコクビエを除いて、いずれの雑穀類も、成熟段階における総葉面積/総根断面積の値はほぼ類似したものであった（第2表）。生育の過程を追ってみると、はじめは総葉面積が総根断面積より相対的に増加するが、次第に総根断面積の増加が顕著になった（第1図）。とくに生育の初期においては、総葉面積と総根断面積の量的関係には作物の種による差異がみられ、総葉面積に比較した総根断面積は、アワ、モロコシでは小さく、ヒエ、ジュズダマでは大きかった。

2. 成熟段階における葉維管束総断面積/根中心柱総断面積の値の作物間差異は小さく、なかでも、アワ、キビ、ヒエの3者、モロコシ、トウジンビエ、ジュズダマの3者はそれぞれ類似した値を示した（第3表）。いずれの雑穀類においても、生育が進むにともなって、根中心柱総断面積が葉維管束総断面積に比べて次第に相対的に大きくなる傾向にあった（第2図）。

3. 以上より、主茎の全体に着目すると、いずれの雑穀類においても、基本的に葉と根の間に共通した量的関係が保たれているが、作物の種類によってその関係が若干異なっていることが明らかになった。葉と根の量的関係について、環境ストレス等に対する安全性等の観点からの考察を試みた。

**キーワード：**維管束、雑穀、中心柱、通導組織、根、葉、量的相互関係。

#### Quantitative Relationships among Vegetative Organs and their Conductive Tissues in Several Millets

IV. Quantitative relationship between leaf and root : Tomomi NAKAMOTO\* and Kooou YAMAZAKI (*Faculty of Agriculture, the University of Tokyo, Bunkyo, Tokyo 113, Japan*)

**Abstract :** Quantitative relationship between leaves and primary roots was investigated on the main stems of field grown millets, i.e. *Setaria italica*, *Sorghum bicolor*, *Pennisetum typhoideum*, *Panicum miliaceum*, *Echinochloa frumentacea*, *Eleusine coracana*, and *Coix lacryma-jobi*.

1. The values of 'total leaf area/total cross sectional area of primary roots' at the maturing stage are nearly identical among the millets examined, except *Eleusine coracana* (Table 2). This means a common quantitative relationship exists on the main stem between total leaf area and total cross sectional area of primary roots.

In the early growing stage, the total leaf area increased more rapidly than the total cross sectional area of primary roots. In later growing stage, the increase of total cross sectional area of the primary roots considerably surpassed that of the total leaf area (Fig. 1). Relationship between these two areas throughout plant growth varied quantitatively among species. In the early growing stage *Setaria* and *Sorghum* showed high values and *Coix* and *Echinochloa* showed low values of 'total leaf area/total cross sectional area of primary roots'.

2. The value of 'total cross sectional area of vascular bundles at the base of leaf blades/total cross sectional area of steles at the base of primary roots' differed only slightly among species (Table 2).

Total cross sectional area of steles in primary roots increased more rapidly than the total cross sectional area of vascular bundles in leaves (Fig. 2). This means that conductive tissue formation of primary roots gains increasing predominance over that of leaves.

3. The implications of quantitative relationship between roots and leaves was discussed from the view point of safety from environmental stresses.

**Key words :** Conductive tissue, Leaf, Millet, Quantitative relationship, Root, Stele, Vascular bundle.

作物体を構成する茎葉部と根との生長の間には、形態的あるいは機能的にみて密接な関係が存在する

ことが知られている。たとえば両者の重さに着目した R/S 比が、種によって<sup>8</sup>などあるいは環境によって<sup>1</sup>などいかに変化するかに関しては、すでに多くの研究が行われている。また環境の相違に関わらず、根と茎葉部との間には一定の機能的な均衡が保

\* 現在：東京大学農学部附属農場。

\* Present address: Experimental Farm, Faculty of Agriculture, the University of Tokyo, Midori-cho 1-1, Tanashi-shi, Tokyo 188, Japan.

