

電気的方法による植物の成長の診断と制御に関する 基礎的研究

江崎, 秀

<https://doi.org/10.11501/3056800>

出版情報 : 九州大学, 1991, 工学博士, 論文博士
バージョン :
権利関係 :

第5章 茎表面に見られる電流と成長の 関係

第2章から第4章まで、根の成長に伴って現れる電気現象に関して述べてきた。植物全体としての成長を評価するにあたっては根だけでなく、茎や葉についても考察しなければならない。本章では、アズキの茎を対象として成長と電氣的現象の関わりについて考察する⁽⁸⁰⁾。根の場合、成長領域の周囲で電流ループが形成され、結果として生じるイオンの蓄積が伸長に大きな役割を果たしている事を前章までに述べたが、茎の場合、先端近くに伸長領域が存在するのは根と同じであるが、茎表面の外側は大気であり、水溶液中にある根の場合と比較して表面付近の細胞外のイオンの流れは極めて小さいと考えられる。しかしながらこれまでの研究で、安定な表面電位の観測や茎切片の酸性溶液中における伸長促進が報告されているなど、内部の表面付近におけるイオン環境の重要性が示唆されている^{(24), (81-83)}。

従って、茎においても伸長と関連して電流ループが形成されている事が予想される。しかしながら表面近傍の電流を直接的に評価する事は出来ないため、本研究では、まず茎表面近傍の電氣的絶縁実験を試み、成長に及ぼす影響を調べた。これまでに根の周囲に電流が流れない様に絶縁処理をすると伸長が抑制される事が報告されているが⁽³⁷⁾、同様な方法で茎の表層部に絶縁性の領域を作り出す事によって、人工的に軸方向の表面電流が流れにくい環境を作り出した。さらに、絶縁処理が実際に表面のイオンの流れを阻害している事を確認するために、呈色試薬による表面のpHの変化の様子及び軸方向の電気抵抗を測定し、自然状態と絶縁状態での比較を行なった。また、表面に寒天を接触させる方法によって表面電位の測定を行なった。これらの実験結果をもとにして、茎表面付近に流れる電流と成長との関連性に

ついて考察した。

5. 1 実験方法

5. 1. 1 茎表面の電氣的絶縁

アズキの育成方法に関しては2. 1. 1節に述べた方法と同一である。出根から約1日遅れて発芽し、若芽に続いて茎が現れる。マメ科の植物には地上性発芽のものと地下性発芽のものがあるが、アズキの場合は地下性発芽であり茎は種子から上に向かって伸びる上胚軸だけで下胚軸は無い。実験には、上胚軸が10cmから15cm伸びたものを用いた。茎の成長は光を与える場合と暗所に置いた場合で様子が異なり、自然環境と同様に光を与えると緑化し茎が枝分かれするなど分化が起こるが、暗所で成長させると黄化した状態になり、そのままの形状で伸長のみが見られるようになる。本章における実験では、分化などの影響を取り除き成長状態を一定に保つために、育成及び実験の環境を室温を30℃に保った光の入らない暗所とした。

茎は直径約2mmで先端から基部側までほぼ一定であり、重力屈性により垂直方向に直線的に伸びていく。出芽時は先端の若芽に続く茎の先端部分約1cmの範囲は∩字型に屈曲しており、暗状態ではその形状を保ったまま伸長していく。本章では、若芽と茎の境界を茎の先端と定義する。まず茎の伸長領域の位置を知るために、次の方法で伸長速度分布を求めた。茎の先端からインディアンインクで約2mm間隔に連続して印をつける。2時間おきに写真撮影を行い、結果の写真に対して各々の印の間の距離を測定し、茎の伸長分布を求めた。

伸長速度分布の測定により判った伸長領域と既長領域との間（先端から20mm）を電氣的に絶縁し、成長に及ぼす影響を調べた。水溶液中で成長する根の場合、第2章で示したように周囲の水溶液中に電流パターンを作り出しているが、茎の場合は

外部が空気であり、表皮細胞が電流パターンを形成しているとする、細胞外部の電流は茎内部の表面近傍のごく薄い層に流れている事になる。茎や葉の表面にはクチクラと呼ばれる層があり、クチクラ層で内部と外部を遮断し水分の蒸発を防いでいる⁽⁶⁶⁾。しかしながらクチクラ層を通してある程度水分の蒸発がある事や、表面に寒天電極を接触させると表面電位の導出ができる事から、クチクラ層に覆われた自然の状態でも、ある程度内部と外部の電氣的な連絡は可能な状態であると考えられる。そこで、次のような方法で電氣的絶縁を行い、成長や電氣化学的パターンに及ぼす影響を調べた。

図5-1に示す様に、伸長領域と既長領域の間の位置の表面にワセリンを円周方向にひと回り塗布する。ワセリンを塗る事によって表面付近の内部までワセリンが浸透すれば、表面のイオンの流れが妨げられる事になる。ワセリンは疎水性の軟膏状の物質であるが、ワセリンを用いた絶縁処理実験は根に対しては既にこれまで試みられており、植物の成長を直接阻害するものではない事が確かめられている⁽³⁷⁾。しかしながら茎の場合は根と構造や環境条件が異なるため、この方法で本当に電氣的絶縁の作用があるのか確かではない。そこで対照実験として、茎のまわりに何も塗らない自然状態区と、2カ所に分けてワセリンを塗って絶縁の効果を落した対照区を併せて3通りの状態で生育させ、伸長や電氣化学的な特性の違いを調べた。伸長速度は、前に述べた伸長速度分布の測定と同じく茎の軸に沿ってインクで印をつけ、2時間毎に測定した。さらに絶縁位置の違いによる影響の差を比較するために、先端から30mm点の電氣的絶縁も行った。

5. 1. 2 電氣化学的測定

ワセリン処理によって電氣的絶縁を行った時の伸長速度の変化を測定するとともに電氣化学的な測定を行い、実際にイオンの流れがどのような影響を受けているの

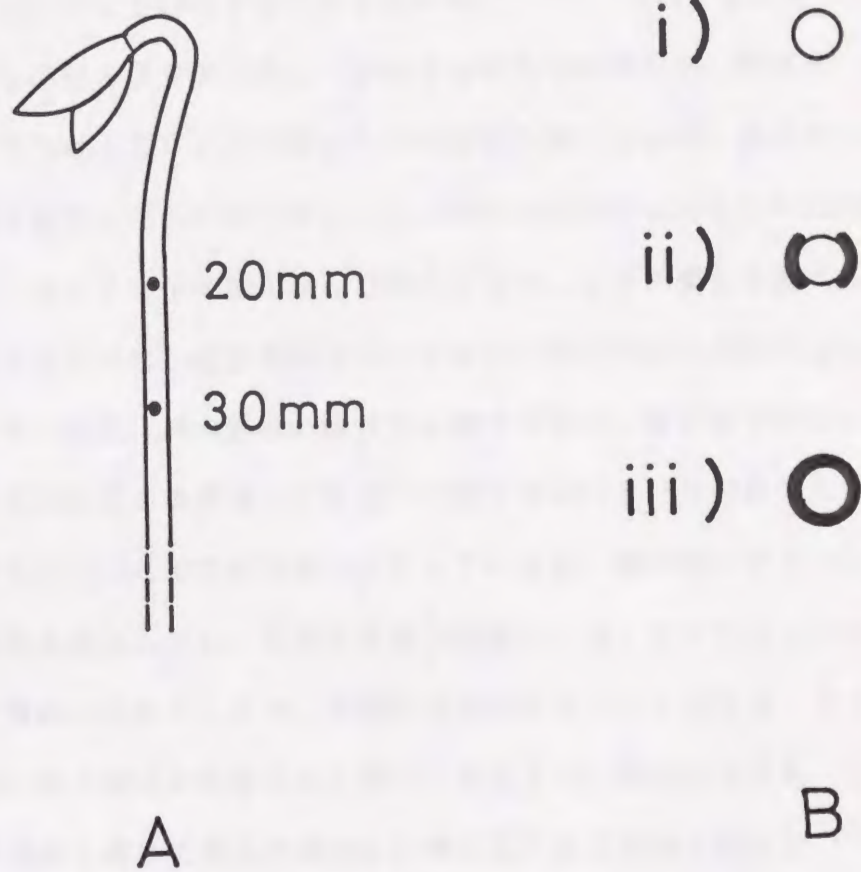


図5-1 茎表面の電氣的絶縁実験方法。(a) 絶縁位置。茎と第1葉の境界より20mm及び30mm基部側の位置を絶縁する。(b) 絶縁部の断面図。黒い部分がワセリンである。i) 自然状態区、ii) 対照区、iii) 絶縁区。

か調べてみた。

まず表面付近の酸性化の測定を行った。酸性化の様子を時間経過を調べる方法として、pH呈色試薬であるBromocresol Purple (BCP) を含んだ溶液を茎の表面に接触させ色の变化を観察する方法を用いた^(84,85)。BCPは中性付近のpHでは紫色ないし赤色を示すのに対して酸性では黄色を示すため、酸性化の程度を可視化出来る。0.71mMのBCP水溶液に0.5%の寒天を加えたもの、及び同じくBCP溶液に1%の寒天を加えたものを用意し、それぞれの溶液のpHを5.6に調整する。このpH値で、BCPはやや紫がかった赤色を示す。pHの変化を調べるのにこの呈色試薬を用いる方法は、定量性には欠けるものの茎に与える損傷が少ないという利点がある。その反面、茎の表面の酸性度を調べる場合、茎表面を溶液に浸すため茎を大気中の自然状態とは異なった環境下に置く事になり、その影響を考慮する必要がある。さらに、ここでは絶縁実験を行っているが、茎表面にワセリンを塗る事によって絶縁出来たとしても、その茎を寒天溶液中に置くとワセリンの外側の寒天溶液を通じて電流が流れてしまい、絶縁の効果が無くなってしまう。そこで、図5-2に示す様に寒天溶液を絶縁部の上部と下部の2つの領域に分けて、上部と下部の間では寒天溶液を通じて電流が流れない様にして呈色実験を行った。

1%の寒天を加えたBCP溶液は凝固させた後2mm角の棒状に切り、茎の伸長領域と既長領域を区分するのに用いた。アクリル製の容器に、4mmの間隔で棒状にした寒天片を2本並べる。アズキの茎を、電氣的絶縁を行う伸長領域と既長領域の間の点で、寒天片と寒天片の間に来るように置いて寒天に押しつけた後、2本の寒天片の間隙の部分を残して、茎の伸長領域と既長領域の両領域に、溶けた状態のBCP+0.5%寒天溶液を流し込んだ。高温の寒天溶液が茎に触れると表皮細胞が損傷を受けるので、溶液の温度は40℃以下とした。寒天溶液が固まったら容器を静かに垂直になるように立て、BCP溶液の色の变化を調べた。茎は伸長領域と既長領域の間の4mmの間隙を残してBCP溶液に接しており、この間隙の部分に電氣的絶縁を行

