植物体内の水分状態とその制御に関する研究 (4)

——種々の根の通水抵抗について——

長野 敏英・石田 朋靖*・森田 茂紀**

東京農業大学総合研究所・*宇都宮大学農学部・**東京大学農学部

Internal Plant-Water-Status and Its Control (4)

——Resistances to Water Flow through Some Root Systems——

Toshihide NAGANO, Tomoyasu ISHIDA* and Sigeki MORITA**

*NODAI Research Institute, Tokyo University of Agriculture,
Setagaya-ku, Tokyo 156, Japan***Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, Utsunomiya 321, Japan****Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan*

The purpose of this investigation was to estimate the root resistances to water movement. The total root resistances and the root conductive resistances were measured using the pressure chamber method and the siphon method, respectively. The absorptive resistances were calculated from the measured resistances assuming a simple model of a root system. The results are summarized as follows. 1) The total root resistance changes with the flow rate from the root base. The result suggests that the resistance changes with the transpiration rate. The resistance decreases as the water absorptive rate from the root increases and converges to a constant value. 2) When the total root resistance becomes a constant, the absorptive resistance of sunflower occupies 82% of the total resistance, while the conductive resistance of third root 1% and that of secondary root 18%. The absorptive resistance of corn, however, accounts for 99% of the total resistance. 3) The water flow through root vessels can be considered as a Hagen-Poiseuille's flow. The value of the conductive resistance through root vessels of corn is almost equal to the theoretical value obtained by Hagen-Poiseuille's equation. However, as for sunflower, wheat and soybean, the value is 3.5 to 5 times as large as the theoretical value.

(Received May 10, 1993)

1993年5月10日受付

緒 言

植物体内の水分状態は各種生理作用に大きく関係している。植物体内の水分状態を正確に把握するためには、土壌から根への水移動と吸水、植物体内での水移動、植物から大気への水移動を知る必要がある。土壌-植物-大気への受動的な水移動は、駆動力としての水ポテンシャル差あるいは水蒸気圧差と水移動の抵抗によって決定される。これら水移動系の物性値である抵抗を求めることはきわめて重要な研究課題である。植物体内の水移動に

ついては、気孔および根が主要な抵抗部位と考えられている¹⁾。しかし、根の通水抵抗についての定量的研究は少なく、重要な分野にもかかわらずいまだ不明な点が多い。この研究の遅れのひとつの原因としては、根系部位の生理作用・形態の測定が地上部に比べて困難なことにある。

根系の通水抵抗の測定は、植物全体の通水抵抗、次に葉・茎の抵抗を求め、全体の通水抵抗からこれらの値を差し引き、間接的に根の通水抵抗を求める方法がとられていることが多い。

しかし、このような間接的な測定方法では、根系の水

Fig. 1 Schematic diagram of the pressure chamber method for measuring the total resistance to water movement through a root system.

P_1 is the inside pressure of the chamber.

移動に関する通水抵抗の特性を正確に解析することは困難である。直接的に根の通水抵抗を測定する方法としては、根に駆動力を与える方法の違いから、吸引法²⁾、圧チェンバー法³⁾、圧プローブ法⁴⁾などが試みられている。しかし、こうした測定でも、植物の測定事例が限られているうえに、さらに、根本的に成因の異なる、根の表面から導管までの抵抗と導管中での抵抗との成分を分離して測定した例²⁾は多くない。

そこで、本研究では、前報²⁾で筆者らが大豆根を使って行った結果に引き続き、圧チェンバー法とサイフォン法を用いて、いくつかの植物を対象に、根系の通水抵抗の2成分を分離して測定した。なお根系の全体通水抵抗は、3次根の表面から導管までの透過抵抗、3次根および2次根の導管中での通導抵抗の各成分の和から成り立っているとして取り扱った。

実験材料および方法

1. 実験材料

実験にはヒマワリ (*Helianthus annuus* L. cv. ロシアヒマワリ)、トウモロコシ (*Zea mays* L. cv. パイオニア3352) およびコムギ (*Triticum aestivum* L. cv. ハルニタカ) を用いた。実験材料は水耕栽培方式により、培養液として大塚1号・2号の標準1倍液を用い、栽培は人工気象室 (日中気温 25°C, 夜間 20°C, 相対湿度 70%) を使用した。ヒマワリは発芽後4週間、トウモロコシ・コムギは発芽後6週間の植物を用い、通水抵抗の測定は20°Cの恒温室内で行った。

