

## 水稻の冠根原基の形成に関する研究

### 第1報 不伸長茎部における冠根原基の形成部位について\*

新 田 洋 司・星 川 清 親\*\*

(高知大学農学部・\*\*東北大学農学部)

1991年4月16日受理

**要 旨** : 水稻の不伸長茎部すべてにわたる連続横断切片を光顕観察して、冠根原基の形成部位、および形成数の分布を明らかにするとともに、不伸長茎部上部における冠根原基形成部位について検討した。

従来、冠根原基（出現した冠根も含む）の形成部位は、外部形態からみた節横隔壁の上・下の冠根の出現部位と対応させて、その2部位だけであると限定されていた。しかし、連続横断切片を観察した結果、冠根原基の形成数は、節間が極端に短い不伸長茎部下を除く不伸長茎部上部においては、各節の横隔壁形成部下部で極大、同上部で極小になりながら、隣接する上・下の部位で連続的に増減を繰り返していた。また、不伸長茎部上部の下位の部位よりも上位の部位で、辺周部維管束環が分断されている部位よりも分断されていない部位で、さらに、維管束組織のより発達している部位においていずれも形成数が多かった。

これらの観察結果にもとづき、従来の“節根”および“要素根”による冠根原基形成部位の分け方と対比して検討した。その結果、辺周部維管束環の分断の様相によって、冠根原基形成部位を分断部Ⅰ（葉鞘の中肋側で1～2箇所分断）、分断部Ⅱ（葉鞘からの大維管束の貫入によって多数箇所分断）、および非分断部に分け、この3つを1つの“単位”とする分け方が適当であると考えられた。

**キーワード** : 維管束、冠根原基、水稻、節横隔壁、節根、不伸長茎部、辺周部維管束環、要素根。

**Studies on the Formation of the Crown Root Primordia of Rice Plant** I. Distribution of crown root primordia in the unelongated stem portion : Youji NITTA and Kiyochika HOSHIKAWA\*\* (*Faculty of Agriculture, Kochi University, Monobe, Nankoku, Kochi 783, Japan*; \*\**Faculty of Agriculture, Tohoku University, Amamiyamachi-Tsutsumidori, Aobaku, Sendai 981, Japan*)

**Abstract** : The formations of the crown root primordia in the unelongated stem portion of rice plant at 21 days after heading were investigated by light microscope as every serial cross sections with consideration to the position of crown root primordia.

Our detailed anatomical observations revealed that regardless of the rooting bands, the root primordia were most frequently formed just below the nodal plate and rarely formed above the nodal plate, with changing numbers of root primordia successively throughout all the unelongated stem portion above around the 4th node. In general, the root primordia were formed more in number, externally in the upper portions of the stem, and internally in the portion where peripheral cylinder of longitudinal vascular bundles (PV) was not divided by the large vascular bundle of leaf sheath and various vascular bundles such as nodal vascular anastomoses developed.

These results did not fit the well-known ‘Nodal root’ and the ‘Shoot unit’ related to the position of root primordia initiation, hence, we propose the new ‘unit’ consisting of three positions, that is, ‘Divided Portion (DP) I’, ‘DP II’, and ‘non-DP’ by considering the form of the PV in cross sections.

**Key words** : Crown root primordia, Nodal plate, Nodal root, Peripheral cylinder of longitudinal vascular bundle, Rice plant, Shoot unit root, Unelongated stem, Vascular bundle.

水稻の冠根の出現は、外部形態からみると、不伸長茎部の上部では、節横隔壁形成部の上部と下部に多くみられ、それらがいわゆる発根帯と呼ばれている。不伸長茎部の下部では、節横隔壁の形成部位が不明瞭であり、冠根の出現部位にも、上部でみられるような局在性は明らかではない。また、節間伸長した部位でも、冠根の出現は、節横隔壁形成部の上部と下部のいわゆる発根帯に局在し、ちょうど節部にあたるところからの発根はみられないのが普通で

ある。

冠根の原基の形成部位については、これまで、外部形態からみた冠根の出現部位に着目して、藤井<sup>7,8)</sup>および猪ノ坂<sup>9)</sup>らによる、“節”を単位とした概念からみる“節根”の見方と、Evans<sup>6)</sup>やSharman<sup>23)</sup>に代表される高等植物の“Phyton theory”の概念を“要素”として水稻にもあてはめ、“要素根”としてそれをみる川田<sup>12-15)</sup>の見方とがあった。しかしこれらは、冠根原基の形成部位を、一横断面的、一平面的に特定した記述にとどまっており、不伸長茎部のすべての部位にわたる形成の様相や、上・下の

\* 大要は、第190回講演会(1990年10月)において発表。

隣接する部位での形成の様相を関連づけて、立体的に把握したものではない。

Kaufman<sup>10)</sup> と川原<sup>18,19)</sup> は、不伸長基部を維管束の走向と関連づけて連続的に観察しているが、冠根原基の形成部位については明確に論じていない。冠根原基の形成部位を正確に把握するためには、冠根の出現部位や、“節”や“要素”にとらわれずに、不伸長基部を上部から下部まですべての部位にわたって、ひとつひとつの横断面でみていき、総合的にまとめる必要があると考えられた。

そこで本報では、不伸長基部のすべてにわたる横断切片を作製して連続観察し、おもに、茎葉中の各維管束の走向や節横隔壁の形成との関係に着目して、冠根原基の形成部位を解剖学的に検討した。

