

## 根系の構造

名古屋大学農学部 山内 章

### [根系構造の遺伝的変異]

植物を対象とする研究において、構造あるいは形態と機能の問題は、古くてしかも現代的な中心課題の一つである。それは、ミクロには分子のレベルから、マクロには植物群落のレベルにまで当てはまる。植物根系の構造が調べられるのは、個々の研究が直接機能を問題にしているか否かにかかわらず、多くの研究者が、根系の構造がその機能と密接に関連していると考えているからであろう。

植物の根系が生育する土壌の環境は、地上部の環境と比べはるかに複雑で、また不均一でさらに地域性に富んでいる。そのことは、土壌の物理的、化学的環境を正確に測定することがきわめて困難であることと無関係ではない。

根系構造研究では、根系構造において遺伝的変異（種間変異、品種間変異）が存在することが大前提である。当然のことのように思われるが、植物根系の構造は、土壌硬度、養水分条件、温度、三相分布などによって大きく変わる。そして、土壌環境条件によって変幻自在にその姿を変える根系を見ていると、種、あるいは品種特有の根系構造がいったい存在するのだろうかという疑問が湧いてくる。その点について、Hellriegel (1883) は、「Every species of plant follows its own architectural idea in the construction of its roots, in the same way as it does the construction of above-ground parts」と述べている。また、長井と広田 (1958) も同様に、「地上部に草型があるが地下部にも根型があるはずである」としている。

実際、この分野でこれまで数多くの実証的な研究が行われ、有名なWeaver (1926) の「Root development of field crops」を初めとし、いくつかの総説や著作が出版されてきた（例えば、WeaverとBruner 1927; TroughtonとWhittington 1969; 苜住1979; O'TooleとBland 1987）。これらの文献の著者は、植物の根系構造には遺伝的変異が存在することに肯定的な結論を出している。

ただし、Cannon (1949) も述べているように、根系構造の特徴に基づいて、例えば種を同定することはたいへん難しい。言い換えると種固有の根系を定義することは困難であるということである。これは地上部諸器官とは対照的である。

したがって、これまでの根系研究においては、異なる（品）種について、同一あるいはそれに近い条件で生育した根系を比較するか、あるいは同一（品）種をいくつかの異なる環境（とくに土壌）条件下で生育させその反応を調べるか、いずれかの方法で相対的に比較することによって、それぞれの（品）種の特徴を明らかにしてきた。

### [根系構造の類型化]

植物根系は、一般には、主根型根系とひげ根型根系に大きく分けられている。主根型は、裸子植物と双子葉植物に見られるもので、幼根が発達した主根とそこから発生する側根が2次生長し、それらが主体となって根系が形成される。それに対し、単子葉植物はひげ根型根系を形成する。この根系においては、生育初期には主根型根系の主根に相当する種子根が発達するが、生育が進むにつれて茎から順次節根（不定根）が発生する。成熟した植物体では節根が根系の主要な部分を構成する。種子根・節根ともに側根を発生させるが、主根型のように2次肥大はしない（RendigとTaylor 1989）。

このように大きくは2つの型に分けられるが、実際にはそれぞれの型においても非常に変異が大きく、両者は連続的である（RendigとTaylor 1989）。そこでとくに根系の外部形態を基準にして、様々な根系の類型化の試みがなされてきた。自然植生や樹木の根系の類型化については、国内外の研究に関する詳細な総説が苜住（1979）によって書かれているので、個々の類型化の内容についてはここでは触れない。

それらの多くは外部形態の中でも、主根と側根、あるいは顕著な2次生長をするものについては、太い根と細い根の組合せによって決定される根系構造の基本的な枠組み、および、それらの垂直・水平方向の分布を基準にして根系構造の性格づけを行っている。また、構造と機能との関連を問題にしているものでは、群落における植物の繁殖戦略、養水分の競合、集養水分能力などの面からその意義を検討している。苜住（1979）によれば、

