

作物の耐乾性に及ぼすケイ酸施用効果

服部 太一朗^{1*}・安 萍¹・稲永 忍²

¹鳥取大学乾燥地研究センター・²国際農林水産業研究センター

要 旨: ケイ酸には作物の各種ストレス耐性を高める効果があることが知られているが、耐乾性に及ぼす影響については研究の遅れが指摘されている。これは、既往の報告では、蒸散に関わる形質に限定してケイ酸の効果が論じられてきたためである。最近、水吸収や水輸送に関する研究が行われはじめ、ケイ酸がそれらの性質にも関与していること、および、ケイ酸施用が植物種によって異なる影響を及ぼすことが示唆された。一方、組織や細胞レベルでの乾燥耐性にもケイ酸の関与が示唆されている。本稿では最近の報告を中心にケイ酸と作物の耐乾性との関わりを整理し、耐乾性を高めるためのケイ酸利用の可能性について検討した。

キーワード: ケイ酸, 耐乾性, 蒸散, 水吸収, 水輸送

Effects of silicon application on drought tolerance of crops : Taiichiro HATTORI and Ping AN (*Arid Land Research Center, Tottori University*), Shinobu INANAGA (*Japan International Research Center for Agricultural Sciences*)

Abstract: The application of silicon is known to enhance crop tolerance against various environmental stresses. In terms of drought tolerance, however, studies only focusing on the effects of silicon on transpiration are available and thus relationships between silicon and physiological processes relating to crop drought tolerance remain unclear. Recent studies on water uptake and transport in crops revealed that silicon affected these traits and the effects differed among species. Other recent studies have shown relationships between silicon and dehydration tolerance at cell or tissue levels. In this review, we examine recent and past studies on the effects of silicon on crop drought tolerance to discuss whether the utilization of silicon could possibly enhance the drought tolerance of crops.

Keywords: silicon, drought tolerance, transpiration, water uptake, water transport

1. はじめに

作物の耐乾性を高めるための栽培学的手法のひとつとして、栄養塩類の利用が挙げられる。この手法には、育種的に耐乾性品種を作出することに比べて、技術確立までに要する時間が短いことや生産の現場に応用しやすいという利点がある。こうした観点から、耐乾性に着目した植物栄養学的研究が盛んに行なわれ、リン酸やカリウムなどの施用が、浸透調整能力の向上や根長の増加などを通じて耐乾性を高める効果をもつことが明らかにされた (Alkaraki et al., 1996; Singh and Sale, 2000; Andersen et al., 1992)。しかし、これらの研究の大部分は多量必須元素を対象としているため、微量必須元素や非必須元素など、研究対象としてほとんど取りあげられない元素も多い。ケイ素 (Silicon) もそのような元素の一つである。

ケイ素は植物の必須元素ではないが、作物生産において重要な元素である (Ma and Takahashi,

2002)。ケイ素が重要である主な理由は、作物の各種環境ストレス耐性を高める効果にある。ケイ酸 (植物はケイ酸の形でケイ素を吸収する) を施用された作物では、耐病性や耐塩性をはじめとする様々な環境ストレス耐性が向上することが明らかにされており、その作用メカニズムについても研究が進められている (詳細は Ma (2004) の総説を参照)。一方で、耐乾性に及ぼすケイ酸施用の影響については、他のストレス耐性に比べて研究が遅れていることが Hodson and Sangster (2002) によって指摘されている (第1表)。これは、ケイ酸と植物の耐乾性との関わりを検討した既往の研究の大部分が、蒸散に関わる葉身の形質のみに限定してケイ酸の効果を論じており、それ以外の乾燥適応形質に対する注目度が低かったことに起因している。植物の耐乾性には蒸散以外にも多くの形質が関与しており (Kramer and Boyer, 1995)、ケイ酸と耐乾性との関わりを理解するためには、それらの形

2005年5月31日受付

*連絡先 〒680-0001 鳥取県鳥取市浜坂1390 鳥取大学乾燥地研究センター
Fax: 0857-29-6199 E-mail: hat@airc.tottori-u.ac.jp

第1表 ケイ酸施用による各種ストレス軽減効果とその作用機構の解明程度

ストレスの種類		ケイ酸による軽減効果	ケイ酸の作用機構の解明程度
温度	1)高温	+ ¹⁾	+
	2)低温	-	-
	3)凍結	+	+
強風		++	++
光強度	1)強光	-	-
	2)弱光	+	+
乾燥		-	-
無機物の毒性	1)塩類	++	+
	2)重金属	++	+
	3)マンガン	++	++
	4)アルミニウム	+++	+++

1) +, ++, +++および-:それぞれ程度が小, 中, 大および無. Hodson and Sangster (2002)より改変.

