

水稻の冠根原基の形成に関する研究

第3報 主茎の不伸長茎部における冠根原基形成の品種間差異*

新田 洋司・山本 由徳・守屋 剛志

(高知大学農学部)

1997年2月6日受理

要 旨: 水稻の主茎の不伸長茎部における冠根原基形成の品種間差異について、出現冠根数の異なる5品種の8.5~8.6葉齢個体を用いて解剖学的に検討した。1) 分げつを含む個体当たり出現冠根数は、IR36、日本晴、フジミノリ>コシヒカリ>アケノホシの順に多かった。この順序は、分げつ数の多い順序と一致した。2) 主茎の冠根原基数はIR36が最も多く、ついでフジミノリ、日本晴で、コシヒカリ、アケノホシは少なかった。一方、冠根原基基部直径は、冠根原基数の多い品種ほど小さかった。冠根原基形成部位全体の茎軸長および辺周部維管束環側面積と冠根原基数との関係は明らかではなかった。いずれの品種でも、各“単位”でプロットした辺周部維管束環側面積と冠根原基数との間には有意な正の相関関係が認められたが、その1次回帰式の傾きであらわされる冠根原基形成率は、冠根原基数の多い品種ほど高かった。3) 以上の結果、本実験で用いた5品種において、主茎の冠根原基数は、分げつ数および分げつを含む個体当たりの出現冠根数の多い品種ほど多いこと、また、冠根原基数の多い品種では冠根原基基部直径の細いことが明らかとなった。

キーワード: 冠根原基、主茎、水稻、節、不伸長茎部、辺周部維管束環。

Studies on the Formation of the Crown Root Primordia of Rice Plant III. Cultivar differences of the formation of the crown root primordia in the unelongated stem: Youji NITTA, Yoshinori YAMAMOTO and Tsuyoshi MORIYA (*Faculty of Agriculture, Kochi University, Monobe, Nankoku, Kochi 783, Japan*)

Abstract: Every successive cross section in the unelongated portions of the main stem of five rice cultivars, 8.5—8.6 plant age in leaf number, were investigated anatomically to clarify the varietal differences of some characteristics on the formation of crown root primordia. (1) The number of emerged crown roots per plant were larger in IR36, Nipponbare and Fujiminori followed by Koshihikari and Akenohoshi. These orders coincided with the orders of the number of tillers. (2) The order of the number of crown root primordia of the main stem was IR36>Fujiminori, Nipponbare>Koshihikari, Akenohoshi. But, the diameter of the base of the crown root primordia was smaller in cultivars with more crown root primordia. There were no correlations between the total number of crown root primordia and the length of the stem or the area of peripheral cylinder of longitudinal vascular bundles. However, when the stem was divided into successive ‘units’ as previously reported, a significant positive correlation was found between the number of crown root primordia and the area of peripheral cylinder of longitudinal vascular bundles. The percentage of the formation of the crown root primordia indicated by the linear regression coefficient was higher in cultivars with more crown root primordia. (3) These results suggest that the number of crown root primordia of the main stem is larger in cultivars with more tillers and/or with more emerged crown root per plant, and also in cultivars with diameters less than the base of the crown root primordia.

Key words: Crown root primordia, Main stem, Nodal plate, *Oryza sativa* L., Peripheral cylinder, Unelongated stem.

水稻の根系形成を理解するうえで出現した冠根の「数」と「太さ」を把握することは重要であり、従来、これらに着目した報告例は数多くみられる。一方、出現した冠根の形態形成の基礎となる冠根原基の「数」や「太さ」については、研究方法の困難さなどから報告例は少なく、「数」^{3,4,6,7)}や「太さ」^{4,6)}に品種間差異のあることが報告されているだけである。ところで、辺周部維管束環を共通の形成の“場”とした冠根原基の「数」と「太さ」は、出現

した冠根の場合²⁾と同様に、形態形成上、相互に影響しあう形質と考えられることから、これらの形質の相互の関連性について検討することは冠根原基形成の把握には不可欠であると思われる。本研究では、冠根原基の「数」と「太さ」の両者の関連性について検討するとともに、茎軸の諸形質も考慮に入れながら冠根原基形成の品種間差異の要因について検討した。

