九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

根の呼吸および吸水に関する環境生理学的研究

吉田，敏

https://doi.org/10.11501/3078962

出版情報：九州大学，1994，博士（農学），論文博士
バージョン：
権利関係：

第５章　根の呼吸への基質の転流およびO_2の輸送

根の呼吸には光合成固定炭素が基質として用いられる．したがって，光合成および光合成固定炭素の根への転流の特性が根の呼吸に強く関与する（Huck *et al.*, 1962; Osman, 1971; Kouchi *et al.*, 1985; Meharg and Killham, 1988）．また，根の呼吸には，通常根部環境のO_2が用いられるが，特定の根部環境条件下では，地上部環境のO_2も葉をとおして根へ輸送されることが考えられている（Greenwood, 1967, Jensen *et al.*, 1967; Greenwood and Goodman, 1971; Webb and Armstrong, 1983; Erdmann and Wiedenroth, 1988; Thomson and Armstrong, 1990; Thomson *et al.*, 1990）．

本章では，安定同位体標識化合物（$^{13}CO_2$および$^{18}O_2$）を用いて，光合成固定炭素の根の呼吸への転流の動態および地上部環境のO_2の根の呼吸への輸送を解析するとともに，根の吸水特性との関連について調べた（Yoshida and Eguchi, 1992, 1994）．

5－1　気密チャンバにおける空気制御システム

地上部から根の呼吸への光合成固定炭素の転流およびO_2の輸送を調べるために，気密にした地上部環境に$^{13}CO_2$および$^{18}O_2$を加え，根の呼吸への輸送を解析するシステムを開発した．Fig.29に，計測と制御のシステムの模式図を示す．地上部環境には，アクリル製の気密チャンバ（20 ℓ）を用い，チャンバ内の空気制御をおこなった．すなわち空気調和機において冷却除湿および再熱を操作し，空気の循環流量を0.2 ℓ s^{-1}として気温および相対湿度を制御した．この場合の空気制御精度は気温±2℃および相対湿度±5%RHであった．チャンバ内空気のCO_2濃度を前述（第2章）のポテンシオメトリCO_2センサで計測し，葉の光合成により吸収されたCO_2を補給してCO_2濃度を常に300 ppm v/v以上に維持した．光合成固定炭素の根の呼吸への転流の動態を調べる場合には，チャンバ内に$^{13}CO_2$を加えた．また，地上部環境のO_2の根の呼吸への輸送を調べる場合には，チャンバ内に

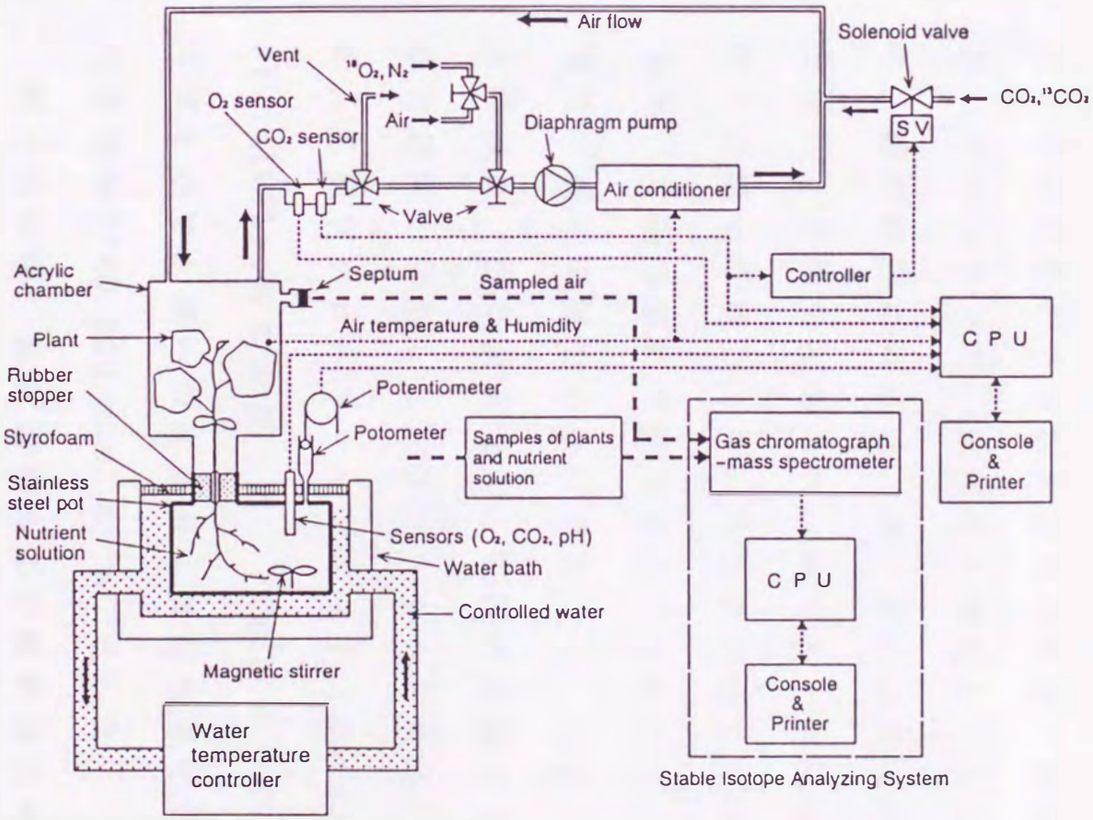


Figure 29. Schematic diagram of instrumentation and environment control system in airtight chamber equipped with the airtight hydroponics for analyses of respiration and water uptake in the intact root of a plant, and gas chromatograph-mass spectrometric system for $^{13}CO_2$ and $^{18}O_2$ tracing.

$^{18}O_2$（混合比 $^{18}O_2:N_2=1:4$）を加えた．さらに，チャンバ内のO_2およびN_2の混合比を変化させ，低O_2濃度 1% v/vおよび高O_2濃度 21% v/vを設定した．この混合ガスを加える場合には，排気弁を開放してチャンバ内の気圧を大気圧レベルに維持した．根部環境には前述（第２章）の気密水耕装置を用い，根温を制御した．本システムにおいて植物を栽植する場合，ゴム栓およびシリコングリスを用いて茎の基部を固定することにより，地上部環境と根部環境を完全に遮断した．前述（第２章）と同様に，根の吸水速度，O_2吸収速度およびCO_2放出速度を計測した．本システムを前述（第２章）の人工照明グロースキャビネット（Matsui *et al.*, 1971）内に設置した．Fig.30に，その外観写真を示す．葉への光照射には白色蛍光灯を用い，光強度を*PPFD* 300 μmol $m^{-2}s^{-1}$とした．

地上部環境，根部環境および植物体における^{13}Cおよび^{18}Oの分析には，ガスクロマトグラフ－質量分析計（GCMS-QP1000EX; 試料前処理装置，SUSカラムおよび充塡剤 PORAPAK type R 50-80

Figure 30. Photograph of the instrumentation and environment control system (shown in Fig. 29) installed in a growth cabinet.

mesh, 島津製作所）を用いた．地上部環境（空気）および根部環境（培養液）のサンプリングは，空気制御気密チャンバおよび水耕ポットに設けた隔膜をとおしてマイクロシリンジでおこなった．Fig. 31に，空気（a）および培養液（b）のサンプリングの状況写真を示す．

5－2　$^{13}CO_2$トレーシングによる光合成固定炭素の根への転流の動態解析

光合成固定炭素の根の呼吸への転流の動態を調べるために，光照射下において葉に$^{13}CO_2$を与え，根の呼吸により根部環境（培養液）に放出される$^{13}CO_2$を計測した．植物材料としては，気温23℃および相対湿度70%RHのファイトトロンガラス室で生育させた3葉期キュウリ植物を用いた．地上部環境は気温25℃，相対湿度50%RHとし，*PPFD* 200 μmol $m^{-2}s^{-1}$で葉に光照射をおこなった．根部環境は根温25℃とした．ここでは根部環境を好気的条件とするために，O_2ガスをバブリングした

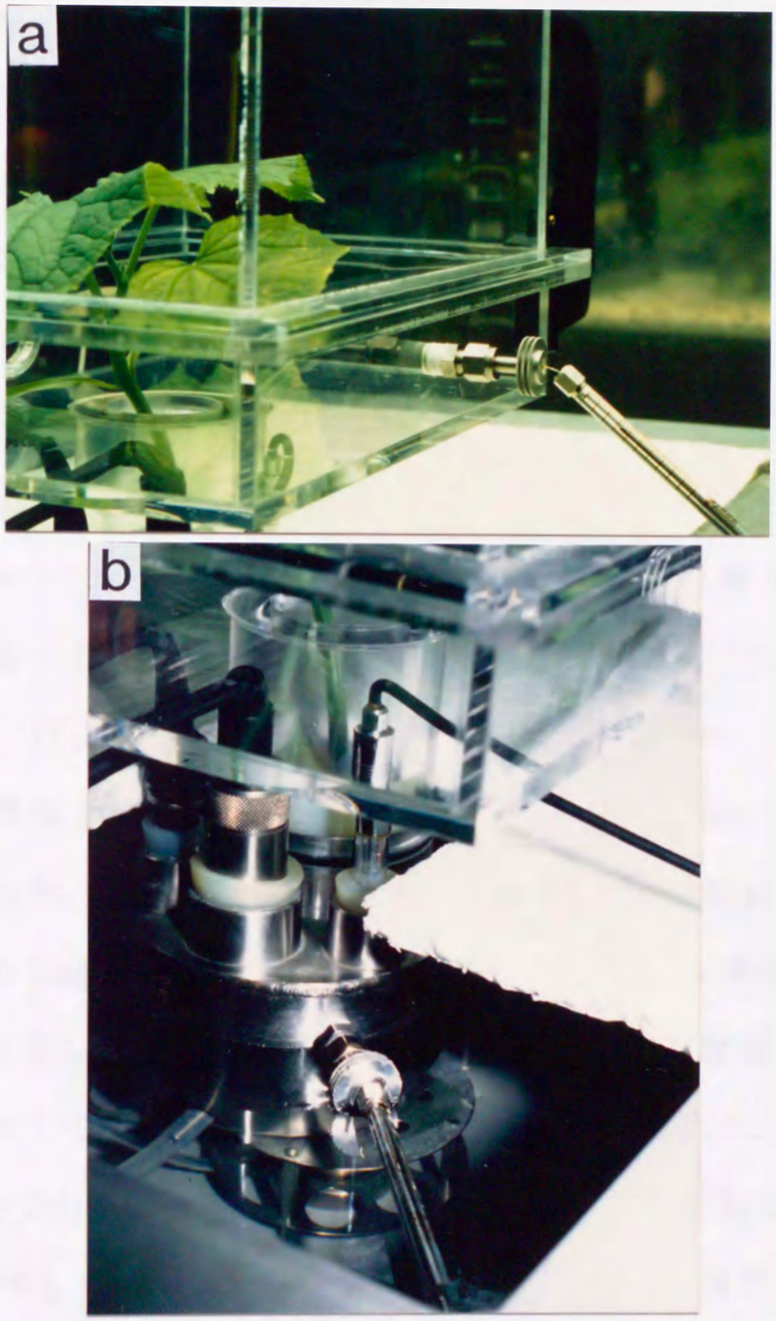


Figure 31. Photographs of sampling of air (a) and nutrient solution (b) for analyses of stable isotopes in aerial and root environments by using a microsyringe through the septum.

