

トウモロコシ根系が発揮する可塑性の窒素獲得における意義

田中 佐知子・山内 章*・矢野 勝也・飯嶋 盛雄・巽 二郎
名古屋大学大学院生命農学研究科

要旨：本研究では、根域内の窒素の不均一な分布に対して根系が可塑性な反応を示したことによる窒素獲得効率の変化を定量的に評価しようとした。直径 3 cm、長さ 10 cm の円筒に 0.5% の寒天を充填し、これらの 2 本を厚さ 2 mm のワックス層を挟んで上下に接着し、根は通過するが養水分は移動しない装置を作成した。上層は養分を含まず、この下層に窒素を含まないもの (NF 区)、 2mM-NO_3^- (NO 区)、 2mM-NH_4^+ (NH 区) をそれぞれ含むものの 3 処理区を用意した。上層の寒天の表面にトウモロコシを播種し、人工気象室内で 10 日間栽培した。NO 区での全根長に対する下層に含まれる根長の比は、NF 区のそれと比べて 1.76 倍に、NH 区では 1.59 倍に増加した。そこで、このように可塑性を発揮した実際の根系と、窒素の局在に対して可塑性を発揮できなかったと想定した仮想根系との間で窒素獲得効率を比較した。このとき、全根長および単位根長当たりの窒素吸収量は両根系間で等しいと仮定した。その結果、実際の根系は仮想根系と比べて、窒素獲得量が NO 区では 1.77 倍、NH 区では 1.63 倍大きいと計算された。以上の結果を、窒素が下層に局在した場合、根系が可塑性を発揮して窒素獲得のために有利な根系を形成したと解釈した。

キーワード：可塑性、根系、窒素、不均一系

結 言

作物の根系は、土壤に不均一に分布する養分に対して可塑性を発揮し、さまざまな反応を示す。たとえば、堆肥層において分枝が促進されることはよく知られた現象である。そのような現象は、オオムギ種子根系において、窒素やリンが豊富なパッチ内で、側根の発生および伸長が促進されると報告した Drew (1975) をはじめ、数多くの研究者によって、多くの種やいくつかの養分において確かめられている (Drew and Shaker 1975; Sattelmacher and Thoms 1991; Burns 1991; Gross et al. 1993 など)。しかし、数々の研究が行われているにもかかわらず、不均一な養分分布に対する根系の形態変化の、個体全体としての養分獲得における意義は定量的に明らかにされていない。

一方、O'Tool and Bland (1987) は根の形質として、'1つの遺伝子型が自然環境に反応して異なる表現型を示しうる能力' と定義される表現型の可塑性 (phenotypic plasticity) に注目した。Yamauchi et al. (1996) は、この可塑性がストレス環境下での作物生育に重要

な役割を果たす可能性のあることを指摘した。可塑性は作物体の各器官において発揮されるが、根系における可塑性は養水分獲得にとって重要であると考えられる。

本研究では、根域内の窒素の不均一な分布に対する根の発育学的反応を定量的に明らかにすること、また、その反応が植物個体の窒素獲得効率にどのように貢献するのかを評価することを目的とした。これまでに寒天培地中で生育させたトウモロコシにおいて、根域内での窒素の存在位置によって、根系が特異的な反応を示すことを明らかにした (田中ら 1998)。しかし、窒素のみを含んだ寒天培地の pH が実験前後で大きく異なっていたため、根系の示した反応が、窒素の存在によって引き起こされたのか、あるいは窒素吸収に伴って生じた急激な培地の pH の変化によるものなのかについて明瞭に区別することはできなかった。そこで本実験では、pH の急激な変化が生じない培地において、培地の下半分にのみ窒素が存在する場合の根系生長反応、および器官別の窒素含量から個体の窒素獲得量を調べた。この結果より、根系が可塑性な