また、今後、個体レベルや株レベルで、冠根の出現部位や非出現部位の解析を進めるうえで、冠根原基の形成部位を統一された見方でみることは不可欠であると思われる。そこで、本報では、まず、従来の冠根原基形成部位に関する知見と本実験結果との整合性について検討した。

なお、“冠根原基の形成部位”を把握する目的から、解剖学的観察の際には、出現した冠根についてはその茎内基部組織（正確には辺周部維管束環に接した組織）を冠根原基の形成部位とした。そして、出現に至らず茎内にとどまっている冠根原基とあわせて、冠根原基として表記した。

### 材料と方法

水稻品種ササニシキを供試し、東北大学農学部(仙台市青葉区)において、以下のように栽培した。

1989年3月12日に、1/5000 a ワグナーポットに催芽粒を円形20粒播き<sup>22)</sup>し、ガラス室(自然光無加温)内で栽培した。本報では、茎1本に形成する冠根原基にのみ着目し、主茎と分けつ茎との間の物理的、生理的影響をなるべく排除し、観察しやすくするために、分けつは主茎第7葉抽期以降、逐次、主茎葉とともに除去した(ただし主茎の上位5葉は残した)。施肥は週1回、液肥(硫酸アンモニウム189 g, リン酸2ナトリウム(12水塩)50 g, 塩化カリウム24 g を水に溶かして1 Lとしたもの)5 mL を約500 mL の水で薄めて与えた。最終の主茎葉数は14であった。

出穂後21日目に不伸長基部(鞘葉節～第9節)を採取し、FAA溶液(70% エノール: 酢酸: ホルマリン=90:5:5)で固定後、組織軟化(1次軟化)の

ため、フッ化水素(46%)—エタノール溶液(1:1)に1週間漬け、水洗、脱水して、パラフィン誘導し、ブロックを作製した。組織が露出するようにブロックをトリミングした後、2次軟化として、Kaufmanらの溶液<sup>11)</sup>(グリセリン299 mL, 水200 mL, Tween 20 1 mL を混ぜて500 mL とした溶液の適当量の水で2倍に希釈)に半日～1日浸漬後、厚さ10  $\mu\text{m}$  の連続横断切片を作製した。トルイジンブルーO液(トルイジンブルーO 0.05%—炭酸ナトリウム0.05%)で簡易染色<sup>21)</sup>して、光学顕微鏡で観察した。

観察は200  $\mu\text{m}$  おきに行い、本報ではとくに冠根原基に着目した。まず、作製した横断切片のプレパラートを、茎の上部から下部へと連続して観察し、それぞれのプレパラートで辺周部維管束環に接して形成されているすべての冠根原基<sup>(注1)</sup>の数(冠根原基断面数<sup>(注2)</sup>; A と表記)を求めた。従って、1つの冠根原基が断面となって2枚以上のプレパラートにまたがって観察される場合は、重複して数えていることになる。そこで、そのような場合には、重複しないように、形成の中心部にあたるプレパラートで冠根原基を数え、これを冠根原基中心数<sup>(注2)</sup>(B と表記)とした。また、200  $\mu\text{m}$  おきに観察したプレパラートには冠根原基が観察されないが、皮層中に冠根原基の断面が存在し、そのプレパラートに隣接する上・下のプレパラートで冠根原基の形成の中心部が確認できる場合には原基数として数え、この値にAを加えたものを全冠根原基数<sup>(注2)</sup>(C と表記)とした。さらに、分断された辺周部維管束環の分断数(D と表記)、その節位の葉鞘からの大維管束および小維管束の数(それぞれE およびF として表記)を求めた。これらの数は、調査した個体(10個体以上)により変動したが、平均的な1個体での実数値を結果に示した。

なお本報では、節位を表す場合、上から数える場合、止葉節をIとし、向基的にII, III, IV…として、また、下から数える場合、第1葉(不完全葉)節を1とし、向頂的に2, 3, 4…として表記した。

注1: 冠根原基の分化する組織が、辺周部維管束環の外側に存在する残存分裂組織<sup>2,17)</sup>であるのか、基本分裂組織<sup>13)</sup>であるのかについては明らかではない。本報ではそれを“辺周部維管束環に接した組織”とした。

注2: 第190回講演会においては、冠根原基断面数を延べ原基数、冠根原基中心数を純原基数、全冠根原基数を延べ冠根数として発表した(日作紀59(別2): 195—196. 参照)。

## 結 果

不伸長茎部の下部（鞘葉節～第4節）では節間が短く、節横隔壁形成部や髓腔の範囲は明瞭ではなく、冠根原基はすべての横断面で形成されていた。

第VI節（9節）横隔壁形成部付近から第XI節（4節）横隔壁形成部付近までの、不伸長茎部上部における冠根原基の形成の様相を、各維管束の様相とあわせて、第1図に数量的に表示した。この部位では、節位の上・下にかかわらず、冠根原基の形成部位と各維管束の連絡、発達等との間には、同じ規則性があった。ここでは、説明のため、その規則性の一例として、第VII節横隔壁形成部付近と第VIII節横隔壁形成部付近との間を、第2図に模式的に示した。さらに、冠根原基の形成に影響しているとされる辺周部維管束環の形状<sup>2,7,8,9,13-16</sup>や、辺周部維管束環の形状に關与している維管束の走向<sup>2,7-10,13,14,16-19</sup>などにも着目しながら、冠根原基の形成部位と形成数を観察した結果を第3図に示した。なお、第2図に示したa～dの線は、第1図中のa～d、および第3図のa～dに対応している。