(a)

(b)

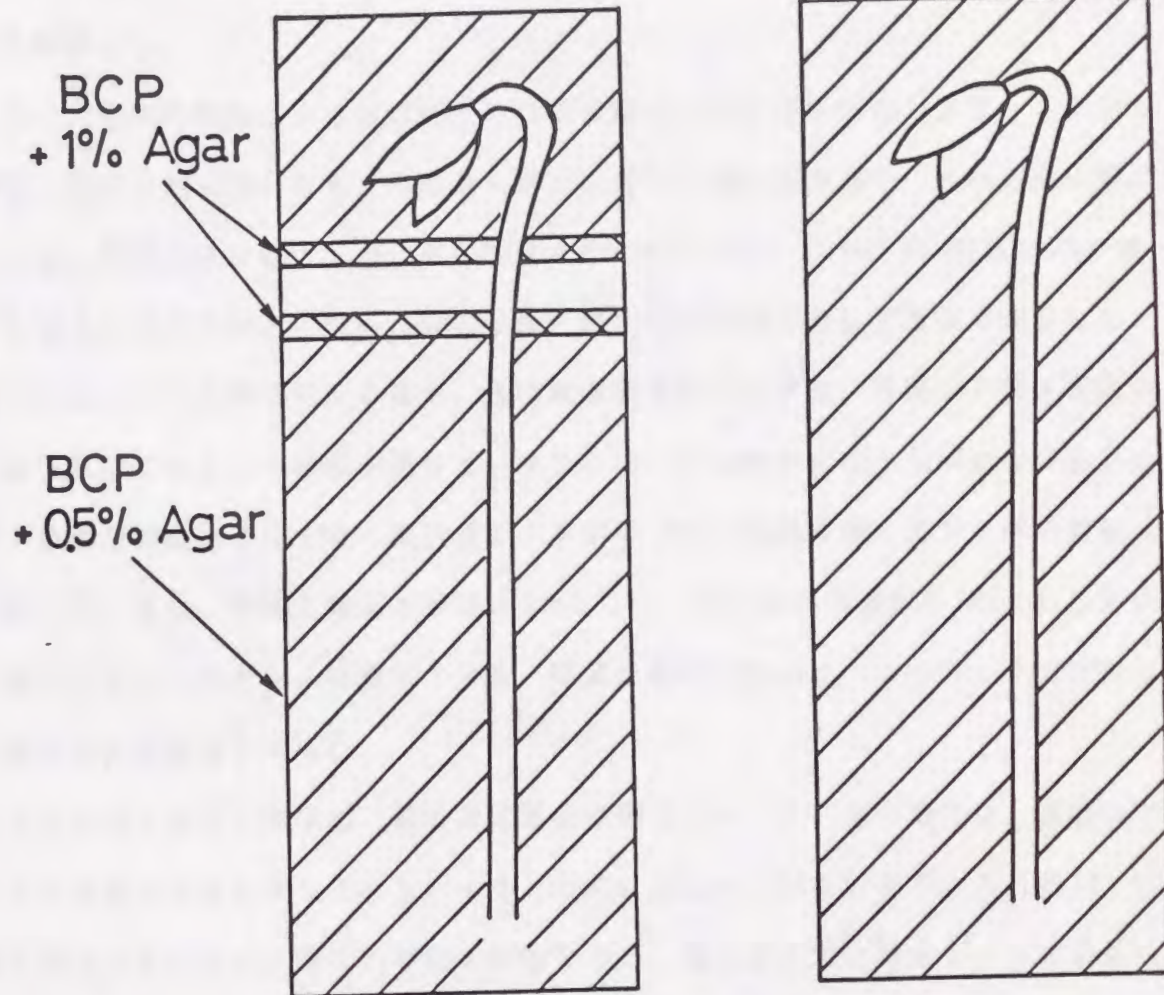


図5-2 電氣的絶縁による酸性化の測定方法。(a) 絶縁点の周囲4mmを除いて茎の周囲にBCPを含んだ寒天溶液を流し込む。茎が垂直になる状態で実験を行う。(b) 比較のために茎周囲に総て寒天溶液を流し込んだもの。

なった。比較対照のため、茎の周囲に総てワセリンを塗った状態、茎の2カ所に分けてワセリンを塗った状態、ワセリンを塗らない状態、ワセリンを塗らずに茎の全面に寒天溶液を流し込んだ状態の4通りの条件で実験を行い、BCP溶液の色の変化を観察した。

次に、電気的絶縁による茎の軸方向の電気抵抗の変化を調べた。図5-3に示す様に、茎は自然状態のまま外部から寒天を通して電流を印加し、長軸方向に電流を印加し電気抵抗を測定した。茎の周囲を約4mmにわたって10mM KCl溶液に2%の寒天を加えて固めたもので囲み、表面を塩化銀化した銀線を介して電流を印加した。測定したいのは直流抵抗であるが、長時間直流電流を流すと、外部から流す電流の影響で次第にイオンの蓄積が生じてしまうため、印加電流はごく低周波の交流とした。低周波発振器の出力は、電流値モニタ用の10M Ω の抵抗を通して2カ所の電極に接続した。また、電極と電極の間隔は2cmとした。発振器の周波数0.2Hzとしたため、容量性のインピーダンスは無視できる。電流や電圧の波形はペンレコーダで記録し、振幅を読み抵抗値を求めた。

さらに根の場合と同様に、茎の表面電位の測定を行った。茎の場合は、表面のクチクラ層の外部は乾燥しており、イオンの流れはほとんどないと考えられるが、表面に寒天片を張り付け寒天の電位を測定すると、電位が安定に導出できる事が知られている⁽⁸⁶⁾。ここでは、2章以下で根の表面電位パターンを測定した際に用いた多点電極測定装置を用いて軸に沿った各位置での電位を測定し、電気的絶縁の処理時の電位変化を調べた。測定方法を図5-4に示す。アクリル製の容器に、茎を寝かせて置き、茎の測定点に幅3mm程度の10mM KCl溶液を2%の寒天で固めた寒天片をかぶせ、両端に溶かした寒天を流すと寒天片はアクリル板に固定される。根の表面電位測定に用いたものと同様のガラスピペット電極を寒天の端の位置に固定し、ピペット電極の先端部と茎を寒天溶液(寒天2%, 10mM KCl)でつなぐ。根は0.1mM KCl溶液に浸しその中にピペット電極を置き、水溶液中の電位を基準電位とした。寒

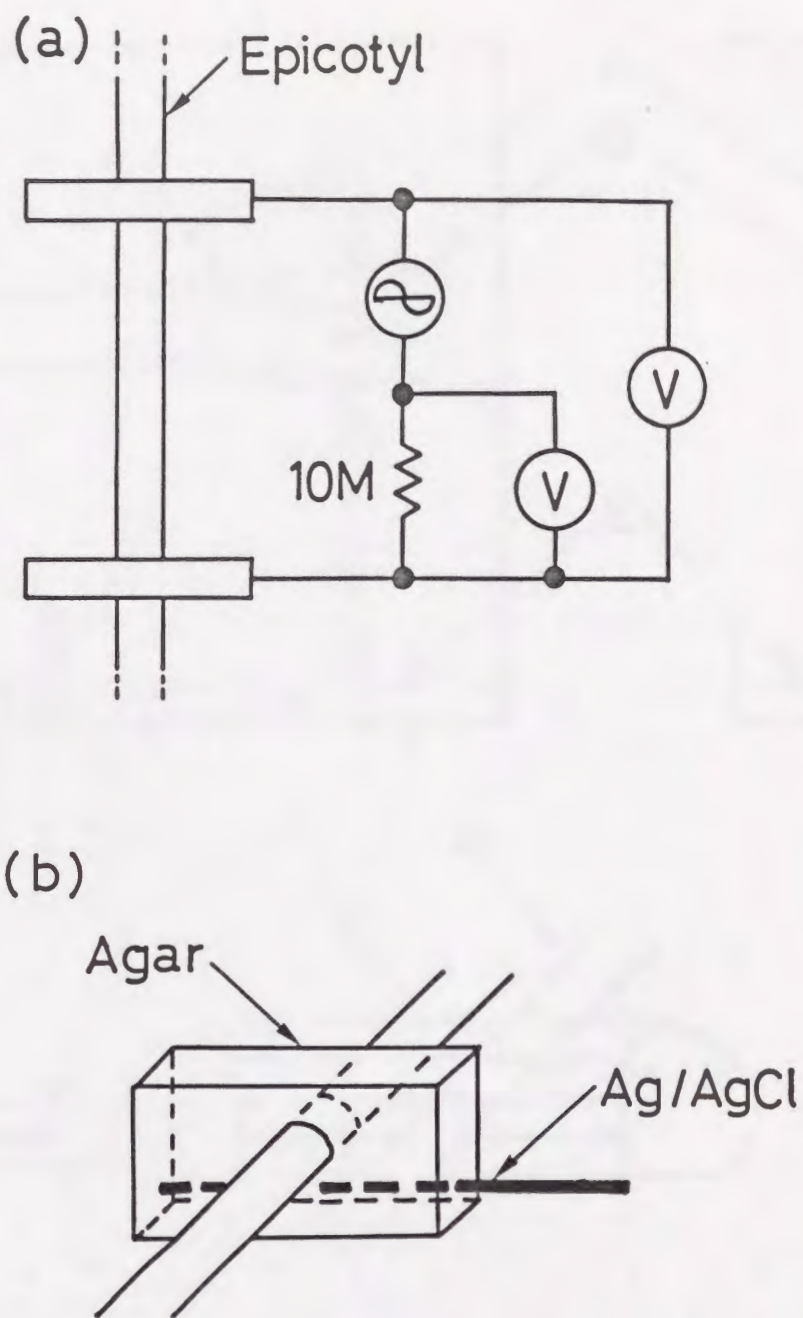
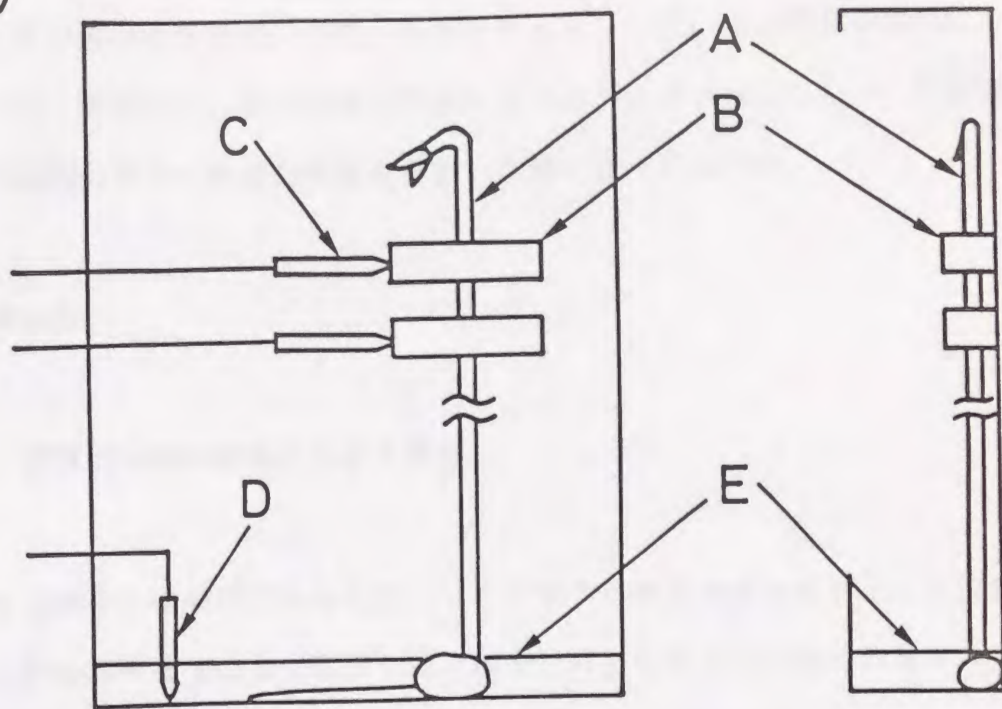


