

浸透圧ストレス条件下での作物根の生育における 浸透圧調節, 細胞分裂, 糖の蓄積機能の生理学的意義

小川 敦史^{1*}・川島 長治¹・北道 欣士¹・豊福 恭子¹
山内 章²

¹秋田県立大学 生物資源科学部

²名古屋大学大学院生命農学研究科

要 旨: 浸透圧ストレス条件下で地上部生育を維持するための、または作物が生存するための重要な鍵は、作物がいかにか根の生長を維持し、根系を拡大し、養水分吸収を維持できるかにあるのではないかと考えられる。根の伸長は、細胞伸長と細胞数の増加の積によって規定される。さらに作物根系の大部分は側根によって構成されており、側根は浸透圧ストレス下での作物生育において重要な働きをしている。側根の発達には、同化産物の根系への分配が側根の発生ならびに伸長に影響を与えている可能性が示唆されている。本稿では、浸透圧ストレス条件下での作物根の生育について、(1) 浸透圧ストレス条件下で細胞伸長を規定している膨圧を維持する働きを持つ浸透圧調節機能と根の伸長との関係、(2) 浸透圧ストレスが細胞数の増加速度と根の伸長に与える影響、(3) 浸透圧ストレス下での側根発生ならびに伸長に糖の分配が果たす役割に焦点を当て、これまでの研究例を紹介する。

キーワード: 細胞死, 細胞増殖, 浸透圧ストレス, 浸透圧調節, 糖の分配, 根の伸長

The role of osmotic adjustment, cell production and sugar accumulation for the root growth under the osmotic stress condition. : Ogawa Atsushi(Department of Biological Production, Akita Prefectural University), Kawashima Choji(Department of Biological Production, Akita Prefectural University), Kinji Kitamichi(Department of Biological Production, Akita Prefectural University), Toyofuku Kyoko(Department of Biological Production, Akita Prefectural University) and Yamauchi Akira(Graduates School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University)

Abstract: For the maintenance of shoot growth and the survival under the osmotic stress condition, it is considered that the maintenance of root growth, the expansion of root system and the maintenance of water and nutrients absorption have the important key. Root elongation involves both cell elongation and cell production. Additionally, the root system consists largely of many lateral roots and lateral root has an important role for the plant growth under osmotic stress condition. It was suggested that allocation of photosynthate is one of the main factors that regulate lateral root development in root systems. In this paper, we review the previous studies focused on (1) the relationship between root elongation and root osmotic adjustment for the maintenance of turgor pressure under the osmotic stress condition, (2) the effect of osmotic stress for the cell production and root elongation and (3) the role of sugar accumulation for the lateral root development under the osmotic stress condition.

Keywords: cell death, cell production, osmotic adjustment, osmotic stress, root elongation, sugar accumulation

作物の根系は、様々な機能を果たしつつ個体の生育を支えている。作物の生活環の中で、作物はしばしば乾燥ストレスや塩ストレスなどの浸透圧ストレスにさらされ、その生長が阻害される。また今後、作物が乾燥ストレスや塩ストレスなどの浸透圧ストレス環境下におかれる地域は増加することが予想されている (Chaves et

al., 2002)。乾燥ストレス条件下では土壌含水率の低下により、塩ストレス条件下では塩濃度の増加による土壌溶液の浸透ポテンシャルの低下により、根圏の水ポテンシャルが低下し植物体内の水ポテンシャルとの差が減少する。また、根系発達そのものも阻害される。その結果、土壌からの植物体への養水分の供給が制限され、

2007年6月11日受付

*連絡先 〒010-0195 秋田市下新城野字街道端西241-438 秋田県立大学 作物生態学講座
Tel: 018-872-1630 (ダイヤルイン) Fax: 018-872-1678 E-mail: 111111@akita-pu.ac.jp

地上部への養水分の供給が減少し、気孔コンダクタンスの減少、光合成速度の減少を経て、作物生育の低下に至る。この土壌-作物-大気を経た一連の水の流れと、それに伴う養分供給の減少が作物生育の主要な制限要因である。さらに塩ストレス条件下では、養水分の供給制限に加えて、ナトリウムイオンを中心とする植物体への高濃度の塩類の集積も、植物の生育阻害の要因となっている。

したがって、浸透圧ストレス下では、根系生長を維持し、その結果、土壌との接触面積を維持・確保することで養水分を吸収し、地上部へ供給することが可能になる (Nguyen et al., 1997). 乾燥ストレス条件下において、土壌深くまで根を伸長させることにより多くの水を吸収し (Sharp and Davies, 1985), 深根性の特性を持つ品種が耐乾性を有することが過去の多くの研究結果において明らかにされている (Ludlow and Muchow, 1990; Turner et al., 2001; Serraj et al., 2004). 乾燥ストレス条件下では、地上部の生長は抑制されるが光合成産物が根に供給し続けられることで根の伸長は持続し、特にストレスが弱いときには shoot/root 比が減少することもしばしば観察される (Barlow et al., 1977; Westgate and Boyer, 1985; 山内 1998; Wang and Yamauchi 2006). また弱い乾燥ストレス条件下では、根の絶対量が増加することがしばしば報告されている (Bennett and Doss, 1960; Malik et al., 1979; Sharp and Davies, 1985). さらに、一個体の根系は発生学的、形態学的、また生理機能的にも異なる種類の根で構成されており (河野ら, 1972; Yamauchi et al., 1987; Yamauchi et al., 1996; Wang et al., 2006), またそれらの発生制御に関わる遺伝子も異なる (Wang et al. 2005). 根系の中で大部分を占める側根の発育と機能が浸透圧ストレスに対する個体レベルの適応性に重要な役割を果たしていることが指摘されている (Yamauchi et al., 1996; Wang and Yamauchi, 2006). Bañoc et al. (2000a, b) は、土壌水分条件の変化に対する節根とそこから発生する側根の発育反応が、イネの安定した生育を得るための重要な形質であることを報告している。以上のことを踏まえると、浸透圧ストレス下で個体生育を維持するための、または作物が生存するための重要な鍵は、作物がいかに根の生長を維持し、根系を拡大し、養水分吸収を維持できるかにあると考えられる。作物は根系を拡大することにより地上部への養水分供給が補償され、地上部へのストレスの影響を遅延し、ある一定の浸透圧ストレス強度まである一定の気孔コダク

タンスを維持することができ、光合成速度を維持することで生長を維持することが可能になると考えられる。したがって、浸透圧ストレス条件下での作物根の生育メカニズムの解明は、作物のストレス下での生存・生育メカニズムを明らかにし、今後のストレス耐性品種の育種のための重要な知見を提供すると考えられる。

根の伸長は、細胞伸長と細胞数の増加の積によって規定される。さらに、先述のように、作物根系の大部分は側根によって構成されており、側根は浸透圧ストレス下での作物生育において重要な働きをしている。側根の発達には、同化産物の根系への分配が側根の発生ならびに伸長に影響を与えている可能性が示唆されている (Sattelmacher and Tomas, 1989, 1991; Wang et al., 2006). 本稿では、浸透圧ストレス条件下での作物根の生育について、

- (1) 浸透圧ストレス条件下で細胞伸長を規定している膨圧を維持する働きを持つ浸透圧調節機能と根の伸長との関係
- (2) 浸透圧ストレスが細胞数の増加速度に与える影響
- (3) 浸透圧ストレス下での側根発生ならびに伸長に糖の分配が果たす役割

