数種マメ科作物の胚軸根における破生細胞間隙の形成*

島 村 聡・望 月 俊 宏・井 之 上 準

(九州大学農学部)

1996年5月1日受理

要 旨: 9種19品種・系統のマメ科幼植物を畑および過湿条件下で約2週間育成し、胚軸根における破生細胞間隙の形成について検討した。5 cm以上に発根・伸長した胚軸根の基部から1~2 cmの部位を採取してFAAで固定し、常法に従って厚さ12 μm のパラフィン横断切片を作成し検鏡した。その結果、畑条件下では供試したすべての品種・系統において、胚軸根の皮層に明瞭な破生細胞間隙は認められなかった。一方、過湿条件下ではダイズ、ツルマメ、アズキ、ケツルアズキ、リョクトウおよびタケアズキの6種14品種・系統の胚軸根の皮層に、明瞭な破生細胞間隙が認められた。しかし、フジマメ、インゲンマメおよびササゲの3種5品種には、破生細胞間隙は認められなかった。破生細胞間隙が認められた作物の中、ダイズ、ケツルアズキおよびタケアズキの3種7品種ではすべての胚軸根で破生細胞間隙が認められ、かつ、その発達程度が大きかった。ところが、ツルマメとアズキおよびリョクトウの3種5品種・系統では、破生細胞間隙が認められる胚軸根と認められない胚軸根が混在していた。

キーワード: 耐湿性, 胚軸根, 破生細胞間隙, 破生通気組織, マメ科作物。

Formation of the Lysigenous Intercellular Space in Adventitious Roots of Leguminous Species: Satoshi SHIMAMURA, Toshihiro MOCHIZUKI and Jun INOUE (*Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812-81, Japan*)

Abstract: Using the young seedlings of nine leguminous species grown under upland and excessive moisture conditions for about two weeks, formation of the lysigenous intercellular space in adventitious roots was investigated. Basal portions of the adventitious roots which were longer than 5 cm in length were fixed and stored in a solution of FAA. The materials were embedded in paraffin and cross sections 12 μm thick were prepared. Under the upland condition, a lysigenous intercellular space in the cortex of the adventitious roots was not clearly observed in any leguminous species used. Under the excessive moisture condition, on the other hand, lysigenous intercellular spaces in the cortex were clearly observed in soybean (*Glycine max* Merr.), wild soybean (*G. soja* Sieb. et Zucc.), adzuki bean (*Vigna angularis* Ohwi et Ohashi), black gram (*V. mungo* Hepper), mung bean (*V. radiata* R. Wilczek) and rice bean (*V. umbellata* Ohwi et Ohashi), while no lysigenous intercellular space was observed in the hyacinth bean (*Dolichos lablab* L.), kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.) or cowpea (*V. sinensis* Endl.). Under the excessive moisture condition, lysigenous intercellular spaces were observed in all of the adventitious roots of soybean, black gram and rice bean plants. However, in wild soybean, adzuki bean and mung bean, some adventitious roots had lysigenous intercellular spaces while some roots didn't.

Key words: Adventitious root, Leguminous species, Lysigenous aerenchyma, Lysigenous intercellular space, Wet endurance.

一般に水田転換畑は地下水位が高く、排水状態がよくない場合が多い。したがって、水田転換畑で畑作物を栽培する場合、作物側の要因としては耐湿性の有無またはその大小が問題である。この耐湿性の強さの一要因として、通気組織が関与していると考えられている^{4,5,7,10,11}。

通気組織は、湿生植物の葉や茎および根によく発達することが知られ、地上部から地下部へ酸素を供給する機能を果たしていると推測されている^{4,7}。一方、中(陸)生植物では、地上部から地下部への一貫した通気組織系の発達には極めて微弱であるが、イネ科植物や雑草などには、過湿条件下において根