図5-3 茎の電気抵抗の測定方法。(a) 測定回路。電圧はペンレコーダで記録する。(b) 電極部。茎の周囲を10mM KCl+2%寒天溶液で覆い、寒天中に銀/塩化銀線を挿入する。

(a)



(b)

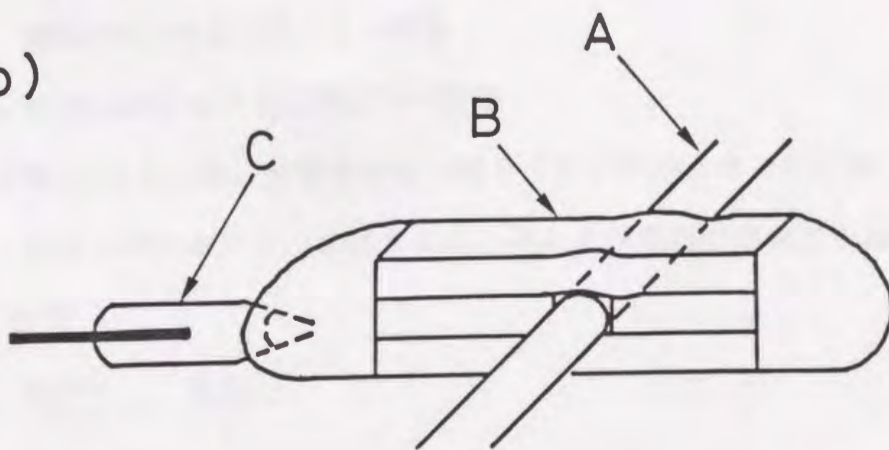


図5-4 茎の表面電位の測定方法。A:アズキの茎, B:10mM KCl+2%寒天のブロック, C:ピペット電極, D:基準電極, E:0.1mM KCl水溶液。表面電位は茎表面に接触させた寒天ブロック(B)を通して導出する。

天電極の間隔は6mmから9mmとし、軸方向に8本から12本セットし各点の電位を測定した。また茎は重力屈性が強いため、電極をセットした後、茎を垂直の状態にして測定を行った。実験中は、他の実験と同様に室温30℃の暗状態としたが、茎表面の寒天電極の乾燥を防ぐため十分に湿度が高い状態に保っておいた。

5. 2 実験結果

5. 2. 1 電氣的絶縁の伸長に及ぼす影響

軸方向の伸長速度分布の測定結果を図5-5に示す。茎の先端を基準とした位置の関数としての伸長率を次の様に定義した。印をつけた任意の点の測定位置を、

Δt : 測定時間間隔

x_1 : 時刻 t における先端からの距離

x_2 : 時刻 $t+\Delta t$ における先端からの距離

d_1 : 時刻 t における、着目する点と隣合う基部側の点までの距離

d_2 : 時刻 $t+\Delta t$ における、着目する点と隣合う基部側の点までの距離

とした時、位置

$$x = \frac{x_1+x_2}{2} + \frac{d_1+d_2}{4}$$

における伸長率 $R(x)$ を、

$$R(x) = \frac{2(d_2-d_1)}{\Delta t(d_1+d_2)}$$

と定義する。図5-5の測定個体数は8で、各測定点を黒点で、2mmおきの平均値を○で示している。個体により多少伸長領域は異なるが、それらの平均をとると伸長速度分布は図のような曲線を示し、先端より2mmから15mmの部分で伸長が著しく、

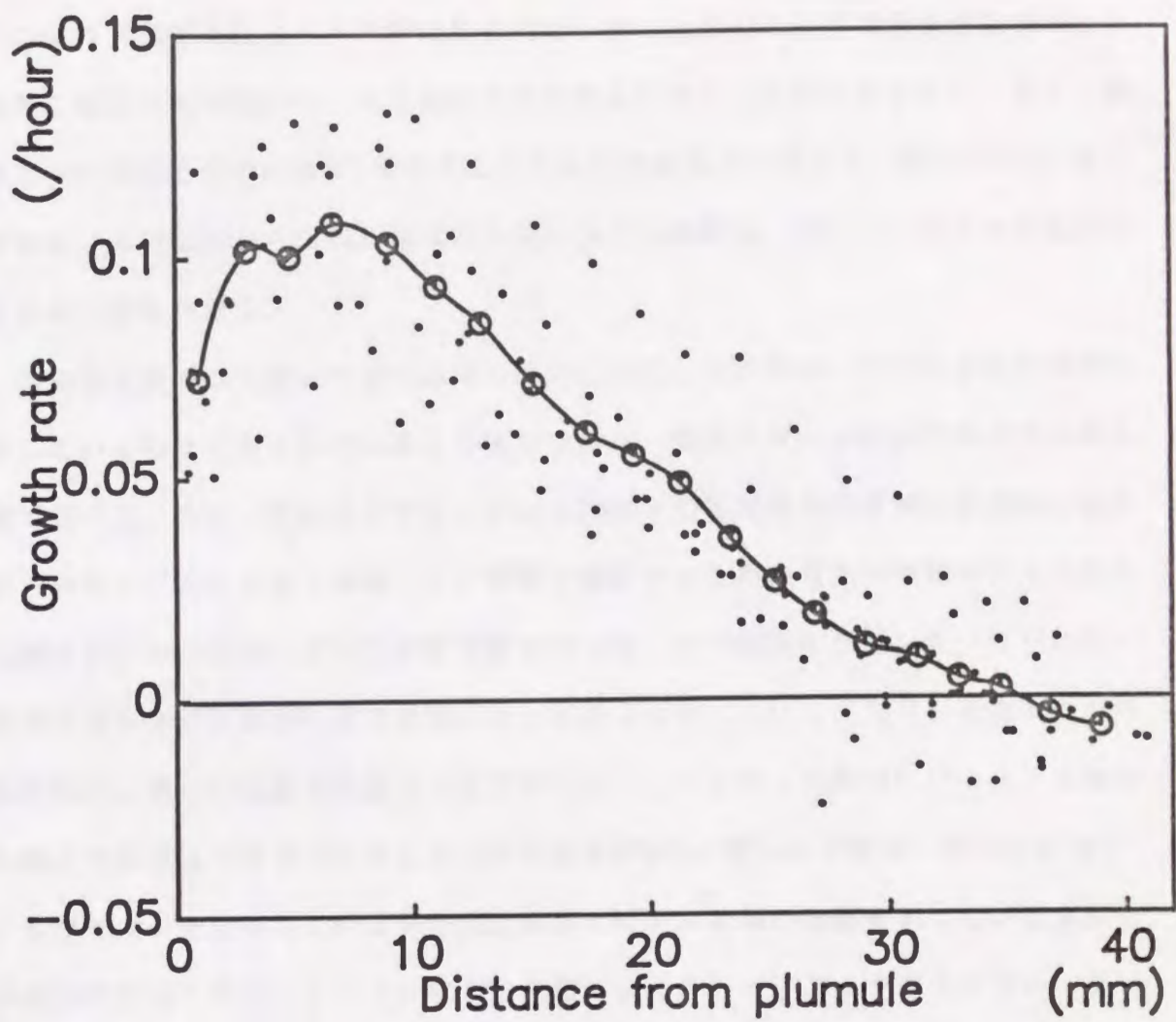


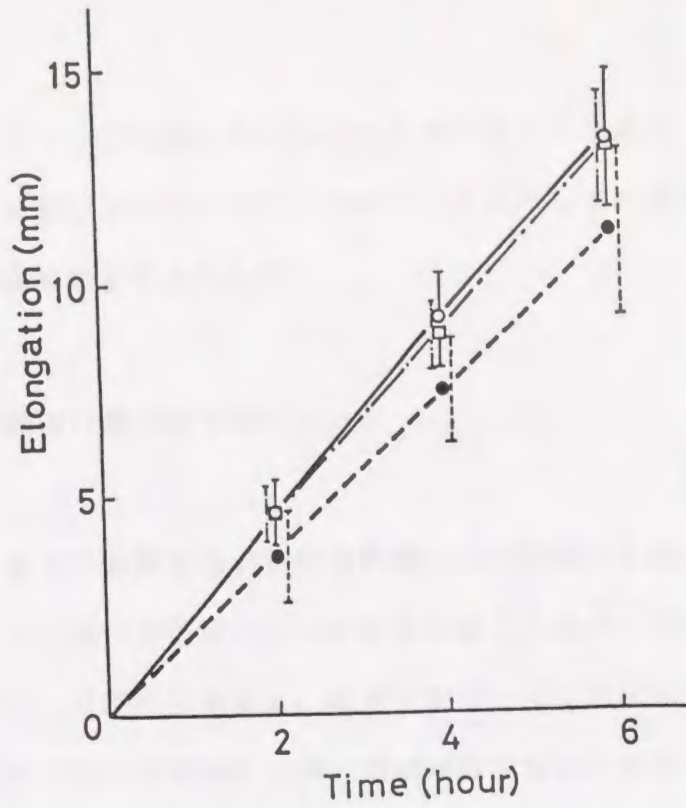
図5-5 茎の伸長率の空間分布. ・は, 8個体に対する測定結果を総て示したもので, ○は2mmの区間毎の平均値.

