

作物根系の表現型可塑性

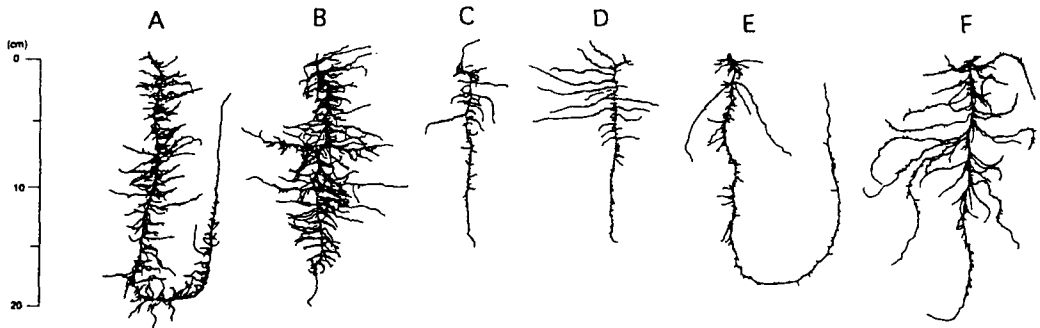
泉 泰弘 (名古屋大学農学部)

1. 表現型可塑性とは何か？

これまで作物の根のかたちを研究対象としてきた筆者であるが、それが驚くべき程の大きい変化を見せることには幾度となく感心させられてきた。例えば第1図の6つの根系像を黙って見せられたならば、それらが何れも同じ品種(統一)で生育期間まで等しい(3週間) 水稻種子根であるとは誰も思うまい。(根の研究に携わっている読者の方々も、根の生育に及ぼす環境要因の影響の極めて大なることには既に気付いておられると思う。) したがって、種あるいは品種本来の根系の姿はどれか、等という議論はもはや無意味ではないかとすら思えてくる²⁾。(一方、地上部では多少の形態的变化が起こるにせよ、イネならイネ、ダイズならダイズの姿を我々は思い浮かべることができ、それらは他の種と容易に識別されるのである。)

根の生育に関して遺伝子が支配している割合はごくわずかで、後は環境に任せるまま発達していくと仮定すれば、環境変化に対する反応は遺伝的資質とは全く無関係な性質のものであるとして、この問題に片を付けてしまうことは可能である。しかしながら、異なる遺伝子型間で根系を比較した場合には、相当に大きい形態変化を示しつつも違いを認めることができることも事実である。さらに、根の形質における遺伝率を計算したいくつかの研究を見ると、広義、狭義の遺伝率とも地上部と比べても決して低いとは言えないことから^{2,3)}、先の仮定は正しくないのではないと思われる。

これに対して、すでに生態学では「1つの遺伝子型が自然環境に反応して表現型を変える能力」として定義される“Phenotypic plasticity”(表現型可塑性あるいは可変性などと翻訳されているが、拙文では以後可塑性を用いることとする)も、植物にもともと備わっている遺伝的特性であるという立場をとり、それが個体の生存にとって不可欠であるだけでなく、種の進化や適応などの現象と密接に関わる重要なものとして認識されてきた^{1,8,14)}。動物と違って自由に移動できない植物では、表現型可塑性を備えることによって劣悪な環境を生き延びてきたが^{13,14)}、とくに世代交代より短い周期で気象変動が起こる場合や狭い地域の中で気象条件が大きく異なるような場合には、植物は遺伝的变化ではなく可塑性によって対応するものと考えられている¹⁾。



第1図 6つの異なる生育条件下で発達した統一(日印交雑水稻品種)の3週齢の種子根系像。Aが畑土壌、Bが湛水土壌を用いた根箱栽培。CとDは根端を切断して培養。EとFは地上部も付けて種子根を培養。また、CとEは無機窒素のみ、DとFは有機窒素を含む培地を使用。

