

ケイ酸施用によるソルガムの耐乾性向上とその生理的機作

(Silicon-induced enhancement of drought tolerance in sorghum  
and its physiological mechanisms)

服部 太一郎

( TAIICHIRO HATTORI )

2005

ケイ酸施用によるソルガムの耐乾性向上とその生理的機作

鳥取大学大学院連合農学研究科

学位論文

課程博士

服部 太一郎

2005年3月

Silicon-induced enhancement of drought tolerance in sorghum  
and its physiological mechanisms

A thesis

Submitted to the United Graduate School of Agricultural Sciences

Tottori University

In Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree of Doctor of Philosophy

TAIICHIRO HATTORI

March 2005

## 目次

第1章 緒論 .....	1
1. 耐乾性にかかわる植物の諸形質	
2. 栄養塩類の施用がもたらす耐乾性の向上	
3. ケイ酸施用による耐乾性向上の可能性	
4. 本研究の目的	
第2章 水ストレス条件下におけるソルガムの乾物生産能力，水利用効率および 吸水能力に及ぼすケイ酸施用の影響	12
材料および方法 .....	14
1. 植物材料，生育条件およびケイ酸処理	
2. 水ストレス処理	
3. 光合成速度，成長解析および水利用効率	
4. ケイ酸濃度	
5. 統計解析	
結果 .....	17
1. 土壌および葉身におけるケイ酸濃度	
2. 乾物生産能力	
3. 光合成速度と気孔コンダクタンス	
4. 水利用効率および水関係	
考察 .....	31
摘要 .....	35
第3章 浸透圧ストレス条件下においてケイ酸施用がソルガムの給水速度に 及ぼす影響 .....	36
材料および方法 .....	37
1. 植物材料	
2. 浸透圧ストレス条件下におけるソルガムの通水抵抗	
3. 浸透圧ストレス条件下におけるソルガムの水収支	
4. 統計解析	

結果	42
1. 光合成速度、蒸散速度および水ポテンシャルに及ぼすケイ酸施用の影響	
2. ケイ酸が通水抵抗に及ぼす影響	
3. ケイ酸が水収支に及ぼす影響	
4. クチクラ蒸散とワックス濃度	
考察	54
1. ケイ酸を与えた個体における吸水の特徴	
2. ケイ酸施用による乾物重増加の要因	
3. クチクラ蒸散の抑制効果	
摘要	61
第4章 ソルガム根の細胞壁伸展性に及ぼすケイ酸施用の影響	62
材料および方法	63
1. 植物材料および栽培条件	
2. ケイ酸処理	
3. 根の細胞壁物理的特性の測定	
結果	71
1. ケイ酸処理による細胞壁伸展性の増加	
2. 弾性率および粘性係数	
考察	76
1. 根におけるケイ酸沈着の役割	
2. ケイ酸施用による伸展性の増加	
摘要	81
第5章 総合考察	82
1. 耐乾性向上に対するケイ酸の効果と他の栄養塩類のそれとの違い	
2. ケイ酸施用による耐乾性向上の生理的機作	
論文摘要	88
謝辞	92
引用文献	93
Summary	105
公表論文リスト	110

## 第1章 緒論

世界の陸地面積の約 47%が乾燥地であり，世界人口の約 20%の人々が生活している（稲永 1998）．現在その地域では，急激な人口増加と不安定な食料生産とに起因する食料の不足が問題となっている．乾燥地において作物の生産力を律速する最大の要因は土壌水分の不足である．乾燥地では降水量が少なく，かつ不規則なため，作物はしばしば旱魃に曝される．したがって，乾燥地の作物生産の安定化と増大を図るには，作物の耐乾性の向上が欠かせない．

一般に植物の耐乾性は，避乾性（drought escape），乾燥遅延性（dehydration postponement）および乾燥耐性（dehydration tolerance）の3つに大別される（Turner 1986, Fitter and Hay 1981）．避乾性とは，土壌水分の有効性が大きい期間に生活環を終了させ，乾燥に曝されること自体を回避する性質を指す．乾燥遅延性とは，乾燥条件下で，蒸散の抑制や吸水の促進などによって脱水を抑制する性質を指す．乾燥耐性とは，脱水を受けた場合でも，浸透調整や抗酸化酵素の活性化などによって代謝を維持する性質を指す．乾燥地における作物生産について議論する際には，これらのうち乾燥遅延性と乾燥耐性が主に取り上げられる．なぜなら，有効水が制限された条件下でも高い乾物生産量や収量を挙げられる特性こそが，乾燥地の作物に求められるためである．

### 1. 耐乾性にかかわる植物の諸形質（特に乾燥遅延性および乾燥耐性について）

水ストレス条件下で高い乾物生産を達成するには，葉身の脱水を抑制し，光合成活性を高く維持することが肝要である．葉身の水分状態を維持する戦略の一つとして，水利

用効率の向上が挙げられる。日射強度が上昇し、大気湿度が低下する日中において、気孔閉鎖や葉の巻き上がりなどは、葉身からの水損失を抑制して水利用効率を向上させる (Turner 1986)。また、気孔以外で生じる、光合成に関与しない余分な水損失を抑制することでも水利用効率は上昇する。例えば、葉身表面におけるクチクラやワックスの蓄積はクチクラ蒸散を抑制する (Kramer and Boyer 1995)。一方で、葉身からの水損失が激しく、水ポテンシャルの低下を免れなかった場合にも、浸透調整や抗酸化酵素の活性化によって光合成系を保護することで、再水和後の水利用効率の低下が抑制される。

また、もう一つの戦略として考えられるのは、吸水を促進して葉身に十分な水を供給することである。現実には、水ストレス条件下において葉身に効率的に水を供給するために、植物は自身を構成する資源の大部分を、吸水や水輸送にかかわる組織の形成、維持に費やしている (Sperry et al. 2002)。Turner (1986) は、吸水の増加に特に関与する要因として、根長密度、深根性および通水抵抗の3つを挙げている (Figure 1-1)。

#### 1) 根長密度と深根性 (量的および空間的要因)

水ストレス条件下では、土壤中、特に土壤深層に存在する希少な水資源をより多く獲得することが重要である。根長密度の増加および深根性といった特性は、乾燥土壤における水獲得に有利である (松浦 1995, 小柳 1995, 中元 1993)。特に、根長密度の増加と深根性とが同調し、土壤深層において根長密度が増加する場合には、吸水が顕著に促進される (小葉田 1999)。

#### 2) 通水抵抗 (質的要因)

根長密度および深根性はともに、水ストレス条件下での吸水の困難を改善する重要な

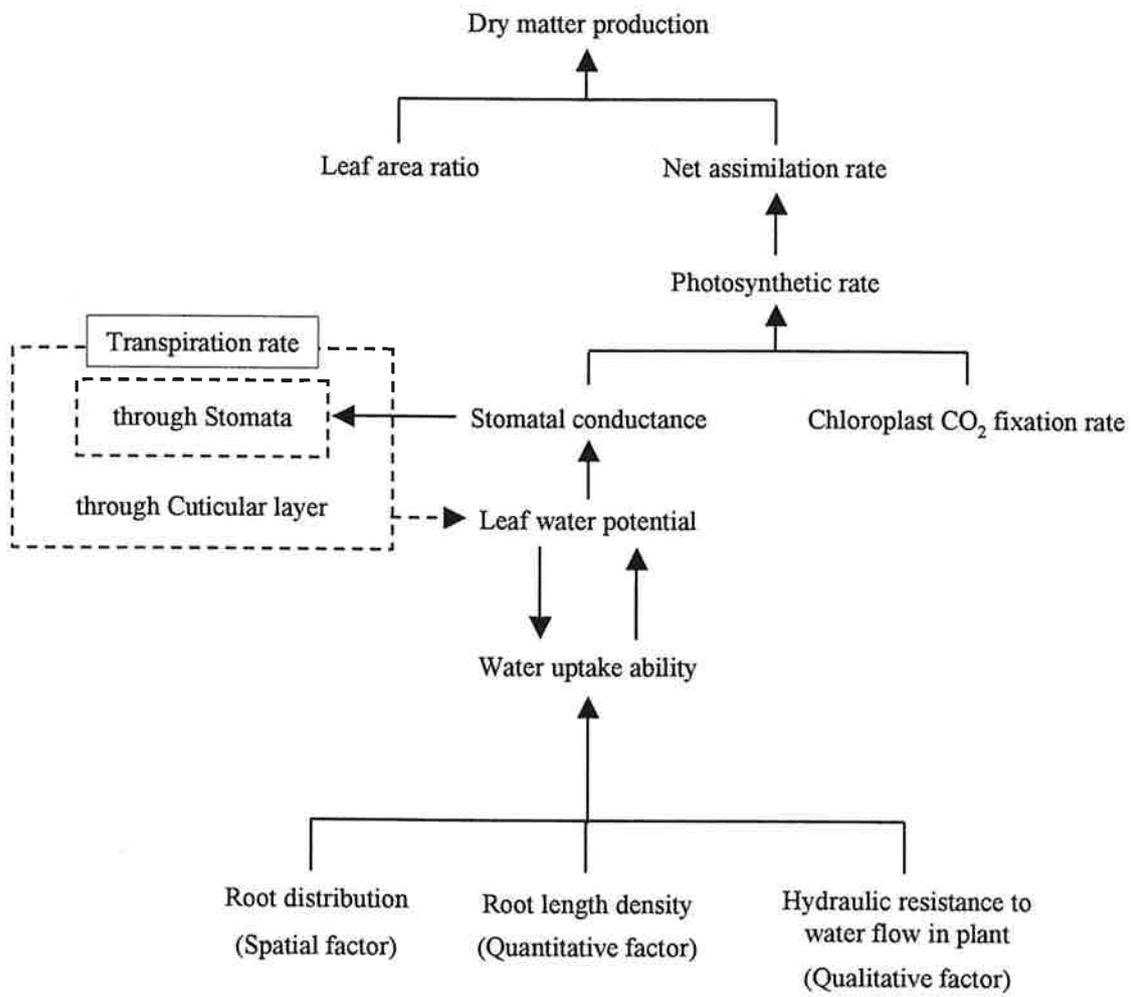


Figure 1-1. Factors related to dry matter production.

特性である。しかしながら、それらの特性と吸水量との間に因果関係が認められない場合がある。それは、通水抵抗という根の質的要因が吸水能力に影響を及ぼすためである (Sperry et al. 2002, Steudle and Peterson 1998)。通水抵抗の増加は、葉身への水供給を制限し、葉身水ポテンシャルを低下させる (Turner 1986, Singh and Sale 2000)。特にエンボリズムに起因する通水抵抗の増加は、導管の通水機能を極めて低下させる (Sperry et al. 2002)。水ストレス条件下では通水抵抗の増加を抑制することで、吸水速度が高く維持される。根表面から葉身までの水輸送経路における通水抵抗には、植物の様々な質的要因が関与しており、それらの特性は植物の耐乾性に大きな影響を及ぼす。

## 2. 栄養塩類の施用がもたらす耐乾性の向上

耐乾性に関わる生理的機作が明らかにされるに伴って、ある種の栄養塩類の施用が、植物の耐乾性に関わる諸形質に影響を及ぼすことが示されてきた (Table 1-1)。例えば、リン酸の施用はソルガム葉身においてプロリン蓄積を促進し、浸透調整能力を向上させる (Alkaraki et al. 1996)。吸水能力の点から見ると、ホワイトクローバーへのリン酸施用は、根長密度の増加や通導組織の拡大によって吸水を促進する (Singh and Sale 1998, Singh and Sale 2000)。リン酸施用はまた、壁孔直径の減少を誘導し、キャビテーション発生率を低下させることで、通水性にも影響を及ぼす (Harvey and van den Driessche 1997)。カリウムは、オオムギやサルビアの水利用効率を向上させ (Andersen et al. 1992, Eakes et al. 1991)、また、パールミレットでは葉身の浸透調整に関与している (Ashraf et al. 2001)。カルシウムは主にプロリンやグリシンベタインの蓄積に影響を与え、葉身の浸透調整に関与していることがコムギやトウモロコシなどで報告されている (Nayyar

Table 1-1. Summary of effects of nutritional elements on the drought tolerance of plants.

Element	Effect on physiological traits	Drought tolerance
Nitrogen	Accelerate N <sub>2</sub> fixation in nodule	+ 1)
	Increase transpiration due to increase in leaf area and in stomatal density	-
Phosphorus	Increase proline concentration (osmotic adjustment)	+
	Increase hydraulic conductance in conduit tissue	+
Potassium	Enhance root development	+
	Increase root longevity	+
Calcium	Activate of antioxidant	+

1) +, -; these keys mean positive or negative effect on drought tolerance.

2003a, Nayyar 2003b, Sadiqov et al. 2002). 他の栄養塩類とは異なり、窒素は主に植物の耐乾性を低下させる性質を有するようである。例えばポプラにおいて、水利用効率の低下 (Siegwolf et al. 2001) や葉身の ABA 濃度の増加 (Liu and Dickmann, 1992), あるいは、キャビテーション発生率の増加による通水性の悪化 (Harvey and van den Driessche, 1997) をもたらすことが報告されている。

これらの研究結果は、栄養塩類を適切に利用することで、水ストレス条件下でも作物の水分状態を良好に維持するような生理的変化を誘導し得ること、あるいは、水分状態を悪化させる要因を抑制し得ることを示唆している。換言すれば、施肥管理によって作物の耐乾性を向上させるという、栽培学的アプローチが有効であることを示している。乾燥地の多くは発展途上国に位置しているため、経済的および気候的要因によって、灌漑設備の建設が困難な場合が多い。耐乾性品種の育種には長期間にわたる評価、選抜が必要であるのに対して、栽培学的な耐乾性向上技術は生産の現場で即座に応用が可能である。さらに、両者を組み合わせることで、育種学的に高められた作物の資質を栽培学的にさらに高めることも可能であると考えられる。

### 3. ケイ酸施用による耐乾性向上の可能性

栄養塩類と植物の水分生理との関係に着目した報告は、窒素やリンといった一部の多量必須元素に関する研究が大部分を占める。一方で、植物の必須元素ではないことから、既往の報告では研究対象として取り上げられることが少なかった元素も幾つかある。ケイ素 (Silicon, Si) はそのような元素の一つである。ケイ素は土壌中に酸素に次いで多く存在する元素である (Ilea 1979) が、植物の必須元素としては認められていない (Ma

and Takahashi 2002). 一方で、ケイ素には作物の環境ストレス耐性を高める効果が認められており、作物の生産性の向上を促すことが報告されている (Ma 2004). ケイ素は通常ケイ酸の形で植物に吸収されるが、イネ科やカヤツリグサ科など、ケイ酸を多量に吸収、蓄積する植物群は特にケイ酸植物と称される。それらのケイ酸植物は、ケイ酸の施用に対して顕著な応答を示すことが知られている。イネ、コムギ、トウモロコシといった主要穀物がイネ科に属し、ケイ酸施用効果が大きいことから、ケイ酸は農業的必須元素と呼ばれることがある。ケイ酸施用によるストレス耐性向上効果については、ケイ酸植物 (高橋 1987) のみならず、園芸作物 (Adatia and Besford 1986, Kanto 2002) も含めた多くの作物で報告されている。例えば、高塩濃度 (Matoh et al. 1986, Ahmad et al. 1992, Liang et al. 1996, Liang 1998), 高温 (Agarie et al. 1998b, 岡本 1969a, 1969b), 低温 (Larcher et al. 1991), アルミニウム毒性 (Hammond et al. 1995, Galvez and Clark 1991), 病原菌 (Datnoff et al. 2002), 強風や害虫による物理的ストレス (高橋 1987) といった、種々の生物学的および非生物学的なストレス条件下で、ケイ酸施用による成育の改善およびその生理的機作が報告されてきた。

ケイ酸が作物の耐乾性に及ぼす影響についても、幾つかの報告がなされている。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、たとえ根圏に十分な水供給が行われていても、植物は水分欠乏ストレスに曝される (Turner et al. 1984). 吉田 (1965) は、ケイ酸を施用したイネでは蒸散量が減少して、このような水ストレスが回避されることを報告した。吉田 (1965) はまた、イネ葉身表皮にケイ酸とクチクラが交互に重なって出来た厚い層構造 (クチクラ-シリカ二重層) が形成されることを発見し、ケイ酸

施用による蒸散量の減少は、この層構造によってクチクラ蒸散が抑制されるためであると結論した。間藤ら(1991)はイネ葉身におけるクチクラ蒸散速度を測定し、吉田(1965)の説に一致する結果を得た。一方で、Agarie et al. (1998a)は、イネにおいて光強度や相対湿度などの周囲環境の変化に対する気孔応答を調査した結果から、クチクラ-シリカ二重層の重要性を指摘しながらも、蒸散の減少をもたらす主要因は気孔コンダクタンスの減少であると結論した。また最近、Ma et al. (2004)は、ケイ酸施用はキュウリにおいても蒸散速度を低下させることを報告し、その主要因は気孔コンダクタンスの減少であると報告した。このように、一定の研究結果が得られておらず、かつ生理的な詳細は未解明ではあるが、ケイ酸施用が蒸散速度や気孔コンダクタンスに影響することが示されている。

また、根を対象とした解剖学的研究からも、ケイ酸が植物の耐乾性に関与している可能性が示唆されている。イネやソルガム、コムギなどのイネ科作物の根では、ケイ酸が根の内皮細胞の内側接線壁 (Inner Tangential Wall, ITW) に、非晶質の固まりとして沈着する現象が認められている (Parry and Kelso 1975, Sangster and Parry 1976a)。この構造体は“silicon deposition”あるいは“silicon aggregation” (本論文では以下、この構造をケイ酸沈着と呼ぶ) と呼ばれ、とりわけソルガム根を対象として多くの研究が行われてきた (Parry and Kelso 1975, Sangster and Parry 1976a, b and c, Hodson and Sangster 1989a, b, 1993)。Maiti et al. (1984)は、ソルガムにおいて、根寄生雑草に対する抵抗性とケイ酸沈着の程度とを関連づけて調査した結果から、ケイ酸沈着が ITW を機械的に補強している可能性を示唆した。Lux et al. (1999, 2002)は、イネおよびソルガムにおいて、ケ

イ酸沈着の品種間差異を検討した結果から、ケイ酸沈着は 1) 土壌乾燥によって生じる根の物理的損傷から中心柱を機械的に保護する機能、あるいは、2) 土壌乾燥下で生じる、根から土壌への漏水を物理的に抑制する機能によって、植物の耐乾性に関与している可能性を示唆した。

このように、既往の報告から、ケイ酸施用が作物の耐乾性に関与している可能性が示唆されている。しかしながら、いずれの報告も作物の特定の形質のみに焦点を当てた断片的な研究でしかない。そのため、耐乾性向上にかかわる生理的機作は、未解明な点が多く残されたままである (Hodson and Sangster 2002, Table 1-2)。耐乾性を議論する際には、個体レベルでの水収支にかかわる諸形質を包括的に検討しなければならない。

#### 4. 本研究の目的

本研究では、水ストレス条件下におかれた作物の水分生理に及ぼすケイ酸施用の影響を水吸収、水輸送、水損失の観点から総合的に検討し、その生理的機作を明らかにすることを目的とした。供試材料としてはソルガム (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) を選択した。ソルガムは熱帯、亜熱帯の半乾燥地域における主要穀物であり、アジアおよびアフリカにおいて世界の栽培面積の約 80%を占めている (吉田 2002)。乾燥条件下で主に栽培が行われることから、その耐乾性の生理的機構に関する研究蓄積も豊富である。かつ、ソルガムはイネ科作物に属していることから、ケイ酸施用に対する応答性も比較的顕著であると予想される。これらの理由から、ソルガムは、乾燥地の作物生産におけるケイ酸施用の有効性を検証するための供試材料として適しているといえる。

本研究ではまず砂耕試験によって、ケイ酸施用が水ストレス下に成育するソルガムに

Table 1-2. Summary of studies on the effects of silicon on abiotic stresses.

Abiotic stress	Studies on ameliorative effects of Si	Understanding of mechanism(s) of silicon effects
High temperature	+ 1)	+
Chilling	-	-
Freezing	+	+
Wind	++	++
Low light intensity	+	+
Waterlogging	-	-
Salinity	++	+
Heavy metals	++	+
Manganese	++	++
Aluminium	+++	+++
Drought	-	-

Adapted from Hodson and Sangster (2002)

1) +++, ++, +, -; these keys mean considerable, moderate, some and little/none, respectively.