5mmの付近にピークが見られる。15mmから35mmまでは徐々に伸長率は低下している。35mmより下部ではほとんど伸びは見られないが、図の中の伸長率の負値は読みとり誤差に起因すると思われ、この領域では伸長率はほとんど零と見なせる。また、伸長率 $R(x)$ を軸方向の位置 x で積分すると全体の伸長速度が求まり、約2.0mm/hと算出できた。この結果から、伸長領域は先端から35mmの範囲、それより後方が既長領域であると考えられる。

茎の伸長領域は先端から35mmまでの部分に存在しているが、特に大きな伸長率を示しているのは先端から20mmあたりまでである。電流パターンが根の場合では第2章で述べたように、先端部で発生している内向きの電流が伸長領域の基部側の辺りから外向きに変わる事を考慮して、電流を遮断するために電氣的絶縁を行う位置を、先端から20mmの位置に決めて絶縁実験を行った。その結果を図5-6(a)に示す。絶縁処理を全く施さない自然状態区と、茎の2カ所にわけてワセリンを塗った対照区の間には著しい伸長の差は見られなかった。これに対して周囲にワセリンを輪状に塗った絶縁区では他の2区に比べて伸長が20%ほど遅いのが判る。対照区においてもワセリンを塗布しているが自然状態区とほとんど同じ伸長を示している事から、絶縁区の伸長の抑制はワセリン塗布の刺激によるアーティファクトではない。従って、茎にも根の場合と同様に、伸長領域と既長領域の間で表面をよぎる電流ループの存在と、電流と成長の関連性が示唆される。絶縁区では塗られたワセリンが内部に浸透する事によって表面付近の電流、即ちイオンの流れが妨げられ、その結果伸長が抑制されたものと考えられる。対照区では、ワセリンの間隙を電流が流れるために、伸長の抑制が現れなかったのであろう。

また、先端から30mm後方の点を絶縁処理した場合の伸長の様子を図5-6(b)に示す。自然状態区、対照区、絶縁区における伸長の差はほとんど見られなかった。この場合、絶縁点より上部に既長領域の一部が含まれ、この上部だけで電流ループの大部分が成立した結果、絶縁の効果がほとんど現れなかったのであろう。即ち、

(a)



(b)

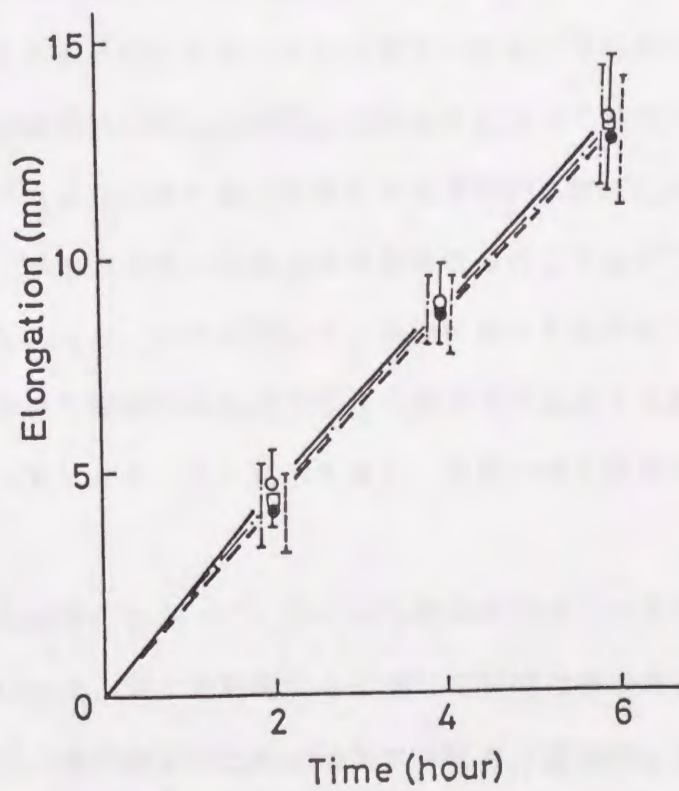


図5-6 電氣的絶縁実験における伸長の時間経過。□:自然状態区, ○:対照区, ●:絶縁区。(a) 20mm点の絶縁結果。各々34個体の平均と標準偏差を示す。(b) 30mm点の絶縁結果。各々5個体の平均と標準偏差を示す。

電流ループは、主として先端から30mmの範囲で形成されており、絶縁点が電流ループよりも下部に位置していたために、ワセリンを塗布しても電流がほとんど阻害される事無く流れたものと考えられる。

5. 2. 2 茎表面の電気化学的パターン

図5-7は、BCP溶液を用いた絶縁処理による酸性化の変化の様子の典型例を示したものである。個体や環境によって程度の差はあるが、根の場合と同様に茎の全域にわたってBCP溶液は黄変し、酸性化を示した。寒天溶液の間隙の下側の領域では、先端より30mmから40mmの上部の領域が数分後にいち早く酸性化し、15分後にはかなり下方の広い領域まで酸性化が広がっていった。下部では自然状態区、対照区、及び絶縁区ともBCPの色の変化の様子に大きな差は見られなかった。これに対して上部の伸長領域の寒天溶液は、絶縁処理によって酸性化の強さに差異が見られた。図5-7(a)に示す様に絶縁区では平均的に酸性化が遅く、実験開始から10分前後のBCP溶液の色の変化は他の条件のものより極めて少なく、ほとんど変化しない個体もあった。これに対して、間隙を設けず全体にBCP寒天溶液を流す条件のものを含めて絶縁区以外の3通りの条件下では大きな差異は生じなかった。即ち、図5-7(b)から(d)に示す様に、上部の伸長領域では時間とともに強く酸性化した。

茎の電気抵抗の測定にあたって、外部から電流を印加した当初は観測される電気抵抗は一定でないため、約1時間電流を印加して安定な値が得られる様になった時点で測定を始めた。抵抗測定のために印加する電流が茎内部に及ぼす影響を減らすためになるべく電流値を低くしたいが、測定電圧には茎が自ら発生する表面電位を含んでおり、1mV以下の除去出来ないノイズ成分が発生するためノイズが無視出来る程度の電圧が観測出来なければいけない。電流値を変えて電流電圧特性を調べて

(a)

(b)

(c)

(d)

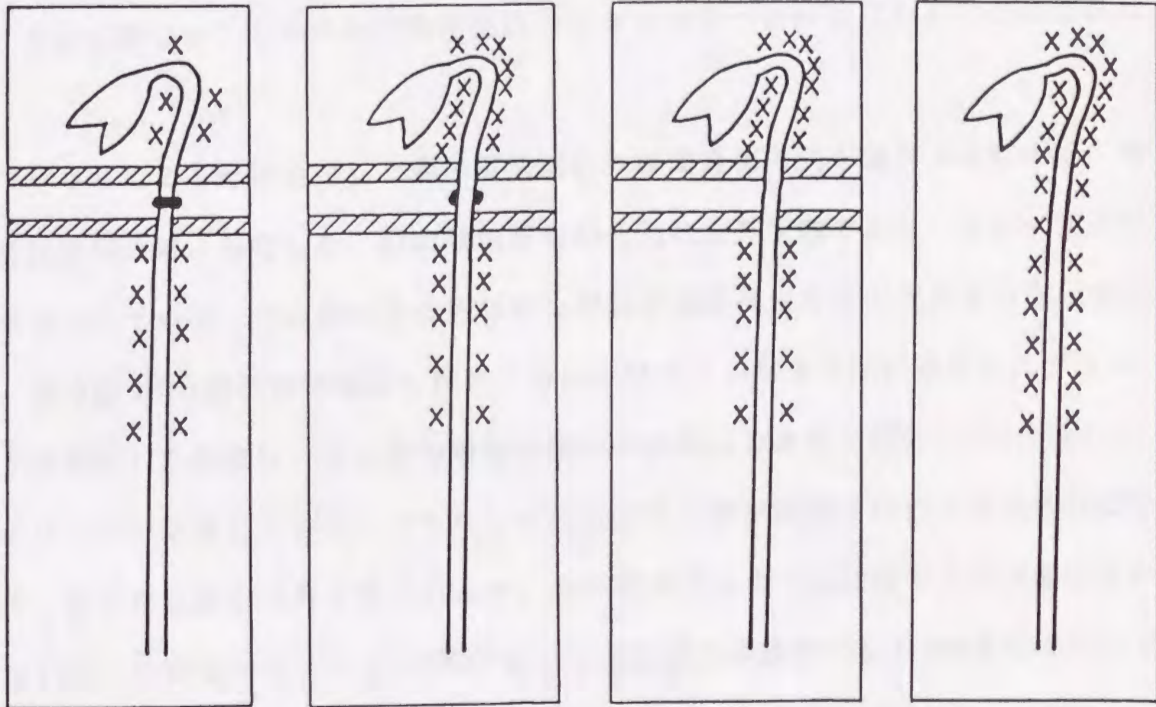


図5-7 電氣的絶縁実験における茎の酸性化の様子。実験開始から約10分後の状態で、×は酸性化の強さである色の黄変の強さを表す。青く変化（アルカリ化）した部位は見られなかった。（a）絶縁区。（b）対照区。（c）自然状態区。（d）自然状態区（全面に寒天を流す）。

みると、印加電流の振幅が70nA以下の範囲では非線形性は見られず一定の抵抗値を示したため、ここでは電流値を約20nAとした。自然状態の茎の電気抵抗は個体によってばらつきが大きく、500K Ω から数M Ω 程度の値を示した。そこで、同一個体での絶縁処理前と後での電気抵抗の変化を調べた。茎内部の抵抗が個体によりこのような大きな差があるとは考えられない。茎の表面には絶縁層であるクチクラ層が存在し、電流はそのわずかな間隙を通して内部に入り込むためこの表面の電気抵抗が実験により大きく異なり、そのために測定抵抗に大きなばらつきが生じたものと推測される。

