

作物の深根性に関する要因

荒木英樹・飯嶋盛雄

(名古屋大学大学院生命農学研究科)

E-mail: i971101m@eds.ecip.nagoya-u.ac.jp

1. はじめに

作物は深根を発達させることによって、土壌深くに存在する養水分を吸収することが可能になる。そのため、深根性は乾燥ストレス耐性に関与することや、作物が通常では十分に利用しにくい土壌深層の養水分の物質循環に寄与することが指摘されている。しかし、一体どういう特徴をもつ根が土壌中深くまで伸長するのかはほとんど明らかにされていないと言えよう。そこで、本報ではこれまでの深根性に関する研究を概観するとともに、土壌深層まで伸長する根の生理生態的な特徴について考察する。なお、本報の主題である深根性に関連する話題として、根の深さの定量化 (小柳, 1998) や土壌の粗孔隙の機能 (中元, 1998a) に関する総論が最近提出された。詳細についてはそれらを参照されたい。

2. 作物の深根性研究

これまでの深根性研究では、はじめに述べた乾燥ストレス耐性や土壌深層の養水分の物質循環、さらに収量性や耐倒伏性との関係が検討あるいは議論されている。それらの研究の要点は以下の通りである。

深根性作物種あるいは品種は土壌深層に存在する土壌水分を効率よく獲得することによって、乾燥ストレスに伴う植物体内の水分欠乏状態、すなわち葉の水ポテンシャルの低下や葉の枯れ上がり、巻葉となることを遅延または軽減する (Lilley and Fukai, 1994b; Mambani and Lal, 1983a; 高見, 1986)。実際にイネやトウモロコシの根系では、土壌深層に高い根長密度をもつものは、その土壌層位の水分を多く吸収することが示されている (Lilley and Fukai, 1994a; Mambani and Lal, 1983b; 1983c; Sharp and Davies, 1985)。これらのことが実験データとして詳細に検討される以前から、耐旱性の向上を目的とした育種の現場において深根性はすでに注目されてきた。とくに陸稲やコムギにおいて、土壌深層での根量が多い品種を母本として、耐旱性の大きい品種が育成されている (Hurd, 1974; Nemoto et al., 1998)。

作物根が土壌深層まで伸長することによって、深根により形成された生物孔隙を利用して後作の作物根がより深くまで伸長する現象が広く知られている (Jakobsen and Dexter, 1998; Nambiar and Sands, 1992; Wang et al., 1986)。すなわち深根性作物を栽培体系に組み込むことによって、土壌の物理性の一部が改善されることが期待できる。このような“生物的なプラウ” (Materechera et al., 1993) とも言うべき高い貫入能力をもった深根性作物の根は、浅根性作物では吸収できないような土壌層位の養分を吸収することが可能となり、作物の養水分吸収システムを向上させるとともに、圃場における無機物質循環にも貢献すると考えられる (Kramer, 1983)。

水稻においては、収量水準が高い栽培条件下では、概ね共通して比較的深い土壌層まで伸長した根が多いことが観察されている (森田ら, 1988; 田中, 1976)。一方、深根性が水稻において耐倒伏性に関与することが明らかにされている。寺島ら (1994) は湛水条件で生育したイネにおいて、光合成産物の根への分配率や根の乾物重、根の伸長方向を精査し、耐倒伏性の高い品種は根重が重く、深い土壌層まで伸長する根が多いと結論している。

