

禾本科作物の種子根に関する研究

1. 水稻種子根の水耕中に生じた屈曲現象について

有馬 進・田中 典幸・窪田 文武
(作物学研究室)

昭和62年4月28日 受理

Studies on the Growth of Seminal Roots in Cereal Crop Plants.

I. The Coiling Growth of Seminal Roots of Rice Seedling (*Oryza sativa* L.) in Water Culture.

Susumu ARIMA, Noriyuki TANAKA and Fumitake KUBOTA
(Laboratory of Crop Science)

Received April 28, 1987

Summary

Morphological and physiological studies were made on the growth feature of seminal roots in rice seedlings. The root coilings were found in many varieties and strains grown in distilled water. In order to make clear the reason for root coiling, the varietal difference of the incidence of root coiling and the physiological effects of the concentration level of culture solution and STS, inhibitor of ethylene action, on the root elongation and root coiling were examined using 118 varieties from Indica type, Japonica type and Japonica-Indica hybrid as experimental materials. The rice seedlings were grown in distilled water for 7 days at 25°C in the dark.

(1) The mean incidence of root coiling was 22.5 % in Japonica type, 2.2 % in Indica type and 1.1 % in Japonica-Indica hybrid.

(2) The seminal root started coiling on the 2nd day after the germination and continued coiling till the 4th day. After that it elongated straightly again. As the seminal roots produced coiling in Japonica type varieties, the elongation of seminal roots was inhibited, while the growth of coleoptile and 1st leaf sheath of plumule was promoted, and the respiratory rate of these seminal roots was higher than that of non-coiled roots.

(3) The incidence of root coiling was reduced by absorption of STS in Japonica type varieties. The effects of endogenous ethylene on the growth of seminal roots were considerably different among varieties; ethylene promoted the root elongation in Indica type varieties and inhibited it in Japonica type varieties.

(4) The length of seminal roots grown in the Kasugai-solution became shorter as the culture solution concentrated. The root length of Indica type and Japonica-Indica hybrid varieties which showed the low incidence of root coiling was extremely short.

These results suggest that seminal roots of rice seedlings are induced coiling by the action of endogenous ethylene, and that the incidence of root coiling depends on both the production of endogenous ethylene and the susceptibility to ethylene of each variety. Further, the character of translocation of endosperm reserves may also influence the occurrence of root coiling.

緒 言

作物の根の形状は、種の遺伝的特性ならびに環境条件によって異なる。筆者らは、禾穀類のなかでも根の形状の変異性が大きいとされる水稻の根の伸長特性を調査するなかで、幼苗を脱塩水で水耕した場合に、種子根が多様な屈曲を示し、多くのものが渦巻き (coiling) 状に屈曲することを観察した。

根が屈曲する原因は、伸長を機械的に抑制する物理的なものと根端細胞の分裂や伸長に関係する生理的なものがある。根の屈曲¹³⁾と coiling^{14, 15)}については、トウモロコシ^{2, 3, 4)}などで発生機構の解析が行われ、その原因として IAA, ABA, エチレンなどのホルモンの作用、根端でのカルシウム代謝やタンパク合成の阻害⁹⁾などが考えられている。一方、水稻根の屈曲については、冠根を対象として根圏の物理的要因や理化学性との関係¹⁾が調査されたにすぎず、種子根の屈曲に関するものほとんどみあたらない。

本研究は、水稻幼苗を脱塩水で水耕した場合に発生した種子根の coiling 現象について、発生率の変異と coiling に伴う幼苗の生育の変化を日本稲、印度稲および日印交雑稲で比較解析した。また、根の屈曲の原因の一つと考えられている内生エチレンの種子根の生育に及ぼす影響について検討した。さらに、各水稻品種の coiling 発生状況と伸長特性の関連を知るために、coiling 発生率の異なる品種間で、塩類に対する伸長反応を比較した。

