

# 作物の耐乾性と根系(1)

松浦朝奈・稲永 忍（鳥取大学乾燥地研究センター）

## 1. 作物の耐乾性

作物の耐乾性(Drought tolerance)は、植物体の乾燥化を回避あるいは延期する適応（乾燥回避性：Dehydration avoidance）と乾燥に対する耐性を強める適応（乾燥耐性：Dehydration tolerance）の2つに大別される(Kramer 1983). 前者には、長大な根系の形成による吸水速度の増大といった水分消費型の適応、および葉の巻き上げ、毛やワックスなどによる体表面被覆の形成、鋭敏な気孔閉鎖による蒸散速度の抑制などといった水分消費抑制型の適応がある。一方後者には、原形質膜の脱水耐性や浸透調整機能の増大などといった適応がある(Levitt 1980, Kramer 1983). 作物の成長は、乾燥ストレス条件下においても、基本的には光合成によって規定されている。光合成は葉の水分状態に律速されるため、土壌から葉への水分供給は極めて重要な意味を持つ。特に作物の場合、植物体は単に生存するだけでなく、旺盛に成長し、しかも収穫対象物を安定して多量に生産することが求められる。したがって、乾燥回避性のほうが乾燥耐性より重要な適応といえる(Kramer and Boyer 1995).

## 2. 植物体の吸水能力

乾燥回避性の中でも特に、低土壌水分条件下における植物体の吸水能力は重要な特性の一つである。この特性に関与する主要な要因として、Kramer(1969)はソルガムにみられるような長大で分枝の多い根系の発達を、またTaylor(1982)は蒸散速度、木部の縦方向と横方向の通水抵抗、全根長および根の周囲の水量とエネルギー状態を挙げている。さらに、Passioura(1982)は根の密度および土壌から地上部への通水抵抗を、加えてTurner(1986)は根系の深さ（土壌下層への根系の到達深度）、根の密度および植物体の通水抵抗を、それぞれ植物体の吸水能力を規定する主要な要因としている。以上をまとめると、植物体の吸水能力には、1)根系の深さ、2)深さ別の根長密度や総根長といった根の分布と量、および3)土壌から地上部への植物体の通水抵抗、の3要因が大きく関与するといえよう。

### 1)根系の深さ

作物は水分の豊富な土壌深層へと速やかに根を伸長させることで、水ストレス状態に陥ることを回避あるいは延期することができる。したがって、深い根系を有することは、耐乾性作物の示す重要な特性の1つと古くから考えられてきた(Levitt 1980). Taylor (1982)もワタとダイズの耐乾性にとって根系の深さが最も重要な形質であり、耐乾性品種の育成には根系の深さを増加させるような育種計画が必要であると述べている。またHamblinら(1987)は、イネ科とマメ科の作物を土壌乾燥条件下で栽培し、吸水速度

(土壌水分の変化より算出)と根系の深さとの間に有意な相関関係が認められたことから、根系の深さが耐乾性作物の選抜指標となると提言している。さらにエンバクにおいても、幼植物期の種子根長と子実収量との間に有意な相関関係が認められている(Larsson and Gorny 1988)。こうした理由から、根系の深さという形質は、耐乾性の指標として各種の選抜試験に用いられているのである(Chloupek and Rod 1992)。

根系の深さは主に根の伸長速度によって規定され(Taylor 1982)、根の伸長速度は一般に、Lockhart(1965)の提唱した式、 $r=m(P-Y)$ で表すことができる。ここで、 $r$ は根の伸長速度、 $m$ は細胞壁の伸展性、 $P$ は膨圧、 $Y$ は降伏圧(伸長に必要な最小の膨圧)である。この式から、根の伸長速度は、細胞壁の伸展性が大きく、膨圧が高く、しかも降伏圧が小さい場合に大きくなることがわかる。Wuら(1994)は、低培地水ポテンシャル下でトウモロコシの根が伸長し続ける場合、その伸長域のエンド型キシログルカン転移酵素(xyloglucan endotransglycosylase)の活性が高まり、細胞壁の伸展性が増大することを見いだした。さらに、外生アブシジン酸(ABA)の投与により根の伸長速度が促進されることから、ABAには細胞壁の酵素活性や伸展性を増加させて、根の伸長速度を増大させる働きがあると結論した。Saabら(1990)も、低培地水ポテンシャル下で育てたトウモロコシにABAを投与すると、地上部の伸長が抑制され、反対に根の伸長が増大することを認めている。さらにMunns and Sharp (1993)は、低培地水ポテンシャル下での植物の成長が根由来のABAによって制御されることを報告している。これらに対し、Coleman and Schneider (1996)は、ABA産生能力の低い突然変異株と正常株のトマトの成長反応を水ストレス条件下で比較し、気孔反応を除いて両者に差異が認められなかったことから、ABAが個体全体の成長反応の制御にまで関わっているとはいえないと反論している。