培養液を用いて溶存O_2濃度の初期値を約0.5 mMとした．地上部環境および根部環境の$^{13}CO_2$を調べるために，空気および培養液を1時間間隔で 50 μℓ採取し，ガスクロマトグラフ-質量分析計を用いて$^{12}CO_2$および$^{13}CO_2$の濃度を経時的に計測し，^{13}C同位体比（^{13}C isotopic abundance, $[^{13}CO_2]/\{[^{12}CO_2]+[^{13}CO_2]\}$）を求めた．Fig.32に，気密チャンバ内に$^{13}CO_2$を加えた場合の地上部環境の気温，相対湿度（a），$O_2$濃度，$CO_2$濃度（$[^{12}CO_2]+[^{13}CO_2]$）および$^{13}C$同位体比（b）を示す．地上部環境の気温は24~26℃，湿度は45~55%RHに維持された（Fig.32a）．また，光照射下では光合成によりO_2濃度は徐々に増加したが，$^{13}CO_2$の供給によりCO_2濃度は300~500 ppm v/vの範囲に維持され，その^{13}C同位体比は80~90%となった（Fig.32b）．Fig.33に，地上部環境における^{13}C同位体比を80~90%として葉へ光照射した場合の，根部環境（培養液）における溶存CO_2濃度，溶存$^{13}CO_2$濃度（a）およびその^{13}C同位体比（b）を示す．根部環境の溶存CO_2濃度および溶存$^{13}CO_2$濃度は根の呼吸によ

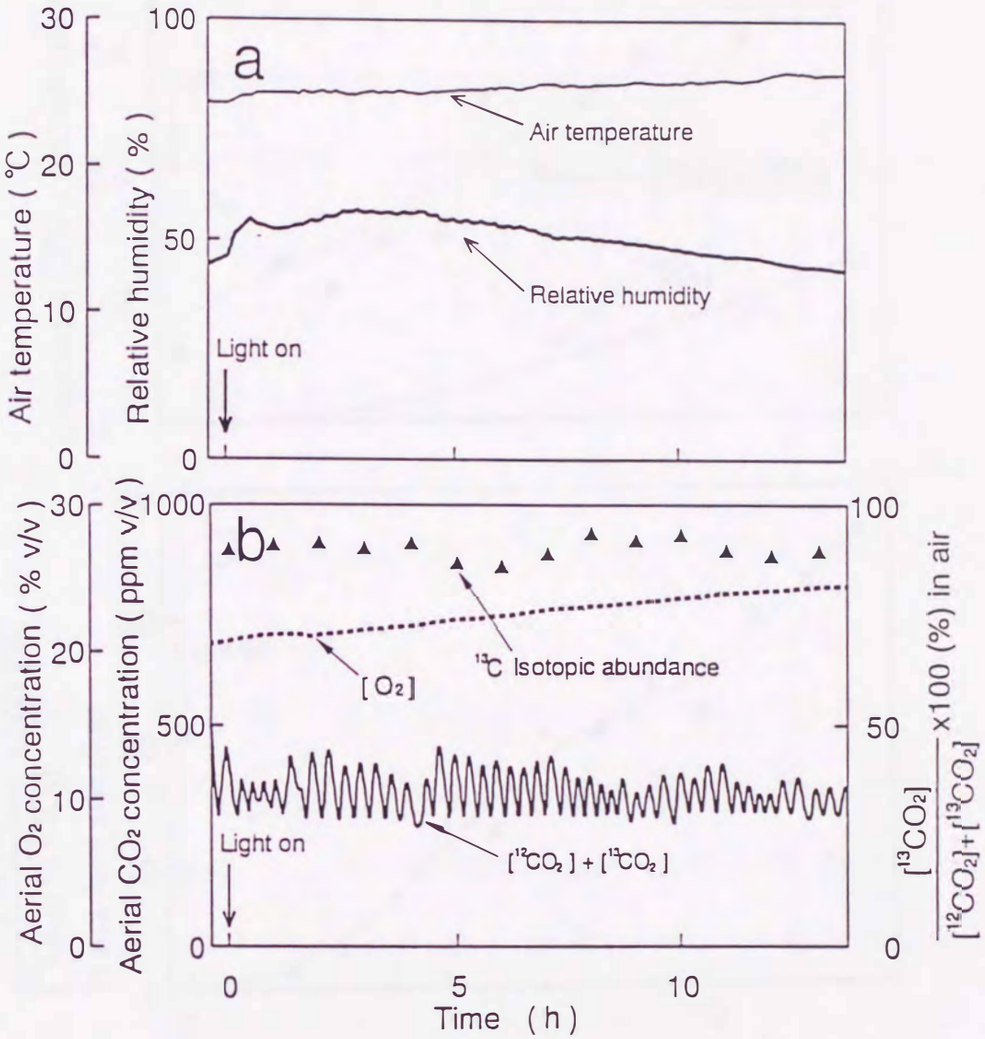


Figure 32. Aerial environmental conditions during the time of the $^{13}CO_2$ tracing. a, time course patterns of air temperature and relative humidity; b, time course patterns of aerial O_2 concentration $[O_2]$, aerial CO_2 concentration ($[^{12}CO_2]+[^{13}CO_2]$), and ^{13}C isotopic abundance ($[^{13}CO_2]/\{[^{12}CO_2]+[^{13}CO_2]\}$) of aerial CO_2.

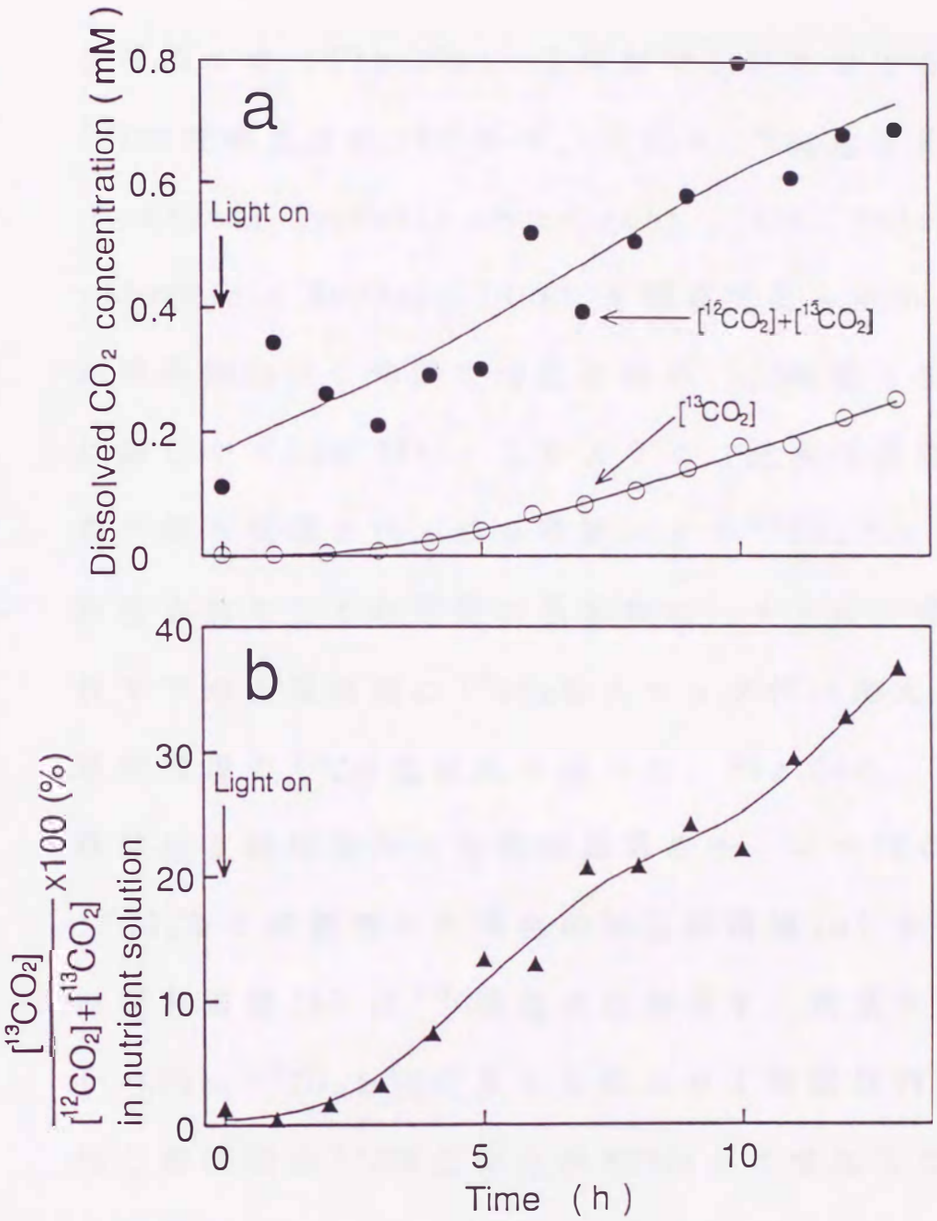


Figure 33. Dynamic patterns of CO_2 ($[^{12}CO_2]+[^{13}CO_2]$) and $^{13}CO_2$ concentrations (a), and ^{13}C isotopic abundances (b) of dissolved CO_2 in nutrient solution in the case of turning on the light with a *PPFD* of 200 μmol m^{-2} s^{-1} in the continuous $^{13}CO_2$ supply to aerial environment in airtight chamber. The measured values at an interval of 1 h are plotted with fitted curves obtained by cubic spline function.

り増加した（Fig.33a）．光照射開始時における^{13}C同位体比は約1%であり，天然の^{13}C同位体比（natural isotopic abundance; 1.11%, Ehleringer and Rundel, 1988）と同等であったが，光照射開始後2時間で増加を始め，13時間で37%に達した（Fig.33b）．このように，光合成固定炭素が根へ転流され，根の呼吸により$^{13}CO_2$として放出されたことが明瞭に示された．さらに，光照射下で地上部環境に$^{13}CO_2$をステップ状に加えて，根部環境の^{13}C同位体比を調べた．Fig.34に，実験開始3時間後から空気制御気密チャンバ内に$^{13}CO_2$を3時間加えた場合の地上部環境(a)および根部環境(b)の^{13}C同位体比を示す．気密チャンバ内に$^{13}CO_2$を加えることにより1時間以内に地上部環境の^{13}C同位体比が80%以上に増加したが，3時間後に天然の同位体比のCO_2を加えることにより1時間で^{13}C同位体比が12%に減少した（Fig.34a）．根部環境の^{13}C同位体比の初期値は約1%であったが，地上部環境へ$^{13}CO_2$を加えた2時間後から^{13}C同位体比が増加して，13%に達した（Fig.

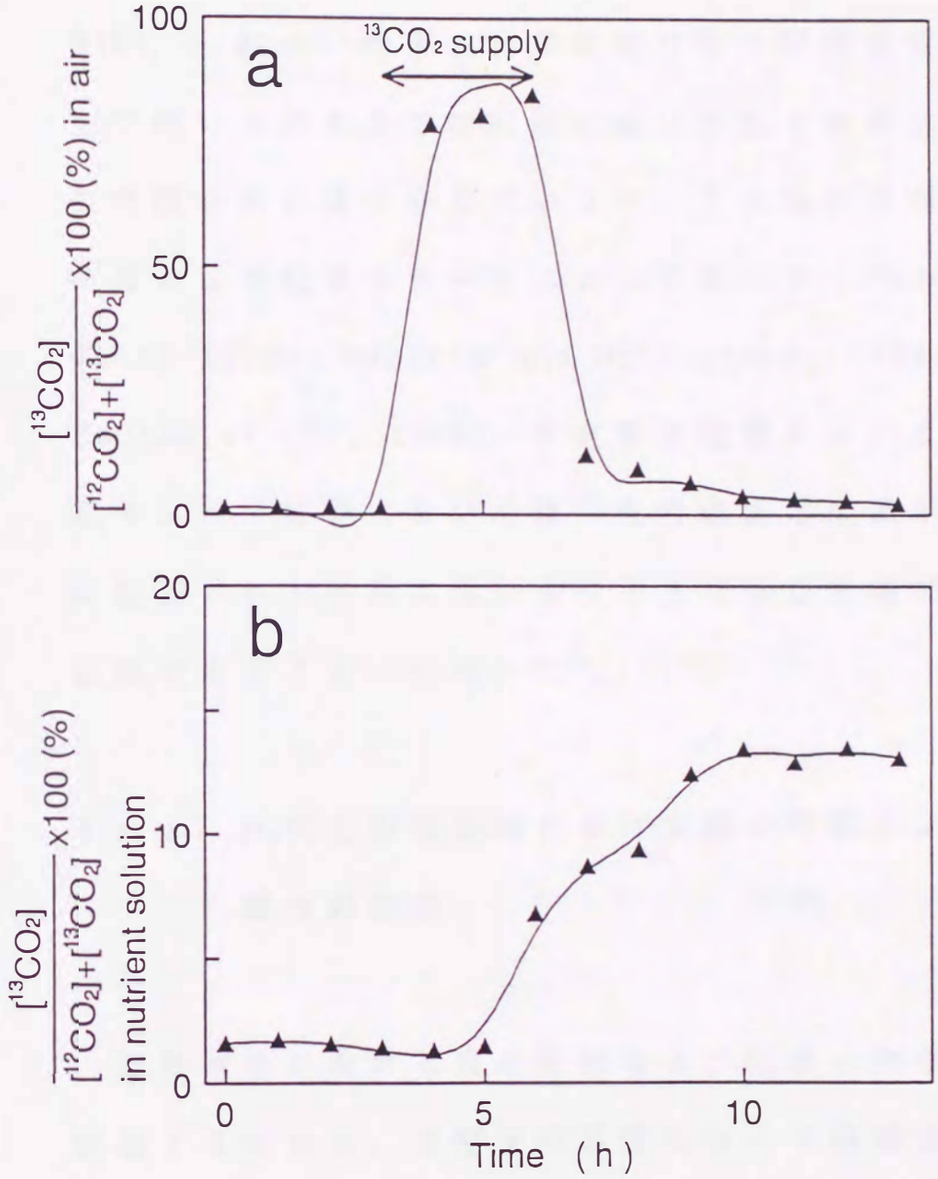


Figure 34. Dynamic patterns of ^{13}C isotopic abundance (a) of aerial CO_2 and ^{13}C isotopic abundance (b) of dissolved CO_2 in nutrient solution in the case of stepwise $^{13}CO_2$ supply to aerial environment in airtight chamber in the continuous light with a *PPFD* of 200 μmol m^{-2} s^{-1}. The measured values at an interval of 1 h are plotted with fitted curves obtained by cubic spline function.