たれているとの考え<sup>2)</sup>にたつて、根および茎葉部の重量を、それぞれの活性と関連づけて検討することも試みられている<sup>4)</sup>。さらに、作物体内における養水分あるいは光合成産物の流れに着目し、単に重量だけでなく、葉面積と根表面積など機能に関連した形態的形質の相互関係についても、定量的に検討されつつある<sup>3)</sup>。

周知のように、葉において光合成その他の生理作用に用いられる養水分は、根表面から吸収されたのち、根の基部断面、茎の断面および葉の基部断面を通過して葉面に運ばれる。また、根の生長および呼吸に消費される光合成産物その他の物質は、葉で生産されたのち上記と逆の径路を通過して根端部へ運ばれる。すなわち、葉の基部、茎および根の基部は物質輸送の関門的部位であり、これらの部位の内部形態は、物質輸送に適合した形態的形質をそなえているものと考えられる。前3報において著者らは、それぞれの器官別にそれら形態的諸形質の向頂的推移を観察した。本報では、主茎を構成する諸器官全体に着目し、1) 成熟段階および生育の途上にある葉面積と根断面積との量的関係を検討するとともに、2) 通導系に着目して、器官相互の関係をさらに詳細に検討し、雑穀類にみられる共通性や種固有の特性を解明することに努めた。

### 材料と方法

1. 7種類の雑穀類、すなわちアワ (*Setaria italica* Beauv.) (キビ亜科キビ族)、モロコシ (*Sorghum bicolor* Moench) (キビ亜科ヒメアブラススキ族)、トウジンビエ (*Pennisetum typhoideum*

Table 1. Relationship between leaf area and the cross sectional area of vascular bundles at the base of leaf blade.

	a	b	r	n
<i>Setaria italica</i>	0.016	0.73	0.99	4
<i>Sorghum bicolor</i>	0.012	0.78	1.00	4
<i>Pennisetum typhoideum</i>	0.015	0.73	1.00	4
<i>Panicum miliaceum</i>	0.028	0.66	1.00	4
<i>Echinochloa frumentacea</i>	0.016	0.73	1.00	4
<i>Eleusine coracana</i>	0.016	0.73	1.00	4
<i>Coix lacryma-jobi</i>	0.014	0.75	0.99	4

a and b are the coefficients of allometry ( $y = ax^b$ ). ( $x$  = leaf area (cm<sup>2</sup>),  $y$  = cross sectional area of vascular bundles (mm<sup>2</sup>),  $r$  is the coefficient of correlation,  $n$  is the number of shoot-units examined.

Rich.) (キビ亜科キビ族)、キビ (*Panicum miliaceum* L.) (キビ亜科キビ族)、ヒエ (*Echinochloa frumentacea* Link) (キビ亜科キビ族)、シコクビエ (*Eleusine coracana* Gaertn.) (スズメガヤ亜科ヒゲシバ族) およびジュズダマ (*Coix lacryma-jobi* L.) (キビ亜科トウモロコシ族) を観察対象とした。これらは既報で用いたものと<sup>5)</sup>同一の材料で、通常の畑栽培で生育させたものである。主茎上のすべての要素を対象とし、自動葉面積計を用いて葉身の面積（以下葉面積という）を測定するとともに、すでに得た要素ごとの1次根数および1次根の基部直径の値（文献5、第3図参照）をもとに、各要素から発生する1次根全体の根断面積を算出した。これら個々の要素あたりの葉面積および根断面積を主茎全体あるいは主茎上の数要素について加え合わせ、その値を比較検討することによって、以下に述べるような各種の解析を試みた。

(1) まず、出穂後の成熟段階にある主茎を対象とし、すべての要素についての根断面積の和および葉面積（枯死脱落した基部の葉については、生育途上で測定した値を用いた）の和を求めて、それぞれ総根断面積と総葉面積とし、両者の関係を検討した。