及ぼす影響を，乾物生産と水利用の観点から調査した（第2章）．次いで，砂耕試験の結果から，ケイ酸が影響を及ぼしたと考えられた生理的特性を抽出し，個別に検討を行った．具体的には，第3章では水吸収の観点から，通水抵抗に焦点を当てて，また第4章では根の成育促進および通水機能の維持の観点から，それらに大きく影響を及ぼす細胞壁の物理性に焦点を当てて，それぞれ検討を行った．各試験の結果を受けて，第5章では，ソルガムの耐乾性にかかわる生理的機作に及ぼすケイ酸施用の影響を総合的に考察した．

## 第 2 章 土壤乾燥ストレス条件下におけるソルガムの乾物生産量, 水利用効率および 吸水能力に及ぼすケイ酸施用の影響

ケイ酸には種々の生物学的および非生物学的ストレスに対する植物の耐性を向上させる効果が認められている (Ma 2004, Table 1-2). ストレスの例としては, 高塩濃度 (Matoh et al. 1986, Ahmad et al. 1992, Liang et al. 1996, Liang 1998), 高温 (Agarie et al. 1998b, 岡本 1969a, 1969b), 過冷却 (Larcher et al. 1991), マグネシウム毒性 (Jarvis and Jones 1987), アルミニウム毒性 (Hammond et al. 1995, Galvez and Clark 1991), 病原菌 (Datnoff et al. 2002) などが挙げられる. また, このようなストレスに対する抵抗性向上効果は, ケイ酸植物 (高橋 1987) に限らず, その他の園芸作物でも認められている (Adatia and Besford 1986, Kanto 2002). 吉田 (1965) は, イネ体内のケイ酸の大部分が葉身や茎の表皮および籾殻など, 蒸散流の末端において, 不溶性のシリカゲルとして蓄積されることから, ケイ酸は植物体内で生理的に不活性であることを示唆した. そのため, 前述したストレス抵抗性向上効果は, ケイ酸の物理化学的な影響によると考えられていた. 例えば, 葉身直立角度の改善や病虫害抵抗性の向上は, 葉身表皮に蓄積したケイ酸による物理的補強に起因する. また, ナトリウムイオンや金属イオンに対する耐性の向上は, 植物体内あるいは土壤中において, ケイ酸がそれらのイオンと化学結合を起こして不活性化することに起因すると考えられてきた (顧ら 1998, Yeo et al. 1999). しかしながら, 研究が進むにつれて, ケイ酸が生理的機構に影響を及ぼしている証拠が示されてきた. 例えば, ストレス条件下における抗酸化酵素の活性の上昇 (Liang 1999, Schmidt 1999) や組織表

皮の物理的補強に起因しない病原菌抵抗性 (Zeyen 2002, Rodriguez et al. 2002) などが見出されている。これらの報告は、ケイ酸施用によるストレス耐性向上効果に、多くの生理的および物理化学的要因が関与している可能性を示唆している。

耐乾性に及ぼすケイ酸施用効果についての研究は、これまで専ら蒸散抑制効果にのみ焦点が当てられてきたが、当初は葉身表皮に蓄積したケイ酸の物理的な影響であると考えられていた。すなわち、ケイ酸施用によるイネ葉身の水ポテンシャル維持効果は、葉身表皮に形成されるクチクラ-シリカ二重層が表皮の透水性を低下させ、過剰なクチクラ蒸散が抑制されることに起因すると考えられていた (吉田 1965, 間藤ら 1991)。しかしながら、Agarie et al. (1998, 1999) は、ケイ酸施用によるイネの蒸散抑制の主要因は気孔コンダクタンスの低下にあることを示唆し、ケイ酸が気孔開閉の挙動に影響を及ぼすことを報告した。また、Ma et al. (2004) は、葉身表皮にケイ酸が蓄積されにくいと考えられるキュウリでも蒸散抑制作用が認められることを報告し、その原因が気孔コンダクタンスの減少にあることを示唆した。以上のように、ケイ酸が如何なる機作によって気孔コンダクタンスや蒸散速度といった形質に影響を及ぼすのかは未だ明らかにされていない。

植物の耐乾性を議論するには、前章で述べたように、水損失のみならず吸水や水輸送、水収支のそれぞれについて包括的に検討する必要がある。このような観点から、本研究ではケイ酸施用がソルガムの耐乾性に及ぼす影響を多面的に調査し、その生理的機作を明らかにすることを目的とした。研究の開始にあたり、本章では、まずケイ酸施用による耐乾性向上効果がソルガムにおいて発揮されるかを乾物生産能力に着目して検証し

た。次いで、ケイ酸施用効果を水利用効率や吸水能力の観点から検討した。

## 材料および方法

### 1. 植物材料，成育条件およびケイ酸処理

耐乾性の異なる 2 種類のソルガム品種，すなわち，耐乾性品種 *Gadambalia* と乾燥感受性品種 *Tabat* を供試材料として用いた。*Gadambalia* はスーダンの在来種であり，*Tabat* はスーダンで灌漑地用に育成された品種である。なお，両品種はスーダンの Soil & Water Research Center, Agricultural Research Corporation から分与された。両品種の水ストレスに対する形態的および生理的な応答の違いは，Salih et al. (1999)，Tsuji et al. (2001) および Tsuji et al. (2003) により報告されている。

両品種を用いた砂耕栽培試験を鳥取大学乾燥地研究センター実験圃場温室内において行った。プラスチックポットに 15 kg の鳥取砂丘砂を充填し，ポット側面をアルミホイルで被覆して日射によるポット内地温の上昇を防いだ。基肥として窒素，リン酸，カリウムをポット当たりそれぞれ 1.0，1.0 および 3.3 g 施用した。その際，カリウムの給源としてケイ酸カリウムを施用した区を+Si 区，塩化カリウムを施用した区を-Si 区とした。+Si 区におけるポット当たりケイ酸施用量は 5.0 g に相当する。微量要素は化成肥料を用いて，MgO，MnO および B<sub>2</sub>O<sub>3</sub> を，それぞれポット当たり 315，6.75 および 6.75 mg 施用した。カリウム給源に起因する処理区間の土壌 pH の差異を補正するため，消石灰を用いて土壌 pH を 7.6 に調整した。ソルガム種子をポット当たり 5 粒播種し，播

種後 12 日目に 1 個体に間引いた。播種後 23 日目に、+Si 区の各ポットにケイ酸カリウム溶液 ( $100 \text{ mg l}^{-1}$ ) を液肥として 100 ml 与えた。-Si 区には等量のカリウムを含む塩化カリウム溶液を 100 ml 与えた。いずれの水溶液も pH を 5.5 に調整した後に施用した。植物体は播種後 50 日目まで成育させた。

## 2. 水ストレス処理

播種後 24 日目まで十分な灌水を行い、播種後 25 日目から水ストレス処理を開始した。すなわち、水ストレス処理としては乾燥区と湿潤区との二処理区を設け、それぞれ土壌含水比を毎日  $0.03$  および  $0.08 \text{ g g}^{-1}$  に調整した。ポットの土壌表面にはアルミ被覆されたプラスチックシートを敷き、土壌表層から生じる水分損失を抑制した。

## 3. 光合成速度、成長解析および水利用効率

光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスおよび細胞間隙  $\text{CO}_2$  濃度を、携帯型光合成蒸散速度測定装置 (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) を用いて測定した。光合成速度等の測定は上位第 3 位の完全展開葉を対象とし、快晴であった播種後 39 および 40 日目の日中 10–14 時の間に行った。播種後 46 日目の 10–14 時の間に、光合成測定に供した葉身を対象として、プレッシャーチャンバー (Model 1000, PMS Instrument Co., Corvallis, Oregon, USA) を用いて葉身水ポテンシャルを測定した。播種後 50 日目に植物体の収穫を行った。葉面積は葉面積計 (AAL-410, 林電工, 東京) を用いて測定した。乾物重は  $80^\circ\text{C}$  で 72 時間以上乾燥させた後に測定した。各処理とも反復は 3 個体とした。

水ストレス期間中の乾物生産量の差異を検討するため、水ストレス処理前後における

乾物重および葉面積の値に基づいて成長解析を行った。相対生長速度 (Relative growth rate, RGR), 純同化率 (Net assimilation rate, NAR) および葉面積比 (Leaf area ratio, LAR) は以下の計算式を用いて算出した。

$$\text{RGR} = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1} \quad (2-1)$$

$$\text{NAR} = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln L_2 - \ln L_1}{L_2 - L_1} \quad (2-2)$$

$$\text{LAR} = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{w_2 - w_1} \times \frac{L_2 - L_1}{\ln L_2 - \ln L_1} \quad (2-3)$$

ここで、 $w_i$  および  $L_i$  はそれぞれ時間  $t_i$  における総乾物重 (g) と葉面積 ( $\text{m}^2$ ) であり、 $t_1$  および  $t_2$  はそれぞれ水ストレス処理開始前日および水ストレス処理最終日 (播種後 50 日目) を表す。

播種後 49 日目に、ポット重の日変化を測定し、ポット内土壌水ポテンシャルおよび単位葉面積あたり蒸散速度の日変化を算出した。土壌水ポテンシャルは井上と野村 (1983) による鳥取砂丘砂の土壌水分曲線を用いて、ポット内土壌の土壌含水比から換算した。

水ストレス処理期間中の水利用効率 (Water use efficiency, WUE) は、以下の式を用いて算出した。

$$\text{WUE} = \frac{w_2 - w_1}{T} \quad (2-4)$$

ここで、 $T$  は水ストレス処理期間中における総蒸散量を表す。

#### 4. ケイ酸濃度

+Si区および-Si区のそれぞれにおいて土壌の可溶性ケイ酸供給能力を、湛水静置法 (Nonaka and Takahashi 1988) により測定した。すなわち、100 ml容のポリエチレン容器中で、各処理区から採取した10 g の風乾細土を60 mlの蒸留水と混合し、40°Cに保ったインキュベータ内に一週間放置した。一週間後に上澄みのケイ酸濃度をモリブデンプル一法により測定した。

上位第3位の完全展開葉のケイ酸濃度はLux et al. (2002) に従って測定した。すなわち、上位第3位の完全展開葉の乾物を粉碎し、約300 mgを500°Cの電気マッフル炉内で5.5時間乾式灰化した。灰化後、約100°Cに加熱したHCl (1:1, 10 ml) 中で溶解し、HClが蒸発するまで加熱する工程を3回繰り返した後、再びHCl (1:1, 15 ml) を加えて約100°Cに加熱し、ケイ酸を含まないアドバンテックNo.6濾紙を用いて濾過した。濾紙に残った物質は、濾紙ごと磁性ろつぼに入れ、540°Cの電気マッフル炉で5時間灰化した。磁性ろつぼ内に残ったケイ酸重量を測定し、供試した乾物重に基づき、ケイ酸濃度を算出した。

#### 5. 統計解析

各測定結果は二元配置分散分析および最少有意差法により統計的に解析した。

### 結果

#### 1. 土壌および葉身のケイ酸濃度

鳥取砂丘砂の可溶性ケイ酸供給能力は-Si区で  $21.1 \text{ mg kg}^{-1}$  乾土であったが、ケイ酸施

用により  $30.6 \text{ mg kg}^{-1}$  乾土に増加した (Table 2-1). 葉身におけるケイ酸濃度は水ストレス処理の有無にかかわらずケイ酸施用によって増加した (Tables 2-2 and 2-3). 品種間で葉身ケイ酸濃度に有意な差異は認められなかった.

## 2. 乾物生産力

水ストレス処理開始直前の乾物重にはケイ酸施用の影響は認められなかった (データは省略). 水ストレス処理開始後は, 植物の成育の進行に伴ってケイ酸施用効果が認められた (Figure 2-1). 播種後 50 日目における乾物重は, 乾燥区のケイ酸施用区 (+Si/dry 区) では, 乾燥区のケイ酸無施用区 (-Si/dry 区) に比べ有意に増加した (Table 2-2 and 2-3). すなわち, -Si/dry 区における乾物重は -Si/wet 区に比較して 77-80% 減少したのに対し, +Si/dry 区の乾物重は +Si/wet 区に比較して 53-54% の減少にとどまった. 湿潤区ではケイ酸施用の有無で乾物重に影響は認められなかった (Tables 2-2 and 2-3). また, -Si/dry 区に比較して +Si/dry 区では有意に地上部/地下部 (S/R) 比が低かった (Tables 2-2 and 2-3). 湿潤区では S/R 比に対するケイ酸施用の影響は認められなかった. 以上の傾向は両品種に共通して認められたが, 地上部乾物重については *Gadambalia* がやや明確なケイ酸応答を示した.

湿潤区では, ケイ酸施用は RGR に影響を及ぼさなかった (Table 2-4). 乾燥区では湿潤区に比較して RGR が減少したが, ケイ酸施用によって減少程度が有意に軽減された (Table 2-4). LAR は +Si/dry 区に比較して -Si/dry 区で増加した. 以上の傾向は両品種に共通して認められた.

Table 2-1. Silicon dissolving capacity of Tottori sand dune regosol.

Treatment	Silicon dissolving capacity (mg SiO <sub>2</sub> kg dry soil <sup>-1</sup> )
+ Si	30.6 ± 0.8
- Si	21.1 ± 0.3
Level of significance	**

Data were obtained by flood extraction method and represented as means and S.E. (n = 3).

\*\* : significant at 1 %.

Table 2-2. Effects of silicon application on shoot dry weight (SDW), root dry weight (RDW), total dry weight (TDW), S/R ratio and silicon concentration (%) in leaves of Gadambalia.

Treatment	SDW (g)	RDW (g)	TDW (g)	S/R ratio	Si concentration (%)
+ Si, Wet	43.9 <sup>a 1)</sup>	25.0 <sup>a</sup>	69.0 <sup>a</sup>	1.76 <sup>a</sup>	1.85 <sup>a</sup>
- Si, Wet	37.4 <sup>a</sup>	22.6 <sup>a</sup>	60.0 <sup>a</sup>	1.66 <sup>a</sup>	1.09 <sup>b</sup>
+ Si, Dry	19.2 <sup>b</sup>	13.1 <sup>b</sup>	32.2 <sup>b</sup>	1.50 <sup>a</sup>	1.56 <sup>ab</sup>
- Si, Dry	8.6 <sup>c</sup>	3.7 <sup>c</sup>	12.3 <sup>c</sup>	2.41 <sup>b</sup>	0.61 <sup>c</sup>
-----					
	ANOVA				
Dry	*** 2)	***	***	*	*
Silicon	*	*	*	N.S.	***
Dry * Silicon	N.S.	N.S.	N.S.	*	N.S.

Data are means of three replications.

1); Different alphabets indicate significant differences at 5%.

2); \*\*\*, \*, N.S.: significant at 0.1 and 5% levels and not significant, respectively.

Table 2-3. Effects of silicon application on shoot dry weight (SDW), root dry weight (RDW), total dry weight (TDW), S/R ratio and silicon concentration (%) in leaves of Tabat.

Treatment	SDW (g)	RDW (g)	TDW (g)	S/R ratio	Si concentration (%)
+ Si, Wet	38.8 <sup>a 1)</sup>	32.7 <sup>a</sup>	71.5 <sup>a</sup>	1.25 <sup>ab</sup>	2.03 <sup>a</sup>
- Si, Wet	36.0 <sup>a</sup>	33.8 <sup>a</sup>	69.8 <sup>a</sup>	1.10 <sup>ab</sup>	1.09 <sup>bc</sup>
+ Si, Dry	14.7 <sup>b</sup>	18.0 <sup>b</sup>	32.7 <sup>b</sup>	0.82 <sup>a</sup>	1.59 <sup>ab</sup>
- Si, Dry	9.3 <sup>b</sup>	6.4 <sup>c</sup>	15.8 <sup>c</sup>	1.44 <sup>b</sup>	0.98 <sup>c</sup>
-----					
	ANOVA				
Dry	*** 2)	***	***	N.S.	N.S.
Silicon	N.S.	N.S.	*	N.S.	**
Dry * Silicon	N.S.	N.S.	N.S.	*	N.S.

Data are means of three replications.

1); Different alphabets indicate significant differences at 5%.

2); \*\*\*, \*\*, \* , N.S.: significant at 0.1, 1 and 5% levels and not significant, respectively.

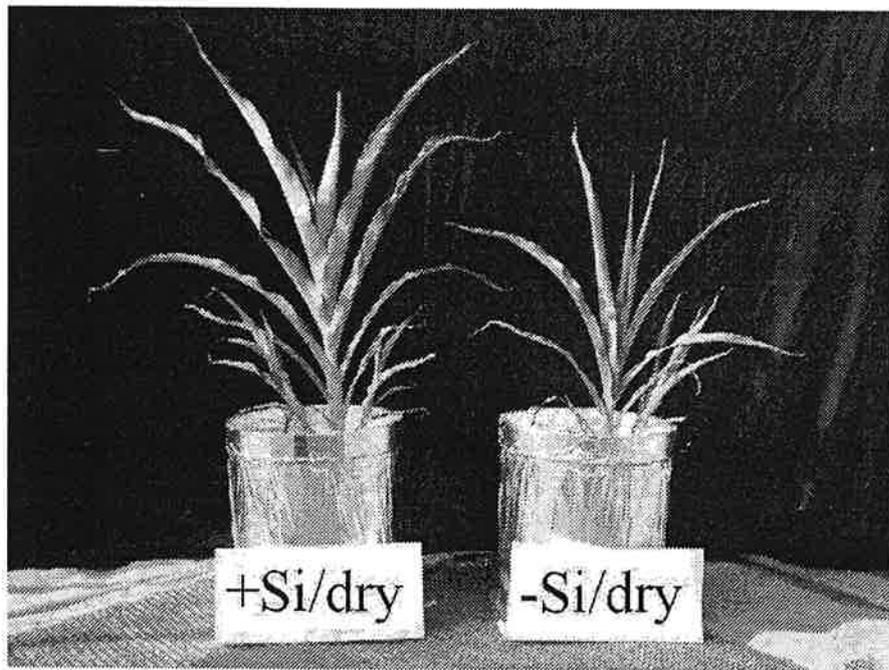


Figure 2-1. Effect of silicon application on the growth of sorghum under dry condition. Sorghum plants (cv. Gadambalia) were grown in silicon applied soil (left) and not-applied soil (right). Plants were 47-day-old (22 days after the initiation of the dry treatment).

Table 2-4. Effects of silicon application on relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR) and leaf area ratio (LAR) during the dry treatment in two sorghum cultivars differing in drought tolerance.

Treatment	Gadambalia			Tabat		
	RGR (g g <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	NAR (g m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	LAR (x10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	RGR (g g <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> )	NAR (g m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	LAR (x10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )
+ Si, Wet	0.157 <sup>a 1)</sup>	28.3 <sup>a</sup>	55.9 <sup>a</sup>	0.160 <sup>a</sup>	29.4 <sup>ab</sup>	55.0 <sup>a</sup>
- Si, Wet	0.149 <sup>a</sup>	25.1 <sup>ab</sup>	59.5 <sup>a</sup>	0.171 <sup>a</sup>	34.3 <sup>a</sup>	51.1 <sup>a</sup>
+ Si, Dry	0.126 <sup>b</sup>	21.3 <sup>b</sup>	59.5 <sup>a</sup>	0.127 <sup>b</sup>	24.2 <sup>b</sup>	52.7 <sup>a</sup>
- Si, Dry	0.083 <sup>c</sup>	10.9 <sup>c</sup>	76.5 <sup>b</sup>	0.106 <sup>c</sup>	15.0 <sup>c</sup>	70.6 <sup>b</sup>
-----						
ANOVA						
Dry	*** 2)	***	**	***	**	*
Silicon	***	**	**	N.S.	N.S.	*
Dry * Silicon	**	*	*	**	*	*

Data are means of three replications.

1); Different alphabets indicate significant differences at 5%.

2); \*\*\*, \*\*, \*, N.S.: significant at 0.1, 1 and 5% levels and not significant, respectively.

### 3. 光合成速度と気孔コンダクタンス

水ストレスによるNARの減少は、ケイ酸施用によって有意に軽減された(Table 2-4).  
しかしながら、湿潤区ではNARにケイ酸施用の影響は認められなかった。日中10-14時の間に測定した光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスは、-Si/dry区に比較して+Si/dry区で有意に高かった(Figures 2-2 and 2-3)。-Si/dry区におけるこれらのパラメータは-Si/wet区の約30-40%に過ぎなかったのに対し、+Si/dry区では+Si/wet区の75%以上を維持していた。C<sub>i</sub>には、水ストレスおよびケイ酸施用の有無による影響は認められなかった。以上の傾向は両品種に共通して認められた(Figures 2-2 and 2-3)。

### 4. 水利用効率および水分状態

水利用効率は両品種とも、湿潤区よりも乾燥区で有意に高かったが(P<0.05)、湿潤区および乾燥区のいずれにおいてもケイ酸施用の影響は認められなかった(Figure 2-4).  
土壌水ポテンシャルおよび蒸散速度の日変化は、+Si/dry区と-Si/dry区とで異なる傾向を示した(Figure 2-5 and Table 2-5)。すなわち、+Si/dry区の土壌水ポテンシャルは、9-11時には-Si/dry区に比較してやや低下し、その後13時以降では大きく低下した。しかしながら土壌水ポテンシャルが低いにもかかわらず、+Si/dry区では-Si/dry区に比較して高い蒸散速度を示した。葉身水ポテンシャルは+Si/dry区と-Si/dry区との間では有意な差異は認められなかったものの、+Si/dry区においてわずかに高い傾向を示した(Figure 2-6)。湿潤区では乾燥区よりも葉身水ポテンシャルが高かったが、ケイ酸施用の影響は認められなかった。葉身水ポテンシャル、蒸散速度や土壌水ポテンシャルの日変化にみられた傾向は両品種に共通であった。

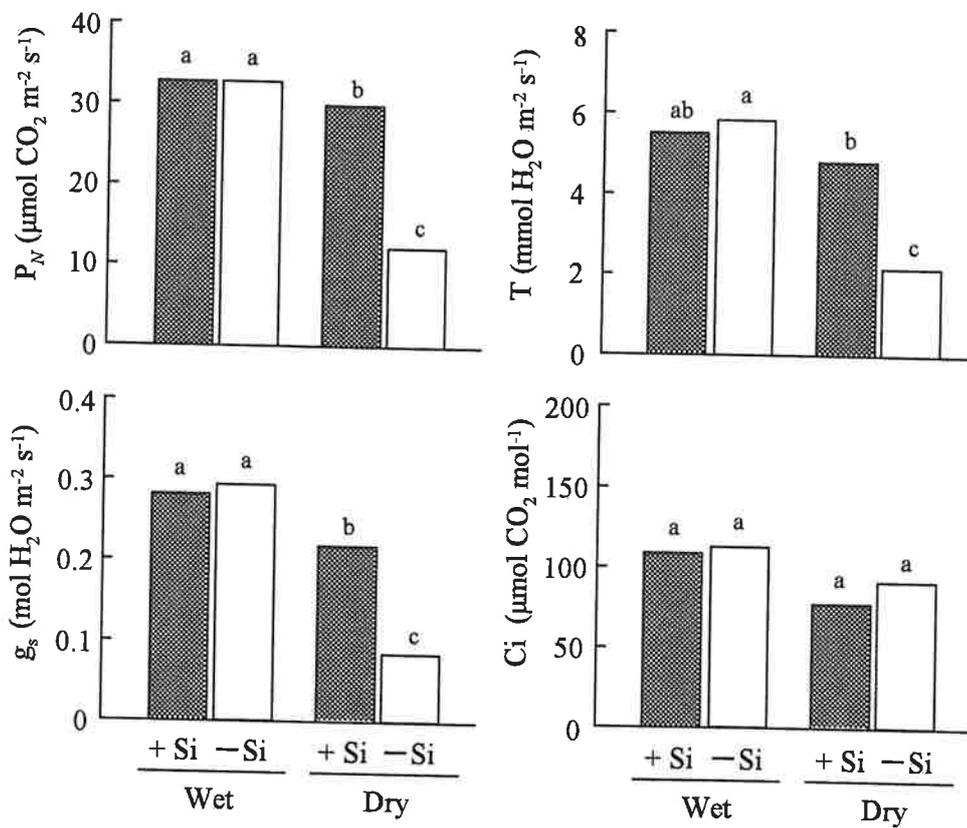


Figure 2-2. Effects of silicon application and dry treatment on net photosynthetic rate ( $P_N$ ), transpiration rate (T), stomatal conductance ( $g_s$ ) and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) in the third-last fully expanded leaf of Gadambalia (drought tolerant sorghum cultivar). Data are means of three replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

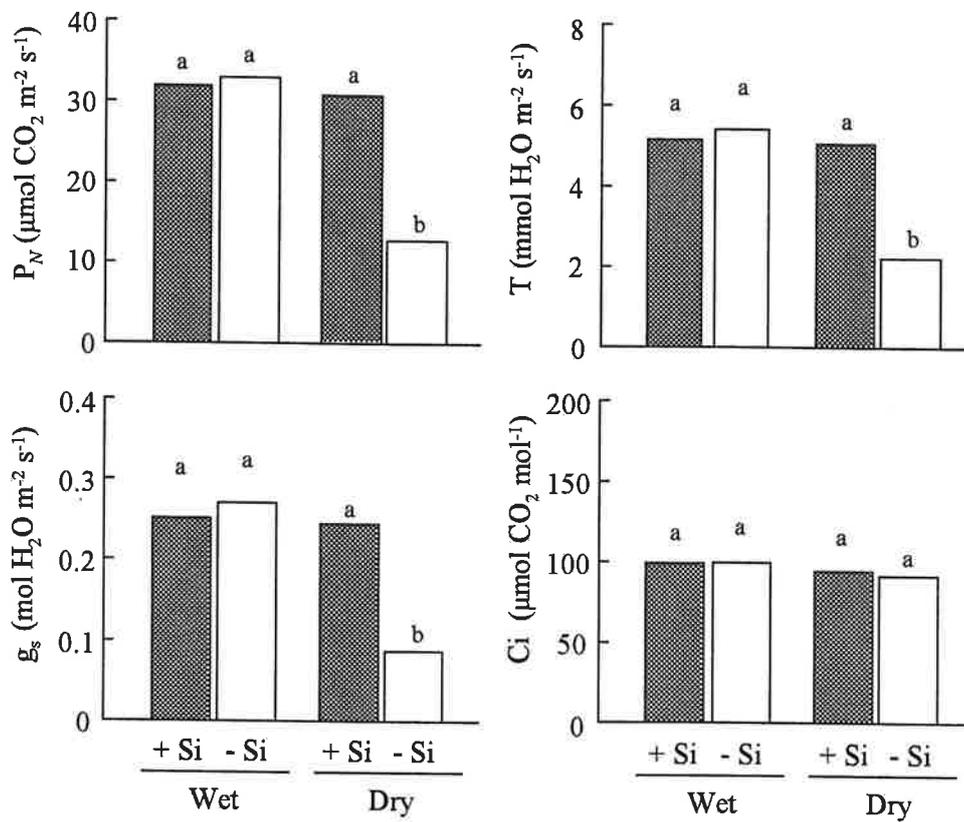


Figure 2-3. Effects of silicon application and dry treatment on net photosynthetic rate ( $P_N$ ), transpiration rate ( $T$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) in the third-last fully expanded leaf of Tabat (drought sensitive sorghum cultivar). Data are means of three replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

