

能動的水輸送と根出液

名古屋大学教養部 加藤 潔

根出液と水ボテンシャル

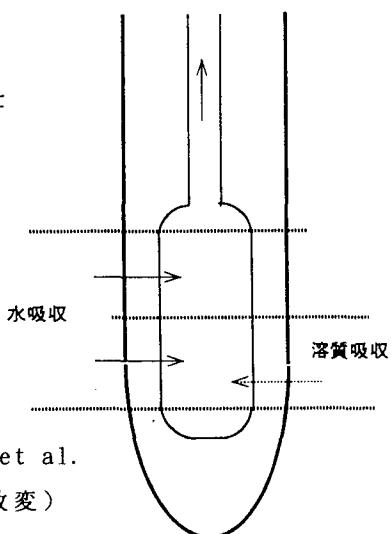
地上部を切除した植物の根出液の速度は、根の外液の浸透濃度の変化に対して敏感で、浸透計の様に変化する。しかし、等浸透条件下の出液とその代謝依存性故に根を単純な浸透計に擬することは出来ない。また出液は根を長時間蒸留水中に浸すと止まる。一方、出液速度は根外液と導管との間の静水圧差によっても変わるが、圧差に対してその変化は非線形となる。

根出液に水の能動輸送が関与するか否かについては、周知のような長い論争の歴史がある。ここで「水の能動輸送」とは、水ボテンシャル ($\Psi = P - RTC$) で水のモル体積当たりの自由エネルギー) の勾配に逆らう水輸送であり、当然のことながら外部から自由エネルギーの供給を受ける。その際に、水の輸送とエネルギー代謝が分子レベルで直接共役するか否かは、全く問題ではない。水輸送の駆動力は熱力学的に定義された水ボテンシャルから導かれるが、溶質と違って溶媒である水の輸送についてはボテンシャルの勾配 ($-grad \Psi$) が即駆動力とはなり得ず、輸送方向も一義的に決める点には注意を要する。浸透ボテンシャル ($-RTC$) に起因する水ボテンシャル落差を水の体積流の駆動力として取り出すには、半透膜の介在を必要とする。生体系における水輸送を考える際、このことは厄介ではあるがそれ故面白い点でもある。

Pfeffer が予測したように原形質膜は半透性を示す。そればかりか、細胞や細胞内小器官は半透性の生体膜が高度に組織化された囊状体と言うことすら可能である。生体膜の半透性は、基底膜である脂質二重膜の特性により水を良く透過させるが、溶質は透過させない特徴をもつ。このことは、溶質の能動輸送と同じ様式の水の能動輸送が、細胞においてはエネルギー論的に成り立ちはえないことを意味する。非浸透性根出液といえども本質においては浸透でしかありえないのだろうか。しかし、根が器官全体としてエネルギー代謝に

図 1
根出液と
active
volume

(Arisz et al.
1951 改変)



依存しポテンシャル勾配に逆う水吸収をすることは、紛れもない事実である (Arisz et al. 1951, House & Findlay 1966)。この矛盾は何に起因するのか。

根出液のモデル

等浸透出液を説明するモデルとして Arisz ら (1951) のトマトの根出液に関する説明を挙げることができる。彼らは根の主軸の特定部分に機能分化を考えた。そこでは根の組織細胞が外液から溶質を能動吸収して木部の導管に輸送すると、導管液の浸透ポテンシャルは低下するので浸透による水吸収が誘起される。この上部に隣接する部分には溶質吸収能が無く、浸透による水吸収だけが起ると仮定する。このシステムを彼らは active volume と呼んだ (図 1)。Active volume 内には浸透ポテンシャルの定常勾配ができ、この部分から押し上げられる木部液の浸透濃度は溶質吸収域のそれより希釈される。この機構によると、溶質の能動吸収が続く限り外液と同じ濃度の根液の出液が可能となる。水の能動輸送には浸透ポテンシャルのマジックが必要なのだ。この考え方は局所浸透または定常浸透勾配モデルと呼ばれ、後に動物の上皮細胞及び組織における腺液及び体液の分泌を説明する機構として定着した (Curran 1960, Diamond & Bossert 1967)。しかし、基本概念の提起は Arisz ら (1951) がはるかに先んじていた。このモデルの特徴は、溶質と水の輸送過程が個別的にはそれぞれ独立した過程であるにも拘らず、システム全体としてみると紛れもなく両者が共役する点にある。にもかかわらず、active volume には動物上皮のチャネル構造と違って対応する解剖学的裏付が無かったためか、Arisz らのモデルはその後かえりみられることがなかった。