(2) つぎに、生育の途上にある主茎について葉と根の量的関係を検討した。すでに得た出葉—出根の回帰直線の式（文献5、第1表参照）を用いれば、任意の要素の出根の開始時期において、どの要素の葉が出葉中であったかを推定することができる。そこで種子根から任意の時点における出根要素までの各要素の根断面積を加えることによってその時点の総根断面積を算出し、また第1葉からその時点に出葉中の要素までの葉面積を加えることによって同一時点の総葉面積を算出した。出根の開始する要素を順に向頂的に移動させてこのような操作をくり返すことにより、総根断面積と総葉面積との生育にともなう経時的な推移を求めた。

2. つぎに通導組織系に着目し、主茎上の葉身基部における維管束断面積の総和（以下、葉維管束総断面積と呼ぶ）および根基部の中心柱断面積の総和（根中心柱総断面積）とを算出した。

(1) 成熟段階の主茎を対象とした場合の葉維管束断面積および根中心柱総断面積を求める手順は以下の通りであった。

すでに報告した要素別の葉面積 ( $x$ ) と個葉維管束の総断面積 ( $y$ ) との関係（文献6、第1表参照）

Table 2. Relationship between the total leaf area and the total cross sectional area of primary roots.

	A Total leaf area ( $\times 100 \text{ mm}^2$ )	B Total cross sectional area of primary roots ( $\text{mm}^2$ )	A/B
<i>Setaria italica</i>	731	64	1142
<i>Sorghum bicolor</i>	2279	183	1245
<i>Pennisetum typhoideum</i>	1884	172	1095
<i>Panicum miliaceum</i>	1018	110	925
<i>Echinochloa frumentacea</i>	1197	147	814
<i>Eleusine coracana</i>	998	48	2079
<i>Coix lacryma-jobi</i>	1530	151	1020

を用い、両者間のアロメトリー関係  $y = ax^b$  を求めた (第1表)。相関係数の値はきわめて高く、このあてはめは妥当であると考えられた。そこでこの関係式を用いて、すべての要素の葉面積からそれぞれの葉の維管束面積を算出し、全要素についての和をとることによって成熟段階での葉維管束総断面積を推定した。

つぎに、各要素の1次根直径の値を、すでに報告した1次根の直径と中心柱直径とのアロメトリー関係式 (文献7, 第1表参照) に適用して求めた中心柱直径と各要素の1次根数とから、要素ごとの中心柱断面積を算出した。中心柱断面積の全要素についての和をとることによって、成熟段階の根中心柱断面積を推定した。

(2) 生育途上における、根中心柱総断面積と葉維管束総断面積については、上記1. (2) と同様の方法によって求めた。すなわち、出葉一出根直線の式からある要素の出根の開始時期における出葉要素を推定し、その時点における根中心柱総断面積 (種子根から出根要素にいたるまでの各要素の中心柱断面積の和) および葉維管束総断面積 (第1要素から出葉要素までの葉維管束総断面積の和) を計算により求めた。

## 結 果

### 1. 総葉面積と総根断面積との量的相互関係

#### (1) 成熟段階における関係

総葉面積を総根断面積で除した値を求めたところ (第2表, A/B), シコクビエにおいて顕著に大きな値 (約2000) がえられたが、その他の作物ではいずれも1000に近い値がえられた。このように、成熟段階の総葉面積と総根断面積との間には、一部の例外を除き作物間で類似した量的関係が保たれていた。

