

# 根の種類（1）

山内 章（名古屋大学農学部）

1個体の植物体から生ずる根であっても、様々な種類がある。その中で、ほとんどの種において共通に見られるものと、ある特定の種においてのみ見られる形態的に著しく異なる根がある。後者はとくに異形根と呼ばれ（熊沢、1980）、その例として、長根・短根、貯蔵根、着生根、根針、通気根、収縮根、同化根、寄生根などがある（Esau, 1977; Fahn, 1990; 原, 1977; 熊沢, 1980）。また、農業上とくに注目されている根粒や菌根も異形根の1種と考えられる。

本小論においては、前者の視点から、ほとんどの種子植物において共通に見られる根の種類について議論し、これに関わる従来の研究上の問題点を整理しようとした。なお菌根については、本号において河合によって総説が書かれている。

根の種類を記載する際に、研究者によって様々な用語が用いられている。その点について、最近 Zobel(1986, 1991a, 1991b)は根の研究の発展に関わる重大なこととして問題を提起している。そして筆者もおおいに共感する点が少なくないので、彼の指摘した問題点を中心に、私見を交え議論を組み立ててみたい。

彼の主張は、根の種類に関する用語がたいへん混乱しているので、それを統一すべきであるというレベルにとどまらない。1個体の根系を構成する根は、一見どれをとっても似たような形態をとっているので、それらの機能も大差はない、と多くの研究者は考えがちである。しかし、最近の研究によって、それらの間には形態的、生理機能的に、あるいはそれらの発生を制御している遺伝的要因において、明瞭な差異が存在することが明らかになりつつある。したがって、各々の根に対する用語を厳密に用いて研究論文を書かないと、異なる種類の根に対し同一の用語を用いたり、またその逆の場合もあり、誤った結論が導き出され、根の研究の発展を著しく阻害する。事実これまで書かれた膨大な数の論文の中には、どの根を対象に実験を行なっているのか明確でないものがきわめて多く、その結論をどの程度まで一般化できるのかを解釈するのがたいへん困難である、というのが彼の問題提起である。

そこで、標準的であるとされ、影響力のたいへん大きいEsau(1977)の教科書を見ると、大別して3種類の根が記載されているので、それに従い、Zobelの指摘も加え、各根について概観してみる。

## 1. Radicle, tap root, basal root

種子植物では胚は二極性で、胚の上端が茎頂であり、その反対側に発生するものが radicle (幼根) である。そしてそれが伸長したものが tap root と呼ばれる (Esau, 1977; Zobel, 1991a; 熊沢, 1980)。したがって、定義によれば、radicleは1個体に1本しか発生しない。しかし、どの段階から radicle が tap

rootになるのかについての明確な記載は見あたらない。

それでは、私たちが通常しばしば用いる種子根 (seminal root) との関係はどうなっているのであろうか。田中の総説 (1974) によれば、種子根数は、イネで1本、コムギでは5～6本、エンバク、トウモロコシでは3本、オオムギでは9本であるとされている。星川の教科書 (1988) でも類似した記述がされているが、トウモロコシについては中央種子根が1本で、種子側根が2～3本発生するとし、これら全体を種子根と呼んでいる。

一方 Esauは、単子葉植物のある種において、胚中の胚軸 (hypocotyl) 上に形成される原基に由来する根を種子根と呼んでいる (Esau, 1962)。しかし、彼女が後になって出版した著書 (Esau, 1977) からは、種子根という用語は消え、radicleとseminal adventitious root (種子不定根、上述の種子側根に相当するものと思われる) という用語に置き換わっている。

Fahn (1990) も基本的にこれと同じ立場をとり、radicleと発芽の段階で胚中の胚軸に起源する根とを区別している。ただし後者を、後で述べる不定根に分類している。しかし、不定根ではあっても、種子に由来するという意味でそれらは種子根であるとしている。