材料および方法

1 種子根の屈曲形態の類別と coiling 発生率

供試材料は、1983年と1985年に佐賀大学農学部圃場で採種した日本稲85品種、印度稲25品種、日印交雑稲8品種を用いた。種子は、比重選をしたのち、ガラス管(8mm×50cm)を2mm間隔で平行に24本組合せた発芽育苗床に46品種、各15粒置床した。次いで20°Cで2日間、脱塩水を吸水させ、3日目から、発芽育苗床を脱塩水15リットル(pH5.5)を入れたガラス水槽(容積54リットル)内に移し、種子が水没しないように留意し、発芽させた。水槽は25°C・暗黒条件に保ち、水槽上部の約90%をガラス板で覆った。幼苗の生育および種子根の coiling 発生状況は、発芽後8日目までの幼苗について調査した。

2 催芽時のチオ硫酸銀溶液浸漬処理

幼苗の内生エチレンの生成を抑制する目的で、実験1の方法によって30時間脱塩水を吸水させた種子を、0.2mMのチオ硫酸銀水溶液中(STSと呼ぶ)に移し、18時間の浸漬処理を行った。その後、実験1と同様に、脱塩水で発芽後7日間水耕した。供試材料として日本稲では、実験1の結果を基に、種子根の coiling 発生率が異なる24品種、印度稲と日印交雑稲では各8品種を用いた。

3 水耕液の塩類濃度の変化に対する種子根の伸長反応

供試材料は、実験2と同一品種を用いた。水耕液には、春日井氏水稻用A液(pH6)を用い、濃度を電気伝導度(EC: $\mu\text{S}/\text{cm}$)で示した。規定量の塩類を脱塩水($2\mu\text{S}/\text{cm}$)に溶かしたものは $550\mu\text{S}/\text{cm}$ であった。この溶液を脱塩水($2\mu\text{S}/\text{cm}$)で250, 100および $50\mu\text{S}/\text{cm}$ に希釈し、低濃度の水耕液とした。

結果および考察

1 種子根の屈曲形態の類別と coiling の発生率

水耕中に観察された種子根の屈曲形態は、トウモロコシの幼苗を水耕した場合に生じた種子根の屈曲形態と類似しており、S字型・渦巻き型・波状型および短縮波状型の4つに類別された。

S字型屈曲は、根長が基部から1～3cmになったときに、根端が“hook”⁴⁾を起し、再び下方へ伸長したものである。渦巻き型屈曲は、S字型の“hook”を起した部位が1～数回の渦巻きを起したものである。渦巻きには右巻と左巻があり、その割合は一定ではなかった。また、渦巻き型屈曲には、根端が求心的に巻くタイプと下方へらせん状に伸長する2つのタイプがあった。短縮波状型は、S字型屈曲の根端が、“hook”したまま伸長を停止したもので、広田⁴⁾らがトウモロコシでエチレンの作用による三重反応としたものと同じと考えられた。波状型屈曲は根が大きいうねりながら伸長したものである。

これらの屈曲は、第2葉が出葉するまでに発生することが多かった。また、屈曲の発生は、鞘葉節根ならびに種子根の第1次根の発根と相前後していた。河野⁷⁾によると、種子根に対する胚乳養分の供給は、発根後3日から4日で著しく低下し、種子根の栄養生理が質的に変化するとされている。本実験でみられた屈曲現象は、ほとんどが発根後4日以内に発生しており、胚乳から種子根への物質転流と何らかの関連があるものと考えられた。

種子根の coiling 発生率は、品種によって異なった(表1)。日本稲の平均 coiling 発生率は、22.5%であったが全く coiling を起こさなかった品種から70%以上の高い発生率を示したのまで、かなりの品種間差異が認められた。印度稲と日印交雑稲では、coiling しなかった品種が多く、平均発生率がそれぞれ2.2%、1.1%と低かった。そこで Finlay と Wilkinson の回帰解析法⁸⁾を応用して、各品種の分類を試みた。その結果、日本稲の coiling 発生率の変動には、3つのパターンがあり、3品種群に分けられた(図-1)。すなわち、平均 coiling 発生率の推移を示した $y=x$ より上部で常に発生率の高い品種群(coil-H と呼ぶ)、逆に、 $y=x$ より下部で常に発生率の低い品種群(coil-L)およびその中間の品種群(coil-M)に分けられた。印度稲と日印交雑稲は、日本稲の coil-L 群よりさらに発生率が低く、それぞれ別の品種群と考えられた。