ワセリンによる絶縁処理した際の電気抵抗の時間変化の例を図5-8に示す。電気抵抗は10分毎に測定した。測定開始から60分間は自然状態であり、ほぼ一定の抵抗値を示している。60分後に絶縁実験時の対照区と同様にワセリンを2カ所に塗布し、さらに130分後には絶縁区に相当する様にワセリンを全周囲に塗布した。ワセリンを塗布した位置は、2カ所の電極の間の中央部分である。60分、130分後の2度のワセリン処理に対して、どちらにも抵抗値の上昇が観測された。また処理に対して、直ちに抵抗の上昇が見られたが、値が安定するまでには数十分の時間がかかっている。絶縁処理によって約4M Ω であった抵抗値が最終的に約4.3M Ω まで上昇しており、この事はワセリンによって茎表面近傍のイオンの流れが阻害された事によるものと考えられる。

表面電位パターンの測定結果を図5-9に示す。各データは、個体数5に対する測定値の平均と標準偏差を表している。先端から約10mmの位置が最も伸長の著しい領域であるが、茎の先端部は屈曲しているため電極を取り付ける事が出来ず、先端から10mmよりも下側の部分を7mm間隔で8点測定した。電極を取り付けたあと数十分は電位は過渡的な応答をし、安定していないので、実験開始から1時間後のほぼ安定した状態での電位を測定値とした。10mmから30mmまでの伸長領域に相当する部分では、先端に近づくにしがって表面電位は低くなっており、10mm点と30mm点で

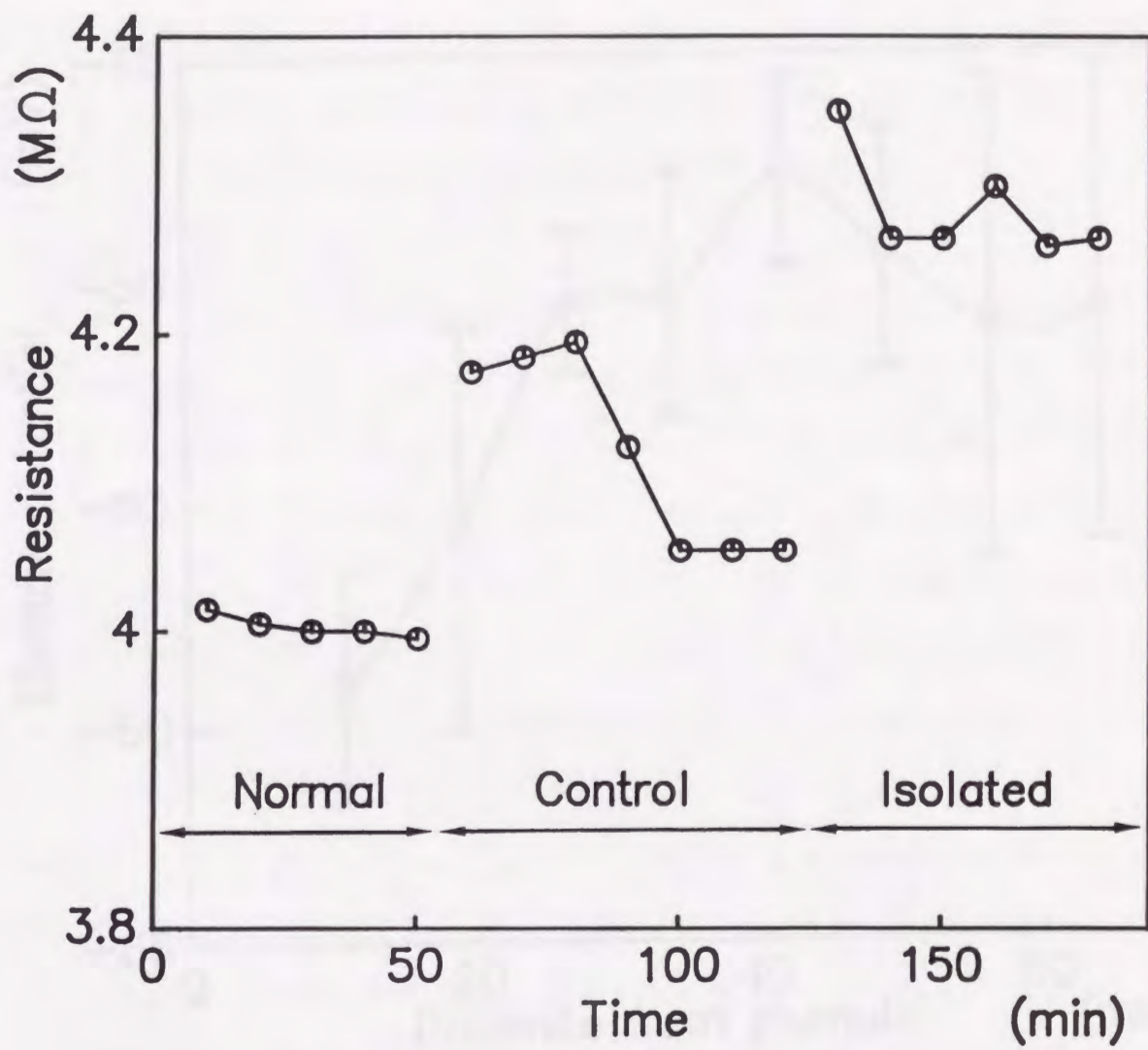


図5-8 電氣的絶縁実験における茎の電気抵抗の変化の例。測定は10分毎に行った。測定開始時に自然状態であった茎にワセリンを塗布し、60分後に对照状態、120分後に絶縁状態とした。

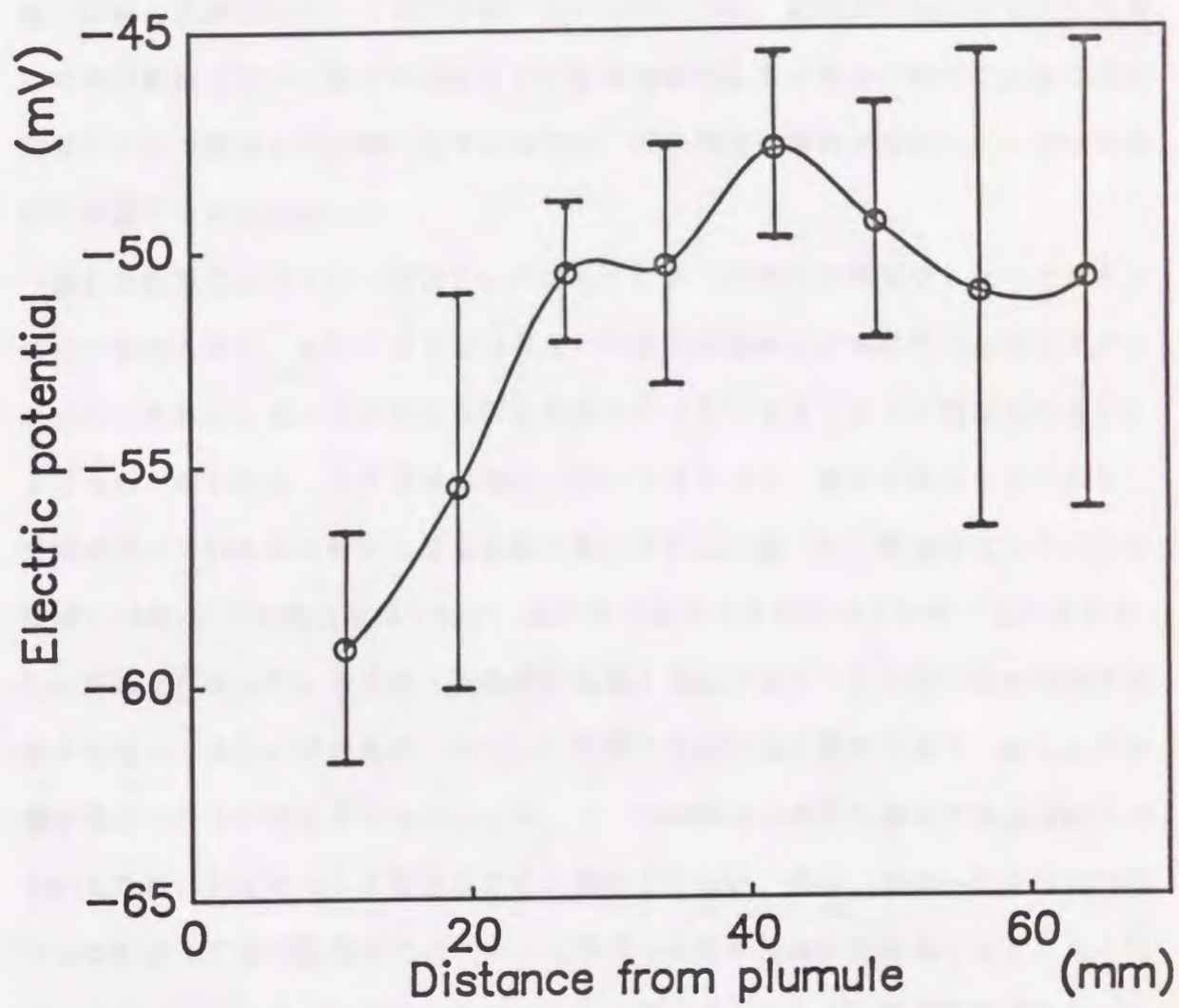


図5-9 茎の表面電位パターン。電極は表面に7mmおきに取り付けた。5個体の平均値と標準偏差を示す。

は約10mVの電位差が見られた。これに対して既長領域と見なせる35mm以下の領域では、一定の値ではないものの規則的なパターンは見いだせなかった。茎においても根と同様に先端に向かって電位が低くなっていくのは、基部側の既長領域から先端側の伸長領域に向かう電流が存在している事を示唆しているが、実際に表面付近の内部のイオン環境を知る事が出来なければ、どの程度の電流が流れているのか定量的に評価する事は出来ない。