第VII節横隔壁形成部（第1図中a、第2～3図a）では、辺周部維管束環は最も多く分断されていた（第1図D）。分断された個々の辺周部維管束環は、ブロック状を呈していた（以下、このような状態を辺周部維管束環ブロックと表現した）。分断の多くは、第VII葉葉鞘からの大維管束が辺周部維管束環の内側に貫入する部位で、大維管束と辺周部維管束環とが完全に合着することなく、独立しているために起こったものである。葉鞘からの小維管束は、辺周部維管束環の外側の皮層組織内にあった。その他の縦走する維管束組織は、分断された辺周維管束環ブロックに包含されるような形で集合していた。また、この部位は、節横隔壁形成部ではあるが、節網維管束や横走維管束などは多く観察されなかった。辺周部維管束環の外側に接した組織から、冠根原基が分化している場合もみられた。しかし、この部位での冠根原基断面数（A）と冠根原基中心数（B）は、いずれも最大5で、全冠根原基数（C）も7であり最多ではなかった。また、冠根原基断面数（A）で数えられる冠根原基組織は、1つの辺周部維管束環ブロックに1～2個形成されていたが、形成されない場合もあった。

第VII節横隔壁形成部の下部で、第VII葉葉鞘の小維管束が、辺周部維管束環に合着する部位（第

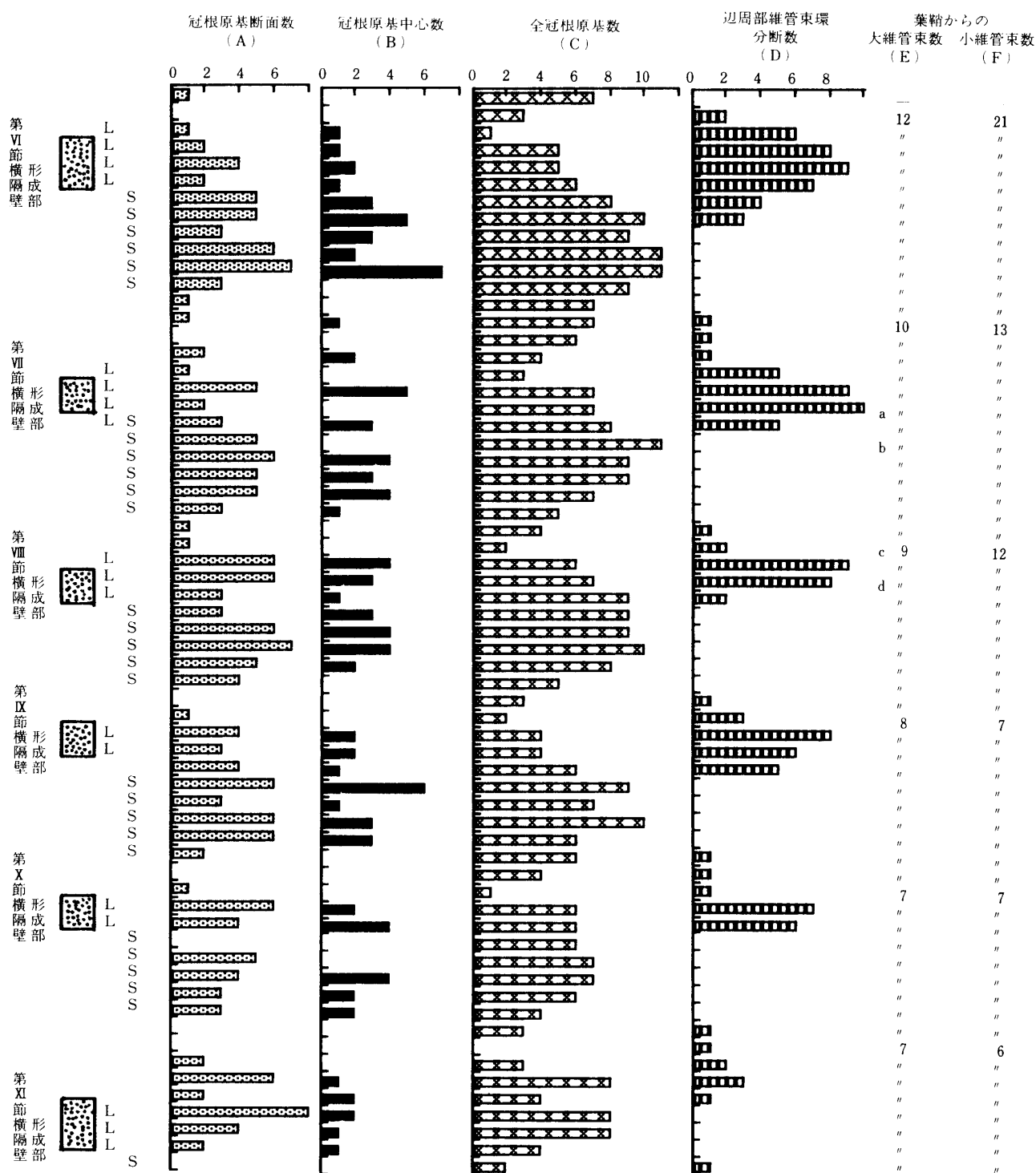
1図中b、第2～3図b）では、辺周部維管束環は分断されずに、小維管束と一体となって環状を呈していた。すなわち、葉鞘からの小維管束は、大維管束とは違って、ここではすべて、辺周部維管束環に吸収されて独立することではなく、合着する形をとっていた。また、辺周部維管束環内に小維管束が貫入して、走向する形態は明らかではなかった。辺周部維管束環の内側では、各維管束組織が局在することなく、全体に分布し発達しているのがみられた。まず、第3図aで、辺周部維管束環を分断していた第VII葉葉鞘からの大維管束は、その内側に入って肥大していた。節網維管束や横走維管束も発達していた。中央には髓腔がみられた。一方、辺周部維管束環の外側に接した組織から、冠根原基の分化しているのが多数みられた。この部位での冠根原基断面数（A）や全冠根原基数（C）は、それぞれ6、11となり、最も多くなった（第1図）。また、冠根原基中心数（B）も多かった（第1図）。そして注目すべきことは、これらA、B、Cのいずれもがこの部位をピークにして、茎の上部および下部の隣接する部位にかけて連続的に少なくなったことである（第1図）。