次に、種子根長と coiling 発生率の関係について検討した(図-2)。日本稲についてみると、種子根長は、coiling 発生率の高い品種ほど短くなり、coiling 発生率との間に負の相関($r=-0.876^{**}$)が認められ、 $Y=69.4-0.32X$ で表された。印度稲の種子根は、coiling の発生が少ないうえに、日本稲よりも伸長が旺盛であった。日印交雑稲の種子根は、coiling 発生率が最も低かったにもかかわらず、印度稲より短かった。

以上のことから、日本稲と印度稲の種子根は、coiling 現象からみて異なった生育特性を備えていることが示唆された。また、日印交雑稲の種子根は、一部を除けば、印度稲に近い生育特性を持っていると考えられた。

2 種子根の coiling に伴う幼苗の生育の変化

観察に用いたレイホウは、種子根の平均 coiling 発生率が57%で、coil-H に属し、coiling の発生に伴って、以下の様な生育を示した。

種子根の coiling は、発芽後2日目から4日目にかけて起った。根長は正常個体に比べ、4日目で40%、7日目で28%、それぞれ抑制された。鞘葉節根は、種子根より約2日遅れて発根したが、発根数・根長には、種子根の coiling に伴う影響が認められなかった(図-3)。

Table 1 The incidence of root coiling of seminal root.

Type	Coiling (%)	Cultivar name
	0	Kahou, Sawanishiki, Shinzan
	1—5	Aikoku, Eikou, Fujisaka 5, Hatsushimo, Hikari, Kuroine, Mansaku, Nourin 12, Nourin 18, Nourin 25, Takenari
	6—10	Akage, Araki, Benkei, Bouzu, Fukunishiki, Kamenoo, Nourin 1, Nourin 21, Senbon asahi, Shiratama, Shirazasa, Shiroine, Surugawase
	11—15	Akiji, Asahi, Ginbouzu, Hamaminori, Houkoku, Ishijiro, Kameji, Manryou, Miyako, Nagiho Nourin 8, Takara
	16—20	Daiba, Hatsunishiki, Mitsui
Japonica	21—25	Asahikari, Asominori, Kodama, Nourin 10, Uzushio, Yomohikari
	26—30	Yamakogane
	31—35	Chigomasari, Chiyohikari, Houyoku, Ipponwase
	36—40	Biwanishiki, Hatsuhinode, Koshijiwase, Sekitori
	41—45	Ariake, Nourin 23, Omachi, Wakaba
	51—55	Bungo, Kokumasari, Nourin 22, Toyotama
	56—60	Koshihibiki
	61—65	Shiranui, Rikuu 132, Sen-ichi
	76—80	Azegosi, Fukubouzu, Saikai 157
Japonica-Indica hybrid	0	Suwon 262, Suwon 287, Tongil, Josengtongil, Yushin
	1—5	Milyang 23, Suwon 258
	6—10	Milyang 21
Indica	0	Asekamandi, Assam 4, Khaohom, Palawan, Siemehian
	1—5	BG 34—11, Bodatmayang, Jaya, Kumari, Silewah, Taiching native 1, Varylava
	6—10	SML 6802/1, Pairentao, IR 944

