

水稻における通気組織と通気組織系に関する 解剖学的ならびに生態学的研究

有門 博樹*・池田 勝彦・谷山 鉄郎
三重大学生物資源学部, *元三重大学農学部

Anatomico-Ecological Studies on the Aerenchyma and the Ventilating System in Rice Plants

Hiroki ARIKADO, Katsuhiko IKEDA and Tetsuro TANIYAMA
Faculty of Bioresources, Mie University *ex Faculty of Agriculture, Mie University

Summary

The ventilating pressure is valuable for estimation of a degree of the development of the ventilating system which affords a pass-way for internal oxygen transport from the shoot to the roots.

In rice plants, the aerenchyma contributive to oxygen transport is formed by cell division of the aerenchyma cambium at one unit higher than that having the uppermost unfolded leaf.

As soon as the aerenchyma has been formed, root primordia begin to initiate in corporation with the connecting vascular bundles diverged from the reinforced vascular bundles by cell division of the residual meristem.

The leaf-internode unit contains both the node and the internode. The node is a part where the reinforced vascular bundles are divided into many compartments by the presence of air canals. The upper roots are produced here. On the contrary the internode is a part where the reinforced vascular bundles remain completely circular in form and no vascular bundles can be seen in the aerenchyma. The lower roots are produced here.

The form of the reinforced vascular bundles at the middle of the internode is classified into seven types. In all unelongated internodes the form corresponds to type 1, and those of elongated internodes vary with the position of the internode. The uppermost one belongs to type 7. It must be stressed that types of the form ranging from forms 1 to 3 are found without fail at the basal part of all elongated internodes, extending over about 2~3 mm above the node along the vertical axis. An axillary bud departs from here.

Key words: ventilating pressure, aerenchyma, node, internode,
form of the reinforced vascular bundles.

1. はじめに

高等植物は地上部・地下部ともに、通常好気的呼吸を行ない、これによって生成される生化学的エネルギーを用いて各種の生理作用を営んでいる。地上部を支えている根の生育する土壤中の酸素分圧が低下した場合には、ことに陸生植物においては、根の生理的活性が衰退し、長期にわたって生育を続けることはきわめて困難である。水稲が湛水田で栽培できるのは、遊離の酸素が欠乏している土壤中においても、根が好気的呼吸を維持し積極的に養水分を吸収できるからである^{2,21,41)}。従来湿生植物の根が好気的呼吸を営むために必要な分子状酸素がどこから、どのようにして供給されるのかという問題について、しばしば論議が繰り返されてきた^{2,14,17,34,37,43,49,50,51,52,53,55,59)}が、いまなお未解決の分野が残されている。

水稲根は灌漑水中に溶存する酸素を吸収して好気的呼吸を営むとする考え方もあるが、野島等⁴⁴⁾によれば、灌漑水中に溶存する酸素は表土面下に生棲する微生物に奪われて下層の水稲根への酸素の供給にあまり大きく期待できないという。夏季高温期の湛水下の水田では、土層の表層数 mm から 1 cm の薄層は酸化状態に保たれているが、水稲根の生育する作土は還元状態になっており遊離の酸素が欠乏している。水稲根の呼吸に必要な酸素が土壤中から取り込まれないとするならば、地上部の気孔から取り込まれる空気中の酸素や光合成によって放出される分子状酸素が地上部から根部へ通導されて、根の好気的呼吸を支えていると考えるのは当然の推理であろう。山田等⁶⁰⁾は地上部から根部への酸素供給量の約 20%は光合成によって供給されると推定し、著者の一人有門²⁾と藤井¹⁸⁾は地上部と根の細胞間隙が連絡していることを解剖学的に明らかにした。著者等はその後研究の領域を拡げ、通気組織系と作物の耐湿性との関係を解明する目的で、作物および野生植物を対象に研究を進めてきたが、本報では野生稲を含めて水・陸稲の通気組織および通気組織系に関する知見に焦点をしばって記述する。

2. 通気組織系の発達とその種間差

通気組織系 (ventilating system) が地上部から根部

へ分子状酸素を通導する重要な役割を果たすことは古くから知られている²⁰⁾。しかし稲では葉鞘が着生する節部に通気組織が解剖学的に認められないという理由で、この考え方を否定する研究者もいた。通気組織系は通導組織系 (conducting system) とともに植物体内において、葉・茎・根を一貫して連結された系である。従って空気が植物体内を通過して拡散流動する時に受ける抵抗の強弱の程度によって、通気組織系の発達程度を判定することができる。

通気組織系を通る気体の拡散について論ずる場合には、毛細管中における気体の拡散に関する Fick's law が、気体の流動について論ずる場合には、Poiseuille's law が適用される。Poiseuille's law によれば

$$V = \frac{\pi r^4 p t}{8 l \eta} \dots\dots\dots (1)$$

こゝで V は通気量、 η は気体の粘度、 p は気体の分圧差、 t は時間、 πr^4 は通気組織系の発達程度、 l は気孔と根先端部間の距離に当る。

Fig. 1 に通気圧 (ventilating pressure; h) の測定装置を示す。根元から約 1 cm ほどの長さにとりつめた植物体の根部を水を入れた減圧室中に密封し、根の切断面から気泡が出始める時の減圧程度を水銀または四塩化炭素圧力計で読み取り、通気圧とする。通気組織系の未発達な植物では、減圧される室中の空気を補充するだけの空気を地上部から根部へ迅速かつ容易に送り込むことができないので、室中が高い減圧状態にならなければ、根の切断面から気泡が出ない。通気組織系の発達している植物ほど、減圧される分の空気を地上部から迅速かつ容易に補充できるので、ごく僅かの減圧でも気泡が出始める。すなわち通気圧が高い値を示す植物では通気組織系の発達が不良で、通気圧の値が低い植物ほど通気組織系の発達が良好である。一応の目安として、通気圧が 3.0 cmHg 以下の値を示す場合には通気組織系がよく発達しており、3.0 cmHg 以上の値を示す場合には通気圧の値が高いほど通気組織系の発達が不良であると考えて差し支えない。

Fig. 2 は数種の湿生および陸生植物について測定した通気圧の値を、山口等⁶²⁾の結果 (※) をも併記して乾・湿 (湛水状態を含む) の異なる環境下におかれた時の体制的適応の程度、すなわち通気組織系の発達程度を通気圧の面から比較図示したものである^{2,6,7)}。植物の種類

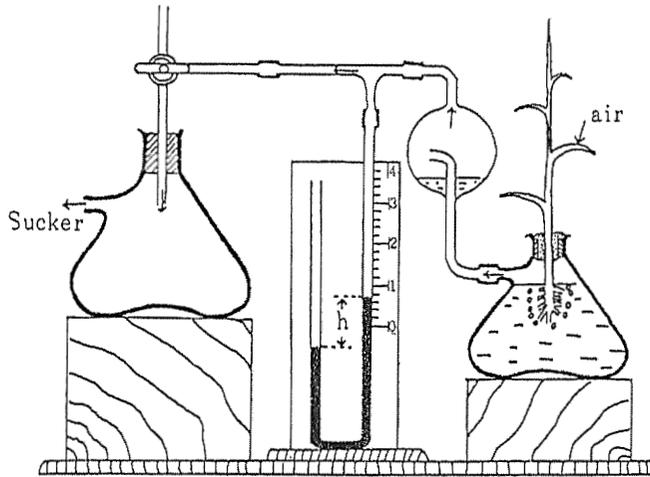


Fig. 1. Apparatus. for measuring ventilating pressure.

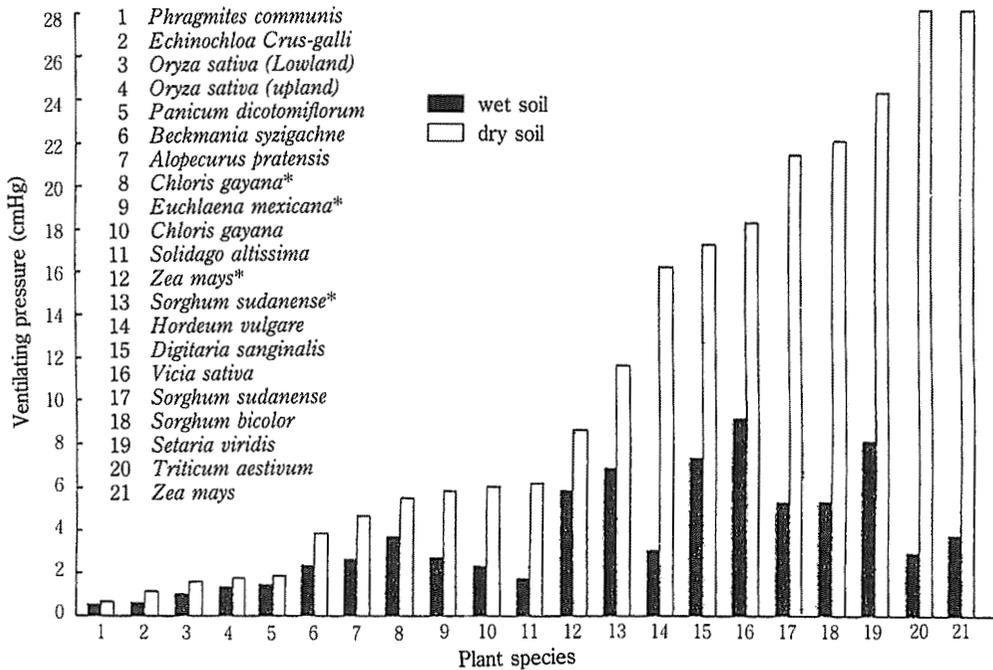


Fig. 2. Consecutive variation of ventilating pressure among various species of plants.

や系統・品種・生育環境・生育時期等の違いによって通気圧の値が大きく変動している。従って通気圧を測定する場合には各種の要件、特に品種・着葉数と着生状態・気孔の開度・土壤乾湿の程度および生育の時期等を記録

しておく必要がある²⁾。

Fig. 2 を見れば、水稲をはじめ湿生植物は、乾湿いずれの環境下においても低い通気圧の値を示すが、ムギ類やトウモロコシ等の陸生植物は二つの異なる環境下にお

る通気圧の値に著しい差異があり、かつ両群の間には連続的な変異が認められる。太田等⁴⁶⁾ および山口等⁶²⁾ は暖地型牧草について通気圧を測定し、草種間および土壌の乾湿条件間に、上記と同様の変異が認められたと報告している。水・陸稲間においても通気圧の品種間差が認められ^{2,33)}、野生稲の異種間ではさらに著しい種間差が認められる^{11,13)}。

植物根は嫌氣的呼吸・硝酸呼吸および各種の有機酸発酵等によっても生化学的エネルギーを獲得することができる。たゞし生成したアルコールや過酸化水素・有機酸等を分解するために、アルコール脱水素酵素やカタラーゼ、パーオキシダーゼの関与が必要であろう。例えば三井等⁴¹⁾ は、グリコール酸経路によって生成した過酸化水素がカタラーゼの作用によって酸素を放出し、これが水稻根における酸素の供給源になるとしている。また硝酸態の酸化物が土壤中に無限に存在する理ではないので、酸素欠乏の状態が長期間にわたる場合には硝酸呼吸を続けることは不可能である^{50,55)}。しかも嫌氣的呼吸であれ、その他の呼吸系であれ、いずれも好氣的呼吸に較べてエネルギー生産効率の低い呼吸系である。稲田²³⁾ は水稻根における養分吸収とチトクローム酵素系による電子伝達系が呼吸の基本型として機能的であり、根の組織が老化するにつれて、この呼吸系の関与しない呼吸系が発達する可能性があるが、この場合には酸化的燐酸化の効率が低下することを明らかにした。水稻の地上部および地下部の生長点附近は離生細胞間隙が未発達の状態にあるから、水中に溶存する酸素が呼吸を支えている可能性が大きく、従って分子状酸素を供給する速さと量が制約を受けがちであろう。このような幼若な組織では酸素との親和力の大きいチトクローム系酵素が低濃度の酸素を有効に利用するとともに、他の呼吸系も共存しており、組織の分化が進み細胞間隙が発達するにつれて、効率の高い好氣的呼吸への転換が行なわれる可能性がある。この点に関する生化学的研究の進展が望まれる。

しからは酸素欠乏の状態下に生育する根が好氣的呼吸を営むために必要な分子状酸素はどこから、どのようにして供給されるのであろうか。田嶋⁵⁵⁾ は次のように述べている。「破生間隙を通過しての分子状酸素の供給に疑問を提起し、何等かのキャリアーで酸素が運ばれているのではないかという説もあるが、動物のような循環器系のない植物において、キャリアーの循環が可能であるか