質にも着目して、総合的にケイ酸施用の影響を検討することが必要である。Hodson and Sangster (2002) の指摘を受けて、近年、このような総合的な研究が報告されはじめてきたところである。

本稿では、それらの最近の報告と過去の研究事例を紹介しながら、ケイ酸と作物の耐乾性との関係について整理し、耐乾性向上を目的としたケイ酸利用の可能性を検討したい。

2. 耐乾性にかかわる植物の諸形質

植物の耐乾性は3つに大別される。すなわち避乾性 (drought escape), 乾燥遅延性 (dehydration postponement) および乾燥耐性 (dehydration tolerance) である (Turner, 1986; Fitter and Hay, 1981)。避乾性とは、雨季などの土壤水分の有効性が大きい期間に素早く発芽から結実までのサイクルを完結させ、乾燥に曝されることを回避する性質を指す。乾燥遅延性とは、水ストレス条件下でも植物体、とくに葉身の水分欠乏を抑制して光合成活性を維持する性質を指す。水分欠乏を抑制しながら光合成活性を高く維持するには2つの性質が重要である。ひとつは、蒸散を抑制し、同時に水利用効率を高める性質である。これには日中の気孔閉鎖や葉の巻き上がり、比葉面積の減少、ワックスやクチクラの蓄積によるクチクラ蒸散の抑制などが関係している (Turner, 1986; Kramer and Boyer, 1995)。もうひとつは、活発な水吸収と効率的な水輸送によって、葉身に十分な水を供給する性質である。これには、土壤中の根長密度や根系の深度、植物体中の水の通りやすさ (通水コン

ダクタンス) などが関係している (Turner, 1986)。乾燥耐性とは、蒸散の抑制や吸水の促進によっても葉身水ポテンシャルの低下を免れ得なかった場合に、主に組織や細胞レベルでの適応によって代謝を維持する性質を指す。浸透調整による膨圧維持、抗酸化酵素の活性化による活性酸素の除去などが例として挙げられる。これらは水ストレスに起因する細胞小器官の損傷を抑制し、再水和後の代謝を保障する効果をもつ。

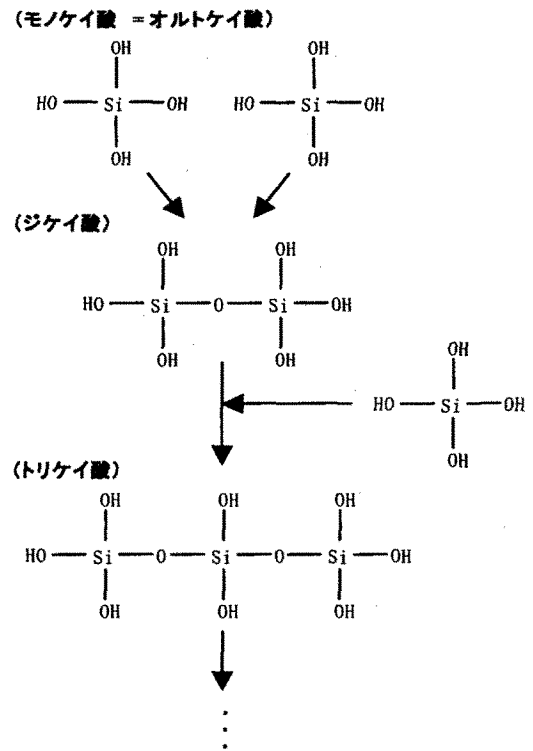
こうした観点から耐乾性とケイ酸との関わりをみると、避乾性に関する報告が見当たらない一方で、乾燥遅延性と乾燥耐性に対してはケイ酸の関与が認められている。そこで、蒸散の抑制、葉身への水供給、および組織や細胞レベルでの代謝維持に関係する性質に焦点を合わせて、ケイ酸の施用の影響を検討する。その理解を助けるために、まず、植物のケイ酸吸収およびケイ酸蓄積について概説する。

3. 土壌中および植物体内におけるケイ酸の挙動

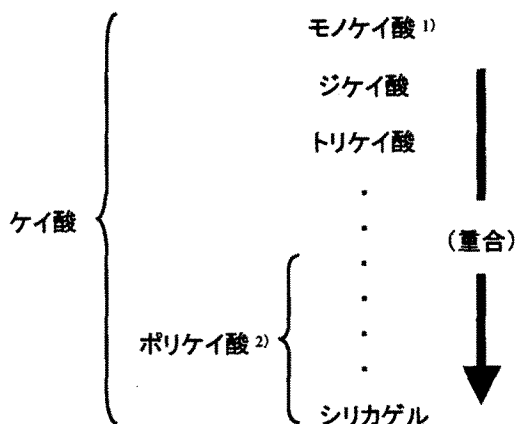
土壌中では、岩石を構成する一次鉱物から微細な粘土鉱物に至るまで、全ての鉱物の基本骨格はケイ素と酸素で形作られている。量的にもケイ素と酸素が地殻の大半を占め、ケイ素は酸素に次いで2番目に多く存在する元素である (Ilea, 1979)。しかし、土粒子中のケイ素は主にアルミニウムや鉄と結合した溶解度の低い形態で存在しているため、土壌溶液中のケイ酸濃度は低く、通常0.1~0.6mMにすぎない (Epstein, 1994)。土粒子から溶出したケイ素は電荷をもたないケイ酸分子 (化学的にはオルトケイ酸 Si(OH)_4 を基本単位とした単分子、もしくは数分

子が重合した状態、第1図および第2図)として土壤溶液中に存在しており、この形で植物に吸収される(Epstein, 1994). 土壤溶液中にはケイ酸イオン($H_3SiO_4^-$)はほとんど存在しないが、これはケイ酸が弱酸(25°Cにおいて $pK_{a1}=9.82$)であり、土壤溶液の一般的なpHの範囲では解離しにくいいためである(Raven, 2002). ケイ酸がイオンの形で植物に吸収されている可能性も指摘されているが(伊藤, 2001), 共存する他の陰イオンとの競合の有無(高橋, 1987)あるいは後述する植物体内での挙動(吉田, 1965)などから判断すると、吸収されるケイ酸のほとんどは電荷をもたない分子であると考えの方が妥当である.