という観点から、著者らの研究成果も含め、これまでの研究例を紹介する。

(1) 浸透圧ストレス条件下での根の伸長における浸透圧調節機能の役割

浸透圧ストレス下での細胞伸長には、膨圧と細胞壁の物理性が主として関与している (Lockhart, 1965). Frensch and Hsiao (1994)は、浸透圧ストレス下でのトウモロコシ種子根の伸長の変化と、膨圧の減少および回復過程について明らかにした。また、トウモロコシで、種子根伸長部位における膨圧の維持のために、浸透圧調節が重要な働きを果たしていることも報告されている (Sharp et al., 1988; Sharp et al., 1990; Voetberg, and Sharp, 1991; Rodrigues et al., 1997; Verslues and Sharp, 1999). 浸透圧調節は、浸透圧ストレスに対する耐性機構の一つであり、浸透圧ストレス条件下において植物体内の浸透ポテンシャルを下げるために溶質を蓄積し (Radin, 1983), その結果細胞体積や膨圧を維持する機能である (Kaiser, 1982; Santakumuri and Berkowitz, 1991). 浸透圧調節に関わる溶質の変化は、生長部位への浸透溶質の実質的な蓄積、細胞体積の増加速度の減少、またはその両者の要因によって起こる (Sharp et al. 1990). 前者が、実質的に生長を維持するために貢献する機能であ

る (Sharp et al., 2004).

浸透圧調節が持つ生理機能的意義は植物の器官や部位によって異なる。過去の研究例では、葉、胚軸、根、花軸、小穂において浸透圧ストレス条件下で浸透圧調節がおこることが報告されている (Turner and Jones, 1980)。葉身の成熟部位では、浸透圧調節は浸透圧ストレス条件下で細胞の生存を助け (Flower and Ludlow, 1986)、気孔コンダクタンスや (Henson et al., 1983; Wright et al., 1983; Düring and Dry, 1995) 葉の展開を持続する (Hsiao et al., 1976; Westgate and Boyer, 1985) 結果、光合成を維持する重要な働きがある (Turner and Jones, 1980)。一方、Turner and Jones (1980)は、根における浸透圧調節機能の意義は地上部のそれと異なると述べている。また Serraj and Sinclair (2002)は、従来の研究を徹底的にレビューした結果、浸透圧調節が乾燥ストレス条件下での生産性に積極的に貢献した研究例はないと結論する一方で、浸透圧調節が生産性に結びつくとしたら、それは根におけるものが重要であろうとも指摘している。

先にも述べたように、葉身と同様に、根の伸長は伸長部位における膨圧と密接な関係があり (Greacen and Oh, 1972; Sharp and Davies 1979; Westgate and Boyer, 1985; Frensch and Hsiao, 1994)、根の伸長部位における浸透圧調節は、浸透圧ストレス条件下の土壤中での根の伸長、そして吸水の維持に貢献すると考えられる。また、根の成熟部位における浸透圧調節機能は、後述するように、側根の発生を維持、促進する役割があると考えられる (Azhiri-Sigari et al., 2000; Bañoc et al., 2000a; Bañoc et al., 2000b; Ogawa et al., 2005)。

根における浸透圧調節に関する報告は圧倒的に少なく、以下に主要なものを挙げる。

乾燥ストレス条件下でトウモロコシの根の浸透ポテンシャルは低下し (Sharp and Davies, 1979)、根の膨圧と伸長が維持されていた (Sharp and Davies, 1979; Westgate and Boyer, 1985)。一方で、トウモロコシの葉身 (Sharp and Davies, 1979) や茎 (Westgate and Boyer, 1985) では、乾燥ストレスにより膨圧が大きく低下したために生長が阻害された。トウモロコシの根における浸透ポテンシャルの低下には、溶質の蓄積と (Voetberg and Sharp 1991) 組織への水の流入の低下および細胞体積の増加程度の低下が貢献していた (Sharp et al., 1990)。浸透圧ストレス処理開始後、膨圧は根軸の表皮側の細胞よりも中心側の細胞から浸透圧調節によって回復し、浸透

圧調節に関わる溶質が篩管を通して輸送されてくることが示唆された (Frensch and Hsiao, 1994)。

根は最初に浸透圧ストレスを感知する器官である。地上部の生長は浸透圧ストレスに対して非常に敏感に影響を受け、組織のわずかな水ポテンシャルの低下によって生長が阻害されると考えられる (Hsiao and Xu, 2000)。それゆえに、浸透圧ストレス条件下では根における浸透圧調節機能が地上部よりも早く起こり、養水分吸収を維持するために膨圧を維持すると考えると合理的である。

Ogawa and Yamauchi (2006 a)は、浸透圧ストレス条件下での浸透圧調節機能の発現過程について、トウモロコシの幼植物を対象として、根の伸長や根系や地上部の水分生理形質の変化を精査する事によって明らかにした。その過程において、浸透圧調節機能は器官や部位の違いにおいて異なる意義を持つと考えられるため、根の伸長部位および成熟部位、葉身の成熟部位における浸透圧調節が、ストレス処理を受けてからどのようなタイミングで起こり始め、どのような規模で起こるのかという「浸透圧調節機能の発現過程」について調べた。さらに浸透圧ストレス下での浸透ポテンシャルの変化の要因が、溶質の蓄積によるものであるのか、または脱水によるものであるのかについて、定量的かつ経時的に示し、溶質の蓄積による浸透圧調節の発現過程について明らかにした。

浸透圧ストレス処理後、根、特に種子根伸長部位の浸透ポテンシャルが急激に低下し始め、処理区の水耕液の水ポテンシャルが -0.41 および -0.89MPa の時、浸透ポテンシャルの低下はストレス処理開始後6時間目まで続いた(第1図)。この結果、種子根伸長部位における膨圧が維持され、膨圧の維持はストレス下での種子根伸長の維持に貢献していた。種子根伸長部位において浸透ポテンシャルの低下の要因について検討したところ、水耕液の水ポテンシャルが -0.89MPa の時、ストレス処理20分後において、46%が脱水、54%が溶質の蓄積によるものであり、ストレス処理12時間後では、わずか7%が脱水、93%が溶質の蓄積によるものであった。この結果は、浸透ポテンシャルの低下にはストレス処理直後から溶質の蓄積が関与し始めている事を示していた。根と比較して地上部では、各水分生理形質の変化は遅くかつ緩やかであった(第2図)。これらの結果は浸透圧ストレス条件下において、根における浸透圧調節が地上部に先駆けて発現し、根の伸長を維持するという、根にお