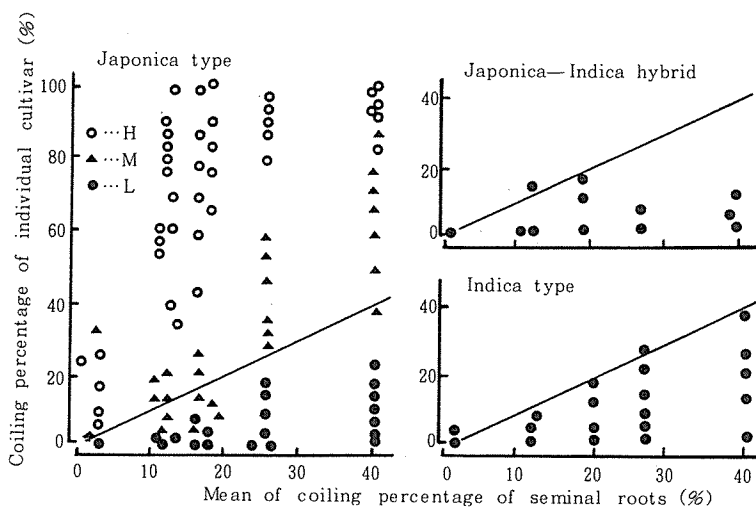


Fig. 1 Relationship between individual and population mean of 118 cultivars in the incidence of root coiling of seminal roots

Means of root coiling % of Japonica type cultivars ; H-cultivars above 50%, M-cultivars 10~50%, L-cultivars under 9%

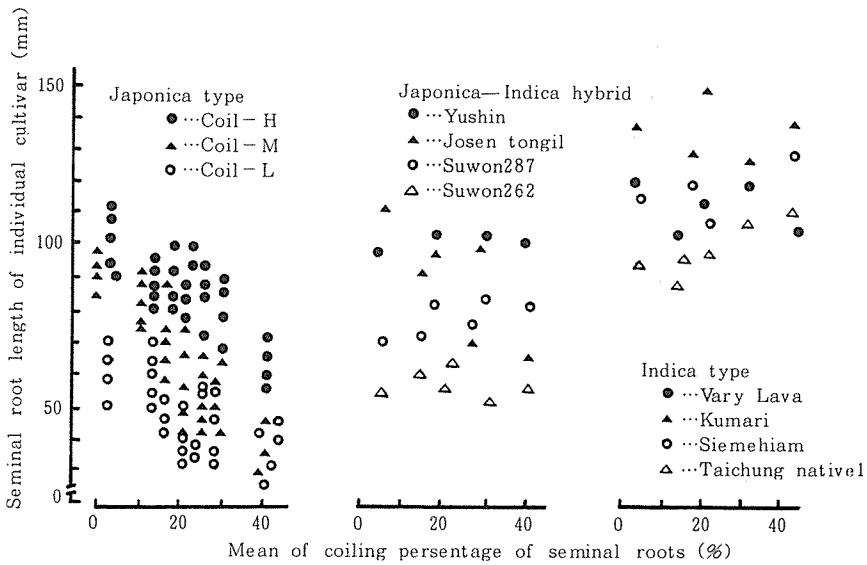


Fig. 2 Relationship between seminal root length of individual cultivar and population mean of the incidence of root coiling

幼芽は、種子根の coiling 中の伸びが著しく、4 日目には、coiling しなかったものより約15%長くなり、1%水準で有意差が認められた。それに伴って Top-Root 比が高まった。しかし、coiling を起こした幼苗は、5 日目以降になると、幼芽・種子根ともに伸長が劣り、7 日目には、乾物重が、coiling しなかったものより11%少なくなった。また、種子根の呼吸速度は、coiling の発生とほぼ同時に高まった。呼吸が根の養分吸収力や酸化力と密接な関連を持つために、根の coiling に伴って生理的活力も変化したと考えられた (表2)。

この様な種子根の coiling に伴う幼苗の生育の変化は、エチレンを幼苗に処理した場合の生育反応と類似したものである。たとえば、エチレンの幼芽伸長作用¹⁶⁾は、離乳期までに限ってみられ、特に、中茎・子葉鞘で著しいことが明らかにされている。また、種子根の伸長に対しては、抑制的に作用する場合と促進的に作用する場合は報告^{6), 10)}されており、生育条件・苗令・エチレン濃度によって異なるといわれている。ここでは、種子根が coiling にもとない短縮したことから抑制的に作用したものと考えられた。さらに、呼吸の昂