ところで、根の伸長は、根の一部を成す伸長域のそれに基づくものである。この伸長域の伸長に対する水ストレスの影響について調べたSharpら(1988)の結果は興味深い。すなわち、トウモロコシ根の伸長域の一部を成す急速伸長する部分の伸長速度は、培地の水ポテンシャルが $-0.2\text{MPa}$ 以下では抑制されるが、同じ伸長域でも後日Baluska(1996)によってTransition zoneと命名された部分は、それが $-1.6\text{MPa}$ に低下しても影響を受けないというのである。このTransition zoneとは、トウモロコシ根の伸長域の一部にあり、まだ急速伸長を開始していない細胞域のことで、当初Baluskaら(1990)によってPost Isodiametric Growth Zone(PIG)と呼ばれたものである。このPIGという命名に対して、Ishikawa と Evans (1995)は次のような異議を唱えた。すなわち、PIGでは細胞の多くがまだ分裂しており、しかもisodiametricでない細胞が多いことから、Baluskaらのように有糸分裂活性、形態および細胞拡大の対称性という観点から命名するのは適切ではないというのである。そして彼らはそれをDistal Elongation Zone(DEZ)と名付けた。その後Baluskaら(1996)は、こうしたIshikawaとEvans(1995)の見解を尊重して再考し、細胞、器官の両レベルで通用するように、この細胞域のことを新たにTransition Zoneと呼ぼうと提唱したのである。

## 2)根の分布と量

根系の吸水機能について論じる場合、根の量は一般に、乾物重より層別の根長密度や個体当たりの総根長といった尺度で評価される。土壤水分の低下による根長の増加は、作物の種あるいは品種によって異なるが、一般的には養水分の吸収を有利に導く反応と考えられている(Hurd 1974, Nobelら 1993)。例えば、トールフェスクの耐乾性の強い品種では、土壤表層が乾燥しても、土壤深くまで根長密度の高い根系を発達させるため、蒸散を続けることが知られている(Carrow 1996)。またKobataら(1996)は、耐乾性の異なるイネ4品種を比較した実験において、乾物生産量が水利用効率ではなく、根系の発達程度に応じた吸水量に規定されるものであることを示している。さらに、Matsuuraら(1996)は、土壤乾燥下におけるイネ科作物4種の耐乾性の種間差異が、植物体の吸水能力に関わる3要因のうち、根の分布と量、特に総根長に規定され、そしてこの総根長の増加が、根の乾物重と根長、両者の増加に基づくことを明らかにしている。以上のような、低土壤水分下における根長の増加は、主に分枝根の発達によると考えられている(Jupp and Newman 1987, 森田と奥田 1994)。分枝根の発達を形態形成学的に検討した森田と奥田(1994)の報告によれば、コムギでは分枝根の発達程度を示す分枝指数(分枝根密度と分枝根平均長の積)が、基本的には分枝根平均長と分枝根密度の両者によって規定されるものであるという。また分枝根発達の生理に関して、エンドウでは分枝根原基の形成が $10^{-5}$ Mのオーキシンで誘導され、 $10^{-6}$ - $10^{-7}$ Mのサイトカイニンで促進され、 $10^{-5}$ M以上のABAや $10^{-4}$ - $10^{-5}$ Mのサイトカイニンでは抑制されると報じられている(Torrey 1986)。

尾形ら(1985)は、低土壤水分下で栽培した暖地型飼料作物に $^{14}\text{C}$ を同化させて各器官への分配を調べ、根への $^{14}\text{C}$ の移行が、土壤水分の低下により、耐乾性の強いローズグラスでは増加するのに対し、それが弱いハトムギでは低下することを認めた。よく知られているように、低土壤水分下での植物体の成長は、地上部のほうが根より大きく抑制され、同化産物の分配も根/地上部比(R/S比)の変化と並行して変わる(Setter 1993)。こうした同化産物の分配は、主にシンク能により制御されると考えられているが、その一方ではソース能あるいは植物ホルモンによって制御されるという説もある。今後、低土壤水分下での同化産物の分配についてより詳細な生理学的検討が必要とされる。ところで、根の機能に関してRichardsとCaldwell(1987)の興味深い報告がある。すなわち、彼らはまず最初に、夜間においてヨモギとホィートグラスの蒸散が減少するのに伴い、土壤上層の水ポテンシャルが増加することを観測した。このことに基づいて彼らは、根が水を土壤の下層から吸い上げ、上層に流出する機構を想定し、これをHydraulic liftと呼んだ。その後彼らは、夜間に照明をつけて蒸散を促進させると、翌日の蒸散量が低下することを示し、土壤乾燥下ではHydraulic liftが確かに存在すると述べている(Caldwell and Richards 1989)。

引用文献は次号でまとめて掲載  
Drought tolerance of crops and root system(1)  
Asana MATSUURA and Shinobu INANAGA