

総説

植物の体内水分調節と水輸送

平沢正*

(東京農工大学)

要旨: 比較のおだやかな水ストレス条件下では、気孔の開閉は体内水分を調節するとともに個葉あるいは個体の光合成に大きな影響を及ぼす。そこでまず、気孔の開閉に及ぼす葉の水ポテンシャルと表皮(孔辺)細胞の膨圧の影響、葉面における不均一な気孔閉鎖、そして葉の水ポテンシャルの低下を介さない気孔閉鎖についての最近の知見を紹介した。ついで、体内水分維持、気孔の開閉に影響を及ぼす水輸送について、問題となる根系の量的性質、根の吸水に関わる性質と水の移動経路、そして併せて水ストレス下で問題となる水移動に対する木部の抵抗に関する最近の研究を紹介した。以上を基礎に、水輸送に関して今後展開しうる研究の方向を考えた。

キーワード: アブシジン酸、気孔、キャビテーション、吸水、水ストレス、水チャネル、水の通導抵抗、水輸送

地球の陸地面積の約42%が乾燥しがち、あるいは永続的な乾燥地として分類され、温度が制限要因とならない時は、降雨の量と分布が陸上の植物の分布に大きく影響する(Boyer 1991)。半乾燥地とその周辺の地域は他の湿潤な地域とともに、高い作物生産量をあげている。世界的にみれば、人口増加に伴って今後一層増加するであろう食料の需要を満たすためには当面はこれらの地域の作物生産量を安定して増加させていくことが実現の可能性からみてまず第一に重要なことと考える。水に着目すれば、半乾燥地やその周辺では作物の生育や収量は作物が利用できる水の量によって大きく左右されることは、温度と日射量が十分ある条件では適切な灌漑によって作物生産が著しく増加することからみても明らかである(Kramer and Boyer 1995)。一方、湿潤土壌条件でも蒸散にみあった吸水ができずに水ストレスがおこることもしばしば認められる(Huckら 1983, Hirasawa and Hsiao 1999 a, 石原・斉藤 1987)。

圃場に生育する作物の生育期間は長く、同じ種でも水環境によって作物の生育は大きく変わりうる。さまざまな水環境下で、収量を安定して高めていくためにはそれぞれの立地において作物に及ぼす水ストレスの影響を特徴づけ、その上で問題となる作物の性質や栽培条件をどのように改良していくかを考える必要がある。本稿はそのための基礎として、乾物生産や収量に大きな影響を及ぼす植物の体内水分欠乏に対する反応と体内水分欠乏発生に深く関わる吸水と木部内の水移動について、最近の議論と知見を中心にまとめたものである。不備な点も多いことと思う。ご意見をいただければ幸いである。

活発な代謝が行われている器官では、生体重の70~90%を水が占める(Kramer 1983)。このように多量の水分を保持していても、体内水分のわずかの減少が植物にとっては問題となることが多い。たとえば、イネ(Cutlerら 1980)、ヒマワリ(平沢ら 1991 b)、アワやキビ(田部井ら 1997)など多くの植物の葉では水分の約1割が失われただけでも、細胞の膨圧は著しく低下し、多くの生理的過程が影響を受けることはよく知られている(Hsiao 1973)。乾物生産にとくに大きな影響を及ぼす茎葉の成長、葉のガス交換、窒素の吸収と同化を例にあげるとつぎのようになる。

1) 茎葉の成長

体内水分欠乏がおこると直ちに茎葉の成長が抑制されることはよく知られている。成長細胞では細胞壁の伸長と細胞の水の吸収とによって体積が不可逆的に増加し、細胞壁や細胞内への物質の蓄積も同時に進行する。この過程において細胞の水吸収に着目すると、培地の水ポテンシャルが急激に低下した時には、成長している細胞とこれに水を供給する組織との間の水ポテンシャル差の減少が直ちに起こり、さらにその後細胞の水伝導度も低下し(Nonami and Boyer 1990 a, b)、これらが細胞の水吸収の低下要因となることがダイズ幼植物で詳しく調べられている。しかし、一方で水伝導度は成長の制限要因となっていないとする意見もある(Cosgrove 1993, Neuman 1995)。しかし、近年明らかになった水チャネルの発現量が胚軸や根の成長部で多いことから(Maurel 1997, Tyerman 1999)、成長制御にも細胞の水伝導度が大きく関与しているかもしれない(Schaffner 1998)。細胞壁の性質に着目すると、水ストレスによる伸展係数の低下あるいは降伏圧の増加がダイズの胚軸(Nonami and Boyer 1990 b)、ヒマワリの葉(Matthewsら 1984)、ブドウの葉(Schultz and Matthews 1993)で認められている。細胞壁のこのような性質の変化は速く、水耕液にポリエチレングリコール

1. 体内水分欠乏に対する反応と体内水分調節

(1) 体内水分欠乏が植物の生理的諸過程に及ぼす影響

植物体の大部分は水が主要な構成成分で、とくに葉など

(PEG) を加えた後わずか2分ですでに現れることがトウモロコシで認められている (Chazen and Neuman 1994). 比較的軽微な水ストレスであれば細胞の膨圧は水ストレスにあった直後以外は低下しないので、通常は成長速度の減少要因とはならない (Kramer and Boyer 1995, Neumann 1995, Lambers ら 1998). 細胞の膨圧が高く維持されるのは細胞の成長速度が小さくなる割には細胞の溶質の蓄積速度が高く維持されるためであると考えられている (Kramer and Boyer 1995, Neumann 1995, Lambers ら 1998). 成長制御に関しては細胞壁の伸展に関係する転移酵素 (endoxyloglucan transferase, EXGT) (Cosgrove 1997, Nishitani and Tominaga 1992) などに加えて、酸性条件下で細胞壁の伸展性 (おそらく) を増加させるエクспанシン (expansin) (McQueen-Mason ら 1992, Cosgrove 1997), 降伏圧を減少させるイールドイン (yieldin) (Okamoto-Nakazato ら 2000) などのタンパク質が見出されている。

成長部位の大きさが水ストレスによって減少することも成長速度の低下要因である。細胞分裂の速度と分裂部位の大きさも水ストレスで減少し、茎葉の成長速度の減少要因となる (Schuppler ら 1998). この時には細胞周期における S 期と M 期の開始に必要なといわれているプロテインキナーゼの活性が低下していることが最近明らかになっている (Granier ら 2000)。

土壌水分が低下した時に茎葉部の水ポテンシャルの明らかな低下がなくても、茎葉の成長速度の低下が認められることがある (生駒ら 1994, Gowing ら 1990, Davies and Gowing 1999, 小葉田 1998). この成長の抑制は根から茎葉部に送られる信号物質によっておこると考えられている。とくに、根から地上部に送られる木部液のアブシジン酸 (ABA) の濃度は土壌水分が低下すると増加することから (Munns and Gramer, 1996), 成長の抑制は ABA によって引き起こされると考えられている。しかし、蒸散している植物の木部液中の ABA 濃度は 1~100 nM と植物によって大きな相違があるが、この濃度は ABA を外から与えた時に成長の減少を引き起こす濃度に比較するとはるかに低い (Munns and Gramer 1996). このことは他の内生要因が ABA に対する成長反応に関与していることを示している。この1つの要因として土壌水分が減少すると、木部液の pH が増加することがあげられ、pH の上昇が加わって ABA の成長抑制作用が現れるらしい (Bacon ら 1998, Davies and Gowing 1999). 根から地上部に送られる ABA が茎葉の成長に影響を及ぼす機構についてはまだ分かっていないことが多いが、細胞壁の伸展性を低めたり、降伏圧を高めたり、細胞分裂に関与していると考えられるプロテインキナーゼ p 34^{cdc2} の発現に影響しているらしい (Munns and Cramer 1996)。

2) 光合成速度と呼吸速度

葉の水ポテンシャルが低下すると光合成速度の減少がお

こる。葉の水ポテンシャル低下による光合成速度の減少過程は、まず気孔開度の減少による葉内への CO₂ 供給速度の減少から始まり、さらに水ポテンシャルが低下すると葉の光合成活性の低下がおこることが多くの植物で認められている (Dubey 1996, 平沢 1994). 気孔の閉鎖については後述することとして、ここでは水ポテンシャル低下による葉の光合成活性低下について簡単に述べる。

葉の水ポテンシャルが低下すると光化学系、光リン酸化反応が影響を受けることが単離したヒマワリの葉緑体で認められている (Boyer 1976). 光化学系 II の活性は光化学系 I に比較して水ストレスに対する感受性が高い。これは気孔が著しく閉じ、CO₂ 固定速度が減少すると、CO₂ 固定に利用されない過剰な光量子エネルギーによって光阻害を受けるためと考えられている (Dubey 1996, Godde 1999). しかし、最近はストレス条件下では光過剰障害の回避機構が低下し、光化学系 I で発生した活性酸素による障害が水ストレス下でもおこる可能性が指摘され (真野 2000), そしてこの活性酸素が光化学系 I だけでなく、光化学系 II の障害を引き起こす可能性もある (Tjus ら 2001)。

