日作紀（Jpn. J. Crop Sci.）69(1)：69—73（2000）

数種夏作マメ科作物の胚軸における二次通気組織の形成

望月俊宏*・高橋卯雪・島村聡・福山正隆
（九州大学）

要旨：ダイズを含む6種の夏作マメ科作物およびツルマメの幼植物を，畑および過湿条件で14日間栽培し，土壌表面直下の胚軸における二次通気組織の形成量を調査した．その結果，二次通気組織は，畑区ではいずれの作物・種の胚軸にもほとんど見られなかったが，過湿区には作物・種間差が認められ，胚軸横断面あたりの二次通気組織の面積は，ダイズ‘アソアオガリ’の9.77 mm²以下，ダイズ‘アキセンゴク’7.80 mm²，ツルマメ4.37 mm²，ササゲ2.63 mm²，リョクトウ‘ブンドウマメ’1.97 mm²，リョクトウ‘Acc. 7703’1.52 mm²の順で，他の3作物では1 mm²以下であった．中心柱に対する二次通気組織の面積の比も，ダイズはツルマメについで大きく，ダイズにおける二次通気組織の形成能はツルマメと同程度であることが明らかであった．また，地上部乾物重比（畑区に対する過湿区の乾物重の比率）と過湿区における二次通気組織の面積との間には，1%水準で有意な正の相関関係（r＝0.738）が認められることから，二次通気組織の形成能は，マメ科作物における耐湿性の強弱と関係のあることが示唆された．

キーワード：耐湿性，ダイズ，ツルマメ，二次通気組織，胚軸，マメ科作物．

多くの湿生植物では根の皮層に離生ないし破生的に著しい細胞間隙が発達し，この細胞間隙を通して地上部から地下部へ酸素が供給されるため，嫌気条件下でも良好な生育を行うことができると考えられている（有門 1975，Drew and Stolzy 1991）．一方，中生植物の根における皮層細胞間隙の発達は一般に微弱であるが，過湿条件下で細胞間隙を発達させる種のあることも知られており（山崎 1952，有門 1975），Justin and Armstrong（1987）は，異なる水分条件下で生育する91種の植物を調査し，過湿に対する反応や耐湿性の強弱は，根に形成される空隙の発達程度と関係があると報告している．

ところで，有門（1953，1975）によれば，ダイズの野生種とされるツルマメ（*Glycine soja* Sieb. et Zucc.）には，停滞水中において湛水面上下の茎，胚軸，主根，側根および根粒等に，細胞間隙に著しく多量の空気を含む白色の二次組織が発達するが，この組織は基本組織中に形成される閉鎖型の通気組織（一次通気組織）とは異なり，後生分裂層から形成される開放型の通気組織（二次通気組織）であるという．同様の組織は，チョウジタデ，アメリカセンダングサ（有門 1979），セスバニア（有門 1996）および*Viminaria juncea*（Kuo 1993）などでも報告されており，耐湿性との関係が示唆されている．

そこで本研究では，ダイズを含む数種の夏作マメ科作物とツルマメを畑および過湿条件で栽培し，特に土壌の境界面に接する胚軸に着目して，この部位における二次通気組織形成の有無を調査するとともに，耐湿性との関連について検討した．

材料と方法

ダイズを含む夏作マメ科作物6種10品種およびツルマメ1系統を供試し（第1表），九州大学農学部附属農場の温室内で実験を行った．直径7 cm，高さ12 cmで底に直径1 cmの孔のあるポットを用い，風乾して網目3 mmの篩を通した水田土壌を高さ10 cmまで充填した．十分潅水した後，各品種当たり12ポット，1ポット当たり3粒播種し，2 cmの覆土を行った．出芽後間引いて1ポット1本立てとし，その後適宜潅水を行って栽培した．