#### (2) 生育途上における関係

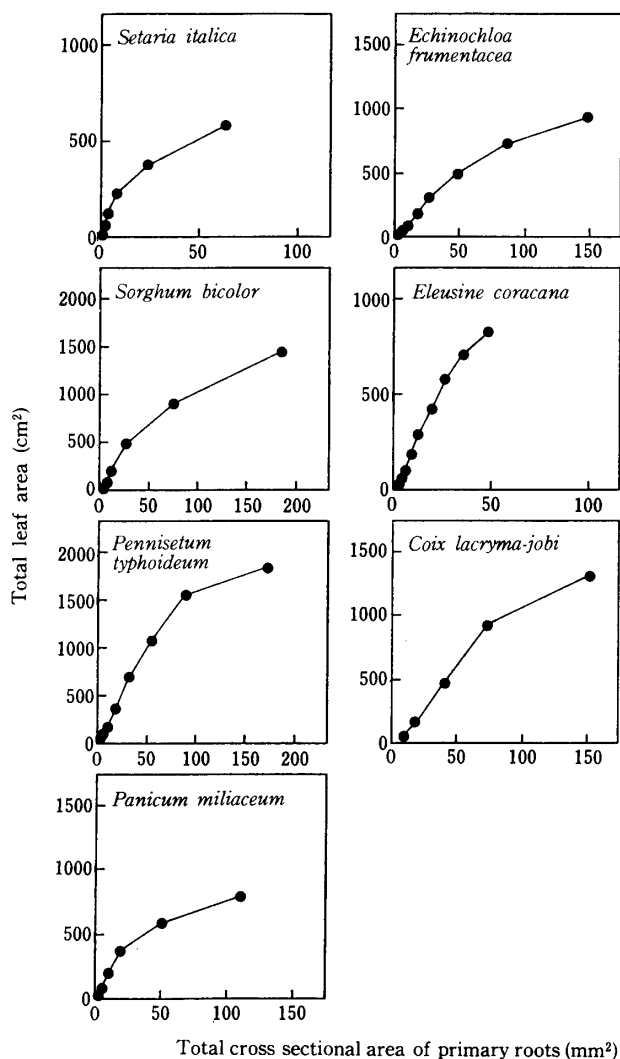


Fig. 1. Relationship between the total cross sectional area of primary roots and the total leaf area throughout the growing period of each plant.

生育途上の総根断面積と総葉面積との間には、いずれの作物についても類似した傾向がみられた (第1図)。すなわち、いずれの作物においても、生育の初期 (総根断面積が約  $20 \text{ mm}^2$  以下の時期) にお

Table 3. Relationship between the total cross sectional area of vascular bundles at the base of leaf blades and the total cross sectional area of steles at the base of primary roots.

	A Total cross sectional area of vascular bundles (leaf) ( $\times 100 \text{ mm}^2$ )	B Total cross sectional area of steles (root) ( $\text{mm}^2$ )	A/B
<i>Setaria italica</i>	3.8	17	0.24
<i>Sorghum bicolor</i>	8.1	66	0.13
<i>Pennisetum typhoideum</i>	7.1	63	0.13
<i>Panicum miliaceum</i>	6.4	26	0.25
<i>Echinochloa frumentacea</i>	4.5	19	0.24
<i>Eleusine coracana</i>	5.7	16	0.34
<i>Coix lacryma-jobi</i>	6.5	37	0.16

いては総葉面積が顕著に増加したが、次第に総根断面面積の増加程度が増し、生育の中期以降には総根断面面積が顕著に増加した。また生育の初期においては、両者の量的関係には作物の種類による差異が認められ、シコクビエを除いてアワ、モロコシからジュズダマにかけて図に示した順に、総葉面積に比べて総根断面面積が相対的に小さいものから大きいものへと並んでいるとみられることができた。シコクビエでは総根断面面積が顕著に小さかった。

## 2. 葉維管束総断面面積と根中心柱総断面面積との関係

### (1) 成熟段階における関係

葉維管束総断面面積および根中心柱総断面面積の絶対値は各作物で著しく異なっていたが、前者を後者で除した値（第3表、A/B）を比較してみると、いずれの作物についてもその値はほぼ一定の範囲内におさまるのであった。ただし詳細に比較するならば、アワ、キビ、ヒエの3者（0.24～0.25）、モロコシ、トウジンビエ、ジュズダマの3者（0.13～0.18）が類似した値を示し、シコクビエは他の作物に比べて大きな値（0.34）を示した。

