

ネパール産トウモロコシにおける 支柱根の形成と系統間変異

南 峰 夫

信州大学農学部生物資源生態学講座

Variation of brace root development in Nepalese maize (*Zea mays* L.)

Mineo MINAMI

緒 言

イネ科作物は地下部の節近傍部から節根 (nodal root) または冠根 (crown root) と呼ばれる一次根を出して根系を形成する。トウモロコシでは節の直上部, すなわち節間の下端部から一次根を出す, ししば地上部の節間下端部からも出根し, 支柱根 (brace root, prop root) と呼ばれ, 地中根とともに根系を構成する。

支柱根の働きについては植物体を支えるとともに養水分の吸収を行う (浦野1963) とされてきたが, 従来のトウモロコシの根に関する報告は地下部のみを扱ったものばかりで, 支柱根に注目したものはほとんどみられず, その生理生態的性質については十分解明されてこなかった。この理由の一つは支柱根形成についての大きな変異が得られなかったことであろう。筆者は耐倒伏性育種の観点から支柱根に注目し, 支柱根数と根系の物理的強度の関係ならびに栽培条件による支柱根出根数の変化について検討してきた (南・俣野1985)。

一方, 支柱根は出穂期前後に出根, 伸長して著しく太い二次根を多数分岐し (山崎・帰山1983), それらは最も新しく形成された若い根であることから, 出穂後の登熟期における養水分吸収に重要な働きをしていることが指摘されている (ALDRICH et al. 1975)。

したがって, 支柱根の形成に関与する要因あるいは品種系統間差を明らかにしておくことが耐倒伏性だけでなく多収性育種の立場からも必要である。

本報では以上のような観点から支柱根の出根に大きな系統間変異の観察されたネパール産トウモロコシを供試して, 支柱根出根要素数の系統間差, ならびに個体内の部位別の支柱根数の変化と生育諸形質の関係を調査し, 支柱根形成に関与する要因について考察した。

材料及び方法

供試材料はIBPGR (国際植物遺伝資源理事会) が1985年にネパール国から収集したトウモロコシ86系統 (南ら1988) と, 比較として日本在来系統14系統を用いた。

1986年5月15日に信州大学農学部附属農場において, 1列1系統20個体を播種した。栽植密度はうね幅90cm, 株間20cm (55,600本/ha) で, 施肥量はN, P, Kそれぞれ120, 120, 90 kg/haとし, その他の栽培管理は慣行法で行った。なお培土は行わなかった。

調査は10月下旬に行い, 根系の記載には要素 (shoot unit 川田ら 1963) の概念を用いた。この概念によれば, 従来の第n節根は第n+1要素根に相当する。

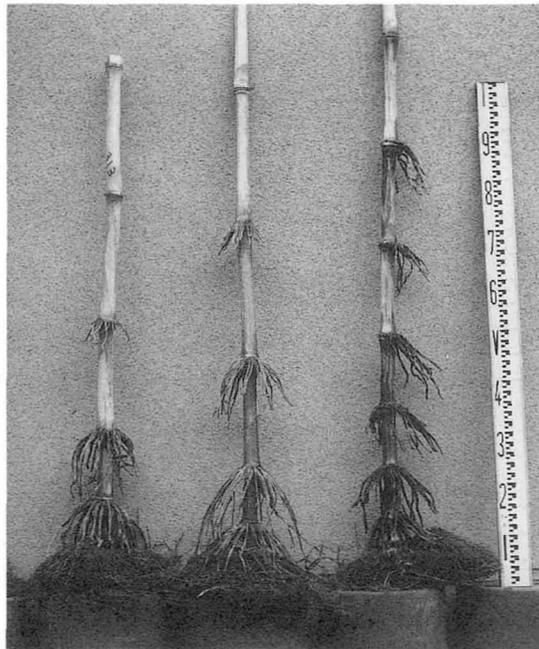
支柱根は出根基部が地上部に露出しているものとし、1 cm以上伸長したものを発達支柱根、長さが1 cm以下及び根原基のふくらみが肉眼で確認できるものを未発達根として計数し、両者の合計を根原基形成数とした。さらに発達支柱根のうち、伸長して地中まで到達して根としての機能を果たしているものを有効支柱根、途中で生育を停止し、根の機能を果たしていないものを無効支柱根とした。また、発達支柱根が1本以上ある要素を支柱根出根要素、未発達支柱根だけの要素を未発達支柱根要素とした。