生長反応を示したことによる窒素獲得効率の変化を定量的に評価しようとした。

材料と方法

供試材料にはトウモロコシ (*Zea mays* L., 品種 Robust30-71, (タキイ種苗)) を用いた。根域内に不均一に窒素を分布させるために次のような実験装置を作成した。直径 3 cm, 長さ 10cm の透明カーボネイト製の円筒に, 0.5% 寒天を充填し, これらの 2 本を厚さ 2mm のワックス層を挟んで上下に接着した。このワックス層は, ワセリンとパラフィン を 9:1 の割合で混合したもので, 根はこのワックス層を通過することが可能だが, 養水分の移動はない。寒天には, 急激な pH 変化を抑制するために 2 (N-morpholino)ethanesulphonic acid (MES) 緩衝液を 20mM となるように添加し, pH を 5.4 に調整した。実験の終了時に寒天の pH を測定したところ開始前と比べてほとんど変化はなかった。養分については, 窒素を含まないもの (NF), 2 mM-NO₃⁻ (NO), 2 mM-NH₄⁺ (NH) をそれぞれ含むものの 3 種類の寒天を作成した。これらの寒天培地を上層と下層で組み合わせ, 第 1 表に示したような 3 処理区を設けた。なお, 窒素以外の養分はいずれにも適量与えた (但野・田中 1976 を改変)。

第 1 表 窒素の形態と存在位置の組み合わせによる処理区。

処理区	NF	NO	NH
上層	窒素なし	窒素なし	窒素なし
下層	窒素なし	2mM-NH ₄ ⁺	2mM-NO ₃ ⁻

あらかじめ, 30℃で 2 日間催芽した種子を各円筒に 1 粒ずつ置床し, 人工気象室内で 30℃, 12 時間日長下で栽培した。円筒の側面と上部は, 光を遮断するためアルミ箔で覆った。寒天の乾燥を防ぐため, 毎日, 各円筒に 2-3 ml ずつ蒸留水を与えた。

置床後 10 日目にサンプリングし, 地上部は 80℃で 2 日間乾燥させた後, 重量および窒素含

量を測定した。根系については各区 6 個体のうち 3 個体は FAA で固定した後, 根長および根数の測定に用い, 残りの 3 個体は 80℃で 2 日間乾燥させた後, 重量および窒素含量を測定した。根長および根数の測定は, まず, 主軸根である種子根・種子不定根・節根の各根系に分け, それぞれの根系別に, 1 次側根・2 次側根を区別した。根系が局所施肥された窒素に対して可塑性を発揮したことによる窒素獲得量の増加分を, 以下のような方法で評価した。

1. NO 区および NH 区で生育した個体全体の窒素含量 (平均値) からそれぞれ NF 区の窒素含量 (平均値) を差し引いて, NO 区・NH 区での窒素獲得量とした。
2. NO 区・NH 区での個体窒素獲得量を, 窒素の存在する下層での根長 (平均値) で除し, 各区における単位根長当たりの窒素吸収量を求めた。
3. NO 区・NH 区において, 局所施肥に対する可塑性が発揮されなかった, つまり, 根長の各層への分配が NF 区と同じ割合だった, と仮定した場合の各区における下層の仮想根長を算出した。
4. NO 区・NH 区での単位根長当たりの窒素吸収量に, 各区の下層における仮想根長を乗じ, 可塑性が発揮されなかったと仮定した場合の NO 区・NH 区での仮想窒素獲得量を求めた。
5. 実際の窒素獲得量を, 可塑性が発揮されなかったと仮定した場合の仮想窒素獲得量で除し, 可塑性の発揮による窒素獲得量の増加割合を求めた。

結 果

a. 地上部乾物重

大きい順に NO 区, NF 区, NH 区であった (第 1 図)。

b. 根系発達

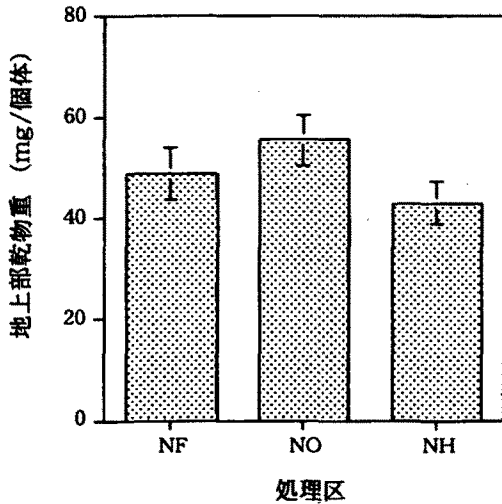
根長・側根数はともに, 大きい順に NF 区, NO 区, NH 区であった (第 2 図)。一方, 根長・側根数を全根系に対する下層根系の比でみると,