34b). 一般に，光合成固定炭素が根の呼吸基質として用いられるまでの転流において約1時間以上の時間遅れが認められているが，この遅れは植物の種および生育ステージによって異なる（Mcdougall, 1970; Minchin and McNaughton, 1984; Kouchi *et al.*, 1986). 本実験の結果から，3葉期キュウリ植物においては，光合成固定炭素が根に転流されて呼吸に用いられるまでに約2時間が必要であることが証明された.

5－3　O_2欠乏根部環境における根の呼吸および吸水の動態

植物個体における根の呼吸および吸水の特性を把握するために，気密水耕装置において根部環境（培養液）の溶存O_2濃度，溶存CO_2濃度，根の呼吸速度および吸水速度を5日間計測した．植物材料としては，気温23℃および相対湿度70%RHのファイトトロンガラス室で生育させた3葉期キュウリ植物を用いた．地上部環境は，気温25℃，相対

湿度70%RH（飽差6.9 g m^{-3}），12時間日長（*PPFD* 300 μmol $m^{-2}s^{-1}$）とし，O_2およびCO_2の濃度は大気レベルとした．根部環境は，根温25℃，溶存O_2濃度の初期値を0.24 mM（空気飽和濃度）とした．Fig.35に，根部環境の溶存O_2濃度，溶存CO_2濃度(a)，根のCO_2放出速度(b)および吸水速度(c)の経時的変化を示す．根部環境の溶存O_2濃度は根の呼吸により10時間で0.24 mMから0.003 mMに減少したが，溶存CO_2濃度は溶存O_2濃度が減少した後も増加し，5日間で4.8 mMに達した(Fig.35a)．根のCO_2放出速度は溶存O_2濃度が減少する過程で一時的に減少したが，その後は根部環境がO_2欠乏条件下にあるにもかかわらずCO_2放出速度は初期値と同レベルに増加し，3日間0.1 μmol $g^{-1}s^{-1}$以上に維持され，その後は徐々に減少した（Fig. 35b). Girton (1979)は，根部環境の溶存O_2濃度の低下にともない，トウモロコシ（*Zea mays* L.）およびイネ（*Oryza sativa* L.）の単離根におけるCO_2放出速度が減少することを明らかにしている．本実験においては，植物個体では根部環境が

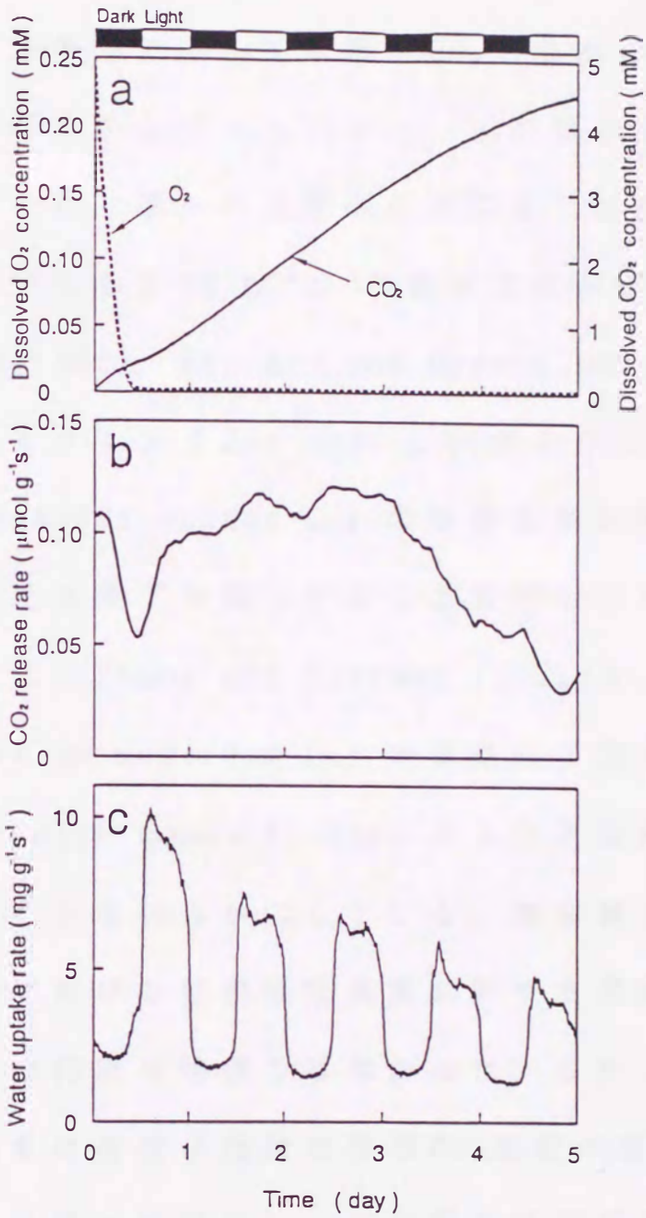


Figure 35. Time course patterns of dissolved O_2 and CO_2 concentrations (a) in airtight hydroponics, CO_2 release rate (b) per root dry weight and water uptake rate (c) per root dry weight in the intact root of a plant at an air temperature of 25℃, a relative humidity of 70%RH, and a root temperature of 25℃. The plant was lighted with a *PPFD* of 300 μmol m^{-2} s^{-1} in a photoperiod of 12 h. The means of measured values in 3 plants are plotted.

O_2欠乏条件下であっても根がCO_2を放出し続けることが明らかとなった．また，根の吸水速度は5日間にわたり葉への光照射に同調して変動し，暗黒においても2 mg $g^{-1}s^{-1}$の吸水速度が認められた（Fig.35c). Everard and Drew (1987, 1989)はトウモロコシ（*Zea mays* L.）およびヒマワリ（*Helianthus annuus* L.）の単離根系の吸水速度がO_2欠乏条件下で減少することを明らかにしている．また，Zhang and Tyerman (1991)は，コムギ（*Triticum aestivum* L.）の単離根の透水係数（hydraulic conductivity）がO_2欠乏条件下で減少することを明らかにしている．本実験では，植物個体における根の吸水速度に対する根部環境のO_2欠乏の作用は明瞭ではなかった．しかし，光照射下における吸水速度は溶存CO_2濃度の増加にともなって徐々に減少し，5日目には初期値の1/2となった．溶存CO_2濃度が増加した場合でも培養液のpHは5.4~6.1の範囲にあり，根の吸水速度の経時的な減衰は，高濃度のCO_2による根の障害に由来することも推察される（Chang and Loomis,

1945; Jacobson *et al.*, 1968; 北宅ら，1984; Nobel and Palta, 1989; Palta and Nobel, 1989c). 以上のように，植物個体では根部環境がO_2欠乏条件下であるにもかかわらず根の呼吸と吸水における十分な活性が少なくとも4日間維持された．このことから，地上部環境のO_2が葉をとおして根へ輸送されることにより根の呼吸が維持されたことが推測された．

5－4　$^{18}O_2$トレーシングによる地上部O_2の根の呼吸への輸送の解析

地上部環境から葉をとおした根の呼吸へのO_2の輸送を調べるために，空気制御気密チャンバおよび気密水耕装置を用いて，根部環境を低溶存O_2濃度条件として地上部環境へ$^{18}O_2$を与え，根の呼吸へのトレーシングをおこなった．植物材料としては，気温23℃および相対湿度70%RHのファイトトロンガラス室で生育させた3葉期キュウリ植物を用いた．地上部環境（空気制御気密チャンバ）に

$^{18}O_2$を加えて，^{18}O同位体比（^{18}O isotopic abundance，$[^{18}O_2]/\{[^{16}O_2]+[^{17}O_2]+[^{18}O_2]\}$）を73%とした空気に葉を15時間暴露した．ここで，光合成によるO_2の発生を抑制するために暗黒とし，気孔がある程度開いた状態を維持するとともに吸水および蒸散を抑制するために，気温を25℃，相対湿度を約90%RH（飽差 2.3 g m^{-3}）とした（Kitano and Eguchi，1989，1992）．根部環境は，根温25℃，低溶存O_2濃度（0.01 mM以下）とした．$^{18}O_2$による根の好気的呼吸は次式のように示される（Fritz *et al.*，1958）．

$$C_6H_{12}O_6+6^{18}O_2+6H_2O \rightarrow 6CO_2+12H_2{}^{18}O \qquad (11)$$

そこで，ガスクロマトグラフ-質量分析計を用い，呼吸により生成された水（$H_2{}^{18}O$）の分析をおこなった．すなわち，葉を$^{18}O_2$に暴露した植物および無処理の植物について，器官別に組織を破砕し，蒸留して得られる抽出水の^{18}O同位体比（^{18}O isotopic abundance，$[H_2{}^{18}O]/\{[H_2{}^{16}O]+[H_2{}^{17}O]$

+[$H_2{}^{18}O$]}）を計測した．培養液についても同様に^{18}O同位体比を計測した．Table 1に培養液，根，茎および葉における^{18}O同位体比を示す．葉を$^{18}O_2$に暴露した植物では，根，茎および葉の^{18}O同位体比はそれぞれ 0.2090%，0.2233% および 0.3380% であり，天然の^{18}O同位体比（0.2040%，Ehleringer and Rundel，1988）より大となった．これに対して，無処理の植物における根，茎および葉の^{18}O同位体比はそれぞれ0.2040%,0.2033%および0.2013%であり，それぞれの器官において$^{18}O_2$に暴露した植物と無処理植物との間の差は1%レベルで有意であった．このことから，葉に与えられた$^{18}O_2$が根，茎および葉における呼吸に用いられたことが明らかとなった．ここで，葉を$^{18}O_2$に暴露した植物の根における^{18}O同位体比は，茎および葉と比べて著しく小となったが，このことは，高湿度および暗黒においてもわずかな根の吸水が起こり，根で生成された$H_2{}^{18}O$が希釈され，その一部は蒸散流によって地上部へ輸送された結果と考えられる．一方，培養液における^{18}O同位

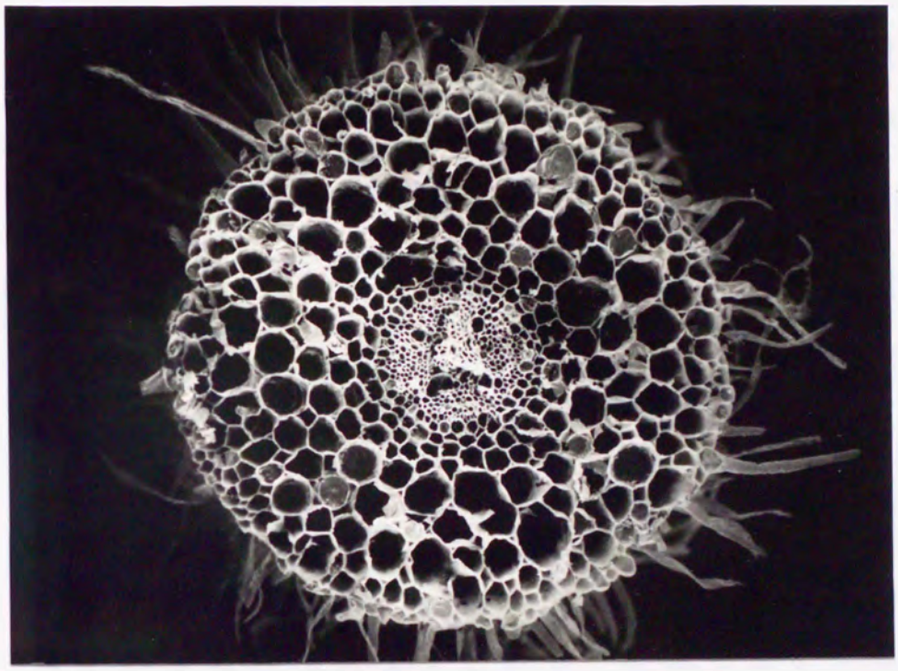
Table 1. Distribution of ^{18}O isotopic abundances of water in nutrient solution, roots, stem and leaves in $^{18}O_2$-treated and untreated plants. The leaves were exposed to $^{18}O_2$ (73% v/v of aerial O_2) for 15 h in darkness at an air temperature of 25℃, a relative humidity of 90%RH and a root temperature of 25℃. The means of measured values in 3 plants are listed with respective 95% confidence limits (in parentheses).

