

茎粒の着生器官としての根

名古屋大学農学部 和田富吉

茎粒は茎にできる根粒様構造である。以下に述べるように根粒そのものと言つてもさしつかえない。

茎粒を着生する代表的な植物は、マメ科植物のセスバニア *Sesbania rostrata* とクサネム *Aeschynomene indica* である。両植物は地下部の太い根に根粒を着けるとともに、地上部の茎部に茎粒を形成する^{2, 9, 25)}。高温下で良く生育し、多湿な土壤環境にも適応した性質をもつ。とくに湛水時に水際付近の茎部に茎粒が発達する。根粒および茎粒内では窒素固定が行われるので、中国や熱帯のアジアおよびアフリカ諸国では水田などの綠肥としての研究が進められている^{1, 13, 16, 18)}。我が国ではセスバニアを畑作休耕時に用いる篤農家がいるが、クサネムは水田の一部で雑草となっており²⁵⁾、これらの茎粒に関する研究はわずかである²³⁻²⁵⁾。

茎粒の形成過程についてはセスバニアにおいて比較的詳しい報告がある^{5, 6, 20)}。セスバニアの茎内には側根が形成され、これが茎の表層を破り突出した状態となる。この突起構造は外見上、皮目 Lenticel と見なされるが、本来の意味での皮目ではなく、むしろ根の突出による裂け目と言うべきものである。この突起構造は幾つも発生し、茎の軸に沿って列をなす。茎粒は多湿条件においてこの構造の内部に形成される。根粒菌 *Azorhizobium sesbaniae*⁹⁾ は裂け目の内部に入る。この菌は次に側根基部の細胞壁内に侵入し、その細胞間隙を通り皮層の部位に至る。ただし感染糸は形成されない。この間、基部付近の皮層細胞は菌の刺激を受けて盛んに分裂し、液胞が小さくなり、細胞質に富んだ活性の高い細胞となる。ここで菌は細胞壁から細胞質内に入り、厚い菌の細胞壁を失い、2重の包膜に取り囲まれた状態となり、大型化してバクテロイドとなる。バクテロイドは増殖し細胞内を満たす。バクテロイドを含む細胞は分裂した皮層由来細胞の内部において細胞塊をなしバクテロイド組織となる。この組織の周囲には菌を含まない葉緑組織と維管束が形成され、全体として肥大して、ドーム状の茎粒となる。茎粒内では根粒と同様に盛んに窒素固定が行われ、茎粒菌と宿主植物の共生体制が成立する。

クサネムの茎粒形成についてはセスバニアと類似の過程をたどるとする見解^{2, 19)}と不明とするもの²⁵⁾が見られる。後者ではクサネムにも皮目様突起構造は存在するがその下部には側根が認められないとする。クサネムの茎粒形成過程の詳細は一部を除いて示されていない²¹⁾。著者らは樹脂包埋切片法による光学顕微鏡および電子顕微鏡観察を行い、前者の見解を支持する結果を得た。ただし後者の見解が出るのも故なしとするものではなく、クサネムの不定根はセスバニアのものと比べて小さくしかも未発達で茎の表層からの突出がわずかであり、このため突起構造内の根の存在を確認することがやや困難であることを認めた。なおこの構造内に不定芽が存在する場合も認められ、同様の指摘はセスバニアにもある¹⁴⁾。しかし不定芽が見られる事例はわずかであり、ここから一部の茎粒が形成される可能性は否定できないが、茎粒は主として側

根に着生すると見なされる。また茎粒形成と根の関係から、根粒形成の場合と本質的な差異はほとんどないと理解される。なお根粒形成に関しては植物により菌の侵入のしかた、感染糸の有無、根皮層の分裂部位およびバクテロイド組織の発達などに相違が見られる¹⁷⁾。例えば根粒菌の侵入については根毛との関係が深いものが多く、上記の茎粒に類似のものとしては分枝根と主根の破断部から菌が侵入するラッカセイなどがある。植物による根粒形成の多様性についてはこれまでに数多くの報告がある。最近では遺伝子工学的な解析方法により、その形成機構がかなり詳しく明らかにされている^{11, 17, 19)}。これらについては関連文献を御参照いただきたい。

次に茎粒形成の意義について述べたい。セスバニアやクサネムは数少ない湿生のマメ科植物であり、前記のごとく綠肥作物としての実用的意義は大きいが、これに加えてクサネムの茎粒形成の誘導は容易であり、莖部に窒素固定を担う構造体が形成されることも意義があるものと思われる。周知のように窒素固定能の高い根粒菌を選抜し、その菌体を根に接種して根粒を形成誘導することが行われているが、土壤内の土着の根粒菌による競合や他の微生物ならびにその他の土壤環境の影響により必ずしも接種した菌による根粒形成が成功するとは限らない^{3, 15)}。このための1方策として茎粒の形成誘導の利用を提起したい。もちろん茎粒に関する研究の到達段階はこのような誘導技術の確立からは未だほど遠いものである。茎粒が観察された事例としてラッカセイ *Arachis hypogaea*¹²⁾ とソラマメ *Vicia faba*⁸⁾ がある。これらの食用作物における事例は興味深いが、ラッカセイでは下胚軸根に茎粒が着生したものであり、ソラマメの場合、上胚軸の皮層内に茎粒が形成されたものである。このほかクサネムの同属植物^{4, 7)}、エビスグサ *Cassia tora* とその仲間、水生植物のミズオジギソウ *Neptunia oleracea*、熱帯アメリカなどに分布する *Parkinsonia aculeata* でも報告がある²⁴⁾。ただしエビスグサの類については茎粒の存在が疑われている¹⁹⁾。これらの植物では実験的な検討がほとんど行われていない。セスバニア、クサネムおよびラッカセイの場合、土壤の多湿の環境が茎粒形成とその前提となる新根の発生と関係しており、莖部における根の発育が茎粒形成の誘導にとって注目すべき点である。ダイズ *Glycine max* では茎粒形成の報告はないが、栽培の際に培土を行い不定根の形成を促して実入りを高めている¹⁰⁾。必要ならばここに茎粒を着生させることも考えられる。最近イネなど通常には根粒を着生しない非マメ科作物に根粒形成を誘導する研究が盛んに行われている²²⁾。上記の考えを布敷すれば、その節根などに茎粒（節粒？）の誘導も課題として提起できるであろう。これらの思いつきが夢に終わらぬようにしばらく根と付き合おうと思う。

