ファイトマーの数と大きさに着目したイネの根系形成の解析

—ポット試験による根量の品種間差の解析例—*

森田 茂 紀・萩 沢 芳 和・阿 部 淳

(東京大学大学院農学生命科学研究科)

1996年3月29日受理

要 旨: イネの体はファイトマーという形態的単位 (1枚の葉と1つの分げつ芽を側生する茎の断片) が積み重なったものと理解できる。根系の骨格を構成する1次根は、このファイトマーの茎部分から出現するため、ファイトマーの数や大きさが根系形態にも影響することが予想される。そこで、本研究では個体全体の生育の中で根系形成を理解する目的で、ファイトマーの形成に着目しながら、とくに根量の品種間差を解析し、考察を行なった。根系形態が異なる水稻品種 IR 36, Lemont, コシヒカリをポット栽培し、播種後 60 日目まで経時的に、すべての茎の葉齢のデータをもとに個体全体を構成している総ファイトマー数、および1次根を出根している出根ファイトマー数、また、茎葉部の乾物重を総ファイトマー数で割って「ファイトマーの大きさ」を推定した。さらに、根量の指標として総根長と総根重、根量の構成要素として総1次根数と「平均根長」を調査した。根量はいずれの品種も生育とともに曲線的に増加したが、出根ファイトマー数との間には品種固有の直線的な関係が認められた。出根ファイトマー数と総1次根数との間には3品種に共通した正の相関関係が、また、「ファイトマーの大きさ」と「平均根長」との間にも正の相関関係が認められた。これらの結果から、茎葉部の形態を規定すると考えられるファイトマーの数と大きさが、1次根の数と大きさを介して根系の形態にも影響を及ぼしていること、およびファイトマーの数および大きさに現われる品種の特徴が、根系形質の特徴をもたらしていることが示唆された。

キーワード: 1次根, イネ, 根系, 根重, 根長, 品種間差異, ファイトマー。

Development of Root System in Rice Based on Formation of Phytomers—An analysis on varietal difference in root length and weight in a pot experiment—: Shigenori MORITA, Yoshikazu HAGISAWA and Jun ABE (*Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*)

Abstract: Because the framework of a root system in rice consists of nodal roots which emerge from the stem part of the phytomers, the number and size of the phytomers could affect the morphology of the root system. Three rice cultivars, IR36, Lemont and Koshihikari were grown in pots for 60 days, and the total number of phytomers per plant and mean size of the phytomers were developmentally calculated from the total number of leaves and shoot dry weight. The total root length, total root weight and their components, namely the number and 'mean length' of the nodal roots, were also measured. The total root length and total root weight increased exponentially with time and linearly with the increase of the number of phytomers, while the coefficients of linear lines differed among the cultivars. There seemed to be a common, intimate positive correlation between the number of phytomers and number of nodal roots among the three cultivars, and also between the size of the phytomers and 'mean length' of the nodal roots. These results suggest that the varietal difference in the number and size of phytomers could explain the difference in the root morphology of rice cultivars.

Key words: Nodal roots, *Oryza sativa* L., Phytomer, Rice, Root length, Root system, Root weight, Varietal difference.

作物栽培において適時に適切な管理を行なうためには、根系形成に関する知見が必須のものとなる。そのため、根系形成については古くから多くの研究が行われてきた。日本においては水稻の根系形成に関する研究蓄積が豊富であるが、とくに出葉と出根の対応関係が明らかにされてから^{2,7)} 根系の構造に関する理解が深まり、研究の大きな進展があった。ただ、1次根のみならず、根系の大部分を構成している分枝根を含む総根長を直接、検討できるように

なったのはルートスキャナーが普及してからのことであり^{3,4,11,12,13,17)}、比較的最近のことである。また、根量や、さらに分布を含めた根系形態の定量的な側面を、従来、明らかにされてきた根系構造や茎葉部の生育と結びつけて理解する試みは、必ずしも十分に成功しているとはいえない。