	^{18}O isotopic abundances $\frac{[H_2{}^{18}O]\times 100}{[H_2{}^{16}O]+[H_2{}^{17}O]+[H_2{}^{18}O]}$%	
	$^{18}O_2$-treated plants	Untreated plants
Nutrient solution	0.2017 (±0.0038)	0.2027 (±0.0057)
Roots	0.2090** (±0.0025)	0.2040 (±0.0025)
Stem	0.2233** (±0.0089)	0.2033 (±0.0029)
Leaves	0.3380** (±0.0456)	0.2013 (±0.0100)

** Significant difference ($P<0.01$) between $^{18}O_2$-treated and untreated plants.

体比の増加は認められなかった．

イネ（*Oryza sativa* L.），コムギ（*Triticum aestivum* L.）およびトウモロコシ（*Zea mays* L.）では，根部環境のO_2欠乏条件下において生育させた根の皮層に通気組織（aerenchyma）が発達する（Drew *et al.*, 1979; Webb and Jackson, 1985; Erdmann *et al.*, 1986）．この通気組織は，地上部からO_2欠乏条件下の根へのO_2拡散の経路と考えられている（Drew *et al.*, 1985; Armstrong and Beckett, 1987）．Fig.36に，低溶存O_2濃度（0.04 ~0.13 mM）において生育させたキュウリ2次根の横断面の走査電子顕微鏡写真を示す．キュウリ植物では低溶存O_2濃度で生育させた場合でも，根の皮層に通気組織の発達は認められなかった．しかし，本実験において地上部環境に加えた$^{18}O_2$が根の呼吸に用いられて$H_2{}^{18}O$が生成されたことから，通気組織を形成しないキュウリ植物においても，根部環境のO_2欠乏条件下では地上部環境のO_2が細胞間隙をとおして輸送されて根の呼吸に供給されることが実証された．



0.5 mm

Figure 36. Scanning electron micrograph of sectional view of the root grown in nonaerated nutrient solution ($[O_2]=0.04-0.13$ mM) for 18 days at an air temperature of 23℃ and a relative humidity of 70%RH, where the samples were prepared from the zone 15 cm from the root tip in the 2nd order root.

5－5　根の呼吸と吸水との関係

地上部環境のO_2の輸送と根の吸水特性との関連を調べるために，根部環境を低溶存O_2濃度条件とし，地上部環境を異なるO_2濃度として植物個体の根のCO_2放出速度および吸水速度を計測した．植物材料としては，気温23℃および相対湿度70%RHのファイトトロンガラス室で生育させた3葉期キュウリ植物を用いた．地上部環境は，気温25℃，相対湿度90%RH（飽差 2.3 g m^{-3}），暗黒として，前述（第5章，4節）のように，光合成による葉のO_2放出を抑制するとともに，暗黒下においても気孔がある程度開いた状態を維持した．Fig.37に示すように，地上部環境にN_2ガスを加えて低O_2濃度1％ v/vとした場合（曲線Ⅰ），地上部環境に空気を加えて高O_2濃度21% v/vとした場合（曲線Ⅱ）および6時間低O_2濃度とした後にステップ状に高O_2濃度とした場合（曲線Ⅲ）の3つの条件を設定した．また，根部環境条件は，根温25℃，低溶存O_2濃度（0.01 mM以下）とした．

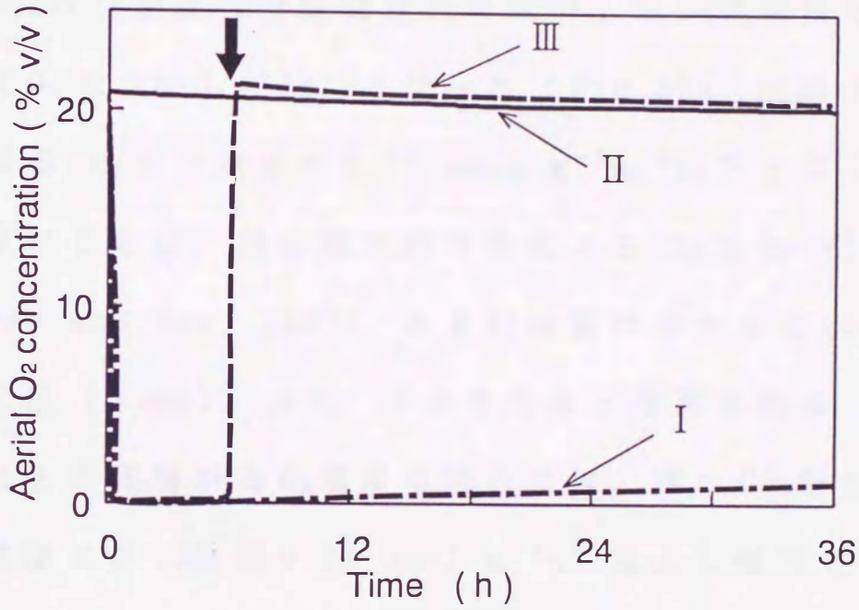


Figure 37. Time course patterns of aerial O_2 concentration during the time of aerial O_2 treatments at an air temperature of 25℃ and a relative humidity of 90%RH in darkness. I, aerial $[O_2]$=1% v/v; II, 21% v/v; III, stepwise increase from 1 to 21% v/v at 6 h (arrow). The means of measured values in 3 times are plotted.

Fig.38に，地上部環境の各O_2濃度条件下における根のCO_2放出速度(a)および吸水速度(b)の経時的変化を示す．低O_2濃度条件下では，CO_2放出速度の初期値は 0.11 μmol $g^{-1}s^{-1}$であったが，CO_2放出速度は指数関数的に減少して24時間後には0.01 μmol $g^{-1}s^{-1}$となった（Fig.38a，曲線Ⅰ）．根のCO_2放出速度が0.01 μmol $g^{-1}s^{-1}$以下とならないことは，根の嫌気的呼吸によるCO_2放出(Fitter and Hay, 1987)，あるいは植物体からのCO_2拡散（Nobel, 1991）によるものと推測される．地上部環境が高O_2濃度の場合には，根のCO_2放出速度は約12時間0.08 μmol $g^{-1}s^{-1}$以上に維持され，その後は0.02 μmol $g^{-1}s^{-1}$に減少した（Fig.38a，曲線Ⅱ）．このことから，地上部環境のO_2により根の呼吸が維持されるが，12時間以降は暗黒において植物体内の呼吸基質が消費されたことが示唆される（Waters *et al.*, 1989）．さらに，地上部環境のO_2濃度をステップ状に増加させた植物では，30分以内にCO_2放出速度が指数関数的減少から増加に転じて，12時間ほぼ0.03 μmol $g^{-1}s^{-1}$以上に

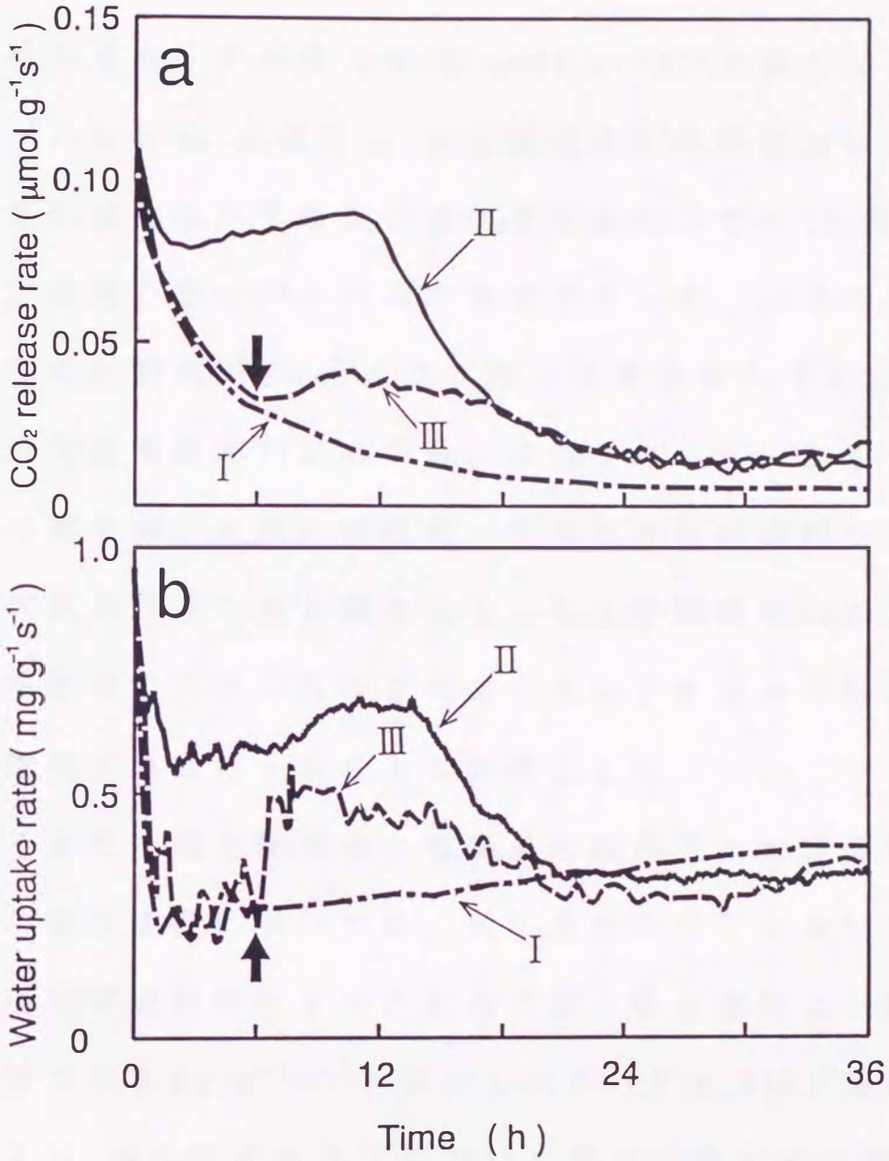


Figure 38. Time course patterns of CO_2 release rate (a) and water uptake rate (b) per root dry weight in the intact root in an O_2-deficient nutrient solution at a root temperature of 25℃ where the leaves were exposed to different aerial O_2 concentrations at an air temperature of 25℃ and a relative humidity of 90% in darkness. Ⅰ, aerial [O_2] = 1% v/v; Ⅱ, 21% v/v; Ⅲ, stepwise increase from 1 to 21% v/v at 6 h (arrow). The means of measured values in 3 plants are plotted.

