

## 作物の耐乾性と根系(2)

松浦朝奈<sup>1)</sup>・稲永 忍<sup>2)</sup> (<sup>1)</sup>九州東海大学農学部・<sup>2)</sup>鳥取大学乾燥地研究センター)

### 3) 植物体の通水抵抗

蒸散中の植物において、土壌から葉までの水の流れは、オームの法則のアナロジーとして、 $R = \Delta \Psi / \text{Flux}$ で表される(Huber 1924, Gradmann 1928, van den Honert 1948). ここで、 $R$ は土壌から葉までの通水抵抗、 $\Delta \Psi$ は土壌と葉の水ポテンシャル差、 $\text{Flux}$ は蒸散速度である。ただし、本式を適用する場合、Fiscus(1983)の次のような指摘を考慮する必要がある。すなわち、実測された $\Delta \Psi$ と $\text{Flux}$ との間に成立する直線関係においては、直線が原点を通らないことがしばしばあり、その場合には $\text{Flux}$ ではなく $\Delta \text{Flux}$ を用いるべきであるというものである。その理由は、 $R$ が $\Delta \Psi$ と $\text{Flux}$ の間に成立する直線の傾きとして求められるもの( $d \Delta \Psi / d \text{Flux}$ )であること、 $\Delta \Psi$ が厳密に定義できないこと、および上記の式が定常状態を仮定していることにある(Fiscus 1983, Passioura 1982).

実測された $\Delta \Psi$ と $\text{Flux}$ の間には、一般に $\text{Flux}$ が大きい場合には明瞭な直線関係が成立する(Haileyら 1973)。しかし時によっては、それが小さくとも同様な直線関係が認められる場合もある(Cruzら1992, Passioura and Munns 1984)。こうして求められた $R$ は、土壌と植物体両方の通水抵抗を含んでいる。土壌水分の変化に伴う土壌の通水抵抗については、土壌の水ポテンシャルが-1bar以下、あるいは永久しおれ点近くになるまでは $R$ に影響を与えないと報告されている(Hansen 1974, Newman 1969)。

土壌が乾燥すると $R$ は増大するが、その多くは根系の通水抵抗の増加によるものと考えられている(Hansen 1974, Saliendra and Meinzer 1992, Tomar and Ghildyal 1975)。この根系の通水抵抗は作物の種や齢によって異なると共に、土壌水分の変化によっても大きく変化する(Boyer 1971, Fiscus 1979, Huang and Nobel 1994, Lopez and Nobel 1991)。また一般に、根系の通水抵抗は、根の周りの土壌水分が有効水分以上である場合には、小さい方が望ましいとされている(Boyer 1971, Frensch and Steudle 1989, Saliendra and Meinzer 1992)。ところで、根系の通水抵抗は、根の表皮から木部までの放射方向の抵抗と木部内を移動する軸方向の2つに分けられ、軸方向よりも放射方向の通水抵抗によって規定されると考えられている(Boyer 1971, Frensch and Steudle 1989)。Peterson and Steudle(1993)およびPetersonら(1993)は、トウモロコシの根の様々な細胞層を傷つけて水とイオンの放射方向の移動を調べ、イオンの移動に対しては内皮が、水の移動に対しては細胞内の全ての膜とアポプラストが主な抵抗部位であると報告している。

一方Passioura(1972)は、コムギを細長いポット(直径10cm, 長さ90cm)を用いて種子根1本のみが下方へ伸長できるように栽培し、この個体の穀実収量が通常栽培のものの2倍に増加することを認めた。そして、この理由を、根系の軸方向の通水抵抗が大き

いたため開花期前の消費水分量が少なく、その結果、収穫期まで利用できる土壌水分がポット内に十分保持されることであると説明した。さらに、根の軸方向の通水抵抗が根の木部導管直径に規定されることから、この根の木部の導管直径が耐乾性の指標になると示唆している。またRichardsとPassioura(1981a, 1981b)は、コムギの根の軸方向の通水抵抗を規定する根数、根の導管の直径および数について調べ、根の通水抵抗が木部の導管直径によって規定され、しかも遺伝的に制御されていることを指摘したうえ、これらが耐乾性の指標として有用であると述べている。さらにCruzら(1992)は、ソルガムの根に水ストレスを与えると、単位根長あたりの軸方向の水伝導度は水ストレスにより100倍以上も低下し、これが木部の直径と数の低下によることを報告している。