第VIII節横隔壁形成部に向かって冠根原基断面数（A）や冠根原基中心数（B）、全冠根原基数（C）は少なくなり、第VIII節横隔壁形成部の上部でそれぞれ1、0、2となり、最も少なくなった（第1図中c、第2～3図c）。辺周部維管束環は葉鞘の中肋側（分けつ芽維管束の反対側）で大きく分断されたのを含めて2箇所で分断されていた。また、辺周部維管束環の内側にある維管束組織は小さく、とくに発達もみられなかった。

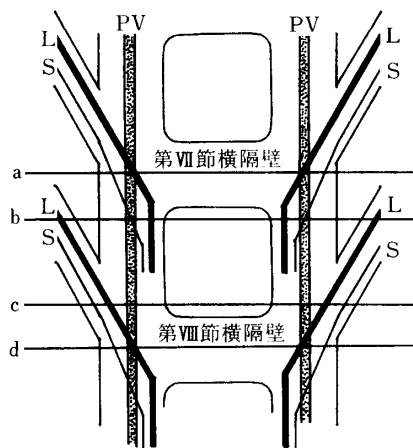
第VIII節横隔壁形成部では、冠根原基の形成の様相および各維管束の走向が、その上の第VII節横隔壁形成部と同様な様相を呈していた（第1図中d、第2～3図d）。

このように、第1図により不伸長茎部上部を通してみると、冠根原基断面数（A）や冠根原基中心数（B）、全冠根原基数（C）は、いずれも、各節の横隔壁形成部下部で多く、同上部で少なくなる分布を示した。とくに、AとCは、各節の横隔壁形成部下部で極大値、同上部で極小値をとりながら連続的に推移していた。

以上の結果を、辺周部維管束環の分断との関連においてみると以下のとおりである。すなわち、辺周部維管束環の分断は、不伸長茎部上部においては節位に関係なく、①葉鞘からの大維管束と小維管束は



L: 葉鞘からの大維管束が辺周部維管束環に貫入する部位, S: 葉鞘からの小維管束が辺周部維管束環に貫入する部位.



第2図 主茎第VII節（8節）と第VIII節（7節）の横隔壁形成部付近における茎縦断面の模式図。

L: 大維管束, S: 小維管束, PV: 辺周部維管束環。

a, b, c, d は各レベルにおける横断切片の作製面で、第1図および第3図の a, b, c, d に対応している。

a: 第VII節横隔壁形成部, b: 第VII節横隔壁形成部下部, c: 第VIII節横隔壁形成部上部, d: 第VIII節横隔壁形成部。

辺周部維管束環の外側にあり、分断にはかかわっていないが、葉鞘の中肋側(分げつ芽維管束の反対側)の辺周部維管束環が少数箇所(1~2箇所、第1図)で分断されている場合(分断部Iと呼ぶ)と、②葉鞘からの小維管束は辺周部維管束環の外側にあり分断にはかかわっていないが、葉鞘からの大維管束が辺周部維管束環に貫入し、多数箇所(3~10箇所、第1図)で分断されている場合(分断部IIと呼ぶ)の2つの場合で起こっていた。そこで、これら2部位と、③葉鞘からの大維管束は辺周部維管束環の内側にあり、小維管束は辺周部維管束環に吸収・合着されていて、辺周部維管束環が分断されていない部位(非分断部と呼ぶ)をあわせた3部位を1つの“単位”と呼び、さらに、第n節横隔壁形成部の含まれる“単位”を第n“単位”と表記し、不伸長茎部上部をそれにしたがって分け(第4図)、冠根原基の形成数をみた(第1表)。まず、これら3部位の各節に

第3図 主茎第VII節（8節）と第VIII節（7節）の横隔壁形成部付近における茎横断面の光学顕微鏡写真。

a, b, c, d (第2図脚注参照) は第1図および第2図の a, b, c, d に対応している。

R: 冠根原基, PV: 辺周部維管束環, L: 葉鞘からの大維管束, S: 葉鞘からの小維管束, T: 分げつ芽維管束, A: 節網維管束, H: 横走維管束, N: 節横隔壁, C: 髓腔。

