

作物根系の水吸収パターン

荒木 英樹

鳥取大学乾燥地研究センター

要旨：作物に土壌の水を上手く活用させるため、様々な視点から根系の水吸収機能が評価されている。小論では、動的に変化する根系の吸水領域について考えた。根系の水吸収には、根を取り巻く土壌の環境要因が強く影響することが知られる。また植物学的な視点からみれば、根は発育段階によって生理や構造が異なる。根系レベルの水吸収を考えるためには、これらの情報を総合的に整理する必要がある。

キーワード：吸水領域、根系モデル、通導性、Hydraulic architecture.

根系の吸水領域は何が決めるのか

土壌水分は地表面からの蒸発、降雨や灌水、地下への浸透、根の吸水によって絶えず変動している。集水能力が高い植物体の作出や効率の良い灌水体系を模索するためには、作物の水利用様式を把握する必要がある。根系の水吸収能力を評価する代表的な手法として、根の量的なパラメータ（長さや重さ）を測定することがある。単根の吸水帯は根軸の先端部数センチにかけてある (Kramer and Boyer, 1995) ので、それから想像すると、根系の水吸収が生じる領域はおおよそ根系全体に分布し、吸水量は根の発生量によって規定されるように思われるかもしれない。土壌層位毎に根長密度と吸水量とみると、両者に密接な関係が認められる場合もあるが (例えば, Kamoshita et al., 2000 ; Lilley and Fukai, 1994 ; Sharp and Davies, 1985), 根量に対して吸水量が比例しないことも多い。その理由は、根系の水吸収には根や土壌の通導性という質的な要素が絡んでいるからに他ならない。

根系モデルによる植物の水吸収

土壌-植物-大気連続体、いわゆる SPAC (Soil-Plant-Atmosphere Continuum) モデルをめぐる水の移動は、電気回路のアナロジーとして理解されている (Kramer and Boyer, 1995)。オームの法則でいうところの電圧と電流はそれぞれ葉と土壌の水ポテンシャル差と SPAC 経路内の水流に相当し、抵抗は土壌、植物、大気の中、あるいは各要素間に存在する水の通り難さにあたる。蒸散による水吸収量 Q は次式に

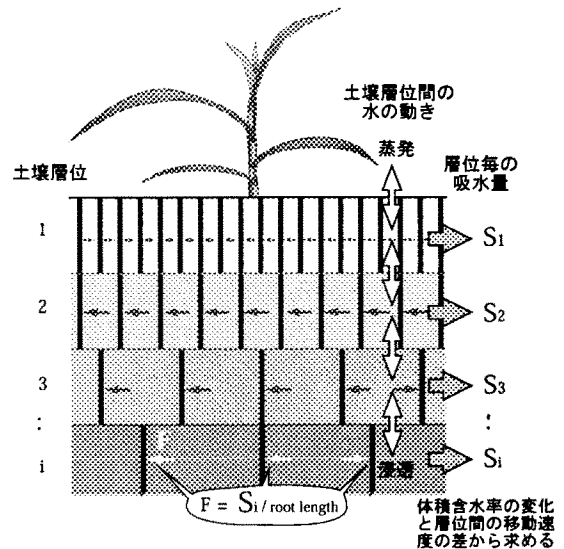
て求められる。

$$Q = (\Psi_s - \Psi_L) / R \quad (1)$$

Ψ_s と Ψ_L はそれぞれ、土壌と葉の水ポテンシャル、 R は土壌から葉までの水の通導抵抗を表す。(1)式と同様に土壌層位 i の水吸収量 S_i は

$$S_i = (\Psi_s - \Psi_p) / (R_s + R_r) \quad (2)$$

とすることができる。ここで、 Ψ_p は植物体の水ポテンシャルの代表値、 R_s と R_r はそれぞれ土壌と根の通導抵抗を示す (ヒレル, 2001)。 S_i の総和 $\sum S_i$ が Q となる。なお、ここでは根と土壌の境界にある抵抗は割愛する。 S_i を算出する手段として、根系モデルが広く利用されて



第1図 根系モデルを利用して根長あたりの吸水量 (図では F の測定) を求める方法. (荒木原図)

