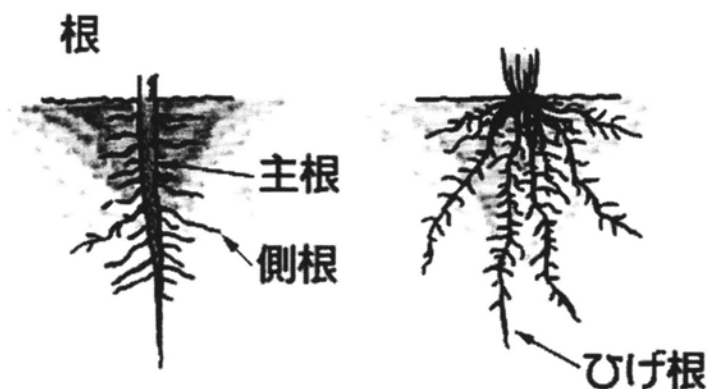


根をどう見るか ～生長とその影響要因について～

長野宇規（総合地球環境学研究所）



1. はじめに

土壌-植物-大気系の水移動を扱う際に最も不確定性の高い部分が植物の根である。土壌物理の側からは、常に根を受動的なシステムとしてその生長についても非常に単純なものとして取り扱っているが、これに対する批判は昔からある。実際のところ、根は与えられた環境条件に対し最大の効率を求めて能動的に活動する生命体であるからである。ただし根は構造的に極めて複雑でかつ地中にあるため、計測が容易でない。地上部の生長については日射や温度、そして二酸化炭素濃度など、影響因子が明らかでかつ計測しやすい。しかし土壌中では水分の他に養分、アレロパシー、土壌微生物活動など、複雑な因子が根の生長に影響しているため、単純な地上部と地下部の相関は得難い。そこで今回のゼミでは根の生長に対する理解を深めるため、地上部と地下部の生長相関、分布形、ストレス対応などについて作物学側からの知見を紹介する。

2. 地下部（根）と地上部のホメオスタシス（平衡維持力）（Zucconi, 1996 より）

2.1 I-factor と E-factor

根は環境条件や地上部の大きさ、生育ステージに応じて質量、形状、分布などを変化させる。これは地上部にとっても同様のことがいえる。植物はこれらを統合する内的相関を保ちつつ双方の生長を進める。そしてこれには2つの制御要因が関わっているとされている。1つは根と地上部が植物としての一体性を保つための形成上の要求で、もう1つはそれぞれが別々に自らの器官を生長させるための条件である。結果として両極的な制御がおき、そこではそれぞれの器官の生長が相手の生長の条件となり、

またそれに伴う生体活動が双方に影響を及ぼすという構造になっている。

植物体の生産物のうち、根によって独占的または優先的に生成され、地上部の生長に影響する要素を、総括して地下部要素 (Ipogean factor, I-factor) という。同様に地上部の生産物で地下部の生育に影響する要素を上部要素 (Epigeal factor, E-factor) と呼ぶ。これらは Fig. 1 に示すように互いに影響を及ぼし合う。このような循環的な相関が相補的な生長を促し、環境への適応を促す。例えば小さな根の植物に別種の大きな地上部を持つ植物を接ぐと、Fig. 2 に示すようにそれぞれ本来の植物と異なる地上部-地下部比率となることが実験で明らかになっている。

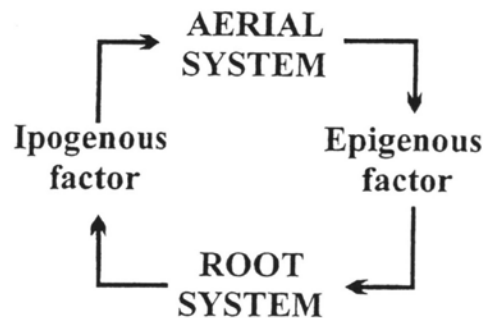


Fig. 1. Homeostatic balance of Root and Shoot development through the limiting role of their products (epigeal (E) and ipogean (I) factors, respectively).

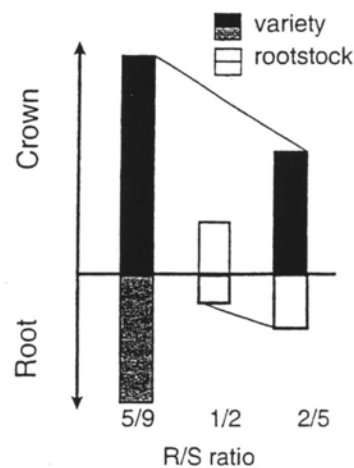


Fig. 2. Grafting on a dwarfing rootstock imposes adaptive changes, with the crown growing smaller than on its own roots, and the Root growing larger than under its own crown (Adapted from Zucconi 1992a)

2.2 根と地上部の比率

根と地上部は相関を保ちつつ生長するが、生育ステージにより双方の比率は変化する。一般的に初期の生育段階において根の比率が相対的に大きく、生殖成熟期には地上部の比率が大きくなる。結果として根/地上部の比率 (R/S ratio) は生育とともに次第に減少する傾向を示す。つまり生育初期の方が根の貢献度は高いということもできる。そして成熟期への生育ステージの移行は植物体の質量で決定されるのではなく、

R/S 比率により決定されることが明らかになっている (Fig. 3). 成熟期の開始が R/S 比率に決定されることは、環境資源や制限要因に対する植物の対応余地を残す。この現象は人為的に R/S 比を変化させることで証明することができる。地上部を剪定して R/S 比を増加させると地上部は生長を続け、成熟への移行が生じない。また逆に小さな鉢で根の生育を制限すると成熟は早く訪れる (Fig. 4)。

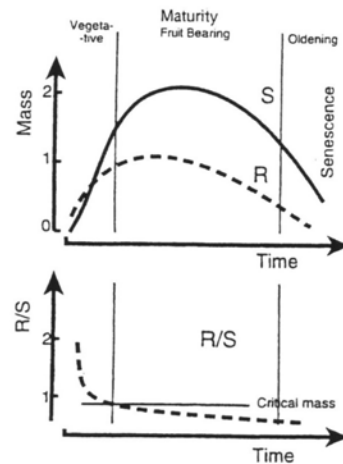


Fig. 3. Above: Time course of root and shoot size during a plant life-cycle. Below: The R/S ratio decreases steadily, causing a shift to a reproductive maturity when a critical mass level is reached. (Adapted from Zucconi 1992a).