植物のケイ酸吸収特性は種によって異なり、積極的吸収を行うタイプ(イネなど)、受動的吸収を行うタイプ(キュウリなど)、および体内へのケイ酸の流入を抑制するタイプ(トマトなど)に大別される(Ma and Takahashi, 2002). 吸収されたケイ酸は、蒸散によって形成された植物体内の水ポテンシャル勾配を駆動力として、水のマスフローとともに葉身まで輸送される. 通常、水溶液中のケイ酸濃度が2mM程度になるとケイ酸分子間で重合が起こってポリケイ酸が生じ、さらに濃度が高まると難溶性のシリカゲルを生成することが知られている(第2図). 葉身に到達したケイ酸は、この化学的性質に従って、蒸散で水が失われることによって濃縮され、重合が進み、シリカゲルとして蓄積される(第3図). イネでは、多量に生成されたシリカゲルがクチクラ層直下の間隙を充填し、クチクラシ

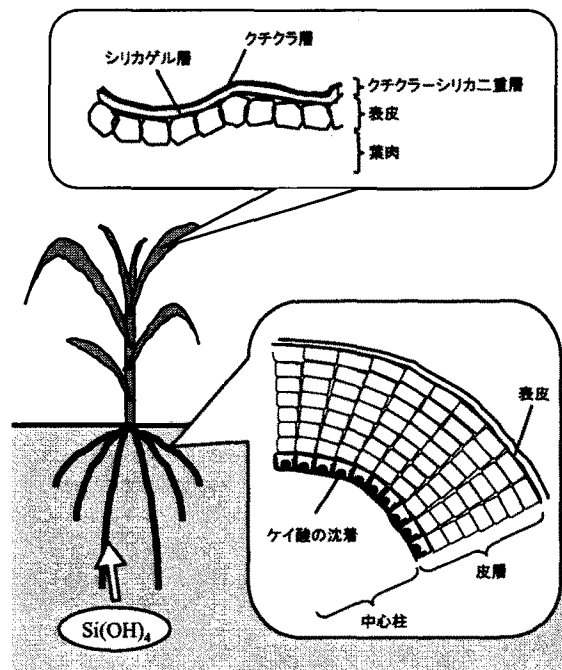


第2図 ケイ酸の重合のイメージ図.



第1図 各種ケイ酸の分類.

- 1) モノケイ酸はオルトケイ酸として存在しており、メタケイ酸は遊離の酸としては存在しない.
- 2) 外液条件によりコロイド化する場合がある(粒径は約5~100nm).

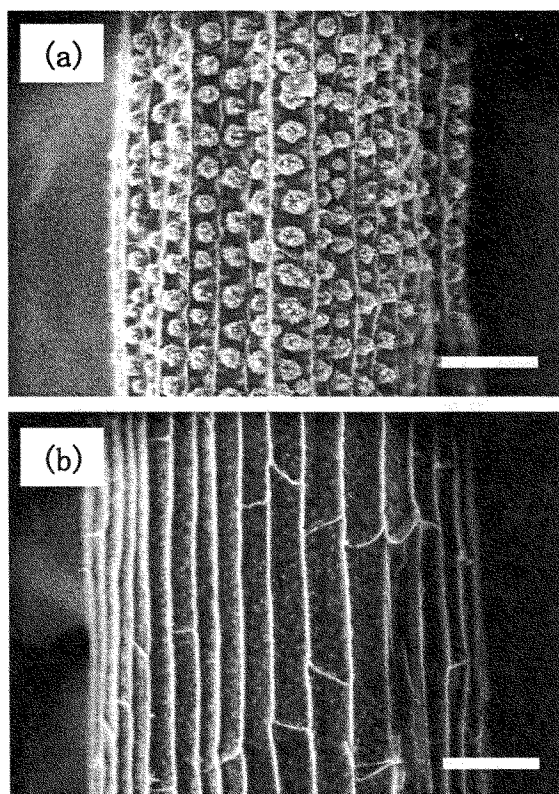


第3図 植物体内におけるケイ酸の蓄積を示したイメージ図.

葉身におけるクチクラ-シリカ二重層の形成部位(上柢内), および根の内皮におけるケイ酸の沈着部位(下柢内).

リカ二重層と呼ばれる厚い層構造を形成する (吉田, 1965). このシリカゲル蓄積は葉身に限らず, 水分が失われる茎や穂の表皮組織でも起こる. 一般にイネ葉身のケイ酸含有率は 5~10%であるが, 常に高濃度のケイ酸を根に供給し続けた結果, 30%を上回ったケースもある (長谷部と飯村, 1986). 受動的吸収を行うキュウリ葉身のケイ酸含有率は 1~3%程度であるが, 培地のケイ酸濃度を高く維持した場合には 5%にも達する (三宅と高橋, 1982). ケイ酸の吸収を抑制するトマトでは, 通常 0.5%程度である.

