

水稻における 2 次根始原体の發育経過

佐々木 修*・山崎 耕宇・川田 信一郎

(東京大学農学部)

昭和 58 年 8 月 22 日受理

伸長中の水稻冠根 (1 次根) における 2 次根始原体の分化あるいは 2 次根の出現の様相は、冠根の種類によって著しく異なっている。著者ら^{4,9)} はすでに、冠根根軸上における 2 次根始原体の分化部位あるいは 2 次根の出現部位が、冠根の直径および伸長速度と密接な関係にあるということを明らかにした。しかし、これら特性の異なる冠根に注目した場合、根端近傍に分化した 2 次根始原体が、いかなる経過をたどって發育し、冠根表皮を破って出現するに至るかという点については、いまだ明らかにされていない。そこで本研究においてはこの点に着目し、“葉ざし”法⁷⁾を用いて種々の冠根における 2 次根始原体の發育経過を觀察するとともに、従来しばしば問題としてきた⁸⁾ “太い” 2 次根および “細い” 2 次根の始原体について、その發育経過の相違についても検討を行った。

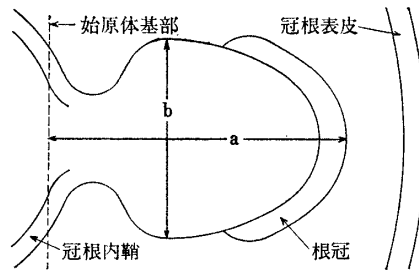
材料および方法

実験材料は水稻品種：無芒愛国で、1980 年、東京大学農学部構内の圃場において、1/2,000 a のワグナーポットに直播栽培したものをを用いた。栽培条件および “葉ざし” 法による実験操作は前報⁹⁾ と同一であった。すなわち、作物体から切りとった茎葉部をガラス管に水挿しとし、バイオトロンの自然光室 (昼間温度：30°C、夜間温度 25°C) に設置して冠根を生育させ、根長 10 cm 以上、20 cm 以下の範囲に伸長した冠根を觀察対象とした。このようにして生育させた冠根には、通常 “細い” 2 次根のみが形成されていた。また必要に応じて、“太い” 2 次根の形成を促進するために、冠根の根端近傍を切除した。なお、觀察する材料については、それぞれ採取前 2 日間の冠根の伸長速度をあらかじめガラス管壁越しに測定しておいた。

ナワシン液で固定した材料は第 3 ブチルアルコールで脱水した後、通常のパラフィン法にしたがい、10 μm の厚さで冠根の横断切片を作成し、タンニン酸・塩化第 2 鉄、サフラニンおよびアニリンブルーによる 3 重染色を行い光学顕微鏡による觀察に供した。

2 次根始原体 (以下、単に始原体と記す) の直径お

* 現在：鹿児島大学農学部



第 1 図 始原体長および始原体の直径の測定部位を示す模式図。

a : 始原体長, b : 始原体の直径

第 1 表 代表的な冠根の諸特性.

冠根の名称	直径 (μm)	根端—側根・長* (mm)	伸長速度 (mm/日)
A	175	18	10
B	305	28	17
C	450	50	24
D	660	66	29

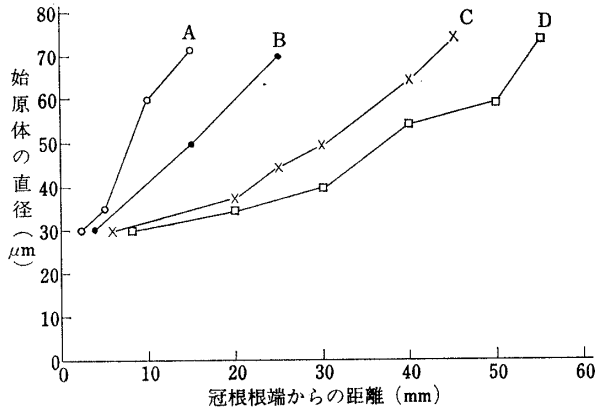
* 根端から 2 次根の出現が最初に認められる部位までの距離 (文献 4 参照).