初生葉展開時に各品種それぞれを6ポットづつの2群に分け，1群は適宜潅水を行う畑条件（畑区），他の1群はポットの土壌表面と水位が一致するようにした湛水条件（過湿区）とした．処理開始後14日目に土壌表面直下の胚軸（ダイズ‘アソアオガリ’およびツルマメについては土壌表面直下から上下に高さ別の胚軸）を採取し，形態の観察に供した．また，子葉節（アズキは初生葉節）より上部を採取し，70 ℃で3日間風乾後，乾物重を測定し，乾物重比［(過湿区の乾物重／畑区の乾物重)×100］を算出した．ツルマメを使った予備実験では，パラフィン切片法を用いた場合，二次通気組織が収縮ないし崩壊することが多かったため，プラント・ミクロトーム（MTH-1：日本医科器機製作所製）を用いて厚さ20 μmの横断切片を作成し，光学顕微鏡で内部形態の観察を行った．また，同じ材料について厚さ100 μmの横断切片を1個体当たり約40切片作成し，その中から3切片を無作為に選び，実体顕微鏡下で写真撮影を行った．その後，画像を解像度72 dpi以上，対象物が300ピクセル以上に表示されるサイズでパソコン（Power Macintosh G3）に取り込み，NIH Imageを用いて中心柱および二次通気組織の面積を測定し，それぞれの平均値および中心柱に対する二次通気組織の面積比［(二次通気組織の面積／中心柱の面積)×100］を算出した．なお，実験は1998年8月から9月にかけて2反復を行った

1999年9月20日受理．＊連絡責任者（〒812-8581 福岡市九大農学部．mochizuki@farm. kyushu-u. ac. jp）．本研究の一部は文部省科学研究費（No. 10660016）によった．

NII-Electronic Library Service

第1表 供試材料.

作物・種名	学名	品種名
ツルマメ	*Glycine soja* Sieb. et Zucc.	D5
ダイズ	*G. max* Merr.	アソアオガリ
		アキセンゴク
アズキ	*Vigna angularis* Ohwi et Ohashi	エリモショウズ
		ハヤテショウズ
ケツルアズキ	*V. mungo* Hepper	Acc.3061*
		Acc.3083
リョクトウ	*V. radiata* R. Wilczek	Acc.7703
		ブンドウマメ
ササゲ	*V. sinensis* Endle.	三尺ササゲ
インゲンマメ	*Phaseolus vulgaris* L.	ドーバー

*; Asian Vegetable Research and Development Center の導入番号.

第2表 過湿区と畑区の地上部乾物重比*.

作物・種名	品種名	乾物重比(%)
ツルマメ	D5	93±18.2a
ダイズ	アソアオガリ	84±18.2ab
	アキセンゴク	97±18.5a
リョクトウ	Acc.7703	52± 7.8bc
	ブンドウマメ	51± 9.3bc
ササゲ	三尺ササゲ	69±25.4abc
ケツルアズキ	Acc.3061	66± 6.1abc
	Acc.3083	70± 6.5ab
アズキ	ハヤテショウズ	53±12.6bc
	エリモショウズ	49±17.0bc
インゲンマメ	ドーバー	35± 3.7c

*; (過湿区乾物重／畑区乾物重) ×100.
同一のアルファベットがついた値の間には5%水準で有意差のないことを示す (ダンカンの多重検定による).

が，実験期間中の日長は13時間23分～14時間46分，平均気温は25 °C～33 °Cであった.

結果と考察

実験終了時まで，過湿・畑両区ともにいずれの作物・種においても枯死する個体は見られなかったが，過湿処理による地上部の生育量への影響には明らかな作物・種間差が認められた．乾物重比をみると（第2表)，ダイズ'アキセンゴク'が97%と最も高く，以下，ツルマメ，ダイズ 'アソアオガリ'，ケツルアズキ 'Acc. 3083'，ササゲ，ケツルアズキ 'Acc. 3061'，アズキ 'ハヤテショウズ'，リョクトウ，アズキ 'エリモショウズ'，インゲンマメの順で，ダイズ，ツルマメおよびケツルアズキ 'Acc. 3083' とインゲンマメとの間，ダイズ 'アキセンゴク' およびツルマメとリョクトウ，アズキおよびインゲンマメとの間には5%水準で有意差が認められた.