の疑問が残る」と。また岡島⁴⁸⁾ は「稲の又エ的な性格は稲の栄養生理を理解する上の基本であり、水中生活から脱しきれない植物ほど通気系の発達が著しく、水中生活と疎遠になったものは退化してきている」と述べている。

3. 水稻における通気組織と冠根の分化形成

水稻稈は非伸長節間部（不伸長節間部）と伸長節間部とから成っており、前者を分けつ節位と呼ぶこともある。非伸長節間部は栄養生長期に形成される短小な10~10数個の節間が向頂的に接合した連鎖体の部分であり、伸長節間部は生殖生長期に伸長した節間が、通常5個（黄金晴）が止葉の着生する最上位の伸長節間に至るまで向頂的に接合した連鎖体の部分である。穂首節間も伸長節間と見放される。たゞしこの節間では腋芽の分化が見られない。

まず非伸長節間部に属する各要素（後述）における通気組織（aerenchyma）の分化形成について述べる⁸⁾。提示する図版は特に断りのない場合は、すべて茎・根の横断面を100~400倍の倍率で鏡検描画したものであり、図版中の略字説明は本文末尾に記してある。

水稻品種金南風の8.0~8.1葉期に、最上位の展開葉が着生している節と節間を(n)とし、それより上位の未展開葉が着生している節と節間をそれぞれ($n+1$)、($n+2$) および ($n+3$) とすれば、($n+2$) 節間で大維管束が分化し始め (Fig. 3)、($n+1$) 節間で辺周部維管束環分裂組織が先に、少し遅れて通気組織形成層（aerenchyma cambium）が分化し始める (Fig. 4)。この二つの分裂組織はいずれも残存分裂組織²⁸⁾ 中に起源がある。通気組織形成層の細胞は大きく、細胞質の染色性が高い。この層の細胞が並側ならびに垂側分裂を繰り返えし、分化中の辺周部維管束環（川原等²⁹⁾ によれば **peripheral cylinder of longitudinal vascular bundles**、本報では **reinforced vascular bundles** と称し、rvの略字を当てている）の外側に小型薄膜の細胞から成る海綿状組織を形成する。この組織が通気組織である (Fig. 5)。通気組織の細胞層数の増加にともなって、外側皮層が外方へ押しやられ、一時は圧縮された形になるが、その後は肥大成長をするので通気組織の形成と相俟つて茎の直径が増

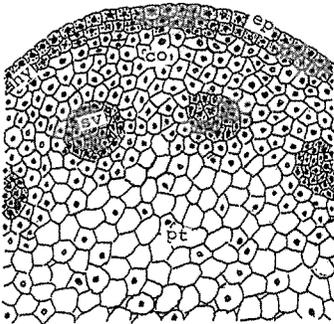


Fig. 3. Initiation of large vascular bundles.

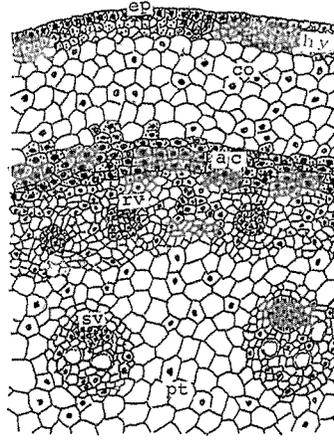


Fig. 4 Aerenchyma cambium. Dot-stained cell is stainable.

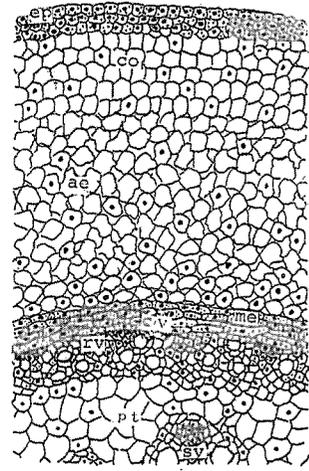


Fig. 5 Aerenchyma, residual meristem and vascular bundles.

大する。外側皮層の細胞は大型で細胞間隙の発達が軽微であり、崩潰することがないので、外側皮層と通気組織との識別は容易である。乾・湿両区における組織別の細胞層数とその厚さを Table 1 に掲げる。同表によって組織別の細胞層数とその厚さに差異のあることが判る。とくに通気組織の発達程度には乾・湿両区の間に着しい差

異が認められる。すなわち水稲は畑状態の下で生育する場合に比較して、湛水状態の下で生育する場合に通気組織がより顕著に形成されるのである。また陸稲は水稲に比較して通気組織の形成がやゝ軽微である。

湛水区において、第10葉の着生する ($n+2$) 節間では皮層の細胞層数は6~7層であるが、第9葉の着生する

Table 1. Number of cell layers and thickness (μ) of tissues

| Plot | Tissue | 10th internode ($n+2$) | | 9th (internode ($n+1$)) | |
|--------------|--------------|--------------------------|-----------|---------------------------|-----------|
| | | No. of layers | Thickness | No. of layers | Thickness |
| Water-logged | Cortex | 6~7 | 95 | 11~12 | 139 |
| | Outer cortex | | | | |
| | Aerenchyma | | | | |
| Upland | cortex | 6~7 | 88 | | |
| | Outer cortex | | | | |
| | Aerenchyma | | | | |
| Plot | Tissue | 8th internode (n) | | 7th internode ($n-1$) | |
| | | No. of layers | Thickness | No. of layers | Thickness |
| Water-logged | Cortex | 16~18 | 310 | 16~18 | 518 |
| | Outer cortex | 5~6 | 123 | 5~6 | 224 |
| | Aerenchyma | 10~12 | 187 | 10~12 | 294 |
| Upland | cortex | 13~15 | 240 | 13~15 | 370 |
| | Outer cortex | 5~6 | 101 | 5~6 | 190 |
| | Aerenchyma | 7~9 | 139 | 7~9 | 180 |

($n+1$) 節間ではほぼ5層増加して11~12層になっている。これは($n+1$) 節間で残存分裂組織に由来する通気組織形成層の細胞分裂によって細胞層数が増加したことを示す。第8葉の着生する(n) 節間では外側皮層(以下単に皮層と呼ぶ)と通気組織とが截然と区別できる。皮層の細胞層数は5~6, 通気組織のそれは10~12である。表皮と辺周部維管束環との間に介在する柔細胞組織を“周辺部の柔組織”として一括する場合が多いが厳密に言えば、皮層と通気組織とに分別する方が妥当ではあるまいか。第7葉の着生する($n-1$) 節間では、両組織の細胞層数に変化は見られないが、細胞の肥大成長によって茎の直径が増大する。この節間で茎の肥大と伸長がほぼ停止し、($n+1$) 節間で分化した冠根が茎の表皮に接近するか、あるものは茎の表皮を破って外界に発出し始める。川田等²⁵⁾によれば、第 n 要素根の出現は第($n+2$) 葉の抽出開始と同調するという。要素根については後述する。

通気組織の分化が終了すれば、辺周部維管束環と通気組織の間に介在するほぼ2層の残存分裂組織の細胞が分裂を始め、並側ならびに垂側分裂を行なって冠根始原体が分化し、根冠、表皮および皮層始原体の細胞群を形成する(Fig. 6)。これとほぼ同時に縦走する周辺部維管束環から分化した横走維管束が現れ、始原体中心柱の細胞群を形成し、辺周部維管束環中の小維管束と共に冠根の中心柱となるべき維管束系を形成する。このような冠根分化の過程は川田等²⁷⁾の詳細な観察結果を参照して理解されたい。著者等のいう横走維管束は、川田等^{26,27)}のいう「冠根と茎の連絡維管束」に、川原等²⁹⁾のいう「連絡小維管束」に当る。冠根の表皮ならびに皮層と茎

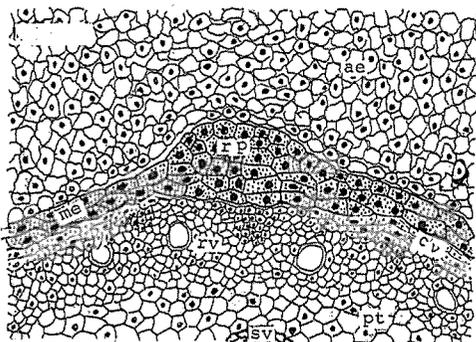


Fig. 6 Initiation of root primordium.

中の辺周部維管束環との間に、細胞間隙に営む海綿状組織が介在し、茎中の通気組織から冠根の皮層へ向って空気が拡散流動し易いような体制になる。Fig. 7~Fig. 9の中の矢印は通気組織から冠根へ向う空気の流れを示す。分裂組織の細胞群は次第に厚膜化して、冠根が外界に発出する頃には、保護鞘(protective sheath)として気泡の内部への侵入を防ぎ、空気が冠根へ向って拡散流動しやすくなるように、一種の桶のような役割をするものと考えられる(Fig. 7)。残存分裂組織の細胞は横断面では短小に(Fig. 8)、縦断面では長大に見えるが(Fig. 9)、横走維管束の細胞は横断面では長大に、縦断面では短小に見えるので、両組織を明確に識別できる。

以上に述べた冠根の分化形成の過程は、川田等²⁶⁾の詳細な観察によって解明された「冠根始原体および冠根と茎の連絡維管束は、いずれも辺周部維管束環分裂組織の周辺側に接する基本分裂組織の細胞が periclinal な分裂をして形成した細胞群に由来している」という知見とほぼ一致している。ただし川田等は冠根始原体の分化に先立って、通気組織が形成されていることには触れていない。また川原等²⁹⁾の水稻稈の分裂組織に関する論文にも通気組織形成層に関する記載がない。

胚盤中において中茎の表皮が分化し、主維管束から種

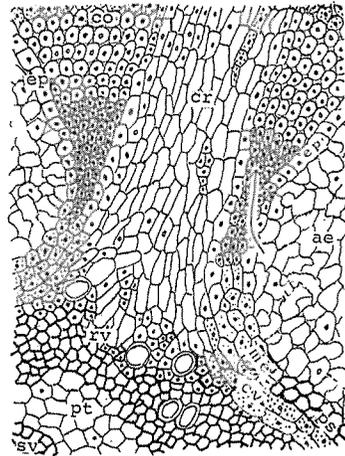


Fig. 7 Transversal view of stem having an adult root.

子根が分岐する段階で、皮層が内外の2層に分れ、外側皮層は6~7層、内側皮層は5~6層から成る。内側皮層の細胞は薄膜で離生組織間隙に富み、崩潰して大きい

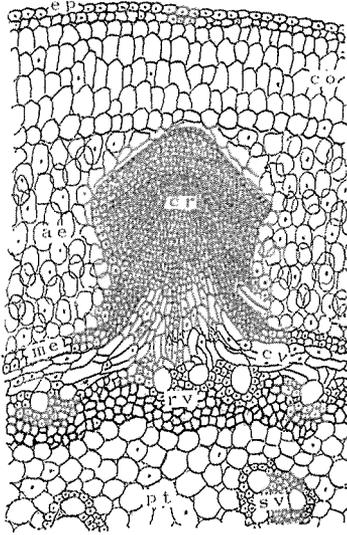


Fig. 8 Transversal view of stem having a young root.

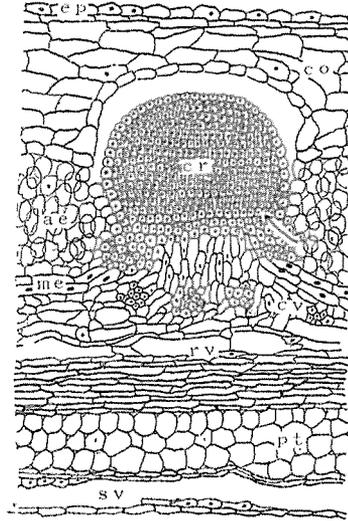


Fig. 9 Longitudinal view of stem having a young root.

