

暖地型飼料作物の水ストレス耐性機構 に関する比較栄養生理学的研究

実岡 寛文

広島大学生物生産学部, 東広島市 724

1988年10月12日 受 付

目 次

第1章	緒言	102
第2章	暖地型イネ科飼料作物における耐干性の比較	106
第3章	暖地型イネ科飼料作物の水ストレス耐性機構の解析	113
第1節	暖地型イネ科飼料作物の気孔抵抗, 葉の水ポテンシャルおよび 光合成能に及ぼす水ストレスの影響	114
第2節	暖地型イネ科飼料作物の葉の表皮 Wax, 内部 Lipid 合成能, ク チクラ蒸散および葉の水利用効率に及ぼす水ストレスの影響	122
第3節	暖地型イネ科飼料作物の ¹⁴ C 同化産物の根, 茎, 葉への分配と 根系の発達に及ぼす水ストレスの影響	128
第4節	水ストレス下における暖地型イネ科飼料作物の根の吸水力と地 上部への水移送能の草種間差異とその支配要因の解析	137
第5節	暖地型イネ科飼料作物の ³ H ₂ O の根から地上部への移動と根, 茎, 葉への分配に及ぼす水ストレスの影響	146
第4章	暖地型イネ科飼料作物の養分吸収に及ぼす水ストレスの影響と耐干 性向上に対するリン酸施与効果	154
第5章	総合考察	165
	引用文献	170

要 旨 湿潤気候にはいるわが国の西南暖地においても, 暖地型飼料作物の生育が旺盛となる梅雨後は, 高温寡雨のために土壤水分が減少し, 干ばつが各地で頻発し易い。干ばつの被害を軽減し, 作物の安定多収を測るためには, 耐干性作物の生理生態学的特性を解明し, それを基礎にした栽培技術を確認することが必要である。本研究は, 耐干性の程度の異なるイネ科飼料作物を対象に, 水ストレス下においても光合成, 物質生産効率が比較的低下しにくい耐干性作物について, その生理生態的特性を比較栄養生理学的観点から研究し, 作物における水ストレス耐性機構を解明したものである。

まず, 数種の暖地型飼料作物に対する水ストレス実験から耐干性の大きい作物は水ストレス下でも葉の水ポテンシャルを常に高く維持し, 光合成速度の低下が起こりにくい生理的特性を有することが明らかとなった。

耐干性作物の高い水分保持能力は水ストレス下でも(1)根系の発達がよく, (2)吸水能力が大きく, (3)吸収された水の葉への移送効率がよく, (4)クチクラ蒸散を抑える葉組織構造を有していることが¹⁴C 及び³H を用いたトレーサー実験などから立証された。

即ち, 耐干性作物は水ストレス下でも¹⁴C 同化産物を根へ効率よく転流させることによって根部組織を構成するタンパク質, セルロース, リグニン等の合成を盛んに行っていること, 及び吸水のための代謝活性を示す根圧, ATP 含量, 呼吸速度の大きいことが明らかになった。

³H でラベルしたトリチウム水の吸収実験から耐干性の大きい作物の根における吸水効率, 葉へ

の水移送効率は水ストレス下でも高いこと、また植物体内を水が通過する場合には、根と茎の移行部位、茎と葉の移行部位（節部）さらに葉鞘と葉身基部（カラー部）の3箇所での流れに対する抵抗、即ち通導抵抗が高く、その結果各器官への水の分配が阻害され、その程度は耐干性の弱い草種ほど大きいことが明らかとなった。

さらに耐干性作物は水ストレス下で葉表皮細胞にWaxを集積し、葉内における脂質合成能を高める事によって、クチクラ蒸散を抑え、水ポテンシャルを高く保つ能力が大きいことが明らかになった。

耐干性は作物体内の栄養状態とくにリン栄養と密接に関係し、水ストレス下におけるリンの増施は作物の耐干性を強化する事が明らかになった。リン栄養状態が悪化すると根の生育が阻害され、根長、根表面積が著しく縮小すること、リン栄養状態が良好な葉に比べて高い葉の水ポテンシャル値で気孔が閉じ、しかも水ポテンシャルの僅かな低下に対して光合成速度が著しく減少することが明確になった。

第1章 緒 言

飼料作物に限らず作物の生産粗収量は、太陽エネルギーを媒体とした光合成の働きに依存している。作物収穫物中に蓄積されるエネルギー量、即ち太陽エネルギー利用効率は、十分に管理された農作物の場合でもC₄作物で4～5%、C₃作物でせいぜい2%以下である(COOPER, 1970; DUCKHAM, 1981)。従って作物の粗収量、即ち物質生産能力を向上させるには、作物の栽培されている環境条件下で太陽エネルギー利用効率を如何に上昇させるかにかかっていると考えられる。しかし、作物に高温や水不足などの環境ストレスが生じた場合にはこのエネルギー利用効率が著しく低下する事が明らかにされている(LOOMIS and GERAKIS, 1975)。従ってこの利用効率を上昇させ作物の物質生産を高めるためには、作物の光合成作用を最高に発揮できる最適な環境条件、例えば水ストレス（水不足）などの環境的制約を除去すること、あるいはその環境適応能力の備わった作物の導入ないし作物の環境ストレス耐性を向上させることが必要である。

わが国は南北に細長い国で、極相として亜熱帯の多雨林、暖帯の照葉樹林、温帯の夏緑樹林、亜寒帯の針葉樹林が分布する多雨、湿潤地域に位置し、年間降水量が1000～3000mmで世界的に多いにも関わらず過去数回にわたって北海道、東北および一部の日本海側を除いた関東、西南暖地で局地的に大きな干ばつが発生している(気象庁, 1985)。降水量の不足により土壤水分が完全に枯渇し永続的に干ばつが発生している砂漠地域と異なり、わが国では降水のほとんどが5、6月の梅雨期と9月の台風期に集中し、作物の生長が活発な盛夏には高温・多照でしかも無降雨日数が長期的に続くために、蒸発量が降水量を上回り作物の吸水が蒸散に追いつけず干ばつが発生する点で大きな特徴がある。例えば広島県福山市の場合について5月から8月中旬の蒸発量、降水量及び最高気温の推移と7月から8月中旬までの土壤層位別土壤水分の変動から干ばつの発生状況を見ると、入梅前及び梅雨期の5月1日から7月15日までの76日間の総降雨量はそれぞれ392, 227mmで、この期間は降雨量が蒸発量に比べ約2倍近く高い。それに対して梅雨明けの7月上旬頃より温度が急上昇し、7月16日以降は無降雨日数が長期的に続き、7月16日から8月20日までの30日間の総降雨量は35mmと僅かであったが、総蒸発量はそれを4.5倍も上回る158mmであった(Fig. 1)。土壤水分は降雨直後(7月18日)は、圃場容水量近くに保たれていたが、降水がなく蒸発量が著しく高くなるのに伴い土壤表層から徐々に土壤水分は減少した。無降雨日数が30日に及んだ8月15日には表層から30cmまでの表層部土壤水分は枯渇し作物の吸収が困難となるpF3.0をはるかに越え、それより深層部はpF3.0以下で土壤水分に大きな変動は認められなかった。(Fig. 2)。梅雨期の降雨はその量が多く、そのうえ連続的であり、土壤の過湿によって作物の根張りが浅くなること、作物の必須な無機養分が溶脱すると言うような大きな問題が生じる。そのため梅雨後の高温、多照の時期に根が土壤水分を充分に吸収しきれないで水分欠乏を起こし、干ばつが発生し安い状態に作物が置かれているものと考えられる。従って、こうした土壤の水分環境が著しく変動する地域に作物を導入する場合には、根の吸水能力が低下せず根から地上部へ水を効率よく移送でき、作物の光合成、即ち乾物生産能力が低下しにくい草種を選定することが重要となる。

夏期において西南暖地で認められる寒地型草種の夏枯れは、こうした梅雨明けの高温と土壤水分の減少に

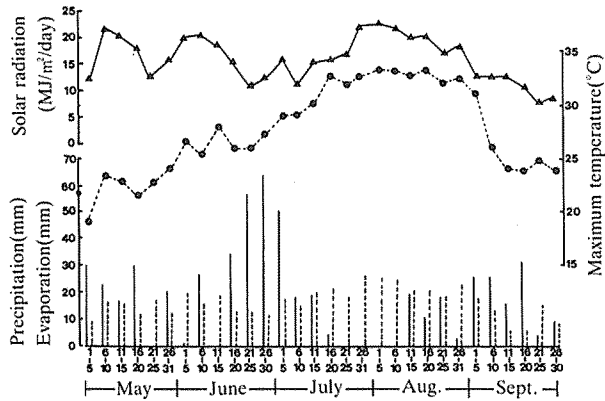


Fig. 1. Seasonal changes in five-day mean of daily maximum temperature and solar radiation, and precipitation and evaporation (each bar represents total of 5 days) in Fukuyama.

Data obtained from the average of 5 years (1973, 1978, 1982, 1984 and 1986).

(——): Precipitation, (·····): Evaporation
 (●··●): Temperature, (▲—▲): Solar radiation

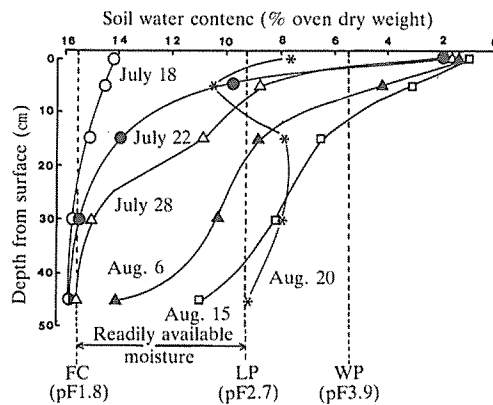
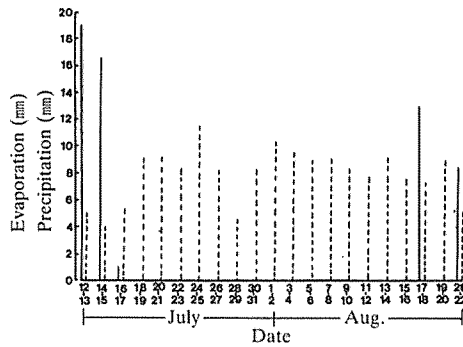


Fig. 2. Vertical distribution of soil water content under a sandy-loam soil in Fukuyama during a rainless period, from July 18 to Aug. 20, 1986. FC, field capacity (pF 1.8) ; LP, lento-capillary point (pF 2.7) ; WP, temporary wilting point (pF3.9). Evaporation, (·····) ; Precipitation (——)

より発生する(江原・縣, 1961; 小関, 1975)。夏枯れは飼料作物の季節生産性及び収量の年次変動に大きな影響を与え、草地の維持年限を短くする原因となっている。これを解決する方策として、近年西南暖地を中心に夏の高温期に旺盛な生育を示す暖地型草種が導入され広い地域で普及し栽培されている。しかし、その栽培利用に関しては生産の安定性、飼料価値など解決すべき点も多く、基礎資料が充分でない。従って、近年導入された暖地型草種について適応草種、適応地域並びにその栽培利用法を確立するためには気象条件、特に土壌水分の不足に対して生理、生態学的な観点からその草種間差異を明らかにすることが必要となる。

従来の作物の水分生理に関する研究は、土壌水分、植物体内水分、大気中の湿度とそれぞれ別々の観点から研究が進められてきた。しかし作物体の水の流れは土壌水分の量や分布、光強度、大気湿度、温度などの連続的環境に支配されている。従って、作物の水分生理に関する研究を行う場合、水の流れを土壌—植物—大気系として統一的に捉える必要がある。最近この事に関して、SLATYERとTAYLOR(1960)が、熱力学的パラメーターである水ポテンシャル概念を導入した事により、植物の水分状態を定量的かつ統一的に把握できるようになり、多くの研究がなされている。

HSIAO(1973)は水ストレスと葉の水ポテンシャルとの関係から水ストレスの程度を、水ポテンシャルが僅かに低下した場合の軽度、数bar以下、 -12bar から -15bar までの範囲で低下した場合の中程度、 -15bar 以下に低下した場合の重度の3段階に分け、水ストレスによる作物の被害発生過程を明らかにしている。

植物細胞の伸長は細胞壁の緩みに膨圧が作用することによって行われるので、水ストレスに伴う葉の水ポテンシャルの低下は、細胞並びに葉の伸長に著しく影響を及ぼす(ACEVEDO etc, 1971; BOYER, 1968)。従って、水ポテンシャルが数bar低下しただけの軽い水ストレスでも細胞や葉の生長が停止し、新葉の展開の阻害、葉の枯死による葉面積、分けつ数の減少等が生じて作物の収量が著しく低下する(LUXMOOR and MILLINGTON, 1971; MATT and MCCOMB, 1975)。水ポテンシャルがさらに低下し水ストレスが軽度から中程度に増大すると、水ストレスは気孔の閉鎖、光合成、同化産物の転流や分配などの生理的代謝過程に直接影響を及ぼす。気孔が閉鎖し始める葉の水ポテンシャルは作物の生育ステージ、生育環境あるいは草種により異なる(PEAKE etc, 1975; WILSON and HAYDOCK, 1971)。また、作物に水ストレスが生ずると光合成が減少するが、その低下要因として葉の水ポテンシャルの低下による気孔の閉鎖(Boyer, 1970)、光合成関連酵素の主要酵素であるRUDP及びPEPカルボキシラーゼ活性の低下、葉緑体における光リン酸化、電子伝達系機能の低下(KECK and BOYER, 1974)、クロロフィル形成の阻害や分解の促進(ALBERTE etc, 1975; VAPAAVUORI and NURMI 1982)等が明らかにされているが、水ストレスによって光合成産物の転流が阻害され葉に蓄積する(FRANKIE and KRIEG, 1979; WARDLAW, 1967)ことも間接的に作用しているとの報告もあり、水ストレスによる光合成の低下要因は未だ明らかにされていない。また、光合成産物は細胞・組織の伸長及び代謝機能の維持にとり重要な物質であり、作物の種々の器官に光合成産物がどの様に分配されるかは、作物の生育とくに種子、葉、根、塊根等の生長に重大な影響を及ぼす。従って、水ストレス下でも作物の生産性を向上させるためには、水ストレスによる光合成の低下要因を解析するとともに、光合成産物の分配がどの様に制御されているかを把握しそれと耐干性の関係をより明確にする必要がある。

土壌水分が完全に枯渇し、作物に重度の水ストレスが生じた場合(HSIAOが示す葉の水ポテンシャルが -15bar 以下の場合)には呼吸速度の減少(BOYER, 1970)、タンパク質の加水分解に伴う窒素代謝の異常(NAYLOR, 1972)等が生じる。何れにしても、極軽度の水ストレスでも葉の生長速度を低下させたり、代謝機能を著しく低下させる。水ストレスの程度によっては作物の生長能力を減退させ、甚だしい場合には永久萎凋となって枯死に至る。従って、作物は干ばつ下でも水ストレスの被害を軽減し、その生存能力を高め、生産性を維持するために水ストレスに対応して作物の生理生態的諸形質を変え、水ストレス耐性機構を発現させながら耐干性を獲得している。

作物が示す耐干性(drought tolerance)には主として次の2つの型がある。

一つには水ストレスの進行とともに、作物が水ストレスに適応(drought adaptation)して、作物体内に致命的な水ストレスの被害をもたらしさないようにする[乾燥回避性](drought avoidanceまたはescape)と[乾燥遅延性](dehydration postponement)があり、他の一つには作物に水ストレスが生じた場合にそれに対して植物細胞自体が耐え得る[乾燥耐性](dehydration tolerance)がある。

[乾燥回避性] は、乾期と雨期をもつ乾燥地域等のように干ばつが季節的 (seasonal) に発生する地域で、植物が獲得する耐干性である。即ち、乾期に入ると葉の脱落、枯死により蒸散葉面積を縮小させたり、あるいは地上部を枯らして種子、球根、根茎で切り抜ける。そして僅かの降雨があれば再び生長を始め、元の乾ききった砂漠に戻るまで2~3週間の内に発芽から種子生産までの生活環を終了し、また次の降雨を待つというように激しい水ストレス期間には生長を止めて乾燥期を過ごしその生命を辛うじて維持している (KOLLER, 1969; LEOPOLD, 1970)。しかし収量は、農業上重要な因子であるために葉の枯死あるいは落葉などは作物にとり致命的である。

他方、砂漠・乾燥地域と異なりわが国を含めた大部分の温帯湿潤地方では干ばつは突発的 (random) に発生する。そのために作物は干ばつを回避することはできず、水ストレスにともないその耐性を獲得、増加させながら作物に致命的な水ストレスをもたらすのを遅らせている [乾燥遅延性]。その機構は主として土壤水分が減少する過程に於て根系をより深く発達させて根の吸水力を増加させること (COUPLAND and JOHNSON, 1965; DOSS etc, 1960)、葉面積の減少、クチクラ抵抗の増加、葉巻などにより蒸散葉面積を縮小させること (MARTIN and JUNIPER, 1970; PASSINGHAM etc, 1967; TEARE etc, 1973)、糖、プロリン、ベタインなどを細胞質に集積させ水ポテンシャルの低下に伴う生理的プロセスの阻害を軽減させる代謝的適応 (HANSON and HITZ, 1982; SINGH, 1973) などにより獲得される。しかし、プロリン等の集積は、水ストレスにより偶然正常な窒素の代謝経路が乱れることによって生じたもので、それが直接耐性の増加につながるとする見解は現在疑問視されている (STEWART and HANSON, 1980)。

さらに干ばつが長引くと作物が、直接水ストレスを受けるのを延期する機構は使いつくされ作物は激しい乾燥を強いられる。この様な状況下では作物は浸透圧調節 (HSIAO etc, 1976; TURNER and JONES, 1980)、多価アルコール、タンパク質の放出 (GAFF, 1980) 等により細胞膜の保護能力を高めることにより細胞、組織の脱水を食い止める [乾燥耐性] を獲得してその生命を維持している。

以上のように作物が水ストレスの被害を軽減する機構には多くの因子が関与しているが、作物が乾燥に対して、これら耐干性のどの機構をより優先して獲得していくかは、作物が栽培されている地域の干ばつ発生状況や水ストレスの程度あるいは栽培する作物の種類により異なる。もちろん、一時的に襲ってくる干ばつに抵抗して生き残り、干ばつが去った後で回復して、物質生産を再開する能力を持つことも耐干性の重要な要因である。しかし、農業の実際場面に即して定義した場合に耐干性の強い草種とは、土壤水分が欠乏した条件下でも光合成を行って生産性を高く維持できる草種でなければならない。この事から、本研究では作物の [耐干性] の主な機構を [乾燥回避性] として考えるのではなく、[乾燥遅延性] と [乾燥耐性] を含めた概念として定義し用いることにする。

一方、栽培管理技術により干ばつの被害を軽減するにはマルチ資材の導入、播種期の移動、栽植密度の調節などの方法 (ARNON, 1972; 犬山, 1981) がある。さらに干ばつの被害を最も受けやすい時期に直接灌水することも考えられるが、一般的に草地は山間地や傾斜地に立地している事から灌水施設の整備が立ち後れており、しかも多量な灌がい水の確保が困難な所が多い。また、暖地型草類は冬作の寒地型草類の後作として周年作付体系の中で栽培し利用されているために播種期のずれは、その後の作物生産力に大きな影響を及ぼす。従って、これらに変わり干ばつの被害を軽減するための栽培技術を確立することが望まれる。

他方、水ストレスにより作物の生育が阻害されると同時に養分吸収が著しく減少する (ECK and MUSICK, 1979; OLSEN etc, 1961; O'TOOLE and BALDIA, 1979)。作物の栄養状態は作物の生育に大きな影響を及ぼすことから、水ストレス下で施与量の増加あるいは作物体内の栄養状態を良好に維持することにより作物の生育阻害を防ぎ、作物の耐干性を向上させ得ることが可能であると BEGG (1976) や LAHRI (1980) が指摘している。しかしながら、水ストレスによって無機養分の吸収がどの程度低下するのか、また水ストレスを受けた作物の無機養分吸収がどの程度影響を受けるのかに付いては十分に解析されていない。従って、水ストレスに対応して作物体内に於ける無機養分の集積と移動、さらには耐干性に対する無機成分の生理的寄与度を明らかにすることは作物の肥培管理上重要な課題である。

以上の事を背景に本研究は、西南暖地で広く作付栽培されている数種の暖地型草種に付いて、その生育が最も良好な土壤水分状態を把握し、これに基づいて干ばつ下でも生育が維持でき、かつ生産力の高い草種の選定を行った。続いて、耐干性の異なる草種を供試して、各草種が水ストレス下で示す生態反応、水分生理

及び水分消費特性を解明した。さらに各要因を総合的に把握し、より適切な耐干性に対する生理的パラメーターを導き出し、これを有効に利用することによって暖地型草類の干害対応技術の策定を行った。さらに西南暖地における作物の安定的生産技術の確立と、干ばつ下でも作物生産力を向上させようための基礎的知見を得た。

即ち、本研究の第2章においては、まず西南暖地で発生する干ばつの特徴と飼料作物の栽培学的意義から耐干性の評価方法を定義した。つづいて、梅雨後の高温、寡雨となる盛夏に土壤水分条件を数段階に変えた圃場栽培試験を行い、この耐干性評価方法に基づいて耐干性の強い草種を選定した。

第3章においては耐干性の異なる草種を土壤水分条件の異なる土耕ポットあるいは培地水ポテンシャルの異なる水耕条件下で栽培し、水ストレス下に於ける暖地型草種の(1)光合成とその支配要因の解析、(2)葉の保水機構の解析及び葉の保水力と水利用効率との関係、(3)根系の発達程度と根の分布機構の解析、(4)根の吸水力とその支配要因の解析を行うことによって飼料作物の水ストレス耐性機構を明らかにした。

第4章では草類の無機養分の吸収に及ぼす水ストレスの影響と耐干性の向上に対する無機イオンの施与効果を明らかにし、干ばつ下でも作物の生産性を向上させるための肥培管理法の検討を行った。

第5章においては、各章で得られた結果から、水ストレス下に於ける暖地型草種の生理生態的特性から耐干性の強い草種を選抜する場合のより有効なパラメータ、すなわち耐性に関与する形質を決定し、さらに耐干性と耐性機構を総合的にとりまとめて西南暖地における作物の干害対応技術の策定並びに栽培管理法をより明確にした。

本研究は、1980年4月より1987年3月にわたり行ったもので、その間終始御指導とご鞭撻を頂き、論文の取りまとめに付いてご検討をくださった広島大学生物生産学部、尾形昭逸教授に心から深謝の意を表します。

本研究の取りまとめに際しては、九州大学農学部栽培学研究室、縣 和一教授に終始懇篤な御指導と御校閲を頂いた。心より感謝の意を捧げます。また、九州大学農学部植物栄養学研究室、石塚潤爾教授ならびに作物学研究室、島野 至教授には御校閲と有益な御助言を頂いた。ここに厚く御礼申し上げます。

さらに、広島大学生物生産学部、藤田耕之輔並びに河野憲治両助教授には有益な御助言と御激励を頂き、また、松本勝士技官には長期にわたる調査実験に協力され多大の御援助を頂いた。深く感謝の意を表します。

第2章 暖地型イネ科飼料作物における耐干性の比較

第1節 はじめに

飼料作物に限らず一般作物において、耐干性の強い作物を選定する際の耐性の強弱を評価する方法としては、水ストレス下での葉の気孔を閉鎖、葉巻 (Leaf rolling) により葉面積を縮小、あるいは葉を脱落・枯死させることにより作物体からの蒸散量を減少させる能力、さらには生育の停止ないし休眠体制に入り水ストレスが解除されると再び生育を開始する能力などが考えられている (LEVITT, 1972)。水ストレスに鋭敏に反応して気孔が閉鎖する作物は、同時に葉へのCO₂の取込みを減少させ、ついには生育量の低下をもたらす。ところが水ストレス下でも気孔抵抗の小さい作物はCO₂の取込みは大きいと同時に蒸散によって失われる水分も多く、作物及び土壤の水ポテンシャルを低下させやすい。従って、耐干性の強弱を評価する場合に、この両者のどちらを用いるかは、干ばつの発生する条件、あるいは栽培している作物の種類により決ってくる。砂漠などの永続的に干ばつが発生している乾燥地域と異なり、わが国は年間降水量は多いが、降雨の大部分が梅雨と台風期に集中し、しかも梅雨明け直後の高温、高日射量により突発的に干ばつが発生する。

また、子実その他の特定部位が収穫の目的である一般作物と異なり、飼料作物では主として莖葉が家畜の餌となり、しかも周年を通じて安定的にそれが確保できなければならない。このため、西南暖地に導入される作物は水ストレスに抵抗して生き残っているというだけでは意味がなく、あくまでも水ストレス下でも光合成を行い、生産力を高く維持できる草種が望ましい。従って、こうした作物生産という立場から耐干性を評価する場合には水ストレス下での生育量の低下程度、即ち最適水分条件下での生育量に対する水ストレス下での相対生育量の大小により評価する方法がより実際的である。

以上の観点から本章では、暖地型飼料作物の内、既に西南暖地で広く作付栽培されている草種を自動灌水装置により土壌水分を数段階に変えた圃場条件下で栽培し、水分の多寡によって変動する乾物生産量といくつかの生理・生態的諸形質を比較検討し、耐干性が強く、わが国の西南暖地で栽培に適した草種の選定を行い、さらに土壌水分欠乏に対する暖地型飼料作物の耐干性発現機構を明らかにした。なお、圃場試験は1980, 1981, 1983年の3年間行い、3年とも同様な結果が得られたので本節では1983年に行った実験結果に付いて述べる。

第2節 材料及び方法

1) 供試草種及び栽培方法

広島大学生物生産学部実験圃場内に自動灌水装置を設置した1区4.0×5.0m²の試験区を設定し、Table 1に示した供試作物を1983年6月25日に畦幅50cmの間隔で条播した。なお、トウモロコシは株間25cmで点播した。施肥量はN（硫酸アンモニウム）を1.2kg/10a、P₂O₅（過磷酸石灰、熔成燐肥各半量ずつ）を2.0kg/10a、K₂O（塩化加里）を2.0kg/10aを基肥として全量条播し、深さ10cmの土を充分混合した。土壌pHは、炭酸苦土石灰でpH（H₂O）6.5にした。7月29日にN（硫酸アンモニウム）を1.2kg/10aさらに追肥した。なお、Table 2に実験圃場土の理化学的特性を示した。

梅雨後の8月4日から8月24日までの20日間、自動灌水装置（Fig. 3）により水管理を行い、圃場の土壌

Table 1. Species used in experiment

Species (Cultivers)	Scientific name	Seeding rate
Dallisgrass (Kyushu 5)	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	3kg/10a
Bahiagrass (Common)	<i>Paspalum notatum</i> Flugge	3kg/10a
Rhodesgrass (Katambora)	<i>Chloris gayana</i> Kunth.	2kg/10a
Sorghum (Sweet soix)	<i>Sorghum bicolor</i> Moench	3kg/10a
Sorghum (Rancher)	<i>Sorghum bicolor</i> Moench	2kg/10a
African millet (Marketing variety)	<i>Eleusine coracana</i> (L.) Gaertn.	3kg/10a
Corn (Snowdent 1)	<i>Zea mays</i> L.	8000plants/10a
Job's tears (Marketing variety)	<i>Coix lacryma-jobi</i> L. var. <i>mayuen</i> (Roman) Stapf	5kg/10a

Table 2. Some soil chemical properties of experimental field soil

Soil texture	Soil pH (KCL)	Total N* (%)	Available** P (ppm)	Exchangeable base*** (meq/100g dry soil)			
				K	Ca	Mg	Na
Sandy-loam soil	5.61	0.06	3.14	0.14	7.93	0.47	0.11

*: Kjeldahl digestion, **: by Bray No.2 solution,
***: 1N NH₃OAc extractable base

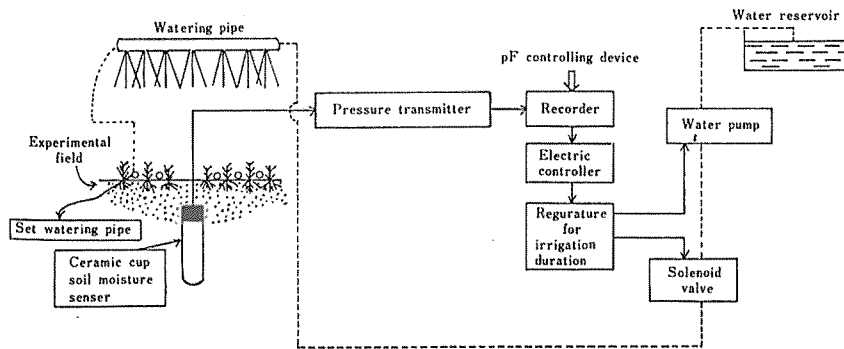


Fig. 3. Irrigation system for controlling of experimental field soil moisture.

水分を pF1.7, 2.3, 2.8 の 3 水準に設定し、さらに無灌水区を設けた。

2) 葉の水ポテンシャル及び気孔抵抗の測定方法

葉の水ポテンシャル（以下本論文では Ψ_1 として表す）はプレッシャーチャンバー（大起理化社製）により展開完了第1葉に付いて測定した。また、気孔抵抗（以下本論文では γ_s として表す）はポテンシャル測定前に葉の表面と裏面について LI65 型オートポロメーター（ラムダ社製）により測定した。両測定とも11時から15時の間に行った。

3) 生育量及び無機養分測定法

処理8日目の8月12日と20日目の8月24日に地上部は地際から刈り取り、葉身と茎部に分けて新鮮重を測定し、その一部を80℃で熱風乾燥し乾物重を測定した。根部は地上部を採取後、直径15cm、高さ50cmの鉄製円筒管を土壤中に打ち込み、土壌ごと採取したのち根の周りの土壌を水道水で取り除き脱塩水で洗浄後新鮮重を測定し、地上部同様に乾燥して乾物重を測定した。

植物体の全Nはセミマイクロケルダール法、磷(P)はモリブデンブルー法、加里(K)は炎光光度法、カルシウム(Ca)、マグネシウム(Mg)は原子吸光光度法により定量した。

第3節 結 果

1) 栽培期間中の気象及び土壌水分の推移と作物の生育状況

実験期間中の気象については、播種した直後は73mmの降雨があったが、処理開始時の8月4日から高温、寡雨となり、8月24日までの降水量は僅か5mmで、例年に比べ干ばつが気味に推移した(Fig. 4)。処理開始前の8月1日までは各処理区の土壌水分は、pF2.0~2.3に維持した(Fig. 5)。その後各処理区とも2~3日間給水を停止し、8月4日に土壌水分をpF1.7, 2.3, 2.8の3段階に調節し、さらに無灌水区を設けた。無灌水区の土壌水分は8月6日から徐々に減少し、8月7日以降は作物の生長阻害水分点であるpF3.0をはるかに越え、この区では植物は激しい干ばつに見舞われた。このため8月9日からはローズグラス、ソルガム(スイート種)、ハトムギ、トウモロコシ、シコクビエでは正午頃から15時の間に萎凋状態となり、特にトウモロコシ、ハトムギでは著しかった。さらに無灌水区は、処理後半の8月16日頃からローズグラス、ソルガム、トウモロコシでは下位葉の枯れ上がりが、またシコクビエ、ハトムギでは下位葉の枯れ上がりは少なかったが、未展開葉(幼葉生長部)の枯れ上がりがなく枯死が著しく、水ストレスに対する障害部位及びその程度の大きな草種間差異が認められた。

2) 地上部生育量

土壌水分の減少により供試草種の乾物重は減少し、その程度に大きな草種間差異が認められた(Table 3)。実験終了時から開始時の乾物重をさし引いて、これを実験期間中の生長量とした。この値について最高生長量を示した区を100として算出した処理開始後20日目の地上部相対生長量は、pF1.7区ではシコクビエで30%程度低下したが、他の草種では大きな差はなかった(Fig. 6)。土壌水分の減少により各草種の生育は阻害された。土壌水分がpF3.0を越え、作物に著しい水ストレスが生じた場合にシコクビエ、ハトムギ、トウモ

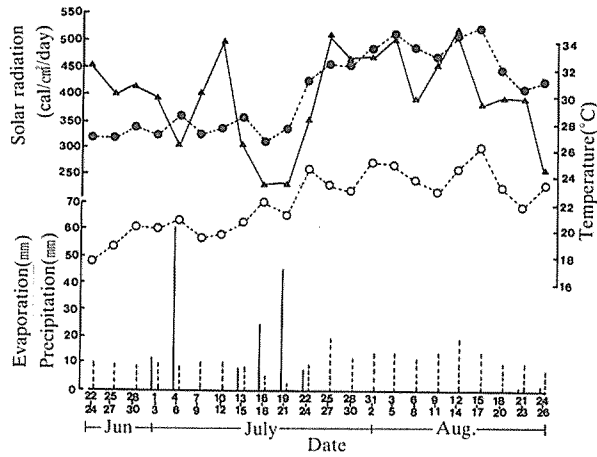


Fig. 4. Changes of three-day mean of daily maximum and minimum temperature, solar radiation, and precipitation and evaporation (each bar represents total 3 days) during experimental times.

(—●—●): Maximum temperature, (---○---○): Minimum temperature
 (▲—▲): Solar radiation
 (.....○.....): Evaporation
 (—): Precipitation

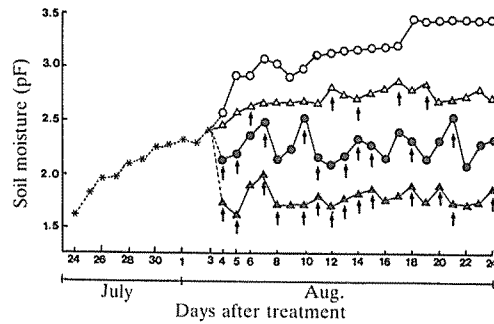


Fig. 5. Changes in soil moisture (pF) controlled by automatic system. (←: watering.)

(▲—▲): pF1.7, (●—●): pF2.3, (△—△): pF2.8,
 (○—○): non-irrigated

Table 3. Top dry matter yield (kg/a) of grass species under various soil moisture conditions.

Species	pF1.7	pF2.3	pF2.8	non-irrigated
Dallisgrass	41.0	42.0	35.0	34.5
Rhodesgrass	35.5	35.0	28.0	27.5
Bahiagrass	23.5	22.5	21.0	18.0
Sorghum (Rancher)	71.5	63.5	64.0	53.0
Sorghum (Sweet)	119.0	117.0	78.9	76.0
Corn	117.0	99.5	81.0	64.0
African millet	60.0	73.0	52.0	34.5
Job's tears	70.5	57.0	47.0	32.5

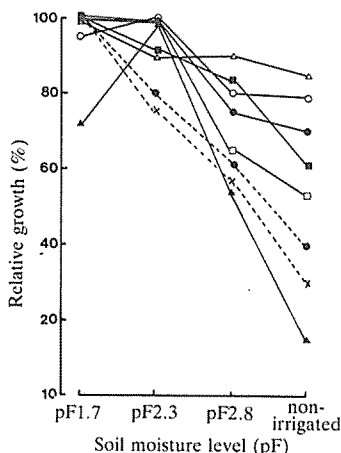


Fig. 6. Effect of water stress on shoots growth of grass species. Relative growth represented as the ratio to the maximum dry weight of each species which grown on high moisture conditions. The dry weight of whole plants were presented Table 3.

(○—○): Dallisgrass (●—●): Rhodesgrass
 (△—△): Bahiagrass (■—■): Sorghum (Rancher)
 (●—●): Corn (□—□): Sorghum (Sweet)
 (×—×): Job's tears (▲—▲): African millet

ロコシの生長量は50%以上低下したが、バヒアグラス、ダリスグラス、ローズグラスでは10~25%程度と他の草種に比べ僅かであった。

3) 根部乾物重と根部乾物重/地上部乾物重比 (R/T比)

土壤水分の減少によりダリスグラス、バヒアグラスの根部重は増加したが、他の草種では逆に低下した (Table 4)。また、各草種のR/T比は水ストレスにより増加し、その増加率はバヒアグラスで97%、ダリスグラス、トウモロコシで62~67%、ハトムギで31%、ローズグラス、ソルガムで16%であった。

4) Ψ_1 と Υ_s の変動

pH1.7区での各草種の Υ_s は10sec/cm以下、 Ψ_1 は-10bar以上で、草種間差は認められなかった (Table 5)。しかし土壤水分の減少により Υ_s は増加し、 Ψ_1 は逆に低下した。無灌水区での Υ_s はトウモロコシ、ハ

Table 4. Root dry weight and root-top ratio (root dry weight/top dry weight) of grass species grown on various soil moisture conditions.

Species	Soil moisture	Root dry weight (kg/a)	Root-top ratio
Dallisgrass	pF1.7	6.90(100)*	0.168(100)*
	non-irrigated	6.70(140)	0.281(167)
Rhodesgrass	pF1.7	7.05(100)	0.199(100)
	non-irrigated	6.35(90)	0.231(116)
Bahiagrass	pF1.7	6.00(100)	0.255(100)
	non-irrigated	9.05(151)	0.503(197)
Sorghum	pF1.7	14.40(100)	0.121(100)
	non-irrigated	10.65(74)	0.141(116)
Corn	pF1.7	15.25(100)	0.125(100)
	non-irrigated	13.00(85)	0.203(162)
Job's tears	pF1.7	7.70(100)	0.109(100)
	non-irrigated	4.65(60)	0.143(131)

()*: Relative value

Table 5. Maximum stomatal resistance and minimum leaf water potential of grass species during the experimental period.

