

気象環境に反応して水透過を制御する遺伝子

羽田野麻理*

〔キーワード〕：イネ，蒸散，根，ポテンシャル蒸発量，水透過

1. はじめに

水は農業に欠かすことのできない貴重な資源である。農耕地を含む植生からの蒸散は、地域に特有な気候の形成や地球規模の水循環などのマクロな現象にも関係する。この蒸散に使われる水は、根からの吸収、植物体内の移動で賄われ、細胞の膜に点在するナノスケールの孔（水チャンネル）が水透過性を制御している。水と同様に、窒素、リン、カリウムなど作物の生育に必須な元素の吸収、移動はチャンネルやトランスポーターなどの膜輸送によって制御されている。さらに環境（土壌中）に存在する有害元素（例えば放射性セシウム、カドミウムなど）の作物による吸収機構にもこれら膜輸送の一部が介在する。近年、このような作物の微視的な生理機能を担う遺伝子が次々と特定されるとともに、これら遺伝子発現の動態がマクロな気象環境とも密接に関係することが明らかにされつつある。例えばイネには約33種類の水チャンネル遺伝子が存在するが、根ではこの内いくつかの水チャンネル遺伝子の発現量が日々の天気に関連して増減し、大気からの蒸散要求量（乾きやすさ）の気象学的な尺度であるポテンシャル蒸発量（Ep）の前歴と高い相関を示す。本研究に関連する分野では、耕地の微気象や水・物質・エネルギーの循環が作物の養水分吸収や生育と関連づけて解析され、作物の収量・品質に関わる有用な数値指標やモデルの開発が進められている。このようなアプローチは、現在広まりつつあるスマート農業やSDGsに向けた技術に直結すると同時に、田んぼや身近な地域、そして地球環境の成り立ちと植物との関係を探る道具としても発展してゆくことだろう。そこで本稿では、作物と水の関係に焦点を当て、このような取り組みの事例を筆者らの研究内容も含めて紹介したい。

2. 水は地球の気候を形成するエネルギーの担い手

地球上では熱エネルギーとともに水がいろいろな姿に変わりながら循環することによって特有な気候が形成され、動植物が生存できる状態が作られている¹⁾。水が蒸発する際には水分子間に働く水素結合を切断するエネルギー（蒸発の潜熱、 $2.45 \times 10^3 \text{ J g}^{-1}$ 、 20°C ）が必要となる。そのため、植生地などから水が蒸発（蒸発散）する際には多量のエネルギーが大気中に「潜熱」の形で運ばれる（潜熱輸送量=蒸発量×単位質量あたりの気化の潜熱）。砂漠やコンクリートで覆われた都市では、蒸発の潜熱が少なく大部分の地表面への入力放射量（日射と大気からの赤外線合計）は、地表面からの顕熱（高温側から低温側への熱移動）と長波放射（赤外線）に変換され大気を強く加熱する¹⁾。これに対して植生地では、日中の入力放射量のかなりの部分は蒸発の潜熱となる（気象条件により異なるが水田では8割程度にも達する）ため、植生の温度上昇が抑制される^{1, 2, 3)}。蒸発散によって上空に運ばれた水蒸気は雲になると凝結熱が発生し大気を加熱するため、これが駆動力となって地球規模の大気の循環にも影響する⁴⁾。大気中の水蒸気に対する最大の供給源は海洋であるが、陸面の約半分を占める植生地もそれに次いで重要な供給源である⁴⁾。このように植物からの蒸散は水とエネルギーの輸送を担い、気象環境ともつながっている。

3. 植物からの蒸散はマイクロとマクロの接点

その一方で、蒸散は植物の水分生理に関わる精緻なしくみによって成り立っている現象でもある。蒸散によって消費される水の大部分は、葉に点在する気孔から大気中の CO_2 が葉内に取り込まれるのと引き換えに水蒸気として大気に放出されたものである。気孔が十分に開いた（気孔コンダクタンスが大きい）状態では、葉内に CO_2 を効率的に取り入れ