維持され，その後は0.02 μmol $g^{-1}s^{-1}$に減少した（Fig.38a，曲線Ⅲ）．実験開始後12時間における，高O_2濃度条件下および低O_2濃度条件下でのCO_2放出速度の差は5%レベルで有意であった．以上のように，根のCO_2放出速度と地上部環境のO_2濃度との明瞭な関連が認められ，このことから，前述（第5章，4節）の結果，すなわち根部環境がO_2欠乏条件下にある場合でも，地上部環境のO_2が葉をとおして根に供給されることにより根の呼吸が維持されることをさらに明確にした．

また，地上部環境の各O_2濃度条件下における根の吸水速度については，低O_2濃度条件下において根の呼吸が抑制された植物では，吸水速度は1時間で0.3 mg $g^{-1}s^{-1}$に減少したが（Fig.38b，曲線Ⅰ），高O_2濃度条件下において根の呼吸が十分維持された植物では，吸水速度は12時間はほぼ0.6 mg $g^{-1}s^{-1}$以上であり，その後は減少した（Fig.38b，曲線Ⅱ）．実験開始後12時間における，高O_2濃度条件下および低O_2濃度条件下での吸水速度の差は5%レベルで有意であった．地上部環境のO_2濃

度をステップ状に増加させたことにより根の呼吸が促進された植物では，O_2濃度の増加後30分以内に吸水速度が0.5 mg $g^{-1}s^{-1}$に増加し，12時間ほぼ0.4 mg $g^{-1}s^{-1}$ 以上に維持された（Fig.38b，曲線Ⅲ）．以上のように，高湿度（90%RH）および暗黒条件下の地上部環境の高O_2濃度条件により根の呼吸が維持される場合には根の吸水速度が増加した．一方，地上部環境の低O_2濃度条件および呼吸基質の消費により根の呼吸が抑制される場合には根の吸水速度が減少した．このことから，根の呼吸と吸水の動態における平行性が明らかとなった．

前述（第４章）のように，長野・石田（1984）および長野ら（1993）は全根系の通水抵抗に占める吸収抵抗の割合はダイズ（*Glycine max* L.）およびヒマワリ（*Helianthus annuus* L.）において80~85%であり，トウモロコシ（*Zea mays* L.）において99%であることを明らかにしている．したがって，根の吸水の動態は主に根の吸収抵抗に支配されており，この吸収抵抗は水の膜透過性に密

接に関連していると考えられる．このことから，本実験の結果は，根部環境がO_2欠乏条件下にあるキュウリ植物において，暗黒条件下の地上部環境から葉をとおして根へ輸送されたO_2が根の呼吸に用いられることにより，膜透過性が維持されて根の吸水が改善されることを示唆している．

第6章　綜合考察

本研究では，根の基本的機能である呼吸および吸水に対する環境の作用を明らかにすることを目的として，根の形態に対する溶存O_2濃度の作用，根の呼吸および吸水に対する根温の作用，根の呼吸への基質の転流および地上部環境のO_2と根の呼吸との関連を調べた．すなわち，根の呼吸および吸水に対する環境の作用を解析するために，気密水耕装置において培養液の温度（根温）を制御し，根のO_2吸収速度，CO_2放出速度および吸水速度をオンラインで計測した．また，光合成および蒸散をとおした根の呼吸および吸水に対する地上部環境の作用が考えられることから，人工照明グロースキャビネットおよび空気制御気密チャンバを用いて地上部環境を制御した．その結果に基づき環境生理学的観点から考察をおこなう．

水耕においては，培養液の溶存O_2濃度が植物の生育に作用することが注目されている(Benjamin and Greenway, 1979; Trought and Drew, 1980;

Atwell *et al.*, 1985; Barrett-Lennard *et al.*, 1988; Smit *et al.*, 1990). そこで，根系の画像解析によりキュウリ植物（*Cucumis sativus* L.）の分岐根の長さおよび分岐部位を数値化し，根の形態に対する培養液の溶存O_2濃度の作用特性を明らかにした．すなわち，高溶存O_2濃度（空気飽和レベル）条件下と比べて，低溶存O_2濃度（0.03~0.13 mM）条件下では2次根の伸長が抑制されるのにもかかわらず，3次根および4次根の発達により根長の総和が増加することを明示し得た（第3章，3節）．このことは，根の表面積を増大させ，低溶存O_2濃度条件下での根の呼吸の維持のために順応した結果と考えられる．

このような溶存O_2濃度の作用は，言うまでもなく呼吸に関連しており，根の呼吸は根温に直接的に作用されると考えられる．一般に，植物組織（*in vitro*）の呼吸速度は，生育温度の範囲では温度の上昇にともなって増加し，その温度係数（Q_{10}）がほぼ2.0であるとされている（Lambers, 1985）．さらに，Agata and Takeda (1982) およ

びAgata *et al*. (1989) は，サツマイモ（*Ipomoea batatas* Lam.），コウシュンシバ(*Zoysia matrella* Merr.) およびベントグラス(*Agrostis tenuis* Sibth.)の葉の暗呼吸が葉温の上昇にともなって増加することを明らかにしている．本研究におけるキュウリ植物の根のO_2吸収速度は根温上昇にともなって増加する傾向にあった(Fig.21)．一方，根のCO_2放出速度は根温12℃以下では著しく抑制されたが，根温24℃でCO_2放出速度は0.12 $\mu mol\ g^{-1}s^{-1}$にとどまり，さらに根温が上昇してもCO_2放出速度の増加は認められなかった（Fig. 23)．このように，根のCO_2放出速度は根温12℃以下での著しい抑制に特徴づけられるが，高い根温域ではCO_2放出速度の温度依存性が明確でない．その原因としては次のように考えられる．すなわち，本研究における気密水耕装置では，高い根温域で急速にO_2欠乏状態となり(20時間以内に0.02 mM)，第5章3節および4節で述べたように地上部環境から葉をとおしてO_2が輸送されるものの，高い根温における根の呼吸の増加にO_2供給が対応

できず，結果的に根温が上昇してもCO_2放出速度の増加が制限されたと考えられる．また，根の呼吸がCO_2により抑制されることが知られており(Nobel and Palta, 1989; Palta and Nobel, 1989c)，本研究では気密水耕装置内に蓄積されたCO_2による呼吸の抑制作用が根温上昇（28~32℃）にともなって促進されたことも考えられる．

この根の呼吸と同様に，根の吸水速度も根温12℃以下では著しく抑制されることが明らかとなった（第4章，2節）．すなわち，根の呼吸および吸水には平行的な温度依存性が認められた．さらに，地上部を切除した単離根系を用いて，根温8~32℃における全根系の通水抵抗を計測したところ，全根系の通水抵抗は低根温域で著しく大となった（第4章，3節）．すなわち，全根系の通水抵抗に対する根温の作用が，根の吸水の温度依存性に対応した．根の吸水は能動的吸水および受動的吸水に分けられる．能動的吸水は細胞膜におけるイオンの能動輸送による浸透ポテンシャル差で引き起こされ，受動的吸水は葉の蒸散によって生

じるサクションで引き起こされる(Kramer,1983). 受動的吸水における根の通水抵抗は根表面と導管との間の吸収抵抗および導管における通導抵抗から構成されているものの(Landsberg and Fowkes, 1978), 全根系の通水抵抗の大部分が吸収抵抗で占められることが知られている(長野・石田, 1984; 長野ら, 1993). この吸収抵抗はシンプラストおよびアポプラスト輸送に対する抵抗であり, とくにシンプラスト輸送では細胞膜における水の透過性が大きく関与している(Steudle and Jeschke, 1983; Hanson *et al.*, 1985). したがって, 本研究で明らかとなった全根系の通水抵抗に対する根温の作用は, 根温が膜透過性に作用していることを示唆している. また, クロダネカボチャ植物(*Cucurbita ficifolia* B.)における全根系の通水抵抗は, 低根温(8℃)においてもキュウリ植物に比較してより小となった(第4章, 3節). このことは, クロダネカボチャ植物がキュウリ植物に比して低温耐性を有すること(Tachibana, 1982; Eguchi and Koutaki, 1986)に関連

していると考えられる．

根の呼吸および吸水に対しては，根部環境とともに地上部環境が関連すると考えられる．そこで，光合成による呼吸基質の供給について調べるために$^{13}CO_2$のトレーシングをおこなった．その結果，3葉期キュウリ植物においては，光合成固定炭素が約2時間で根の呼吸に用いられることが明らかとなった（第5章，2節）．また，暗黒条件下のキュウリ植物においては，12時間以後に呼吸基質が消費されてしまうことにより根のCO_2放出速度が減少することが明らかとなった（第5章，5節）．これらの結果から，光合成による呼吸基質の転流が根の呼吸に密接に関連していることが明らかとなった．

前述のように根の呼吸に対するO_2の供給が重要であるが，根部環境のO_2欠乏条件下では，地上部環境のO_2が植物体をとおして根の呼吸へ輸送されることが考えられる．とくに，根に通気組織を形成するイネ（*Oryza sativa* L.），コムギ（*Triticum aestivum* L.）およびトウモロコシ（*Zea mays* L.）

などでは，根部環境のO_2欠乏条件下において地上部環境のO_2が拡散により葉から通気組織をとおして輸送されることが知られている(Jensen *et al.*, 1967; Greenwood, 1967; Drew *et al.*, 1985; Erdmann and Wiedenroth, 1988). 一方，通気組織を形成しないエンドウ(*Pisum sativum* L.)においても細胞間隙をとおしてO_2が拡散することが報告されている(Armstrong *et al.*, 1982, 1983; Armstrong and Healy, 1984). しかし，根の呼吸と地上部環境のO_2との関係については十分には調べられていない．本研究では，根部環境がO_2欠乏条件となっても，キュウリ植物の根のCO_2放出速度および吸水速度でみた根の活性が少なくとも4日間維持されることが認められた(第5章，3節)．このことから，通気組織を形成しないキュウリ植物においても，地上部環境のO_2が葉をとおして根に輸送され，根の十分な生理的活性が維持されることが推測された．そこで，根部環境をO_2欠乏条件として，高湿度(90%RH)および暗黒下で地上部環境に$^{18}O_2$を加え，呼吸により生成され

る水の^{18}O同位体比を計測した．葉に$^{18}O_2$を与えた植物では，葉および茎だけでなく根においても水の^{18}O同位体比が増加し，$^{18}O_2$を与えなかった植物との差は1%レベルで有意であった（第5章，4節）．したがって，地上部環境の$^{18}O_2$が葉および茎における呼吸だけでなく，根の呼吸にも用いられ，$H_2{}^{18}O$が生成されることが明らかとなった．ここで，葉および茎と比較して，根における水の^{18}O同位体比が小となったことは，地上部環境を高湿度および暗黒とした条件下でも蒸散による根の吸水が生じ（第5章，5節），根の呼吸により生成された$H_2{}^{18}O$が希釈されるとともに，その一部が蒸散流により葉へ輸送された結果であると考えられる．以上のように，地上部環境に加えた$^{18}O_2$が根の呼吸に用いられて$H_2{}^{18}O$が生成されたことから，通気組織を形成しないキュウリ植物においても，根部環境のO_2欠乏条件下では，地上部環境のO_2が細胞間隙をとおして輸送され，根の呼吸に供給されることが実証された．

さらに，地上部環境からのO_2輸送による根の呼

吸と，根の吸水との関連を調べた．根部環境のO_2欠乏条件において地上部環境を低O_2濃度条件（1% v/v）とした場合，根の呼吸速度および吸水速度がともに著しく抑制され，また，地上部環境を高O_2濃度条件（大気レベル）とした場合には根のCO_2放出速度および吸水速度が増加した（第5章，5節）．このことから，根部環境のO_2欠乏条件下では地上部環境から葉をとおして根に輸送されたO_2により根の呼吸が維持され，根の吸水が改善されることが示唆された．ここで，根部環境および地上部環境がともにO_2欠乏条件とした場合，根のCO_2放出速度は24時間後には著しく低下したものの（0.01 μmol $g^{-1}s^{-1}$），0 μmol $g^{-1}s^{-1}$とはならなかった（Fig.38a，曲線Ⅰ）．このことは根の嫌気的呼吸によるCO_2放出（Barta，1986），あるいは植物体からのCO_2拡散（Nobel，1991）によるものと推測される．とくに，根の嫌気的呼吸は *in vitro*において認められている（Johnson *et al.*，1989; Thomson and Greenway，1991; Hole *et al.*，1992）．しかし，嫌気的呼吸により得られる

ATPは好気的呼吸の1/19とみなされており(Fitter and Hay, 1987), 根の生理的活性の維持にはほとんど寄与し得ないと考えられる. また, 植物体からの拡散によって根からの微量なCO_2放出があるとしても, 根の呼吸に関連していないことは明白である.