に通気組織系がかなり発達する植物があることが知られている^{3,4,7,10,11}。

有門^{1,2,4})によれば、ダイズの野生種とされているツルマメは極めて耐湿性が高い特性を有し、停滞水中に自生するツルマメの茎、胚軸、主根、側根および根粒などの周皮には通気組織が発達するとしている。この通気組織は根においては内鞘の分裂によって形成されるもので、二次通気組織と呼ばれており、多量の空気を含んでいるとされている^{4,10}。ダイズの一次根においても、二次生長が始まると中心柱の直径が肥大するにつれて皮層に細胞間隙ができることが知られている⁶)が、最近、内村ら^{註)}は過湿条件下で育成したツルマメでは、胚軸から発根・伸長した若い根(以下、胚軸根と呼ぶ)の皮層に破生細胞間隙が発達することを見出している。

* 大要は、第200回講演会(1995年11月)において発表。

注) 内村要介ら(1995):私信。

そこで、著者らは耐湿性の強さの一要因と考えられる破生細胞間隙が、マメ科作物の若い根に形成されるか否かを知るために、数種マメ科幼植物を畑および過湿条件下で育成し、胚軸根の皮層における破生細胞間隙の有無について調査したので、その結果を報告する。

材料と方法

実験にはマメ科の9種19品種・系統を用いた(第1表)。これらの品種・系統の栽培には、底に直径1 cmの孔のある直径約8 cm、高さ約15 cmのポットを用い、0.5 cm×0.5 cm目の篩を通した畑土壌(花崗岩由来の砂質埴壌土)を高さ12 cmまで詰め、1ポット当たり5粒播種し、約3 cmの覆土を行った。子葉が展開した後、間引きして1ポット3本立てとした。

初生葉が展開した時に覆土を除去し、胚軸根をすべて切除した後、新しい土を元通りに覆土し、各品種・系統とも1ポットは適宜灌水を行う畑条件下(畑区)で、1ポットは土壌表面と水位がほぼ同じになるような過湿条件下(過湿区)で栽培を続けた。処理開始約2週間後に覆土を除去し、5 cm以上に伸長している胚軸根(1個体当たり2~4本)について、基部から1~2 cmの部位を中心に約0.5 cm切り取り、直ちにFAAで固定・保存した。パラフィン横断切片の作成には採取した材料の中から無作為に各区5本の胚軸根を選んで用い、常法に従ってサフラニンとファーストグリーンで二重染色後、カナダバルサムで封入して検鏡した。なお、皮層に破生細胞間隙の形成がみられた材料については、横断切片の写真を拡大コピーし、破生細胞間隙と残りの部分に切り分け、重量法によって空隙率〔破生

第1表 供試したマメ科植物および品種・系統

作物	学名	品種・系統
ダイズ	<i>Glycine max</i> Merr.	アキセングク, エンレイ, 納豆小粒
ツルマメ	<i>G. soja</i> Sieb. et Zucc.	D 5, F 7, K 48
フジマメ	<i>Dolichos lablab</i> L.	赤花フジマメ
インゲンマメ	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	金時小豆, 姫手亡
アズキ	<i>Vigna angularis</i> Ohwi et Ohashi	エリモショウズ, ハヤテショウズ
ケツルアズキ	<i>V. mungo</i> Hepper	Acc. 3061, 3083
リョクトウ	<i>V. radiata</i> R. Wilczek	Acc. 7703, ブンドウマメ
ササゲ	<i>V. sinensis</i> Endl.	TVu 7883, TVx 2949
タケアズキ	<i>V. umbellata</i> Ohwi et Ohashi	Acc. 4013, 4074

* Acc. & TVu: AVRDC (台湾), TVx: IPSA (バングラデシュ)。

第2表 胚軸根における破生細胞間隙および小孔

作物	品種・系統	畑区	過湿区
ダイズ	アキセングク	± (2), - (3)	+ (5)
	エンレイ, 納豆小粒	- (5)	+ (5)
ツルマメ	D 5	- (5)	+ (5)
	F 7	± (3), - (2)	+ (4) ± (1)
	K 48	- (5)	+ (3) ± (2)
フジマメ	赤花フジマメ	- (5)	± (5)
インゲンマメ	金時小豆, 姫手亡	- (5)	- (3), ± (2)
アズキ	エリモショウズ	- (5)	+ (2), - (1), ± (2)
	ハヤテショウズ	- (5)	+ (2), - (2), ± (1)
ケツルアズキ	Acc. 3061	± (2), - (3)	+ (5)
	Acc. 3083	± (3), - (2)	+ (5)
リョクトウ	Acc. 7703	± (2), - (3)	+ (5)
	ブンドウマメ	± (1), - (4)	+ (3) ± (2)
ササゲ	TVu 7883, TVx 2949	- (5)	- (3), ± (2)
タケアズキ	Acc. 4013, 4074	± (3), - (2)	+ (5)