ける浸透圧調節における意義に関する仮説を支持するものであった。

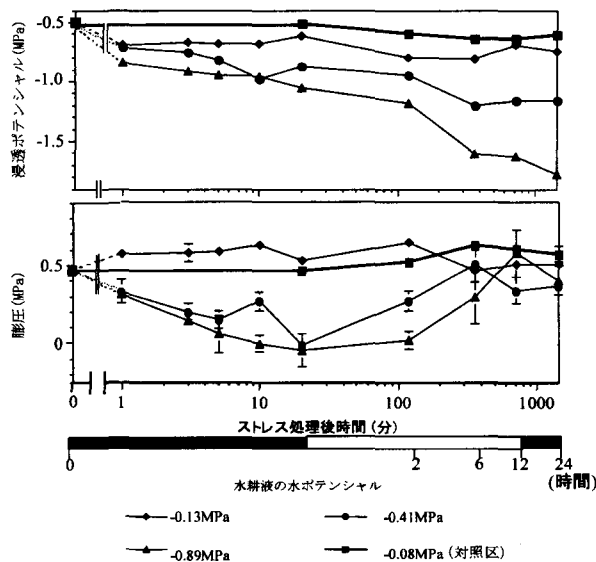
先にも述べたように、浸透圧調節は植物体内の浸透ポテンシャルを下げるために溶質を蓄積し、その結果細胞体積や膨圧を維持する機能である。浸透圧調節に関わる溶質としては、カリウムを中心とするイオン類 (Itoh et al., 1986; Itoh et al., 1987; Morgan, 1992; Gnanasiri et al., 1995), 糖類 (Jones et al., 1987; Wang et al., 1995; Yakushiji et al., 1996), プロリンを中心とするアミノ酸類 (Dingkuhn et al., 1991; Voetberg and Sharp, 1991; Morgan, 1992; Ober and Sharp, 1994; Verslues and Sharp, 1999) が報告されている。これらの溶質の中で、高濃度で細胞内に蓄積しても代謝に影響を与えない溶質を「適合溶質」と呼び、数種の糖やアミノ酸がこれに当たる。Gnanasiri et al. (1995) は、耐乾性のソルガムの系統は、非耐乾性の系統と比較してカリウムをより高い濃度に蓄積する能力を持ち、高い含水率と膨圧を維持できることを報告している。Yakushiji et al. (1996) は、乾燥ストレス条件下で Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) のスクロース、グルコース、フルクトース濃度が増加し、浸透圧調節が起こることを示した。Voetberg and Sharp (1991) や彼らが行った過去の一連の研究の中で、トウモロコシ種子根の伸長部位に

おける浸透圧調節はプロリンの蓄積によって起こり、それは浸透圧ストレス下での根の伸長に重要な役割を果たしていることを明らかにした。

浸透圧調節のための溶質の合成または輸送にはコストがかかると考えられる (Munns, 2002)。エネルギー効率を考えると、合成の必要がなく分子量の小さいイオン類が浸透圧調節には効率的であり、浸透圧ストレスに対して素早く反応し蓄積できると予想される (Yeo, 1983; Raven, 1985)。イオン類を蓄積するのに必要な ATP 量は、糖やアミノ酸を合成し蓄積する ATP 量よりも少ないことが報告されている (Raven, 1985)。しかしイオン類の細胞内への過剰蓄積は、細胞内のイオンバランスを乱し代謝系に影響を与えたと考えられる。強い浸透圧ストレス条件下で多くの溶質を蓄積する必要がある場合には、合成や輸送により多くの時間が必要であるが代謝に影響を与えない、糖類やアミノ酸類が適合溶質に用いられるのではないかと予想される。

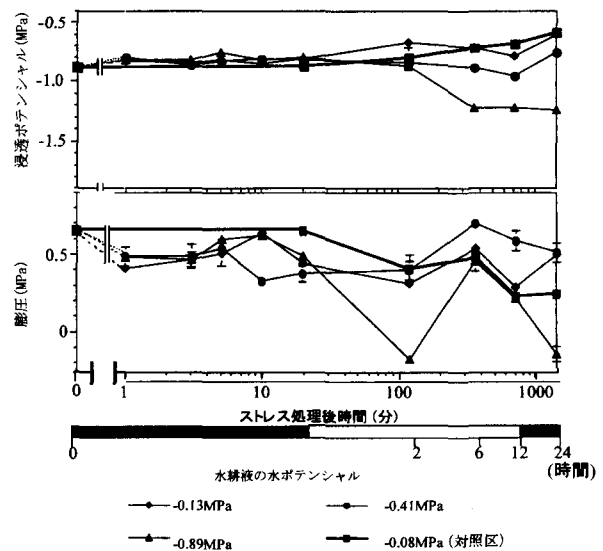
そこでこのことを検証するために、Ogawa and Yamauchi (2006 b) は、様々な浸透圧ストレス強度下で、浸透圧調節に関わる溶質、具体的にはカリウムイオン濃度、還元糖濃度、アミノ酸濃度の経時変化を調査した。

その結果、種子根伸長部位において、ストレス処理直後、カリウムイオン濃度と数種のアミ



第1図 種子根伸長部位における様々な強度の浸透ストレス条件下での浸透ポテンシャルおよび膨圧の経時変化。

黒塗りのバーは暗期、白抜きのバーは明期をあらわす。各値は平均値±標準誤差 (n=3) を示す。(Ogawa and Yamauchi, 2006 aより改変引用)



第2図 葉身成熟部位における様々な強度の浸透ストレス条件下での浸透ポテンシャルおよび膨圧の経時変化。

黒塗りのバーは暗期、白抜きのバーは明期をあらわす。各値は平均値±標準誤差 (n=3) を示す。(Ogawa and Yamauchi, 2006 aより改変引用)

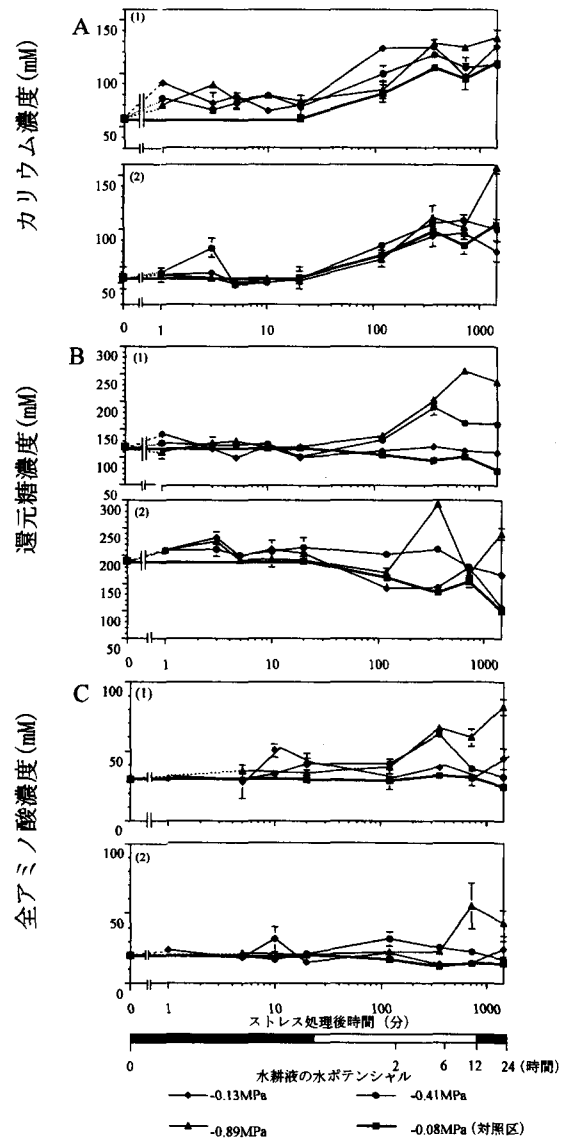
ノ酸濃度は増加し始めた。一方、還元糖濃度は、ストレス処理2時間目以降に濃度が増加し、浸透圧調節に貢献し始めた。アミノ酸の種類によって、ストレス処理開始後の濃度変化に要する時間は異なった。根において、浸透圧調節に関わる溶質濃度に占めるカリウムイオンの割合はストレス強度の増加とともに低下した。一方、全アミノ酸濃度の割合は種子根伸長部位において最もストレスの弱い処理区(-0.13MPa区)で増加し、還元糖の割合は種子根成熟部位において最もストレスの弱い処理区(-0.13MPa区)および中程度のストレス強度の処理区(-0.41MPa区)で増加した(第3図)。このように、浸透圧調節に関わる溶質には、ストレス処理直後またはストレス強度が弱いとき、エネルギー効率や溶質の合成・輸送の観点から効率の良いカリウムイオンや数種のアミノ酸が用いられ、ストレス処理後ある程度時間が経過した後またはストレス強度の強いとき、細胞内の代謝に影響を与えない適合溶質である還元糖や数種のアミノ酸が用いられていた。これらの結果より、浸透圧調節に関わる溶質の種類はストレス処理後の経過時間やストレス強度によって変化することが明らかとなった。

