

Na⁺ を中心にした根のイオン吸収・移動機構について

花山 奨・中野政詩*

Mechanism of Na⁺ and Other Ions Uptake and Transport in Plant Root.

Susumu HANAYAMA and Masashi NAKANO*

Faculty of Agriculture, Yamagata University

* Faculty of Agriculture, The University of Tokyo

1. はじめに

世界の総人口は増加の一途をたどり、食糧増産の要求は高まるばかりである。しかし、耕地面積の増加は見込めず、逆に、作物生育に不適当とされる土壌の増加が急速に進み、不良土壌での作物栽培を考える必要が生じつつある。不良土壌の一つに、塩集積土壌があげられる。塩集積土壌は、Na⁺、Mg²⁺、Ca²⁺、Cl⁻およびSO₄²⁻といったイオンを多量に含んでおり、なかでもNa⁺が最も多く存在する(但野, 1987)。

このような土壌で作物生育を可能にするために土壌物理学のなすべきことは、土壌改良と改良土壌の管理法を確立することである。この課題を解決するにあたっては、土壌-根-茎葉-大気といった一連のつながりの中での物質移動、特に水とイオンの移動を把握することが重要である。なかでも、過剰塩類を含んだ土壌における根によるイオンの吸収・移動機構の解明が大切である。

根にはイオンの吸収を制御する機能が存在するが、過剰のイオンが土壌溶液中に存在した場合、イオンの体内への侵入を止めることができない。これらイオンは細胞のイオン濃度を上昇させ、酵素反応を阻害し、また細胞の生理機能を阻害する(間藤, 1990)。

例えば、山内(1989)は、NaCl, KCl, CaCl₂, ポリエチレングリコールのそれぞれを、同じ浸透圧(157 mOsmol kg⁻¹)になるよう水耕液に添加し、その調整された水耕液で栽培したイネの生育状態を調べた。その結果、ポリエチレングリコール添加による生育低下が無添加区に比べ20%であるのに、他の三つの塩類による生育低下はそれぞれ約40%にものぼることを示した。

過剰に植物体内に侵入したNa⁺は葉に蓄積されることによって障害をもたらす(山内, 1989, 山内ら, 1989)。Munns *et al.* (1986)は、葉へのNa⁺、Cl⁻の蓄積速度は生体中の蒸散流からそれぞれのイオンを取り除く根の排除能に依存すると指摘した。

Läuchli *et al.* (1979)は、NaCl濃度を10~100 molm⁻³の範囲で調整した水耕液で、品種の異なる2種類のダイズ、LeeとJacksonを栽培したとき、生長量と根、茎+葉柄、葉のそれぞれの器官にNa⁺、Cl⁻がどのように分布するかを調べた。その結果、NaCl濃度の増加に伴ってすべての器官でNa⁺およびCl⁻の含有量は増加し、茎+葉柄と葉ではJacksonよりLeeで各イオンの含有量は多かった。しかし、根のNa⁺およびCl⁻の含有量はLeeよりJacksonの方で上回った(図-1)。このことから、彼らは、葉へのNa⁺およびCl⁻の輸送調整は根でなされるという見解を示した。

土屋ら(1992)は、耐塩性の異なる2種類のイネについての蒸散とNa⁺吸収・移動の関係に注目した。彼らは、Na⁺の分離排除効率を表す指標として蒸散流濃度係数(TSCF)を用い、その係数を次のように定義した。

$$\text{蒸散流濃度係数} = \frac{\text{地上部へ移動したNa}^+ \text{量} / \text{蒸散量}}{\text{培地のNa}^+ \text{濃度}} \quad (1)$$

図-2は蒸散量と蒸散流濃度係数の関係を表すが、両品種とも、蒸散量の増加に伴い蒸散流濃度係数は低下した。ゆえに、彼らは、2種類のイネの耐塩性程度の差異に、蒸散速度の大小にもとづく根部でのNa⁺の分離排除の効率の違いが関与していると示唆している。