葉身中のケイ酸の大部分はシリカゲルの形で存在するが, イネ科植物では機動細胞珪酸体に見られるプラントオパールとして, ウリ科植物では葉身のトリコーム基部に集積する非晶質ケイ酸などとして存在することも知られている (王ら, 1999; 阿部ら, 2005). また, 根の内皮組織でも非晶質のケイ酸沈着が認められ (第3図および第4図), イネやソルガムなどで詳細な解剖学的研究がなされている (Parry and Soni, 1972; Lux et al., 2003). さらに, ケイ酸はペクチンやヘミセルロース, リグニンなどと結合



第4図 ソルガム種子根の内皮の内側接線壁におけるケイ酸沈着を示した電子顕微鏡写真.

ケイ酸を含む水耕液で栽培した場合 (a), およびケイ酸を含まない水耕液で栽培した場合 (b). 写真中のスケールは50 μ m. Lux et al. (2003)より改変.

し, 細胞壁構成成分としても存在している (Inanaga and Okasaka, 1995; Scurfield et al., 1974; Hossain et al., 2002).

4. 葉身からの水損失に及ぼすケイ酸施用の影響

植物体内でのケイ素の存在形態に関する研究は, 主にイネを用いて行われてきた. それは, イネのケイ酸含有率が突出して高く, かつケイ酸施用に対する応答が顕著であるためである. 同様に, 成育や環境応答に及ぼすケイ酸施用の影響を検討する際にも, 研究材料には専らイネが用いられ, 耐乾性の研究においても例外ではなかった.

イネでは日中の活発な蒸散によって葉身からの水損失が著しい場合, たとえ根に十分な水が供給されていても, 葉身が水ストレスに曝される (Turner et al., 1984). 吉田 (1965) は, イネへのケイ酸施用がこのような水ストレスを軽減することを示し, その原因は, 葉身表皮のクチクラ-シリカ二重層がクチクラ蒸散を物理的に遮断して, 過剰な水損失を抑制することにあると結論した. 吉田の結論は, 解剖学的観察結果に基づくものであったが, その後, 間藤ら (1991) はケイ酸施用によってイネのクチクラ蒸散が減少することを確認し, 吉田の結論を支持した.

イネ葉身におけるクチクラ-シリカ二重層の存在は明白であり, ケイ酸施用による蒸散速度の低下はクチクラ蒸散の抑制によるものであるという説は受け入れ易いものであった. しかし, 東江ら (1992) が指摘したように, 蒸散総量に占めるクチクラ蒸散の割合は一般に小さく, クチクラ層の薄いイネでも 10~20%でしかないことを考慮すると, クチクラ蒸散の抑制に, 葉身の水分状態を劇的に変化させるほどの影響力があるのかという疑問が生じる. 東江ら (1992) は実際に, クチクラ蒸散のみが生じていると仮定できる暗所と, それに加えて気孔からの蒸散も生じる明所とで蒸散速度を比較した結果から, ケイ酸施用によるイネの蒸散速度低下の主要因は, 気孔を介した蒸散の減少にあると結論付けた. その後も, イネ葉身の気孔の挙動に及ぼすケイ酸施用の影響が詳細に調査された結果, ケイ酸を施用したイネでは, 無施用個体に比べて気孔コンダクタンスが常に低いが, 大気湿度の増加や光強度の低下に対しては無施用個体よりも敏感に反応し, 気孔コンダクタンスが素早く増加することが明らかになった (Agarie et al., 1998). このように気孔の挙動に変化を及ぼすケイ酸の作用メカニズムとして, 1) ケイ酸の沈着

により孔辺細胞の細胞壁の物理性が変化する、および、2) クチクラシリカ二重層の形成によって気孔周辺の水分状態が良好に保たれ、気孔開口時の膨圧の発生が円滑になる、という2つの可能性が示唆されている (Agarie et al., 1998, 1999; Ueno and Agarie, 2005)。

最近、イネ以外の作物でも、ケイ酸施用の有無で気孔の挙動が異なるという現象が報告された。Ma et al. (2004) は、土耕栽培したキュウリへのケイ酸施用が、土壤の乾燥程度にかかわらず気孔コンダクタンスを低下させることを示した。しかし、キュウリにおけるこの現象に対して、東江らがイネについて提唱したケイ酸の作用機構をそのまま適用することはできない。キュウリは受動的なケイ酸吸収特性を示し、葉身ケイ酸含有率もある程度高いことはすでに述べたが、キュウリはイネとは異なり、葉身におけるケイ酸蓄積がトリコーム基部に集中し、他の表皮細胞や孔辺細胞における明確な蓄積は認められていない (Samuels et al., 1990)。では、キュウリにおける気孔コンダクタンスの低下はどう理解するべきなのだろうか。これには2つの可能性が考えられる。ひとつは、葉面のトリコームが非晶質のケイ酸沈着によって硬化し (Rafi et al., 1997)、葉面の境界層抵抗が増大していたこと、もうひとつは、キュウリの水吸収能力がケイ酸施用によって低下していたことである。しかし、Ma et al. (2004) の報告では、いずれの可能性についても検討されていなかった。