(2) 浸透圧ストレスが細胞数の増加速度に与える影響

浸透圧ストレスが細胞数の増加速度に与える影響についてはほとんど明らかになっていない。浸透圧ストレス条件下における細胞数の増加速度の変化は、根端分裂組織における細胞分裂頻度の変化と細胞死頻度の変化によって決定される。浸透圧ストレスによる細胞数の増加程度の変化は、細胞サイズの変化(Kurth et al., 1986)、細胞周期に関わる酵素活性の変化(Kurth et al., 1986)や遺伝子発現の変化(Burssens et al., 2000)などによって間接的に示されていたが、直接的に浸透圧ストレスが細胞分裂頻度に及ぼす影響について示すためには、細胞分裂頻度を定量化するために、全細胞に対する新しくDNA複製をした細胞の割合を示す必要がある。

5-bromo-2'-deoxyuridine (BrdU)に対する免疫染色法が、新しくDNA複製を行った細胞を検出するために有効である。BrdUはチミジンのアナログ物質であり、そのためDNA複製の際にチミジンの代わりにDNAに取り込まれる。BrdUをDNAに取り込んだ細胞は、BrdUに対するモノクローナル抗体と酵素または蛍光色素を結合した二次抗体を用いて検出することができる。この方法は、³Hでラベルしたチミジンを用いた

マイクロオートラジオグラフィと比較して、分解能や反応性が高く実験的にも簡単であるという利点がある(Suzuki et al., 1992; Fujie et al., 1993b)。Gratzner(1982)が抗BrdUモノクローナル抗体をDNA複製部位の検出に用いて以降、この方法は動物および植物においてDNA複製の検出に用いられている。植物ではタバコの培養細胞(Suzuki et al., 1992)、*Arabidopsis thaliana*(Fujie et al., 1993a)や*Allium cepa*(Hervás et al., 2002)の根端、タバコの切断葉において、この



第3図 様々な強度の浸透ストレス条件下におけるカリウムイオン(A)、還元糖(B)、全アミノ酸濃度(C)の経時的変化。

種子根伸長部位(1)および葉身成熟部位(2)における変化を示す。黒塗りのバーは暗期、白抜きのバーは明期をあらわす。各値は平均値±標準誤差(n=3)を示す。(Ogawa and Yamauchi, 2006 bより改変引用)

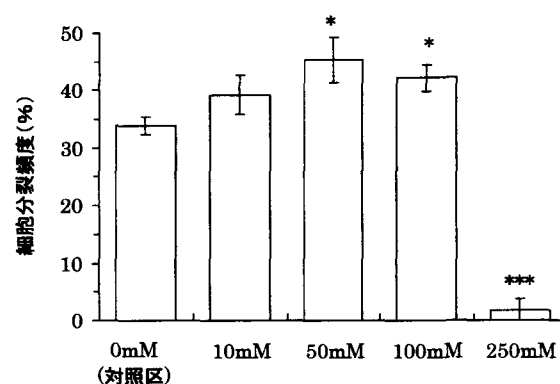
方法を用いて DNA 複製の検出を行った研究例がある。

さらに、浸透圧ストレスにより細胞死が引き起こされ、それが細胞数の増加速度に影響を与えていると考えられる。動物と同様に植物においても、アポトーシスと呼ばれるプログラム細胞死が起こっているという研究例が多く報告されている(例えば総説として Lam et al., 2000)。プログラム細胞死とは別に、環境ストレスによってアポトーシスの様な細胞死を起こす。塩ストレス条件下で、核の DNA が切断されることによって細胞死が起こることが観察されている。例えば Katsuhara and Kawasaki (1996) は、オオムギの種子根の伸長が 200 mM NaCl 処理によって阻害されることを報告している。このとき根端生長点における核を DAPI を用いて染色および観察したところ、500 mM NaCl 処理を行うと 12 時間後には核の形が崩れ、300 mM NaCl 処理を行った時には 24 時間後に核の分解が起こることが認められた。塩ストレスの他に、オオムギの根におけるアルミニウム処理による細胞死 (Pan et al., 2001)、トウモロコシの根における細胞毒性物質による細胞死 (Ning et al., 2001)、Arabidopsis の葉身における物理的ストレスや一酸化窒素処理による細胞死の例が報告されている (Garces et al., 2001)。

アポトーシス様の細胞死の初期段階において、DNA は 180-200bp 断片に切断される (Katsuhara and Kawasaki, 1996)。Terminal deoxynucleotidyl transferase (TdT)-mediated dUTP nick end labeling (TUNEL)法は、*in situ* で DNA の断片化を検出できる手法である。この方法では、fluorescein-12-dUTP を terminal deoxynucleotidyl transferase, recombinant, (rTdT) enzyme を用いて 3' -OH DNA 末端に結合させる。DNA の断片化が起こった fluorescein-12-dUTP でラベルされた DNA は蛍光顕微鏡を用いて観察することができる。Katsuhara (1997) はオオムギ種子根において、DNA の断片化が 500 mM NaCl 処理の 1 時間後から認められ、TUNEL でラベルされた細胞は処理時間とともに増加することを報告している。

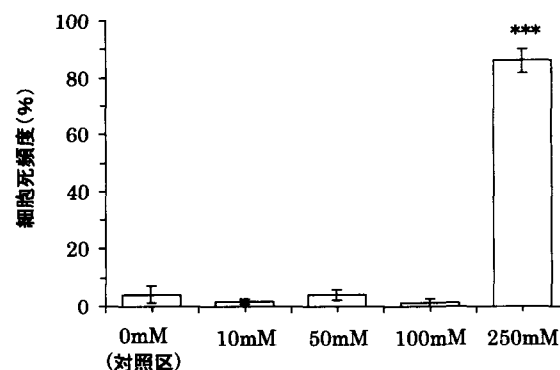
これらの知見を元に、Ogawa et al. (2006)は、塩ストレス下での、ライムギ種子根根端部における、細胞分裂と細胞死を定量化し、それらが根の伸長に与える影響について調査した。250 mM の塩ストレス処理区において、種子根の伸長は阻害された。このとき、根端から 700 μ m 部位までの細胞分裂部位において、対照区と比較して BrdU で標識された細胞の割合、言い換

えると細胞分裂頻度が低下し(第4図, 第5図)、Tunel 法で標識された細胞の割合、言い換えると細胞死頻度が増加していた(第6図, 第7図)。これらの結果から、塩ストレス条件下において細胞数の増加程度が根の伸長に密接に影響していることが明らかになった。一方、50 mM と 100 mM の相対的に弱い塩ストレス処理区では、対照区と比較して根の伸長には差が認められなかったが、細胞分裂頻度が有意に増加し細胞死がほとんど認められなかった。これらの結果は、弱い塩ストレス条件下において細胞分裂頻度の増加が細胞伸長の減少を補い、結果的に根の伸長が維持されることを示している。



第5図 塩ストレス処理が細胞分裂頻度におよぼす影響。

各値は平均値±標準誤差 (n=5) を示す。*と***はt検定でそれぞれ5%水準と1%水準で有意差がある事を示す。(Ogawa et al., 2006より改変引用)