まず全系統について支柱根出根要素数、及び有効支柱根出根要素数を1系統7～16個体調査した。次に支柱根の形成に差の観察された6系統を選び、各系統5ないし6個体を掘り取り、地下部から地上部までの要素別の根原基形成数とその発達程度、ならびに節間長と節間中央部の稈直径（長径、短径）を測定した。

結果及び考察

支柱根出根要素数の系統間差

ネパール産トウモロコシ86系統の支柱根出根要素数は系統平均値で0～4.8の変異巾がみられ、系統間差が認められた（第1表）。また個体別にみた場合には最高で地上部第6要素、約90cmの高さからの支柱根の出根が観察された（第1図）。これらのうちで地表面に到達し、地中に伸入した有効支柱根の出根要素は系統平均値では地上部第2要素が最高で、個体別では第3要素まで観察されたが、それ以上の要素では全て無効支柱根で、根としての機能を果たしていなかった。



第1図 ネパール産トウモロコシにおける支柱根形成の系統間変異

一方、日本産系統の出根要素数は0.1~1.7で、変異の幅、最高値ともにネパール産系統より小さかった。しかし、日本産系統の供試系統数は少なく、絹糸抽出期まで日数をはじめ、生育諸形質の変異幅もネパール産系統より小さいことから、単純に比較することはできないと考えられる(第1表)。そこで支柱根出根要素数と生育諸形質の相関関係を検討した(第2表)。

ネパール産系統では支柱根出根要素数と絹糸抽出期まで日数の間で高度に有意な正の相関関係が認められた。また相互間及び絹糸抽出期と正の相関関係がみられた稈長、葉数、稈径、及び子実収量との間にも有意な正の相関が認められ、晩生長稈で葉数の多い系統ほど支柱根出根要素数が多い傾向が認められた(第2図)。

第1表 支柱根出根要素数と諸形質の系統間変異(系統平均値)

由 来	支柱根出根要素数		稈長 cm	葉 数	稈 径 mm	子実収量 kg/ha	絹 糸 期 まで日数	
	全要素	有効根 ¹⁾						
ネパール	平均	1.4	1.0	236	19.8	17.0	5430	92
	最高	4.8	2.0	369	27.8	21.5	9080	125
	最低	0	0	97	10.8	10.8	1030	67
日 本	平均	0.8	0.7	215	19.1	17.2	6210	93
	最高	1.7	1.6	316	21.8	21.4	10890	102
	最低	0.1	0.1	150	13.4	10.8	2170	81

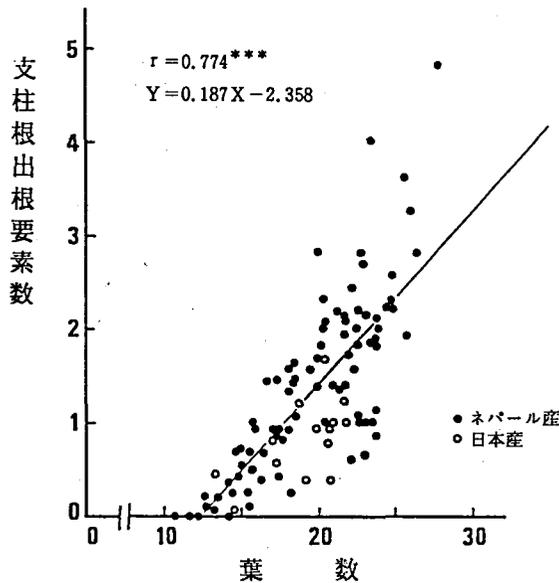
1) 有効支柱根を持つ要素数

第2表 支柱根出根要素数および諸形質間の単相関係数¹⁾

形 質	支柱根要素数	稈 長	葉 数	稈 径	子実収量	絹糸日数
支柱根要素数	---	0.722***	0.793***	0.664***	0.562***	0.813***
稈 長	0.518	---	0.856***	0.849***	0.696***	0.736***
葉 数	0.589*	0.679**	---	0.732***	0.729***	0.938***
稈 径	0.519	0.535*	0.290	---	0.639***	0.615***
子実収量	0.450	0.779**	0.509	0.726**	---	0.620***
絹糸まで日数	0.410	0.298	0.593*	-0.176	-0.046	---