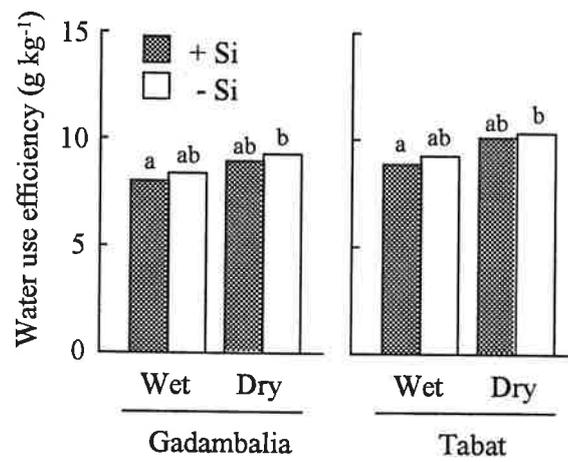


Figure 2-4. Effects of silicon application and dry treatment on water use efficiency of two sorghum cultivars differing in drought tolerance. Data are means of three replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

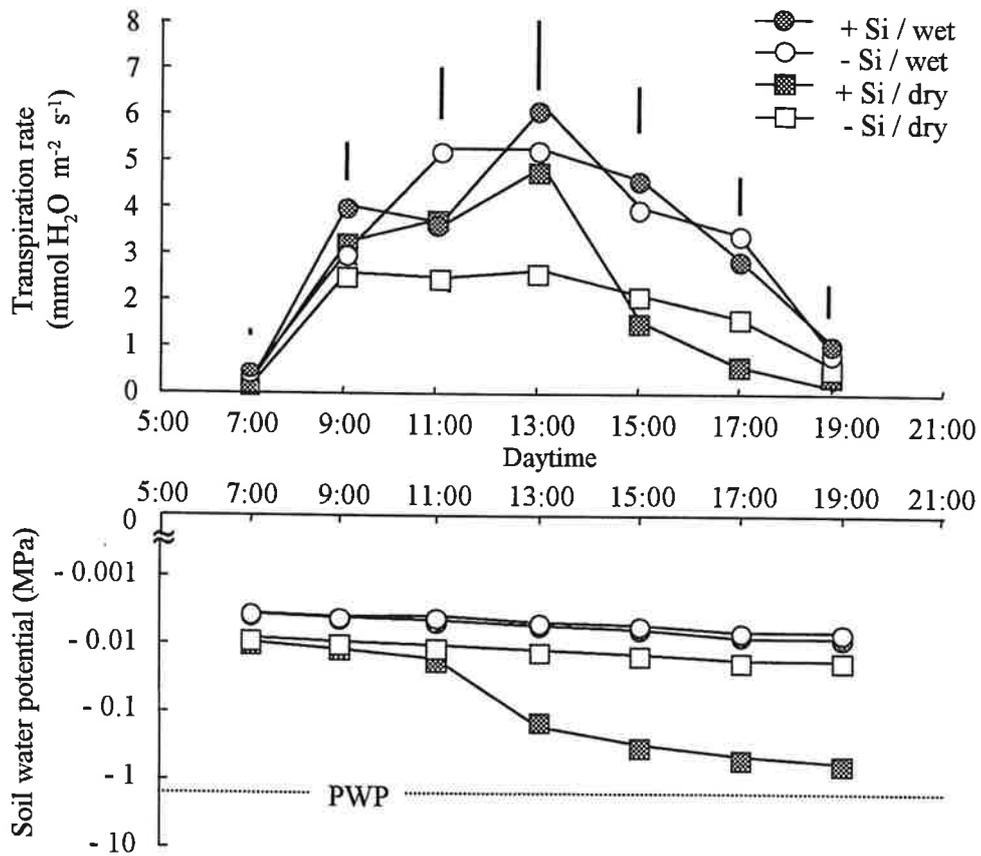


Figure 2-5. Effects of silicon application and dry treatment on diurnal changes in transpiration rate per unit leaf area and soil water potential in Gadambalia (drought tolerant sorghum cultivar). The soil water potential was calculated from the weight of pots. The transpiration rate was derived from loss in pot weight and total leaf area. Data are means of three replications. Vertical bars represent the LSD (0.05) for each measurement. PWP: permanent wilting point.

Table 2-5. Effects of silicon application and the dry treatment on leaf area (LA), water uptake (WU) and transpiration rate per leaf area (T) during 9:00 -13:00 in two sorghum cultivars differing in drought tolerance.

Treatment	Gadambalia			Tabat		
	LA (m <sup>2</sup> plant <sup>-1</sup> )	WU (mol H <sub>2</sub> O plant <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	T (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	LA (m <sup>2</sup> plant <sup>-1</sup> )	WU (mol H <sub>2</sub> O plant <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	T (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
+ Si, Wet	0.249 <sup>a 1)</sup>	4.79 <sup>a</sup>	5.35 <sup>a</sup>	0.259 <sup>a</sup>	4.40 <sup>a</sup>	4.73 <sup>a</sup>
- Si, Wet	0.242 <sup>a</sup>	4.40 <sup>b</sup>	5.07 <sup>ab</sup>	0.243 <sup>a</sup>	4.10 <sup>b</sup>	4.68 <sup>a</sup>
+ Si, Dry	0.105 <sup>b</sup>	1.65 <sup>c</sup>	4.36 <sup>b</sup>	0.093 <sup>b</sup>	1.42 <sup>c</sup>	4.23 <sup>a</sup>
- Si, Dry	0.066 <sup>c</sup>	0.64 <sup>d</sup>	2.70 <sup>c</sup>	0.072 <sup>c</sup>	0.75 <sup>d</sup>	2.90 <sup>b</sup>
-----						
	ANOVA					
Dry	*** 2)	***	***	***	***	***
Silicon	**	***	**	*	***	**
Dry * Silicon	*	*	*	N.S.	N.S.	**

Data are means of three replications.

1); Different alphabets indicate significant differences at 5%.

2); \*\*\*, \*\*, \*, N.S.: significant at 0.1, 1 and 5% levels and not significant, respectively.

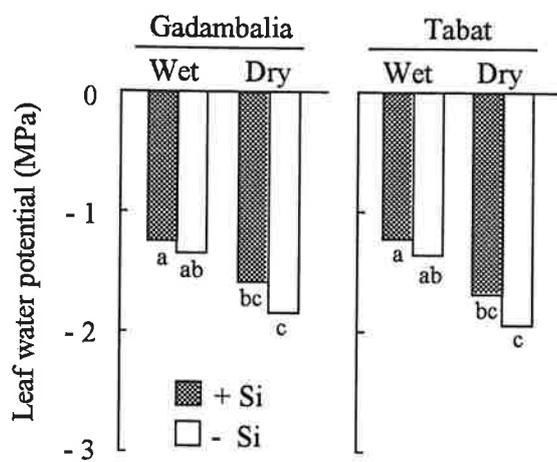


Figure 2-6. Effects of silicon application and dry treatment on leaf water potential. Leaf water potential was measured at 46 day-after-sowing (DAS) with the same leaves for photosynthetic measurement. Data are means of three replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

## 考察

ケイ素は土壤中に酸素に次いで多量に存在する元素である。しかし、ケイ素の多くは難溶性の化合物として存在しており、作物が利用できる形のケイ酸は少ない。本実験において十分な量の吸収可能な形態のケイ酸をソルガム根圏に供給した結果、ソルガムはより多くのケイ酸を吸収した (Table 2-1)。+Si/wet 区と-Si/wet 区との間で乾物重に差異が認められなかったことから、湿潤条件下ではケイ酸は成育に影響を及ぼさず、さらに、-Si 区に対してカリウムとともに施用された塩素には、ソルガムの成育を抑制する作用はなかったことが示唆された。本研究では、ケイ酸を付加的に施用することで、水ストレス条件下の乾物生産量が増加することが見出された (Tables 2-2 and 2-3, Figure 2-1)。このように、湿潤条件ではケイ酸施用の影響がみられず、水ストレス条件下でのみ特異的にケイ酸施用効果が認められたことから、ケイ酸は作物の乾物生産に関わる諸要因の中でも、特に水ストレス条件下におかれた場合に顕在化してくる要因に影響を及ぼしていることが示唆された。以下では、ケイ酸がどのような機構を介して乾物生産力の改善に貢献しているのかを検討する。

水ストレス条件下では、ケイ酸施用によって乾物重が増加した (Tables 2-2 and 2-3)。成長解析の結果、この乾物重の増加は、+Si/dry 区の RGR が-Si/dry 区に比較して高いことに起因していた (Table 2-4)。そして高い RGR は高い NAR によるものであった (Table 2-4)。-Si/dry 区では+Si/dry 区に比較して LAR が高かったが、この LAR の増加は乾物生産量には影響を及ぼしていなかった。

Passioura (1977) によれば、植物の乾物生産量は水利用効率と水消費量（蒸散量）の積で決定される。本章では、両品種ともに土壌乾燥によって水利用効率が向上したが、湿潤区および乾燥区にかかわらず、ケイ酸施用が水利用効率に及ぼす影響は認められなかった (Figure 2-4)。このことは、+Si/dry 区で観察された乾物生産量の増加が、水利用効率ではなく水消費量の増加に起因していたことを示唆している。すなわち、+Si 区では水ストレス条件下でも気孔コンダクタンスが高かったため、蒸散速度と光合成速度が高く維持されていたと考えられた (Figures 2-2 and 2-3)。気孔コンダクタンスは主に葉身の水分状態に依存するため、以下ではケイ酸施用がどのように気孔コンダクタンスに影響を及ぼしたのか検討した。

正午付近の時間帯における+Si/dry 区の蒸散速度は-Si/dry 区のそれに比較して高かった (Figures 2-2, 2-3 and 2-5, Table 2-5)。-Si/dry 区における葉身の水ポテンシャルは、日中およそ-2.0 MPa まで低下した (Figure 2-6)。ソルガムにおいては葉身水ポテンシャルが-2.0 MPa 付近まで低下すると気孔閉鎖が起こる (辻ら 2003)。本実験では+Si/dry 区の葉身水ポテンシャルは-Si/dry 区より高くなる傾向を示した (Figure 2-6)。このことは、+Si/dry 区では、水ストレス条件下でも日中の高い蒸散要求に見合った吸水が行われていたことを示唆しており、これが葉身水ポテンシャルの極端な低下と、それに伴って生じる気孔閉鎖を抑制していたと考えられた。すなわち、+Si/dry 区で観察された高い気孔コンダクタンスと蒸散速度は、吸水速度の上昇に起因していたことが示唆された。吸水速度の上昇をもたらした要因の一つとしては、S/R 比が低かったことが挙げられる (Tables 2-2 and 2-3)。+Si/dry 区における S/R 比の低下により、葉面積当たりの根表面

積が増加した可能性があり、土壌乾燥による吸水の低下が補償されたであろうと考えられた (Sperry et al. 2002)。また、ある種の栄養塩類の施用は植物体中の水輸送経路における通水抵抗に影響を与えることが知られており (Passioura 1988)、本実験でもケイ酸施用が通水抵抗の増加を抑制して吸水に影響を与えていた可能性も考えられる。水ストレス条件下に特異的な、このようなケイ酸施用効果の機作を明らかにするためには、さらなる生理生態的な研究が必要である。

ケイ酸施用により蒸散速度が上昇した (Figure 2-2, 2-3 and 2-5, Table 2-5) という本実験の結果は、既往の報告と一致しない。既往の報告においては、イネに対するケイ酸施用は、表皮組織におけるクチクラ-シリカ二重層の形成を介して葉身からの蒸散を減少させ、葉身水ポテンシャルを高く維持すると考えられている (吉田 1965, 間藤ら 1991)。本実験においても、ケイ酸施用によってクチクラ-シリカ二重層が形成され、クチクラ蒸散が抑制されていた可能性は考えられる。しかしながら、湿性植物であるイネに比較して、乾燥地原産のソルガムではクチクラ層がもともと発達しているため、クチクラ蒸散が葉身からの総蒸散量に及ぼす影響は小さかったと考えられる。そのため、クチクラ蒸散の減少は、ケイ酸施用による吸水促進に起因する気孔蒸散の増加によって打ち消されたと考えられる。

本実験では耐乾性の異なる二品種のソルガムを供試したが、土壌水ストレスに対する応答には、S/R 比を除き、明瞭な差異が認められなかった (Tables 2-2 and 2-3,  $P < 0.01$ )。Salih et al. (1999), Tsuji et al. (2001) および Tsuji et al. (2003) は同じ二品種のソルガムについて、水ストレス条件に対する生理的および形態的な応答の差異を調査した。圃場条

件下で、あるいは容積の大きい根箱を用いて行われた彼らの研究結果によれば、両品種間の耐乾性の差異は主に土壌深層からの吸水量に起因することが示唆されている。本実験においては、実験に用いたポットの容積が比較的小さく、根圏が制限されていたために、根系の特性に起因する差異は打ち消され、両品種とも利用可能な水の量は同じであった。そのため、本実験においては水ストレス条件下での乾物生産に品種間差異が認められなかったと考えられる。本実験において唯一観察された品種間差異は S/R 比の差異であった。Tabat よりも Gadambalia で S/R 比が大きかったことから、Gadambalia は Tabat に比較して葉面積あたりの根表面積が小さかったであろう (Tables 2-2 and 2-3)。蒸散速度は両品種においてほぼ同じであった (Table 2-5) ことから、Gadambalia では単位根表面積あたりの吸水能力が Tabat よりも高いと考えられる。ケイ酸施用に対する応答については、品種間差異は明確ではなかった。しかしながら、水ストレス条件下での乾物生産を増加させるというケイ酸施用効果は品種に関わらず認められた (Tables 2-2 and 2-3)。このことは、様々なソルガム品種において、水ストレス条件下での乾物生産の増加を図る上で、ケイ酸の施用が有効であることを示唆している。

## 摘要

スーダン原産のソルガム 2 品種（耐乾性品種 Gadambalia, 乾燥感受性品種 Tabat）を砂耕栽培し、土壌乾燥ストレスとケイ酸施用の有無が両者の成育に及ぼす影響について調査した。これらの条件に対する 2 品種の反応には差異はなく、以下の通りであった。すなわち、土壌乾燥ストレス条件下では、ケイ酸施用個体は無施用個体に比べ、ストレスによる乾物生産量の減少が軽減された。一方、土壌乾燥ストレスのない条件下では、ケイ酸の施用効果は全く認められなかった。土壌乾燥ストレス条件下では、ケイ酸施用個体は無施用個体に比べて地上部/地下部比が低く、根の成育が促進された。また、ケイ酸施用個体は土壌乾燥ストレス条件下でも気孔コンダクタンスが高く維持され、ストレスによる光合成速度および蒸散速度の低下が少なかった。水利用率については、ケイ酸施用の有無による差異は認められなかった。蒸散速度と土壌水ポテンシャルの日変化から、ケイ酸施用個体は無施用個体が吸水困難な土壌水ポテンシャル条件下においても吸水できることが判明した。これらの結果から、ケイ酸にはソルガムの吸水能力を向上させることを通じて、土壌乾燥ストレスによる乾物生産能力の低下を軽減する効果があることが示唆された。

### 第3章 浸透圧ストレス条件下におけるソルガムの蒸散速度, 通水抵抗および吸水速度 に及ぼすケイ酸施用の影響

植物の蒸散速度は一義的には葉内-大気間の水蒸気の拡散速度によって規定される (Kramer and Boyer 1995). ただし, 植物の蒸散流は土壌-植物-大気連続体 (Soil-Plant-Atmosphere Continuum, SPAC) を経由するため, 土壌や植物体をめぐる水の流れに対する抵抗によっても規定されるという側面がある. 実際, SPAC 中の水の流れに対する通水抵抗が植物体中に存在し, 根系においてその抵抗が高いことが指摘されている (平沢 2001). 特に, 強還元状態や酸素欠乏など, 根圏の環境が好適でない条件下では植物体の抵抗が大きくなる (Passioura 1988).

前章では, 水ストレスに曝されたソルガムにケイ酸を施用することによって, 葉身の水欠乏程度が緩和されるとともに蒸散速度や気孔コンダクタンスが維持され, 乾物生産能力の低下が軽減されることを示した. ここで, ソルガムの乾物重を増加させるケイ酸の施用効果が, 水ストレスに曝された場合にのみ観察されたことは注目すべきである. このことは, 水ストレス条件下においてソルガムの成長を律速する要因, すなわち地上部に対する水の供給速度がケイ酸施用によって改善されることで, 乾物生産速度が高く維持されることを示唆している. ケイ酸を施用したソルガムでは, ケイ酸を施用しなかった個体が吸水できないほど乾燥した土壌においても吸水が可能であったことから, 水ストレス条件下における乾物生産の律速要因となる吸水能力がケイ酸によって向上すると考えられた.

仮に、植物体をめぐる蒸散フラックス ( $F$ ) が定常状態にあるとすれば、葉身と培地の水ポテンシャル差 (それぞれ  $\psi_L$  と  $\psi_s$ ) が  $F$  を駆動する推進力 (driving force) となり、そのときの  $F$  を次式のように表すことができる。すなわち、

$$F = \frac{\psi_s - \psi_L}{R} \quad (3-1)$$

ここで、 $R$  は土壌から葉身までの水輸送経路における通水抵抗を示す。特に水耕栽培系では、土壌から根表面までの水移動における抵抗が無視できるため、 $R$  は植物体中の全抵抗に等しくなる。この  $R$  を比較することで、異なる植物間で植物体中の水の通りやすさを比較することができる (Hirasawa and Ishihara 1991, Tyree 2003)。一方、蒸散による水分損失速度と吸水速度の不均衡が生じる場合においては、葉身の水ポテンシャルが徐々に低下する。ケイ酸にソルガムの吸水能力を高める効果があるとすれば、水ストレス条件下において通水抵抗値が低く維持されていた可能性が考えられる。

そこで本章では、ケイ酸施用が浸透圧ストレス条件下に成育するソルガムに及ぼす影響を、特に通水抵抗と吸水能力の観点から検討した。加えて、第2章の考察において取り上げた、葉身からの水損失におけるクチクラ蒸散の影響についても考察を行った。

## 材料および方法

### 1. 植物材料

本章で行った一連の実験では、植物試料として第2章で用いた耐乾性ソルガム品種 *Gadambalia* を供試した。

## 2. 浸透圧ストレス条件下におけるソルガムの通水抵抗

### 1) 栽培条件

Gadambalia の種子を暗黒条件下、30℃で 20 時間催芽した後、播種後 3 日目に、1/4 強度に調製した Hoagland and Arnon 水耕液をプラスチックポット（容積 3 l）に満たし、温室内で栽培した。ポットあたり 3 個体とした。播種後 9 日目に 1/2 強度、12 日目に標準強度となるように段階的に水耕液の強度を調節した。播種後 16 日目に幼植物を人工気象室（type GC-A, Fuji Electric Co. Ltd., 東京）へ移動した。人工気象室は温度および相対湿度をそれぞれ日中 28℃, 40%, 夜間 23℃, 50%とした。日長 14 時間、草冠上部における光合成有効光量子密度は約  $450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とした。

### 2) ケイ酸処理および浸透圧ストレス処理

播種後 9 日目から水耕液中のケイ酸の濃度を 0, 2.5, 12.5, 25, 50 ppm の 5 段階に調節した。ケイ酸濃度の調整は奥田と高橋（1961）の方法に従い、以下の通りに行った。まず、ケイ酸ナトリウム溶液（和光純薬工業株式会社、大阪）を蒸留水で希釈し、次いで、陽イオン交換樹脂（アンバーライト IR 120B, オルガノ株式会社、東京）を充填したカラムを通過させてナトリウムイオンを除去した。その後直ちに蒸留水で希釈し、所定の濃度となるように各処理区の水耕液に添加した。

播種後 15 日目から、ポリエチレングリコール 6000（PEG 6000）（和光純薬工業株式会社、大阪）を水耕液に混合して幼植物に高浸透圧ストレスを与えた。浸透圧ストレス区では、播種後 18 日目までとそれ以降の水耕液の水ポテンシャルを、それぞれ -0.4 MPa および -0.6 MPa とした。対照区では、水耕液に PEG 6000 を加えなかった。各処理区に

において、各ケイ酸濃度ごとに3ポットずつ反復を設けた。

### 3) 光合成速度、蒸散速度および通水抵抗の測定

播種後30日目の照明点灯前にクチクラ蒸散速度 ( $T_c$ ) を、また、照明点灯後6-10時間における光合成速度 ( $P_N$ )、気孔コンダクタンス ( $g_s$ )、蒸散速度 ( $T_i$ ) を携帯型光合成蒸散速度測定装置 (LI-6400, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) を用いて測定した。測定は、最上位展開葉を対象として行った。播種後31日目にケイ酸濃度0 および50 ppm 区のそれぞれにおいて、蒸散速度 ( $T_i$ ) と葉身水ポテンシャルとをそれぞれ測定し、(3-1) 式から植物体の全通水抵抗を算出した。水耕液の溶質濃度は極めて低いため、通水抵抗の計算では、対照区の水耕液の水ポテンシャル  $\psi_L$  を0と仮定した。また、水ポテンシャルの測定に供した葉身から10 cm<sup>2</sup> のリーフディスクを採取し、葉身のワックス濃度の測定に供した。ワックス濃度の測定は Barnes et al. (1996) の方法に従った。すなわち、まず、リーフディスク10 cm<sup>2</sup> をクロロホルム10 ml に60秒間浸漬させ、ワックスを抽出した。次いで、アドバンテック No.6 濾紙を用いて抽出液を濾過し、減圧下でクロロホルムを完全に蒸発させた。蒸発前後の抽出液重量の変化から葉面積あたりワックス濃度を算出した。ワックス濃度の測定後、幼植物体を収穫し、80°Cで72時間以上乾燥して乾物重を算出した。これらの測定での反復は3とした。

### 3. 浸透圧ストレス条件下におけるソルガムの水収支

#### 1) 栽培条件

Gadambalia 種子を30°C、暗黒条件下で20時間催芽し、播種後4日目に、人工気象室内に移動し、前述の通りに水耕栽培を行った。人工気象室は温度および相対湿度をそれ

ぞれ日中 26°C, 30%, 夜間 20°C, 40%とした。日長 16 時間, 草冠における光合成有効光量子密度は約  $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とした。

## 2) ケイ酸処理および浸透圧ストレス処理

播種後 11 日目から, 水耕液中ケイ酸濃度を 25 ppm に調整したケイ酸施用区と, 0 ppm としたケイ酸無施用区との 2 処理区を設けた。また同時に, 両処理区において, 水耕液の水ポテンシャルを 3 段階に調整した。すなわち, PEG 6000 を水耕液に混合して水耕液の水ポテンシャルを -0.2 および -0.4 MPa に調整した 2 処理区と, PEG 6000 を加えなかった対照区との, 計 3 処理区を設けた。

## 3) 蒸散速度, 吸水速度および水収支

播種後 17 から 21 日目にかけて, 各処理区からそれぞれ 4 個体を取り出し, 栽培時と同じ組成の水耕液を満たしたポリエチレン容器 (容積 500 ml) に移植した。2 つの天秤を用いて以下のように蒸散および吸水速度を測定した。すなわち, Figure 3-1 に示したように, 水耕液および植物体の重量変化をそれぞれ 1 分間隔で約 70 分間測定し, 以下の式を用いて個体当たりの蒸散速度 (T) および吸水速度 (U) を算出した (上野ら 1999)。

$$U = A_t - A_{t+1}$$

$$T = A_t + B_t - (A_{t+1} + B_{t+1})$$

ただし,  $A_t$  および  $B_t$  は, 時間  $t$  における天秤の目盛りを表す (Figure 3-1)。測定時は植物油により水耕液表面からの蒸発を防ぐとともに, アクリル板で測定システムを覆って人工気象室内の風による影響を回避した。蒸散速度および吸水速度はいずれも測定開始後約 30 分でほぼ安定した傾向を示した。測定終了直後に植物体を収穫して葉面積およ

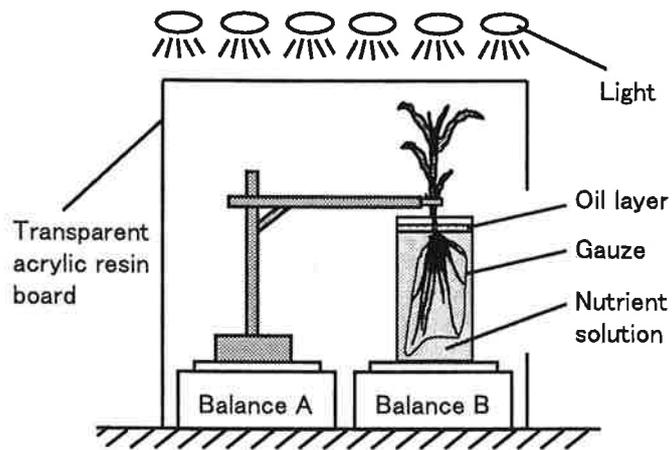


Figure 3-1. Schematic design of the measurement system with two balances for the determination of transpiration and water uptake.

