

根の水分屈性は機能しているか

東北大学遺伝生態研究センター 高橋秀幸

根が水分勾配に反応してより多湿な側に屈曲成長することは、古くから示唆されていた。この根による水分屈性は、しかしながら、確実な根の屈性反応として認められたものでもなく、その存在を疑問視する研究者もあった。とくに、WareingとPhillips¹⁾は著書の中で、"There is no unequivocal evidence for true hydrotropism in plants. In other words, it appears unlikely that roots are able to detect and respond tropically to a gradient in water potential in their environment"と述べている。彼らはそれまでに報告された水分屈性に関する論文を具体的に何も引用することなく結論を下しているが、さらにメリーランド大学のDavid R. Hershey²⁾はWareingとPhillipsの結論を引用して、"Take, for instance, the concept of hydrotropism. Many botanists are convinced that there is no such thing, and yet experiments based on it are classroom favorites"と述べて、科学的に証明されていない根の水分屈性を中・高等学校の生物の実験項目に取り入れられていることを強く批判している。水分屈性に関するこれまでの報告は古典的なもので、多くの科学者によってその存在が疑問視されていたことは確かであろう。また、そのような状況にあって、最近までほとんど注目されなかった水分屈性を学校の生物実験として行われることにも確かに問題はあろう。しかし、その教育上の問題と根の水分屈性が存在するかどうかという問題は別である。後者に関しては、水分屈性そのものが長い間植物学者の研究対象になっていなかった結果として、未解決のままだったと思われる。Hershey²⁾も、これまでの水分屈性に関する古典的な実験結果が真の水分屈性であることを証明するためには、第一に根が最初に乾燥した側へ伸びてそれが湿った側に屈曲成長すること、第二にそれが"by chance"ではなく一貫して再現可能であることを示さなければならないと述べている。

そんな中で筆者らは、遺伝的に重力屈性不能なエンドウの突然変異体(*ageotropum*)を用いることによって、根が顕著な水分屈性を示すことを明らかにした。筆者らの最初の観察は、温室で栽培していた突然変異体の根が湿った培土から気中に飛びだし、再び湿った土の中に潜って行くという、きわめて単純な現象であったが、その後の水分勾配を厳密に制御した実験によって突然変異体の水分屈性は証明され、普通の根は重力屈性を強く発現し、それが水分屈性の発現に干渉的に影響していること、また、突然変異体の根が水分屈性研究の実験系として有用であることが明らかになった。^{3,4)}

水分屈性と重力屈性

ここでははじめに、水分屈性と重力屈性の相互作用について具体的な実験例から説明することにする。まず、正常に重力に反応する根では重力屈性が水分屈性をマスクしてしまっている可能性は上に述べたとおりであるが、その干渉の程度も植物の種類によって異なる。つまり、正常なアラスカエンドウの根は突然変異体の根が水分屈性を顕著に発現するような水分勾配下でも重力屈性を強く発現し、水分屈性を発現しにくい。^{4,6)}しかし、トウモロコシの根は重力屈性が比較的弱いのか、水分勾配にも敏感で、顕著な水分屈性を示す。^{6,7)}このとき、アラスカエンドウの根も水平においてクリノスタットといわれる装置で低速で回転させて重力屈性を

消去すると強い水分屈性を示すようになり、⁸⁾ また、根端を下にして垂直においたトウモロコシの根は水分勾配に強く反応するが、根を水平に近付けることによって重力刺激量を大きくすると、根は水分屈性よりも重力屈性を強く発現するようになる。⁷⁾ さらに、根を垂直において水分勾配の強さを変えると、重力屈性を強く発現する根ほど、水分屈性の発現にはより大きな水分勾配を必要とする。⁶⁾ このように述べると、根の水分屈性は重力屈性による干渉程度によって決定されると受けとられるだろうが、実はその干渉程度も種類によって異なるらしい。最近、遺伝的に重力屈性の程度の異なるコムギ品種の根の水分屈性を調べたところ、いくつかの反応型に分類されることがわかった。⁹⁾ すなわち、上記の結果を裏付けるように、ある品種群は重力屈性が弱く水分屈性の強いものに、またある品種は重力屈性が強く水分屈性が弱いものに分類された。しかし、品種の中には重力屈性および水分屈性のどちらも比較的弱いものもみられた。このように、水分屈性の発現は確かに重力屈性の強さによって影響されるが、それが必ずしも重力屈性だけによって決まるものではない。今回は一作物の品種間差異を調べたにすぎないが、自然界では水分屈性の発現力の違いにより大きな変異が存在すると推測される。水分屈性が異なる水環境での適応戦略としての役割を演じている可能性は否定できない。