3. 深根性の評価

作物根系の遺伝的な改良を考える上では、改良すべき形質の遺伝的変異を定量的に把握することが重要である (O'Toole and Bland, 1987)。例えば深根性品種の育種においては、根系の最大貫入深度や根量の分布などが改良形質として挙げられよう。しかし、根系の最大貫入深度を指標として用いた場合、種によっては品種間差が明確に、もしくは全くみられないことがある (Cholick et al., 1977; Winter et

al., 1988) . 一方, 根量の分布を指標とした場合には, どの深さで深層を土壌深層とみなすかによって評価が異なるだけでなく, 全体の根量が多い品種では深層の根も多くなる可能性が高い (小柳, 1998) . そこで, Oyanagi et al. (1993b) は, 根系の平均的な深さを示す「根の深さ指数」を根系の深さの代表値とすることを提案している. 「根の深さ指数」は, Σ (ある層の深さの中央値) \times [その層に含まれる根量 (根重あるいは根長) の割合, %] / 100 で求めることができる. 小柳 (1998) はこの指標を用いて, 根系の鉛直分布における遺伝的な変異や根の可塑性が定量的に評価し得ることを報告している. 以上のように, 根系全体を一つのマスとして捉え, その最大貫入深度や「根の深さ指数」に代表される根量の分布を用いることが, これまでに通常行われてきた深根性の評価方法といえよう. しかし, 根系全体の根量とその分布は個々の主軸根の分枝能や伸長方向, 発根数などによって規定されるため, 根系の全体像を捉えるためには, 根系のフレームワークを構成する個々の主軸根の生態的, 形態的特徴を把握することも重要である (森田, 1994) . そこで次節からは, 個々の主軸根の貫入深度を規定する最も基本的なパラメータとして, 根の伸長方向と伸長量の2つをとりあげ, それらについて考察する.

4. 根の伸長方向

主軸根の伸長方向は, 根が種子あるいは茎から分化, 発生した時点での生長点の向きと, 根の伸長過程における重力屈性の程度に支配されるものと考えられる. Oyanagi et al. (1993a) は個々の主軸根の傾斜重力屈性反応がイネ科作物根系の鉛直分布を決める上で重要な要因となることを指摘している. Nakamoto et al. (1991) はトウモロコシとアワの孤立個体において, 節根がより直下方向へと伸長するとみられる品種では, 株から直下または斜方向の比較的深い土壌層位で根長密度が高くなることを観察した. コムギ根系においては, 種子根の走向角の大きさ (根軸上の点と基部を結んだ直線と地表面とがなす角度) と「根の深さ指数」とに正の相関関係がみられる (Oyanagi et al., 1993b) .

イネ科作物根系の基本的枠組みを構成する主軸根は, 発生節位によって異なる角度の傾斜重力屈性を示す. トウモロコシ (荒木・飯嶋, 1997b; 山崎・帰山, 1982) やアワ (Nakamoto et al., 1991) , イネ (荒木・飯嶋, 1997b; Oyanagi et al., 1993a) では, 同じ節位から発根した主軸根はほぼ同様な伸長方向を示す傾向があることが観察されている. コムギでは初生種子根の走向角が大きい品種ほど1次種子根, 2次種子根, さらに節根の走向角も大きいことが明らかにされている (荒木・飯嶋, 1998; Nakamoto and Oyanagi, 1994; 1996) . 以上のことから, 各主軸根の伸長方向の差異には内的な要因が影響しており (Nakamoto, 1994) , さらに品種間ではその影響の大きさが遺伝的に支配されている可能性が高い. 一方で, 土壌温度の違いによる温度屈性 (Tradiu and Pellerin, 1991) や培地の水ポテンシャルの差異による水分屈性 (Nakamoto, 1993; Oyanagi et al., 1992) が根の伸長方向に影響することが知られている. 実際の圃場条件下においては, 根の伸長方向を決定する主要因が内的に規定された重力屈性反応であったとしても, ある特定の時期に, 土壌の水, 温度がストレス因子として強く働くことによって, さらに水分屈性や温度屈性などの複数の要因が作物の深根性に関与することが推測できる.