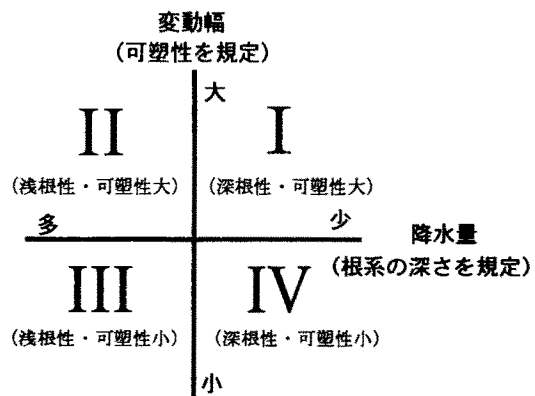
中でも複雑な環境要因が存在する土壤中で発達する根は、環境に適応するうちに地上部器官と比較してはるかに大きい可塑性を獲得するに至った。この方が先述の環境決定論的な考え方と比べて、はるかに筆者にはピッタリとくる感じがする。（根系形質に見られる表現型変異の大部分は環境変異に由来するもので、育種材料として利用可能なほどの遺伝変異は存在しないという考え方は既に葬り去られたようであるが、土壤環境に起因する環境変異によって遺伝変異が覆い隠されてしまうという表現も、可塑性が正しく評価されていなかった時代の遺物ではないだろうか。）

2. 可塑性が何故評価されなければならないか？

環境変化を例えば気温や降水量などの平均値と変動幅という2つの側面に分けた場合には、前者の変化に対しては形質の平均値、後者の変化に対しては可塑性の大きさが推移する¹⁾。（また、気象変動には前者のみが変わる場合、後者のみが変わる場合、両者とも変わる場合の3つのパターンが存在するために、植物の対応にも3通りが考えられる訳である。）さらに Schlichting & Levin^{9,12)}は、異なる地域に生息する同一属、同一種間での諸形質の平均値の変異と、可塑性の大きさや方向における変異が大きく異なっていたことを証拠として、表現型可塑性が個々の形質自身（平均値）の推移とは全く別の進化を遂げてきたと結論した。（The phenotypic plasticity of a character can evolve independently of the character itself.）この仮説は反例も提出されているが²⁰⁾、概ね支持されているようである。次に、例を取って話を進めることにする。

乾燥地域で栽培されているイネは耐旱性に優れており、それには深根性が大きく関与しているというのが現在のところ定説となっているが、上記のように生育期間中における平均的な土壤水分によって根系の深さの平均値、土壤水分の変動幅によって根の深さを変える能力（可塑性）に関してそれぞれ独立した自然選択が行われてきたのであれば（これは十分に予想される事態ではないか？）、イネには生育する地域の環境に適応した結果として、第2図に示したような分化が起こっているはずである。

ここで、第III象限のイネよりも第I、第IV象限のイネの方が耐旱性に優れていることは誰でも解るが、第I象限と第IV象限のイネを比べた場合はどうであろうか。育成した新品種をごく限られた地域ならばともかく、広い地域に普及しようとするならば（また異常気象がもはや異常とは言えなくなってきた今日では）、降水量に応じて根の深さを自由自在に変えることが可能な第I象限のイネの方が適していることは言うまでもない。



第2図 気象条件と根系発達における分化（推定）

ところが、これまで作物学の分野ではこういった考え方がやや希薄であったように思われてならない。つまり第2図のY軸に目を向けることなしに、X軸のみに着目し

て品種比較や選抜を行ってきたという訳である。実際のところ、ただ1つの生育条件での種間・品種間比較が一部には行われているが、それでは普遍的な遺伝子型変異は決して見い出せない。また2つ以上の区で比較を行った場合には、差異のパターンに区を越えた共通性を認められれば（または遺伝子型×環境の2元配置分散分析における交互作用が有意でなければ）遺伝子型変異として評価することが可能であるが、区ごとに異なっている部分は遺伝と環境の交互作用として考察することはできても、差異を総合して一般的結論を導くのは容易ではない。そのため筆者は、そういったアプローチには限界が来ているのではなかろうかという疑問を抱いている。というのも、要因や水準、そして用いる遺伝子型の数が増えるにつれて交互作用が複雑になり、解釈も難しくなるということを度々経験しているからである。