材料と方法

苗の出現冠根数に関する従来の報告例^{7,10)}から、

* 大要は、第201回講演会(1996年4月)において発表。

出現冠根数の多い品種としてIR36（半矮性インド型稲）とフジミノリを，出現冠根数の少ない品種としてアケノホシとコシヒカリを，出現冠根数の中程度の品種として日本晴を供試した。1/5000a ワグネルポットに，基肥として硫安4g，過磷酸石灰4g，塩化加里2gずつを全層に混入した水田土壌を充填し，1995年6月10日，催芽粃を円形に20粒播種⁹⁾した。葉齢（不完全葉を第1葉と数える）が8.5～8.6で生育の揃った個体を，それぞれの品種で約30個体ずつ採取した。採取後，草丈を測定し，出現した冠根の数を数え，不伸長茎部をFAA溶液（70%エタノール：酢酸：ホルマリン＝90：5：5）で固定した。出現冠根数が平均的な各品種5個体の不伸長茎部組織を，軟化（1次軟化）のため，47%フッ化水素溶液と100%エタノールを等量ずつ含む混合液中に10日間浸漬した。その後，再びFAA溶液（上述と同じ）に1日間浸漬した後，水洗・脱水してパラフィンに誘導し，ブロックを作製した。ブロックをトリミングして組織を露出させ，Kaufmanら¹⁾の溶液（グリセリン299mL，水200mL，Tween201mLを混ぜて500mLとした溶液の適量を水で2倍に希釈して使用）に1日間浸漬して組織を軟化（2次軟化）させた後，厚さ10 μ mの連続横断切片を作製した。トルイジブルーO液（トルイジブルーO 0.05%—炭酸ナトリウム 0.05%）で簡易染色⁹⁾して，光学顕微鏡で観察した。

観察は，著者らの既報^{5,7)}の方法にしたがって行った。この方法は，不伸長茎部を頂端側から基部側へ連続して切片を作製し，200 μ mおきに辺周部維管束環の形状に着目して不伸長茎部の冠根原基形成部位を“単位”として把握する方法である。すなわち，第1葉が茎に合着する部位より頂端側の茎軸を，頂端側から基部側に向かって，①辺周部維管束環が当該節の葉鞘の中肋側で少数箇所（1～2箇所）で分断されており，冠根原基数は3部位のなかでも最も少ない部位（分断部Iと呼んだ），②辺周部維管束環が当該節の葉鞘からの大維管束の貫入によって多数箇所分断されており，冠根原基数は3部位のなかで中程度の部位（分断部IIと呼んだ），および，③辺周部維管束環は分断されず，冠根原基数は3部位のなかで最も多い部位（非分断部と呼んだ），の3部位に分けられた。そして，これらの3部位で構成されるそれぞれの茎軸を“単位”と呼び，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。また，第1葉が茎に合着する部位より基

部側の茎軸では，基部からメソコチルの大・小維管束の分枝部位，鞘葉および第1葉と茎の合着部位を境として，それぞれの範囲を鞘葉“単位”，第1“単位”と呼称した。辺周部維管束環に接して形成する冠根原基（出現した冠根の茎内組織を含む）の組織は複数の切片・プレパラートにまたがって観察されるが，それぞれの冠根原基について，形成の中心部にあたる切片でのみ冠根原基の数を数えた。また，辺周部維管束環の周囲長をビデオマイクロメーター（オリンパス社製，VM-30）を用いて計測し，円筒形とみなした辺周部維管束環の側面積を計算で求めた。

結 果

1. 個体の地上部諸形質および出現冠根数

地上部の諸形質および出現冠根数の品種間差異を第1表に示した。個体の分けつ数は，IR36>日本晴>フジミノリ>コシヒカリ>アケノホシの順に多かった。分けつを含む個体当たりの出現冠根数は，IR36，日本晴，フジミノリ>コシヒカリ>アケノホシの順に多かった。この順序は，分けつ数の多い順序と一致した。

2. 主茎における冠根原基数，出現冠根数および茎軸諸形質

本実験では主茎に着目し，基部から第8葉葉鞘と茎の合着部付近までの主茎の茎軸を観察した。

すべての個体において，第2“単位”より頂端側の茎軸は辺周部維管束環の形状が明確であり，茎軸を“単位”⁵⁾によって分けることができた。一方，第1“単位”より基部側の茎軸は，辺周部維管束環を構成する維管束の密度が疎であり，“環”の形状が不明確であったが，前報⁷⁾の方法にしたがって茎軸を分けることができた。一方，辺周部維管束環の外側に接した組織は発達しており，冠根原基組織は観察したすべての横断面で形成していた。以下，冠