よび始原体長の測定は、始原体の長軸の中心を含む冠根横断面において行った (第 1 図)。始原体長 (a) については、冠根の内鞘を始原体基部とし、ここから根冠を含む始原体の頂端までの距離をもって示し、また始原体の直径 (b) については、根冠を除いた始原体部分の最大直径で示した。

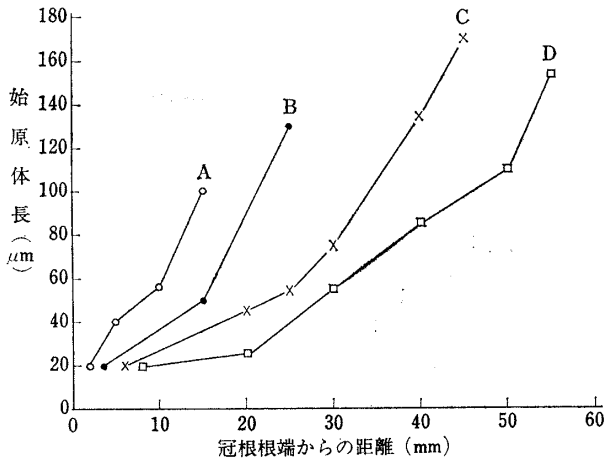
観 察 結 果

1. 直径の異なる冠根における始原体形成の様相

直径の異なる種々の冠根について、根軸に沿って始原体の發育の様相を觀察したが、ここでは代表的とみられた 4 本の冠根 (第 1 表, A~D) についての結果を述べることにする。まず、直径の小さい冠根は伸長速度が小で根端—側根・長⁴⁾ も短かった。このような冠根においては、根端にごく近い部位ですでにかなり發育段階の進んだ始原体が認められた。一方、直径の大きい冠根は伸長速度が大で、根端—側根・長も長かった。このような冠根ほど、發育段階の進んだ始原体



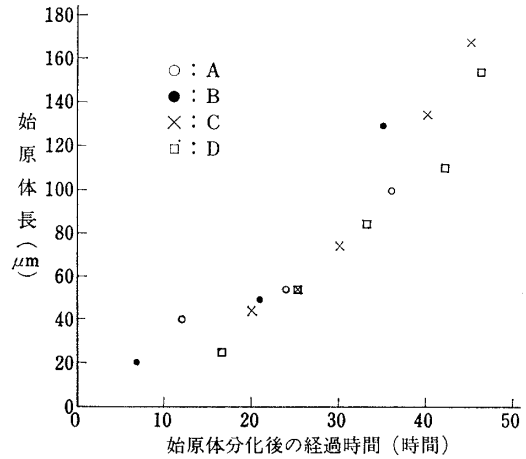
第2図 始原体の発育に伴う始原体長の変化。
A~D: 第1表のそれぞれの冠根を示す
(以下, 第3~第5図についても同様)。



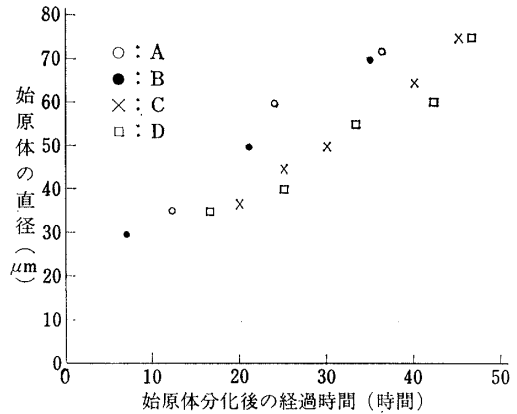
第3図 始原体の発育に伴う始原体の直径の変化。

は冠根の根端からより離れた部位に認められた。冠根の根軸に沿って始原体の発育の程度を、始原体長と始原体の直径とを指標として測定してみると(第2図および第3図), 両者とも冠根の基部方向に向かって次第に増加するが, その増加の程度は, 冠根の直径が大である場合ほどゆるやかであった。しかし, いずれの冠根においても始原体長および始原体の直径の等しい始原体は組織形態的に類似しており, 同一の発育段階にあるものと認められた。