び根長を測定した。蒸散速度および吸水速度は単位葉面積あたりで表した。播種後 23 日目に各処理区から残りの幼植物体を収穫し、地上部乾物重、葉面積および根長を測定した。各測定とも 4 反復とした。

#### 4. 統計解析

各測定結果は二元配置分散分析および最少有意差法により統計的に解析した。

### 結果

#### 1. 光合成速度、蒸散速度および水ポテンシャルに及ぼすケイ酸施用の影響

ケイ酸施用は浸透圧ストレス条件下のソルガム乾物重を増加させた (Table 3-1)。またその効果は、水耕液中ケイ酸濃度の増加に伴って明確となった (Figure 3-2, Table 3-1)。また、浸透圧ストレスに曝されなかった場合には、ケイ酸施用効果が認められなかった。日中に測定した光合成速度、蒸散速度および気孔コンダクタンスは乾物重と同様の傾向を示したが、ケイ酸濃度 25 ppm 以上で頭打ちになる傾向がみられた (Figure 3-3)。また、ケイ酸濃度にかかわらず、光合成速度と気孔コンダクタンスとの関係性は常に一定であった (Figure 3-4)。本章において日中に測定した葉身水ポテンシャルは約-0.5 から -1.5 MPa であったが、この水ポテンシャルの範囲では、葉身水ポテンシャルと気孔コンダクタンスとの関係性にケイ酸施用の影響は認められなかった (Figure 3-5)。

#### 2. ケイ酸が通水抵抗におよぼす影響

水耕液中ケイ酸濃度 0 および 50 ppm 区において、日中測定した葉身水ポテンシャル

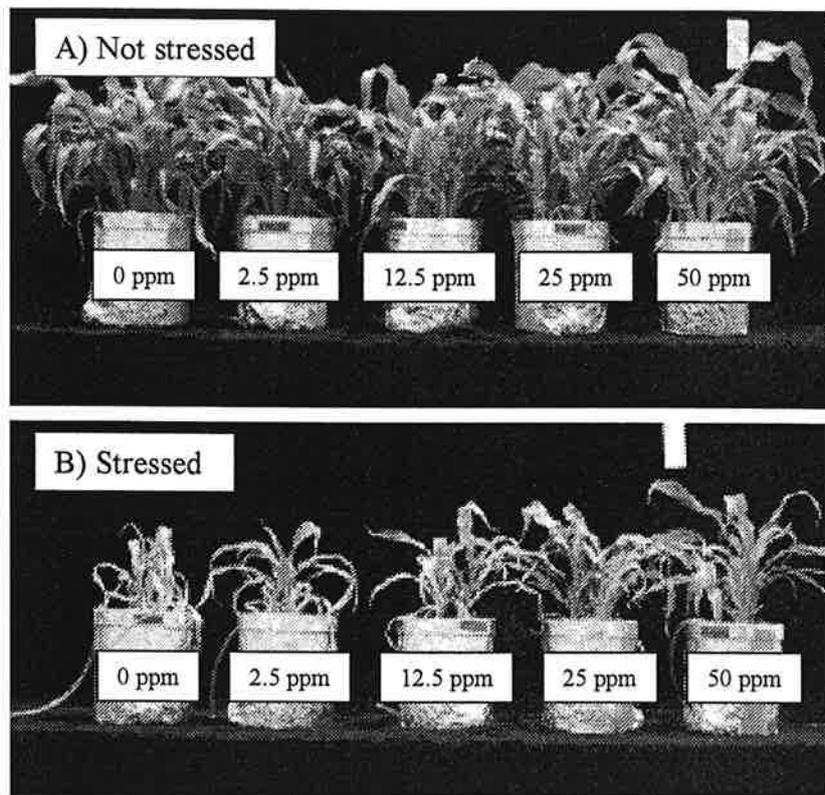


Figure 3-2. Effects of different levels of silicon in culture solution and osmotic stress on the growth of sorghum. A) Control and B) osmotic stress treatment. The values in the boxes in both photos represent the silicon concentration in culture solution.

Table 3-1. Effects of different levels of silicon in culture solution and osmotic stress treatment on the shoot and root dry weight of solution culture-grown sorghum.

Silicon concentration in culture solution (ppm)	Shoot dry weight (g)		Root dry weight (g)	
	Not stressed	Stressed	Not stressed	Stressed
0	4.15 <sup>a 1)</sup>	0.90 <sup>a</sup>	1.33 <sup>a</sup>	0.25 <sup>a</sup>
2.5	3.57 <sup>a</sup>	0.72 <sup>a</sup>	1.25 <sup>a</sup>	0.20 <sup>a</sup>
12.5	4.21 <sup>a</sup>	1.18 <sup>ab</sup>	1.14 <sup>a</sup>	0.30 <sup>ab</sup>
25	4.61 <sup>a</sup>	1.62 <sup>bc</sup>	1.40 <sup>a</sup>	0.44 <sup>bc</sup>
50	4.69 <sup>a</sup>	1.76 <sup>c</sup>	1.36 <sup>a</sup>	0.45 <sup>c</sup>
ANOVA	N.S. <sup>2)</sup>	**	N.S.	*

Data are means of three replications.

1); Different alphabets indicate significant differences at 5%.

2); \*\*, \*, N.S.: significant at 1 and 5% levels and not significant, respectively.

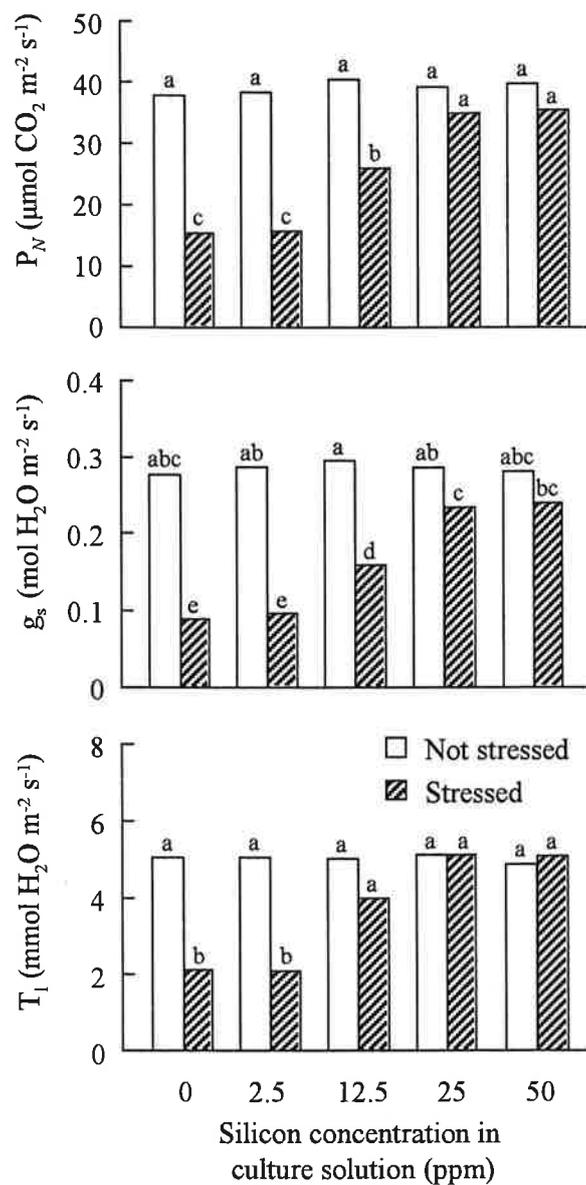


Figure 3-3. Effects of different levels of silicon in culture solution and osmotic stress on net photosynthetic rate ( $P_N$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ) and transpiration rate ( $T_1$ ) of sorghum. Data are means of 3 replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

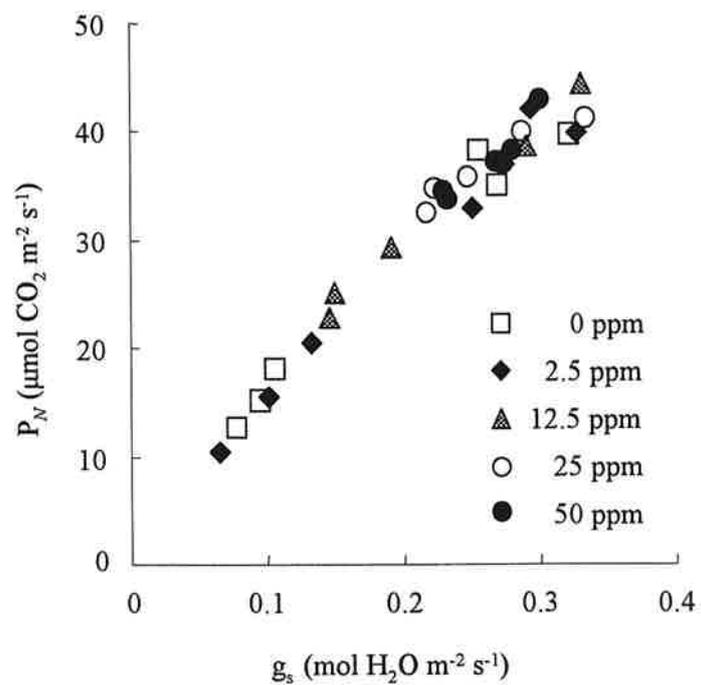


Figure 3-4. Relationship between net photosynthetic rate ( $P_N$ ) and stomatal conductance( $g_s$ ) of sorghum grown with different levels of silicon application.

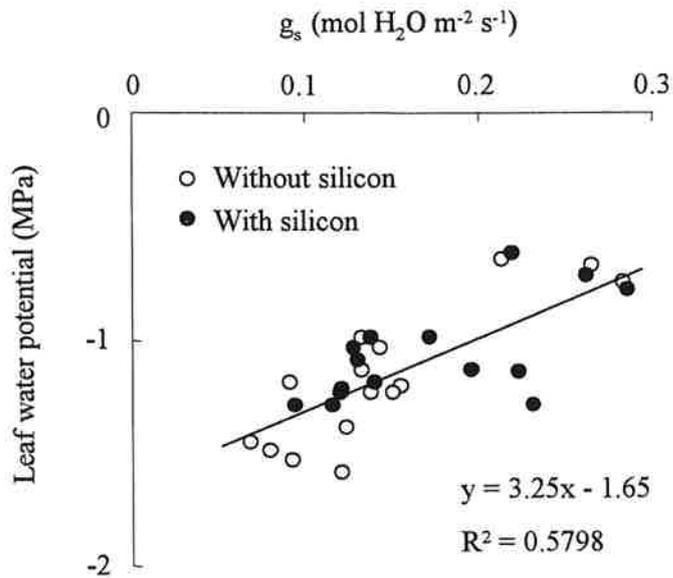


Figure 3-5. Relationship between stomatal conductance ( $g_s$ ) and leaf water potential of sorghum. Data were from Experiment 1; sorghum grown with (50 ppm) or without (0 ppm) silicon, and Experiment 2; sorghum grown with (25 ppm) or without (0 ppm) silicon. Data from sorghum grown without silicon are represented by open circles (○) and sorghum grown with silicon were represented by closed circle (●).

は、浸透圧ストレスに曝されたことで低下したが、50 ppm 区では低下の程度が小さかった (Figure 3-6)。また、対照区では有意な差異は認められなかった。(3-1) 式を用いて算出した通水抵抗は、ケイ酸濃度 0 ppm 区では浸透圧ストレスによって増加した。対照的に、50 ppm 区ではストレス条件下でも対照区と同程度の値を維持していた (Figure 3-7)。

### 3. ケイ酸が水収支におよぼす影響

葉面積あたりの吸水速度および蒸散速度の経時変化を Figure 3-8 に示した。絶対値で比較した場合、ケイ酸施用の有無にかかわらず、浸透圧ストレスに曝されることで、吸水および蒸散速度が減少した (Figure 3-8)。また、-0.2 および-0.4 MPa 区では、ケイ酸施用区よりも無施用区において減少の程度が大きかった。経時変化についてみた場合は、吸水速度はいずれの処理区においても常にほぼ一定の値で推移したのに対して、蒸散速度は浸透圧ストレス区において漸減し、最終的に吸水速度と同程度まで減少した後に安定した (Figure 3-8)。吸水速度から蒸散速度を差し引くことで算出した単位葉面積あたりの水収支は、ケイ酸施用区では、測定期間を通してほぼ水収支がゼロ、あるいはわずかに正の値を維持していた (Figure 3-9)。一方で、ケイ酸無施用区では浸透圧ストレス区において、時間の経過とともにゼロに近づいていったが、測定期間の大部分において負の値で推移した。

地上部乾物重および根長にも、吸水および蒸散速度と同様の傾向がみられた (Figure 3-10)。すなわち、浸透圧ストレス条件下において、ケイ酸施用区では乾物重および根長の減少程度が小さかったのに対し、ケイ酸無施用区では対照区に比較して有意に低下

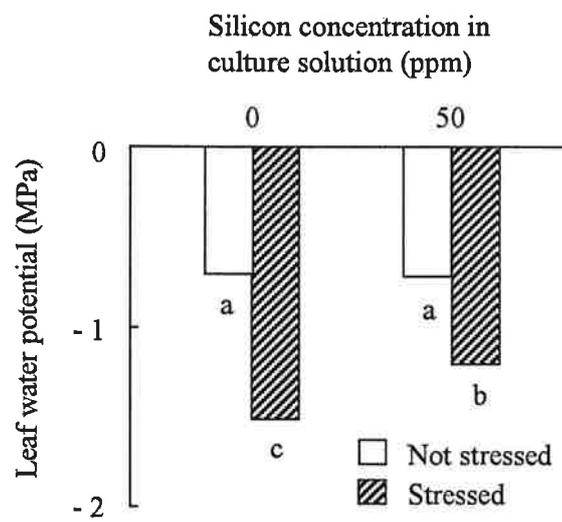


Figure 3-6. Effects of silicon application and osmotic stress on leaf water potential of sorghum. Data are means of three replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

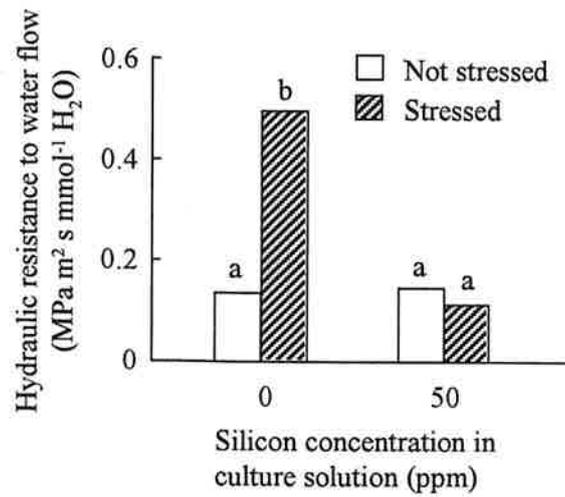


Figure 3-7. Effects of silicon application and osmotic stress on hydraulic resistance to water flow in sorghum. Data are means of three replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

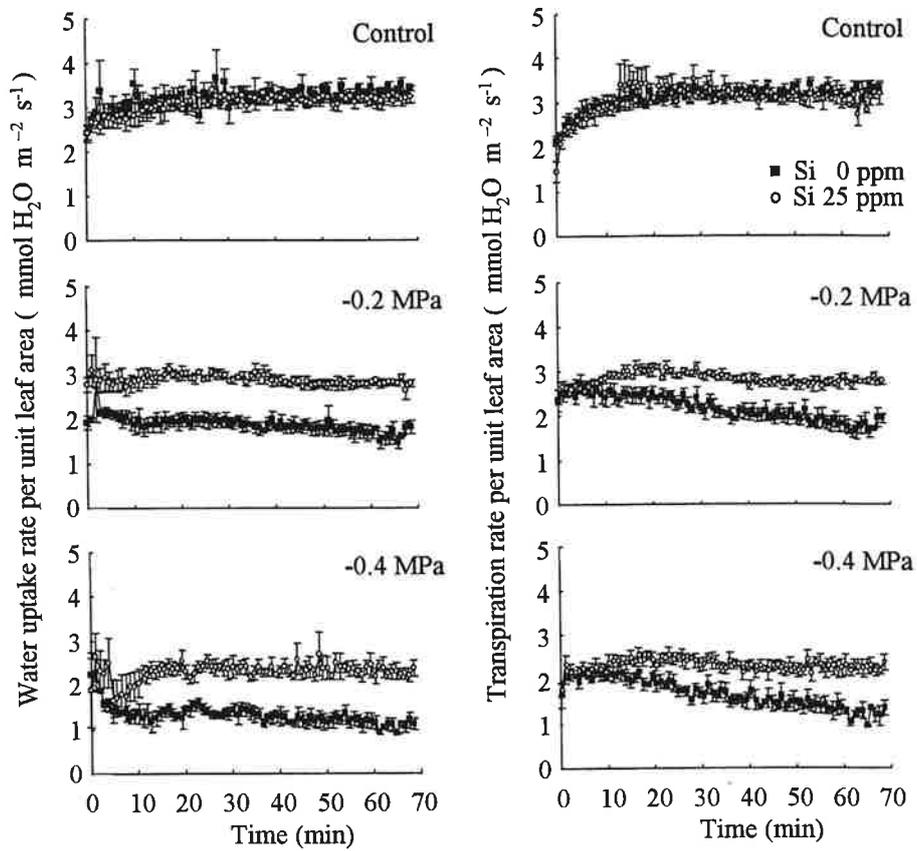


Figure 3-8. Effects of silicon application and osmotic stress on water uptake rate (left) and transpiration rate (right) per unit leaf area of culture-grown sorghum. Data are means  $\pm$  S.E. (n= 4).

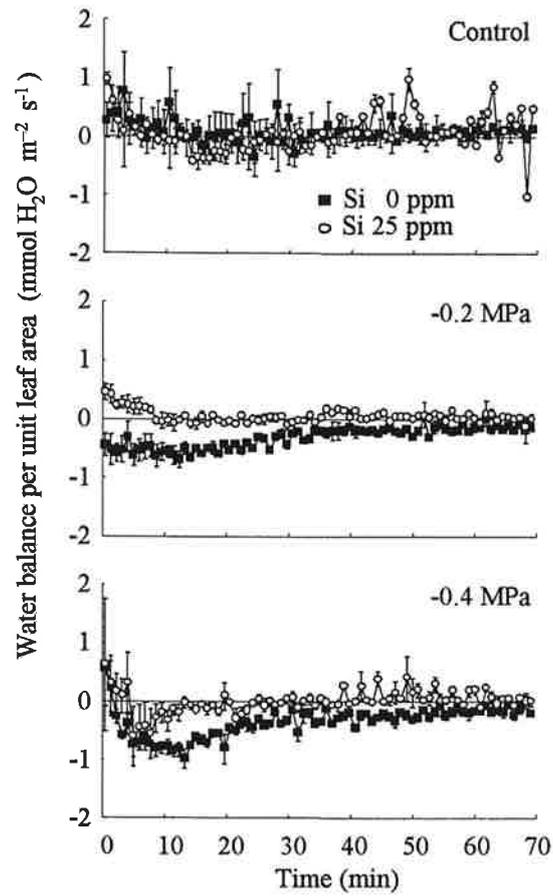


Figure 3-9. Effects of silicon application and osmotic stress on leaf water balance of unit leaf area of culture-grown sorghum. Data are means  $\pm$  S.E. (n= 4).