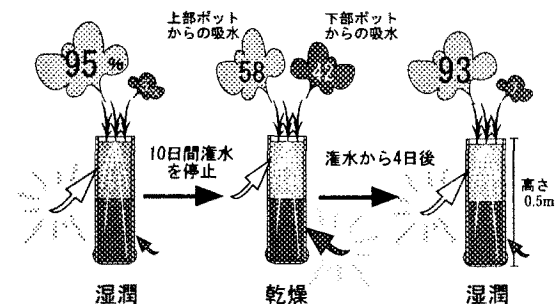
2002年5月16日受付

*連絡先 〒680-0001 鳥取市浜坂1390 鳥取大学乾燥地研究センター
TEL:0857-21-7252 E-mail:ahide@alrc.tottori-u.ac.jp

いる (第 1 図)。ただし、根の吸水機能を評価するために根長あたりの吸水速度のようなパラメータを算出しても、当然全ての根の吸水力を同一視することとなり、便宜的な評価に止まってしまふ。“よく機能する根系”のイメージを深めていくためには、植物の生理や構造を考慮しながら根系の水吸収に関する議論を深め、根系モデルのようなマクロな視点からの解析における欠点を補うミクロな考察が必要であろう。

根系における吸水領域の変化

一般的に耕地では、地表面からの蒸発による水分損失と、表層土壌に密に分布した根系により、表層近くの土壌層位から乾燥が進んでいく。蒸発量を差し引くなどして注意深く観察すると、湿潤土壌において表層土壌では土壌水の減り方が根量の比率に対して大きく、下層土壌では小さいことが多い多くの植物で報告されている (例えば、中山と小林, 1999; McIntyre et al., 1995; Gerdner, 1991)。表層土壌の乾燥が進み上層根圏の水環境が悪くなるにしたがって、下方根からの吸水速度が増加する (Araki and Iijima, 2001a; Adiku et al., 2000; Kondo et al., 2000)。再灌水に対しても、根系の吸水領域が根量とは全く無関係に変化する。著者らが水素の安定同位体を用いて行った試験では、表層土壌の乾燥ストレスによって蒸散水の半分以上が下層土壌に由来する陸稲であっても、再灌水から少なくとも3日後にはほぼ全ての蒸散水が上層土壌に由来した (荒木と飯嶋, 2002)。以上を整理すると、土壌が十分に湿った状態では植物は表層近くの水を利用し、乾燥が進むにしたがって吸収領域が下方へと移動する (第 2 図)。その過程で、根量は吸水領域の一義的な規定要因にはならない。吸水領域の変化は動的で、上層根圏の水環境が改善されると再び上方へ遷移する。根系の吸収領域が乾燥によって下方へと推移する様子は“動的シンク (moving sink)”モデルとして、模式的に考えられることもある



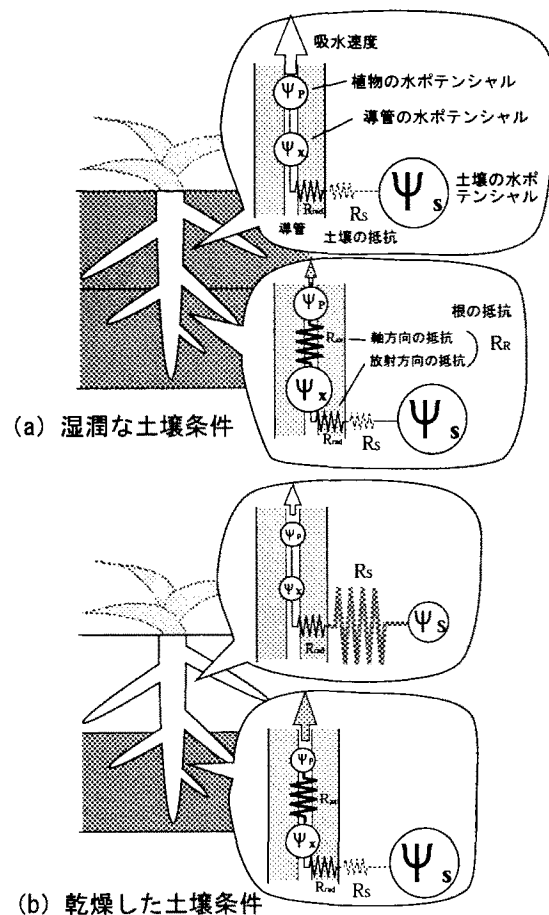
第 2 図 ポットで生育させた陸稲の水吸収 (Araki and Iijima, 2001a より改変)。