そこでここでは、Na⁺を中心とした根のイオン吸収・

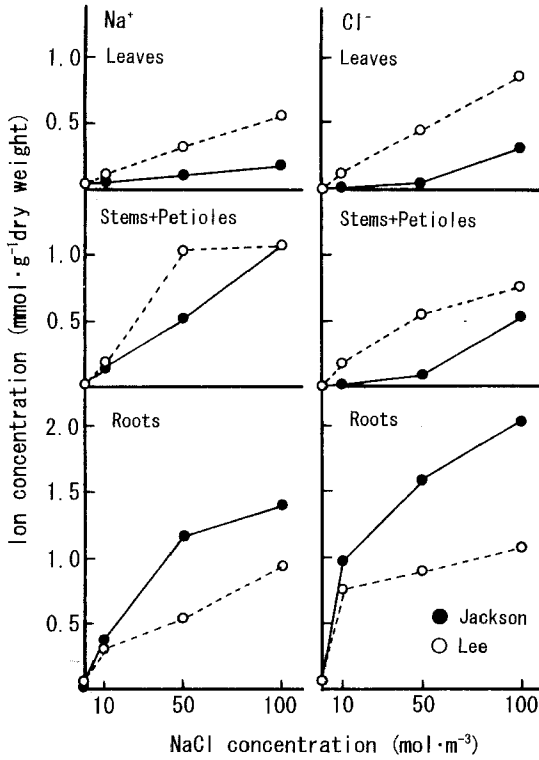


図-1

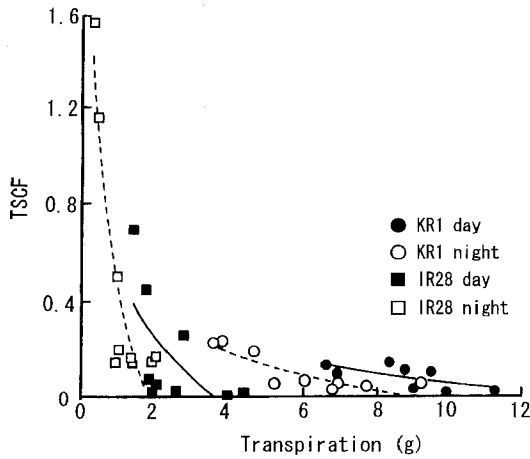


図-2

移動に関する機構について整理してみた。

2. 根のイオン吸収機能

1) 根の各部位におけるイオンの吸収

一本の根において、その各部位によるイオンの吸収速度は異なる。Eshel *et al.* (1973) は、20 molm⁻³ の NaCl

溶液にオオムギの根を浸し、根端から8 cm にかけての各部位における Na⁺ の吸収速度について調べた。実験に使用された根は2種類あり、一つは0.5 molm⁻³ CaSO₄の水耕液で生育された根 (low salt root)、もう一つはホーグランド水耕液に3×10⁻³ mol の NaCl を含んだ水耕液で生育された根 (high salt root) である。図-3 はその結果であり、low salt root の場合、根端部で吸収速度が小さく、根端から1-2 cm の部位で最も吸収速度が大きくなり、そして再び5-8 cm の部位で吸収速度は小さくなった。high salt root の場合、根端部で吸収速度が一番大きく、2-3 cm の部位で減少し、5-7 cm の部位で再び増加した。また、根の生育過程によっても、吸収部位のみならず吸収速度の大きさに違いがあることも指摘した。Moritsugu *et al.* (1993) は、部位によって吸収速度の違いが生じるのは根の各部位における根の表面から木部へのイオンの移動速度の違いによるものとし、また、根の各部位で吸収されたイオンの移動機構は維管束の発達と関連していることも示唆した。

2) 根のイオン吸収機構

根のイオン吸収は膜透過現象の一種であり、その膜透過は物理的プロセスにより調節されているのではなく、代謝活性と関連がある。

膜のイオン透過に関する理論から、電荷をもつイオンは電気化学ポテンシャルの勾配に従って移動すると考えられる。電気化学ポテンシャル勾配が0、つまりイオンの正味の移動が起こらないとき、次のような Nernst 方程式が与えられる。

