

圃場で栽培したトウモロコシおよび ソルガム節根の伸長方向と根冠の形態

伊藤 香織^{*}・森田 茂紀・阿部 淳

東京大学大学院農学生命科学研究科

稲 永 忍

鳥取大学乾燥地研究センター

要 旨：ひげ根型根系の形態を規定している重要な要因の一つは、個々の節根の伸長方向である。節根は傾斜重力屈性を示し、様々な方向に伸長しているが、その伸長方向を決定する様相やメカニズムについては必ずしも明らかでない。そこで、本研究では、トウモロコシとソルガムを圃場で栽培し、節根の出現直後における伸長方向の決定過程を詳細に観察するとともに、重力感受部位と考えられる根冠の形態との関係を検討した。すなわち、異なる生育段階に、根端まで採取できた節根の出現部位（トウモロコシは第4～9節、ソルガムは第7～10節）を同定し、伸長角度を記録するとともに、根長、根端の直径および根冠の長さ、幅を測定した。トウモロコシおよびソルガムのいずれの場合も、節根は茎から出現した直後、伸長に伴って下向きに屈曲したが、その様相は節位によって異なった。また、節根の伸長に伴って根端直径や根冠の幅は減少していたが、根冠の長さは逆に増加している場合があった。すなわち、根の伸長に伴って根端の直径に対して根冠が相対的に大型化するとともに、伸長角度が大きくなった。そこで、根冠の長さ/根端直径比と伸長角度との関係を見ると、有意な正の相関関係が認められた。このように、節根の下方向への屈曲と根冠の相対的な大型化とが時間的に対応していたことから、根の伸長方向の変化を重力感受の観点から説明できる可能性が示唆された。

キーワード：傾斜重力屈性、根冠、根の伸長角度、根の直径

Change in growth direction of nodal roots in relation to root cap morphology in field-grown maize and sorghum : Kaori ITO, Shigenori MORITA, Jun ABE (*Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo*) and Shinobu INANAGA (*Arid Land Research Center, Tottori University*)

Abstract: An important factor in determining the architecture of fibrous root systems is the growth direction of individual nodal roots. However, little is known about the mechanism of root plagiogravitropism. Therefore, we examined the relationship between the change of growth angle of nodal roots with root elongation and the morphology of the root cap in field-grown maize and sorghum. Root length, diameter of root tips and growth angles of each nodal root were recorded. Moreover, longitudinal sections of nodal roots were prepared to measure the length and width of the root cap. The nodal roots of both maize and sorghum turned downwards with root elongation after emerging from the stem. Additionally, although the diameter of the root tip and the width of the root cap decreased with root elongation, the length of the root cap increased. In order to examine the changes of morphology of the root cap, ratios of the width and length of the root cap to the diameter of the root tip were measured. Although the ratio of the width of the root cap did not change, the ratio of the length increased with root elongation and showed a significant correlation with the growth angle of the nodal root. These results suggest that nodal roots change their growth direction downwards, possibly due to a relative increase of root cap size.

Keywords: growth angle of root, plagiogravitropism, root cap, root diameter

緒 言

作物の根系形態は、養水分の吸収や植物体の支持と密接に関連していることが知られている。ひげ根型根系の形態を規定している重要な要因の一つは、個々の節根の伸長方向である

(Oyanagi et al., 1993; Abe and Morita, 1994; 森田ら, 1995)。イネ科作物において、生育とともに順次出現する節根が傾斜重力屈性を示し、様々な方向に伸長していることはよく知られており、現象論はある程度整理されてきた(伊藤

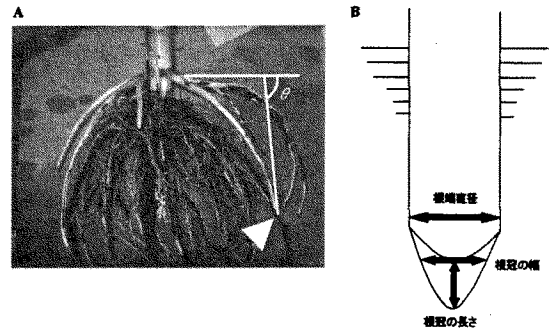
ら, 2003; 帰山・山崎, 1983; Oyanagi et al., 1993). 一方, 節根の傾斜重力屈性のメカニズムに関する解析的な研究は多くないが, 最近, Araki et al. (2002) が陸稲について, また Ito et al. (2004) がトウモロコシについて, 重力感受組織である根冠の大きさやコルメラに含まれるアミロプラストの量と節根の伸長方向との関係について検討を行っている。