炭酸固定系に関連した種々の酵素の活性や量の低下も認められている (Bradford and Hsiao 1982 b, Dubey 1996). 酵素活性の低下は細胞の水分状態を水ポテンシャルよりもむしろ相対含水量で表した方がよく説明できる場合があり、水ストレスによる光合成代謝阻害の大きな要因は酵素に対するイオン環境の変化にあるようである (Kaiser 1987, Kramer and Boyer 1995). 水ストレス下では葉緑体の体積が減少し、ストロマラメラやグラナラメラの内部構造の形態異常などが認められ、これらも光合成速度の減少に関与すると考えられている (Dubey 1996)。

暗呼吸と光呼吸はいずれも葉の水ポテンシャルが低下すると減少する。しかし、水ポテンシャルの低下に伴う減少率は光呼吸の方が暗呼吸よりも大きい (Boyer 1976). 光合成速度の減少率は光呼吸の減少率よりもさらに大きい (Lawlor and Fock 1977). そして、総 CO₂ 同化速度に対して、光呼吸によって発生した CO₂ の再固定の割合が高くなる (Haupt-Herting ら 2001)。

3) 窒素の吸収と同化

土壌水分が低下すると無機養分の吸収は低下する (O'Toole and Baldia 1982). しかし同時に成長速度も低下するので、成長の初期から低水分土壌に生育している植物では、体内の無機養分の濃度 (乾物重当たり) が大きく低下することはあまりないようである (Kramer and Boyer 1995). しかし、湿潤土壌条件である程度成長した後土壌水分が低下すると、養分吸収低下の影響が顕著に現れる可能性が以下の例から考えられる。窒素は吸収されると植物体内で多くの代謝を経た後、タンパク質をはじめ他の重要な細胞構成成分となり、多くの生理作用に関与する。湿潤土壌条件である程度成長した後、低土壌水分条件に生育

すると、再灌水し、体内水分が十分に回復しても、光合成速度は湿潤土壤に生育していた作物に比較して低下しており、少なくともしばらくは回復しない (Heckathorn ら 1997, 柳原ら 1999)。この理由の一つに葉内窒素が減少し、Rubisco や PEP カルボキシラーゼなど光合成関連酵素が減少していることがあげられる。

窒素同化の過程では一般に硝酸還元酵素 (NR) 活性が律速要因となり、水ストレス下では硝酸還元速度が著しく低下することが見出されている (Kramer and Boyer 1995)。トウモロコシでは土壤水分が低下すると根から地上部への NO_3^- の供給速度が低下することによって葉の NR 活性が低下し (Kramer and Boyer 1995)、この時には NR 遺伝子の転写阻害が起こっている (Foyer ら 1998)。

(2) 体内水分調節

植物は水ストレスに対していろいろな反応を示し、体内水分欠乏やこれによる影響が小さく抑えられる。短期間の水ストレスでは気孔の閉鎖や萎凋など葉による水分損失の調節、比較的長期間では葉の小型化などの茎葉の形態的变化や葉のクチクラの水透過性の低下などによる蒸散の抑制、吸水を補う根系の量的増加などがある (Kramer and Boyer 1995)。体内水分が低下すると多くの植物で細胞に溶質が蓄積し、細胞の乾燥耐性が高まる。光合成代謝においても塩ストレスや乾燥ストレス条件下で C_3 型光合成から乾燥耐性に結びつく CAM 型光合成へと変化する種がある (Lambers ら 1998)。水ストレスによって気孔が閉じると蒸散速度は大きく減少し、葉の水ポテンシャルの低下は抑制される。しかし、水蒸気はクチクラを通っても大気中に出ていくので (Larcher 1983)、気孔の閉鎖だけでは葉からの水の損失を完全に抑制することはできない。クチクラ蒸散にはワックスの質と量 (O'Toole ら 1979)、そしてイネではケイ酸含量 (吉田 1965, Agarie ら 1998) も影響する。葉の萎凋は水の損失を抑制し、とくに多くのイネ科植物は葉身が筒状に巻くことによって直射光の吸収が減少し、葉の表面の境界層抵抗が大きくなって蒸散速度は大きく減少する (Lambers ら 1998, O'Toole and Cruz 1979)。マメ科植物に見られる葉の運動も葉が受ける日射エネルギーを減少させ、蒸散を抑制する役割があると考えられている (Lambers ら 1998, 齊藤ら 1994)。ここでは、種々ある体内水分調節の中から、水ストレスの程度が比較的マイルドな時に水分の損失を大きく調節し、その結果、葉の光合成速度にも影響を及ぼす気孔の反応にとくに着目して述べたい。

1) 気孔の開閉

葉内水分が減少すると気孔が閉じるが、気孔が閉じ始める葉の水ポテンシャル、葉の水ポテンシャルの低下に伴う気孔の閉鎖の程度は植物の種によって大きく異なる。イネは葉の水ポテンシャルの低下に非常に敏感に反応して気孔

の閉じる種の一つである (平沢ら 1988)。葉の膨圧は気孔閉鎖と密接に関係し、あらかじめ水ストレスを経験し、浸透調整によって葉の浸透ポテンシャルが低くなった植物は、水ストレスを経験していない植物に比較して葉の水ポテンシャルが低下しても膨圧を高く維持し、気孔閉鎖の程度も小さい (Matthews and Boyer 1984)。しかし、葉の水ポテンシャルと膨圧の関係に大きな種間差がなくとも葉の水ポテンシャルと拡散伝導度、光合成速度の関係や葉の膨圧に対する気孔反応に明らかな種間差のある場合もある (Hirasawa 1999 b)。葉内水分に対する気孔反応に種間差の生じる要因はまだ明らかでない。気孔開度は孔辺細胞の膨圧と密接な関係があり、孔辺細胞の膨圧の変化機構には多くの研究がある (島崎 2001)。また、気孔開度は孔辺細胞だけでなく、他の表皮細胞の膨圧によっても影響を受けることが、細胞の膨圧の直接測定から確認されている (Franks ら 1998)。表皮細胞の膨圧が葉肉細胞の膨圧と独立して変化することも見出されている (Shackel and Brinkmann 1985)。葉の水ポテンシャルと気孔の開閉との関係の種間差は、表皮 (孔辺) 細胞の膨圧など気孔の開閉の機構に着目して検討する必要がある。

水ストレスに対して気孔は葉面全面にわたって常に同調して均一に閉じるわけではなく、大きく閉じる部分と閉じ方の小さい部分とが葉脈に囲まれてパッチ状に存在することがある。このようなパッチ状の気孔閉鎖が生じると、光合成速度の変化要因を解析するために求められる葉内 CO_2 濃度が過大評価されることになることが指摘された (Terashima ら 1988, Terashima ら 1992)。以来、この問題について多くの検討が行われ、その結果、不均一な気孔閉鎖は葉に ABA を処理したり、水ストレスが急激に起こるなど、気孔が短時間に大きく閉じるときに起こりやすいことが明らかにされた (Wise ら 1992, Hirasawa ら 1995)。葉脈で囲まれた部分ごとに気孔開度が同調して変化するのはその部分にある表皮組織の水分状態が均一になりやすく、そして表皮細胞の膨圧の変化が近接する気孔の開度に影響を及ぼすためであるらしい (Mott and Buckley 1998, Mott and Franks 2001)。このことは急激な葉内水分の変化がおこる時には水分の葉内における分布も不均一であることを示すものである。しかし、ABA による気孔閉鎖の不均一性発生の機構についてはまだ明らかでない。

2) 葉の水ポテンシャルを介さない気孔の閉鎖

気孔開度は葉の水分状態よりも根の生育している土壤の水分や密度といった土壤環境、あるいは根の生理的状态などによって影響を受けることがあることが報告されている (Aston and Lawlor 1979, Bradford and Hsiao 1982 a, Davies and Zhang 1991, Kobata ら 1994, Tardieu ら 1991)。とくに、土壤水分の低下に対しては圃場あるいは深いポットでは灌水を停止すると気孔は葉の水ポテンシャルが低下する前から閉じることが見出され、詳しく検討さ

れている。このような気孔反応は後述の空気湿度に対する反応とともに feedforward 反応といわれている。水分の減少した土壌の表層に分布する根では、水ポテンシャルも圧ポテンシャルも低下し、その結果、根端で ABA が作られる。この ABA が木部に入り、蒸散流によって葉に運ばれて気孔を閉じさせると考えられている (Blackman and Davies 1985, Davies and Gowing 1999, Zhang ら 1987)。この場合、土壌の深い所には水が多くあるため、深いところにある根で蒸散にみあった吸水ができ、結果として葉の水ポテンシャルが低下せずに気孔が閉じることになる。このような信号物質の存在は、土壌水分が低下し、葉の水ポテンシャルが低下した鉢植えの植物について根部を鉢ごと加圧し、葉の水ポテンシャルを湿潤土壌に生育する植物と同程度に高めても、気孔伝導度は湿潤土壌に生育する植物ほどには高くないことから支持された (Gollan ら 1986)。しかし、実際の作物の生育する圃場では、根が水ストレスを受ける前に茎葉部の水ポテンシャルは低下するので、このような根からの信号物質によって気孔が閉じる条件は起こり得ない (Kramer 1988); 根と茎葉の関係をまず水ポテンシャルとその構成要素から厳密に検討する必要がある (Boyer 1989); などの意見も出され、議論を呼んだ。