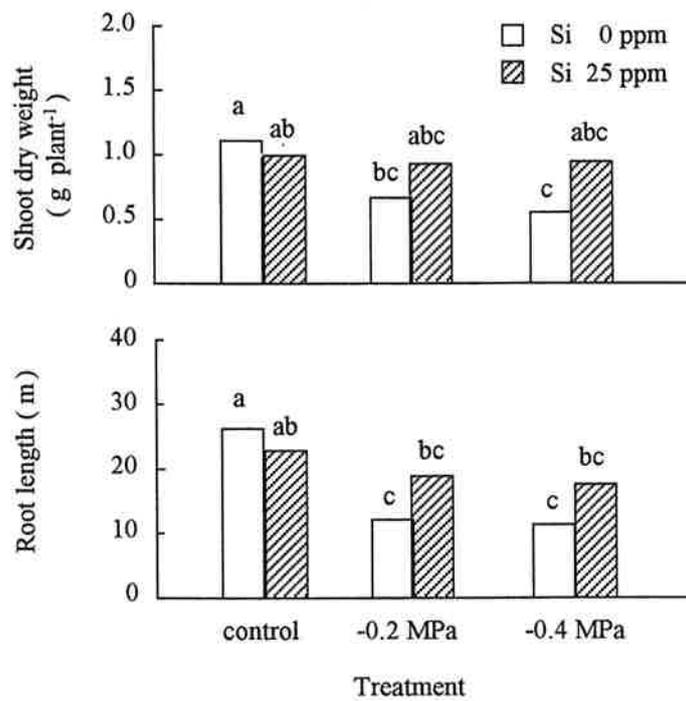


Figure 3-10. Effects of silicon application and osmotic stress on shoot dry weight and root length. Data are means of four replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

した。一方で、葉面積と根長との比には、ケイ酸施用の影響は認められなかった (Figure 3-11)。

#### 4. クチクラ蒸散とワックス濃度

暗黒下で測定したクチクラ蒸散速度は、浸透圧ストレス処理によって有意に減少したが ( $P < 0.001$ )、ケイ酸施用の影響は認められなかった (Table 3-2)。また、日中の蒸散速度に対するクチクラ蒸散速度の割合にも、ケイ酸施用の影響は認められなかった (Table 3-2)。葉身ワックス濃度は、対照区においてのみ、ケイ酸濃度の上昇に伴ってワックス濃度が減少する傾向が認められたが、浸透圧ストレス条件下ではケイ酸施用効果は認められなかった (Figure 3-12)。

### 考察

#### 1. ケイ酸を与えた個体における吸水の特徴

本章で行った水耕実験では、PEG 6000 を水耕液に混合して培地の浸透ポテンシャルを低下させ、ソルガムの吸水速度を低下させた (Figure 3-8, ケイ酸無施用区)。しかしながら、ケイ酸施用区の個体では、最も強い浸透圧ストレスを与えた-0.4 MPa 区でも吸水速度はわずかに低下したに過ぎなかった。なお、水収支の測定を開始した直後には、ケイ酸施用の有無にかかわらず吸水速度が蒸散速度よりも低下した (Figure 3-10)。この一時的な低下は、幼植物体を測定システムへ移植したことで吸水速度が影響を受けたために生じた可能性がある。したがって、以下では測定を開始してから 30 分以降の測

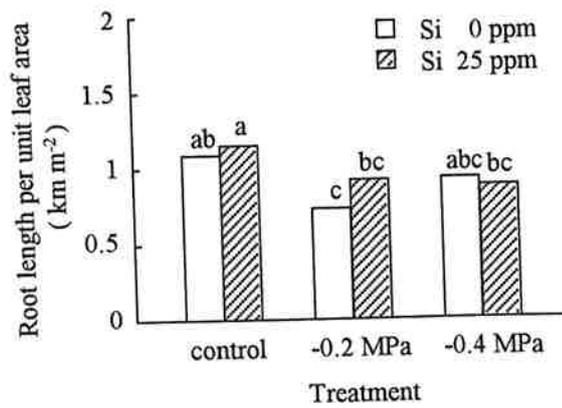


Figure 3-11. Effects of silicon application and osmotic stress on root length per unit leaf area. Data are means of four replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

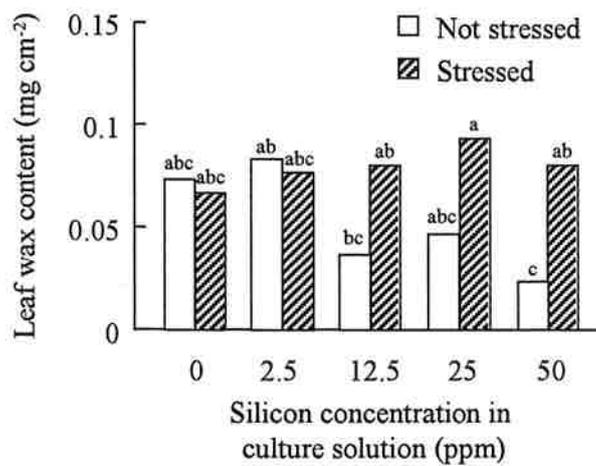


Figure 3-12. Effects of different levels of silicon in culture solution and osmotic stress treatment on leaf wax content of sorghum. Data are means of three replications. Different alphabets indicate significant differences at 5%.

Table 3-2. Effects of different levels of silicon in culture solution and osmotic stress on cuticular transpiration rate ( $T_c$ ) and its ratio (%) with normal transpiration rate ( $T_1$ ).

Silicon concentration in culture solution (ppm)	Not stressed		Stressed	
	$T_c$ (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Ratio with $T_1$ (%)	$T_c$ (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Ratio with $T_1$ (%)
0	0.34	6.71	0.12	5.64
2.5	0.28	5.68	0.06	2.77
12.5	0.28	5.43	0.11	2.65
25	0.46	8.69	0.11	2.09
50	0.39	7.70	0.28	5.96

Data are means of three replications.

定値を対象として議論を進める。ケイ酸を施用した個体では、吸水および蒸散速度のいずれもほぼ一定の値で推移した。それに対してケイ酸無施用個体では、吸水速度はケイ酸施用区に比べて低い水準で推移し、かつ蒸散速度は吸水速度と同程度になるまで漸減した (Figure 3-8)。このことは、ケイ酸施用区では蒸散速度に見合った吸水が可能であったのに対して、無施用区の個体では蒸散速度に見合った吸水速度が得られず、結果として、気孔閉鎖により蒸散速度を減少させ、吸水速度とのつり合いを保とうとしたことを意味している。また、本章で行った実験では、ケイ酸施用によって葉面積あたりの根長に差異は認められなかった (Figure 3-11)。したがって、ケイ酸処理によって吸水速度が高まった原因は、根長、あるいは根の表面積の拡大ではなく、根の表面積あたりの吸水速度の上昇にあったといえる。

(3-1) 式より、根の表面積あたりの吸水速度は蒸散流に対する推進力と通水抵抗とによって規定される。蒸散流の推進力は培地と葉身との水ポテンシャル差異によって与えられる。ケイ酸施用区の個体は無施用区の個体に比べて葉身の水ポテンシャルが高かった (Figure 3-6)。かつ、ケイ酸施用区と無施用区とでは培地の水ポテンシャルが等しいことから、推進力自体はケイ酸無施用区においても大きく、推進力の違いによって吸水速度の違いを説明することはできない。一方、ケイ酸無施用区の個体では、浸透圧ストレスによって通水抵抗が有意に増加したのに対し、施用区では通水抵抗が対照区と同程度に維持されていた (Figure 3-7)。すなわち、ケイ酸を施用することによって植物組織をめぐる蒸散流に対する抵抗が小さく維持され、吸水能力が高く維持されることが明らかとなった。

## 2. ケイ酸施用による乾物重増加の原因

前章でも観察されたように、吸水を制限する要因がない対照区においては乾物重におけるケイ酸施用の効果が認められなかったのに対し、ストレスを与えた個体ではケイ酸を施用することによって光合成速度や乾物重が増加した (Figures 3-2 and 3-3, Table 3-1). 加えて、ケイ酸施用区の葉身水ポテンシャルは無施用区と比べて有意に高く維持された (Figure 3-6). 土壌乾燥条件下や高浸透圧ストレス条件下では、根系から地上部への水供給速度が成育の律速要因となる. 葉身の蒸散要求に見合った水供給が行われない場合、葉身水ポテンシャルの低下とそれに起因する気孔閉鎖が生じる. 気孔の閉鎖は葉肉細胞への二酸化炭素の拡散を制限することで光合成速度の低下をもたらす. 然るに、前述した、ケイ酸施用による吸水能力の向上は、水供給の制限を緩和することで、気孔閉鎖の抑制および光合成の維持に寄与すると考えられる. このことは、気孔コンダクタンスおよび光合成速度がケイ酸施用に応答して増加したことからも示唆される (Figure 3-3). 一方、植物の乾物生産速度は炭素の同化速度によっても規定される. 浸透圧ストレスの有無や水耕液中のケイ酸濃度に関係なく光合成速度と気孔コンダクタンスをプロットしたところ、両パラメータの間には、極めて密接な正の相関関係が認められた (Figure 3-4). このことは、気孔コンダクタンスが同程度であれば、葉身の同化速度も同程度であること、すなわち、ケイ酸施用によって葉身の同化速度は直接的に影響を受けないことを示している. 同様に、水ポテンシャルに対する気孔コンダクタンスの値にはケイ酸施用の有無による差異が認められなかったことから、ケイ酸施用には、葉身の水ポテンシャルが低下しても気孔コンダクタンスを低下しにくくするような生理的作用がある

とは考えられなかった。したがって、ケイ酸の施用でソルガムの耐乾性が高まる理由のひとつは、植物の吸水能力の向上によって乾燥ストレスによる水欠乏を緩和し、気孔コンダクタンス、さらには光合成速度が高く維持されるためであると結論づけられる。その過程において、ケイ酸が有する、植物組織の通水抵抗を低く維持する作用が貢献していると考えられる。

### 3. クチクラ蒸散の抑制効果

イネを用いた既往の報告（間藤ら 1991, 吉田 1965）で示されたような、ケイ酸施用によるクチクラ蒸散抑制効果は、ソルガムにおいては認められなかった（Table 3-2）。前章で考察したように、ソルガムは湿性植物のイネに比較してクチクラ層が発達しており、クチクラ-シリカ二重層の影響は小さいと考えられる。実際に本章において測定したソルガムのクチクラ蒸散速度は、日中の蒸散速度の約 2-9%程度であり、また、ケイ酸施用の影響は認められなかった（Table 3-2）。一方、既往の報告では、ケイ酸無施用のイネ、およびケイ酸施用したイネにおいて、クチクラ蒸散速度の割合はそれぞれ約 39%および 25%であった（間藤ら 1991）。葉身表皮のワックス濃度もクチクラ蒸散に影響することが示唆されているが（O'Toole et al. 1979）、浸透圧ストレス区においてはケイ酸施用の影響は認められなかった（Figure 3-12）。これらのことは、ソルガムへのケイ酸施用は、イネとは異なるメカニズム、すなわち前述したような吸水能力の向上をもたらすことによって、葉身水ポテンシャルの維持に貢献していることを示している。

## 摘要

水耕栽培したソルガムに PEG 6000 を用いて浸透圧ストレスを与え、光合成、蒸散、吸水および水収支の観点からケイ酸施用効果を調査した。浸透圧ストレス下ではケイ酸施用によってストレスによる乾物重の減少が、ケイ酸施用濃度に依存して軽減された。一方で、浸透圧ストレスを与えなかった場合にはケイ酸施用の影響はみられなかった。光合成速度は気孔コンダクタンスに比例し、また、気孔コンダクタンスは葉身水ポテンシャルに依存していた。この関係性は、ケイ酸の有無によって変化しなかった。ケイ酸施用区では光合成速度、気孔コンダクタンスが無施用区に比較して高かったが、それには、イネなどで知られているクチクラ蒸散の抑制ではなく、吸水の促進による葉身水ポテンシャルの維持が関与していると考えられた。ケイ酸施用区と無施用区とで通水抵抗を比較した結果、浸透圧ストレス条件下において、ケイ酸施用区ではストレス誘導性の通水抵抗の増加が抑制されていたことが示された。吸水および蒸散速度の経時変化の挙動を調査した結果、ケイ酸施用区では無施用区に比較して、ストレス条件下でも吸水および蒸散速度の低下程度が小さかった。蒸散速度は吸水速度に見合うように推移したことから、葉身水分ポテンシャルに影響していた主要因は吸水速度であったことが示唆された。これらの結果から、浸透圧ストレス条件下におけるソルガムの成育がケイ酸施用によって促進されたのは、吸水能力の向上による葉身水ポテンシャルの維持に起因すること、および、吸水能力の向上には浸透圧ストレス下での通水抵抗増加の抑制が関与していることが示唆された。

#### 第 4 章 ソルガム根の伸長成長と通導組織の保護機能にかかわる細胞壁の物理的特性に及

##### ぼすケイ酸施用の影響

第 2 章において、乾燥ストレス条件下では、ケイ酸施用個体は無施用個体よりも S/R 比が低く、発達した根系を有していた。第 1 章で述べたように、砂耕栽培条件下では、通水性を改善するよりも根長密度の増加によって根表面 - 土壌間の水の移動抵抗を減少させる方が、効率的に吸水量を増加させることができる。近年 Hossain et al. (2002a, 2002b) は、イネに対するケイ酸施用が、葉身基部の細胞伸長帯において細胞壁伸展性を増加させ、葉身の伸長促進に寄与していることを報告した。また、loblolly pine の葉身においても、ケイ酸施用により細胞壁伸展性が増加することが示されている (Emadian and Newton 1989)。細胞の伸長成長は、以下に示す Lockhart (1965) の式で表すことができる。

$$\frac{dV}{dt} = m(\psi_p - Y) \quad (4-1)$$

ただし、 $V$  は細胞の体積、 $t$  は時間、 $m$  は伸展性係数 (細胞壁伸展性)、 $\psi_p$  は細胞の膨圧、 $Y$  は細胞壁が可塑的に伸展するための膨圧の閾値 (降伏圧) であり、常に  $\psi_p > Y$  である (Hsiao and Xu 2000, Mohr and Schopfer 1992)。すなわち、単位時間あたりの細胞体積の増加 (左辺) は細胞壁伸展性、膨圧および降伏圧の関数で表され、膨圧が降伏圧を上回った場合に、細胞壁伸展性に応じた伸長成長が生じる。乾燥ストレス条件下では細胞の膨圧が低下することで根の伸長成長が制限されるため、細胞壁伸展性の増加が根の伸長成長において重要な役割を果たす (平沢 2001, Wu and Cosgrove 2000)。しか

しながら、過去に根の細胞壁伸展性に及ぼすケイ酸施用の影響を調査した報告は見当たらない。

一方、内皮 ITW におけるケイ酸沈着については、第 1 章で述べたように解剖学的観点から詳細な研究が行われてきた (Lux et al. 2003, Figure 4-1)。内皮組織は特に肥厚した細胞壁を持ち、根の放射方向の水移動において主要な通水抵抗を形成するとともに、中心柱内の通水組織を保護する機能を持つ。そのため、内皮 ITW におけるケイ酸沈着は内皮組織の機械的補強を通じて、土壌乾燥による物理的損傷から通導組織を保護している可能性が示唆されている (Lux et al. 2002)。通導組織の損傷によって通水機能が失われることは、乾燥ストレス条件下において致命的であり、ケイ酸沈着による機械的補強は通水機能の維持において重要である。しかしながら、ケイ酸沈着による機械的補強を物理的な裏づけを持って証明した報告は見当たらない。

以上の観点から、本章では、根の伸長成長の促進、および通導組織の保護のそれぞれの要因に対するケイ酸施用効果を、細胞壁の物理性に焦点を当てて検証することを目的とした。

## 材料および方法

### 1. 植物材料および栽培条件

本章で行った実験では、植物試料として第 2 章で用いた耐乾性ソルガム品種 *Gadambalia* を供試した。*Gadambalia* の種子を暗黒条件下、27°C で 24 時間催芽した。播

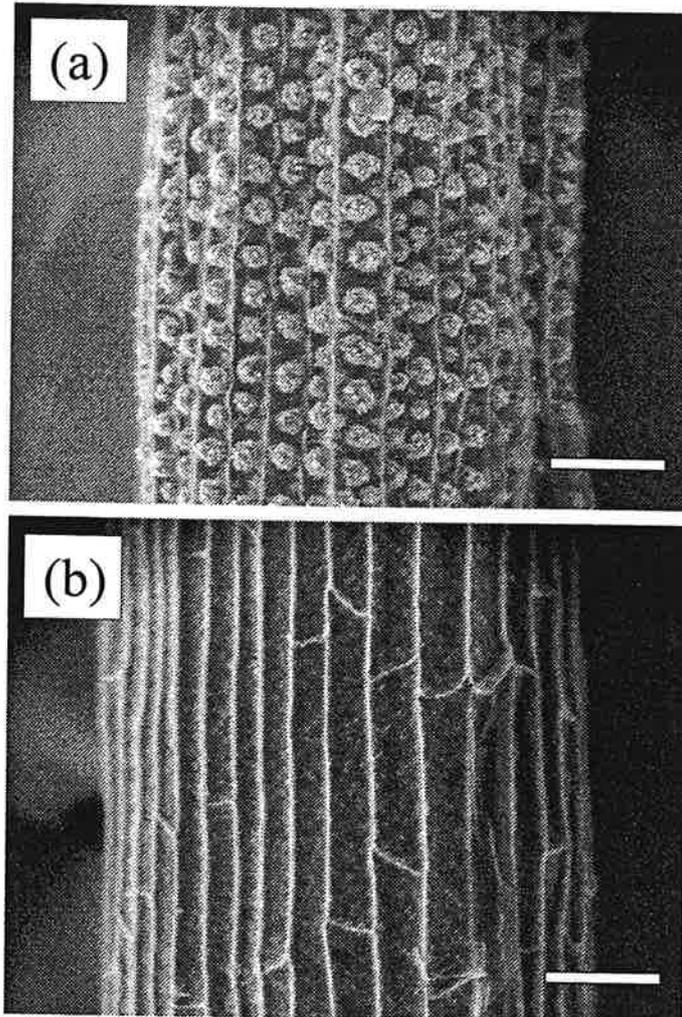


Figure 4-1. Electron-microscopic images of inner tangential cell walls of sorghum root endodermis covering the stele. Seminal roots of 5-day-old-plants were observed with an environmental scanning electron microscope after peeling the peripheral tissues. Scale bar, 50  $\mu\text{m}$ . (a) Root of plants grown in a medium containing silicon. (b) Root of plants grown in a silicon-free medium. Modified from Lux et al. (2003).

種後 4 日目に、地上部の成育が正常で、種子根長が 50-70 mm の個体を選抜し、1/2 強度の Hoagland and Arnon 水耕液を満たしたプラスチックポット（容積 3 l）に、ポット当たり 10 個体ずつ移植した。その後は人工気象室内（type GC-A, Fuji Electric Co. Ltd., 東京）での水耕栽培とした。人工気象室は温度および相対湿度をそれぞれ日中 35°C, 30%, 夜間 25°C, 40%とした。日長 14 時間、草冠における光合成有効光量子束密度は約 450  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  とした。

## 2. ケイ酸処理

ソルガムの水耕栽培には 1/2 強度の Hoagland and Arnon 水耕液を用いた。ケイ酸処理として、水耕液中ケイ酸濃度を 100 ppm に調整した+Si 区と、水耕液中にケイ酸を含まない-Si 区とを設けた。水耕液中ケイ酸濃度は、前章と同様に、奥田と高橋（1961）の方法に従って調整した。水耕液の pH は、KOH あるいは HCl を用いて毎日 6.0 に調整した。酸素供給のための通気は、気泡の接触によりソルガム根の物理性にばらつきが生じる可能性があるため行わなかった。代わりに水耕液を毎日更新することで根の酸素欠乏を回避した。水耕液に移植後 5 日目に、地上部の成育に異常が見られず、種子根長が 170-220 mm の範囲にある個体を選抜して収穫した。収穫後直ちに、根の 3 つの部位、すなわち、根端 0-10 mm（Apical Elongation zone, AE 部）、根端から 20-30 mm（Apical Maturation zone, AM 部）および根の基部から 20-30 mm（Basal Maturation zone, BM 部）のそれぞれから、10 mm 長の切片を切り出した。BM 部から得た切片の半数については、ピンセットを用いて表皮および皮層組織を除去し、中心柱と内皮 ITW のみの切片とした。以下、表皮および皮層組織を除去した切片を BM1、除去を行わなかった切片を BM2

と呼ぶこととする。根の各部位から切り出した切片は直ちにメタノールに浸漬し、80℃、300秒間煮沸して脱水、固定した。固定後は新鮮なメタノールで2回洗浄した。その後、切片をメタノールに浸漬したまま、細胞壁の物理性測定の直前まで冷蔵庫（4℃）中に保存した。細胞壁物理性の測定には1試験当たり30-40の切片を供試し、測定は計2回行った。

### 3. 根の細胞壁物理的特性の測定

#### 1) クリープ粘弾性計測法の原理

本実験では、ソルガム根の細胞壁粘弾性の測定に、クリープ粘弾性計測法（Tanimoto et al. 2000）を用いた。クリープ粘弾性計測法とは、細胞壁に一定の荷重を一定時間かけ、その後、瞬時に荷重をゼロに戻すという操作を行い、そのときの細胞壁の伸展と収縮における挙動から、細胞壁の粘弾性を解析する方法である。本実験では、市販の粘弾性解析装置（Figure 4-2；Rheoner II Creep meter（以下、クリープメーター）、山電（株）、東京）を用いた。得られた細胞壁の伸展の様子はクリープ変形曲線と呼ばれる曲線（Figure 4-3（C））で表すことができる。また、この曲線の示す力学的性質は、3つのバネと3つのダッシュポットを組み合わせた Kelvin-Voigt-Burger の6要素モデルとして表現される（Figure 4-3（A））。このモデルにおいて、バネは理想弾性体であり、一定の力に対して瞬時に伸展して力を生じ、ピストン型のダッシュポットは理想粘性体であり、一定の力のもとでは一定速度で伸展する性質を有する。これらのバネの強さとダッシュポット内の粘性の強さの組み合わせによって、クリープ変形曲線の形が決定される。クリープ粘弾性計測法は、この力学的モデルに従い、Figure 4-3（C）の

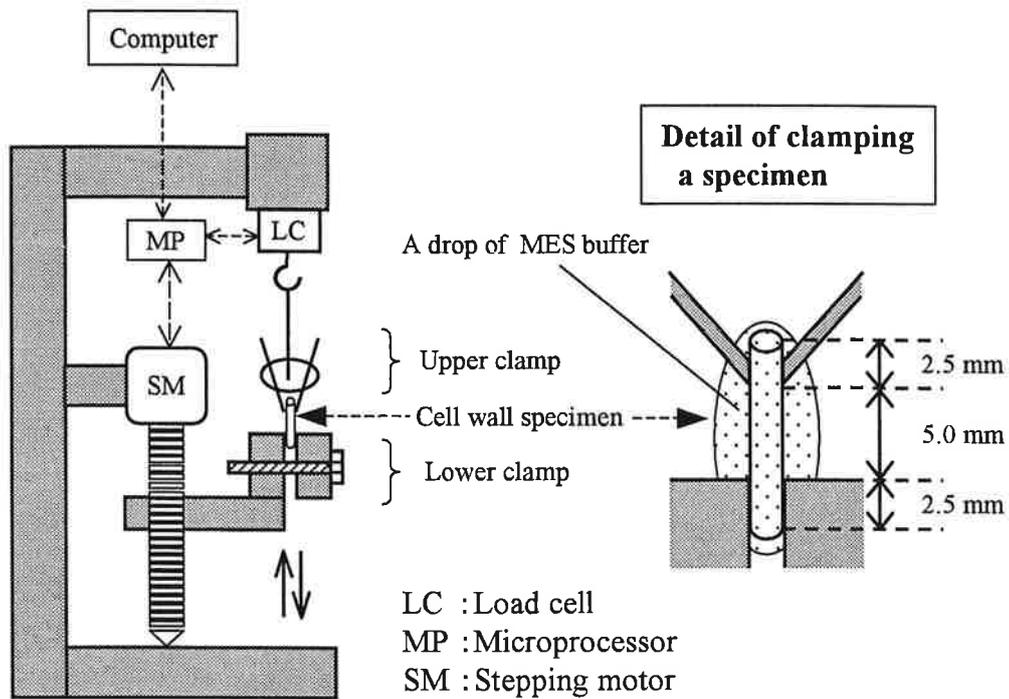
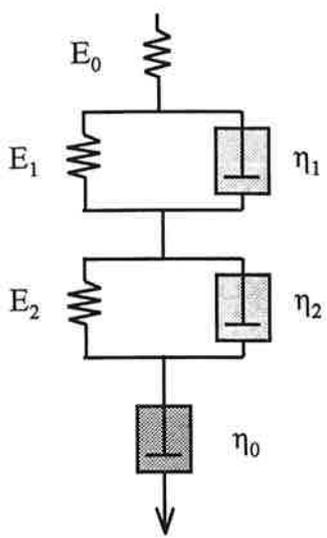


Figure 4-2. Schematic illustration of the Rheoner II creep meter and position of clamping the cell wall specimen. The microprocessor (MP) controls the up-down movement of the lower clamp which is driven by a stepping motor (SM). The movement is regulated by reading the digitized signal from the load cell (LC). The mode of these feed-back movements and the creep analysis of data obtained are conducted by a computer system connected with the creep meter. The apical and basal 2.5 mm-zones were pinched by the upper and lower clamps of a creep meter, respectively. The cell wall specimen was kept in a drop of MES buffer during the measurement. Modified from Tanimoto et al. (2000).