横棒は1 mm。



第1表 辺周部維管束環の形状と冠根原基数<sup>a)</sup>および他の維管束形質との関係。

“単位” <sup>b)</sup>	分断部 I <sup>b)</sup>			分断部 II <sup>b)</sup>			非分断部 <sup>b)</sup>			合 計	
	冠 根 原基数	分断数	長 さ (mm)	冠 根 原基数	分断数	長 さ (mm)	冠 根 原基数	分断数	長 さ (mm)	冠 根 原基数	長 さ (mm)
VI	0	2	0.2	13	9	1.2	12	0	1.0	25	2.4
VII	3	1	0.6	8	10	0.8	12	0	1.0	23	2.4
VIII	0	2	0.4	8	9	0.6	13	0	1.0	21	2.0
IX	0	1	0.2	5	8	0.8	13	0	0.8	18	1.8
X	0	1	0.6	6	7	0.4	8	0	1.0	14	2.0

a: 各部位における冠根原基中心数 (B) の合計, b: 本文参照。

おける位置関係をみると、分断部 I は、おおむね横隔壁形成部の上部 (0.2~0.6 mm の範囲にある) に、分断部 II は、横隔壁形成部 (0.4~1.2 mm の範囲にある) に、そして、非分断部は、横隔壁形成部の下部 (0.8~1.0 mm の範囲にある) に位置した (第4図)。これら3部位における冠根原基形成数は、節位にかかわらず、非分断部>分断部 II>分断部 I の順に多くなる傾向がみられた。また、各“単位”の冠根原基数は第 VI “単位”では25個なのに対し、第 X “単位”では14個であるなど、節位が高くなるにしたがって形成数が多かった (第1表)。

## 考 察

### 1. 不伸長茎部下部における冠根原基の形成について

本研究の観察結果、不伸長茎部下部 (鞘葉節~第4節) では、節間が短く、節横隔壁形成部や髓腔の範囲は明瞭ではなく、冠根原基の形成には不伸長茎部上部で示したような規則性がなく、すべての横断面で冠根原基が形成されていた。このことは有門<sup>2)</sup>も報告している。この部位は、節間が著しく短縮しているために、どの横断面でも節網維管束や横走維管束などの維管束組織が発達しており、このことが冠根原基の分化を容易にしていると考えられる。

### 2. 不伸長茎部上部における冠根原基形成部位に関する従来の知見と本実験結果との整合性について

#### (1) “節根”による冠根原基形成部位の分け方との整合性

猪ノ坂<sup>9)</sup>は、節横隔壁形成部付近に2つの発根帯が認められ、そこに冠根原基が形成されるとし、“節根”による分け方を明らかにした。それによると、その上位根は節横隔壁形成部の上部の、葉鞘維管束が茎中に入る部位の上部で、辺周部維管束環が明らかな分断を示さない部位に冠根原基が形成されるとした。また、上位根発生帯のすぐ下では冠根原基は

なく、下位根は、節横隔壁形成部付近で、葉鞘大維管束が辺周部維管束環内に入り、辺周部維管束環が分断された部位に冠根原基が形成されるとした。

第4図には、第 VI 節から第 XI 節について、猪ノ坂<sup>9)</sup>が示した“節根”による冠根原基形成部位の分け方と本実験の結果を対比して示した。

猪ノ坂の指す上位根とは、著者らが冠根原基形成数が極小であるとした節横隔壁形成部上部に形成される冠根に、また下位根とは、冠根原基の形成が中程度にみられた節横隔壁形成部に形成される冠根にあたるとされる。しかしながら、猪ノ坂の報告には、本研究で冠根原基形成数が極大であった、節横隔壁形成部下部に形成された冠根や、節間部 (2つの節横隔壁に挟まれた部位) に形成された冠根についての記述がない。そのため、冠根原基形成部位の上・下の“節根”の境界をどの横断面に設けるのかが明らかでない。また、上位根、下位根の境界を、上位根発生帯の直下の、冠根原基のない部位としているが、その部位の位置が不明確である。そこで、第4図には、冠根原基形成部位の上・下の“節根”の境界を上・下の節横隔壁の中間部に、上位根、下位根の境界を節横隔壁の中心部にし、それぞれ波線で示した。さらに、冠根の出現位置については、不伸長茎部を外部形態からみて、実際には節の下位から出現する冠根の位置を、猪ノ坂は「節横隔壁形成部付近」としており、この点についても不明確である。第4図には、冠根出現部位を冠根原基形成部位と一致させて示した。また、川田ら<sup>13)</sup>も認めるように、猪ノ坂は“節根”の定義を明確に行っていないように思われた。

このようなことから、この分け方は、節横隔壁形成部付近の2つの発根帯に着目し、その内部形態をみた結果にもとづいたものであり、冠根原基形成部位の分け方としては、必ずしも妥当な方法ではないと思われた。

## (2) “要素根”による冠根原基形成部位の分け方との整合性

### 1) “要素”の設定について

一般に、外部形態からみた場合、“要素”（以下、区別のため「外部形態からみた“要素”」と呼んだ、第4図の“要素根”の分け方の「冠根出現部位」）とは、2つの節横隔壁に挟まれた部位を指す。しかし、これとは別に、川田ら<sup>14)</sup>は、冠根原基およびその形成部位をみる場合には、茎軸の横断切片を連続的にみて、「茎部の頂端側からみていき、葉鞘基部が茎と初めて合着する部位、すなわち葉腋部から、その下の葉腋部までの間」を“要素”（以下、区別のため「解剖学的“要素”」と呼んだ、第4図の“要素根”の分け方の「冠根原基形成部位」）とした。ところが、解剖学的“要素”の頂端（有門<sup>14,5)</sup>が葉鞘分離部としている部位）である「葉鞘基部が茎と初めて合着する部位」は、著者らの観察では、分けつ芽着生側の方が中肋側よりも、通常約400～800  $\mu\text{m}$ 程度頂端側に位置しており、その設定が曖昧になると考えられる。