第1表 地上部諸形質および出現冠根数の品種間差異

			草丈 (mm)	葉齢	分けつ数	出現冠根数
I	R	36	339	8.5	5.6 a	104.4 a
日	本	晴	468	8.6	3.7 b	103.4 a
フ	ジ	ミ	505	8.6	3.5 c	94.7 a
コ	シ	ヒ	518	8.6	3.0 d	81.6 b
ア	ケ	ノ	503	8.6	2.5 e	64.6 c

表中の数値は平均値，同一アルファベット間ではフィッシャーのLSD法による5%レベルでの有意差がない。

根原基の形成部位と数を把握するために、材料と方法で述べたように、冠根原基を形成の中心部にあたる横断面でとらえる方法によって数と形成部位を観察した。

主茎の各“単位”における冠根原基数、出現冠根数および茎軸諸形質の品種間差異を第2表に示した。本実験では、観察した各品種の個体の中に、鞘葉“単位”より基部側の茎軸が欠落（材料採取から切片作製までの間に欠落）した個体や、第7“単位”より頂端側の茎軸で冠根原基が形成途中の個体があった。このため、以下には第1～6“単位”の結果を示した。冠根原基数は、第1～3“単位”までは明確な品種間差異はなかったが、それより頂端側の各“単位”では、IR36、フジミノリ、および日本晴で、コシヒカリとアケノホシよりも多い傾向がみられた。そして、第1～6“単位”の合計ではIR36が最も多く、ついでフジミノリ、日本晴で、コシヒカリ、アケノホシでは少なかった（第2表）。また、第1～6“単位”の平均ではIR36がアケノホシより

も多かった（第2表）。一方、各品種の各“単位”間で比較すると、日本晴、フジミノリ、コシヒカリ、アケノホシでは、一般に頂端側の“単位”ほど冠根原基数が多く、第6“単位”で最も多かった。IR36では第3“単位”で最も多かった。

出現冠根数は、第1～6“単位”の合計ではIR36、フジミノリが多く、ついで日本晴で、コシヒカリ、アケノホシでは少なかった（第2表）。この順序は、上述した冠根原基数の多い品種から並べた順序と一致した。各“単位”および第1～6“単位”の平均では、出現冠根数に明確な品種間差は認められなかった（第2表）。一方、各品種の各“単位”間で比較すると、日本晴、フジミノリ、コシヒカリ、アケノホシでは、冠根原基数と同様に一般に頂端側の“単位”ほど出現冠根数が多かった。IR36では第3“単位”で最も多かった。なお、IR36とコシヒカリでは基部側から第4“単位”まで、日本晴とフジミノリでは基部側から第5“単位”まで、アケノホシでは基部側から第6“単位”までの各“単位”で、す