$$E = (RT/zF) \ln(C_o/C_i) \quad (2)$$

ここで、 E は膜内外の電位差、 C_o 、 C_i はそれぞれ膜の内と外のイオン濃度、 R 、 T 、 F 、 z はそれぞれ気体定数、絶

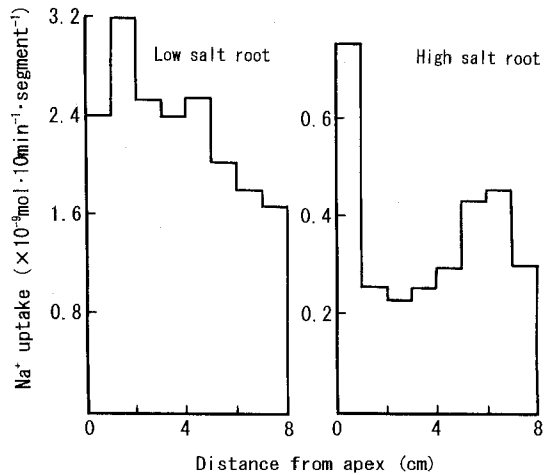


図-3

対温度, ファラデー定数, 原子価である。(2) 式より, 細胞の内外の電位差がわかれば細胞内のイオン濃度を計算することができる。Higinbotham *et al.* (1967) は, エンドウを用いて, 外液と根内部間の電位差を測定し, (2) 式を適用して Na⁺を含む各種イオンの根内濃度を予測し, その予測値と実測値を比較したところ, K⁺の根内濃度と予測値はほぼ一致するのに対し, Na⁺の場合, 実測値と予測値は大きく異なり, Na⁺は根から能動的に排除されることを見出した。Bowling *et al.* (1972) は, ヒマワリを試料として, 水耕液と根の組織, 根の組織と木部樹液, および水耕液と木部樹液のそれぞれの間に生じる電気化学ポテンシャル勾配を計算した。その結果, 水耕液と根組織間, および根組織と木部樹液間のそれぞれの電気化学ポテンシャル勾配に逆らって, Na⁺は水耕液および木部樹液の両方から能動的に根の組織に蓄積されることがわかった。そこで, 水耕液から木部への Na⁺移動は, 水耕液から根組織に向かって作用する駆動力と, 木部樹液から根組織に向かって作用する駆動力の大小関係によって制御されるとした。

膜電位差によるイオンの吸収は, 基本的にはイオンの電荷の差にのみとづくものである。実際に植物がイオンを吸収する際には, イオン種によって吸収速度に大きな差異があり, その吸収に選択性が存在する。このことを考慮したのがキャリアー説である。キャリアー説は酵素反応における酵素および基質をそれぞれキャリアーおよびイオンといいかえて, イオン吸収速度は Michaelis-Menten 式で表わすものである。すなわち,

$$v = V_{\max} S / (K_m + S) \quad (3)$$

ここで, v はイオン吸収速度, V_{\max} はキャリアーが飽和されたときの最大イオン吸収速度, S は培地のイオン濃度, K_m は Michaelis 定数である。

キャリアー説では, 培地のイオン濃度が低い場合 (1 molm⁻³以下) と高い場合 (1 molm⁻³以上) で, それぞれ異なった K_m を示す (図-4) (Rains *et al.*, 1967 a)。同様な結果が, K⁺についても, Epstein (1966) によ

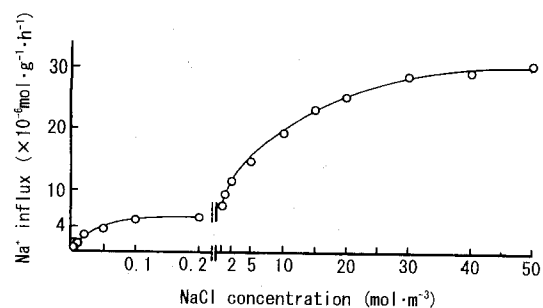


図-4

て示され, これらの異なる二つの吸収特性について, 低濃度段階の吸収をシステム 1 といひ, 高濃度段階のそれをシステム 2 という。システム 1 の吸収は, イオンとキャリアーの結合の親和性が高く, さらにイオン選択制が高い吸収であり, システム 2 の吸収は, その親和性や選択性が小さい吸収であると考えられている (茅野ら, 1989)。図-4 において, 培地の Na⁺濃度に対する Na⁺吸収量から Na⁺の濃縮率を見ると, システム 2 よりシステム 1 で高い濃縮率を示し, システム 1 において Na⁺の選択的な吸収がなされていることがわかる。さらに, Rains *et al.* (1967 b) は, システム 2 の濃度範囲 (1~50 molm⁻³) において, Na⁺と K⁺が混在しているときのそれぞれのイオンの吸収特性を検討したところ, Na⁺はシステム 2 によって吸収され, K⁺はシステム 1 によって吸収されることを示した。

3) 根の耐塩機能

実験によって根から地上部へのイオンの吸収・移動特性を研究するとき, 地上部を切り離した根系や根系からさらに切り離された単根を用いて, 切断面から分泌する木部樹液の量やイオン濃度を測定するという方法がとられる。

植物を数 molm⁻³ の K⁺, NO₃⁻ および PO₄³⁻ の濃度に調整された培地で育てるとき, 木部樹液の K⁺, NO₃⁻ および PO₄³⁻ 濃度は培地のそれより高くなる。他方, Bowling *et al.* (1972) によれば, Na⁺の場合, 培地の Na⁺濃度が 1 molm⁻³以下のとき, 木部樹液の Na⁺濃度は培地のそれより高くなるが, 培地の Na⁺濃度が 10 molm⁻³以上のときは, 木部樹液の Na⁺濃度は培地のそれより低くなる。さらに, 培地の Na⁺濃度が 20 molm⁻³以上の場合も, Munns (1985), Tuchiya *et al.* (1994) がそれぞれオオムギ, イネについて, 花山ら (1994) がダイズについて, 木部樹液の Na⁺濃度を測定したところ, 培地の Na⁺濃度より低くなることを明らかにした。これらの結果は, 根に Na⁺の吸収・移動を制御する機能が存在することを意味する。