ところで, 根系を構成する節根が示す傾斜重力屈性には, 根が重力方向に対してある一定の角度をなして伸長するということと別に, その角度が決定するまでに, 根が茎から出現した後に伸長方向を変化させるという問題が含まれている (Nakamoto et al., 1991; Nakamoto, 1994). 後者の問題, すなわち節根の出現直後における伸長方向の決定過程については, これまでほとんど注目されてこなかった。そこで著者らは, 圃場で栽培したトウモロコシとソルガムについて, 節根の伸長方向が決定する過程を詳細に観察するとともに, 伸長方向の変化と重力感受組織と考えられている根冠の形・大きさとの関係に着目して検討した。

材料と方法

材料として利用したトウモロコシとソルガムは, 2003 年に東京大学大学院農学生命科学研究科附属農場 (東京都西東京市) で栽培したものである。10a 当たり 56kg の化成肥料 (N : P₂O₅ : K₂O = 12 : 18 : 16 %) を基肥として施肥した後, トウモロコシ (デントコーン *Zea mays* L. var. *indentana* Bailey; 品種 KD720) とソルガム (*Sorghum bicolor* Moench; 品種 スーパーシュガーソルゴ) を条間 71 cm, 株間 22.5 cm の栽植間隔で 5 月 13 日に播種した。その後の栽培管理は, 附属農場における慣行に従っ

た。トウモロコシは, 播種後 62 日目から 83 日目までに計 9 回, それぞれ 5 個体ずつ, またソルガムは, 64 日目から 93 日目までに計 15 回, それぞれ 3 個体ずつを, 茎葉部がついたまま根系の基部をスコップで掘り取った。根端がついたままの状態では採取できた伸長中の節根の中から無作為に数本ずつを選定して, 出現節位を同定するとともに, 根端部分の伸長角度 (根端 1 cm 程度の直線状とみなせる部分の根軸を延長した直線が水平方向となす角度), 根長, 根端直径を測定した (第 1 図)。その後, カミソリを用いて根端を縦に 2 分割し, デジタル HF マイクロスコープ (KEYENCE, VH8000) を用いて, 下から強い光をあてて透過し, 根冠の長さ

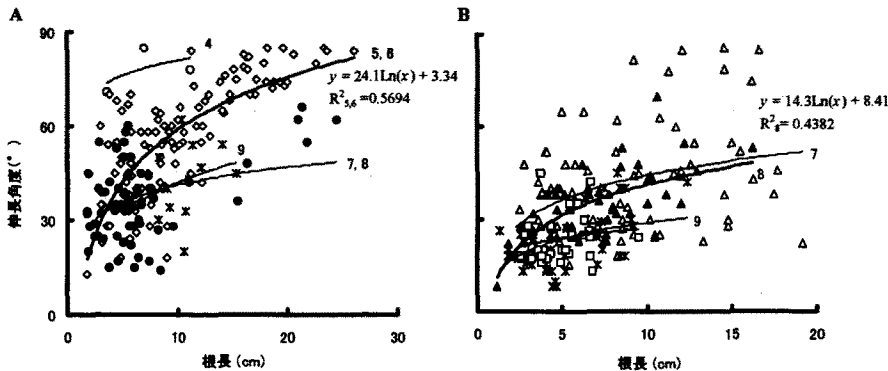


第 1 図 トウモロコシ節根の伸長角度 (θ) (A) と根端の形態形質 (B) の測定部位の模式図。白い矢頭は根端の位置を示す。

結果

1. 根の伸長に伴う伸長方向の変化

トウモロコシおよびソルガムのいずれの節根も, 茎から出現した後, 伸長に伴って伸長角度が大きくなった。すなわち, 伸長方向が下向きに変化していたが, その程度は節位によって異