Species	Soil moisture	Stomatal resistance		Leaf water potential	
		(sec/cm)		(-bar)	
Dallisgrass	pF1.7	2.5(100)*		6.0(100)*	
	non-irrigated	35.8(1432)		11.5(192)	
Rhodesgrass	pF1.7	6.2(100)		12.0(100)	
	non-irrigated	46.7(753)		20.0(166)	
Bahia grass	pF1.7	2.3(100)		6.5(100)	
	non-irrigated	43.6(1896)		15.5(238)	
Sorghum (Rancher)	pF1.7	2.8(100)		6.5(100)	
	non-irrigated	126.7(4525)		15.5(262)	
Sorghum (Sweet)	pF1.7	6.3(100)		7.0(100)	
	non-irrigated	117.9(1871)		16.5(236)	
Corn	pF1.7	5.1(100)		8.0(100)	
	non-irrigated	184.5(3681)		24.0(300)	
African millet	pF1.7	6.0(100)		6.5(100)	
	non-irrigated	68.95(1148)		14.5(223)	
Job's tears	pF1.7	5.8(100)		7.0(100)	
	non-irrigated	139.6(2406)		18.5(264)	

()*: Relative value

トムギ、ソルガムで高く、バヒアグラス、ダリスグラス、ローズグラスで低かった。また、同処理区の Ψ_1 はトウモロコシ、ローズグラス、ハトムギで-18~-24barと低く、バヒアグラス、ソルガム、シコクビエで-14~-17bar、ダリスグラスで最も高く-11.5barであった。

5) 無機成分吸収量と含有率

いづれの草種においても水ストレスによりN、P含有率の著しい低下が認められた (Table 6)。K含有率はダリスグラス、ローズグラスで、Ca含有率はダリスグラス、バヒアグラスで、また、Mg含有率はローズグラス、ソルガム (ランチャー)、バヒアグラスで、水ストレスにより増加したが、他の草種では低下した。

Table 6. Effect of water stress on nutrient content in tops of grass species.

Species	Soil moisture	Nutrient content (% of dry matter)				
		N	P	K	Ca	Mg
Dallisgrass	pF1.7	2.37	0.314	1.82	0.815	0.472
	non-irrigated	2.15	0.262	1.88	0.684	0.451
Rhodesgrass	pF1.7	2.18	0.321	1.28	0.471	0.150
	non-irrigated	2.02	0.266	1.50	0.562	0.170
Bahia grass	pF1.7	2.37	0.396	2.09	0.418	0.428
	non-irrigated	1.99	0.281	1.61	0.372	0.520
Sorghum (Rancher)	pF1.7	1.67	0.254	0.85	0.520	0.215
	non-irrigated	1.28	0.184	0.62	0.541	0.333
Sorghum (Sweet)	pF1.7	1.49	0.254	1.09	0.488	0.273
	non-irrigated	1.09	0.197	0.97	0.382	0.215
Corn	pF1.7	1.25	0.269	1.13	0.447	0.285
	non-irrigated	0.94	0.181	0.90	0.341	0.253
African millet	pF1.7	2.69	0.492	2.83	1.336	0.861
	non-irrigated	1.73	0.255	2.24	1.288	0.711
Job's tears	pF1.7	2.17	0.361	1.12	0.979	0.620
	non-irrigated	1.44	0.246	0.89	0.805	0.458

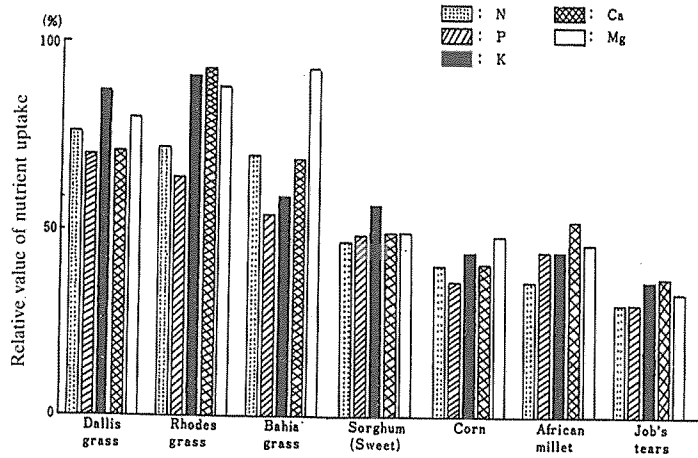


Fig. 7. Effect of water stress on nutrient uptake of various grass species. Figure shows the values expressed as the percentages of plant's with non-irrigated to pF1.7.

一方、無機成分吸収量は、水ストレスにより全ての草種において低下し、その程度は耐干性の弱い草種で大きかった (Fig. 7)。また、各成分間をみると耐干性の強い草種ではP、弱い草種ではPとN吸収量の減少程度が大きい傾向にあった。

第4節 考 察

作物の生育に影響のでない土壌水分は、圃場含水量から生長阻害水分点すなわち土壌水分 pF で1.8から2.8までと考えられている (川口, 1964)。実際に作物を栽培する場合の最適土壌水分は、このように幅の広いものでなく土壌の種類、土壌の物理性などによる土壌水分の移動の難易、作物の種類や生育段階、蒸散速度に影響する気温、湿度などによって左右される。本実験を行った圃場土は、花崗岩が崩壊した鈣質土壌で砂質ないし壤土であり、空気や水の流通は良好であるが養分は少ない (Table 2)。しかもこの土壌は保水性がないために干ばつが生じ易く、中四国の瀬戸内海沿岸を中心に西南暖地に広く分布している。従って、本実験では土壌水分の処理が僅か20日間であったにも関わらず、土壌 pF が2.8以上になった場合に、作物は著しい水分欠乏に見舞われた。この水ストレスによる乾物収量の低下率は小さい草種で15~21%、大きい草種では70~85%にも達した。最高収量区を100とした場合の無灌水区の相対生長量はバヒアグラス>ダリスグラス>ローズグラス>ソルガム>トウモロコシ>ハトムギ>シコクビエの順となり、この結果から各草種の耐干性はバヒアグラス、ダリスグラス、ローズグラスで強く、トウモロコシ、シコクビエ、ハトムギで弱いものと考えられる。

従来、作物体の水分状態は水分含有率、水欠差、相対含水量等で示されていたが、近年 SLATYER ら (1960) により熱力学的パラメーターである水ポテンシャルの概念が導入され、作物体の水分状態を土壌—植物—大気と連続した系の中での的確に捉えることが出来るようになった。各草種の Ψ_1 は水ストレスにより低下した。pF1.7区に対する無灌水区でのその低下程度はトウモロコシ、ハトムギ、ソルガムで大きくダリスグラス、ローズグラスで小さかった。この結果より、耐干性の弱い草種では水ストレスにより Ψ_1 が著しく低下し、水ストレス処理期間葉の水分状態が悪化している。それに対して、耐性の強いダリスグラス、バヒアグラス、ローズグラスでは Ψ_1 の低下率が小さく、水ストレス下でもある程度水分が保持されているものと考えられる。 Ψ_1 の減少程度は、 T_s の上昇程度に直接的に影響を与え、 Ψ_1 が高く維持されたダリスグラス、ローズグラスの T_s の上昇程度は水ストレス下でも小さかった (Table 5)。

このことから、耐干性は葉の水分保持能力及びそれと密接に関係する気孔の開閉程度に支配されているも

のと推察される。

一方、ローズグラスの $\Psi 1$ の水ストレスによる減少率は小さかったが、その値はトウモロコシを除く5草種に比べ-20barと低かった。また、この $\Psi 1$ 値における T_s は42sec/cmで耐干性の弱い草種に比べ低かった。TURNER (1974) は、水ストレスにより T_s が増加し始めるトウモロコシ、ソルガム、タバコの $\Psi 1$ はそれぞれ-17, -20, -13barで大きな草種間差異があり、しかも耐性の弱いタバコでは $\Psi 1$ の僅かな減少に対して、 T_s が増加することを明らかにしている。この報告と本実験の結果から、ローズグラスは $\Psi 1$ の低下に伴う気孔反応性の小さい、即ち水ストレスにより $\Psi 1$ が低下した場合でも気孔が開き、光合成を高く維持し得る草種と考えられ、この点に付いてはさらに検討する必要がある。

耐干性の強い草種が高い $\Psi 1$ 、即ち高い水分保持能を示す要因を根の生育から検討した。根部乾物重は水ストレスによりダリスグラス、バヒアグラスで増加、ローズグラスで僅かに減少したのに対してハトムギでは著しく低下した (Table 4)。また、 R/T 比は水ストレスにより増加し、その増加率は耐干性の強い草種ほど高かった。この結果は、グレイソルガムあるいはダリスグラス、バヒアグラスの根重、 R/T 比が水ストレスにより増加することを示した ABD-ELLATF と WEIBEL (1978) 及び Doss ら (1960) の報告と一致している。以上の結果より、耐干性の強い草種は水ストレスにより根重、即ち根系を拡大させることにより、水分吸収能を高め、作物体内の水分保持能を維持しているものと推察される。

処理20日間の各草種の無機養分吸収量を測定したところ、水ストレスにより何れの草種においても作物体内のN、P含有率及び吸収量が著しく減少する傾向にあった。また、耐干性の強い草種に比べて耐性の弱いトウモロコシ、シコクピエ、ハトムギほどその減少程度は大きかった。ECK と MUSICK (1979) は、ソルガムのN、P含有率は水ストレスにより低下するが、K、Ca、Mg含有率は影響を受けないことを、また、坂上と井口 (1968) は水稲ではP、Kが減少、N含有率が増加することを明らかにしている。水ストレスによる養分状態の変動は直接的に光合成をはじめとした作物の生理代謝機能の攪乱を生じさせ、作物の生育、乾物生産性の減少を引き起こす可能性もある。

水ストレスによる作物の無機成分の吸収阻害は、土壤水分の減少に伴う土壤養分の可給化の減少、蒸散の減少による養分の移動の低下なども考えられるが、三井ら (1951) は、呼吸阻害剤により水稲の養分吸収が阻害され、その程度は $P > K > NH_4 > Ma > Ca$ の順に大きいことが明らかにしている。この結果は、根の活力即ち地上部から根部への養分吸収に必要なエネルギー源の供給不足により養分吸収が阻害されることを示唆している。従って、水ストレスによる養分吸収の低下は、水ストレスにより根の生育が、あるいは根の生理的活性が阻害されることにより生ずることも考えられ、この事に付いては水ストレス下での無機養分の吸収特性及びそれと乾物生産性との関係を含めてさらに検討する必要がある。

以上の結果を総合すると、作物の耐干性を支配する要因としては①作物体内の水分状態を高く維持する。②水ストレス下でも T_s の増加を抑え、光合成を高く維持する、さらに③養水分吸収能を高く維持することの3つが考えられた。

第3章 暖地型イネ科飼料作物の水ストレス耐性機構の解析

植物の水の流れは、土壤—植物—大気系の水ポテンシャルの勾配に基づく、土壤水分が減少し、土壤水ポテンシャルが低下することによって作物の吸水が困難になると作物体を通過する水の流れが阻害され作物に水ストレスが生ずる。従って、この事と第2章の結果から、土壤水分が欠乏する条件下でも作物がその生産性を増加させるためには、この系の中で如何に作物体の水分状態を良好に保持し、その水を効率的に光合成、物質生産に利用できるかに起因する。従って、土壤水分欠乏に対して作物が適応し、耐干性を獲得するためには光合成を担う器官である葉の水収支の均衡に役立ち、かつ作物の代謝機能を低下させない生理的諸要因を獲得することがより重要な要件となる。

作物が耐干性を獲得するための仕組みとしてはおもに次の2つが考えられる。

一つは、水ストレス下でも作物体内の水分レベルを高く保持すること、そのためには水ポテンシャルの低い土壤からより少ない土壤水分を吸収する為の根の水分吸収能力と葉からの水の損失を抑制する蒸散抑制能力を増加させることである。

他の一つは、吸収した水の利用効率を高めること、そのためには根で吸収した水を光合成器官である葉へ効率よく分配、移送すること、移送された水を利用しての作物の光合成能力を高めることである。

以上の事を背景に、本章では耐干性の異なる草種を土耕ポット、ないし水耕条件下で栽培し、水ストレス下における各草種の①光合成とその支配要因、②葉の保水能力とその機構、③根の発達程度と根の分布機構、④根の吸水力とその支配要因を比較検討することによって、作物の生育に対する水ストレスの影響を把握するとともに、作物の水ストレスに対する適応機構を1) 集水能、2) 保水能、3) 水利用効率の3点から解析した。

第1節 暖地型イネ科飼料作物の気孔抵抗、葉の水ポテンシャル及び光合成能に及ぼす水ストレスの影響

1. はじめに

光合成は作物の物質生産の基礎となる重要な生理作用の一つであり、その実態を明らかにすることは作物の生産性を高め、栽培管理する上で極めて重要である。また、蒸散は根を介して養水分の吸収ばかりでなく、物質の移動や諸生理作用に関し重要な役割を果たす。言うまでもなく、作物はおもに気孔を通じて光合成と蒸散を同時に行い、光合成が活発なときにはむしろ蒸散により多量の水を失うので、作物は常に乾燥の危機に晒されている。蒸散が盛んであってもそれに見合うだけの水が吸収されていれば作物の体内水分が減少することはないが、土壤が乾燥している時には吸水量は低下し、さらに土壤水分が充分あっても蒸散で失った水を吸収し補うことが出来なければ、葉の含水量が減少し、その結果葉の水ポテンシャルは低下し、作物は著しい水ストレスを受ける。

作物の光合成は、主に葉面積指数と単位葉面積当りの光合成速度の2つにより決定されるが、両者のどれがより先に水ストレスにより影響を受けるかはまだ十分に明らかにされていない。

一方、GAASTRA (1959) の研究以来、単葉の光合成を律速する因子として気孔伝導度 (気孔抵抗の逆数) が注目され、多くの研究がなされている。それらの結果、中程度の水ストレスでは葉の気孔抵抗が著しく増加し、そのため単葉の光合成速度が減少すること、すなわち気孔抵抗が光合成の制限要因になることが明らかとなった (BOYER, 1970b ; GAASTRA, 1959 ; 石原ら, 1972 ; TROUGHTON, 1969)。また、BOYER と BOWEN (1970) は、エンドウとヒマワリの葉から単離したクロロプラストの酸素放出が水ストレスにより著しく低下すること、さらに葉の水ポテンシャルが低下し、その低下は葉の Hill 反応及び気孔低抵抗に大きな影響を及ぼすことを報告している。このように気孔開度は蒸散に影響を及ぼすと同時に CO₂ の葉内への取込みを通じて光合成を制御する。このことから、水ストレスにより葉の水ポテンシャルが低下した場合に CO₂ を取込むための気孔調節能力の優れた草種ほど耐干性はより強いものと考えられる。そこで本節では暖地型草種に及ぼす水ストレスの影響をまず始めに生長解析法により概観し、水ストレスによる作物の生育阻害要因を明らかにした。続いて水ストレスによる光合成の低下要因を葉の水ポテンシャル及び気孔抵抗との関連から解析した。

2. 材料及び方法

1) 供試草種及び栽培方法

1/2000 a ワグネル土耕ポットにパーライト0.7kgと花崗岩酸性土壌7.0kgを充填し、硫酸アンモニウム3.0g (Nとして12kg/10a)、過燐酸石灰3.5gと熔成燐肥 (P₂O₅として24kg/10a)、塩化カリウム1.7kg (K₂Oとして20kg/10a) を基肥として施与し、さらに土壤酸度を矯正するために消石灰5.0gを施与して土壤のpH (KCl) を6.0にした。

1980年7月1日にダリスグラスを10kg/10a、7月4日にハトムギ10粒/pot、7月8日にはローズグラスを4kg/10a、7月15日にはソルガムとトウモロコシをそれぞれ10粒/pot ずつ播種し、7月24日まで各ポットとも均一な条件下で生育させた。7月24日に圃場容水量にした後、土壤水分を3段階に変えて8月27日までの34日間実験を実施した。

土壤水分は、土壤表層から25~30cmの所の水分が① pF1.7~2.0 (対乾土重量百分率15~19%)、② pF2.3

-2.5 (同9~11%), ③ pF2.8-3.0 (同6~7%) の3水準となるように灌水量を調節した。

2) 生育量および葉面積測定法

土壌水分の処理を開始してから経時的に植物体を採取し、その生育量を調査した。その測定方法は第2章に従い、葉面積は葉面積計(林電工社製)により測定した。

3) 光合成速度及び葉の水ポテンシャル(Ψ_1), 気孔低抗(Υ_s)の測定法

光合成速度の測定は、展開完了第2葉の着生葉に付いて陽光ランプ(東芝陽光ランプDR400/T)を使用した人工照明下で行った。即ち、測定対象の葉を透明なアクリル樹脂製の同化箱に封入し、同化箱の出入り口の CO_2 濃度を赤外線分析計(日立堀場製ASSA-111型)により測定した。なお、測定時の照度は40Klxで、同化箱の温度は $30 \pm 2^\circ\text{C}$ であった。光合成測定後に Ψ_1 及び Υ_s をプレッシャーチャンバーとオートポモーターで測定した。

3. 結 果

1) 草丈及び生育状況

水ストレス処理期間の草丈の経時的変動をFig. 8に示した。土壌水分の減少にともない草丈の伸長を抑制され、処理30日目におけるpF1.7-2.0区の草丈を100としたときのpF2.8-3.0区の相対値はダリスグラスで73%, ローズグラスで63%, ソルガムで57%, トウモロコシで55%, ハトムギで50%であった。

ダリスグラス及びローズグラスでは水ストレス下でも良好な生育が認められたが、ハトムギでは末展開葉あるいは展開上位葉等が葉先から枯死し、生育が著しく抑制された。

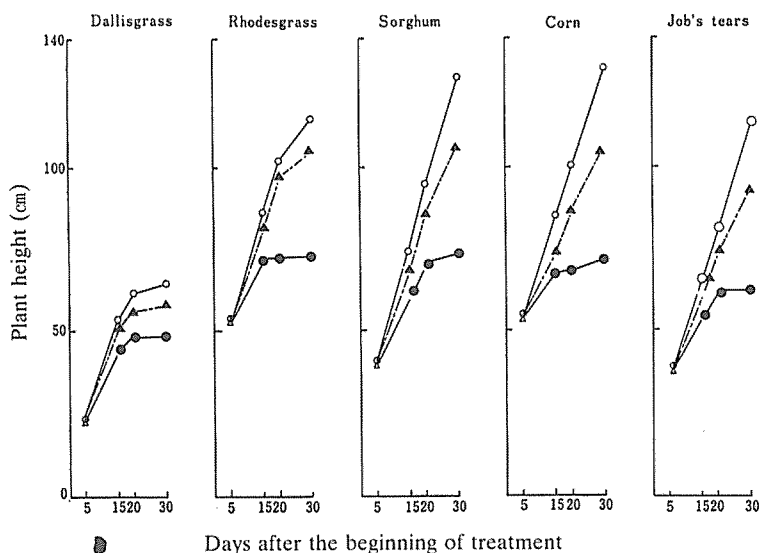


Fig. 8. Changes in plant height of each species as affected by water stress.
(○—○): pF1.7-2.0 (▲—▲): pF2.3-2.5 (●—●): pF2.8-3.0

2) 乾物収量

ポット当りの植物体重は全ての水分処理区で、ローズグラスで最大であり、続いてソルガムであった。pF1.7-2.0区とpF2.3-2.5区での植物体重はダリスグラスに比べトウモロコシ、ハトムギで大きかったが、pF2.8-3.0区ではトウモロコシ、ハトムギの乾物重は著しく減少し、その重さはダリスグラスより低くなった (Table 7)

3) 根部乾物重/地上部乾物重 (R/T比)

土壌水分が僅かに低下し、pF2.3-2.5になった場合にはR/T比はpF1.7-2.0区に比べソルガム、ハトムギで低下したのに対して、他の草種では増加した (Fig. 9)。pF2.8-3.0区の各草種のR/T比は、ダリ

Table 7. Dry weight (g/pot) of each grass species grown under various soil moisture conditions.

Species	pF1.7-2.0	pF2.3-2.5	pF2.8-3.0
Dallisgrass	92.3(100)*	63.3(69)	47.0(51)
Rhodesgrass	166.1(100)	134.1(80)	78.1(46)
Sorghum	144.7(100)	112.9(78)	50.2(34)
Corn	136.4(100)	87.1(58)	37.9(20)
Job's tears	130.3(100)	79.6(60)	24.6(17)

()*: Expressed as the percentages of dry weight with pF2.3-2.5 and pF2.8-3.0 to pF1.7-2.0

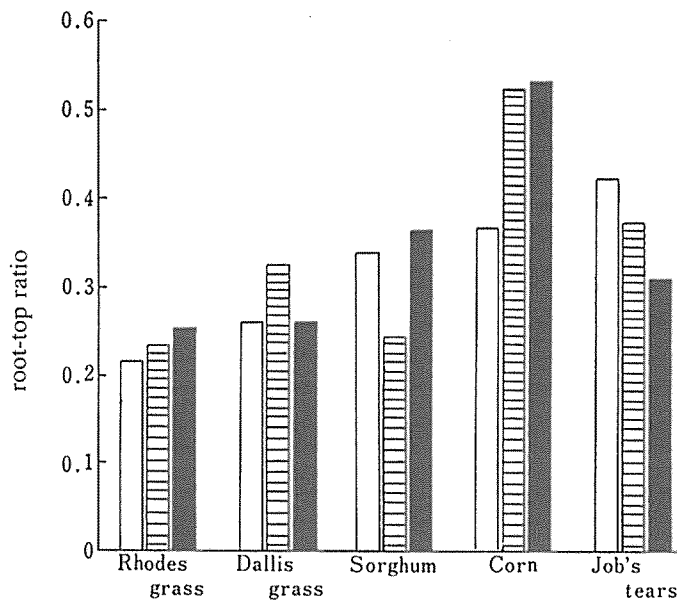


Fig. 9. Changes in root-top ratio of species as affected by water stress.

(□): pF1.7-2.0, (▨): pF2.3-2.5
(■): pF2.8-3.0

Table 8. Effect of water stress on relative growth rate (RGR), net assimilation rate (NAR) and leaf area ratio (LAR) in rhodesgrass, sorghum and job's tears.

Species	Soil moisture	Start-Harv. 1(0-9days)			Harv:1-Harv. 2(10-27days)		
		RGR*	NAR**	LAR***	RGR	NAR	LAR
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	0.101	5.43	186	0.087	8.28	105
	pF2.8-3.0	0.086	4.68	181	0.062	5.85	106
Sorghum	pF1.7-2.0	0.125	4.22	294	0.094	4.76	198
	pF2.8-3.0	0.091	3.38	269	0.058	3.00	192
Job's tears	pF1.7-2.0	0.116	4.04	282	0.090	4.00	224
	pF2.8-3.0	0.067	2.27	256	0.054	2.13	255

RGR*: g/g/day, NAR**: g/m²/day, LAR***: cm²/g

スグラスで pF1.7-2.0 区の値まで、また、ハトムギでは pF1.7-2.0, pF2.3-2.5 区の値よりさらに低下するのが認められたが、この両草種を除く他の草種では増加した。

4) 相対生長率 (RGR), 純同化率 (NAR) 及び葉面積比 (LAR)

各草種の RGR は、水ストレスにより減少し、その程度に大きな草種間差異が認められた。水ストレスが比較的短い処理 9 日目での pF1.7-2.0 区に対する pF2.8-3.0 区での RGR はローズグラス、ソルガム、ハトムギでそれぞれ 15, 17, 43% であった (Table 8)。水ストレスが長期に及んだ 10 から 27 日目の pF2.8-3.0 区のローズグラス及びソルガムの RGR の低下率はそれぞれ 29, 39% で、処理 9 日目に比べさらに減少した。ハトムギの低下率は、処理 9 日目に比べて大きな変動はなかったが、その率は依然として他の 2 草種に比べて大きく、40% 近かった。

3 草種の NAR もまた水ストレスにより低下し、その程度は RGR と同様な傾向を示したが、LAR は、水ストレスにより変動は認められなかった。

5) 葉の水ポテンシャル (Ψ_1) 及び気孔抵抗 (γ_s)

土壌水分の減少とともに Ψ_1 は低下し、それは pF2.3-2.5 区では種間差はなかったが、pF2.8-3.0 区の処理 11 日目の Ψ_1 はローズグラス、ダリスグラス、ソルガムでは -10bar 以上と高かったのに対して、トウモロコシ、ハトムギでは -10 から -15bar でやや低下した (Fig. 10)。水ストレス処理 23 日目の Ψ_1 は、さ

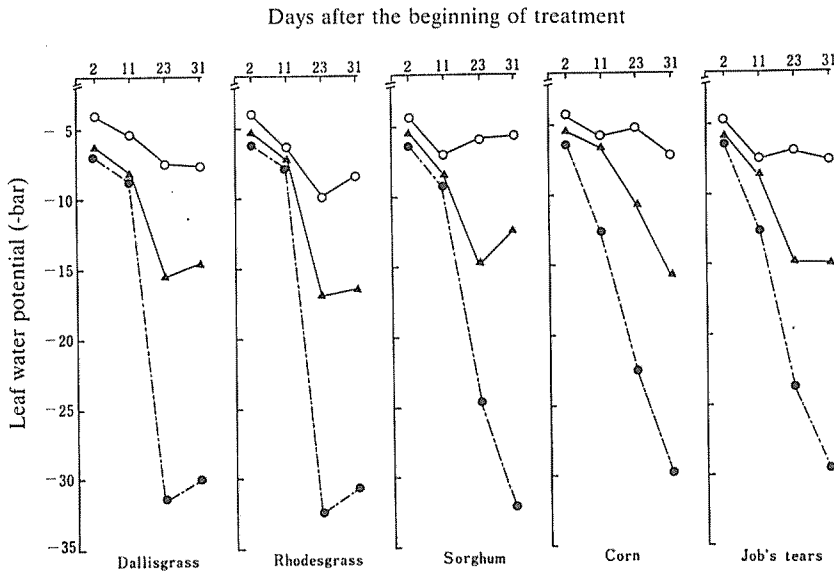


Fig. 10. Changes in leaf water potential of each species as affected by water stress. Symbols are the same as in Fig.8.

らに低下しローズグラスで -30bar 以下、ソルガム、トウモロコシ、ハトムギで -20~-25bar であった。

pF1.7-2.0 区の γ_s は、全草種とも処理期間を通じて 5 sec/cm 以下で常に低い値に維持された (Fig. 11)。土壌水分の減少により γ_s は増加し、その程度は pF2.3-2.5 区では緩やか、pF2.8-3.0 区では急であった。pF2.8-3.0 区の γ_s はダリスグラス、ローズグラス、ソルガムで 20~22 sec/cm、トウモロコシ及びハトムギでそれぞれ 27, 33 sec/cm であった。

6) Ψ_1 の日変化

pF1.7-2.0 区の各草種の Ψ_1 は、午前中に -8 bar 以上と高く、12時と14時の間には -8 から -10bar まで僅かに低下したが、それ以降は午前中のレベルまで徐々に回復していった (Fig. 12)。

pF2.8-3.0 区の午前 8 時の Ψ_1 は各草種とも -10bar と比較的高かったが、時間の経過とともにそれぞれ著しく低下し、13時と15時の間にはその値は最低値を示した。その後 Ψ_1 は徐々に増加し、各草種とも 19時

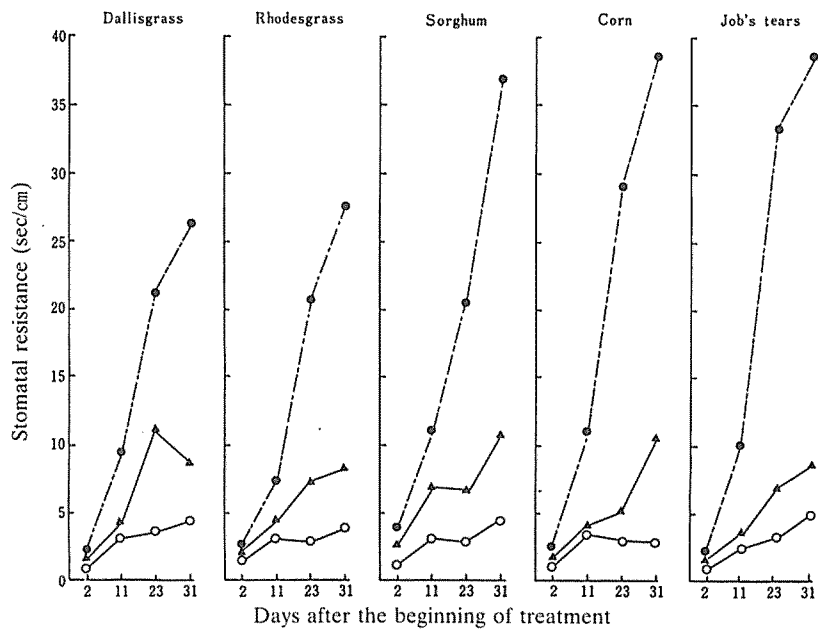


Fig. 11. Changes in stomatal resistance of each species as affected by water stress. Symbols are the same as in Fig.8.

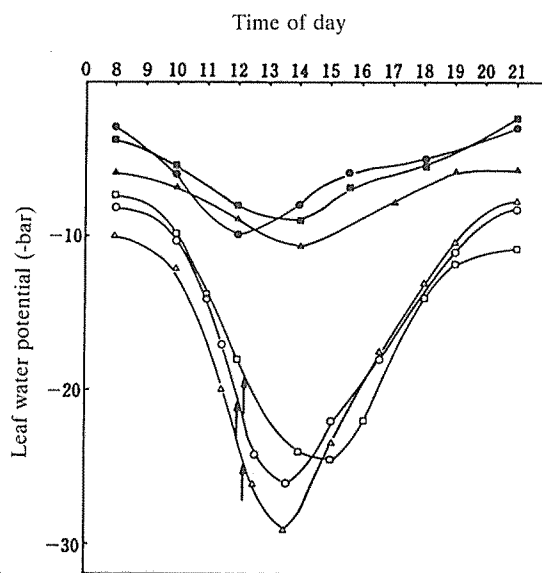


Fig. 12. Diurnal course of leaf water potential in rhodesgrass, sorghum and job's tears.

Rhodesgrass: (\blacktriangle — \blacktriangle) pF1.7-2.0, (\triangle — \triangle) pF2.8-3.0

Sorghum : (\bullet — \bullet) pF1.7-2.0, (\circ — \circ) pF2.8-3.0

Job's tears : (\blacksquare — \blacksquare) pF1.7-2.0, (\square — \square) pF2.8-3.0

(\leftarrow): wilting point

頃にはほぼ元の値まで回復した。ローズグラスおよびソルガムの Ψ_1 の最低値は13時から14時に現れ、その値はそれぞれ $-29 \sim -30$ および $-26 \sim -27$ barであった。しかし、ハトムギの Ψ_1 の低下は他の2草種に比べ緩やかで、その最低値は14時と15時に現れ、しかもその値は他の2草種に比べてやや高く $-24 \sim -25$ barであった。

7) 光合成速度 (Po)

土壌水分の低下により各草種のPoは低下し、その程度に大きな草種間差異が認められた (Fig. 13)。pF1.7-2.0区のローズグラスとソルガムのPoは27、他の3草種では約 $20 \text{ mg CO}_2 / \text{d m}^2 / \text{hr}$ であったが、pF2.8-3.0区ではローズグラス、ダリスグラスで約12-13、ソルガム、ハトムギ及びトウモロコシでそれぞれ約7、5及び $1 \text{ mg CO}_2 / \text{d m}^2 / \text{hr}$ であった。

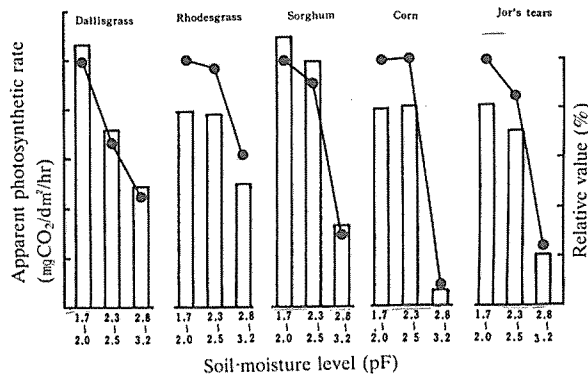


Fig. 13. Effect of water stress on apparent photosynthetic rate (□) and relative photosynthetic rate (●—●) in grass species.

4. 考 察

飼料作物に限らず一般作物においても、その耐干性を農業の実際場面に即して定義すると耐干性の強い草種とは、土壌水分が著しく減少した水ストレス下でも乾物生産を高く維持できる草種であるということが出来る。

そこで、本実験で得られた各草種のpF1.7-2.0区に対するpF2.8-3.0区の相対生育量を見ると、それはダリスグラス>ローズグラス>ソルガム>トウモロコシ>ハトムギの順に大きかった (Table 7)。この結果、耐干性はダリスグラス、ローズグラスで強く、トウモロコシ、ハトムギで弱く、ソルガムでは中間的耐性を示すものと考えられこの結果は第2章の圃場実験と同様であった。

水ストレスにより作物の生育が阻害される要因を、まず始めに耐干性の強いローズグラス、弱いハトムギ、中程度のソルガムについて生長解析法を用いて検討した。

3草種の相対生長率 (RGR) は、水ストレスにより低下し、その程度は耐性に強いローズグラスで小さく、弱いハトムギで大であった (Table 8)。RGRの支配要素である純同化率 (NAR) と葉面積比 (LAR) に付いてみると、NARはRGR同様水ストレスにより低下するが、LARでは変化が認められず、この事からRGRの低下は主としてNARの低下によりもたらされているものと推察された。また、NARの低下を草種で比較すると、耐性の弱いハトムギでは水ストレス処理後0から9日目の比較的短期間の水ストレスでも、他の2草種に比べてその低下は大きかった。以上の結果、水ストレスにより作物の生育が阻害され乾物生産量が低下するのは、光合成が行われる場である葉の大きさ (LAR)、即ち葉面積よりもむしろその能力 (NAR)、即ち葉の光合成が減少することが直接の要因と考えられる。従って、耐干性の強い草種とは、水ストレス下でも光合成が低下せず、NARを高く維持できる能力の備わった草種であると結論できる。

この様に水ストレスによりNARは減少し、その程度に種間差が認められる要因をさらに生理、生態学的見知から解析を行う。

作物の生理機能や体内水分の維持能力を示す指標として、近年 Ψ_1 が広く使用されている。 Ψ_1 は、土壤水分の減少にともない低下し、その低下程度は水ストレスの強さ、その持続期間あるいは草種間で大きく異なった。水ストレスによりRGR, NARが減少し、それに種間差が現れた水分処理後9~11日目の Ψ_1 の低下程度を3草種間で比較すると耐性の弱いハトムギ、トウモロコシでは、強いダリスグラス、ローズグラスに比べてその低下は大きかった (Fig. 10)。また、RGRとNARに種間差が認められなくなった水分処理後23日目にはローズグラス、ダリスグラスはトウモロコシ、ハトムギに比べて Ψ_1 は低下したが、処理31日目には5草種間で差はなかった。このことから、耐性に強い草種では水ストレスが短い場合には Ψ_1 の低下を小さく抑えること、即ち体内水分を高い水準で保持し得ることにより、さらに水ストレスが長期及ぶと Ψ_1 をより低下させ植物の吸水力を高めることにより水ストレスに適応しているものと推察された。

作物が水ストレス下でも水分欠乏を抑制させるための機構としては、作物の水吸収能力と葉からの水分の損失を小さくし水の消費量を調節する能力に支配されている。そこでまず、作物の吸水力の指標の一つと考えられる根部乾物重/地上部乾物重比 (R/T比) に付いて考察する。

ハトムギを除く4草種では、水ストレスによりR/T比は増加する傾向にあった (Fig. 9)。4草種のpF1.7-2.0区に対するpF2.8-3.0区のR/T比の増加程度は、トウモロコシで最も大きく、ソルガム、ローズグラス、ダリスグラスではトウモロコシに比較してその値は小さかったが、この3草種に付いては水ストレスがさらに著しくなってから増加するものと考えられる。何れにしても、作物の水ストレスに適応して、根系を拡大して給水力を高く維持しているものと推察される。それに対して、ハトムギでは水ストレスによりR/T比が著しく低下した。即ち、ハトムギでは根の生育が水ストレスにより阻害され、そのため根の吸水力が低下する。その結果、葉への水供給量が制限され、葉の光合成が低下し、作物の生産性が低下するものと推察される。

Ψ_1 の低下により葉の Υ_s は増加し、その程度は耐干性の弱い草種で大きかった (Fig. 11)。また、各草種の Υ_s と Ψ_1 の間には1%水準で有意な負の相関が認められた (Fig. 14)。即ち、各草種の Ψ_1 (Y) と

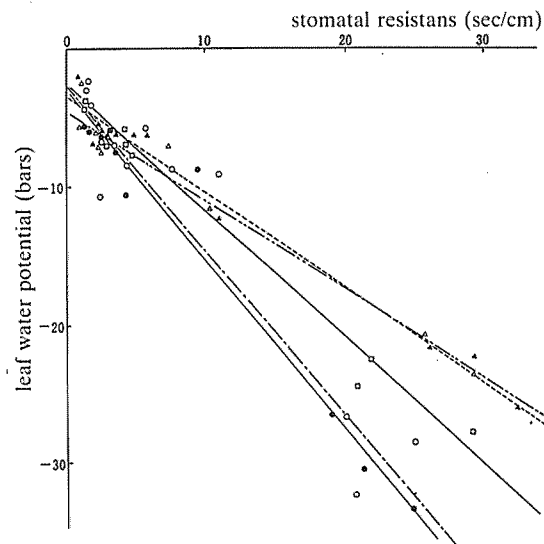


Fig. 14. Relationship between leaf water potential (Y) and stomatal resistance (X) for grass species.

