

根の直径変動に関する諸問題

飯嶋盛雄 (名古屋大学農学部)

はじめに

植物の根をルーペや解剖顕微鏡の下で観察していると、肉眼で根を眺めていたときにはわからなかった多くのことに気付く。なめらかであると感じていた根の表面は、伸長したてのかなり若い部位を除けば意外とでこぼこしており、とくに土壌で育てた根ではところどころ表皮がすりむけていたり、つぶれているのかと見まがうほど細くなっている部分と節くれだって肥大した部分があることがわかる。研究の必要上、根の直径を測定してみると一本の根についても変異が大きく、いったいどの部位をもってこの根の直径とするかということに頭を悩ませた経験は著者のみのものではないはずである。そこで本稿では、根の直径に関してとくにその変動要因を中心にこれまでの知見を整理してみたい。

直径測定の必要性

土壌で育った根の養水分吸収機能を調べるためには、個々の根の機能に加えて根系の土壌中での分布や根と土壌との接触などの生態学的な観点からみた機能が重要である。根系の分布については、土壌中での縦・横方向の広がりを単位土壌体積当りの根長(根長密度)によって表示する定量方法が広く用いられている。同様に根と土壌の接触の状態については根の表面積が指標となるが、研究報告は前者に比べ圧倒的に少い。その理由として表面積の推定に必要な直径の測定がきわめて煩雑であることが挙げられる。また、根長と同程度の精度で直径を捉え得るかどうかにあつての疑問もある。さらに、根と土壌が実際に接触している面積を定量化する試みに至っては、根の直径の問題をさらに深く掘り下げて調査する必要があり、限られた研究報告しか見あたらない。根の養水分吸収機能を調査する上で直径の測定の必要性は充分にあるのだが、測定される機会は比較的少ないといえよう。

直径の測定法

一年生草本植物の根の直径は一般に数十 μm から数mmの範囲内にあり、従来、実体解剖顕微鏡下で個々の根について直接測定されてきた。最近の試みとしては、中性子ラジオグラフィを応用した根の直径の測定法(Willattら1978)、画像解析システムを用いて根の太さ別に根長を測定する方法(Moritaら1992; 中元ら1989)などがある。前者については、特殊な装置を必要とすることから一般には用いられることが少ない。後者についても、とくに直径を170 μm 毎に分級(Nakamoto 1989)した根の長さを求めることに力点がおかれ、直径測定の精度という点で今後の研究が待たれる。一方、根の直径を直接測定せずに、根の太さ要因を推定する方法もある。それは根長と根重から、比根長(根長/根重)を求め、根系全体の太さ的パラメータを得る方法(ChristieとMoorby 1975; Fitter 1976)である。しかし、例えば比根長が大きい根系は、はたして個々の根が細くなったのか、あるいは分子次元の高い、つまり、より細かい側根が増加したのかは判定できない。したがって現在でも、実体解剖顕微鏡下で直接、根の直径を測定するのが、唯一正確な方法であろう。

直径を直接測定する場合、根のどの部位をもって直径とするかについても問題がある。例えば、最も測定しやすい主軸根にしても一本の根の部位によって大きな変異がある。通常、イネ科作物根は根端に向かうほど直径が減少することが多い(川田と松井1978; 山崎と帰山1983)。例えば、イネにおいて基部の直径が等しい主軸根に

ついても、根軸の基部から先端に向かって徐々に先細りするもの、基部近くで急激に直径が減少するもの、直径の減少が少ないものなどのタイプがある(川田ら1980)。とくにイネ科作物については、生育が進んで根長が大きくなるほど、根端の直径の減少率が大きくなることから、根長が減少するようなストレス因子と直径の増減との関係を調査するような場合には、根端の測定のみでは問題があるとする見解もある(AbbasとHay 1983)。しかし根軸の部位によって直径が変動するにしろ、根の基部あるいは根端から一定の距離をもって直径と見なしている場合が多い。

土壌の物理的ストレスによる直径変化

植物の根は、土壌の様々な物理的ストレスに応じて肥大あるいは収縮する。例えば、嫌気(Pitman 1969)、機械的抵抗(IijimaとKono 1991)に関していえば、根は肥大する。同様に高温(Sattelmacherら1990)や低温(Macduffら1986)ストレスにおいても、根は肥大するという見解が一般的であるが、肥大の程度や測定方法を疑問視する見解もある(AbbasとHay 1983)。一方、乾燥ストレスについては、逆に根は一般に収縮する(RowseとGoodman 1981)。これらのストレスの中で、とくに機械的抵抗は、乾燥や嫌気と同時にストレス因子になり、複合ストレスを形成し易い(飯嶋1992)。従って、嫌気と機械的抵抗については、両者ともに根を肥大させる方向にストレスが働き、一方、乾燥と機械的抵抗については収縮と肥大という逆方向にストレスが働くことになる。このような、複合ストレス下の直径の変化量を評価するためには、各々のストレスの程度を把握する必要が生じる。