第 2 表 各窒素処理区における全根系に対する下層の根系の比。

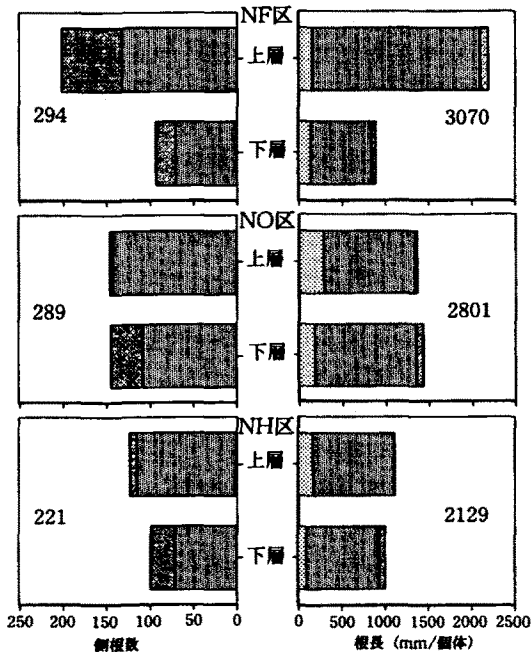
処理区	総根長	総側根長	総側根数
NF	0.29±0.04 a	0.27±0.05 a	0.33±0.02 a
NO	0.51±0.06 b	0.54±0.08 b	0.49±0.02 b
NH	0.46±0.06 ab	0.49±0.05 ab	0.44±0.03 b

値は, 3 個体の平均値±標準誤差を表す。同一のアルファベット間には, 5%水準で有意差がないことを示す。'総根'はすべての種類の根の合計を, '総側根'は 1 次側根・2 次側根の合計を示す。処理区名は第 1 表を参照。

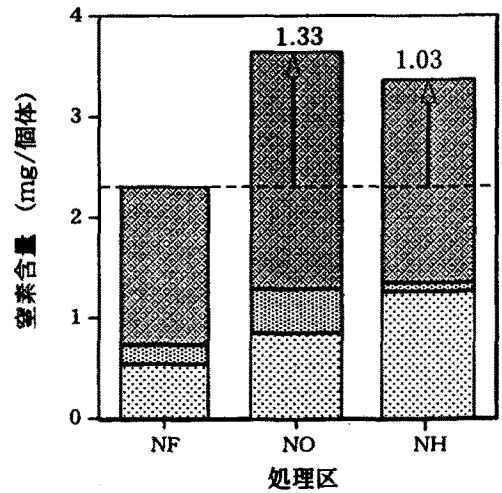
ともに, NO 区・NH 区で大きく, NF 区で小さかった。とくに側根長の比は, 側根数の比と比べて, NF 区と NO 区・NH 区の差が大きかった (第 2 表)。



第 1 図 各窒素処理区における地上部乾物重。
処理区名については第 1 表を参照。



第 2 図 各窒素処理区における根長および側根数。
主軸根* □ 1次側根 ■ 2次側根
図中の数字は上層・下層の合計を示す。
*主軸根とは, 種子根・種子不定根および
節根の合計。
処理区名については第 1 表を参照。



第 3 図 各窒素処理区における器官別窒素含量。
□ 種子 ■ 根 ■ 地上部
図中の矢印および数字は窒素獲得量を示す。
処理区名については第 1 表を参照。

c. 窒素の獲得量

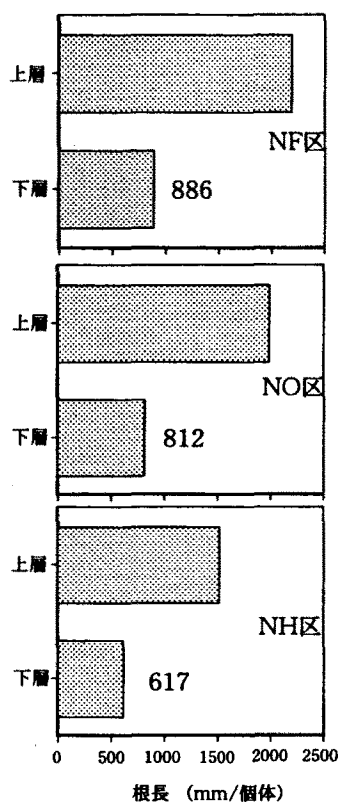
窒素含量は, NO 区, NH 区, NF 区の順に大きかった (第 3 図)。ただし, 器官別にみると, 種子中の窒素含量は NF 区で小さく, NH 区・NO 区では大きかった。