Viscoelastic model

(A) Kelvin-Voigt-Burgers six element model



(B) Six element equation

$$\epsilon(t) = \frac{P_0}{E_0} + \frac{P_0}{E_1} \left[ 1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right] + \frac{P_0}{E_2} \left[ 1 - e^{-\frac{t}{\tau_2}} \right] + \frac{P_0}{\eta_0} t$$

$\epsilon(t)$  : Deformation,  $P_0$  : Constant load  
 $\eta_1 = E_1 \times \tau_1$ ,  $\eta_2 = E_2 \times \tau_2$ ,  $t$  : Time  
 $E_0, E_1, E_2$  : Elasticity modulus  
 $\eta_0, \eta_1, \eta_2$  : Viscosity coefficient  
 $\tau_1, \tau_2$  : Delay time (Time required for  $P_0/E_1$  and  $P_0/E_2$  to increase  $(1-1/e)$  times)

(C) Creep extension curve

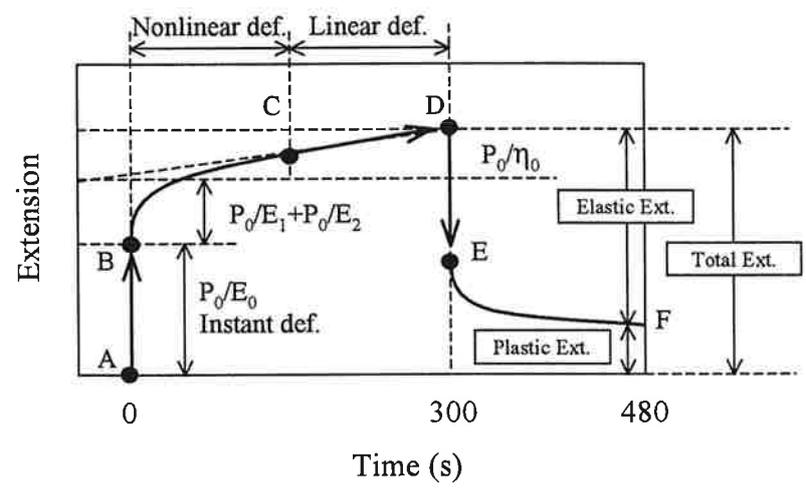


Figure 4-3. A viscoelastic model and the equation for the creep extension analysis. (A): The Kelvin-Voigt-Burgers' six-element model comprises of one Hookean spring ( $E_0$ ), one Newtonian dashpot ( $\eta_0$ ) and two viscoelastic components ( $E_1, \eta_1$  and  $E_2, \eta_2$ ). (B): The equation for the six-element model. Deformation ( $\epsilon(t)$ ) of such a model under a constant load ( $P_0$ ) is simulated by the equation of four members. (C): A typical creep extension curve during 300 s extension and 180 s shrinkage. The extension curve was analyzed by the method of Kamata et al. (1988). Linear instantaneous deformation (A-B), nonlinear deformation (B-C) and final linear deformation (C-D) were simulated to the equation (B) and physical parameters of elastic moduli and viscosity coefficients were calculated. Total extension, plastic extension and elastic extension were also determined by reading the extensions at 300 and 480s, respectively. Modified from Tanimoto et al. (2000).

ような非線形の細胞壁の伸展過程を Figure 4-3 (B) に示される Six Element Equation とよばれる数式で近似的に表現し、粘性係数および弾性率を解析する方法である。本来このようなクリープ変形曲線は 4, 6, あるいは 8 要素モデルという種々の力学的モデルを当てはめて近似することができるが、予備試験において、ソルガム根の切片における伸展の挙動は 6 要素モデルによって最も良く近似されたため、本実験では 6 要素モデルを採用した。

## 2) 細胞壁伸展性の測定

細胞壁伸展性の測定は Tanimoto et al. (2000) の方法に従って行った。すなわち、測定直前に、ソルガム根の切片からメタノールを除去し、一定 pH の緩衝液と平衡化するために、0°C に保った MES 緩衝液 (10mM, pH 6.0) 中に移した。少なくとも 10 分以上静置した後、同様の操作をもう一度繰り返した。切片の断面積を得るために、実体顕微鏡を用いて直径を測定した後、クリープメーターに取り付けた。切片は上下それぞれ 2.5 mm をクリープメーターのクランプに固定し、中央部の 5 mm を測定の対象とした。測定は室温で行い、MES 緩衝液を数滴落として切片を覆い、切片の乾燥により生じる物理性の変化を防いだ (Figure 4-2)。切片をクランプに固定した後、クリープメーターによる自動計測プログラムにより測定を行った。クリープメーターはプログラムの指示によって、切片の下端を固定しているクランプを下方に移動させることで、切片に荷重を加える仕組みになっている。下方への移動速度は最大で  $0.5 \text{ mm s}^{-1}$  であり、切片にかかる荷重が一定になるように、クリープメーター内のロードセルおよびステッピングモーターによって移動距離が調節される。切片に加える荷重は、予備試験において切片が

耐え切れず破断してしまう荷重を調べ、その結果に基づいて以下のように決定した。すなわち、切片の横断面積  $1 \text{ mm}^2$  あたり、AE 部には  $20 \text{ g}$ 、AM 部には  $50 \text{ g}$  の荷重をかけた。基部の切片 (BM1 および BM2) については、細胞壁が肥厚して伸展性が減少しているため、 $1 \text{ mm}^2$  あたりではなく、各切片に一律で  $50 \text{ g}$  の荷重を加えた。切片あたり  $50 \text{ g}$  の荷重は  $1 \text{ mm}^2$  あたり約  $800 \text{ g}$  の荷重に相当し、細胞壁に対しては過剰な荷重となるが、経験的に、この荷重によって得られるクリープ変形曲線によって、細胞壁の粘弾性を明瞭に計測できることが期待される。測定時間は  $480 \text{ 秒}$  とし、最初の  $300 \text{ 秒}$  間で荷重を与えて切片を伸展させた後、瞬間的に荷重を取り除き、続く  $180 \text{ 秒}$  間で切片を収縮させた。切片の伸展および収縮の様子はコンピュータを用いて  $0.5 \text{ 秒}$  ごとに記録し、その値に基づいてクリープ変形曲線を作成した。測定開始後  $300 \text{ 秒}$  の時点における切片の最大長、および  $480 \text{ 秒}$  の時点における最終長から、切片の総伸展とそれに占める可逆的伸展 (弾性的伸展) および不可逆的伸展 (可塑的伸展) の割合を求めた (Figure 4-3 (C))。また、得られたクリープ変形曲線のデータを、Kelvin-Voigt-Burgers の粘弾性モデルを用いてコンピュータで解析し、Figure 4-3 (B) 式を用いて、Figure 4-3 (A) の各要素に対応する粘性係数 ( $\eta_0, \eta_1, \eta_2$ ) および弾性率 ( $E_0, E_1, E_2$ ) を算出した。これらのパラメータはまず、クリープメーターに内蔵されたコンピュータプログラムを用いて、Kamata et al. (1988) および Tanimoto et al. (2000) の方法を用いて計算した。ケイ酸処理の影響を検討するため、測定値および計算値を用いて t 検定による統計解析を行った。

## 結果

### 1. ケイ酸処理による細胞壁伸展性の増加

根の3つの異なる部位から得られた切片における細胞壁伸展性を、Figure 4-4 に示した。+Si 区では AE 部における細胞壁伸展性が有意に増加した。すなわち、弾性的および可塑的伸展がそれぞれ約 9 および 15%増加し、総伸展は 12%増加した ( $P<0.01$ )。AM 部においても同様に、細胞壁伸展性はケイ酸処理によって増加した ( $P<0.05$ )。根の先端部とは対照的に、BM1 ではケイ酸処理によって細胞壁伸展性が有意に減少した。すなわち、弾性的および可塑的伸展がそれぞれ約 26 および 21%減少し、総伸展は 23%減少した ( $P<0.01$ )。周囲の組織を除去しなかった BM2 切片では、ケイ酸処理の有無による有意な差異は認められなかった。

### 2. 弾性率および粘性係数

ケイ酸処理がソルガム根の細胞壁物理的特性に及ぼす影響について、Figure 4-3 (B) 式により求めた弾性率 ( $E_0$ ,  $E_1$ ,  $E_2$ ) および粘性係数 ( $\eta_0$ ,  $\eta_1$ ,  $\eta_2$ ) の計算結果を基に検討した。AE 部および AM 部におけるこれらのパラメータの値は Table 4-1 に、BM1 については Table 4-2 に、それぞれ示した。なお、BM2 についてはケイ酸処理の影響が認められなかったため省略した。これらのパラメータに及ぼすケイ酸処理の影響は、Figure 4-5 に示した。弾性率および粘性係数はともに、それらの値が小さい場合は細胞壁の伸展性が大きい (軟らかい) ことを示し、値が大きいときは細胞壁の伸展性が小さい (堅い) ことを示す。これらの係数のうち、 $\eta_0$  と  $E_0$  の値が細胞壁の物理性に最も影

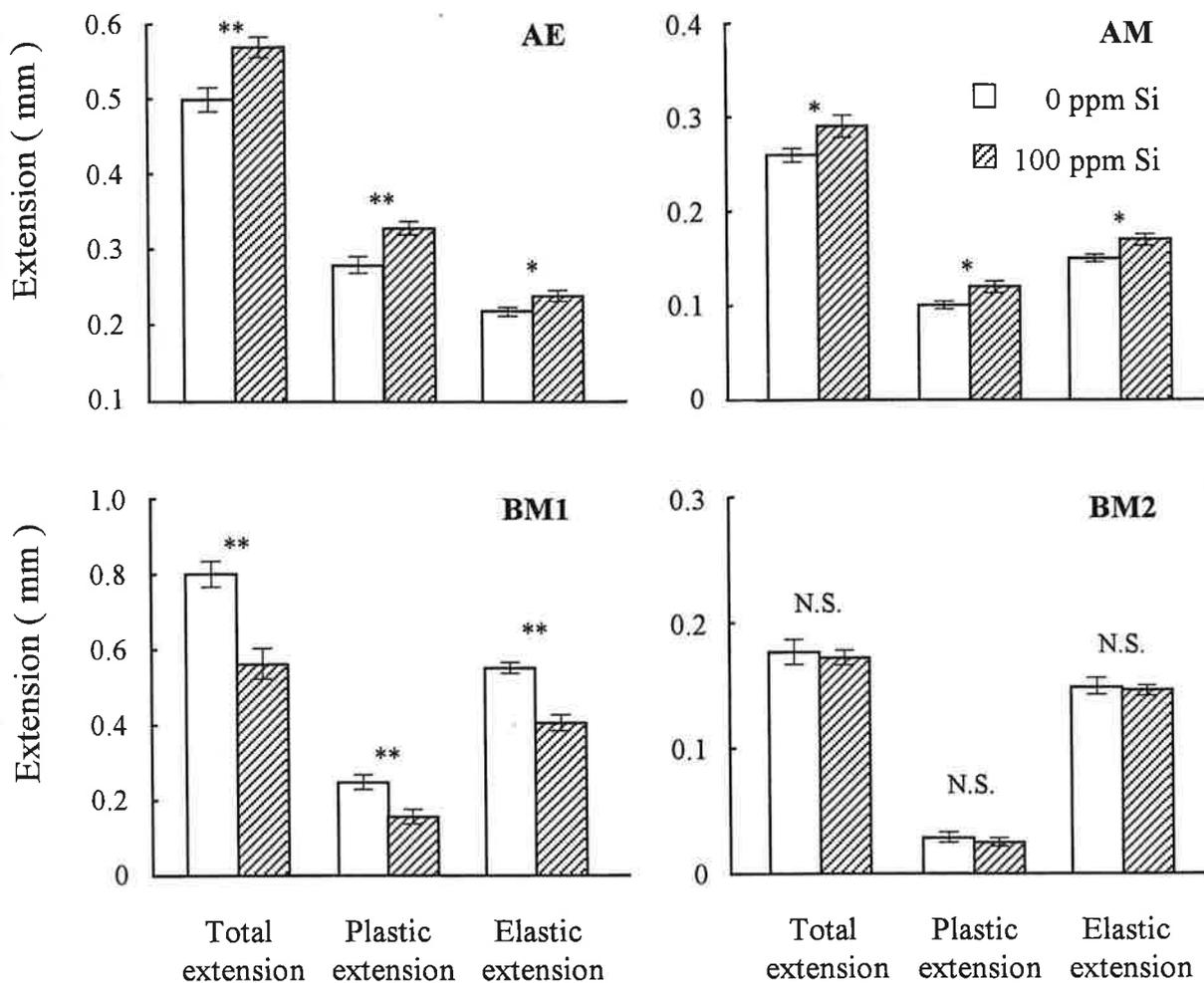


Figure 4-4. Effects of silicon on cell wall extensibility of different parts of a seminal roots. Total extension was separated into plastic extension and elastic extension. The root zones and the load applied to each zone were as follows; AE: Apical Elongation zone loaded  $20 \text{ g mm}^{-2}$  ( $n = 48$  and  $39$  for silicon plus and minus treatment, respectively), AM: Apical Maturation zone of root ( $20\text{-}30 \text{ mm}$  from root tip) loaded  $50 \text{ g mm}^{-2}$  ( $n = 50$  and  $39$ , respectively), BM1: Basal Maturation zone of stele covered by ITW endodermis loaded  $50 \text{ g segment}^{-1}$  ( $n = 24$  and  $23$ , respectively), BM2: Basal Maturation zone without any tissue removal loaded  $50 \text{ g segment}^{-1}$  ( $n = 26$  and  $20$ , respectively). Data are means of 20-50 roots indicated by "n =" in each and vertical bars represent S.E. N.S. : Not significant. \* and \*\* : Significant differences at 5 and 1% levels, respectively.

Table 4-1. Effects of silicon application on the distribution of six viscoelastic parameters in AE zone (apical part of root) and AM zone (subapical part, 20-30 mm from root tip).

Zone	SiO <sub>2</sub> concentration (ppm)	E <sub>0</sub> (× 10 <sup>6</sup> N m <sup>-2</sup> )	E <sub>1</sub> (× 10 <sup>7</sup> N m <sup>-2</sup> )	E <sub>2</sub> (× 10 <sup>7</sup> N m <sup>-2</sup> )	η <sub>0</sub> (× 10 <sup>10</sup> pa sec)	η <sub>1</sub> (× 10 <sup>8</sup> pa sec)	η <sub>2</sub> (× 10 <sup>8</sup> pa sec)
AE	0	2.63 ± 0.11	2.12 ± 0.08	2.39 ± 0.10	1.18 ± 0.06	8.02 ± 0.33	1.01 ± 0.05
	100	2.38 ± 0.08 *	1.83 ± 0.06 **	2.05 ± 0.08 *	0.96 ± 0.04 **	6.71 ± 0.25 **	0.83 ± 0.04 **
AM	0	12.68 ± 0.40	11.12 ± 0.53	13.62 ± 0.81	8.61 ± 0.63	45.69 ± 2.54	6.60 ± 0.42
	100	11.97 ± 0.39 N.S.	9.76 ± 0.31 *	12.41 ± 0.51 N.S.	6.93 ± 0.34 *	37.63 ± 1.47 **	5.62 ± 0.27 *

N.S.: not significant; \*, \*\* : significant at 5 and 1 % levels, respectively.  
Data are means ± S.E. (n = 39-50)

Table 4-2. Effects of silicon application on the distribution of six viscoelastic parameters in BM1 segments (stele covered by inner tangential wall of endodermal cells).

Zone	SiO <sub>2</sub> concentration (ppm)	E <sub>0</sub> (× 10 <sup>7</sup> N m <sup>-2</sup> )	E <sub>1</sub> (× 10 <sup>8</sup> N m <sup>-2</sup> )	E <sub>2</sub> (× 10 <sup>8</sup> N m <sup>-2</sup> )	η <sub>0</sub> (× 10 <sup>11</sup> pa sec)	η <sub>1</sub> (× 10 <sup>10</sup> pa sec)	η <sub>2</sub> (× 10 <sup>9</sup> pa sec)
BM	0	8.50 ± 0.34	2.97 ± 0.16	2.68 ± 0.19	1.56 ± 0.07	1.10 ± 0.10	1.00 ± 0.09
	100	9.68 ± 0.49	4.30 ± 0.35	4.63 ± 0.48	2.36 ± 0.24	1.73 ± 0.19	1.96 ± 0.25
		*	**	**	**	**	**

\*, \*\* : significant at 5 and 1 % levels, respectively.

Data are means ± S.E. (n = 24 and 23 for silicon plus and minus treatment, respectively).

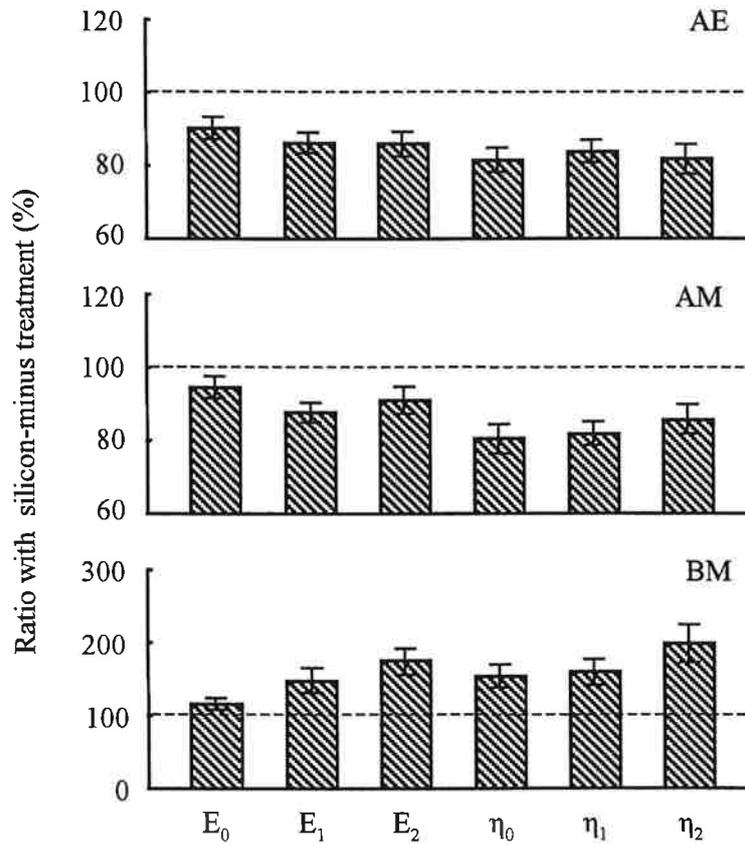


Figure 4-5. Effects of silicon on the six viscoelastic parameters of different root zones. AE: Apical Elongation zone, AM: Apical Maturation zone and BM: Basal Maturation zone. The extension curve of each root was analyzed by the six-element model in Figure 4-3. The reciprocal values of six parameters were calculated to show that the greater the values the higher the extensibility of cell walls. The relative values (% of control in silicon-minus treatment) were indicated. Data are means of 20-50 roots and vertical bars represent S.E.

響を与えることが知られている (Tanimoto et al. 2000).