根の能動的吸水はイオンの能動輸送のためのエネルギーを必要とするとされているが(Kramer, 1983), 根の呼吸と受動的吸水との関連の機作については明確な知見は得られていない. 前述のように, 全根系の通水抵抗は, 根の表面から導管に至る細胞膜における水の透過性に支配されると考えられる. O_2欠乏条件下では根の細胞膜の正常な機能が失われること(Hiatt and Lowe, 1967), また, 呼吸が抑制されると細胞膜の正常な機能が失われること(Leopold and Musgrave, 1979)などの報告を参照すると, 細胞膜の生理的機能を維持するためには, 十分な呼吸活性が必要であると考えられる(Zemlianukhin and Ivanov, 1978; Drew, 1991). このような観点から, 根の呼吸が膜透過

性に関連することによって根の受動的吸水の特性に作用しており，この生理的過程に環境要素，すなわち根温およびO_2濃度が作用していることが示唆された．

摘　要

本研究では，気密水耕装置を用い，根部環境および地上部環境の制御下において，根の基本的な機能である呼吸および吸水に対する環境の作用を解析した．

まず，水耕におけるキュウリ植物（*Cucumis sativus* L.，品種長日落合２号）の根の形態に対する溶存O_2濃度の作用を根系の画像解析により定量的に明らかにした．すなわち，培養液の高溶存O_2濃度（空気飽和レベル）条件下に比べて，低溶存O_2濃度（0.03~0.13 mM）条件下では２次根の伸長が抑制されるにもかかわらず，３次根および４次根の発達により根長の総和が増加することを明示し得た．

根の呼吸および吸水に対する根温の作用を調べるために，根温を8，12，16，20，24，28および32℃に制御し，根のO_2吸収速度，CO_2放出速度および吸水速度のオンライン，非破壊計測をおこなった．その結果，根温12℃以下では根の呼吸およ

び吸水がともに著しく抑制されることが明らかとなった．すなわち，根の呼吸および吸水には平行的な温度依存性が認められた．この根の受動的吸水の温度依存性は，全根系の通水抵抗に対する根温の作用に対応していた．全根系の通水抵抗の大部分が吸収抵抗によることから，根の吸水の温度依存性は吸収抵抗を支配する膜透過性に対する根温の作用によるものと考えられた．さらに，キュウリ植物に比べて，低温耐性を有するクロダネカボチャ植物(*Cucurbita ficifolia* B.)の全根系の通水抵抗は，根温8℃においてもキュウリ植物に比較して小となった．このことが，クロダネカボチャ植物の低温耐性に関連していると考えられた．

次に，地上部から根の呼吸への光合成固定炭素の転流およびO_2の輸送を調べるために，地上部環境として空気制御気密チャンバを用い，$^{13}CO_2$および$^{18}O_2$のトレーシングをおこなった．まず，光照射下で地上部環境に$^{13}CO_2$を加え，光合成固定炭素が転流により根の呼吸基質として用いられる

までの時間遅れを調べた．その結果，3葉期キュウリ植物においては，光合成固定炭素が転流されて根の呼吸に用いられるまでに約2時間が必要であることが明らかとなった．

一方，気密水耕装置において5日間根の呼吸および吸水を連続計測した結果，根部環境がO_2欠乏条件となっても，根のCO_2放出速度および吸水速度からみた活性が少なくとも4日間は維持された．このことは，地上部環境のO_2が葉をとおして根へ輸送されることにより根の呼吸が維持されることを示唆している．そこで，地上部環境に$^{18}O_2$を加え，根の呼吸で生成された水の^{18}O同位対比を計測した．その結果，地上部環境に加えた$^{18}O_2$が根の呼吸に用いられて$H_2{}^{18}O$が生成されることが明らかとなった．このことから，通気組織を形成しないキュウリ植物においても，根部環境のO_2欠乏条件下では，地上部環境のO_2が細胞間隙をとおして輸送され，根の呼吸に供給されることが実証された．この地上部環境のO_2輸送による根の呼吸と根の受動的吸水の特性との関連を調べるために，

地上部環境を異なるO_2濃度として根のCO_2放出速度および吸水速度を計測した．地上部環境が低O_2濃度（1% v/v）条件下では根の呼吸および吸水がともに抑制されたのに対して，高O_2濃度（大気レベル）条件下では根のCO_2放出速度および吸水速度がともに増加した．すなわち，根部環境がO_2欠乏条件であっても，地上部環境から葉をとおして根に輸送されたO_2により根の呼吸が維持され，根の吸水が改善されることが示唆された．

以上のように，根温およびO_2濃度がともに呼吸および吸水に平行的に作用することから，根の呼吸が膜透過性と関連して根の受動的吸水に影響しており，この生理的過程に根温およびO_2濃度が作用していることが示唆された．

謝　辞

本研究の遂行および本論文の作成にあたり，終始懇切なる御指導および御鞭撻を頂いた九州大学生物環境調節研究センター教授江口弘美博士に謹んで感謝の意を表する．論文のとりまとめに際し，九州大学農学部教授縣和一博士および九州大学農学部教授筬島豊博士には御校閲の労および数々の貴重な御助言を頂いた．ここに深謝の意を表する．また，終始懇切な御力添えおよび御校閲を頂いた九州大学九州大学生物環境調節研究センター助教授北野雅治博士に心より感謝の意を表する．

さらに，本研究の遂行にあたり，絶えず多大な御協力および有益な御助言を頂いた九州大学生物環境調節研究センター教職員各位に対し感謝の意を表する．

引用文献

AGATA W., AOKI N., MOROKUMA M. and NABESHIMA H. (1989) An actual state of photosynthesis and transpiration in zoysiagrass and bentgrass greens. Pages 133-135 *in Proceedings of the 6th International Turfgrass Research Conference, Tokyo*. Japanese Society of Turfgrass Science.

AGATA W., HAKOYAMA S. and KAWAMITSU Y. (1985) Influence of light intensity, temperature and humidity on photosynthesis and transpiration of *Sasa nipponica* and *Arundinaria pygmaea*. *Bot. Mag. Tokyo* 98, 125-135.

AGATA W. and TAKEDA T. (1982) Studies on matter production in sweet potato plants. 2. Changes of gross and net photosyntheses, dark respiration and solar energy utilization with growth under field conditions. *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, 27, 75-82.

ALM D.M. and NOBEL P.S. (1991) Root system water uptake and respiration for *Agave deserti*: Observations and predictions using a model based on individual roots. *Ann. Bot.* 67, 59-65.

AMTHOR J.S. (1984) The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant Cell Environ.* 7, 561-569.

ANDERSEN P.C., LOMBARD P.B. and WESTWOOD M.N. (1984) Effect of root anaerobiosis on the water relations of several *Pyrus*

species. *Physiol. Plant.* 62, 245-252.

ARMSTRONG W. and BECKETT P.M. (1987) Internal aeration and the development of stelar anoxia in submerged roots: A multishelled mathematical model combining axial diffusion of oxygen in the cortex with radial losses to the stele, the wall layers and the rhizosphere. *New Phytol.* 105, 221-245.

ARMSTRONG W. and GAYNARD T.J. (1976) The critical oxygen pressures for respiration in intact plants. *Physiol. Plant.* 37, 200-206.

ARMSTRONG W. and HEALY M.T. (1984) Oxygen diffusion in pea. III. Changes in the oxygen status of the primary pea root attributable to an ageing of the tissues. *New Phytol.* 96, 179-185.

ARMSTRONG W., HEALY M.T. and LYTHE S. (1983) Oxygen diffusion in pea. II. The oxygen status of the primary root as affected by growth, the production of laterals and radial oxygen loss. *New Phytol.* 94, 549-559.

ARMSTRONG W., HEALY M.T. and WEBB T. (1982) Oxygen diffusion in pea. I. Pore-space resistance in the primary root. *New Phytol.* 91, 647-659.

ARMSTRONG W. and WEBB T. (1985) A critical oxygen pressure for root extension in rice. *J. Exp. Bot.* 36, 1573-1582.

ASTON M.J. and LAWLOR D.W. (1979) The relationship between transpiration, root

water uptake, and leaf water potential. *J. Exp. Bot.* 30, 169-181.

ATWELL B.J., THOMSON C.J., GREENWAY H., WARD G. and WATERS I. (1985) A study of the impaired growth of roots of *Zea mays* seedlings at low oxygen concentrations. *Plant Cell Environ.* 8, 179-188.

BABALOLA O., BOERSMA L and YOUNGBERG C.T. (1968) Photosynthesis and transpiration of monterey pine seedlings as a function of soil water suction and soil temperature. *Plant Physiol.* 43- 515-521.

BARRETT-LENNARD E.G., LEIGHTON P.D., BUWALDA F., GIBBS J., ARMSTRONG W., THOMSON C.J. and GREENWAY H. (1988) Effects of growing wheat in hypoxic nutrient solutions and of subsequent transfer to aerated solutions. I. Growth and carbohydrate status of shoots and roots. *Aust. J. Plant Physiol.* 15, 585-598.

BARTA A.L. (1986) Metabolic response of *Medicago sativa* L. and *Lotus corniculatus* L. roots to anoxia. *Plant Cell Physiol.* 9, 127-131.

BASSIRIRAD H., RADIN J.W. and MATSUDA K. (1991) Temperature-dependent water and ion transport properties of barley and sorghum roots. I. Relationship to leaf growth. *Plant Physiol.* 97, 426-432.

BENJAMIN L.R and GREENWAY H. (1979) Effects of a range of O_2 concentrations on porosity of barley roots and on their sugar and protein concentrations. *Ann. Bot.* 43, 383-391.

BOWN A.W. (1985) CO_2 and intracellular pH. *Plant Cell Environ.* 8, 459-465.

BOYER J.S. (1971) Resistances to water transport in soybean, bean, and sunflower. *Crop Sci.* 11, 403-407.

BUWALDA F., BARRETT-LENNARD E.G., GREENWAY H., DAVES B.A. (1988) Effect of growing wheat in hypoxic nutrient solutions and of subsequent transfer to aerated solutions. II. Concentrations and uptake of nutrients and sodium in shoots and roots. *Aust. J. Plant Physiol.* 15, 599-612.

CAMPBELL E.C., CAMPBELL G.S. and BARLOW W.K. (1973) A dewpoint hygrometer for water potential measurement. *Agric. Meteorol.* 12, 113-121.

CHANG H.T. and LOOMIS W.E. (1945) Effect of carbon dioxide on absorption water and nutrients by roots. *Plant Physiol.* 20, 221-22.

CLARKSON D.T. (1976) The influence of temperature on the exudation of xylem sap from detached root systems of rye (*Secale cereale*) and barley (*Hordeum vulgare*). *Planta* 132, 297-304.

DREW M.C. (1991) Oxygen deficiency in the root environment and plant mineral nutrition. Pages 303-316 *in* M.B. Jackson, D.D. Davies and H. Lambers (eds.) *Plant Life under oxygen deprivation.* SPB Publishing bv, The Hague, The Netherlands.

DREW M.C., JACKSON M.B., GIFFARD S. (1979) Ethylene-promoted adventitious rooting and

development of cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. *Planta* 147, 83-88.

DREW M.C. and NYE P.H. (1969) The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. II. The effect of root Hairs on the uptake of potassium by roots of rye grass (*Lolium multiflorum*). *Plant Soil* 31, 407-424.

DREW M.C. and SAKER L.R. (1975) Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. II. Localized, compensatory increases in lateral root growth and rates of nitrate uptake when nitrate supply is restricted to only part of the root system. *J. Exp. Bot.* 26, 79-90.

DREW M.C., SAGLIO P.H. and PRADET A. (1985) Larger adenylate energy charge and ATP/ADP ratios in aerenchymatous roots of *Zea mays* in anaerobic media as a consequence of improved internal oxygen transport. *Planta* 165, 51-58.

DREW M.C., SAKER L.R. and ASHLEY T.W. (1973) Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. I. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *J. Exp. Bot.* 24, 1189-1202.

EGUCHI H. and KOUTAKI M. (1986) Analysis of soil temperature effect on transpiration by leaf heat balance in cucumber, cucurbit and their grafted plants. *Biotronics* 15, 45-54.

EHLERINGER J.R. and RUNDEL P.W. (1988) Stable isotopes: History, units, and instrumentation. Pages 1-15 *in* P.W. Rundel, J.R. Ehleringer and K.A. Nagy (eds.) *Stable isotopes in Ecological Research*. Springer-Verlag, New York.