第 2 図 トウモロコシ (A) とソルガム (B) における節根の伸長に伴う伸長角度の推移。
 A : ○ : 第 4 節根, ◇ : 第 5, 6 節根, ● : 第 7, 8 節根, * : 第 9 節根。
 B : △ : 第 7 節根, ▲ : 第 8 節根, * : 第 9 節根, □ : 第 10 節根。
 決定係数 (R^2) の添字と回帰曲線に添えた数字は, 節の番号を示す。

なる傾向を示した。特に、トウモロコシでは第5・6節根、ソルガムでは第8節根において、茎から出現した後の下方向への屈曲が顕著であった(第2図)。以上のように、トウモロコシおよびソルガムのいずれの節根も、生育初期は根の伸長に伴って伸長角度が大きくなり下向きに伸長したが、その後、ある程度伸長すると伸長角度の変化は小さくなった。

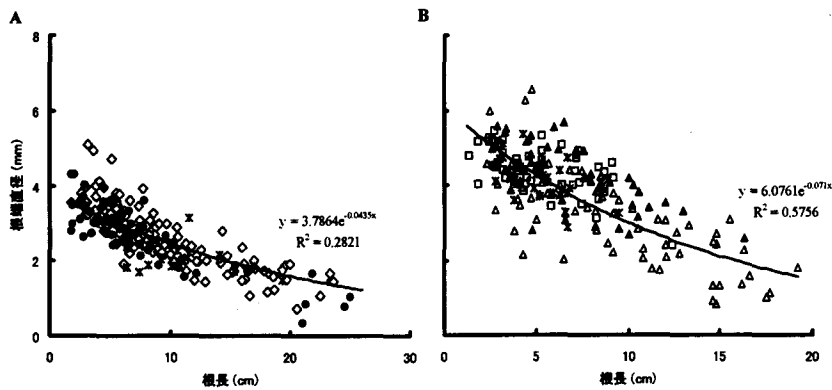
2. 根の伸長に伴う根の直径および根冠の大きさの変化

トウモロコシおよびソルガムのいずれの節根も、伸長に伴って根端直径は減少していた。その場合、トウモロコシの節根では基部側において根の伸長に伴った根の直径の減少が顕著であったが、ソルガムでは根の伸長に伴った根の直径の減少は相対的に緩やかに進んだ(第3図)。また、トウモロコシにおいて、根冠の長さ

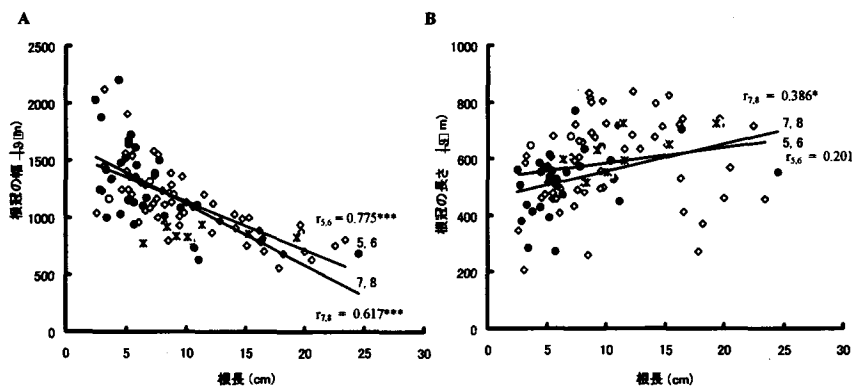
幅は減少していたが、根冠の長さはあまり変わらないか、逆に増加している場合があった(第4図)。ソルガムにおいても同様の傾向が認められた。

3. 根の伸長に伴う根冠の形態変化と伸長方向との関係

根冠の大きさだけでなく、根冠の形態の変化を検討するために、トウモロコシにおいて、根冠の幅/根端直径比と、根冠の長さ/根端直径比に着目したところ、根の伸長に伴って、前者は緩やかな増加を示したのに対して、後者は明瞭に増加した(第5図)。すなわち、根の伸長に伴って、根冠は次第に細長くなっていることが明らかとなった。そこで、根冠の長さ/根端直径比と伸長角度との関係をみたところ、両者の間には有意な正の相関関係が認められた(第6図)。ソルガムにおいても同様の相関関係が認められた。