空洞を形成し易く、主維管束と退行維管束が合体して鞘葉節が形成されるまでの段階で、通氣的機能を営み、種子根および鞘葉節から発出する上位根へ空気を供給する役割をはたす。鞘葉が茎から分離して第1節間へ移行する段階で（鞘葉分離部）、中茎の内皮・内鞘に代って、残存分裂組織から第1節間の下位根が分化する。すなわち鞘葉節から第1節間へ移行する段階で、根の形態から茎の形態に変わり、残存分裂組織の周辺側に4～5層から成る通気組織が初めて形成され、中茎中の内側皮層に代って通氣的機能をはたすようになる（未発表）。このような鞘葉節内で生起するであろう組織学的変化についてはさらに詳細な観察が必要であろう。三石³⁸⁾によれば、中茎の主維管束は内長分枝型の側根発生から見て明らかに根の組織であり、退行維管束は葉の維管束であるから、中茎は根から茎への移行型と認めることができるという。

4. 水稲における通気組織系とその消長

上記のようにして形成された冠根へ、葉身や葉鞘上の気孔から取り込まれる空気中の酸素や光合成の結果放出される分子状酸素が、茎中の通気組織を経て通導されるためには、葉鞘中に通気を容易にする組織が存在しなければならない。水稲品種金南風の8.0～8.1葉期に作製し

た茎の縦断面のプレバラート⁸⁾を観察して描画した模式図を Fig. 10 に示す。同図において $(n+1)$ および $(n+2)$ の葉鞘中にはいまだ空洞が見られない。もちろん $(n+3)$ 葉鞘や生長円錐等の幼若な器官中には空洞が見られない。葉身が完全に抽出展開した (n) 葉鞘中には上部（葉舌の部分）から基部（葉鞘分離部）に至るまで全長にわたって空洞が形成されている。そして (n) 葉鞘中の空洞を下降した空気が茎の節部に在る通気組織中へ拡散流動し、矢印に従って節部から隔壁を経て髓および髓腔へ移行し、節部から節間部へ移行した空気は冠根と分けつ芽へ向って拡散流動して行く。

葉鞘中の空洞はいつ、どのようにして形成されるのであろうか。水稲品種黄金晴の幼穂形成初期の植物体について観察した結果¹²⁾、 $(n+1)$ 葉の葉身の出葉指数が50%未満で、その葉鞘が20mm未満の長さに伸長している段階では葉鞘中に空洞が見られない (Fig. 11)。その葉鞘が20～30mm以上の長さに伸長し、葉身が50%以上抽出した段階になれば、葉鞘頂部から向基的に漸次空洞化が進行する。葉身が80%程度抽出した段階になれば、葉鞘頂部 (Fig. 12) から基部 (Fig. 13) に至るまで、ほぼ全長にわたって葉脈（維管束）間に空洞が形成され、個葉の光合成速度が最大に達する完全展開葉 (n) に至って葉鞘中の空洞化が完成する。Fig. 11～Fig. 13 を対照すれば、葉鞘中の空洞は葉脈間の柔細胞の崩潰に

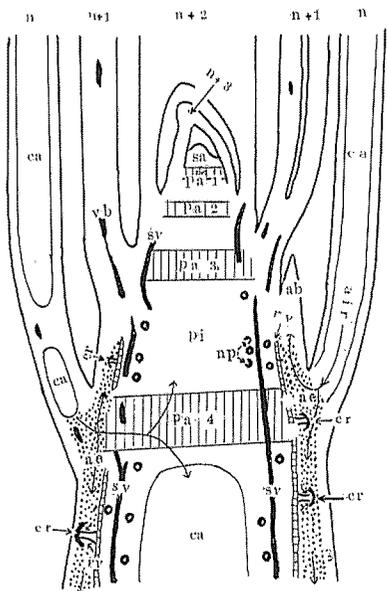


Fig. 10 Scheme showing a route of air transport.

よって形成されることが理解できよう。すなわち葉鞘中の空洞は崩潰細胞間隙 (lysigenous intercellular space) である。前田³⁶⁾によれば、葉鞘の伸長は主として葉鞘基部から 2 mm の範囲で生じ、GA 等の生理活性物質で処理すれば、12 mm までは伸長帯が広がる。そして葉鞘の伸長は細胞層数と細胞長がともに増加することによるという。その後には起きる空洞化現象にはエチレンをはじめ各種の生理活性物質が関与しているであろう^{30,54)}。Fig. 14 は葉鞘分離部の所見で、節と節間中に

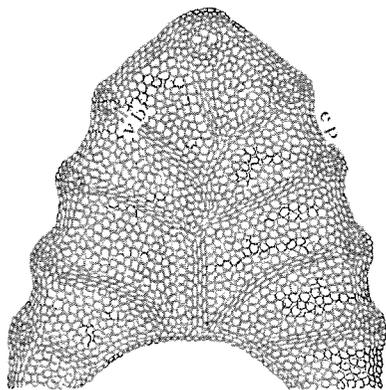


Fig. 11 Apical portion of young leaf sheath.

形成されている通気組織へ向って葉鞘中の空洞から茎中へ空気が拡散流動する様相を矢印をもって示す。長い矢印は節へ、短い矢印は節間へ向う空気の流れである。図版中点々を附した部分は細胞間隙中に多量の空気を貯留している組織 (gas-filled tissue) である。このような葉鞘中の空洞と茎中の通気組織との間における通気的連絡は稈を構成する要素すべてに共通して見られるものである。

次に冠根や分けつ芽へ向う空気の流れを追ってみよう。まず節と節間との区別を明確しておく必要がある。川田等²⁵⁾は節間の上部から上位根が、節間の下部から下位根が発出するとし、相上下する 2 節間が接合する線を節と規定している。しかし節は抽象的な線ではなく、ある広がりをもって実在する場であるから、川田等の提唱する「要素説」は次のように改めるべきであろう。要素は“phytomer”または“leaf-internode unit”と呼ばれるが²⁵⁾、本報では単に要素 (unit) と呼んで説明を進める。「要素は節と節間とから成り、水稻稈は葉・茎・芽根をもって構成される単位要素が向頂的に接合している連鎖体である。節に葉が、節間に分けつ芽が着生し、上位根は節から下位根は節間から発出する」。単位要素は Fig. 42 を参照すれば理解し易いであろう。

節部は辺周部維管束環が数個~10数個の気道によって分断され、葉鞘へ向う維管束と茎中の維管束とが連絡交流する場であり、通気組織中に大小の維管束が存在する。節部において分化する根が上位根である (Figs. 15~16)。気道は隔壁の部位において最も多く見られ、節の下位および上位の部分に至るほど気道数が減少し、一平面上に

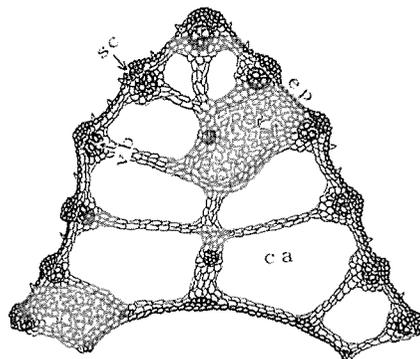


Fig. 12 Apical portion of old leaf sheath.

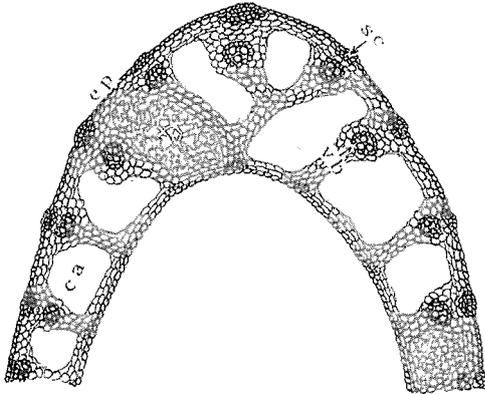


Fig. 13 Basal portion of leaf sheath of unfolded leaf.

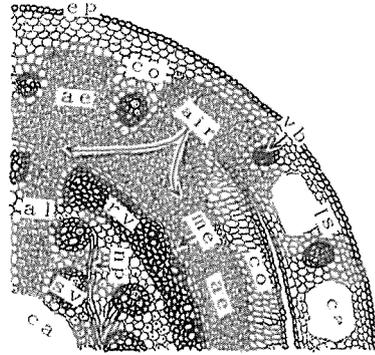


Fig. 14 Connection of leaf sheath with stem.

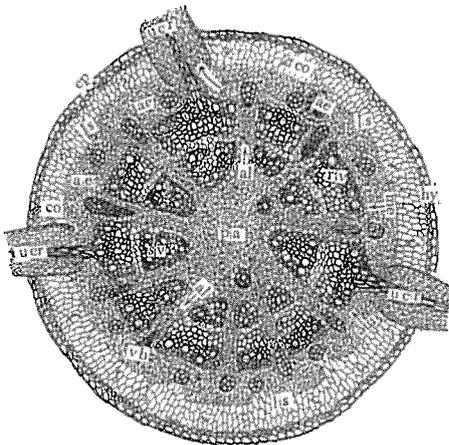


Fig. 15 Upper root formed at node.

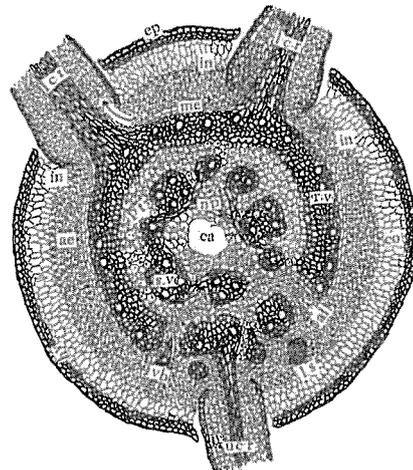


Fig. 16 Part existing both node and internode.

節と節間とが共存している所見が得られる (Fig. 16)。この部位では葉鞘が茎に着生している節の一部と葉鞘が茎から分離した節間の一部とが識別できる。この部位の直上部では辺周部維管束環がたゞ1ヶ所で蹄鉄状に大気道によって分断され、通気組織中に葉鞘の主脈となる維管束が見られなくなる。この部位が上位の節間の基部である (Fig. 17)。気道や大気道は通気組織と同様に、小型薄膜の細胞から成る海綿状組織で、細胞間隙中に多量の空気を貯溜している。この空気はいうまでもなく葉鞘中の空洞から拡散流動してきたものである。気道および大気道の組織は、隔壁と同様に、節間隔壁形成部の節形成分裂組織から形成される組織であって²⁸⁾、通気組織形成層から形成される通気組織とは組織学的に起源を異に

する。前者の細胞は崩潰し難く、後者の細胞は崩潰し易い。いずれも海綿状組織であって通气的機能が高い。また一平面上に現われる気道の数は葉鞘へ向う大維管束と同数である。たゞし気道は葉鞘へ向う大維管束によってY字状に分割される時期がある (Figs. 15)。

節間部は相上下する2節に挟まれ、下位要素の葉鞘が茎から分離し、当該要素の葉鞘が茎に接着している部位に跨る部分である。節間基部に大気道が存在し (Fig. 17)、その直上部に分げつ芽の下端が着生する。次のような条件のいくつかを整えば、そこに分げつ芽が着生していると考えて差し支えない。(1)節間基部において大気道によって分断されていた辺周部維管束環が完全な環状に復元する、(2)大維管束が横走する節間維管束とともに

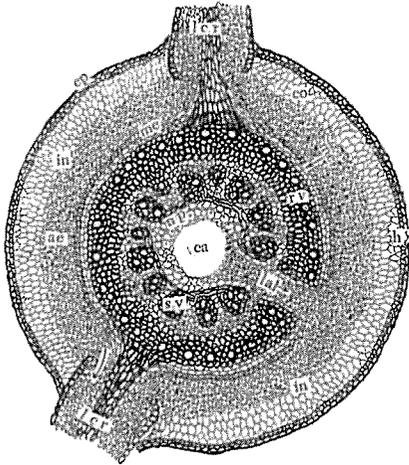


Fig. 17 Basal portion of internode.

辺周部維管束環に収斂する、(3)辺周部維管束環が外側へ張り出してくる、(4)稈の外縁部に前出葉 (prophyll) の切れ込みが現われる。Fig. 18 を見れば分けつ芽の下端が茎に着生している部位を確認することができる。分けつ芽の下端が茎に着生している部位を含めて、それより上位の節間部では節節に至るまで全層にわたって辺周部維管束環が完全な環状を呈し、通気組織中に維管束が全く存在しない。節間部から発出する冠根が下位根である (Figs. 16~19)。山崎等⁶⁴⁾ は下位根は上位根より根径が大きく、下位要素から上位要素に向って向頂的に根径と根数が増大する。そして第12要素以上の伸長節間部の要素では生育停止始原体が急増し、かつ1次根直径もまた向頂的に減少することを指摘した。さらに根本等³⁹⁾ は

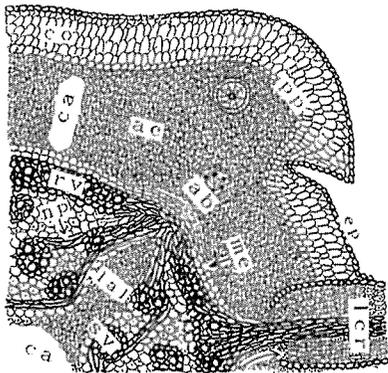


Fig. 18 Axillary bud attached to internode.