作物の耐乾性に及ぼすケイ酸施用の影響を調査した報告では、専ら葉身からの水損失が着目されてきた。それは、前述のようにイネをケイ酸研究のモデル植物として用いてきたことに起因している。水田という、極めて特殊な湿潤条件下で栽培されるイネでは、根の周囲に常に十分な量の水が存在するため、水吸収や、根から葉身への水輸送といった過程が問題視されなかったのである。一方、キュウリを用いた Ma et al. (2004) の報告のように土壌乾燥条件下でのケイ酸施用効果を論じる場合には、葉身からの水損失だけでなく、水吸収や水輸送にも着目した検討が不可欠である。

5. 葉身への水供給に及ぼすケイ酸施用の影響

培地からの水吸収能力と、根から葉身までの水輸送能力には、先に述べたように根長密度や深根性、通水コンダクタンスといった要因が深く関与しているが、既往の報告には、それらに及ぼすケイ酸施用の影響を具体的に示したもの

は見当たらない。現在は、根の乾物重やS/R比、出液速度といった基礎的な項目についてのみ報告されている段階である。ここではそれらの報告に基づき、水吸収と水輸送に及ぼすケイ酸施用効果について、葉身からの水損失と関連づけながら検討したい。

ソルガムを用いた著者らの研究では、ケイ酸を施用した個体は、無施用個体に比べて、土壌乾燥条件下でも気孔コンダクタンスが低下しにくく、高い蒸散速度が維持され、水ストレスによる乾物生産の減少が軽減されるという結果を得た (Hattori et al., 2005)。加えて、クチクラ層が発達しているソルガムではケイ酸施用の有無でクチクラ蒸散に差異が認められなかったことから (服部, 未発表)、イネとは異なる機構で、ケイ酸が気孔コンダクタンスに影響を及ぼしていることが示唆された。そこで水吸収について調査した結果、ケイ酸施用個体では土壤の水ポテンシャルが低下しても活発な水吸収が行われており、それにはS/R比の低下が寄与していたことが示唆された (Hattori et al., 2005)。また、水耕試験の結果から、ケイ酸施用による通水コンダクタンスの上昇が認められ (服部ら, 2004)、土壌乾燥条件下でみられた活発な水吸収には、通水性の改善も関与していた可能性が示唆された。

一方、Gao et al. (2004) は水耕栽培したトウモロコシに浸透圧ストレスを与え、ケイ酸施用個体では無施用個体よりも蒸散速度が低下すること、および、蒸散速度が低下しても、乾物生産にはケイ酸の有無で差異が認められないことを報告した。彼らは出液速度が低下したという結果に基づき、ケイ酸施用によって通水コンダクタンスが低下したために吸水速度、蒸散速度が低下したと推察した。水吸収および水輸送における主要な駆動力は蒸散により形成される体内の水ポテンシャル勾配であり (Sperry et al., 2002)、地上部を切除して測定した出液速度をインタクトな状態での水吸収や水輸送と直接的に関連づけることはできないが、ケイ酸施用によってトウモロコシの出液速度が低下したという結果は興味深い発見である。

ソルガムとトウモロコシを比較すると、葉身への水供給能力において、両者の間に異なるケイ酸施用効果が認められる。ケイ酸を施用したソルガムでは、活発な水吸収と水輸送の改善によって葉身への水供給が維持され、気孔コンダクタンスと蒸散速度はむしろ上昇していた。乾物生産の増加は水利用効率の向上ではなく、高い気孔コンダクタンスによってもたらされてい

た。これに対して、ケイ酸を施用したトウモロコシでは、水輸送能力の低下によって葉身への水供給が減少した一方で、蒸散の抑制と水利用効率の向上によって乾物生産が維持されていた。このように、同じイネ科植物でも、水ストレス条件下でのケイ酸施用効果に種間差異が認められたことは興味深い。蒸散のみならず、水吸収や水輸送の観点からケイ酸施用効果の種間差異について検討することで、ケイ酸の作用メカニズムを解明するための有益な情報が得られる可能性がある。