Dallisgrass (●—●): $Y = -1.23X - 2.72$ ($r = 0.977$)

Rhodesgrass (○—○): $Y = -1.19X - 2.50$ ($r = 0.954$)

Sorghum (□—□): $Y = -0.90X - 2.62$ ($r = 0.933$)

Corn (△—△): $Y = -0.69X - 3.41$ ($r = 0.989$)

Job's tears (▲—▲): $Y = -0.65X - 4.34$ ($r = 0.986$)

Υs (X) との関係は、それぞれ次式で示され、耐干性の強い草種ほど回帰式の傾きが大きいことが傾向にあった。ダリスグラス： $Y = -1.23X - 2.72$ ($r = 0.977$)、ローズグラス： $Y = -1.19X - 2.50$ ($r = 0.954$)、ソルガム： $Y = -0.90X - 2.65$ ($r = 0.973$)、トウモロコシ： $Y = -0.69X - 3.41$ ($r = 0.989$)、ハトムギ： $Y = -0.65X - 4.34$ ($r = 0.986$)。この式より耐干性の強いローズグラス、ダリスグラスで $\Psi 1$ の低下に伴う Υs の増加程度が小さく、 $\Psi 1$ が低下した状態でも気孔が開いている。それに対して、耐性の弱いハトムギとトウモロコシでは $\Psi 1$ の低下にともなう Υs は急激に増加し、 $\Psi 1$ の僅かな低下に対しても気孔が鋭敏に反応して閉鎖するものと推察された。Turner は (1979)、トウモロコシ、ソルガム及びタバコの葉の Υs が増加し始める、即ち気孔が閉鎖し始める $\Psi 1$ は、それぞれ -17 、 -20 及び -13 bar であり、耐性の弱いタバコ、トウモロコシでは強いソルガムに比べてより高い $\Psi 1$ で気孔が閉鎖すること、さらにこの水ストレス下での2から3bar程度の $\Psi 1$ の差が、乾燥地に於てソルガムがトウモロコシに比べて多収生に結び付いている原因になっていると報告している。水ストレス下での気孔閉鎖の原因としては、 $\Psi 1$ の減少にともなう葉のアブシジン酸 (ABA) 含量の増加が直接の要因として考えられている (CUMMIS etc, 1971; 平井と小清水, 1981; WRIGHT, 1972) が、本実験の耐性に弱い草種の Υs は、水ストレスに反応して閉じ易いとする結果は、耐性に弱いトウモロコシの ABA 含量が、強いソルガムに比べ水ストレス下で急増し、その結果、気孔が素早く閉じるという BEARDELLら (1975) の報告とも一致している。また、従来水ストレスに反応して Υs が増加し易い作物ほど、耐干性が強いと考えられていたが、気孔閉鎖は同時に CO_2 の取込みを阻害し光合成を低下させる。従って、耐干性の一つの指標として気孔の調節作用に多大な関心が寄せられていたが、収量を目的とする作物では気孔が閉じ、光合成が低下し易いことは必ずしも望ましくないと考えられる (KHAN and TSUNODA, 1970; VAN BAVEL, 1967)。実際に、耐干性に強いコムギやソルガム品種は水ストレスにより気孔が閉じ難いことが BLUM (1974, 1980) により明かにされている。

最後に物質生産の基礎となる光合成に付いて考察する。各草種の光合成速度 (P_o) は水ストレスにより低下したが、その低下は耐干性の強いローズグラス、ダリスグラスで小さく、弱いハトムギ、トウモロコシで大きかった (Fig 13)。また、 P_o と Υs との関係を見てみると、 Υs が 11 sec/cm 以下と低い場合には各草種の P_o は $18 \text{ mg CO}_2 / \text{d m}^2 / \text{hr}$ 以上と比較的高く維持されたが、水ストレスにより Υs が増加するにともない P_o は顕著に減少し、その低下は耐干性の強いローズグラス、ダリスグラスでは小さく、弱いハトムギ、トウモロコシでは大きかった (Fig. 15)。さらに、耐性の強いローズグラス、ダリスグラスでは水ストレス下でも Υs が 25 sec/cm と高かったにも関わらず、 P_o は $10 \text{ mg CO}_2 / \text{d m}^2 / \text{hr}$ 以上であった。それに対して、

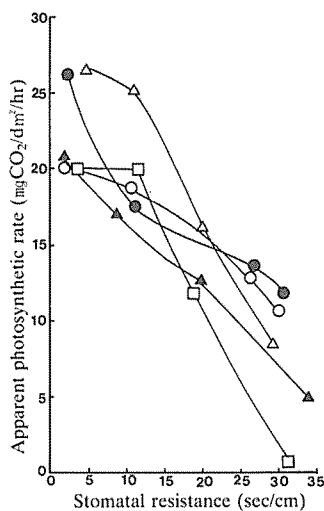


Fig. 15. Relationship between stomatal resistance and apparent photosynthetic rate.

(○—○): Rhodesgrass, (●—●): Dallisgrass,
 (△—△): Sorghum, (▲—▲): Corn,
 (□—□): Job's tears

トウモロコシとハトムギでは水ストレス下で Υs が30sec/cm以上で、その時の Po は $5 \text{ mg CO}_2 / \text{d m}^2 / \text{hr}$ で低かった。

以上の結果より、光合成速度に対する水ストレスの影響には明瞭な種間差が認められ、耐干性の強い草種では水ストレス下でも光合成速度の低下が小さいと結論できる。即ち光合成速度に対する水ストレスの影響の種間差は次のようにまとめることが出来る。

耐性の弱いハトムギ、トウモロコシでは水ストレスにより $\Psi 1$ が低下し、葉の水分状態が悪化すると急激に気孔が閉鎖し、そのため葉内への CO_2 の拡散速度が減少し光合成が低下する。他方、強いローズグラス、ダリスグラスでは、水ストレスにより $\Psi 1$ が低下した場合でも Υs の増加程度が小さく、そのため CO_2 拡散速度が高く維持され、光合成が低下し難い。

第2節 暖地型イネ科飼料作物の葉の表皮 wax, 内部 Lipid 合成能, クチクラ蒸散及び葉の水利用効率に及ぼす水ストレスの影響

1. はじめに

植物葉の表皮は、クチクラ層に覆われ、気孔以外からの蒸散の調節に重要な役割を果たしている (DENNA, 1970; RADLER, 1965; RENOLDS, 1965; 高橋, 1982)。葉全体の蒸散に対するクチクラ蒸散の割合は、0.05から45%と植物により大きく異なる (LARCHER, 1975)。また、クロロホルムなどの有機溶媒で葉の表皮 Wax を取り除いた場合に葉のクチクラ蒸散が増加することから、葉の Wax が葉の水分保持能力を高める重要な支配要素であると考えられている (JEFFREE etc, 1971; O'TOOLE etc, 1979; PASSINGHUM etc, 1967) が水ストレス下での Wax 生合成、さらにはそれと作物生産との関係を見た報告はない。

本節では、①葉の表皮 Wax の含量及び内部 Lipid 合成能に及ぼす水ストレスの影響を明らかにし、②それが蒸散の調節、即ち葉の保水機構にどの様な役割を果たしているか、さらに③葉の表皮に Wax が集積することによって葉の水分保持能が高まり、その結果、葉の水利用効率が高まり、水ストレス下でも乾物生産が低下せずに作物の耐干性が強化されるかどうかを検討した。

2. 材料及び方法

実験1. 葉の表皮 Wax の含量及び表皮 Wax, 内部 Lipid 合成能に及ぼす水ストレスの影響

1) 供試草種及び栽培方法

ローズグラス、ソルガム及びハトムギを1981年5月15日に鉍質酸性土壌7kgとパーライト0.7kgを充填した1/2000aワグネルポットに播種し、6月16日に土壤水分処理を開始した。なお、施肥量及び土壤水分処理法は第3章第1節に従った。

2) 気孔抵抗 (Υs), クチクラ抵抗 (Υc) 及び葉の水ポテンシャル ($\Psi 1$) の測定法

Υs 及び $\Psi 1$ は第3章第1節の実験方法に従った。クチクラ抵抗 (以下本論文では Υc としてあらわす) は、暗黒条件下に植物体を搬入し、1時間たった後、 Υs と同様にオートポロメーターで測定し求めた。

3) 葉の表皮 Wax の抽出法及び Wax 含量測定法

葉の表皮 Wax は、上位展開第2葉から約2gの葉片を採取し、葉面積計 (林電工社製) により葉面積を測定した後、クロロホルムに約30秒間浸し抽出した。Wax の定量は、Bragdon (1951) と Ebercon (1977) の方法に従った比色定量法を用いて測定した。なお、Wax 標準液はポリエチレングリコール4000を用いた。

4) 葉の表皮 Wax 及び内部 Lipid への ^{14}C -マロン酸, ^{14}C -酢酸の取込み量の測定と試料調整法

葉の表皮 Wax 及び内部 Lipid への ^{14}C -マロン酸, ^{14}C -酢酸の取込み法は Weete ら (1978) の方法を一部修正して行った。

水分処理25日目には各草種の未展開葉から10mm四方の葉片を約200mg切り取り、水分処理間による $\Psi 1$ の差をなくするために、予め蒸留水中に15分間浸した。その後、葉片を乾燥炉紙上に取り出し附着水を取り除いた後、 $2.0 \mu\text{Ci}$ の $[2-^{14}\text{C}]$ マロン酸と $[1-^{14}\text{C}]$ 酢酸の入った木村氏B液にいれ、温度 30°C 、照度 10 Klx の条件下で5時間培養した。培養後蒸留水で十分洗浄した後、葉片をクロロホルムに20秒間浸し葉の Wax

を抽出した。Wax 抽出液は、エバポレーターで濃縮乾固した後クロロホルムを加えて定容した。一定量の Wax 抽出液を20mlバイアルにとり Aquasol-2 (NEN 社製) を加えた後、液体シンチレーションカウンター (日立製) で¹⁴Cの放射能強度を測定した。Wax の抽出が終了した葉片は、2:1クロロホルム・メタノール溶液でブレンダーを用いて30秒間摩砕した後、炉紙 (No 5 C) で濾過し葉の内部 Lipid を抽出した。Lipid 抽出液は、Wax 抽出液と同様に処理して¹⁴C放射能強度を測定した。

実験2. 葉の光合成速度、蒸散速度及び水利用効率に及ぼす葉の Wax 含量の影響

1) 供試草種及び栽培方法

供試したソルガム品種は Wax 含量の異なる在来東近, ランチャー及び Combine Kafir-60 (CK60bloomless) の3品種である。この3品種を1981年7月29日鉍質酸性土壌を充填した1/2000 a ワグネルポットに播種し、8月17日に水分処理を開始した。なお、施肥量、土壌水分処理法は第3章第1節に従った。

2) 光合成速度及び蒸散速度の測定方法

水分処理20日目に展開第1葉に付いて同化箱法を用いて光合成速度 (Po) と蒸散速度 (以下本論文では Tとして表す) を測定した。Tは同化箱出入り口の空気乾燥球と湿球温度を銅-コンスタンタン熱電対で測定し、絶対湿度に換算して求め、Po は出入り口の CO₂濃度差を赤外線 CO₂分析計で測定し求めた。なお、測定は光40Klx, 同化箱温度30±2℃, 同化箱入り口の湿度が40±3%の各条件下で行った。

3. 結 果

実験1 葉の表皮 Wax の含量及び表皮 Wax, 内部 Lipid 合成能に及ぼす水ストレスの影響

1) 地上部乾物重

供試草種の地上部乾物重は水ストレスにより減少し、その程度はローズグラスで小さく、ハトムギで最も大きく、この結果は第3章第1節の結果と同様であった (Table 9)。

Table 9. Total shoot weight of rhodesgrass, sorghum and job's tears plants grown under well-watered and water-stressed conditions (experiment 1).

Soil moisture	Rhodesgrass (g/pot)		Sorghum (g/pot)		Job's tears (g/pot)	
pF1.7-2.0	152.1	5.2(100)*	141.5	8.2(100)	79.8	0.3(100)
pF2.8-3.0	87.4	2.4(57)	60.9	6.1(43)	26.9	3.5(34)

The results are shown as an average of three pots. (): Relative values of water-stressed plants to those of well-watered plants.

2) Ψ_1 , Υ_s 及び Υ_c の推移

3草種の Ψ_1 は水ストレスにより低下し、その程度に草種間差異が認められた (Fig. 16)。処理15及び25日目の pF1.7-2.0区に対する pF2.8-3.0区の Ψ_1 の低下率は、ローズグラスでそれぞれ248, 270%, ソルガムでそれぞれ325, 439%, ハトムギでそれぞれ410, 338%であった。 Υ_s は水ストレスにより低下し、処理25日目での pF1.7-2.0区に対する pF2.8-3.0区のその増加程度はローズグラス, ソルガム, ハトムギでそれぞれ6.8, 4.8, 8.9倍であった。

一方、ローズグラスの Υ_c は水ストレス処理後急激に増加したが、ハトムギでは大きな増加が認められなかった。

3) 葉の Wax 含量の推移

水分処理前における3草種の Wax 含量はローズグラスで最も高く2.68mg/d m²で、ハトムギで最も低く0.92mg/d m²であった (Fig. 17)。pF2.8-3.0区のローズグラス及びソルガムでは、水ストレスの経過とともに Wax 含量は急激に増加したが、ハトムギのその増加は僅かであった。処理25日目におけるローズグラス, ソルガム, ハトムギの Wax 含量はそれぞれ3.98, 2.53, 1.13mg/d m²であった。

4) 表皮 Wax 及び内部 Lipid への¹⁴C-マロン酸, ¹⁴C-酢酸の取込み量

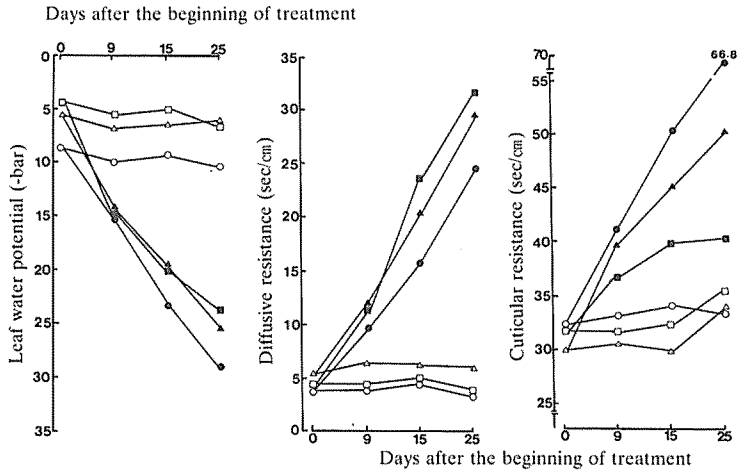


Fig. 16. Changes in leaf water potential, diffusive resistance and cuticular resistance of rhodesgrass, sorghum and job's tears plants as affected by water stress.

Rhodesgrass: (○—○) pF1.7-2.0, (●—●) pF2.8-3.0
 Sorghum : (△—△) pF1.7-2.0, (▲—▲) pF2.8-3.0
 Job's tears : (□—□) pF1.7-2.0, (■—■) pF2.8-3.0

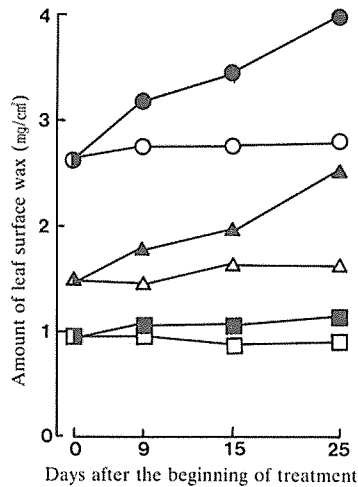


Fig. 17. Changes of the amount of leaf surface wax in rhodesgrass, sorghum and job's tears plants as affected by water stress. Symbols are the same as in Fig.16

葉の表皮 Wax への両酸の取込み量は、いずれの処理区に於いてもソルガムで高く、続いてローズグラスであり、ハトムギで最も低かった。pF2.3-2.5区の3草種における表皮 Wax への両酸の取込みは、pF1.7-2.0区に対してハトムギでは変化は認められなかったが、ローズグラス、ソルガムでは23~19%程度低下した (Fig. 18)。しかし、水ストレスが著しくなった pF2.8-3.0区では、表皮 Wax への両酸の取込みは、pF1.7-2.0区に比べハトムギでは51%低下したのに対して、ローズグラス、ソルガムでは27%程度にとどまった。

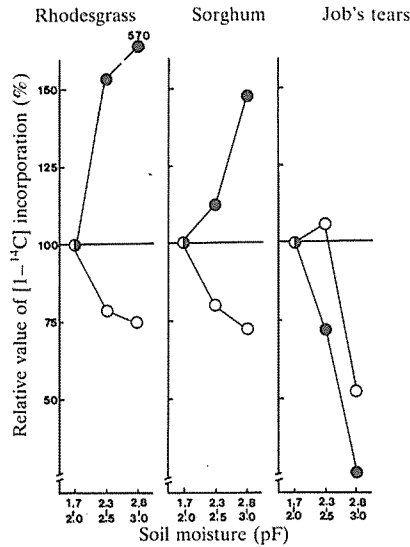


Fig. 18. Effect of water stress on incorporation of [2-¹⁴C] malonic acid and [1-¹⁴C] acetate into surface wax and internal lipid of grass leaves. ¹⁴C content in leaf surface wax and internal tissue lipid of rhodesgrass at high soil moisture condition (pF1.7-2.0) were 985, 1009, respectively, and those in sorghum were 1380, 5390, respectively, and those in job's tears were 286, 2744 dpm × 10³/g fresh weight of leaves, respectively.

(○—○): Surface wax, (●—●): Internal lipid

また、内部 Lipid への両酸の取込みは、pF1.7-2.0区ではソルガムが最も高く、続いてハトムギであり、ローズグラスで最も低かった。内部 Lipid への両酸の取込みは、ローズグラス、ソルガムでは水ストレスにより増加し、ハトムギでは逆に低下した。

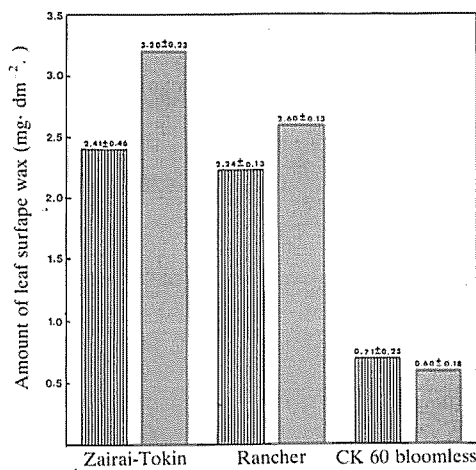


Fig. 19. Effect of water stress on the amount of leaf surface wax per unit leaf surface area in bloom and bloomless sorghum. The value are the four replicates.

(▨): pF1.7-2.0, (■): pF2.8-3.0

実験2 葉の光合成速度、蒸散速度及び水利用効率に及ぼす葉の Wax 含量の影響

1) ソルガムにおける葉の Wax 含量の品種間差異

ソルガム 3 品種の pF1.7-2.0区における葉の Wax 含量は在来東近, ランチャーで高く2.24~2.41mg/d m², 逆にCK60bloomlessでは低く0.71mg/d m²であった (Fig. 19)。また, 在来東近, ランチャーでは水ストレスにより Wax 含量は増加するのに対して, CK60bloomlessでは減少する傾向にあった。

2) Υ_s 及び Υ_c の品種間差異

pF1.7-2.0区の Υ_s は, 1.7~1.9sec/cmで品種間差異認められなかった (Table 10)。水ストレスにより3品種の Υ_s は増加し, pF2.8-3.0区のそれは在来東近, ランチャー及びCK60bloomlessでそれぞれ約32, 37及び29sec/cmであった。また, 3品種の Υ_c は水ストレスにより増加し, pF1.7-2.0区に対するpF2.8-3.0区のもの増加程度は, 在来東近, ランチャー及びCK60bloomlessでそれぞれ約2.0, 1.2, 1.2倍であった。

Table 10. Change of diffusive resistance and cuticular resistance in bloom and bloomless sorghum lines on 17 to 19 days after water stress treatment (experiment 2).

	CK-60 bloomless		Rancher		Zairai-Tokin	
	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0
Diffusive resistance (sec/cm)	2.99	29.42	1.77	37.11	1.75	31.87
Cuticular resistance (sec/cm)	29.34	34.86	44.17	54.85	55.36	109.10

3) 光合成速度 (P_o), 蒸散速度 (T) 及び葉の水利用効率 (P_o/T 比)

水ストレスにより3品種の P_o は減少し, その程度は在来東近で小さく, ランチャー及びCK60bloomlessで大きかった (Table 11)。

一方, pF1.7-2.0区の T は, CK-60bloomlessで高く, 4.40 g H₂O/d m²/hrであったが, 在来東近で低く1.43 g H₂O/d m²/hrであった。水ストレスにより3品種の T は減少したが, 葉の Wax 含量の低いCK60bloomlessの T は2.45mgH₂O/d m²/hrで他の2品種に比べて高い蒸散が認められた。

また, 葉の Wax 含量が高く, 水ストレスにより Υ_c が著しく増加した在来東近では, 水ストレスにより P_o/T 比は増加したが, Wax 含量が低く, 水ストレスにより Υ_c の増加が認められなかったCK60bloomlessの P_o/T 比は逆に減少した。

Table 11. Change of apparent photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency in bloom and bloomless lines at 20 days water stress treatment (experiment 2).

	CK-60 bloomless		Rancher		Zairai-Tokin	
	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0
Apparent photosynthetic rate (mgCO ₂ /dm/hr)	33.59	11.29	36.62	12.25	32.22	14.25
Transpiration rate (gH ₂ O/dm/hr)	4.04	2.45	2.60	1.10	1.43	0.51
Water use efficiency (mgCO ₂ /gH ₂ O)	8.31	4.61	14.08	11.14	22.54	27.94

4. 考 察

作物が水ストレス下でも葉の水分欠乏を小さくする仕組みとしては根の吸水力を増加させることと葉の保水機構を高めて葉からの蒸散を小さくすることが考えられる。本節では耐干性の異なる草種に付いて, 葉表皮の Wax 含量及び表皮 Wax 及び内部 Lipid 合成能に及ぼす水ストレスの影響を調べ, さらに葉表皮の

Wax 含量と葉の水利用効率との関係を明らかにすることにより作物の耐干性発現機構を特に葉の蒸散抑制能力から検討した。

水ストレスにより葉の Wax 含量及び γc は増加し、その程度は耐性の強いローズグラスで最も大きく、弱いハトムギで小さかった (Fig. 16, 17)。本実験と同様に葉の Wax 含量が水ストレスにより増加することは多くの作物において認められている。(BARKER, 1974 ; SKOSS, 1955)。また、クロロホルムにより葉の Wax を取り除いてやると葉の γc が急激に増加することが多数報告されている (JEFFREE etc, 1971 ; O'TOOLE etc, 1979)。これらの結果は、葉の表皮 Wax が、葉からの水損失を制御する役割を果たしていることを示唆しており、葉の表皮へ、Wax の集積能が高い作物ほど葉の保水能が強化されるものと推察される。

一方、 Ψ_1 と葉の Wax の集積程度との関係を見ると、ローズグラス及びソルガムでは Ψ_1 の低下とともに

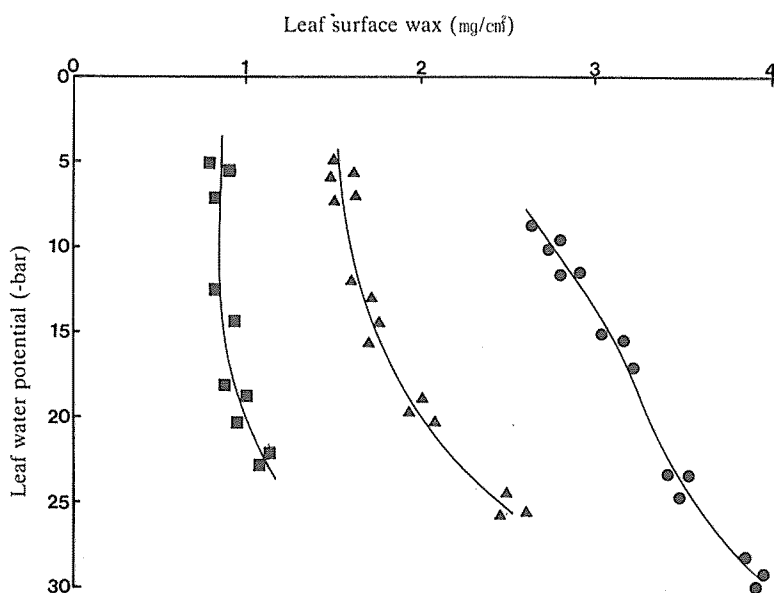


Fig. 20. Relationship between leaf water potential and leaf surface wax.

(●—●): Rhodesgrass, (▲—▲): Sorghum, (■—■): Job's tears

表皮 Wax 含量が急激に増加したが、ハトムギでは Wax 含量の増加は大きくなかった (Fig. 20)。葉の表皮 Wax 含量が増加し始める Ψ_1 を推定するとローズグラスで $-10 \sim -15$ bar, ソルガムで $-15 \sim -20$ bar, ハトムギでは -20 bar 以下であり、耐性に強い草種では Ψ_1 の僅かな低下に対して Wax 合成能が促進されるものと推察される。そこで、3 草種の葉の表皮 Wax 及び内部 Lipid 生合成に及ぼす水ストレスの影響を、脂質代謝の中間物質である ^{14}C でラベルした酢酸、マロン酸の両部位への取込みを調査することによって検討した。

葉の表皮 Wax への両酸の取込み量は、3 水分処理区ともローズグラス、ソルガム及びハトムギでそれぞれ $700 \sim 1000$, $1000 \sim 1400$ 及び $140 \sim 300 \times 10^3$ dpm/新鮮重であり、その取込みはソルガムでやや高く、ハトムギで最も小さかったが、3 草種とも水ストレスにより葉の表皮 Wax への両酸の取込みは減少した (Fig. 18)。ところが、葉の表皮 Wax の含量を測定した所、水ストレスによりそれは顕著に増加した (Fig. 16) が、本研究の Wax への両酸の取込み実験では Wax への両酸の取込みが減少するという逆の結果が生じた。この原因はおもに次の 2 つが考えられる。一つは、 ^{14}C 取込み実験では、水分処理間での Ψ_1 の違いによる両酸の過剰な取込みを防ぐために、植物から切り取った葉片を一端蒸留水に Ψ_1 が完全に同一レベルに回復するまで放置した。その結果、水ストレスが回復し Ψ_1 が一時的に増加したために、Wax 生合成が阻害されたこ

と。二つ目は、Wax は一般に油滴として葉の表皮細胞で合成された後、蒸散流に乗り液体の状態では細胞壁を通過し、一部はクチン中へ、一部はクチクラ層へ棒状もしくは平板状に集積する (KRAMER, 1983)。従って、蒸留水での葉の培養が水ポテンシャルの勾配をなくし、それが Wax の移動を阻害したことが考えられるがこの2点についてはさらに解析する必要がある。

また、ローズガラス及びソルガムの葉の内部 Lipid への両酸の取込み量は水ストレスにより増加したのに対して、ハトムギでは著しく低下した。本実験からは Lipid の合成部位やその集積部位は明らかに出来なかった。しかし、細胞質で合成された脂質は、葉緑体及び細胞膜、液胞膜、ミトコンドリア等に集積することが明らかにされている (NIR etc, 1970 ; VIERS, 1979) が、Lipid は水ストレス下で、特にこういった植物の生理代謝に関わる組織、細胞の保水性に重要な役割を果たしていると推察される。

ハトムギで内部 Lipid への両酸の取り込みが低下した原因は本実験からは明らかに出来なかったが、おもに次のこと考えられる。

脂質の前駆物質であるアセチル CoA は、グルコースより解糖経路を経てピルビン酸になり、さらにアセトアルデヒド、酢酸を経て産生される (大羽と小国, 1975)。従って、アセチル CoA の前駆物質である酢酸は、 ^{14}C 酢酸として十分量供給したことから、脂質の前駆物質の不足によるものではなく、むしろアセチル CoA の産生に関わるアセチル CoA シンターゼ、ATPase 活性、ないし脂質合成に関わるガラクトシルトランスフェラーゼやアシラーゼの活性が阻害されることによると考えられる。いづれにしても、耐性の強い草種では Lipid 合成能は水ストレスにより低下せず、むしろ増加したことから、葉の Lipid を集積させることは葉の保水性を高めて耐干性を強化する為の重要な支配要因になると推察される。

次に、葉の表皮 Wax が作物の生産性に及ぼす影響を、葉の Wax 含量の異なるソルガム 3 品種の葉の Wax 含量、Po 及び T を測定することにより検討した。供試したソルガム 3 品種の葉の Wax 含量は水ストレスにより在来東近、ランチャーでは増加し、CK60bloomless ではわずかに低下した。pF2.8-3.2 区における 3 品種の葉の表皮 Wax の含量は在来東近、ランチャー及び CK60bloomless でそれぞれ 3.20, 2.60, 0.60mg/d m² で、在来東近で高かった。3 品種の Po は水ストレスにより減少し、その程度は在来東近で小さく、CK60bloomless で大きかった (Table 10)。また、在来東近では、CK60bloomless に比べ、水ストレス下でも Po は高かったにも関わらず、T は低かった。従って、Po/T 比は、在来東近では水ストレスにより増加したのに対して、CK60bloomless では逆に減少した。水ストレス下における Po/T は前者では後者に対して 3~7 程度高かった。本実験のように葉の Wax 含量の異なる作物に付いて、水ストレス下での Wax 集積状況と作物生産との関係を解析した報告はあまりない。しかし、Chatterton ら (1975) は、土壤水分が十分に存在する条件下で Wax 含量の高い bloom 種は、低い bloomless に比べて Po 及び T は低いにも関わらず、Po/T 比は高く、葉の Wax 含量の増加が葉の水利用効率の改善に役立つことを指摘している。さらに、DEDIO (1975) は、葉の水分保持能力の高いオオムギ品種は、低い品種に比べて耐干性が強く、また BENGTON ら (1978) は、Wax 含量の高いオオムギ品種ほど水ストレス下でクチクラ蒸散が小さく、しかもその品種では耐干性が強いことを認め、その結果から水ストレス下における Wax 含量の差が、耐干性の強いオオムギ品種を選抜する際の有効な指標になることを報告している。

得られた結果を取りまとめると、耐干性に強い種では、水ストレスにより葉の Wax および Lipid がより多くの集積する。そのため葉の保水能が高まり、クチクラ蒸散が抑制される。この結果、葉の水利用効率すなわち蒸散に対する CO₂ 吸収効率が高まることにより、水ストレス下でも作物の乾物性が低下せず耐干性がより強化されるものと推察される。

第3節 暖地型イネ科飼料作物の ^{14}C 同化産物の根、茎、葉への分配及び根系の発達に及ぼす水ストレスの影響

1. はじめに

作物根は、地上部を機械的に支持する働きをするとともに、土壤から養水分を吸収し、これを地上部諸器官に供給することを主要な役割としている。従って、根の生育が阻害されたり、その機能が低下したりする

と根から地上部への水の供給が阻害され作物に大きな影響を及ぼす。特に湿潤な気候条件下にあるわが国の飼料作物を含めた畑作は、降水量に関しては恵まれている。しかし、降水量と蒸発散量の関係から見ると、年間を通じて水分が不足するのは、夏作物の生育の最盛期に当たる梅雨後の7～8月の2カ月間である。梅雨期の降雨は、その量が多く、連続的である。さらに、土壤の過湿により作物根の根張りが浅くなるという大きな問題が生じる。そのため梅雨後の高温、多照の時期に地上部の水の要求量に対して、根が土壤水分を十分に吸収しきれないで水分欠乏を起し、干ばつが発生する。従って、こうした条件下では、土壤水分の変動の激しい土壤表層部よりも水分含量の安定した深層部に根を分布させ、さらに根の生理的活性が維持できれば、水ストレスによる作物の生育阻害を軽減し、生産性を高めることが出来るものと推察される。

本節では、耐干性の異なる草種に付いて ^{14}C 同化産物の茎葉と根への分配及びこれらの構成成分への ^{14}C の取込み量、さらに根系の分布、根表面積等に及ぼす水ストレスの影響を明らかにした。続いて、その結果から根の発達の草種間差異及び根の生育と水ストレスの関係を考察し、根の発達機構と水吸収力の支配要因を解析した。

2. 材料及び方法

実験1 ^{14}C 同化産物の葉、茎、根への移行および各器官構成成分への ^{14}C の取込みに及ぼす水ストレスの影響

1) 供試草種及び栽培方法

耐干性の異なるローズグラス、ソルガム及びハトムギの3草種を1981年5月13日に鈹質酸性土壤7kgとパーライト0.7kgを充填した1/2000aワグネルポットに播種し、6月16日に水分処理を行った。施肥量及び土壤水分条件は第3章第1節の通りである。

2) ^{14}C 同化および試料の採取と調整法

水分処理30日目の7月14日に $^{14}\text{CO}_2$ を同化させた。即ち、無色透明なビニールフィルムを張った同化箱(2.0×0.5×1.5m)に3ポットを並べ、予め同化箱内に $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (25 μCi)溶液の入った容器を設置した。同化箱を完全密閉後直ちに1N過塩素酸を注入して $^{14}\text{CO}_2$ を発生させ、自然光下(約110Klx)、同化箱温度31

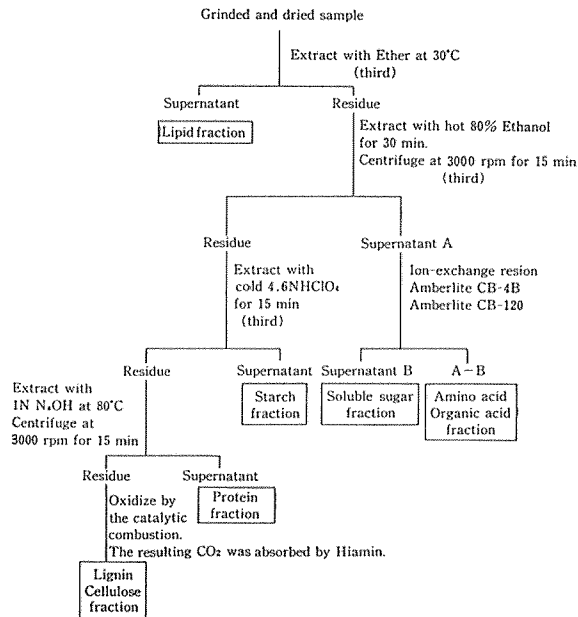


Fig. 21. Procedure for separation of ^{14}C labeled constituents.

± 2℃で1時間¹⁴C₂O₂を同化させた。なお、同化時に同化箱内は小型扇風機により気相を攪拌した。同化24時間後に同化箱を取り去り、植物を採取し、ただちに葉、莖、根部に分け、80℃で通風乾燥し、秤量後粉碎した。

植物体の¹⁴C全放射能は、自動燃焼装置（浜田理科社製 FHO 型燃焼フラスコ）を用い、微粉碎試料10mgを燃焼させ、発生した¹⁴CO₂をハイアミン OH 型 X-10 溶液に吸収補集し、この溶液を Aquasol-2（NEN 社製）と共にバイアルにいれ液体シンチレーションカウンター（日立堀場社製）で測定した。さらに各器官に付いて Fig. 21 に示した体構成成分に分画し、各画分の¹⁴C放射線量を測定した。

実験 2 根部乾物重、根長、根表面積及び根系の分布に及ぼす水ストレスの影響

塩ビ製土耕ポット（直径11cm、深さ60cm）に鉍質土壌を充填した。このポットに、28℃の恒温器に入れたシャーレ中で予め発芽させたローズグラス、ソルガム、ハトムギをそれぞれ1984年9月12日にポット当り2個体ずつ移植した。移植20日目の10月8日より、ポットの土壌表面から30～35cm層の土壌水分が pF1.7～2.0、pF2.8～3.2 の2水準になるように灌水量を調節して土壌水分の処理を行った。

処理35日目の11月15日に地上部は葉、莖、根部は地表面から10cm、10～20cm、20～30cm、30～40cm、40～50cm、50～60cmの6段階毎に採取し、脱塩水で十分洗浄した。付着水を取り除いた後、生重を測定し80℃で48時間熱風乾燥後乾物重を測定した。根長はルートスキャナー（Common wealth aircraft 社製）で測定した。

実験 3 根圧及び出液速度に及ぼす水ストレスの影響

実験 2 と同様に育苗したローズグラスとハトムギを1984年7月1日に塩ビ製土耕ポットに移植した。根圧は、8月14日から8月20日の間に測定した。各個体ごとに地際から3cmの所で切断した。植物の主根をパラフィルムで固定し、その切口に黒ゴム管を通し、それと水柱マンメーターを接続して経時的に水柱の高さを記録した。水柱の高さが一定し、平衡になったときの水柱を根圧とした。

出液量の測定は、実験 2 で使用したポットを用いて、10月25日と10月26日に根圧の測定と同様に各個体毎に地際から3cmの所で切断し、パラフィルムで固定した後、切口にろ紙を充填したチャック付ポリエチレン製ビニール袋を輪ゴムで固定した。一定時間毎にろ紙とビニール袋を交換し、液が蒸発しないように直ちにろ紙毎入ったビニール袋の重量を測定して、固定前の重量との差から出液量を測定した。

Table 12. Effect of water stress on the dry weight and total ¹⁴C activity in grass species.