また、「葉鞘基部が茎と初めて合着する部位」は節横隔壁のかなり上部であるため、この解剖学的“要素”は、外部形態からみた“要素”の位置よりかなり上部に位置することになり、これら2つの“要素”の対応が煩雑である。

### 2) 1 “要素”中の上位根、下位根の分け方とその境界部位について

川田らは、冠根原基は、茎の組織中を周辺・基部側に向かって伸長するとし<sup>13)</sup>、維管束の走向とも関連づけて、①外部形態からみた“要素”の上位根は、解剖学的“要素”の頂端側、つまり節横隔壁の上部の、外部形態からみたその上の“要素”の基部で、辺周部維管束環が葉鞘からの大維管束によって分断されているところに形成され、②節横隔壁形成部で、小維管束が辺周部維管束環に合着する直上の部位では、辺周部維管束環は葉鞘からの大維管束と小維管束によって小さく分断されていて、冠根原基はほとんど形成されず、ここを1 “要素”中の上位根、下位根の境界部位とし、③外部形態からみた“要素”の下位根は、解剖学的“要素”の基部側、つまり外部形態からみた同じ“要素”の上部の、葉鞘からの小維管束が辺周部維管束環中に独立した維管束としてみられるところに形成されるとした<sup>13)</sup>。この“要素根”の分け方と本実験結果を、第VI節から第XI節について対比して、第4図に示した。

これによると、冠根原基は茎の組織中を、解剖学的“要素”の長さの半分程度下降して出現に至ることになる。とくに、外部形態からみた“要素”の上位根の場合には、冠根原基が形成するのは、解剖学的“要素”の頂端側、すなわち、外部形態からみたその上の“要素”の基部側であり、そこから、厚さのある節横隔壁形成部を越えて、茎の組織中を周辺・基部側に向かって伸長し、出現に至ることになる。しかしながら、本研究の観察では、出現に至った冠根は、それとほぼ同じ部位に、その冠根原基が形成され、そのような様相は確認できなかった。また、冠根原基形成部位と出現部位のこの位置関係を、冠根原基形成がみられる伸長茎部にあてはめようとする、1つの解剖学的“要素”の長さが長くなり、その中の上位根は、節横隔壁形成部を越えて、かなり下降しなければ出現することができなくなるなど、それは困難になると思われた。著者らはすでに、これらのことも示してきた<sup>20)</sup>。

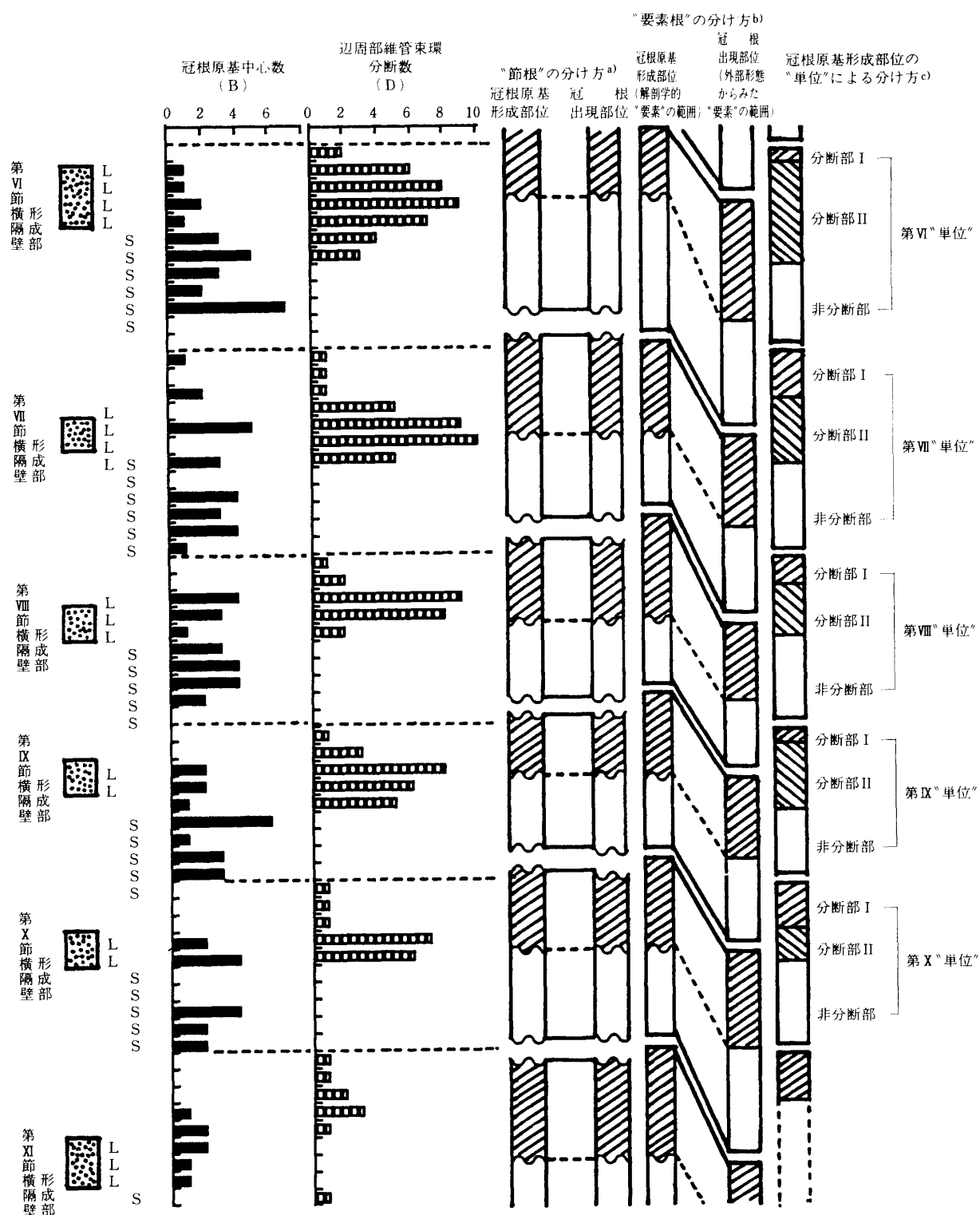
前述のように、解剖学的“要素”中の上位根、下位根の境界とされる部位は、節横隔壁形成部付近にあたる。この部位を、冠根原基の実数である冠根原基中心数(B)によって詳細にみると、隣接した上・下の切片で不連続の場合もあるが冠根原基の形成はみられ、その数は他の部位に較べて少なくなかった(第4図B)。また、冠根原基の大きさが反映される冠根原基断面数(A)は、不伸長茎部の上部から下部までを通してみると、連続分布の一部になっていた(第1図A)。