つぎに, 直径の異なるそれぞれの冠根における始原体の経時的な発育経過について検討した。この場合, 個々の冠根について根端から基部方向にたどって観察し, 最初に識別しうる始原体の位置を, 始原体の分化部位とした。冠根の伸長に伴い, 根端近傍にはつねに新しい始原体が分化し, 既成の始原体は冠根の伸長量分だけ, その位置を冠根基部方向に移すことになる。この点を考慮して, 始原体の分化部位から冠根基部方



第4図 始原体長の経時的変化。

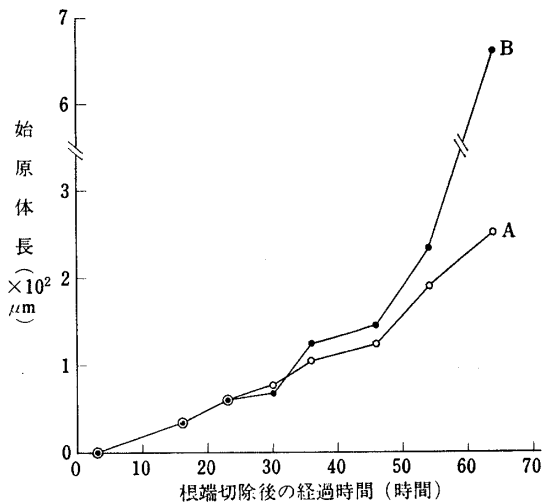


第5図 始原体の直径の経時的変化。

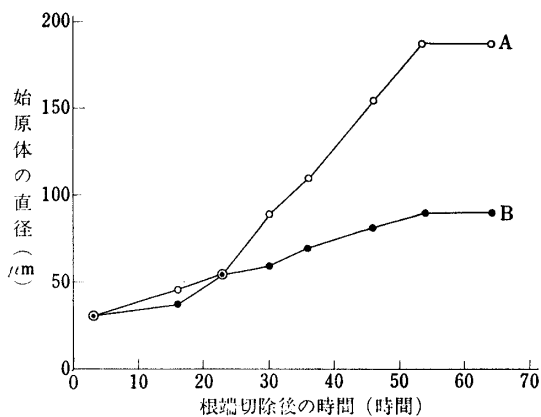
向にある各始原体までの距離を冠根の伸長速度で除した値を算出し, この値をもって, 各始原体分化後の経過時間とした。このようにして求めた分化後の経過時間を基準にとって, 各始原体の発育の様相を比較してみると(第4図および第5図), 冠根の直径の如何にかかわらず, 分化後の始原体は始原体長および始原体の直径のいずれについても, ほぼ同様の時間的経過をたどって増加するのが認められた。この場合, 分化後の時間が経過するにしたがい, 始原体長は次第にその増加傾向が著しくなるのに対して, 始原体の直径は常にほぼ一定の割合で増加する傾向にあった。なお始原体の直径は出根時までいずれの場合もおおよそ 80~90 μm となって最大に達し, その後は増加することはなかった。

2. “太い”2次根および“細い”2次根の形成経過

(1) 以上の観察を行った冠根においては, さきに述べたように通常“細い”2次根のみが形成される。したがって, これまで述べてきたところは“細い”2次根の始原体の形成経過であるといつてよい。そこで



第6図 根端切除後の始原体長の変化。
A：切断部位から0～1mmの領域に存在する始原体。B：切断部位から1～2mmの領域に存在する始原体。
(第7図、第8図についても同様)。



第7図 根端切除後の始原体の直径の変化。

つぎに著者らは、伸長中の冠根の根端を切除すると、切断部近傍に多数の“太い”2次根が形成されるといふ現象を利用して、“太い”2次根と“細い”2次根との形成経過の相違を検討した。