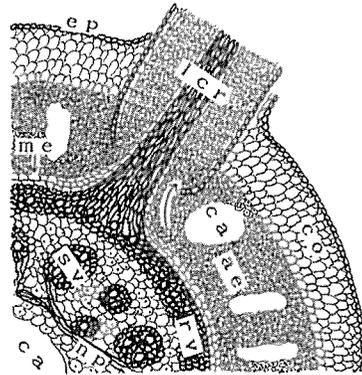


Fig. 19 Lower root formed at internode.

1次根の直径は茎中心部の肥大と、また1次根の根数はそれらの分化時期における茎中心部の側表面積と、それぞれ密接に関連していると推定した。これらの要因の他に、(1)上位根の分化する節節では辺周部維管束環と残存分裂組織とが気道によって分断され、冠根の基盤となるべき分裂組織の領域が分割制限されているのに対し、下位根の分化する節間部では辺周部維管束環と残存分裂組織とがともに環状に茎を囲んでおり、冠根の基盤となるべき残存分裂組織が分割制限されていないこと、(2)伸長節間においては、後述するように、通気組織と残存分裂組織の形成と機能がともに衰退し、かつ下皮が肥厚発達することにも由因するものと考えられる⁹⁾。Fig. 15, Fig. 19 および Fig. 36 を比較対照すれば、この間の事情が明らかになる。研究者によっては上位根と下位根を包括して節根¹⁹⁾ または要素根²⁵⁾ と呼称する場合がある。前者は節を狭んで分けつ芽の着生する部位から出る根を上位根とし、葉鞘の着生する部位から出る根を下位根とし、両者を併せて節根と規定している。これに対して後者は節を狭んで分けつ芽の着生する部位から出る根を下位根とし、葉鞘の着生する部位から出る根を上位根とし、両者を併せて要素根と規定している。

根長が10 cm 以上にも伸長した冠根の基部と中央部の所見を Fig. 20 に示す。皮層の大部分が崩潰して大きな通気道 (air canal) が形成されている。外皮の内側に1層の厚膜細胞組織があって根の外周を固めている。この厚膜細胞組織は車輪のリムに相当し、崩潰していない皮層細胞や崩潰した皮層細胞の膜質が琴線状に連なって中心柱に接し、車輪のフォークの役割をしている。中心

柱・フォークおよびリムに相当する3要素によって工型の桁構造が構築されて、通気道を外圧による潰滅から守り、根中の空気圧とともに円筒状の根形を維持する働きをしている。厚膜細胞組織はまた根中の空気が外圍へ漏出するのを防止する役割をもはたす。Luxmore³⁵⁾によれば、水稲根の先端部においては、ガス透過性がトウモロコシ根より高いが、先端部から約3 cm離れた部位では、逆にガス透過性がトウモロコシ根の1/3に減少しているという。三井等⁴¹⁾は水稲根の先端部から酸素が排出されて根圏を酸化的に保ち、還元物質の根中への侵入を防ぐ上できわめて有効に作用していることは拒めないと述べている。またArmstrong¹⁴⁾は水稲根の先端部から約3 cm離れた部位では培地への酸素の漏出がほとんど認められなかったと報告している。根先端部の皮層細胞は、山崎⁶⁵⁾が指摘したように、直列配置になっており、離生細胞間隙 (schizogenous intercellular space) がよく発達している (Fig. 21)。茎中の通気組織から冠根基部へ向って空気が拡散流動して行く様相は Fig. 15~Fig. 19 に矢印をもって示されている。上位の要素から発出する冠根は、Fig. 22 に示すように、皮層崩潰の程度が軽微となり、かつ厚膜細胞組織が2~4層に増加し、支持根 (brace root) 的性格を強める。

上記したような事象は陸生植物の根の構造と湿生植物のそれとを比較すれば理解し易いと考えられるので、2・3の事例を図示しておきたい。イネ科に属する陸生植物の根は、根基部に4~6層の厚膜細胞組織が形成されているが、その他の部分はほぼ全長にわたって外皮の内側に厚膜細胞組織が形成されていない²⁾。しかし湛水状態の下で活動的な同種の根においては、先端部を除いて外皮の内側に1~2層の木化した細胞が形成されている。これは陸生植物ごとくにイネ科植物が過湿の土壤に対する適応現象である。小麦・トウモロコシおよびエノコログサ (*Setaria viridis*) が畑状態の下で生育している場合の冠根中央部の所見をそれぞれ Fig. 23~Fig. 25 に、これらの植物が湛水状態の下で生育している場合の冠根中央部の所見をそれぞれ Fig. 26~Fig. 28 に示す。畑状態の下では冠根基部を除いて外皮の内側に木化した細胞が認められないが、湛水状態の下では木化した1~2層の細胞が形成されている。これは山崎⁶⁵⁾が指摘したように、還元土壤に対する適応現象であると考えられる。しかし根の酸化力の強いと思われる湿生植物の中には、

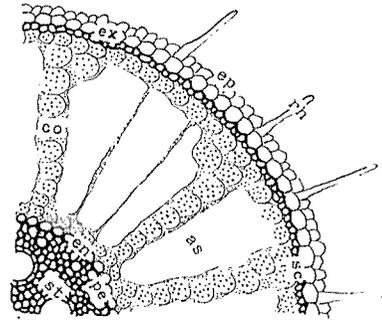


Fig. 20 Basal and central portions of root.

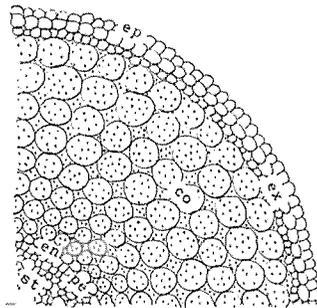


Fig. 21 Apical portion of root.

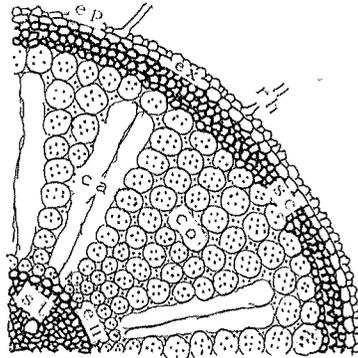
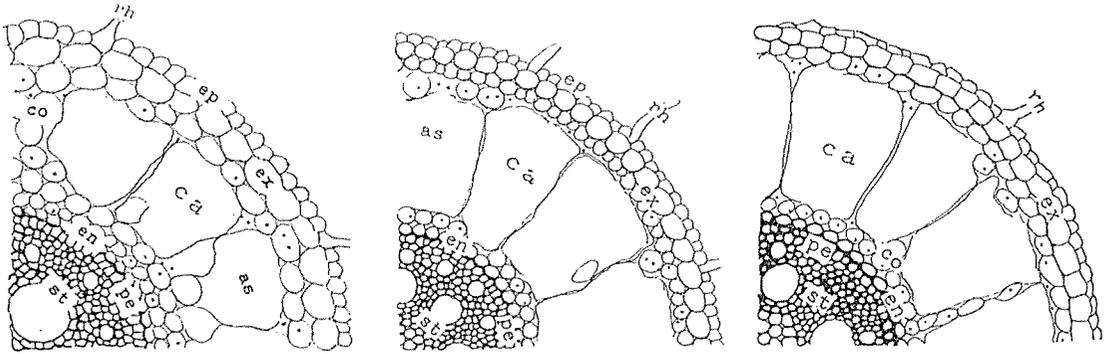


Fig. 22 Basal portion of root formed at upper units.

湛水状態の下で生育している場合でも外皮の内側に木化した細胞が形成されない植物がある。例えばハス (*Nelumbo mucifera*)、コナギ (*Monochoris vaginalis*)、セリ (*Oenanthe javanica*)、オモダカ (*Sagittaria trifolia*) 等があり、また厚膜細胞の代りに栓皮 (cork) が形成される植物もある。例えばホウキギク (*Aster sublatius*)、セイタカアワダチソウ (*Solidago*

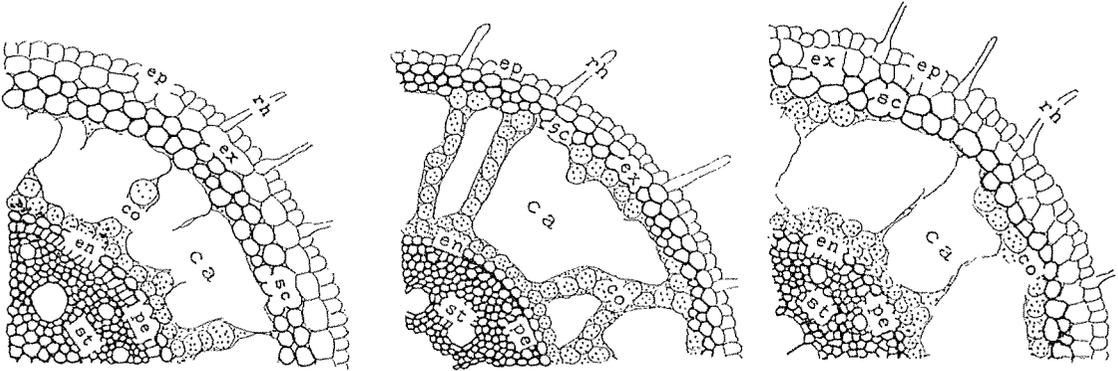


From left to right

Fig. 23 Central portion of wheat root growing on upland.

Fig. 24 Same view of corn root.

Fig. 25 Same view of Setaria root.



From left to right

Fig. 26 Central portion of wheat root growing on waterlogged soil.

Fig. 27 Same view of corn root.

Fig. 28 Same view of Setaria root.

artissima) 等がある。従って外皮の内側に木化した細胞が形成されるのが過湿土壌に対する普遍的な適応現象であるとはい、難い²⁾。また研究者によっては根中の崩潰細胞間隙をたゞちに通気道と見做し、通気上重要な意義をもつものと考えているが、Fig. 23~Fig. 25 に示すように、陸生イネ科植物の根中にも顕著な崩潰細胞間隙が形成されるのが通則である。この場合には根の外周に厚膜細胞や木化した細胞が形成されておらず、しかも表皮や皮層が腐朽崩壊して中心柱が直接根圏に接触している部分さえ見受けられ、管状であるべき通気道が数ヶ所で破壊されているにもかかわらず、根先端部は土壤孔隙中から酸素を吸収して好氣的呼吸を営み、活動的である。

従って根中の崩潰細胞間隙が通気上重要な意義をもつと速断することはできない。

水稻の非伸長節間部における通気組織と冠根の形成および葉から茎を経て冠根へ空気(分子状酸素)が通導される道程について、主として茎・根の横断面の所見を提示して説明をしてきたが、Fig. 29 に茎の縦断面の模式図をもって空気の拡散流動する方向を示す。たゞし分けつ芽と大維管束とを省略してある。

次に伸長節間部における通気組織と通気組織系の消長する様相を検討するために、再び通気圧に言及する。水稻品種愛知旭を用いて通気圧の時期的推移を調査した成績を Table 2 に示す²⁾。移植後生育の進展にともなって

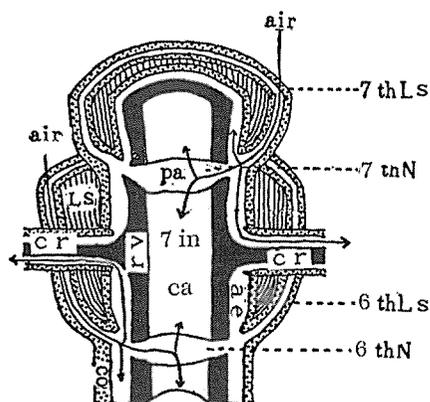


Fig. 29 Scheme showing the direction of air transport from leaf to root through stem.