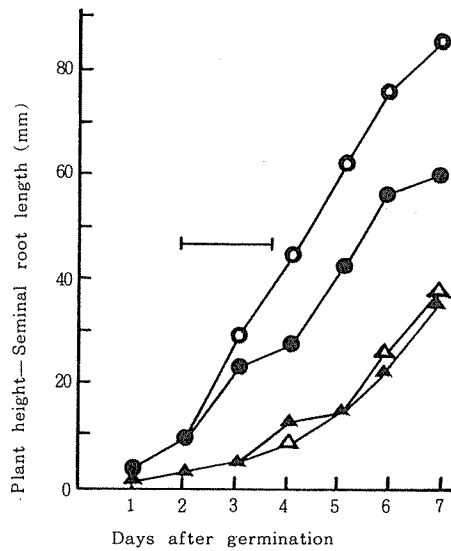


Fig. 3 Growth of rice seedling and root coiling stage

plant height (Δ control, \blacktriangle coiling) seminal root length (\circ control, \bullet coiling); --- coiling period of seminal root

Table 2 Relative growth rate, top-root ratio and respiratory rate in root-coiling rice seedling.

Days after germination		2	3	4	5	6	7
RGR	plumule normal	0.58	0.55	0.38	0.42	0.34	
	plumule coiling	0.50	0.80	0.40	0.33	0.32	
	seminal root normal	0.61	0.39	0.21	0.15	0.15	
	seminal root coiling	0.54	0.37	0.18	0.11	0.08	
T/R ratio	normal	0.88	0.85	0.95	1.15	1.17	1.34
	coiling	0.92	0.94	1.26	1.44	1.32	1.69
Respiratory rate	normal	3.85	2.95	2.65	2.05	1.08	—
	coiling	3.75	3.20	3.15	2.53	2.15	—

Respiratory rate (CO₂mg/g/hr)

進¹²⁾もエチレンの作用として挙げられる現象である。

近年、種子の発芽生理¹⁶⁾とエチレンの関係が解明され、発芽直前にエチレン生成が増加することやエチレンによって休眠が打破されることなどが分っている。また、山田ら¹⁸⁾は、水稻の種子の靱がら剝離や施孔処理によって、休眠打破を試みた際、発芽率が高まるとともに、種子根が伸長中に“コイリング”することを観察した。この“コイリング”については考察されていないが、おそらく種子が受けた傷によって誘導生成されたエチレンによるものであろう。

上記のことから、水耕中に観察された種子根の coiling は、内生エチレンに起因することが推察された。

3 チオ硫酸銀溶液浸漬処理

幼苗の生育に及ぼす抗エチレン剤の影響を知るために、coiling 発生率の異なる 5 品種群(日本種 coil-H,M,L, 印度種, 日印交雑種)に対して、STS 処理を行った(表-3)。種子根の coiling 発生率は、日本種品種において著しく低下した。一方、印度種と日印交雑種では、無処理の場合も coiling が発生しなかったため、STS の作用が認められなかった。

coiling が内生エチレンによって発生しているならば、幼苗のエチレン発生量と coiling 発生率には、なんらかの関係があると考えられる。そこで、生態型・品種別の幼苗のエチレン生成量¹¹⁾と coiling 発生率を対比したところ、両者には正の相関が認められた。根の伸長に対する STS 処理の影響は、各品種群で異なり、日本種の coil-H と coil-M では伸長が促進され、印度種・日印交雑種では抑制された。すなわち、内生エチレンは、稲の生態型や品種によって種子

Table 3 Effect of silver tiosulphate on the growth and root coiling of rice seedling grown in distilled water.

Type	Coiling (%)		Plant height (%) STS/Control	Root length (%) STS/Control
	Control	STS		
Coil-H	58	9**	93	133**
Japonica Coil-M	25	3**	99	120**
Coil-L	6	0**	89	96
Japonica-Inoica hybrid	0	0	95	96
Indica	0	0	94	91*

*, ** Significant at 5 and 1 % levels, respectively.