2. 根系の全体通水抵抗の測定

根系の全体通水抵抗の測定は Fig. 1 に示す圧チェンバー法を用いた。Fig. 1 に示すように根基部で切断した供試体の切り口は肉厚ゴム管で圧チェンバーの外部すなわち大気へと連絡している。したがって、根系の全体通

水抵抗はチェンバー内を種々の一定圧力に加圧し、そのさいの根基部からの流量を定常状態で測定することによって求められる。

根系の全体通水抵抗 R_t ($\text{sec} \cdot \text{cm}^{-2}$) は次式で表すことができる。

$$R_t = \Delta P / Q_t \quad (1)$$

ここで、 ΔP はチェンバー内外の圧力差 ($\text{cm}_{\text{H}_2\text{O}}$)、 Q_t は根基部からの流量 ($\text{cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$) である。チェンバー内外の圧力差 ΔP はコンプレッサーを用いて 0~0.4 MPa の範囲で使用した。

3. 根の通導抵抗の測定

通導抵抗の測定は主根 (一次根) から形成された2次根 (1次側根) を用いて行った。測定には Fig. 2 に示

Fig. 2 Schematic diagram of the siphon method for measuring the conductive resistance of root xylem.

H is the differential pressure between water heads.

すサイフォン法^{2,3)}を用いた。根系から2次根を切り出し、導管が未発達と思われる根の先端間分は切除し、水が根の先端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。

根の単位通導抵抗 $r_{\text{con}}(\text{sec} \cdot \text{cm}^{-3})$ は次式から求められる。

$$r_{\text{con}} = H / (Q_x \cdot L) \quad (2)$$

ただし、 H は水ポテンシャル差 (cm_{aqua})、 Q_x は根を通しての流量 ($\text{cm}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$)、 L は供試2次根の長さ (cm) である。

4. 根の形状に関する測定

全体抵抗の測定に用いた根長はルートスキャナー (HAWKER DE HAVILLAND VICTORIA LIMITED) を用いて測定した⁹⁾。また、根系における2次根の本数と長さ、2次根から形成された3次根 (2次側根) の本数と長さは直接測定した。通導抵抗を測定した2次根については、3カ所で横断徒手切片を作製し、クリスタルバイオレットで染色し顕微鏡撮影を行い、この写真上で根径と導管径の測定を行った。

結果および考察

1. 根の全体通水抵抗について

蒸散速度にともなう植物体内の通水抵抗の変化については種々の説が報告されている。植物の全体通水抵抗は流量 (蒸散速度) に関係なく一定⁷⁾、また流量によって変化する^{8,9)} と評価が定まっていない。また流量によって変化するとする報告においても、葉中の抵抗が変化する¹⁰⁾、また根の抵抗が流量によって変化する^{8,9)} とさま

ざまな説が報告されている。

本実験において得られた根系の全体通水抵抗と流量の関係を Fig. 3 に示す。Fig. 3 からわかるようにトウモロコシの全体通水抵抗は小流量時において変化し、ある流量以上になると一定値になるという結果が得られた。こうした結果は著者らによる大豆の結果³⁾ と一致していた。全体通水抵抗がほぼ一定値となる流量、すなわち $2 \times 10^{-3} \text{ cm}^3/\text{sec}$ の値で葉からの蒸散速度を推定してみると、トウモロコシでは $0.23 \text{ g/dm}^2/\text{hr}$ 、ヒマワリでは $0.34 \text{ g/dm}^2/\text{hr}$ となる。種々の植物の蒸散速度の測定例をみると、日射量・風速・土壌水分等の条件によって異なるが、日中では $0.5 \sim 2.5 \text{ g/dm}^2/\text{hr}$ といわれている^{11,12)}。したがって、この結果はヒマワリ・トウモロコシに限らず、他の植物も通常の蒸散作用を行っている場合には、根系の全体抵抗は一定とみなしうることを示唆している。