ERDMANN B., HOFFMANN P. and WIEDENROTH E.M. (1986) Changes in the root system of wheat seedlings following root anaerobiosis. I. Anatomy and respiration in *Triticum aestivum* L. *Ann. Bot.* 58, 597-605.

ERDMANN B. and WIEDENROTH E.M. (1986) Changes in the root system of wheat seedlings following root anaerobiosis. II. Morphology and anatomy of evolution forms. *Ann. Bot.* 58, 607-616.

ERDMANN B. and WIEDENROTH E.M. (1988) Changes in the root system of wheat seedlings following root anaerobiosis: Ⅲ. Oxygen concentration in the roots. *Ann. Bot.* 62, 277-286.

ERICKSON L.C. (1946) Growth of tomato roots as influenced by oxygen in the nutrient solution. *Am. J. Bot.* 33, 551-561.

EVERARD J.D. and DREW M.C. (1987) Mechanisms of inhibition of water movement in anaerobically treated roots of *Zea mays* L. *J. Exp. Bot.* 38, 1154-1165.

EVERARD J.D. and DREW M.C. (1989) Mechanisms controlling changes in water movement through the roots of *Helianthus annuus* L. during continuous exposure to

oxygen deficiency. *J. Exp. Bot.* 40, 95-104.

FENNELL A., LI P.H. and MARKHART A.H. (1990) Influence of air and soil temperature on water relations and freezing tolerance of spinach (*Spinacia oleracea*). *Physiol. Plant.* 78, 51-56.

FISCUS E.L. (1975) The interaction between osmotic- and pressure-induced water flow in plant roots. *Plant Physiol.* 55, 917-922.

FISCUS E.L. (1977) Determination of hydraulic and osmotic properties of soybean root systems. *Plant Physiol.* 59, 1013-1020.

FITTER A.H. (1986) The topology and geometry of plant root systems: Influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Ann. Bot.* 58, 91-101.

FITTER A.H. (1991) Characteristics and functions of root systems. Pages 3-25 *in* Waisel Y., Eshel A. and Kafkafi U. (eds.) *Plant Roots: The Hidden Half.* Marcel Dekker, New York, Basel, Hong Kong.

FITTER A.H. and HAY R.K.M. (1987) *Environmental Physiology of Plants.* Academic Press, San Diego, CA.

FRITZ G.J., MILLER W.G., BURRIS R.H. and ANDERSON L. (1958) Direct incorporation of molecular oxygen into organic material by respiring corn seedlings. *Plant Physiol.* 33, 159-161.

GEISLER G. (1965) The morphogenetic effect of oxygen on roots. *Plant Physiol.* 40, 85-88.

GIRTON R.E. (1979) Effects of oxygen concentration on the respiration of excised root-tip segments of maize and rice, and of germinating grains of rice and buckwheat. *Physiol. Plant.* 46, 58-62.

GODDARD D.R. and MEEUSE B.J.D. (1950) Respiration of higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1, 207-232.

GREENWOOD D.J. (1967) Studies on the transport of oxygen through the stems and roots of vegetable seedlings. *New Phytol.* 66, 337-347.

GREENWOOD D.J. and GOODMAN D. (1971) Studies on the supply of oxygen to the roots of mustard seedlings (*Sinapis alba* L.). *New Phytol.* 70, 85-96.

HIATT A.J. and LOWE R.H. (1967) Loss of organic acids, amino acids, K, and Cl from barley roots treated anaerobically and with metabolic inhibitors. *Plant Physiol.* 42, 1731-1736.

HANSEN A.P., YONEYAMA T. and KOUCHI H. (1992) Short-term nitrate effects on hydroponically-grown soybean cv. Bragg and its supernodulating mutant. II. Distribution and respiration of recently-fixed ^{13}C-labelled photosynthate. *J. Exp. Bot.* 43, 9-14.

HANSON P.J., SUCOFF E.I. and MARKHART A.H. (1985) Quantifying apoplastic flux

through red pine root systems using trisodium, 3-hydroxy-5,8,10-pyrene-trisulfonate. *Plant Physiol.* 77, 21-24.

HELDER R.J. (1988) A quantitative approach to the inorganic carbon system in aqueous media used in biological research: dilute solutions isolated from the atmosphere. *Plant Cell Environ.* 11, 211-230.

HOLE D.J., COBB B.G., HOLE P.S. and DREW M.C. (1992) Enhancement of anaerobic respiration in root tips of *Zea mays* following low-oxygen (hypoxic) acclimation. *Plant Physiol.* 99, 213-218.

HUCK M.G., HAGEMAN R.H. and HANSON J.B. (1962) Diurnal variation in root respiration. *Plant Physiol.* 37, 371-375.

JACOBSON L., SCHAEDLE M., COOPER B. and YOUND L.C.T. (1968) Effects of various concentrations of carbon dioxide on respiration and potassium uptake in barley roots. *Physiol. Plant.* 21, 119-126.

JAMES W.O. (1953) *Plant Respiration.* Oxford University Press, London.

JENSEN C.R., STOLZY L.H. and LETEY J. (1967) Tracer studies of oxygen diffusion through roots of barley, corn, and rice. *Soil Sci.* 103, 23-29.

JOHNSON J., COBB B.G. and DREW M.C. (1989) Hypoxic induction of anoxia tolerance in root tips of *Zea mays*. *Plant Physiol.* 91, 837-841.

KAWAMITSU Y., AGATA W. and MIURA S. (1987)

Effects of vapour pressure difference on CO_2 assimilation rate, leaf conductance and water use efficiency in grass species. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* 31, 1-10.

KITANO M. and EGUCHI H. (1989) Quantitative analysis of transpiration stream dynamics in an intact cucumber stem by a heat flux control method. *Plant Physiol.* 89, 643-47.

KITANO M. and EGUCHI H. (1992) Dynamics of whole-plant water balance and leaf growth in response to evaporative demand. I. Effect of change in irradiance. *Biotronics* 21, 41-53.

北宅善昭・矢吹万寿・清田信 (1984) 根圏ガス環境の制御に関する研究. (2) キュウリの生育に対する根圏空気中のCO_2の影響. 農業気象 40, 119-124.

KOIDE R. (1985) The nature and location of variable hydraulic resistance in *Helianthus annuus* L. (sunflower). *J. Exp. Bot.* 36, 1430-1440.

KOUCHI H., AKAO S. and YONEYAMA T. (1986) Respiratory utilization of ^{13}C-labelled photosynthate in nodulated root systems of soybean plants. *J. Exp. Bot.* 37, 985-993.

KOUCHI H., NAKAJI K., YONEYAMA T. and ISHIZUKA J. (1985) Dynamics of carbon photosynthetically assimilated in nodulated soya bean plants under steady-state conditions. 3. Time-course study on ^{13}C incorporation into soluble metabolites and respiratory evolution of $^{13}CO_2$ from roots and nodules. *Ann. Bot.*

56, 333-346.

KOZLOWSKI T.T. (1968) Introduction. Pages 1-21 *in* Kozlowski T.T. (ed.) *Water Deficits and Plant Growth. Vol. 1.* Academic Press, New York and London.

KRAMER P.J. (1942) Species differences with respect to water absorption at low soil temperatures. *Am. J. Bot.* 29, 828-832.

KRAMER P.J. and Jackson W.T. (1954) Causes of injury to flooded tobacco plants. *Plant Physiol.* 29, 241-245.

KRAMER P.J. (1969) *Plant and Soil Water Relationships: A Modern Synthesis.* McGraw-Hill, New York.

KRAMER P.J. (1983) *Water Relations of Plants*, Academic Press, New York. pp. 235-261.

LAMBERS H. (1985) Respiration in intact plants and tissues: Its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms. Pages 418-473 *in* Douce R. and Day D.A. (eds.) *Encyclopedia of Plant Physiology New Series Vol. 18. Higher Plant Cell Respiration.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

LAMBERS H., SZANIAWSKI R.K. and DE VISSER R. (1983) Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evaluation of concepts, methods, values and their significance. *Physiol. Plant.* 58, 556-563.

LAMBERS H., VAN DER VERF A. and KONINGS H. (1991) Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. Pages 229-263 *in* Waisel Y., Eshel A. and Kafkafi U. (eds.) *Plant Roots: The Hidden Half*. Marcel Dekker, New York, Basel, Hong Kong.

LANDSBERG J.J. and FOWKES N.D. (1978) Water movement through plant roots. *Ann. Bot.* 42, 493-508.

LAWRENCE W.T. and OECHEL W.C. (1983) Effects of soil temperature on the carbon exchange of taiga seedlings. I. Root respiration. *Can. J. For. Res.* 13, 840-849.

LEOPOLD A.C. and MUSGRAVE M.E. (1979) Respiratory changes with chilling injury of soybeans. *Plant Physiol.* 64, 702-705.

LOPEZ F.B. and NOBEL P.S. (1991) Root hydraulic conductivity of two cactus species in relation to root age, temperature, and soil water status. *J. Exp. Bot.* 42, 143-149.

MACDUFF J.H., HOPPER M.J. and WILD A. (1987) The effect of root temperature on the carbon exchange and uptake of ammonium and nitrate by *Brassica napus* L. cv. Bien venu in flowing solution culture. II. Uptake from solutions containing NH_4NO_3. *J. Exp. Bot.* 38, 53-66.

MARKHART A.H. (1984) Amelioration of chilling-induced water stress by abscisic acid-induced changes in root hydraulic conductance. *Plant Physiol.* 74, 81-83.

MARKHART A.H., FISCUS E.L., NAYLOR A.W. and KRAMER P.J. (1979) Effect of temperature on water and ion transport in soybean and broccoli system. *Plant Physiol.* 64, 83-87.

MARKHART A.H. and SMIT B. (1990) Measurement of root hydraulic conductance. *HortScience* 25, 282-287.

MATSUI T., EGUCHI H., HANAMI Y., HANDA S. and TERAJIMA T. (1971) A growth cabinet for the study on biotronics. I. Design and performance. *Environ. Control in Biol.* 9, 37-46.

MAY L.H., CHAPMAN F.H. and ASPINALL D. (1965) Quantitative studies of root development. I. The influence of nutrient concentration. *Aust. J. Biol. Sci.* 18, 25-35.

McDOUGALL B.M. (1970) Movement of ^{14}C-photosynthate into the roots of wheat seedlings and exudation of ^{14}C from intact roots. *New Phytol.* 69, 37-46.

McWILLIAM J.R. KRAMER P.J. and MUSSER R.L. (1982) Temperature -induced water stress in chilling sensitive plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 343-352.

MEHARG A.A. and KILLHAM K. (1988) A comparison of carbon flow from pre-labelled and pulse-labelled plants. *Plant and Soil* 112, 225-231.

MINCHIN P.E.H. and McNAUGHTON G.S. (1984) Exudation of recently fixed carbon by non-sterile roots. *J. Exp. Bot.* 35, 74-82.

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.

長野敏英・石田朋靖・森田茂紀 (1993) 植物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. 生物環境調節 31, 147-153.

NIELSEN K.F. (1974) Roots and root temperatures. Pages 247-270 *in* Carson E.W. (ed.) *The Plant Root and Its Environment*. University Press of Virginia.

NOBEL P.S. (1991) *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego.

NOBEL P.S., LOPEZ F.B. and ALM D.M. (1991) Water uptake and respiration of root systems of two cacti: Observations and predictions based on individual roots. *J. Exp. Bot.* 42, 1215-1223.

NOBEL P.S. and PALTA J.A. (1989) Soil O_2 and CO_2 effects on root respiration of cacti. *Plant and Soil* 120, 263-271.

NOBEL P.S., SCHULTE P.J. and NORTH G.B. (1990) Water influx characteristics and hydraulic conductivity for roots of *Agave deserti* Engelm. *J. Exp. Bot.* 41, 409-415.

OSMAN A.M. (1971) Root respiration of wheat plants as influenced by age, temperature, and irradiation of shoots. *Photosynthetica* 5, 107-112.

PALLAS J.E.Jr. (1965) Transpiration and

stomatal opening with changes in carbon dioxide content of the air. *Science* 147, 171-173.

PALTA J.A. and NOBEL P.S. (1989a) Root respiration for *Agave deserti*: Influence of temperature, water status and root age on daily patterns. *J. Exp. Bot.* 40, 181-186.

PALTA J.A. and NOBEL P.S. (1989b) Influences of water status, temperature, and root age on daily patterns of root respiration for two cactus species. *Ann. Bot.* 63, 651-662.