**a) AE 部および AM 部における弾性率および粘性係数**

AE 部においては、ケイ酸処理によって6つ全てのパラメータが有意に減少した (Table 4-1, Figure 4-5). AM 部においてはケイ酸処理の影響が相対的に弱く、 $E_0$  と  $E_2$  を除く全てのパラメータが減少した。ケイ酸処理の効果は弾性率よりも粘性係数において明確であった。特に、 $\eta_0$  はケイ酸処理により 20%減少したのに対し、 $E_0$  は 5-10%の減少に留まった。弾性率に及ぼすケイ酸処理の影響は、根端からの距離が増加するにつれて弱くなる傾向が見られた。

**b) BM 部における弾性率および粘性係数**

表皮および皮層組織を除去した BM1 切片においては、AE 部および AM 部とは対照的に、ケイ酸処理によって $\eta$ と  $E$ が増加した (Table 4-2, Figure 4-5). ケイ酸処理の影響は $E_0$ よりも $\eta_0$ において明確であった。すなわち、ケイ酸施用によって $E_0$ は約 14%、 $\eta_0$ は 52%、それぞれ増加した。一方で、 $E_1$ と $\eta_1$ 、および $E_2$ と $\eta_2$ に対するケイ酸処理の効果は同程度であった。

## 考察

### 1. 根におけるケイ酸沈着の役割

イネやコムギに対するケイ酸の施用には、病虫害抵抗性を向上させ、葉身の直立角度を維持する効果がある。地上部の表皮組織におけるケイ酸の蓄積は、組織の機械的強度

を高めることで多くの有益な効果を作物にもたらすことが知られている。ケイ酸はまた、根の内皮組織の ITW において沈着する。根におけるケイ酸沈着の生理的な役割はいまだ十分に理解されていない。Maiti et al. (1984) および Lux et al. (1999) は、内皮 ITW におけるケイ酸沈着もまた、組織の機械的補強を通じて、根寄生雑草や土壌乾燥による物理的な損傷から維管束組織を保護する機能を持つことを示唆している。Maiti et al. (1984) は根寄生雑草の吸器がソルガム根に侵入する際、表皮や皮層組織には影響を受けないが、ケイ酸沈着が生じる内皮組織によって阻止されることを報告した。本実験では、中心柱および ITW に及ぼすケイ酸沈着の影響を評価するため、BM 部の切片の半数について、表皮および皮層組織を除去した後に物理性の測定に供試した。ケイ酸処理はこれらの切片において弾性率 (E) および粘性係数 ( $\eta$ ) が増加した (Table 4-2)。このことは、ソルガム根の基部においては、ケイ酸沈着によって中心柱および内皮 ITW が堅くなったことを示唆している。ケイ酸処理によって顕著に増加した物理的パラメータの傾向から、ケイ酸沈着は、細胞壁の不可逆的な伸展性を制御している粘性係数を増加させることで ITW を堅くしていたことが示唆された (Tanimoto et al. 2000)。ケイ酸沈着によって細胞壁の硬化がみられたことは、既往の解剖学的な観察結果 (Sangster and Parry 1976a and b) とよく一致した。表皮および皮層組織を除去しなかった根基部の切片では、ケイ酸処理の有無による有意な差異は認められなかった。本実験においては、ケイ酸沈着が生じない表皮および皮層組織は根の断面積の約 80% を占めていた。それらの組織の物理性の影響が大きかったために、ケイ酸沈着による ITW の影響が相対的に小さくなり、BM2 ではケイ酸処理の影響が認められなくなったと考えられた (Figure

4-4). これまでに、植物の根において、ケイ酸処理の有無により内皮組織の細胞壁の伸展性が変化することを、物理的な裏づけを持って報告した例はなく、本研究は、ケイ酸処理がソルガム根基部の細胞壁の粘性係数および弾性係数を増加させることを示した最初の報告であるといえる。また、本実験で得られた結果は、過去の解剖学的な多くの知見によって示唆されてきた、ケイ酸の沈着が根の物理性に関与しているという仮説を裏付けるものであり、Maiti et al. (1984) および Lux et al. (1999) による、根におけるケイ酸沈着が外界からの物理的衝撃に対する障壁として存在しているという説を支持するものである。

## 2. ケイ酸施用による伸展性の増加

これまでに述べたように、本実験の測定結果 (Table 4-2; BM1) は、ケイ酸処理によって組織が補強されることを示した。しかしながら、根の先端部 (AE 部および AM 部) においては対照的に、ケイ酸処理によって細胞壁の伸展性が増加した (Table 4-1, Figure 4-4)。この発見は、Hosasin et al. (2002a) による、ケイ酸施用は葉身基部の若い細胞の細胞壁を軟化させ、暗黒条件下で成育したイネ葉身の成育を促進させることを示した報告と一致している。細胞壁の伸展性と根の伸長成長との間には強い相関関係があることから (Tanimoto 1994, Tanimoto and Yamamoto 1997, Tanimoto and Huber 1997, Tanimoto et al. 2000), ケイ酸処理による成長部位における細胞壁伸展性の増加は、根の伸長促進に関与する要因になるであろう。イネにおいては、ケイ酸施用による葉身基部の細胞壁伸展性の増加と同時に、葉身の伸長が促進された (Hossain et al. 2002a)。ケイ酸による伸長成長が促進される機構は不明であるが、このような効果は、根の先端部や葉身基部など

の、未成熟で若い組織に限られている。これらの若い組織は、ケイ酸やリグニンなどの物質沈着や二次肥厚が生じていない (Sangster and Parry 1976a), 柔軟な一次細胞壁を持っている。そのため、伸長成長途中の若い細胞で観察された、ケイ酸施用による細胞壁伸展性の増加は、一次細胞壁それ自体の厚さや構成物質が影響を受けたことに起因していたと考えられる (Hossian et al. 2002b)。本実験では、根先端部では、ケイ酸処理によって可逆的伸展よりも不可逆的伸展が顕著に増加した (Figure 4-4)。細胞壁の不可逆的な伸展は粘性係数 ( $\eta$ ) に制御されており、酸誘導性の細胞壁の軟化と強く関係していることがエンドウの根の細胞壁において報告されている (Tanimoto et al. 2000)。本実験で観察されたケイ酸誘導性の伸展性増加も、部分的には、酸誘導性の細胞壁粘性係数の減少に起因している可能性がある。ケイ酸誘導性の不可逆的伸展の増加に関する生理的機作は不明であるが、Hossain et al. (2002a) はイネ葉身において、アルカリ可溶のヘミセルロース画分に大部分のケイ酸が含有されていることを報告した。また、植物体内に存在するケイ酸は、一般に大部分がケイ酸同士の結合によって結びついているが (吉田 1965, Mann et al. 1983, 王ら 1999), Schwarz (1973) や Scurifield et al. (1974) は、ペクチンとケイ酸とが結合し得ることを報告している。イネ科植物におけるヘミセルロースおよびペクチンは、双子葉植物やイネ科以外の単子葉植物と比較して、その含有率や化学的組成が異なる。イネ科植物の細胞壁は、ヘミセルロースを構成するヘテロポリマーであるアラビノキシランが豊富な一方で、ペクチンを構成するポリガラクトuron酸に乏しいという特徴を持つ (Carpita 1996)。ヘミセルロースおよびペクチンは一次細胞壁の主要な構成要素であり、それらの量や分子サイズは根の成育とともに変化する

(Tanimoto and Huber 1997, Tabuchi and Matsumoto 2001). ペクチン成分が細胞壁の物理的特性に影響を与えている可能性も示唆されている (Chanliaud et al. 2002). このことから、ケイ酸とヘミセルロースの結合、あるいはケイ酸とペクチンの結合が根の細胞壁物理的特性に影響を及ぼしている可能性が考えられる. イネ科植物は根圏から積極的にケイ酸を吸収する能力を持っており、溢泌液中のケイ酸濃度は非常に高い (Ma and Takahashi 2002). イネ科植物の体内では、このようにケイ酸が濃縮される環境が形成されることから、ケイ酸と細胞壁構成物質との間で化学的な相互作用が生じる可能性が高いと考えられる.

生理的な機作は未解明であるが、ソルガムに対するケイ酸の施用は、根の基部では ITW を補強し、根の先端部では細胞壁を軟化させるという 2 つの異なる作用を示した. 通導組織の保護および根の伸長促進に寄与すると考えられるこの 2 種類のケイ酸処理効果は、乾燥ストレス条件下でのケイ酸施用が、ソルガムの水吸収において有益であることを示唆するものである.

## 摘要

第2章において、ケイ酸施用区では根の成育が促進されたことから、ケイ酸施用が根の細胞壁伸展性に影響を及ぼし、伸長成長を促進していた可能性が考えられた。また、ソルガム根の内皮 ITW におけるケイ酸沈着は、内皮を機械的に補強して、通導組織を土壤の乾燥から物理的に保護していると考えられている。これらの点を明らかにするため、ケイ酸の施用がソルガム根の細胞壁物理的特性に及ぼす影響を、クリープ粘弾性計測法を用いて調査した。ソルガム幼植物体を、ケイ酸を含む、あるいは含まない水耕液で栽培し、根の3箇所、すなわち根先端部(根端 0-10 mm)、根端から 20-30 mm の部分、および根基部(基部から 20-30 mm)から 10 mm 長の細胞壁切片を採取し、物理的特性を測定した。根基部においては、ケイ酸施用によって内皮 ITW の伸展性が減少した。弾性率および粘性係数がケイ酸施用によって増加したことからも、ケイ酸誘導性の細胞壁の硬化が生じたことが示された。これらの結果から、ケイ酸沈着が内皮組織を硬化させることで、通導組織を保護していることが証明された。根基部とは対照的に、根の先端部においては、ケイ酸施用による細胞壁伸展性の増加と、弾性率および粘性係数の減少とが認められた。根の伸長部位における、ケイ酸誘導性の細胞壁伸展性の増加は、根の伸長成長の促進に寄与するであろう。

## 第5章 総合考察

### 1. 耐乾性向上に対するケイ酸の効果と他の栄養塩類のそれとの違い

第2章と第3章で述べたように、ケイ酸施用は水ストレスによるソルガムの乾物生産量の減少を軽減させる (Tables 2-2, 2-3 and Table 3-1) が、水ストレスに曝されない場合にはそうした効果は認められなかった。リン酸塩やカリウム塩などの栄養塩類も作物の耐乾性を向上させると報じられている (Egilla et al. 2001, Li et al. 2003)。しかし、これら塩類の効果は、耐乾性の向上に特化したものではなく、乾物生産力それ自体の促進にあるといえる。すなわち、これらの塩類は光合成関連酵素の活性化や根系の発育の促進などにより、土壌の水分状態にかかわらず個体の成育を増大させ (Rodriguez et al. 1996)、結果として耐乾性を向上させるのである。しかし、ケイ酸の効果は、前述のように水ストレス条件下でのみ認められ、また水利用率に影響せず (Figure 2-4)、さらには気孔コンダクタンスと蒸散速度との関係や葉身水ポテンシャルと気孔コンダクタンスとの関係にも影響を及ぼさない (Figures 3-4, 3-5)。こうした点からみると、ケイ酸は他の栄養塩類とは異なる作用性をもつと考えられる。ケイ酸は水ストレス条件下で特異的に成育を律速する要因、すなわち水吸収や水輸送に関連した形質に作用する特性を持っていると推察される。

### 2. ケイ酸施用による耐乾性向上の生理的機作

栄養塩類の施用は、乾物生産や水分生理に関わる諸形質に影響を及ぼすことを通じて、耐乾性の向上をもたらす。ケイ酸もそのような栄養塩類の一つといえるが、耐乾性の向

上をもたらす生理的機作については、これまでのところ十分に解明されていない (Hodson and Sangster 2002)。第1章で述べたように、植物の耐乾性は、避乾性・乾燥遅延性・乾燥耐性の3種類に大別され (Turner 1986, Fitter and Hay 1981)、特に作物生産においては乾燥遅延性と乾燥耐性が重要である。乾燥遅延性とは、乾燥ストレス条件下でも葉身の脱水を防ぎ、光合成および成長を維持する性質であり、それにはクチクラ蒸散の抑制や水利用効率の向上、根系の発達促進などが関与している。ソルガムに対するケイ酸の施用効果は、葉身の脱水回避にあることを示したが (Figure 3-6)、それは水利用効率やクチクラ蒸散など、葉身からの水損失の抑制に関するものではなかった (Figures 2-4, 2-5 and 3-12, Tables 2-5 and 3-2)。本研究の結果から、ケイ酸施用によるソルガムの耐乾性の向上は吸水能力の向上を通じた乾燥遅延性の向上ということが出来る。

第1章で述べたように、吸水能力を規定する要因には根長密度、深根性および植物体内の通水抵抗がある (Turner 1986)。砂耕試験および水耕試験の結果から、ケイ酸施用は主に通水抵抗と根長密度とに関与していたことが示唆された (Tables 2-2 and 2-3, Figure 3-7)。以下、それらの形質にケイ酸がどのように関与していたかを考察する。

#### 1) 通水抵抗

水ストレス条件下では、土壤乾燥に伴って土壤水ポテンシャルが急激に低下し、(3-1)式に示した水輸送の推進力が低下するため吸水が困難になる。この推進力の低下を抑制するには葉身の水ポテンシャルをさらに低下させることが必要となる。しかし、葉身水ポテンシャルが極度に低下すると、葉肉細胞では脱水に起因する微小構造の損傷や原形

質膜の劣化が生じ、再水和後の回復が不可能になる危険性がある。植物の浸透調整能力が高ければ、この危険性はある程度回避されるが、それでも葉身水ポテンシャルの低下には大きなリスクが伴う。一方、ケイ酸には水ストレスにより誘導される通水抵抗の増加を抑制する効果が認められた (Figure 3-7)。 (3-1) 式から理解されるように、通水抵抗が低く維持されれば、葉身の水ポテンシャルを高く保ちつつ、相対的に小さな推進力の下でも高い吸水速度を実現できる。この点で、ケイ酸の施用は非常に有効であるといえる。通水抵抗には導管の数や直径、壁孔や壁孔膜の直径、水チャンネル活性などが関与することから (Sperry et al. 2002)、ケイ酸施用はこれらの形質にプラスの効果を与えた可能性がある。第 4 章で示された、ケイ酸施用による細胞壁の物理性の変化などは、組織形成の過程において導管や壁孔の直径に影響を及ぼしている可能性が考えられる。

通水抵抗に関する既往の報告では、リン酸の施用は導管の数や直径、壁孔膜の直径、水チャンネルの活性などに影響を及ぼして通水抵抗を減少させるとしている (Singh and Sale 2000, Harvey and Driessche 1997)。窒素施用はこれとは逆に、エンボリズム耐性の低下を通じて通水抵抗を増大させる (Harvey and Driessche 1997)。また、カルシウムの施用は水チャンネルの活性を低下させて通水抵抗を増大させる (Gerbeau et al. 2002)。このように他の栄養塩類も通水抵抗に影響を及ぼす。ケイ酸と他の栄養塩類との相互作用に関しては、植物体内のリン酸の有効性を最適化させること (Ma and Takahashi 1991)、成育の促進を通じた希釈効果により植物体の窒素濃度を低下させること (住田 1992)、同様な効果により植物体のカルシウム濃度を低下させること (Ma and Takahashi 1993) などが知られている。ケイ酸施用による通水抵抗の増大抑制に関わる生理的機作を解明

するに当たっては、他の栄養塩類との相互作用についても考慮する必要がある。

根の内皮組織は肥厚した細胞壁を有しており、そのため細胞壁の透水性が低い。したがって、内皮組織は外界から導管に至る根の放射方向の水移動における主要な通水抵抗となっている (Steudle and Peterson 1998)。その反面、内皮組織は通水抵抗が大きいことから、著しく乾燥した土壌において生じる、根から土壌への水の漏出を防ぐ機能を有すると考えられている。根から葉身への水輸送の観点から、Lux et al. (2002) は、著しく乾燥した土壌において生じる、根から土壌への水損失が、内皮 ITW におけるケイ酸沈着によって抑制される可能性について示唆している。事実、Figure 4-1 に示したように、ケイ酸沈着は内皮細胞の容積のかなりの部分を占め、中心柱から周辺組織への水移動を物理的に制限しているように見える。また、土壌表層付近に分布しているため厳しい水ストレスに遭遇しやすい根基部では、ケイ酸沈着が顕著であることが報告されている。一方、それとは異なり、根先端部側の吸水領域ではケイ酸沈着程度が低いこと (Sangster and Parry 1976a) は、Lux et al. (2002) の提唱する仮説に適っていると考えられる。しかし、1) 根から土壌への水損失が生じるのは通常、蒸散要求が極めて低下して、植物体中の hydrostatic な推進力に依存する水輸送がほぼ停止する夜間あるいは気孔閉鎖時に限定されること、および 2) 本研究において、ケイ酸施用したソルガムは砂耕栽培、水耕栽培のいずれにおいても日中の蒸散要求が高く、水輸送における大きな推進力が形成されていたことの 2 つの理由から、ソルガムにおいてはケイ酸沈着がそうした機能を果たす可能性は少ないと判断された。ただし、根から土壌への水損失の経路や、漏水量に及ぼす根の構造的要因などについては未だ十分に解明されていないため、ケイ酸沈着

の影響についても注意深く検証していく必要がある。

## 2) 根の成育促進

土壌の水ポテンシャルが $-0.1$  から $-0.2$  MPa 以下に低下すると、土壌の不飽和透水係数が減少し、土壌と根表面との間の水の移動抵抗が吸水を律速する最大の要因になる (Kramer and Boyer 1995)。このような条件下では、植物体中の通水抵抗を低下させるよりも、根長密度を増大させる方がより効率的に吸水量を増加させることに繋がる (Kramer and Boyer 1995)。水耕試験では根系が常に水と接しているため、培地と根表面との間の移動抵抗は無視し得る。砂耕試験と水耕試験との間に認められたソルガムの吸水に対するケイ酸応答の差異は、栽培条件の違いによるものと考えられる。すなわち砂耕試験においては、ケイ酸の施用は通水抵抗の増大を抑制するとともに、根長密度を高めて土壌水の移動抵抗の低下をもたらすという、2つの作用を通じて吸水能力の向上に関与するものと考えられる。第4章では、Lockhart (1965) の(4-1)式を用いると、単位時間あたりの細胞体積の増加が細胞壁伸展性、膨圧および降伏圧の関数で表されることを指摘した。水ストレス条件下においては、水分不足により膨圧が低下して根の伸長成長が抑制される。したがって、吸水を効率的に行うためには根長密度を増加させる必要がある。第2章においては、日中著しく土壌水ポテンシャルが低下した場合にも、ケイ酸施用区では吸水が可能であった (Figure 2-5)。これには、ケイ酸施用による根の成長促進が大きく関わっていたと考えられた (Tables 2-2 and 2-3)。今後、根の細胞壁伸展性と周囲の相対湿度との関係性 (Tanimoto et al. 2001) や、根の伸長帯における通水抵抗と水ポテンシャルとの関係性 (Hsiao and Xu 2000) などに基づいて、水分生理およ

び細胞壁物理的特性の両側面からケイ酸施用効果を評価するモデルを構築する必要がある。

以上、本研究により、ケイ酸の施用はソルガムの耐乾性を向上させることが見出された。すなわち、水ストレス条件下に成育する個体でもケイ酸施用により、葉身の水ポテンシャルが大きく低下することなく光合成が活発に営まれ、その結果として乾物生産力が維持された。これは、1) 通水抵抗の増加程度を低く抑える、および2) 根の成育を促進する、という2つの効果により、吸水速度の低下が軽減されることに基づいていた。また、それらの効果に対して、ケイ酸施用による根の細胞壁伸展性の変化が関与している可能性が示唆された。

## 論文摘要

乾燥・半乾燥地域では、土壌水分の不足が作物生産の最大の律速要因となっている。したがって作物生産の増大と安定化を図るには、作物の耐乾性の向上が欠かせない。耐乾性には様々な要因が関わるということが報告されている。特に栄養塩類に着目してみると、リン酸塩、カリウム塩、ケイ酸塩などがそれに当たる。このうちケイ酸塩については他の塩類に比べて報告が少なく、しかもそれらは作物の特定形質との関係のみを論じたものである。そのため、ケイ酸と作物の耐乾性との関係については未だ不明な点が多い。そこで本研究は、乾燥地の主要穀物であるソルガムを対象に、ケイ酸施用がその耐乾性の向上に及ぼす影響とその生理的機作について明らかにすることを目的とした。主要な結果は下記の通りである。

### 1. 土壌乾燥ストレス条件下におけるソルガムの乾物生産量、水利用効率および吸水速度に及ぼすケイ酸施用の影響

スーダン原産のソルガム 2 品種（耐乾性品種 *Gadambalia*、乾燥感受性品種 *Tabat*）を砂耕栽培し、土壌乾燥ストレスとケイ酸施用の有無が両者の成育に及ぼす影響について調査した。これらの条件に対する 2 品種の反応には差異はなく、以下の通りであった。すなわち、土壌乾燥ストレス条件下では、ケイ酸施用個体は無施用個体に比べ、ストレスによる乾物生産量の減少が軽減された。一方、土壌乾燥ストレスのない条件下では、ケイ酸の施用効果は全く認められなかった。土壌乾燥ストレス条件下では、ケイ酸施用個体は無施用個体に比べて地上部/地下部比が小さく、根の成育が促進されていたこと

が示唆された。また、ケイ酸施用個体は土壤乾燥ストレス条件下でも気孔コンダクタンスの低下程度が小さく、光合成速度および蒸散速度の低下も軽減された。水利用効率については、ケイ酸施用の有無による差異は認められなかった。蒸散速度と土壤水ポテンシャルの日変化から、ケイ酸施用個体は、無施用個体が吸水困難な土壤水ポテンシャル下においても吸水できることが判明した。これらの結果から、ケイ酸には、ソルガムの吸水能力を向上させることを通じて、土壤乾燥ストレスによる乾物生産能力の低下を軽減する効果があることが示唆された。

## 2. 浸透圧ストレス条件下におけるソルガムの蒸散速度、通水抵抗および吸水速度に及ぼすケイ酸施用の影響

水耕栽培したソルガム（品種 Gadambalia）にポリエチレングリコール 6000 を用いて浸透圧ストレスを与え、異なる濃度のケイ酸施用が通水抵抗、蒸散速度および吸水速度に及ぼす影響を調査した。先の土壤乾燥ストレス実験と同じく、浸透圧ストレス下では乾物生産量は減少したが、施用したケイ酸濃度の増加に伴い、その減少程度は軽減された。一方、浸透圧ストレスのない条件下では、ケイ酸施用効果は全く認められなかった。ケイ酸濃度および浸透圧ストレスの有無にかかわらず、光合成速度と気孔コンダクタンス、および気孔コンダクタンスと葉身水ポテンシャルにはそれぞれ正の相関関係が認められた。浸透圧ストレス条件下においては、ケイ酸施用区の光合成速度、蒸散速度および気孔コンダクタンスは、いずれも無施用区に比べて高かった。これはケイ酸施用区の葉身水ポテンシャルが無施用区より高いことに起因していた。浸透圧ストレス条件下においては、ケイ酸施用区の通水抵抗の増加程度は小さく、無施用区では大きかった。

また、吸水速度と蒸散速度の経時的変化から、蒸散速度は吸水速度に追従して推移することが判明した。イネで報告されている、ケイ酸施用によるクチクラ蒸散抑制効果はソルガムでは認められなかった。これらの結果から、浸透圧ストレス条件下において、ソルガムの乾物生産量の減少がケイ酸施用によって軽減されたのは、ケイ酸が通水抵抗の増加を軽減することで吸水速度の低下を防ぎ、結果として葉身水ポテンシャルが高く維持されたことに基づくといえた。

### 3. ソルガム根の伸長成長と通導組織の保護機能に関わる物理的特性に及ぼすケイ酸施用の影響

根の伸長成長に対するケイ酸施用効果およびケイ酸沈着による通導組織の機械的補強効果を、細胞壁の物理的特性の観点から検証した。ケイ酸を含む、あるいは含まない水耕液で栽培したソルガム（品種 Gadambalia）の種子根において、3つの異なる部位（根端から 0-10 mm, 20-30 mm および根基部から 20-30 mm の各部位）から細胞壁切片を採取し、クリープ粘弾性計測法によって細胞壁の物理的特性を測定した。根先端部においては、ケイ酸施用による細胞壁伸展性の増加と、弾性率および粘性係数の減少が認められた。対照的に、根基部ではケイ酸施用によって中心柱および内皮の細胞壁伸展性が減少し、また、同部位の弾性率および粘性係数が増加した。これらの結果から、ケイ酸施用は、根の伸長帯においては細胞壁を軟化させ、根基部においては内皮組織を硬化させることが判明した。

以上、本研究により、ケイ酸の施用はソルガムの耐乾性を向上させることが見出され

た。すなわち、水ストレス条件下に成育する個体でもケイ酸施用により、葉身の水ポテンシャルが大きく低下することなく光合成が活発に営まれ、その結果として乾物生産力が維持された。これは、1) 通水抵抗の増加程度を低く抑える、および2) 根の成育を促進する、という2つの効果により、吸水速度の低下が軽減されることに基づいていた。また、それらの効果に対して、ケイ酸施用による根の細胞壁伸展性の変化が関与している可能性が示唆された。

## 謝辞

本研究のテーマを与えて下さり、実験の遂行から論文のとりまとめ、研究者としての考え方まで、終始、懇切丁寧な御指導と御鞭撻を賜った鳥取大学乾燥地研究センター教授 稲永 忍博士に対し、心より厚く御礼申し上げます。また、神戸大学農学部教授 杉本 幸裕博士、乾燥地研究センター講師 安 萍博士からは、研究遂行にあたり多くの貴重な御指導、御助言、激励を賜った。心より感謝申し上げます。

名古屋市立大学教授 谷本 英一博士、スロバキア、Comenius 大学教授 Alexander Lux 博士、同じくスロバキア、Institute of Botany の Luxova Miroslava 博士、三菱重工研究員 松井 猛彦博士、東京大学教授 森田 茂紀博士、同大学助手 阿部 淳博士、中国科学院水土保持研究所教授 馬 永清博士、同教授 鄧 西平博士の各位には、多岐にわたる専門分野からの御指導、御助言を賜った。また、山口大学助手 荒木 英樹博士には、研究計画から論文の取りまとめまで、研究遂行にあたり多くの御指導、激励を頂いた。各位に心より感謝の意を表す。また、研究の随所にわたり御指導、御助言、御協力をいただいた、乾燥地研究センター客員教授 Anthony E. Eneji 博士、COE 研究員 望月 秀俊博士、村中 聡博士、中澤 亮二博士、井上 知恵博士の各位および同センターの事務、技術部の各位に対し、深く感謝申し上げます。また、本研究の一部に対して独立行政法人日本学術振興会より研究助成金を賜った。深い御理解に感謝する。

いつも温かく見守って下さった研究室秘書の福永 光永さん、留森 英真子さん、「焼肉いち」の森本 一司・フミコ御夫妻、そして、辻 渉氏、安田 典史氏をはじめとする、生理生態学研究室で共に過した諸先輩、同輩、後輩の皆様、この場を借りて厚く御礼申し上げます。最後に、両親の深い御理解と御援助に対して心より感謝申し上げます。

## 引用文献

- Adatia, M.H. and R.T. Besford 1986. The effects of silicon on cucumber plant grown in recirculating nutrient solution. *Ann. Bot.* 58: 343-351.
- Agarie, S., H. Uchida, W. Agata, F. Kubota and P.B. Kaufman 1998a. Effects of silicon on transpiration and leaf conductance in rice plants (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 1: 89-95.
- Agarie, S., N. Hanaoka, O. Ueno, A. Miyazaki, F. Kubota, W. Agata and P.B. Kaufman 1998b. Effects of silicon on tolerance to water deficit and heat stress in rice plants (*Oryza sativa* L.) monitored by electrolyte leakage. *Plant Prod. Sci.* 1: 96-103.
- Agarie, S., H. Uchida, W. Agata and P.B. Kaufman 1999. Effects of silicon on stomatal blue-light response in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 2: 232-234.
- Ahmad, R., S.H. Zaheer and S. Ismail 1992. Role of silicon in salt tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Sci.* 85: 43-50.
- Alkaraki, G.N., R.B. Clark and C.Y. Sullivan 1996. Phosphorus nutrition and water stress effects on proline accumulation in sorghum and bean. *J. Plant Physiol.* 148: 745-751.
- Andersen, M.N., C.R. Jensen and R. Losch 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.
- Ashraf, M., A. Ahmad and T. McNeilly 2001. Growth and photosynthetic characteristics in pearl millet under water stress and different potassium supply. *Photosynthetica* 39: 389-394.