第7図 塩ストレス処理が細胞死頻度におよぼす影響。

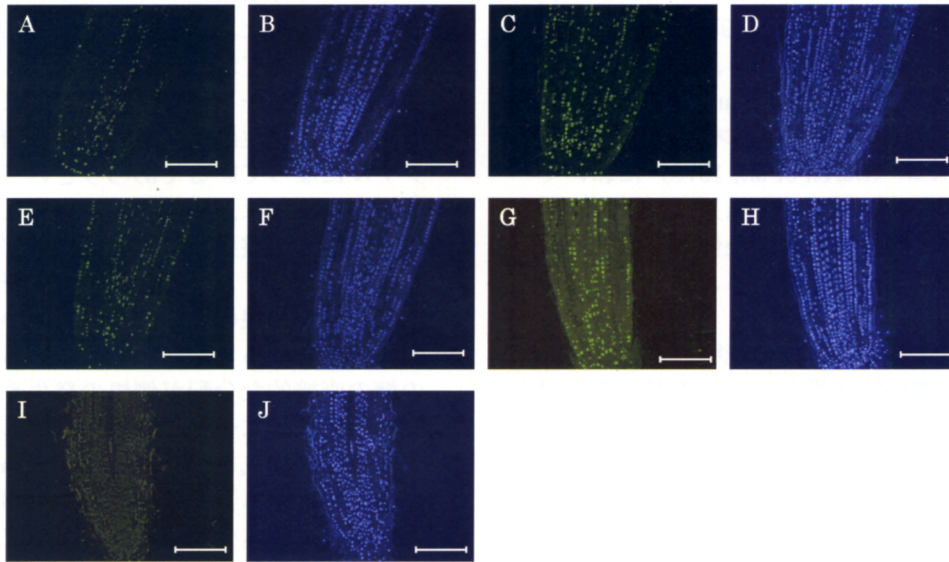
各値は平均値±標準誤差 (n=5) を示す。***はt検定で1%水準で有意差がある事を示す。(Ogawa et al., 2006より改変引用)

(3) 浸透圧ストレス下での側根発生ならびに伸長に糖の分配が果たす役割

土壌環境はほとんどの場合、空間的、時間的に不均一なので、植物根系はそのような不均一性に対して反応し形態を変化させる形質が、作物個体の適応性に重要な役割を果たしているこ

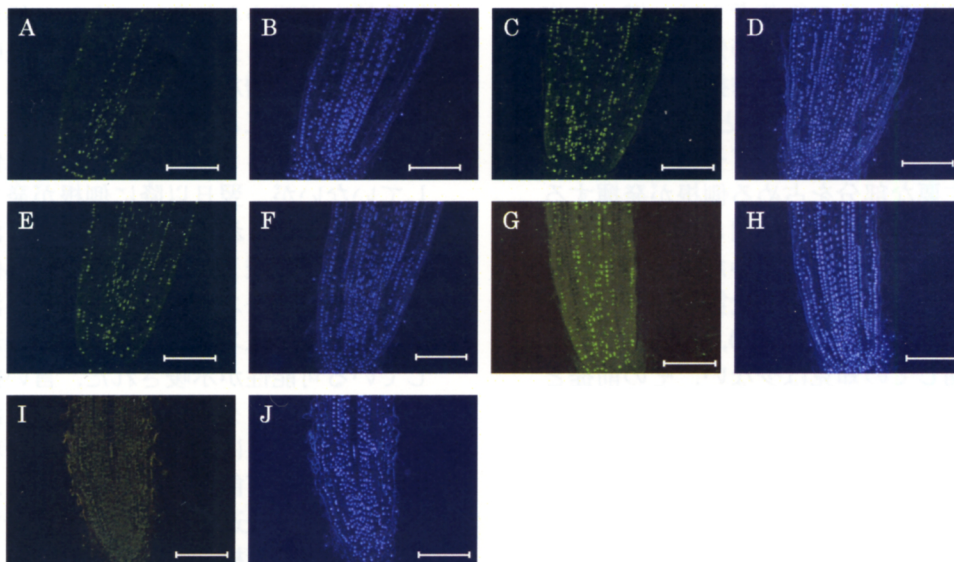
とはすでに述べたとおりである。

実際に、土壌における不均一な水分条件下での根系形態の変化については、これまでに多くの研究例が報告されている。Bañoc et al. (2000a, b) は、イネにおいて側根と節根の発達における可塑性が、土壌の水分状態が変化したときに植物



第4図 塩ストレス処理が細胞分裂に及ぼす影響。

各写真は、BrdUで標識された細胞 (A, C, E, G, I) およびDAPIで染色された細胞 (B, D, F, H, J) を示す。NaClを、0 mM (A, B), 10 mM (C, D), 50 mM (E, F), 100 mM (G, H), 250 mM (I, J) の濃度で31時間処理した。下線は200 μ mを示す。(Ogawa et al., 2006より改変引用)



第6図 塩ストレス処理が細胞分裂に及ぼす影響。

各写真は、BrdUで標識された細胞 (A, C, E, G, I) およびDAPIで染色された細胞 (B, D, F, H, J) を示す。NaClを、0 mM (A, B), 10 mM (C, D), 50 mM (E, F), 100 mM (G, H), 250 mM (I, J) の濃度で31時間処理した。下線は200 μ mを示す。(Ogawa et al., 2006より改訂引用)

の生長を保障する重要な形質であることを示した。Taylor and Klepper (1974) は、トウモロコシにおいて土壌表面にのみ灌水した場合には、十分に灌水した場合に比べ土壌深くでの根系発達が旺盛になることを報告している。表面灌水時の土壌深層での根系発達の現象については、ルーピン (Devries et al., 1989; Rodringues et al., 1995), ダイズ (Finn and Brun, 1980; Mason et al., 1982; Hoogenboom et al., 1987), トウモロコシ (Robertson et al., 1980; Sharp and Davies, 1985; Newell and Wilhelm, 1987), レタス (Gallardo et al., 1996), ソルガム (Burch et al., 1978) においても報告されている。これらの結果は、根系発達様式の変化が、乾燥ストレス条件下で植物の生育に重要な役割を果たしているということを示唆している。

根系を構成する根は、先に説明したように、形態、生理、遺伝的に異なっているが、それ以外に環境に対する反応性においても異なることが知られている (Yamauchi et al., 1996)。Kono et al. (1987) は、ダイズ根系の水ストレスに対する反応性を詳細に調べ、敏感に反応する形質 (可塑的) とそうでない形質 (保守的) に整理することを試みた。同じ頃、O'Toole and Bland (1987) は、根系形態、発育の遺伝変異について、とくに作物種に注目して広範囲にレビューし、表現型の可塑性の重要性について指摘した。可塑性とは、ある遺伝子型が環境の変化に対して、生長や生存に有利な方向で表現型を変化させる能力と定義される。その後著者らは、様々な作物種の根系の可塑性についての知見を蓄積し、それが作物のストレス耐性に密接に関係している可能性を指摘してきた (河野と山内, 1996; 山内, 2003; 山内, 2007)。そしてその中でもとくに、根系の主要な部分を占める側根が発揮する可塑性が重要であることが解明されつつある。先に述べたように、側根を含めた根系の可塑性に関わる遺伝的制御について次第に明らかになりつつあるが (Wang et al., 2005), その生理的メカニズムに関しての知見は少ない。その前提として、側根の発達メカニズムについてはまだ十分に明らかになっていない。オーキシンが側根の発達に一定の影響を与えていることが、これまでの多くの研究において明らかにされている (Blakely et al., 1982; MacIsaac et al., 1989; Malamy and Benfey, 1997; Lloret and Casero, 2002)。しかし植物ホルモンの一つであるオーキシンは、側根原基を形成するためのシグナルとなる引き金として働くのであって、とくに可塑性発揮のメカニズムを知るためにはその裏付け

