

根の呼吸の生理的役割と測定

東京大学農学部附属農場 山岸順子

根の呼吸を測定する目的は、作物学の分野に限っても、研究者によって非常に多岐にわたっている。例えば、呼吸を根の機能的な活力を表す指標とする場合や、養水分吸収などに要するエネルギーを算出するため、根の生長を規定する要因の探索とか呼吸効率の向上（無駄な呼吸の探索）のため、植物体の物質生産量あるいは生産効率を求める場合や根自身の生長効率を求めるため、そして生態系における炭素循環量の見積を行う場合など、炭酸ガスの放出量や呼吸基質としての光合成産物の消費量が問題となるものから、呼吸経路の活性あるいはATPや呼吸経路の中間産物の生成量が問題となるものもある。したがって、呼吸速度の測定法も目的に適した手段を用いなければならないし、用いた測定法で実際に何を測定しているのかが明らかでなくてはならない。しかしながら、従来の呼吸測定においては、何を測定しているのかという点を曖昧にしたまま行なわれることがしばしばある。そこで、今回は、根の呼吸を測定する研究者の一助となることを願い、根の呼吸の生理的役割について、呼吸測定を行なう際に留意すべき点を含めて述べたいと思う。

1. 根における呼吸生成物の使途

呼吸経路の役割は、生長・維持・機能（養分吸収など）に必要なエネルギー生成と、それらの諸過程においていわば材料として必要とされる炭素骨格を、呼吸経路の中間産物として供給するという最も本質的な過程の一つである。したがって、非常に多岐にわたる他の代謝過程との関わりを持っており、それらの影響を直接的に受ける。

根において、生長・維持・養分吸収に要する呼吸の割合を見積った例としては、オオバコの根で各々41%, 36%, 23%(Baasら, 1989)、トウモロコシの根で各々25-78%, 8-33%, 13-60%(Veen, 1981)などがあり、後者の変動は光条件によっている。言うまでもなく、養分吸収量は根圏の養分存在量や温度などの環境条件により大きく変動し、また、根の生長速度も種により、また環境条件により大きく変動することから、これらの値も条件により大きく変わることが予想される。しかしながら、根の呼吸の特徴として、養分吸収に要する呼吸が大きな割合を占めていることは確かなようである。実際に、根の単位重量あたり呼吸速度が、他の器官に比べて大きいという報告は多く、それはこの養分吸収過程に要する呼吸が大きいためと考えられている。

2. 養分吸収過程

養分吸収過程は、外部から養分を取り込む吸収と、吸収した養分の必要に応じた同化の2つの部分からなっている。根で吸収された後、そのままの形で他の器官に転流される必須元素は多いが、窒素のように根でアミノ酸にまで同化された後に転流される元素では、同化に要する呼吸は少なくない(Bloom et. al., 1992)。硝酸態窒素の同化に関しては、種により大きな差異があることが知られており、また、イネのようにアンモニア態窒素の吸収が多いものでは、ほとんどの窒素はアミノ酸の形で転流する。したがって、同化に要する呼吸にはかなりの種間差があると考えられる。ところで、根の呼吸は、しばしば気相中あるいは蒸留水中で測定されるが、これらの場合には養分吸収は行なわれないので、この養分吸収過程に要する呼吸がほぼ除外されていると考えてよい。また、切断根の場合には、たとえ水耕液中で測定したとしても、着生根の場合と同様な養分吸収量を期待することはできないので（後述）、留意する必要がある。

3. 呼吸の制御要因

1) 短期的制御

通常の範囲内においては、強光・高炭酸ガス濃度などのために光合成量が增大すると、根の呼吸速度は速やかに増加し、逆に、遮光、地上部切除などを行なうと減少する。また、明期の光合成量と暗期の呼吸量との間には多くの場合正の相関関係がみられる。このため、根の呼吸速度は、呼吸基質となる地上部からの光合成産物の供給に直接依存しているとする考え方がある。しかしながら、呼吸速度の顕著な日変化は、糖などの呼吸基質量では説明できず(Challa, 1976; Farrar, 1985; Yamagishi, 1989その他)、Hansen(1980)は養分吸収量と相関関係にあると報告している。また、Bowling(1981)は、茎基部のガードリングを行なった結果、呼吸速度の低下開始が処理開始約8時間後なのに対し、 NO_3^- , K, Clイオンの吸収の低下は1時間以内に始まっていることを報告し、呼吸の低下によって養分吸収が減少したのではないことを示した。Massiminoら(1981)も光強度の低下に関して同様の報告をしており、養分吸収過程は呼吸よりも環境の変化に敏感であることと、根の呼吸基質にはある程度の貯蔵があることを示唆している。Kouchiら(1986)は、ダイズにおいて、根粒に比較すると、根の呼吸は初期光合成産物に依存する割合が低く、総呼吸量の半分強であることを報告しており、つまり、半分近くは貯蔵物質が呼吸基質になっていることを明らかにしている。これらのことから、短期的な呼吸の制御という点では、呼吸が呼吸基質量によって制御されていると言うよりも、呼吸の生成物に対する要求量によって制御されていると考えた方がよいと思われる。しかしながら、もしそうならば、何が、これらの呼吸経路の生成物に対する要求量を決めているのかという疑問は当然残ることになる。Bowlingは、養分吸収に関して、地上部からのion uptake controllerの存在を提唱しているが、今のところ不明である。