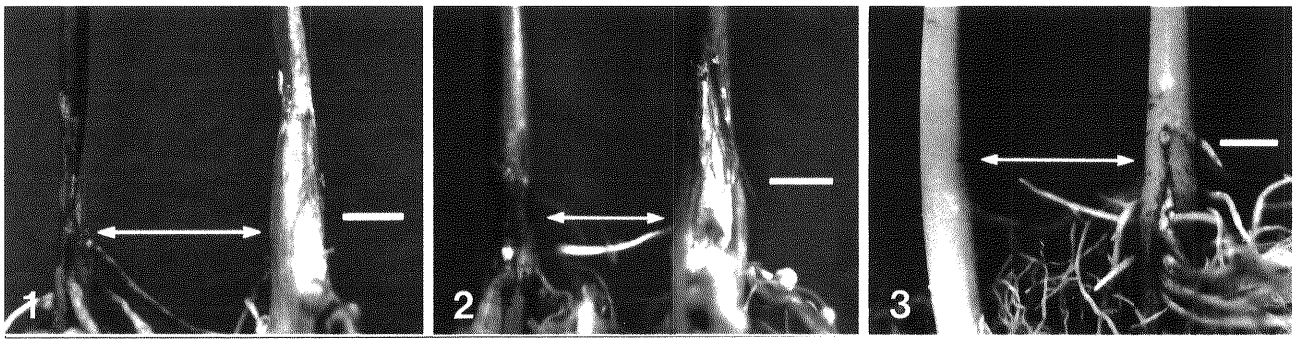
第1図には，実験終了時にポットから掘り出し，土を洗い流したツルマメ，ダイズ 'アソアオガリ' およびインゲンマメの胚軸の写真を示した．ツルマメの過湿区の胚軸は上部から土壌表面に向かって太くなっており，表皮が裂開した部分には，有門 (1953, 1975) の報告している二次通気組織と同一の白色でスポンジ状の組織が観察された．一方，畑区の胚軸は上部から土壌表面に向かって太さがほぼ一定で，二次通気組織はほとんど形成されていなかった．ダイズの胚軸の形状はツルマメとほぼ同様であったが，インゲンマメでは畑区と過湿区の胚軸の太さがほとんど変わらず，二次通気組織は過湿区において不定根が発生する部位にわずかに見られる程度であり，畑区においては全く認められなかった．他の作物についてみると，畑区ではいずれの作物の胚軸にも二次通気組織の形成はほとんど認められなかったが，過湿区では形成量が作物間で異なるようであった.

第2図にはダイズ 'アソアオガリ' の胚軸（地表面直下）の横断切片の顕微鏡（実体顕微鏡）写真を示した．過湿区では皮層はほとんど剝離し，白色の二次通気組織が中心柱を取り囲むように発達していたが，畑区では皮層の崩壊は部分的で，二次通気組織は中心柱の外側に極わずかに見られる程度であった．さらに同部位を光学顕微鏡下で拡大して観察すると（第3図)，過湿・畑両区の胚軸の篩部の外側には，数層の分裂細胞層が認められ，過湿区ではさらにその外側に皮層組織とは形状の異なる二次組織が認められた．この組織は外部形態および実体顕微鏡下で観察された白色の二次通気組織と同一の組織と考えられるが，畑区にはほとんど見られなかった.

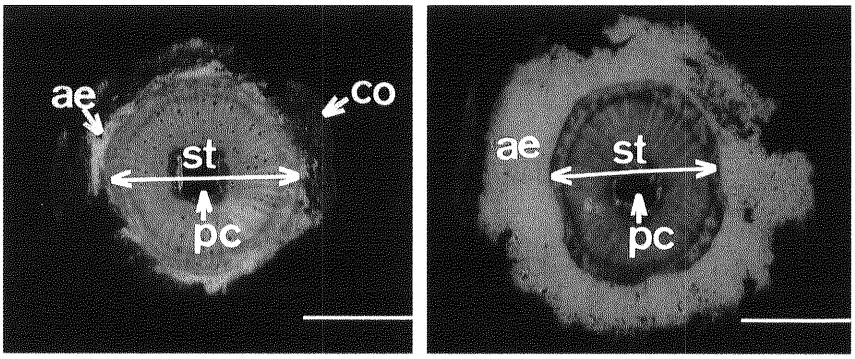
これら二次通気組織の発達程度を量的に比較するために，胚軸横断面あたりの同組織の面積を測定した結果（第3表)，畑区では供試した全ての作物で0～0.60 mm² の範囲にあり，有意差は認められなかったが，過湿区では作物・種間で大きく異なり，ダイズ 'アソアオガリ' が9.77 mm² と最も大きく，以下，ダイズ 'アキセンゴク' 7.80 mm²，ツルマメ4.37 mm²，ササゲ2.63 mm²，リョクトウ 'ブンドウマメ' 1.97 mm²，リョクトウ 'Acc.7703' 1.52 mm² の順で，ケツルアズキ，アズキおよびインゲンマメの3作物は1 mm² 以下であった．中心柱の面積を各作物・種の胚軸の太さを表す指標とし，これに対する二次通気組織の面積の比についてみると，ツルマメが最も大きく，ダイズはそれに次ぎ，以下リョクトウ，ササゲの順で，ケツルアズキ，アズキおよびインゲンマメは10%内外であった.