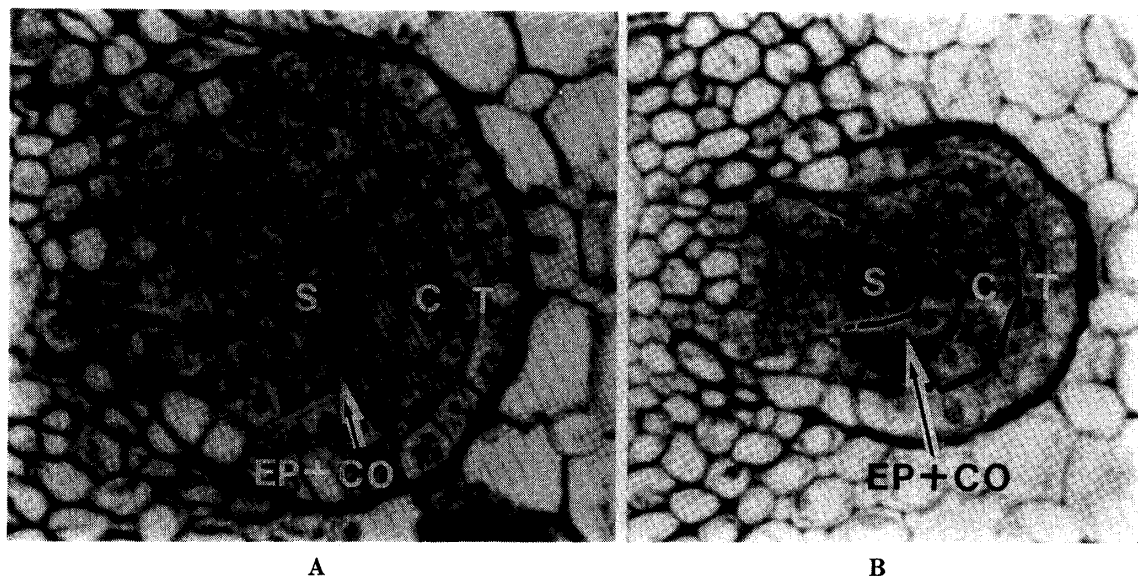
まず、直径の異なる18本の冠根について、根端1～2mmの部分切除し、7日後に材料を固定し、切断部位から基部に向かって“太い”2次根および“細い”2次根の出現の様相を観察した。その結果、切断部位より基部方向1mmまでの領域内においては、18本の冠根に認められた合計76本の2次根のうち88%にあたる66本が“太い”2次根であった。これに対して、つづく基部側1～2mmの領域においては99%が“細い”2次根であり、“太い”2次根はほとんど出現しなかった。

(2) 以上の現象を利用し、根端1～2mmを切除した後、経時的に材料を固定し、切断部位より基部方向2mmまでの部分を、1mm毎の2つの領域に区分して観察することにより、それぞれ“太い”2次根および“細い”2次根の形成経過を把握できるものと考えた。

まず、上記した2つの領域に発育する始原体を経時的に比較してみると、両者の始原体に組織形態的な差違が認められるようになるのは、根端を切除してから一定の時間が経過した後のことであった。この点につき始原体長および始原体の直径に着目して、その経時的な変化を観察した。その結果、始原体長(第6図)は根端切除後30時間、始原体長70μmに至るまでは両者の間には相違は認められなかった。さらに時間が経過するにしたがって、両者の間に差が現われ、切断部位から1～2mmの領域に形成された始原体は、切断部位から0～1mmの領域に形成された始原体と比較して、始原体長の増加が著しくなった。とくに根端切除後54時間から64時間の間に、切断部位から1～2mmの領域に形成された始原体は急激に伸長し、冠根の表皮を破って出現して“細い”2次根となった。これに対して、切断部位から0～1mmの領域に形成された始原体は、“太い”2次根になるもので、始原体長の増加はゆるやかで、急激な伸長は時期的に遅れて開始した。