先に述べた個々の主軸根における傾斜重力屈性反応の違いと, そして根が徐々にあるいは突然鉛直方向へと伸長し始める (中元, 1998b; Nakamoto et al., 1991) , 言い換えれば重力屈性反応が生長に伴って変化することが根の伸長方向を決める上で重要であろう. 森田・山崎 (1992) は水稻において, 根の直径 (山崎ら, 1981) , 師部の通導機能 (森田ら, 1983a; 1983b) , 栽植密度や地上部の光環境 (森田ら 1987, 森田・山崎, 1992) などと主軸根の伸長方向との関連性を調査した一連の研究結果から, 根の傾斜重力屈性の程度は, 茎葉部から根系へ転流される光合成産物量によって規定されているという作業仮説を提示している. このことから, 生長に伴い根に送られる光合成産物量が増加するに伴って, 根の重力屈性が変化する可能性がうかがわれる.

5. 根の伸長量

もう一つの深根性のパラメータである根の伸長量は, 根の伸長速度と発根してから伸長を終了するまでの伸長期間によって規定される. イネ科作物において, 個々の主軸根の伸長速度を根の伸長が終了するまで調査した報告は, 水稻 (川島, 1986; 川田ら, 1963) やトウモロコシ (Pellerin and Pagès, 1994;

帰山・山崎, 1983) などの僅かな例を除いては見あたらない。とくに根の伸長が終了するまでの伸長期間を把握することが圃場条件下, あるいは容器法においても容易ではないことが, これまでの研究蓄積が少ない理由であろう。一方, マメ科作物種では主根が土壌中深くまで伸長することが一般論として多くの教科書に記載されている。多くのマメ科作物では主根の伸長速度に品種間差が見られるため (Kaspar et al., 1984; Mia et al., 1996), マメ科作物では主根の伸長速度が深根性を規定する重要なパラメータと考えられよう。

根の伸長速度は太さと正の相関関係があることが指摘されている (Cahn et al., 1989)。その理由の一つとして, 太い根ほど地上部から送られる光合成産物量の供給能力が大きく, 分裂帯における細胞分裂活性や伸長帯における細胞伸長活性が大きくなるため, 伸長速度が大きくなることが挙げられている。すなわち, 先に述べた伸長方向とともに伸長量を規定する伸長速度についても, 根端に送られる光合成産物の供給量が一つのキーとなって深根性機構に関与していることが推察できる。

6. 不良土壌ストレス耐性

一般に圃場では, 耕盤層が形成されたり, 土壌深層において土壌含水比が高くなる場合が多い。そうした環境下で根が土壌深層まで伸長するためには, 土壌の機械的ストレスや加湿ストレスに打ち勝って, 伸長抑制を軽減しつつ下方へと伸長する能力が必要であると考えられている (Kramer, 1983)。これに関連した知見として, 機械的ストレス条件下において, 幼植物の種子根は直径が大きい作物種ほど貫入能力や根軸方向への伸長圧が高いことが示唆されている (Materchera et al., 1991; Misra et al., 1986; 田中丸ら, 1998)。一般に深い根系を形成する陸稲は, 水稻よりも根が太く, 貫入能力が高い傾向がある (Yu et al., 1995)。また根の貫入能力は加齢に伴って変化することが示唆されている。例えばトウモロコシでは加齢に伴って根の貫入能力が増すのに対して陸稲では変化せず (Iijima et al., 1991), エンドウやヒマワリの幼植物では播種後2日目から4日目の間に根軸方向への伸長圧が低下することが示されている (Misra et al., 1986)。機械的ストレスに対して上記のように根が反応するため, 機械的ストレス耐性は根の生理的な性質によって規定されていると推察される (Materchera et al., 1992)。また過湿ストレス耐性には, 通気組織の発達 (Noordwijk and Brouwer, 1988) や有害物質の解毒機構が関与していると指摘されている (上埜, 1998)。