著者等は、水稻の根系形成について研究する過程で、①根系の形態は根量 (総根長あるいは総根重) と分布の様相 (「深さ指数」²²⁾) の組み合わせによって定量的に把握できること、②根量 (総根長) は1次根の数と「平均根長」とによって、また、分布の

*大要は日本作物学会第200回講演会 (1995年11月) において発表した。

様相は1次根の伸長方向と「平均根長」とによってそれぞれ規定されること、③これらの要因が根系形態の特徴にどの程度係わるかは品種によって必ずしも同じでないことをすでに明らかにした¹⁷⁾。ただし、これらの知見は成熟期における完成した根系についてのものであり、これらの視点から根系の形成過程を検討するには至らなかった。

また、根系形成を個体全体の生育の中で理解することを試み、根量やその分布を規定している個々の1次根の生育の様相が、それらの1次根を形成している茎葉部を構成するファイトマー^{7,20)}の形成と密接に関連している可能性について推察した^{15,16)}。しかし、この点についても予備的な解析を行なう¹⁴⁾にとどまっていた。

そこで、本研究においては、前報¹⁷⁾で成熟期の完成した根系形態を検討した3品種をポット栽培し、とくに根量の品種間差に着目しながら、根系の形成過程を解析した。その際、根量の形成を、個体全体の生育の中で茎葉部の生長との関係に着目して

理解するため、生育に伴って変化するファイトマーの数と大きさについても検討した。

材料と方法

1. 材料の栽培と採取

本研究に供試したのは、1994年に東京大学農学部の子ニールハウス内でポット栽培した水稻品種IR 36, Lemontおよびコシヒカリである。これらの3品種は、根系形態の品種間差を検討した結果²⁰⁾を踏まえて選定したもので、それぞれに特徴的な根系の形態を呈することがすでに分かっている。また、前報¹⁷⁾において成熟期の根系について解析した品種であり、本研究における解析結果と比較対照する目的で同じ品種を使用した。

5月13日、水稻育苗用培土(商品名: ISEKI 培土, 肥料成分: N, P, K, 各0.2 g/kg)を10 kgずつ充填した1/2000 aのワグナーポットに、予め催芽した上記の3品種の種子を1ポット当たり3粒ずつ播種した。出芽直後は畑状態とし、その後、

第1図 主茎の葉齢の推移

—□—: IR 36, ---+---: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

第2図 茎数の推移

—□—: IR 36, ---+---: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

第3図 総ファイトマー数の推移

—□—: IR 36, ---+---: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

第4図 「ファイトマーの大きさ」の推移

—□—: IR 36, ---+---: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

徐々に湛水状態とした。コシヒカリと Lemont は第2葉期, IR 36 は第3葉期にそれぞれ間引きを行ない, ポット当たり1個体とした。

いずれの品種についても, 標準的な生育を示した数個体について, 主茎および全ての分けつ茎の葉齢を約3日ごとに調査した。生育が進むにつれてこのような詳細な生育調査に要する時間と労力が急激に増加したため, 順次, 調査個体の数を減らし, 最終的には1個体のみとした。その他の個体については, 主茎葉齢と茎数のみを記録した。また, 苗立ち直後から幼穂形成期ころまで, 定期的(7~10日ごと)に毎回3個体を根系とともに採取し, 95%アルコールで固定・保存した。

2. 根量形成のとりえ方

このようにして採取した材料について, 株ぎわですべての1次根を切り離してその数を記録し, 根軸の長さを物差しで測った後, ルートスキャナー^{3,4,12)}を用いて分枝根を含む総根長を測定した。その後,

70°Cで48時間乾燥させ, 乾物重を測定した。以上の測定データを用いて, 根量の形成過程を根長および根重に着目して検討した。なお, 根長および根重はいくつかの形態的諸形質に分解して解析した(詳細は結果の部分参照)。

3. ファイトマーの数と大きさ

根量の形成過程を茎葉部の生育と関連づけて解析するため, 播種後日数, 茎数, 主茎の葉齢のほか, 個体全体を構成するファイトマーの数および大きさに着目した。ファイトマーとは1枚の葉および1つの分けつ芽を側生し, 内部に1次根の始原体を形成する茎断片のことであり(“要素”⁷⁾と同義)²¹⁾, イネの体はファイトマーという形態的な単位が, 軸方向に順次積み重なった構造と考えられる。