水輸送能力に着目した場合、イネ科植物の内皮にみられるケイ酸の沈着が、水輸送能力の改善を通じて耐乾性の向上に寄与しているという可能性も示唆されている。Lux et al. (1999, 2002) は、イネとソルガムのそれぞれで内皮のケイ酸沈着の品種間差異を調査し、耐乾性品種で沈着程度が著しいことを示した。この結果から、彼らは内皮のケイ酸沈着が 1) 内皮細胞壁を堅くすることで、土壤乾燥によって生じる根の物理的損傷から通導組織を保護する機能、および 2) 土壤乾燥条件下で生じる、根から土壤への漏水を物理的に抑制する機能のそれぞれによって、水輸送能力に寄与している可能性を示唆した。最近、内皮へのケイ酸沈着が実際に細胞壁を堅くしていることが物理的に証明されたが (Hattori et al., 2003)、水輸送能力との関係性はまだ明らかにされていない。電子顕微鏡写真 (第 4 図) をみると、内皮細胞におけるケイ酸沈着は細胞のかんりの容積を占めており、確かに中心柱からの漏水を物理的に抑制している可能性が考えられる。また、土壤表層に分布しているために厳しい水ストレスに遭遇しやすい根基部において、ケイ酸の沈着が特に顕著であるという解剖学的観察結果は (Sangster and Parry, 1976)、ケイ酸の沈着が、漏水の危険性の高い部位を補強しているという Lux et al. (1999) の仮説に矛盾しない。しかし、ソルガムへのケイ酸施用が日中の蒸散速度を上昇させることを示した著者らの研究からは、少なくともソルガムではケイ酸沈着による漏水の抑制が日中の水輸送能力に大きく影響する要因ではないと考えられる。なぜなら、日中、蒸散が行われている場合には導管内に強い陰圧がかかるため、根から土壤へ漏水は生じないか、生じていても極めて少量であると考えられる。このようなわずかな画分の漏水が抑制されていたとしても、蒸散速度にはほとんど影響しないであろう。ただし、漏水量に及ぼす根の構造的要因や、漏水の抑制により生じる影響などについては未だ

十分に解明されていないため、詳細は今後の研究に待ちたい。

6. 組織、細胞レベルでみたケイ酸施用の影響

水ストレス条件下で植物が脱水を免れ得なかった場合、浸透調整によって膨圧を維持したり、抗酸化酵素の活性化によって細胞小器官の損傷を軽減する性質が重要になる。果たしてケイ酸はそのような性質に関与しているのだろうか。

ケイ酸の施用が浸透調整に及ぼす影響を調査した報告は、これまでのところ見当たらない。しかし、膨圧維持という観点からみると、細胞壁の物理的特性の変化を介してケイ酸が膨圧の維持に関与している可能性がある。一般に、細胞壁が柔らかいと脱水時に細胞壁が収縮し、相対含水率の低下に対する膨圧の低下が軽減される (Neumann, 1995)。Emadian and Newton (1989) は、ケイ酸を施用したテーダマツでは葉身の細胞壁伸展性が上昇し、土壤乾燥条件下でも膨圧の低下が軽減されることを報告している。最近、イネ葉身やソルガムの根においても、ケイ酸施用によって細胞壁伸展性が上昇することが明らかにされた (Hossain et al., 2002; Hattori et al., 2003)。ただし、イネやソルガムにおけるこのような細胞壁の伸展性の上昇が、実際に水ストレス条件下での膨圧維持に寄与しているのか否かは未解明であり、注意深く検証しなければならない。

他方、抗酸化酵素活性に及ぼすケイ酸施用の影響については、オオムギやベントグラスを用いた研究が報告されている (Schmidt et al., 1999; Liang, 1999)。しかし、それらの報告では、植物体のストレス程度がケイ酸施用の有無で異なっていたため、酵素活性にケイ酸が直接影響しているのかは判断できなかった。最近では Ma et al. (2004) の報告でも、ケイ酸施用量の異なるキュウリを対象に抗酸化酵素活性が調査された。彼らは、同程度の葉身水分状態の下で酵素活性の比較を行ない、ケイ酸施用量の増加にともなって SOD と POD の活性低下と、カタラーゼの活性上昇が生じることを示した。そのメカニズムの解明には至っていないが、ケイ酸と細胞レベルでのストレス応答との関係性を示唆した興味深い報告である。

ここで、ケイ酸は生理的に不活性であり、ケイ酸施用によって生じるストレス耐性向上効果はケイ酸の物理的あるいは化学的な性質によるものである、という考えがあることに触れておこう (吉田, 1965)。これは、耐倒伏性や耐塩性

など他のストレス耐性に関する研究からも示唆されている (高橋, 1987; Yeo et al., 1999). 先に述べた抗酸化酵素の活性上昇などは, ケイ酸が生理的に影響を及ぼしている証拠として扱われることがあるが, 例えば, クチクラシリカ二重層によって過剰な水損失が抑制され, 葉身の水ストレスが緩和されることで, 結果的に酵素活性に影響が生じていたに過ぎない可能性もある. 最近, イネにおいて水耕液のケイ酸濃度に応じて転写量が変化する遺伝子が確認され, 細胞レベルでの各種ストレス耐性への関連性に興味をもたれているが (Watanabe et al., 2004), これについても, ケイ酸不足のイネが成育過程で葉身の水分欠乏などのストレスに曝されたことに起因する間接的な発現 (あるいは発現の抑制) であった可能性が拭い切れない.

しかし, イネにおけるケイ酸トランスポーターの発見 (Ma JF et al., 2004) や, 植物体内でケイ酸の重合を触媒している可能性が高いタンパク質の発見 (Kauss et al., 2003) など, ケイ酸が特異的に関与する生理的メカニズムの存在を明確に示す証拠が得られはじめてきた. 耐乾性に関わる作物の諸形質に対して, ケイ酸が生理的に関与しているか否かについても, 今後の研究により明らかにされていくであろう.