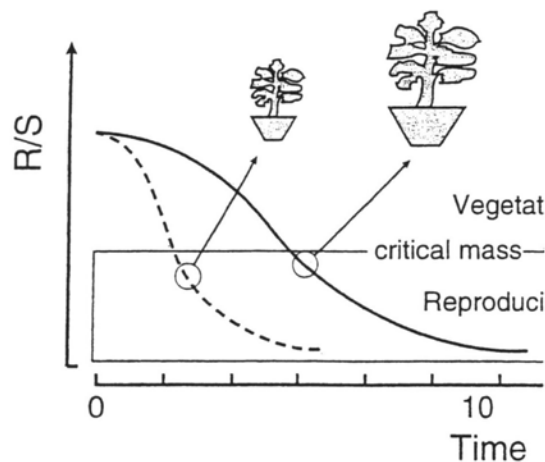


Fig. 4. The critical mass for reproduction may be achieved at an earlier or latter time (pot volume), bringing about changes in plant size

実際 R/S 比率は極めて近似的なものにすぎない。例えば木本では、木質化が生じ、重量比だけを指標とすると誤差が生じる。ホメオスタシスの関係からすると、例えば根は同じ大きさの地上部を維持するため、土壌の環境により根の規模を変化させる。また生理学的な加齢は R/S 比ではなく、器官の活動度や器官の間の輸送力の指標となる ipogean/epigean 比率に依存する。これを式に表すと以下ようになる。

$$I/E = f(M, A, T) \quad (1)$$

ここに、M：根および地上部の質量、A：活動度、T：器官間の輸送。

I/E 比がある一定の限界比率に達すると成熟が始まるというのが厳密な表現である。

2.3 根のサイズの決定要因

土壌養分の存在量によって地上部と地下部の質量比率は変化する．Fig. 5 は養分濃度の変化に伴う発芽後 22 日の豆科植物の地上部と地下部の質量比の変化を示している．土壌中の養分濃度と根の質量には反比例の関係が見られる

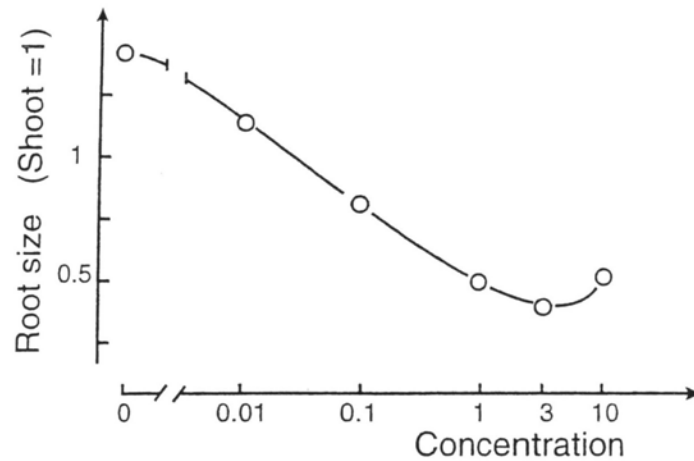


Fig. 5 Root/Shoot ratio in 22-day-old bean plants in contact with various concentrations of nutrient solution (standard concentration = 1) (Adapted from Zucconi 1988)

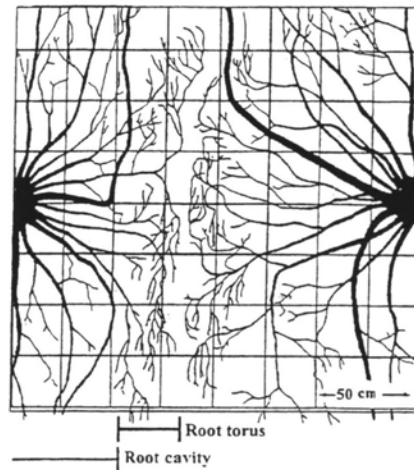


Fig. 6 Authopathic forces compel the root system to expand centrifugally to absorb in ever new territories, leaving a central core void of absorbing roots (Adapted from Baldini 1976)

また根の生長可能な領域の大小によって地上部の生長も変化する．例えば作物の栽培密度を変化させると周囲の根は自らの領域の主張のために、アレロパシー物質を分泌することから、互いが生育ポットで閉ざされるように根の生長は制限される (Fig. 6)．これらを総合すると根の生長は以下の関数となる．

$$R = f\left(\frac{V, S, Ay}{F, Ar}\right) \quad (2)$$

ここに V：生育領域，S：地上部の大きさ，Ay：生長期の根の増加度，F：肥沃度，Ar：成熟期の根の減少度．

2.4 根の生長と影響因子

根の生長は日射や二酸化炭素が地上部の生長に影響するのとは比べると、より動的である。根は土壤中の水分の拡散や養分の水溶化よりも早い速度で水分や養分を吸収する。よって根は常に新しい層への展開が必要で、常に移動と老朽した根域の廃棄が起きている。根が動的に展開することは 1)新たな層への進出のための競争力の増大、2)他の種との共存の意味で有用であるが、逆にエネルギーを消費するという意味においては損失である。

