

浸透圧調節とその根における働き

小川 敦史 山内 章 (名古屋大学農学部)

水分欠乏は、植物生育に最も大きな影響を及ぼす環境ストレス要因の一つである。ほとんどの高等植物は、様々な生育段階において、何らかの水ストレスにさらされる。特別に細胞自身が水分欠乏に対する耐性を持っている植物の例をのぞけば (Gaff 1980), 一般に植物は、それ自身が移動できないので、水ストレスに対し、回避 (avoidance) または耐性 (tolerance) によって適応する。回避の例としては、下位葉の老化促進による葉面積の減少 (Constable and Hearn, 1978), 気孔コンダクタンスの低下 (Turner, 1974), 葉の巻きこみ (O'Tool et al., 1979) などによって、蒸散を抑制することが知られている。

一方耐性の例としては、水ストレス条件下において、細胞の浸透圧を調節あるいは増加させることによって、その膨圧を維持する働きがある。この浸透圧調節については、これまでに多数の研究が行われてきている (Jones and Turner, 1978; Sharp and Davies, 1979; Turner, 1986; Li and Boersma, 1993; Premachandra et al., 1995)。しかし、Turner (1979) が指摘したように、浸透圧調節は耐性かまたは回避かについては、それほど厳密なものではなく、むしろここではその両者の意味としてとらえることができる。又、すべての植物において浸透圧調節が起こるのではなく、その有無及び程度は種間・品種間によって異なる (Morgan, 1984)。そこで本稿では、これまでの研究報告をもとに、浸透圧調節機能について概観する。さらに、これまでの研究では、ほとんどが地上部に関するものであったが、ここではストレスを最初に受ける根における浸透圧調節についても検討する。

1. 浸透圧調節

先述のように、浸透圧調節は、水ストレスまたは塩ストレス条件下において細胞の膨圧を維持する働きである。膨圧 (圧ポテンシャル: Ψ_p) は、

$$\Psi_p = \Psi - \Psi_s \quad (1)$$

で表される。ここで Ψ は水ポテンシャル、 Ψ_s は浸透ポテンシャルを示す。浸透ポテンシャルは、

$$\Psi_s = -NRT \quad (2)$$

または、

$$\Psi_s = \Psi_{s0} V_0 / V \quad (3)$$

で表される。ここで N は溶質のモル濃度、 R は気体定数、 T は絶対温度、 V は部分モル体積、 Ψ_{s0} および V_0 はそれぞれ、十分水を含んだ時 (水ポテンシャルが 0 の時) または膨圧が 0 の時の、浸透ポテンシャルおよび部分モル体積を示す。(1) 式から、乾燥によって水ポテンシャルが低下した場合、圧ポテンシャルを一定に保つためには、浸透ポテンシャルが低下することが必要となる。浸透ポテンシャルの低下には、(2) 式より、温度条件が一定の時、細胞内のモル濃度の上昇が必要である。細胞内の溶質のモル濃度の上昇は、脱水による液胞および細胞の体積の減少か、または、細胞外から細胞内への溶質の積極的な取込による細胞内への溶質の蓄積によって起こる。一般に、後者のものを浸透圧調節 (osmotic adjustment, osmoregulation) と呼んでいる。また osmotic adjustment は高等植物における浸透圧調節に、osmoregulation はそれに加え下等植物や微生物における浸透圧調節に用いられるのが一般的である。脱水及び積極的な溶質の蓄積によって低下した浸透ポテンシャルの値は、(3) 式によって得られる脱水のみの影響で低下することを前提にした浸透ポテンシャルの計算値よりも、低い値を示す (Turner and Jones, 1983)。

浸透圧調節の程度は、脱水による影響を差し引くために、十分水を含んだ時 ($\Psi = 0$, $\Psi_p = \Psi_s$ の時)、または膨圧が 0 の時 ($\Psi_p = 0$, $\Psi = \Psi_s$ の時) からの浸透圧の変化によって表すことが一般