第2表 主茎の各“単位”における冠根原基数、出現冠根数および諸形質の品種間差異

			“単位”							
品種			1	2	3	4	5	6	1～6 平均	1～6 合計
冠根原基数	I R 36		5.3 a	10.2 a	15.4 a	12.8 ab	14.8 a	14.2 ab	11.9 a	71.6 a
	日 本 晴		1.4 a	6.6 a	8.4 b	14.0 ab	13.6 a	17.8 a	10.3 ab	61.8 b
	フジミノリ		2.4 a	9.4 a	11.2 ab	15.0 a	13.0 a	16.6 a	11.3 ab	67.6 ab
	コシヒカリ		3.2 a	5.8 a	9.6 b	10.0 ab	10.0 ab	11.4 a	8.3 ab	50.0 c
	アケノホシ		4.0 a	6.2 a	7.2 b	9.0 b	7.4 b	10.3 b	6.7 b	40.0 d
出現冠根数	I R 36		5.3 a	10.2 a	15.4 a	12.8 ab	14.6 a	6.8 c	10.7 a	64.0 a
	日 本 晴		1.4 a	6.6 a	8.4 b	14.0 ab	13.6 a	14.8 ab	9.8 a	58.8 b
	フジミノリ		2.4 a	9.4 a	11.2 ab	15.0 a	13.0 a	15.6 a	11.1 a	66.6 a
	コシヒカリ		3.2 a	5.8 a	9.6 b	10.0 ab	9.8 ab	9.2 c	7.9 a	47.6 c
	アケノホシ		4.0 a	6.2 a	7.2 b	9.0 b	7.4 b	10.3 bc	6.7 a	40.0 d
冠根原基 基部直径 (μm)	I R 36		336 b	346 d	427 c	437 e	478 c	443 d	425 e	—
	日 本 晴		274 d	362 c	414 d	455 d	450 d	488 c	443 d	—
	フジミノリ		263 e	349 d	409 e	464 c	477 c	485 c	451 c	—
	コシヒカリ		329 c	386 b	464 b	503 b	515 b	530 b	479 b	—
	アケノホシ		362 a	451 a	545 a	586 a	616 a	640 a	556 a	—
茎軸長 (μm)	I R 36		750 a	1160 c	1320 a	1080 d	1240 b	1360 e	1127 e	6760 e
	日 本 晴		360 d	880 e	1080 d	1520 b	1240 b	1760 a	1140 d	6840 d
	フジミノリ		320 e	1280 b	1160 c	1560 a	1200 c	1720 b	1207 b	7240 b
	コシヒカリ		520 c	960 d	1320 a	1440 c	1480 a	1640 c	1227 a	7360 a
	アケノホシ		720 b	1360 a	1200 b	1440 c	1240 b	1600 d	1153 c	6920 c
辺周部維管 束環側面積 (mm ²)	I R 36		1.60 a	3.52 a	6.40 a	6.66 a	8.27 a	9.36 a	9.76 ab	35.49 d
	日 本 晴		0.65 a	2.07 a	4.03 a	8.41 a	8.96 a	14.26 a	6.40 b	38.38 cd
	フジミノリ		0.60 a	3.36 a	5.23 a	9.57 a	8.75 a	13.79 a	10.26 ab	41.17 bc
	コシヒカリ		1.36 a	3.11 a	6.89 a	9.63 a	12.15 a	14.25 a	7.90 ab	47.39 a
	アケノホシ		1.89 a	5.45 a	7.33 a	11.23 a	10.78 a	13.98 a	12.09 a	45.06 ab

表中の数値は平均値。同一アルファベット間ではフィッシャーのLSD法による5%レベルでの有意差がない。

すべての冠根原基が出現に至っていた。

冠根原基基部直径は、各“単位”ともアケノホシで最も太く、ついでコシヒカリで、これら両品種に較べてIR36、日本晴、フジミノリでは細かった。そして、第1～6“単位”の平均で、アケノホシ>コシヒカリ>フジミノリ>日本晴>IR36の順に大きかった（第2表）。この順序は、上述した冠根原基数の多い品種から並べた順序と逆だった。一方、各品種の各“単位”間で比較すると、すべての品種で、一般に頂端側の“単位”ほど冠根原基基部直径が大きい傾向にあった。

各“単位”の茎軸長には一貫した品種間差が認められず、第1～6“単位”の合計では、コシヒカリ>フジミノリ>アケノホシ>日本晴>IR36の順に長かった。一方、各品種の各“単位”間で比較すると、どの品種でも、第6または7“単位”を中心とした頂端側の“単位”で長かった。

辺周部維管束環側面積は、各品種とも品種間に有意差がなく、第1～6“単位”の合計では、コシヒカリ>アケノホシ>フジミノリ>日本晴>IR36の順に大きかった。一方、各品種の各“単位”間で比較すると、どの品種でも、第6または7“単位”を中心とした頂端側の“単位”で大きかった。

3. 主茎における冠根原基形成率

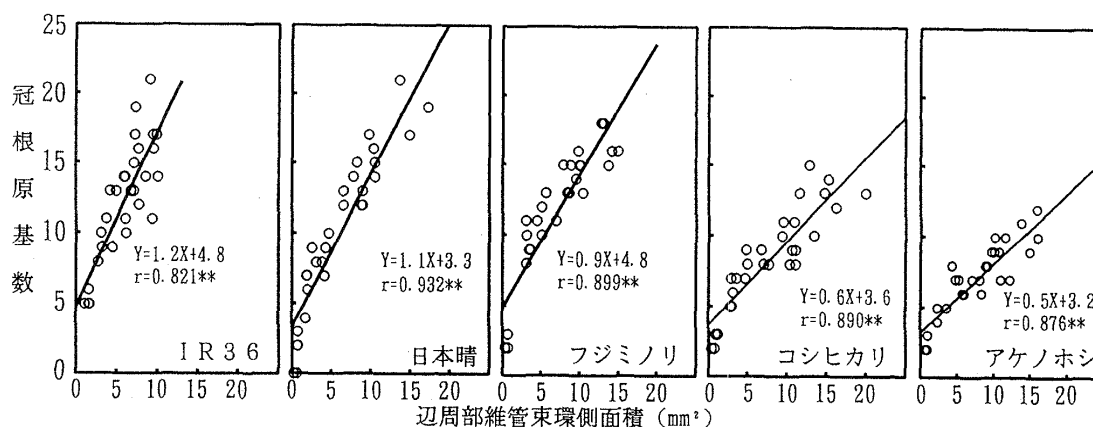
いずれの品種でも、各“単位”でプロットした辺周部維管束環側面積と冠根原基数との間には有意な正の相関関係が認められた（第1図）。その1次回帰式の傾きはIR36>日本晴>フジミノリ>コシヒカリ>アケノホシの順に大きく、この順序は、2.で述べた冠根原基数の多い品種から並べた順序と一致した。