ることができるが、蒸散によって水分が過度に失われると植物はしおれてしまう。気孔の開閉は、光、湿度、温度、明暗周期、二酸化炭素濃度、植物ホルモンなど様々な条件に応じて制御されており、植物の水分恒常性と光合成機能の両立がはかられていると考えられる。

蒸散に使われる水は、根からの吸収と植物体内の移動でまかなわれている。昼間において根から地上部に向かう水の流れは主に大気からの「蒸発要求」によって駆動されているが、流れの速さは気孔コンダクタンスだけでなく植物体内の水輸送経路、特に根の水透過性（通導抵抗の逆数）の影響を受ける⁵⁾。例えば根の水透過性は根域温度の影響を受け、根域温度が低くなると根から地上部への水移動が抑制される⁶⁾。根の水透過性には、細胞の水透過性を制御する水チャネル（アクアポリン）が重要な役割を果たしている（6, 7, 8節参照）。

農作物の生育、収量ならびに品質には植物体内の水分生理や環境順化のメカニズムが密接に関わっている。例えば寒締め菜っ葉のように糖度が高く甘くて栄養の豊富な葉菜類や、トマトなどの果菜類の栽培技術については、低温や水ストレスに対する作物の反応（順化とそれともなう浸透調節のメカニズム）が研究され、その成果が活用されている。また次節で述べるように、このような生理メカニズムはイネの収量性にも関係している。

4. 根の吸水機能は作物の生育・収量・品質に関わる

日射が強く気温が高く、湿度の低い晴天日、すなわち大気からの「蒸発要求量」の大きな日の日中には、植物の葉から盛んに水が蒸散している。このような気象条件でも高い気孔コンダクタンスと光合成速度を維持することができるかどうかは、蒸散によって失われる水分を根から地上部に補給する機能にかかっている^{7, 8, 28)}。これは、土壌水分が潤沢な水田で育つイネにおいても例外ではない。

蒸発要求量の大きい晴天日の午後に観察される水稻の気孔コンダクタンスの低下（昼寝現象）とそれともなう光合成速度の低下は、根からの吸水が葉からの蒸散に追いつかず水ストレスを生ずることによって起こると考えられている^{7, 8, 28)}。このことは植物体内の水の通導抵抗が光合成、ひいては植

物の生長・生産性を制限する要因になり得ることを示唆している。例えば、多収性のインド型水稻品種「タカナリ」は強光条件でも高い気孔コンダクタンスと光合成速度を維持する特徴があり、それを支える要因の一つとして他の品種に比べ根量が多く地上部に水分を供給する能力が高い（水の通導抵抗が小さい）こと、そのために強光条件でも葉の水ポテンシャルを高く保てることが指摘されており、これらが多収性に寄与していると分析されている⁹⁾。

気孔コンダクタンスを介した蒸発散量の変化は、作物群落の熱収支（主に潜熱と顕熱のバランス）にも影響する。上記のように気孔コンダクタンスが高い特徴をもつインド型品種（タカナリ）と日本型品種（コシヒカリ）とで水田の熱収支を比較すると、タカナリはコシヒカリに比べて群落からの蒸発散量（潜熱フラックス）は4~5%程度しか多くないが、顕熱フラックスはコシヒカリ水田の半分程度まで減少し、昼間の群落温度はタカナリの方が（0.5℃程度）低いことが熱収支モデルのシミュレーションによって明らかにされた^{3, 10)}。水田では昼間の入力放射の8割程度が蒸発散にともなう潜熱に配分され、顕熱に配分される割合は1割程度と少ないため、蒸発散量の品種間差はわずかでも顕熱としては大きな差に反映され、イネ群落温度の違いにあらわれたと考えられる³⁾。さらに大気CO₂濃度の影響については、両品種とも高CO₂条件による気孔コンダクタンスの低下によって、群落温度の上昇と水田からの顕熱フラックスの増加が示された^{3, 10)}。近年の温暖化にともない、出穂期から登熟期の高温により米の収量・品質が低下することが問題となっている。作物の気孔コンダクタンスに依存した作物群落の温熱環境（葉温や穂温）が米の品質に影響するほど変化し得ることは、近い将来の作物生産とその最適化を考える上でのヒントになると考えられる。