ABA は葉でも合成される上、十分にかん水された植物の葉でも無視できない量が存在する (Davies and Gowing 1999)。木部液中の ABA がどのように気孔に作用するかがまず問題となる。木部液中の ABA に対する気孔の反応は空気湿度や葉の水ポテンシャルが低くなると大きくなる (Tardieu and Davies 1992)。これは水ストレスによって木部液の pH が高くなり、このことによって木部液中の ABA が気孔開閉の作用部位により多く向けられ、気孔閉鎖をおこすためと考えられ (Wilkinson ら 1998, Davies and Gowing 1999)、実際に PEG 処理によって孔辺細胞のアポプラストに ABA が蓄積することがソラマメで見出されている (Zhang and Outlaw JR 2001)。木部液中に増加する ABA の由来もまだ十分に分っていない。土壌水分が低下すると根での ABA の合成が増加することについての疑問が出され (井内ら 1999)、地上部から輸送されてきた ABA が再び木部を通過して地上部に輸送されている可能性もある (Davies and Gowing 1999)。さらに最近では、低土壌水分条件に生育していても根部を加圧すると気孔が再び大きく開くことが、インゲンマメ (Mencuccin ら 2000, Saliendra ら 1995, Yao ら 2001)、トウガラシ (Yao ら 2001) や他の木本植物で見出されている。低土壌水分条件における根からの信号物質については、これまで指摘されているように (Boyer 1989)、土壌水分の低下過程において幅広い範囲で地上部と根の水ポテンシャル、蒸散速度、気孔伝導度の関係を厳密な測定を通じて明らかにし、さらに、葉肉細胞、孔辺細胞、表皮細胞の水ポテンシャルの変化などを気孔開閉機構に着目して

検討することが必要と考える (Shackel and Brinkmann 1985, Nonami and Schulze 1989)。

空気湿度が低下すると、葉の水ポテンシャルが低下しなくても気孔が閉じることがあることは古くから知られている (Lange ら 1971, Schulze 1986)。空気湿度に対する気孔の反応は植物の種や生育条件によって異なり、根の吸水能力も反応の大きさに影響されている (Bunce 1981, Camacho-B ら 1974, 石原・黒田 1986)。空気湿度低下に伴う気孔の閉鎖の直接的な引き金は葉の蒸散速度にあることが Mott と Parkhurst (1991) によって証明されている。空気の窒素をヘリウムに置き換えたガス (ヘロックス) の中では、水蒸気の拡散速度が速くなる。彼らはヘロックス中では湿度が等しくても通常の空気より蒸散速度が大きくなり、気孔の閉じる程度も大きくなることを示した。葉の水ポテンシャルが高く、したがって気孔伝導度が比較的大きい葉で空気湿度に対する反応が大きいのも (平沢ら 1988)、蒸散速度の変化が大きいことによるためと考えられる。空気湿度が低下して蒸散速度が大きくなると、葉全体の水ポテンシャルは変化しなくても表皮 (孔辺) 細胞の膨圧が低下し、これが気孔の閉鎖と関係すると考えられる (Mott and Buckley 1998, Shackel and Brinkmann 1985)。飽差の大きい条件で閉じていた気孔は根部を加圧すると開くことも (Comstock and Mencuccini 1998, Saliendra ら 1995)、空気湿度に対する気孔反応は葉を構成する組織の水ポテンシャルの低下を介しておこっていることを示している。しかし、これらでは湿度が著しく低下した時に気孔が閉じることによって蒸散速度がむしろ減少することは説明できない。ABA が関与している可能性も指摘されているが、ABA 生成能力の著しく劣る突然変異株、ABA 非感受性の突然変異株でも気孔は湿度の低下に反応して閉じる (Assmann ら 2000)。空気湿度に対する気孔反応のすべてにあてはまる説明は現在のところない。土壌水分低下に対する気孔の反応と同様、孔辺細胞や他の表皮細胞の水分状態も併せて測定し、総合的に検討することが必要と考える。

2. 水輸送

体内水分が低下すると、気孔の閉鎖によって体内からの水分の損失が大きく抑制される。気孔がかなり閉じ、気孔の閉鎖だけでは体内水分の維持が困難になってきた時、言い換えると水ポテンシャルが大きく低下した時には、細胞の乾燥耐性に関わる性質が水ストレスによる傷害を軽減し、生存を可能にするという点で重要と考えられている。しかし、気孔が著しく閉じた状態では乾物生産速度も大きく低下するので、可能な限り気孔が開いた状態を維持することが乾物生産速度維持にとっては重要である。実際の作物栽培でも、作物の生育期間中の総蒸散量 (あるいは吸水量) と乾物生産量や収量とは密接な関係があることが見出されている (Kramer and Boyer 1995)。土壌水分が多

くある条件,あるいは土壤水分が低下した時でも作物がいかに多くの水を吸収して気孔開度を大きく維持して蒸散できるかが高い乾物生産と収量につながることになる。多くの植物では夜間に茎などの組織に蓄えられた水が日中の蒸散で使われる。しかし、蒸散量の著しく少ない多肉植物など特殊な植物を除くと、蓄えられた水の量は湿潤土壤に生育する植物では、日中の総蒸散量のせいぜい10~20%で、これは水分欠乏の発生を一時的に延期させはしてもすぐに使い切ってしまう量である (Lambers ら 1998)。イネは蒸散速度と吸水速度が常にほぼ等しく推移し (平沢ら 1987)、このような蓄えられた水は水収支ではほとんど無視できると考えられる。したがって、作物は消費した水のほとんどを直ちに根から吸収し、体内各部に輸送して補充する必要があると言え、それができないときには水ストレスが起こる。そこで、つぎに湿潤土壤条件と水分の低下した土壤における水の吸収、輸送について考える。

(1) 湿潤土壤条件

まず、土壤に吸水可能な水が十分ある場合について考える。蒸散している植物の吸水を含む根から葉までの水の通導抵抗 (以下単に全抵抗) は、植物の種あるいは生育条件によって大きく異なる。植物の全抵抗の中で、根:茎:葉の割合をみると、ヒマワリ、インゲンマメ、ダイズではそれぞれ1:0.5:0.5, 1:0.5:0.8, 1:0.1:0.2で (Boyer 1971)、根の占める割合が大きいことが報告されている。他にトウモロコシ (Neumann ら 1974)、ソルガム (Meyer and Ritchie 1980)、ゴマ (Tinklin and Weatherley 1966) など多くの植物において根で大きいことが認められている。しかし、ヒマワリ (Black 1979)、ダイズ (Blizzard and Boyer 1980)、トウモロコシ (平沢・石原 1979) でも葉や茎の抵抗がかなり大きいと考えられる場合もある。同種の植物でも水の通導抵抗 (以下単に抵抗) の大きさの器官の間の相対的關係が異なることには、測定に供した植物の状態や測定条件が関与している可能性が考えられる。イネでは、全抵抗は葉の展開完了後日数の増加に伴って大きくなるが、これは主として根の抵抗の増加による。全抵抗のうち根の抵抗の占める割合は葉が若い時は小さいが、展開完了後の日数が経過してくると大きくなる (Hirasawa ら 1992 b)。測定条件に着目すれば、植物の全抵抗は蒸散速度 (吸水速度)、言い換えると植物体内を通る水の流速に大きく影響を受ける。流速が小さい時は全抵抗は流速の増加とともに急激に小さくなり、さらに流速が大きくなると一定となることがいろいろな植物で認められている (Boyer 1974, Janes 1970, Koide 1985 a, Hirasawa and Ishihara 1991, Turner 1981)。この変化する抵抗の存在する部位は根や生長中の葉にあることがヒマワリ、ワタ、イネで示されている (Stocker and Weatherley 1971, Koide 1985 b, Hirasawa and Ishihara 1991)。

ヒマワリの生長中の葉では、流速が大きくなり、生長組織に向けられる水 (シンプラスト (抵抗が大きい) を通る水) と蒸散される水 (アポプラスト (抵抗が小さい) を通る水) の比率が変化することが葉の吸水速度から求めた抵抗の変化する理由と考えられている (Boyer 1974)。しかし、根端に位置する根の生長部は地上部へ向けられる木部の水の流れから隔離されていること (Frensch 1997)、そして吸水速度ではなく蒸散速度から求めた抵抗も流速によって大きく変化する (Hirasawa and Ishihara 1991) ことから、根では他の要因が関与することが考えられる。これについては次の3. で再び検討したい。