的に行われている。(Turner and Jones, 1980)。しかし、地上部とは異なり、根周辺の土壌空間内の相対湿度は、通常の水ストレス条件下では100%に近い。従って根の細胞は十分水を含んだ状態にあり、浸透ポテンシャルの変化はそのまま溶質の取込による浸透圧調節の大きさを示すものであると考えてよい。

浸透圧調節に影響する溶質としては、カリウムイオン、塩化物イオン、糖、遊離アミノ酸等があるが、種、あるいは品種によって異なる。たとえば、耐乾性のソルガム品種では、水ストレス条件下において、浸透圧調節によってカリウムイオン、塩化物イオン、糖が濃度の上昇が起こるが、耐乾性の小さいソルガム品種では、その蓄積はず、特にカリウムイオンと糖において、2品種間でその差が大きく現れる(Gnanasiri et al., 1995)。またItoh et al. (1987)は、リョクトウの幼植物体における浸透圧調節には、子葉から供給される遊離アミノ酸や糖によるものと、子葉には依存しないカリウムイオンや塩化物イオンによるものがあり、幼植物体の浸透圧調節において子葉が重要な役割を果たしていることを指摘した。さらに、ダイズにおいては、ショ糖、ブドウ糖、果糖および遊離アミノ酸が浸透圧調節に関与しているが、(Mayer and Boyer, 1981)、トウモロコシでは、カリウムイオンおよび遊離アミノ酸のみで糖は浸透圧調節に影響を及ぼさないことも報告されている(Morgan, 1992)。同様に、一個体の植物体内でもエイジによって差がある例もほうこくされている。たとえば、Itoh et al. (1986)は、リョクトウの幼植物体根系において、水ストレスによりカリウムイオンが根系のあらゆる部位で増加したのに対し、塩化物イオンは成熟部位のみにおいて増加することを見出した。

このように、浸透圧調節が機能する際には、細胞の膨圧は、主として浸透ポテンシャルが変化することによって維持されるが、それと同時に細胞壁の弾性率(ϵ)にも影響を受け、圧ポテンシャルと水ポテンシャルと弾性率と浸透ポテンシャルの間には、

$$d\psi_p/d\psi_s = \epsilon / (\epsilon - \psi_s) \quad (4)$$

の関係が、成立する(Morgan, 1984)。この式の意味するところは、水ストレス条件下での細胞の膨圧の変化は、その細胞の浸透圧及び弾性率によって決定されるということである。したがって、低い浸透ポテンシャルまたは高い溶質の蓄積能力を持ち、高い弾性を有する細胞が、水ストレス条件下において高い膨圧を維持することができるといえる(Turner and Jones, 1980)。

2. 浸透圧調節の意義

1) 細胞伸長の維持

細胞の伸長と膨圧の間には、以下の関係が成立する(Lockhart, 1965)。

$$dV/V dt = E_g (\psi_p - \psi_{p, th})$$

ここで、 V は細胞の体積、 $dV/V dt$ は伸長速度、 $\psi_{p, th}$ は生長に必要な最小の膨圧、 E_g は伸長性を示す。短期間の伸長速度は、 $\psi_{p, th}$ 以上の膨圧によって決まり、 $\psi_{p, th}$ 以下では膨圧は存在しても伸長は起こらない(Hsiao and Bradford, 1983)。言い換えると、わずかな膨圧の減少が伸長を減少させる。このように、膨圧の維持は伸長にとって重要な役割を果たしている。その点で、膨圧の維持と、根(Greacen and Oh, 1972; Sharp and Davies, 1979; Westgate and Boyer, 1985)、ダイズの胚軸(Meyer and Boyer, 1972; 1981)、葉身(Hsiao et al. 1976; Westgate and Boyer, 1985)等の伸長との関係がこれまで多く報告されている。