これらのことにより、川田らが、冠根原基のほとんど形成されない部位を解剖学的“要素”中の上位根、下位根の境界部位としたことは、妥当ではないものと考えた。この部位で冠根原基が不連続に形成されるのは、辺周部維管束環が分断されていて、冠根原基に分化する組織が大きい場合であると考えられた。

### 3. 不伸長茎部上部における冠根原基形成部位の新たな分け方について

本研究の結果、冠根原基は不伸長茎部において茎軸上に連続的に形成されることが明らかとなり、藤井<sup>7,8)</sup>、猪ノ坂<sup>9)</sup>、川田ら<sup>13,14)</sup>、川原ら<sup>16)</sup>が、冠根原基形成部位を、節横隔壁の上・下の2部位に限定したこととは異なった。また、冠根原基形成数の多い部位と少ない部位が、茎軸上に規則的に分布していた(第1図、第4図)。

また、藤井<sup>7,8)</sup>および川原ら<sup>16)</sup>は、冠根原基が、節



第4図 主茎第VI節(9節)横隔壁形成部付近から第XI節(4節)横隔壁形成部付近における冠根原基の分布と冠根原基形成部位の分け方。

縦軸の目盛間隔は200  $\mu$ m。冠根原基中心数(B)は本文および第1図参照。

a: 猪ノ坂<sup>9)</sup>に従った。斜線部は“節”の上位根の、白ヌキ部は“節”の下位根の位置を示す。上・下の“節根”の冠根原基形成部位の境界は、上・下の節横隔壁の中間部とした(不確定なため波線で示した)。1“節根”中の上位根、下位根の境界を、節横隔壁の中心部とした(不確定なため波線で示した)。また、冠根出現部位と冠根原基形成部位は一致するとした。

b: 川田ら<sup>12,13,14)</sup>に従った。斜線部は“要素”の上位根の、白ヌキ部は“要素”の下位根の位置を示す。冠根原基形成部位では、分げつ芽着生側の葉鞘基部が茎と合着する部位を“要素”の頂端とした。1“要素”中の上位根、下位根の冠根原基形成部位の境界を、節横隔壁の中心部とした(不確定なため波線で示した)。冠根出現部位のうち上・下の“要素”の境界は、川田らの図示<sup>12,13)</sup>により、節横隔壁の中間部をもってそれとした。また、1“要素”中の上位根、下位根の冠根出現部位の境界は、“要素”の長さの中間部をもってそれとした。

c: 第XI“単位”から地際部側では節間が短縮していたために、各“単位”および各分断部位によって分けることはできなかった。したがって、ここでは、第XI“単位”の分断部IIから地際部側を点線で示した。

L: 葉鞘からの大維管束が辺周部維管束環に貫入する部位。S: 葉鞘からの小維管束が辺周部維管束環に貫入する部位。

横隔壁の上・下の部位の辺周部維管束環ブロックに形成されるとしているが、本研究の観察の結果、辺周部維管束環が分断されていない部位でも冠根原基が形成されており、両者の報告<sup>7,8,16)</sup>とは異なった。冠根原基が辺周部維管束環ブロックに形成された場合、形成数には変異(1~2個)があり、形成されない場合もあり、この点で藤井<sup>7,8)</sup>の報告とは異なった。さらに、川田らは、“要素”の上位根は辺周部維管束環ブロックに形成され<sup>13,14)</sup>、“要素”の下位根は、分断されていない辺周部維管束環に形成される<sup>13)</sup>とした。しかしながら本実験では、これらに加え、茎軸上のあらゆる部位での冠根原基の形成と冠根組織の連続的な分布を認めており(第1図)、川田ら<sup>13,14)</sup>の報告とは異なった。