土壌深層まで伸長する主軸根が, これらのストレスに対して耐性を持ち得るのかどうかはほとんど明らかにされていない。著者らは円筒法によって生育したイネ, トウモロコシ, コムギにおいて, 圧縮土壌ストレスによって土壌深層まで伸長する根の発生節位が基本的に変化しないことを明らかにした (Araki and Iijima, 1998; 荒木・飯嶋, 1997a)。このことはストレスのない状態で伸長量の大きい根が, 機械的ストレス条件下においても伸長量が大きくなることを暗示していると考えられる。この実験結果は, 根の横への広がり, すなわち根の伸長方向を極端に制限した系におけるものである。したがって, 根の広がりを十分に確保した実験系において, 深根とそれ以外の根では, 圧縮ストレスに対する耐性機構に違いがあるのかどうかを今後明らかにする必要がある。

7. 深根の特徴を把握するために

イネ科作物において深層まで貫入した主軸根の特徴は, Yoshida and Hasegawa (1982) が深根性イネの主軸根は太い傾向があることについて述べているだけで, 発根した節位や時期, すなわちある特定の部位から, もしくは特定の時期に発根する根が深層まで伸長するのかどうかを定量的に調査した報告は極めて少ない (Araki and Iijima, 1998)。作物の根系は種子根, 種子不定根, 中茎根, 鞘葉節根, 異なる節位から発生する節根などの主軸根や, 分枝次元の異なる側根, さらに高次側根を発生させる L 型側根というように発生場所や性質, 機能および可塑性などの異なる根によって構成されている (Yamauchi et al., 1996)。根の貫入深度は伸長量と伸長方向の兼ね合いで決まるため, 発生する場所によって, 伸長方向, 発根時期 (藤井, 1961; Pellerin, 1993; 山崎・中元, 1983), 根の太さ (山崎・中元, 1983; 山崎・根本, 1986) などが異なる各主軸根は, 最終的に到達する土壌層が異なると推測される。その中でも, 土壌深くまで伸長するために有利な特徴を兼ね備えた特定の主軸根が, 高い確率で深根

となることが十分に予測できる。このような根を特定することによって、どのような形質あるいは生理、生態的特徴が深根性に関与しているのかを証明し得るような研究への発展が期待できると考えている。

引用文献

- 荒木英樹・飯嶋盛雄 1997a. 根の研究 6 : 144.
荒木英樹・飯嶋盛雄 1997b. 日作紀 66 (別 2) : 271-272.
荒木英樹・飯嶋盛雄 1998. 日作紀 67 (別 1) : 222-223.
Araki H. and Iijima. M. 1998. *Plant Prod. Sci.* 1 : 242-247.
Cahn M. D. et al. 1989. *Plant Soil.* 119 : 271-279.
Cholick F. A. et al. 1977. *Crop Sci.* 17 : 637-639.
藤井義典 1961. 佐賀大農彙報 12 : 1-119.
Hurd E. A. 1974. *Agric. Meteorol.* 14 : 39-55.
Iijima M. et al. 1991. *Env. Exp. Bot.* 31 : 333-342.
Jakobsen B. F. and Dexter A. R. 1988. *Biol. Fertil. Soils* 6 : 315-321.
川島長治 1986. 日作紀 55 : 408-419.
川田信一郎ら 1963 日作紀 32 : 163-180.
帰山長憲・山崎耕宇 1983. 日作紀 52 : 508-514.
Kaspar T. C. et al. 1984. *Crop Sci.* 24 : 916-920.
Kramer P. J. 1983. *Water Relations of Plants.* Academic press, New York. 146-186.
Lilley J. M. and Fukai S. 1994a. *Field Crops Res.* 37 : 205-213.
Lilley J. M. and Fukai S. 1994b. *Field Crops Res.* 37 : 215-223.
Mambani B. and Lal R. 1983a. *Plant Soil.* 73 : 59-72.
Mambani B. and Lal R. 1983b. *Plant Soil.* 73 : 73-94.
Mambani B. and Lal R. 1983c. *Plant Soil.* 73 : 95-104.
Materechera S. A. et al. 1991. *Plant Soil.* 135 : 31-41.
Materechera S. A. et al. 1992. *Plant Soil.* 144 : 297-303.
Materechera S. A. et al. 1993. *Plant Soil.* 149 : 149-158.
Mia M. W. et al. 1996. *Jpn. J. Crop Sci.* 65 : 368-378.
Misra R. K. et al. 1986. *Plant Soil.* 95 : 315-326.
森田茂紀 1994. 農園 69 : 1031-1036.
森田茂紀ら. 1983a. 日作紀 52 : 551-554.
森田茂紀ら. 1983b. 日作紀 52 : 562-566.
森田茂紀ら. 1987. 日作紀 56 : 530-535.
森田茂紀ら. 1988. 日作紀 57 : 438-443.
森田茂紀・山崎耕宇 1992. 日作紀 61 : 689-690.
Nakamoto T. 1993. *Plant Soil.* 152 : 261-267.
Nakamoto T. 1994. *Plant Soil.* 165 : 327-332.
中元朋実 1998a. 日作紀 67 : 443-451.
中元朋実 1998b. 根の辞典. 根の辞典編集委員会編, 朝倉書店, 東京. 76-79.
Nakamoto T. and Oyanagi A. 1994. *Ann. Bot.* 73 : 363-367.
Nakamoto T. and Oyanagi A. 1996. *J. Plant. Res.* 109 : 375-380.
Nakamoto T. et al. 1991. *Jpn. J. Crop Sci.* 60 : 543-549.
Nambiar E. K. and Sands R. 1992. *Tree Physiol.* 10 : 297-306.
Nemoto H. et al. 1998. *Breeding Sci.* 48 : 321-324.
Noordwijk M. V. and Brouwer G. 1988. *Plant Soil.* 111 : 255-258.