(Gardner, 1991)。

湿潤な土壌の水を優先的に利用することは、鉛直方向の土壌水分の違いに限った話ではない。Green and Clothier (1999) は、TDR 法とヒートパルス法を用いて乾燥土壌区画と湿潤土壌区画におけるリング根系の吸水速度を測定した結果、土壌乾燥によって根の吸水速度が低下するのに対して、湿潤区画では高まることを明らかにした。また、作物レベルでの報告は見当たらないが、ユーカリでは土壌の塩濃度 (浸透ポテンシャルが) が乾燥と同様の影響を及ぼすことが知られている。Brunel et al. (1995) はマトリックポテンシャルと浸透ポテンシャルの和が -3.5MPa 以上である土壌層がユーカリの吸水領域であると仮定して求めた理論上の吸水領域と、安定同位体法によって評価したそれとが一致することを示した。

吸水速度式の各構成要素と根系の水吸収

第 3 図は (2) 式の構成要素の関係を示した



第 3 図 湿潤 (a) と乾燥 (b) 条件下における根の水吸収。大きい円ほどポテンシャルが高いことを示す。円の直径の違いが大きい区間ほど推進力が大きい。(荒木原図)

根系の模式図である。根の抵抗 R_R は、根表面から導管までの放射方向の水流に対する抵抗 (R_{rad}) と根軸方向の水流に対する抵抗 (R_{axi}) に分けて考えることができる (Kramer and Boyer, 1995)。第 3 図では、 R_{axi} のみが上位層と下位層に分布する根の違いであると考えている。上述した根系の水吸収を説明する最も主要な要素は Ψ_s である。表層土壌が湿潤で Ψ_s が大きいときには、下層根の吸水速度は R_{axi} が制限要因となり小さい。根圏土壌の乾燥程度や塩濃度が根の周りで高まると、植物体の水ポテンシャル (Ψ_p) が低下する反面 Ψ_s も低下し、水吸収の推進力 ($\Psi_s - \Psi_p$) が小さくなる。それに加え、根圏土壌の透水係数が低下して R_s が大きくなるため上層根の吸収速度が小さくなる。そして、 Ψ_s が高く R_s が小さい別の領域で吸水速度が高まることで、根系全体の吸収領域がより吸水しやすい土層へ移ると考えられる。根系モデルを利用したシミュレーションでは、蒸散によって根圏が急激に乾燥するため、根系の吸水領域が 1 日の中でもめまぐるしく変化することが示されている (Adiku et al., 2000)。つまり、1 日というスケールの中でも下層に分布する根は地上部へ安定した水吸収を保障する役割を担っているといえよう。吸水領域の移り変わりが円滑であるためには、 R_{axi} 、すなわち導管の抵抗が小さい必要がある。 R_{axi} が小さい根では導管内の張力 (tension) の低下をおさえ、土壌深層の導管内水ポテンシャル (Ψ_x) を低くすることができる。根系の水吸収に対して二次生長するマメ科植物では導管の抵抗の影響は小さく、単子葉植物では大きいといわれる (Passioura, 1982)。陸稲根系の水吸収を例に考えてみる。耐旱性が弱い陸稲では深い根系を形成することが重要視されている。しかし、根系が充分発達し、しかも下層土壌に吸水可能な水が残余している環境でも、陸稲は水欠乏に陥りやすいといわれている (Fukai and Cooper, 1995; Yoshida and Hasegawa, 1982)。Kondo et al. (2000) は、トウモロコシと陸稲のいずれにおいても、表層土壌の乾燥によって深根の根長あたりの水吸収量は上昇するものの、トウモロコシの上がり方は陸稲に比べ数倍大きいことを明らかにした。吸水量の違いは両種間の気孔の開閉易さも関与する可能性があるが、根系の通導機能と耐旱性程度との関連性を暗示する結果として興味深い。また、著者らが行った陸稲のポット試験では、表層土壌 (0m~0.25m) の乾燥がある程度進んだ環境でのみ下層ポット (0.25m~0.50m) の水吸収が生じ始めた