Species	Soil moisture	Dry weight (g/pot)		¹⁴ C activity (×10 ⁵ dpm/pot)	
		Shoot	Root	Shoot	Root
Rhodesgrass	pF1.7-pF2.0	166.9	39.3	1270	239
	pF2.8-pF3.2	86.3	28.8	523	158
Sorghum	pF1.7-pF2.0	141.8	81.0	1369	404
	pF2.8-pF3.2	51.8	24.3	451	123
Job's tears	pF1.7-pF2.0	93.8	42.5	825	216
	pF2.8-pF3.2	30.8	13.5	229	59

3. 結 果

実験 1 ¹⁴C 同化産物の葉、莖、根への移行及び各器官構成成分への¹⁴Cの取込みに及ぼす水ストレスの影響

1) 地上部・根部乾物重

3草種の乾物重は、土壌水分の減少により低下した（Table 12）。水ストレスによる地上部、根部乾物重の低下率はローズグラス、ソルガム及びハトムギでそれぞれ48及び27、63及び70、67及び68%であった。また、水ストレスによりローズグラスのR/T比は増加したが、ソルガム、ハトムギでは逆に低下した。

2) 植物体への¹⁴CO₂の取込み量および葉、莖、根への¹⁴Cの分配率

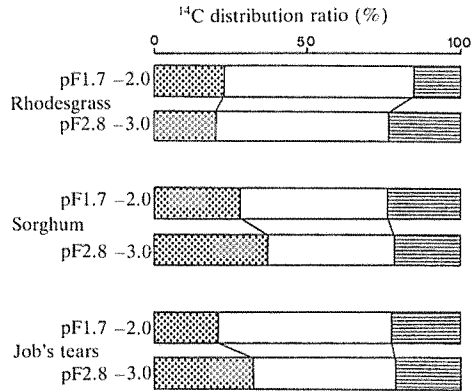


Fig. 22. Distribution of ^{14}C assimilated into leaves, stems and roots under water stress conditions.

(▨): Leaves, (□): Stems, (▨): Roots

^{14}C 同化24時間後の pF1.7-2.0区における植物の全 ^{14}C 量はローズグラス、ソルガム、及びハトムギでそれぞれ1519, 1773, $1041 \times 10^3 \text{dpm/pot}$ であった。これに対して、pF2.8-3.2区における全 ^{14}C 量は3草種とも減少し、その程度はローズグラス、ソルガム及びハトムギでそれぞれ55, 68及び78%であった。

一方、pF1.7-2.0区における葉、茎、根への ^{14}C の分配割合は、3草種とも葉部で22-24、茎部で48-61、根部で15-23%で、茎へのその分配率は3草種とも高かった。(Fig. 22)。水ストレスによりローズグラスでは、葉、茎への ^{14}C 分配率が減少したのに対し、根部では逆に増加した。しかし、ソルガム、ハトムギ

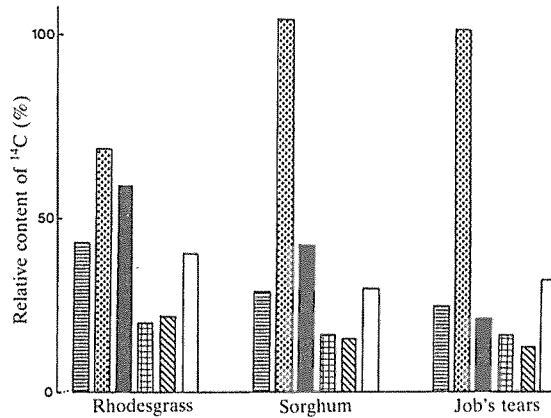


Fig. 23. The relative content of ^{14}C in various top fractions of each species under low soil moisture (pF2.8-3.2). Figure shows the value expressed as the percentages of the ^{14}C concentration with pF2.8-3.0 to pF1.7-2.0.

(▨): Lipid Fraction (▨): Starch F.
 (▨): Amino acid-organic acid F. (▨): Protein F.
 (▨): Soluble sugar F. (□): Lignin-cellulose F.

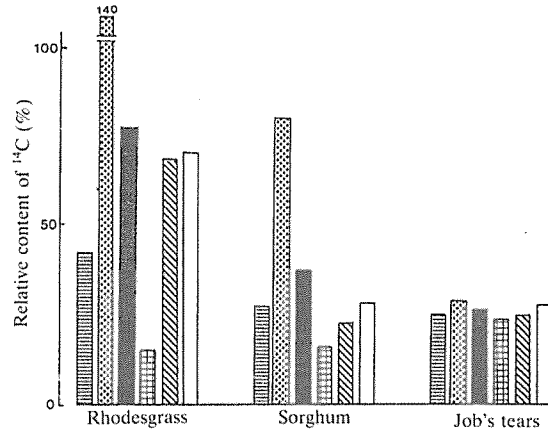


Fig. 24. The relative content of ^{14}C in various root fractions of each species under low soil moisture (pF2.8–3.0). Symbols are the same as in Fig. 23.

では葉部への分配率が増大し、根部へのそれは変わらないか、やや減少し、茎へのそれは明かに低下した。

3) 地上部・根部構成成分への ^{14}C の取込み量

水ストレスによりソルガム、ハトムギの amino 酸・有機酸画分の ^{14}C 含量は変わらないか、やや増加したが、脂質、糖、タンパク質、リグニン・セルロース画分の ^{14}C 含量は著しく減少した (Fig. 23)。また、ローズグラスの各画分中の ^{14}C 含量は、水ストレスにより6画分とも減少した。デンプン、タンパク質画分中の ^{14}C 含量の低下率は、3草種間で差はなかったが、脂質、糖、リグニン・セルロース画分中のそれは、ソルガム、ハトムギに比べてローズグラスで小さかった。

根部においては、ローズグラスの amino 酸・有機酸画分の ^{14}C 含量が増加したのに対して、ローズグラスの他の画分及びソルガム、ハトムギの6画分とも ^{14}C 含量は減少した (Fig. 24)。

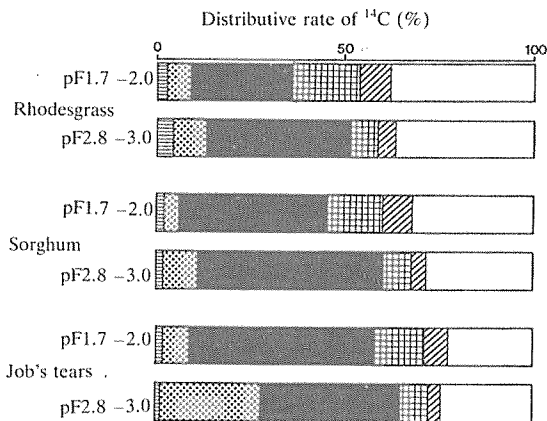


Fig. 25. Distribution patterns of ^{14}C assimilated into top constituent compounds of grasses under water stress conditions. Symbols are the same as in Fig. 23.

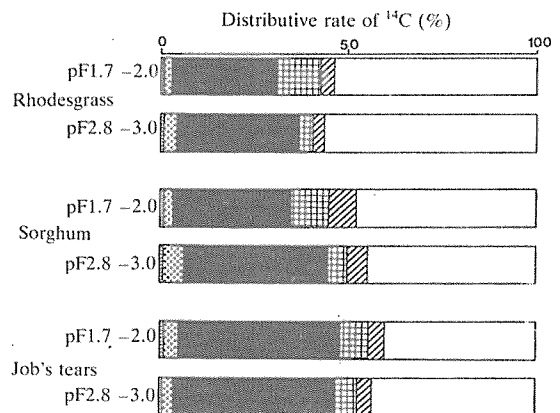


Fig. 26. Distribution patterns of ^{14}C assimilated into root constituent compounds of grasses under water stress conditions. Symbols are the same as in Fig. 23.

Table 13. Effect of water stress on root dry weight, root length, root diameter, root surface area and root-shoot ratio in rhodesgrass and job's tears.

Species	Soil moisture	Root dry weight (g/plant)	Root length (m/plant)	Root diameter (mm)	Root surface area (cm ² /plant)	Root-shoot ratio
Rhodesgrass	pF1.7-pF2.0	4.91	536	1.47	24643	0.35
	pF2.8-pF3.2	2.83	392	1.11	13515	0.41
Job's tears	pF1.7-pF2.0	2.25	148	2.09	9719	0.46
	pF2.8-pF3.2	0.93	72	1.76	3732	0.62

4) 地上部及び根部構成成分への¹⁴Cの分配割合

水ストレスによりローズグラスの地上部構成成分への¹⁴Cの分配割合は糖、アミノ酸・有機酸、脂質画分で増加し、デンプン、タンパク質、リグニン・セルロース画分で減少した (Fig. 25)。ソルガムではローズグラスと同様に糖、アミノ酸・有機酸画分で増加したが、脂質画分では変化なく、タンパク質、デンプン、リグニン・セルロース画分で減少した。それに対して、ハトムギでは、アミノ酸・有機酸、リグニン・セルロース画分で増加したが、糖、デンプン、タンパク質画分では逆に減少した。

一方、根部構成成分への¹⁴Cの分配率を見ると、ローズグラス、ソルガムのタンパク質、デンプン画分への¹⁴C分配率は水ストレスにより減少したが、糖、アミノ酸・有機酸画分へのそれは逆に増加した (Fig. 26)。

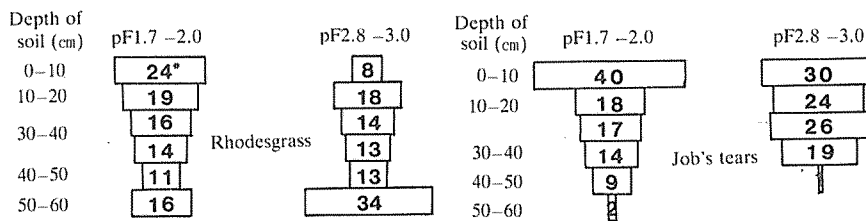


Fig. 27. Distribution patterns of rhodesgrass and job's tears root under water stress conditions.

*: Dry matter weight of root in each soil layer per whole dry weight of root (%)

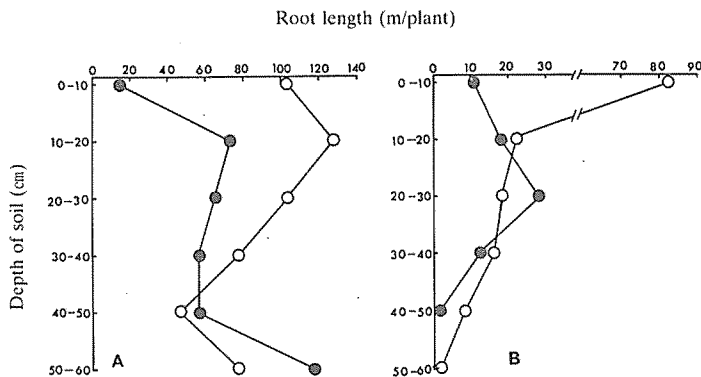


Fig. 28. Effect of water stress on total root length of rhodesgrass (A) and job's tears (B) in each soil layer.

(○—○): pF1.7-2.0, (●—●): pF2.8-3.0

それに対して、ハトムギでは大きな変化は認められなかった。

実験2 根部乾物重、根長、根表面積及び根系分布に及ぼす水ストレスの影響

1) 根部乾物重、根系及び根表面積

耐干性に強いローズグラスは、弱いハトムギに比べて水ストレスによる根部乾物重の低下がさく、しかも水ストレス下で高いR/T比と広い根表面積が認められた (Table 13)。

2) 根系の分布

ローズグラスでは水ストレス下でも根が深層部まで分布したのに対して、ハトムギでは水ストレスにより根の生育が阻害され深層部での根の分布は殆ど認められなかった (Fig. 27)。

一方、ローズグラスの pF2.8-3.2区の総根長は0-10cmの表層で約10cmと低く、また10-50cmの中層部で55-80mとほぼ一定値であったが、50-60cmの深層部では増加し、最高の約115mに達した (Fig. 28)。しかし、ハトムギでは水ストレス区の40-50cmの深層部では総根長は5m以下であった。

実験3 根圧及び出液量に及ぼす水ストレスの影響

ローズグラス及びハトムギの pF1.7-2.0区と pF2.8-3.2区の根圧は、それぞれ水柱で5.0, 7.7cm及び41.4, 3.8cmであり、水ストレスによりローズグラスの根圧は増加し、ハトムギでは逆に低下した (Fig. 29)。

また、単位根重当りの吸収量は、水ストレスにより減少し、その減少率はローズグラスで76.4、ハトムギで98.6%であった (Table 14)。

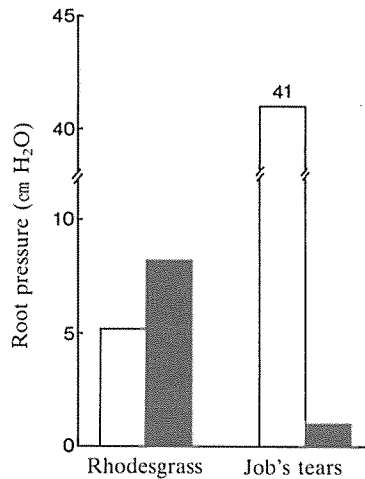


Fig. 29. Root pressure of rhodesgrass and job's tears grown under high (pF1.7-2.0) and low (pF2.8-3.2) soil moisture.

(□): pF1.7-2.0, (■): pF2.8-3.2

Table 14. Water uptake rate of rhodesgrass and job's tears under two (pF1.7-2.0, 2.8-3.2) soil moisture conditions.

Species	Soil moisture	Water uptake rate (mgH ₂ O/g dry weight/dry)
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	2043
	pF2.8-3.2	483
Job's tears	pF1.7-2.0	2647
	pF2.8-3.2	36

4. 考 察

1) 根の生育, ^{14}C 同化産物の葉, 莖, 根への分配及び体構成成分への ^{14}C の取込みについて

水ストレスにより供試草種の根の生育は阻害され, その阻害程度は耐干性の強いローズグラスで小さく, 弱いハトムギで大きかった (Table 12)。根の生育は, 地上部で同化された炭水化物などの供給量と供給された物質が根部構成成分に代謝される場合の代謝機能の強さに支配される。そこで, 水ストレスにより生ずる根の生育の阻害機構とその程度の草種間差異を明らかにするために, 耐干性の異なるローズグラス, ソルガム及びハトムギを土壤水分の異なる条件下で栽培し, $^{14}\text{CO}_2$ 存在下で1時間光合成を行わせ, $^{14}\text{CO}_2$ 同化24時間後に $^{14}\text{CO}_2$ 同化量, ^{14}C 同化産物の葉, 莖, 根及び各器官構成成分への ^{14}C 分配率を測定した。その結果, 3草種の $^{14}\text{CO}_2$ 同化量は水ストレスにより減少し, その程度はローズグラス, ソルガム, ハトムギでそれぞれ55, 68, 78%であり, 耐干性の強い草種では水ストレス下でも ^{14}C 同化量は高かった (Table 12)。さらに, ローズグラスでは土壤水分の減少により葉から他器官, 特に根部への ^{14}C 同化産物の転流は阻害されなかった (Fig. 22)。それに対して, ハトムギでは水ストレスにより葉から莖への同化産物の転流が阻害され, 葉に同化産物が蓄積する割合が上昇し, さらに根への分配率も減少する傾向にあった。

水ストレスにより葉から莖, 根への光合成産物の転流が阻害されることは多数報告されている (BREVEDAN and HODGES, 1973; HARTT, 1967; JOHNSON and MOSS, 1976)。特に, WARDLOW (1967) は, 水ストレスによる光合成産物の転流阻害は, おもに葉などの光合成器官 (ソース) から光合成産物を受け取る莖, 根等の (シンク) への転流過程, 即ち通導系の能力が減少することよりもむしろソースの活性の減少によって引き起こされると指摘している。

一方, 第3章第1節において耐干性の異なる草種で光合成に及ぼす水ストレスの影響を比較検討したところ, 供試草種の光合成速度は水ストレスにより減少し, その程度は耐性に強いローズグラスで小さく, 弱いハトムギで大きかった。この光合成と ^{14}C 同化産物の転流に及ぼす水ストレスの影響から, 水ストレスによる根の生育が阻害される機構とそれに草種間差異が存在する要因を考察すると主に次のことが考えられる。

耐干性の強いローズグラスでは, 水ストレスにより葉の光合成速度は低下したが, 光合成産物の転流は阻害されずにむしろ増加した。これに対して, 弱いハトムギでは水ストレスにより光合成が減少し, かつ光合成産物の転流も大きく阻害された。このことから, 耐干性の強い草種では光合成産物の転流よりもむしろ光合成速度が減少し, 光合成産物の量が減少する。即ち, 根の生育の阻害に対しては転流過程よりもソースの活性が主な支配要因であると考えられる。それに対して, 耐性の弱い草種では水ストレスによりソース活性が低下し, それと同時に転流過程が阻害され, 根に炭水化物飢餓が生じて根の生育が阻害されるものと推察される。

光合成産物の転流は, ソースの活性及び通導系の機能と同時に莖, 根などの伸長・拡大と共にシンクの活性によっても支配される。そこで次に, 根部に移行した ^{14}C の根部構成成分への取込み量を調査し, 根の代謝機能より, 根の阻害機構を考察する。

耐干性の強いローズグラスの根では, 水ストレスによりアミノ酸・有機酸画分の ^{14}C 含量が40%も増加したのに対して, 弱いハトムギでは70%近くも低下した (Fig. 24)。脂質, 糖, タンパク質, リグニン・セルロース画分への ^{14}C の取込みは3草種とも減少したが, その低下率はローズグラスで30~58%, ハトムギでは71~78%であった。また, 地上部においても水ストレスによりデンプン, タンパク質等の高分子化合物に取込まれる ^{14}C 含量が減少し, 逆にアミノ酸・有機酸などの低分子化合物へのそれは増加する傾向にあった (Fig. 23)。この結果は, 水ストレスによりデンプンの加水分解の促進あるいは生合成の減少により可溶性糖, ないしタンパク質の分解, 生合成の減少による遊離アミノ酸糖の低分子化合物が蓄積するというこれまでの見解 (EATON and ERGLE, 1948; HANSON and HITZ, 1982; NAYLOR, 1972) と一致し, この可溶性有機物の集積は浸透圧の増加に役立つものと推察される。糖をはじめとした低分子化合物は根では養分, 水の吸収に必要なエネルギー源として代謝される他, 根圏の拡大に使用される。特に, 耐干性の強いローズグラスでは低分子化合物への ^{14}C の取込みは, 弱いハトムギに比べて阻害されなかった。このことから, 耐干性の強い草種ほど水ストレス下でも吸水あるいは根の拡大のための代謝機能が高く維持されるものと推察される。

地上部、根部への脂質画分への¹⁴Cの取込みは水ストレスにより低下したが、その低下はローズグラスで小さく、ハトムギで大きかった (Fig. 23, 24)。脂質は、そのほとんどは養・水分の吸収を司る細胞膜、呼吸代謝系が存在するミトコンドリア、光合成を行う葉緑体の生体膜中に存在している (香川, 1985)。従って、水ストレスにより脂質画分への¹⁴Cの取込み量が減少することは、生体膜で脂質の生合成が阻害され、膜機能が低下し易くなることを示唆している。ところが、耐性に強い草種では¹⁴Cの脂質への取込みも高く維持されることから、この草種では膜機能が、水ストレスにより阻害されにくいと結論できる。この根における膜組織と機能におよぼす水ストレスの影響はさらに検討する必要がある。以上の結果を取りまとめると、ローズグラスが耐干性に強い要因として、①水ストレス下でも光合成産物が根部へ効率よく移行すると共に、根部の養・水分吸収に関わる代謝機能を高く維持し、養・水分吸収能を低下させない、さらに②リグニン・セルロース、タンパク質等の高分子化合物の合成能力が水ストレスにより阻害されにくく、その結果、低土壌水分条件下でも根の拡大能が低下せずに根圏がよく発達することの2つが考えられた。

2) 根の発達と根の水吸収能力について

ローズグラスとハトムギのR/T比は、土壌水分の減少により増加し、pF2.8-3.2区でのそれは前者で0.405、後者で0.616であった (Table 13)。また、根の表面積は2草種とも水ストレスにより減少し、その減少率はローズグラスが45%、ハトムギが62%であった。従来の報告によると、耐性の強い草種のR/T比は、土壌水分が減少した場合に耐干性の弱い草種に比べて高い (ABD-ELLATIF, 1978; 日黒, 1961) とされているが、本実験の場合、耐性の強いローズグラスに比較し、弱いハトムギのR/T比が高く、必ずしもR/T比の高い草種が耐性が強いとはいえなかった。これに対して、ローズグラスでは水ストレス下で根径が細くなり、しかも総根長と根の表面積の低下が小さい傾向にあった。この結果より、作物の耐干性を強めるには土壌水分の減少に対して根の重さを増加させるよりも、根の表面積を大きくし、吸水面積を如何に拡大するかが重要な要因になるものと考えられる。一方、ローズグラスの根は、水ストレス下で表層部に比べ深層部によく分布したが、ハトムギでは深層部に根の分布が全く認められなかった (Fig. 27)。また、表層から10cm毎の層別別の根長を比較すると、pF1.7-2.0区に対してpF2.8-3.2区のローズグラスの総根長は40から60cmの深層部ではむしろ長くなったが、ハトムギでは40cmから下層では根の生育が阻害され、根長は逆に減少した (Fig. 28)。

本実験と同様に番場と大久保 (1981) も、水稻と陸稲の根系分布の調査を行い、耐性に強い陸稲は弱い水稻に比べて水ストレス下で根が深層部に伸び、また分枝根が多いことを報告している。

ローズグラスの根が深層部まで伸長する機構としては、土壌水分が減少し表層部が乾燥した場合でも深層部は湿って有効水分が多量に存在するために、その部で根の生育が活発化することによると考えられる。ところが、同じ様な水分処理下でハトムギの根の生育が著しく阻害され根の分布が悪化したことから、ローズグラスの根が深層部まで伸長する要因に、別の生理機構が関与しているものと推察される。即ち実験1において光合成により同化した¹⁴C同化産物の転流と根構成成分へのその取込み量を調査したところ、ローズグラスでは水ストレス下でも地上部から根部へそれが効率よく移行し、しかも根のタンパク質及び細胞壁の構成成分であるリグニン・セルロースへのその取込みも高く維持された。この結果、ローズグラスが水ストレス下でも根の発達が良好である主要な要因としては根への光合成産物の転流の促進により代謝機能が維持されるためと考えられる。

2草種の単位根重当りの吸水量は、水ストレスにより減少し、その減少程度はローズグラスに比べハトムギで大きかった (Table 14)。また水ストレス下での根圧はローズグラスで増加し、ハトムギでは低下した (Fig. 29)。根圧は、気孔が閉鎖し蒸散を行っていない植物、特に水分欠乏に陥った植物における水の地上部への移送と葉への分配に対して重要な働きをする。言い換えれば、土壌水分が欠乏した場合に植物が根で吸収した水を茎ないし葉まで押し上げる圧をより高く維持することが耐干性をより強化することになる。

黒田と玖村 (1983) は、水稻の新旧数品種について出液量と光合成速度を測定した所、収量の低い旧品種に比べて高い新品种では出液量が多くしかも光合成速度が高いこと、すなわち根圧が高く、葉の気孔伝導度が高いのを認め、根圧が高い品種は、葉への水移送能が高く、その結果水ストレス下でもその被害が軽減できると結論している。根圧は、根がその代謝エネルギーを消費して無機成分を根の導管内に取込み、その結果、根組織細胞間で浸透ポテンシャルの落差が生じて受動的に水が導管内に入ってくることにより発現する

(BARR, 1966 ; 平沢ら, 1983 ; PRIESTLEY, 1922 ; WEATHERLEY, 1982) が, この機構についてはまだ十分に明らかにされていない。何れにしても, 根圧の維持は直接あるいは間接的な根の生理的活性に支配されていると判断される。ローズグラスの根圧が高く維持できた要因としては, 葉から根部へ光合成産物が効率よく転流し, そのため根の生理的活性が高く維持されたことと, 根の浸透ポテンシャルが低下し, 土壤培地から根組織細胞への水移動量が増加したことによると考えられ, この点に付いては根の生理的活性を含めてさらに解析する必要がある。

第4節 水ストレス下における暖地型イネ科飼料作物の根の吸水力と地上部への水移送能力の草種間差異

1. はじめに

作物における吸水機構に付いては, おもに蒸散圧により生じる土壌と作物体との間の水ポテンシャルの減少勾配, あるいは根が代謝エネルギーを消費し根の生理的活性を高めて土壌より能動的に水を吸収し地上部へ押し上げる根圧とにより発現する (BARR, 1966 ; BEGG and TURNER, 1976 ; SLATYER and TAYLOR, 1960)。根が土壌から吸収した水は, 根圧と水ポテンシャルの勾配によって導管中を上昇し, 途中各器官組織に分配, 利用された後, 気孔から放出される。しかし, 根から地上部に移行する水の量はおもに根系の広がり, 根の活力あるいは根, 茎などの水透過率 (通導抵抗) などの様々な要因によって影響を受ける。

BOYER (1971) は, 通導抵抗には種間差が存在し, 根圏下層に吸収できるだけの十分な水がありながら, 植物の通導抵抗が大きいために蒸散量に見合うだけの吸水が行われず, 地上部への水の移動が阻害されることを報告している。さらに, BLIZZARD と BOYER (1980) は, ダイズについて葉, 茎, 根及び土壌の水ポテンシャルの分布と蒸散量を測定し, 植物体各部位と土壌での水の通導抵抗を求めた。その結果, 土壌水分が減少すると土壌の抵抗よりも植物のそれが急増し, 作物に水ストレスが生じる易くなることを明らかにした。しかしながら, 水ストレス下における根から地上部への水移送量及びその支配要因を定量的に把握した研究はない。

本節では作物の吸水力と地上部への水移送能力の支配要因を根の生理的活性及び根の水透過率などから解析した。

2. 材料及び方法

実験1 根圏から地上部へのトリチウム水の移行量と根の生育に及ぼす水ストレスの影響

塩ビ製土耕ポット (直径11cm, 深さ60cm) に鉍質酸性土壌を7.5kgを充填し, 28℃の恒温器で予め発芽させたローズグラスを移植し, ハトムギは直接播種した。発芽定着後両草種とも間引いて各ポット当り3個体とした。両草種の草丈が約20cm程度になったところで土壌水分処理を開始した。なお, 施肥量及び水分処理法は第2節実験2と同様にした。

水分処理27から29日目の良く晴れた日中にトリチウム水 ($^3\text{H}_2\text{O}$) の吸収実験を行った。

土耕ポットの地表面から20cmと40cmの2箇所に直径3mmの $^3\text{H}_2\text{O}$ 水の注入口を設け, 地表面からの水の蒸散を防ぐために約5mmに裁断した発砲スチロールを厚さ約2cmに敷き詰め, さらにその上をパラフィルムで覆った。ついで茎基部から6cmの所で地上部を切り離し, 茎基部の隙間からの蒸散を防ぐためにパラフィルムで覆った後, その切口に予め重量を測定しておいた炉紙を充填したポリエチレン製ビニール袋を輪ゴムで固定した。2箇所の注入口に $^3\text{H}_2\text{O}$ 2.5mℓ (25 μCi : 5550 $\times 10^4$ dpm) ずつ注射針で注入し, 一定時間毎にビニール袋と炉紙を交換し, 液が蒸発しないように直ちに炉紙ごとに入ったビニール袋の重量を測って, 固定前との差から出液量を測定した。炉紙は直ちにバイアルにいれ, Aquasol-2 (NEN社製) を加えて良く攪伴して液体シンチレーションカウンターにより ^3H の放射線量を測定した。さらに, この吸収実験と同様に水分処理を行った別のポットを用いて, 地上部根部乾物重及び根長を測定した。また, 根表面積は根長測定後, 一部の根に付き顕微鏡により根径を測定し, その平均根径と根長とから算出した。

Table 15. Composition of culture solution.

Elements	Concentration (ppm)	Forms
N	40	NH ₄ NO ₃
P	1	NaH ₂ PO ₄ ·2H ₂ O
K	40	K ₂ SO ₄ , KCl
Mg	20	MgSO ₄ ·7H ₂ O
Ca	30	CaCl ₂ ·1H ₂ O
Fe	5	FeSO ₄ ·7H ₂ O
B	0.5	H ₃ BO ₃
Mn	0.4	MnSO ₄ ·4~6H ₂ O
Mo	0.05	(NH ₄) ₆ Mo·O ₂₄ ·4H ₂ O
Cu	0.02	CuSO ₄ ·5H ₂ O
Zn	0.05	ZnSO ₄ ·7H ₂ O

実験2 出液量及び根の水透過率に及ぼす水ストレスの影響

予めシャーレ中で発芽させたローズグラスとハトムギの発芽種子を Table 15. に示した基本培養液 (pH5.2) で前培養し、両草種の草丈が約10から15cm程度に生育した幼植物を基本培養液の入った661水耕バットに移植し、実験開始まで生育させた。培養液は一週間に一回交換し、常時通気した。一個体当たり根の乾物重が0.40~0.70 g となった栄養生長期に実験を行った。Table 15に示した培養液の水ポテンシャルをポリエチレングリコール6000の添加量により-0.14, -0.84, -1.05, -1.55, -1.98, -2.75及び-6.5bar に調節し、この培地液を500mlの三角フラスコにいれ、これに植物を一個体ずつ移植し、その後茎基部から3 cmの所で切断し、実験1と同様な方法で出液を捕集し、出液量とその水ポテンシャルを測定した。これら一連の実験は室温が27±2℃、相対湿度が90%以上の暗黒の恒温室で行い、培地液には常時通気を行った。水耕液および出液の水ポテンシャルはサーモカップルサイクロメーター (Wescor 社製) で測定した。また、上記により求めた出液速度 (Lv)、出液 (Ψx) 及び水耕液 (Ψo) の水ポテンシャルから両草種の根の水透過率 (Lp) を以下の1式により求めた (Dalton etc, 1975)

$$Lv = LP (\Psi_o - \Psi_x) \quad \text{式1}$$

実験3 根の呼吸速度、根のアデノシン三リン酸 (ATP) 含量に及ぼす水ストレスの影響

1) 根の ATP 抽出及び測定方法

植物の栽培は実験2と同様にした。一個体の根の新鮮重が5~6 g となったところで培養液にマニトールを添加 (400mM: 培地水ポテンシャルが-9.7bar) することにより水ストレス処理を行い、根の ATP 含量を測定した。

ATPの抽出及び定量は、徐と太田 (1981) 及び林 (1984) の方法を一部修正して行った。水ストレス処理0, 1, 2, 4, 5日目に午前11時から12時に培養液から植物を取り出し脱塩水で根を洗浄後、軽く付着水を取り除き、根を1.5~2.0cmに切断した。細断根1 gを予め沸騰湯浴中で熱しておいた50ppmの Triton X-100を含む0.02Mトリス緩衝液 (pH7.8) 10mlの入った大型試験管に手早く入れ20分間正確に加熱抽出した。ATPの測定はルシフェリン・ルシフェラーゼ反応により発生する蛍光をバイオルミネセンスリーダー (Aloka 社製 BLA-102型) を行った。測定後、根を48時間80℃で熱風乾燥し乾物重を測定した。

2) 根の呼吸速度測定方法

ATP測定時に使用する根からATP測定前に根の一部を採取し、素早く蒸留水で洗浄した後、軽くキムワイプで余分な水を拭き取った。この洗浄根を10ml血清ビンに一塊にならないようにいれ、ゴム線で密封した。密封直後にビンより0.5~1.0mlの空気をガスシリンジで採取した。さらに、ビンを24±1℃の恒温水槽にいれ3~5分間培養させた後、再度0.5~1.0mlの空気をビンより採取し、そのCO₂濃度を測定した。CO₂濃度は、FID型ガスクロマトグラフィー (日立堀場製) で測定し、培養3~5分間におけるCO₂の上昇を単位時間当りのCO₂濃度上昇速度に換算して根の呼吸速度を算出した。

Table 16. Effect of water stress on total shoot and root dry weight, root length and root surface area in rhodesgrass and job's tears (experiment 1).

	Rhodesgrass		Job's tears	
	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0	pF1.7-2.0	pF2.8-3.0
Shoot dry weight (g/plant)	17.03	7.30 (43)*	20.58	3.70 (18)
Root dry weight (g/plant)	4.15	1.56 (38)	3.66	0.98 (27)
Root length (m/plant)	720.8	301.2 (42)	441.3	148.0 (34)
Root surface area (dm ² /plant)	306.7	101.7 (33)	318.9	76.8 (20)

()*: Relative values of pF2.8-3.0 to pF1.7-2.0.

Table 17. Changes in ³H content in exudation of rhodesgrass and job's tears (experiment 1)

Species	Treatment	Hours after ³ H ₂ O labelling (hours)					
		0-0.5	0.5-1	1-2	2-4	4-6	6-24
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	142±43	173±35	1672±98	8254±559	18311±1875	44852±2437
	pF2.8-3.0	30±12	59±21	135±33	305±108	305±135	8596±1194
Job's tears	pF1.7-2.0	113±33	174±26	1778±57	7237±425	19278±1568	48196±3292
	pF2.8-3.0	0	0	12±10	27±11	161±52	1302±76

Table 18. Changes in ³H₂O flow rate (FR) and ³H specific activity (SP) in exudation of rhodesgrass and job's tears (Experiment 1).

Species	Treatment	Hours after ³ H ₂ O feeding					
		0-0.5	0.5-1	1-2	2-4	4-6	6-24
Rhodesgrass	pF1.7-2.0 FR*	282±86	364±70	1672±98	4127±280	9156±938	2361±128
	SP**	1683±538	1331±250	5766±336	1965±1333	38960±3990	34248±1856
	pF2.8-3.0 FR	60±24	118±42	135±33	153±54	153±68	452±63
	SP	1500±600	2450±875	4500±1100	7625±2700	5083±2266	19084±2600
Job's tears	pF1.7-2.0 FR	226±66	348±52	1778±57	3619±212	9639±784	2537±173
	SP	628±183	994±144	7112±456	12923±757	32130±2613	34925±2381
	pF2.8-3.0 FR	0	0	12±10	14±2	81±26	69±4
	SP	0	0	1200±1000	1350±400	4025±1300	8740±507

FR*: ³H₂O flow rate (dpm/hour), SP**: Specific activity of ³H₂O in exudation (dpm/ml)

3. 結 果

実験1 根圏から地上部へのトリチウム水の移行量と根の生育に及ぼす水ストレスの影響

1) 地上部及び根部乾物重, 根長, 根表面積

水ストレスにより地上部乾物重は低下し, その程度はローズグラスで小さく, ハトムギで大きかった (Table 16). 両草種の根部乾物重, 根長, 根表面積は水ストレスにより著しく低下し, その程度は地上部同様にハトムギで大きく, ローズグラスで小さかった。

2) 出液の³H₂O量, ³H₂O流速及び出液の³Hの比放射能

Table 17に両草種の出液中の³H₂O量の経時的変動を示した。pF1.7-2.0区 (以下本節では給水区として

表す) では、両草種ともトリチウム水注入後時間の経過と共に $^3\text{H}_2\text{O}$ 量が増大した。しかし、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入後2時間までのpF2.8-3.2区(以下本節では水ストレス区として表す)では、それはローズグラスで僅かに認められたが、ハトムギでは殆ど認められなかった。その後、ローズグラスでは出液量が徐々に増加し、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入24時間後には給水区に対して19%まで回復したのに対して、ハトムギのそれは僅か0.3%であった。

両草種の $^3\text{H}_2\text{O}$ 出液速度と出液中の ^3H 比放射能の経時的変動をTable 18に示した。

$^3\text{H}_2\text{O}$ 出液速度は、給水区では草種間差は殆ど認められなかった。水ストレス区のローズグラスの出液速度は $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入後から徐々に増加したが、ハトムギのそれは $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入後0-1時間には出液は認められず、1-2時間に僅かに認められ、2時間以降徐々に増加したがその値はローズグラスに比べて著しく小さかった。給水区の両草種の ^3H 比放射能は、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入後0-1時間では628-1683dpm/mlであり、この値はローズグラスでやや高かった。その後、時間の経過とともに両草種の比放射能は増加したが、両草種間では大きな差は認められなかった。水ストレス区におけるローズグラスの ^3H 比放射能は時間の経過とともに増加す

Table 19. Volume of flow, total ^3H content and ^3H specific activity in exudation of rhodesgrass and job's tears after 24 hours of $^3\text{H}_2\text{O}$ feeding (experiment 1).