通気圧が次第に低下し、幼穂形成期頃に最低の値を示した後、開花期にかけてなお低い通気圧の値を維持している。それ以降完熟期へ向って急激に通気圧が上昇する。すなわち地上部から根部への空気（分子状酸素）の拡散流動が困難になる。

最長根長と根数から察知されるように、土壌の還元状

態が進んでいる夏季高温期間中に、水稲は最高分けつ期から開花期にかけて強大な根系を形成し、盛んに養水分を吸収している。従ってこの時期には根の呼吸が昂進し、酸素の要求度が増大する。この時期に低い通気圧を示現するのは、根の要求する酸素を地上部から潤沢に供給し、根圏を酸化的に保つことによつて、根が土壌の還元力に打克つて正常な生理作用を営む上から極めて重要な意義をもっている。この時期の根が酸化鉄の被膜で覆われているのは、根に接近する二価鉄を酸化した証左であり、土壌の還元力が根の酸化力に優る場合には二価鉄の沈着によつて根が黒変するのである。山田等⁶¹⁾は植付時期の如何を問わず、移植後20日間にわたつて古い根が黒変するが、やがて消失し、最高分けつ期後再び黒根が再現し、歴日による影響は認められず、生育の推移にともなつて黒根が発生すると報告している。また長井等⁴²⁾は根の鉄被膜量は還元土壌中における根の生理的機能のある時点に到るまでの盛衰を測る尺度としてうけとれると述べている。この他この期間中には土壌中にある有機・無機物質や根から分泌または排出される炭素化合物も加つて^{16,32)}、硫化水素をはじめ有機酸等の有害物

Table 2. Transition of ventilating pressure of rice plant at successive stages of growth

| Date | Plant height (cm) | Number of nodes | Number of green leaves | Longest root (cm) | Number of roots |
|-------|-------------------|-----------------|------------------------|-------------------|-----------------|
| 6/ 9 | 20.5 | 4.9 | 3.9 | | 11 |
| 6/30 | 48.0 | 9.1 | 6.7 | 21.2 | 64 |
| 7/17 | 60.7 | 11.9 | 5.0 | 30.0 | 303 |
| 8/ 9 | 70.9 | 14.4 | 4.1 | 30.8 | 681 |
| 8/24 | 74.4 | 16.3 | 4.4 | 36.7 | 744 |
| 9/ 6 | 80.2 | 16.1 | 3.9 | 36.0 | 812 |
| 9/24 | 79.7 | 16.0 | 2.7 | 36.7 | 707 |
| 10/14 | 82.0 | 16.0 | 0.3 | 40.0 | 702 |

| Date | Dry weight of top (g) | Dry weight of roots (g) | Ventilating pressure (cm Hg) | Stage of growth |
|-------|-----------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------|
| 6/ 9 | | | 2.86 ± 0.11 | Transplanting |
| 6/30 | 0.8 | 0.3 | 1.84 ± 0.10 | |
| 7/17 | 4.0 | 1.3 | 1.42 ± 0.07 | Tillering |
| 8/ 9 | 14.9 | 5.7 | 1.32 ± 0.10 | Ear formation |
| 8/24 | 20.0 | 7.5 | 1.72 ± 0.09 | Booting |
| 9/ 6 | 22.5 | 8.2 | 1.98 ± 0.05 | Flowering |
| 9/24 | 26.7 | 7.2 | 5.16 ± 0.33 | Dough maturing |
| 10/14 | 29.5 | 6.4 | 11.98 ± 0.18 | Full maturing |

質が生成し、根の好氣的呼吸を阻害し、地上部の生育に重大な影響を与えることは、馬場¹⁵⁾、三井等⁴¹⁾、岡島⁴⁸⁾等多くの研究者によって確認されている。

幼穂が形成され節間伸長が始まれば、通気圧が次第に上昇し、地上部から根部への分子状酸素の拡散流動が困難になる。同様の事態は黒田等³⁹⁾も認めており、水稻の育成年次別に新旧品種群に分けて通気圧を測定比較したところ、稔実期における通気圧は新品種群が旧品種群

に較べて低い値を示した。そしてこのことが地上部への水分供給力を保持することを可能にしていると推察した。一般的に稔実期においては土壤が還元的から酸化的に傾き、かつ根の生理的活性が衰退するにつれて酸素の要求度が低減してくる。他方では稈と穂を支えるために機械的構造の形成とその発達が必要になる。このような諸要因を集約して合理的に適応した体制が通気圧の上昇を招くものと考えられる。Fig. 30～Fig. 35 に通気圧を測定

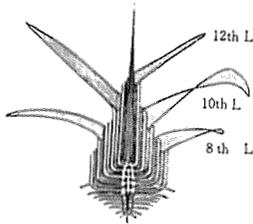


Fig. 30 Leaf-root system at tillering stage.

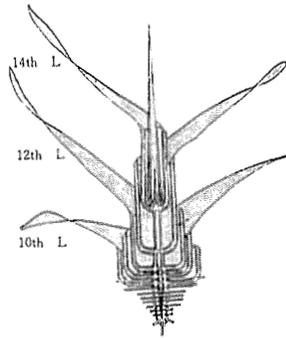


Fig. 31 Leaf-root system at ear formation stage.

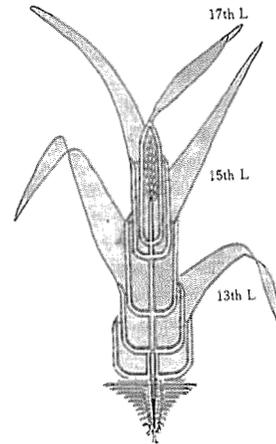


Fig. 32 Leaf-root system at booting stage.

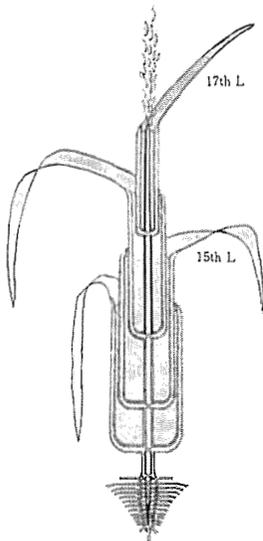


Fig. 33 Leaf-root system at flowering stage.

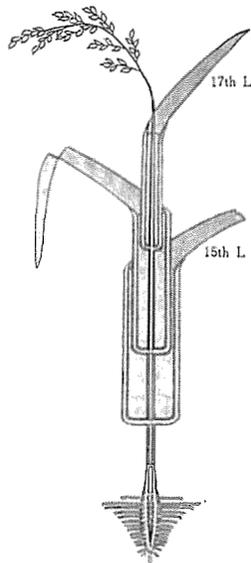


Fig. 34 Leaf-root system at dough maturing stage.

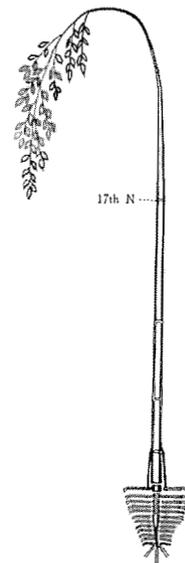


Fig. 35 Leaf-root system at full maturing stage.

した生育各期における草姿を示す。1枚でも多くの生葉が非伸長節間部の各節に着生している期間中はもとより、最下位の生葉が非伸長節間部の節に着生している時期までは低い通気圧の値を維持しているが、それが伸長節間部の節にのみ着生している状態になれば、生葉数の減少にもなって通気圧が急激に上昇する。稔実期における生葉数の多少が収量と密接に関係するのは、通気組織系の消長と根の生理的活性との間に正の相関関係があることを裏付けることになろう¹⁾。上記の関係は公式(1)において、内部的通気の容易さが通気組織系の発達程度(π^4)と酸素の分圧差(p)に正比例し、葉と根との間の距離(l)に反比例するという関係式によって理解できる。土壤中の酸素分圧が根中のそれより高い場合には至近の距離にある土壤孔隙中の酸素を吸収して好氣的呼吸を営むことは論を俟たない。陸稲品種農林24号は水稻品種愛知旭に較べて、や、高い通気圧の値を示したが、通気圧の時期的推移は相似していた。ムギ類等の陸生植物においても生育の初中期には比較的低い通気圧の値を示すが、節間伸長が始まれば通気圧が急昇し、温暖になり土壤の酸化還元電位が低下すること、重なって大きな湿害を受けるのである^{2,65)}。

川田等²⁵⁾によれば、根径の小さい上位根は土壤の表層に分布し、その伸長方向は横あるいは斜上であるが、直径の大きい下位根は要素によって伸長方向、分布領域に著しい差異が認められ、下位要素では土壤の中、下層に分布するものが多くなり、幼穂形成期前後に出る下位根は重力の方向あるいはそれに近い方向に伸長し、上位根は水平方向に伸長する。さらに上位から出る要素根はすべて“うわ根”になるという。高橋⁵⁷⁾は次のように述べている。「分けつ期頃までは、根は向地性の一般則にしたがって下方へ生長するが、幼穂形成期頃から節間伸長期になると、根のあるものは背地性を示し、ついには土壤表面近く形成される根が現われる。このような現象がなぜおきるのか、科学的に解析した試がない。おそらく幼穂形成期から節間伸長期にかけて酸素の地下部への移行が抑制されること、関係しているのではないかと想像される」と。上埜⁵⁸⁾は日本稲の根は幼苗期に下向きに伸びるが、**Bulu**の根は上向きに伸びる性状があると報告している。このような水稻根の大きさと伸長方向にかゝる現象は冠根の重力感受性と培地中の酸素分圧や各要素に着生する生葉の生理的活性等のほかに、茎中

に形成される通気組織と、地上部と根部とを結ぶ通気組織系との関係を解明することによってさらに明確になるのではなからうか。

5. 辺周部維管束環の形状変化と節間伸長

伸長節間部では節間長がおよそ3-4 mm以上に伸長した要素が止葉の着生する最上位の節間に至るまで、通常5個が向頂的に接合連鎖しており(品種黄金晴)、1節間に1分けつ芽が着生する。節間が上位になるほど節間長が長くなる²²⁾。内部形態について特筆すべき点は、辺周部維管束環の形状変化である。Fig. 36に示すように、辺周部維管束環の形状は次の7型式に分類できる⁹⁾。

型式1 辺周部維管束環が環状に茎の中層(横断面)を取り囲み、その外側に周辺へ向って残存分裂組織、通気組織、皮層および表皮が順次に存在し、冠根が発出する。

型式2 辺周部維管束環が緩やかな波状を呈し、その外側に残存分裂組織と通気組織が存在し、冠根が発出する。

型式3 辺周部維管束環が強い波状を呈し、残存分裂組織と通気組織の存在が次第に不明確になり、下皮が肥厚してくる。冠根の発生は困難になり、発出しても根径が小さくなる。

型式4 小維管束が辺周部維管束環から分離独立し、八の字型の厚膜細胞組織が小維管束に随伴して残る。残存分裂組織と通気組織が消失し、大・小維管束間の柔細胞組織中に空洞が形成され、通気組織の機能を代行する。冠根は発出しない。残存分裂組織の消失と同時に、横走維管束も消滅する。両者は冠根の分化にとって組織学的に重要な意義をもっている。

型式5 小維管束が下皮に接近し、厚膜細胞組織が断続的に随伴する。柔細胞組織中における空洞の形成が衰退する。冠根は発出しない。

型式6 小維管束が下皮中に埋没し始めるが、尾状の厚膜細胞組織が僅かに残る。冠根は発出しない。

型式7 小維管束が完全に下皮中に埋没し、小維管束が凸状に外側に突出する。冠根は発出しない。

非伸長節間部に属する節間では、1節間に2分けつ芽が着生することが多い(Fig. 37)。これは下位の節間で分化した分けつ芽が節を跨いでその直上位の節間基部に

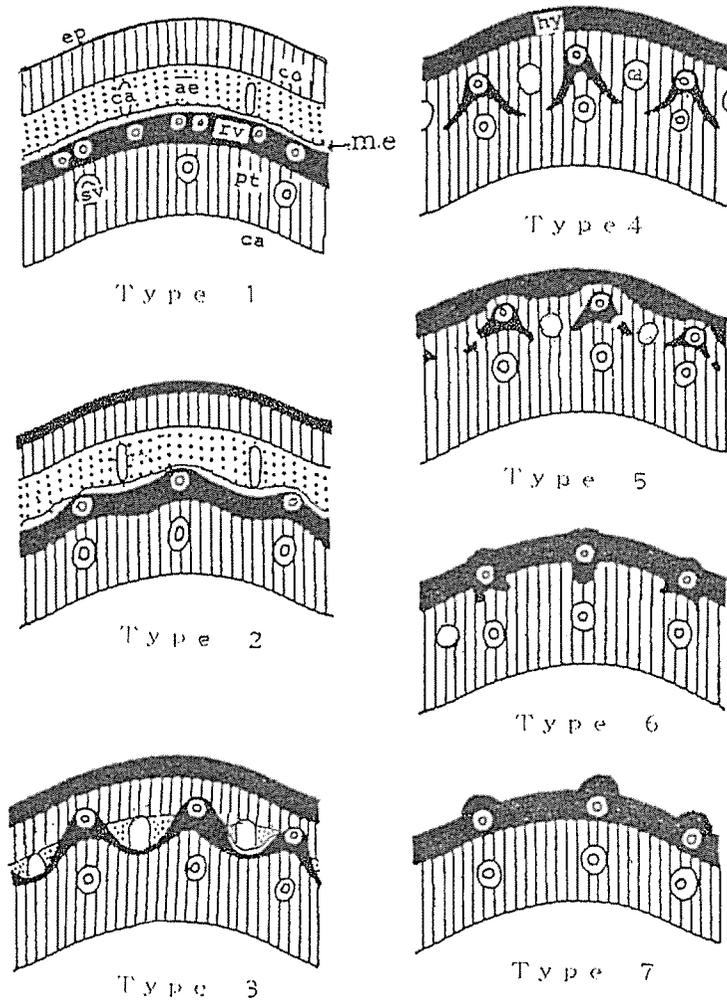


Fig. 36 Scheme of typical change in forms of reinforced vascular bundles.