+ : 破生細胞間隙が認められた。- : 破生細胞間隙が認められなかった。

± : 小孔が認められた。() 内は胚軸根数。

第1図 処理開始約2週間後の胚軸根の内部組織 (×35)

1. ダイズ (アキセンゴク), 2. ダイズ (エンレイ), 3. ツルマメ (D5), 4. アズキ (エリモショウズ), 5. ケツルアズキ (Acc. 3083), 6. リョクトウ (Acc. 7703), 7. タケアズキ (Acc. 4074), 8. フジマメ (赤花フジマメ), 9. インゲンマメ (金時小豆), 10. ササゲ (TVu7883), C: 畑区, T: 過湿区, L: 破生細胞間隙, S: 小孔.

細胞間隙の総面積/横断面積)×100]を算出した。各胚軸根の空隙率は、約40切片の中から3切片を無作為に選んで算出し、平均値で示した。

結 果

1. 胚軸根の皮層における破生細胞間隙

畑区においては(第1図,第2表),供試した9種19品種・系統のすべての胚軸根の皮層に明瞭な破生細胞間隙は認められなかったが,ケツルアズキ,リョクトウおよびタケアズキでは供試した全品種において,ダイズとツルマメでは各1品種・系統において,皮層細胞の2~3個ほどの大きさの空隙(第1図-1C;S,小孔)が観察されることがあった。ところが,それらの小孔には皮層細胞が肥大したと思われるものや,横断切片作成中の操作ミスによって細胞壁が壊れて生じたのではないかと思われるものなどがあり,「小型の破生細胞間隙」と判断するにはやや困難な場合があった。

そこで,本論文では平均的な皮層細胞の5個以上の大きさで放射状をしている空隙を破生細胞間隙(第1図-1T;L)とすることにした。なお,ほとんどの標本において第一期形成層は未分化であり,分化を開始していたものも初期段階にあることから,認められた破生細胞間隙は二次生長に伴う皮層細胞の崩壊・退化によるものではないと判断された。

一方,過湿区においては(第1図,第2表),ダイズ,ツルマメ,アズキ,ケツルアズキ,リョクトウおよびタケアズキの6種14品種・系統の胚軸根の皮層に明瞭な破生細胞間隙が認められた。ところ

が,フジマメ,インゲンマメおよびササゲの3種5品種では,小孔が認められることはあったが,破生細胞間隙は認められなかった。

破生細胞間隙が認められた6種14品種・系統の中で,供試したすべての胚軸根に破生細胞間隙が認められたのは,ダイズ,ケツルアズキおよびタケアズキの全品種とツルマメおよびリョクトウの各1品種・系統で,ツルマメおよびリョクトウの他の品種・系統とアズキでは,破生細胞間隙が認められる胚軸根と認められない胚軸根が混在していた。

2. 破生細胞間隙の形成の種間差異

第3表には,過湿区の胚軸根の皮層に明瞭な破生細胞間隙が認められたマメ科6種について,破生細胞間隙が認められた胚軸根における空隙率の変異と平均値を示した。

これらの中で,供試した5本の胚軸根のすべての破生細胞間隙が認められたのは第2表の過湿区で「+(5)」の9品種・系統で,各胚軸根の空隙率は5.3%から33.6%,各品種・系統の空隙率の平均は13.3%から22.9%まで変異し,5種9品種・系統の平均は17.5%であった。なお,ダイズ,ケツルアズキおよびタケアズキの3種作物では,供試した全品種のすべての胚軸根に破生細胞間隙が認められたが,空隙率の変異幅はダイズとタケアズキ(変異係数:35.9%と32.0%)がケツルアズキ(同:22.6%)より大きかった。