材料と方法で述べた 1~5 の評価方法の具体的な計算式は次の通りである。

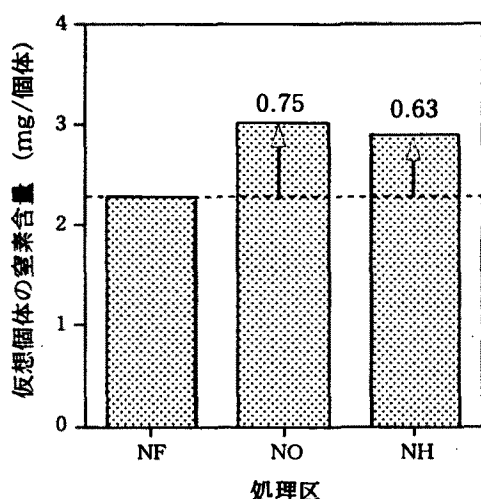
1. NO, $3.61 - 2.28 = 1.33 \text{ mg/個体}$; NH, $3.31 - 2.28 = 1.03 \text{ mg/個体}$ (第 3 図)・・・式 1
2. NO, $1.33/1438 = 0.92 \times 10^{-3} \text{ mg/mm}$; NH, $1.03/1007 = 1.02 \times 10^{-3} \text{ mg/mm}$ ・・・式 2
3. NO, $2801 \times 0.29 = 812 \text{ mm}$; NH, $2129 \times 0.29 = 617 \text{ mm}$ (第 4 図)・・・式 3
4. NO, $0.92 \times 10^{-3} \times 812 = 0.75 \text{ mg/個体}$; NH, $1.02 \times 10^{-3} \times 617 = 0.63 \text{ mg/個体}$ (第 5 図)・・・式 4
5. NO, $1.33/0.75 = 1.77$; NH, $1.03/0.63 = 1.63$ ・・・式 5

NO 区・NH 区の各窒素含量から, NF 区の窒素含量を減じて求めた窒素獲得量は個体当たり NO 区で 1.33mg, NH 区で 1.03mg と計算された (式 1)。一方, 前述の計算方法で求めた, 可塑性が発揮されなかったと仮定した場合の下層の推定根長は, NO・NH 区でそれぞれ 812mm, 617mm であり (式 3) (第 4 図), 同じく推定窒素獲得量は個体当たりそれぞれの区で 0.75mg, 0.63mg であった (式 4) (第 5 図)。これらの値から, 窒素の局所施肥に対して根系が可塑性を発揮し, 下層への根長分配を大きくしたことにより, 可塑性を発揮しなかったと仮定した場合と比べて, NO 区では 1.77 倍, NH 区では

1.63 倍、それぞれ窒素獲得量は大きいと計算された(式5)。



第4図 窒素の局所施肥に可塑的な反応を示さなかったと仮定した仮想根系の長さ。図中の数字は下層の仮想根長を示す。処理区名は第1表を参照。



第5図 窒素の局所施肥に可塑的な反応を示さなかったと仮定した仮想根系をもつ個体の窒素含量。図中の矢印および数字は仮想窒素獲得量を示す。処理区名については第1表を参照。

考 察

本実験においては、開始時と終了の間で寒天培地の pH はほとんど変化せず、それとともに、前報(田中ら 1998)で見られたアンモニア態窒素の施肥層における著しい根の伸長抑制は認められなかった。したがって、前報でのアンモニア態窒素を与えた処理層における根系の反応は、アンモニア態窒素に対するものではなく、おそらく pH の変化に対して生じたものであると考えられた。