(Araki and Iijima, 2001a)。陸稲では、数十センチ程度の根軸でさえ、根系の吸水領域に影響するような大きな抵抗があるのだろう。

根系の通水構造 (Hydraulic architecture)

これまでは単根の根系を基礎に話を進めてきたが、ここでは根系の構造をふまえて植物の水吸収パターンを考えてみたい。電流の通りやすさを表す電気回路図と同様に、各植物器官内にある抵抗の大きさや他の抵抗との配列関係をまとめることによって、植物体内の通水構造 (Hydraulic architecture) を構築することができる (Frederick et al., 2001)。鉛直方向の水輸送は、種子根や節根、主根や発達した胚軸根など、根系のフレームワークを構成する根の木部組織が担う。一本の根軸方向のコンダクタンス (抵抗の逆数) は、根端から 10mm 前後までの木部組織が未成熟な部位、後生木部導管 (early metaxylem, EMX) が開いた部位、根端からおよそ 0.2m より基部側の中央後生木部大導管 (late metaxylem, LMX) が開いた部位の順で、根の基部に向かって次第に高くなる (McCully, 1995; Doussan et al., 1998a)。一方、放射方向のコンダクタンスは、内皮や下皮、表皮に疎水性物質の沈着による肥厚によって、組織の成熟とともに (根端から基部に向かって) 次第に低下する (Stuedle, 2000; Frensch et al. 1996)。通常の状態では R_{rad} は R_{axi} に比べて大きく、LMX が未発達であると考えられるトウモロコシ幼植物体の種子根でも、 R_{rad} は R_{axi} に比べて 17~43 倍も大きい (Frensch and Stuedle, 1989)。Doussan et al. (1998a) は、染料を用いて単根軸上の吸水領域を求めた実験データ (Varney and Canny, 1993) から根軸上のコンダクタンス変動を求め、部位毎の吸水速度を算出した。その結果、単根の吸水速度は根端付近で最も大きく、次いで内皮以外の細胞でスベリン化が起こっていない部位 (根端から 0.2~0.4m の部位) が大きかった。一方、水吸収が盛んな側根は、親根の根端から 0.2m より基部側の部位で認められた。さらに、吸水が盛んな側根が発生する部位の長さや側根あたりの吸水速度は、高位の節位から発生する節根ほど大きくなった。以上のように根の形態的な観点からみると、ひとつの根軸上に展開する根系の吸水領域は、根端部と根端から 0.2~0.4m 基部側の側根群に集中し、根系全体でみれば吸水が盛んな領域は散在するようである。トウモロコシの根系を模したモデル (Hydraulic tree

model ; Doussan et al., 1998b) では、上位と下位の節根の間に存在する抵抗も根系の水吸収に影響することが示唆されている。主軸根は発生した節位によって異なる土壌層位に分布するため (Araki et al., 2000, Araki and Iijima, 2001b), 浅い土層に分布する根の吸水量が大きいことを説明するためには、節および節間の抵抗の大きさも定量的に評価する必要がある。

変化する抵抗と根系の水輸送

ワタの根系では、ヘーガン・ポワズイユの公式から求められる導管中の抵抗と比較して、根軸方向の抵抗が 20 倍程度大きいことが示されている (Yamauchi et al., 1995)。LMX が成熟した根では、軸方向の抵抗は他の抵抗に対してはるかに小さいため、断面積以外の要因が導管中の抵抗になっている可能性が予想される。導管の構造以外で、根系の吸水領域に対して最も影響が大きいのはキャビテーション (cavitation) の問題であろう。蒸散中の個体における導管内の水移動は、蒸散によって生じた導管中の張力によって水柱が蒸散葉に向かって流れるという、cohesion-tension 説により説明される (Zimmermann et al., 2002 ; Steudle, 2001)。蒸散を盛んにする植物体では、何らかの理由で導管内に気泡が混入し水柱が途切れ、導管が閉塞 (embolism) する (Lambers et al., 1998)。凍結走査型電子顕微鏡を用いた観察によれば、蒸散を盛んにするトウモロコシでは、土壌が湿潤であるかないかに係わらず 8 割もの LMX にキャビテーションが生じていることが明らかにされている (McCully et al., 1998)。仮に、通導機能を保持した導管の等価導管直径がキャビテーションによって半減したとすると、 R_{axi} は 16 倍も上昇することから、根の吸水速度に及ぼす影響は相当なものであろう。下層土壌からの水吸収能を評価するために、充分考慮しなければならない現象である。草本性の植物において、キャビテーションが生じる原因と部位は特定されていない (平沢, 2001)。キャビテーションの問題は地上部の急激な水要求に関連して語られることが多いが、水の入り口、すなわち土壌から導管までの水の通し易さもこれに関係すると思われる。