ここでとくに注目したいのは、根の抵抗は茎葉の抵抗に比較して変化しやすく、これが全抵抗の値に大きく影響することである。水稻では、(i) 根の抵抗の小さい品種は根の抵抗の大きい品種に比較して全抵抗が小さい (蔣ら 1988)、(ii) 遮光条件で生育し、根の発達の劣る水稻は根の抵抗が大きいことによって、全抵抗が大きい (Hirasawa ら 1992 a)、(iii) 生育初期から低窒素条件で生育すると根が良く発達し、根の抵抗が小さくなり、その結果全抵抗が小さい (Hirasawa ら 1992 a)、(iv) 土壤還元によって根ぐさの生じた水稻は根の抵抗が大きくなって全抵抗が大きくなる (Hirasawa ら 1992 a)、ことが認められている。ダイズでも、開花期前までを低水分土壤に生育すると、湿潤土壤に生育したダイズに比較して根系がよく発達し、開花期以降両ダイズを湿潤土壤条件においた時には、前者の全抵抗が明らかに小さかった (Hirasawa ら 1998)。全抵抗の小さい作物は大きい作物に比較して、晴天日の日中の蒸散の盛んな条件でも、水ストレスによっておこる気孔閉鎖や光合成速度の減少程度が小さい (Hirasawa ら 1992 a, Hirasawa ら 1998)。根の抵抗は水が表皮から木部に達するまでの放射方向の抵抗と木部内、言い換えると軸方向の抵抗とに分けて考えることができる。イネ科植物の不定根や双子葉植物の分枝根に着目すれば、総根長が等しく、そして根のすべての部位において根長当たりの軸方向の抵抗および放射方向の抵抗が等しければ、根系全体の軸方向の抵抗は根の数が多いほど小さくなると予想される。しかし、一般に軸方向に比較して放射方向の抵抗が著しく大きいので (Steudle and Peterson 1998)、単位表面積当たりの水伝導度 (conductivity) が等しければ、根の総表面積が大きいほど抵抗が小さくなると予想され、根の数や根の長さが重要となる。これらが根のよく発達した作物で根の抵抗の小さいことに関係しているものと考えられる。しかし、生育に伴って根の表面積が増加しても、根の表面積当たりの水伝導度は一定ではなく変化する。根の量と根系の水伝導度とは常に直線的関係にあるとは限らないことがインゲンマメで示されている (Fiscus and Markhart III 1979)。根の抵抗の実態の解析はこれからの課題であり、根系を構成する個々の根の吸水の実態をまず明らかにする必要がある。葉の老化に伴う根の抵抗の

増加, 根ぐさの生じた水稻の根の抵抗の増加には, 根の単位表面積当たりの抵抗, とくに放射方向の抵抗の増加が関与していると考えられる。これは次の3. で検討したい。

(2) 土壌水分が低下した場合

土壌水分が充分にある時には植物の吸水と水輸送の相違はもっぱら植物側の要因によることになるが, 土壌水分が減少した時には, 事柄は著しく複雑になる。圃場では土壌水分は通常土壌表層から減少していくので, 土壌水分が減少した時の吸水の難易は根の分布の深さが関係する (Kramer and Boyer 1995, 平沢ら 1990, Yoshida and Hasegawa 1982)。これとともに土壌水分が減少すると土壌の水透過係数が著しく低下するので, 根の密度が吸水の難易に影響し, 根の分布密度が低い土壌の下層ではとくに問題となる (Kramer 1983, Newman 1969)。土壌水分が減少する時に根が深く分布するほど, そして根の密度が高いほど吸水が容易となるのはこのためと考えられている。作物の根系の深さや根の密度は種や品種によって大きく異なる。たとえば, 土壌水分が減少するとササゲはイネに比べて, 土壌下層の根長密度が著しく大きくなる (Angus ら 1983)。キビはダイズに比較して根域すべての土壌層で根長密度が大きい (Inanaga ら 1996)。これら根長密度の大きい種は他の種に比較して, 低土壌水分条件下でも土壌水分を多く吸収し, 葉の水ポテンシャルを高く維持していた。根系の発達程度は同じ種でも品種によって大きく異なることが知られている (Yoshida and Hasegawa 1983)。根系の品種間の相違は湿潤条件だけでなく, 土壌水分の低下に対する反応の相違によって一層大きくなり, この反応の相違は分枝根の発生に大きくよっていることがダイズ (飛田ら 1995, 1996) やイネ (Banoc ら 2000) で認められている。根系の発達程度の種間差と同様, 土壌の深い層まで根系のよく発達している品種は土壌乾燥の影響を受けにくい。根の深さや密度の品種間差に関しては多くの研究がある (O'Toole and Bland 1987)。近年はこのような根の深さの品種間差などを簡便な指標を用いて定量化する試みも行われている (小柳 1998)。さらに, 育種のための根系の形質の遺伝性も検討され (O'Toole and Bland 1987), 最近では根や根系の形について QTL 解析も試みられている (Kamoshita ら 1999, Price ら 1999, Shashidhar ら 1999, Shen ら 1999)。

根系の発達は遺伝的相違だけでなく, 環境条件の影響を大きく受ける (森田 2000)。土壌水分は根系の発達に大きな影響を及ぼす。たとえば, ダイズ (Hirasawa ら 1994) やコムギ (平沢ら 1997 a, Nakagami ら 1998, Proffitt ら 1985) を生育の前半に圃場で低土壌水分条件下に生育させると, 土壌の深い層における根長密度は湿潤土壌に生育した作物に比較して明らかに大きくなる。その結果, これらの作物はその後土壌水分が低下しても, 湿潤土壌に生

育した作物に比較して, 葉の水ポテンシャル, 光合成速度が高く維持され, 乾物生産速度や子実収量が高くなる (Hirasawa ら 1994)。わが国の夏の畑作物栽培では, 生育前半の栄養生長が梅雨期の湿潤で土壌水分が多い条件で行われ, その結果, 根系の発達が劣る作物体が形成される。このことが梅雨の直後にくる比較的乾燥する夏の水ストレスを助長することになる。また, 根系の発達した作物では, 灌漑した場合には灌漑水の利用効率も高くなる。わが国には春先にも菜種梅雨といわれる雨の多い時期があり, この時期はコムギが急激に成長する時期に当たり, 発達の劣る根系が形成される (平沢ら 1997 a, Nakagami ら 1998)。このような雨の多い時期に排水など根系の発達を促進できるような圃場の構造や管理が必要とされる。

根系の量的発達には根の伸長と分枝根の発生とが関係する。細胞成長の分子機構については上述のように最近多くの研究が行われているので, 水環境との関係から今後根についても研究が進展するものと思われる。分枝根発生には SLR 遺伝子などの関与が検討されているが, 分子機構の研究はまだ始まったばかりのようである (田坂ら 2001)。

3. 根の放射方向の水移動

吸水の盛んな根の部位は根端よりやや基部寄りにある (川田・頼 1968, Kramer 1983)。木部の水伝導度の測定から吸水の盛んな部位はトウモロコシでは根端約 2 cm より基部側 (Frensch and Steudle 1989), イネでは根端約 4 cm より基部側 (Miyamoto ら 2001) にあることが示されている。木部の水伝導度は非常に大きいので, 根における主要な水の通導抵抗は, 根端を除けば放射方向の水移動に対する抵抗にあるといわれている (Frensch and Steudle 1989, 長野・石田 1984)。根の抵抗は呼吸阻害剤処理 (Hirasawa and Ishihara 1991) や嫌氣的条件 (Birner and Steudle 1993), 土壌還元処理 (Hirasawa ら 1992 a) によって大きくなり, また, 加齢に伴って大きくなる (Hirasawa ら 1992 b)。これらは放射方向に対する抵抗の変化によると考えられている (Steudle and Peterson 1998)。この水移動に対する抵抗が条件によって変化する理由を明らかにするためには, 根の中を水がどのような経路で移動するかをまず知る必要がある。このことによって放射方向の水移動を制御している部位が明らかとなり, 吸水能力の高い作物への改良の具体的目標ができる。

内皮細胞には上下左右の細胞壁に帯状にスベリンなどの疎水性物質が沈積したカスパリー線があり, カスパリー線の発達した内皮細胞では水や溶質はアポプラストを通過せずにシンプラストを通ると古くから考えられてきた (Boyer and Kramer 1995, Lambers ら 1998)。近年外皮細胞にもカスパリー線に似た構造 (以下外皮カスパリー線という) があることが明らかとなり, 外皮においても水や溶質のアポプラストにおける移動が阻止される可能性が示された (Peterson 1984, 1988, 森田・阿部 1999)。外皮

カスパリー線の肥厚程度は、トウモロコシでは水耕液に生育した根に比較して湿度の高い空气中に生育した根で大きく、この外皮カスパリー線のよく発達した根の水伝導度は明らかに小さくなる (Zimmermann and Steudle 1998). しかし、イネの根は湿度の高い空气中に生育しても水耕液に生育した根に比較して、外皮カスパリー線の発達程度が明らかに大きくなることはなく、水伝導度にも相違が認められていない (Miyamoto ら 2001).