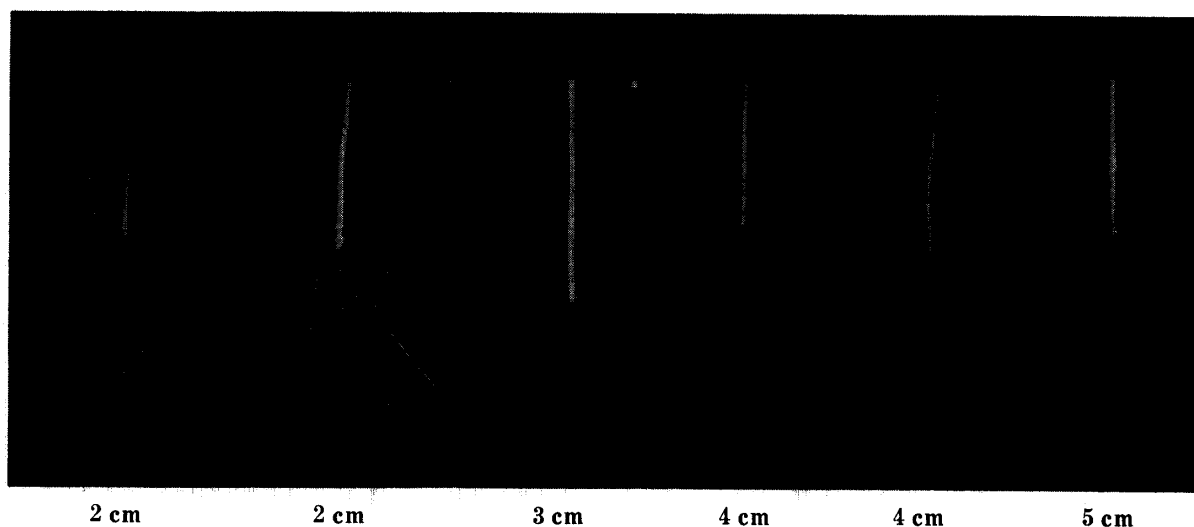
つぎに、始原体の直径についてみると(第7図)、根端切除後23時間、始原体の直径55μmに至るまでは2つの領域の始原体の間には差違は認められなかった。その後、時間の経過に伴って両者の始原体の直径の差は次第に著しくなり、およそ60時間後には、根端切断部位から0～1mmの領域にある始原体の直径は190μm、切断部位から1～2mmの領域にある始原体の直径は90μmとなり、いずれも最大値に達してその増加は停止した。

(3) さらにこのような2つの領域に形成された始原体の発育経過を組織学的に観察した。その結果(第8図)、根端切除後30時間後、すなわち始原体の直径に差違が現われる時期は、それまで未分化の状態にあった始原体に、根冠、表皮・皮層、中心柱など根の基本的諸組織が分化してくる時期に相当していることが明らかとなった。またこの時期に始原体の直径に差違が現われてくるのは、根端切断部位より0～1mmの領域に形成される始原体において、1～2mmの領域に形成されるものと比較して、中心柱細胞群の横方向への分裂がより活発であり、冠根内皮由来の細胞群



第8図 根端切除 30 時間後の始原体.

S : 中心柱, EP+CO : 表皮・皮層, C : 根冠, T : 冠根内皮由来の“ふくらみ状構造” (始原体基部では表皮・皮層の形成に関与する)²⁾.



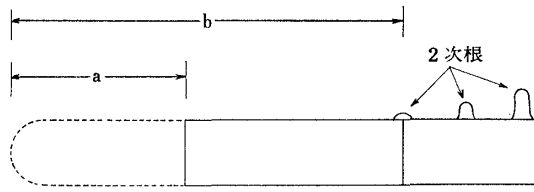
第9図 冠根の根端近傍の切除の程度が2次根の形態におよぼす影響 (切除後5~6日目).
図下の数字は切除根長を示す.

もまた periclinal な分裂をくり返し, 3層以上の表皮・皮層細胞層を形成することにもとづくものであることが明らかとなった.