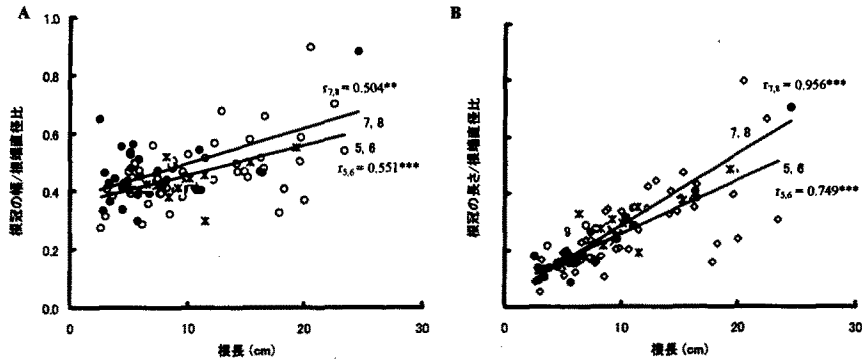


第3図 トウモロコシ(A)とソルガム(B)における根の伸長に伴う根端直径の推移。シンボルは第2図と同様。決定係数(R^2)と回帰直線は、全節根を示す。

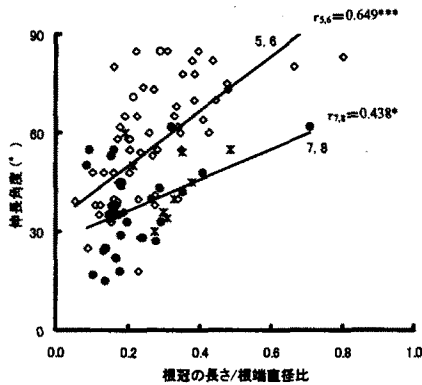


第4図 トウモロコシにおける節根の伸長に伴う根冠の幅と長さの推移。

*, ***は、それぞれ5, 0.1%水準で有意。シンボルは第2図と同様。相関係数(r)の添字と回帰直線に添えた数字は、節の番号を示す。



第5図 トウモロコシの根の伸長に伴う根冠の幅/根端直径比(A)と根冠の長さ/根端直径比(B)の推移。シンボルは第2図と同様。相関係数(r)の添字は、節の番号を示す。**, ***は、それぞれ1, 0.1%水準で有意。



第6図 トウモロコシにおける節根の根冠の長さ/根端直径比と伸長角度との関係。シンボルは第2図と同様。相関係数(r)の添字は、節の番号を示す。*, ***は、それぞれ5, 0.1%水準で有意。

考 察

作物の根系を構成する個々の根が傾斜重力屈性を示し、様々な方向に伸長する現象自体は、古くからよく知られている(Weaver, 1926; Weaver and Burner, 1927)。しかし、根の傾斜重力屈性に関する解析的な研究では、方法論的な制約から、通常、幼植物が用いられる。しかも、主根型根系において、主根と側根の伸長方向の違いとして問題が設定されることが多く(Moore and Pasienuk, 1984)、ひげ根型根系における個々の節根の伸長方向について機構解明的な研究が行なわれることは少なかった。最近になって、Araki et al. (2002)が陸稲の根系について、また Ito et al. (2004)がトウモロコシの根系について詳細な検討を行なった。その結果、ひげ根型根系を構成する節根が示す傾斜重力屈性は、重力感受部分である根冠の形や大きさ、さらにいえば、そこに含まれるアミロプラストの量的な問題として理解できる可能性が示された。