- O'Toole J. C. and Bland W. L. 1987. *Adv. Agron.* 41 : 91-145.
- 小柳敦史 1998. *日作紀* 67 : 3-10.
- Oyanagi A. et al. 1992. *Jpn. J. Crop Sci.* 61 : 119-123.
- Oyanagi A. et al. 1993a. *Env. Exp. Bot.* 33 : 141-158.
- Oyanagi A. et al. 1993b. *Jpn. J. Crop Sci.* 62 : 565-570.
- Pellerin S. 1993. *Plant Soil.* 148 : 155-161.
- Pellerin S. and Pagès L. 1994. *Plant Soil.* 164 : 155-167.
- Sharp R. E. and Davies W. J. 1985. *J. Exp. Bot.* 36 : 1441-1456.
- 高見晋一 1986. *農業技術* 41 : 547-553.
- 田中丸重美ら 1998. *日作紀* 67 : 63-69.
- 田中典幸 1976. *農園* 51 : 377-380.
- Tardieu F. and Pellerin S. 1991. *Plant Soil* 131 : 207-214.
- 寺島一男ら *日作紀* 63 : 34-41.
- 上埜喜八 1998. *根の辞典*. 根の辞典編集委員会編, 朝倉書店, 東京. 232-233.
- Wang J. et al. 1986. *Soil Sci.* 141 : 432-437.
- Winter S. R. et al. 1988. *Crop Sci.* 28 : 512-516.
- 山崎耕宇ら 1981. *日作紀* 50 : 452-456.
- 山崎耕宇・帰山長憲 1982. *日作紀* 51 : 584-590.
- 山崎耕宇・中元朋実 1983. *日作紀* 52 : 342-348.
- 山崎耕宇・根本圭介 1986. *日作紀* 55 : 236-243.
- Yamauchi A. et al. 1996. Ito O. et al. eds., *Dynamics of Roots and Nitrogen in Cropping Systems of the Semi-Arid Tropics*. *Jpn. Int. Res. Center Agric. Sci, Tsukuba.* 211-233.
- Yoshida S. and Hasegawa S. 1982. *Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*. IRRI, Los Banos, The Philippines. 97-114.
- Yu L. X. et al. 1995. *Crop Sci.* 35 : 684-687.

Title : Factors Determining Deep Rooting in Crops.

Authors : Hideki Araki and Morio Iijima