水分勾配と根の屈曲

気中の水分勾配に対する反応

根の水分屈性を研究するためには、刺激となる水分勾配の確立および根をその水分勾配にさらす方法が問題である。とくに高湿度域で湿度差を高い精度で測定することは容易でない。筆者らがはじめに用いた方法は、ガラスの容器に湿度をあらかじめコントロールした空気を通風し、そこに植物体が入った鉢や芽生えをおくというものであった。^{3,4)} 鉢の場合には湿った培土と通風される空気との間に湿度差が生じるが、芽生えだけを固定する場合には、そのそばに湿ったガーゼを巻き付けるなどして水分供与体をおかなければならない。こうした方法でも根の水分屈性は観察されるが、水分勾配をよりの確にコントロールする方法として、閉鎖型の容器内に水供与体とともに各種の飽和塩溶液をおくと、いろいろな程度の水分勾配を形成することができる。例えば、湿らしたガーゼを何重にも巻いた水供与体の横数ミリメートルのところに根を垂直におくと、 K_2CO_3 の飽和塩溶液をおいた場合、根端部の湿度勾配を約1% RH mm⁻¹前後にコントロールすることができる。^{6,9,10)} トウモロコシ、コムギ、エンドウ (*ageotropum*)、の根はこの約1% RH mm⁻¹の水分勾配を感受して正の水分屈性を発現する。その水分屈性の程度は、一定の範囲内では水分勾配の強度に比例する。

浸透圧勾配に対する反応

水分屈性のための水分勾配は根冠の部分によって感受され、その情報が伸長帯に伝達されて偏差成長を起こすことが、根冠部を切除すると水分屈性がみられなくなる実験結果などから示された。^{4,6)} 一方、屈曲する伸長帯に水分勾配を与えても正の水分屈性は誘発されない。果たして、根の水分屈性は根冠部における偏差的な水ストレスによるものであろうか。これを調べるために、1 mm³の大きさの1% 寒天片に0 - 2 MPaの浸透圧になるように各濃度のソルビトールを含ませ、それを根冠あるいは伸長帯の片側に付着させて根端の片側にいろいろな程度の水ストレスを与える実験を行った。¹¹⁾ その結果、根冠部の片側にソルビトール寒天片、その反対側にコントロール寒天片をのせた場合、0.5 - 1.5 MPaのソルビトールによって、根はソルビ

トール寒天片とは反対側に屈曲することが見いだされた。また、比較的高濃度のソルビトール(2 MPa)を含んだ寒天片を根の伸長帯の片側に与えた場合、根は逆にソルビトール寒天片側にわずかに屈曲するのがみられた。これは根の水分屈性が、根冠による水ポテンシャル勾配の感受を介して発現するものであることを示す、より直接的な証拠である。

水分屈性発現の仕組

これまで根の水分屈性が伸長帯における偏差成長の結果起こるものであり、水分勾配下では低湿度側に比較して高湿度側の伸長速度がより小さいことを報告した。⁴⁾ この偏差成長の仕組を明らかにするために、平沢ら¹⁰⁾は、植物細胞の成長速度を表す成長方程式に基づいて、根の伸長部位における高湿度側および低湿度側の組織の水ポテンシャル、浸透ポテンシャル、膨圧、降伏圧、細胞壁の伸展係数を測定した。根の水分屈性では、根を適当な水分勾配下において3-4時間後にはその屈曲が認められるようになるが、この水分屈性の認められる直前あるいは直後に、根端より1-8 mmの伸長部位を含む部分を取りだし、高湿度側と低湿度側に面した側とに2分割し、それぞれの部位の水分状態と細胞の伸展係数を測定した結果、低湿度側と高湿度側の間には水ポテンシャル、浸透ポテンシャル、膨圧、降伏圧の差は認められなかった。ところが、細胞壁の可塑的伸展係数は、高湿度側よりも低湿度側で有意に大きくなっていることがわかった。これらの結果から、根の水分屈性は根の伸長部の水分状態の相違によって起こるのではなく、伸長部の組織の伸展係数が相違することによって起こることが明らかになった。これまで明らかにしたように、水分勾配の刺激は非伸長部の根冠で感受されることから、伸長部の伸展係数を変化させるような情報が根冠から伸長帯に伝達されると考えられる。¹⁰⁾