茎の表面電位のパターンは図5-9に示したように根の表面電位に比べてかなりばらつきが大きく、またここでは示さないが長時間放置しても時間的な安定性が低かった。これは、茎が本来安定な表面電位を示さないと言うよりも測定系の違いによるものと思われる。まず基準の電位に関して考えると、安定な電位を示す点として根が浸っている水溶液中に基準電極を置いている。従って、表面電位はすべての領域で-40mV以下の電位を示したが、基準電極と茎表面との間には根や茎内部の多数の組織が存在しているため、変動要因を多く含んでおり、また絶対値の解釈は簡単ではない。また、根の場合、ピベット電極と根の表面は離れており、ほとんど影響を及ぼすことが考えられないのに対して、茎の場合は寒天電極を表面に接触させているため、測定による影響は本質的に無視できない。即ち、茎の一部を寒天で覆うことによって茎が固定されるため、力学的な作用を及ぼす可能性があり、また寒天と内部の間にイオンや水分の移動が生じる事も考えられる。寒天電極を取り付ける事による伸長速度の顕著な変化は見られなかったので、強い影響は無いと思われるが、測定による影響を少なくする測定方法は今後の課題である。

ワセリンによる絶縁処理をおこなった時の各電極での電位の時間変化の例を図5-10に示す。直流的な変動ではなく減衰型の振動が見られるが、伸長領域から既長領域の上部での応答が大きく、基部側は顕著な応答を示さなかった。ここでは示さないが茎でも自発的な電位振動がごくまれではあるが観測された。振動の周期は約30分であり、図5-10で見られる減衰振動の周期と同程度である事から、これ

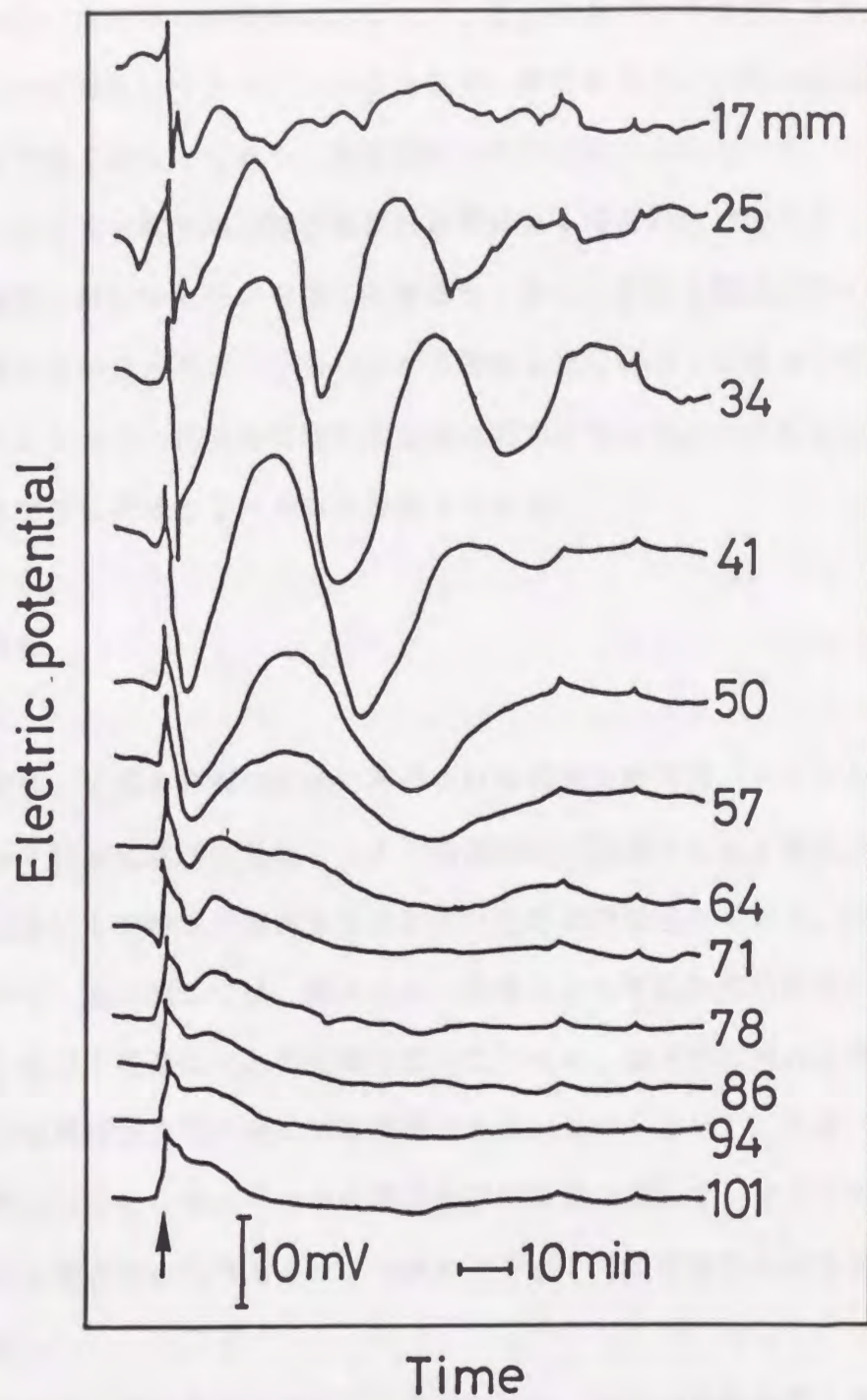


図5-10 電氣的絶縁における茎の表面電位の時間変化の例。図中の数値は、茎先端から電極までの距離を表す。茎先端から20mmに位置に矢印で示した時刻にワセリンを塗布した。

らの現象の間には何らかの関係があるものと思われる。この過渡応答は、茎に対する刺激とその応答として見ることができるが、興味あることに根の場合と異なり振動の周期は各点で異なっており、基部側ほど周期が遅くなっている。この様な電位の挙動は、必ずしも電氣的絶縁の直接的影響による場合だけではなく、絶縁実験の対照区の様の一部にワセリンを塗った場合や、単に力学的な刺激を加えた場合にも同様な過渡応答が見られた。しかしながら絶縁処理を行なった場合に最も大きな応答が起きたことから、応答の生理学的意味は明らかではないもののこの電位応答は成長現象と密接に関連しているものと考えられる。

5. 3 考察

前章までに、アズキの根の周囲に形成される電流の時空間パターンと成長との関連性について詳細に述べてきた。イオンの能動的な膜輸送による電流パターンは、植物の根以外にも動物や単細胞生物など広い分野で報告されており、生物に普遍的な現象である。茎に関しては、岡本らが、部域による電氣化学的特性の差による成長とイオン輸送の関連について説明を試みているが、軸方向に流れる電流をとおした軸方向の空間相互作用に関しては考慮されていなかった⁽²⁶⁾。本章では、電氣的絶縁処理をはじめとしたいくつかの電氣化学的実験を通して、アズキの茎においても根と同様に軸方向に流れるイオンの流れの存在とその成長における重要性を初めて指摘した。

茎の伸長領域と既長領域を絶縁する事によって、伸長の抑制を見る事ができた(図5-6)。これは、軸にそって伸長領域と既長領域の間を流れるイオンの流れが絶縁処理によって乱されたために生じたものと考えられる。絶縁点を変えて影響の差を調べたところ、絶縁点を既長領域側にずらすと伸長速度の差がほとんど現れなくなった事は、イオンの流れの乱れが伸長速度の低下の直接的要因となっている

事を裏付けるものである。部分的にワセリンを塗布した対照区では伸長速度の低下は見られない事から、ワセリン自体は伸長に何らかの化学的影響を与えていないと推測される。塗布されたワセリンが実際に内部の細胞壁に浸透している事は、ワセリン塗布をした部分を電子顕微鏡などで直接的に調べなければ確認する事はできないが、ここではそれに代わる簡便な方法として、茎の長軸方向の電気抵抗の測定を行った。ワセリンを塗布すると電気抵抗が上昇した(図5-8)。この事実は、ワセリンの浸透で電流の流れが妨げられたと解釈出来るであろう。電気抵抗の測定にあたって茎を自然状態のまま外部から電流を流しているために、印加電流は表面だけでなく柔組織内部や導管にも流れていると考えられる。したがって、表面近傍の電気抵抗だけがワセリン塗布の影響を受けていると考え、表面部分の抵抗値の変化の割合は、数%という測定された茎全体の抵抗値の変化の割合よりもずっと大きいと推測される。

茎の表面電流が流れていると推測される表面付近の細胞間隙は、柔組織内部に比べて体積的にはわずかな領域であると考えられる。従って、周囲の水溶液中に電流を形成している根の場合と異なり、茎の表面電流量は柔組織内部と導管の間に輸送される電流量に比べてごくわずかであろう。しかしながら、pH指示薬であるBCP溶液による表面のpHパターンの測定や表面電位パターンの測定結果は、実際に表面電流が存在している事を裏付けている。電位パターンは、ばらつきは大きかったものの伸長領域では先端に近づくほど電位が低くなる傾向を示した(図5-9)。この電位パターンは既長領域から伸長領域へ電流が流れている事を反映しているものと考えられる。BCP溶液で茎を絶縁した状態での酸性化の様子を調べると、自然状態区、対照区では伸長領域、既長領域ともに強い酸性化を示したのに対して絶縁した茎の伸長領域は非常に弱い酸性化しか示さなかった(図5-7)。これは絶縁処理した20mm点をよぎる既長領域から伸長領域へ流れる水素イオンの供給が断たれた結果と考えられる。これらの実験結果は、伸長に直接的に関わっている水分に

関して、移動方向が根と茎では逆方向に流れているにもかかわらず、根に対して行われた実験事実と多くの点で共通した傾向が現れている。この事は、植物では茎と根で共通したメカニズムによって成長を行っている事を示唆している。

茎表面を流れる電流ループの存在と、その成長との相関性は、表面電位を測定することで伸長の活動度をある程度評価できると考えられる。実際、ワセリン塗布による絶縁処理に対して、減衰振動として大きな電位応答を示す事が判った(図5-10)。しかしながら、表面電位の測定は、根の場合に比較していくつかの困難を伴っており、本章で示した寒天で固定する方法では基礎的なデータを提示したもののいくつかの問題を残した。第1に、茎を寒天で固定してしまう事、第2に最も伸長速度の高い先端から10mmまでの範囲が測定出来なかった事、第3に伸長していくにしたがって、接触している寒天片が既長領域側に相対的にずれてしまう事などである。今後さらに表面電位と伸長状態を詳しく相関づけるためには、表面電位の測定方法を検討し、これらの問題を解決する事が必要であると思われる。

5. 4 結論

本章では、アズキの茎の表面を電氣的絶縁処理する事によって、軸方向の表面電流を阻害した時の、伸長速度の変化を測定するとともに電氣化学的特性の変化を調べ、電流ループの果たす役割を検証した。本章で得られた結果は次のようにまとめられる。