根に対する作用が異なり、日本稲では coiling を発生させるとともに伸長を抑え、印度稲では伸長を促したことになる。

エチレンによって種子根の伸長が助長されるためには、胚乳養分¹²⁾を必要とする。日本稲の種子根において、coiling とともに伸長が抑制された時期は、胚乳からの養分供給が減少する時期にあたる。よって、エチレンが発根後数日間の種子根の伸長を促進するか抑制するかは、各幼苗のエチレン生成量だけでなく、種子根に対する胚乳養分の供給量によっても左右されるものと考えられた。すなわち、生態型・品種によって、種子根に対する胚乳養分の転流特性が異なり、日本稲では転流が早期に減少するのに対し、印度稲では比較的遅くまで転流が続くのではないかと考えられた。

幼芽の伸長は、STS 処理によって全ての品種群で抑制される傾向を示した。これは、内生エチレンが幼芽の伸長を助長していたことを示し、他の報告¹⁰⁾と同様の結果であった。

4 塩類濃度の変化と種子根の伸長反応

種子根の伸長と溶液の電気伝導度 (EC) 関係については、田中¹⁷⁾らによって調査され、種子根は EC の上昇に伴って、伸長が阻害され、高濃度の場合には奇形化することが観察されている。本実験においても同様の傾向がみられ、種子根は、EC が $2 \mu\text{v}/\text{cm}$ のときに最も伸長し、EC の上昇に伴って短くなった (図-4)。印度稲の種子根は $2 \mu\text{v}/\text{cm}$ において他の品種群よりも伸長が優れたが、EC の上昇に伴う伸長の抑制が顕著にみられた。日本稲の種子根は、EC の変化に対する伸長反応が相対的に小さく、 $550 \mu\text{v}/\text{cm}$ の場合でも $2 \mu\text{v}/\text{cm}$ の 66% の伸長量を示した。また、coil-H、coil-M および coil-L の根長を比較すると、全ての濃度条件下で coiling 発生率の低い品種群の伸長が優れた。日印交雑稲の種子根は $2 \mu\text{v}/\text{cm}$ で日本稲と印度稲の中間の伸長量を示した。また、EC の上昇に伴う伸長の抑制は、印度稲と同様に著しかった。この様に、塩類濃度と各品種群の種子根長の関係を coiling 発生率に着目してみると、低濃度条件下においては、coiling 発生率の低い品種ほど伸長の優れる傾向が認められた。種子根の塩類反応については、さらに検討を必要とするが、上記の結果を総合すると、種子根の coiling 反応は、各品種の種子根の伸長特性を表す一つの指標となりうるのではないかと考えられた。

摘 要

水稻種子根の生育特性に関して、形態と生理の両面から解析を行った。そのなかで、脱塩水で水耕した場合、多くの品種や系統で種子根が coiling することを観察した。coiling の発生原因を明らかにするために、発生率の品種間差異ならびに根の coiling と伸長に及ぼす溶液濃度と STS の生理的な影響を、印度稲、日本稲および日印交雑稲から 118 品種を供試して調査した。幼苗は、 25°C 、暗黒に保ち、脱塩水で 7 日間水耕した。

1. 種子根の平均 coiling 発生率は、日本稲、22.5%、印度稲 2.2% および日印

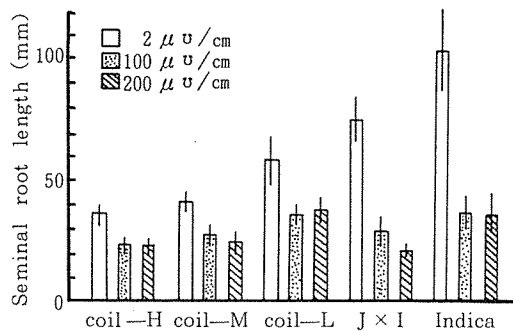


Fig. 4 Effect of concentration of culture solution on seminal root length (8 days seedling)