1) 右上:ネパール産(n=86), 左下:日本産(n=14)

2) *, **, *** : 5, 1, 0.1%水準で有意



第2図 葉数と支柱根出根要素数と関係

藤井・田中(1959)はトウモロコシで2葉の出葉と1節からの出根が同調して進む規則性を報告しており、晩生系統ほど葉数が多く、したがって出根要素数も多くなる。しかし地下部出根要素数はほぼ一定であることから(第3図)、上位出根要素は地上部に現れ、その結果として晩生系統ほど支柱根出根要素数が多くなるものと推察される。

また、日本産系統ではネパール産系統と同様に支柱根出根要素数と生育諸形質との間に正の相関係数が得られたが、その係数は小さく、有意となったのは葉数だけであった。

これは供試系統の変異巾が小さかったことに起因すると考えられ、極早生から極晩生系統まで供試系統を増やして再検討する必要があるが、葉数との間で有意な相関が認められたことは上述の推測を裏付けるものであろう。

以上のことから支柱根出根要素数は葉数(全要素数)、あるいは葉数を規定する絹糸抽出期まで日数により基本的に決定されていると考えられる。

地下部と地上部出根要素数の系統間変異

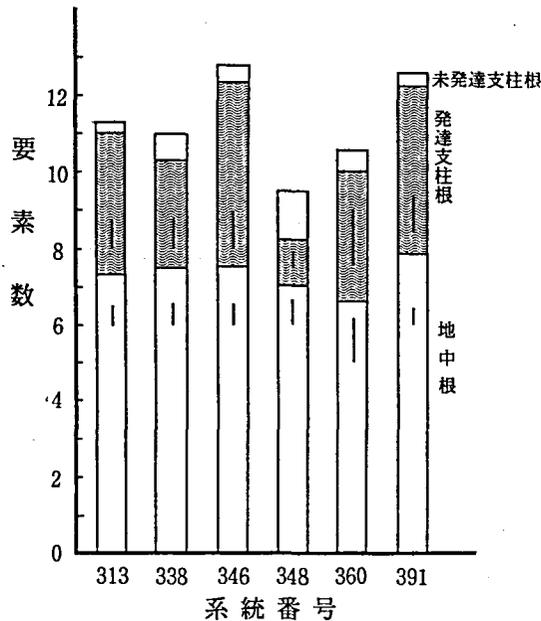
ネパール産トウモロコシは上述した様に支柱根出根要素数に大きな変異が観察されたが、系統間差を解析して行くためには地下部と地上部の出根要素数の関係を明らかにしておく必要がある。そこで6系統について地下部と地上部の出根要素数の関係を検討した。

これら6系統の絹糸抽出期まで日数は95日から105日までの変異があり、個体内における根原基の形成は第8要素までから最高第15要素まで観察された。しかし、地下部の要素数は大部分が7または8で、分散分析の結果、有意な系統間差は認められず(第3表)、また系統内変異も小さく、ネパール産トウモロコシの地中根要素数はほぼ一定と推測される(第3図)。したがって、今後支柱根出根要素数の系統間差を論議する上で、地中根要素数との関係は考慮しなくてもよいと考えられる。

第3表 ネパール産トウモロコシの出根要素数に関する分散分析表

変動因	自由度	平均平方		
		地中根要素数	支柱根要素数	全出根要素数
系統	5	0.945	9.906***	13.893***
誤差	28	0.440	0.865	1.225