5. 蒸発要求量の気象学的尺度「ポテンシャル蒸発量」について

水面や植生からの蒸発散は、日差しが強く、気温は高く、空気は乾いていて風が強いほど多くなることは直感的に分かるが、これら複数の気象要素の影響を加味して「蒸散要求量」の多寡を一元的に表すにはどうすればよいのだろうか。これを表す気象学的な尺度として、「ポテンシャル蒸発量 (Ep)」が考

案されている¹¹⁾。Epは「湿った標準面からの蒸発量」と定義され、日射量、気温、相対湿度、風速、下向き長波放射量などの気象観測値のみを用いて、熱収支式から算出される^{11, 12)}。Epは「乾きやすさ」の尺度でもあり、実際的には湿った裸地(または直径1.2 mの大型蒸発計)からの蒸発量にほぼ等しい値を示す¹¹⁾。日射量は蒸発散を駆動する主なエネルギー源であるため、Epは時刻や日々の天気による日射量の変化(0~1,000 W m⁻²)にほぼ比例して変動する。気温、湿度、風速については、通常的气象条件の範囲では日射量ほどではないものの、水蒸気の輸送に直接的に寄与するためEpに影響を与える¹³⁾。

日単位のポテンシャル蒸発量に作物毎の蒸発散効率(作物係数)をかけることで農耕地からの蒸発散量を簡易的に推定することができる¹⁴⁾。また年単位のEpと降水量(P)の比率(P/Ep)は、地域の気候湿潤度の指標になる¹¹⁾。このようにEpは農作物の水利用効率や地域の気候条件を評価する際の重要な環境指標である。Epをもっと短い時間単位で算定すれば、時刻や天気によって変化する蒸発要求量の日内の変動をとらえることができる。この変動に対して作物はどのような反応を示すかについては8節で考えたい。

6. 細胞の水透過性を制御する 水チャネル「アクアポリン」

植物は外部環境の変動に対して水分バランスを調節するための短期的(秒~時間の単位)あるいは長期的(日~週の単位)なしくみを備えている¹⁵⁾。アクアポリンが発見される以前は、短期的な調節手段として気孔による調節が注目されてきたが¹⁵⁾、1990年代のアクアポリンの発見を契機に、植物の水分バランスの調節にアクアポリンが重要な役割を担っていることが分かってきた^{15, 16)}。

水チャネル(タンパク質としてはアクアポリンと呼ばれる)はMIP(major intrinsic protein)ファミリーに属する膜タンパク質であり細菌から動植物まで生物界に広く存在している。主として水分子を選択的かつ受動的に透過するチャネルである¹⁷⁾。その本体はアミノ酸からなるポリペプチドであり、6本の膜貫通ヘリックスと2本の短いヘリックスで構成され、その中央に水の透過孔が形成される^{18, 19)}。水透過孔の直径は3Å程度と、水分子(2.8 Å)がよ

うやく通れるサイズであり、水透過孔付近では水分子が一行に並んで毎秒20億個もの超高速で移動する²⁰⁾。この速度はポンプ(毎秒約10²個)、トランスポーター(毎秒約10³個)など別種の膜輸送タンパク質と比べて桁違いに速い^{20, 21)}。