しかし一方で、伸長部位で膨圧が維持されていても、水ストレス条件下で次第に生長が低下することも報告されており(Michelena and Boyer, 1982)、膨圧維持以外の他の生理的プロセスがより強く伸長を制御する(Termaat et al., 1985; Munns, 1988)ともいわれている。Tanimoto (1995)は、地上部における細胞伸長では膨圧は関与しているが、根においては膨圧は関与しておらず、主に細胞の弾性的変化によるものであると報告している。この点について、今後の検討課題として残されている。

2) 気孔の開口および光合成の維持

水ストレス条件下において、浸透圧調節によって、葉身細胞の膨圧の維持され、気孔コンダクタンスが高く維持されることは広く知られている (Henson et al., 1983; Wright et al., 1983; Düring and Dry, 1995). この能力は、種・品種によって異なり、たとえば、ソルガムでは、高い浸透圧調節能を有する品種と低い品種との間で、気孔が閉鎖する水ポテンシャルが0.6Mpaもの差異があることが報告されている (Wright et al., 1983).

また、水ストレス条件下では、主として気孔コンダクタンスの低下により光合成速度が減少する。気孔と葉身内部の光合成系はストレスに対して敏感に反応し、蒸散速度及び葉肉内の二酸化炭素濃度を一定に維持し、光合成系の反応速度の低下を抑制する。そのため、浸透圧調節による高いコンダクタンスの維持が光合成の維持には必要である (Turner and Jones, 1980). ワタでは、水ストレス条件下において、高い浸透圧調節能を持つ品種が低い品種に比べて、より低い水ポテンシャルまで光合成速度と、高い気孔コンダクタンスを維持していた (Karami et al., 1980). このような例は、他種についても多く報告されている (Jones and Rawson, 1979; Düring and Dry, 1995).

しかし一方で、葉身における浸透圧調節による膨圧の維持は、気孔の反応や光合成速度とは直接関係がなく、土壌の含水量や根の水分状態と関係があるとする報告もある (Termaat et al., 1985; Rodrigues et al., 1993). したがって、根系における浸透圧調節の機能が、これら生理的プロセスを通じて、植物体全体の生長において果たしている役割についてさらに検討する必要があるであろう。

また、浸透圧調節に関する溶質のうち、糖は光合成によって生産されるものである。そこで、Turner (1986) が指摘しているように、浸透圧調節機能は、それによって得られる利益と、必要となるコスト、つまり光合成産物 (エネルギー) 量の両側面から評価されなければならない。

3) 水ストレス条件下での生存

コムギの生長点は水ポテンシャルが-6MPaまで生存し、水ストレスが解除された後、その生長は回復したが、伸長し終わった葉では-3.3MPaに達すると枯死することを認めた (Barlow et al., 1977). このように、生長点や伸長中の葉では、水ストレスにより伸長が停止した後も、浸透圧調節により膨圧が維持され、生存が可能になる場合がある (Munnus et al., 1979). これには、糖や、遊離アミノ酸の一つであるプロリンが関与していると考えられる。

4) 吸水能力の維持

浸透圧調節を行う植物では、ストレス初期において乾燥により土壌の水ポテンシャルが低下しても、気孔コンダクタンスが維持されるならば、葉の水ポテンシャルが低下しても蒸散はすぐには低下しない。葉や他の部分の水ポテンシャルの低下しても蒸散は維持されるため、もし植物内の通導抵抗が一定なら、土壌特に根系の周りの土壌の水ポテンシャルがさらに低下する。Noy-Meir (1973) は、浸透圧調節を行う砂漠植物を用いて、この現象が起こることを報告している。乾燥土壌中で浸透圧調節により根の生長が続くことで、根はより多くの土壌に接し、又は一定土壌体積内により多くの根が生育し、その結果として、より多くの水を吸水することが可能になる。ストレス条件下で、地上部形質の生長は減少するが、光合成産物が根に供給し続けることで伸長を続けることは、shoot/rootの値が減少することに現れる (Barlow et al., 1977; Westgate and Boyer, 1985). このように、土壌中に根を伸ばし多くの土壌と接することで、与えられた土壌中から十分吸水し、蒸散を維持することができなければ、浸透圧調節機能は生存を維持する以外ほとんど意味のないものになる (Turner and Jones, 1980). このことは、根系における浸透圧調節の重要性を示唆している。