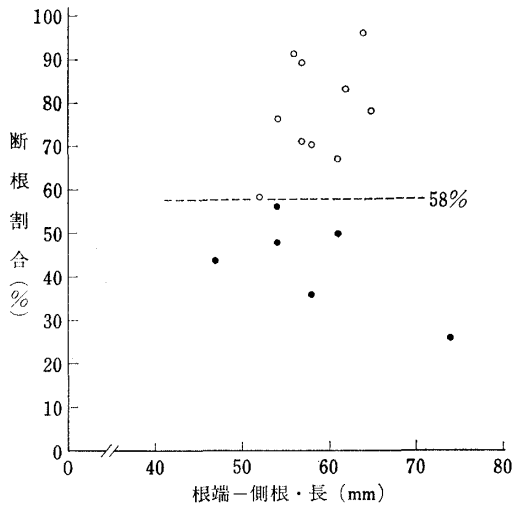
3. “太い”2次根および“細い”2次根の決定する領域

発育しつつある始原体が, いかなる段階に, “太い”2次根になるのか“細い”2次根になるのかが決定するかという問題の手がかりを得るために, 冠根の根端近傍を種々の長さで切除し, 切断部位近傍より新たに出現する2次根について観察を行った. その結果 (第9図), 切除の程度が小さい場合には“太い”2次根が, また, 切除の程度が著しい場合ほど“細い”2次

根の出現する傾向が認められた. ただし, 根端の切除の程度, すなわち切除根長と出現する2次根の直径との関係が, 必ずしも明確でない場合もあった. そこでこの点についてさらに検討したところ, 切除処理後, 新たに出現する2次根の“太い”か“細い”かは, 冠根の切除根長 (第10図a) の絶対値よりむしろ, 根端一側根・長 (第10図b) に対する切除根長の割合 ($a/b \times 100\%$, ここでは断根割合とよぶ) と, より密接な関係が認められた (第11図). すなわち, 根端一側根・長の如何にかかわらず, 断根割合がおよそ58%以上の場合には“細い”2次根のみが形成され, それ未満の場合には“細い”2次根とともに“太い”2次



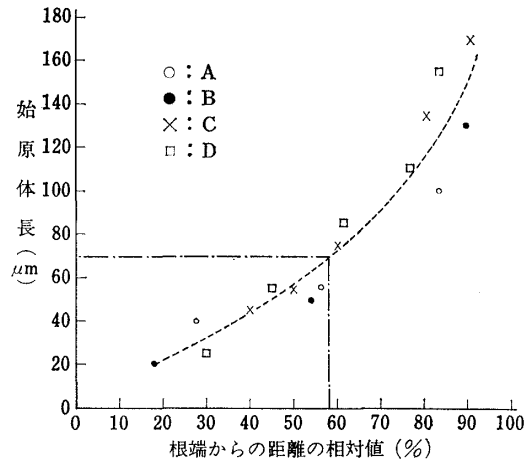
第10図 冠根の根端切除の程度を示す模式図。
 a : 切除根長 (冠根の根端から切断部位までの距離)。
 b : 根端—側根・長 (冠根の根端から2次根出現部位までの距離)。



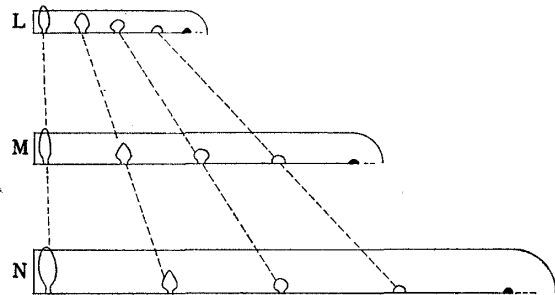
第11図 断根割合と“太い”2次根の出現との関係。
 白丸：“太い”2次根が出現しない場合。
 黒丸：“太い”2次根が出現する場合。

根の形成されるのが認められた。

以上の結果から、冠根切除時における切断部位近傍の始原体の発育程度と、その後の2次根の形態との間には密接な関係があることが示唆された。そこで観察結果1と同じ材料(第1表)を用い、以下のような検討を試みた。まず、根端から任意の始原体までの距離を、根端—側根・長を100とした場合の相対値で示した。この相対値は、さきに述べた断根割合と一致するものであるが、これと各部位の始原体長との関係を求めた(第12図)。その結果、冠根の直径の如何にかかわらず、始原体長は根端からの距離の相対値と密接に関係しており、さきに問題となった断根割合に対応する相対値58%の部位の始原体は、いずれの冠根においても、ほぼ60~70μmの長さまで達していた。この始原体は組織学的に観察してみると、根冠、表皮・皮層および中心柱が分化を開始する段階にあり、始原体分化後の経過時間はおよそ30時間であると推定