アクアポリンに共通な二つのNPA(アスパラギン-プロリン-アラニン)モチーフはプロトン(水素イオン)や他のイオンをブロックする部位として機能している¹⁹⁾。NPAモチーフの中のアスパラギンは、透過孔付近の水分子と水素結合をつくることにより、1列につながった水分子間の水素結合ネットワークを切断し、水分子のネットワークを通じたプロトンの伝播を阻止すると考えられている^{20, 22)}。仮に膜をはさんでプロトンが伝播してしまう(電気が流れてしまう)と、生体膜電位の恒常性を保つことはできない。このように水分子を高速で通しつつプロトンの伝播を阻止する巧妙な分子構造は「アクアポリンフォールド」と呼ばれている²⁰⁾。

植物細胞1個の水透過性は、細胞のタイプや環境条件の違いなどによって数 $\mu\text{m s}^{-1}$ ~1,000 $\mu\text{m s}^{-1}$ までの範囲で大きな違いが観察されているが、この違いは主にアクアポリンの発現量と活性の有無に依存すると考えられる^{5, 23)}。植物細胞は容積の大部分を占める大きな液胞を持つことが多いため、細胞膜だけでなく液胞膜の水透過性も細胞全体の水透過性に影響すると考えられる^{5, 23, 24)}。植物のアクアポリンは細胞膜と液胞膜に固有の分子種(細胞膜型のPIPと液胞膜型のTIP)が存在することに加え、タンパク質としての存在量も多い特徴がある¹⁸⁾。

7. イネの水チャネルについて

イネ(日本晴)のゲノムには33種類のアクアポリン遺伝子が存在し、PIP(11種類)、TIP(10種類)、NIP(10種類)、SIP(2種類)に分類されている²⁵⁾。シロイヌナズナでは35種類、トウモロコシでは31種類のアクアポリンを持つことが知られている^{26, 27)}。他の生物種と比べても植物のアクアポリンの分子種が豊富に存在することは、上記のような植物細胞の構造(液胞が大きい)や、器官ごとの水分生理に関わる役割分担の多様化に加え、水以外の基質(ケイ酸、ホウ素、CO₂ほか)を選択的に透過する分子種もあることを反映していると考えられている¹⁷⁾。

筆者らは、イネを研究対象として、アクアポリン

の各分子種の特徴と環境変動に対する応答性を様々な角度から調査した²⁸⁾。人工気象室の湿度環境を制御してイネ（あきたこまち）を栽培し行った実験では、根に特異的な発現パターンを示すいくつかのアクアポリン分子種（*OsPIP2;4*, *OsPIP2;5*, *OsTIP2;1* など）は、地上部の湿度環境に応じて発現量が変化することが分かった^{29, 30)}。低湿度による増加が最も顕著だったのは *OsPIP2;5* であった。

OsPIP2;5 と *OsTIP2;1* は根の内皮において特に強い局在性を示す^{29, 31, 32)}。土壤中の水分は根の表面で吸収されてから皮層、内皮を通過し根の中心柱にある導管までに至るが、その経路には細胞間隙を通る経路（apoplast 経路）と細胞を横断する経路（cell-to-cell 経路）の2通りがある^{14, 33)}。内皮は中心柱のすぐ外側を取り囲む細胞1層からなる組織で³⁴⁾、ここでは細胞間隙（アポプラスト）を通る水移動がカスパーリー帯によって遮断されるため、土壤中の水が根の表皮から中心柱にある導管に至る水の経路の律速部位と考えられている^{15, 35)}。アクアポリンが低湿度条件で発現量を増やす生理的な意義についてはまだ証明されていないが、*OsPIP2;4*, *OsPIP2;5* が高い水透過活性を示す^{25, 31)} ことも考慮すると、高蒸散時に根の水透過性を高め、吸水を促進する役割を担う可能性が考えられる。