土壌の物理的ストレスに応じた直径の変化を根の組織構造からみると、直径変化の本体は皮層組織であるといえそうだ。機械的抵抗(PetersonとBarber 1981; Wilsonら1977)や乾燥(JuppとNewman 1987)ストレスでは、中心柱直径はほとんど変化せず主に皮層組織の厚さが変化する。一方、低温ストレスでは中心柱直径は増加し(Huangら 1991)、とくに根の直径の増加程度と中心柱のそれに差がないとする報告(KielとStamp 1992)もある。いずれにせよ、根の直径が大きく変化するときには皮層組織の厚みが大きな柔軟性を発揮する。例えば、根は金網の様な障害物に対して、その直径をほぼ中心柱の直径近くまで減少させる、すなわち、皮層を非常に薄くさせる能力を持っている(ScholefieldとHall 1985)。皮層組織がある程度自由に變形することによって、三角形や長方形(Gerardら 1972)の形状をした根も見られる。

根は伸長していく過程で土壌粒子を排除し孔隙空間を押し広げる際に土壌の機械的抵抗を受ける。実際の圃場条件下では、土壌粒子が不規則に配置するだけにとどまらず、粒子の密度も様々であり、しかも土壌水分条件が時間とともに変化することから、根は変化に富んだ機械的抵抗を経験する。この機械的抵抗の土壌中での空間的な分布に対応して根の直径も変化する(Iijimaら 1990)。このことは、根が伸長していく過程で根端が経験した土壌の機械的抵抗の大きさが、根の肥大生長の履歴として根軸上に記録されることを意味している。

直径変化に関連する遺伝的要因

作物の根系は、起源や内部構造そして機能が異なる様々な根から構成される。土壌の物理的ストレスによって引き起こされる直径の変化の様相が、それらの根の間で異なるかどうかという点は、根系発達と土壌の物理性との関係を理解する上で、きわめて重要である。例えば、機械的ストレスを受けたイネ科作物根系をみると、一般的に根の直径は増加するが、構成要素によっては、肥大が明らかでない根もあり、また肥大程度も1.1から1.8倍までの間で変異が認められる(IijimaとKono 1991)。土壌の機械的ストレスによる根の肥大程度については、この様に根の種類による差

異、つまり遺伝的な可塑性の違いが関与していることが十分に考えられる。しかし、この差異が生じるメカニズムについては現在ほとんど解明されていない。

マメ科作物の根は生育にともない第2次肥大生長をすることが知られている(田中 1974)。例えば、インゲンマメでは、主軸根の直径は栄養成長期から成熟期にかけて4から6倍に肥大する(Stoffellaら 1979)。田中(1971a)は、マメ科作物16種の主軸根の肥大の様相を調査し、その肥大程度から肥大型、基部肥大型、小肥大型の3つのタイプに大別し、さらにこれらのタイプと側根の肥大との間に密接な関連性を見いだした(田中 1971b)。このことは、マメ科作物根の第2次肥大生長には明確な遺伝的差異が存在することを示している。

直径の日周変動

Huckら(1970)は植物根の直径が日変化するという極めて興味深い観察を行っている。ワタの側根を透明なパネル越しにこま取り撮影したところ、根の直径は地上部の日射量に応じて日変化し、最大日射量を記録した正午から約3時間後に、最大直径と比較して約40%直径が減少した。Huckらはこの直径の日変化は、根の吸水量と地上部器官からの蒸散量との差から生じたものと考えた。仮に、根の直径が40%近く日変化するという実験結果が普遍的な現象であるならば、ほとんどの場合定常状態を想定して組み立てられてきた、根の養水分や酸素等の吸収モデルは再検討をせまられることになる。例えば根が収縮した場合には根と土壤溶液との接触が減少し、その結果接触面積に制限される根への水やイオンの移動は減少するであろう。

Huckらが観察した根は、パネル面に沿って生育し土壤粒子と根との接触が緩やかな、土壤密度の小さな部位に存在したものであり、ある意味では特殊な土壤環境にさらされた根であった。そこでTaylorとWillat(1983)は、土壤粒子と根が緊密に接触した条件下におけるダイズ幼植物の根の直径変動を調査した。その結果、乾燥処理をかけた根の直径変動は測定誤差の範囲内であることを示した。このことは地上部の蒸散にともない、根のとくに皮層中の水が失われても土壤と根が緊密に接触していれば、土壤から水が供給されるため根の収縮が起こらない可能性を示唆している。しかし、彼らはこの実験結果そのものは根の直径の日周変動を否定するものではないとも明言している。いずれにせよ、根の直径が、ある条件下で大きく日周変動しうるとは、皮層組織の柔軟さを示すものであり、今後の研究の進展が期待される。