第12図 根端からの距離の相対値と始原体長との関係。
 相対値は根端—側根・長を100とした場合の値。
 A~D : 第1表のそれぞれの冠根を示す。



第13図 各種の冠根における2次根始原体の発育経過を示す模式図。
 L, M, Nは冠根の種類を示す。Nほど直径は大きく伸長速度も大である。
 点線で結んだ始原体は、分化後同一の時間を経過したものを示す。

された。

考 察

1. 従来、直径の大きい根ほど伸長速度が大で、また根端—側根・長も長いことが指摘されている³⁾⁴⁾⁸⁾。これら直径等を異にする種々の冠根について、2次根始原体の発育経過を検討した本研究の結果をとりまとめると、第13図のように模式的に示すことができよう。すなわち、同程度の発育段階に達した始原体は、直径の大きい冠根の場合ほど、冠根の根端からより離れた部位に見出された。このような差違は始原体の発育の遅速によるものではなく、むしろ直径に対応して変化する冠根の伸長速度によって規定される現象であると理解され、いずれの冠根に分化した始原体も、そ

の発育の時間的な経過はほとんど等しく進行していた(第4図および第5図)。なお、直径の大きな冠根においては、根端から始原体の分化部位までの距離すなわち根端—始原体・長も長くなるのが明らかにされている⁹⁾。以上の諸点を併せ考えるならば始原体の発育は、それが形成される冠根の直径、伸長速度、およびこれによって規定される根端—側根・長、根端—始原体・長などの諸特性と関連づけて理解するのが妥当と考えられる。なお、冠根の種類にかかわらず、形成される始原体の発育経過は、組織学的にはすでに記載されているところ⁹⁾と異なるところはなかった。

2. “太い”2次根と“細い”2次根の形成について、川田ら²⁾は始原体の発育過程でその差が現われてくると推測している。しかし通常の冠根においては“太い”2次根の形成部位をあらかじめ予測することが不可能であるため、その発育経過を組織学的に把握することは困難であった。著者らは冠根の根端を人為的に除去することによって、所定の部位に“太い”2次根を形成させようという点を利用し、“太い”2次根の発育経過についてさらに追究した。その結果、直径あるいは伸長速度、さらには根端—側根・長など個々の冠根の示す諸特性の如何にかかわらず、始原体の発育経過ならびに、“太い”2次根と“細い”2次根の分化については、以下のような一般的傾向を明らかにした。すなわち、i) 始原体の発育の初期段階においては、将来その始原体が“太い”2次根になるか“細い”2次根になるかの相違を組織学的に識別することはできなかった。ii) 始原体長が60~70 μm に達し、始原体の諸組織が分化しその体制が整う発育段階に至ってはじめて、将来その始原体が“太い”2次根になるか“細い”2次根になるかの相違により始原体の直径に差が現われ始めた(第7図)。この場合、始原体の直径の差は中心柱および冠根内皮に由来する細胞群の旺盛な分裂活性によってもたらされたものであった(第8図)。

それでは始原体の直径の増加をもたらす断根処理は、いかなる発育段階の始原体に対しても作用するものであろうか。この点について、断根の程度を変えて検討した実験結果(第9図)は以下のように要約できよう。すなわち、i) 始原体に諸組織が分化しその体制が整った発育段階より以降の始原体に、断根処理を行っても、もはや始原体の直径の増加は認められず、結果として“細い”2次根のみが形成された。ii) 始原体が“太い”2次根になるか“細い”2次根になるかは、冠根の根端からの距離にして、根端—側根・長

のほぼ半分に対応する部位までの間、いかえれば根端近傍において始原体の分化が認められてから一定の限られた時間的経過の間、において決定するのではないかと推察された(第11図および第12図)。