そこで胚軸に沿った二次通気組織の発達程度を明らかにするために，第1図に示した様な土壌表面近傍の胚軸部分を用いて，ダイズおよびツルマメについて調べた結果（第4表)，過湿・畑両区において同組織の形成量は地表面で最も大きく，そこから上下に遠ざかるほど少なくなる傾向が認められた．また，胚軸に沿った形成量はどの部位でも畑区に比べて過湿区で大きかった．なお，本表には示していないが，過湿区では地表面下2 cmより下の主根部にも二

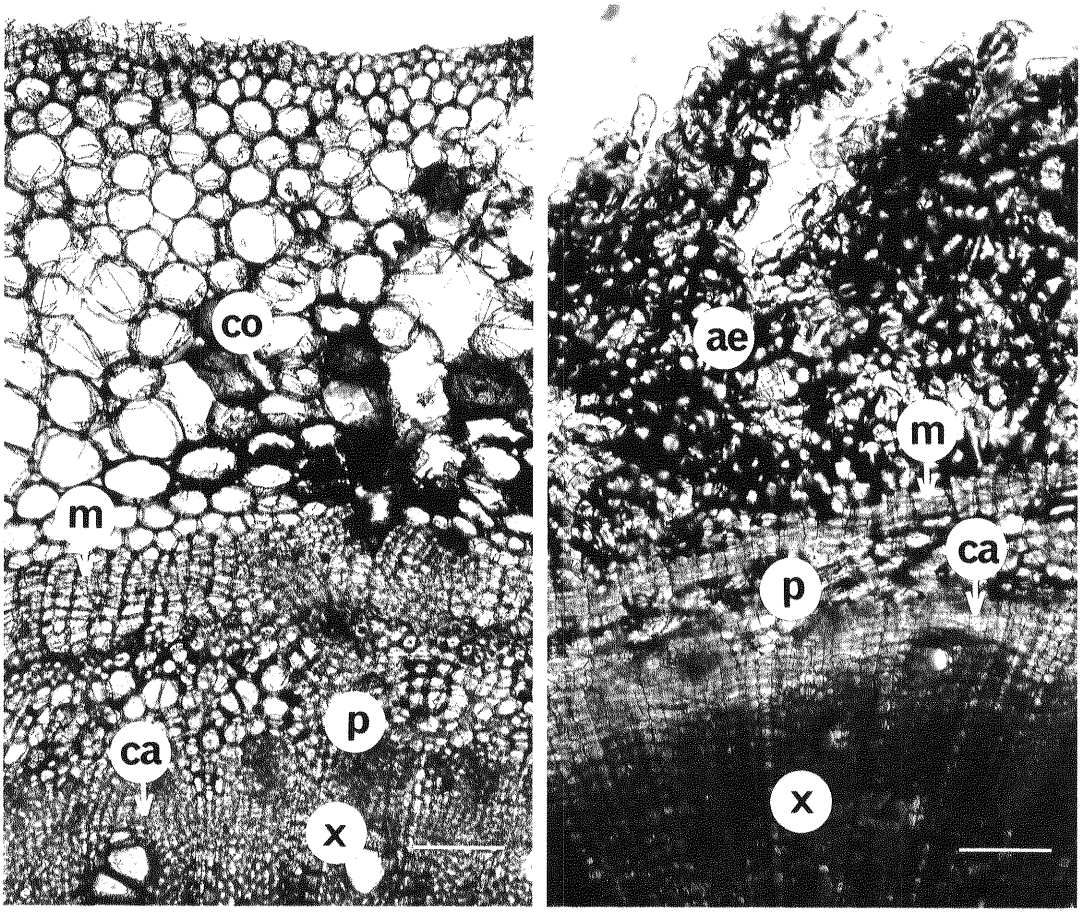
NII-Electronic Library Service



第1図　処理開始後14日目における胚軸の外観.
1:ヅルマメ 'D5', 2:ダイズ 'アソアオガリ', 3:インゲンマメ 'ドーバー'. 各々左は畑区, 右は過湿区. 横棒の長さは5 mm. 矢印は土壌面を示す.