水の通路に関する研究では、トレーサーがしばしば用いられてきたが、それ自身の拡散の問題を考慮して得られた結果を考える必要がある (Boyer 1985). 近年は根全体の水伝導度と根を構成する組織細胞の水伝導度を直接測定して値を比較することによって、水がどの程度細胞の中を通るかが検討されている (Jones ら 1983, 1988, Steudle and Jeschke 1983, Steudle ら 1987). その結果、木部に水圧を加えて水の流れを引き起こした時の切断根の水伝導度は、皮層細胞 1~2 個分にしか相当しなかった (Radin and Matthews 1987, Steudle ら 1987). 一方、水耕液に溶質を加え、水の流れの推進力 (driving force) を浸透圧差とした時の切断根の水伝導度は、放射方向のすべての細胞の中を水が通ると仮定して計算した根の水伝導度に近い値を示し、水圧を加えて求めた時の水伝導度より約 1 桁小さかった (Steudle ら 1987). このことから、水移動の推進力が浸透圧差であるか、水圧差であるかによって、水移動の経路が異なり、浸透圧差によって水移動がおこる時には水は主としてシンプラスト (細胞を横断する経路) を通り、水圧差によって水移動が起こる時には、水は主としてアポプラストを通り、細胞内へは通過するとしてもせいぜい 1~2 個であると考えられている (Steudle ら 1987). このことは水圧差が主要な推進力となる受動的吸水においては、水は外皮あるいは内皮、もしくはその両方においてシンプラストを通る可能性を強く示すものである. トウモロコシでは葉の蒸散速度が大きくなり、根の吸水速度が大きくなると、吸水の盛んな部位の根の細胞の膨圧が皮層の表層の部位で急激に低下する (Hirasawa ら 1999 c). このことはこの部位の水の抵抗が大きいことを示している.

高等植物の細胞には細胞膜と液胞膜とに局在する水チャネルタンパク質 (アクアポリン) があり、それぞれ PIP (plasmamembrane intrinsic protein), TIP (tonoplast intrinsic protein) と呼ばれている (Chrispeels and Maurel 1994, 前島 2001, Santoni ら 2000). 植物細胞でも水チャネルは HgCl_2 によって可逆的に阻害を受ける. これを用いて細胞や根の水透過に対する水チャネルの寄与を見積もると、オウシャジクモ (*Chara corallina*) では 75% あるいはそれ以上 (Henzler and Steudle 1995), サボテン (*Opuntia acanthocarpa*) では土壌乾燥、再灌水に伴う根の水伝導度の変化の約 38~74% (Marte ら 2001) であった. さらに、アクアポリンのアンチセンスを *Arabidopsis* で発現させると、地上部の成長には変化がな

かったが、根が著しく発達したという (Santoni ら 2000). これらの結果はアクアポリンの発現が根の吸水に大きな影響を及ぼしていることを示している. トウモロコシの根では、TIP が表皮、内皮、成熟した導管周囲の柔細胞に強く発現しており、これらの細胞の液胞は水の重要な通路である可能性が示されている (Barrieu ら 1998). タマネギの根は HgCl_2 処理によって表皮あるいは外皮の水透過性が著しく低下して根の水伝導度が低下することから、表皮あるいは外皮においてアクアポリンは水の放射方向の移動に大きく関与していることが示されている (Barrowclough ら 2000). アクアポリンの発現と根の水伝導度の日変化とはよく一致することも見出されている (Hentzler ら 1999). 呼吸阻害剤や嫌気的条件などによって根の放射方向の水移動に対する抵抗が著しく大きく変化すること、根の水伝導度に対するアクアポリンの寄与の大きさなどから、根における放射方向の水移動の主要な経路には、外皮、内皮などのシンプラストの経路が含まれると考えられる. 根の溶質に対する反射係数は、蒸散のほとんどない条件では 1 よりかなり小さい. しかし、蒸散速度が増し、根の吸水速度が増加すると反射係数は 1 に近くなる (Scheinder ら 1997). 一方、根の細胞の反射係数は根の吸水速度に関係なく常に 1 に近い (Steudle and Peterson 1998). アポプラストが主要な経路とすると、反射係数は 0 に近くなると考えられるので、これらの結果も受動的吸水がおこっている時は水はシンプラストを通ることを意味している. しかし、高湿度の空气中で生育し、外皮のカスパリー線がよく発達し、それゆえに水伝導度が小さくなった根においても、水伝導度が小さくなった要因を細胞の水伝導度の変化に帰することはできず (Zimmermann ら 2000), 根や根組織の細胞の水透過性の直接測定からは受動的吸水における水の主要な経路がシンプラストであることを示す十分な証拠はまだ得られていない.

ここでもう一度根を通る水の流速が大きくなると、根の水伝導度が大きくなる理由を考えてみたい. 上述のように、根の吸水が浸透圧差によっておこる時は、水は一つひとつの細胞の膜を通過して移動することによって、根の抵抗は大きい、受動的吸水の割合が増えてくるとそれだけ抵抗の小さい経路を水が移動することになるので、根全体の放射方向の水移動の抵抗は小さくなるのが切断根を用いた測定から考えられている (Steudle 2000). しかし、木部の圧ポテンシャルと蒸散速度の測定に基づいて求めた根系の抵抗は受動的吸水における抵抗を表していると考えられるにもかかわらず流速の増加とともに小さくなる (Hirasawa and Ishihara 1991). このことは上述の考え方では説明がつかない部分が残っていることを示している. 吸水速度が大きくなると、根の水吸収部位は根の基部側に拡大することが見出されている (Kramer 1983, Sanderson 1983). 分枝根は皮層を貫いているので、分枝根発生部位では上述の放射方向の水移動経路は大きく変化してい

る可能性もある。このように、根系全体を考えた時には、根の抵抗の変化にはさらに複雑な要因が関係している可能性が考えられる。

4. 木部内における水移動

水は葉の表面から蒸散によっておこる吸引力によって木部内を通過して何十メートルもの高い木の上まで上がっていく。水は水素結合による水分子同士の引力が大きくて切れにくいことと、水と導管壁との親和力による付着とによって、導管内に1 MPaを優に超える張力(負の圧力)が働いていても水柱は切れないと考えられてきた。しかし、近年、導管内にキャピラリーを挿入して負圧を直接測定する装置により、導管内の負圧はせいぜい-0.5 MPa程度しかないこと、そしてそれ以上になると気泡が発生することが示された(Zimmermannら 1994)。このことは、導管内には従来考えられていたよりもはるかに小さな負圧しか存在せず、したがって現在木部の圧ポテンシャルの測定に広く用いられているpressure chamber (Scholanderら 1964)の測定値は木部圧を正確にあらわしていないことを意味している。この見解は多くの議論を呼んだ(Canny 1995, Shackel 1996, Steudle 1995)。しかし、遠心機を使って切枝に約1.5 MPaまで張力をかけた後、切枝の中心(回転の中心)に着生する葉の木部の圧ポテンシャルをpressure chamberで測定したところ、かけた張力とpressure chamberで測定した木部の圧ポテンシャルの絶対値とはほぼ等しくなることが示され、木部の張力はかなり大きい値となりうることを示された(Holbrookら 1995)。さらに、遠心機でかなり大きな張力をかけないとキャビテーション(cavitation)は発生しないことと、キャビテーションが生じる時の張力と枝を乾かしてキャビテーションの生じる木部の水ポテンシャルの絶対値とがよく一致することが示された(Pockmanら 1995)。以上のことは導管内に非常に大きな負圧が存在しうることを示すものである。その後、導管にキャピラリーを挿入して導管の負圧を直接測定する同様な装置を使用して-1 MPaの圧ポテンシャルが測定されている(Weiら 1999, Weiら 2001)。

木部内における単位長さ当りの水移動の抵抗は導管の直径や数が関係し、ポアズイユの法則に則して考えれば直径の影響が著しく大きいことになる。木部の水の通導抵抗は葉においては、茎との連絡部も含めて大きいことが測定結果から考えられ、まだ不明な点が多い(Boyer 1985, Black 1979, 平沢・石原 1979)。葉身、葉鞘の抵抗が大きいことによって、日中に著しく萎凋するイネの突然変異系統もある(平沢ら 1993)。一方、木部の水の通導抵抗は根や茎では他の部位に比較して小さく、通常は問題とならないと考えられている。しかし、条件によっては水の通導抵抗が大きく増加し、茎葉部の水ストレスを助長する場合がある。

その1つはキャビテーションによる木部の水の通導抵抗

が著しく増加する場合である(Milburn 1993)。土壌水分が低下し、木部の水ポテンシャルが低下した時に発生するキャビテーションについては多くの研究がある。このようなキャビテーションによる導管の閉塞(embolism)は茎だけでなく、葉や根でも起こり(Tyree and Sperry 1989)、キャビテーションの起こりやすさは器官によっても異なることが知られている(Tsuda and Tyree 1997)。ブドウでは生育条件によって導管の直径などが影響を受けて茎の水の通導抵抗が変化し、このことによって低土壌水分条件下でのキャビテーションの発生のしやすさに相違が生じることが示されている(Schulz and Matthews 1993)。また、キャビテーションの起こりやすさの相違は植物の耐乾性や分布にも影響すると考えられている(Saleo and Lo Gullo 1993)。キャビテーションは木本植物で多く研究されているが、草本植物にも発生が認められる(Tyree and Sperry 1989)。土壌水分が低下すると下位の葉の水ポテンシャルがより大きく低下するが、この要因の一つとして下位葉ではキャビテーションがより多く発生して水の通導抵抗が大きくなることがトウモロコシで示されている(平沢ら 1997b)。また、キャビテーションは土壌水分が低下した時だけでなく、土壌水分が十分ある時にも蒸散の盛んな日中に発生することがトウモロコシ(Tyreeら 1986, McCullyら 1998)、ヒマワリ(Canny 1997)などで認められている。出穂開花期のイネでは、湛水状態に生育していてもフェーンなど著しく乾燥する条件では穂首内に発生するキャビテーションによって水の通導抵抗が著しく増加して穂の脱水枯死がおこる(平沢ら 1996)。