根系型と分類学上の単位とはおよその対応関係は認められるが、詳細に検討すると不一致な点もかなりあるとしている。

一方、農作物に目を転じてみると、根系の型の類型化を企図した研究は極めて少ない。例えば多くの研究蓄積があるイネについて見ても、著者の知る限りでは長井と広田（1958）の研究があるのみである。彼らは栽培種265品種の根系を観察し、根径と根色の組合せによって3つの根型に分類し、また地上部諸特性、還元培地抵抗性ととの関連性を検討した。また、マメ科作物についても数例報告されているにすぎない。その中で、田中（1977）の研究は特記されるべきである。田中はとくに根系の形成過程に注目し、分枝習性および主根の肥大生長のパターンから3つの型に類型化した。

また、根系構造の定量的解析に関しては多くの研究があり、その一部はTaylorとTerrell（1982）によって要領よくまとめられている。

#### [根系構造の捉え方]

根系構造をその機能的意義（とくに養水分吸収）の面から捉えるのに、Bray（1954）の提出した考え方は極めて有効である（岡島 1976）。Brayはリービッヒの提案した「最小養分律」とミッチェルリッヒの「収量遅減則」の矛盾を説明し、それらを統一的に理解するために、根系構造を考慮することの重要性を初めて指摘した。彼は作物の根系構造を、根系吸収帯（いわゆる根域にほぼ相当するもの）と根圏吸収帯（根の表面積に密接に関連する）の2つに分けて考えた。水や土壤中での移動性の大きい養分吸収については、それらの濃度と総量が作物の生育を規制するので、根系吸収帯の大きさが重要な要因となり、リービッヒの最小養分律が適用できるとした。一方、例えばリンのように移動性の小さい養分では、根圏吸収帯が養分吸収の制限要因となる。この場合はその養分の量のみならず、根が伸長してリンを獲得する必要があるため、根の生長に関する要因も養分吸収さらには作物体全体の生育を制限することになるので、収量遅減則が当てはまるとした。

ひげ根型根系を有するイネ科作物について考えてみると、根系吸収帯の大きさは基本的には茎から発生する節根の長さや伸長方向によって決まる。従って、この点に注目した根系構造の解析の研究もいくつか行われてきた（山崎と帰山 1982；Nakamotoら 1991）。根系を構成する根は、側根も含めて一般に考えられているような強い屈地性を示すものはむしろ少なく、大部分の根は土壤中を様々な角度で斜走する（川田・片山 1976；川田ら 1980；RansonとMoore 1983；Oyanagira 1991）。

一方、根圏吸収帯の構造は側根の発達程度によって大きく規定される。有名なDittmer（1937）の90日齢のライムギの測定例によると、その根系は主根（種子根・不定根）143本、側根（第1次から第3次側根までの合計）3,480,629本から構成され、根系全体の長さは約623km、全表面積は237㎡に達した。この膨大な根系の形成は、単にライムギだけの特徴ではなく、イネ科作物、あるいは他の作物にも共通したものであることはWeaver（1926）の研究によっても支持される。

Dittmerの測定値に基づき試算すると、全根長および全表面積の中で側根は両者とも99%以上を占めることになる。筆者ら（Yamauchiら 1987a）が播種後1カ月のイネとトウモロコシについて測定した結果、イネでは側根が根系全体に占める割合は長さで96%、表面積で77%、トウモロコシではそれぞれ95%、88%に達することが明らかとなった。成熟期のイネで測定した例によると（川島 1988）、側根が長さで97%、表面積で76%を占めた。また、播種後32日目のダイズではそれぞれ99%と98%であった（Kono et al. 1987a）。これらの結果より、側根が根圏吸収帯の実質的な構成要素であることは明らかである。

圃場での根系の発達を定量的に調べる際によく用いられる指標として、根長密度（単位土壌体積当りの根長）がある。これは根系機能と密接に関係すると考えられており

（UpchurchとTaylor 1990）、ライン交差法（Newman 1966, Tennant 1975）、およびその原理を応用したルートスキャナー（Richardsら 1979）の普及によって根長測定が容易になり、多くのデータが蓄積されつつある。そして、上に述べた根系構成における側根の地位を考慮すれば、根長密度はほとんど側根を測定していることになる。

以上のような視点から見ると、イネ科作物のようなひげ根型根系においては、主として節根が根系の枠組み（フレームワーク）を造り、その間の土壌空間に側根によるネットワ

ークが形成されていると理解できる。そして、実質的な養水分吸収機能は側根が担い、節根は、側根を土壤中に配置し、吸収・生合成された物質を地上部に輸送する役割を担っていると考えることができよう。