3. 根における浸透圧調節

根における浸透圧調節は、先にも述べたように、地上部のそれと同様にまたはそれ以上に重要なものであると考えられる。しかし、これまでの研究では、地上部に関するものがほとんどで、水ストレスを最初に感知する根における、浸透圧調節に関する研究は地上部についての研究に比べて少ない。そこで最後に、根の浸透圧調節に関する研究例をいくつか紹介し、さらにそれに関する問題点および課題について整理する。

Oosterhuis and Wullschlegel (1987) は、ワタにおける葉身利根の浸透圧調節を比較した。その結果、水ストレスに起因する浸透ポテンシャルの減少量は、絶対量で見ると葉身の方が大きかったが、減少率で見た場合、根の方がかなり大きいことを認めた。また、水ストレス解除後数日間は、根では浸透圧調節が持続しているが、地上部においては持続されないことを見出した。同様の現象は、エンドウおよびトウモロコシについても報告されている (Greacen and Oh, 1972; Sharp and Davies, 1979; Westgate and Boyer, 1985)。このことを、実際の圃場条件にあてはめて考えてみると、土壤乾燥で根は最初にストレスを受け、浸透圧調節を発揮するが、降雨によってストレスが取り除かれた後にも、しばらくの間その機能が持続することを意味する。これは、次のストレスに備え浸透圧調節能力を維持する、いわゆる保険の役割を果たすものと考えることができ、地上部にはない根の機能として注目される。また、カシ (Osonubi and Davies, 1978)、カシワ、コナラ (Parker and Pallardy, 1988)、ブドウ (Düring and Dry, 1995) などの樹木の根においても浸透圧調節が機能することが報告されている。

根の浸透圧測定の問題点として、サンプリングがきわめて困難であることが挙げられる。そのため、これまでの根の浸透圧調節に関する研究の多くは、水耕系を用いて行われてきた。しかし、水耕実験では根の辺りに浸透圧調節に関する溶質 (Na^+ , Cl^- など) や、吸収可能な水が豊富に存在し、実際に土壤中で起こるストレスを再現しえない。水耕系で観察される浸透圧調節はむしろ塩ストレスによって引き起こされるものと考えられる (Radin, 1983)。また、水耕液の浸透圧を調節するために、以前は塩化ナトリウムが用いられていたが、これは植物に吸収され、浸透ストレス以外に代謝の面でも影響を与えると考えられる。さらに、高分子で吸収されにくいポリエチレングリコールを用いた場合、その粘性のために浸透ストレス以上に吸水が妨げられることが考えられる。したがって、根の浸透圧調節を研究するにあたっては、土壤中で生育した資料を用いる (小川ら, 1995) こともあわせて検討すべきである。

最近、根が水ストレスに対するセンサーの役割を果たしている (Turner, 1986) 可能性が指摘されている。浸透圧調節においても、根が地上部に先だって機能し、水ストレスに起因する光合成活性の低下を抑制していることも考えられる。さらには、地上部で器官別・部位別・エイジ別に浸透圧調節能が異なるのと同様に、根系内においても根系を構成している根、あるいはエイジの異なる根の間で機能を分担している可能性があり、現在その点に注目した研究を進めている。