詳細な生育調査を行なった個体のそれぞれの茎の葉齢に, 主茎の場合は鞘葉の分として1を, また, 分けつの場合は前葉の分として1をそれぞれ加え, 小数点以下を切り上げた数を, それぞれの茎を構成

第5図 総根長の推移

—□—: IR 36, …+…: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

第6図 1次根数の推移

—□—: IR 36, …+…: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

第7図 「平均根長」の推移

—□—: IR 36, …+…: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

第8図 出根ファイトマー数と総根長との関係

—□—: IR 36, …+…: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

するファイトマーの数とした。さらに、それぞれの個体におけるすべて茎のファイトマーの数を合計したものを個体全体を構成するファイトマーの数と考え、総ファイトマー数 (TPN) と呼ぶことにした。厳密には、主茎および分げつのいずれの場合も、発育中の葉原基あるいは幼葉の分として、さらに4を足さなければならない²⁴⁾。しかし、茎頂が相転換した後は足す数が必ずしも4とは限らなくなるので、相転換に関係ない考え方に今後、発展させるために、この部分のファイトマーはあえて無視した。実際、この部分のファイトマーは相対的に小さく、以下で述べるファイトマーの平均の大きさを推定する場合にも無視した方がかえってよいと考えた。

イネでは出葉と出根の間に密接な対応関係があり、第 N ファイトマーの葉身が出葉を開始するとき、第 (N-3) ファイトマーから1次根が出根を始めるという関係が一般に認められる⁷⁾。そこで、各茎の葉齢から3を引いて、切り上げた後の正の値の

第9図 出根ファイトマー数と1次根数との関係
—□—: IR 36, + + +: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

第10図 出根ファイトマー数と「平均根長」との関係
—□—: IR 36, + + +: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

みを合計したものを1次根を出根しているファイトマー数とし、出根ファイトマー数 (RPN) と呼ぶことにした。

さらに、茎葉部の乾物重を測定し、これを TPN で割った値をファイトマーの平均の大きさの指標として用いた。以下、これを便宜的に「ファイトマーの大きさ」(PS) と呼ぶことにする。

結 果

1. 茎葉部の生育とファイトマーの数・大きさの推移

主茎葉齢はいずれの品種においても生育とともに増加し、出葉転換点 (IR 36 とコシヒカリは播種後 30 日目頃, Lemont は播種後 35 日目頃) において, IR 36 > コシヒカリ > Lemont (IKL 型) という品種間差が認められた (第1図)。生育後期にはいずれの品種も出葉間隔が長くなり、3品種でほぼ等しくなった。そのため、出葉転換点において認められた主茎葉齢の品種間差は、成熟期までほぼ変わらなかった。

茎数は、いずれの品種においても生育とともに曲線的に増加する傾向を示した。播種後 30 日目頃から IKL 型の品種間差が認められ始め、以後、その差が拡大していった (第2図)。

また、いずれの品種の TPN も生育に伴って曲線的な増加傾向を示し、播種後 20 日目頃から次第に、茎数の場合と同様の IKL 型の品種間差が認められ始めた (第3図)。RPN も TPN に類似した傾向を示しながら増加し、播種後 30 日目頃から IKL 型の品種間差を示した。PS も生育とともに増加を続け、TPN や RPN の場合とちょうど反対の、

第11図 「ファイトマーの大きさ」と「平均根長」との関係
—□—: IR 36, + + +: コシヒカリ, —◇—: Lemont.