まで伸長し、直上位の節間で分化した分けつ芽と共存しているからである。非伸長節間に属するすべての節間では上位・下位を問わず、節間全層にわたって辺周部維管束環が型式1に従って茎を取り囲んでおり、任意の部位から下位根が発出する (Fig. 41 の 6N と 7N)。なお、非伸長節間部に属する節間においては、辺周部維管束環中の維管束を除いて、多くの維管束は節部が木部に囲まれた複並立型であるが、伸長節間部に属する節間においては、すべて並立維管束に変化している。節間伸長が始まると同時に、上記のような変化が起きる。このような変化が何故に、どのようにして起きるのかについては将来

解明する必要がある。

最下位の伸長節間では、節間中央部位における辺周部維管束環の形状が型式2に該当し、節間全層から下位根が発出するのを通則とするが (Fig. 41 の 5N)、遅発分けつでは最下位の伸長節間の中央部位における辺周部維管束環の形状が型式4ないし型式6に急変している場合がある。主稈においても往往にして同様の変化が起きる。このような場合には伸長節間の数が4個以下に減少し、下位根は発出し難い。節間が上位に移るほど節間長が長くなり、下皮の厚さが増す。そして辺周部維管束環の形状が型式4 (Fig. 38) から型式7 (Fig. 39) へと変形する

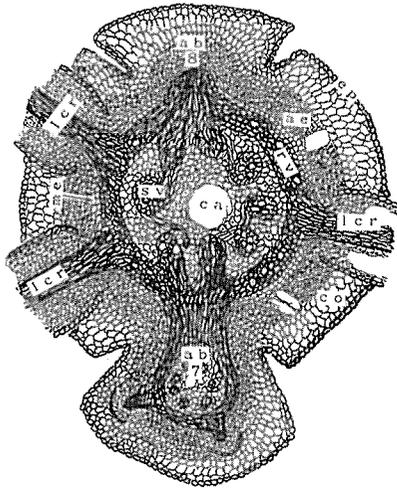


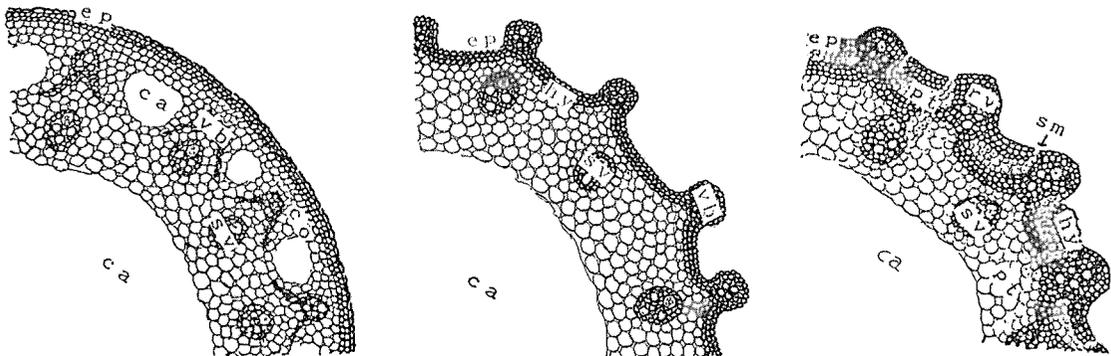
Fig. 37 Two axillary buds at 8th internode.

(Fig. 36 参照)。穂首節間も伸長節間と見做され、辺周部維管束環の形状は型式7に該当する。この節間の中、稈が直接外界に接している露出部分は他の伸長節間と著しく異なる。Fig. 40 に示すように、節間表皮系に多数の気孔が分布し、そこから流入する空気を受容しうるように、下皮の内側に数層の柔細胞組織が存在し、細胞間隙が発達している。この柔細胞の内側に厚膜細胞組織が小維管束間を結んで波状に形成される³⁹。内外の厚膜細胞に挟まれて介在する柔細胞中には葉緑体が見られ、光合成機能が高いものと考えられる。上記のような辺周部維管束環の形状変化は、葉鞘の補強作用⁴⁵、下皮の肥厚程

度および上位要素根の形態や走行方向等とともに、稈の倒伏抵抗性に関係があるものと考えられる。

伸長節間の基部には必ず型式1～3に該当する辺周部維管束環が存在し (Fig. 41)、皮層との間に細胞間隙に富む柔細胞組織が介在する⁹⁾。この組織は通気組織と同質の海绵状組織で、細胞間隙に空気を貯溜する。節間基部から2～3 mmほど上位までの部分で、こゝに分げつ芽が着生している。根本⁴⁰⁾が最上位の伸長節間にも栄養生長型生長をする部分が残っていると指摘したことは、これに関連して甚だ興味深い。すなわち伸長節間は幼穂分化前に分化し、幼穂分化後に伸長する節間であるから、下位の伸長節間では栄養生長型生長をする部分が多く残り、上位の伸長節間ほど栄養生長型生長をする部分に比較して、生殖生長型生長をする部分が多くなるであろう。生殖生長型生長をする節間では介在分裂組織 (intercalary meristem) と呼ぶべき分裂組織が存在し²⁸⁾、上位の節間ほど細胞の垂側分裂期間が延長するので節間長が長くなるものと推測される。川原等²⁸⁾によれば、非伸長節間部に属する下位の節間では intercalary meristem が分化しても分裂が乏しい場合には外観的に節間として認められる部分を形成しないという可能性があるという。解剖学的には非伸長節間部に属する最下位要素においても、節と節間とを載然と区別できる。

山崎等⁶⁴⁾は上位の節間では發育を停止する下位根が増加すると報告している。これは残存分裂組織の活性が減退し、下皮が肥厚するからである。節部には肥厚した



From left to right

Fig. 38 Disintegrated reinforced vascular bundles (type 4).

Fig. 39 Disintegrated reinforced vascular bundles (type 7).

Fig. 40 Peduncle exposing to atmosphere.

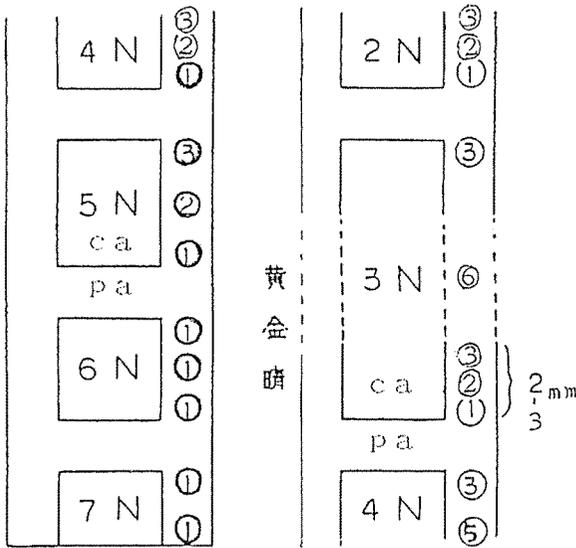


Fig. 41 Scheme showing various types of form of reinforced vascular bundles within an internode. Numerals in circle indicate the type, and thick circles refer to lower root initiation.

下皮が形成されないで、止葉の着生する最上位の節からも上位根が発出する。たゞしこのような上位根は根数が少なくかつ根径が細く、下位要素の葉鞘に包まれて上・下方向に伸長する。多くの場合最上位の下位根は最下位の伸長節間から発出するが、場合によっては1つ上位の伸長節間の基部からも下位根が発出する。Fig. 42において最下位の伸長節間では辺周部維管束環の形状が型式2に該当し、これをtype 2と図示してある。この節間の任意の部位から下位根が発出し、節から上位根が発出している。さらに直上位の節間中央部位における辺周部維管束環の形状は型式5に該当し、これをtype 5と図示してある。この節間の基部に局在して根径の大きい下位根が発出している。同図において「要素」が節と節間から成立していることを理解しようであろう。

型式1から型式3までの辺周部維管束環の形状変化が伸長節間部に属するすべての節間において、同一節間の基部に局在して現われる (Fig. 41)。従って辺周部維管束環の形状変化について論議する場合には各節間の中央部位において作製した茎の横断切片を観察した形状を基本とすべきで、横断切片を作製した部位に注意を拂わねばならない。Fig. 41において円内の数字は辺周部維管

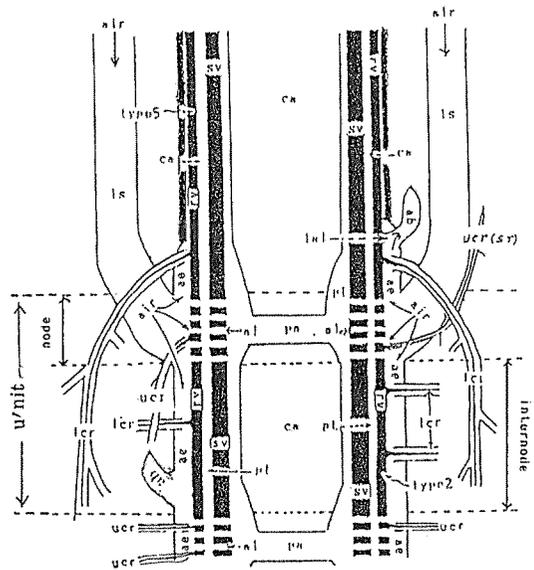


Fig. 42 Scheme showing composition of "unit" and orientation of both upper and lower roots.

束環の型式を示し、太円の部位から下位根が発出する。4 N は止葉の着生する最上位の伸長節間から数えて下方へ4番目の節間、5 N は最下位の伸長節間、6 N と7 N は非伸長節間部に属する節間である。上位根は節から発出するが、図示を省略した。

生殖生長期に形成される正常な伸長節間と栄養生長期に形成される異常伸長節間は、ともに介在分裂組織の細胞分裂によって節間伸長が起きたものであるが、解剖学的には両者の間に明らかな差異が認められる。水稻苗が深植された場合や畦畔の水溜まりに放置された場合に、しばしば見受けられる異常伸長節間は、Fig. 43に示すように、節間基部において辺周部維管束環から小維管束が分離独立し、厚膜細胞組織を随伴しない。同時に通気組織が消失して柔細胞組織中に空洞が形成され、通気組織の機能を代行するようになる。高橋等⁵⁶⁾は暗条件下でGA₃を与えた時に、水稻の下位節間において上記のような変化が起こったことを図示し、節間伸長に対するGA₃の作用は節間の水平方向と垂直方向の分裂活性のバランスを調節し、維管束の分化、機械組織の発達程度などに関与して節間伸長をコントロールするものと推測している。栽培稲の栄養生長期に現われる異常伸長節

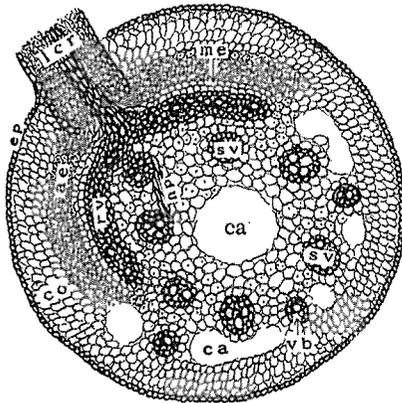


Fig. 43 Abnormally elongated internode at vegetative growth stage.