乾燥や、養分濃度、温度、酸素濃度、pH、還元状態など、土壌要因が根の通導性に影響することが知られる (Passioura, 1988)。土壌の二酸化炭素濃度の上昇が気孔コンダクタンスの低下を引き起こすことから、根圏の二酸化炭素濃度も根の吸水力、とくに通導性に影響する要

因ではないかと推測される (矢吹, 1990)。また、古くから根系の通導性は日変化を起こすことが知られている (Tsuda and Tyree, 2000 ; Kramer and Boyer, 1995)。そうした通導性の変化の一因として、水チャンネルの発現や内皮および下皮のカスパリー帯の発達を介した放射方向の抵抗の変化や蒸散速度による水経路の変化が指摘されている (Steudle and Peterson, 1998 ; Steudle, 2000 ; Steudle, 2001)。これらの土壌環境要因や内生的な根の性質の変化も土壌層位間で根の水吸収速度に影響する要因として、根系の吸水能力を規定する可能性がある。

さいごに

植物の水関係に関する圃場レベルの観察と実験室レベルの発見は必ず関連性を有するはずであるが、それらは依然として体系立てて理解されていない。根系の吸水領域の挙動はひとつの要因に帰することができない複雑な問題である。本小論では、植物根系の吸水領域の挙動とそれに係わるであろう要因について次のようにまとめた：(1) 根系の吸水領域は土壌の水ポテンシャル (乾燥の程度と塩濃度) によって影響を受ける。(2) 軸方向の抵抗は単根レベルで評価された場合相対的に小さいが、根系レベルでは水輸送の制限要因となる。(3) 根系内の通水経路に存在する抵抗の相対的な大きさや配置を示したものを根系の通水構造といい、木部組織や厚壁組織の成熟、根一茎の維管束連絡などがその構成要素となる。(4) 根の通導性は環境要因あるいは内生要因によって時々刻々と変化する。本小論が取り上げたトピックを総合的に結びつけることで、“よく機能する根系”を考える足しにしていだければと思う。

謝辞

小論をまとめるにあたり名古屋大学大学院生命農学研究科の山内章教授には有益なご意見をいただいた。記して謝意を表する。

引用文献

- Adiku, S.G.K., Rose, C.W., Braddock, R.D., Ozier-Lafontaine, H. 2000. On the simulation of root water extraction: Examination of a minimum energy hypothesis. *Soil Sci.* 165: 226-236.
- Araki, H., Hirayama, M., Hirasawa, H., Iijima, M. 2000. Which roots penetrate the deepest in rice and maize root systems? *Plant Prod. Sci.* 3 : 281-288.
- Araki, H., Iijima, M. 2001a. Water extraction from sub-soil in upland rice as affected by water regime in soil