Lemont>コシヒカリ>IR 36 (LKI 型) の品種間差を示した (第 4 図)。

以上みてきたように、本研究で供試した 3 品種の茎葉部の生育には明らかな品種間差異が認められた。また、生育に伴う主茎葉齢、茎数、PN (TPN と RPN) および PS は、それぞれ特徴的な推移傾向を示した。

2. 根量の推移と形成過程

分枝根を含む個体当たりの総根長はいずれの品種においても生育に伴って曲線的に増加し、播種後 40 日目以後は、Lemont $\geq$ IR 36>コシヒカリとなった (第 5 図)。根重も生育に伴って曲線的に増加したが、生育時期によって品種間差の様相が異なった。播種後 25 日目以後は、Lemont の根重が最大であったが、播種後 50 日目頃から IR 36 が著しく増加し、最終的には、IR 36>Lemont $\geq$ コシヒカリとなった。

つぎに、根量の形成を個々の根の形態的形質に分解して解析を進めた。まず、総根長について、

$$\text{総根長} = 1 \text{ 次根数} \times \text{「平均根長」}$$

と考へて解析を進めた。ここで「平均根長」とは総根長を 1 次根数で割った値であり、1 次根 1 本当たりの分枝根を含めた総根長を意味している¹⁷⁾。

いずれの品種も 1 次根数は生育に伴って指数関数的に増加し、IKL 型の品種間差を示した (第 6 図)。「平均根長」も茎葉部の生育とともに増加傾向を示したが、1 次根数とは逆の LKI 型の品種間差を示した (第 7 図)。

以上のように、IR 36 と Lemont は個体当たりの総根長がコシヒカリより大きかった。この場合、IR 36 は生育に伴う 1 次根数の増加が 3 品種中で最も顕著であったが、「平均根長」は早期に停滞傾向を示した。これに対して、Lemont は 1 次根数の増加は最も小さかったが、「平均根長」が著しく大きく、それぞれ異なる要因が総根長に寄与していた。コシヒカリは 1 次根数の増加も「平均根長」の増加も、中間的な様相を示した。

根重についても同様に、次のように分解して解析を進めた。

$$\text{総根重} = \text{総根長} \times (1/(\text{根長/根重比}))$$

総根長については、すでにみたとおりである。根の根長/根重比 (相対的な直径の指標) の逆数は、播種後 50 日目頃までは IKL 型の品種間差を示し、最終的にはコシヒカリ>IR 36>Lemont となった。

3. ファイトマーの数・大きさと根量の形成

以上みてきた根量の形成をファイトマーの形成と対応させて検討を進めた。TPN と RPN はほぼ同様の傾向を示したので、主として RPN について記載する。

まず、RPN の増加に伴って総根長は直線に近い緩やかな S 字曲線を描いて増加しており (第 8 図)、RPN 当たりの総根長には、LKI 型の品種間差が認められた。また、RPN が増加するにつれ、1 次根数が直線的に増加した (第 9 図)。RPN の増加に伴って「平均根長」も増加傾向を示し、やがてそれぞれの品種に固有なほぼ一定の値に達し、LKI 型の品種間差を示した (第 10 図)。

つぎに、いずれの品種の総根長も PS に比例して増加し、IKL 型の品種間差を示した。PS の増加に対応して「平均根長」も増加し、やがてほぼ一定の値に収束する傾向を示した (第 11 図)。そのときの品種間差は LKI 型であった。

総根重は、RPN や PS の増加に伴って直線的に増加した。その場合、前者では LKI 型の、後者では IKL 型の品種間差が認められた。

考 察

水稻の根系形態をどのように定量的に把握するかについてはすでに議論したので^{15,16)} 繰り返さないが、根系の形態を個々の 1 次根の形態に還元して考える場合、1 次根を形成するファイトマーの形成に着目すべきであること^{16,17)} を再度、指摘しておきたい。研究者によって名称や定義に若干の差はある^{1,7,23)} が、高等植物は茎頂で繰り返して形成される形態的な単位構造が軸方向に積み重なってできていると考えられている¹⁰⁾。この形態的な単位構造を本論文ではファイトマーと呼んでいる。水稻の根系形成を理解する場合、これまでもファイトマーの概念が利用されてきた例はある⁷⁾。例えば、ファイトマー単位でみた場合、1 次根の数や直径が異なっており、このことがファイトマーの形態や生育と密接に関係していることが、すでに報告されている^{8,9,18,19,25)}。しかし、根系全体の形成をファイトマー数と大きさという視点から整理しようという試みは、まだ充分に行なわれていないとはいいたい。そこで、根系形成、とくに根量における品種間差の形成過程を、ファイトマーの数および大きさの推移との関係に着目しながら、考察してみたい。