### (2) 生育途上における関係

いずれの作物においても、生育の進行にともなって、根中心柱総断面面積が葉維管束総断面面積に比べて大きくなる傾向にあった（第2図）。各作物を比較してみると、モロコシ、トウジンビエおよびジュズダマでは他の作物に比べて、生育途上における根中心柱総断面面積が葉維管束総断面面積に比べて相対的に大きく保たれているとみられた。

## 考 察

1. 系統関係のかなり異なる<sup>9)</sup>シコクビエを除いた6種類の雑穀類においては、成熟段階における総葉面積と総根断面面積の比はほぼ類似した値を示した

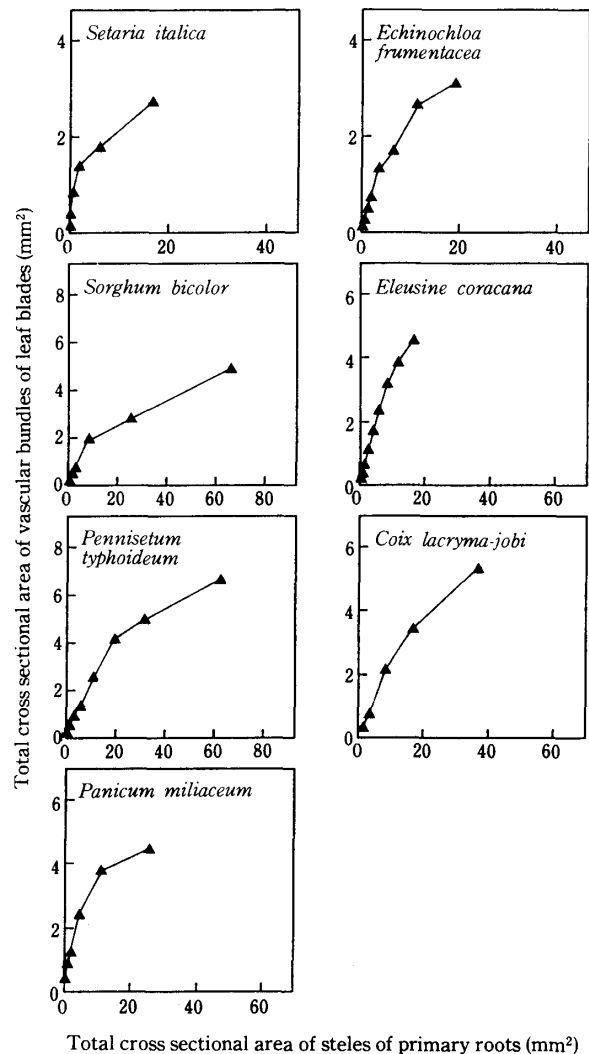


Fig. 2. Relationship between the total cross sectional area of steles at the base of primary roots and the total cross sectional area of vascular bundles at the base of leaf blades throughout the growing period of each plant.

（第2表）。また、生育に伴う両者の相対的な関係の推移をみると、生育の初期には総葉面積が増加し、やがて総根断面面積の増加が顕著になるという傾向

も、各作物に共通にみられた特徴であった (第1図)。すでに明らかにしたように、これら雑穀類には、1次根数や個々の1次根直径にかなり大きな相違が存在する<sup>10)</sup>のみならず、主茎葉や個々の葉の大きさもまた多様である<sup>9)</sup>。それにもかかわらずこれら雑穀類に、上記したような共通した関係が認められたことは、葉と根との間の密接な生長相関を示唆するものとして興味深い。一方、根中心柱総断面積と葉維管束総断面積との関係にも、各作物に共通した傾向を認めることができたが (第2表, 第3図)、総根断面積と総葉面積との関係を比較した場合には、作物の種固有の特徴がより強く現われていた。これら種固有の特徴は、すでに明らかにしたように、比較的大型の作物の大きな葉では維管束断面積が相対的に小さくなること<sup>9)</sup>、あるいは根の通導組織の量が作物の種類によって多様であること<sup>7)</sup>、などの要因によるところが大きいと考えられる。