2.4.1 根の微小移動

根の発達は土壤中の栄養分の減少と深い関係を持つ。根の拡散的な微小移動は土壤中の水分・養分の遅い拡散を補償するものである。よって根の更新は養分が豊富な土では遅くなる。また乾燥地では水分の減少が早いため、根の移動も活発になる。一度根に養分が吸収されても、その場所の土はまた養分を回復することが可能であるが、根は同じ場所には回帰しない傾向があり、どちらかという放射状に伸長を続けていく傾向がある。根の残渣が多くなると自らのアレロパシーに生長が妨げられる他、残渣が分解される過程で新たな根の生長を妨げる代謝物が生産され、2次的なアレロパシーが生じることが原因とされている。残渣が他の植物のものである場合、根には耐性があるようである。これが輪作などを可能にしている。根が単純に栄養要因のみで移動をしないことは、水耕栽培で検証されている。水耕栽培では、養分は十分に吸収できる条件ながらも、水の交換がない場合は生育が悪化する。これもアレロパシー物質が水中に蓄積することに起因すると考えられている。

根が放射状に伸長していくと植物の真下の中心部は Fig. 7 に示すように空虚になり、活発に吸収活動を行う部位は円の最も外周に位置することとなる。つまり吸収根の分布は根の主幹構造とは異なるのである。根の生長が生理的に曲がり角に立つと、根が深さ方向に発達することも、アレロパシーおよび遠心方向への生長から説明がつく。根は同じ場所で自らのアレロパシーに活動を阻害されるよりも、より下層の土壌への展開を優先するわけである。熱帯土壌のようにリーチングが多い土壌では、根の2次アレロパシーが少ないため、根の伸長が抑えられる。

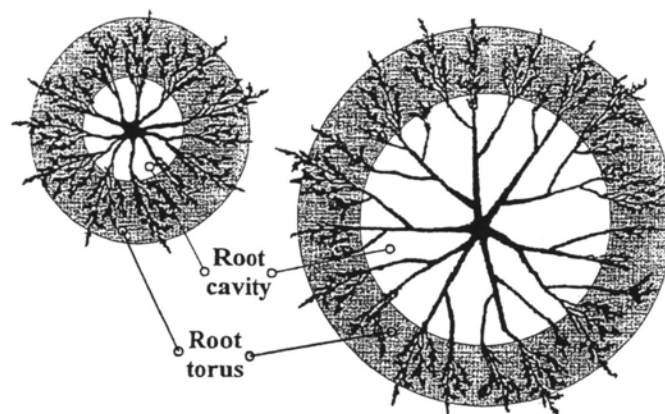


Fig. 7 The search for new territories determines the formation of a peripheral torus of absorbing rootlets. The distance of the torus from the trunk increases with age.

2.4.2 根の巨視的移動

土壌は植物の根によって微少な単位体積に分割されている。その最小単位をニッチというならば、ニッチは単一の根に独占されており、他の植物の根はその領域に入れない。アレロパシーの存在のためである。アレロパシーもしくは PAF (Primary allelopathic factors) は以下のような働きを持つと考えられている。1) 土壌の改良, 2) 吸収の補助, 3) 根域圏の生物層の選択, 4) いわゆる“縄張り”の主張である。このような作用によってニッチにおける複数の根の競合を防ぎ、安定した養分吸収が可能になる。つまり PAF は土壌中の根の領域を制御している。また根の幾何学性を制御することにより、集合体として根の吸収効率の向上に貢献している。

このようなアレロパシーによる領域の分割に根が常に従順に従っているわけではない。根は新しい領域を開拓するため、他の植物の根域を突き抜ける移動根を発生する。移動根は吸収を行わず、アレロパシーにも一定の耐性がある。移動根は生育段階の早い時期に競争力が強く、後期には弱くなる。農業作物には自然界のような異種植物による競争条件がないので、根の伸長は早期から活発であるが、減退もまた早く訪れる。

3. 根の空間分布と活動 (Gregory, 1996 より)

3.1 根の生長動態

穀物においては、根は種子の元基（種子茎）と葉の根元（節、根頭、不定茎）から生じる。種子茎の数は作物の種類によって異なるが（大麦で 7-8、小麦 5-6、ミレットやトウモロコシは 1）すべてが発現するのに対し、不定茎は環境条件が悪いと数が少ない。Klepper et al.(1984)は小麦の不定根数 (R_n) と葉数 (L_n)・茎数の関係を求めた。その結果、

$$R_n = 1.95L_n - 3.06 \quad (3)$$

という 1 次の関係を得た。またミレットについても Gregory (1983) が

$$R_n = 1.42L_n - 2.26 \quad (4)$$

という関係を得ている。また葉の出現の時間間隔は一定であり、日積算温度と比例することが明らかになっている。（小麦 110°Cd, ミレット 25°Cd）。これらは潜在生長であるが、実際は環境条件により速度はこれを下回り、特に地表面付近の水分に大きな影響を受ける。日射や養分は、茎や不定根の生長に影響を及ぼす。

根の乾物重の蓄積は一般にシグモイド関数となる。穀物では開花が生長上重要な転換点になり、その後根の重量が開花後も増加することは一般的に少なく、むしろ質量が減少する。野菜ではこのような傾向ははっきりとしていない。Goudriaan and Monteith(1990)は光が制限された環境下(密植状態)での作物の生育が以下の式で表現できることを示した。

$$W = (C_m / R_m) \ln \{1 + \exp[R_m(t - t_b)]\} \quad (5)$$

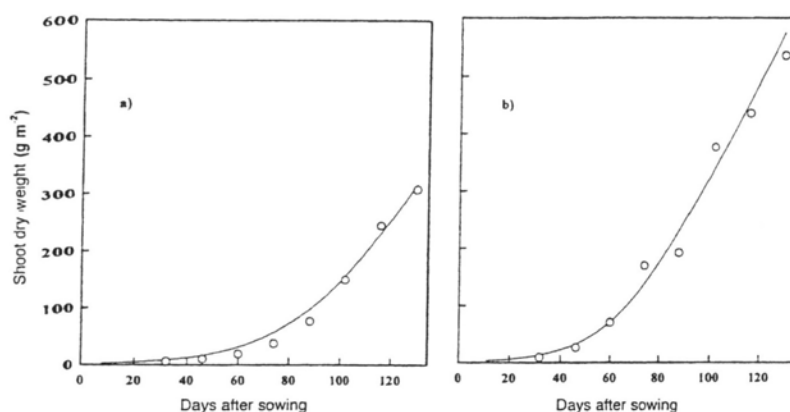


Fig. 8 Fit of the expolinear equation (line) to shoot dry weight (○ measured) of (a) lupin and (b) wheat crops grown at East Beverley, Western Australia in 1991