引用文献

- Barlow E.W.R. et al. 1977. *J.Exp.Bot.* 28: 909-916.
Constable G.A. and A.B.Hearn 1978. *Aust.J.Pl.Physiol.* 5: 159-167.
Düring H. and P.R.Dry 1995. *Viti* 34 (1) : 15-17.
Gaff D.F. 1980 In Turner N.C. and Kramer P.J. ed. *Adaptation of plants to water high temperature stress*. New York 207-230.
Gnanasiri S.P. et al. 1995. *J.Expe.Bot.* 46 (293) : 1833-1841.
Greacen E.L. and J.S.Oh 1972. *Nature New Biol.* 235: 24-25.
Henson I.J. et al. 1983. *J.Exp.Bot.* 34: 442-450.
Hsiao T.C. et al. 1976. *Philos.Trans. R.Soc.London Ser.B* 273: 479-500.
Hsiao T.C. and K.J.Bradford 1983. In Taylor H.M. W.R.Jordan and T.R.Sinclair ed., *Limitations to efficient water use in crop production*. U.S.A. 227-265.
Itoh K. et al. 1987. *Plant Cell Physiol.* 28 (3) : 397-403.

- Itoh K. et al. 1986. *Plant Cell Physiol.* 27 (8) : 1445-1450.
- Jones M.M. and H.M.Rawson 1979. *Physiol.plant.* 45: 103-111.
- Jone M.M.and N.C.Turner 1978. *Plant Physiol.* 61: 122-126.
- Karami E. et al. 1980. *Crop.Sci.* 20: 421-426.
- Li X. and L.Boersma 1993. *Annu.Bot.* 71: 303-310.
- Lockhart J.A. 1965. *J.Theor.Biol.* 8: 264-276.
- Meyer R.F. and J.S.Boyer 1972. *Planta* 108: 77-87.
- Meyer R.F and J.S.Boyer 1981. *Planta* 151: 482-489.
- Michelena A. and J.S.Boyer 1982. *Plant Physiol.* 69: 1145-1149.
- Morgan J.M. 1984. *Ann.Rev.Plant.Physiol.* 35: 299-319.
- Morgan J.M. 1992 *Aust.J.Plant Physiol.* 19: 67-76.
- Munns R. 1988. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 717-726.
- Munns R.E et al. 1979. *Aust.J.Plant Physiol.* 6: 379-389.
- Noy-Meir I. 1973. *Annu.Rev.Ecol.Syst.* 4: 25-51.
- O'Toole J.C. et al. 1979. *Plant Sci.Lett.* 16: 111-114.
- 小川ら 1995. *日作紀* 64 (別 2) : 101-102.
- Oosterhuis D.M. and S.D.Wulluschleger 1987. *Plant Physiol.* 84: 1154-1157.
- Osonubi O. and W.J.Davies 1978. *Oecologia* 32: 323-332.
- Parker W.C. 1988. *Can.J.For.Res.* 18: 1-5.
- Premachandra G.S. et al. 1995. *J.Expe.Bota.* 46 (293) : 1833-1841.
- Radin J.W. 1983. In Taylor H.M. W.R.Jordan and T.R.Sinclair ed., *Limmitations to efficient water use in crop production.* U.S.A. 267-276.
- Rodrigues M.L. et al. 1993. *Aust.J.Plant.Physiol.* 20: 309-321.
- Sharp R.E. and W.J.Davies 1979. *Planta* 147: 43-49.
- Termaat A. et al. 1985. *Plant Phsiol.* 77: 869-872.
- Turner N.C. 1974. *Plant Physiol.* 53: 360-365.
- Turner N.C. 1979. In Mussell H. and R.C.Staplet ed., *Stross physiology in crop plant.* New York 333-372.
- Turner N.C. 1986. *Adva.Agron.* 39: 1-51.
- Turner N.C et al.. 1980. In Turner et al. ed., *Adaptation of plant to water and high temperature stress.* New York 87-103.
- Westgate M.E. and J.S.Boyer 1985. *Planta* 164: 540-549.
- Wright G.C. et al. 1983. *Aust.J.Agric.Res.* 34: 637-651.