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

長野 敏英*・石田 朋靖**

(* 東京農業大学総合研究所
** 山形大学農学部)

Internal Plant-water-status and Its Control (3)
The root resistance to water movement through the soybean root

Toshihide NAGANO* and Tomoyasu ISHIDA**

* NODAI Research Institute, Tokyo University of Agriculture,
Tokyo 156

** Faculty of Agriculture, Yamagata University, Turuoka 997

1. ま え が き

植物体内を水が移動する場合、水移動における根の抵抗は植物各部位の抵抗の中でも大きな割合を占めているということは広く認められている(Boyer, 1969)。しかし根の通水抵抗に関しての定量的研究は少なく、今なお不明な点が多い。既存の研究論文においても、植物全体の通水抵抗は流量(蒸散速度)に関係なく一定(Haileyら, 1973)、また流量によって変化する(Tinklin and Weatherley, 1966; Stoker and Weatherley, 1971)というように評価が定まっていなかった。また流量によって全体抵抗が変化するとする報告においても、葉中の抵抗が変化する(Boyer, 1974)、また根の抵抗が流量によって変化する(Tinklin and Weatherley, 1966; Stoker and Weatherley, 1971)と種々の結果が報告されている。根の抵抗を求める場合、van den Honert(1948)によって提唱されたオームの法則のアナロジーを使う方法が一般的である。すなわち植物全体の通水抵抗、次に葉の抵抗そして茎の抵抗を求め順次差し引き、間接的に根の通水抵抗を求めていく方法が一般にとられてきた。このような間接的測定方法では、流量による根の抵抗変化を正確に解析することは困難である。そこで本研究においては、水移動に対する根の通水抵抗を直接測定する方法について、さらに根の通水抵抗の特性について検討を行った。

本論文では水移動に対する一般的抵抗として通水抵抗

という語を用い、導管中での通水抵抗を通導抵抗、根の表面から導管までの通水抵抗を吸収抵抗とした。

2. 材料および方法

2.1 供試植物

実験には大豆(*Glycine max* Merr., c. v. Kogane daizu)を用いた。材料は水耕栽培方式により、また水耕栽培液は春日井氏液(畑作物用)を用いた。栽培は日中温度 $25 \pm 2^\circ\text{C}$ 、夜間 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、相対湿度 $70 \pm 10\%$ の自然光ファイトロン内で育成した。

2.2 根の全通水抵抗の測定

恒温水槽に大豆を移し、大豆の地上部を切除した後、Fig.1 に示す方法により根の全体抵抗の測定を行った。根が一定速度で水を吸収しているとき、根の表面から根の基部までの通水に対する根の全体抵抗はオームの法

Fig. 1 Diagram for measuring the total resistance to water movement through a root system. F_1 : flow rate at the root base detopped aerial part, ψ_{PLANT} : water potential at the root base, ψ_{OUT} : water potential of the culture solution, R_T : total root resistance.

則によって次式で表わすことができる。

$$R_T = \frac{\Psi_{\text{PLANT}} - \Psi_{\text{OUT}}}{F_1} = \frac{\Delta \Psi}{F_1} \quad (1)$$

ここで R_T は根の全体抵抗 ($\text{sec} \cdot \text{cm}^{-2}$)。 F_1 は根基部における溢泌液流量 ($\text{cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$)。 Ψ_{PLANT} は根基部における水ポテンシャル (cm_{aqua})、 Ψ_{OUT} は水耕液の水ポテンシャル (cm_{aqua}) を示す。根基部での水ポテンシャルは、 $\Psi_{\text{PLANT}} = \Psi_{\text{P,P}} + \Psi_{\text{P,O}}$ と表わすことができる。 $\Psi_{\text{P,P}}$ は圧ポテンシャルで、本実験では根基部に真空ポンプを接続し、 $0 \sim -600 \text{ cm}_{\text{aqua}}$ の範囲で人工的な $\Psi_{\text{P,P}}$ を作用させた。 $\Psi_{\text{P,O}}$ は根基部における浸出液の浸透ポテンシャルを表わし、浸透ポテンシャルの測定は氷点降下法 (ADVANCED INSTRUMENTS, INC. Models 3L) を使用して行った。

実験は次の三つのグループ A, B, C について行なった。グループ A は播種後 5 週間目の大豆 6 個体を使用し、根系温度は 20°C とした。グループ B, C は播種後 7 週間目の大豆 8 個体を使用し、根系温度は $2 \sim 30^\circ\text{C}$ の間で変化させ実験を行った。供試体は自然光ファイトトロンから恒温水槽に移し、約 10 時間後に供試体の地上部を切除し Fig. 1 に示す方式により根系の全体抵抗を測定した。