気泡の発生する機構にはいくつかの可能性が考えられている。計算上からは張力のみによって導管液から気泡が発生する可能性は通常の条件ではないようである(Steudle 2001)。樹木ではキャビテーションによってすでに空気で満たされている導管(仮導管)と隣接して木部液に満たされ、機能している導管(仮導管)との間の導管壁の壁孔膜(空気と木部液とがこの膜を介して接している)から、機能している導管(仮導管)に空気が圧力差によって引き込まれて入ることによって新たなキャビテーションがおこると考えられている(Tyree 1997)。壁孔と壁孔膜の形態の相違がキャビテーションの発生のしやすさと関係がありそうである(Tyree 1997)。しかし、イネ科植物の木部の構造は樹木と著しく異なり、気泡がどこに由来するかはまだ明らかでない。導管内での気泡の発生は冬の凍結と融解の過程でもおこる。

導管に気泡が発生しても、条件によっては消失し、その導管が再び通導機能をもつ。キャビテーションが補修されるのはこれまでは降雨などによって水ストレスが解除されたり、春先の根圧によって気泡が取り除かれる時で、したがって、水ストレス下では一度生じたキャビテーションは補修されることはなく、常に増加する方向に向かうものと考えられてきた(Tyree 1997)。しかし最近、水ストレス

第1表 吸水と木部における水移動に関わる要因。

考えられる主要な抵抗要因		関 連 要 素*	
吸水 (放射方向)	根	細胞の水透過性（水がシンプレラストを通る場合） カスパー線線の発達程度（水がアポプラストを通る場合）	水チャネルなど
	根系	根の表面積（根の長さ） 根の表面積（根の数）	細胞伸長：EXGT, expansin, yieldin, 水チャネルなど 細胞分裂：プロテインキナーゼp34 ^{cde2} など 分枝根発生：SLR遺伝子など
	根，茎	導管の水の通導抵抗	導管の太さと数、木部要素の形態など cavitation発生の難易：導管の太さ，壁孔・壁孔膜の構造など cavitation補修の難易：根圧，水チャネル，壁孔・壁孔膜の構造など
木部 (軸方向)	根系	導管の総内径（根の数）	分枝根発生：SLR遺伝子など

* 今後検討されることになると考えられる要素を含む。

下にある植物あるいは蒸散している植物、言い換えると導管内に張力が働いている条件でもキャビテーションによって生じていた導管閉塞が解除されることが明らかとなってきた (Borghetti ら 1991, Canny 1997, McCully ら 1998, Zwieniecki and Holbrook 1998)。導管内に張力が働いているにもかかわらず、キャビテーションが補修される機構については、キャビテーションの生じている導管の木部液に溶質が蓄積し、浸透ポテンシャルが低下することによって水の流入がおこる可能性も考えられたが (Salleo ら 1996)、これでは説明できないようである (Tyree ら 1999)。壁孔の構造や細胞壁の構造に基づいて、現在キャビテーションの補修について新しい説が提案されている (Holbrook and Zwieniecki 1999, Zwieniecki and Holbrook 2000)。これには水チャネルの関与も考えられており、木部組織の生理的活性もキャビテーション補修に関係している (Salleo ら 1996) 可能性がある。このように、キャビテーションは頻繁に発生と補修を繰り返し、従来考えられていたよりも実態ははるかに動的であり、日中の水ストレス発生にも大きく関与している可能性も考えられる。さらに詳しい実態の解明が必要である。

導管の閉塞はチロシスなどによっても起こり、著しい水の通導抵抗の増加を引き起こすことがある (Zimmermann 1983)。これも木部の張力が増加すると多く発生する (平沢ら 1991)。根では水ストレスを受けると、導管の直径の減少や導管節の隔壁が残ることもあり、これも根の木部の水の通導抵抗の増加要因となることがソルガムで認められている (Cruz ら 1992)。

5. おわりに

体内水分調節、吸水、木部内の水移動、これらはいずれも古くから研究され、多くの成果の蓄積がある。そして、現在でも新しい現象の発見や新しい考え方が提出され、熱い議論が展開されている。植物が陸に上って以来約4億年

の適応の歴史が含まれているがゆえに、この分野はきわめて複雑であり、そして多様でもある。また、この分野は今後作物の生産を安定して高めていくために最も重要な分野の一つであり、世界的な水不足が予測されている今世紀においてはその重要性が一層増している。問題が非常に複雑であるがゆえに、同じ内容の議論が繰り返されているように思える部分もある。しかし、あたかも螺旋階段を上るかのように、新しい視点からの研究結果が加わり、実態が着実に解明され、問題の所在がより明確になり本質に近づいていると考える。第1表は吸水と木部内の水移動にかかわる本稿で取り扱った植物要因をまとめたものである。最近ではこれらの分野にも分子生物学的解析が取り入れられつつあり、今後は本質の解明に向けて研究が一層進展するものとする。植物は細胞、組織、器官の機能が調和することによって様々な環境に対応して生育している。対象となる場面それぞれにおいて、水ストレスがどのように発生し、また、どのように成長や発育、ひいては乾物生産や収量に影響しているかなど、水ストレスによって起こる問題の実態を明らかにし、分子生物学的過程、細胞の生理などを常に個体生理の中で位置づけて解明していくことが、問題の本質の解明にとって重要で、このような過程によってそれぞれの問題の解決が可能となるものとする。

謝辞 本稿をとりまとめるに当たっては本学大学院連合農学研究科学生宮本直子さんより有益なご意見をいただいた。記して謝意を表する。

引用文献

- Agarie, S., H. Uchida, W. Agata, F. Kubota and P. Kaufman 1998. Plant Prod. Sci. 1: 89-95.
Angus, J.F., S. Hasegawa, T.C. Hsiao, S.P. Liboon and H.G. Zandstra 1983. J. Agric. Sci. 101: 699-710.
Assmann, S.M., J.A. Snyder and Y.D.J. Lee 2000. Plant Cell