第2図　処理開始後14日目におけるダイズ 'アソアオガリ' の地表面直下の胚軸横断面（厚さ100 μm）の実体顕微鏡写真. 左は畑区, 右は過湿区. ae:二次通気組織, co:皮層, st:中心柱, pc:髄こう. 横棒の長さは2 mmを示す.



第3図　処理開始後14日目におけるダイズ 'アソアオガリ' の地表面直下の胚軸横断面（厚さ20 μm）の光学顕微鏡写真. 左は畑区, 右は過湿区. ae:二次通気組織, ca:維管束形成層, co:皮層, m:分裂細胞層, p:篩部, x:木部. 横棒の長さは0.2 mmを示す.

NII-Electronic Library Service

第3表 畑区および過湿区の胚軸における中心柱と二次通気組織の面積ならびに中心柱／二次通気組織の面積比.

作物・種名	品種名	畑区			過湿区		
		中心柱の面積 (mm^2)	二次通気組織の面積(mm^2)	二次通気組織の面積比(%)*	中心柱の面積 (mm^2)	二次通気組織の面積(mm^2)	二次通気組織の面積比(%)
ツルマメ	D5	2.27±0.25b	0.06±0.09a	2.88±4.07a	2.53±0.08d	4.37±0.26b	173.01±15.88a
ダイズ	アソアオガリ	7.09±1.68ab	0.41±0.46a	6.81±8.07a	6.73±0.39b	9.77±1.84a	146.19±35.76a
	アキセンゴク	11.62±2.88a	0.60±0.73a	6.10±7.80a	10.94±0.18a	7.80±1.92a	71.14±16.40b
リョクトウ	Acc.7703	3.39±0.58b	0.15±0.06a	4.32±1.16a	2.64±0.25d	1.52±0.92cd	59.45±40.50bc
	ブンドウマメ	4.16±1.06b	0.34±0.35a	7.22±6.64a	3.38±0.64cd	1.97±0.45cd	58.03± 2.16bc
ササゲ	三尺ササゲ	—**	0.00±0.00a	0.00±0.00a	9.55±1.21a	2.63±1.09bc	27.06± 7.96cd
ケツルアズキ	Acc.3061	3.55±0.01b	0.09±0.01a	2.53±0.34a	3.92±0.06cd	0.49±0.05cd	12.50± 0.99d
	Acc.3083	3.22±0.38b	0.06±0.05a	1.94±1.82a	3.26±0.31cd	0.31±0.21d	9.89± 7.50d
アズキ	ハヤテショウズ	5.91±2.43b	0.08±0.06a	1.81±1.84a	4.41±0.37bcd	0.48±0.18cd	10.73± 3.20d
	エリモショウズ	7.15±4.74ab	0.04±0.04a	0.89±1.12a	5.75±2.97bc	0.49±0.27cd	8.50± 0.31d
インゲンマメ	ドーバー	—	0.00±0.00a	0.00±0.00a	11.67±0.79a	0.85±0.14cd	7.36± 1.67d

*; (二次通気組織の面積／中心柱の面積)×100. **; 測定せず.
同一のアルファベットがついた値の間には5%水準で有意差のないことを示す (ダンカンの多重検定による).

第4表 畑区と過湿区のダイズおよびツルマメの胚軸に沿った二次通気組織の発達の比較.

地表面からの高さ	二次通気組織の面積 (mm^2)			
	ダイズ (アソアオガリ)		ツルマメ (D5)	
(cm)	畑区	過湿区	畑区	過湿区
3	0.00	0.10±0.14	0.00	0.00
2	0.00	0.24±0.09	0.00	0.27±0.48
1	0.05±0.09	1.45±1.02	0.05±0.09	2.25±1.40
0	0.74±0.61	11.07±3.13	0.12±0.08	4.56±1.18
−1	0.45±0.45	8.54±0.98	0.08±0.09	3.28±0.95
−2	0.59±0.26	7.22±0.81	0.02±0.03	1.60±0.34

次通気組織の形成が認められた.

このような胚軸基部を中心に特異的に発達する二次通気組織が, 各マメ科作物の耐湿性にどの様な機作で寄与しているかは今後の課題であるが, 本実験では各作物の乾物重比と過湿区における二次通気組織の面積との間に1%水準で, 面積比との間に5%水準で有意な正の相関関係 ($r=0.738$ および $r=0.681$) が認められることから, 二次通気組織の発達が耐湿性と密接に関係していることが強く示唆される.