根量の品種間差やファイトマーの数および大きさ

との関係の解析結果は、すでに記したとおりである。すなわち、コシヒカリに比較すると、IR 36 と Lemont で個体当たりの総根長が長かったが、IR 36 では1次根数が多いが「平均根長」は短く、また Lemont では1次根数は少ないが「平均根長」が長いという特徴が認められた。これらのことから IR 36 では1次根数が多いことが、また Lemont では「平均根長」が長いことが、それぞれ総根長が大きいことに密接に関係していると考えられる。この考察は、出穂期における個体群を解析した前報の結果¹⁷⁾とほぼ一致するものである。

つぎに、ファイトマーの形成に着目すると、IR 36 はファイトマーの数は多いが大きさが小さく、反対に Lemont はファイトマーの数は少ないが大きさが大きいという傾向を示した。これらの特徴と上の根量の問題を合わせて考えると、IR 36 ではファイトマーの数が多いことと1次根数が多いことが、Lemont ではファイトマーが大きいくと「平均根長」が長いことが、それぞれ対応していると考えられる。前報において個体群を解析した結果に基づいて行なった予測が、ある程度実証されたといつてよいであろう。

また、RPN と総根長との関係から2つの重要な点を指摘することができる。1つは、両者の関係を直線とみなした場合の勾配にあたるファイトマー当たりの総根長に、品種の特徴が現われている可能性が高いという点である。このファイトマー当たりの総根長は、ファイトマー当たりの1次根数と「平均根長」の両者によって規定されるものである。品種の特徴は、ファイトマー数の推移もさることながらファイトマーの大きさの増加程度に顕著に現われている可能性がある。さらに、ファイトマーの増大に伴って1次根数が増えるのか、あるいは「平均根長」が長くなるのかは品種によって必ずしも同じでないことにも注意する必要がある^{4,5)}。

もう1点は、ファイトマーに着目すると、茎数や主茎葉齢を指標にするより早い時期から根系形態の品種間差異が検出できる可能性があるということである。このことがファイトマーに着目した解析の有効性を示唆している。従来の研究では、根量の形成は幼穂形成期から出穂期にかけて急速に進むことが明らかになっているが⁶⁾、それより前にすでに品種の特徴が現われている可能性がある。ファイトマーの数が少ない時点から品種間差が現われているとするなら、ファイトマーの大きさが重要なポイントに

なるのではないだろうか。

以上のことを大まかに整理すると、つぎのようになる。すなわち、根量は一義的には個体全体を構成しているファイトマーの数に大きく規定されている。つぎに、その場合の根量の品種間差は、ファイトマー当たりの1次根数と「平均根長」とによって決まるファイトマー当たりの根量の差に基づくものと考えられる。この点を検討していく場合、ファイトマーの大きさが重要になってくると考えられる。

最後に、本研究でポット栽培した材料を使用したことに若干ふれておきたい。ポット栽培した材料は根域が制限され、孤立状態に近い個体群状態とは異なる根系が形成される可能性がある。ただし、本研究ではとくに根量に着目して解析を進めるため、1次根を分枝根をつけたまま根端まで採取する必要があった。そのため、実際の水田における栽植密度に比較すれば疎植であるが、ポットを擬似的に個体群状態に配置した。その結果、水田で個体群として栽培した場合¹⁷⁾と同様の根量における品種間差が認められた。この事実から、ポット栽培した材料の解析が個体群状態の根系形成を検討する場合のある程度参考になると考えている。ただし、ここで取り扱っているのが栄養相の材料であることに注意しておく必要がある。生殖相では異なる様相を示すことも考えられるので、今後さらに検討していきたいと考えている。