筆者らはこの考え方にに基づき、その起源、栽培地域、生態型の異なるイネ科作物13種（夏作物は1カ月齢、冬作物は4カ月齢）の根系構造を比較・解析した（Yamauchiら 1987b）。その結果、節根数が多く、その中の比較的多くが縦方向に伸長し、形成される根域は小さいが、その小さな根域に多数の短い側根がネットワークを形成する根系と、節根の中に土壤空間を斜走するものが比較的多く、大きい根域を形成し、数は少ないが長い側根がネットワークを形成する根系に大きく分けうることを提唱した。前者の根系を、比較的小さい土壤空間に多くの根系構成要素が分布するという意味で“集中型根系”，それとは対照的に後者を“分散型根系”と呼んだ。

さらにこれとは別に、これらの作物を湛水、適湿、乾燥条件下で生育させ、乾物生産、子実生産、水利用効率を指標に、耐湿性・耐旱性の程度を比較検討した（Konoら 1987b；Yamauchiら 1988）。その結果、集中型根系を有する作物は相対的に耐湿性に優れ、逆に分散型根系を有する作物は耐旱性が大きいという対応関係を認めた。このことは、これらの作物の生態型、具体的には不適土壤水分条件に対する耐性あるいは適応性における根系構造の意義を示唆していると考えられるが、この対応関係を因果関係として実証するにはさらに多くの研究の積み上げが必要である。

本小論では根系構造の捉え方として、主として養水分吸収における機能的意義との関連から議論を進めてきた。しかし、よく知られている様に植物の根系は他に様々な機能を果たしている。例えば、植物体の支持において根系構造が重要な意味をもっていること（Kahn 1986）は容易に想像できる。また隣あつた植物間の相互作用に根系構造が深く関与していると考えられるが、それに関しての定量的な研究はほとんどなされていない（Gregory 1987）。さらに、土壤空間で生活する他の様々な生物との相互関係、生長調節物質を始めとするいくつかの物質の生合成、そして吸収・生合成した物質の地上部への輸送にも、根系構成要素の発達程度およびそれらの土壤中での空間配置が関係する可能性が考えうるが、それらはすべて今後の研究課題である。

#### 【まとめ】

根系研究は労力、時間、費用が多くかかりたいへんであると言われる（Böhm 1979）。確かにそれは事実である。そのため統計処理に耐えるだけのデータを取ることも困難な場合が多い。その中で、先にも述べたようにルートスキャナーの開発や、コンピュータ画像解析等の利用により、根を計測する過程はかなり改善されてきたと言えよう。

筆者は根系研究の最大の問題点は、個々の根系構成要素の形態と生理的な機能の理解を基礎とした、根系構造の機能的意義の理解がじゅうぶんでないまま、データのみが積み上げられている点にあると考える。それが解明されれば、構造をどのような視点から解析すればよいかという道筋がおのずと明らかになるはずである。その時点では、例えば数を測るのか、長さが必要なのか、あるいは他のパラメーターを考慮する必要があるのかという判断ができる。そうなれば、他に有効な手段がなければ、どんなに時間がかかろうが、直接肉眼で計測することも含めて、とにかく後は測るだけである。

また、従来のように、根系構造を程度の差こそあれ次元別に分解して、数、長さ、重量などの指標を用いて定量的に記載する方法以外に、トポロジーを応用して解析する方法（Fitter 1991）や、フラクタル解析（Tatsumiら 1989）などが提案されており、将来発展することが期待される。Tatsumiら（1989）の考案したフラクタル解析は、改良根箱・ピンボード法（Konoら 1987c）で採取した根系を、そのままコンピュータ画像解析にかけてフラクタル次元を求めることができ、計測は極めて簡便である。しかし、これらの方法で解析、記載された根系構造の機能的意義の解釈については今後の研究に待つところが大きい。

個々の根系構成要素の解明から根系全体の機能を再構築して理解するまでにはまだかなりの努力を必要とする。はたしてそれが可能かという疑問も残る。しかし、地上部の研究でみると、例えば光合成に関する基礎的な研究とそれに関連する精密な環境測定技術に始まり、圃場における植物群落の構造解析に至る研究が“草型”の概念を生み出し、「緑の