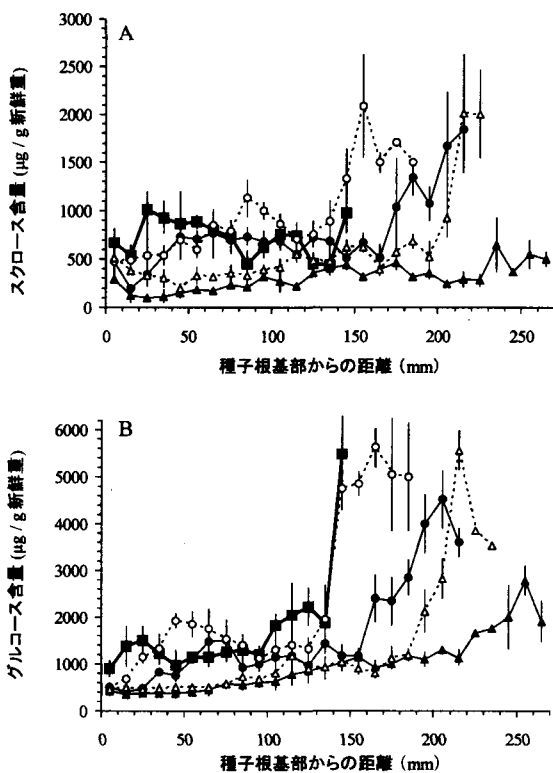
となる物質の動態に関する解析もあわせて重要である。

これに関連して、Sattelmacher and Tomas (1989, 1991) は、「側根の発生は、篩管からの光合成産物の転流の増加によって起こる」という仮説を提唱し、シンクにおける炭素の要求性の指標である呼吸活性が側根発生とともに増加することを示した。Bingham et al. (1997, 1998) は、コムギにおいて培地へのグルコース処理後の側根の発生パターンについて経時的に詳細に調査し、側根の発生は種子根軸上での糖の増加がシグナルになっているであろうという結果を得た。これらの結果は、光合成産物、特に糖が側根の発達に関して重要な役割を果たしている可能性を示している。しかしこれまでの研究結果は、内生の糖が側根の発達を制御している重要な要因の一つであることは示唆しているが、根系への糖の直接的な分配が側根の発生や伸長に寄与するかどうかについては明らかにしていない。

それらの知見をもとに Ogawa et al. (2005) は、浸透圧ストレス下での側根の発生および伸長と、グルコース、スクロース、およびフルクトースの蓄積との関係について検討した。ストレス処理前に側根が発生していた部位では、ストレス処理開始後、顕著に側根の発生および伸長が抑制される傾向が認められた。一方、ストレス処理時に側根が発生していなかった部位では、その後の側根の発生と伸長はストレス区で対照区とほぼ同じか、先端側では対照区よりも促進される傾向が認められた。ストレス処理によってグルコースとスクロース共に種子根軸上の各部位で含有量は増加し、特に根端から 0~50 mm の部位で対照区との差が大きかった (第 8 図)。この部位は、ストレス処理時点では側根が発生していないが、翌日以降に側根が発生し伸長することが予想される部位であった。浸透モル濃度の変化と比較したところ、この部位で増加を示したグルコースやスクロースは、浸透圧調節に加え、浸透圧ストレス下での側根形成に貢献している可能性が示唆された。言い換えると、グルコースやスクロースの蓄積が、浸透圧ストレス下での根系における可塑性の発現に大きく寄与している可能性を示唆していた。

本稿では、浸透圧ストレス条件下での根の生長と浸透圧調節機能および細胞増殖との関係、側根形成に糖の分配が与える影響に焦点を当ててこれまでの研究例を紹介した。ストレス耐性に関する研究は、地上部および地下部の各部位において、形態学的、細胞学的、生理学的、分子生物学的視点より行われてきたが、その過程

で得られた知見は特に根系に関してはまだ十分であるとは言えず、今後の課題が多く残されている。本稿で紹介したような根の生長に関わる要因の解明に加え、それによって保障された養水分吸収機能が、地上部へのストレス伝達の遅延を通して作物の生存や生長にどのように貢献しているかを明らかにしていく必要がある。また、地上部・地下部それぞれのストレス適応反応のみではなく、それらの知見が統合され、ストレス下でのそれぞれの機能が作物個体全体の生存・生育戦略に果たす役割を、因果関係を含めた一連の流れの中で明らかにする必要がある。



第8図 浸透圧ストレス処理が、種子根軸上の各部位における、スクロース濃度(A)およびグルコース濃度(B)に与える影響。

○・●は浸透圧処理後1日目、△・▲は処理後2日目、●・▲は対照区、○・△はストレス処理区を示す。■はストレス処理前の値を示す。各値は3回の反復値±標準誤差を示す。(Ogawa et al., 2005より改変引用)

引用文献

- Azhiri-Sigari, T., Yamaichi, A., Kamoshita, A. and Wade, L.J. 2000. Genotypic variation in response of rainfed lowland rice to drought and rewatering. II. Root growth. *Plant Prod Sci.* 3: 180-188.
- Barlow, E.W.R., Munns, R., Scott, N.S. and Reisner, A.H. 1977. Water potential, growth, and polyribosome content of the stressed wheat apex. *J. Exp. Bot.* 28: 909-916.
- Bañoc, D.M., Yamauchi, A., Kamoshita, A., Wade, L.J. and Pardales, J.R. Jr. 2000a. Dry matter production and root system development of rice cultivars under fluctuating soil moisture. *Plant Prod. Sci.* 3: 197-207.
- Bañoc, D.M., Yamauchi, A., Kamoshita, A., Wade, L.J. and Pardales, J.R. Jr. 2000b. Genotypic variations in response of lateral root development to fluctuating soil moisture in rice. *Plant Prod. Sci.* 3: 335-343.
- Bennett, O.L. and Doss, B. 1960. Effect of soil moisture level on root distribution of cool-season forage species. *Agron. J.* 52: 204-207.
- Bingham, I.J., Blackwood, J.M. and Stevenson, E.A. 1997. Site, scale and time-course for adjustments in lateral root initiation in wheat following changes in C and N supply. *Ann. Bot.* 80: 97-106.
- Bingham, I.J., Blackwood, J.M. and Stevenson, E.A. 1998. Relationship between tissue sugar content, phloem import and lateral root initiation in wheat. *Physiol. Plant.* 103: 107-113.
- Blakely, L.M., Durham, M., Evans, T.A. and Blakely, R.M. 1982. Experimental studies on lateral root formation in radish seedling roots. 1. General methods, developmental stage and spontaneous formation of laterals. *Bot. Gaz.* 143: 341-352.
- Burch, G.L., Smith, R.G.G. and Manson, W.K. 1978. Agronomic and physiological responses of soybean and sorghum crops to water deficits. 2. Crop evaporation, soil water depletion and root distribution. *Agron. Aust. J. Plant Physiol.* 5: 169.
- Burssens, S., Himanen, K., van de Cotte, B., Beeckman, T., Van Montagu, M., Inze, D. and Verbruggen N. 2000. Expression of cell cycle regulatory genes and morphological alterations in response to salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 211: 632-640.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J. Rodrigues, M.L. Ricardo, C.P.P., Osório, M.L., Carvalho, I., Faria, T. and Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth.* *Ann. Bot.*
- Devries, J.D., Bennett, J.M., Albrecht, S.L. and Boote, K.L. 1989. Water relations, nitrogenase activity and