- (1) アズキの茎の伸長領域と既長領域の間(先端から20mm点)にワセリンを塗布し、表面を電氣的に絶縁処理すると、伸長速度の低下が見られた。ワセリンを塗布する位置を先端から30mm点にした場合、及び茎の一部にワセリンを塗布した場合には伸長速度の低下は見られなかった。これらの実験事実から、茎表面に流れる電流は茎の伸長に重要な役割を果たしている事が

示唆された。

- (2) 茎表面のpH分布をpH指示薬であるBCP溶液を用いて調べたところ、先端部の伸長領域とそれに続く既長領域の上部で強い酸性化を示した。電氣的絶縁処理をすると、伸長領域の酸性化が正常な状態に比べて著しく遅いことが判った。これは、既長領域から伸長領域への水素イオンの流れが存在している事を反映していると思われる。
- (3) 電氣的絶縁処理を行ない、同時に外部から電流を印加して電氣抵抗を測定すると、ワセリンを塗布する事によって自然状態よりも抵抗値が上昇する事が判った。この事は、塗布されたワセリンが茎表面の内部まで浸透している事を裏付けている。
- (4) 茎の表面に寒天を接触させる事によって、表面電位分布を測定した。電位パターンは、伸長領域では高い伸長速度を示す先端部ほど低い電位を示し、既長領域では特定のパターンは見られなかった。また、電氣的絶縁処理時には大きな過渡応答を示す事から、絶縁処理は茎に対して強い刺激を与えている事が判った。

第6章 電界の印加による根の成長の

制御

前章まで、植物の表面電位の時空間構造を詳細に調べ、電気現象と成長の相関性について議論してきた。その結果、根や茎の伸長領域周辺では成長に伴って安定な電流空間パターンが形成されている事が判った。電流パターンは根や茎だけではなく、その他の多くの生物においても観測されており、生体系において普遍的な現象であると考えられる。根が自発的に周囲の水溶液中に電流パターンを作り出しているという事から、形成された電気化学的環境を外部から変調してやると、根の成長の状態も影響を受ける事が予想される。実際、第5章で述べたように根や茎において電氣的絶縁帯を作る事によって外部に流れる電流を妨害すると、伸長速度の低下が見られる。

動物では、神経系や筋肉に電氣的な刺激を与えた際の影響について古くから詳しく調べられている⁽⁸⁷⁻⁹⁰⁾。特に神経活動は神経細胞の膜電位の変化という本質的に電氣的な現象であるため、脳神経系に電氣的な刺激を与える事は広く行なわれてきているし、低周波治療器など家庭用に利用されているものもある。しかしながら植物、特に高等植物に関しては、電氣的刺激の影響に関する研究は古くから行なわれているにも関わらず目立った成果が得られておらず、特に成長が電気刺激によって促進された例はごくわずかである⁽⁹¹⁾。これは植物の自発的な電気現象と無関係に、かなり大きな電界や電流を与えたためと推測され、これまで調べてきた植物自身が形成している電気化学的環境をさらに成長に最適な方向に変化させれば、成長が促進される事も期待される。本章では、アズキの根が伸長する際に外部から定常電界を印加し、伸長に与える影響について調べた結果について述べる⁽⁹²⁾。比較的

弱い定常電界を伸長方向と平行及び直角な方向に印加し、その時の伸長速度及び伸長方向の変化の様子を測定している。さらに伸長の測定と同時に表面電位やpHバターの測定も行い、実際に電界が根の内部及び外部にどのようなメカニズムで影響を及ぼしているのかを考察する。

6. 1 電界の印加方法

実験対象としたアズキはこれまでに述べた方法と同様に育成したものであるが、電界を印加する容器の大きさの制限から、根の長さが5cmから7cmと比較的短い時期のものを用いた。また電界印加による伸長方向の変化も調べるので、特に先端付近がまっすぐな個体を選んで実験を行なった。根に対する電界の印加方法として、根の周囲の水溶液に定常電流を流す方法を用いた。水溶液の電気伝導度はほぼ一定であるので、溶液中の電流密度が均一であれば一定の強度の電界が生じる。同時に伸長速度の測定を行い、また、根の内部の成長に関する活動度を反映する物理量として、表面電位及び表面のpHを測定した。

図6-1に実験装置の概要を示す。電界の印加と同時に伸長速度、表面電位およびpHの測定を行なう事ができる様に、根の周りには顕微鏡や電極等をセットしている。印加電流は定電流源(A)から、白金線(B)、0.1mM KCl溶液(C)、寒天ブロック(D)を通して、根を設置している0.1mM KCl水溶液(E)中を流れる。電流を流すためのアクリル製の容器の内部は、0.1mM KCl水溶液を3%の寒天で固めたブロックで3つの区画に分離されており、根を設置している中央の区画と外部から電流を流す白金線を設置した両端の区画からなっている。電流を流す事により、白金線の周囲では化学反応が生じ水溶液中のイオン組成が変化していくが、寒天ブロックの塩橋を介する事で、根を置いている中央の区画の溶液に影響が及ぶのを防いでいる。定電圧源を用いて2本の白金線の電位差を一定に保った場合、両端の区画では溶液組成

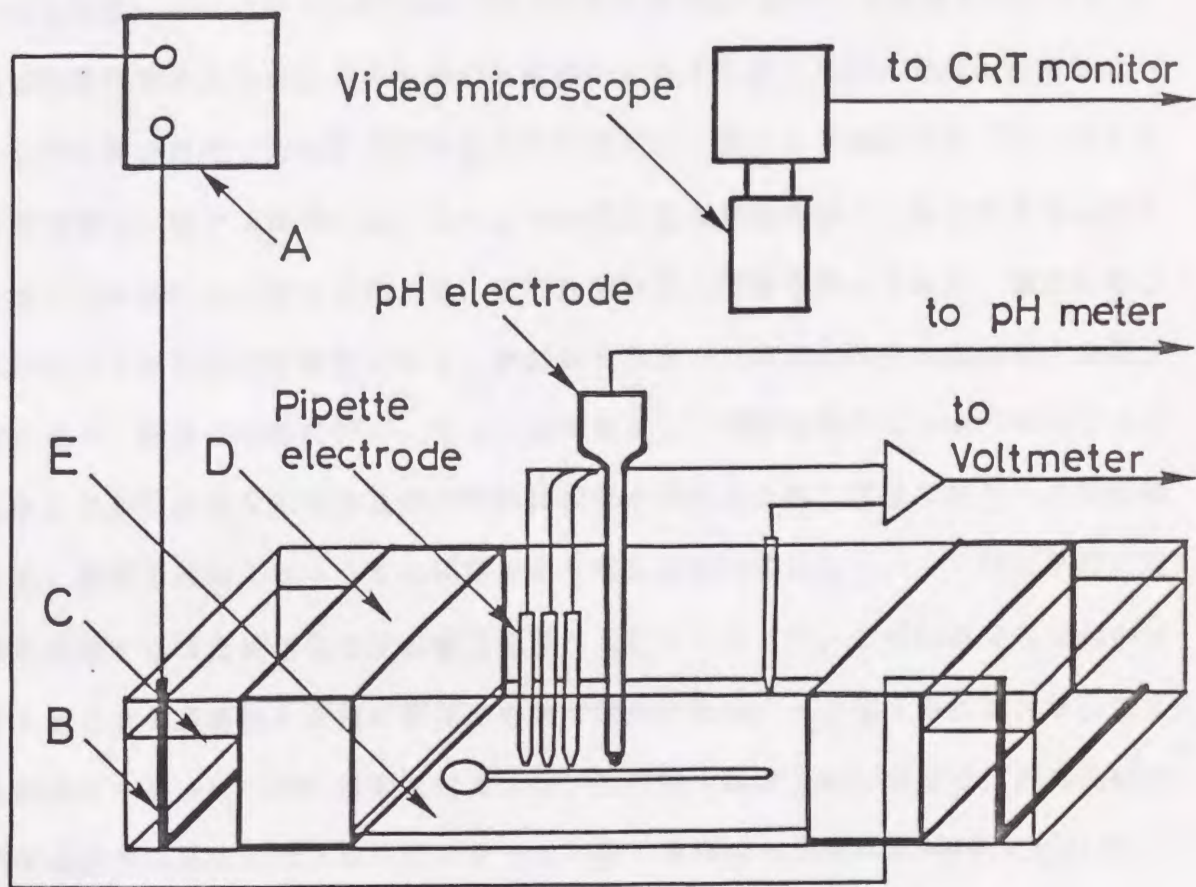


図6-1 電界印加の実験装置. 定電流源 (A) からの電流は, 白金電極 (B), KCl水溶液 (C), 寒天ブロック (D) 及び根の周囲のKCl水溶液 (E) を流れ, 定電界を作る. 電界印加と同時に, 顕微鏡, ピペット電極及び pH電極を用い伸長速度, 表面電位及び表面 pHを測定する.

が変化することによって導電率も変化し、その結果、中央の区画の電界強度も一定に保たれなくなる。そこで定電流源を用いる事で中央の区画の水溶液中の電流密度を一定に保ち、定常電界を発生させる様にした。

根を設置している中央の10cm×10cmの区画には3mmの深さの水溶液を入れている。根は電界印加のための容器の中央の区画の中に水平に置いたが、電界が根の軸に対して平行及び直角な方向に発生する方向に置く、2通りの実験を行なった。軸と平行な電界を印加する場合には、主として伸長速度の影響を調べ、直交電界を印加する場合は伸長方向の変化を調べた。主根は強い重力屈性を持っており、垂直方向に伸びていくのが自然な状態である。根の軸を垂直な方向にして自由な状態で成長させた場合、根はほぼ直線的に、もしくは規則正しい螺旋運動をしながら伸びていく。しかしながら本研究における実験環境は根が水平に置かれた状態であり、この状態では、通常不規則にゆっくりと屈曲を繰り返しながら伸長していく。軸と平行に電界を印加する場合は伸長速度の変化を調べるわけであるが、この時自発的な曲がりが生じると伸長速度を正確に評価する事が困難になる。そこで、平行電界を印加する場合は水溶液に0.3%の寒天を含ませた。この寒天濃度では、根はほぼ直線的に伸長するが伸長速度の低下は生じなかった。根の周囲の水溶液はKCl溶液としたが、濃度0.1mMの場合水溶液の導電率は約50K Ω ·cmであるので、1 μ A/cm²の密度の電流を流すと、約50mV/cmの強度の電界が発生する。