Jacoby (1964) は, インゲンマメの根は Na⁺移動に対する特有の障壁を有してはいないが, Na⁺を保持する機能を持っていることを報告した。Pearson (1967) は, 代謝機能を阻害する 2, 4-ジニトロフェノールによって根に保持される Na⁺の量が減少することを示し, 根の Na⁺保持機能は代謝依存性であることを見出した。細胞内に入った Na⁺を液胞に取り込んでそこに蓄積させる機能 (但野, 1987) がこの保持機能の一部と考えられている。

根には Na⁺を保持する機能がある一方で, Na⁺を排除する機能が存在することが報告されている。Davis *et*

al. (1979) は、動物細胞や藻類で Na^+ 吸収ポンプを阻害することで知られているウワバインを用いて、トウモロコシの Na^+ 排除機能の存在を確認した。Tuchiya *et al.* (1994) は、イネの Na^+ 排除は外皮および内皮を通過する際に行われていると推察し、 Na^+ 排除機能は非代謝的な機能であり、逆浸透に類似した機能であることを示唆した。

また、導管に隣接している木部柔組織細胞は導管中を流れる木部樹液から Na^+ を再吸収する機能 (山内ら 1989, Yeo *et al.* 1977) があり、小畑らは、「導管壁はイオン交換能をもつため、その中を流れるイオンに対し、イオン交換クロマトグラフィー的な影響を及ぼす」と示唆している (物質の輸送と貯蔵, p. 83, 1991)。

3. 水透過係数からみた根の膜特性

Dalton *et al.* (1975) や Fiscus (1975) は、根の表皮と木部導管に挟まれる組織を一枚の膜と考え、非平衡の熱力学より、水フラックスを次式で表した。

$$J_v = L_p (\Delta P + \sigma \Delta \pi) \quad (4)$$

ここで、 J_v は水フラックス、 ΔP と $\Delta \pi$ はそれぞれ培地と木部間の静水圧差と浸透圧差である。 L_p は水透過係数、 σ は反発係数である。 L_p および σ の持つ意味については次のようである。 L_p は成長している細胞に水を供給する組織の能力を表す (Joly, 1989)。 σ は膜が溶質と水との透過を選別する性質の程度を示し、 $0 \leq \sigma \leq 1$ の値をとって、完全な半透膜に対しては 1 となる (鈴木ら 1982)。

L_p および σ は根の膜特性を表す係数であり、特に、 L_p は生物学的に重要な係数として数多く調べられており (Huang *et al.* 1994), (4) 式をもとに過剰塩類下での L_p 値の算出も行われた。

Shalhevent *et al.* (1976) は、高濃度の NaCl を添加した培地と NaCl を添加していない培地でトマトとヒマワリを生育させたとき、それぞれの作物の L_p は、両条件において差異が見られず、 L_p 値はトマトで $0.360 \text{ ml g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ bar}^{-1}$ 、ヒマワリで $0.167 \text{ ml g}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ bar}^{-1}$ であることを報告した。Joly (1989) は、NaCl の添加による培地の浸透圧変化と L_p の変化をダイズを用いて詳しく調べた。図-5 はその結果であり、NaCl 無添加の培地の浸透圧 (-0.10 MPa) に対して 0.03 MPa 低下しただけで L_p は 6.7 から $4.4 \times 10^{-5} \text{ cm}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ となり、NaCl 無添加区に比べて 30% 以上低下した。その浸透圧が -0.26 MPa のとき、 L_p は $1.9 \times 10^{-5} \text{ cm}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ で、NaCl 無添加区に較べ 70% 以上の低下を示した。Munns *et al.* (1984) によると、オオムギとルピナスについて、培地の NaCl 濃度を 25 から 150 mol m^{-3} の範囲で設定したと