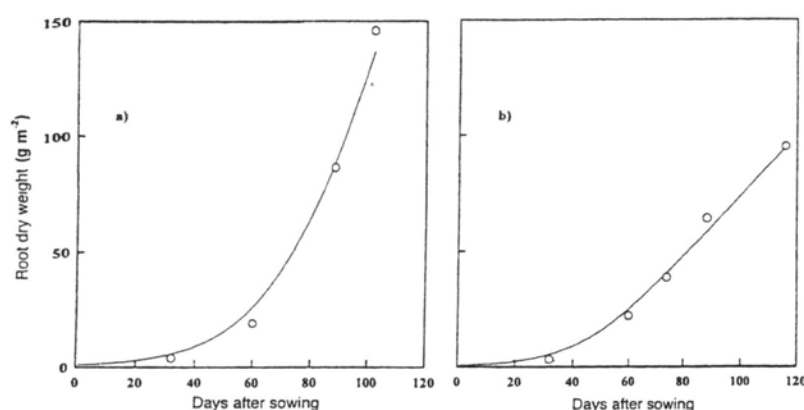


Fig. 9 Fit of the expolinear equation (line) to root dry weight (○ measured) of (a) lupin and (b) wheat crops grown at East Beverley, Western Australia in 1991.

Table 1. Parameter values for lupin and wheat crops grown in Western Australia, 1991.

Parameter	Lupin		Wheat	
	Shoot	Root	Shoot	Root
R_m (d ⁻¹)	0.045	0.056	0.074	0.085
C_m (g m ⁻² d ⁻¹)	5.53	4.46	6.57	1.32
t_b (d)	74.0	69.3	50.2	44.4

ここに W : 乾物重 (g m^{-2}), C_m : 最大生長速度 ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$), R_m : 最大相対生長速度 (d^{-1}), t : 時間 (d), t_b : 遅れ時間 (d). この式は次に述べる幾つかの単純な仮定に基づいたものである. 1) キャノピーによって遮られる日射量は一定の減衰係数をとる. 2) 作物の生育は日射の吸収量と比例する. 3) 葉面積と地上部の乾物重は比例の関係を持つ.

これと同様の仮定は, 根の仮比重が一定なかぎり, 根についても成り立つ可能性がある. Fig. 8 は西オーストラリアの小麦とルピナスについて式 (5) で与えられた地上部の生長推定値と実測値の適合性を示している. 小麦とルピナスはいずれも水分, 養分が十分な環境で育成された. Fig. 9 は同様に根の乾物重について整理したものである. Table 1 はそれぞれの作物についての式 (5) のパラメータの同定結果である. こ

れらから乾物重としての根の生長についてはある程度の表現が可能なのことがわかる。

ただし先に示したような生育後期における根の減少を特定することは非常に困難である。根のバイオマスの特定期においてはコアサンプル法が用いられることが多い。これは新しく生長した根と古く死滅した根の収支の結果を示すだけであるので、実際のバイオマス生成の把握には不十分である。また水洗や貯蔵において細かい根や水溶性の炭水化物が流れてしまうので、測定値は実際値より少なく出る。土壌の条件は一般に生育初期は良好なので枯死する根の量は少ない。しかし生育が進むにつれ、根の老化や土壌条件の悪化により根の枯死量は多くなる。

3.2 根の深さと分布

根の潜在的な深さは遺伝的に決まっている。Hamblin(1985)は西オーストラリアにおいて年降水量 155-428mm の地域でルピナス、豆、小麦を育てたところ、遺伝子形や品種により差では根の長さには有意な差が生じたものの、地域では差が生じなかったと報告している。ただし実際には土壌の条件が根の深さに大きく影響する。

Borg and Grimes(1986)は 48 種の作物についての根の深さをレビューし、その深度についてはサイン型の経験式で表現できることを明らかにした。この経験式を用いる上では生育期間の長さと最大の根の深さが必要である。前者は比較的特定が簡単であるが、後者は土壌条件に左右されるため、特定が難しい。栽培期間の大部分において根の深さは時間の経過と比例し増大する (Monteith, 1986, Robertson et al. 1993b)。

Gregory and Eastham(1996)はルピナスと小麦について根の生長速度を計測し (Fig. 10 参照)、ルピナスは 5.2mm d^{-1} 、小麦は 8.7mm d^{-1} という結果を得た。またルピナスは開花後 30-40 日経っても根の深さが増大したのに対し、小麦は開花の 30 日前に最大深度に達していた。

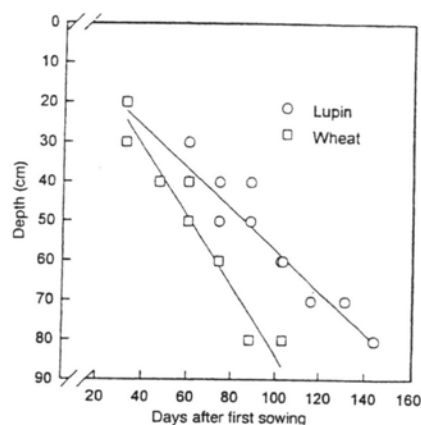


Fig. 10 Depth of rooting for crops of lupin and wheat grown on a duplex soil at East Beverley, Western Australia (from Gregory and Eastham 1996).