- root development of three grain legumes in response to soil water deficits. *Field Crop Res.* 21: 215-226.
- Dingkuhn, M., Cruz, R.T., O'Tool, J.T., Turner, N.C. and Doerffling, K. 1991. Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. III. Accumulation of abscisic acid and proline in relation to leaf water-potential and osmotic adjustment. *Field Crops Res.* 27: 103-117.
- Düring, H. and Dry, P.R. 1995. Osmoregulation in water stressed roots: responses of leaf conductance and photosynthesis. *Vitis* 34: 15-17.
- Finn, G.A. and Brun, W.A. 1980. Water stress effects on CO₂ assimilations, photosynthate partitioning, stomatal resistance and nodule activity in soybean. *Crop Sci.* 20: 431-434
- Flower, D.J. and Ludlow, M.M. 1986. Combination of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water-stressed pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) mill sp) leaves. *Plant Cell Environ.* 13: 33-40.
- Frensch, J. and Hsiao, T.C. 1994. Transient responses of cell turgor and growth of maize roots as affected by changes in water potential. *Plant Physiol.* 104: 246-254.
- Fujie, M., Kuroiwa, H., Suzuki, T., Kawano, S. and Kuroiwa, T. 1993a. Organelle DNA synthesis in the quiescent center of *Arabidopsis thaliana* (Col.). *J. Expe. Bot.* 261: 689-693.
- Fujie, M., Kuroiwa, H., Suzuki, T., Kawano, S. and Kuroiwa, T. 1993b. Studies on the behavior of organelles and their nucleoids in the root apical meristem of *Arabidopsis thaliana* (L.) Col. *Planta* 189: 443-452.
- Gnanasiri, S.P., Hahn, D.T., Rhodes, D. and Joly, R.J. 1995. Leaf water relations and solute accumulation in two grain sorghum lines exhibiting contrasting drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 46: 1833-1841.
- Gallardo, M., Jackson, L.E. and Thompson, R.B. 1996. Shoot and root physiological responses to localized zones of soil moisture in outlived and wild lettuce (*Lactuca* spp.). *Plant Cell Environ.* 19: 1169-1178.
- Gratzner, H.G. 1982. Monoclonal antibody to 5-bromo- and 5-iododeoxyuridine: A new reagent for detection of DNA replication. *Science* 218: 474-475.
- Greacen, E.L. and Oh, J.S. 1972. Physics of root growth. *Nat. New Biol.* 235:24-35.
- Henson, I.J., Alagarwamy, G., Mahalakshmi, V. and Bidingger F.R. 1983. Stomatal response to water stress and its relationship to bulk leaf water status and osmotic adjustment in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke). *J. Exp. Bot.* 34: 442-450.
- Hervás, J.P., de la Flor J. and Santa-Cruz, M.C. 2002. Determination of function of S-phase cells in root meristems using bromodeoxyuridine labeling. *Histochem.* 77: 145-152.
- Hoogenboom, G., Huck, M.G. and Peterson, C.M. 1987. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. *Agron. J.* 79: 607-614.
- Hsiao, T.C. and Xu, L.K. 2000. Sensitivity of growth of root versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *J. Exp. Bot.* 51: 1595-1616.
- Hsiao, T.C., Acevedo, F., Fereres, E. and Henderson, D.W. 1976. Stress metabolism, water stress, growth, and osmotic adjustment. *Philosophical Transaction of the Royal Society, London, Series B* 273: 479-500.
- Itoh, K., Nakahara, K., Ishikawa, H., Ohta, E. and Sakata, M. 1987. Osmotic adjustment and osmotic constituents in roots of mung bean seedling. *Plant Cell Physiol.* 28 : 397-403.
- Itoh, K., Yamada, T., Ishikawa, H., Ohta, E. and Sakata, M. 1986. Role of K⁺ and Cl⁻ in osmotic adjustment in roots and hypocotyls of intact mung bean seedlings. *Plant Cell Physiol.* 27: 1445-1450.
- Jones, H., Leigh, R.A., Tomos, A.D. and Jones, R.G.W. 1987. The effect of abscisic acid on cell turgor pressures, solute content and growth of wheat roots. *Planta* 170: 257-262.
- Kaiser, W.M. 1982. Correlation between changes in photosynthetic activity and changes in total protoplast volume in leaf tissue from hygro-, meso- and xerophytes under osmotic stress. *Planta* 154: 538-545
- Katsuhara, M. 1997. Apoptosis-like cell death in barley roots under salt stress. *Plant Cell Physiol.* 38: 1091-1093.
- Katsuhara, M. and Kawasaki, T. 1996. Salt stress induced nuclear and DNA degradation in meristematic cells of barley roots. *Plant Cell Physiol.* 37: 169-173.
- 河野恭廣・井桁正宏・山田記正 1972. 水稻種子根における側根群の発育生理学的研究. *日作紀* 41: 192-204.
- Kono, Y., Tomida, K., Tatsumi, J., Nonoyama, T., Yamauchi, A. and Kitano, J. 1987. Effects of soil moisture conditions on the development of root systems of soybean plants (*Glycine max* Merr.). *Japan. J. Crop Sci.* 56: 597-607.
- 河野恭廣・山内章. 1996. 理想的根系と土壌. 山内章編 物根系の理想型. 博友社 東京. 149-172.
- Kurth, E., Cramer, G.R., Läuchli, A. and Epstein, E. 1986. Effects of NaCl and CaCl₂ on cell enlargement