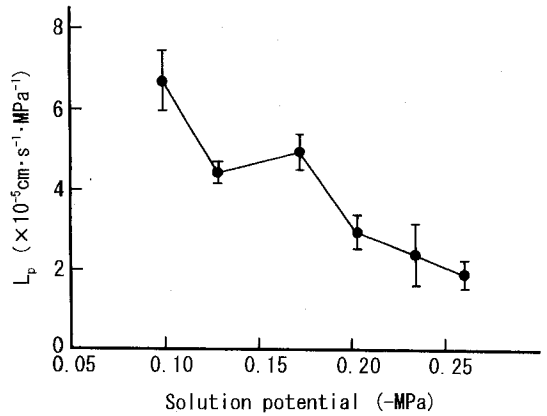


図-5

き、オオムギの L_p は NaCl の影響を受けなかったが、ルピナスの場合、NaCl の増加に伴ってその L_p は減少した。彼らは、この違いはそれぞれの作物の耐塩性の程度から生じているとした。また、O'Leary (1969) は、高濃度 NaCl 培地でインゲンを生育させたときの L_p の低下は、生育過程において根内部の形態が変化するが、この形態変化と関連しているとした。これに対して、Munns *et al.* (1984) は、インゲンと同じく非耐塩性のルピナスにおける L_p の低下の原因は、根の生化学的変化にあるという見解を示した。

σ に関しては、Shalhevent *et al.* (1976) は、トマトで 0.941 から 0.973、ヒマワリで 0.814 から 0.900 となり、1 に近い値であると報告している。

4. 根におけるイオン移動と水移動の関係

Dalton *et al.* (1975) や Fiscus (1975) は、前節の水フラックス式を提案したとき、同時にイオンフラックスに関する式も提案した。

$$J_s = \omega RT (C_o - C_x) + C_o J_v (1 - \sigma) + k \quad (5)$$

ここで、 J_s はイオンフラックス、 ω は溶質透過係数、 R は気体定数、 T は絶対温度、 C_o および C_x はそれぞれ培地と木部樹液のイオン濃度、 J_v は水フラックス、 σ は反発係数、 k は生理作用によるイオンフラックスである。(5) 式の右辺の各項はそれぞれ拡散作用、移流作用そして生理作用を表現している。

Pitman (1977) は、イオンが根の表皮細胞から内皮層にまで達する放射方向移動の過程には、互いに並列的な関係をもつ二種の経路があることに注目したモデルを提案した。根内におけるイオン移動の二種類の経路とは、シンプラストとアポプラストである。茅野によれば、シンプラストとは、「細胞内を原形質流動によって運ばれ、細胞間は細胞間連絡を通して拡散する経路」であり、ア

ポプラストとは、「皮層細胞層のフリースペース（細胞壁）を通過する経路」である（植物と金属元素, p 105~106, 1982）（図-6）。

そこで、提案されたイオンフラックス式は、

$$J_s = J_{VM}(1 - \sigma_M) C_M + J_{VB}(1 - \sigma_B) C_B + J_{pass} + J_{act} \quad (6)$$

ここで、 J_s はイオンフラックス、 J_{VM} 、 J_{VB} はそれぞれシンプラストおよびアポプラストを通過する水フラックス、 J_{pass} 、 J_{act} は電気化学ポテンシャル勾配に対して受動的小よび能動的に移動するイオンフラックス、 C_M はシンプラスト内の平均イオン濃度、 C_B は培地のイオン濃度である。 σ_M 、 σ_B はそれぞれシンプラストとアポプラストの経路に対する反発係数である。 σ_B がほぼ 1 に近い値をとるため、培地のイオン濃度が高濃度の場合には、(6)式の右辺第 2 項が全イオンフラックスに大きな影響を与える。(5)式および(6)式は、水フラックスの増加に伴ってイオンフラックスも増加することを表している。

Katou *et al.* (1986 a, b) は、アポプラストがイオンの輸送と水の輸送の共役の場として重大な役割を担っているという考えを軸にしたカナルモデルを提唱した。Taura *et al.* (1988) は、トウモロコシをモデルとして、カナルモデルを表皮・下皮および中心柱に適用したダブル・カナルモデルを提案した。ダブル・カナルモデルを用いた計算値と実測値はよい一致を示すが、このモデルでは多数のパラメータを設定する必要があった。

花山ら (1994) は、高濃度 NaCl 培地 (50 mol m⁻³) におけるダイズの切断根系を用いて、根系切断面に作用させる吸引圧によって水フラックスを調整し、水フラックスと Na⁺、Cl⁻ フラックスの関係を調べ、各イオンフラックスと水フラックスは線形関係になることを報告した。さらに、Na⁺、Cl⁻ の蒸散流濃度係数と (5) 式における三つの係数 ω 、 σ 、 k の関係を導き出し、蒸散流濃度係