O'Toole & Bland⁷⁾の如きは、単一環境下で根の生育における遺伝子型変異を調査しようとする試みを言語道断として斥け、生育条件の異なる複数の区を設定することを絶対視したばかりか、その際に現れる反応の違いを（遺伝子型変異を見え難くするいわゆる厄介者として扱われているに過ぎない）遺伝×環境の交互作用ではなく、表現型可塑性における遺伝子型変異として選抜を行い、不良環境に対する抵抗性に優れた品種の育成を行うべきであると主張した。筆者らは、第1図に挙げた6つの生育条件下で水稻種子根の発達を比較したが、多収性品種である「統一」は供試7品種の中でそれほど根系発達に優れているとは言えなかった^{4,5)}。ただし、生育条件に対する総根数や総根長の反応は最も大きく、その高い収量性との関連を窺わせた（筆者ら未発表）。もし可塑性に目を向けなければ、「統一」は根系発達という点では取るに足らぬ品種として評価されてしまうところであった。このことも、根系発達において発現する可塑性を作物生産向上の鍵を握るものとして、むしろ積極的に評価すべき段階にあることを物語っているのではないだろうか。つまり、表現型（P）が遺伝（G）と環境（E）の関数、すなわち $P = f(G, E)$ で決定されるという考え方に従い、これまでは栽培管理（E）による結果として捉えられていた可塑性を、原因に属する遺伝形質（G）であるとして、その改良によって収量（P）の向上を実現しようという発想の転換である。その場合に繰り返すが、地上部に比べてはるかに可塑性の大きい根系は格好の材料となりうるのである。

3. 可塑性と個体の適応性との関係

先に挙げた可塑性の大きい遺伝子型ほどストレス耐性が大きいということについて、もう少し詳しく触れてみたい。それは、形態を変化させることによって生理的機能の低下を防ぎ、収量形質を安定化させる（well-buffered）という既によく知られている機構によって説明される¹⁾。例えば、イネが旱魃に遭った場合に根系をより深い土層にまで発達させることができれば、体内の水ポテンシャルを維持して光合成を続けることが可能になる訳である。一方、同じイネでも施肥と根系の反応との関係を見ると、根系形態における可塑性が大きい品種ではなく逆に小さい品種ほど多収を可能にしている^{15,16,17,18)}。一見するとこれは先の収量安定とは全く違うように思われるが、過剰吸収を抑え（耐肥性に優れ）植物体内の養分濃度を一定に保つという点では、根本的に同じ問題であると考えられる。このように、形態的形質の可塑性は必ずそれとリンクしている生理的形質と関連づけて論じなければ意味を持たない。

また、主根軸長の減少を側根の発根密度の増加で、或いは根数の減少を側根1本当たりの平均長の増加で補うことにより、総根数や総根長を維持するという様な補完現象についても考慮しなければならない。つまり、個々の形質の可塑性は独立したのではなく互いに影響し合っており、それらが集合した結果として別の形質を安定させたり変化させたりする作用を示す¹⁾。さらには、ある形質の変化に対して他の形質がバラバラな方向に反応するのではなく、相関関係を保ちながら増加ないし減少するといった形質間のネットワークがよく発達している植物ほど、不良環境に対する抵抗性が強いという仮説も提出されている^{10, 11)}。

よって最終的に収量の安定や向上を得るためには、どのような形質が安定すれば良いのか、あるいは逆に反応すれば良いのかをまず見極めることが肝要である。次に、形態的形質と生理的形質との因果関係に加えて、個々の形質の反応（部分）と、より上位にある形質の反応（全体）との関係を明らかにした上で（このことは同時に、我々がこれまで用いてきた相補性という概念に対する理解をもさらに深めてくれものと思われる）、可塑性の評価を行うべきであろう。

4. 保守的形質と可塑的形質

遺伝子型間の可塑性程度の違いのみならず、異なる形質間にも可塑性の大きさに差異が存在するのは当然である。根系形質については、Kono et al.⁶⁾が3通りの異なる土壤水分条件に設定した根箱で4週間生育させたダイズ的全根系を定量的に解析し、側根の4次までの分枝数、2次側根までの根粒の着生など土壤水分に関係なく一定であった形質を conservative character（保守的形質）、大きく変化した（長く、太く、2次側根を有する）L型1次側根の数や長さ、根の直径などを elastic character（可塑的形質）というように、可塑性の大きさを尺度として分類を試みている。また、筆者らは培養条件が水稻種子根の形態に及ぼす影響を調査したが⁴⁾、培地の窒素源の違いに対してL型1次側根が非常に大きい可塑性を示す一方で、（短く、細く、2次側根を持たない）S型1次側根は比較的保守的な性質を示していた（第1図参照）。