以上に述べた放射方向、軸方向の通水抵抗については、目下のところ根の内部の構造が大きく関与すると推察されている。この推察の根拠となっていることに、根では木部導管の直径が根端に向かって小さくなると共に、その数も減少すること(Luxova 1991)、また一次根と茎基部の結合部に小さな直径を持つ特殊な維管束(Hydraulic safety zone: 通導安全帯)や一次根と分枝根の結合部に多孔性の細胞壁様組織が存在すること(McCully and Canny 1989)がある。

### 3. 今後の課題

以上のように、作物の耐乾性に関わる根系の形態的、生理的データは、断片的ではあるが徐々に蓄積されており、耐乾性作物の育種計画にも根の形態的諸形質が選抜指標として取り入れられている(Chloupek and Rod 1992)。将来的には、これらのデータを活用し、作物の耐乾性を高めるため、遺伝子工学等の手法を用いて、根系の改良を進める必要があるが、その基礎となる根系に関する遺伝学的・分子生物学的知見は目下のところ極めて乏しい。しかしながら、Subbaraoら(1995)も指摘しているように、遺伝標識を利用した、根の成長に関わる諸形質と特定の染色体領域との間に相関関係を見つけようとする最近の試みは、この分野の知見を急速に増大させるであろう。現にChampouxら(1995)はこうした手法を用いて、イネの乾燥回避性の指標である葉の巻き上がり指数と根の形態に関わる量的形質の遺伝子座(Quantitative trait loci: QTL)の決定に成功した。そして、葉の巻き上がり指数のQTLの多くが、S/R比、茎あたりの根の乾物重および節根の直径(茎基部から2cm下部)のQTLの多くと密接に関連していることを明らかにした。今後、こうした研究が一層進展すれば、新しい耐乾性作物の作出も夢ではないといえよう。

### 引用文献

- Baluska F., S. Kubica and M. Hauskrecht 1990. *Planta* 181:269-274.  
Baluska F., D. Volkman and P. W. Barlow 1996. *Plant Physiol.* 112:3-4.  
Boyer, J. S. 1971. *Crop Sci.* 11:403-407.  
Cruz, R. T., W. R. Jordan and M. C. Drew 1992. *Plant Physiol.* 99:203-212.  
Caldwell, M. M. and J. H. Richards 1989. *Oecologia* 79:1-5.

- Carrow, R.N. 1996. *Crop Sci.* 36:371-377.
- Champoux, M. C., G. Wang, S. Sarkarung, D. J. Mackill, J. C. O'Toole, N. Huang and S. R. McCouch 1995. *Theor. Appl. Genet.* 90:969-981.
- Chloupek, O. and J. Rod 1992. *Plant Breed. Abstract* 62:1337-1341.
- Coleman, J. S. and K. M. Schneider 1996. *Oecologia* 106:277-283.
- Fiscus, E.L. 1983. In Taylor, H.M. et al. eds., *Limitations to Water Use in Crop*, American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Wisconsin. 183-194.
- Fiscus, E.L. 1979. *Plant Physiol.* 64:770-773.
- Frensch, J. and E. Steudle 1989. *Plant Physiol.* 91:719-726.
- Gradmann, H. 1928. *Jahrb. Wiss. Bot.* 69:1-100.
- Hailey, J.L., E. A. Hiler, W. R. Jordan and H. M. van Bavel 1973. *Crop Sci.* 13:264-267.
- Hamblin, A. and D. Tennant 1987. *Aust. J. Agric. Res.* 38:513-527.
- Hansen, G.K. 1974. *Acta Agric. Scandi.* 24:37-48.
- Huang, B. and P. S. Nobel 1994. *Agron. J.* 86:767-774.
- Huber, B. 1924. *Jahrb. Wiss. Bot.* 64:1-120.
- Hurd, E. A. 1974. *Agric. Meteorol.* 14:39-55.
- Ishikawa, H. and M. L. Evans 1995. *Plant Physiol.* 109:725-727.
- Jupp, A. P. and E. I. Newman 1987. *New Phytol.* 105:393-402.
- Kobata, T., T. Okuno and T. Yamamoto 1996. *Jpn. J. Crop Sci.* 65:652-662.
- Kramer, P. J. 1969. *Plant and Soil Water relationships: A modern synthesis*. McGraw-Hill, New York.
- Kramer, P. J. 1983. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press.
- Kramer, P. J. and J. S. Boyer 1995. *Water Relations of plants and Soils*. Academic Press.
- Larsson, S. and A. G. Gorny 1988. *J. Agr. Crop Sci.* 161:277-286.
- Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Academic Press, New York.
- Lockhart, J. A. 1965. *J. Theoret. Biol.* 8:264-275.
- Lopez, F. B. and P. S. Nobel 1991. *J. Exp. Bot.* 42:143-149.
- Luxova, M. 1991. *Bot. Acta* 104:163-168.
- Matsuura, A., S. Inanaga and Y. Sugimoto 1996. *Jpn. J. Crop Sci.* 65:352-360.
- McCully, M. E. and M. J. Canny 1989. In Loughman, B. C. et al. eds., *Structural and Functional Aspects of Transport in Roots*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 3-14.
- 森田茂紀・奥田浩之 1994. *日作紀* 63:418-422.
- Munns, R. and R. E. Sharp 1993. *Aust. J. Plant Physiol.* 20:425-437.