有門 (1975) は, ダイズは二次通気組織の発達が微弱で, 地下部に酸素を供給することができないため湛水条件下で生育できないと報告しているが, 本実験では, ダイズにおける二次通気組織の形成能はツルマメとほぼ同程度であり, 耐湿性程度 (乾物重比) もツルマメと同程度であった. 過湿処理期間の長さや供試品種が異なるため同列に論じることは困難であるが, このことは, より耐湿性の強いダイズ品種の検索が可能であることを示唆するものと考えられる.

著者ら (島村ら 1997) は, 過湿条件下で胚軸根の皮層に形成される細胞間隙の発達程度には作物・種間差があることを報告しており, 耐湿性の機作を解明するためには二次通気組織の形成量と胚軸根皮層部における細胞間隙の形成量の関係や両者の連続性, さらには地上部から地下部への通気能などについて総合的に検討する必要があると思われる.

謝辞: 本実験の遂行にあたり, 有益な御助言を頂いた九州大学名誉教授井之上準博士, ならびに本論文の取りまとめに際して, 貴重な御意見を頂いた三重大学名誉教授有門博樹博士に深く感謝いたします.

引用文献

有門博樹 1953. 野生大豆の通気組織. 日作紀 21 : 267—268.

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.

有門博樹 1979. 第2次通気組織の二事例. 日作紀 48 (別2) : 163—164.

有門博樹 1996. 湛水条件下でセスバニアの茎, 根に形成される第2次通気組織. 日作紀 65 (別1) : 162—163.

Drew, M.C. and L.H. Stolzy 1991. Growth under oxygen stress. In Waisel, Y., A. Eshel and U. Kafkafi eds., Plant Roots : The Hidden Half. Marcel Dekker, Inc., New York・Besel・Hong Kong. 331—350.

Justin, S.H.F.W. and W. Armstrong 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. New Phytol. 106 : 465—495.

Kuo, J. 1993. Morphological and anatomical resposes to waterlogging and submergence in selected plants. In Kuo, C.G. ed., Adaptation of food crops to temperature and water stress :

NII-Electronic Library Service

Proc. Int. Symp. AVRDC, Taipei. 205—219.
島村聡・望月俊宏・井之上準 1997. 数種マメ科作物の胚軸根における破生細胞間隙の形成. 日作紀 66 : 208—213.
山崎傳 1952. 畑作物の湿害に関する土壌化学的並に植物生理学的研究. 農技研報 B1 : 1—92.

Secondary Aerenchyma Formation in Hypocotyl in Summer Leguminous Crops : Toshihiro MOCHIZUKI*, Uyuki TAKAHASHI, Satoshi SHIMAMURA and Masataka FUKUYAMA (*Fac. of Agr., Kyushu Univ., Fukuoka 812-8581, Japan*)

Abstract : The secondary aerenchyma formation in hypocotyl just below the soil surface was investigated by using the young seedlings of wild soybean and six summer leguminous crops grown under upland and excessive moisture conditions for 14 days. Under the upland conditions, secondary aerenchyma was scarcely observed in any species. Under the excessive moisture conditions, however, there was an interspecific difference in the secondary aerenchyma formation. The area of secondary aerenchyma per transverse section of hypocotyl under the excessive moisture conditions was largest in soybean 'Asoaogari' (9.77 mm^2), followed by soybean 'Akisengoku' (7.80 mm^2), wild soybean 'D5' (4.37 mm^2), cowpea 'Sanjyakusasage' (2.63 mm^2), mung bean 'Bundomame' (1.97 mm^2) and mung bean 'Acc. 7703' (1.52 mm^2), those in the other crops were less than 1 mm^2. The ratio of secondary aerenchyma area to stele area was largest in wild soybean, followed by soybeans, suggesting that the ability of secondary aerenchyma formation in soybean was almost equivalent to that in wild soybean. Since a significant positive correlation at the 1% level was found between dry weight ratio (the ratio of dry weight of the aerial part under the excessive moisture conditions to that under the upland conditions) and the area of secondary aerenchyma under the excessive moisture conditions ($r=0.738$), it is suggested that the ability of secondary aerenchyma formation is related to the wet endurance in leguminous crops.

Key words : Hypocotyl, Leguminous crops, Secondary aerenchyma, Soybean, Wet endurance, Wild soybean.

NII-Electronic Library Service