直径変化の意義

土壤の物理的環境に応じて植物根は肥大や収縮をするが、そのことが根の生長になんらかの寄与をしているのであろうか。伸長する根の根端近傍において根が肥大することによって、土壤粒子が移動し、根端部の周辺の土壤の機械的ストレスが緩和されるといふ仮説がAbdallaら(1969)によって提出された。彼らは、根の肥大生長が根端の下方の機械的抵抗を緩和するという仮説を検証するために、「根貫入シミュレーター」という貫入硬度計を作成し、この装置による測定の結果、先の仮説を支持する結果が得られつつあるとしている。しかし、その後、このことをさらに追求した論文は提出されていないようである(Hettiaratchi 1990)。

根が発揮し得る単位面積当りの最大の生長圧は、植物種や同一の種内の品種間で大きな変異を示すことが知られている(TaylorとRatcliff 1969)。この単位面積当りの生長圧と根の直径の間には一定の関係はみられないようであるが、Misraら(1986)は、根の直径が大きいほど最大生長圧そのものが高くなることを示した。また、根の直径と圧縮土壤への根の貫入能力の関係についても、直径が大きい根の方が貫入能力が高いとする見解(Materecheraら 1991)がある。以上のことから、機械的抵抗を受け

て根が肥大すると、根の生長圧や貫入能力が高まることが予測できる。根の根端部の肥大とその近傍の土壌粒子の動きや、肥大生長にともなう根の生長圧の変化を実際に測定することによって、直径の変化が根の伸長生長に寄与するか否かを明らかにしていくことが期待される。

おわりに

根の直径は根系形質の中で重要なパラメーターであるにもかかわらず、直径を測定した報告は、長さや重量と比較して圧倒的に少ない。根長測定のように簡易な測定法が開発されれば、間違いなく直径に関するデータの蓄積が進むであろう。より多くの研究者が直径を測定することによって、簡易な直径測定法が開発されることが望まれる。

引用文献

- Abbas Al-Ani, M.K. and R.K.M. Hay. 1983. *J. Exp. Bot.* 34: 1720-1730.
Abdalla, A.M. *et al.* 1969. *J. agric. Engng. Res.* 14: 236-248.
Christie, E.K. and J. Moorby. 1975. *Aust. J. Agric. Res.* 26: 423-436.
Fitter, A.H. 1976. *Plant Soil* 45: 177-189.
Gerard, C.J. *et al.* 1972. *Soil Sci.* 114: 37-49.
Hettiaratchi, D.R.P. 1990. In *Soil productivity and pollution*, (Eds.) D.J. Greenwood *et al.* The Royal Society, London. 35-47.
Huang, B.R. *et al.* 1991. *Ann. Bot.* 67:163-166.
Huck, M.G. *et al.* 1970. *Plant Physiol.* 45: 529-530.
飯嶋盛雄. 1992. *農園*. 67: 1151-1156.
Iijima, M. and Y. Kono. 1991. *Jpn. J. Crop Sci.* 60: 130-138.
Iijima, M. *et al.* 1990. *Environ. Control in Biol.* 28: 53-60.
Jupp, A.P. and E.I. Newman. 1987. *New Phytol.* 105: 393-402.
Kiel, C. and P. Stamp. 1992. *Ann. Bot.* 70: 125-128.
川田信一郎、松井重雄. 1978. *日作紀*. 47: 629-636.
川田信一郎ら. 1980. *日作紀*. 49: 103-111.
Macduff, J.H. *et al.* 1986. *Plant Soil* 94: 321-332.
Materchera, S.A. *et al.* 1991. *Plant Soil* 135: 31-41.
Misra, R.K. *et al.* 1986. *Plant Soil* 95: 315-326.
Morita, S. *et al.* 1992. *Jpn. J. Crop Sci.* 61: 101-106.
Nakamoto, T. 1989. *Jpn. J. Crop Sci.* 58: 648-652.
中元朋実ら. 1989. *日作紀*. 58: 530-534.
Peterson, W.R. and S.A. Barber. 1981. *Agron. J.* 73: 316-319.
Pitman, M.G. 1969. *Plant Physiol.* 44: 1233-1240.
Rowse, H.R. and D. Goodman. 1981. *J. Exp. Bot.* 32: 591-598.
Sattelmacher, B. *et al.* 1990. *Ann. Bot.* 65: 27-36.
Scholefield, D. and D.M. Hall. 1985. *Plant Soil* 85: 153-162.
Stoffella, P.J. *et al.* 1979. *Crop Sci.* 19: 826-830.
田中典幸. 1971a. *日作紀*. 40: 69-74.
田中典幸. 1971b. *日作紀*. 40: 306-310.
田中典幸. 1974. *日作紀*. 43: 291-316.
Taylor, H.M. and L.F. Ratliff. 1969. *Agron. J.* 61: 398-402.
Taylor, H.M. and S.T. Willatt. 1983. *Agron. J.* 75: 818-820.
Willatt, S.T. *et al.* 1978. *Agron. J.* 70: 581-586.
Wilson, A.J. *et al.* 1977. *J. Exp. Bot.* 28: 1216-1227.
山崎耕宇、帰山長憲. 1983. *日作紀*. 52: 59-64.

Problems on Variation in Root Diameter: Morio IJIMA