根の分布については Gerwitz and Page (1974)や Greenwood et al. (1982)が単純な経験式を提唱している．Greenwood は均質な土壌に育つ作物について以下の関係が成り立つと仮定した．

$$\frac{dL_v}{dz} = -qL_v \quad (6)$$

ここに L_v : 根の長さ密度, z : 深さ, q : 定数で時間とともに変化．これを z について積分すると, 以下の式が得られる．

$$L_v = L_{v0} \exp^{-qz} \quad (7)$$

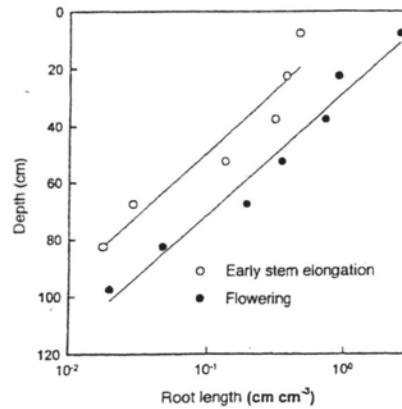


Fig. 11 Change in root length with soil depth between early stem elongation and flowering for Beecher barley grown at Breda, northern Syria (data from Brown et al 1987)

ここに L_{v0} : $z=0$ における L_v . Fig. 11 はシリア北部において大麦の根の深さと根の長さ密度を比較したものである．地中浅い部位を除いて式(7)は実態をよく表現している．これは根の付け根付近では十分に枝分かれしていないため, 根の長さ密度が小さくなる傾向にあり, また深さに対する変化も小さいことが原因と考えられる．また q の勾配は時間の経過とともに緩くなる傾向にある．Greenwood et al.(1982)は q が根の総延長の 90%を含む深さ (z_{90}) と相関があるものとして以下の式を提案した．

$$z_{90} = (\ln 10)/q \quad (8)$$

つまり z_{90} が大きくなるにつれ, q は減少するという関係を示している．

このような近似式は非常に有用であるものの, 例えば q を決定するための環境影響要因が明らかでないため, 予測は難しい．Gregory(1994)はこれらの要因について言及し, q の季節変化を小麦について示した．Brown(1989)も Chickpea について q の変化を示した．ただし根の分布が常にこのような形になるとは限らない．例えばミレットの根の長さ密度が粘土集積層において最大となったり, リーチング性の強い土で下方の根の分布が逆に大きくなるなど, 栄養条件に根の密度が影響されることは必然である．

3.3 根による吸水

Monteith(1986)は単純乾燥過程において下方に伸長する根域の吸水パターンについての解析的表現を提唱した。これは根の吸水域が下方に発達する過程と根の静的な吸水の2つの関数の組合わせとなっている。乾燥領域から伸長した根は先端が水分のある層に行き着いたと同時に吸水が始まる。ただし乾燥前線の進行は実際の根の前進線より遅れる。吸水が始まると体積含水率 θ の減少が起きる。

$$\theta = \theta^* \exp[-kL_v(t-t_c)] \quad (9)$$

ここに θ^* : 根の最大吸水力, k : 時間定数, $t-t_c$: 減衰係数で t_c に始まる。 $1/kL_v$ は時間の定数と考えることができる。ただし, このような吸水の表現は適用条件が非常に限られており, 地表面蒸発の影響を受ける土壌表層付近, 繰り返し降雨がある場合などは適用ができない。ただしポテンシャルの詳細な記述が必要ないという点では簡便であり, 深層の吸水についての適用は可能である。

4. 根の構造とストレス耐性 (Yamauchi et al. 1996 より)

4.1 根の種類と機能の違い

単子葉植物には種子根 (Radicle, taproot, basal root, seminal root) と不定根 (adventitious root, nodal root, crown root) という2種類の根が存在する。種子根は発芽時に同時発生するのに対し, 不定根は地上部の茎の下端から発生する (Fig. 12 参照)。これらが土壌環境に対して異なる反応を示すかどうかという点についてはあまり明らかになっていない。Galamay et al.(1991)は穀物各種の種子根と不定根について解剖学的な差異の検出を行った結果, 米を除く穀物において, 不定根には皮質厚膜組織 (Cortical sclerenchyma) が発達するものの, 種子根にはこれが存在しないことを発見した。皮質厚膜組織は力学的に根を支持し, 土壌のストレスや微生物の攻撃などから根を守るとされている。側根 (Lateral root) は不定根から区別される。側根は根から派生するもので, 種子根, 不定根のどちらからも発生する。側根はまた2タイプに分かれる。太く長く, さらにそこから側根を発生させる L タイプと細く短い S タイプに分かれる (Fig. 13 参照)。一般にこれらの2つのタイプは目視により見分けがつくが, 機能的には異なるとされており, その発生には違う遺伝子が関与している可能性が唱われている。一般に S タイプの側根が全体の大部分を占める。発芽後1ヶ月の米では S タイプが根の数の94%, 全長の75%を占める。またトウモロコシでは同様に93%と65%を占めるとの報告もある。

根の吸収機能を考える上で, 2つの戦略が考えられる。1つは根のシステムとしての吸収で, もう1つは根の表面積による吸収である。水分や移動しやすい養分の吸収には根が広い面積をカバーする前者の戦略が有効なのに対し, リン酸のようにあまり移動しない養分は根の表面積による吸収戦略が有効である。穀物において, 根の吸収領域は種子根および不定根の長さで延びる方向により主に決定される。表面積による