- profile. In JSRR ed. Proceedings of the 6th Symposium of the ISRR. pp304-305.
- Araki, H., Iijima, M. 2001b. Deep rooting in winter wheat: Rooting nodes of deep roots in two cultivars with deep and shallow root systems. *Plant Prod. Sci.* 4: 215-219.
- 荒木英樹, 飯嶋盛雄 2002. 安定同位体法を用いた陸稲の水吸収の評価: 灌水による水源となる土壌層位の変化. *日作紀* 71 (別1): 254-255.
- Brunel, J.P., Walker, G.R., Kennett-Smith, A.K. 1995. Field validation of isotopic procedures for determining sources of water used by plants in a semi-arid environment. *J. Hydrol.* 167: 351-368.
- Doussan, C., Vercambre, G., Pagès, L. 1998a. Modeling of the hydraulic architecture of root systems: An integrated approach to water absorption - Distribution of axial and radial conductances in maize. *Ann. Bot.* 81: 225-232.
- Doussan, C., Pagès, L., Vercambre, G. 1998b. Modeling of the hydraulic architecture of root systems: An integrated approach to water absorption - Model description. *Ann. Bot.* 81: 213-232.
- Frederick, C., Clearwater, M.J., Goldstein, G. 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environ. Exp. Bot.* 45: 239-262.
- Frensch, J., Steudle, E. 1989. Axial and radial hydraulic resistance to roots of maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 91: 719-726.
- Frensch, J., Hsiao, T.C., Steudle, E. 1996. Water and solute transport along developing maize roots. *Planta* 198: 348-355.
- Fukai, S., Cooper, M. 1995. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. *Field Crops Res.* 40: 67-86.
- Gardner, W.R. 1991. Modeling water uptake by roots. *Irrig. Sci.* 12: 109-114.
- Green, S., Clothier, B. 1999. The root zone dynamics of water uptake by a mature apple tree. *Plant Soil* 206: 61-77.
- 平沢正 2001. 植物の体内水分調節と水輸送. *日作紀* 70: 477-488.
- ヒレル, D. 2001. 環境土壌物理学. II 耕地の土壌物理. 岩田進午, 内嶋善兵衛 監訳. 農林統計協会, 東京. p175-224.
- Kamoshita, A., Wade, L., Yamauchi, A. 2000. Genotypic variation in response of rainfed lowland rice to drought and rewatering. III. Water extraction during the drought period. *Plant Prod. Sci.* 3: 189-196.
- Kondo, M., Murty, M.V.R., Aragones, D.V. 2000. Characteristics of root growth and water uptake from soil in upland rice and maize under water stress. *Soil Sci. Plant Nutr.* 46: 721-732.
- Kramer, P.J., Boyer, J.S. 1995. *Water Relations of Plants and Soil.* pp1-200
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology.* pp154-209.
- Lilley, J.M., Fukai, S. 1994. Effect of timing and severity of water deficit on four diverse rice cultivars. I. Rooting pattern and soil water extraction. *Field Crops Res.* 37: 205-213.
- McCully, M. 1995. How do real roots work? *Plant Physiol.* 109: 1-6.
- McCully, M.E., Huang, C.X., Ling, L.E.C. 1998. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. *New Phytol.* 138: 327-342.
- McIntyre, B.D., Riha, S.J., Flower, D.J. 2000. Water uptake by perlmillet in a semiarid environment. *Field Crops Res.* 43: 67-76.
- 中山誠賢, 小林達明 1999. 植物の根に関する諸問題 [74]. 一樹木根系の吸水機能一. *農園.* 74: 1015-1019.
- Passioura, J.B. 1982. The role of root system characteristics in the drought resistance of crop plants. In IRRI ed., *Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice.* pp71-82.
- Passioura, J.B. 1988. Water transport in and to roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39: 245-265.
- Sharp, R.E., Davies, W.J. 1985. Root growth and water uptake by maize plants in drying soil. *J. Exp. Bot.* 36: 1441-1456.
- Steudle, E., Peterson, C.A. 1998. How does water get through roots? *J. Exp. Bot.* 49: 775-788.
- Steudle, E. 2000. Water uptake by roots: effects of water deficit. *J. Exp. Bot.* 51: 1531-1542.
- Steudle, E. 2001. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52: 847-75.
- Tsuda, M., Tyree, M.T. 2000. Plant hydraulic conductance measured by the high pressure flow meter in crop plants. *J. Exp. Bot.* 51: 823-828.
- Varney, G.T., Canny, M.J. 1993. Rates of water uptake into the mature root system of maize plants. *New Phytol.* 123: 775-786.
- 矢吹萬壽 1990. 風と光合成. pp176-205.
- Yamauchi, A., Taylor, H.M., Upchurch, D.R., McMichael, B.L. 1995. Axial resistance to water flow of intact cotton taproots. *Agron. J.* 87: 439-445.
- Yoshida, S., Hasegawa, S. 1982. The rice root system:

its development and function. In IRRI ed., Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice. pp97-114.
Zimmermann, U., Schneider, H., Wegner, L.H., Wagner,

H.J., Szimtenings, M., Haase, A., Bentrup, FW. 2002. What are the driving forces for water lifting in the xylem conduit? *Physiol. Plant.* 114: 327-335.

Title: Water Extraction Pattern of Crop Root System.
Authors: Hideki ARAKI