考 察

前報⁷⁾では、冠根原基数について対照的な2品種群を用いて、基部側の不伸長茎部（第4節部付近より基部側の茎軸）における冠根原基の形成の様相について検討した。そして、内部形態の解剖学的観察でも節と節間を区別することは困難であったが、辺周部維管束環の形状変化と、葉鞘（鞘葉）と茎との合着部位に着目して、基部側の不伸長茎部を“単位”として分けた⁷⁾。しかしながら、基部側の不伸長茎部では、個々の“単位”の長さが頂端側の不伸長茎部（第4節部付近より頂端側の茎軸）の“単位”に較べて短かったことなどから、個々の品種における冠根原基形成の特徴を明確に把握することはできなかった。一方、前述のように、冠根原基の「数」と「太さ」は、形態形成上、互いに影響しあう形質と考えられるにもかかわらず、これら両形質の関連性については検討例がみあたらなかった。そこで本実験では、不伸長茎部の長い茎軸（第7節部付近までの基部側の茎軸）を調査対象とし、個々の品種ごとに取り扱って冠根原基の「数」や「太さ」などを調査した。

1. 主茎の冠根原基数と諸形質との関係

個体当たり出現冠根数は分げつ数の多い品種ほど多かったことから（第1表）、個体当たりでは茎（分げつ）数が出現冠根数を規定する要因であることが確認された。主茎の冠根原基数はIR36が最も多く、ついでフジミノリ、日本晴で、コシヒカリ、アケノホシでは少なかった（第2表）。また、分げつ数はIR36>日本晴>フジミノリ>コシヒカリ>アケノホシの順に、分げつを含む個体当たりの出現



第1図 主茎における辺周部維管束環側面積と冠根原基数との関係
図中のプロットは第1～6“単位”における値。

冠根数はIR36, 日本晴, フジミノリ>コシヒカリ>アケノホシの順に多かった(第1表)。一方, 主茎に形成した冠根原基の基部直径は, アケノホシ>コシヒカリ>フジミノリ>日本晴>IR36の順に大きかった(第2表)。したがって一般に, 主茎の冠根原基数は, 分げつ数および分げつを含む個体当たりの出現冠根数の多い品種ほど多いこと, また, 冠根原基基部直径の小さい品種ほど多いことが明らかとなった。森田ら²⁾は, 水稻7品種の株における出現冠根を外部形態的に観察し, 出現冠根数は茎数とは有意な正の, 冠根の直径とは有意な負の相関関係のあることを明らかにした。これに本研究の結果を考え合わせると, 出現した冠根だけではなく冠根の原基レベルでも, 出現冠根(冠根原基)数の多い品種では茎数も多いことが, また出現冠根(冠根原基)数の多い品種では太さが細かいことが示された。さらに, 冠根原基と分げつ芽はいずれも辺周部維管束環に接した組織に形成されるが, 上記のように, 主茎の冠根原基数が多い品種では分げつ数も多かったことから, 辺周部維管束環の分裂活性の程度が冠根原基数と分げつ数の多少に共通に反映されるものと考えられる。

2. 辺周部維管束環の大きさと冠根原基の数および大きさとの関係

冠根原基は辺周部維管束環に接した組織に形成されるが, 冠根原基の形成には, 形成の場(辺周部維管束環)の大きさの要因と, 形成されるもの(冠根原基)の量的(数)および質的(太さ)要因が関連するものと思われる。