- and cell production in cotton roots. *Plant Physiol.* 82: 1102-1106.
- Lam, E., Fukuda, H. and Greenberg, J. (eds.) 2000. *Programmed Cell Death in Higher Plants*. Kluwer Academic Publishers, London, 1-198.
- Lloret, P.G. and Casero, P.J. 2002. Lateral root initiation. In Y. Waisel, A. Eshel and U. Kafkafi eds., *Plant roots, The hidden half*, Second edition, Revised and expanded. Marcel Dekker, New York. 127-156.
- Lockhart, J.A. 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. Theor. Biol.* 8: 264-276.
- Ludlow, M.M. and Muchow, R.C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv. Agron.* 43:107-153.
- MacIsaac, S.A., Sawhney, V.K. and Redinbaugh, M.G. 1989. Regulation of lateral root formation in lettuce (*Lactuca sativa*) seedlings roots: Interacting effects α -naphthaleneacetic acid and kinetin. *Physiol. Plant.* 77: 287-293.
- Malamy, J.E. and Benfey, P.N. 1997. Down and put in *Arabidopsis*: The formation of lateral roots. *Trends Plants Sci.* 2: 390-396.
- Malik R.S., Dhankan, J.S. and Turner, N.C. 1979. Influence of soil water deficits on root growth of cotton seedlings. *Plant Soil* 53: 109-115.
- Mason, W.K., Rowse, H.R., Bennie, A.T., Kasper, T.C. and Taylor, H.M. 1982. Responses of soybeans to two row spacing and two soil water levels. 2. Water use, root growth and plant water status. *Field Crop Res.* 5: 15.
- Morgan, J.M. 1992. Osmotic component and properties associated with genotype difference in osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 19: 67-76.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25; 239-250.
- Newell, R.L. and Wilhelm, W.W. 1987. Conservation tillage and irrigation effects on corn root development. *Agron. J.* 79: 160.
- Ning, S.B., Wang, L., Li, Z.Y., Jin, W.W. and Song, Y. 2001. Apoptotic cell death and cellular surface negative charge increase in maize roots exposed cytotoxic stresses. *Ann. Bot.* 87: 575-583.
- Ober, E.S. and Sharp, R.E. 1994. Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potential. 1. Requirement for increased levels of abscisic acid. *Plant Physiol.* 105: 981-987.
- Ogawa, A., Kawashima, C. and Yamauchi, A. (2005) Sugar accumulation along the seminal root axis, as affected by osmotic stress in maize: A possible physiological basis for plastic lateral root development. *Plant Prod. Sci.* 8: 173-180.
- Ogawa, A. and Yamauchi, A. 2006 a. Root osmotic adjustment under osmotic stress in maize seedlings. 1. Transient change of growth and water relations in roots in response to osmotic stress. *Plant Prod. Sci.* 9: 27-38.
- Ogawa, A. and Yamauchi, A. 2006 b. Root osmotic adjustment under osmotic stress in maize seedlings. 2. Mode of accumulation of several solutes for osmotic adjustment in the root. *Plant Prod. Sci.* 9: 39-46.
- Ogawa, A., Kitamichi, K., Toyofuku, K. and Kawashima, C. 2006. Quantitative analysis of cell division and cell death in seminal root of rye under salt stress. *Plant Prod. Sci.* 9: 56-64.
- O'Toole, J.C. and Bland, W.L. 1987. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agron.* 41: 91-145.
- Pan, J.W., Zhu, M.Y. and Chen, H. 2001. Aluminum-induced cell death in root-tip cells of barley. *Environ. Exp. Bot.* 46: 71-79.
- Radin, J.W. 1983. Physiological consequences of cellular water deficit: Osmotic adjustment. In H.M. Taylor, W.R. Jordan and T.R. Sinclair eds. *Limitations to Efficient Water Use in Crop Production*. American Society of Agronomy, Madison. 267-276.
- Raven, J.A. 1985. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. *New Phytol.* 101: 25-77.
- Robinson, D. 1994. The response of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytol.* 127: 635-674.
- Rodrigues, H.G., Roberts, J.K.M., Jordan, W.R. and Drew, M.C. 1997. Growth, water relations, and accumulation of organic and inorganic solutes in root of maize seedlings during salt stress. *Plant Physiol.* 113: 881-893.
- Rodrigues, M.L., Pacheco, C.M.A. and Chaves, M.M. 1995. Soil-plant water relations, root distribution and biomass partitioning in *Lupinus albus* L. under drought conditions. *J. Exp. Bot.* 46: 947-956.
- Sattelmacher, B. and Tomas, K. 1989. Root growth and ^{14}C -translocation into the roots of maize (*Zea mays* L.) as influenced by local nitrate supply. *Z. Pflanzener. Bod.* 152: 7-10.
- Sattelmacher, B. and Tomas, K. 1991. Morphology of maize root systems influenced by a local supply of nitrate or ammonia. In B.L. McMichael and H. Persson eds., *Plant Roots and their Environment*. Elsevier Science Publications, Amsterdam. 149-156.

- Serraj, R. and Sinclair, T.R. 2002. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.* 25: 333-341.
- Sharp, R.E. and Davies, W.J. 1979. Solute regulation and growth by roots and shoots of water-stressed maize plants. *Planta* 147: 43-49.
- Sharp, R.E. and Davies, W.J. 1985. Root growth and water uptake by maize plants in drying soil. *J. Exp. Bot.* 36: 1441-1456.
- Sharp, R.E., Hsiao, C.T. and Silk, W.K. 1990. Growth of the maize primary root at low water potentials. II Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment. *Plant Physiol.* 93: 1337-1346.
- Sharp, R.E., Poroyko, V., Hejlek, L.G., Spollen, W.G., Springer, G.K., Bohnert, H.J. and Nguyen, H.T. 2004. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *J. Exp. Bot.* 55:2343-2351.
- Sharp, R.E., Silk, W.K. and Hsiao, C.T. 1988. Growth of the maize primary root at low water potentials. I Spatial distribution of expansive growth. *Plant Physiol.* 87: 50-57.
- Suzuki, T., Kawano, S., Sakai, A., Fujie, M., Kuroiwa, H., Nakamura, H. and Kuroiwa T. 1992. Preferential mitochondrial and plastid DNA synthesis before multiple cell divisions in *Nicotiana tabacum*. *J. Cell Sci.* 103: 831-837.
- Taylor, H.M. and Klepper, B. 1974. Water relations of cotton. 1. Root growth and water use as related to top growth and soil water content. *Agron. J.* 66: 584.
- Turner, N.C. and Jones, M.M. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In N.C. Turner and P.J. Kramer eds. *Adaptation of Plant to Water and High Temperature Stress*. John Wiley & Sons Inc., New York, 87-103.
- Turner, N.C., Wright, G.C. and Siddique, K.H.M., 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Adv. Agron.* 71:193-231.
- Verslues, P.E. and Sharp, R.E. 1999. Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potentials. II. Metabolic source of increases proline deposition in the elongation zone. *Plant Physiol.* 119: 1349-1360
- Voetberg, G.S. and Sharp, R.E. 1991. Growth of the maize primary root at low water potentials. III. Role of increased proline deposition in osmotic adjustment. *Plant Physiol.* 96: 1125-1130.
- Waisel, Y. and Breckle, S.W. 1987. Differences in responses of various radish roots to salinity. *Plant Soil.* 104: 191-194.
- Wang, H., Inukai, Y., Kamoshita, A., Wade, L.J., Siopongco, J.D.L.C., Nguyen, H. and Yamauchi, A. 2005. QTL analysis on plasticity in lateral root development in response to water stress in the rice plant. In The proceedings of the world rice research conference. Tsukuba, Japan. K. Toriyama, K.L. Heong and B. Hardy eds. *Rice is life: scientific perspectives for the 21st century*. 464-469.
- Wang, H., Inukai, Y. and Yamauchi, A. 2006. Root development and nutrient uptake. *Critical reviews in plant sciences.* 25: 279-301.
- Wang, Z., Queedeaux, B. and Stute, G. 1995. Osmotic adjustment: Effect of water stress on carbohydrates in leaves, stems, and roots of apple. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 747-54.
- Wang, H. and Yamauchi, A.. 2006. Growth and function of roots under abiotic stress in soil. In B. Huang ed. *Plant-environment interactions (3rd)*. CRC Press, New York. pp. 271-320.
- Westgate, M.E. and Boyer, J.S. 1985. Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem, and silk growth at low water potentials in maize. *Planta* 164: 540-549.
- Wright, G.C., Smith, R.C.G. and Morgan, J.M. 1983. Differences between two grain sorghum genotypes in adaptation to drought stress. III. Physiological responses. *Aust. J. Agri. Res.* 34: 637-651.
- Yakushiji, H., Nonami, H., Fukuyama, T., Ono, S., Takagi, N. and Hashimoto, Y. 1996. Sugar accumulation enhanced by osmoregulation in *Satuma mandarin* fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121: 466-472.
- 山内章. 1998. ホストレスに対する植物根系の発育形態学的反応. *農業および園芸.* 73: 551-556.
- 山内章. 2003. 理想型根系とは. 森田茂紀 編根のデザイン原論. 養賢堂 東京 10-17.
- 山内章. 2007. 作物根と土壌環境. *グリーン・エージ.* 399: 9-13.
- Yamauchi, A., Kono, Y. and Tatsumi, J. 1987. Quantitative analysis on root system structures of upland rice and maize. *Jpn. J. Crop Sci.* 56: 608-617.
- Yamauchi, A., Pardales, J.R. Jr. and Kono, Y. 1996. Root system structure and its relation to stress tolerance. In O. Ito et al. eds., *Dynamics of Roots and Nitrogen in Cropping Systems of the Semi-Arid Tropics*. Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Tsukuba. 211-233.
- Yeo, A.R. 1983. Salinity resistance: Physiology and prices. *Physiol. Plant.* 58: 214-222.