引用文献

1. Evans, M.W. and F.O. Grover 1940. Developmental morphology of the growing point of the shoot and inflorescence in grass. *J. Agric. Res.* 61: 481—520.
2. 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. *佐賀大学農集報* 12: 1—117.
3. Kang, S.Y., S. Morita, J. Abe and K. Yamazaki 1993. Comparisons of three methods for estimating root length in rice. In KSCS ed., *Low-Input Sustainable Crop Production Systems in Asia*. KSCS, Korea. 441—449.
4. ———, ——— and K. Yamazaki 1994. Root growth and distribution in some japonica-indica hybrid and japonica type rice cultivars under field conditions. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 118—124.
5. 姜 始 龍・森田茂紀・山崎耕字 1996. “葉ざし”法による日印交雑稲と日本型稲の1次根の生育の比較. *日作紀* 65: 145—146.
6. 川島長治 1988. 水稻の根系形成に関する研究. 第3報 根の数, 長さ, 体積, 表面積の推移. *日作紀* 57: 26—36.

7. 川田信一郎・山崎耕宇・石原 邦・芝山秀次郎・頼光隆 1963. 水稻における根群の形態形成について. とくにその生育段階に着目した場合の一例. 日作紀 32: 163—180.
8. ———・原田二郎・山崎耕宇 1978. 水稻主茎に形成される冠根始原体の数および直径について. 日作紀 47: 644—654.
9. ———・——— 1980. 水稻の主茎に形成される冠根数の変動—とくに分げつ葉を除去した主茎における場合—. 日作紀 49: 587—592.
10. Lyndon, R.F. 1990. Plant Development, the cellular basis. Unwin Hyman, London. 19—57.
11. 間脇正博・森田茂紀・菅 徹也・岩田忠寿・山崎耕宇 1990. 幼穂形成期から出穂期にかけての遮光処理が水稻の根系の形成および収量に及ぼす影響. 第1報 根長密度に着目した場合. 日作紀 59: 89—94.
12. Morita, S., T. Suga, Y. Haruki and K. Yamazaki 1988. Morphological characters of rice roots estimated with a root length scanner. Jpn. J. Crop Sci. 57: 371—376.
13. 森田茂紀・菅 徹也・山崎耕宇 1988. 水稻における根長密度と収量との関係. 日作紀 57: 438—443.
14. ———・山田章平・阿部 淳 1994. 形態学的視点から見たイネの多様性. 第7報 根系形態における品種間差異の形成過程. 日作紀 63(別1): 214—215.
15. ——— 1994a. 植物の根に関する諸問題〔13〕—水稻の根系形成を考える場合の視点(1)—. 農及園 69: 933—938.
16. ——— 1994b. 植物の根に関する諸問題〔14〕—水稻の根系形成を考える場合の視点(2)—. 農及園 69: 1031—1036.
17. ———・山田章平・阿部 淳 1995. イネの根系形態の解析—成熟期における品種間比較—. 日作紀 64: 58—65.
18. 根本圭介・山崎耕宇 1986. 水稻主茎における茎の伸長, 肥大と1次根の形態との関係. 日作紀 55: 352—359.
19. ———・——— 1989. 水稻1次根の直径および数と茎の直径との関係, とくに異なる品種についてみた場合. 日作紀 58: 440—441.
20. ———・山田章平・中川淳也・阿部 淳・森田茂紀 1992. 形態学的視点からみたイネの多様性. 第2報 要素の形態に着目した品種の位置づけ. 日作紀 61(別2): 163—164.
21. Nemoto, K., S. Morita and T. Baba 1995. Shoot and root development in rice related to the phyllochron. Crop Sci. 35: 24—29.
22. Oyanagi, A., T. Nakamoto and M. Wada 1993. Relationship between root growth angle of seedlings and vertical distribution of roots in the field in wheat cultivars. Jpn. J. Crop Sci. 62: 565—570.
23. Sharman, B.C. 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Ann. Bot. 6: 245—282.
24. 山崎耕宇 1963. 水稻の葉の形態形成に関する研究. 1. 葉の発育経過に関する一般的観察. 日作紀 31: 371—378.
25. ———・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.