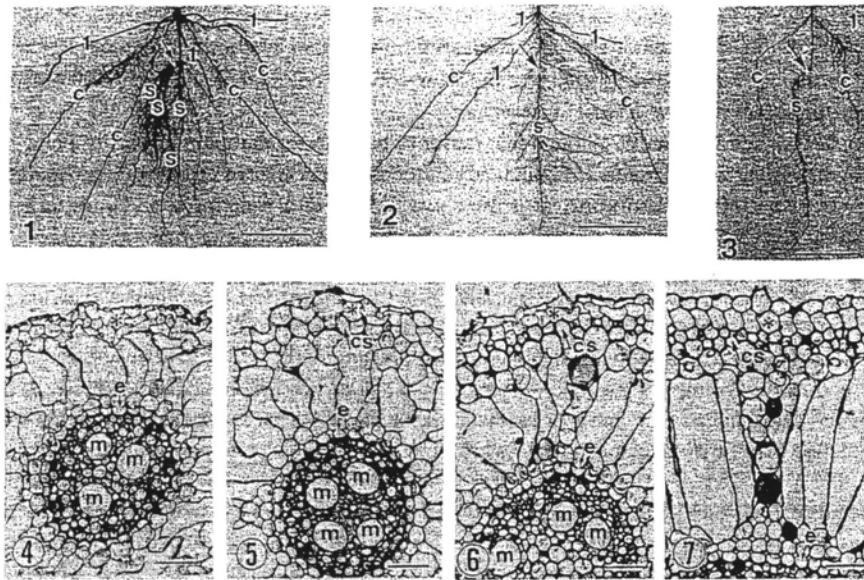


Fig. 12 Root system of (1) Job's tears, (2) Japanese barnyard millet, and (3) pearl millet at the fifth leaf expansion stage. The root system was sampled and photographed using the pin-board root-box method (Kono et al. 1987c). Thick arrows indicate the seed position and small arrows the mesocotylar root. Bar indicates 5cm. c, coleoptilar nodal root; 1, first-nodal root; s, seminal root. Cross-sections of (4) the basal part of seminal root, (5) coleoptilar nodal root, (6) first-nodal root, and (7) second-nodal root of Job's tears. Here, cs is cortical sclerenchyma; e, endodermis; m, central metaxylem vessel. Asterisks indicate hypodermis. Bar indicates 100 μ m. Note that cortical sclerenchyma is absent in the seminal root (Galamay et al. 1992).

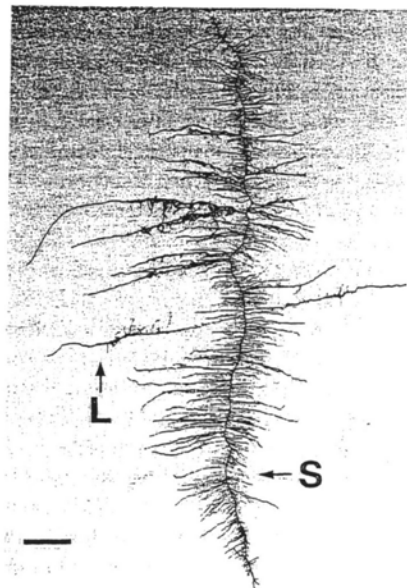


Fig. 13 A seminal root (radicle) system of 1-month-old Job's tears. Here, L is L-type lateral root; S, S-type lateral root. Bar indicates 5 cm. This root system consisted of 299 L-type and 629 S-type lateral roots, and was 14.2 m in length (Yamauchi et al. 1987b).

吸収には側根が大きな役割を担っている。つまり側根が実際の水分や養分の吸収に寄与する一方で、種子根や不定根は根域のフレーム作りと吸収物質の輸送の役割があると考えられる。

4.2 根のシステムの特徴と乾燥や過湿への対応

Yamauchi et al.は Table 2 に示す 13 種の穀物について根の構造の特徴の特定を試みた。その方法として根の観察用に 25×40×2cm の透明の箱を用いている。この中で夏作物は 30 日、冬作物は 126 日間生育させた。こうして得た根について、種子根や不定根の生長の方向や長さ、根全体の長さ、表面積などの測定を行った。結果として作物により根の分布に遺伝的な大きな違いがあることが明らかになった。試験した作物の根の分布は大きく 2 つのグループに分類された。一方は不定根が多く角度が小さいグループである。土壌プロファイル中の不定根の密度が高く、結果として根域は小さかった。不定根は S 型の側根を沢山出していた。このグループには米、シコクビエ、ヒエなどが含まれた。もう一方のタイプは分散型で、不定根は数が少ないものの長く、側方に伸長して角度が大きかった。各不定根の間の距離は長く、根域が大きかった。側根の密度も比較的少なかった。側根は L 型が多くを占め、高次の側根を派生するものが多かった。これらの例としてはトウモロコシ、ソルガム、トウジンビエ、大麦、小麦などが挙げられる。

Table 2 Crop species used in a series of experiments described in this section.

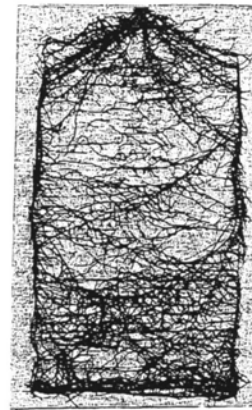
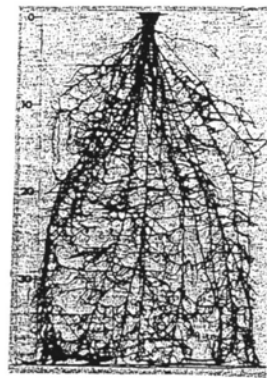
Rice	<i>Oryza sativa</i> L.
Finger millet	<i>Eleusine coracana</i> Gaertn
Japanese barnyard millet	<i>Echinochloa utilis</i> Ohwi et Yabuno
Common millet	<i>Panicum miliaceum</i> L.
Foxtail millet	<i>Setaria italica</i> Beauv
Pearl millet	<i>Pennisetum typhoideum</i> Rich
Sorghum	<i>Sorghum bicolor</i> Moench
Maize	<i>Zea mays</i> L.
Job's tears	<i>Coix lacryma-jobi</i> L.
Barley	<i>Hordeum vulgare</i> L.
Wheat	<i>Triticum aestivum</i> L.
Oat	<i>Avena sativa</i> L.
Rye	<i>Secale cereale</i> L.