- Environ. 23: 387—395.
- Aston, M.T. and D.W. Lawlor 1979. J. Exp. Bot. 30: 169—181.
- Bacon, M.A., S. Wilkinson and W.J. Davies 1998. Plant Physiol. 118: 1507—1515.
- Banoc, D.M., A. Yamauchi, A. Kamoshita, L.J. Wade and J.R. Pardales, Jr. 2000. Plant Prod. Sci. 3: 197—207.
- Barrieu, F., F. Chaumont and M.J. Chrispeels 1998. Plant Physiol. 117: 1153—1163.
- Barrowclough, D.E., C.A. Peterson and E. Steudle 2000. J. Exp. Bot. 51: 547—557.
- Birner, T.P. and E. Steudle 1993. Planta 190: 474—483.
- Black, C.R. 1979. J. Exp. Bot. 30: 245—253.
- Blackman, P.G. and W.J. Davies 1985. J. Exp. Bot. 36: 39—48.
- Blizzard, W.E. and J.S. Boyer 1980. Plant Physiol. 66: 809—814.
- Borghetti, M., W.R.N. Edwards, J. Grace, P.G. Jarvis and A. Raschi 1991. Plant Cell Environ. 14: 357—369.
- Boyer, J.S. 1971. Crop Sci. 11: 403—407.
- Boyer, J.S. 1974. Planta 117: 187—207.
- Boyer, J.S. 1976. In Kozlowski, T.T. ed., Water Deficit and Plant Growth. Academic Press, New York. 153—190.
- Boyer, J.S. 1985. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 473—516.
- Boyer, J.S. 1989. Plant Cell Environ. 12: 213—216.
- Boyer, J.S. 1991. Plant Sci. Tomorrow 4: 2—3.
- Bradford, K. and T.C. Hsiao 1982a. Plant Physiol. 70: 1508—1513.
- Bradford, K. and T.C. Hsiao 1982b. In Lange O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler ed., Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. Springer-Verlag, Berlin. 263—324.
- Bunce, J.A. 1981. J. Exp. Bot. 32: 629—634.
- Camacho-B, S.E., A.E. Hall and M.R. Kaufmann 1974. Plant Physiol. 54: 169—172.
- Canny, M.J. 1995. Ann. Bot. 75: 343—357.
- Canny, M.T. 1997. Am. J. Bot. 84: 1217—1222.
- Chazen, O. and P.M. Neumann 1994. Plant Physiol. 104: 1385—1392.
- Chrispeels, H. and C. Maurel 1994. Plant Physiol. 105: 9—13.
- Comstock, J. and M. Mencuccini 1998. Plant Cell Environ. 21: 1029—1038.
- Cosgrove, D.J. 1993. New Phytol. 124: 1—23.
- Cosgrove, D.J. 1997. Plant Cell 9: 1031—1041.
- Cruz, R.T., Jordan, W.R. and Drew, M.C. 1992. Plant Physiol. 99: 203—212.
- Cutler, J.M., K.W. Shahan and P.L. Steponkus 1980. Crop Sci. 20: 307—310.
- Davies, W.T. and J. Zhang 1991. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42: 55—76.
- Davies, W.J. and D.D.G. Gowing 1999. In Press, M.C., Scholes, J. D.S. and Barker, M.G. ed., Physiological Plant Ecology. Blackwell Science, Oxford. 67—89.
- Dubey, R.S. 1996. In M. Pessarakli ed., Handbook of Photosynthesis. Marcel Dekker, New York. 859—875.
- Fiscus, E.L. and A.H. Markhart III 1979. Plant Physiol. 64: 770—773.
- Foyer, C.H., M.-H. Valadier, A. Migge and T.W. Becker 1998. Plant Physiol. 117: 283—293.
- Franks, P.J., I.R. Cowan and G.D. Farquhar 1998. Plant Cell Environ. 21: 94—100.
- Frensch, J. and E. Steudle 1989. Plant Physiol. 91: 719—726.
- Frensch, J. 1997. J. Exp. Bot. 48: 985—999.
- Godde, D. 1999. In Lerner, H.R. ed., Plant Responses to Environmental Stresses. Marcel Dekker, New York. 449—474.
- Gollan, T., J.B. Passioura and R. Munns 1986. Aust. J. Plant Physiol. 13: 459—464.
- Gowing, D.J.G., W.J. Davies and H.G. Jones 1990. J. Exp. Bot. 41: 1535—1540.
- Granier, C., D. Inze and F. Tardieu 2000. Plant Physiol. 124: 1393—1402.
- Haupt-Herting, S., K. Klug and H.P. Fock 2001. Plant Physiol. 126: 388—396.
- Heckathorn, S.A., E.H. DeLucia and R.E. Zielinski 1997. Physiol. Plant. 101: 173—182.
- Henzler, T. and E. Steudle 1995. J. Exp. Bot. 46: 199—205.
- Henzler, T., R.N. Waterhouse, A.J. Smyth, M. Carvajal, D.T. Cooke, A.R. Scaffner, E. Steudle and D.T. Clarkson 1999. Planta 210: 50—60.
- 飛田有支・平沢正・石原邦 1995. 日作紀 64: 573—580.
- 飛田有支・平沢正・石原邦 1996. 日作紀 65 (別1): 198—199.
- 平沢正・石原邦 1979. 日作紀 48: 557—568.
- 平沢正・荒木俊光・石原邦 1987. 日作紀 56: 38—43.
- 平沢正・飯田幸彦・石原邦 1988. 日作紀 57: 112—118.
- 平沢正 1990. 松尾孝嶺他編, 稲学大成. 農文協, 東京. 333—356.
- Hirasawa, T. and K. Ishihara 1991. Jpn. J. Crop Sci. 60: 174—183.
- 平沢正・石川恵理・東谷栄実・石原邦 1991a. 日作紀 66 (別1): 148—149.
- 平沢正・加藤正広・石原邦 1991b. 園学雑 60 (別1): 258—259.
- Hirasawa, T., M. Tsuchida and K. Ishihara 1992a. Jpn. J. Crop Sci. 61: 145—152.
- Hirasawa, T., T. Gotou and K. Ishihara 1992b. Jpn. J. Crop Sci. 61: 153—158.
- Hirasawa, T., K. Tanaka, D. Miyamoto, M. Takei and K. Ishihara 1994. Jpn. J. Crop Sci. 63: 721—730.
- 平沢正・小泉好司・石原邦 1993. 日作関東支報 8: 27—28.
- 平沢正 1994. 石井龍一編, 植物生産生理学. 朝倉書店, 東京. 109—117.
- Hirasawa, T., K. Wakabayashi, S. Touya and K. Ishihara 1995. Plant Cell Physiol. 36: 955—964.
- 平沢正・天明伸浩・鈴木真央・石原邦 1996. 日作紀 65 (別2): 129—130.
- 平沢正・中村恵美子・大川泰一郎・石原邦 1997a. 日作紀 66: (別2): 167—168.
- 平沢正・河野愛子・大川泰一郎 1997b. 日作関東支報 12: 52—53.
- Hirasawa, T., M. Nakahara, T. Izumi, Y. Iwamoto and K. Ishihara 1998. Plant Prod. Sci. 1: 8—17.
- Hirasawa, T. and T.C. Hsiao 1999a. Field Crops Res. 62: 53—62.
- Hirasawa, T. 1999b. In Ito O., J.C. O'Toole and B. Hardy ed., Genetic Improvement of Rice for Water-Limited Environments.

- IRRI, Los Banos. 89—98.
- Hirasawa, T., P. Richardson and A.D. Tomos 1999c. *Plant Cell Physiol.* 40(suppl.)135.
- Holbrook, N.M., M.J. Burns and C.B. Field 1995. *Science* 270: 1193—1194.
- Holbrook, N.M. and M.A. Zwieniecki 1999. *Plant Physiol.* 120: 7—10.
- Hsiao, T.C. 1973. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519—570.
- Huck, M.G., K. Ishihara, C.M. Peterson and T. Ushijima 1983. *Plant Physiol.* 73: 422—427.
- 生駒泰基・持田秀之・小葉田亨 1994. *日作紀* 63: 129—130.
- Inanaga, S., H. Kitamura, A. Matsuura, T. Hirasawa and Y. Sugimoto 1996. *Sand Dune Research* 43: 29—35.
- 石原邦・黒田栄喜 1986. *日作紀* 55: 458—464.
- 石原邦・斉藤邦行 1987. *日作紀* 56: 8—17.
- 井内聖・小林正智・篠崎和子・篠崎一雄 1999. 渡邊昭・篠崎一雄・寺島一郎編, *植物の環境応答*. 秀潤社, 東京. 64—75.
- Janes, B.E. 1970. *Plant Physiol.* 45: 95—103.
- 蔣才忠・平沢正・石原邦 1988. *日作紀* 57: 139—145.
- Jones, H., A.D. Tomos, R.A. Leigh and R.G.W. Jones 1983. *Planta* 158: 230—236.
- Jones, H., R.A. Leigh, R.G.H. Jones and A.D. Tomos 1988. *Planta* 174: 1—7.
- Kaiser, W.M. 1987. *Physiol. Plant.* 71: 142—149.
- Kamoshita, A., L.J. Wade, J. Siopongco, J. Zhang, A.L. Ali, M.S. Pathan, S. Sarkarung and H.T. Nguyen 1999. In Ito O., J.C. O'Toole and B. Hardy ed., *Genetic Improvement of Rice for Water-Limited Environments*. IRRI, Los Banos. 227—256.
- 川田信一郎・頼光隆 1968. *日作紀* 37: 631—639.
- Kobata, T., S. Tanaka, M. Utsumi, S. Hara and T. Imaki 1994. *Jpn. J. Crop Sci.* 63: 510—517.
- 小葉田亨 1998. 根の事典編集委員会編, *根の事典*. 朝倉書店, 東京. 124—127.
- Koide, R. 1985a. *J. Exp. Bot.* 36: 1087—1098.
- Koide, R. 1985b. *J. Exp. Bot.* 36: 1430—1440.
- Kramer, P.J. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press, New York. 1—489.
- Kramer, P.J. 1988. *Plant Cell Environ.* 11: 565—568.
- Kramer, P.J. and J.S. Boyer 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, San Diego. 1—495.
- Lambers, H., F.S. Chapin III and T.L. Pons 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York. 1—540.
- Lange, O.L., R. Losch, E.-D. Schulze and L. Kappen 1971. *Planta* 100: 76—86.
- Larcher, W. 1983. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin. 1—303.
- Lawlor, D.W. and H. Fock 1977. *J. Exp. Bot.* 28: 320—328.
- 前島正義 2001. 山谷知行編, *朝倉植物生理学講座 2 代謝*. 朝倉書店, 東京. 30—37.
- 真野純一 2000. *化学と生物* 38: 425—427.
- Marte, P., G.B. North and P.S. Nobel 2001. *Plant Physiol.* 126: 352—362.
- Maurel, C., F. Tacnet, J. Gucli, J. Guen and P. Ripoche 1997. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 7103—7108.
- Matthews, M.A. and J.S. Boyer 1984. *Plant Physiol.* 74: 161—166.
- McCully, M.E., C.X. Huang and L.E. Ling 1998. *New Phytol.* 138: 327—342.
- McQueen-Mason, S., D.M. Durachoko and D.J. Cosgrove 1992. *Plant Cell* 4: 1425—1433.
- Mencuccinci, M., S. Mambelli and J. Comstock 2000. *Plant Cell Environ.* 23: 1109—1118.
- Meyer, W.S. and J.J. Ritchie 1980. *Plant Physiol.* 65: 33—39.
- Milburn, J.A. 1993. In Borghetti M., J. Grace and A. Raschi ed., *Water Transport in Plants under Climatic Stress*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 14—26.
- Miyamoto, N., E. Steudle, T. Hirasawa and R. Lafitte 2001. *J. Exp. Bot.* 52: 1835—1846.
- 森田茂紀・阿部淳 1999. *日作紀* 68: 453—462.
- 森田茂紀 2000. *根の発育学*. 東大出版会, 東京. 1—194.
- Mott, K.A. and D.F. Parkhurst 1991. *Plant Cell Environ.* 14: 509—515.
- Mott, K.A. and T.N. Buckley 1998. *J. Exp. Bot.* 49: 407—417.
- Mott, K.A. and P.J. Franks 2001. *Plant Cell Environ.* 24: 657—662.
- Munns, R. and G.R. Gramer 1996. *Plant and Soil* 185: 33—49.
- 長野敏英・石田朋靖 1984. *農業気象* 40: 229—233.
- Nakagami, K., T. Ookawa and T. Hirasawa 1998. *Jpn. J. Crop Sci.* 67 (Ext. 2): 398—399.
- Neumann, H.H., G.W. Thurtell and K.R. Stevenson 1974. *Can. J. Plant Sci.* 54: 175—184.
- Neumann, P.M. 1995. *Crop Sci.* 35: 1258—1266.
- Newman, E.I. 1969. *J. Appl. Ecol.* 6: 1—12.
- Nishitani, K. and R. Tominaga 1992. *J. Biol. Chem.* 267: 1058—1064.
- Nonami, H. and E.-D. Schulze 1989. *Planta* 177: 35—46.
- Nonami, H. and J.S. Boyer 1990a. *Plant Physiol.* 93: 1601—1609.
- Nonami, H. and J.S. Boyer 1990b. *Plant Physiol.* 93: 1610—1619.
- Okamoto-Nakazato, A., T. Nakamura and H. Okamoto 2000. *Plant Cell Environ.* 23: 145—154.
- O'Toole, J.C. and R.T. Cruz 1979. *Plant Sci. Lett.* 16: 111—114.
- O'Toole, J.C., R.T. Cruz and R.C. Seiber 1979. *Physiol. Plant.* 47: 239—244.
- O'Toole, J.C. and E.P. Baldia 1982. *Crop Sci.* 22: 1144—1150.
- O'Toole, J.C. and W.L. Bland 1987. *Agron. J.* 41: 91—145.
- 小柳敦史 1998. *日作紀* 67: 3—10.
- Peterson, C.A. and C.J. Perumalla 1984. *J. Exp. Bot.* 35: 51—57.
- Peterson, C.A. 1988. *Physiol. Plant.* 72: 204—208.
- Pockman, W.T., J.S. Sperry and J.W. O'Leary 1995. *Nature* 378: 715—716.
- Price, A., K. Steele, J. Tounend, J. Gorham, A. Audebert, M. Jones and B. Courtois 1999. In Ito O., J.C. O'Toole and B. Hardy ed., *Genetic Improvement of Rice for Water-Limited Environments*. IRRI, Los Banos. 257—273.
- Proffitt, A.P.B., P.B. Berliner and D.M. Oosterhuis 1985. *Agron. J.* 77: 655—662.
- Radin, J.W. and M.A. Matthews 1989. *Plant Physiol.* 89: 264—268.