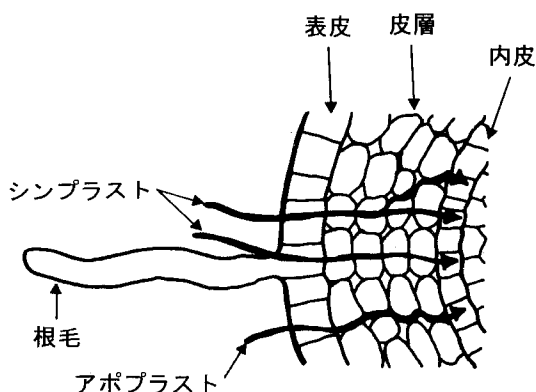


図-6

数を用いて (5) 式を変形して、イオンフラックスが水フラックスに比例することも示した。

$$J_s = \mu C \alpha J_v \quad (7)$$

ここで、 μ は Na⁺、Cl⁻ の蒸散流濃度係数である。

他方、Munns (1985) は、高濃度 NaCl 培地下のオオムギの切断根系に加圧して生じる Na⁺、Cl⁻ フラックスと水フラックスの関係について調べ、その結果を (5) 式と対比させてイオンフラックスと水フラックスの関係について検討した。実験結果は、培地の様々な NaCl 濃度に対して Na⁺、Cl⁻ フラックスと水フラックスの間に非線形の関係が生じ (図-7)、木部樹液の Na⁺ と Cl⁻ 濃度は外液の NaCl 濃度の高まりと共に高まるという変化はしなかった (表-1)。この結果から、彼は、Na⁺、Cl⁻ フラックスは水フラックスの影響を余り受けないと判断した。この結果は花山ら (1994) の結果と異なるものであり、このような差異が生じた理由については不明である。

ところで、Singh *et al.* (1977) によると、オオムギの単一根において、各部位の吸収サイトから Na⁺、Cl⁻ などを吸収させたとき、それぞれのサイトから吸収されたイオンは根基部に向かって移動する。その一方で、水は根端および根基部の両方向に移動する。これらはイオンと水の移動には相関がないことを示しており、水とイオンの関係は独立しているとした。小畑らは、「土壌や水耕培地中のイオンが根に吸収されて地上部にまで達する過程には、水の移動と深く関連する段階と互いに独立な段階とがある」と述べている (物質の輸送と貯蔵, p. 75, 1991)。また、根のイオン吸収で、根の代謝機能にあまり

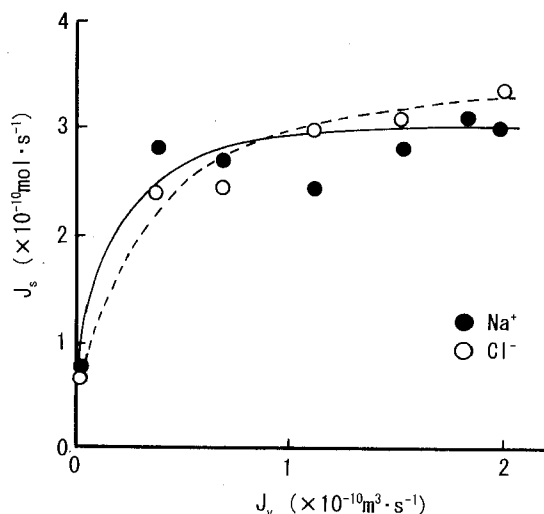


図-7

表-1

External NaCl (molm ⁻³)	Na ⁺ (molm ⁻³)	Cl ⁻ (molm ⁻³)
0	0.2±0.1	1.0±0.2
25	3.6±0.6	4.5±0.8
50	3.2±0.5	4.7±0.7
100	4.5±0.7	7.0±0.9
150	3.6±0.5	5.7±1.1
200	6.8±0.6	6.8±0.8

影響されずに吸収される Ca²⁺ や Mg²⁺ は水の吸収・移動と相関性を示すことが多いが、代謝機能に依存して吸収される K⁺ や PO₄³⁻ は水の移動との相関性は小さいといわれている (小畑ら, 1991)。

5. 今後の展望

本論では、Na⁺ を中心にして根のイオン吸収・移動機構について整理してみたが、根から地上部へのイオン移動を解明する上で、残された問題点がいくつか浮かび上がった。以下にその問題点を整理し、今後の展望を述べてみる。

まず第一に、根の各部位におけるイオン吸収は異なり、Na⁺ もまた例外ではない。一般に、単根の各部位の吸収特性を調べるとき、側根の吸収特性は考慮されていない。例えば、Lazof *et al.* (1992) は、各部位からの NO₃⁻ の吸収・移動について調べ、その結果をもとに NO₃⁻ の吸収・移動モデルを提案した。彼らの実験結果とモデルから、側根の NO₃⁻ 吸収は、根系の全 NO₃⁻ 吸収量のうち 60% を占め、NO₃⁻ の吸収・移動に大きな役割を果たしていることが明らかにされた。Glass (1989) も、過剰塩類下の側根のイオン吸収量は無視できないことを指摘している。Na⁺ についても側根のその吸収特性を調べる必要がある。