Fig. 14 はそれぞれのグループの典型を示したものである。

4.3 乾燥や過湿への耐性

Yamauchi et al.は上記と同じ作物について乾燥と過湿への耐性を定量的に計測した。乾燥状態のものは週に 2 度給水し、最大保水量（圃場容水量？）の 22%の水分に維持した。適正水分のものは最大保水量の 62%とし、過湿のものは常に飽和に近い状態とした。これらについて、根の乾燥重量および収穫量を比較した。

結果として過湿状態で乾燥状態より多い乾物重を得たのは、米、シコクビエ、ジュズダマ、ヒエ、皮麦で、その逆の傾向を得たのはトウジンビエ、ソルガム、トウモロコシ、裸麦、小麦、ライ麦、カラス麦であった（Fig. 15）。そしてこれらは前出の根の分布形を反映していた。分散型の根を持つ品種は乾燥状態でも養分、水分の吸収力



	Rice	Maize
NRNo.	29	17
TRNo.	42423	11645
TRL	177.8	130.1
TRSA	0.058	0.122

Fig. 14 Root system of 30-day-old rice (concentrated-type) and maize (scattered-type). The root systems were sampled and photographed using the root-box pin-board method. Scale is in centimeter. Here, NRNo. is nodal roots number; TRNo., total root number (including lateral roots of different orders); TRL, total root length (m); TRSA, total root surface area (m^2) (Yamauchi et al. 1987a and b)

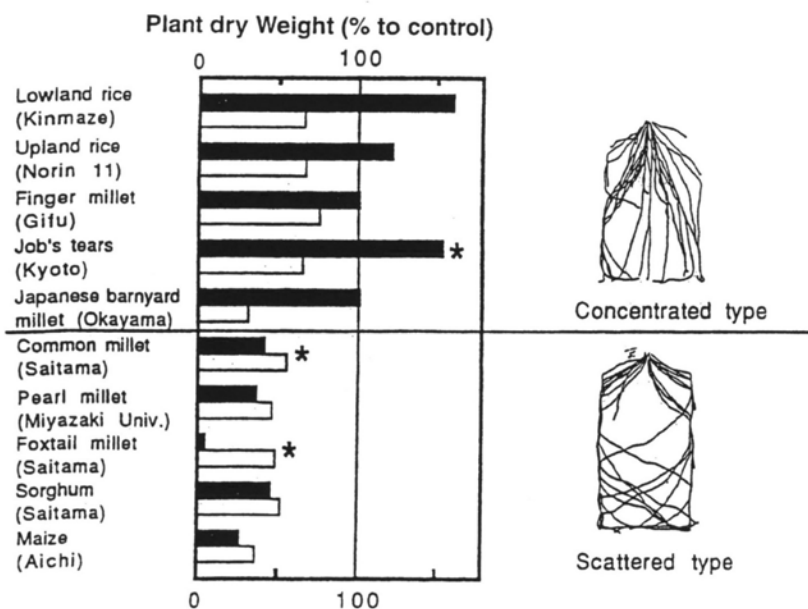


Fig. 15 Dry matter production of 9 species of summer cereals grown under drought (□) and waterlogged (■) conditions until maturity (see details in the text). Values are expressed as a percentage of those of plants grown under moderate soil moisture condition (control) (Kono et al. 1987b). The root system of Job's tears was not classified into the concentrated-type but the structure was similar. Those of common millet and foxtail millet were an intermediate type between the concentrated-type and scattered-type (Yamauchi et al. 1987b)

が相対的に高かった。水分や養分の移動が少ないため、根自体が吸収範囲を広げることが必要であると考えられる。一方集中型の根は水分や養分の移動度が高いなかで、吸収密度を高くする必要があると考えられる。飽和に近い状態では根で要する酸素は茎から運ばれるが、このような場合も根の長さが短い集中型が有利と考えられる。過湿への対応力は、過湿環境下での不定根の伸長能力と高い相関が見られた。

4.4 土壌のストレス要因が根の構造に与える影響

4.4.1 土壌水分

土壌水分が根に与える影響を米とミレットを例に Fig. 16 に示す. これは適正土壌水分, 乾燥, 過湿の条件下でそれぞれの作物を 1 ヶ月生育させた後の根のプロファイルである. 米が過湿に対して耐性があるのに対し, ミレットは乾燥に耐性を示している. 特にミレットの根は土壌水分に敏感に反応した. 乾燥条件下では側根の発生が下層に集中し, 過湿条件では根の発達が表層付近に限定された.

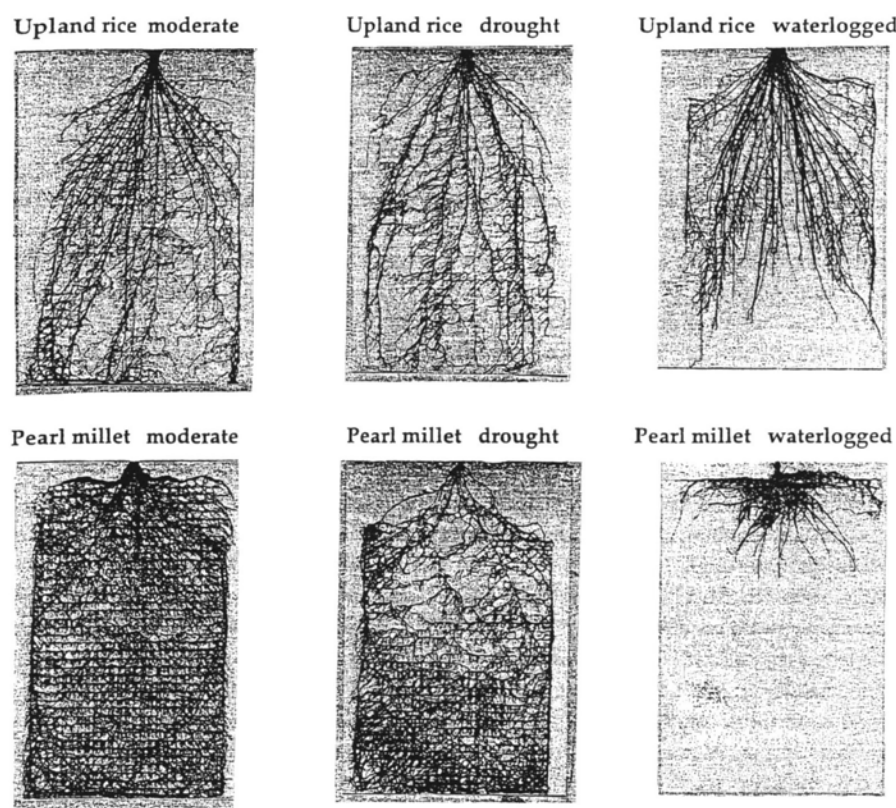


Fig. 16 Root systems of 1-month-old upland rice (top three) and pearl millet (bottom three) grown under moderate (left), drought (center), and waterlogged (right) conditions sampled with the root-box pin-board method. Depth of the root boxes was 40 cm.