Vertical lines represent standard errors

交雑稲1.1%であった。

2. 種子根は、発芽後、約2日目から coiling を起こし始め、4日目まで続き、そののち再び真直ぐに伸長した。日本稲の幼苗は、種子根が coiling を起こすと種子根の伸長が抑制され、鞘葉と第1葉鞘の生育が促進された。また、種子根の呼吸速度が高まった。

3. 日本稲の幼苗は、抗エチレン作用のある STS を吸収することによって、coiling 発生率が減少した。内生エチレンが種子根の生育に及ぼす影響は、品種によって異なり、印度稲では伸長が促進され、日本稲では抑制された。

4. 春日井氏液で生育させた種子根は、溶液濃度が高まるのに伴って、短くなった。とりわけ、coiling 発生率の高かった印度稲と日印交雑稲の根は、著しく短かった。

これらの結果から、水稻の種子根は、内生エチレンの作用によって coiling を起こすことが示唆された。また、coiling 発生率は、各品種の内生エチレンの生成量とエチレンの感受性によって左右されるものと考えられた。さらに、coiling 発生には、種子根に対する胚乳養分の転流特性が影響するのではないかと考えられた。

引用文献

1. 藤井義典 (1961) 稲麦の生育の規則性に関する研究. 佐賀大農彙12.
2. Hdenori HIROTA (1980) Endogenous affecting the curved growth of seminal roots of *Zea mays* L. seedling growth in liquid culture. *Plant & Cell physiol* 21(6) : 961-968
3. 広田秀憲 (1984) 培地土壌の種類がトウモロコシの種子根の屈曲生長に及ぼす影響. 日草誌 30(2) 195-200
4. 広田秀憲, 加藤芳彦 (1983) 根冠切除・トリヨード安息香酸およびシクロヘキシミドがトウモロコシの種子根の根端細胞の分裂頻度に及ぼす影響. 日草誌 (29) 109-115
5. KwanLong LAI ChinRi HOU (1986). On the differentiation of physiological characteristics between *Indica* and *Japonica* rice. *Japan Journal of Crop Science*. 55-1
6. Konings, H. and M.B.Jakuson (1979) A relationship between rate of ethylene production by root and promoting or inhibiting effects of exogenous ethylene and water on root elongation. *Z. pflanzenphysiol. Bd. 92* : S. 385-397
7. 河野恭広・山田記正 (1969) 水稻根における皮層崩壊現象の生理学的研究. 日作紀38(3) 477-488
8. K.W.Finlay and G.N.Wilkinson (1963) The analysis of adaptation in a plantbreeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14, 742-754
9. Lewis J.Feldam (1985) Root gravitropism. *PHYSIOL. PLANT.* 65. 341-344
10. 中山正義・太田保夫 (1985) 作物とくに根の生長に及ぼす土壌中のエチレンの役割. 農業技術研究所報告 D 333-376
11. 中山正義・太田保夫 (1981) イネの幼植物のエチレン生成量. 日作紀50別(2) 215-216
12. 中山正義・太田保夫 (1971) 作物に対するエチレンの生理作用に関する研究. 日作紀40 385-390
13. Roland Beffa and Paul Emile Pilet (1983) Root growth and gravireaction : Influence of the shoot. *PHYSIOL. PLANT.* 58, 1-6
14. S.P.Vyas, S.P.Bohra and N.Sankhla (1973) Antagonism between morphction and ethylene in root coiling of *Ipomoea pentaphylla*. *Z. pflanzenphysiol. Bd. 6 9, S, 185-188*
15. S.L.Woods (1984) Ethylene induced root coiling in tomato seedling. *Plant Growth Regulation.* 2, 217-225
16. 菅洋 (1979) 作物の発育生理. 養賢堂. p.41-45
17. 田中房江・藤沼善亮 (1974) 高濃度肥料溶液が作物の発芽および根の伸びに及ぼす影響. 土肥誌45-12. 582-587
18. 山田登 (1971) 化学物質による生育調節に関する研究. 水稻の発芽生理. 農林水産技術会議事務局研究成果45. 25-34