第二に、イオン吸収に関する定性的な研究においては、分子生物学の発展により様々な進展がみられる。Na⁺ 吸収機構の特に排除および移動制御機能については、様々なことが明らかにされてきており、今後もさらに細胞レベルでのこれらの機能の解明がなされていくと予想される。その一方で、Na⁺ の吸収に伴う随伴イオンの挙動についての研究は余り見受けられない。NO₃⁻ や SO₄²⁻ については、Na⁺ 吸収に対するそれらの抑制効果が確認されているが (茅野ら, 1989)、そのメカニズムは明らかにされていない。随伴イオンの吸収特性の解明は、Na⁺ の吸収のさらに詳細な把握にも貢献するものと考えられる。

第三に、イオンの吸収・移動特性をパラメータを用い

て数値で評価することは、その特性を理解する上で大事である。培地の NaCl 濃度変化と L_p の関係は、過剰塩類下の根の膜特性の一端を示すものであるが、このような条件における根の膜特性を数値で評価した研究は少なく、この研究のさらなる検討が望まれる。

第四に、根から地上部へのイオン移動と水移動の関係は、現状では十分に理解できていない。培地のイオン濃度が高濃度の場合、イオンのアポプラストを通過する輸送が多いこと (Glass, 1989) から、イオンと水の移動の相関性は高いものと考えられ、従来のモデルの物理的な解釈とも対応する。しかし、無傷植物においてはイオンと水移動の非線形性が示されており (Pitman, 1965, Salimet *et al.*, 1984)、従来のモデルではこの現象を説明できないことも明らかにされた。根から地上部へのイオン移動を、移動論的視点から解釈する上では、根の特異な膜特性の理解が重要であると推察される。

この問題を解決するための今後の研究の発展において、本節で指摘した点を明らかにすることはその一翼を担うものと思われる。

引用文献

- Bowling, D.J.F., Ansari, A.Q. (1972): Control of sodium transport in sunflower roots, *J. Exp. Bot.*, **23**: 241~246.
- Dalton, F.N., Raats, P.A.C., Gardner, W.R. (1975): Simultaneous uptake of water and solutes by plant roots, *Agron. J.*, **67**: 334~339.
- Davis, R.F., Jaworski, A.Z. (1979): Effects of ouabain and low temperature on the sodium efflux pump in excised corn roots, *Plant Physiol.*, **63**: 940~946.
- Epstein, E. (1966): Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants, *Nature (London)*, **212**: 1324~1327.
- Eshel, A., Waisel, Y. (1973): Variations in uptake of sodium and rubidium along barley roots, *Physiol. Plant.*, **28**: 557~560.
- Fiscus, E.L. (1975): The interaction between osmotic and pressure-induced water flow in plant roots, *Plant Physiol.*, **55**: 917~922.
- Glass, A.D.M. (1989): *Plant Nutrition — An introduction to current concepts* Jones and Bartlett Publishers, Inc., Boston.—, p. 111, 113.
- 花山 奨・中野政詩 (1994): 水耕下のダイズ根の Na⁺ および Cl⁻ の通過現象, *農土論* **173**: 85~92.
- 原 襄著 (1994): *植物形態学*, p. 50, 朝倉書店, 東京.