1) *** : 0.1%水準で有意

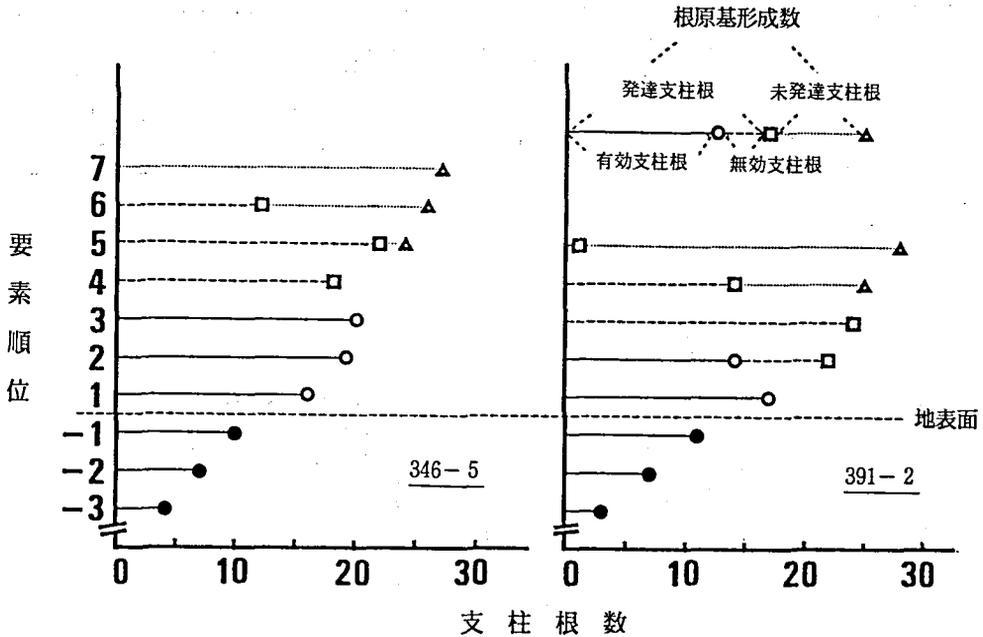


第3図 地下部と地上部出根要素数の系統間変異
図中の縦線は標準偏差を示す

他方、地上部の出根要素数、すなわち支柱根出根要素数は1.2~4.8で、0.1%水準で有意な系統間差が認められた。その結果として、全出根要素数も有意な系統間差が認められた(第3表)。また、未発達根(根原基)だけを形成した要素数は0.3~1.5で、系統間差が見られたが、系統内変異が大きく、統計的に有意な差とならなかった。

個体内要素別の支柱根数の変化

個体内では上位要素になるほど根原基数が多くなることが全個体で共通して認められた。しかし、地上部要素の根原基形成数は系統内個体間で大きな変動が見られ、系統平均値として示すことは不相当と考えられた。そこで、第4図に調査個体の具体例を示して、個体内要素別の变化について述べる。

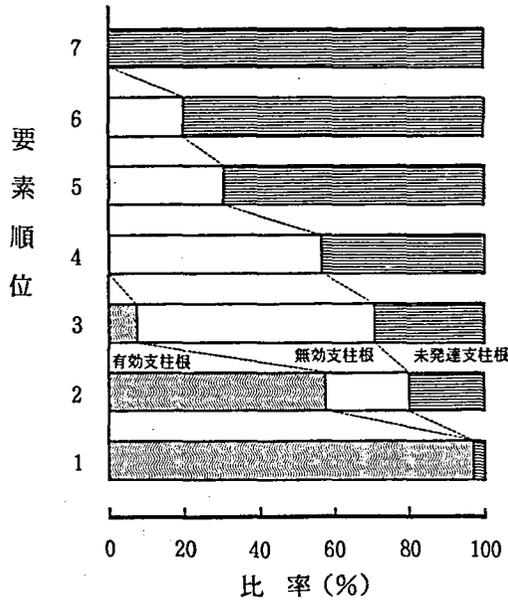


第4図 根原基形成数と発達の個体内要素による変化
要素順位は地表面から上に数えた

系統346の個体5では地上部第7要素まで根原基の形成が観察され、根原基形成数は上位要素ほど多かった。そのうち第1～4要素は全根原基が発達支柱根となったが、第5要素では伸長せずに未発達根の状態にとどまるものが出現し、第6要素ではさらに発達支柱根が減少し、第7要素では未発達支柱根のみとなり、発達支柱根数は第5要素で最高となった。しかし有効支柱根は第3要素までで、第4要素以上ではみられず、有効支柱根数は第3要素が最高であった。391-2では地上部第5要素まで根原基の形成と発達支柱根がみられ、上位要素ほど根原基数は多かった。しかし、その発達伸長は上位要素ほど不良で、第4、5要素は未発達根が多く、発達支柱根数は第3要素で最多となった。また有効支柱根は第2要素まで観察されたが、第2要素の一部は無効支柱根となり、有効支柱根数は第1要素が最も多かった。