8. 日々の天気がいネの根の水チャンネルに及ぼす影響

上記の実験は気象条件を一定に制御した人工気象室を用いて行なったが、屋外の自然環境では、刻々と変化する天気とともに蒸発要求量は変動する。これに対してイネのアクアポリンはどのように応答するのだろうか。イネ幼苗を用いて日々の気象条件と根のアクアポリン遺伝子の発現量の関係を調べたところ、*OsPIP2;5* の午前8時の発現量は晴天日に多く雨天日に少ない傾向を示し、直前のポテンシャル蒸発量（午前4～8時の平均値）と高い相関を示すことが分かった³⁶⁾。根で発現している主要な *PIP* と *TIP* の分子種の中で根局在型のアクアポリン（*OsPIP2;4*, *OsPIP2;5*, *OsTIP2;1* など）はポテンシャル蒸発量と正の相関が高い傾向があり、人工気象室での実験結果^{29, 30)} とよく一致した。

一方、*OsPIP2;6* と *OsTIP2;2* は蒸散要求量と負の相関を示した³⁶⁾。これらのアクアポリンが根でどの

ような役割を果たしているのかわかっていないが、上記のアクアポリンはいネの地上部では節間の伸長部位などで発現量が高いことから^{36, 37)}、細胞分裂または細胞伸長に関係する機能をもつ可能性が考えられる。

植物の水ストレス（乾燥ストレス）に対する応答機構については、気孔の開閉制御、強い脱水に対する耐性機構などに関して研究成果が蓄積されている一方で、根の水移動を律速する細胞間の水輸送系では蒸散要求の変動に対してどのような仕組みをもつのか、これまであまり知られていなかった。上記の結果は、作物が日々の天気に応じて体内の水透過性を調節し、植物体内の水分欠乏を事前に回避するしくみの一部を示している可能性がある。

蒸散要求量の変動に対する作物応答の全体像、特に大気の影響を直接受ける葉の内部での制御機構についてはまだよく分かっていない。根から地上部に届けられた水は、葉内の維管束を出て葉肉細胞（光合成の場）に配分され大部分は気孔から蒸散するが、この経路の水移動にもアクアポリンが関与していることが明らかになりつつある³⁸⁾。このような葉の水分生理の実体が作物の生長と生産性、さらには熱収支などのマクロな現象にどのように関係するのか、今後の進展が期待される。

9. まとめ

作物の生長・収量に関わる外的要因の中でも、水ストレス（乾燥ストレス）は世界の農業生産において収量損失の主要な要因のひとつであり¹⁴⁾、生産性の向上と持続可能性、最適化を考える上で、農作物と水の関係について理解を深めることがきわめて重要である。本稿では、農作物の水利用・生産性に関わる環境指標のひとつ「蒸散要求量（ポテンシャル蒸発量）」に焦点を当て、水稻を対象とした内容を中心に考察した。蒸散は気象環境と作物機能の接点にあり、両者の関係を様々な角度から調べることで、課題解決のヒントが見えてくるのではないだろうか。

近年、気象、水、土壌などについての様々な環境情報が整備され、作物の生育・収量・品質についての有用な数値指標やモデルの開発が進められている¹⁴⁾。フィールド環境での作物の応答性については分子レベルの解析（フィールドオミクス）も進んで