ところで、根が示す傾斜重力屈性の問題には、もう一つ、根の伸長に伴う伸長方向の変化という別の問題が含まれている(Nakamoto et al., 1991; Nakamoto, 1994; Oyanagi et al., 1993)。従来から、この問題に対する認識は低く、解析的な研究が立ち遅れている。そこで、本研究では、茎から出現した節根の伸長方向が決定する過程を詳細に観察するとともに、重力感受部位と考えられている根冠の形や大きさの変化を捉え、両者の関係について検討した。その結果から、根の直径に対する根冠の相対的な大きさが重力屈性に関係している可能性が示唆された。重力屈性における根冠の大きさや根冠におけるコルメラの割合に注目する研究は従来からいくつかあるが(Abe and Morita, 1994; Moore and Pasienuk, 1984 a,b; Pilet, 1982; Ransom and Moore, 1983, 1985)、これは、コルメラ細胞に含まれるアミロプラストの沈降が重力感受の最初のステップと考えられているからである。一般に、根冠の大きさとコルメラの大きさの間には正の相関関係が認められ、根冠が大きいほどコルメラも大きい傾向が認められるが(川田ら, 1977)、根冠におけるコルメラ組織の割合が、異なる重力屈性反応を示す根で違っている場合もある。今回の場合、根の伸長に伴って根冠の大きさだけでなく、形も変化しており、小型化する一方、細長くなったことで、根の直径に対するコルメラ組織やそこに含まれるアミロプラストの割合が相対的に増加していると考えられる。本実験では、コルメラ組織やアミロプラストの量的な問題まで確認を行っていないが、出根直後の伸長方向の変化が、根の直径に対する根冠の相対的な大きさの変化で部分的に説明できる可能性が示された。これは、従来の知見と矛盾しない形で、重力屈性反応の時間的な変化まで説明できる作業仮説と考えられる。

謝 辞

材料として用いたトウモロコシとソルガムの栽培管理は、東京大学大学院農学生命科学研究科附属農場の秦野茂、久保田浩史、佐々木ちひろ、石山郁江の各技術官にお世話になった。ここに記して感謝の意を表する。

引用文献

- Abe, J., Morita, S. 1994. Growth direction of nodal roots in rice: its variation and contribution to root system formation. *Plant Soil* 165: 333-337.
- Araki, H., Morita, S., Tatsumi, J., Iijima, M. 2002. Physio-morphological analysis on axile root growth in upland rice. *Plant Prod. Sci.* 5: 286-293.
- 伊藤香織・森田茂紀・阿部淳・稲永忍 2003. 根系の形態を規定している根の傾斜重力屈性. *農園* 78: 88-92.
- Ito, K., Morita, S., Abe, J., Inanaga, S. 2004. Growth direction of nodal roots with reference to root cap development in field-grown maize (*Zea mays* L.). *Biologia* (section Botany) 59: *in press*.
- 帰山長憲・山崎耕宇 1983. トウモロコシの根系領域の形成と1次根の伸長方向ならびに伸長速度. *日作紀* 52: 508-514.
- 川田信一郎・西牧清・山崎耕宇 1977. 水稻冠根における根端の組織について. *日作紀* 46: 393-402.
- Moore, R., Pasieniuk, J. 1984a. Gravitropism and the development of columella tissue in primary and lateral roots of *Ricinus communis*. *Plant Physiol.* 74: 529-533.
- Moore, R., Pasieniuk, J. 1984b. Structure of columella cells in primary and lateral roots of *Ricinus communis* (Euphorbiaceae). *Ann. Bot.* 53: 715-726.
- 森田茂紀・山田章平・阿部淳 1995. イネ根系形態の解析—成熟期における品種間比較—*日作紀* 64: 58-65.
- Nakamoto, T., Shimoda, K., Matsuzaki, A. 1991. Elongation angle of nodal roots and its possible relation to spatial root distribution in maize and foxtail millet. *Jpn J. Crop Sci.* 60:543-549.
- Nakamoto, T. 1994. Plagiogravitropism of maize roots. *Plant Soil* 165: 327-332.
- Oyanagi, A., Nakamoto, T., Morita, S. 1993. The gravitropic response of roots and the shaping of the root system in cereal plants. *Environ. Exp. Bot.* 33: 141-158.
- Pilet, P.E. 1982. Importance of the cap cells in maize root gravireaction. *Planta* 156: 95-96.
- Ransom, J.S., Moore, R. 1983. Geoperception in primary and lateral roots of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae). I. Structure of columella cells. *Ame. J. Bot.* 70: 1048-1056.
- Ransom, J.S., Moore, R. 1985. Geoperception in primary and lateral roots of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae). III. A model to explain the differential georesponsiveness of primary and lateral roots. *Can. J. Bot.* 63: 21-24.
- Weaver, J.E. 1926. *Root Development of Field Crops*, McGraw-Hill, New York. pp.1-291.
- Weaver, J.E., Burner, W.E. 1927. *Root Development of Vegetable Crops*, McGraw-Hill, New York. pp.1-351.