2. 根の通導抵抗について

2.1 根径と導管径

根の横断面写真の一例を Fig. 4, Fig. 5 に示す。導管の同定は、細胞の形、大きさ、位置、配列、細胞壁の肥厚等から総合的に判断して行った。なお細胞壁の2次肥厚が生じていない場合には、その導管は十分に成熟しておらず、まだ通導機能を果たしていないものと判断し測定からは除外した。

根の通導組織は、写真からもわかるように直径 $d_1, d_2, \dots, d_n$ の複数本の導管束から成り立っている。さらに1本の根をとっても根の先端から根基部に向かって導管本数およびその導管径は変化してくる。そこで導管は円管とし、導管中の水の流れは層流で Hagen-Poiseuille の法則により流れていると仮定して解析を行った。すると、ある根の断面で n 本の導管径 ($\phi_1, \phi_2, \phi_3, \dots, \phi_n$) をもった導管束は、次式を用いて1本の等価導管径 (d_e) に変換できる。

$$d_e = (\sum \phi_n^4)^{1/4} \quad (3)$$

つぎに、ある1本の根を長さ方向に n 等分し、各等価導管直径 ($d_{e1}, d_{e2}, d_{e3}, \dots, d_{en}$) をもった n 個の根が長さ方向に直列につながっていると考えると、1本の根の等価導管径 (D_e) は次式で与えられる。

$$D_e = (n / \sum d_{en}^4)^{1/4} \quad (4)$$

4種類の植物の根について、導管の長径と短径の相乗平均から導管径を求め、(3)式を用いて各根断面の等価導管径を求めた。根の直径と等価導管径の関係を Fig. 6 に示す。根の直径と等価導管径の関係は、多少のばらつきはあるが同一直線で回帰することができ、根の直径から等価導管径が推定しうることを示している。

Fig. 3 The relationship between total resistance of the root system (R_t) and flow rate from the detopped root (Q_t).

Fig. 4 Cross sectional photographs of secondary roots of sunflower. Markers "*" indicate vessels of the roots. (a) A basal part of the secondary root; root diameter 1.07 mm, equivalent diameter of xylem 0.160 mm. (b) A top part of the secondary root; root diameter 0.90 mm, equivalent diameter of xylem 0.106 mm.

Fig. 5 Cross sectional photographs of secondary roots of corn. Markers "*" indicate vessels of the roots. (a) A basal part of the secondary root; root diameter 1.35 mm, equivalent diameter of xylem 0.152 mm. (b) A top part of the secondary root; root diameter 1.18 mm, equivalent diameter of xylem 0.167 mm.

Fig. 6 The relationship between a root diameter and the equivalent diameter of the root vessels in the root cross section. The solid line shows the regression line.

Fig. 7 The relationship between the equivalent diameter of the root vessels and the conductive resistance.

2.2 根の通導抵抗

サイフォン法で求めた根の単位長さ当たりの通導抵抗と(4)式から求めた等価導管径の関係をFig. 7に示す。Fig. 7中の実線はHagen-Poiseuilleの法則から求めた円管の通導抵抗を示す。図からもわかるように単位通導抵抗は等価導管径の -4 乗に比例し、導管中の水の流れはHagen-Poiseuilleの円管流れに近いものとして取り扱えることを示している。根の通導抵抗は植物の種類によって異なり、トウモロコシではHagen-Poiseuille則の理論値とほぼ同じ値であるが、ヒマワリ・コムギ・大豆²⁾の実測値は理論値にくらべて3.5~5倍の大きさになっている。ヒマワリ・コムギ・大豆²⁾の通導抵抗は理論値にくらべてかなり大きな値となっている。これは導

管断面が円管でない、導管の本数が必ずしも軸方向で同じでない、すなわち根の導管が必ずしも上端から下端まで繋がっていないこと等に起因しているものと考えられる。トウモロコシの導管はFig. 5からもわかるように非常に整然と発達して、断面間で導管本数にほとんど差がみられず、その結果、理論値と同等な通導抵抗値となるものと思われる。