このような形質間の可塑性程度の違いも、L型側根の方がS型側根よりもストレスの軽減に貢献しているのではないかと、そうではなくてS型側根はむしろ恒常性に一役買っているのではないかと、というように適応性と関連づけて考察を進めることが望まれる。また保守的形質であるはずのS型1次側根の発根密度は、地上部のない根端培養とインタクト培養の根系では大きく異なり、この形質に対する地上部の制御機構が存在する可能性を示唆したが⁴⁾、このことは前項の形質間ネットワークと同様、器官間の可塑性ネットワークについても言及することの必要性を示すものと言えよう。

5. 終わりに

可塑性の評価には、①変動係数と相関係数による方法、②回帰分析、③分散分析などが主に用いられているが⁸⁾、枚数の関係でそれらに就いては今回は割愛させて頂く。（もし機会があれば、データがある程度揃った時にでも実例を挙げて詳しく解説してみたいと思っているので乞御期待を。）優れた根系発達能力と大きい可塑性を併せ持った品種を育成するという究極的な目標を達成するためには、これまで挙げたことの外にも、育種材料として利用することの現実性を提示するために可塑性の遺伝様式を

明らかにすることも避けては通れぬ問題である。しかし O' Toole & Bland⁷⁾の提言以降、現在に至るまでこの方面における研究は、残念ながらそれほど多くの進展を見せてはいないように思われる。可塑性の解析には何れも十分な反復数（また最初の2つについては水準数も）を要するため、とにかく時間と労力のかかる根系研究では個体数を確保できないこと（1日では採取できない迄に実験が膨れ上がってしまう恐れもある）が研究の妨げとなっていたのかもしれない。また、生存競争に強い植物が大きい可塑性を示すといった生態学者が提唱している理論通りの結果が必ずしも得られるとは限らないようであり^{19,21)}、作物学の分野でも適応性と可塑性との関係についての知見を積み重ねることが重要であろう。

最後に一言。投稿論文には「客観的で冷静な表現を望む」という意見をいつも付けられている筆者であるが、今回は思うままに主観的な価値判断を含む表現を使わせて頂いた。どうか御容赦の程を。

引用文献

- 1) Bradshaw, A. D. 1965. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- 2) Ekanayake, I. J. et al. 1985. *Crop Sci.* 25: 927-933.
- 3) Ingram, K. T. et al. In Kirk, G. J. D. ed., *Rice Roots: nutrient and water use*. Int. Rice Res. Inst., Los Baños, Philippines. 67-77
- 4) 泉泰弘ら 1995. *日作紀* 64 (別1) : 154-155.
- 5) 泉泰弘ら 1995. *日作紀* 64 (別2) : 137-138.
- 6) Kono et al. 1987. *Jpn. J. Crop Sci.* 56: 597-607.
- 7) O' Toole, J. C. and W. L. Bland 1987. *Adv. Agron.* 41: 91-145.
- 8) Schlichting, C. D. 1986. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- 9) Schlichting, C. D. and D. A. Levin 1986. *Biol. J. Linn. Soc.* 29: 37-47.
- 10) Schlichting, C. D. 1989. *BioScience.* 39: 460-464.
- 11) Schlichting, C. D. 1989. *Oecologia.* 78: 496-501.
- 12) Schlichting, C. D. and D. A. Levin 1990. *J. Evol. Biol.* 3: 411-428.
- 13) 菅洋 1995. *東北大学遺伝生態研究通信.* 30: 1-5.
- 14) Sultan, S. E. 1987. *Evol. Biol.* 21: 127-176.
- 15) Tanaka, S. et al. 1993. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 288-293.
- 16) Tanaka, S. et al. 1993. *Jpn. J. Crop Sci.* 62: 447-455.
- 17) Tanaka, S. et al. 1995. *Jpn. J. Crop Sci.* 64: 148-155.
- 18) 角田重三郎 1960. 松尾高嶺編 *根の形態と機能—稲作多収の基本原理—*. 農業技術協会, 東京. 179-228.
- 19) Van de Vijver, C. A. D. M. et al. 1993. *Oecologia* 96: 554-548.
- 20) Vasseur, L. and L. W. Aarssen 1992. *Pl. Syst. Evol.* 180: 205-219.
- 21) Wilson, S. D. 1991. *OIKOS* 62: 292-298.
- 22) 山内章 1994. *根ハンドブック*. 根研究会, 東京. 77-78.