Species	Treatment	Volum flow (ml/plant)	^3H content (dpm/plant)	^3H specific activity (dpm/ml of exudate)
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	2.93	71929	24500
	pF2.8-3.0	0.62	9114	147000
Job's tears	pF1.7-2.0	3.22	75233	23400
	pF2.8-3.0	0.22	1472	6690

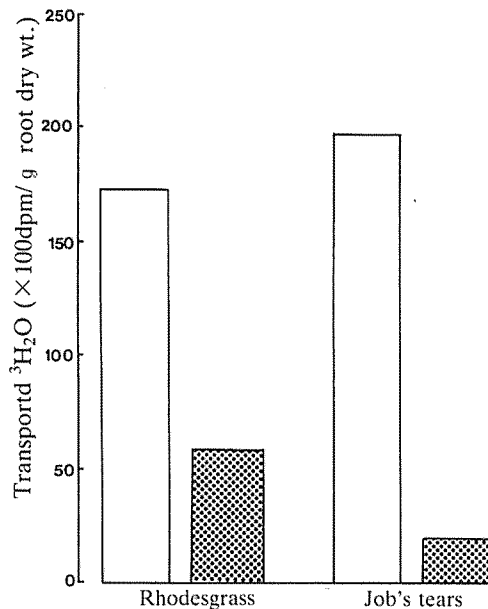


Fig. 30. Effect of water stress on transportation of $^3\text{H}_2\text{O}$ from roots to shoots of rhodesgrass and job's tears plants for 24 hours after $^3\text{H}_2\text{O}$ application.

(□): pF1.7-2.0, (▨): pF2.8-3.0

る傾向にあったが、給水区に対する水ストレス区のそれは0～2時間では78～184%，2時間移行は13～55%とかなり低下した。それに対して、ハトムギの水ストレス区では、0～1時間の間には出液が認められなかったために、³H放射線量は検出できなかったが、³H₂O注入1時間目以降に出液が生じ³H放射線量が検出できたが、その比放射能は給水区の10～25%であった。

Table 19に、³H₂Oを注入して24時間の間に捕集した出液量と³H₂O全放射線量及び³H比放射能を示した。³H₂Oを注入して24時間の間に捕集した給水区の出液量はローズグラスに比べハトムギでやや大きかったが、水ストレスによりそれは著しく減少した。水ストレスによるその減少割合は、ローズグラスで79%，ハトムギで93%であり、耐性の弱いハトムギでは出液は僅かにしか認められなかった。出液中の³H全放射線量は、給水区では両草種間では差がなかったが、水ストレスによりそれは著しく低下し、その程度はローズグラスで87%，ハトムギでは98%であった。また、³Hの比放射能も水ストレスにより低下し、その程度はローズグラスで40%と小さく、ハトムギで71%と大きかった。

一方、単位根重当りの³H₂O移送量は水ストレスにより低下し、その低下程度はローズグラスで42%，ハ

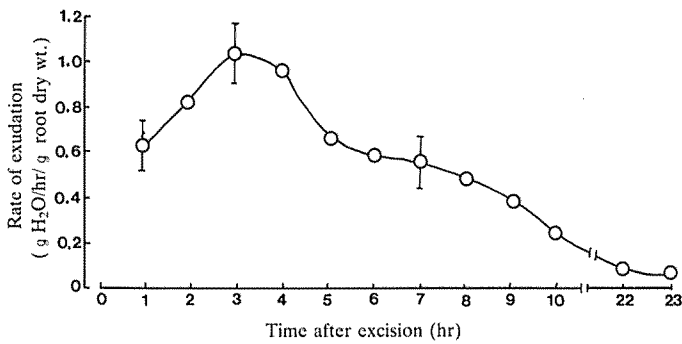


Fig. 31. Changes in rate of exudation from root to the xylem of rhodesgrass (experiment 2).

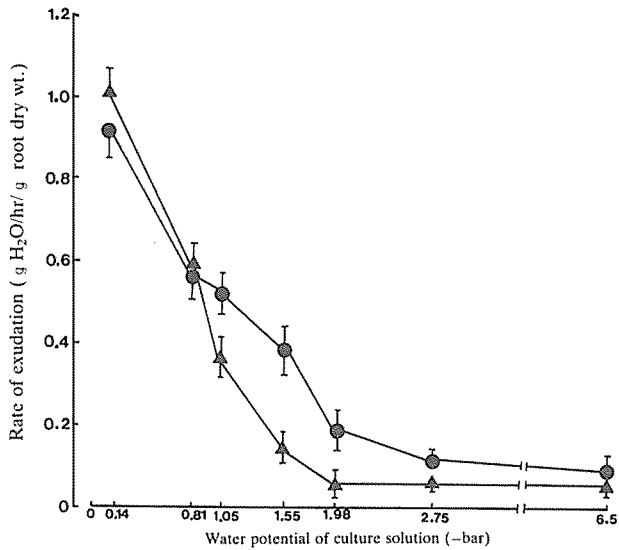


Fig. 32. Effect of water potential of culture solution on rate of exudation from roots to the xylem of rhodesgrass and job's tears (experiment 2).

(●—●): Rhodesgrass, (▲—▲): Job's tears

Table 20. Effect of water potential of culture solution on osmotic concentration of exudation, and hydraulic conductivity of rhodesgrass and job's tears (experiment 2).

Species	Water potential of culture solution (-bar)	Water potential of exudation (-bar)	Hydraulic conductivity (mgH ₂ O/hr/g/bar)
Rhodesgrass	0.14	1.85	520
	0.81	1.82	558
	1.05	1.99	552
	1.55	2.45	431
	1.98	3.19	123
Job's tears	0.14	1.31	1000
	0.81	1.50	871
	1.05	2.29	300
	1.55	2.56	141
	1.98	ND*	ND

ND*: not determined

トムギで82%であった (Fig. 30)。

実験2 出液速度及び根の水透過率に及ぼす水ストレスの影響

1) 出液速度 (Lv)

Ψ_0 が-0.14barでのローズグラスのLvは、茎基部切断3時間後に最高値の1.11 g H₂O/g/hr/gを示し、その後低下した (Fig. 31)。ハトムギでも同様な変動パターンを示したので、本実験でのLvの計算は、出液が減少しない4時間までに捕集した出液量とその時の根の乾物重を基にして算出した。

Ψ_0 の低下にともなうLvの変動を Fig. 32に示した。

Ψ_0 が-0.14barと高い場合のローズグラスのLvは901mgH₂O/hr/g、ハトムギでは1172mgH₂O/hr/gであった。 Ψ_0 を低下させ水ストレスを生じさせた場合、2草種のLvは低下し、その低下程度に大きな種間差が認められた。ローズグラスではその低下程度は緩やかであった。ハトムギでは、 Ψ_0 が-0.81barの時はローズグラスより高いLvが認められたが、水ストレスによるLvの低下程度は、ローズグラスに比べ大きく、-1.55barでのそれは142mgH₂O/hr/g、-2.75barでは50mgH₂O/hr/gで出液は僅かにしか認められなかった。

2) 根の水透過率 (Lp)

ローズグラスのLpは、 Ψ_0 が-0.14~-1.05barの間では520から558mgH₂O/hr/g/barと大きな変動は認められなかったが、-1.55barでは431mgH₂O/hr/g/barで僅かに減少した (Table 20)。それに対して、ハトムギのLpは-0.14barでは1000mgH₂O/hr/g/barでローズグラスに比べ2倍近く高かったが、 Ψ_0 が減少するのにもないLpは著しく低下し、-1.05barでのそれは300mgH₂O/hr/g/bar、-1.55barでは156mgH₂O/hr/g/barであり、その低下はローズグラスに比べて大きかった。

実験3 根の呼吸速度、根のATP含量に及ぼす水ストレスの影響

1) 植物の生育状況及び葉の水ポテンシャル (Ψ_1) の変動

水ストレスによりローズグラス、ハトムギ地上部・根部の生育は阻害され、その程度はハトムギで大きかった (Fig. 33)。

両草種の Ψ_1 は、水ストレスの経過とともに減少した (Fig. 34) が、水ストレス処理期間を通じてローズグラスの Ψ_1 は、ハトムギに比べて低かった。

2) 根のATP含量と呼吸速度の変動

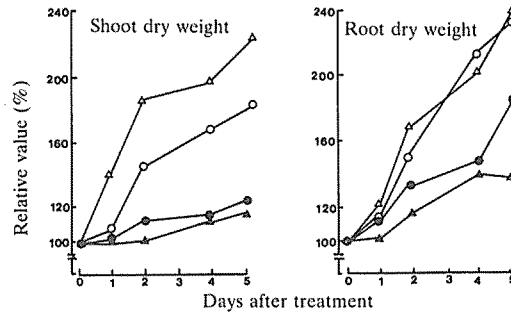


Fig. 33. Changes in dry weight of shoots and roots of rhodesgrass and job's tears after PEG treatment (experiment 3).

The dry weight of shoot at start of experiment in rhodesgrass and job's tears were 3.00 and 2.57 g per plant, respectively.

The dry weight of root at start of experiment of those species were 0.53 and 0.54 g per plant, respectively.

Rhodesgrass: non stress (—○—) Job's tears: non stress (—△—)
 water stress (—●—) water stress (—▲—)

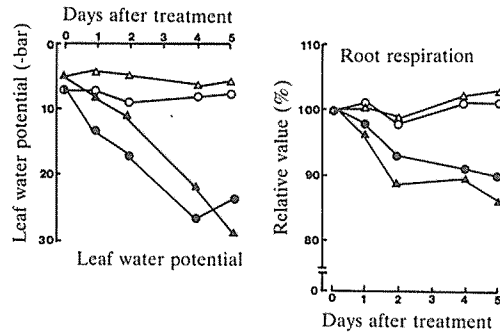


Fig. 34. Changes in leaf water potential and root respiration of rhodesgrass and job's tears after PEG treatment (experiment 3).

Root respiration at start of experiment in rhodesgrass and job's tears were 1.57 and 1.05 mg CO₂/g / hr, respectively. Symbols are the same as in Fig. 33.

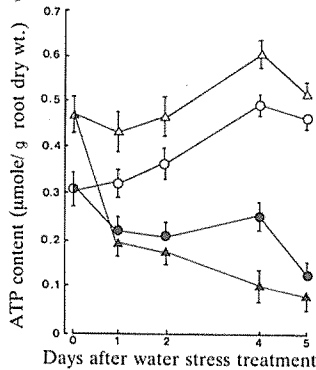


Fig. 35. Changes in ATP content of roots in rhodesgrass and job's tears roots after PEG treatment (experiment 3). Symbols are the same as in Fig. 33.

水ストレスにより、両草種の根のATP含量は減少し、その程度は水ストレス処理期間を通じて常にハトムギで大きかった (Fig. 35)。

根の呼吸速度もATP含量と同様に水ストレスの進行とともに減少し、その程度はハトムギで大きかった。

4. 考 察

まず、27～29日間水ストレス処理を行った2草種の植物体の根圏土壤に $^3\text{H}_2\text{O}$ を注入し、注入直後茎基部より6cmの所で地上部を切断し、 $^3\text{H}_2\text{O}$ の地上部への移送量を測定した。その結果、水ストレス区では $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入4時間後までに地上部へ移行した $^3\text{H}_2\text{O}$ の放射線量はローズグラスで僅かに認められたが、ハトムギでは殆ど認められなかった (Table 16)。4時間以降には $^3\text{H}_2\text{O}$ 放射線量は両草種とも増加したが、その程度は小さく、24時間後の給水区に対する水ストレス区のその比はローズグラスで81%、ハトムギで99.7%であったこの様に水ストレスにより根の吸水が著しく阻害されたが、耐性に強いローズグラスでは、弱いハトムギに比べてその低下程度は小さい傾向にあった。

また、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入0～2時間までのローズグラスの出液中の ^3H 比放射能は、水分処理間で差は認められなかったが、2～24時間の間には給水区の ^3H 比放射能は急激に増加したが、水ストレス区の増加程度は小さく、その比放射能は給水区に対して13から55%であった (Table 17)。ハトムギの水ストレス区では、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入0～1時間以内には比放射能は全く認められなかったが、1時間以降徐々に増加したが、その程度はローズグラスに比べて著しく小さかった。

ところで出液の ^3H 比放射能の変化は、作物根の吸水速度あるいは吸収された水の根組織間での水交換速度を表すものと考えられる。両草種とも給水区では $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入直後から急激に出液中の ^3H 比放射能が増加した。しかし、水ストレス区では、その増加は阻害され、特にその程度はローズグラスに比べ、ハトムギで大きかった。この結果から、土壤に水分が十分ある場合には根で吸収された水は、根組織に既にあった水と交換せずに、直接地上部へ移行する。ところが、水ストレス区では根で吸収された水は、一端根組織細胞に受け止められ、そこで既存の水と交換、利用された後、複雑な経路を経て地上部へ移行するものと推察される。この結果は、根の吸水過程ないし地上部への水の移行過程が、土壤に水が十分存在する場合とそうでない場合とでは異なることを示唆しており、この点に付いてはさらに解析する必要がある。

一方、単位根重当りの $^3\text{H}_2\text{O}$ 移送量は水ストレスにより減少、その程度はローズグラスで66%、ハトムギで93%であった。また、ハトムギの給水区の単位根重当りの $^3\text{H}_2\text{O}$ 移送量は、ローズグラスのそれに比べて約1.2倍程度高かったのに対して、水ストレスでは逆に74%も低下した (Fig. 30)。以上の結果より両草種とも水ストレスにより根の吸水力と茎基部への水移送能力は低下するが、耐干性の強い草種ではその能力は高く維持できるものと推察される。耐性の強いローズグラスでは水ストレス下でも Ψ_s が低く、高い P_o を示すこと、まこ、ローズグラスでは水ストレスにより下位葉の枯れ上がりが認められたのに対して、ハトムギでは上位葉、特に未展開葉の枯死が著しいことが認められた。これらの現象はローズグラスでは水ストレス下でも根の吸水の阻害程度が小さく、地上部、特に葉への水供給能が高く維持された結果生じたものと考えられる。また、地上部に移行した水が茎葉を移動する間にこれらの器官あるいは葉位間で水の競合関係が生じ、器官、葉位間で水の分配が異なることが予想され、この現象の解明にあたっては $^3\text{H}_2\text{O}$ の使用がより有効と考えられる。

作物の水の移動は蒸散圧に伴う土壤—植物—大気間の水ポテンシャルの現象勾配に従う。しかし、乾燥土壤や塩類濃度の高い土壤においては土壤と植物との間で水ポテンシャルが逆転し、土壤の水ポテンシャルが植物より低いのにこの勾配に逆らって土壤から植物へ水の移動が行われるが、この水移動は根圧により発現する (平沢と石原, 1984; MOLZ and PETERSON, 1976; TAERUM, 1973)。

根圧は、根が代謝エネルギーを消費して根の接している培地の溶質を根の木部導管へ輸送し、その結果導管内の浸透ポテンシャルが低下し根と培地との間の水ポテンシャルの落差が生じて水が能動的に木部導管に入ってくる働きに起因すると考えられている (BARR, 1966; SLATYER etc 1960)。そこで、ポリエチレングリコール6000の添加量により Ψ_o を $-0.14 \sim -6.0$ barの間で7段階に変えた水耕条件下で植物を栽培し、途中地上部を切除し、その切口から出てくる出液量と出液が停止するときの Ψ_o とから根圧を推定した。

両草種の L_v の Ψ_o の減少により低下し、その程度はローズグラスで小さく、ハトムギで大きかった (Fig.

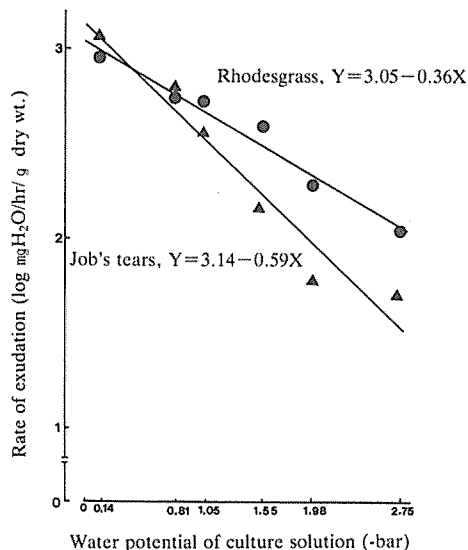


Fig. 36. Relation between water potential of culture solution and rate of exudation in rhodesgrass and job's tears grown in water culture (experiment 2). Symbols are the same as in Fig. 32.

32)。Fig. 36に Ψ_0 と L_v を対数値で表した \log 出液速度との関係を示した。 Ψ_0 (X) とこの $\log L_v$ (Y) との間には次の2式で示されるように直線の負の回帰式となった。

ローズグラス : $Y = -0.363X \times 3.05$

ハトムギ : $Y = -0.588X \times 3.14$ 式2

この回帰式の傾きは L_v の低下程度を示し、それはローズグラスで小さく、ハトムギで大きかった。従って、耐性の弱い草種ほど水の子供給が制限されると根から地上部へ水移送量が低下し易くなるものと考えられる。

茎基部を切除した切株からの出液は根圧により発生する。根圧は、この出液が止まる所の Ψ_0 を測定することにより推定できる(平沢ら, 1983)。 Ψ_0 を -0.14 bar から徐々に下げていき L_v が一定となる Ψ_0 を測定したところ、その値は、ローズグラスで -2.75 bar、ハトムギで -1.98 bar であり、耐性に弱いハトムギでは出液が認められなくなる Ψ_0 は、ローズグラスに比べ高いところにあった。出液が認められなくなる Ψ_0 、即ちそれぞれ -1.98 及び -2.75 bar より低いところでの捕集袋の増加は出液現象によるのではなく地上部切口からの蒸発によるものと考えられる。従って、本実験で用いた水耕液のうち水ポテンシャルが最も低い -6.5 bar での捕集袋の増加量を(2)式に代入して、出液が停止するときの Ψ_0 を算出し、両草種の根圧を推定した。その結果、ローズグラスの根圧は 3.11 bar、ハトムギのそれは 2.35 bar であった。

植物の根圧は、水稻で約 2.2 bar (平沢ら, 1983)、トマトで 1 から 2 bar (VAN OVERBEEK, 1942)、トウモロコシで約 3 bar (SCHOLANDER etc, 1965) では本実験と同じ様な結果が認められている。しかしながら、これらの報告においても根圧の発生機構、さらにはそれに種間差が存在する要因に付いては明らかされていない。そこで、根圧に種間差が生じる要因を根の水透過率 (L_p) より解析した。

L_p は、根部を地上部より切り離した後、根系に水压を加え切口から出てくる出液量と圧力の関係 (MEES and WEATHERLEY, 1957; PARSONS and KRAMER, 1974)、根系に吸引圧を加えその圧力と出液量との関係 (SHIRAZI, 1975) から算出する方法があるが、本実験では根圏を水耕液に浸してその切株から出てくる出液量と出液及び水耕液の水ポテンシャルとの関係 (長野と石田, 1984; NEWMAN, 1973) から各々の値を出し、その値を DALTON ら (1975) が示した式1に代入することにより算出した。

Ψ_0 の低下にともない両草種の L_p は低下し、その低下度はローズグラスに比較しハトムギで大きかった。本実験では両草種の根重、根表面積ともほぼ同一な植物を用いて水ストレス処理を行い、 L_v と L_p を算出

した。根の発達が同一にも関わらず水ストレスにより L_p は著しく低下し、それは耐性の弱いハトムギで大きかった。この結果から、根の吸水力と地上部への水移送量が減少するのは、水ストレスにより根の生育が阻害されることよりも、その前に根の水透過率が減少することにより生ずると推察される。即ち、水ストレスによる作物の阻害機構を水の移動の点から解析すると、過剰な蒸散あるいは土壌の水ポテンシャルの低下により作物に水ストレスが生じた場合に、まず最初に根の水透過率が変動する。続いてそれにより根から地上部へ水の移行が阻害され、水ポテンシャルの低下した分だけ水が移送されずに Ψ_1 はさらに低下する。そのため気孔は閉鎖し、光合成速度が低下する。

L_p が水ストレスにより低下することはヒマワリ (BOYER, 1971; KRAMER, 1950)、トマト (BRUX, 1962; KRAMER, 1950)、ダイズ (BOYER, 1971)、ソラマメ (BOYER, 1971)、水稲 (HASEGAWA and YOSHIDA, 1982) 等で認められているが、水ストレスによるその低下機構については明らかにされていない。RAMOS と KAUFMANN (1979) は、 L_p の減少は、根の生育が阻害されることよりも、むしろ細胞膜透過性の変動することにより、また、OOSTERHUIS と WIEBE (1986) は、 L_p の低下要因は根における放射方面の移行経路即ち根の内皮の生理的変動によることを報告している。しかし、GINSBURG と GINSBURG (1970) は、根の表皮と皮層柔組織が水移動の阻害に働いていると報告している。この様に L_p の水ストレスによる減少と阻害機構についてはまだ明らかにされていない。何れにしても、低温処理、酸素欠乏さらには呼吸阻害剤投与により L_p が減少する (SOBCZYK etc, 1985; NEWMAN, 1976; LOPUSHINSKI, 1964) ことから、 L_p の主たる減少は根細胞膜等の根の生理的機能の低下が直接の要因になっているものと推察される。

根の呼吸速度は、水ストレスにより低下したが、その程度に種間差は認められなかったが、根の ATP 含量は水ストレスにより著しく低下し、その程度はローズグラスに比べてハトムギで大きかった (Fig. 32, 33)。生体内の ATP 量は生産と消費が絶えず行われており、ここで測定した ATP 含量もその変動の一点に過ぎない。従って、その含量が根の代謝活性の強弱に直接反映するものとは限らない。しかし、アジ化物のような呼吸阻害剤で根を処理すると根の吸水力が減少し出液量が低下すること (平沢ら, 1983) や、DNP 処理により根の ATP 量が低下すること (PIOTROWSKA and KACPERSKA, 1987)、さらに ATP 量の高い種子ほど発芽力が高く、また初期生育も旺盛であること (CHING, 1973; 諸橋, 1980) が指摘されている。この結果は、ATP 量が作物の代謝機能となんらかの関係があることを示している。本実験では、水ストレスにより根の ATP 含量が減少し、その程度はローズグラスで小さく、ハトムギで大きかった。この ATP 含量は、直接的に根の水透過率、根から地上部への水移送量に影響を及ぼしているものと推察される。

以上の結果から、耐性の強い草種では、水の供給が制限される水分欠乏下でも根の生理的活性が高く、根の水透過率が低下しにくい。そのため水分がスムーズに根内に移行できる。根圧が高く、そのため水ストレスにより葉の水ポテンシャルが低下した場合でも、その水ポテンシャルの低下した分だけ根から葉へ水が効率よく移送できる。その結果、水ストレス下でも気孔が開き、それによって光合成が高く維持できるものと推察される。

第 5 節 暖地型イネ科飼料作物の $^3\text{H}_2\text{O}$ の根から地上部への移動と根、莖、葉への分配に及ぼす水ストレスの影響

1. はじめに

本章第 4 節に於て $^3\text{H}_2\text{O}$ の根から地上部への移行を測定した結果、土壌水分が十分に存在する場合は根で吸収された水は、根組織に既にあった水と交換する機会が少なく直接地上部に移送されたのに対して、水ストレスの条件下では根で吸収された水は、一端根組織細胞に取り込まれ、そこで既存水と交換した後、複雑な経路を経て地上部に移行される。その結果から根の吸水及び水の地上部への移行過程及び水の代謝過程が土壌水分が十分に存在する場合と水ストレスの場合とでは異なることを推察した。また、土壌水分が減少し作物へ水の供給が制限される場合には葉や莖等の器官、上位葉や下位葉等の葉位間で水の競合が生じそれらで水ストレスの程度が異なることを指摘した。

そこで本節は、耐性の異なるローズグラスとハトムギを水耕培養液にマルツールを添加することにより水

ストレスを与え、根圏から地上部への水の移動とそれの根、茎、葉への分配、また各器官が既に持っている水の各器官からの流出と根で吸収された新しい水の各器官への流入などに対する水ストレスの影響を $^3\text{H}_2\text{O}$ を用いて調べた。

2. 材料及び方法

実験1 根、茎、展開葉及び未展開葉への $^3\text{H}_2\text{O}$ の移行と各器官への分配に及ぼす水ストレスの影響

水耕液組成や植物の育苗などの栽培管理法などは本章第4節実験2に従った。ローズグラスとハトムギの根新鮮重が4から6g程度になった栄養成長期の植物体を実験に用いた。マニトール無添加の水耕液（以下

Table 21. The dry weight of leaves (expanding and expanded leaves) stems and roots, total root length and leaf area in rhodesgrass and job's tears used by experimental.

Species	Dry weight (g/plant)			Total root length (m/plant)	Leaf surface area (cm ² /plant)	
	Expanding leaves	Expanded leaves	Stems			
Rhodesgrass	0.406±0.084	0.741±0.073	0.809±0.103	0.588±0.109	181±50	74.55±5.6
Job's tears	0.436±0.055	0.764±0.095	0.892±0.110	0.814±0.099	240±35	84.12±7.8

本節ではコントロール区として表す)とマニトール添加区(培地水ポテンシャルが約-9.7bar:以下本節では水ストレス区として表す)の入った三角フラスコに $^3\text{H}_2\text{O}$ (比放射能が2~4 $\mu\text{Ci}/\text{ml}$)を加え、水耕液と $^3\text{H}_2\text{O}$ がよく混ざるように振とうした後植物を移植した。フラスコ入口からの蒸散を防ぐためにフラスコ入口の所で茎基部をスポンジで固定し、さらにパラフィルムで覆い、同化箱に移した後実験を行った。水耕液には常時通気を行い、同化箱内の温度が20~25℃、相対湿度が65~75%の条件下で実験を行った。

水耕液への $^3\text{H}_2\text{O}$ の注入は午前9~10時に行い、注入後1, 3, 6, 8, 20及び24時間後に植物を同化箱より取り出し、根を脱塩水で十分洗浄した。付着水をペーパータオルで完全に取り除いた後、根、茎、展開葉及び未展開葉の4部位に手早く分離した。分離した各部位は予め重量を測定しておいた20mlガラスバイアルに手早く入れ、ガラスバイアルごと重量を測定した後、-20℃の冷凍庫に入れて保存して置いた。各器官からの $^3\text{H}_2\text{O}$ の抽出は真空蒸留法(Mantell etc, 1979)を用いた。抽出した水はジエチルエーテルで洗浄し揮発成分を分離除去した後純粋な水を回収した。この水を一定量ガラスバイアルにいれ、Aquasol-2を加え、よく攪拌した後液体シンチレーションカウンター(Aloka社製)により ^3H 放射線量を測定した。本実験は栄養成長期の植物を用い、実験に供試した植物の乾物重、根長、葉面積は両草種ともほぼ同様であった(Table 21)。

実験2 根、茎、展開葉及び未展開葉における水の流入と流出に及ぼす水ストレスの影響

水耕液に $^3\text{H}_2\text{O}$ をいれ、その条件下で植物を22時間培養し、植物に完全に $^3\text{H}_2\text{O}$ を取込ませた後、この水耕培養液より植物を取り出し、 $^3\text{H}_2\text{O}$ でラベルしていないマニトール無添加のコントロール区と400mMマニトールを添加した水ストレス区の各液に移植した。移植後1, 3, 7時間後に各処理区より植物を採取し、実験1と同様にして ^3H 放射線量を測定した。

3. 結 果

実験1 根、茎、展開葉及び未展開葉への $^3\text{H}_2\text{O}$ の移行と各器官への分配に及ぼす水ストレスの影響

1) 実験期間中の各器官間の水分含有率の変動

両草種とも実験期間を通じて各器官間の水分含有率には大きな変動は認められず、88~96%であった(Fig. 37)。水ストレス区では根、茎の水分含有率は両草種とも90%前後でコントロール区とさほど変わらなかったが、展開葉及び未展開葉とも、それは水ストレス処理直後から急激に減少した。その減少程度は未展開葉

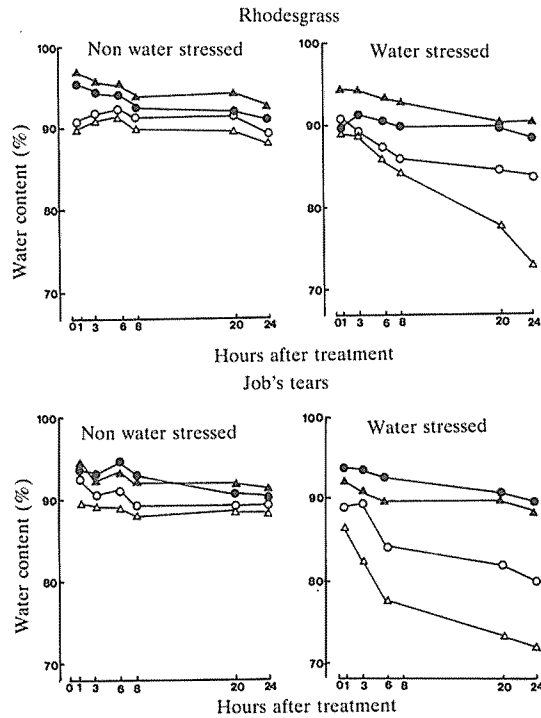


Fig. 37. Changes in water content in each plant part of rhodesgrass and job's tears after water stress treatment.

(○—○): Expanding leaves, (△—△): Expanded leaves
 (●—●): stems, (▲—▲): roots

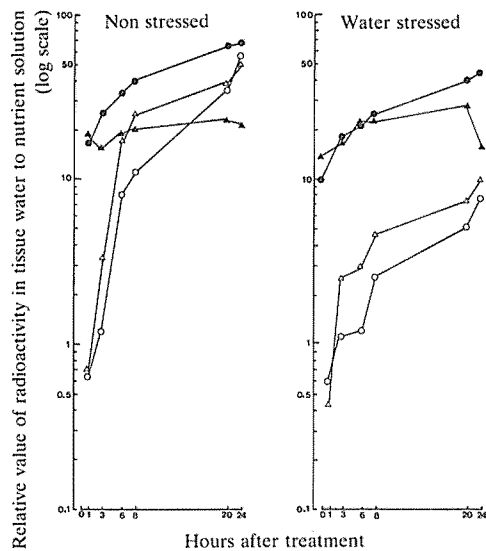


Fig. 38. Radioactivity of water leaves (expanding leaves, expanded leaves), stems, and roots of a rhodesgrass plant held in a tritiated nutrient solution. Data are expressed as relative values of radioactivity in nutrient solution and are means of 2 plants. (Specific activity in nutrient solution: 19,800dpm/ml). Symbols are the same as in Fig. 39.

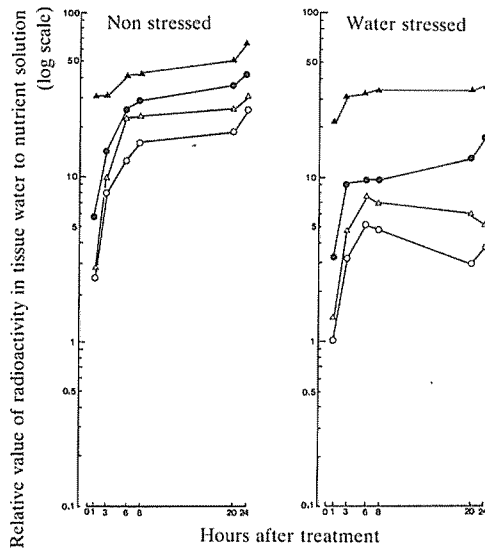


Fig. 39. Radioactivity of water leaves (expanding leaves, expanded leaves), stems, roots of a Job's tears plant held in a triated nutrient solution. Date are expressed as relative value of radioactivity in nutrient solution and are means of 2 plants. (Specific activity in nutrient solution: 21,000dpm/ml). Symbols are the same as in Fig. 39.

に比べ展開葉で、またローズグラスに比べハトムギで大きかった。

2) $^3\text{H}_2\text{O}$ 移動状況

コントロール区のローズグラスでは $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後の根、茎の相対比放射能は17~22%、展開、未展開葉では僅か0.6~0.8%であった (Fig. 38)。その後、根のそれは15~22%と余り変わらなかったのに対して、茎では17~65、展開葉では0.7~52%、未展開葉では0.7~58%へと急激な増加が認められた。また、ハトムギのコントロール区では $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後の根の相対比放射能は31%、茎、展開葉、未展開葉でそれぞれ6、3、2%であった。各器官とも時間の経過とともに増加したが、その増加はローズグラスに比べて緩やかであった。

一方、水ストレスにより両草種の $^3\text{H}_2\text{O}$ の植物体での移動が著しく阻害された (Fig. 39)。

ローズグラスの水ストレス区では、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後の相対比放射能は根、茎、展開葉、未展開葉でそれぞれ22、25、5、3%、24時間後にはそれぞれ19、48、10、8%を示し、その増加率は展開葉、未展開葉で高かった。また、ハトムギの水ストレス区では、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後の根、茎、展開葉、未展開葉の相対比放射能はそれぞれ22.4、3.0、1.4、1.1%であり、根、両葉位ともローズグラスの水ストレスに比べて高い比放射能が認められた。そして、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入6時間までは4器官ともそれは僅かずつ増加したが、8時間以降両葉位では減少した。 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入24時間後の各器官のそれは、根、茎、展開葉、未展開葉でそれぞれ35%、10、7、4%とローズグラスの比べて根のそれは高かったが、茎、葉を含めた地上部のそれは著しく低かった。

3) 根、茎、展開葉及び未展開葉への ^3H の分配状況

まずコントロール区に付いてみる。ローズグラスでは $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後の ^3H 体内分配率は根、茎、展開葉、未展開葉でそれぞれ23、75、1.3、0.7%で植物に取り込まれた $^3\text{H}_2\text{O}$ の大部分は茎に転流された。その後、根、茎でその分配率に多少の変動があるものの時間の経過とともにそれは減少したが、両葉位では逆に増加した。 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入24時間後の ^3H 分配率は根、茎、展開葉、未展開葉でそれぞれ10、50、24、16%で

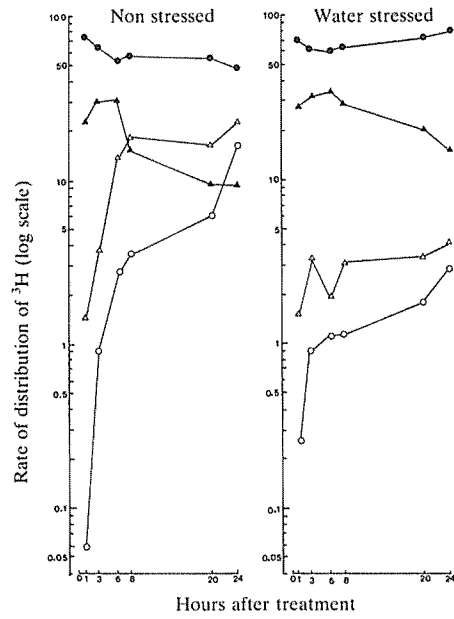


Fig. 40. Distribution of ^3H in various plant of rhodesgrass held in a tritiated nutrient solution. Symbols are the same as in Fig. 39.

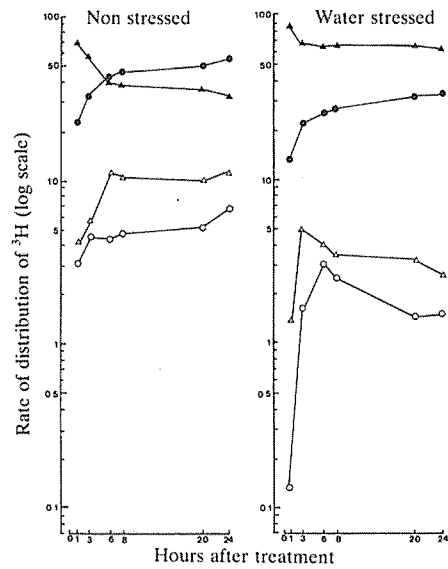


Fig. 41. Distribution of ^3H in various plant parts of job's tears held in a tritiated nutrient solution. Symbols are the same as in Fig. 39.