このように系統及び個体間で変動はあるが、根原基形成数は地中から地上部までを通じて要素順位が高くなるほど多くなっていた(第4図)。

一方、根原基の発達は上位要素ほど悪く、6系統全個体の平均としてみると、地上部第1、2要素で形成された根原基はそれぞれ95、80%が発達支柱根となり、その全部、または大部分が有効支柱根となるのに対し、第3要素では根原基の70%が発達支柱根となるが、有効支柱根は10%以下であった。さらに第4要素以上の上位要素では発達支柱根の割合が減少し、伸長せずに未発達根の状態にとどまるものが大部分となり、第7要素まで未発達支柱根の形成が観察された(第5図)。

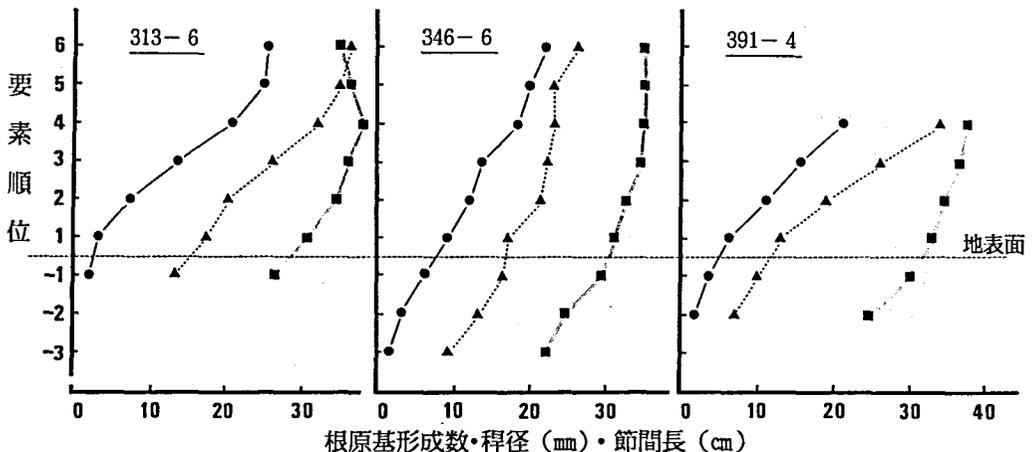


第5図 支柱根発達程度の要素による変化
要素順位は地表面から上に数えた

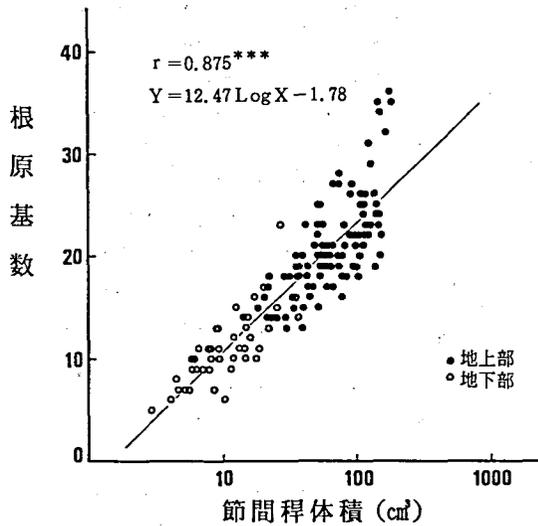
これらの結果として、発達支柱根数はそれぞれの個体の最上位根原基形成要素の1ないし2つ下の要素で最多となり、有効支柱根は地上部第3要素以下でのみ認められた。この要素別の発達支柱根数の変化は山崎・帰山(1982)、南・俣野(1985)の報告と一致した。

支柱根数と稈形質の関係

次に各要素における根原基形成数と稈形質の関係を検討すると、地下部の要素についてすでに報告されている、根数と稈直径、及び節間長との密接な関係(MARTIN and HERSHEY 1935, 山崎・帰山1982)が、地上部の要素においても認められ、各要素における根原基形成数と稈直径、節間長は対応した変化が観察された(第6図)。



第6図 根原基形成数(▲)と稈径(■), 節間長(●)の個体内要素による変化
要素順位は地表面から上に数えた



第7図 節間稈体積と根原基数形成数の関係

そこで、両形質から産出した節間稈体積 ($= 1/4 \times \pi \times \text{稈長径} \times \text{稈短径} \times \text{節間長}$) と根原基数形成数の関係を検討したところ、各系統内及び全系統の地下部、地上部を通じて、根原基数形成数と節間稈体積の対数変換値の間に高度に有意な正の相関関係が認められ、各要素を構成する節間稈体積と根原基数形成数の間に密接な関係があると考えられた(第7図)。