間と同様の所見が、*O. brachyantha* や *O. perrieri* 等の横繁性細茎の野生稲において、栄養生長期に形成される正常な伸長節間において観察される^{11,13)}。ただし栽培稲の異常伸長節間で分化した分けつ芽は休眠するが、野生稲の栄養生長期に形成される正常な伸長節間に着生する分けつ芽は分けつに成長し、多けつの草状を呈する。

参考までに、栽培稲と野生稲における辺周部維管束環の形状を類別すれば、次の3型式に分類できる¹³⁾。

(1) *O. sativa*・*O. glaberrima* 型 伸長節間では辺周部維管束環が下位要素から上位要素へ向って、波状から分離独立した形へ漸進的に変化し、ついには小維管束が下皮中に埋没する (Fig. 36参照)。

(2) *O. perrieri*・*O. brachyantha* 型 伸長節間では

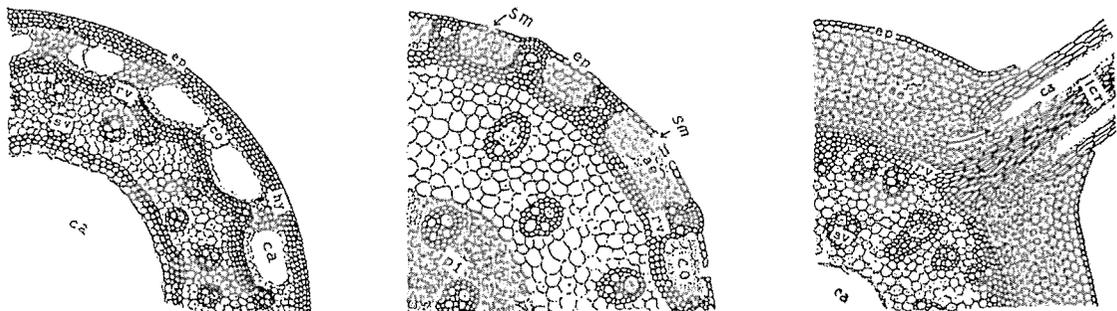
その基部において辺周部維管束環から直ちに小維管束が分離独立し、上位の伸長節間においても小維管束が下皮と接合するが、下皮中に埋没することがない。この型の稲は栄養生長期に正常な伸長節間を形成し、細茎横繁性多けつの草状を呈し、下皮の形成が弱く切断抵抗が小である。

(3) *O. sublata*・*O. grandiglumis* 型 伸長節間では穂首節間に至るまですべての節間において、辺周部維管束環が波状を呈し、小維管束に分離独立することがない。稈が粗剛で切断抵抗が大である。

いずれの型に属しようとも、非伸長節間に属する節間の全層と伸長節間の基部には、栽培稲と同様に、辺周部維管束環が環状に茎を取り囲み、その外側に发育段階に応じて残存分裂組織と通气組織とが存在する部分必ず見受けられる。しかし、*O. meyeriana* は特異的な体制をとり、通气組織の形成が全く見られない。本種を湛水状態の下で栽培すれば、麦類等の陸生イネ科植物と同様な体制的適応を示す¹¹⁾。岡等¹⁷⁾によれば、野生稲の中には耐旱性・耐湿性に関して幅広い変異種があるという。

6. 水稻以外の数種の湿生・陸生植物における通气組織と通气組織系

水稻以外の湿生植物の通气組織について、2・3の例を図示する。ヨシ (*Phragmites communis*)、ヒエ (*Echinochloa Crus-galli*)、カズノコグサ (*Beck-*

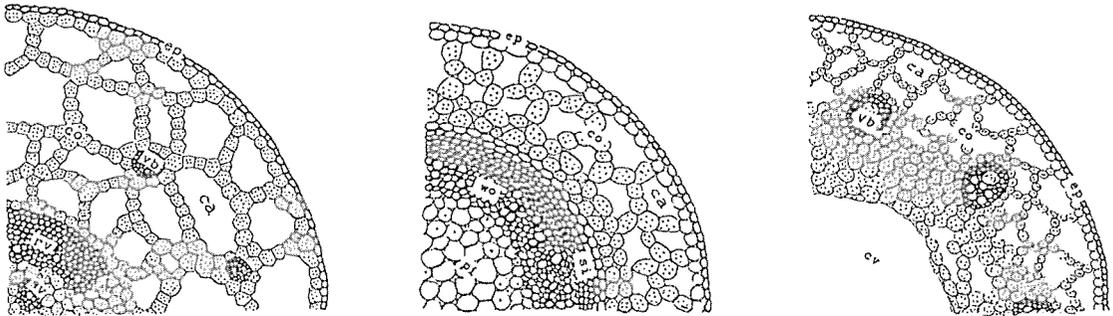


From left to right

Fig. 44 Primary aerenchyma of *Phragmites communis*.

Fig. 45 Same view of *Echinochloa Crus-galli*.

Fig. 46 Same view of *Beckmania Syzigachne*.



From left to right

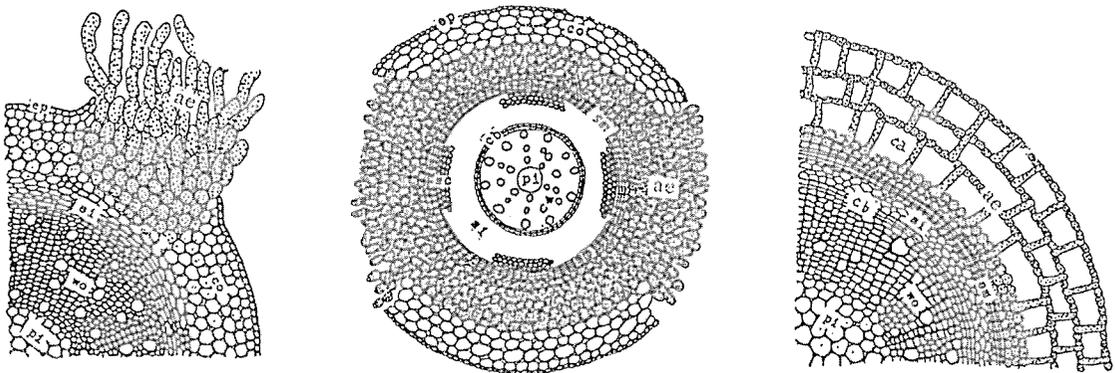
Fig. 47 Primary aerenchyma of *Monochoria vaginalis*.

Fig. 48 Same view of *Veronia Anagalis*.

Fig. 49 Same view of *Ranunculus sceleratum*.

mania *Syzigachne*), コナギ (*Monochoria vaginalis*), カワヂシャ (*Veronia Anagalis*), タガラシ (*Ranunculus sceleratum*) 等に見られるように、皮層が離・破生細胞間隙に富む組織から成り、表皮に接する1~2層の皮層細胞は緊密に配置されているが、皮層全体が通気組織になっている場合が多い。この型の通気組織は基本組織中に形成され、表皮や皮層を破壊することがない。ヨシ (Fig. 44) とヒエ (Fig. 45) は中位の伸長節間、カズノコグサ (Fig. 46) は非伸長節間の所見である。ヒエ (Fig. 45) を含めてコナギ (Fig. 47), カワヂシャ (Fig. 48), タガラシ (Fig. 49), 等においては髓部が空洞化し

ているものと、充実しているものがあり、髓腔が必ずしも通気上重要な役割をはたすものとは言い難い。皮層全体が離・破生細胞間隙に富み、通気性の高い組織になっている場合に、これを第1次通気組織 (**primary aerenchyma**) と呼称しておく。稲属の通気組織も第1次通気組織であるが、通気組織形成層から形成される特異な組織である。しかし *O. meyeriana* のように、通気組織を形成しない例外もあるから、さらに研究を進め、稲の生態的地位 (**niche**) や遺伝的近縁度 (**genetic identity**) と通気組織形成との間にどのような関係があるかを追求する必要がある。



From left to right

Fig. 50 Secondary aerenchyma of *Bidens frondosa*.

Fig. 51 Same view of *Glycine usuriensis*.

Fig. 52 Same view of *Ludwigia prostrata*.

アメリカセンダングサ (*Bidens frondosa*) (Fig. 50), ツルマメ (*Glycine usuriensis*) (Fig. 51), チョウジタデ (*Ludwigia prostrata*) (Fig. 52) 等の陸生植物が過湿または湛水状態の下で生育する場合には後生分裂組織から形成され、皮層や表皮を破壊して直接外界に接触する通気組織が形成される。これを第2次通気組織 (secondary aerenchyma) と呼称しておく^{2,4,5)}。第2通気組織は気孔に代って通気作用を営む器官であり、空気を取り入れ口ともなり、空気を通導する系ともなる。この組織が局部的に形成される場合には粒状体として (Fig. 50), 周円的に茎を取り囲んで形成される場合には管状体として白色の新組織が形成されるので (Fig. 51, 52), 明瞭に外観しうる。

ムギ類やトウモロコシ等の陸生植物の通気組織系と乾・湿の異なる環境下で生育する場合には見られる体制的適応の差異については図説しなかったが、小麦 (品種農林50号) が畑状態の下で生育する場合と湛水状態の下で生育する場合に、下位要素における葉鞘分離部に現われる解剖学的差異を比較例示しておく²⁾。Fig. 53 は畑状態の下で生育する場合で、葉鞘は空洞化しているが、葉鞘基部には空洞が見られず、茎の皮層中にも格別に発達した離生細胞間隙が見当たらない。Fig. 54 は湛水状態の下で生育する場合で、葉鞘基部の崩潰細胞間隙から茎の皮層中の崩潰細胞間隙へ向って空気が拡散流動して行く様相が矢印をもって示されている。Fig. 23 および Fig. 26 に示した冠根の所見と Fig. 2 に示した通気圧の値とを併せて考察すれば、小麦が湛水状態の下で生育する場合には通気組織系をある程度改善して過湿の環境に適応し

うることを推察できるであろう。このことを傍証するために次のような実験結果について概説する。

根中のガスを圧出してその容量を測定し、根の乾物 1 g 当りのガス含量を算出した。この値をガス含量比 (specific gas content) とする²⁾。湛水状態の下で生育するカズノコグサ (*Beckmania Syzigachne*) をはじめ湿生植物 7 種のガス含量比は平均 2.85 ml-g であり、畑状態の下で生育する場合の 0.79 ml-g の 3 倍強であった。ちなみに片山²⁴⁾ は水田状態で生育した水稲の根中に形成される細胞間隙は、畑状態で生育したものの約 3 倍に達したと報告している。畑状態の下で生育する小麦をはじめ陸生植物 5 種のガス含量比は平均 0.07 ml-g に過ぎなかったが、湛水状態の下で生育する場合のガス含量比は 0.80 ml-g となり、ガスを貯溜する能力が約 10 倍に増大していた。このことは陸生植物が湛水状態の下で、とにかく生育を維持している程度の適応を示す場合には、旧根はおもむね腐死して水浸状を呈するが、新根系に属する生活根中のガス含量比が著しく増大していることを示す。通気組織系の発達が良好な湿性植物の根中におけるガス含量比が高いことは、地上部から根部への内部的通気を容易にするように、根中の崩潰細胞間隙が通気道として役立つことを物語っている。また通気組織系の発達が不良な陸生植物が、湛水状態に適応して生育する場合には、地上部から根部への内部的通気を助長するように、通気組織系をある程度改善し、地上部から通導される空気を根中の崩潰細胞間隙中に受容する体制が強化されることを示すものである。本実験において根中のガス中に含まれる酸素濃度は、乾・湿いずれ

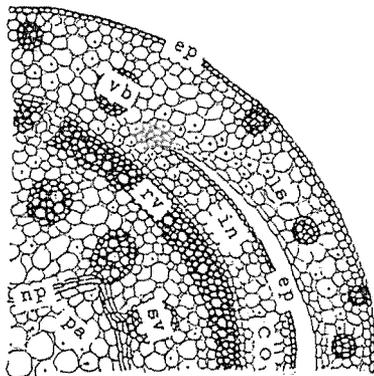


Fig. 53 Connection of leaf sheath with stem in wheat growing on upland soil.

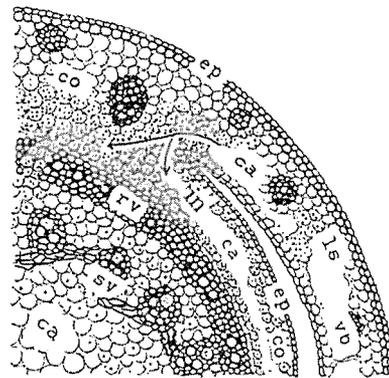


Fig. 54 Same view of wheat growing on waterlogged soil.