従来, 辺周部維管束環の大きさと冠根原基数の関係について, 山崎・根本¹⁾は, 品種農林29号を用いた実験で, 辺周部維管束環側面積は頂端側の“要素”ほど大きくなり, それにともなって冠根原基数が多くなることを報告した。また, 新田ら⁷⁾は, 冠根原基数の対照的な2品種群を用いた実験で, 個々の“単位”ごとにプロットした辺周部維管束環側面積と冠根原基数との間に有意な正の相関関係のあることを明らかにした。これらの報告はいずれも, 形成の場(辺周部維管束環)が大きいほど形成されるもの(冠根原基)の数が多いことを示しており, 本研究の結果(第1図)と一致した。

一方, 辺周部維管束環の大きさと冠根原基の太さとの関係については, 山崎・根本¹⁾が, 辺周部維管束環側面積は頂端側の“要素”ほど大きくなり, それにともなって冠根原基が太くなることを明らかに

した。また, Nitta and Yamamoto⁶⁾は, 基部側の不伸長茎部のなかでも頂端側の茎部に形成した冠根原基の基部直径が太いことを指摘した。本研究では, 冠根原基基部直径を各品種の各“単位”間で比較した結果, すべての品種で頂端側の“単位”ほど太い傾向にあった(第2表)。この結果は, 山崎・根本¹⁾, Nitta and Yamamoto⁶⁾の結果と一致し, 冠根原基の形成の場(辺周部維管束環)が大きいほど形成されるもの(冠根原基)の太いことが確認された。

さらに, 冠根原基の形成の場(辺周部維管束環)にどれだけの冠根原基組織が形成するのかを把握するためには, 冠根原基の数と太さを合わせた要因を検討しなければならない。このことについて, Nitta and Yamamoto⁶⁾は, 冠根原基基部直径から推定した冠根原基基部断面面積の和の辺周部維管束環側面積に占める割合を求め, 6品種間で比較した。そして, 冠根原基の形成数の多い品種では冠根原基基部断面面積の和の辺周部維管束環側面積に占める割合が高い結果を得た。本研究でもこの計算を試みたが, Nitta and Yamamoto⁶⁾が辺周部維管束環の分断のない基部側から第2“単位”までの茎軸を対象としたのに対して, 本実験では辺周部維管束環が随所で分断される基部側から第7“単位”までの茎軸を対象としたため, 辺周部維管束環側面積の推定値に誤差が含まれ, 同一品種内あるいは品種間で一貫した傾向を得ることができなかった。しかしながら, 分化可能な辺周部維管束環上の分裂組織を, 冠根原基の「太さ」と「数」のいずれで占めるかの「戦略」が個体あるいは品種で異なるものと考えられ, 今後, これら3者の関係を把握することによって水稻における冠根原基形成をより明確にできるものと思われる。

謝辞: 本研究の遂行にあたり, 三重大学名誉教授・本会名誉会員有門博樹博士には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. Kaufman, P.B., 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.
2. 森田茂紀・春木 康・根本圭介・胡 東旭・山崎耕宇 1987. 水稻における根, 茎および穂の形態的相互関係。一異なる品種を比較した場合一。日作紀 56(別2): 33-34.

3. 中川淳也・根本圭介 1994. 形態学的視点から見たイネの多様性. 第6報 1次根形成における品種間差異. 日作紀 63 (別1): 212—213.
4. ———— 1995. ————. 第8報 アメリカ稲における根型の品種間差. 日作紀 64 (別1): 156—157.
5. 新田洋司・星川清親 1992. 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. 日作紀 61: 339—348.
6. Nitta, Y. and Y. Yamamoto 1996. Cultivar differences of crown root primordia number in rice seedling with special reference to the size of the unelongated stem portion and the primordia. In Ishii R. and T. Horie eds, *Crop Research in Asia: Achievements and Perspective*. Kyoritsu Printing's, Tokyo. 668—669.
7. 新田洋司・山本由徳 1996. 水稻の冠根原基の形成に関する研究. 第2報 不伸長茎基部側における冠根原基の形成. 日作紀 65: 465—472.
8. Sakai, W.S. 1973. Simple method for the differential staining of paraffin embeded plant material using toluidine blue O. *Stain Technol.* 48: 247—249.
9. 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.
10. 山本由徳・小池信吾 1991. 水稻苗の発根力の品種間差異. 日作紀 60 (別2): 1—2.
11. 山崎耕宇・根本圭介 1986. 水稻の主茎軸上における葉, 茎, 根の形態的推移とその相互関係. 日作紀 55: 236—243.