最近、この情報伝達系にカルシウムの関与している可能性が見いだされた。¹¹⁾ つまり、ソルビトールによる水ポテンシャル勾配や空気湿度勾配に反応して起こる根の屈曲がカルシウムのキレート剤によって阻害され、キレート剤をカルシウムで置き換えると、根は再び水ポテンシャル勾配に反応して屈曲するようになる。カルシウムを含んだ寒天片を根冠の片側に与えると、ソルビトールの場合のように、根はカルシウムとは反対側に大きく屈曲するが、このとき、カルシウムによる屈曲は一定の水ストレスの下で大きくなることも見いだされた。現在、水分屈性の機構をイオンチャンネルおよびカルシウムの動態との関連で解析中である。

水分屈性は自然界で機能するか

さて、このように、根が水分勾配に反応して水分屈性を示す能力を持つことが実験的に明らかにされた。水分屈性の存在は古くから指摘されていたことであり、また、植物の環境適応という点からも、水を獲得するために根が水分の多い方向に成長することにそれほど驚くこともないかも知れない。しかし、自然界において、植物は生存のために有利な根系を形成させるために、本当に水分屈性を機能させているのであろうか。この疑問に答えるためには、筆者らが示したような水分屈性を誘発するだけの水分勾配が、実際に土壤中に生じるかどうかを考えなければならない。水分供与体を100% RHとして根のおかれるところを90% RH前後という実験条件をみると、その差は自然の土壤中では普通生じないような水分勾配ということになる。しかし、実際に測定された相対湿度から考えると、根は1% RH mm⁻¹前後の水分勾配を感じて水分屈性を発現することになる。このような条件下では、根自身が水のソースでもあり、実際の

根の両側の表面における水分差はさらに小さいものとなる。また、ソルビトールを用いた実験で、0.5 MPaの水ポテンシャル差を感じて水ストレスの小さい方向に屈曲成長し、また、カルシウムを根冠の片側に与えて誘導される屈曲に対する水ストレスの促進作用はソルビトールで処理した場合、0.05MPa 付近に最適ピークが存在することがわかった。¹¹⁾ この程度の水ポテンシャル差は土壌粒子と土壌間隙の間、あるいは異なる土壌深度にも生じ得るのではなからうか。とくに土壌表層部では、水分屈性によって根が危険な気中に飛びでないようにコントロールされることは十分に考えられる。これは重力屈性を欠損した突然変異体の根によっても証明されたとおりである。乾燥地帯や深根性の植物の水分屈性の発現力が大きいかどうかはわからない。Hershey²⁾が指摘した中で、「真の水分屈性の存在」は筆者らの研究から証明されたように思うが、「水分屈性が自然界で機能しているかどうか」という疑問に対しては未だ十分な答えがない。水分屈性の自然界での役割が、水分屈性の発現機構とともに今後明らかにされなければならないであろう。

引用文献

- 1) Wareing, P. F. and I. D. J. Phillips. 1981. Growth and differentiation in plants. 3d ed. New York, Pergamon.
- 2) Hershey, D. R. 1992. Is hydrotropism all wet? Science Activities 29: 20-24.
- 3) Jaffe, M. J., H. Takahashi and R. L. Biro (1985) A pea mutant for the study of hydrotropism in roots. Science 230: 445-447.
- 4) Takahashi, H. and H. Suge. 1991. Root hydrotropism of an agravitropic pea mutant, *ageotropum*. Physiologia Plantarum 82: 24-31.
- 5) Takahashi, H., C. S. Brown, T. W. Dreschel and T. K. Scott. 1992. Hydrotropism in pea roots in a porous tube-water delivery system. HortScience 27: 430-432.
- 6) Takahashi, H. and T. K. Scott. 1993. Intensity of hydrostimulation for the induction of root hydrotropism and its sensing by the root cap. Plant, Cell and Environment 16: 99-103.
- 7) Takahashi, H. and T. K. Scott. 1991. Hydrotropism and its interaction with gravitropism in maize roots. Plant Physiology 96: 558-564.
- 8) 高橋秀幸・菅 洋. 1993. 根の水分屈性に対する重力の影響：クリノスタットによる疑似微小重力模擬実験. 宇宙生物科学 7: 238-239.
- 9) Oyanagi, A., H. Takahashi and H. Suge. 1994. Interactions between hydrotropism and gravitropism in the primary seminal roots of *Triticum aestivum* L. Annals of Botany (in press).
- 10) 平沢 正・高橋秀幸・菅 洋・石原 邦. 1994. エンドウの根の水分屈性における生長反応の解析. 日本作物学会秋期大会（札幌）講演要旨集.
- 11) 高野 守・高橋秀幸・菅 洋. 1994. 根の水分屈性におけるカルシウムの役割. 第4回根研究集会（東京）講演要旨集.

Does hydrotropism in roots function in nature ?

Hideyuki Takahashi

Institute of Genetic Ecology, Tohoku University