実際の栽培場面においては、“ししの尾状”根⁶⁾や屈曲した根⁷⁾に“太い”2次根が高密度に形成されることが知られている。“ししの尾状”根は冠根の根端部分が何らかの要因により傷害を受け伸長不能となった場合に形成されるもので、“太い”2次根も冠根の根端近傍に集中して認められることから、本実験の断根処理と同様の現象と考えられる。また屈曲根も未だ2次根が出現しない冠根部分を屈曲した場合に、“太い”2次根の形成が起るものとされている⁷⁾。以上のことを併せ考えるならば、比較的初期の発育段階にある始原体に、始原体の直径を増加させるような要因が作用した場合に“太い”2次根が形成されるものと考えられる。これら要因の解析についてはさらに今後の研究の発展を待ちたい。

摘 要

“葉ざし”法によって伸長させた冠根における2次根の発育経過を観察し、以下のような結果を得た。

1. 2次根始原体の発育の時間的経過は、冠根の直径、伸長速度あるいは根端—側根・長の如何にかかわらず一定していた。
2. 始原体の発育経過を通じて、直径に差が生じはじめるのは、始原体長がほぼ60~70 μm に達し、始原体の諸組織が分化を開始しその体制が整う時期に相当していた。また、このような発育段階の始原体は、常に、冠根の根端から2次根が出現するに至るまでのほぼ中央の位置に存在していた。
3. 始原体の体制が整って以後の発育段階にある始原体に、直径の増加を促進するような処理を与えても、もはや始原体直径の増加はおこらなかった。

引用文献

1. 藤井義典 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.
2. 川田信一郎・芝山秀次郎 1965. 水稻冠根における分枝根始原体の形成. とくにその形態の様相について. 日作紀 33: 423—431.
3. ————・高田寿雄 1972. 水稻冠根における分枝根始原体の形成. とくにその根端近傍において最初に形成される部位について. 日作紀 41: 111—119.
4. ————・石原愛也 1977. 水稻根における根端 (root apex) の大きさ, 根端—側根・長 (root apex—lateral distance) および伸長速度の相互

- 関係について. 日作紀 46: 228—238.
5. 佐々木 修・山崎耕宇・川田信一郎 1981. 水稻における2次根の直径と組織構造との関係. 日作紀 50: 476—480.
6. 副島増夫・川田信一郎 1969. 水稻の“うわ”根における“ししの尾”状根の形成と土壤環境との関係, とくに水管理に着目した場合について. 日作紀 38: 442—446.
7. 山崎耕宇 1978. 水稻冠根の生育を観察するための“葉ざし”法について. 日作紀 47: 440—441.
8. ———・佐々木 修・川田信一郎 1981. 水稻冠根の根端近傍における形態形成の様相と分枝根形成との関係. 日作紀 50: 464—470.

The Development of Lateral Root Primordia in Rice Plants

Osamu SASAKI*, Kooou YAMAZAKI and Shin-ichiro KAWATA

(Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Tokyo 113.

*Faculty of Agriculture, Kagoshima University, Kagoshima 980)

Summary

By means of the “leaf-cutting” method, the development of lateral root primordia of rice plants was investigated in relation to the diameter as well as the growth rate of crown roots on which they were formed.

1. The distance from the crown root tip to the youngest lateral root was variable among the crown roots examined. That is, the tip-to-lateral distance was greater in the thick and rapidly growing crown root than in the thin and slowly growing one. However, the time required for the development of each lateral root primordium was almost constant, irrespective of the diameter or the growth rate of its parent crown root (Figs. 4 and 5).

2. The lateral roots of rice plants have generally been divided into thick and thin group. The difference of their thickness was found to occur at a developmental stage, when each primordium reached 60—70 μm in length (Figs. 6 and 7). The stage coincided with the time when the primordium established its own organization with distinctive epidermis, cortex, stele and root cap (Fig. 8). Later, the thickness of each primordium increased and reached the maximum just before its emergence from the epidermis of the crown root (Fig. 7).

3. When the crown roots were decapitated, abundant thick laterals were formed in the remaining proximal portions. However, the primordia already acquiring their own organization mentioned above were not affected by the manipulation (Fig. 11). This suggests that a certain factor may determine the thickness of lateral roots during their early primordial stages.