「溶質輸送と共に役する水輸送」の考えが脚光を浴びるようになったのは、非平衡の熱力学の理論をもとに Kedem & Katchalsky (1958) が行った非理想半透膜 (KK 膜) の膜輸送過程の解析である。この膜は、膜を貫通するチャネルなどにより、水だけでなく溶質もある程度透過させる性質を持つ。溶質分子がチャネルを透過する時に一部の分子を引き込むため、水の輸送と溶質の輸送に共役関係が発生する。浸透とは異なる機構によって水が膜を透過するわけだ。Curran (1960) は、溶質の能動輸送系を備え持つ半透性の外膜と非理想半透膜 (言うまでもなく $0 \leq \sigma \leq 1$ により半透性の程度を表す) である内膜を組み合わせた輸送系を考え、等

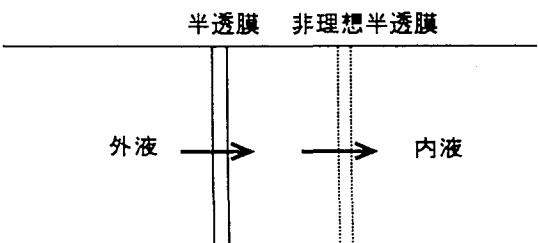


図 2 Curran の 2 枚膜モデル

浸透水輸送の説明をした(図2)。外膜は溶質を外液から能動的に吸収する。すると膜間の狭い空間の溶質濃度が上昇して水の浸透吸収がおこり、静水圧の上昇を見る。しかし、内膜は半透性が低く溶質を透過させるチャンネルを持つので、膜間腔の高い溶質濃度と上昇した静水圧を駆動力として溶質と水は共役して内液側へと漏れ出す。このようにすると、たとえ内液の水ポテンシャルが外液と等しくても、溶質の能動輸送が続く限り等浸透の水輸送つまり「能動的水輸送」が可能となる。このモデルは、膜を共役の場とした溶質の運動と水の運動の分子レベルの相互作用を特徴とする。Ginsburg(1971)はCurran(1960)のモデルを根の吸水過程に当てはめた。彼は、根の半径方向に発達したシップラストを考え、その表皮側に半透性で溶質の能動吸収系を備えた細胞膜を、中心柱側に非理想半透膜を想定した。表皮の溶質の能動吸収によりシップラスト内の溶質濃度が上昇して水が浸透吸収されると、中心柱側ではシップラストから導管へむかって溶媒吸引を伴う溶質の漏出が起こるとした。このようにするとエネルギー代謝に依存する等浸透出液(水の能動輸送)が説明できる。しかし、やがてこのモデルの重大な弱点が明らかになった。中心柱側に想定した非理想半透膜(KK膜)が、小数の例外を除いて高等生物の細胞膜としては現実離れしていたからだ。

根出液のもう一つの特徴である出液速度の静水圧差に対する非線形な依存性に関しては、溶質の能動輸送系を備え持つ一枚のKK膜(KKC膜)(Katchalsky & Curran 1965)によって説明できることが、相次いで報告された(Dalton et al. 1975, Fiscus 1975)。しかしこの単一KKC膜モデルはすぐに反駁を受けた。即ち、このモデルに立つと、膜の溶質に対する反発係数 α が1を越えなくてはならないことが指摘されたからだ(Newman 1976)。様々の理由から、二枚膜モデルに理があると考えられるようになった(Dainty 1985)。