あり、両葉位で著しい増加が認められた (Fig. 40)。それに対して、ハトムギでは $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後には根の分配率が70%と最も高かったが、茎では23%、展開葉、未展開葉では2~4%と低かった。その後根では減少、茎では増加し、24時間後のそれはそれぞれ39、44%であった。また、葉では6時間までは増加したが、それ以降の分配率は展開葉、未展開葉でそれぞれ9~11%、4~6%と大きな変化は認められなかった (Fig. 41)。

次に水ストレス区に付いてみると、水ストレスにより両草種とも葉への ^3H の分配が著しく阻害された。

ローズグラスでは $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後の ^3H 分配率は、根、茎、展開葉及び未展開葉でそれぞれ27、70、1.5、0.4%でありコントロール区と同様に茎で急激な $^3\text{H}_2\text{O}$ の移動が認められた (Fig. 40)。その後、それは根で減少し茎、未展開葉で増加する傾向にあった。 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入24時間後の ^3H 分配率は根、茎、展開葉及び未展開葉でそれぞれ15、77、5、3%で、未展開葉の増加率が最も大きかった。

ハトムギでは $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後の各器官への $^3\text{H}_2\text{O}$ の分配率は根、茎、展開葉及び未展開葉でそれぞれ85、13.4、1.5、0.1%で、水ストレス区と同様に根で高いそれが認められた (Fig. 41)。その後根で減少、茎で増加するのが認められたが、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入24時間後の分配率はそれぞれ63及び33%で依然としてそれは根で高かった。また、展開葉では $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入3時間後に4.3%、未展開葉では6時間後に3%の ^3H 分配率が認められたが、その後両部位とも減少し、24時間後のそれはそれぞれ2.7、1.5%であった。

実験2 各器官における水の流入と流出に及ぼす水ストレスの影響

1) ローズグラスの $^3\text{H}_2\text{O}$ の減少状況

コントロール区に付いてみると $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入1時間後に根の相対比放射能は急激に減少し、その率は82%で

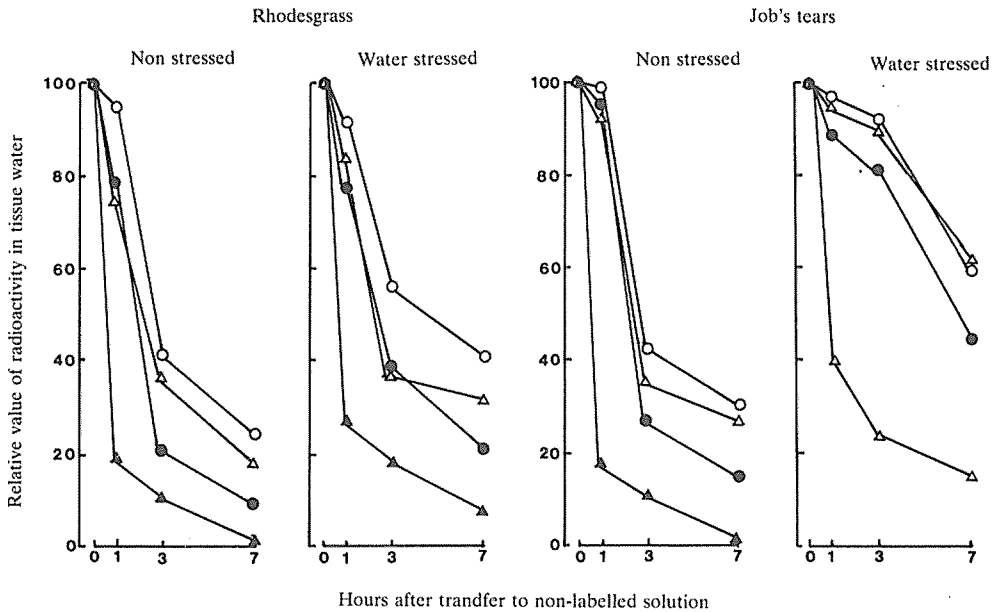


Fig. 42. Radioactivity of tissue water in plant held 22 hrs in tritiated nutrient solution and then transferred to a non-labelled solution (experiment 2). (Specific radioactivity of nutrient solution, rhodesgrass: 33,045dpm/ml, job's tears: 33,704dpm/ml). Symbols are the same as in Fig. 39.

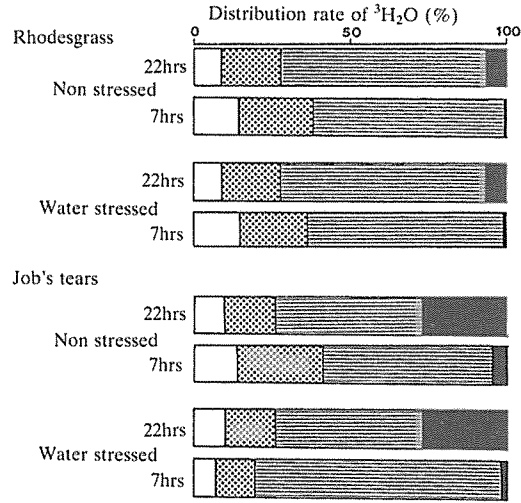


Fig. 43. Distribution of $^3\text{H}_2\text{O}$ in various plant parts of rhodesgrass and job's tears plant for 22 hrs in labelled nutrient solution and after 7 hrs transferred to a non-labelled solution.

(): Expanding leaves, (): Expanded leaves
 (): Stems, (): roots

あった。茎、展開葉、未展開葉においても1時間後に減少し、その程度はそれぞれ22, 27, 5%と小さかったが、移植7時間後の各器官の相対比放射能の減少率は根、茎、展開葉及び未展開葉でそれぞれ99, 91, 82, 76%であった (Fig. 42)。

2) ハトムギの $^3\text{H}_2\text{O}$ の減少状況

コントロール区ではローズグラスと同様に根において急激な比放射能の減少が認められたが、他の3器官においてはその程度は緩やかであった (Fig. 42)。移植7時間後の茎、展開葉及び未展開葉の相対比放射能はそれぞれ85, 79, 69%であり、その減少率はローズグラスに比べて小さかった。水ストレス区において移植1時間後の各器官の比放射能の減少程度は根で59%、展開葉で12%、茎、未展開葉で3~5%であった。その後各器官のそれは減少したが、その程度はコントロール区あるいはローズグラスに比べて小さかった。

3) 各器官への $^3\text{H}_2\text{O}$ の分配状況

$^3\text{H}_2\text{O}$ を22時間取り込ませた後の根、茎、展開葉及び未展開葉への ^3H の分配率は、ローズグラスで5.8, 66.0, 18.9, 9.3%、ハトムギでそれぞれ22.5, 46.5, 16.4, 10.3%であった (Fig. 43)。 $^3\text{H}_2\text{O}$ でラベルしていないマニトール添加と無添加区に植物を移植してから7時間後における ^3H 分配率を見ると、ローズグラスでは両処理間では差はなかったが、ハトムギではコントロール区における展開葉、未展開葉、茎へのそれはそれぞれ14.0, 27.5, 54.2%で増加し、根では逆に4.3%と減少した。それに対し、水ストレス区においては葉と根で分配率の減少が認められたのに対し、茎では著しく増加した。

4. 考 察

実験1において作物の根から地上部への水の移動と水の分配に及ぼす水ストレスの影響を $^3\text{H}_2\text{O}$ を使用して調査したところ、水が根から茎葉部へ逐次移動していくのが確認されたが、その移動速度あるいは各器官への分配割合に大きな種間差が認められた (Fig. 38, 39)。

コントロール区のローズグラスの根の相対比放射能は、実験期間中15~22%と大きな変化は認められなかったが、逆に茎では $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入3時間後から根に比べてより高い比放射能が認められた。また、葉では茎の $^3\text{H}_2\text{O}$ の上昇に伴ってそれは急上昇し、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入8時間以降では根のそれを上回った (Fig. 38)。しかし、ハトムギでは根の比放射能が常に高く、続いて茎、展開葉、未展開葉の順にそれは小さくなった。さらにハトムギの茎、両葉位の比放射能も $^3\text{H}_2\text{O}$ を注入してから徐々に増加したが、その程度はローズグラスに比べ

て小さかった。この様にローズグラスでは根に流れ込んだ水は、根の溜まることなく急速に茎に移動するのに対して、ハトムギでは根に流れ込んだ水はいったん根に溜まった後徐々に茎そして葉へと移動し、しかもその移動はローズグラスに比べゆっくりであった。

作物体内の水分状態は光合成や色々な生理代謝に影響を及ぼす。従って、根で吸収された水が地上部により多く、しかもスムーズに移動し、葉に効率よく分配されることが光合成を高め、作物の水利用効率を上昇させる重要な要因となる。そこで次に根で吸収された $^3\text{H}_2\text{O}$ の各器官への分配割合を見て、水の植物における転流に付いて考察する。

$^3\text{H}_2\text{O}$ 注入期にはローズグラスでは、植物に吸収された $^3\text{H}_2\text{O}$ の大部分が茎に分配されたのに対して、ハトムギで根に分配された (Fig. 40, 42)。しかも、ローズグラスでは時間の経過と共に根の比放射能は減少し、それとともに両葉位では急増した。それに対し、ハトムギでは根への $^3\text{H}_2\text{O}$ の分配割合は、 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注入6時間まで減少し、それに伴って茎、葉への $^3\text{H}_2\text{O}$ の分配は僅かに増加したが、6時間以降根の分配が減少しなくなったため、葉及び両葉位へのその分配率は増加せずほぼ平衡に達した。これらの結果、ローズグラスでは吸収された水のほとんどが茎に転流され、葉部へ積極的に移行するのに対して、ハトムギでは根にそれが蓄積し地上部への転流は少ないかやや遅れることが明らかとなった。これらの違いは両草種の葉部乾物重/根部乾物重比がローズグラスでは1.95、ハトムギでは1.47とローズグラスでやや高かったがおおきな差は認められなかった (Table 21) ことから、むしろ根から地上部へと移行する部位での木部導管の生理・形態的な違いによるものと考えられる。これまでの植物の解剖学的研究より根の木部は中心に位置しているが、それは根—地上部移行部位で幾つかの維管束に分かれ、特にイネ科においてはその維管束の構造様式が発達していることが指摘されている (KRAMER, 1983; RICHER, 1973)。従って、この移行部位における通導系の大きな変化が水移動に対して抵抗を生じさせ、根にスムーズに流れ込んだ水を茎に移動させる際に大きな障壁となっている可能性がある。この点に付いては根—地上部移行部位が植物全体の水の移動や生長に対してどのような役割を果たしているのか、またどの様に水の流れが制御されているかは無機イオンや有機物の移動を含めて今後明らかにされなければならない問題点である。

Fig. 38, 39の結果で述べたように水ストレスにより植物の水の移動は両草種とも著しく阻害された。特にハトムギでは水ストレスが大きくなると展開葉及び未展開葉への $^3\text{H}_2\text{O}$ の移動量が減少したのに対し、ローズグラスでは水の移動は緩やかであったが、僅かずつ葉にそれが移行するのが認められた。即ちローズグラスでは水の移動特に葉への転流が水ストレスにより阻害され難く、ハトムギでは阻害され易い、従って、水ストレス下における植物での水移動の難易さが、第3章第1節で認められたようにローズグラスでは水ストレス下でも τ_s の増加が認められず高い光合成を示したこと、逆にハトムギでは τ_s が著しく増加しそれにより光合成が減少する直接の要因になっているものと推察される。

所で、両草種の根+茎の $^3\text{H}_2\text{O}$ 分配割合と展開葉+未展開葉のそれを水分処理間で比較するとコントロール区では根+茎のそれに対して両葉位へのそれは両草種とも高かった。それに対し水ストレス区では根+茎へのそれが増加し、逆に両葉位へのそれは減少した。これらの結果は、マクシーモフ (1952), CATSKY (1962), 平沢ら (1984) が指摘しているように器官あるいは葉位間での水の競合が水ストレス下でも生じていること、及びそれに草種間差が存在することを証明しているものと考えられる。

第2章の圃場試験あるいは第3章第2節の実験において、土壌水分が減少し作物に水ストレスが生じるとローズグラスでは下位葉に葉巻現象が生じ、上位葉では変化が認められなかったのに対しハトムギでは下位葉に比べ未展開葉などの上位葉で枯れ上がり、枯死が著しかった。両草種間でこのような異なる生理反応を示した要因の一つとして、各器官間の水の競合が関与している可能性がある。即ち、ローズグラスでは水ストレス下でも葉が根、茎から水をより強く引っ張り、根、茎、葉間の競合関係を平衡に保とうとする能力が高い。それに対してハトムギでは葉が根、茎から水を引っ張る力が弱く、各器官間で水の競合関係のバランスが崩れて葉への水の移動が阻害されるものと推察される。

最後に、各器官が既に持っている既存水と根で新たに吸収した新しい水との交換状況について考察する。

Fig. 44の結果で述べたように、耐干性の強いローズグラスでは水ストレス下でもハトムギに比べて各器官での水の交換が効率よく行われていることと、ローズグラスに比べハトムギでは根に比べ地上部の水の交換が遅れること、また地上部においては茎から葉への水の移動がそれに比べさらに遅れることなどが認めら

れた。この様に葉において水の交換が、特に地上部でのそれが水ストレスにより抑制される要因として、水ストレスにより根圧が減少すること、根から地上部移行部位での水透過率が減少することなどにより根から地上部への水移送能力が減少したことによると推察される。また、本実験では両草種ともカラー部（葉身と葉鞘の接合部）で葉身を分離した。従って、茎から葉への水の移動が根から茎へのそれに比べやや遅れることは、葉への水の流れに対する抵抗がこのカラー部でより高くなっているものと推察される。しかし、葉鞘基部でもその抵抗が大きくなっている可能性があり、この両部位のどちらでその抵抗が大きくなっているかは明らかに出来なかった。本実験のようにイネ科植物で葉鞘と葉身の移行部位で水の流れの抵抗が大きいとする報告は見あたらない。

イネ科植物以外に付いてはトマト (DIMOND, 1966), タバコ (FISCUS etc, 1973), カエデ (ZIMMERMAN, 1978) などの葉柄に於て水の流れの抵抗が大きいことが観察されている。特に、FISCUS ら (1973) は、タバコを用いて各葉位間でそれが異なることを調べ、葉位間で葉の水分状態あるいは光合成等を比較する場合にはこの事を十分考慮しなければならぬことを指摘している。今後、水の流れの障害部位とその阻害機構が詳細に解析できれば、作物栽培における合理的な水管理や作物の水利用効率を大きく向上させ得ることが可能である。

以上の結果を総合すると、水ストレスにより根から地上部、特に葉への水供給能力が低下する機構には、根の吸水力が減少することの他に根から地上部への移行部位（茎基部）と、茎から葉への移行部位（節あるいは葉鞘基部）で水の流れに対する抵抗が大きく増加することが関与していると推察される。さらにこの結果から、植物体のこういった部位での通導抵抗の増加が、水不足を生じた葉へ水の補給を遅らせ、葉の水ポテンシャルをより低下させることにより、水ストレスの程度をより大きくさせるものと推察される。

第4章 暖地型イネ科飼料作物の養分吸収に及ぼす水ストレスの影響と作物の耐干性強化に対するリン酸施与効果

第1節 はじめに

第2章の圃場試験に於て、水ストレスにより作物の乾物生産が低下すると同時に無機養分の吸収が著しく阻害されることを認めた。さらにその阻害程度は耐干性の弱い草種で大きく、また養分間ではリン含有率と吸収量が最も大きいことを明らかにした。

作物の栄養状態の変動は、光合成、蛋白合成などの生理的代謝過程の阻害を通じて作物の生産性に著しい影響を及ぼす。作物の栄養状態と水分生理との関係に付いてみると、水稻のP欠乏葉では通常葉に比べて蒸散量が減少し、光合成速度が低下する（柁木ら, 1979）、また、ヒマワリでPの供給が阻害されると葉の水分含有率と膨圧が減少し、葉の生長速度が低下する（EATON, 1949）ことが報告されている。また、長井ら（1984）は、蒸散速度と葉中の養分濃度との間には密接な関係が認められ、NやCa含有率が高く、Mg含有率が低い場合には蒸散速度が大きいことを明らかにしている。この様に植物の栄養状態が悪化するとその水分生理、即ち植物の水利用効率に異常を来す。従って、水ストレスによる作物の阻害機構として、水ストレスにより養分吸収が阻害され作物体内の栄養状態が悪化することにより生じる可能性もある。この事は水ストレス下で施肥量の増加あるいは作物体内の栄養状態を良好にすることにより収量の低下を防ぎ、作物の耐干性が強化出来ることを示唆している。しかしながら、水ストレス条件下における暖地型イネ科草種の施肥反応性、さらにその施与により耐干性がどの程度増加するのか、またどういった生理場面に於て無機栄養が耐干性の強化に結び付くかは明らかにされていない。

以上のことを背景に本章では、第2章の圃場試験の結果、水ストレスにより養分吸収の阻害程度が最も大きかったリン酸に付いて、その施与量を変えた場合の葉の水分状態、光合成速度、根系の発達などに及ぼす水ストレスの影響を明らかにし、作物の耐干性が栄養管理的手段により高めることが出来るかどうかを検討した。

Table 22. Some chemical properties of experimental soil.

Soil texture	Soil pH		Total N* (%)	Available P** (ppm)	Exchangeable base*** (meq/100g dry soil)			
	(H ₂ O)	(KCl)			K	Ca	Mg	Na
Sandy-loam soil	5.01	4.35	0.012	1.19	0.16	1.41	0.82	0.25

* : Kjeldahl digestion, ** : by Bray No.2 solution,
*** : 1N NH₃OAc extractable base

第2節 材料及び方法

実験1 作物の生育及び養分吸収に及ぼすP施与と水ストレスの影響

1/2000 a ワグネル土耕ポットに鉍質酸性土壌を充填し、ローズグラスとハトムギをそれぞれポット当たり 0.25 g と 20粒を1985年5月10日に播種した。P以外の施肥量は第3章第1節の方法に従った。P処理は、P₂O₅として5 kg/10 a (本節ではP 5区として表す)、15kg/10 a (P 15区)、30kg/10 a (P 30区)相当量の過燐酸石灰を施与した。

5月29日に各ポットとも圃場容水量まで灌水した後、給水を絶ち土壌水分を処理を開始した。なお、水分処理法は第3章第1節に従った。処理前の5月28日と処理後21日目の6月19日に植物を採取した。さらに実験期間中の11時~15時の間に葉の水ポテンシャル及び気孔抵抗を測定した。なお、これらの方法及び植物体内の成分分析法は第2章の実験方法に従った。

なお、Table 22に供試土壌の理化学的特性を示した。

実験2 葉の光合成速度および根系の分布に及ぼすP施与と水ストレスの影響

塩ビ製土耕ポット(直径11cm, 深さ60cm)に、実験1で用いた鉍質酸性土壌を充填し、28℃の恒温室にいたシャーレ中で予め発芽させたローズグラスとハトムギを1985年7月13日に移植した。P以外の施与量については実験1と同様に第3章第1節に従った。P施与量は、P₂O₅として10kg/10 a (以下本節ではP 10区

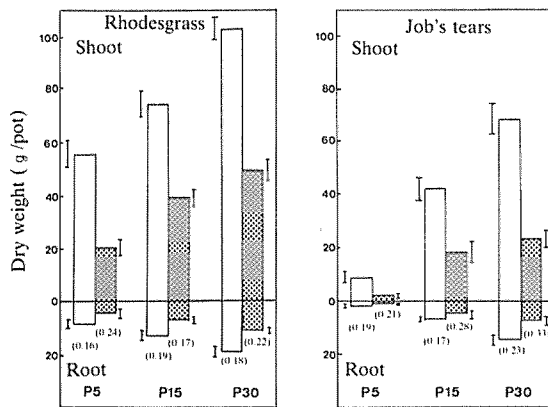


Fig. 44. Effects of soil moisture and phosphate level on shoot and root dry weight and root/shoots ratio in rhodesgrass and job's tears on 21 days after stress treatment (experiment 1). Each value shows the mean of two replications. * (): root/shoot ratio. P5: 5kg P₂O₅ applied per 10a, P15: 15kg P₂O₅ applied per 10a, P30: 30kg P₂O₅ applied per 10a.

() : pF1.7-2.0, () : pF2.8-3.0

として表す), 28kg/10 a (P28区) 相当量の過磷酸石灰の施与量を2段階に変えて行った。移植後20日目の8月2日に第3章第1節と同様に水分処理を開始した。実験期間中, 葉の水ポテンシャル, 気孔抵抗を第2章の方法に従って測定した。さらに葉の光合成速度は, 第3章第1節の方法に準じて展開完了第1葉に付いて同化箱法により, 処理後14から17日の間に測定した。

葉の脱水曲線は, 展開完了第1葉を葉身基部の所で植物体より切り離し, その直後切断部位からの蒸散を防ぐ為に切断部をロウで覆った後, 相対湿度が68~70%, 室温が31~32℃の弱照度下におき, その重量の減少程度から算出した。

また, 根長, 根表面積と土壤層位別分布などは, 処理17日目の植物について第3章第3節と同様にして測定した。

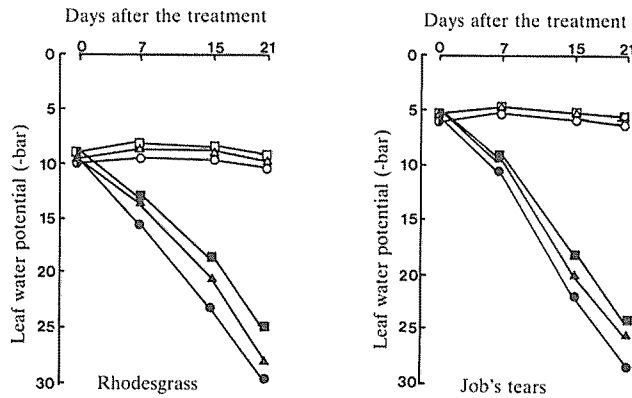


Fig. 45. Changes in the leaf water potential of rhodesgrass and job's tears as affected by water stress (Experiment 1). Symbols are same as in Fig.46.

Table 23. Effects of water stress and phosphate supply on nitrogen, phosphorous and potassium contents in shoot and root of rhodesgrass and job's tears (experiment 1).

Species	Water treatment	Phosphate level	Shoot(% of DM)			Root(% of DM)		
			N	P	K	N	P	K
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	P5	1.75	0.275	2.45	1.05	0.121	1.07
		P15	2.15	0.376	1.65	1.15	0.177	1.35
		P30	2.40	0.409	1.95	1.85	0.200	1.25
	pF2.8-3.0	P5	3.50	0.215	2.91	2.25	0.175	1.25
		P15	2.90	0.301	3.31	2.15	0.295	1.60
		P30	2.70	0.441	3.25	2.00	0.325	1.75
Job's tears	pF1.7-2.0	P5	3.21	0.315	3.00	2.15	0.205	1.55
		P15	3.67	0.372	3.95	2.02	0.245	2.01
		P30	3.75	0.495	3.25	1.72	0.421	1.95
	pF2.8-3.0	P5	4.45	0.205	1.95	2.55	0.135	0.85
		P15	4.31	0.321	4.76	3.01	0.215	1.72
		P30	4.45	0.541	5.10	3.29	0.395	1.55

第3節 結 果

実験1 作物の生育及び養分吸収に及ぼすP施与と水ストレスの影響

1) 生育状況と地上部・根部乾物重及び根部/地上部乾物重比 (R/T比)

pF1.2-2.0区 (以下本章ではコントロール区として表す) では、両草種ともP施与に関わらず正常に生育した。それに対し、pF2.8-3.2区 (以下本章では水ストレス区として表す) においては両草種とも12時~15時の間に葉巻現象や葉の枯れ上がりが認められ、その程度はローズグラスに比べハトムギで大きかった。

また、両草種の地上部・根部乾物重は水ストレスにより減少し、その程度はローズグラスに比べハトムギで大きかった (Fig. 44)。P施与量の増加にともない水ストレス下でも、両部位の乾物重は増加する傾向にあった。しかながら、コントロール区のそれに対する水ストレス区のその比は、P30区ではP15区に比べ小さくなる傾向にあった。

ローズグラスのコントロール区のR/T比は、どのP施与区でも差はなかったが、水ストレス区のP5区で高い傾向にあった。それに対して、ハトムギのR/T比は水ストレスにより増加し、その程度はP施与区程大きかった。

2) 葉の水ポテンシャル (Ψ1) の変動

コントロール区のローズグラスのΨ1は、処理期間を通じて-8~-11bar、ハトムギでは-5~-7barであり、その値はハトムギでやや高かったが、両草種ともコントロール区では大きな変動は認められなかった。それに対して両草種とも水ストレスによりΨ1の低下は、両草種ともP少肥区でやや大きかった (Fig. 45)。

3) 無機成分含有率

土壌水分とP施与違いによる両草種の地上部と根部のN, P, K含有率の変動を、Table 23に示した。

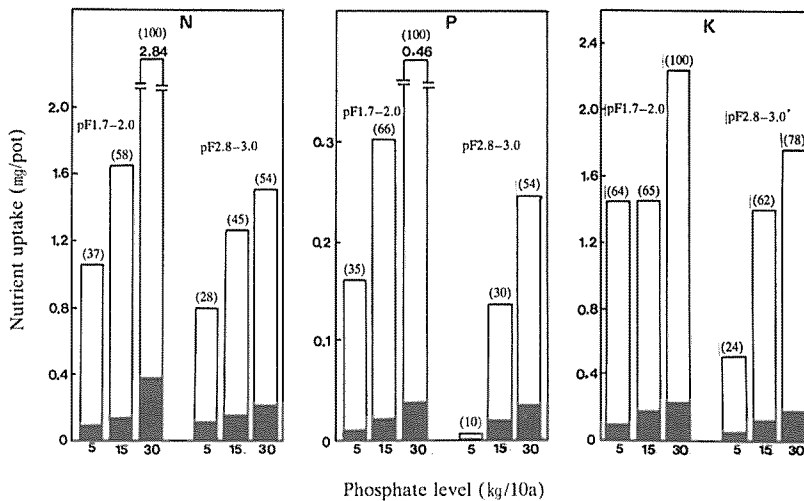


Fig. 46. Effects of soil moisture and phosphate level on total nitrogen, phosphate and potassium uptake in rhodesgrass on 21 days after stress treatment (experiment 1).

* () : Relative values of nutrient uptake of each treatment to those of well-watered (pF1.7-2.0) and high P (P30) conditions (experiment 1).

(□): Shoot, (■): Root.

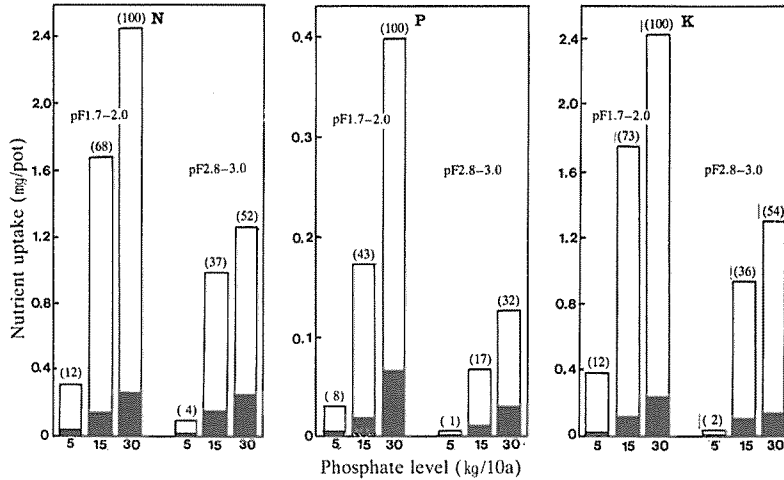


Fig. 47. Effects of soil moisture and phosphate level on total nitrogen, phosphate and potassium uptake of job's tears on 21 days after stress treatment (experiment 1).
 (): Relative values of nutrient uptake of each treatment to those of well-watered (pF1.7-2.0) and high P (P30) conditions.
 (): Shoot, (): Root.

地上部N含有率：両草種の地上部N含有率は、どのP施与区でも水ストレス区の方がコントロール区に比べて高かった。Pの増施により水ストレスのローズグラスの地上部N含有率は減少したが、ハトムギでは変化が認められなかった。

地上部P含有率：両草種の地上部P含有率は、両水分処理区ともPの増施にともない上昇した。

地上部K含有率：両草種の地上部K含有率は、何れのP施与区においても水ストレス区の方がコントロール区より高かった。また、ローズグラスの水ストレス区ではPの増施によりそれは上昇し、コントロール区では減少したが、その増減率は小さかった。それに対してハトムギのそれは、水ストレス区のP5区で約2%であったが、P30区では5.2%と増加が認められた。

根部N含有率：ローズグラスの根部N含有率は、Pの増施によりコントロール区で上昇し、水ストレス区

Table 24. Effects of water stress and phosphate supply on growth rate of each organ, leaf area and leaf thickness of rhodesgrass and job's tears (experiment 2).

Species	Water treatment	Phosphate level	Growth rate (mg plant/day)			Leaf area (cm ² /plant)	Leaf thickness (mg/cm ²)
			Leaves	Stems	Roots		
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	P10	165	242	77	3175.0	11.90
		P28	247	467	142	3170.2	12.10
	pF2.8-3.0	P10	111	150	46	1052.8	13.11
		P28	169	304	118	2393.8	14.47
Job's tears	pF1.7-2.0	P10	42	105	58	1011.7	12.35
		P28	128	187	117	2635.4	13.40
	pF2.8-3.0	P10	17	34	12	526.4	12.65
		P28	54	74	53	1083.7	14.49

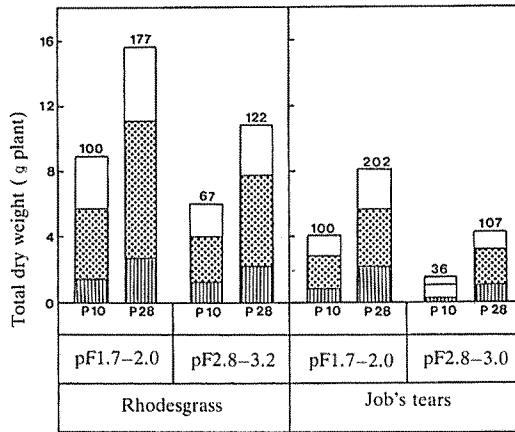


Fig. 48. Effects of soil moisture and phosphate level on dry weight in rhodesgrass and job's tears on 18 days after stress treatment (experiment 2).

* (): Relative values of dry weight of each treatment to those of well-watered (pF1.7-2.0) and low P (P10) conditions.

では変わらなかったが、いずれのP施与区においてもコントロール区に比べ水ストレス区でそれは高かった。

根部P含有率：両草種の根部P含有率は、Pの増施により上昇したが、何れのP施与区においてもコントロール区の方が水ストレス区よりも高かった。

根部K含有率：ローズグラスの根部K含有率は、P処理間、および水処理間で大きな差は認められなかった。それに対して、ハトムギのP5区では水ストレスに比べコントロール区の方がそれは高かったが、P多肥区では逆に水ストレスの方がそれは高くなった。

4) 無機成分吸収量

両草種のP施与量ごとのN, P, K吸収量をローズグラスでは Fig. 46, ハトムギでは Fig. 47に示した。

両草種のN, P, K吸収量は水ストレスにより低下し、その程度はローズグラスに比べハトムギで大きかった。また成分間では両草種とも、N, Kに比べPのその著しい低下が認められた。P処理間では、P施与量の少ない区ほど水ストレスによりN, P, K吸収量の減少程度は大きかったが、P施与量の増加にともな

Table 25. Effects of water stress and phosphate supply on root length, root diameter and root surface area of rhodesgrass and job's tears (experiment 2).

Species	Water treatment	Phosphate level	Total root length (m/plant)	Mean root diameter (μm)	Total root surface area (cm ² /plant)
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	P10	200.2 ± 5.1	533.9 ± 15.9	4479.7
		P28	447.6 ± 2.4	451.0 ± 28.2	7146.8
	pF2.8-3.1	P10	214.5 ± 6.7	422.6 ± 26.6	3007.2
		P28	483.0 ± 9.5	366.9 ± 17.9	5104.0
Job's tears	pF1.7-2.0	P10	68.8 ± 3.8	842.2 ± 45.7	3830.7
		P28	77.8 ± 2.5	739.4 ± 34.8	3338.9
	pF2.8-3.1	P10	40.3 ± 3.4	703.5 ± 22.7	1565.7
		P28	91.3 ± 8.1	776.1 ± 31.3	4316.9

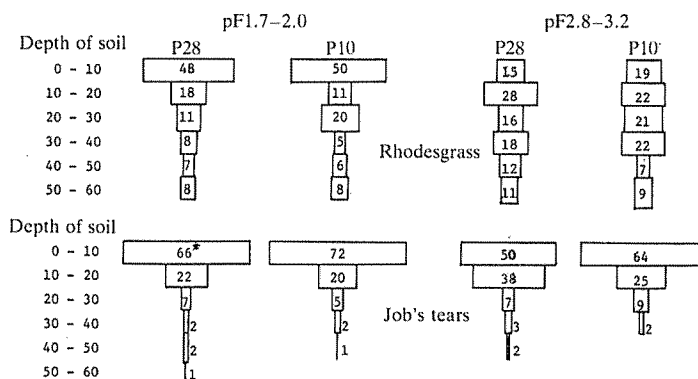


Fig. 49. Distribution patterns of rhodesgrass and job's tears root under two soil moistures and two phosphate levels (experiment 2).

* Percentage of dry weight of roots in each soil layer to total dry weight of roots.

いその低下程度は小さくなった。

実験2 光合成速度及び根系の発達に及ぼすP施与と水ストレスの影響

1) 植物体重及び葉面積

本実験終了時の両草種の全植物重を Fig. 48, さらに根, 茎, 葉の1日当りの乾物増加量と葉面積を Table 24に示した。実験1と同様に両草種の植物重は水ストレスにより減少し, その程度はローズグラスに比べハトムギで大きかった。また, 両草種ともPを増施すると水ストレスにより植物重の減少程度が小さくなる傾向にあった。葉, 茎, 根の1日当りの乾物増加量は, 両水分処理区ともPの施与増加により増加し, その増加程度は特にハトムギで大きかった。ローズグラスのコントロール区の葉面積はP処理間では差はなかったが, ローズグラスの水ストレス区とハトムギの両水分処理区ではPの増施により葉面積は著しく増加した。

2) 総根長, 根径及び根総表面積

両草種の総根長は, 土壤水分処理に関わらずPの増施により上昇した (Table 25)。ローズグラスのP10とP28区およびハトムギのP28区の総根長は水ストレスにより僅かに増加したが, ハトムギのP10区のそれは逆に水ストレスにより減少した。ローズグラスの根径は, Pの増施さらには水ストレスにより細くなった。ハトムギのコントロール区のそれはPの増施により細くなったが, 水ストレス区では逆に僅かに太くなった。また, ローズグラスの水ストレス区の根の総表面積は, 両P区とも水ストレスにより増加したが, ハトムギでは水ストレスによりP10区で減少し, それに対してP28区では逆に増加した。

3) 根の分布

コントロール区においてはP処理に関わらず, 土壤表層0~10cmにローズグラスでは48~50%, ハトムギでは66~72%が分布した (Fig. 49)。

水ストレス区のローズグラスではPの処理に関わらず根は深層部に分布した。また, ハトムギの水ストレスの0~10cm層ではP10区が64%, P28区が50%であり, 水ストレスによりやや深層部に根が分布する傾向にあった。

4) 葉の水ポテンシャル (Ψ_1), 気孔抵抗 (Γ_s) 及び光合成速度 (P_o)

両草種とも Ψ_1 の減少にともない P_o は著しく低下し, その低下はローズグラスに比べハトムギで大きかった (Fig. 50)。両草種の最高光合成速度に対して約1/2ほど減少したときの Ψ_1 は, ローズグラスのP10区では, -8~-10bar, P28区では-14~-16bar, ハトムギではそれぞれ-7~-9bar, -12~-14barであった。

また, 光合成速度が認められなくなる Ψ_1 はローズグラスのP10区で-19~21bar, P28区では-24~-26bar, ハトムギではそれぞれ-13~-16, -17~-21barであった。

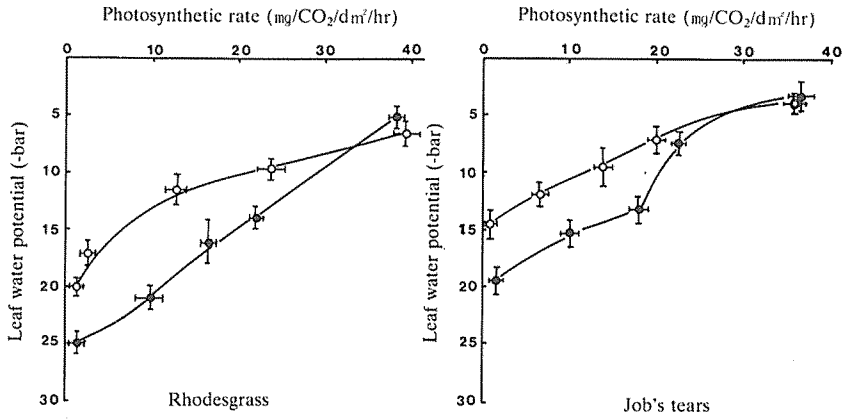


Fig. 50. Changes in leaf photosynthetic rate of leaves of low P and high P plants during drying (experiment 2). N,P,K content in rhodesgrass at high P level were 2.12 ± 0.13 , 0.261 ± 0.052 , 2.68 ± 0.44 , and at low P level were 2.52 ± 0.30 , 0.15 ± 0.048 , 3.01 ± 0.59 , respectively. And those in job's tears high P level were 3.42 ± 0.35 , 0.241 ± 0.027 , 2.35 ± 0.24 , and at low P level were 3.83 ± 0.22 , 0.141 ± 0.222 , 2.12 ± 0.39 , respectively. (○—○): 10kg P₂O₅ per 10a, (●—●): 30kg P₂O₅ per 10a.

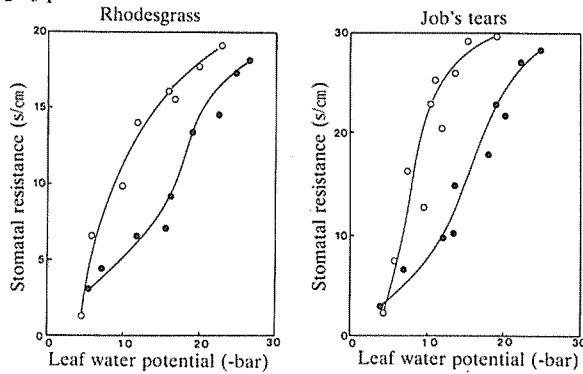


Fig. 51. Changes in leaf stomatal resistance of low P and high P plants during drying (experiment 2). Symbols are same as in Fig. 50.