一方,破生細胞間隙が認められなかった胚軸根が混在していたのは第2表の過湿区で「+(2)~+(4)」で示されている3種5品種・系統であった。これらの各品種・系統において破生細胞間隙が認められた胚軸根の空隙率は3.5%から21.7%,各品種・系統の空隙率の平均は6.3%から15.3%まで変異し,5品種・系統の平均は11.9%であった。その中で,20%以上の空隙率が認められたのはツルマメとアズキの各1品種・系統のみで,そのほかでは空隙率が小さく,ツルマメとアズキの各1品種・系統では空隙率の平均は10%以下であった。

考 察

一般に,中(陸)生植物では根の皮層に細胞間隙の発達は見られないか,もしくは根の中央部における発達にとどまるため,耐湿性が弱いと考えられている^{3,4,10)}。有門^{3,4)}によれば,陸生植物においても野生大豆やアルサイクロバなどのように比較的耐湿性が強い植物では,過湿によって土壌が酸素不

第3表 過湿区において破生細胞間隙が認められた胚軸根における空隙率

作物	品種・系統	胚軸根数	空隙率(%)	
			変異	平均
ダイズ	アキセンゴク	5	9.2-23.4	16.4
	エンレイ	5	5.3-21.3	13.9
	納豆小粒	5	12.8-24.7	18.2
ツルマメ	D 5	5	11.9-21.7	17.8
	F 7	4	11.8-21.7	15.3
	K 48	3	3.5-13.2	8.2
アズキ	エリモショウズ	2	9.2-20.0	14.6
	ハヤテショウズ	2	5.2- 7.3	6.3
ケツルアズキ	Acc.3061	5	11.7-15.0	13.3
	Acc.3083	5	15.9-22.7	19.3
リョクトウ	Acc.7703	5	13.1-22.3	16.5
	ブンドウマメ	3	9.7-16.3	13.0
タケアズキ	Acc.4013	5	16.0-23.2	19.5
	Acc.4074	5	12.6-33.6	22.9

足の状態になれば離生あるいは破生細胞間隙を発達させ、かつ根系を更新して地上部から地下部へ酸素を供給しやすいように体制を改変することができるのに対し、耐湿性が弱いベッチやソラマメなどでは過湿条件下での細胞間隙の発達が微弱で、体制を改変する能力が低いとされている。

本実験では、マメ科9種19品種・系統を用いて、初生葉展開時に覆土を除去して畑および過湿条件下で育成し、約2週間後に胚軸根(5 cm以上)を採取し、胚軸根の基部から1~2 cmの部位の皮層における破生細胞間隙の有無について調査を行った。その結果、畑条件下では供試したすべての種において明瞭な破生細胞間隙は認められなかったが、過湿条件下ではダイズ、ツルマメ、アズキ、ケツルアズキ、リョクトウ、タケアズキの6種14品種・系統において破生細胞間隙が認められ、フジマメ、インゲンマメ、ササゲの3種5品種では破生細胞間隙は認められなかった。なお、観察によれば過湿条件下ではすべての種において主根に過湿障害が現れ始めていたが、地上部の生育はインゲンマメとササゲが畑条件下よりやや劣る程度で、他の種では両区間に明らかな差異はみられなかった。

これら9種植物の耐湿性を同一条件下で試験した結果は見当たらないので、既往の報告^{4,8,9,13,15)}から類推すると、耐湿性はツルマメが最も強く、次は品種によって異なるがダイズ、ケツルアズキ、アズキ、リョクトウ、ササゲ、フジマメの順で、インゲンマメが最も弱いようである。そこで、本実験の結果と併せて考えると、過湿条件下で発根・伸長した胚軸根に破生細胞間隙の形成が観察される種は、観察されない種より耐湿性が強いという関係があるようである。なお、Justin and Armstrong¹⁰⁾は水分状態の異なる場所に生育する91種植物について調査し、植物の過湿に対する反応や耐湿性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。しかしながら、本実験に用いたマメ科植物においては、耐湿性が強いと類推された各種植物の順位と空隙率の大小の間には、必ずしも平行的な関係はないようである。