7. おわりに

イネに限らず様々な作物にまで研究対象が広がり, ケイ酸が, 葉身からの水損失だけでなく, 水吸収や水輸送あるいは組織や細胞レベルでのストレス耐性への影響を通じて, 作物の耐乾性に寄与していることが次第に明らかになってきた. しかし, 現状では, ケイ酸を施用すれば蒸散の抑制や吸水の促進などの理由で, 水ストレス条件下での乾物生産が維持される, という程度の漠然とした結論が得られているに過ぎない. ケイ酸を適切に利用して, 効率的に作物の耐乾性を高める方法論を確立するためには, ケイ酸の作用メカニズムを明らかにしなければならない. ケイ酸施用の影響が種によって異なることなどは, ケイ酸の作用メカニズムの解明のための手がかりになるであろう. 今年の10月には第3回ケイ酸と農業国際会議 (“Silicon in Agriculture” Conference 2005) がブラジルで開催される. その会議においてもケイ酸と耐乾性との関係は興味深い研究トピックのひとつとして各国の研究者の関心を集めるに違いない.

謝辞

本稿をまとめるにあたり, 山口大学農学部附

属農場の荒木英樹助手および鳥取大学乾燥地研究センターの望月秀俊講師から有益なご意見を頂いた. ここに記して謝意を表する.

引用文献

- 阿部 淳, アレキサンダー＝ルックス, 服部太一朗, 森田茂紀, 谷本英一, 稲永 忍, 安 萍 2005. 植物の根に関する諸問題 [140], X線微量分析を用いた葉や根におけるケイ素の特異的分布の検出. 農及園 80:381-386.
- Agarie, S., Uchida, H., Agata, W., Kubota, F., Kaufman, P.B. 1998. Effects of silicon on transpiration and leaf conductance in rice plants (*Oryza sativa* L.). Plant Prod. Sci. 1:89-95.
- Agarie, S., Uchida, H., Agata, W., Kaufman, P.B. 1999. Effects of silicon on stomatal blue-light response in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Prod. Sci. 2:232-234.
- 東江 栄, 縣 和一, 窪田文武, Kaufman, P.B. 1992. 水稻の光合成・乾物生産に対するケイ酸の生理的役割. 日作紀 61:200-206.
- Alkaraki, G.N., Clark, R.B., Sullivan, C.Y. 1996. Phosphorus nutrition and water stress effects on proline accumulation in sorghum and bean. J. Plant Physiol. 148:745-751.
- Andersen, M.N., Jensen, C.R., Losch, R. 1992. The interaction effects of potassium and drought in field-grown barley. I. Yield, water-use efficiency and growth. Soil Plant Sci. 42:34-44.
- Emadian, S.F., Newton, R.J. 1989. Growth enhancement of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings by silicon. J. Plant Physiol. 134:98-103.
- Epstein, E. 1994. The anomaly of silicon in plant biology. Proc. Natl. Acad. Sci. 91:11-17.
- Fitter, A.H., Hay, R.K.M. 1981. Environmental Physiology of Plants. 太田安定, 森下豊昭, 橋 康憲, 岩橋 誠, 共訳, 植物の環境と生理, 1985, 学会出版センター, 東京. pp131-185.
- Gao, X.P., Zou, C.Q., Wang, L.J., Zhang, F.S. 2004. Silicon improves water use efficiency in Maize plants. J. Plant Nutri. 27:1457-1470.
- 長谷部亮, 飯村康二 1986. 水稻培地のケイ酸供給濃度と水稻の生育. 土肥誌 57:42-48.
- Hattori, T., Inanaga, S., Araki, H., An, P., Morita, S., Luxová, M., Lux, A. 2005. Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*. Physiol. Plant. 123:459-466.
- 服部太一朗, 稲永 忍, 荒木英樹, 安 萍 2004. 浸透圧ストレスに曝されたソルガムの蒸散速度および吸水速度におけるケイ酸施用の効果. 根の研究 13. pp178.