4.4.1.1 乾燥ストレス

乾燥条件下では作物の根は一般にサイズが減少する傾向が見られる. 穀物は乾燥条件下で根の伸長が小さくなる. これは根の皮質層への細胞供給が減少することが原因であるとされている. $pF 4$ 以上ではこのような影響が見られるものの, それよりも軽い水分ストレスにおいては, 根の生育への影響についての見解は分かれる. 軽い水分ストレスでは逆に根の生長が促進されるという報告もある.

Kono et al. (1987a)は大豆について土壌水分ストレスが根の伸長に与える影響を明らかにするための実験を行った. 圃場容水量の 36%の乾燥状態に保った生育ポットで

大豆を生育させたところ、地上部の乾燥重量は適正水分量で生育させたものとの比較で 40%減少した。しかしながら根の乾燥重量の減少率は 20%以内に留まった。また根の比率を調べると、3 次－4 次の側根の比率が増加していた。また不定根から延びた側根は深さ方向に生長する傾向が見られた。

ソルガムの発芽 12 日後から乾燥ストレスを与えた実験 (Pardales and Kono;1990) では、まず種子根の側根が減少する傾向が見られ、乾燥ストレスを強くすると、種子根の側根の生長は完全に停止した。そのかわりに新しい不定根とそこから派生する側根は、非常に遅い速度ながら生長を続けた。このように根の種類によってストレスへの耐性が異なることは複数の研究者が報告している。

4.4.1.2 過湿ストレス

過湿によるストレスとして第一に発現するのは、土壌と大気の気体交換の欠如に伴う根への悪影響である。根は嫌気状態での活動を余儀なくされるため、対応として、新たな不定根を発生させたり、地表面に非常に近い部分に根を張るようになる。ソルガムに対する過湿の実験 (Pardales et al.;1981a) では過湿が連続すると、種子根、不定根、側根の生長が停止し、新しい不定根の発生が見られた。これは下層の根の死滅に対する補償的活動と考えられる。過湿期間が短い場合は生き残った根の生長が再び始まる、もしくは新たな不定根の生長が始まる傾向が見られた。

4.4.2 高温ストレス

多くの作物にとって根の生長の最適温度は 25-30℃とされている。土壌温度がこれを超えると、根の先端部における皮質細胞が短くなり、根の生長は抑制される。Pardales et al. (1991b) は、25℃、40℃、そして 25℃と 40℃の相互変化の環境下で水耕栽培によるソルガムの根の生育を観察した。種子根は 40℃および相互変化の環境下で生長が鈍化した。また 40℃の定温環境下で一次の側根の生長の鈍化が著しかった。40℃の環境への露出が長いほど根の生長には鈍化の傾向が見られたが、不定根だけは、2-6 日 40℃の環境に露出されることで逆に生長が促進される傾向が見られた。これは不定根が本来持つ補償的機能の発現と考えられる。

4.4.3 窒素の賦存量の影響

窒素が根の生育に与える影響については多くの研究が行われているものの、その傾向は明らかになっていない。窒素は高い収穫量を得るためには必須であるが、根の適正な生育のためには窒素過多は時によりストレスとなる。水稻では窒素過多により根の生長が抑制され、根域が縮小するという報告がある。Tanaka et al.(1993a)は水耕栽培により数種の稲に対する窒素過多の影響を検討したところ、0.4mg L⁻¹ という低濃度で種子根の生長の抑制が認められる種も見られた。ただし品種間の耐性には大きな差が見られた。また土壌中の栽培実験 (Tanaka et al.;1993b) では窒素過多により根の

本数は増加したものの、個々の根の生長が抑制される傾向が確認された。

5. おわりに

今回紹介した知見の殆どは一定環境下の試験で得られたものである。しかし自然環境下では逆にストレスが恒常的にかかるという場合は少なく、根の分布などについてはある程度今回の知見が用いられると考えられる。現場においてより問題となるのは土壌中の物理生や化学性の不均一性であり、根の生育パターンは環境ストレスよりむしろこちらに影響されると考えられる。

参考文献

文中の引用は各章で引用した以下の文献の references に収録されています。

Gregory, P.J., 1996: Spatial distribution of root systems and root activities. In Ito, O., Johansen, C., Adu-Gyamfi, J.J., Katayama, K., Kumar Rao, J.V.D.K. and Rego, T.J. eds. Roots and nitrogen in cropping systems of the semi-arid tropics. JIRCAS International Agriculture Series No.3. pp. 129-144.

Yamauchi, A., J.R. Pardales Jr. and Y. Kono, 1996: Root system structure and its relation to stress tolerance. In Ito, O., Johansen, C., Adu-Gyamfi, J.J., Katayama, K., Kumar Rao, J.V.D.K. and Rego, T.J. eds. Roots and nitrogen in cropping systems of the semi-arid tropics. JIRCAS International Agriculture Series No.3. pp. 211-234

Zucconi, F., 1996: Root dynamics in natural and agricultural plants and the making of domestication. In Ito, O., Johansen, C., Adu-Gyamfi, J.J., Katayama, K., Kumar Rao, J.V.D.K. and Rego, T.J. eds. Roots and nitrogen in cropping systems of the semi-arid tropics. JIRCAS International Agriculture Series No.3. pp. 103-128