このように、辺周部維管束環の形状と冠根原基の形成部位や形成数との間には密接な関係があることはすでに報告されていたが、本実験の結果は、上述のように、種々の点で従来の報告とは異なった。辺周部維管束環の形状と冠根原基の形成部位や形成数との関係をより明瞭にするには、辺周部維管束環の分断パターンとその範囲をまず明確にすることが必要と考えられた。本実験の結果、辺周部維管束環の分断パターンは、既述のように、不伸長茎部上部すべてにおいては、分断部Ⅰ、分断部Ⅱ、および非分断部の3パターンに分けることが可能であった(本報では、茎軸を頂端側からみて、この順に連続した3部位を1つの“単位”とし、第n節横隔壁形成部の含まれる“単位”を第n“単位”と表記した。第4図)。そして、この分け方は、冠根原基の形成および諸維管束の走向の様相を適切にとらえていた。すなわち、分断部Ⅰは、おおむね節横隔壁形成部の上部に位置し、維管束組織があまり発達しておらず、冠根原基形成数はこれら3部位のなかで最も少なかった。分断部Ⅱは、おおむね節横隔壁形成部に位置し、これら3部位のなかで、維管束組織は中程度に発達し、冠根原基の形成数も中程度にみられた。非分断部は、おおむね節横隔壁形成部の下部に位置し、維管束組織は最も発達し、冠根原基形成数はこれら3部位のなかで最も多かった。さらに、この分け方による上・下の“単位”の境界は、茎軸を頂端側からみて、葉鞘からの小維管束が辺周部維管束環に貫入する部位の終点部位ともほぼ一致しており(第4図)、このことが、茎軸を“単位”に分ける際の目安ともなると思われた。

この“単位”は、有門<sup>3,5)</sup>の“新要素説”による

“要素”とはほぼ同じ部位に位置し、川田ら<sup>14)</sup>の解剖学的“要素”とは、それよりも上方に位置する場合が多かった(不伸長茎部内の部位によって異なる)が、比較的近い位置関係にあった。

内部形態である冠根原基の形成部位を、その理解のために部位に分けるには、従来の、外部形態にもとづいた“要素根”や“節根”の概念とは別の考え方を導入する必要があると思われた。その際、本報で示した“単位”がこれらにかわるができるものであるかなど、形態形成の見地からも考察を進める必要がある。

**謝辞:** 本論文をとりまとめるにあたり、高知大学農学部作物・育種学研究室山本由徳教授に有益な助言をいただいた。ここに記して謝意を表する。

## 引用文献

1. 有門博樹 1975. 通気組織系と作物の耐湿性. オリエンタル印刷, 三重. 1—149.
2. ——— 1986. 水稻における周辺部維管束環の形状変化と伸長節間との関係及び通気組織と冠根の形成と係り合い. 日作東海支部報 101: 19—24.
3. ——— 1987. 水稻における節と節間及び冠根と腋芽との相互関係. 第1報 出穂期前後の生育相から. 日作紀 56 (別2): 31—32.
4. ——— 1988. 野生稻の通気組織系について (1). 日作紀 57 (別2): 289—290.
5. ———・池田勝彦・谷山鉄郎 1990. 水稻における通気組織と通気組織系に関する解剖学的ならびに生態学的研究. 三重大学生物資源学部紀要 3: 1—24.
6. Evans, M.W. and F.O. Grover 1940. Developmental morphology of the growing point of the shoot and inflorescence in grass. J. Agric. Res. 61: 481—520.
7. 藤井義典 1958. 水稻の節における葉の維管束と根の配列との関連について. 日作紀 27: 67—70.
8. ——— 1961. 稲麦における根の生育の規則性に関する研究. 佐賀大学農学彙報 12: 1—117.
9. 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官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: 15—116.
10. Kaufman, P.B. 1959. Development of the shoot of *Oryza sativa* L. III. Early stages in histogenesis of the stem and ontogeny of the adventitious root. Phytomorphology 9: 382—404.
11. ———, S.J. Cassel and P.A. Adams 1965. On nature of intercalary growth and cellular differentiation in internode of *Avena sativa*. Bot. Gaz. 126: 1—13.
12. 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、とくにその生育段階に着目した場合の一例. 日作紀 32: 163—180.

13. ———・原田二郎・山崎耕宇 1972. 水稻基部における冠根始原体の形成について. 日作紀 41:296—309.
14. ———・————— 1978. 水稻基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.
15. ———・————— 1980. 水稻の主茎に形成される冠根数の変動. 一とくに分けつ葉を除去した主茎における場合. 日作紀 49:587—592.
16. 川原治之助・太田敏郎・長南信雄 1968. 稲の形態形成に関する研究. 第2報 水稻地上部における維管束の分化と器官・組織の形成との関連について. 茨城大学農学部学報 16:7—41.
17. ———・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.
18. ———・—————・松田智明 1974. 稲の形態形成に関する研究. 第7報 伸長茎の節における維管束の走向と組織. 日作紀 43:389—401.
19. ———・—————・————— 1975. 稲の形態形成に関する研究. 第8報 短縮茎部における維管束の走向と組織. 日作紀 44:61—67.
20. 新田洋司・星川清親 1991. 水稻の冠根原基の形成に関する研究. 第3報 不伸長茎部内における冠根原基の伸長方向と分級法について. 日作紀 60(別1):240—241.
21. Sakai, W.S. 1973. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. Stain Technol. 48:247—249.
22. 佐竹徹夫 1972. イネポット栽培の改良法. 一生育時期の揃った穂を得るために. 日作紀 41:361—362.
23. Sharman, B.C. 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Ann. Bot. 6:245—282.