- 斉藤邦行・稲村隆治・石原邦 1994. 日作紀 63:616—624.
- Salah, H.B.H. and F. Tardieu 1997. *Plant Physiol.* 114: 893—900.
- Saliemdra, N.Z., J.S. Sperry and J.P. Comstock 1995. *Planta* 196: 357—366.
- Salleo, S. and M.A. LoGullo 1993. In Borghetti M., J. Grace and A. Raschi ed., *Water Transport in Plants under Climatic Stress*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 99—113.
- Salleo, S., M.A. LoGullo, D. De Paoli and M. Zippo 1996. *New Phytol.* 132: 47—56.
- Sanderson, J. 1983. *J. Exp. Bot.* 34: 240—253.
- Santoni, V., P. Gerbeau, H. Javot and C. Maurel 2000. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 476—481.
- Schaffner, A.R. 1998. *Planta* 204: 131—139.
- Schneider, H., J.J. Zhu and U. Zimmermann 1997. *Plant Cell Environ.* 20: 221—229.
- Scholander, P.E., H.T. Hammel, E.A. Hemmingsen and E.D. Bradstreet 1964. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 52: 119—125.
- Schulz, H.R. and M.A. Matthews 1993. *Planta* 190: 393—406.
- Schulze, E.-D. 1986. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 242—274.
- Schuppler, U., P.-H. He, P.C.L. John and R. Munns 1998. *Plant Physiol.* 117: 667—678.
- Shackel, K.A. and E. Brinckmann 1985. *Plant Physiol.* 78: 66—70.
- Shackel, K. 1996. *Trend in Plant Sci.* 1: 105—106.
- Shashidhar, H.E., G.S. Hemamalini and S. Hittalmani 1999. In Ito O., J.C. O'Toole and B. Hardy ed., *Genetic Improvement of Rice for Water-Limited Environments*. IRRI, Los Banos. 239—256.
- Shen, L., B. Courtois, K. McNally, S. McCouch and Z. Li 1999. In Ito O., J.C. O'Toole and B. Hardy ed., *Genetic Improvement of Rice for Water-Limited Environments*. IRRI, Los Banos. 275—289.
- 島崎研一郎 2001. 寺島一郎編, 朝倉植物生理学講座 5 環境応答. 朝倉書店, 東京. 40—49.
- Steudle, E. and W.D. Jeschke 1983. *Planta* 158: 237—248.
- Steudle, E., R. Oren and E.-D. Schulze 1987. *Plant Physiol.* 84: 1220—1232.
- Steudle, E. 1995. *Nature* 378: 663—664.
- Steudle, E. and C.A. Peterson 1998. *J. Exp. Bot.* 49: 775—788.
- Steudle, E. 2000. *Plant and Soil* 226: 45—56.
- Steudle, E. 2001. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52: 847—875.
- Stocker, R. and P.E. Weatherley 1971. *New Phytol.* 70: 547—554.
- 田部井大介・平沢正・大川泰一郎・石原邦 1997. 日作紀 66 (別2): 239—240.
- Tardieu, F., N. Katerji, O. Bethenod, J. Zhang and W. J. Davies 1991. *Plant Cell Environ.* 14: 121—126.
- Tardieu, F. and W.J. Davies 1992. *Plant Physiol.* 98: 540—545.
- 田坂昌生・多米田悟司・深城英弘 2001. 農及園 76: 707—714.
- Terashima, I., S.-C. Wong, C.B. Osmond and C.D. Farquar 1988. *Plant Cell Physiol.* 29: 385—394.
- Terashima, I. 1992. *Photosynth. Res.* 31: 195—212.
- Tinklin, R. and P.E. Weatherley 1966. *New Phytol.* 65: 509—517.
- Tjus, S.T., H.V. Scheller, B. Andersson and B.L. Moller 2001. *Plant Physiol.* 125: 2007—2015.
- Tsuda, M. and M.T. Tyree 1997. *Tree Physiol.* 17: 351—357.
- Turner, N.C. 1981. *Plant Physiol.* 68: 1090—1092.
- Tyerman, S.D., H.J. Bohnert, C. Maurel, E. Steudle and J.A.C. Smith 1999. *J. Exp. Bot.* 50: 1055—1071.
- Tyree, M.T., E.L. Fiscus, S.D. Wulschleger and M.A. Dixon 1986. *Plant Physiol.* 82: 597—599.
- Tyree, M.T. and J.S. Sperry 1989. *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Bio.* 40: 19—38.
- Tyree, M.T. 1997. *J. Exp. Bot.* 48: 1753—1765.
- Tyree, M.T., S. Salleo, A. Nardini, M.A. Lo Gullo and R. Mosca 1999. *Plant Physiol.* 120: 11—21.
- Wei, C., M.T. Tyree and E. Steudle 1999. *Plant Physiol.* 121: 1191—1205.
- Wei, C., E. Steudle, M.T. Tyree and P.M. Lintilhac 2001. *Plant Cell Environ.* 24: 549—555.
- Wilkinson, S., J.E. Corlett, L. Oger and W.J. Davies 1998. *Plant Physiol.* 117: 703—709.
- Wise, R.R., A. Ortiz-Lopez and D.R. Ort 1992. *Plant Physiol.* 100: 26—32.
- 柳原里子・大川泰一郎・平沢正 1999. 日作関東支報 14: 56—57.
- Yao, C., S. Moreschet and B. Aloni 2001. *Plant Cell Environ.* 24: 227—235.
- 吉田昌一 1965. 農技研報 B15: 1—58.
- Yoshida, S. and S. Hasegawa 1982. In IRRI ed., *Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*, IRRI, Los Banos. 97—114.
- Zhang, J., U. Schurr and W.J. Davies 1987. *J. Exp. Bot.* 38: 1174—1181.
- Zhang, S.Q. and W.H. Outlaw JR 2001. *Plant Cell Environ.* 24: 347—355.
- Zimmermann, M.H. 1983. *Xylem Structure and Ascent of Sap*. Springer-Verlag, Berlin. 1—143.
- Zimmermann, H.M. and E. Steudle 1998. *Planta* 206: 7—19.
- Zimmermann, H.M., K. Hartmann, L. Schreiber and E. Steudle 2000. *Planta* 210: 302—311.
- Zimmermann, U., F.C. Meinzer, R. Benkert, J.J. Zhu, H. Scheider, G. Goldstein, K. Kuchenbrod and A. Haase 1994. *Plant Cell Environ.* 17: 1169—1181.
- Zwieniecki, M.A. and N.M. Holbrook 1998. *Plant Cell Environ.* 21: 1173—1180.
- Zwieniecki, M.A. and N.M. Holbrook 2000. *Plant Physiol.* 123: 1015—1020.