以上のように、根の呼吸は地上部の状態によって短期的な制御を受けており、特に、その影響が養分吸収に強く現われると考えられることから、呼吸測定にあたって、目的に応じた条件で行なうよう、十分な注意が必要である。

2) 長期的制御

光などの環境条件の変化が長期にわたると、当然ながら、植物体の生長速度は変化する。根の生長速度は、強光条件や低養水分供給によって、相対的に大きくなることが知られている。生長速度が大きくなれば、それに要する呼吸は促進され、また、強光条件などの場合には養分吸収量も増加するため、総呼吸量が促進されていく。このような長期的な呼吸速度の増加には、呼吸経路(respiratory apparatus)の拡大が伴うはずである。Bryce and ap Rees(1985)は、切断根の呼吸が、糖の添加量が多ければ経時的に増加していくことを示し、光合成産物の流入が多い状態が継続することにより、呼吸経路が拡大するとしている。低養分供給条件におかれると、地上部で光合成産物の蓄積が起こることが知られており、この場合も根に転流する光合成産物量が増加して、根の生長促進と共に、呼吸経路が拡大するのかもしれない。これらの拡大・促進は新たな定常状態に達するまで続く。

4. アルターナティブ経路(Alternative path)について

現在、呼吸の研究者に最も注目を浴びているのは、アルターナティブ経路の植物体内における役割である。アルターナティブとは、呼吸電子伝達系のシトクロム経路に対して使われ、アルターナティブ経路は、シトクロム経路とは異なり、ATP生成を伴わずに還元型ユビキノロンから O_2 に電子を伝達してしまうため、エネルギー生成という意味では極めて不経済な経路である。この経路がどのような役割を果たしているのかという点については未だ定説はなく、また、アルターナティブ経路の活性は無傷の植物体では測定できないた

め、実際に生育している植物体でどの程度稼働しているのかは分かっていない。しかし、植物界に広く存在することから、何らかの役割を担っているはずであると考えられている。根においてもアルターナティブ経路を介する呼吸について研究が進められており、多器官と同様に、呼吸基質が多いときにその活性が高い場合が多いことが知られている。そのため、呼吸基質が大量に存在するときには、過剰の呼吸基質を消費し、種々の代謝過程に取り込み易い形の物質に変換するのがこの経路の役割であるという説（オーバーフロー説、Lambers, 1982）が提唱されている。例えば、前説で述べたように光強度が増加して光合成産物量が増えたような状態で、呼吸経路の中間産物が大量に消費されて種々の代謝経路が拡大されるような場合においては、呼吸経路の中間産物に対する需要が大きく、この説は合理的であると考えられる。

5. 最後に

呼吸の測定を行なうにあたって、呼吸経路の活性やアルターナティブ経路の割合などを研究する場合には、根の先端部分数センチを用いて、糖や種々阻害剤、アンカップラーなどを添加し、その効果を調べるような手法がしばしば用いられる。しかし、物質生産あるいは根の機能的な活力を問題にしているような場合には、その植物体の前歴や環境条件などに対する考慮無しに呼吸速度の測定を行なっても、苜生根・切断根を問わず、その解釈は極めて難しいと言わざるを得ない。したがって、それらに対する考慮を細心に行い、でき得る限り原状に近い条件で測定を行なうよう努力することが必要である。また、一言に根と言っても、根群は異なるエイジの根の集合体であり、さらに、一本の根はエイジの異なる部分からなり、伸長帯と養分吸収帯とは異なるし、老化してただ養水分の通路としての役割を果たしている部分もある。単純に考えれば、若い根の呼吸は生長に向けられる割合が高く、少しエイジの進んだ根では機能に向けられる割合が高く、老化の進んだ根では維持の割合が高くなっているのだろうし、一本の根においても、同様に考えられるのだろう。けれども、現在のところ、そのような測定はなかなか困難で、多くの場合根群としてまとめて測定するしかない。何らかの新しい測定法が開発されて、さらに詳細な研究がなされるようになることを期待したい。

引用文献

1. Baas, R. and H. Lambers 1989. *Physiol. Plant.* 74:701-707.
2. Bloom, A. J., S. S. Sukrapanna and R. L. Warner 1992. *Plant Physiol.* 99:1294-1301.
3. Bowling, D. J. F. 1981. *Structure and Function of Plant Roots* (eds) R. Brouwer et al. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, The Hague/Boston/London. 179-186.
4. Bryce and ap Rees 1985. *J. Plant Physiol.* 120:363-367.
5. Challa, H. 1976. *An Analysis of the Diurnal Course of Growth, Carbon Dioxide Exchange and Carbohydrate Reserve Content of Cucumber*. Wageningen, The Netherlands. 1-150.
6. Farrar, J. F. 1985. *Plant Cell Environ.* 8:427-438.
7. Hansen, G. K. 1980. *Physiol. Plant.* 48:421-427.
8. Kouchi, H. 1986. *J. Exp. Bot.* 37:985-993.
9. Lambers, H. 1982. *Physiol. Plant.* 55:478-485.
10. Massimino, D. et al. 1981. *Physiol. Plant.* 51:150-155.
11. Veen, B. W. 1981. *Plant and Soil* 63:73-76.
12. Yamagishi, J. 1989. *Jpn. J. Crop Sci.* 58:720-725.