2.3 根の通導抵抗の測定

導管中の通導抵抗の測定は Fig. 2 に示す方法によって行った (Emerson, 1954)。

通導抵抗の測定は 1 次根を使用した。導管が未発達と思われる根の先端部は取り除き、また水は根の先端部から根基部の方向に流れるように測定装置にセットした。測定装置は蒸発および根の乾燥収縮を防ぐために気密状態とし、またセットに際しては根の断面が空气中に触れることのないよう水中で操作を行った。

根の単位長あたりの通導抵抗 $R_{\text{CON}} (\text{sec} \cdot \text{cm}^{-2})$ は次式から求めた。

$$R_{\text{CON}} = \frac{H}{F_2 \cdot L} \quad (2)$$

ここで H は圧ポテンシャル差 (cm_{aqua})、 L は試料長 (cm)、 F_2 は流量 ($\text{cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$)。

Fig. 2 Diagram for measuring the conductive resistance of root vessels.

R_{CON} : the conductive resistance of root vessels, L : root length, F_2 : flow rate.

測定は恒温室 (20°C) で行った。

2.4 水の流れに対する根のアナロジーモデル

根の表面から根基部までの水の流れは簡単なアナロジーモデルを組み立てて取り扱った。モデルは 1 次根が N_1 本、それぞれの 1 次根に N_2 本の 2 次根が、さらに各 2 次根に 2 次根の吸収抵抗が結合しているものと考えた。ただし 2 次根より高次の根は 2 次根として取り扱った。ここで簡単のために、吸収抵抗は 2 次根についてのみ考慮し、さらに 1 次根の中央部に 2 次根が、2 次根の中央部に 2 次根の吸収抵抗が結合しているモデルとすると、根の全体抵抗 (R_T) はモデルから次式によって表わすことができる。

$$R_T = \frac{1}{N_1} \left[\frac{r_{ab}}{N_2 \cdot L_2} + \frac{L_2}{2} \cdot \frac{r_{con2}}{N_2} + \frac{L_1}{2} \cdot r_{con1} \right] \quad (3)$$

ここで N_1 は 1 次根の本数、 N_2 は 1 本の 1 次根に結合している 2 次根の本数、 L_1 、 L_2 は 1 次根、2 次根の 1 本の平均長さ (cm)、 r_{ab} は 2 次根の単位長当りの吸収抵抗 ($\text{sec} \cdot \text{cm}^{-1}$)、 r_{con1} 、 r_{con2} は 1 次根、2 次根の単位長当りの通導抵抗 ($\text{sec} \cdot \text{cm}^{-2}$) を示す。

3. 結 果

3.1 根の全体抵抗

実験結果を Fig. 3 に示す。グループ A, B, C とともに根の全体抵抗は流量 (F_1) が増大するにつれて小さくなり、ある一定値に漸近する。グループ A の全体抵抗はグループ B, C のそれに比べて大きな値を示している。これは供試体の根の長さ、根の直径そして 1 次根・2 次根の本数等の形態相違によって生じている。

Fig. 3 Relation between the total resistance of a soybean root and flow rate (F_1) at the detached root.

3.2 根の通導抵抗

根の導管中を流れた積算流量の経時変化を Fig.4 に示す。図からも分るように根の直径が大きくなるにつれて流量は多くなる。しかし測定開始後 10~20 時間で流量が減少してくる傾向がみられる。流量が減少した時点で、供試 1 次根の切口を再度切りなおし実験を再開すると流量は再び増大する。測定時間が長時間にわたる場合、根の切断面になんらかの通水障害が生じるものと思われる。したがって、導管中の通導抵抗の解析は測定開始後 10 時間までのデータについて行った。

通導抵抗を測定した後、各試料とも 4 個所で根の断面切片を作成し、顕微鏡撮影によって根の直径と導管直径の測定を行った。根の通導組織は数本の平行した導管束から成り立っている。導管中の水の流れを Poiseuille の流れと仮定すれば、 n 本の導管束から成り立っている根の通水量(F_2)は次式によって表わすことができる。

$$F_2 = \frac{\pi \cdot H}{128 \eta \cdot L} \sum_{i=1}^n D_i^4 \quad (4)$$

ここで η は水の粘性係数、 L は試料の長さ、 H は圧ポテンシャル差、 D_i は i 番目の導管直径。

したがって n 本の導管束は 1 本の等価導管直径(D_E)として次式によって定義することができる。

$$D_E = \sqrt[4]{\sum_{i=1}^n D_i^4} \quad (5)$$

根の直径と等価導管直径との間の関係を Fig.5 に示す。図から根の直径と等価導管直径との間には直線関係があることを示している。

根の直径(長さ方向の平均直径) D_R と(2)式から求めた根の通導抵抗との間の関係を Fig.6 に示す。根の直径と通導抵抗との間には、 $D_R^{-4} \propto R_{con}$ の関係がある。これらのことは根の導管中の流れは Poiseuille の流れとして取り扱えることを示している。

Fig. 4 Changes in integrating flow through root vessels. Letters in figure indicated the average diameter of root.