- Hattori, T., Inanaga, S., Tanimoto, E., Lux, A., Luxová, M., Sugimoto, Y. 2003. Silicon-induced changes in viscoelastic properties of Sorghum root cell walls. *Plant Cell Physiol.* 44:743-749.
- Hodson, M.J., Sangster, A.G. 2002. Silicon and abiotic stress. In *Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference*, Tsuruoka, Yamagata pp99-104.
- Hossain, M.T., Mori, R., Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S., Fujii, S., Yamamoto, R., Hoson, T. 2002. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other *Poaceae* seedlings. *J. Plant Res.* 115: 23-27.
- Ilea, R.K. 1979. The chemistry of silica (solubility, polymerization, colloid and surface chemistry, and biochemistry), pp866. John Wiley, New York.
- Inanaga, S., Okasaka, A. 1995. Calcium and silicon binding compounds in cell wall of rice shoots. *Soil. Sci. Plant. Nutr.* 41:103-110.
- 伊藤秀文 2001. 水稻によるケイ酸のイオンとしての吸収. *土肥誌* 72:189-194.
- Kauss, H., Seehaus, Kai., Franke, R., Gilbert, S., Dietrich, R.A., Kroger, Nils. 2003. Silica deposition by a strongly cationic praline-rich protein from systemically resistant cucumber plants. *Plant. J.* 33:87-95.
- Kramer, P.J., Boyer, J.S. 1995. *Water relations of plants and soils*, Academic Press, Inc., California.
- Liang, Y. 1999. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress. *Plant Soil* 209:217-224.
- Lux, A., Luxová, M., Abe, J., Tanimoto, E., Hattori, T., Inanaga, S. 2003. The dynamics of silicon deposition in the sorghum root endodermis. *New Phytol.* 158: 437-441.
- Lux, A., Luxová, M., Hattori, T., Inanaga, S., Sugimoto, Y. 2002. Silicification in sorghum (*Sorghum bicolor*) cultivars with different drought tolerance. *Physiol. Plant.* 115:87-92.
- Lux, A., Luxová, M., Morita, S., Abe, J., Inanaga, S. 1999. Endodermal silicification in developing seminal roots of lowland and upland cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). *Can. J. Bot.* 77:955-960.
- Ma, C.C., Li, Q.F., Gao, Y.B., Xin, T.R. 2004. Effects of silicon application on drought resistance of cucumber plants. *Soil Sci. Plant. Nutr.* 50:623-632.
- Ma, J.F., Mitani, N., Nagao, S., Konishi, S., Tamai, K., Iwashita, T., Yano, M. 2004. Characterization of the silicon uptake system and molecular mapping of the silicon transporter gene in rice. *Plant Physiol.* 136:3284-3289.
- Ma, J.F. 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Sci. Plant Nutr.* 50:11-18.
- Ma, J.F., Takahashi, E. 2002. *Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan*, Elsevier, Amsterdam.
- 間藤 徹, 村田伸治, 高橋英一 1991. イネへのケイ酸施用が有用である理由. *土肥誌* 62:248-251.
- 三宅靖人, 高橋英一 1982. キュウリの病害抵抗性におよぼすケイ酸の影響. *土肥誌* 53:106-110.
- Neumann, P.M. 1995. The role of cell wall adjustment in plant resistance to water deficits. *Crop. Sci.* 35:1258-1266.
- Parry, D.E., Soni, S.L. 1972. Electron-probe microanalysis of silicon in the roots of *Oryza sativa* L. *Ann. Bot.* 36:781-783.
- Rafi, M.M., Epstein, E., Falk, R.H. 1997. Silicon deprivation causes physical abnormalities in wheat (*Triticum aestivum*). *J. Plant Physiol.* 151:497-501.
- Raven, J.A. 2002. Silicon transport at the cell and tissue level. In Datnoff, L.E., Snyder, G.H., Korndorfer, G.H. eds., *Silicon in Agriculture*. pp41-55.
- Samuels, A.L., Glass, A.D., Ehret, D.L., Menzies, J.G. 1990. Distribution of silicon in cucumber leaves during infection by powdery mildew fungus (*Sphaerotheca fuliginea*). *Can. J. Bot.* 69:140-146.
- Sangster, A.G., Parry D.W. 1976. Endodermal silicon deposits and their linear distribution in developing roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* 40: 361-371.
- Schmidt, R.E., Zhang, X., Chalmeers, D.R. 1999. Response of photosynthesis and superoxide dismutase to silica applied to creeping bentgrass grown under two fertility levels. *J. Plant Nutr.* 22:1763-1773.
- Scurfield, G., Anderson, C.A., Segnit, E.R. 1974. Silica in woody stems. *Aust. J. Bot.* 22:211-229.
- Singh, D.K., Sale, P.W.G. 2000. Growth and potential conductivity of white clover roots in dry soil with increasing phosphorus supply and defoliation frequency. *Agron. J.* 92:868-874.
- Sperry, J.S., Stiller, V., Hacke, U.G. 2002. Soil water uptake and water transport through root systems. In Waisel, Y., Eshel, A., Kafkafi, U. eds. *Plant Roots: The Hidden Half*, third edition, Marcel Dekker Inc New York, pp.663-681.
- 高橋英一 1987. ケイ酸植物と石灰植物, 農文協. pp62-66.
- Turner, N.C. 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.* 13:175-190.

- Turner, N.C., Schulze, E.D., Gollan, T. 1984. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* 63:338-342.
- Ueno, O., Agarie, S. 2005. Silica deposition in cell walls of the stomatal apparatus of rice leaves. *Plant Prod. Sci.* 8:71-73.
- 王 才林, 宇田津徹朗, 藤原宏志 1999. 窒素施用量がイネの機動細胞珪酸体形状に及ぼす影響. *日作紀* 68:58-62.
- Watanabe, S., Shimoi, E., Ohkama, N., Hayashi, H., Yoneyama, T., Yazaki, J., Fujii, F., Shinbo, K., Yamamoto, K., Sakata, K., Sasaki, T., Kishimoto, N., Kikuchi, S., Fujiwara, T. 2004. Identification of several rice genes regulated by Si nutrition. *Soil. Sci. Plant Nutri.* 50:1273-1276.
- Yeo, A.R., Flowers, S.A., Rao, G., Welfare, K., Senanayake, N., Flowers, T.J. 1999. Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. *Plant Cell Environ.* 22:559-565.
- 吉田昌一 1965. 水稻体内におけるケイ素の存在様式と生理的意義に関する研究. *農業技術研究所報告* B-15:1-58.