引用文献

1. Alazard,D. and M.Becker 1987. *Aeschynomene* as green manure for rice. Plant and soil 101:141-143.
2. Arora,N. 1954. Morphological development on the root and stem nodules of *Aeschynomene indica* L. Phytomorphology 4: 211-216.
3. 浅沼修一 1991. 生物窒素固定における最近の成果 [31]. 国内外における根粒菌 利用の現状と問題点(1). 農及園 66:755-760.
4. Barrios,S. and V. Gonzalez 1971. Rhizobial symbiosis on Venezuelan savannas. Plant and soil

34:707-719. 5. Dryfus,B.L. and Y.R.Dommergues 1981. Nitrogen-fixing nodules induced by Rizobium on stem of the tropical legume Sesbania rostrata. FEMS Microbiol. Lett. 10:313-317. 6. Duhoux,E. 1984. Ontogenese des nodules caulinaires du Sesbania rostrata (Leguminous). Can. J. Bot. 62:982-994. 7. Eaglesham,A.R.J. and A.A.Szalay. 1983. Aerial stem nodules on Aeschynomene spp. Plant Sci. Lett. 29:265-272. 8. Fyson,A. and J.I.Sprent 1980. A light and scanning electron microscope study of stem nodules in Vicia fava L. J. Exp. Bot. 123:1101-1106. 9. 蒲生卓磨 1988. 生物窒素固定における最近の成果 [2]. マメ科根粒菌の分類②. 農及園 63:887-892. 10. 加藤一郎・川原政夫・内藤文男・谷口利策 1957. 大豆の培土に関する研究(III)大豆の溢液現象とこれより見た培土による不定根発生の効果. 東海近畿農試報・栽培部 5:118-128. 11. Legocki,R.P.,A.R.J.Eaglesham and A.A.Szalay 1983. Stem nodulation in Aeschynomene: A model system for Bacterium-plant interactions. In:A.Puhler(ed.) Molecular genetics of the bacterium-plant interaction,pp.210-219. Springer Berlin. 12. Nambiar,P.T.C., P.J.Dart, B.S.Rao and V.R.Rao 1982. Nodulation in the hypocotyl region of groundnut(Arachis hypogaea). Expl. Agric. 18:203-207. 13. Ndoye,I. and B.Dreyfus 1988. N₂ fixation by Sesbania rostrata and Sesbania sesban estimated using ¹⁵N and total N difference methods. Soil Biol.Biochem. 20:209-213. 14. Olsson,J.E. and B.G.Rolfe 1985. Stem and root nodulation of the tropical legume Sesbania rostrata by Rhizobium strains ORS-571 and WE7. J. Plant Physiol. 121:199-210. 15. 小沢隆司 1989. 生物窒素固定における最近の成果 [16]. 菌粒菌の競合的根形成能に及ぼす土壤環境の影響. 農及園 64:1099-1105. 16. Rinaudo,G., B.Dreyfus and Y.Dommergues 1983. Sesbania rostrata green manure and the nitrogen content of rice crop and soil. Soil Biol. Biochem. 15:111-113. 17. Rolfe,B.G. and P.M.Gresshoff 1988. Genetic analysis of legume nodule initiation. Ann.Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39:297-319. 18. Singh,Y.,S.C.Khind and B.Singh 1991. Efficient management of leguminous green manures in wetland rice. Adv. Agron. 45:135-189. 19. Sprent,J.I. 1989. Which steps are essential for the formation of functional legume nodule? New Phytol. 111:129-153. 20. Tsien,H.C., B.L.Dreyfus and E.L.Schmidt 1983. Initial stages in the morphogenesis of nitrogen-fixing stem nodules of Sesbania rostrata. J. Bacteriol. 156:888-897. 21. Vaughn,K.C. and C.D. Elmore 1985. Ultrastructural characterization of nitrogen-fixing stem nodules on Aeschynomene indica. Cytobios 42:49-62. 22. 渡辺巖 1992. 稲に根粒形成と窒素固定は可能か? 化学と生物 30:320-324. 23. Yatazawa,M. and H.Susilo 1980. Development of upper stem nodules in Aeschynomene indica under experimental conditions. Soil Sci. Plant Nutr. 26:317-319. 24. Yatazawa,M., G.G. Hamali, H.Wiridirata, H.Susilo and F.Uchino 1987. Nitrogen fixing stem-nodules and stem-warts of tropical plants. Bio Trop Spec. Publ. No.31 pp191-205. 25. 吉田重方 1982. クサネムにおける共生窒素固定 热带農業 26:74-79.