A: 1.2mm, B: 1.0mm, C: 0.65mm, D: 0.71mm.

Fig. 5 Relation between the root diameter and equivalent diameter of root vessels in the root cross section.

Fig. 6 Relation between the root diameter and the conductive resistance.

3.3 根の各部位の通水抵抗

根の全体抵抗そして通導抵抗の測定結果をもとに、(3)式を使って根の各部位の抵抗値を求めた。

全体抵抗は根基部での流量の大きさによって変化するが、流量 $1.0 \times 10^{-4} \text{ cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ における全体抵抗値を使用して各部位の抵抗値を求めた。その結果を Table 1 に示す。グループ A, B, C ともに吸収抵抗(r_{ab})は根の全体抵抗の 80~85%, 2 次根の通導抵抗(r_{con2})は 1~3%, 1 次根の通導抵抗(r_{con1})は 13~15% の割合を占めている。

4. 考 察

水の流れに対する根系抵抗を、直接的方法によって測定し、簡単な根のモデルを使って根の各部位の抵抗を求めることができた。その結果、1 次根の通導抵抗は根の全体抵抗の 13~15%, 2 次根のそれは 1~3% の割合を占めていることが明らかとなった。根の通水抵抗につい

Table 1 Root form of experimental groups and the root resistance of each part to water movement.

Group	Root Length		Total R. of Root R_T (s/cm^2)	Absorptive R.		Conductive R. of Secondary Root		Conductive R. of Primary Root	
	Primary (m)	Secondary (m)		Total R_{ab} (s/cm^2)	Unit Length r_{ab} (s/cm)	Total R_{con2} (s/cm^2)	Unit Length r_{con2} (s/cm^2)	Total R_{con1} (s/cm^2)	Unit Length r_{con1} (s/cm^2)
A	6 ($\phi=0.55mm$)	42 ($\phi=0.17mm$)	14.5×10^6	11.79×10^6	4.95×10^{10}	0.47×10^6	32.68×10^7	2.23×10^6	0.29×10^7
B	16 ($\phi=0.71mm$)	150 ($\phi=0.25mm$)	4.0×10^6	3.42×10^6	5.17×10^{10}	0.04×10^6	6.99×10^7	0.54×10^6	0.11×10^7
C	16 ($\phi=0.74mm$)	150 ($\phi=0.26mm$)	4.0×10^6	3.51×10^6	5.30×10^{10}	0.04×10^6	5.97×10^7	0.45×10^6	0.09×10^7

ϕ : the average of root diameter.

ては、従来通導抵抗が無視し得る(Bussherら, 1978)と、無視し得ない(So, 1979)とする見解に分かれている。ここでは直接的な測定から通導抵抗が無視し得ないことが明らかとなった。また1次根の全通導抵抗は2次根の全通導抵抗の5~10倍の大きさになっている。これはTable 1からも分るように、1次根の単位長当りの通導抵抗は小さいが、1次根の本数が少なく、また各1次根の長さが2次根に比べて長いためにこのような結果になっている。これは1次根の本数および長さといった根系形態が根の全体抵抗に大きく影響していることを示している。

導管中の水の流れはFig.5, Fig.6に示すように近似的にPoiseuilleの流れとして取り扱うことができる。(2)式から求めた根の導管中の通導抵抗は、(5)式で求めた根の等価導管直径をPoiseuilleの式に代入して求めた通導抵抗に比べて約6倍の大きさになった。これは導管断面が円でなく、また根の直径も根の先端から根基部にかけて一定でないこと、さらに導管直径および本数もこれに従い変化し、個々の導管直径の変化の仕方が一様でないという原因(石田, 1984)によって、測定から求めた根の通導抵抗が理論値に比べて大きな値になったものと考えられる。

Fig.3でみられるように、根の全体抵抗は流量(F_1)が増大するにつれて減少する。これは植物中を流れる際の根の通水抵抗は一定ではなく蒸散速度の大きさによって変化するというTinklin and Weatherley(1966), Stoker and Weatherley(1971)らの報告と一致する。導管中の水の流れがPoiseuilleの流れとして取り扱うことができるとすれば、(2)式および(4)式から通導抵抗に影響を及ぼす要因は温度による水の粘性係数の変化だけである。グループAの実験は根系温度一定(20℃)とし