PALTA J.A. and NOBEL P.S. (1989c) Influence of soil O_2 and CO_2 on root respiration for *Agave deserti*. *Physiol. Plant.* 76, 187-192.

PARSONS L.R. and KRAMER P.J. (1974) Diurnal cycling in root resistance to water movement. *Physiol. Plant.* 30, 19-23.

RUNNING S.W. and REID C.P. (1980) soil temperature influences on root resistance of *Pinus contorta* seedlings. *Plant Physiol.* 65, 635-640.

SALIM M. and PITMAN M.G. (1984a) Pressure-induced water and solute flow through plant roots. *J. Exp. Bot.* 35, 869-881.

SALIM M. and PITMAN M.G. (1984b) Water and solute flow through mung bean roots under applied pressure. *Physiol. Plant.* 61, 263-270.

SAGLIO P.H., RAYMOND P. and PRADET A. (1983) Oxygen transport and root respiration of maize seedlings. A quantitative approach using the correlation between ATP/ADP and the respiration rate controlled by oxygen tension. *Plant Physiol.* 72, 1035-1039.

SCHILDWACHT P.M. (1989) Is a decreased water potential after withholding oxygen to roots the cause of the decline of leaf-elongation rates in *Zea mays* L. and *Phaseolus vulgaris* L.? *Planta* 177, 178-184.

SCOTTER D.R., THURTELL G.W. and TANNER C.B. (1967) Measuring oxygen uptake by the roots of intact plants under controlled conditions. *Soil Sci.* 104, 374-378.

SHIRAZI G.A., STONE J.F., CROY L.I. and TODD G.W. (1975) Changes in root resistance as a function of applied suction, time of day, and root temperature. *Physiol. Plant.* 33, 214-218.

SMIT B.A., NEUMAN D.S. and STACHOWIAK M.L. (1990) Root hypoxia reduces leaf growth. Role of factors in the transpiration stream. *Plant Physiol.* 92, 1021-1028.

STEUDLE E. and JESCHKE W.D. (1983) Water transport in barley roots. Measurements of root pressure and hydraulic conductivity of roots in parallel with turgor and hydraulic conductivity of root cells. *Planta* 158, 237-248.

SYVERTSEN J.P. (1981) Hydraulic conductivity of four commercial citrus

rootstocks. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106, 378-381.

SZANIAWSKI R.K. and KIELKIEWICZ M. (1982) Maintenance and growth respiration in shoots and roots of sunflower plants grown at different root temperatures. *Physiol. Plant.* 54, 500-504.

TACHIBANA S. (1982) Comparison of effects of root temperature on the growth and mineral nutrition of cucumber cultivars and figleaf gourd. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 51, 299-308.

TACHIBANA S. (1989) Respiratory response of detached roots to lower temperatures in cucumber and figleaf gourd at 20℃ root temperature. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 58, 333-337.

TENNANT D. (1976) Root growth of wheat. I. Early patterns of multiplication and extension of wheat roots including effects of levels of nitrogen, phosphorus and potassium. *Aust. J. Agric. Res.* 27, 183-196.

TEW R.K., TAYLOR S.A. and ASHCROFT G.L. (1963) Influence of soil temperature on transpiration under various environmental conditions. *Agron. J.* 55, 558-560.

THOMSON C.J. and ARMSTRONG W. (1990) The coleoptile sheath of wheat impedes oxygen transport to seminal roots. *Plant Cell Environ.* 13, 405-406.

THOMSON C.J., ARMSTRONG W., WATERS I. and GREENWAY H. (1990) Aerenchyma formation

and associated oxygen movement in seminal and nodal roots of wheat. *Plant Cell Environ.* 13, 395-403.

THOMSON C.J. and GREENWAY H. (1991) Metabolic evidence for stelar anoxia in maize roots exposed to low O_2 concentration. *Plant Physiol.* 96, 1294-1301.

TROUGHT M.C.T. and DREW M.C. (1980) The development of waterlogging damage in young wheat plants in anaerobic solution cultures. *J. Exp. Bot.* 31, 1573-1585.

TURNER F.T., SIJ J.W., McCAULEY G.N. and Chen C.C. (1983) Soybean seedling response to anaerobiosis. *Crop Sci.* 23, 40-44.

VARTAPETIAN B.B., ANDREEVA I.N. and NURITDINOV N. (1978) Plant cells under oxygen stress. Pages 13-88 *in* Hook D.D. and Crawford R.M.M. (eds.) *Plant Life in Anaerobic Environments.* Ann Arbor Science Publishers, Michigan.

VEEN B.W. (1977) The uptake of potassium, nitrate, water, and oxygen by a maize root system in relation to its size. *J. Exp. Bot.* 28, 1389-1398.

WATERS I, ARMSTRONG W., THOMSON C.J., SETTER T.L., ADKINS S., GIBBS J. and GREENWAY H. (1989) Diurnal changes in radial oxygen loss and ethanol metabolism in roots of submerged and non-submerged rice seedlings. *New Phytol.* 113, 439-451.

WATTS W.R. (1972) Leaf extension in *Zea*

mays. I. Leaf Extension and water potential in relation to root-zone and air temperatures. *J. Exp. Bot.* 23, 704-712.

WEBB T. and ARMSTRONG W. (1983) The effects of anoxia and carbohydrates on the growth and viability of rice, pea and pumpkin roots. *J. Exp. Bot.* 34, 579-603.

WEBB T. and JACKSON M.B. (1985) A transmission and cryo-scanning electron microscopy study of the formation of aerenchyma (cortical gas-filled space) formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.). *J. Exp. Bot.* 37, 832-841.

WHIPPS J.M. (1984) Environmental factors affecting the loss of carbon from the roots of wheat and barley seedlings. *J. Exp. Bot.* 35, 767-773.

WIEDENROTH E.M. and ERDMANN B. (1985) Morphological changes in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) following root anaerobiosis and partial pruning of the root system. *Ann. Bot.* 56, 307-316.

WILLIAMSON R.E. (1968) Influence of gas mixtures on cell division and root elongation of broad bean, *Vicia faba* L. *Agron. J.* 60, 317-321.

WILLIAMSON R.E. and Splinter W.E. (1968) Effect of gaseous composition of root environment upon root development and growth of *Nicotiana tabacum* L. *Agron. J.* 60, 365-368.

YOSHIDA S. and EGUCHI H. (1987)

Quantitative evaluation of root system by image analysis as affected by O_2 concentration in nutrient solution of water culture. *Biotronics* 16, 13-23.

YOSHIDA S. and EGUCHI H. (1988) Relationship between gas exchanges in intact roots and water uptake in response to leaf transpiration in hydroponics. *Biotronics* 17, 59-68.

YOSHIDA S. and EGUCHI H. (1989) Effect of root temperature on gas exchange and water uptake in intact roots of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) in hydroponics. *Biotronics* 18, 15-21.

YOSHIDA S. and EGUCHI H. (1990) Root temperature effect on root hydraulic resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) and figleaf gourd (*Cucurbita ficifolia* B.) plants. *Biotronics* 19, 121-127.

YOSHIDA S. and EGUCHI H. (1991) Root temperature effect on hydraulic characteristics of roots in hydroponics. Pages 153-158 *in* Y. Hashimoto and W. Day (eds.) *Mathematical and Control Applications in Agriculture and Horticulture*. Pergamon Press, Oxford.

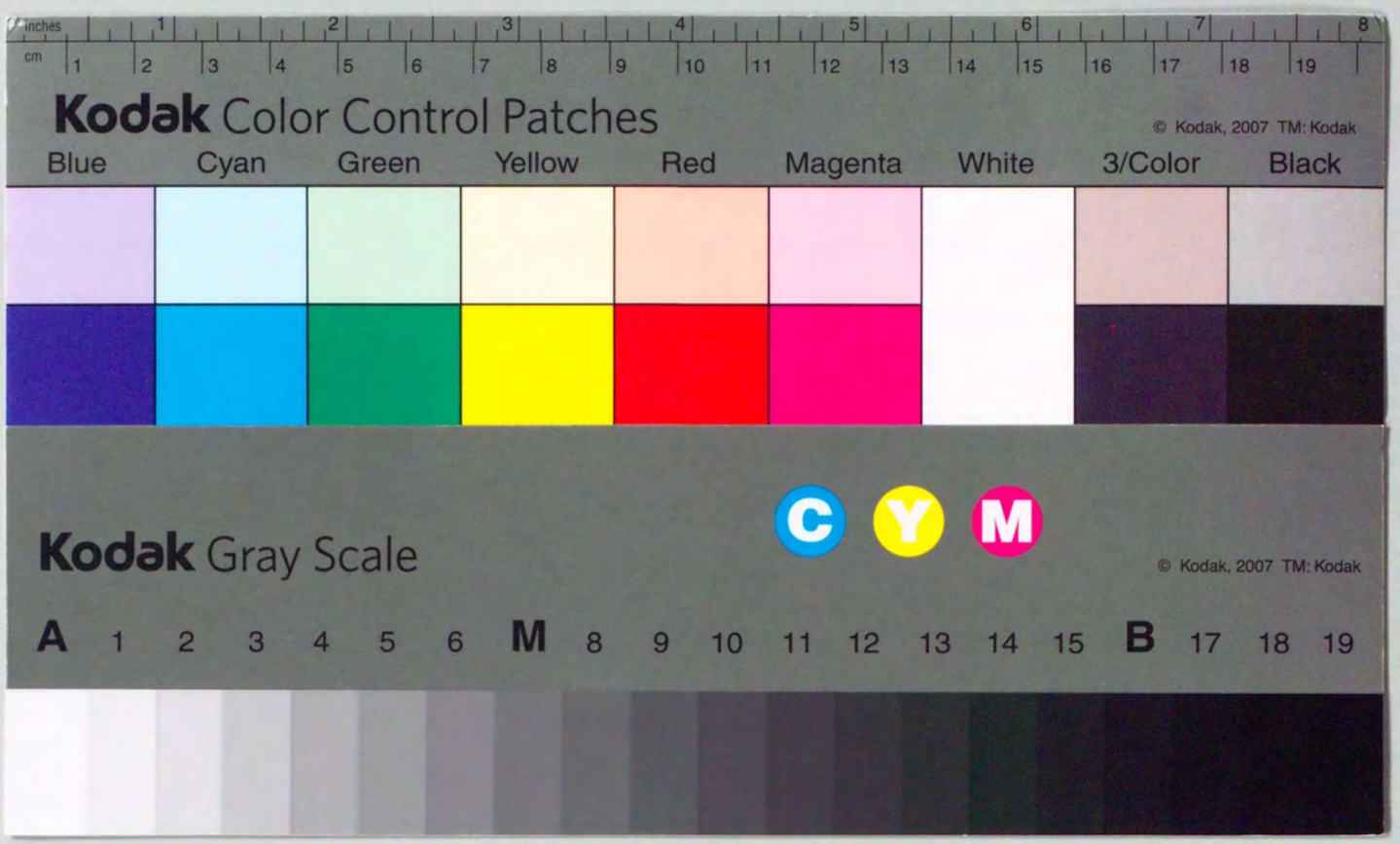
YOSHIDA S. and EGUCHI H. (1992) Analysis of carbon translocation to root respiration in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) by $^{13}CO_2$ tracing. *Biotronics* 21, 25-32.

YOSHIDA S. and EGUCHI H. (1994) Environmental analysis of aerial O_2 transport through leaves for root

respiration in relation to water uptake in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) in O_2-deficient nutrient solution. *J. Exp. Bot.* 45, 187-192.

ZEMLIANUKHIN A.A. and IVANOV B.F. (1978) Metabolic of organic acids of plants in the conditions of hypoxia. Pages 203-268 *in* D.D. Hook and R.M.M. Crawford (eds.) *Plant Life in Anaerobic Environments*. ANN Arbor Science Publishers, Michigan.

ZHANG W.H. and TYERMAN S.D. (1991) Effect of low O_2 concentration and azide on hydraulic conductivity and osmotic volume of the cortical cells of wheat roots. *Aust. J. Plant Physiol.* 18, 603-613.


inches
cm
Kodak Color Control Patches
© Kodak, 2007 TM: Kodak
Blue
Cyan
Green
Yellow
Red
Magenta
White
3/Color
Black
Kodak Gray Scale
C
Y
M
© Kodak, 2007 TM: Kodak
A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19