2. つぎに、各作物を通じて生育の初期には葉が、生育の中期以降には根が優先的に生長する傾向を示したこと (第1, 2図) に関して、若干の考察を行っておきたい。

第1に、上記したように、本研究で取り上げた形態的な形質に関する限り、生育にともなう葉と根の量的関係に変化がみられたとしても、このことは必ずしも葉と根との間にある種の機能的均衡が保たれている可能性を否定するものではない。たとえば、生育の進行にともなって形成されるより高位の要素の葉には直径の大きな維管束や大導管が多く存在するようになる<sup>9)</sup>のに対し、より高位の要素に形成される1次根では、大導管の数や大きさが必ずしも増加しない場合のあることを、すでに著者らは明らかにしている<sup>7)</sup>。したがって、流量が管径の4乗に比例して増加するというポワズイユの法則などを考慮するならば、高位の要素の1次根はその直径の大きさから推察されるほどには高い通導機能を果たしえないことも考えられる。このような場合には、葉と根との間の量的関係に変化がみられるにもかかわらず、機能的には必ずしも不均衡を生じていないと考えられる。

第2に、葉に対する根の相対的な大小は、環境ストレス等に対する安全性の観点から解釈することもできよう。根というものは、葉から養水分の要求を満たすに必要なかつ十分な量だけが形成されるのではなく、実際の機能にある程度の安全性を見込んだ量

が形成されているとみることはできないであろうか。このような視点からみれば、作物体が生育の過程で不良環境にさらされた場合に、あらかじめ根系を発達させておくことがストレスや傷害を回避する有効な適応策になると考えられる。また、生育の初期において、いずれの作物も相対的に根の形態的形質の増加程度が小さいことは、この時期には安全性を犠牲にしても、茎葉部の拡大再生産が図られていることを示すものではなかろうか。さらに、比較的過湿条件に弱いとされるアワ、モロコシと、耐湿性をもつヒエ、ジュズダマとは、生育の初期における総葉面積に対する総根断面積の増加程度が異なっていた (第1図) ことも、上記の考察と関連づけて興味深い現象ではないかと考えられる。ただしこれら諸点は、いずれも推測の域を出るものではない。さらに各作物の生理、生態学的な特性を明らかにしていく過程で検討されるべき問題と考える。

## 引用文献

1. Brouwer, R. and C.T. de Wit 1980. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In *Root Growth*, (Ed) W.J. Whittington Butterworths, London. 224—244.
2. Davidson, R.L. 1969. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Ann. Bot.* 33: 561—569.
3. Fiscus, E.L. 1981. Analysis of the components of area growth of bean root systems. *Crop Sci.* 21: 909—913.
4. Hunt, R. 1975. Further observation on root-shoot equilibria in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Ann. Bot.* 39: 745—755.
5. 中元朋実・山崎耕宇 1988. 雑穀類の栄養器官および通導組織系の量的相互関係に関する研究. 第1報 要素構造からみた雑穀類の形態. *日作紀* 57: 476—481.
6. ———・——— 1988. ———. 第2報 葉における通導組織の量的観察. *日作紀* 57: 482—489.
7. ———・——— 1988. ———. 第3報 1次根における通導組織の量的観察. *日作紀* 57: 490—495.
8. Pearsall, W.H. 1927. Growth studies. IV. On the relative sizes of growing plant organs. *Ann. Bot.* 41: 549—558.
9. 館岡亜緒 1959. イネ科植物の解説. 明文堂.
10. 山崎耕宇・中元朋実 1983. 数種のイネ科畑作物における地上部の生育と1次根の形成. *日作紀* 52: 342—348.