いる^{39, 40, 41)}。これらのアプローチのマッチングによって、新たな技術や知見が数多く得られるものと期待される。

謝辞

筆者のこれまでの研究にご指導・ご助言を下さった先生方、共同研究・協力者の方々そして皆様のご支援にこの場をおかりして感謝申し上げます。

参考・引用文献

- 1) 近藤純正 (1994) 「水環境の気象学—地表面の水収支・熱収支—」。朝倉書店, pp.1-22.
- 2) Ikawa H. et al. (2017) *J. Agr. Met.* 73: 109-118.
- 3) Ikawa H et al. (2018) *Glob Change Biol.* 24: 1321-1341.
- 4) 渡辺力 (1994) 近藤純正 編著「水環境の気象学—地表面の水収支・熱収支—」。朝倉書店, pp.208-239.
- 5) 村井 (羽田野) 麻理ほか (2009) *日本生態学会誌* 59: 43-54.
- 6) Katsuhara, M. et al. (2007) *Cryobiol. Cryotechnol.* 53: 21-32.
- 7) Jiang, C-Z. et al. (1988) *Jpn. J. Crop Sci.* 57: 139-145.
- 8) Hirasawa, T. et al. (1992) *Jpn. J. Crop Sci.* 61: 145-152.
- 9) Taylaran, R.D. et al. (2011) *J. Exp. Bot.* 62: 4067-4077.
- 10) Ikawa H. (2019) *低温科学* 77: 1-15.
- 11) 近藤純正 (2000) 「地表面に近い大気科学」。東京大学出版会, pp.324.
- 12) 近藤純正, 徐健青 (1997) *天気* 44: 875-883.
- 13) 石田祐宣 (2019) *低温科学* 77: 117-124.
- 14) 大政謙次ほか編集 (2020) *農業気象・環境学* 第3版。朝倉書店, pp.199.
- 15) Gambetta, G. A. et al. (2017) Chaumont, F., Tyerman, S.D. eds., *Plant Aquaporins*. Springer, pp.133-153.
- 16) Maurel, C. et al. (2016) *Plant Cell Environ.* 39: 2580-2587.
- 17) Maurel, C. et al. (2015) *Physiol. Rev.* 95: 1321-1358.
- 18) 前島正義 (2001) 水代謝. 山谷知行編「代謝」。朝倉書店, pp.30-37.
- 19) Luang S and Hrmova M (2017) Chaumont, F., Tyerman, S.D. eds., *Plant Aquaporins*. Springer, pp.1-28.
- 20) 藤吉好則 (2008) 佐々木成・石橋賢一編「からだと水の事典」。朝倉書店, pp.39-44.
- 21) 島崎研一郎ほか (2003) 加藤潔ほか監修「植物の膜輸送システム—ポンプ・トランスポーター・チャネル研究の新展開—」。秀潤社, pp.9-15.
- 22) 光岡薫 (2008) 佐々木成編「水とアクアポリンの生物学」。中山書店, pp.89-92.
- 23) Murai-Hatano, M., Kuwagata, T. (2007) *J. Plant Res.* 120: 175-189.
- 24) Kuwagata, T., Murai-Hatano, M. (2007) *J. Plant Res.* 120: 193-208.
- 25) Sakurai, J. et al. (2005) *Plant Cell Physiol.* 46: 1568-1577.
- 26) Chaumont, F. et al. (2001) *Plant Physiol.* 125: 1206-1215.
- 27) Johanson, U. et al. (2001) *Plant Physiol.* 126: 1358-1369.
- 28) 石川淳子ほか (2017) *根の研究* 26: 39-55.
- 29) Sakurai-Ishikawa, J. et al. (2011) *Plant Cell Environ.* 34: 1150-1163.
- 30) Kuwagata, T. et al. (2012) *Plant Cell Physiol.* 53: 1418-1431.
- 31) Sakurai, J. et al. (2008) *Plant Cell Physiol.* 49: 30-39.
- 32) Matsunami, M. et al. (2016) *Plant Prod. Sci.* 19: 315-322.
- 33) Steudle, E. (2000) *J. Exp. Bot.* 51: 1531-1542.
- 34) 星川清親 (1975) 解剖図説 イネの生長。社団法人農山漁村文化協会, pp.317.
- 35) Ranathunge, K. et al. (2003) *Planta* 217: 193-205.
- 36) Murai-Hatano, M. et al. (2015) *J. Agr. Met.* 71: 124-135.
- 37) Muto Y. et al. (2011) *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 75: 114-122.
- 38) Maurel C. and Prado K. (2017) Chaumont et al. eds. *Plant Aquaporins from transport and signaling*. Springer, 155-165.
- 39) Sato, Y. et al. (2013) *Nucleic Acids Res.* 41: D1206-1213.
- 40) Nagano A.J. et al. (2012) *Cell* 151: 1358-1369.
- 41) Matsunami, M. et al. (2018) *Plant Soil* 433: 173-187.