- Barnes, J.D., K.E. Percy, N.D. Paul, P. Jones, C.K. McLaughlin, P.M. Mullineaux, G. Creissen and A.R. Wellburn 1996. The influence of UV-B radiation on the physicochemical nature of tobacco (*Nicotiana tabaccum* L.) leaf surface. *J. Exp. Bot.* 47: 99-109.
- Carpita, N.C. 1996. Structure and Biogenesis of the cell walls of grasses. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 445-476.
- Chanliaud, E., K.M. Burrows, G. Jeronimidis and M.J. Gidley 2002. Mechanical properties of primary cell wall analogues. *Planta* 215: 989-996.
- Datnoff, L.E., M.O. Brecht, T.A. Kucharek and R.T. Nagata 2002. The role of silicon in turfgrass disease management. *Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference, Yamagata, Japan* pp. 105-110.
- Eakes, D.J., R.D. Wright and J.R. Seiler 1991. Water relations of *Salvia splendens* 'Bonfire' as influenced by potassium nutrition and moisture stress conditioning. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 116: 712-715.
- Egilla, J.N., F.T. Davies and M.C. Drew 2001. Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant Soil* 229: 213-224.
- Emadian, S.F. and R.J. Newton 1989. Growth enhancement of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings by silicon. *J. Plant Physiol.* 134: 98-103.
- Fitter, A.H. and R.K.M. Hay 1981. 植物の環境と生理, 太田安定・森下豊昭・橘康憲・岩橋誠共訳, 1985, 学会出版センター, 東京.

- Galvez, L. and R.B. Clark 1991. Effects of silicon on growth and mineral composition of sorghum (*Sorghum bicolor*) grown with toxic levels of aluminium. In Plant-soil interactions at low pH, pp.815-823, R.J. Wright et al. (Eds.), Kluwer Academic Publishers.
- Gerbeau, P., G. Amodeo, T. Henzler, V. Santoni, P. Ripoche and C. Maurel 2002. The water permeability of *Arabidopsis* plasma membrane is regulated by divalent cations and pH. Plant J. 30: 71-81.
- 顧 明華・小山博之・原 徹夫 1998. ケイ素添加がイネのアルミニウム障害の軽減およびイネ体内のアルミニウム形態に及ぼす影響. 土肥誌 69: 498-505.
- Hammond, K.E., D.E. Evans and M.J. Hodson 1995. Aluminium/silicon interactions in barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings. Plant Soil 173: 89-95.
- Harvey, H.P. and R. van den Driessche 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. Tree Physiol. 17:647-654.
- 平沢 正 2001. 植物の体内水分調節と水輸送. 日作紀 70: 477-488.
- Hirasawa, T. and K. Ishihara 1991. On resistance to water transport in crop plants for estimating water uptake ability under intense transpiration. Japan. J. Crop. Sci. 60: 174-183.
- Hsiao, T.C. and L.K. Xu 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. J. Exp. Bot. 51: 1595-1616.
- Hodson, M.J. and A.G. Sangster 2002. Silicon and abiotic stress. Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference, Tsuruoka, Yamagata pp. 99-104.
- Hodson, M.J. and A.G. Sangster 1989a. Subcellular localization of mineral deposits in the roots

- of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Protoplasma*. 151: 19-32.
- Hodson, M.J. and A.G. Sangster 1989b. X-ray microanalysis of the seminal root of *Sorghum bicolor* with particular reference to silicon. *Ann. Bot.* 64: 659-667.
- Hodson, M.J. and A.G. Sangster 1993. The interaction between silicon and aluminium in *Sorghum bicolor* (L.) Moench: Growth analysis and X-ray microanalysis. *Ann. Bot.* 72: 389-400.
- Hossain, M.T., R. Mori, K. Soga, K. Wakabayashi, S. Kamisaka, S. Fujii, R. Yamamoto and T. Hoson 2002a. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other *Poaceae* seedlings. *J. Plant Res.* 115: 23-27.
- Hossain, M.T., R. Mori, K. Soga, K. Wakabayashi, S. Kamisaka, S. Fujii, R. Yamamoto and T. Hoson 2002b. Silicon stimulates oat leaf growth by modifying cell wall properties. *Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference, Yamagata, Japan* pp. 121-124.
- Ilea, R.K. 1979. The chemistry of silica (solubility, polymerization, colloid and surface chemistry, and biochemistry), pp. 866. John Wiley, New York.
- 稲永 忍 1998. アジア半乾燥地域の農牧業と砂漠化現象, 地球環境学 6 生物資源の持続的利用, 武内和彦・田中 学編, 岩波書店, 東京, pp.97-122.
- 井上光弘・野村安治 1983. 砂丘砂の水分恒数と乾燥過程における土壌水分特性曲線の決定. *砂丘研究* 30: 15-25.
- Jarvis, S.C. and L.H.P. Jones 1987. The absorption and transport of manganese by perennial ryegrass and white clover as affected by silicon. *Plant Soil* 99: 231-240.

- Kamata, Y., D. Rector and J.E. Kinsella 1988. Influence of temperature of measurement on creep phenomena in glycinin gels. *J. Food Sci.* 53: 589-591.
- Kanto, T. 2002. Research of silicate for improvement of plant defense against pathogens in Japan. Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference, Yamagata, Japan pp. 22-26.
- 小葉田亨 1999. イネの物質生産および収量への根量の貢献, 農業および園芸, 74: 696-700.
- Kramer, P.J. and J.S. Boyer 1995. Water relations of plants and soils, Academic Press. Inc., California.
- Larcher, W., U. Meinel, E. Ralsler and M. Ishikawa 1991. Persistent supercooling and silica deposition in cell walls of palm leaves. *Plant Physiol.* 139: 146-154.
- Li, M., G.X. Wang and J.S. Lin 2003. Application of external calcium in improving the PEG-induced water stress tolerance in liquorice cells. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 44: 275-284.
- Liang, Y., Q. Shen, Z. Shen and T. Ma 1996. Effects of silicon on salinity tolerance of two barley cultivars. *J. Plant Nutri.* 19: 173-183.
- Liang, Y. 1998. Effect of silicon on leaf ultrastructure, chlorophyll content and photosynthetic activity of barley under salt stress. *Pedosphere* 8: 289-296.
- 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.
- Liu, Z. and D.I. Dickmann 1992. Abscisic acid accumulation in leaves of two contrasting hybrid

- poplar clones affected by N fertilization plus cyclic flooding and soil drying. *Tree Physiol.* 11:109-122.
- Lockhart, J.A. 1965. Cell extension. In *Plant biochemistry*, J. Bonner and J.E. Varner (eds.), Academic Press, New York, pp. 826-849.
- Lux, A., M. Luxová, J. Abe, E. Tanimoto, T. Hattori and S. Inanaga 2003. The dynamics of silicon deposition in the sorghum root endodermis. *New Phytol* 158: 437-441.
- Lux, A., M. Luxová, T. Hattori, S. Inanaga and Y. Sugimoto 2002. Silicification in sorghum (*Sorghum bicolor*) cultivars with different drought tolerance. *Physiol Plant* 115:87-92.
- Lux, A., M. Luxová, S. Morita, J. Abe and S. Inanaga 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., Q.F. Li, Y.B. Gao and T.R. Xin 2004. Effects of silicon application on drought resistance of cucumber plants. *Soil Sci. Plant. Nutr.* 50: 623-632.
- 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. and E. Takahashi 2002. *Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan*, Elsevier, Amsterdam.
- Ma, J.F. and E. Takahashi 1993. Interaction between calcium and silicon in water-cultured rice plants. *Plant Soil* 148: 107-113.
- Ma, J.F. and E. Takahashi 1991. Effect of silicate on phosphate availability for rice in a

- P-deficient soil. *Plant Soil* 133: 151-155.
- Maiti, R.K., K.V. Ramaiah, S.S. Bisen and V.L. Chidley 1984. A comparative study of the haustorial development of *Striga asiatica* (L.) Kuntze on Sorghum cultivars. *Ann. Bot.* 54: 447-457.
- Mann, S., C.C.Perry, R.J.P. Williams, C.A. Fyfe, G.C. Gobbi and G.J. Kennedy 1983. The characterization of the nature of silica in biological systems. *J. Chem. Soc., Chem. Commun.*, 168-170.
- Matoh, T., P. Kairusmee and E. Takahashi 1986. Salt-induced damage to rice plants and alleviation effect of silicate. *Soil Sci. Plant Nutr.* 32: 295-304.
- 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.
- 松浦朝奈 1995. 植物の吸水能力と耐乾性, *農業および園芸*, 70: 823-828.
- Mohr, H. and P. Schopfer 1992. 植物生理学, 網野真一・駒嶺 穆監訳, 1998, シュプリンガーフェアラーク東京株式会社, 東京, pp.95-105.
- 中元朋実 1993. 根系の分布, *農業および園芸*, 68: 1328-1332.
- Nayyar, H. 2003a. Variation in osmoregulation in differentially drought-sensitive wheat genotypes involves calcium. *Biol. Plant.* 47:541-547.
- Nayyar, H. 2003b. Accumulation of osmolytes and osmotic adjustment in water-stressed wheat (*Triticum aestivum*) and maize (*Zea mays*) as affected by calcium and its antagonists. *Environ. Exp. Bot.* 50:253-264.

- Nonaka, K. and K. Takahashi 1988. A method of measuring available silicates in paddy soils.  
Jpn. Agric. Res. Q 22: 91-95.
- 岡本 嘉 1969a. 水稻におけるケイ酸の生理学的研究 第9報 培養液の高・低温下でケイ酸が水稻の生育に及ぼす影響. 日作紀 38: 743-747.
- 岡本 嘉 1969b. 水稻におけるケイ酸の生理学的研究 第10報 高・低気温下でケイ酸が水稻の生育に及ぼす影響. 日作紀 38: 748-751.
- 奥田 東・高橋英一 1961. 作物に対するケイ酸の栄養生理的役割について (第1報) ケイ酸欠除栽培方法の検討. 土肥誌 32: 475-480.
- O'Toole, J.C., R.T. Cruz and J.N. Seiber 1979. Epicuticular wax and cuticular resistance in rice.  
Physiol. Plant 47: 239-244.
- 小柳敦史 1995. コムギの根系, 農業および園芸, 70: 621-626.
- Parry, D.W. and M. Kelso 1975. The distribution of silicon deposits in the roots of *Molinia caerulea* (L.) Moench. and *Sorghum bicolor* (L.) Moench. Ann. Bot. 39: 995-1001.
- Passioura, J.B. 1988. Water transport in and to roots. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39: 245-265.
- Passioura, J.B. 1977. Grain yield, harvest index and water use of wheat. J. Austr. Insti. Agric. Sci. 43: 117-120.
- Rodriguez, D., J. Goudriaan, M. Oyarzabal and M.C. Pomar 1996. Phosphorus nutrition and water stress tolerance in wheat plants. J Plant Nutr. 19: 29-39.
- Rodrigues, F.A., N. Benhamou, L.E. Datnoff, R.R. Bélanger, J.B. Jones and G.H. Korndörfer

2002. Silicon induces a defense response to rice blast infection. Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference, Yamagata, Japan pp. 29-30.
- Sadiqov, S.T., M.Akbulut and V. Ehmedov 2002. Role of  $Ca^{2+}$  in drought stress signaling in wheat seedlings. *Biochemistry (Moscow)* 67: 4910497.
- Salih, A.A., I.A. Ali, A. Lux, M. Luxová, Y. Cohen, Y. Sugimoto and S. Inanaga 1999. Rooting, water uptake, and xylem structure adaptation to drought of two sorghum cultivars. *Crop Sci.* 39: 168-173.
- Sangster, A.G. and D.W. Parry 1976a. Endodermal silicon deposits and their linear distribution in developing roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* 40: 361-371.
- Sangster, A.G. and D.W. Parry 1976b. Endodermal silicification in mature, nodal roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* 40: 373-379.
- Sangster, A.G. and D.W. Parry 1976c. The ultrastructure and electron-probe microassay of silicon deposits in the endodermis of seminal roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* 40: 447-459.
- Schmidt, R.E., X. Zhang and D.R. Chalmeers 1999. Response of photosynthesis and superoxide dismutase to silica applied to creeping bentgrass grown under two fertility levels. *J. Plant Nutr.* 22: 1763-1773.
- Schwarz, K. 1973. A bound form of silicon in glycosaminoglycans and polyuronides. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 70: 1608-1612.
- Scurfield, G., C.A. Anderson and E.R. Segnit 1974. Silica in woody stems. *Aust. J. Bot.* 22:

211-229.

Siegwolf, R.T.W., R. Matyssek, M. Saurer, S. Maurer, M.S. G. Goerg, P. Schmutz and J.B.

Bucher 2001. Stable isotope analysis reveals differential effects of soil nitrogen and nitrogen dioxide on the water use efficiency in hybrid poplar leaves. *New Phytol.* 149: 233-246.

Singh, D.K. and P.W.G. Sale 2000. Growth and potential conductivity of white clover roots in dry soil with increasing phosphorus supply and defoliation frequency. *Agron. J.* 92: 868-874.

Singh, D.K. and P.W.G. Sale 1998. Phosphorus supply and the growth of frequently defoliated white clover (*Trifolium repens* L.) in dry soil. *Plant Soil* 205: 155-162.

Sperry, J.S., V. Stiller and U.G. Hacke 2002. Soil water uptake and water transport through root systems. In *Plant Roots: The Hidden Half*, third edition, Eds., Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U, Marcel Dekker Inc New York, pp. 663-681.

Steudle, E. and C.A. Peterson 1998. How does water get through roots? *J. Exp. Bot.* 49: 775-788.

住田弘一 1992. 水稻のケイ酸吸収に対する窒素栄養の影響. *土肥誌* 63: 633-638.

Tabuchi, A. and H. Matsumoto 2001. Changes in cell-wall properties of wheat (*Triticum aestivum*) roots during aluminum-induced growth inhibition. *Physiol. Plant.* 112: 353-358.

高橋栄一 1987. ケイ酸植物と石灰植物, 農文協.

Tanimoto, E. 1994. Interaction of gibberellin A3 and ancymidol in the growth and cell-wall extensibility of dwarf pea roots. *Plant Cell Physiol.* 35: 1019-1028.

Tanimoto, E. and D.J. Huber 1997. Effect of GA3 on the molecular mass of polyuronides in the

- cell walls of Alaska pea roots. *Plant Cell Physiol.* 38: 25-35.
- Tanimoto, E. and R. Yamamoto 1997. Change in cell wall extensibility during gibberellin-regulated growth of pea roots. *Zemledelska Technika* 43: 15-19.
- Tanimoto, E., R. Yamamoto, S. Fujii, S. Inanaga and Y. Sugimoto 2001. Viscoelastic analysis of cell wall extensibility regulated by humidity and low pH in the elongation zone of pea roots. In *Proceedings of the 6th Symposium of the International Society of Root Research Extra issue*, pp. 52-53.
- Tanimoto, E., S. Fujii, R. Yamamoto and S. Inanaga 2000. Measurement of viscoelastic properties of root cell walls affected by low pH in lateral roots of *Pisum sativum* L. *Plant Soil* 226: 21-28.
- 辻 渉・荒木英樹・稲永 忍 2003. 耐乾性が異なるソルガム 2 品種における水の通導抵抗. *日作紀* 72(別 2): 364-365.
- Tsuji, W., M.E.K. Ali, S. Inanaga and Y. Sugimoto 2003. Growth and gas exchange of three sorghum cultivars under drought stress. *Biol. Plant.* 46: 583-587.
- Tsuji, W., S. Inanaga, Y. Sugimoto, S. Morita and M.E.K. Ali 2001. Morphological and physiological responses of root system to water stress in two sorghum cultivars. In *Proceedings of the 6th Symposium of the International Society of Root Research Extra issue*, pp. 316-317.
- Turner, N.C. 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 13: 175-190.

- Turner, N.C., E.D. Schulze and T. Gollan 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.
- Tyree, M.T. 2003. Hydraulic properties of roots. In *Root Ecology*, H. de Kroon and E.J.W. Visser Eds. Springer, Berlin. pp. 125-150.
- 上野久儀・神谷浩平・大前圭 1999. 植物の蒸散・吸水量の同時計測と応答. 日本機械学会流体工学部門講演会講演論文集 99: 712-713.
- 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.
- Wu, YJ. And D.J. Cosgrove 2000. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *J. Exp. Bot.* 51: 1543-1553.
- Yeo, A.R., S.A. Flowers, G. Rao, K. Welfare, N. Senanayake and T.J. Flowers 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.
- 吉田智彦 2002. ソルガムとトウジンビエの生産と多収育種. *日作紀* 71: 147-153.
- Zeyen, R.J. 2002. Silicon in plant cell defenses against cereal powdery mildew disease. *Proceedings of the Second Silicon in Agriculture Conference, Yamagata, Japan* pp. 15-21.

## Summary

Crop production in arid and semi-arid areas is most limited by insecure water supply. In these areas improvement in the drought tolerance of crop has been recognized as one of the most important factors to increase and stabilize production. Previous studies have revealed that various minerals such as phosphates, potassium salts and silicates are related with plant drought tolerance. Because of the comparatively few and fragmentary studies on silicates, their effects on drought tolerance have remained unclear. The objectives of the present study were to determine how silicon could enhance drought tolerance in sorghum, and to monitor the physiological responses of sorghum to silicon application under water stress. To meet these objectives, three experiments were conducted.

In the first experiment, drought tolerant and sensitive sorghum cultivar, cv. Gadambalia and Tabat, were grown under drought stress with or without silicon fertilizer application to

verify the effects of silicon on their drought tolerance based on dry matter production, water use efficiency and water uptake. Regardless of their drought susceptibility, both sorghum cultivars showed almost similar responses to silicon application. Silicon application ameliorated the reduction in dry matter production under drought stress but had no effect under wet condition.

Under drought stress, silicon-applied sorghum had a lower shoot/root ratio, indicating facilitation of root growth and maintained a higher photosynthetic rate and stomatal conductance than plants grown without silicon application. Water use efficiency was not influenced by silicon application. Diurnal determination of transpiration rate indicated that the silicon-applied sorghum could extract a larger amount of water from a drier soil to support a higher stomatal conductance. These results suggested that silicon application could be useful to improve the dry matter production of sorghum under drought stress by enhancing water uptake.

In the second experiment, solution-cultured sorghum plants (cv. Gadambalia) grown with or without silicon were subjected to osmotic stress and the effects of silicon on their

transpiration rate, hydraulic resistance to water flow and water uptake rate were investigated.

Under osmotic stress, silicon application alleviated the reduction in dry weight depending on application levels. In contrast, no silicon effect was observed when sorghum plants were grown without osmotic stress. Regardless of silicon application levels or osmotic stress, the photosynthetic rate increased in proportion to increasing stomatal conductance which also changed depending on leaf water potential. Thus, growth promotion by silicon application was likely attributed to the higher leaf water potential due to silicon. Comparison of the hydraulic resistance to water flow between silicon-applied or silicon-deficient sorghum revealed that silicon application could ameliorate stress-induced increases in hydraulic resistance. Without silicon application the hydraulic resistance increased under osmotic stress. Data on water uptake rate and transpiration rate indicated that the latter changes in response to former. Silicon application had no effects on cuticular transpiration rate in sorghum unlike in the case of rice as previously reported. These results indicated that 1) the ameliorative effect of silicon on the

reduction in dry matter production under osmotic stress was attributed to the higher leaf water potential following the acceleration of water uptake caused by silicon, and that 2) silicon accelerated water uptake by maintaining a lower hydraulic resistance under osmotic stress.

In the third experiment, the effects of silicon on cell wall physical properties related with root elongation rate and mechanical reinforcement of stele for the protection of its conductive function in water-stressed conditions were investigated. Sorghum seedlings (cv. Gadambalia) were grown in a nutrient solution with or without silicon. The mechanical properties of cell walls were measured in 3 separate root zones: basal, apical and subapical. Silicon treatment decreased cell wall extensibility in the basal zone of isolated stele tissues covered by endodermal inner tangential walls. The silicon treatment increased cell-wall extensibility in the apical and subapical zones with a concomitant decrease in elastic moduli (E) and viscosity coefficients ( $\eta$ ). In contrast to the apical zone, the silicon-induced hardening of cell walls was also measured with an increase in E and  $\eta$ . The silicon-enhanced cell wall extensibility in the

growing zone may be one of the causal factors for the silicon-promoted root elongation. In addition, silicon deposition might protect the stele as a mechanical barrier by hardening the cell walls of stele and endodermal tissues.

The overall results of the present study revealed that silicon application to sorghum ameliorated stress-induced reduction in leaf water potential, leading to greater dry matter production under water stress. This advantageous effect of silicon is attributed to the increase in water uptake by sorghum due to improved plant hydraulic resistance and accelerated root elongation. There are possibilities that silicon-induced changes in cell wall extensibility might affect these factors.

## 公表論文リスト

学術論文 1: 学位論文第 4 章に相当.

題目 Silicon-induced changes in viscoelastic properties of sorghum root cell walls.

著者名 Taiichiro Hattori, Shinobu Inanaga, Eiichi Tanimoto, Alexander Lux,  
Miroslava Luxová and Yukihiro Sugimoto.

学術雑誌名 Plant and Cell Physiology 44(7): 743-749.

発行年月 July. 2003.

学術論文 2: 学位論文第 2 章に相当.

題目 Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor*  
(L.) Moench.

著者名 Taiichiro Hattori, Shinobu Inanaga, Hideki Araki, Ping An,  
Shigenori Morita, Miroslava Luxová and Alexander Lux.

学術雑誌名 Physiologia Plantarum (Accepted : Dec. 2004)