革命」をもたらした。確かに先に述べたように根を取り巻く環境は、地上部の環境に比べはるかに複雑であり、しかも土壤中に生育する根の機能を調べるのはたいへん困難である。しかし、根系の構造と機能の研究が作物の遺伝的改良および栽培技術の進歩に具体的に貢献した時、第2の「緑の革命」が可能になるかもしれない。そこで目指されるものは、収量性の飛躍的向上というよりも、むしろ限られた資源、あるいは不良環境のもとでも安定的で高い収量を保障するような作物生産である。

#### 【引用文献】

- Bray, R. H. 1954. *Soil Sci.* 78:9-22.
- Böhm, W. 1979. *Methods of studying root systems.* Springer-Verlag, Berlin. 1-188.
- Cannon, W. A. 1949. *Ecology.* 30:542-548.
- Dittmer, H. J. 1937. *Am. J. Bot.* 25:654-657.
- Fitter, A. H. 1991. In D. Atkinson ed. *Plant root growth.* Blackwell Scientific Publ., Oxford. 229-243.
- Gregory, P. J. 1987. In P. J. Gregory et al. eds. *Root development and function.* Cambridge University Press, Cambridge. 147-166.
- Hellriegel, H. 1883. Troughton and Whittington (1969) より引用.
- Kahn, B. A. 1986. *HortSci.* 21:960-963.
- 苧住昇 1979. 樹木根系図説. 誠文堂新光社, 東京. 357-426.
- 川島長治 1988. 日作紀. 57:26-36.
- 川田信一郎・片野学 1976. 日作紀. 45:471-481.
- 川田信一郎ら 1980. 日作紀. 49:301-310.
- Kono, Y. et al. 1987a. *Jpn. J. Crop Sci.* 56:597-607.
- Kono, Y. et al. 1987b. *Jpn. J. Crop Sci.* 56:115-129.
- Kono, Y. et al. 1987c. *Environ. Control in Biol.* 25:141-151.
- 長井保・広田秀憲 1958. 日作紀. 27:217-220.
- Nakamoto, T. et al. 1991. *Jpn. J. Crop Sci.* 60:543-549.
- Newman, E. I. 1966. *J. Appl. Ecol.* 3:139-145.
- 岡島秀夫 1976. 土壤肥沃度論. 農文協, 東京. 58-66.
- O'Toole, J. C. and W. L. Bland 1987. *Advances in Agronomy.* 41:91-145.
- Oyanagi, A. et al. 1991. *Jpn. J. Crop Sci.* 60:312-319.
- Ranson, J. S. and R. Moore 1983. *Am. J. Bot.* 70:1048-1056.
- Rendig, V. V. and H. M. Taylor 1989. *Principles of soil-plant inter-relationships,* McGraw-Hill, New York. 37-77.
- Richards, D. et al. 1979. *Plant and Soil.* 52:69-76.
- 田中典幸 1977. 佐賀大農学彙報. 43:1-83.
- Tatsumi, J. et al. 1989. *Ann. Bot.* 64:499-503.
- Taylor, H. M. and E. F. Terrell 1982. In M. Rechcigl ed. *Handbook of agricultural productivity, Vol. 1.,* CRC Press, Boca Raton, Florida. 185-200.
- Tennant, D. 1975. *J. Ecol.* 63:139-145.
- Troughton, A. and W. J. Whittington 1969. In W. J. Whittington ed. *Root growth,* Butterworths, London. 296-313.
- Upchurch, D. R. and H. M. Taylor 1990. In J. E. Box, Jr. and L. C. Hammond eds. *Rhizosphere dynamics,* West View Press, Colorado. 83-115.
- Weaver, J. E. 1926. *Root development of field crops.* McGraw-Hill, New York. 1-291.
- Weaver, J. E. and W. E. Bruner 1927. *Root development of vegetative crops.* McGraw-Hill, New York. 1-351.
- Yamauchi, A. et al. 1987a. *Jpn. J. Crop Sci.* 56:608-617.
- Yamauchi, A. et al. 1987b. *Jpn. J. Crop Sci.* 56:618-631.
- Yamauchi, A. et al. 1988. *Jpn. J. Crop Sci.* 57:163-173.
- 山崎耕宇・帰山長憲 1982. 日作紀. 51:584-590.