- Higinbotham, N., Etherton, B., Foster, R.J. (1967): Mineral ion contents and cell transmembrane electropotentials of pea and oat seedling tissue, *Plant Physiol.*, **42**: 37~46.
- Huang, B., Nobel, P.S. (1994): Root hydraulic conductivity and its component, with emphasis on desert succulents, *Agron. J.*, **86**: 767~774.
- Jacoby, B. (1964): Function of bean roots and stems in sodium retention, *Plant Physiol.*, **39**: 445~449.
- Joly, R.J. (1989): Effects of sodium chloride on the hydraulic conductivity of soybean root systems, *Plant Physiol.*, **91**: 1262~1265.
- Katou, K., Furumoto, M. (1986a): A mechanism of respiration-dependent water uptake in higher plants, *Protoplasma*, **130**: 80~82.
- Katou, K., Furumoto, M. (1986b): A mechanism of respiration-dependent water uptake enhanced by auxin, *Protoplasma*, **133**: 174~185.
- Läuchli, A., Wieneke, J. (1979): Studies on growth and distribution of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in soybean varieties differing in salt tolerance, *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk.*, **142**: 3~13.
- Lazof, D.B., Ruffy Jr, T.W., Redinbaugh, M.G. (1992): Localization of nitrate absorption and translocation within morphological regions of the Corn root, *Plant Physiol.*, **100**: 1251~1258.
- 間藤 徹 (1990): 農業資材多投に伴う作物栄養学的諸問題 4 カルシウム, マグネシウム, 微量要素などの過剰と生理機能, *土肥誌*, **61**(4): 417~422.
- Moritsugu, M., Shibasaka, M., Kawasaki, T. (1993): Where is the most important and efficient site for absorption and translocation of cations in excised Barley roots?, *Soil Sci. Plant Nutr.*, **39**(2): 299~307.
- Munns, R. (1985): Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in xylem sap flowing to shoots of NaCl-treated barley, *J. Exp. Bot.*, **36**: 1032~1042.
- Munns, R., Passioura, J.B. (1984): Hydraulic resistance oh plants. III. Effects of NaCl in barley and lupin, *Aust. J. Plant Physiol.*, **11**: 351~359.
- Munns, R., Termaat, A. (1986): Whole-plant responses to salinity, *Aust. J. Plant Physiol.*, **13**: 143~160.
- 小畑 仁・茅野充男他 (1991): 物質の輸送と貯蔵, 朝倉書店, 東京. p. 61~88.
- O'Leary, J.W. (1969): The effect of salinity on permeability of roots to water, *Israel J. Bot.*, **18**: 1~9.
- Person, G.A. (1967): Absorption and translocation of sodium in beans and cotton, *Plant Physiol.*, **42**: 1171~1175.
- Pitman, M.G. (1965): Transpiration and the selective uptake of potassium by barley seedlings (*Hordeum vulgare* cv. Bolivia), *Aust. J. Biol. Sci.*, **18**: 987~998.
- Pitman, M.G. (1977): Ion transport into the xylem, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **28**: 71~88.
- Rains, D.W., Epstein, E. (1967 a): Sodium absorption by barley roots: Role of the dual mechanisms of alkali cation transport, *Plant Physiol.*, **42**: 314~318.
- Rains, D.W., Epstein, E. (1967 b): Sodium absorption by barley roots: Its mediation by mechanisms 2 of alkali cation transport, *Plant Physiol.*, **42**: 319~323.
- Salim, M., Pitman, M.G. (1984): Pressure-induced water and solute flow through plant roots, *J. Exp. Bot.*, **35**(155): 869~881.
- Shalhevet, J., Maas, E.V., Hoffman, G.J., Ogata, G. (1976): Salinity and the hydraulic conductance of roots, *Physiol. Plant.*, **28**: 224~232.
- Singh, C., Jacobson, L. (1977): Polar movement of ions in barley roots, *Physiol. Plant.*, **39**: 73~78.
- 鈴木泰三・星 猛・鈴木裕一訳・Schultz, S.G. 著 (1982): 生体膜輸送の基礎, 東京化学同人, 東京. p. 74.
- 但野利秋 (1987): 植物の耐塩性, 熱帯農研集報, **59**: 1~14.
- Taura, T., Iwaikawa, Y., Furumoto, M., Katou, K. (1988): A model for radial water transport across plant roots, *Protoplasma*, **144**: 170~179.
- 茅野充男他 (1982): 植物と金属元素—その吸収と体内挙動—, 博友社, 東京. p. 105.
- 茅野充男・篠崎泰子他 (1989): 養液栽培と植物栄養, 博友社, 東京. p. 85~102.
- Tuchiya, M., Miyake, M., Naito, H. (1994): Physiological response to salinity in rice plant III. A possible mechanism for Na⁺ exclusion in rice root under NaCl-stress conditions, *Jpn. J. Crop Sci.*, **63**(2): 326~332.
- 土屋幹夫・内藤 整・江原 宏・小谷龍夫 (1992): 塩分濃度に対するイネの生理反応に関する研究 第1報 蒸散とNa⁺の吸収移行の関係, *日作紀*, **61**(1):

16~21.

山内益夫 (1989) : 稲における耐塩性の品種間差の発現機構, 土肥誌, **60** (3) : 210~219.

山内益夫・須崎静香・湧嶋俊史・藤山英保 (1989) : アズキにおける耐塩性の品種間差の発現機構, 土肥誌, **60** (4) : 325~334.

柳沢宗男訳, Bowling, D.J.F. 著 (1980) : 植物によるイ

オン吸収, 産業図書, 東京. p. 94.

Yeo, A.R., Kramer, D., Lauchli, A. (1977) : Ion distribution in salt-stressed mature zea mays roots in relation to ultrastructure and retention of sodium, *J. Exp. Bot.*, **28** : 17~29.

(受稿年月日 1995年 5月 15日)
(受理年月日 1995年 7月 4日)