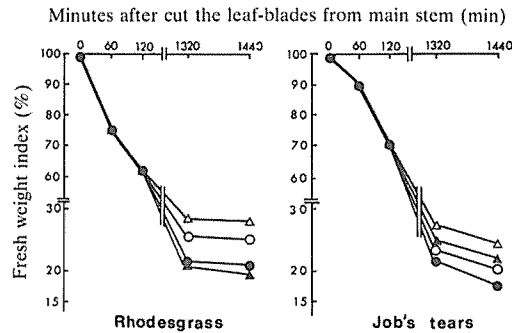


Fig. 52. Dehydration curves of leaf-blades of low and high applied phosphate plants.

10kg P₂O₅/kg: pF1.7-2.0(○—○), pF2.8-3.2(△—△)
 28kg P₂O₅/kg: pF1.7-2.0(●—●), pF2.8-3.2(▲—▲)

葉のTsは、 Ψ_1 の低下にともない増加したが、P施与量の多いほど Ψ_1 の低いところでより低いTsが認められた (Fig. 51)。

5) 葉の脱水状況

両草種とも葉を主茎より切除した直後、葉からの水分の急激な損失が認められたが、P施与量の多い区ほど水分の損失程度が小さかった (Fig. 52)。

第4節 考 察

暖地型イネ科草種に限らず、一般作物の耐干性は主とし遺伝形質によって決まるが、気象条件、土壌など

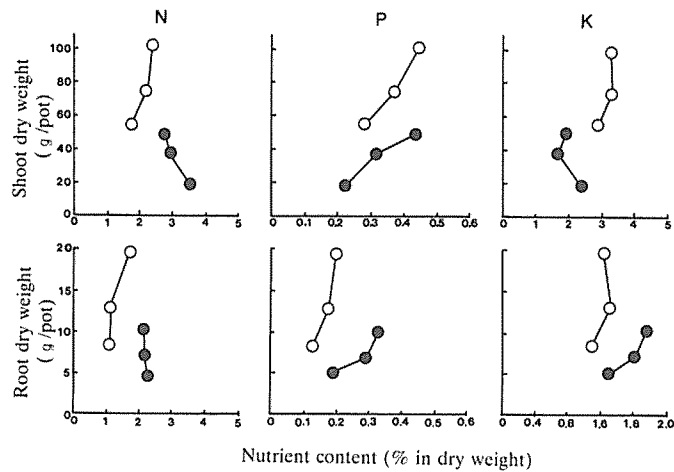


Fig. 53. Relationship between dry weight and nutrient content of shoot and root in rhodesgrass (experiment 1). (○—○), pF1.7-2.0 (●—●), pF2.8-3.0

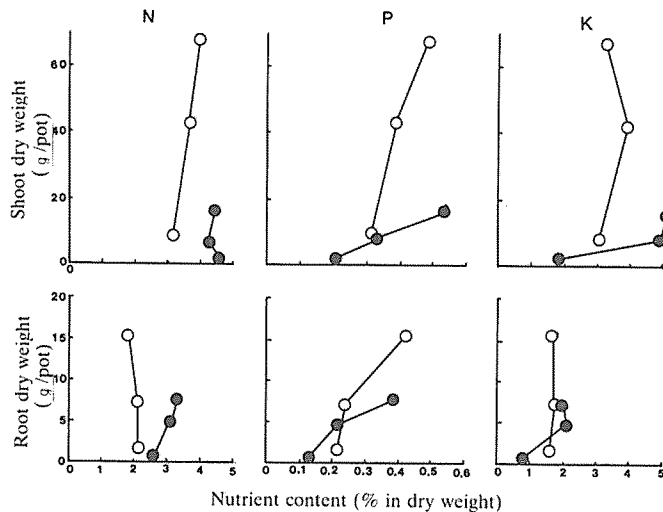


Fig. 54. Relationship between dry weight and nutrient content of shoot and root in job's tears (experiment 1). (○—○), pF1.7-2.0, (●—●), pF2.8-3.0

の環境条件や施肥量、栽植密度等の栽培条件によって大きく影響される。作物の耐干性を低下させる栽培条件として、窒素施与量が少なく、作物に窒素欠乏が生ずると水ストレス下で生産性が減少する。

しかし、リン酸は無機養分の内水ストレスによりその含有率と吸収量が最も影響を受けるにも関わらず、作物のリン栄養と耐干性の関係に付いては十分に明らかにされていない。そこで本実験ではリン酸施与量を数段階に変えた条件下で耐干性の異なるローズグラスとハトムギを栽培し、リン酸が作物の耐干性に及ぼす影響に付いて調査した。その結果水ストレスにより両草種の生育は著しく阻害されたが、リン酸の増施によりその程度は小さくなり、作物の耐干性が増加するのが認められた。

そこで、Pを増施することにより作物の耐干性が増加する要因を、①作物の生育と養分含有率、②根系の発達と養分吸収力、③葉の水分含有率と光合成速度の3点から解析し考察する。

1) 作物の生育と養分含有率について

コントロール区のP30区に於ける地上部乾物重を100としたときの水ストレス区の相対乾物重は、ローズグラスのP5区、P15区、P30区でそれぞれ19, 37, 47%, ハトムギではそれぞれ3, 26, 34%であり、燐酸施与による乾物重の増加はローズグラスに比べてハトムギで大きかった (Fig. 44)。また、水ストレスの低P区では Ψ_1 (Fig. 45)、葉面積 (Table 24)、P含有率 (Table 23)、N, P, K吸収量 (Fig. 46, 47)とも著しく低く、これらはPの増施により一齊に上昇した。以上の結果から、作物が水ストレスに遭遇した場合に水ストレスの影響を軽減し、作物の生育を維持することに対してP栄養が重要な役割を果たしていると考えられる。さらに、Pの多肥によりN, Kに比べP含有率の著しい増加が認められたことから、作物の耐干性は、P含有率すなわちPの栄養状態によって影響を受けると判断できる。そこでP含有率の増加によ

Table 26. Effects of water stress and phosphate supply on nitrogen phosphorus content ratio (N/P) in shoot of rhodesgrass and job's tears (experiment 1).

	pF1.7-2.0			pF2.8-3.0		
	P5	P15	P28	P5	P15	P28
Rhodesgrass	6.36	5.72	5.86	16.28	9.64	6.12
Job's tears	10.19	9.86	7.58	21.71	13.42	8.22

て、耐干性が強化されるかどうかを、地上部のN, P, K含有率と乾物重の関係より考察する。

まず地上部、根部乾物重とN含有率との関係に付いて見てみると両草種のコントロール区及び水ストレス区とも、地上部、根部N含有率には大きな変動は認められなかったが、両部位の乾物重は著しく増加した (Fig. 53, 54)。また、K含有率に付いてはローズグラスの水ストレスにおいて根部K含有率の僅かな増加に対して根部乾物重の緩やかな増加が認められた。ローズグラスとハトムギのコントロール区においては両部位の乾物重が増加しても、そのK含有率に変化が認められなかった。それに対してハトムギの水ストレスにおいてK含有率により両部位の乾物重の増加が認められたが、根部ではそれが2%, 地上部では5%以上になると乾物重はほぼ横ばいになった。

P含有率に付いては両草種とも体内P含有率の上昇にともない、両部位の乾物重の増加が認められた。両草種とも土壌水分処理に関わらず地上部P含有率が約0.3%以上になった場合に乾物重の大きな増加が認められたが、P含有率の上昇に伴う地上部乾物重の増加程度はやや水ストレス区で小さかった。また、根部においてもほぼ0.2%以上で乾物重の増加が認められた。

これらの結果より、P施与により乾物重の増加が認められ、P施与にともなうその増加は、N含有率に影響を及ぼさなくてローズグラスではP, ハトムギではP, K含有率が上昇することにより発現するものと推察される。

ところで、小関 (1977) は、寒地型牧草の夏枯れと無機養分に関する研究に於て、牧草の体内N及びP含有率比 (N/P比) が大きければ、即ち多N, 少Pにより夏枯れが発生し易いことを明らかにし、その対策として施肥、追肥の必要性を報告している。本実験における両草種のN/P比は、コントロール区ではP施与間で大きな変動はなく、ローズグラスでは5.7~6.4, ハトムギでは7.5~10.0であった (Table 26)、ところが水ストレス区の、しかも低P区のそれはローズグラスで16.3, ハトムギで21.7と著しく高かった。しか

し、それはPを増施することにより減少し、P30区ではローズグラスで6.1、ハトムギでは9.4であり、その比はコントロール区のレベルまで回復した。この結果は水ストレス下でN含有率が減少したのではなく、むしろPの吸収が阻害されて生じた結果であり、このN/P比の上昇を抑制するにはP含有率を増加させることが必要である。以上の結果、低P下で水ストレスが生ずるとPの吸収が阻害され、体内のN、Pバランスが崩れるのが認められた。しかし、Pを増施するとPの吸収が促進され、その結果、体内のP含有率が上昇し、耐干性が強化されるものと推察される。

2) 根系と養分吸収力について

水ストレス区のR/T比を両草種間で比較するとローズグラスのP5区、P15区、P30区ではそれぞれ0.24, 0.19, 0.22でP増施区は低P区に比べてやや低下したが、ハトムギではそれぞれ0.21, 0.28, 0.33でPの増施にともないそれは増加し、しかもP5区を除くとその値はローズグラスより高かった (Fig. 44)。この結果から、Pの増施はローズグラスでは根の発達よりかは地上部の、またハトムギでは根系の発達を介して耐干性を強化しているものと推察される。

両草種の総根長は、Pの増施により両水分区とも増加したが、特に耐性の弱いハトムギでは水ストレス下でPを増施すると個体当たり40~91mにも及んだ。また、ローズグラスの根の表面積はコントロール区の高Pでは低P区に対して1.6倍の、また水ストレス区では1.7倍の増加が認められたが、ハトムギのコントロール区のそれはPの増施により僅かに減少したが、水ストレス区では逆に1565から4316m²にも増加した (Table 25)。さらに、P施与の増加により両草種とも根が深層部に分布するのが認められた (Fig. 49)。

作物の根の生育は、ある程度の低P条件下で促進され、この事が磷酸供給が制限されるような低P土壌で生育する場合には根の生育が有利に働くことが指摘されている (NEY etc, 1975)。しかし、低Pと水分欠乏を組み合わせた本実験結果によると、水ストレスによる根の生育阻害程度は低P区ほど大きく、根の生育は土壤水分の変動により大きく影響を受けることが明らかとなった。PETER (1957) は、土壤の水ポテンシャルが-0.05から-9 barへと低下するとトウモロコシの根長が約50%低下し、またMACKAYとBARBER (1985) は、トウモロコシに水ストレスが生じた場合に、高P区の根長は、低P区に比べて約2倍程度増加することを報告している。この様に水ストレス下でPを増施すると根の生育が促進され、耐性が高まるのが認められた。その機構としてはP増施による根の代謝機能の低下が、それにより軽減されることによると推察される。

即ち、水ストレス区のP30区に於ける両草種の根のP含有率はローズグラスで0.325、ハトムギで0.395%であったが、P5区ではそれぞれ0.111, 0.135%と著しく減少した。齊藤と田中 (1983) は、水稻に付いて根の生育が最もよい、P含有率は根部全体で約0.1%、根端から5cmの部位では0.3%以上であり、P含有率がそれより低下すると根の乾物増加速度、発根数が著しく低下することを報告している。暖地型草種に付いてはこの種の報告はないが、ローズグラス、ハトムギにおいても低P区では水稻と同様なP含有率が認められたことから、恐らく水ストレスと同時にそれにとまなうP含有率の減少により根の代謝機能が低下して根

Table 27. Effects of water stress and phosphate supply on efficiency of P uptake of rhodesgrass and job's tears (experiment 2).

Species	Water treatment	Phosphate level	Efficiency of P uptake
			(mg P/cm ² root surface area)
Rhodesgrass	pF1.7-2.0	P10	0.418
		P28	0.524
	pF2.8-3.2	P10	0.201
		P28	0.341
Job's tears	pF1.7-2.0	P10	0.138
		P28	0.495
	pF2.8-3.2	P10	0.039
		P28	0.098

の生育が阻害されたものと推察される。

水ストレスによる根の生育阻害は、まず水ストレスによってPの吸収が阻害される。その結果根のP含有率が減少して、発根数等が減少して生ずるものと推察される。

わが国の人工草地76箇所について、リン酸の土壤分布をみた場合に、全地点の平均リン酸含量は、土壤表面0～5cm層では P_2O_5 として60ppm/乾土、5～10cm、10～20cmの各層でそれぞれ22、15ppm/乾土であり、施肥したリン酸が土壤表層へ集積し、深層部のリン酸含量が急激に減少すること（高橋、1977）が、また牧草根については0～5cmに約80%が分布していること（木内、1978）が明らかにされている。しかしながら、Fig. 52及び第3章第3節の実験結果から明らかな様に土壤水分が減少して表層土壤が乾燥すると、そこでは新根が認められず、しかも根は深層部により多く分布する傾向にある。この事から、土壤表層部のPは吸収できず、P含量の少ない深層部のPを吸収させるを得なくなる。従って、水ストレスによりP吸収が抑制され、その結果P含有率が減少し、作物の耐性を弱めている可能性があることから、Pを施与する場合には、水ストレス下で根がよく分布する深層部への施肥を行い作物がPを吸収し易いような土壤環境を作ってやること、さらに低P土壤からでもそれが吸収できるように個体当りのP吸収能の高い草種を導入することが必要となる。

個体当りのP吸収能は、単位根表面積当りのP吸収能と根の表面積の両者の積でされる。従って、個体当りに見て強いP吸収能を維持するためには、単位根表面積当りのP吸収能が大きいことが必要である。そこで、両草種の単位根表面積当りのP吸収能をP施与区と比較した。水分処理に関わらず、低P区ではP吸収能は低かったが、それはPの増施により増加した。即ち、P10区に対してP28区のP吸収能は、ローズグラスのコントロール区で1.3、水ストレス区で1.7、ハトムギではそれぞれ3.6、3.0倍で、P施与にともなうその増加程度はハトムギで大きかった（Table 27）。また、Pの増施により根表面積の増加が認められることからそれによる根張りの拡大も結果的には個体としてのP吸収能の増大に寄与しているものと考えられる。

個体当りのP吸収能は、他の作物においても種間差が存在することが明らかにされている（ASHER and LONERAGAN, 1967；但野と田中、1980）。従って、干ばつが頻発し、かつP欠乏の生じ易い地域においては、P吸収能の高い草種を選定し導入することで、干ばつの被害を最小限に食い止めることが出来ると考えられるが、この作物のP吸収能と耐干性との関係についてさらに検討を要する。

3) 葉の水分会状態及び光合成速度 (Po)

両草種のPoは、 Ψ_1 の低下にともない減少した（Fig. 53）。 Ψ_1 の低下にともなうPoの減少はP施与量に関わらず、ローズグラスで小さく、この結果は第3章第1節と同様であった。また、Poの減少をP施与間で比較すると、両草種のPoが最高値の1/4程度になった Ψ_1 はローズグラスの低P区では-12～-13bar、高P区では-19～-21bar、ハトムギではそれぞれ-9～-11、-16～-17barであった。さらに、Poが全く認められなくなるそれはローズグラスでそれぞれ-20、-25bar、ハトムギでは-20、-15barであった。

この様に高P区では Ψ_1 が低下した場合でも高いPoが認められ、その要因としてTsの増加程度が葉のP栄養状態により異なる事が予想される。Tsは、 Ψ_1 の低下にともない増加し、その程度は高P区に比べ低P区で大きかった（Fig. 51）。結果には示さなかったが、Poを測定した時の各処理区の無機養分含有率は、高P区では低P区に比べてP含有率が減少した以外は、他のN、K含有率は逆に上昇した（Fig. 50の注）。従って、高P区でPoが、しかも Ψ_1 が著しく低下した場合でもそれが高く維持できるのは、Pの増施により葉のP栄養が改善された事によると推察される。

葉のP欠乏によりPoが減少することは、タバコ（KAKIE, 1970）、サブクローバー（BOUMA, 1967）、サトウダイコン（TERRY and ULRICH, 1973）、水稲（椛木ら、1979）等で認められている。また、光合成能率速要因の一つであるRUDP、PEPcase活性がP含有率の減少により低下する。しかし、水ストレス下では酵素活性の低下よりもTsがより大きく増加し、それが光合成の低下要因となっていることが明らかにされていることから、水ストレス下では、 Ψ_1 が低下した場合でもTsの増加程度を小さくする能力の大きい草種ほど耐干性が強いと考えられる。

Tsは、 Ψ_1 の低下により増加したが、その増加は低P区ほど大きく、葉のP栄養が高い場合にはP欠乏葉に比べ Ψ_1 が低下した場合でも、Tsの増加が抑制され気孔が開いているのが確認された。RADIN（1984）

は、ワタに付いてP欠乏葉は通常葉に比べて、高い Ψ_1 で気孔が閉鎖し、 T_s が増加するという本実験と同様な報告をしている。またRADIN (1984)は、気孔閉鎖の要因であるABA含量が、低P葉では通常葉に比べより高い水ポテンシャルで急増することを認め、さらに低P葉にカイネチンを付与するとABAに対する気孔閉鎖が緩和されることから、R栄養は葉内のABA含量とカイネチン含量のバランスを保つのに貢献していると推察される。以上の結果から、イネ科草種の耐干性はPを増施し、作物のP栄養状態を良好に維持することにより強化されることが明らかになった。Pにより耐性が強化される要因として、①根の生育が良好となり、根長及び根表面積が増加し根の吸水面積が拡大することと、② Ψ_1 が低下した場合でも、 T_s が低く維持され、その結果、水ストレス下で吸水が困難な条件下でも光合成速度が維持されるものと推察される。

第5章 総合考察

水ストレス条件下で作物の安定多収を計るためには水ストレスなどの環境的制約を除去すること、環境適応能力の備わった作物の導入ないし作物の環境ストレス耐性を向上させることが必要である。本論文ではまず始めにわが国の特に、西南暖地における降雨量と蒸発量とから干ばつの発生状況を概観し、それに基づいて耐干性の評価法について検討した。続いて、この評価法により耐干性の強い暖地型イネ科草種を選定した。さらに水ストレス下で示す各種生理反応を耐干性を異にする草種で対比させつつ検討し、水ストレス耐性機構を明らかにした。本章では、それらの結果に基づいて作物の耐干性に関与している生理的要因を総合的に取りまとめ、さらに水ストレス下でも生産性が低下せず、干ばつの被害を軽減するための有効な対策を検討した。

1. 飼料作物の耐干性評価法と耐干性の機作

作物の耐干性の強弱を評価する方法としては、水ストレス下では気孔の閉鎖、葉巻などにより蒸散葉面積を縮小させたり、あるいは葉を離脱させることにより植物体からの蒸散を抑制させる能力、水ストレスに遭遇すると生育の停止ないし休眠体制に入り、水ストレスが解除されると再び生育を開始する能力などが一般的に考えられている。しかし、水ストレスに鋭敏に反応して気孔を閉じる作物は、同時に CO_2 の取り込みを減少させ、生育量の低下をもたらす、それに対し、水ストレス下でも気孔閉鎖の遅い作物は CO_2 の取り込みは大きいと同時に蒸散により葉から失われる水も多く、水ポテンシャルを低下させ易い。従って、耐干性を評価する場合にこの両者のどちらを用いるかは水ストレスの程度、栽培する作物の種類により違ってくる。わが国、特に西南暖地では梅雨明けには高温、多照となり、しかも無降雨日数が長期間続くことにより干ばつが発生する (Fig. 1, 2)。また、飼料作物では茎葉が家畜の餌となり、しかも周年を通じてそれが確保できなければならない。この様に、年間を通じて安定的な生産を要求される作物では、水ストレスに抵抗して生き残っているだけでは意味がなく、あくまでも水ストレスによる光合成の減少程度が小さく、作物の収量を高く維持できることが耐干性の重要な支配要因となる。従って、作物の物質生産という立場から耐干性を評価する場合には、水ストレス下での生育量の低下程度、言い換えれば最適水分条件下での生育量に対する水ストレス下での相対生育量の大小による方法がより实际的である。

土壌pFが自動調節できる圃場条件下 (Fig. 3, 5) で暖地型イネ科草種を栽培して、各種pF下における作物の生育状況を調査した。その結果、作物の生育は水ストレスにより著しく阻害され、その程度に大きな種間差が認められた。最高乾物重を示した水分処理区に対する水ストレス区の相対乾物重に基づいて評価した耐干性はローズグラス、ダリスグラス、バヒアグラスが強く、トウモロコシ、シコクビエ、ハトムギが弱く、ソルガムは中間的耐性を示した (Table 6)。さらに、プレッシャーチャンパー法により Ψ_1 を測定したところ、それは水ストレスにより著しく低下し、その低下率は耐性の強い草種ほど小さかった (Table 5)。従来耐性に強い作物は水ストレスに鋭敏に反応して、気孔を閉鎖する能力を持ち、水ストレス下で T_s の増加程度が耐干性の指標の一つとされていたが、本実験では耐性に強い草種で逆に水ストレス下で T_s が低く維持され、むしろ気孔が開き (Table 5, Fig. 14)、高い光合成 (Fig. 13, 15) が認められた。この結果は、耐性に強い草種では根の吸水力が高く、その結果根から地上部へ水が効率よく移送され葉への水供給能が高く維持されていることを示唆している。

作物の水の流れは、土壌—植物—大気系の水ポテンシャルの勾配に基づく。土壌水分が減少し作物の吸水が困難になると作物を通過する水の流れが阻害され作物に水ストレスが生じる。従って、水ストレス下でも作物の生産性を向上させるためには、この系の中で水分状態を高く維持し、如何にその水を効率よく光合成・物質生産に利用できるかに起因している。それを支配する生理的機構としては次の三つの機構が考えられる。

- 1) 水ポテンシャルのより低い土壌から水を吸収するための吸水力を高く維持する機能
 - 2) 根で吸収した水を地上部へ効率よく移送させる機能
 - 3) 葉からの過剰な蒸散を抑制させるとともに、葉における水利用効率を高める機能
- 次に各々の機能に付いて論じることとする。

1) 根の発達機構と耐干性について

根は、植物の水ポテンシャルを限りなく零に近づける様に土壌から水を絶えず吸収して地上部に移送している。根の生育が阻害されたり、根の吸収能が低下したりすると吸水が蒸散に追い付けずに作物に水ストレスが生ずる。湛水下における水稲においてさえ、根の吸水力の低下のために日射量の大きい日中に水ストレスが生じ、葉の光合成が著しく減少する(石原ら, 1971, a, b)。従って作物の水ストレスの程度を軽減するためには、蒸散によって失われる水を補うにたる吸水力の高い根を備えることが需要である。根の吸水力を支配する要因としては、根の分布状態、即ち吸水面積の大きいことと、吸水のための代謝活性を高く維持することが推察されるが、現在の所詳細に解析した例は数少ない。次に根の吸水力を根の分布、根長、根表面積から解析した。

耐性に強いローズグラスは水ストレス下でも土壌表面から50~60cmの深層部に根が50%近く分布したのに対し、弱いハトムギではそれは僅か1%で、根の大部分が表層部に分布した(Fig. 27, 28)。また、水ストレス区のローズグラスの総根長及び根表面積は、ハトムギに比べそれぞれ5~6および3~4倍に達した(Table 13)。即ち、耐性の強い草種は、土壌水分が減少した場合に根の表面積を広げ、かつ土壌深層部まで根を進入させて広い範囲から水分を吸収できるのに対して、ハトムギでは根の発達が悪く、それが水ストレス下で根の吸水力を低下させる一因になっていると考えられる。耐干性と根の分布に付いては既に馬場と大久保(1981)は、耐性に強い陸稲は水ストレス下で根が深層部に分布することと、分枝根が多数発生することにより根の吸水力を高めて土壌水分を効率よく吸収していることを報告している。この結果は本実験と一致するものである。しかし水ストレス下で耐性の強い草種の根の発達機構に付いては明らかにされていない。そこで次に、根の発達機構を光合成で同化した光合成産物の根への供給とその根組織構成成分への代謝能から解析する。

光合成により同化させた ^{14}C の葉、莖、根への分配を見ると、耐性に強いローズグラスでは、水ストレス下でも葉から他器官、特に根へのその転流は阻害されなかったのに対し、弱い草種ではそれはより多く葉にとどまり、莖、根への移行が阻害されるのが認められた(Fig. 22)。また、根へ移行した ^{14}C の根部構成成分、特にタンパク質、リグニン・セルロース等の高分子化合物への取込みは、各草種とも水ストレスにより減少したが、ローズグラスではハトムギに比べて ^{14}C のそれら成分への分配は高率であるのが確認された(Fig. 24)。根へ転流された光合成産物は養水分吸収に必要なエネルギー源となるとともに、根部組織の構成成分へと合成され根系の拡大にも役だっている。この様に耐干性の弱いハトムギでは地上部から根への光合成産物の転流が、さらにはそのタンパク質、リグニン・セルロース等の構造的炭水化物への合成が阻害されることが水ストレス下で根の生育が著しく阻害される直接の原因と推察される。従って、水ストレスが頻繁に発生する地域では、地上部から根部へ光合成産物が転流しやすく根の発達程度の大きい草種を導入することが重要である。

2) 根から地上部への水移送能力と耐干性について

土壌水分の減少あるいは過度の蒸散により、水の吸収と損失が釣り合わなくなれば葉の水ポテンシャルは低下し、水ストレスが生ずる。従って、根で吸収した水をより多量に地上部に移送し、蒸散によって失った水を補償しうる能力が、耐干性を高める上で不可欠な条件となる。そこで、本項の前半では根から地上部への水の移送能力の草種間差とその支配要因を、後半では水の移動と地上部、特に葉への転流に水ストレスがどの様な影響を及ぼすかを $^3\text{H}_2\text{O}$ を用いて解析した結果から耐干性の機作についてさらに考察を加える。

- (1) 根から地上部への水移送能力の草種間差異とその支配要因

ポリエチレングリコールの添加量で培地の水ポテンシャルを調節し、これにローズグラスとハトムギの根を入れたときの根切株から出てくる出液量から、培地水ポテンシャルと出液速度の関係を求めた (Fig. 30)。出液速度の log 値と培地水ポテンシャルとの間には負の関係があり、耐干性の強いローズグラスでは弱いハトムギに比べ、水ポテンシャルの低下に伴う出液速度の低下は緩やかであった。この事は耐性に弱い草種ほど、水の供給が制限されると根から地上部への水の移送量が低下し易いことを意味している。

また、根圏から地上部へ $^3\text{H}_2\text{O}$ の移送量を見ると、水ストレスによりその根から地上部への移行量は明らかに低下したが、その減少程度は耐性に強い草種では小さく、逆に弱い草種では大きいことが明らかとなった (Table 17)。その減少は水ストレスにより単位根重当りの $^3\text{H}_2\text{O}$ 移送量が低下した (Fig. 30) 事から根の働きが阻害された事によるとみられる。しかし、土壤水分が十分に存在する場合には、既にあった水と交換する機会が少なく水は直ちに莖葉部に移行するのに対して、水ストレス下では水は一端根組織細胞に受け止められそこで既存水と交換した後莖葉部に移行するのが認められ (Table 18)、植物を通過する水の流れには、蒸散流に乗って移動する流れと、代謝即ち生長に関与している流れの2つが存在することが確認された。

ところで、水ストレスにより根からの出液量及び $^3\text{H}_2\text{O}$ が減少することやそれに種間差が認められるのは、水ストレスにより根の水透過率が低下し (Table 20)、その程度が草種により異なることが直接的要因であると推察される。根の水透過率は水ストレスにより減少するが、それは耐性の強いローズグラスで小さく、弱いハトムギで大きかった (Table 20)。この結果より耐性に強い草種では水ストレス下でも水透過率は高く維持される。従って、耐性草種を選抜する際の指標として、水ストレスによる根の水透過率の減少程度が使用出来ること、さらに根の水透過率を改善することにより作物の耐干性を向上させることが可能であると考えられる。水ストレスにより根のそれが減少する主な要因としては、水ストレス下で光合成産物の供給量が不足し (Fig. 22, 24)、ATP生成が阻害される (Fig. 35) 事により根の細胞膜機能が著しく低下するためと考えられる。

(2) 植物における水の移動と根、莖及び葉への分配

圃場あるいは土耕条件下で作物を栽培し、水ストレス処理を行った場合に、下位葉の枯れ上がりや展開葉等に葉巻現象が生じ、その程度は耐性の弱い草種で大きいことが観察された。この事は、水ストレスの程度が葉位間で異なること、耐性の強い草種ほど水が各器官に効率よく分配されていることを示し、根から地上部、さらに莖から葉への水の移動のしやすさがこの現象を引き起こしていると推察される。そこで、 $^3\text{H}_2\text{O}$ を用いて植物を通過する水の動き、時に葉への分配に着目しつつ検討した。その結果、植物に水が十分に供給されている条件下では、水は根内にスムーズに流入したが、ローズグラスでは流入した水のほとんどが根を通過し、莖に転流し、葉へ積極的に移行したのに対し、ハトムギでは流入した水が根部に蓄積され、地上部へ転流はローズグラスに比べやや遅れ、しかもその量は少なかった (Fig. 40, 41)。一方、ハトムギでは水ストレスにともない葉への水移動が著しく阻害されたのに対し、ローズグラスでは水移動速度は緩やかであったが、僅かずつ葉へそれが移行するのが認められた (Fig. 38, 39)。即ち、ローズグラスでは水ストレスにより水の移動と葉の転流が阻害され難く、逆にハトムギではそれが阻害されやすいと推察される。さらに、ローズグラスでは水ストレス下でもハトムギに比べ各器官への水の交換がより効率よく行われるのに対して、ハトムギでは根に比べ地上部での水の交換が著しく遅れる傾向にあった (Fig. 42, 43)。また、ローズグラスでは根から莖までは水はスムーズな動きをしたが、莖から葉への水移動が阻害された。一方、ハトムギでは根から莖、そしてさらに莖から葉への水移動も阻害されるのが認められた。この事から水の流れに対する抵抗がハトムギでは根から莖、莖から葉への移行部位で、またローズグラスでは莖から葉への移行部位で増加するものと推察される。

以上の結果から、水の流れに対する植物体各部位での抵抗の大きさが、ローズグラスではTsが増加せず高い光合成を示し、ハトムギでは気孔が鋭敏に反応して光合成を減少する (Table 5, Fig. 13, 14, 15) 直接的な要因になっていると考えられる。得られた結果より耐性の強い草種の特徴として次のようにまとめることが出来る。根に流入した水が、根に溜まる事なく地上部へスムーズに移行し、しかもその水が葉へ効率よく分配される。根から莖、莖から葉へ至る移行部位での通水抵抗が小さく、その結果各器官での水の流入・流出が水ストレスにより阻害され難い。しかし、本実験では通水抵抗の増加機構、各器官に移送された

水の代謝に付いては明らかに出来なかった。しかしながら、作物栽培における合理的な水管理やその水利用効率を高めるためには、今後、こうした点についてさらに解析する必要がある。

3) 保水機構及び水利用効率と耐干性に付いて

作物が水ストレス下で葉の水分損失をできるだけ小さくする方策としては、主として葉巻、葉の枯死、脱落等により蒸散葉面積を抑制させることである。ところが、作物にとり重要なのは水を節約することではなく、水ストレス下でも光合成を高め、その生産性を維持することである。従って、水分の供給に限界がある所では、光合成を低下させることなく蒸散を抑制させる、即ち葉の水利用効率を高めることが重要となる。そこで本項では蒸散抑制に重要な役割を果たしている葉のクチクラ層に付いて、その集積状況と水ストレスの関係から、それが葉の水利用効率を高め、耐干性が強化されるかを検討した。

ローズグラス、ソルガム、ハトムギに付いてみると、葉の表皮 Wax の含量は、ローズグラスで最も高く、続いてソルガム、ハトムギが最も低く、その含量には大きな種間差が認められた (Fig. 17)。また、水ストレスにより Wax 含量は増加し、その増加程度はローズグラスで大きく、処理25日間のその増加はローズグラスで2.0倍、ハトムギでは1.1倍であった。この Wax 含量の違いは、おもに Ψ_1 の低下にともなう Wax 集積能の違いによると推察される。即ち、ローズグラスでは Ψ_1 の僅かな低下 (-10から15bar) に対して Wax が集積し始めるが、ハトムギではそれが集積し始める Ψ_1 はローズグラスより著しく低いところ (約-20bar) にあり、この種間差は葉での Wax 及び Lipid 合成能の差異に基づく事が、Wax 即ち脂質代謝の前駆物質である ^{14}C -酢酸と ^{14}C -マロン酸の葉の表皮 Wax 及び内部 Lipid への取込み試験から明らかとなった。即ち、耐性の強い草種ほど内部 Lipid への ^{14}C の取込みは多く、逆に、弱い草種では減少した (Fig. 18)。また、表皮 Wax へのそれはどの草種でも水ストレスにより低下するが、その程度は弱い草種ほど大きいのが認められた。この様に暖地型草種について葉の Wax 及び Lipid 合成能に付いて詳細に解析した試験はないが、Weetら (1978) は、ワタの葉で同様な試験を行い本実験と同様な実験結果を報告している。

葉の表皮 Wax の含量は、葉のクチクラ抵抗 (Υ_s) に影響を及ぼし、それが増加すると Υ_c が著しく上昇した (Fig. 16, 17)。ところが耐性に強い草種の気孔抵抗は水ストレス下でも低く維持されたにも関わらず、 Υ_c は逆に弱い草種に比べて上昇した (Fig. 16)。この事から、表皮 Wax の含量は耐干性と密接に関係し、それは Υ_c を増加させることを通じて葉からの蒸散を抑制しているものと推察される。次に、葉の Wax 含量が水利用効率に及ぼす影響を、その含量が異なるソルガム品種を用いて検討した。葉の Wax 含量の高い品種では、水ストレスによりその含量が急激に増加する (Fig. 19) ために、それにもなって Υ_c も著しく増加する (Table 10)。ところが、Wax 含量の低い品種では水ストレス下でもそれは増加せず、 Υ_c も増加しなかった。また、光合成速度には3品種間では大きな差はないが、Wax 含量の高い品種では水ストレス下で蒸散速度が著しく減少しており (Table 11)、その結果蒸散速度に対する光合成の比率、即ち、葉の水利用効率は明らかに Wax 含量の高い品種で上昇するのが認められた。この結果は、Wax 含量の高いオオムギ品種は、少ない品種に比べ葉の水分保持能力が高く、 Υ_c が大きく、そういった品種では耐性が強いとする DEDIO (1975)、BENGTSON ら (1978) の報告と一致しており、この結果から保水性の違いが水ストレス下では作物の生産性に大きな影響を及ぼしていると考えられる。葉の表皮への Wax の集積は、葉への光透過率を減少させ光合成を上昇させるためには良くないとされている。しかし、本実験では水ストレス下ではむしろ Wax の集積が、葉からの過剰な蒸散を抑さえ、その水利用効率を高めていることが明かとなった。従って、水ストレス下で作物の生産性を高める上では、葉の Wax ないし Lipid 合成能が水ストレスにより低下せずむしろ促進される草種を選抜し導入することが重要であると考えられる。

2. 養分吸収と耐干性について

P 施与量を変えた土耕試験より作物の生育及び養分吸収に及ぼす水ストレスの影響を耐干性の強いローズグラスと弱いハトムギで比較すると、両草種の乾物重は水ストレスにより低下するが、その程度はP施与量の増加に伴い軽減される (Fig. 44, 48)。さらに水ストレス区の根部乾物重 (Fig. 44, 48)。葉面積 (Table 24)、P含有率 (Table 23)、N、P、K吸収量 (Fig. 46, 47) は両草種とも低P区で低いが、Pの増施によりそれらは著しく増加する。しかもP施与効果は、高水分区よりも水ストレス区の方が明瞭である。この

様にP施用にとって、根の生育が良好となり、(Fig. 44, Table 25)、単位根重当りのP吸収能が増加する(Table 27)のために、作物体内のP含有率、即ちP栄養状態が改善された事によると推察されるので、次に、それにより作物の耐干性が改善される要因に付いてまず始めに根の生育から見ていくことにする。

両草種の総根長は水ストレス区及び高水分区ともP施用により長くなり、特に耐性の弱いハトムギの水ストレス区ではP施用により総根長は一個当り40から90mにも及びその増加はローズグラスよりも大きかった(Table 25)。また、ローズグラスの根の総表面積は水ストレスにより減少し、その減少率は低P区では33%、高P区では29%で僅かに高P区その減少率は小さいのに対し、ハトムギの低P区のそれは水ストレスにより60%程度減少したが、高P区では逆に1.3倍の増加が認められた(Table 25)。さらに、高水分区、水ストレス区ともP施用により根はより深層部まで発達する(Fig. 49)。即ち、土壌深度40から60cmにおける水ストレス区の根の分布割合は、ローズグラスの低P区では16%、高P区では23%であり、ハトムギでは高P区で2%程度の分布が認められたが、低P区ではそれが全く認められなかった。この様に、P少肥区では水ストレスにより根の生育が阻害され、その機構としては体内のP含有率の減少が地上部から根部への光合成産物の転流を減少させ、根の代謝機能を低下させ、それが発根を抑制させたものと推察される。水ストレスでは根はむしろ深層部に分布することから、Pの供給が制限され、干ばつが頻発しやすい地域では、根が土壌Pを十分に吸収できるように土壌深層部にリン質肥料を施用するか、あるいは単位根重当りのP吸収力の高い草種を導入し、体内のP含有率を減少させない栽培法を検討する必要がある。