3. 根の透過抵抗

根の表面から根基部までの水の流れをモデル化²⁾し、実験で求めた全体抵抗と通導抵抗から透過抵抗を求めた。根系は主根から形成された2次根と3次根からなり、各根の形態は同一とし、長さ L_2 の2次根が N_2 本、それぞれの2次根に長さ L_3 の N_3 本の3次根が連結しているモデルとした。また2次根の表面からは吸水が生じないとし、それぞれの2次根の中央($L_2/2$)に、半分の長さ($L_3/2$)の3次根(N_3 本)が接続している。すなわち2次根、3次根の通導抵抗はそれぞれの長さの半分と仮定した。

全体抵抗 R_t は透過抵抗、3次根、2次根の通導抵抗の値の総和として次式で表される。

$$R_t = \frac{1}{N_2} \left(\frac{r_{ab}}{L_3 \cdot N_3} + \frac{L_3 \cdot r_{con3}}{2 \cdot N_3} + \frac{L_2 \cdot r_{con2}}{2} \right) \quad (5)$$

全体抵抗(R_t)、通導抵抗(r_{con2} , r_{con3})、および実験に用いた根系形態の諸数値をTable 1に示すが、これらの値を(5)式に代入して透過抵抗(r_{ab})を求めた。

4. 根系各部位の通水抵抗

実験および根モデルから求めた根系各部位の通水抵抗をTable 2に示す。全体抵抗のなかで全透過抵抗、全通導抵抗の占める割合は植物によって異なっている。ヒマワリの全透過抵抗(R_{ab})は82%、3次根の全通導抵抗(R_{con3})は1%未満、2次根の全通導抵抗(R_{con2})は18%を占めている。このように、全通導抵抗(R_{con})は全体抵抗の20%前後を占めており、根系の水移動を取り扱う場合、無視できない大きさである。しかし、トウモロコシの全透過抵抗は全体抵抗の99%と非常に大きく、全通導抵抗は1%である。したがって、トウモロコシでは根系の通導抵抗を無視しうること示している。従来、根系の通水抵抗のなかで通導抵抗は無視しう¹³⁾、無視しえない¹⁴⁾とする見解に分かれている。しかし、ここで得られた結果は、植物の種によって通水抵抗の依存度は異なってくることを示している。

全体抵抗のなかで全通導抵抗の占める割合がヒマワリとトウモロコシの間で大きく異なっている。これは根の通導抵抗および根系の形態的な差によって生じているものと考えられる。ヒマワリの2次根の全通導抵抗は3次

Table 1 The forms of the root model assumed for analysis of root resistance to water movement.

	Sunflower	Corn
Total root length (L)	342 m	270 m
Secondary root		
The number of the secondary roots (N_2)	48	30
Length of a piece of the root (L_2)	46.0 cm	36.8 cm
Diameter of the root	0.102 cm	0.120 cm
Diameter of the equivalent vessel	0.012 cm	0.014 cm
Third root		
The number of the roots per a piece of the secondary root (N_3)	237	177
Length of a piece of the root (L_3)	2.8 cm	5.2 cm
Diameter of the root	0.030 cm	0.055 cm
Diameter of the equivalent vessel	0.003 cm	0.006 cm
Total leaves area	2300 cm ²	3200 cm ²

Table 2 Root resistances to water movement for each part of the root system indicated in Table 1.

	Sunflower	Corn
Total resistance of the root system (R_t , sec/cm ²)	2.0×10^5	5.5×10^5
Absorptive resistance		
Total resistance (R_{ab} , sec/cm ²)	1.631×10^5	5.434×10^5
Resistance per unit length (r_{ab} , sec/cm)	0.520×10^{10}	1.500×10^{10}
Conductive resistance		
Secondary root		
Total resistance (R_{con2} , sec/cm ²)	0.356×10^5	0.065×10^5
Resistance per unit length (r_{con2} , sec/cm ³)	0.743×10^5	0.106×10^5
Third root		
Total resistance (R_{con3} , sec/cm ²)	0.013×10^5	0.001×10^5
Resistance per unit length (r_{con3} , sec/cm ³)	1.070×10^7	2.286×10^5

根の全通導抵抗の30倍、トウモロコシでは60倍の大きさになっている。3次根については、導管径が小さいために単位通導抵抗は大きくなるが、通導距離が短く本数も多いことから全通導抵抗は小さくなる。いっぽう2次根については、単位通導抵抗が小さくなるものの本数が少なく、通導距離も長いので、通導抵抗は大きくなる。したがって、2次根・3次根の本数および長さといった根系形態が、各抵抗成分の寄与率に大きな影響を与えることを示している。