以上のことから、種子根という用語は形態学的あるいは発生学的に厳密な根拠に基づいた用語ではなく、発芽の段階で最初に出てくる（多くの場合1日から2日）根全体を指す総称であり、単子葉植物に限って用いられる、ということになる。一方、tap rootは双子葉植物に対してよく用いられるが、定義からすれば単子葉植物でも用いることができる。

なお radicleは、とくに単子葉植物で生育のごく初期の段階でその使命をほぼ終え、枯死するという記載をしばしば見かけるが（例えばFahn, 1990）、生育のかなり後期まで、あるいは出穂期以降まで機能する場合があることも知られている (WeaverとZink, 1945; Krassovsky, 1926; Kausch, 1967; 田中, 1987)。

一方、Zobel (1991a) は、種子根を鞘葉節 (coleopitilar node) あるいは胚軸起源の根とし、radicleとは区別している。鞘葉節から発生した根がなぜ種子根に分類されるのかについては訛然としない。おそらく鞘葉節も胚の段階ですでに分化がみられるので、種子根に含めているものと考えられる。いずれにせよ、彼は後述するように、radicleと他の”種子根”が遺伝的に、あるいは生理的に同じかどうか現状では明らかではないので、両者を区別すべきであると考えているようである。

さらに彼は、彼の言う”種子根”の発生は発芽した以降も続くので、seminal (種子のという意味) という用語は実は不適切であり、これらの根をbasal rootと呼んだ (Zobel, 1991a)。このbasal rootは胚軸下部およびtap root上部の内鞘起源であり、発生学的、遺伝学的に、後に述べる不定根、側根、そしてradicleとは明確に異なっている (Zobel, 1986)。したがってさきに述べた彼の分類に従えば、種子側根、あるいは種子不定根はbasal rootということになる。イネ科作物のいくつかの種で見られる中茎根 (mesocotylar root) は、中茎が、胚盤節から鞘葉（子葉鞘）の間の一部分（これらの種では胚中で

胚軸を明確に指摘することができない (Esau, 1977) ) であることを考えれば、*basal root*に相当するものと考えられる (Galamayら, 1992)。

これまでの根に関する、とくに生理学的側面からの研究は、この*basal root*と*radicle*のいずれかを対象にしてきたものがほとんどである。それは実験材料としての取り扱い易さが主な理由と考えられる。しかし、これらの研究から得られた知見が、他の種類の根にそのまま当てはまるかどうかについての検証は、ほとんどなされていないと言ってよい。一例を挙げると、ほとんど公理のごとく信じられている根の屈地性について考えてみても、一度土壤中に発達した根を観察してみれば、側根や不定根においては真下に伸長している根を探す方がむしろたいへんであることがすぐ解る。

ここで、これまでに出てきた種類の根の日本語訳について若干の問題点を指摘しておく。

*Radicle*はしばしば*primary root*とも呼ばれる。この場合、*primary*は初めに出てくるという意味であって、*primary* (1次根)、*secondary* (2次根)、*tertiary root* (3次根)などの文脈で使われる場合と混同しないよう注意をする。後者の使い方は、根の分枝次元について記載しているだけであって、それらの性質をなんら表していない (Zobel, 1991a)。この*primary root* (1次根)と同義で*axile root* (主軸根) (McCully, 1987; Zobel, 1991a; Galamayら, 1992a)という用語もある。前者の*primary root*については、例えば初生根などの訳語が適當であろう。

これが伸長した*tap root*には、田中 (1981) は、Russell (1977) の訳本の中で主根という用語を当てている。しかし、主根は*main root*に対する訳語にもなっている。この*main root*という用語はきわめて曖昧であり、例えば上に述べた1次根は2次根に対して*main root*であり、2次根は3次根に対して*main root*である。この混乱を避けるために、母根あるいは親根 (*mother root*, *parent root*) という用語が使われることもある。筆者は*tap root*については適當な訳語を思いつかない。また、*basal root*についても、現在ではまだ一般的に用いられる日本語訳はないようである。