の場合でも14~17%の範囲であり、畑土壤中から捕集したガス中の酸素濃度18.7%と大差がなかった。しかるに湛水土壤中から捕集したガス中の酸素濃度は2.3%に過ぎなかった。

7. おわりに

水稲は畑地でも栽培でき、陸稲は湛水田でも栽培できるのに対して、ムギ類等の畑作物を湛水田で栽培することは至難である。しかし河野等³¹⁾や山内等⁶³⁾が報告したように、畑作物は湛水条件に感受性であるが、開花結実に至るまで生育を続けることができる。この場合には根系の更新が順調に行なわれることが肝要であるという。根系の更新は体内における各種の物質代謝の過程によって起きた生態的適応であって、新根の生長が通気組織系の改善強化と連動していることは前章で述べた通りである。Erdman等¹⁷⁾は小麦幼植物を酸素不足の培地中におけば、根先端部における分裂活性が低下することを認め、葉鞘と根の間が至近の距離にあることが肝要であるとし、地上部から根部への内部的酸素の供給に大きな関心を寄せている。

作物の耐湿性については、通気組織系に関する解剖学的、生態学および土壌の物理化学的、微生物学的研究と併せて、田嶋⁵⁵⁾が指摘したように、環境ストレスに関する生理・生化学的研究を深める必要がある。作物およびその品種は厳しい自然環境の下で人類が希求する方向へ改善されてきた歴史的遺産である。沙漠化が進行する半面、湿潤化する地帯や低湿な塩害地も拡大されて行くものと考えらるれば、耐湿性に関する基礎的並びに応用的研究を進展させて、例えば遺伝子組換えや細胞融合等の技術を開発して耐湿性の強いムギ類、トウモロコシ、大豆等をはじめ野菜や花卉類等の新品種を作出できれば、セイトカアワダチソウ等の侵入によって荒廃した休耕田を生産性の高い美田に復元活用することも可能であろう。

本報に提示した図版は既に発表したものに訂正加筆したものがあ。図版中の略字は次の通りである。

ab 分けつ芽, ac 通気組織形成層, ae 通気組織, al 気道, ca 空洞, cb 形成層, co 皮層, cr 冠根, cv 横走維管束, en 内皮, ep 表皮, ex 外皮, hy 下皮, in 節間, la1 大気道, lcr 下位根, ls 葉鞘, me 残存分裂組織, N 節または節間, np 節網維管束, pa 隔壁, pe 内鞘, pi 髓,

pp 前出葉, ps 保護鞘, pt 柔細胞組織, rh 根毛, rp 冠根始原体, rv 辺周部維管束環, sa 生長円錐, sc 厚膜細胞組織, si 節部, sm 気孔または後生分裂組織, sr 細根, st 中心柱, sv 大維管束, ucr 上位根, vb 維管束, wo 木部。図版中点々を附した組織は細胞間隙中の多量の空気を貯溜している。

謝 辞

長年にわたり供試材料の採取を快諾して下さった小石川淳一氏、野生稲の種子を分譲して下さい下さった国立遺伝学研究所岡 彦一、佐野芳雄両博士、名古屋大学農学部武岡洋二博士および鹿児島大学農学部片山忠夫博士に対し、それぞれ深甚なる謝意を表す。また実験遂行に協下して下さい下さった三重大学農学部作物学教室の関係者各位に深謝する。

引用文献

- 1) ARIKADO, H. Comparative studies on the ventilating pressure between the rice plants transplanted in the early and in the usual seasons. *Bull. Mie Univ.*, **32**: 1-10 (1965).
- 2) 有門博樹. 通気組織系と作物の耐湿性. 津, オリエント印刷: 1-149 (1975).
- 3) 有門博樹. 茎上(節間上)に分布する気孔密度について. *日作紀*, **46** (別2): 127-128 (1977).
- 4) 有門博樹. 第2次通気組織の二事例. *日作紀*, **48** (別2): 163-164 (1979).
- 5) 有門博樹. 顕微鏡による通気組織の簡易判定. *日作紀*, **50** (別2): 163-164 (1981).
- 6) 有門博樹. たいぬびえとひめいぬびえの生態的差異に関する二三の所見. *日作紀*, **51** (別2): 165-166 (1982).
- 7) 有門博樹. セイトカアワダチソウとオオクサキビの通気組織系. *日作紀*, **53** (別2): 74-75 (1984).
- 8) 有門博樹. 崎田昭三. 水稲の通気組織の分化形成について. *日作紀*, **55** (別2): 235-236 (1986).
- 9) 有門博樹. 水稲における周辺部維管束の形状変化と伸長節間との関係及び通気組織と冠根の形成との係り合い. *日作紀*, **55** (別2): 237-238 (1986).
- 10) 有門博樹. 水稲における節と節間及び冠根と腋芽との相互関係 第1報 出穂期前後の生育相から. *日作紀*, **56** (別2): 31-32 (1987).
- 11) 有門博樹. 野生稲の通気組織系 (第1報). *日作紀*, **57** (別2): 145-146 (1988).

- 12) 有門博樹. 水稲における葉鞘中の空洞と茎中の通気組織との通気連絡について. 日作東海支部報, **107**: 17-20 (1989).
- 13) 有門博樹. 野生稲の通気組織系 (第2報). 日作東海支部報, **107**: 21-30 (1989).
- 14) ARMSTRONG, M. Oxygen diffusion from the roots of some british bog plants. *Nature*, **204**: 801-802 (1964).
- 15) 馬場 赴. 水稲の胡麻葉枯病及び秋落の発生機構に関する生理学的研究. 農技研報, **D7**: 1-157 (1962).
- 16) BARBER, D. A. et al. The release of organic substances by cereal roots into soil. *New Phytologist*, **76**: 69-80 (1976).
- 17) ERDMAN, B. et al. Anatomy of the root shoot junction in wheat seedlings with respect to internal oxygen transport and root growth retardation of external oxygen shortage. *Ann Bot*, **62**: 521-529 (1988).
- 18) 藤井義典. 水稲における根と葉の細胞間隙の発達について. 日作紀, **22**: 45-46 (1953).
- 19) 藤井義典. 稲麦における根の生育の規則性に関する研究. 佐賀大学農報, **12**: 1-127 (1961).
- 20) HARBERLAND, G. *Physiological plant anatomy. Mc Millan Co Ltd. London*: 440-484 (1914).
- 21) HOAGLAND, D. R. et al. General nature of the process of salt accumulation of root with description of experimental method. *Plant Physiol.*, **11**: 471-507 (1936).
- 22) 星川清親. 解剖図説 イネの生長. 農文協: 1-316 (1975).
- 23) 稲田勝美. 水稲の生理的特性に関する研究——とくに生育段階ならびに根の age の観点において. 農技研報, **16**: 19-56 (1967).
- 24) KATAYAMA, T. Studies on intercellular spaces in rice. *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.*, **29**: 229-233 (1961).
- 25) 川田信一郎他. 水稲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1例. 日作紀, **32**: 163-180 (1963).
- 26) 川田信一郎他. 水稲茎部における冠根始原体の形成について. 日作紀, **41**: 296-308 (1972).
- 27) 川田信一郎他. 水稲の冠根始原体における organigation, とくに出根までについて. 日作紀, **44**: 438-457 (1975).
- 28) 川原治之助他. 稲の形態に関する研究 第3報. 葉・穂・稈の伸長の相互関係および稈の分裂組織について. 日作紀, **37**: 372-383 (1968).
- 29) 川原治之助他. イネにおける光合成産物の転流系の構造と機能. 農林水産会議事務局. 物質回定 **10**: 1-190 (1986).
- 30) KONINGS, H. et al. Promotion and inhibition by plant growth regulators of aerenchyma formation in seedlings root of Zea Mays. *Physiol. Plant.*, **60**: 309-314 (1984).
- 31) KONO, Y. et al. Comparison of growth responses to waterlogging of summer cereals with special references to rooting ability. *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.*, **57**: 321-331 (1988).
- 32) 玖村敦彦他. 耕地生態系の物質循環に関する研究 (5) 炭素のターンオーバーと作物から土壌への有機物の経根の供給. 日作紀, **46** (別2): 77-78 (1977).
- 33) 黒田栄喜他. 水稲個葉の光合成活性と品種間差異第4報生育各期の出液速度および通気圧の新旧品種群の差異について. 日作紀, **53** (別1): 164-165 (1984).
- 34) LAING, H.E. Effect of concentration of oxygen and pressure of water upon growth of rhizomes of semi-submerged water plants. *Bot. Gaz.*, **102**: 712-724 (1940).
- 35) LUXMORE, R. T. et al. Oxygen diffusion in the soil-plant system. *Agron. J.*, **62**: 317-332 (1970).
- 36) 前田英三. 作物の器官形成と組織分化における形態と機能. 日作紀, **54**: 89-100 (1985).
- 37) MENDELSSOHN, I. A. et al. Oxygen deficiency in *Spartina alterniflora* roots. Metabolic adaptation to anoxia. *Science*, **214**: 439-441 (1981).
- 38) 三石昭三. 水稲の中茎から生ずる根の形態について. 日作紀, **43** (別2): 217-218 (1974).
- 39) 根本圭介他. 水稲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**: 352-358 (1986).
- 40) 根本圭介. 水稲における茎の発育に関する研究. 東京大学学位論文: 1-109 (1988).
- 41) 三井進午他. 作物の養分吸収について. 日植生理学報, **2**: 123-131 (1962).
- 42) 長井 保他. 根の特性からみた栽培稲品種 IV 根の鉄被膜量について. 日作紀, **28**: 4-6 (1959).
- 43) 中山治彦. 稲根のガスについて. 農及園. **34**: 1349-1351 (1959).
- 44) 野島数馬他. 水田における透水が水稲の生育に及ぼす影響. 日作紀, **29**: 341-344 (1961).
- 45) 王喜本他. イネの倒伏に関する研究 第4報 節間の強度と葉鞘の補強作用について. 日作紀, **57** (別2): 79-80 (1988).

- 46) 太田 顕他. 暖地型牧草の耐湿性の草種間差 通気圧の測定. 日草誌, **28** (別): 17-18 (1982).
- 47) OKA, H. et al. The ancestors of cultivated rice and their evolution. 国立遺伝学研究所出版物: 1-362 (1980).
- 48) 岡島秀夫. イネの栄養生理. 農文協: 1-205 (1977).
- 49) VAN RAALTE, M. H. On the oxygen supply in rice roots. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, **50**: 99-114 (1940).
- 50) RUSSEL, R. S. Response of plants to waterlogging and anaerobic soil condition. Letcombe laboratory. *Ann Rept.*, 64-79 (1976).
- 51) 佐々木 喬. 空気の供給を制限せる場合における水稲種子の異常発芽について (予報). 日本農会報, **228**: 101-102 (1929).
- 52) 佐藤 庚. 稲の根による水中溶存酸素消費に関する1・2の観察. 日作紀, **21**: 16-17 (1952).
- 53) 佐藤健吉他. 稲の根の呼吸特に水中溶存酸素の消費について. 日作紀, **14**: 219-226 (1943).
- 54) 菅 洋. 作物の発育生理. 養賢堂: 1-374 (1979).
- 55) 田嶋公一. 作物の環境ストレス耐性の生理. 生化学 (1). 農及園, **62**: 1233-1239 (1987).
- 56) 高橋 清他. 水稲節間の伸長機構に関する研究 (第2報). 日作紀, **41**: 437-442 (1972).
- 57) 高橋成人. イネの生物学. 大月書店: 1-214 (1982).
- 58) 上埜喜八他. アジア栽培稲の生態型分化. V. Buluに見られる育苗時の根の伸長方向の特異性について. 遺伝学雑誌, **37**: 252-253 (1987).
- 59) VLAMIS, J. et al. Effect of oxygen tentation on certain physiological responses of rice, barley and tomato. *Plant Physiol.*, **19**: 33-51 (1944).
- 60) 山田 登他. 作物の呼吸作用に関する研究. 第6報. 日作紀, **22**: 55-56 (1954).
- 61) 山田 登他. 早期及び晩期栽培水稲の生育相. 農及園, **31**: 769-774 (1956).
- 62) 山口 隆他. 飼料作物の過湿に対する生態変異. 通気組織系の発達良否より見たる飼料作物の耐湿性. 日作東海支部報, **65**: 49-50 (1972).
- 63) YAMAUCHI, A. et al. Comparison of the capacities of waterlogging and drought tolerances among winter cereals. *Proc. Crop Sci. Soc. Jap.*, **57**: 163-173 (1988).
- 64) 山崎耕宇他. 水稲の主茎における葉・茎・根の形態的推移とその相互関係. 日作紀, **55**: 230-236 (1986).
- 65) 山崎 伝. 畑作物の湿害に関する土壌化学的並に植物生理学的研究. 農技研報. B. 1: 1-92 (1952).

補遺: 通気組織の形成部位については, P. B. KAUFMAN (phytomorphology 9: 382-404, 1959), 節間伸長と冠根の出現については, 川島 (日作紀 54 (3) 220-225, 1985) の優れた業績がある。両者とも見落していた重要な参考文献である。