根出液とアポプラスト・カナル模型

上述の二種類のモデルはそれぞれそのままでは成り立ち得ないとしても、根による水吸収機能の本質にかかわる部分を捉えている可能性はある。それは溶質輸送と水輸送の緩い共役関係であり、エネルギー代謝依存性と非線形性もその結果ではないか。これまでのモデルの難点は、溶質輸送と水輸送の共役を分子レベルにおき、その場をKK膜と仮定したところにあるのではないか。KK膜の機能を発現できる全く別のシステムは考えられないのだろうか。先に述べたAriszら(1951)のactive volumeモデルが一つの示唆を与える。即ち、組織化した細胞群が作る高次の構造体、アポプラスト・カナルシステムがその機能を発現する(Katou & Furumoto 1986)。溶質輸送と水輸送の共役は、狭

い細胞間隙の細胞壁層とそれを囲む溶質の能動輸送能をもつ半透性のシンプラスト細胞膜とからなるセミマクロなシステムで起こる。細胞壁層の容積が極めて小さいため、溶質の膜輸送速度にアポプラスト細胞壁カナル内の浸透濃度が敏感に反応し、溶質輸送が水の浸透を調節する。即ち両者は見かけ上共役する。このシステムは高次の構造体なので、KK膜にまつわる矛盾とは無縁である。

表皮側のアポプラストから溶質と水を吸収する表皮吸収カナルと、溶質と水を木部アポプラストに排出する木部分泌カナルの二つのカナルシステムと、それらを結ぶシンプラスト構造を根の半径方向の輸送に当てはめてみると（図3）、根出液が計算機によるモデル計算によって定量的に説明でき、出液に関する様々な問題点も無理なく説明できる

(Katou et al. 1987, Taura et al. 1988, Katou & Taura 1989)。

アポプラスト・カナルという考えは、オーキシンによる茎の伸長促進時に見られる呼吸依存の水吸収を説明するために提唱したものであるが (Katou & Furumoto 1986)，軸性構造を基本とする高等植物の諸器官・組織における能動的水輸送を広く説明するものと期待している (Katou & Okamoto 1992)。

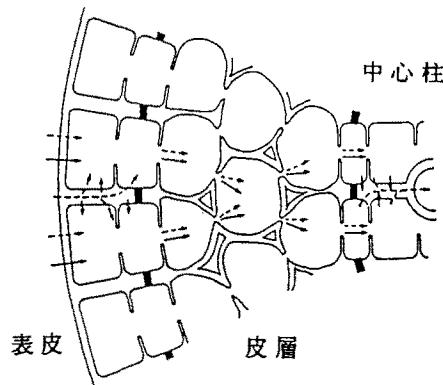


図3 根の水輸送とカナル模型
(Taura et al. 1987 改変)

文献

- Arisz, W.H., Helder, R.J., Van Nie, R. (1951) J. Exp. Bot., **2**, 257–297.
 Curran, P.F. (1960) J. Gen. Physiol., **43**, 1137–1148.
 Dainty, J. (1985) Acta Hortic., **171**, 21–31.
 Dalton, F.N., Raats, P.A.C., Gardner, W.R. (1975) Agr. J., **67**, 334–339.
 Diamond, J.M., Bossert, W.H. (1967) J. Gen. Physiol., **50**, 2061–2083.
 Fiscus, E.L. (1975) Plant Physiol., **55**, 917–922.
 Ginsburg, H. (1971) J. Theoret. Biol., **32**, 147–158.
 House, C.R., Findlay, N. (1966) Nature, **211**, 649–650.
 Katchalsky, A., Curran, P.F. (1965) *Nonequilibrium thermodynamics in biophysics*, Harvard University Press, Cambridge.
 Katou, K., Furumoto, M. (1986) Protoplasma, **133**, 174–185.
 Katou, K., Okamoto, H. (1992) Int. Rev. Cytol. **142**, 263–304.
 Katou, K., Taura, T. (1989) Protoplasma, **150**, 124–130.
 Katou, K., Taura, T., Furumoto, M. (1987) Protoplasma, **140**, 123–132.
 Kedem, O., Katchalsky, A. (1958) Biochem. Biophys. Acta, **27**, 229–246.
 Newman, E.I. (1976) Plant Physiol., **57**, 738–739.
 Taura, T., Iwaikawa, Y., Furumoto, M., Katou, K. (1988) Protoplasma, **144**, 170–179.

Respiration-dependent water transport in root exudation.

Kiyoshi KATOU