光合成速度は、植物の栄養状態によって大きく影響を受け、P欠乏下ではそれは大きく低下する。本実験においてローズグラスとハトムギの Ψ_1 の低下にともなう光合成速度の減少程度をP施用間で比較すると、高P区即ち葉のP含有率の比較的高い場合には、 Ψ_1 の低下にともなう光合成速度の減少程度は、P含有率の低い葉に比べて緩やかであった(Fig. 50)。しかも高P葉では Ψ_1 が、低P葉より低くなった場合でも高いそれが認められた。この様に高P葉が、より低い Ψ_1 でも光合成を高く維持できる要因としては、P含量の増加により葉の水分保持能力が高まること(Fig. 52)と Ψ_1 の低下にともなう γ_s の上昇程度が低P葉に比べて小さいこと(Fig. 51)によると推察される。即ち、P含量の低い葉では高い葉に比べ、より高い Ψ_1 で気孔が閉鎖し γ_s が増加するのが明かとなった。この低P葉で気孔が閉じ易くなる要因としては、RADIN(1984)が、報告している葉でのABAとサイトカイニン量のアンバランスにより説明できる。即ち葉のP栄養が不十分になるとABA含量がサイトカイニン含量上回り、気孔が閉じ易くなることを指摘しており、いづれにしてもP栄養が気孔反応に影響を及ぼしていることは間違いないことと考えられる。得られた結果をまとめると作物に水ストレスが生じた場合でも体内の栄養状態、特にP栄養を良好に維持することにより、作物根の発達が促進され、しかも葉の光合成速度が高く維持されることによって、作物の耐干性が強化されることが明かとなった。この事は作物の耐干性は作物自体の、言い換えれば遺伝的要因と、さらに、肥培管理などの栽培技術によっても影響を受ける事が推察され、耐干性の強い草種の選定並びに栽培管理技術に対して効果的な示唆を与えるものと考えられる。

以上、作物の耐干性の機構に付いて多方面から考察してきたが、本研究の結果から、わが国の西南暖地のような梅雨直後の高温、多照で、しかも無降雨期間が長期的に続き、土壌水分が徐々に減少して干ばつが発生するような地域において、作物の耐干性を強化し生産性を向上させるための栽培方法や導入草種の選定方法などの干ばつ対策としては、次の事が提案される。

- (1) 根の生育が水ストレスにより阻害されずに根系の発達が旺盛な作物、あるいは根の生育が良好となる栽培法を導入する。

干ばつが発生した時の土壌断面での水分の分布をみると、無降雨日の持続とともに表層土(0~20cm)の水分は減少し吸水が困難となるまで枯渇するが、深層部(20cmより下層)には吸収し得るだけの水が十分に残っている。従って、深層部の水を吸収できるように根が深層部まで発達し、かつ根表面積が拡大する草種が望まれる。そのためには水ストレス下でも地上部から根部へ光合成産物が転流し、しかも根の代謝機能が高く維持される草種を導入することと、根の発達を促進するリン酸をより深層部に施用する栽培技術を導入する。

- (2) 根から地上部へ効率よく水が移送され、葉に分配され易い草種を導入する。

作物の生産は、最終的に葉の光合成に影響される。従って、水ストレス下でもその低下しにくい草種を

導入する。しかしながら光合成は根で吸収した水の葉への供給能により支配されている。従って、水ストレス下でも光合成を減少させないように、根から葉への水供給力の強い草種、即ち根圧が高く、かつ水ストレス下でも根の水透過率が減少しない、さらに根から莖葉部及び莖から葉への移行部位で通水抵抗が大きくなる草種を導入することが重要である。

(3) 葉の保水機能が強く、葉の水利用効率の高い草種を導入すること。

葉の Wax 含量及びその合成能には大きな種間差が存在する。特に、耐干性の強い草種では、水ストレスによりその含量が増加する。その結果、葉のクチクラ抵抗が増加し、しかもその草種は葉の水利用効率が高く維持される事が明かとなった。従って、水ストレスにより葉の脂質合成能が阻害されずに、葉のクチクラ層がよく発達する草種を導入し栽培する事が望まれる。

(4) 葉の栄養状態、特に作物の P 栄養状態を高く維持することと、そのためには P 吸収能の高い草種を導入する。

作物の P 栄養状態が悪化すると、根の生育阻害や気孔がより鋭敏に反応して閉じ光合成速度を著しく低下させる。従って、生育期間中の作物体内の P 含量を一定に保持するために、根系がよく発達する土壌下層部に P を施与すること、さらに単位根重当りの P 吸収能の高い導入が望まれる。

引用文献

- ABD-ELLATIF, M.N., and WEIBEL, D.E., 1978, Evaluation of root characteristics in grain sorghum. *Agron.J.*, **70**: 217-218.
- ACEVEDO, E.,HSIAO, T.C., and HENDERSON, D.W., 1971, Immediate and subsequent growth of maize leaves to Changes in water status. *Plant Physiol.*, **48**: 631-636.
- ALBERTE, R.S., FISCUS, E.L., and NAVLOR, A.W. 1975, The effects of water stress on the development of the photosynthetic apparatus in greening leaves. *Plant Physiol.*, **55**: 317-321.
- ARNON, I., 1972, Crop production in dry region. Vol.1. pp442-457. Leonard Hill, London.
- ASHER, C.J., and LONERAGAN, J.F., 1967, Response of plants to phosphate concentration in solution culture. I. Growth and phosphorus concentration. *Soil Sci.*, **103**: 225-233.
- 番場宏治・大久保隆弘, 1981, 畑作物の根系分布と収量との相互関係. 日作紀, 50, 1-7.
- BARKER, E.A., 1974, The influence of environment on leaf wax development in *Brassica oleracea* var. *gemmifera*. *New Phytol.* **73**: 955-968.
- BARR, H.D., 1966, Root pressure and leaf water potential. *Science*, **152**: 1266-1268.
- BEARDELL, M.F., and COHEN, D., 1975, Relationships between leaf water status, abscisic acid levels, and stomatal resistance in maize and sorghum. *Plant Physiol.*, **56**: 207-212.
- BEGG, J.E., and TURNER, N.C., 1976, Crop water deficits. *Adv. Agron.*, **28**: 161-217.
- BENGTSON, C., LARSOON, S., and LILJENVERG, C., 1978, Effect of water stress on cuticular transpiration rate and amount and composition epicuticular wax in seedlings of six oat varieties. *Physiol. Plant.*, **44**: 319-324.
- BLIZZARD, W.E., and BOYER, J.S., 1980, Comparative resistance of the soil and the plant to water transport. *Plant Physiol.*, **66**: 809-814.
- BLUM, A., 1974, Genotypic responses in sorghum to drought. I. Response to soil moisture stress. *Crop Sci.*, **14**: 361-364.
- BLUM, A., 1980, Drought avoidance in wheat and its radip estimation by remote infrared thermal leaf canopy measurements. Proc. 3rd Int. Wheat Conf., May 22-June 3, Madrid, Spain.
- BOUMA, D., 1967, Growth changes of subterranean clover during recovery from phosphorus and sulphur stresses. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**: 51-66.
- BOYER, J.S., 1968, Relationship of water potential to growth of leaves. *Plant Physiol.*, **43**: 1056-1062.
- BOYER, J.S., 1970 a, Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf

- water potentials. *Plant Physiol.*, **46**: 233–235.
- BOYER, J.S., 1970 b, Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.*, **46**: 236–239.
- BOYER, J.S., and BOWEN, B.L., 1970, Inhibition of oxygen evolution in chloroplast isolated from leaves with low water potential. *Plant Physiol.*, **45**: 612–615.
- BOYER, J.S., 1971, Resistance to water transport in soybean, bean and sunflower. *Crop Sci.*, **11**: 403–407.
- BRAGDON, J., 1951, Colorimetric determination of blood lipids. *J. Biol. Chem.*, **190**: 513–517.
- BREVEDAN, E.R., HODGES, H.F., 1973, Effects of soil moisture deficits on ^{14}C translocation in corn (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.*, **52**: 436–439.
- BRIX, H., 1962, The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plant.*, **15**: 10–20.
- CATSKY, J., 1962, Water saturation deficit in the wilting plant. The preference of young leaves and the translocation of water from and into young leaves. *Biol. Plant.*, **4**: 306–314.
- CHATTERTON, N.J., HANNA, W.W., POWELL, J.B., and LEE, D.R., 1975, Photosynthesis and transpiration of bloom and bloomless sorghum. *Can. J. Plant Sci.*, **55**: 641–643.
- CHING, T.M., 1973, Adenosine triphosphate content and seed vigor. *Plant Physiol.*, **51**: 400–402.
- COOPER, J.P., 1970, Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses. *Herbage Abstr.*, **40**: 1–15.
- COUPLAND, R.T., and JOHNSON, R.E., 1965, Rooting characteristics of native grassland species in Saskatchewan. *J. Ecol.*, **53**: 475–507.
- CUMMIS, W.R., KENDE, H., and RASCHKE, K., 1971, Specificity and reversibility of the rapid stomatal response to abscisic acid. *Planta*, **99**: 347–351.
- DALTON, F.N., RAATS, P.A.C., and GARDNER, W.R., 1975, Simultaneous uptake of water and solutes by plants. *Agron. J.*, **67**: 334–339.
- DEDIO, W., 1975, Water relations in wheat leaves as screening tests for drought resistance. *Can. J. Plant Sci.*, **55**: 369–378.
- DENNA, D.W., 1970, Transpiration and the waxy bloom in *Brassica Oleracea* L. *Aust. J. Biol. Sci.*, **23**: 27–31.
- DIMOND, A.E., 1966, Pressure and flow relation in vascular bundles of tomato plants. *Plant Physiol.*, **41**: 119–131.
- DOSS, B.A., ASHLEY, D.A., and BENNET, O.L., 1960, Effect of soil moisture regime on root distribution of warm season forage species. *Agron. J.*, **52**: 569–572.
- DUCKHAM, A.N., JONES, J.G.W., and ROBERTS, E.H. (八度雄一郎・田村真八郎・内嶋善兵衛監訳), 1981 “人類食糧・農業システム—資源利用の効率化と21世紀への食糧戦略—上—” pp 132–158. 農林統計協会, 東京.
- EATON, F.M., and ERGLE, D.R., 1948, Carbohydrate accumulation in the cotton plant at low moisture levels. *Plant Physiol.*, **23**: 169–187.
- EATON, S.V., 1949, Effect of phosphorus deficiency on growth and metabolism of sunflower. *Bot. Gaz.*, **110**: 449–464.
- 江原 薫・縣 和一, 1961, 牧草の夏枯れに関する生理生態学的研究. I. 気温および土壌水分がラジノクロバ, アルファルファの生育ならびに耐旱的性質に及ぼす影響. 日作紀, **30**: 35–38.
- EBERCON, A., BLUM, A., and JORDAN, W.R., 1977, A rapid colorimetric method for epicuticular wax content of sorghum leaves. *Crop Sci.* **17**: 179–180.
- ECK, H.V., and MUSICK, J.T., 1979, Plant water stress on irrigated grain sorghum. II. Effects on nutrients in plant tissues. *Crop Sci.*, **19**: 592–598.
- FISCUS, E.L., PARSON, L.R., and ALBERTE, R.S., 1973, Phyllotaxy and water relation in tobacco. *Planta*,

112: 285-292.

- FRANKIE, J.M.S., and KRIEG, D.R., 1979, Relative sensitivity of photosynthetic assimilation and translocation of 14 carbon to water stress. *Plant Physiol.*, **64**: 852-856.
- GAASTRA, P., 1959, Photosynthesis of crop plants as influenced by light, temperature and stomatal diffusion resistance. *Med. Van. de Lond. Wag. Nederland.*, **59**: 1-7.
- GAFF, D.F., 1980, Protoplasmic tolerance of extreme water stress. In "Adaptation of plant to water and high temperature stress." (TURNER, N.C., and KRAMER, P.J. ed.) pp207-230. John Wiley & Sons. New York.
- GRINSBURG, H., and GRINSBURG, B.Z., 1970, Radial water and solute flows in the roots of *Zea mays*. *J. Exp. Bot.*, **21**: 580-592.
- HANSON, A.D., and HITZ, W.D., 1982, Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **33**: 163-203.
- HARTT, C.E., 1967, Effect of moisture supply on 14 C translocation in sugarcane. *Plant Physiol.*, **42**: 338-346.
- HASEGAWA, S., and YOSHIDA, S., 1982, Water uptake by dryland rice root system during soil drying cycle. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **28**: 191-204.
- 林 茂一, 1984, 水稻およびムギ類種子根のアデノシン三リン酸含有量に及ぼす有機酸の影響. 日作紀, **53**: 574-578.
- 平沢 正・荒木俊光・松田永一・石原 邦, 1983, 水稻葉身基部の出液速度について. 日作紀, **52**: 574-581.
- 平沢 正・石原 邦, 1984, 水稻における水の能動的吸収の可能性. 化学と生物, **22**: 349-350.
- 平沢 正・荒木俊光・石原 邦, 1984, 水稻の体内水分と環境条件との関係. 第3報. 葉身の葉および木部の水ポテンシャルの葉位間について. 日作紀, **53**: 54-63.
- 平井信博・小清水弘一, 1981, 水ストレスとアブシジン酸. 植物の化学調節, **16**: 79-92.
- HSIAO, T.C., 1973, Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **24**: 519-570.
- HSIAO, T.C., ACEVEDO, E., FERERES, E., and Henderson, D.W., 1976, Stress metabolism. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **273**: 479-500.
- 犬山 茂, 1981, グレインソルガムの旱魃軽減効果としてのマルチ効果. 日作紀, **50**: 217-222.
- 石原 邦・石田康幸・小倉忠治, 1971 a, 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第2報 気孔開度の日変化について. 日作紀, **40**: 497-504.
- 石原 邦・石田康幸・小倉忠治, 1971 b, 水稻葉における気孔の開閉と環境条件との関係. 第3報 異なった葉位における気孔開度およびその日変化の相違について. 日作紀, **40**: 505-512.
- 石原 邦・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠広・田崎忠良, 1972, 水稻における気孔の開閉と環境条件との関係. 第4報, 気孔開度と光合成との関係. 日作紀, **41**: 93-101.
- JEFFREE, C.E., JOHNSON, R.P.C., and JAEVIS, P.G., 1971, Epicuticular wax in the stomatal antechamber of *Sitka spruce* and its effect on the diffusion of water vapour and carbon dioxide. *Planta*, **98**: 1-10.
- 徐 陽元・太田保夫, 1981, 水稻の登熟に及ぼすアデノシン三リン酸の役割 (第1報). 日作紀, **50**: 514-518.
- JOHNSON, R.R. MOSS, D.N., 1976, Effect of water stress on 14 CO₂ fixation and translocation in wheat during grain filling. *Crop Sci.*, **16**: 697-701.
- 植木信幸・坂 齊・秋田重誠, 1979, 水稻の光合成および RuBP カルボキシラーゼオキシゲナーゼ活性に及ぼす窒素, リン, カリ欠乏の影響. 日作紀, **48**: 378-384.
- 香川靖雄, 1985, "生体膜と生体エネルギー [第3版]" pp1-28. 東京大学出版会. 東京.
- KAKIE, T., 1970, Effect of phosphorus deficiency on the photosynthetic carbon dioxide fixation-products in tobacco plants. *Soil Sci. Plant Nutri.*, **15**: 245-251.
- 川口桂三郎, 1964, "土壌学", pp82-97. 朝倉書店. 東京

- KECK, R.W., and BOYER, J.S., 1974, Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation. *Plant Physiol.*, **53**: 474-479.
- KHAN, M.A., and TSUNODA, S., 1970, Differences in leaf photosynthesis and leaf transpiration rates among six commercial wheat varieties of West Pakistan. *Jpn. J. Breed.*, **20**: 344-350.
- 気象庁, 1985, “気象災害の統計, 1971-1984”. 気象庁観測技術資料 No. 50.
- 気象庁, 1973-1986, 気象月報.
- 木内知美, 1978, 草地農業と土壤肥料研究. 土肥誌, **49**: 337-352.
- KLEPPER, B., 1967, Effects of osmotic pressure on exudation from corn roots. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**: 723-735.
- KOLLER, D., 1969, The physiology of dormancy and survival of plants in desert environments. *Sym. Soc. Exp. Biol.*, **23**: 449-470.
- 小関純一, 1975, 牧草の夏枯れ発生機作に関する研究, I. 日草誌, **23**: 308-315.
- 小関純一, 1977, 牧草の夏枯れ発生機作に関する研究, II. 日草誌, **23**: 226-234.
- KRAMER, P.J., 1950, Effect of wilting on the subsequent intake water by Plants. *Am. J. Bot.*, **37**: 280-284.
- KRAMER, P.J., 1983, The conducting system and ascent of sap. In “Water relations of Plants.” pp262-290. Academic Press. New York.
- 黒田榮喜・玖村敦彦, 1983, 水稻個葉の光合成活性の品種間差異, 日作紀, (別2) 84-85.
- LARCHER, W., 1975, “Physiological plant ecology.” pp252. Springer Verlag, Berlin.
- LEOPOLD, P.S. (奈須紀幸訳), 1970, “砂漠” pp20. タイム・ライフ・インターナショナル. 東京.
- LEVITT, J., 1972, “Responses of plants to environmental stress.” pp425-446. Academic Press. New York.
- LOOMIS, R.S., and Gerakis, P.A., 1975, Productivity of agriculture ecosystems. In “Photosynthesis and Productivity in Different Environments.” (COOPER, J.P. ed.) pp145-172. Cambridge Univ. Press, London.
- LOPUSHINSKY, W., 1964, Effect of water movement on ion movement into the xylem of tomato roots. *Plant Physiol.*, **39**: 494-501.
- LUXMOOR, R.J., and MILLINGTON, R.J., 1971, Growth of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) in relation to water, nitrogen, and light intensity. *Plant and Soil*, **34**: 269-281.
- MACKAY, A.D., and BARBER, S.A., 1985, Soil moisture effects on root growth and phosphorus uptake by corn. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **21**: 481-484.
- マクシーモフ, N.A. (1952). 植物と水—植物の水分生理と耐旱性に関する論文集, (野口弥吉監修. 川田信一郎. 菅原友太. 佐藤勇. 高橋英二共訳.) pp469-506. 刀江書院. 東京.
- MARTIN, J.T., and JUNIPER, B.E., 1970, “The cuticles of plants.” Arnold London.
- MATT, J.J., and MCCOMB, A.J., 1975, Effects of moisture stress on the growth and reproduction of three annual species from an arid region of western Australia. *J. Ecol.*, **63**: 825-834.
- MEES, G.C., and WEATHERLEY, P.E., 1957, The mechanism of water absorption by roots. I. Preliminary studies on the effects of hydrostatic pressure gradients. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **147**: 367-380.
- 目黒猛夫, 1961, 陸稲の耐旱性 (戸刈義次他編) 作物生理学講座 3. pp121-159. 朝倉書店. 東京.
- 三井進午・麻生末雄・熊沢喜久雄, 1951, 作物の養分吸収に関する動的研究 (第1報) 水稻根の養分吸収に対する硫化水素の影響について. 土肥誌, **22**: 46-52.
- MOLZ, F.J., and PETERSON, C.M., 1976, Water transport from roots to soil. *Agron. J.*, **68**: 901-904.
- 諸橋征雄, 1980, 発芽種子のATP生成とミトコンドリア. 化学と生物, **18**: 601-602.
- 長野敏英・石田朋清, 1984, 植物の水分状態とその制御に関する研究(3). 大豆の根の通水抵抗. 農業気象, **40**: 229-233.
- 長井武夫・藤山英保・磯田英夫, 1984, ヒマワリの葉中無機要素濃度と蒸散速度との関係, 鳥取大砂丘研報, **23**: 65-71.
- NAYLOR, A.W., 1972, Water deficits and nitrogen metabolism. In “Water deficits and plant growth.” (Kozlowski, T.T. ed.) vol.3, pp241-254. Academic Press. New York.

- NEWMAN, E.I., 1973, Permeability to water of the roots of five herbaceous species. *New Phytol.*, **72**: 547–555.
- NEWMAN, E.I., 1976, Water movement through root systems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **273**: 478.
- NEY, P.H., BREWSTER, J.L., and BHAT, K.K.S., 1975, The possibility of predicting solute uptake and plant growth response characteristics. I. The theoretical basis of experiments. *Plant and soil.*, **42**: 161–170.
- NIR, I., POJAKOFF-MAYBER, A., and KLEIN, S., 1970, Effect of water stress on mitochondria of root cells. A biochemical and cytochemical study. *Plant Physiol.*, **45**: 173–177.
- OLSEN, S.R., WATANABE, F.S., and DANIELSON, R.E., 1961, Phosphorus absorption by corn roots as affected by moisture and phosphorus concentration. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.*, **25**: 289–294.
- 大羽和子・小国伊太郎, 1975, 高等植物における炭水化物代謝と脂質代謝の関連性. *化学と生物*, **13**: 315–320.
- OOSTERHUIS, D.M., and WIEBE, H.H., 1980, Hydraulic conductivity and osmotic adjustment in drought acclimated cotton. *Plant Physiol. suppl.*, **65**: 6.
- OOSTERHUIS, D.M., and WIEBE, H.H., 1986, Water stress preconditioning and cotton root pressure-flux relationships. *Plant and Soil*, **95**: 69–76.
- O'TOOLE, J.C., CRUZ, R.T., and SEIBER, J.N., 1979, Epicuticular wax and cuticular resistance in rice. *Physiol. Plant.*, **47**: 239–244.
- O'TOOLE, J.C., and BALDIA, E.P., 1979, Water deficits and mineral uptake in rice. *Crop Sci.*, **22**: 1144–1150.
- PARSONS, L.R., and KRAMER, P.J., 1974, Diurnal cycling in root resistance to water movement. *Physiol. Plant*, **30**: 19–23.
- PASSINGHAM, J.V., CHAMBERS, T.C., RADLER, F., and GRNCAREVIC, M., 1967, Cuticular transpiration and wax structure and composition of leaves and fruit of *Vitis vinifera*. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**: 1149–1153.
- PEAKE, D.C.I., STRIK, G.D., HEMZELL, E.F., 1975, Leaf water potential of pasture plants in a semi-arid subtropical environment. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, **15**: 645–654.
- PETER, D.B., 1957, Water uptake of corn roots as influenced by soil moisture content and soil moisture tension. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **21**: 481–484.
- PIOTROWSKA, G., and KACPERSKA, A., 1987, Relationship between ATP content and desiccation-injuries in winter rape hypocotyls. *J. Plant Physiol.*, **128**: 485–490.
- PRIESTLEY, J.H., 1922, The mechanism of root pressure. *Science*, **152**: 1266–1268.
- RADIN, J.W., 1984, Stomatal responses to water stress and to abscisic acid in phosphorus-deficient plants. *Plant Physiol.*, **76**: 392–394.
- RADLER, F., 1965, Reduction of loss of moisture by the cuticle wax component of grapes. *Nature*, **28**: 1002–1003.
- RAMOS, C., and KAUFMANN, M.R., 1979, Hydraulic resistance of rough lemon roots. *Physiol. Plant*, **45**: 311–314.
- RENOLDS, E.C.R., 1965, Transpiration as related to internal water content. *Nature*, **28**: 1001–1002.
- RICHER, H., 1973, Frictional potential losses and total water potential in plant. A reevaluation. *J. Exp. Bot.*, **24**: 983–994.
- 坂上行雄・井口卓平, 1968, 水稻の生育と養分吸収に及ぼす登熟期旱魃の影響, 作物の旱魃と養分吸収に関する研究(第1報) 土肥誌, **39**: 171–175.
- 斉藤久登・田中 明, 1983, リン不足が水稻根の生育に及ぼす影響. 土肥誌, **54**: 485–489.
- SCHOLANDER, P.E., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D., and HEMMINGSEN, E.A., 1965, Sap pressure in vascular plants. *Science*, **148**: 339–346.
- SHIRAZI, G.A., 1975, Changes in root resistance as a function of applied suction, time of day and root temperature. *Physiol Plant*, **33**: 214–218.

- SINGH, T.N., PALEG, L.G., and ASPINALL, D., 1973, Stress metabolism. III. Variation response to water deficit in the barley plant. *Aust. J. Biol. Sci.*, **26**: 65-76
- SKOSS, J.D., 1955, Structure and composition of the plant cuticle in relation to environmental factors and permeability. *Bot. Gaz.*, **117**: 55-72.
- SLATYER, R.O., and TAYLOR, S.A., 1960, Terminology in plant-and-soil relations. *Nature*, **187**: 922-924.
- SOBCZYK, E.A., MARSZALEK, A., and KACPERSKA, A., 1985, ATP involvement in plant tissue responses to low temperature. *Physiol. Plant*, **63**: 399-405.
- STEWART, C.R., and HANSON, A.D., 1980, Proline accumulation as a metabolic response to water stress. In "Adaptation of plants to water and high temperature stress." (TURNER, N.C., KRAMER, P.J. ed.) pp173-189. John Wiley & Sons. New York.
- TAERUM, R., 1973, Occurrence of inverted water potential gradients between soil and bean roots. *Physiol. Plant*, **28**: 471-475.
- 但野利秋・田中 明, 1980, 低リン酸培養液濃度が初期生育に及ぼす作物種間差. 土肥誌, **51**: 399-404.
- 高橋英一, 1982, ウォーストレスと植物の生育. 化学と生物, **20**: 380-389.
- 高橋達見, 1977, 本邦草地の無機栄養および牧草の無機品質に関する諸問題. 1. 概要及び窒素, リン酸, カリについて. 日草誌, **23**: 259-266.
- TEARE, I.D., KANEMASU, E.T., POWERS, W.L., and JACOBS, B.S., 1973, Water efficiency and its relation to crop canopy area, stomatal regulation and distribution. *Agron. J.*, **65**: 207-211.
- TERRY, N., and ULRICH, H.A., 1973, Effects of phosphorus deficiency on the photosynthesis and respiration leaves of sugar beet. *Plant Physiol.*, **51**, 43-47.
- TROUGHTON, J.H., 1969, Plant water status and carbon dioxide exchange of cotton leaves. *Aust. J. Biol. Sci.*, **22**: 289-302.
- TURNER, N.C., 1974, Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tobacco under field conditions. *Plant Physiol.*, **53**: 360-365.
- TURNER, N.C., and JONES, M.M., 1980, Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In "Adaptation of plants to water and high temperature stress." (TURNER, N.C., and KRAMER, P.J. ed.) pp87-103. John Wiley & Sons. New York.
- VAN BAVEL, C.H.M., 1967, Changes in canopy resistance to water loss from alfalfa induced by soil water depletion. *Agric. Meteorol.*, **4**: 165-176.
- VAN OVERBEEK, J., 1942, Water uptake by excised root system of the tomato due to nonosmotic forces. *Amer. J. Bot.*, **29**: 677-683.
- VAPAAVUORI, E., and NURMI, A., 1982, Chlorophyll-protein complexes in *Salix* sp. *Aquatica Gigantea* under strong and weak light. II. Effect of water stress on the chlorophyll-protein complexes and chloroplast ultrastructure. *Plant and Cell Physiol.*, **23**: 791-801.
- VIETS, F.G., Jr., 1972, Water deficits and nutrient availability. In "Water deficits and Plant growth." (KOZ-LOWSKI, T.T. ed), vol.3, pp217-239. Academic Press. New York.
- WARDLAW, I.F., 1967, The effect water stress on translocation in relation to Photosynthesis and growth. I. Effect during grain development in wheat. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**: 25-39.
- 渡辺和之・在原丈二, 1974, 作物組織の水ポテンシャル測定法とその意義. 農業および園芸, **49**: 19-23.
- WEATHERLEY, P.E., 1982, Water uptake and flow in roots. In "Physiological Plant ecology II" (LANGE, O.L. et al ed.). pp79-109. Springer Verlag. Berlin.
- WEETE, J.D., LEEK, G.L., PETERSON, C.M., CURRIE, H.E., and BRANCE, W.D., 1978, Lipid and surface wax syntheses in water-stressed cotton leaves. *Plant Physiol.*, **62**: 675-677.
- WILSON, J.R., and HAVDOCK, K.P., 1971, The comparative response of tropical and temperate grasses to varying levels of nitrogen and phosphorus nutrition. *Aust. J. Agric. Rec.*, **22**: 573-587.
- WRIGHT, S.T.C., 1972, Physiological and biochemical responses to wilting and other stress conditions. In

“Crop processes in controlled environments.” pp349–361. Academic Press. New York.

ZIMMERMAN, M.H., 1978, Hydraulic architecture of some diffuse porous trees. *Can. J. Bot.*, **56**: 2286–2295.

Nutrio-Physiological Evaluation of Drought Tolerance In Warm Season Forage Crops

Hirohumi SANEOKA

*Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University,
Saijo, Higashi-Horoshima 724*

Japan belongs to an area of much rainy and humid climate with an yearly precipitation of 1500 to 3000mm, but the greater part of precipitation concentrate in *Baiu period* of June and July. In this period, plant grows vigorously, but their roots do not good well, compared to the tops, due to the high soil moisture condition. Precipitation after *baiu period* is very less which is about 10mm per month, and the evaporation rate is as much high as twice of precipitation due to high temperature and stong sunshine. Plant production is restricted by soil water deficits during dry season. Therefore, a wide study on physiological and morpological responses of crops to water stress in drought areas is important.

The objectives of this study are ① selection of drought tolerant crops by comparing growth rates under water stress conditions, and ② evaluation of morphological and physiological adaptation of the crops to water stress condition to estimate their drought tolerant ability.

1) Effect of water stress on plant growth, leaf water potential, stomatal resistance and photosynthetic rate of forage crops.

Seven species of warm season forage crops were grown in the field under irrigated and non-irrigated conditions. Ratio of dry weight of foliage in non-irrigated plants to irrigated plants was largest in Dallisgrass (*Paspalum dilatatum* Poir.), Rhodesgrass (*Chloris gayana* Kunth) and Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flugge), smallest in Afirican millet (*Eleusine coracana* Gaerte), Corn(*Zea mays* L.) and Job's tears (*Coix lacryma-jobi*) and intermediate in Sorghum (*Sorghum bicolor* L.).

Leaf water potential (Ψ_1) was decreased, and stomatal resistance(Υ_s) was increased in all crops under stress conditions. But tolerant plants were able to keep stomata open than sensitive plants under low Ψ_1 . In conclusion, the opening of stomata increases photosynthetic rate, growth, and yield under leaf water deficits conditions.

The roots of rhodesgrass distributed in deeper layer of water stress soil. The development of roots in job's tears was severely lowered by stress and the roots could not distribute and/or penetrate in the deeper layer of soil under water stress. In sorghum and job's tears, ^{14}C assimilate remained in leaves and stems and the translocation of ^{14}C assimilates from shoots to roots was remakably reduced by water stress.

And in job' tears, ^{14}C incorporated into compartments of lignin-cellose and protein was apparently suppressed, but in rhodesgrass it was not so much as job's tears. The inhibition of root development in drought sensitive plants by water stress may be occured as a results of the lack of translocation of assimilate to roots from leaves.

The results obtained show that drought tolerant palnts might maintain a higher water absorption ability under dry soil conditions by the development and penetration of roots.

2) Relationship between water use efficiency and cuticular wax deposition in forage crops grown under water deficit condition.

In order to clarify the relationship between water use efficiency (apparent photosynthetic rate/transpiration rate) and the synthesis and deposition of epicuticular wax and the synthesis and deposition of lipids in leaf internal tissues in various forage crops under different water stress conditions, the contribution of cuticular wax to the leaf cuticular resistance and water loss under stress was estimated.

Under water stress condition, cuticular resistance of the drought tolerant plant rhodesgrass increased by about twofold compared with that of non-stressed condition, whereas the of the sensitive plant job's tears increased by about 10%. The amount of epicuticular wax deposited on the leaf surface in both plants increased by water stress. However, the amount in the tolerant plant was much higher than that of sensitive one.

Radioactivity of ^{14}C incorporated into leaf surface wax of stressed rhodesgrass and job's tears plants was 27 and 50% less than that of non-stressed plants, respectively, when they were treated with ^{14}C -malonate and ^{14}C -acetate. Leaves of water stressed rhodesgrass assimilated ^{14}C from ^{14}C -malonate and ^{14}C -acetate into the lipids of their internal tissues 5.7 times more than the leaves of non-stressed plants, while the leaves of water stressed job's tears assimilated 78% of the amount recorded in non-stressed.

On the other hand, the cuticular resistance of bloom line of sorghum with a high accumulation of wax on the epicuticular surface increased by about 90% by water stress, whereas the cuticular resistance of a bloomless line with a low amount of wax increased by about only 15%.

Water use efficiency of bloom lines of sorghum increased remarkably by water stress, whereas that of the bloomless line of sorghum decreased.

These data suggest that in the drought tolerant plants the water retention ability of the leaves increased due to the deposition of a larger amount of wax on their leaf surfaces, and a higher accumulation of lipids in internal tissues. And also these plants produced larger amounts of dry matter by increasing water use efficiency through the reduction of cuticular evaporation under water stress conditions.

3) Effect of water stress on root hydraulic conductivity, root pressure, and exudation from root system of forage crops.

Rhodesgrass and job's tears were grown in pots in which the soil moisture was culture adjusted to pF1.7–2.0 and pF2.8–3.2. Tritium (^3H) labelled water was injected to their rhizospheres and exudations from the cut surface of stem base were collected to determine radioactivity of ^3H .

The total root length and surface area of roots in rhodesgrass were 1.5~2.0 times larger than in job's tears under water stress condition.

^3H contents in the exudation of both crops which were well watered were higher than that of water stressed. In the exudation of rhodesgrass, ^3H was obviously detected about 2 h after injection of $^3\text{H}_2\text{O}$ and ^3H content gradually under the water stressed condition, while ^3H in exudation of job's tears delayed markedly and was about one-sixth of the content in rhodesgrass.

The decrease of ^3H in exudation found under water stress was due to the decrease of the exudation rate and the specific activity of ^3H in xylem sap. Thus, rhodesgrass can transport water more effectively from root to shoot, compared to job's tears under water stressed condition.

The hydraulic conductivities of both plants were appreciably lowered by the water stress and estimated as 431 mg $\text{H}_2\text{O}/\text{g}$ root/h/bar for rhodesgrass and one third of that for job's tears under water stress condition solution culture in which the water potential was adjusted to -1.55 bar by additions of polyethylene glycol 6000. The root pressure of rhodesgrass and job's tears

were estimated by using different water potential culture solution of 3.11 bar and 2.35 bar, respectively.

From these results, it is assumed that the tolerance of plants to water stress is dependent on the root hydraulic conductivity and the root pressure, which are the main factors for the movement of water from roots to shoots under water stress condition as well as the root developing abilities.

4) Effect of water stress on movement of tritiated water through rhodesgrass and job's tears plants.

The movement of water in water stressed plants of rhodesgrass and job's tears was studied by following the uptake of $^3\text{H}_2\text{O}$ from a tritium labelled nutrient solution. The movement was less in stressed plants than non-stressed plants. Even after 24 hrs, in water stress condition, in rhodesgrass, radioactivity of water compared to that in the nutrient solution, did not reach 8, 10 and 48% in the expanding leaves, expanded leaves and stem tissues respectively, with respect to that of 19% in the root tissues. In job's tears, the values did not reach 4, 7, and 10% in the expanding leaves, expanded leaves and stem tissues respectively, and that of 35% in the roots tissues.

The movement of water in stem tissues is less than in root tissues and least in the leaf tissues under water stress conditions.

Decrease of radioactivity in leaves of both rhodesgrass and job's tears was considerably slower than in the other organs, when the plants were transferred from a labelled to a non-labelled solution. Under water stress conditions, the expanding leaves may have difficulty in obtaining water required for its growth due to the strong competition by the expanding leaves, stems and roots. And also, there are differences in resistance to water movement between plant organs. The main resistance to water movement in the plant is apparently in the base stem and the nodes. Due to the resistance to water movement, water absorption can not catch up with transpiration during day time of a fine day, and consequently leaf water potential decrease considerably. Leaf water potential is generally dependent on the resistance to water movement and the sensitivity of the plant to metabolic process. This suggests that the resistance to water transport could have an effect on plant growth and ultimately the yield.

5) Effect of water stress on the growth and amount of phosphorus in plants.

Plant production is effected by drought but the nutritional status of the plants may alter the extend of damage. Some researchers have concluded that the application of nutrients improve plant growth under water deficits condition. The role of phosphorus under to water stress condition is not yet well understood.

Plants of rhodesgrass and job's tears grown under various leaves of phosphorus were subjected to drought. Leaf water potential and stomatal resistance were measured in the uppermost fully expanded leaves, and the root and shoot growth was determined at vegetative stage.

In water stressed plants, phosphorus increased the rate of leaf area expansion, leading to an increased total leaf area.

Leaf water potential decreased and stomatal resistance increased under water stress condition. Assuming a maximum stomatal resistance of 10 sec/cm in rhodesgrass, 50% stomatal closure occurred at a leaf water potential of $-8 \sim -10$ bar for P deficient plants and $-14 \sim -16$ bar for P sufficient plants. These values of job's tears was $-7 \sim -9$ bar for P deficient plants and $-12 \sim -14$ bar for P sufficient plants.

These results confirmed that P deficiency increased stomatal sensitivity and also decreased the photosynthetic rate under water stress condition. P sufficient plants maintained higher photosynthetic rate under low water potential condition than P deficient Plants.