て行った。したがって1次根, 2次根の導管中の通導抵抗は流量(F_1)に関係なく一定とみなすことができる。したがって、根の全体抵抗が流量の増大につれて減少するのは、根の吸収抵抗が流量の増大につれて減少するためと考えられるが、ここではその原因を明らかにするまでには至らなかった。本実験結果の再現性であるが、根系形態がほぼ等しいグループB, Cの結果を比較しても分るように良好な一致をみている。さらに根の全体抵抗測定において作用させた圧ポテンシャル($\Psi_{p,p.}$)は0~ $-600 \text{ cm}_{\text{aqua}}$ の範囲であった。この設定条件により根基部での流量(F_1)は $0.1 \times 10^{-4} \sim 2.0 \times 10^{-4} \text{ cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$ であり、この流量は正常に生育している大豆の吸水速度(蒸散速度)に比べて1/10~1/40とかなり小さな流量条件下での測定結果である。したがって今後の研究課題としては、正常に生育している植物の吸水速度まで流量(F_1)を上昇させた場合、根の全体抵抗はどうなるのか、各種地下環境条件下における根の通水抵抗の変化、さらに植物種および生育段階等による抵抗値の変化等について研究を進めていく予定である。

5. ま と め

根の表面から根基部までの水移動における通水抵抗の測定を行った。根系の通水抵抗を①2次根の表面から導管までの吸収抵抗, ②2次根の導管中の通導抵抗, ③1次根の導管中の通導抵抗と三つの部位に分離して取り扱った。大豆を使って根の全体抵抗と導管中の通導抵抗の測定を行い、各部位の通水抵抗を求めた。その結果、根の全体抵抗は流量($\approx$ 蒸散速度)によって変化し、流量が増大するにつれて通水抵抗は減少し、定常値に漸近していくことが明らかとなった。この定常値となった根の全体抵抗を使って、各部位の抵抗を求めると、吸収抵抗は

根の全体抵抗の80～85%，2次根の通導抵抗が1～3%，1次根の通導抵抗は13～15%の割合を占めていることが分った。

謝 辞

本研究の一部は文部省科学研究費の補助を受けて行われたものである。また実験を進めるにあたり根の切片作成および導管の同定等に懇切な御指導をいただいた東京大学農学部山崎耕宇教授、森田茂紀助手に厚く謝意を表する。

なお本研究は東京大学農学部生物環境システムセンターを使用して行った。関係各位に感謝する次第である。

引用文献

- 1) Boyer, J. S., 1969: Free-energy transfer in plants. *Science*, **163**, 1219–1220.
- 2) Boyer, J. S., 1971: Resistances to water transport in soybean, bean, and sunflower. *Crop Sci.*, **11**, 403–407.
- 3) Boyer, J. S., 1974: Water transport in plant: Mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta*, **117**, 187–207.
- 4) Bussher, W. J., and Fritton, D. D., 1978: Simulated flow through the root xylem. *Soil Sci.*, **125**, 1–6.
- 5) Emerson, W. W., 1954: Water conduction by severed grass roots. *J. Agric. Sci. Camb.*, **45**, 241–245.
- 6) Hailey, J. L., Hiler, E. A., Jordan, W. R., and C. H. M. van Bavel, 1973: Resistance to water flow in *Vigna sinensis* L. (Endl.) at high rates of transpiration. *Crop Sci.*, **13**, 264–267.
- 7) 石田朋靖, 1984: 土壌-植物系における水分移動に関する研究, 東京大学博士論文, V-28–V-33.
- 8) Janes, B. E., 1970: Effect of carbon dioxide, osmotic potential of nutrient solution, and light intensity on transpiration and resistance to flow of water in pepper plant. *Plant Physiol.*, **45**, 95–103.
- 9) So, H. B., 1979: Water potential gradients and resistance of a soil-root system measured with the root and soil psychrometer. In The soil-root interface. Harley, J. L. and Russel, R. S. ed., Academic Press, London and New York. 99–113.
- 10) Stoker, R. and Weatherley, P. E., 1971: The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. *New Phytol.*, **70**, 547–554.
- 11) Tinklin, R. and Weatherley, P. E., 1966: On the relationship between transpiration rate and leaf water potential. *New Phytol.*, **65**, 509–517.

Summary

The purpose of this investigation was to estimate the root resistance to water movement. The resistance to water movement through a soybean root system was measured. Root resistance is divided into three parts, that is, the absorptive and conductive resistance of secondary roots and the conductive resistance of primary roots.

The total root resistance and the conductive resistance of a soybean root system was measured. The resistances of each part were calculated using a simple model of a roots system.

The results are summarized as follows:

- 1) The total root resistance was not initially constant but decreased to a constant value as the water absorptive rate from the roots increased.
- 2) When the total root resistance became a constant, the absorptive resistance constitutes 80–85% of the total value, while the conductive resistance of secondary roots 1–3% and that of primary roots 13–15%.
- 3) The water flow through root vessels could be considered as a Poiseuille's flow. In this study, the experimental value of the conductive resistance through root vessels was six times as large as the theoretical value obtained by Poiseuille's equation.