山崎・帰山(1982)は主として地下部の観察から根と稈形質の関連を認め、要素の考え方をを用いて両者の関係を説明している。すなわち各要素を構成する器官である節間と根が相互に密接に関連を持って発育することによるものであり、本実験の結果はそれがさらに地上部の上位要素まで適用されることを示すものと考えられる。また、系統内だけでなく系統間を通じて有意な相関関係が認められたことは興味深い。

結 論

以上の結果を総括すると、支柱根出根要素数は葉数(全要素数)により、また各要素における形成根原基数は節間稈体積により決定されると考えられ、ネパール産トウモロコシにおける支柱根形成の系統間変異は、出穂期とそれともなう栄養生長量の大きな系統間変異に起因していた。しかし、同じ葉数の系統間においても差が見られることから(第2図)、これらとは別の支柱根形成を支配する遺伝的要因が存在する可能性も考えられる。

また、上位要素の支柱根の伸長が低位要素にくらべて悪いこと、より上位の要素では根原基の形成さえも認められないことの原因として、上位要素における支柱根原基の分化と発達時期が、上位節間の急激な伸長及び生殖器官の発達時期と競合していることが考えられる。さらに同一品種内でも栽培条件により支柱根数に差が観察されることから(南・俣野1985)、その分化と発達は根原基分化時またはそれ以後の植物体の栄養生理学的条件により影響されると思われる。

今後これらの点について明らかにし、育種的、耕種的に支柱根の発達を制御可能にすることが耐倒伏性だけでなく、収量の改善にも寄与するものと考えられる。

摘 要

1. トウモロコシの支柱根形成に関与する要因を明らかにし、育種的操作を行なうための基礎として、支柱根の多く観察されたネパール産トウモロコシを供試して、支柱根出根要素数の系統間差、ならびに個体内要素別の支柱根数の変化と生育諸形質の関係を調査し、支柱根の分化と発達に関与する要因について考察した。
2. 支柱根出根要素数には大きな系統間変異があり、絹糸抽出期まで日数、稈長、及び葉数と有意な正の相関関係が認められ、晩生長稈で葉数の多い系統ほど支柱根出根要素数が多かった。
3. 要素別の根原基形成数は地下部から地上部まで要素順位が高くなるにつれて多くなり、各要素の根原基形成数と節間稈体積の対数値の間に高度に有意な正の相関が認められた。しかし、上位要素ほど形成された根原基の発達が悪く、未発達根の状態でとどまるものが多かった。
4. 以上の結果から、支柱根出根要素数は葉数（全要素数）により、また要素別の根原基形成数はその節間稈体積により決定され、その発達は根原基分化時、またはそれ以後の植物体の栄養生理学的条件により影響されると考えられた。

引用文献

- 1) ALDRICH, S. R., W. O. SCOTT, and E. R. LENG 1975 Modern corn production 2nd edit. : 5-7 A & L Publications, Illinois.
- 2) 藤井義典・田中典幸 1959 トウモロコシの根における生育の規則性 日作紀28 : 217-218
- 3) 川田信一郎・山崎耕字・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
- 4) MARTIN, J. N., and A. L. HERSHEY 1935 Ontogeny of the maize plant. The early differentiation of stem and root structures and their morphological relationships. Iowa State Coll. J. Sci. 9 : 489-503
- 5) 南 峰夫・俣野敏子 1985 トウモロコシの1次根数の品種間差と栽培条件による変動について 日作紀54 別冊1 : 224-225
- 6) _____・高田 健・橋口 靖・氏原暉男 1988 ネパールにおけるトウモロコシの分化と適応 3. 諸形質の地域間差 育雑38 別冊1 : 442-443
- 7) 浦野啓司 1963 作物学体系 第3編雑穀編I トウモロコシ : 1-3 養賢堂
- 8) 山崎耕字・埴山長憲 1982 トウモロコシ根系を構成する1次根の外部形態およびその伸長方向 日作紀51 : 584-590
- 9) _____・_____ 1983 トウモロコシにおける1次根の直径と2次根の形成 日作紀52 : 59-64