ところで、根の生長は根端付近の酸素濃度に非常に影響されやすいことが知られている⁵⁾。*Rumex* 属植物においては、2, 3の種の根の伸長量は根端の酸素濃度と関係があり、その酸素濃度は根の空隙量と関係がある¹²⁾こと、耐湿性が強い種と弱い種は空隙率が10%で区別され¹⁴⁾、耐湿性の弱い多く

の種では空隙率が7%以下である¹⁰⁾ ことなどが報告されている。ところが、耐湿性が強い種の中にも通気組織が形成されないものがあり、これらの種では根の分布が浅いという特徴がある¹⁰⁾ ことから、*Rumex* 属植物における耐湿性には根の分布の深浅も関わっていることが示唆されている¹¹⁾。以上から、植物の耐湿性を根における空隙の形成の有無・大小と単純に結びつけて考えることは難しいようである。

なお、本実験において用いた胚軸根は発根後2週間以内のもので、第一期形成層は未分化もしくは分化初期であり、認められた破生細胞間隙は二次生長に伴う皮層細胞の崩壊・退化⁶⁾によるものではないと判断されたが、ツルマメ、アズキ、およびリョクトウでは1品種・系統の中に破生細胞間隙が認められる胚軸根と認められない胚軸根が混在していたのは、あるいは根の伸長程度に差があったことも考えられる。

いずれにしても、本実験では供試した各種植物当たりの品種・系統数が少なく、ほとんどの種において両区で生育に明らかな差が認められない段階での調査であったことや、これらの種に認められた破生細胞間隙が通気組織としての役割を果しているのかどうかは確かめられていないことなどから、各種植物における破生細胞間隙の形成の有無・大小と耐湿性の関係については、今後の調査に待ちたい。

謝辞: 本実験の遂行にあたり助言を頂いた吉田智彦助教授に感謝の意を表する。

引用文献

1. Arikado, H. 1952. Studies on ecological characteristics of the wild soybeans. I. Resistance to wet condition of soil. Bull. Fac. Agr. Mie Univ. 4: 23-36.
2. 有門博樹 1953. 野生大豆の通気組織. 日作紀 21: 267-268.
3. ——— 1955. 通気系の発達と耐湿性との関係. 第5報 麦類及び二, 三の牧草類に於ける通気系について. 日作紀 23: 287-290.
4. ——— 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.
5. Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. Adv. Bot. Res. 7: 225-332.
6. Carlson, J.B. 1973. Morphology. In Caldwell, B. E. ed., Agronomy No. 16. Soybeans: Improvement, Production, and Uses. American Society of Agronomy, Inc., Madison, Wisconsin, USA. 17-95.

7. 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 • Basel • Hong Kong. 331—350.
8. デューク, J.A. 1986. 世界有用マメ科植物ハンドブック. 星合和夫訳. 雑豆輸入基金協会, 東京. 157—162.
9. 星川清親 1980. 新編 食用作物. 養賢堂, 東京. 416—498.
10. 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.
11. Laan, P., M.J. Berrevoets, S. Lythe, W. Armstrong and C.W.P.M. Blom 1989. Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. *J. Ecol.* 77: 693—703.
12. ———, A. Smolders, C.W.P.M. Blom and W. Armstrong 1989. The relative roles of internal aeration, radial oxygen losses, iron exclusion and nutrient balance in flood-tolerance of *Rumex* species. *Acta Bot. Neerl.* 38: 131—145.
13. Minchin, F.R., R.J. Summerfield, A.R.J. Eaglesham and K.A. Stewart 1978. Effect of short-term waterlogging on growth and yeild of cowpea (*Vigna unguiculata*). *J. Agric. Sci.* 90: 355—366.
14. Smirnoff, N. and R.M.M. Crawford 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Ann. Bot.* 51: 237—249.
15. 但野利秋・切本清和・青山 功・田中 明 1979. 耐湿性の作物種間差 —比較植物栄養に関する研究—. *土肥誌* 50: 261—269.
16. 巽 二郎 1994. 根の通気組織. 森田茂紀・阿部 淳編, 根ハンドブック. 根研究会, 東京. 17—18.