## 2. Adventitious root

不定根 (*adventitious root*) とは、植物体地上部 (*shoot*) および地下茎、つまり根以外の部位から生ずる根を指し、後から述べる、根から発生する側根とは区別されている (Zobel, 1991a)。しかし、2次生長をした比較的古い根から発生する根も不定根とされており (Esau, 1977)、定義上若干曖昧な点も残されているようである。また、地上部との発育関係、あるいは根の命にとくに注意を払うばあい、不定根に対し、節根 (*nodal root*) あるいは要素根 (川田ら, 1963) という用語が用いられる。双子葉植物では、*tap root*とそこから発生する側根が成熟した個体の根系構造の基本的な枠組みを形成するのに対し、单子葉植物においては不定根とその側根が主体となり、根系の外観が冠状になることから、不定根を冠根 (*crown root*) と呼ぶこともある。分枝次元を基準

にすると不定根は1次根として一括されるが、その場合他の種類の根 (tap root, basal root)との区別はつかない。

GrazcaとPosar (1974) は、ベニバナインゲンの根の生長に対する生長調節物質の影響を調べ、tap root、basal root、lateral rootの間で明確な反応の差異を認めた。しかし、不定根については、確かに上に述べたように発生学的にはこれら3種類の根と異なるが、生理的、機能的な差異の有無については現在のところ明らかではない。一方不定根間では、その出現する位置によって屈地性の程度が異なることが知られているが（森田、1992a;中元ら、1992）、その他機能的差異についてはほとんど解っていない。これは、不定根を材料として、根の生理的な機能を調べた研究がきわめて少ないと起因していると思われる。

この点に関し、著者らの研究室では、夏作9種のイネ科作物（イネ、シコクビエ、ハトムギ、ヒエ、キビ、トウジンビエ、モロコシ、アワ、トウモロコシ）におけるこれらの根の間の解剖学的差異を厳密に検討した（Galamayら、1991）。その結果、基本的にどの根も類似した組織構造を有していたが、1点だけ顕著な差異が認められた。それは、イネを除く他の8種においては、種子根（radicleに相当）には皮層内厚壁組織が観察されなかったのに対し（イネでは観察された）、出穂期において上位の節から発生した節根ではどの種も同組織を発達させていたことである。そしてこの現象も、初めに述べたような異形根性の1種と考えた。

本稿では根の組織構造は主要な課題ではないので、皮層内厚壁組織についての詳しい説明は省略するが、同組織は皮層の外層（下皮の内腔側）に発達するもので、土壤環境ストレス、微生物の侵入に対する根の保護、吸水・保水・水通導に関する、根の機能にとって重要な組織と考えられているが（Galamayら、1992a; Peterson, 1989）、これまであまり関心が払われてこなかった。

Galamayら（1992b）はさらに発育形態学的観点より、どの発育段階（根）から同組織の発達が起るかについて、先に異形根性が認められた種の中からハトムギ、ヒエ、トウジンビエを選び、検討を加えた。具体的には、種子根（ヒエ、トウジンビエでは1本しかないでradicleに相当、ハトムギでは4本のいわゆる“種子根”の中からradicleを選んだ）、中茎根、鞘葉節根（coleopitilar nodal root）、第1節根、および第2節根について調べた。その結果、種子根、中茎根には皮層内厚壁組織の発達は認められず、同組織の発達が始まるのは鞘葉節根からであることが明らかとなった。つまり、皮層内厚壁組織の発達に関わる異形根性の観点からみると、radicle・basal rootと節根とは別の型の根であると結論できる。

先に、Zobelは、鞘葉節起源の根を種子根あるいはbasal rootに含めて考えていることを紹介したが、上記の研究結果から考えても、その点については再検討を要する。今後はこのような形態学的差異が機能的な差異をもたらしているかどうかについて検討を進める予定である。

（次号に続く、引用文献は次号に掲載）