根系発達については、NO 区では NF 区と比べて、窒素が存在しない上層での1次側根の伸長および2次側根の発生・伸長が抑制され、窒素が存在する下層では1次側根・2次側根のそれぞれが、長さ・数ともに大きくなった。その結果、全根長に対する下層に含まれる根長の比は、NF 区のそれと比べて1.76倍にもなった。NH 区では、NF 区と比べて、窒素が存在しない上層では、NO 区と同様に1次側根の伸長および2次側根の発生・伸長が抑制されたが、下層では各根長・根数ともに NF 区よりやや大きいかほぼ同じ程度であった。全根長に対する下層に含まれる根長の比は NF 区と比べて1.59倍になった。こうした現象は、窒素が下層に存在したことにより、その下層での伸長生長を促進し、一方、窒素が存在しない上層の根長を減少させる補償反応(Robinson 1996)と考えることができ、根系が可塑性を発揮して窒素獲得のために有利な根系を形成したと解釈できる。

可塑性を発揮したことによる窒素獲得効率向上についてより正確に評価するためには、NO 区・NH 区それぞれに対し、同じ施肥総量を培地に均一に分布させる対照区を設けて比較する方法も考えられる。一方本研究では、局所施肥に対して、可塑性を発揮できなかった場合の仮想根系を想定するという考え方を提示し、それと、実際に可塑性を発揮した根系とを比較をすることで窒素獲得効率の向上を評価する方法を試みた。これは、可塑性が発揮できなかったと仮想した場合も、全根長および単位根長当たりの窒素吸収量は、各区において可塑性を発揮した場合と変わらないという仮定に基づいており、下層への根長の分配比のみを可塑性評価の中で考慮した。しかし、実際には、窒素の濃度により、単位根長当たりの窒素吸収量も変化し(Robinson 1994)、また、全根長および植物体の栄養状態・生育状態も変化すると考えられる。したがって、本研究で評価した窒素獲得効率の変化については、そのような生理機能も含めて、今後さらに検討を加える必要がある。

本実験では窒素が存在する層における1次側根の発達促進、および窒素が存在しない層における1次側根の発達抑制により、窒素獲得効率が向上することが確かめられた。しかし、そのような根系が形成される過程で、根系を構成するそれぞれの根が窒素の局所施肥に対して示す反応の差異、またそれらの根の間での相互関係については詳しく検討を加えなかった。それを明らかにすることは、各種類の根の役割および植物がとる窒素獲得様式を解明する上できわめて重要であろう。

引用文献

- Burns, I. G. 1991. Short- and long-term effects of a change in the spatial distribution of nitrate in the root zone on N uptake, growth and root development of young lettuce plants. *Plant Cell Environ.* 14: 21-33.
- Drew, M. C. 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytol.* 75: 479-490.
- Drew, M. C. and Shaker, L. R. 1975. Nutrient supply and the growth of the seminal root system of barley II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *J. Exp. Bot.* 26: 79-90.
- Gross K. L., Peters A. and Pregitzer K. S. 1993. Fine root growth and demographic responses to nutrient patches in four old-field plant species. *Oecologia* 95: 61-64.
- O'Toole, J. C. and Bland, W. L. 1987. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agron.* 41: 91-145.
- Robinson, D. 1994. Resource capture by single roots. In Monteith, J. L., R. K. Scott and M. H. Unsworth eds., *Resource Capture by Crops*. Nottingham University Press, Nottingham, UK. 53-76.
- Robinson, D. 1996. Variation, co-ordination and compensation in root systems in relation to soil variability. *Plant and Soil* 187: 55-66.
- Sattelmacher, B. and Thoms, K. 1991. Morphology of Maize root systems influenced by a local supply of nitrate or ammonia. In McMichael, B. L. and H. Person eds., *Plant roots and their environment*. Elsevier, Amsterdam. 149-156.
- 但野利秋・田中 明 1976. アンモニア態および硝酸態窒素適応性の作物間差(第1報). *土肥誌* 47:321-328.
- 田中佐知子・山内 章・巽 二郎 1998. 根域内の異なる窒素形態および存在位置に対するトウモロコシ根系の発育反応. *根の研究* 7:132.
- Yamauchi, A., Pardales Jr., J. R. and Kono, Y. 1996. Root system structure and its relation to stress tolerance. In Ito, O. et al. eds., *Dynamics of Roots and Nitrogen in Cropping Systems of Semi-arid Tropics*. Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Tsukuba. pp.211-233.

Title: Plastic development of maize root system in relation to nitrogen acquisition.

Author: Sachiko TANAKA, Akira YAMAUCHI, Katsuya YANO, Morio IJIMA and Jiro TATSUMI