今回の実験では根系温度が20°C一定の条件下で測定を行った。しかし実際の栽培において根系温度は常時変化している。したがって、これら根系温度が通水抵抗に及ぼす影響について今後研究を進めていく必要がある。

摘 要

根系における通水抵抗について測定を行った。測定方法は圧チェンバー法、サイフォン法を用いた。根系の通水抵抗は(1)3次根の根の表面から導管までの透過抵抗、(2)3次根の導管中を水が流れるさいに受ける通導抵抗、(3)2次根の通導抵抗、と三つの部分に分離して検討を行った。根の全体通水抵抗は流量が増大するにつれて減少し、ある流量以上になると一定値になる。導管中の流れはHagen-Poiseuille則の円管流れに類似しており、通導抵抗は等価導管径の-4乗に比例する。トウモロコシの通導抵抗はHagen-Poiseuille則を用いて計算した理論値とほぼ等しい。しかしヒマワリ、コムギで

は、既報の大豆の例²⁾と同じく理論値にくらべて3.5～5倍の値になった。簡単な根系モデルを用いて、根系各部位の通水抵抗を求めた。根系の全通水抵抗のなかで、2次根と3次根を合わせた全通導抵抗は、ヒマワリでは19%、トウモロコシでは1%、根の表面から導管までの全透過抵抗がヒマワリでは81%、トウモロコシでは99%を占めていることがわかった。

圧チェンバー法・サイホン法は根系の通水抵抗の測定方法として非常に有効な手段であることが明らかになった。とくに全体抵抗を測定する場合、圧チェンバー法ではチェンバー内外すなわち根の表面と根基部との間で1 MPa 前後の大きな圧力差を与えることができる。したがって、植物が通常の蒸散活動を行っている根の吸水条件下で実験が可能である。

本研究をすすめるにあたり、東京大学農学部 山崎耕宇教授（現 東京農業大学教授）からは貴重なご助言、根の導管の同定等に懇切なご指導をいただいた。ここに記して感謝の意を表する。また実験にご協力をいただいた山形大学 農学部 俵谷圭太郎 助手、若松克子氏（現：日本 IBM）、東京農業大学 山本寛子氏に厚く謝意を表する。

文 献

- 1) BOYER, J. S. 1969. Free-energy transfer in plants. *Science* **163**: 1219-1220.
- 2) 長野敏英・石田朋靖. 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.
- 3) MUNNS, R. and J. B. PASSIOURA. 1984. Hydraulic resistance of plants III. *Aust. J. Plant Physiol.* **11**: 351-359.
- 4) STEUDLE, E., R. OREN, and E.-D. SCHULZE. 1987. Water transport in maize roots: Measurement of hydraulic conductivity, solute permeability, and of reflection coefficients of excised roots using the root pressure probe. *Plant Physiol.* **84**: 1220-1232.
- 5) EMERSON, W. W. 1954. Water conduction by severed grass roots. *J. Agr. Sci.* **45**: 241-245.
- 6) 長野敏英・原 道宏. 1988. 根長測定への画像処理の応用. *農業気象* **44**: 1-6.
- 7) HAILEY, J. L., E. A. HILER, W. R. JORDAN, 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.
- 8) TINKLIN, R. and P. E. WEATHERLEY. 1966. On the relationship between transpiration rate and leaf water potential. *New Phytol.* **65**: 509-517.
- 9) STOKER, R. and P. E. WEATHERLEY. 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.
- 10) BOYER, J. S. 1974. Water transport in plant: Mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta* **117**: 187-207.
- 11) 石原 邦. 1981. 水分蒸散機構. 「水とイオン」(熊沢喜久雄編) 98-107, 朝倉書店, 東京.
- 12) KRAMER, P. J. 1969. "Plant and Soil Water Relationships" 330-334, McGraw-Hill, New York.
- 13) BUSSHER, W. J. and D. D. FRITTON. 1978. Simulated flow through the root xylem. *Soil Sci.* **125**: 1-6.
- 14) 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" (Ed. by Harley, J. L. and R. S. Ruseel) 99-113, Academic Press, London and New York.