- Newman, I. E. 1969. *J. Appl. Ecol.* 6:1-12.
- Nobel, P. S., B. Huang and E. Garcia-Moya 1993. *J. Exp. Bot.* 44:747-754.
- 尾形昭逸・実岡寛文・藤田耕之輔・松本勝士 1985. *日草誌* 31:159-166.
- Passioura, J. B. and R. Munns 1984. *Aust. J. Plant Physiol.* 11:341-350.
- Passioura J. B. 1982. In Lange, O. L. et al. eds., *Encyclopedia of Plant Physiology*, N. S. vol. 12: *Physiological plant ecology*. Springer-verlag, Heidelberg.
- Passioura, J. B. 1972. *Aust. J. Agric. Res.* 23:74.5-752.
- Peterson, C. A., M. Murrmann and E. Steudle 1993. *Planta* 190:127-136.
- Peterson, C. A. and E. Steudle 1993. *Planta* 189:288-297.
- Richards, J. H. and M. M. Caldwell 1987. *Oecologia* 73:486-489.
- Richards, R. A. and J. B. Passioura 1981. *Crop Sci.* 21:253-255.
- Richards, R. A. and J. B. Passioura 1981. *Crop Sci.* 21:249-252.
- Saab, I. N., R. E. Sharp., J. Pritchard and G. S. Voetberg 1990. *Plant Physiol.* 93:1329-36.
- Saliendra, N. Z. and F. C. Meinzer 1992. *J. Exp. Bot.* 43:1209-1217.
- Setter, T. L. 1993. *International Crop Science I. Crop Sci. Soc. Amer. Madison, USA.* 733-739.
- Sharp, R. E., W. K. Silk and T. C. Hsiao 1988. *Plant Physiol.* 87:50-57.
- Subbarao, G. V., C. Johansen, A. E. Slinkard, R. C. Nageswara Rao, N. P. Saxena and Y. S. Chauhan 1995. *Critical Rev. Plat Sci.* 14:469-523.
- Taylor, H. M. 1982. In Turner, N. C. and P. J. Kramer eds., *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Willey, New York. 75-84.
- Tomar, V. S. and B. P. Ghildyal 1975. *Agron. J.* 67:269-272.
- Torrey, J. G. 1986. In Jackson, M. B. ed., *New Root Formation in Plants and Cuttings*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht. 31-66.
- Turner, N. C. 1986. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:175-90.
- van den Honert, T. H. 1948. *Discuss. Faraday Soc.* 3:146-153.
- Wu, Y., W. G. Spollen, R. E. Sharp, P. R. Hetherington and S. C. Fry 1994. *Plant Physiol.* 106:607-615.

Drought tolerance of crops and root system(2)

Asana MATSUURA and Shinobu INANAGA