根は成長に伴って周囲に安定な電流やpHの空間パターンを形成しているが、恒温槽内で育成させている容器から電界を印加するための容器に移しかえる事で、これらの環境が壊されてしまう。そのために、根を移しかえてからしばらくは伸長速度、電位パターンやpHパターンの状態が過渡応答を示し、定常状態に落ちつくまでに30分から1時間程度を要する。そのために根を実験環境に移しかえた後、1時間以上静置してから実験を始めた。室温は27 \pm 1 $^{\circ}$ Cとし、溶液の乾燥を防ぐために容器の上部にビニールのカバーをした状態で実験を行なった。根を設置した容器の

上にはズーム式の顕微鏡がセットされており、根の短時間での伸長速度の時間変化を調べる場合はビデオカメラを顕微鏡に接続して録画し、実験後に再生する事によって測定した。ビデオカメラの映像信号は間欠録画機能を持ったVTRで録画される。CRTで表示される画像は顕微鏡を最高倍率とした時で、約4 μ mの解像度を持っている。実験の終了後、VTRに録画した映像を再生して一定時間間隔での根の先端の移動距離をCRT画面上で測定し、伸長速度を求めた。

表面電位パターンは2章で述べた多点電極測定装置を用いて測定した。表面電位は電界印加中も連続的に測定出来るが、電界印加時には根が自発的に発生する電位と外部電界による電位を分離する事は出来ないため、自然状態と電界印加中の電位パターンを直接比較する事は出来ない。そこで、電界を一定時間印加した後停止し、電界の印加前から印加終了後まで連続的に電位測定を行い、電界の印加停止直後の電位パターンの変化の様子を印加前のパターンと比較した。

根の表面のpH分布は、2章や4章でpHパターンを測定した方法と同様に市販のガラスpH電極とpHメータを用いて測定した。水溶液の攪乱を防ぎ局所的なpH値を測定するために、先端部の直径が2mmの微小ガラス電極を用いている。電極は任意の方向に移動させるためにマイクロマニピュレータで支持されており、電極をマニピュレータで根の表面に沿って繰り返し移動させ、pHを測定した。根の表面と電極との距離を0.5mmに保った。1回のpHパターンの測定には約10分を要する。pH電極は、基本的にはガラス膜を介して水溶液と基準溶液の間の電位差の測定を行うものであり、ガラス膜が水素イオンの選択性を持っているために測定電位がpH濃度を反映する事になる。したがって、電界の存在下の水溶液を測定した場合、pHの場合も電位の場合と同様に測定値が電界により影響を受ける。実際に水溶液中のpHを測定しながら電界を印加するとpHメータの指示値が変化した。pH指示値の変化量は電極の向きや電界強度などにより異なるが、電極をマニピュレータで固定した場合、電極位置を移動しても電界強度が一定ならば誤差は常に一定

の値を示した。そこで根の表面 pH パターンを測定する前に予め電界による誤差分を測定しておき、測定後に誤差分を補正した。電界印加による pH パターンの影響を調べるために、印加前の pH パターンと印加中の pH パターンを測定し比較したが、印加中の pH 測定値には一定の誤差が生じているので、予め測定しておいた誤差分を差し引く事により正しい pH パターンを得る事が出来る。

6. 2. 実験結果

6. 2. 1 平行電界による成長の影響

平均的な個体では電界を印加しない自然状態の実験環境で 1mm/h から 2mm/h の伸長速度を示すが、多くの根は軸方向に伸長するとともに、先端から 10mm 程基部側までの範囲で小さく不規則に曲がりながら成長するため、先端の移動方向は時間的に一定ではない。本章では、根の先端部が映った CRT 画面上の座標を、根がまっすぐな状態での軸方向を z 方向、それに直交する方向を r 方向と定義する。根が曲がる時 r 方向の変位は根の伸長速度をほとんど反映しないので、ここでは根の先端位置座標の z 成分の単位時間当りの移動距離を伸長速度とした。ただし、実験中に大きな屈曲を示した個体は伸長速度の正確な評価が困難であるので、データを統計に加えていない。

外部から根の軸に平行方向に電界を印加すると、根の伸長速度は印加される電界に影響を受けて変化した。本節で述べる平行電界の印加実験では、水溶液のイオン組成は総て 0.1mM KCl とした。図 6-2 に、電界を印加した時の伸長速度の時間変化の様子の一例を示す。根の伸長は 3 分おきに測定している。測定開始から 15 分までは電界を印加しておらず、約 1.5mm/h でほぼ一定の速度で伸長している。15 分から 30 分まで根の先端から基部の方向へ $10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を水溶液中に流し、30 分以降

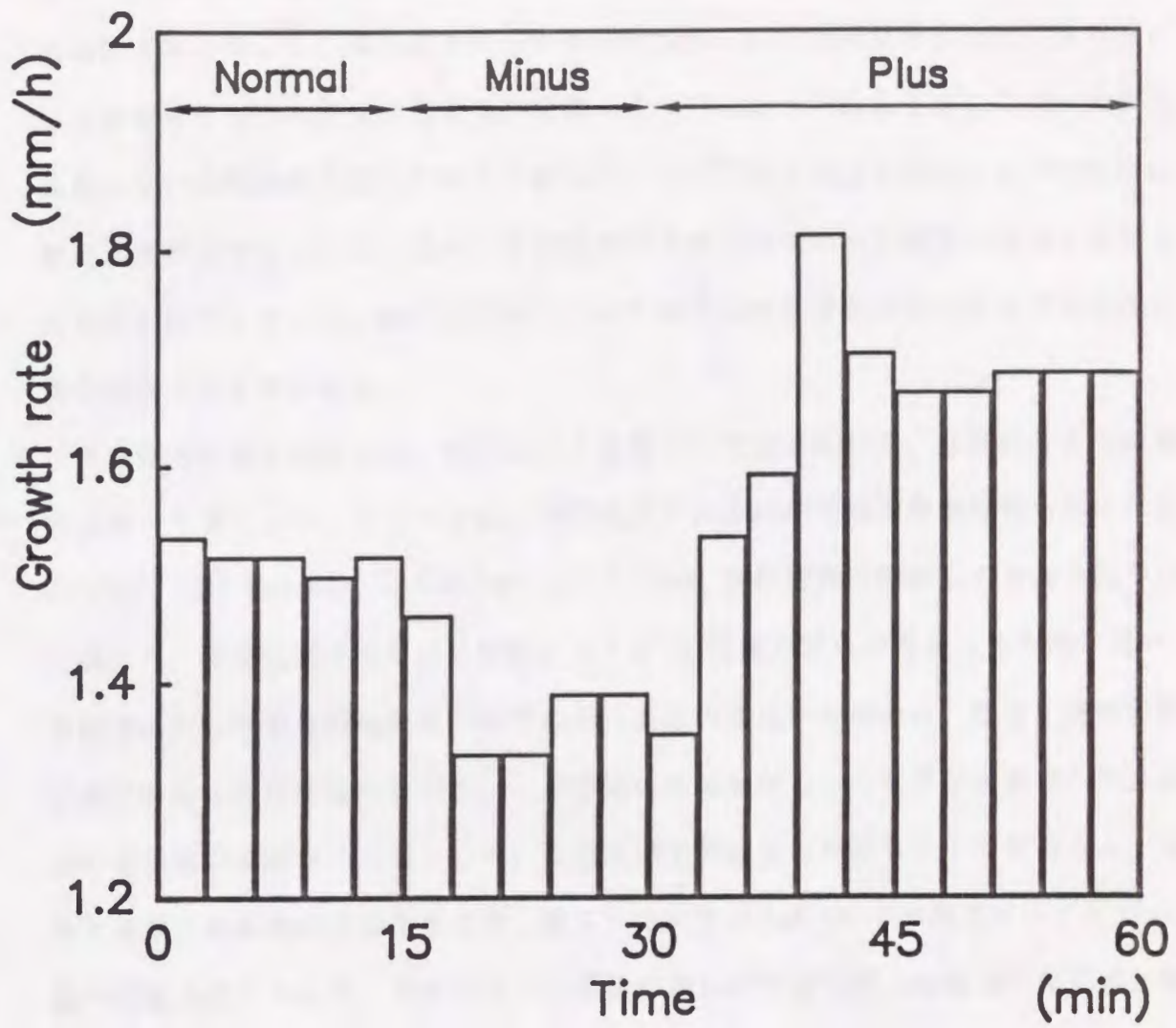


図6-2 平行電界の印加における伸長速度の時間変化の例。15分から30分まで負方向に、30分から60分まで正方向に $10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を 0.1mM KCl水溶液中に流した。

は印加方向を逆転させて、基部側から先端へ同じく $10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を流した。電界の印加方向に関して、根の基部から先端への方向、即ち先端部が相対的に負の電位になる電界が生じる方向を正方向と定義する。15分から30分まで負の方向に電流を印加している間は伸長速度の低下が見られ、正の方向に電流を印加した30分以降は伸長速度が上昇している。即ち、外部電界の印加方向によって伸長の促進と抑制が対称的に起こっている。電流を印加してから伸長速度の変化が現れるまでの時間は数分程度である事が判る。

水溶液中に流す電流密度、即ち印加する電界の強度に応じて、成長に与える影響の大きさも変化した。図6-3に、伸長速度変化の印加電流密度依存性を示す。 $\pm 1\mu\text{A}/\text{cm}^2$ 、 $\pm 2.5\mu\text{A}/\text{cm}^2$ 、 $\pm 5\mu\text{A}/\text{cm}^2$ 、 $\pm 10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ 及び電界印加無しの9通りについて調べた。伸長速度そのものは個体により $\pm 20\%$ 程度のばらつきがあるため、同一の個体に対して電界印加前と印加後の伸長速度の変化率を求めた。根を1時間自然状態で伸長させた後電界を印加し、30分間の伸長を測定して電界印加前後の伸長速度の増加率を求めた。対照として、自然状態での伸長を測定した1時間のうち、前半と後半の伸長速度の変化を求め、図6-3の中の $0\mu\text{A}/\text{cm}^2$ での測定データとした。個々の電流値について、6から11の個体に対して実験を行った結果の平均値と標準偏差を図に示している。図6-3の $0\mu\text{A}/\text{cm}^2$ における伸長速度の変化率が約8%の標準偏差を示している事は、根が自然状態でも緩やかに速度を変化させながら伸長している事を反映している。図6-2に示した例と同様に、電界の印加方向の極性に対して伸長速度の変化はほぼ対称的な振舞いを示し、正方向では伸長速度は増大し、逆方向では伸長速度は減少している。電流密度の絶対値が $1\mu\text{A}/\text{cm}^2$ では明らかな変化を見る事が出来ないが、 $2.5\mu\text{A}/\text{cm}^2$ より電流密度が大きくなるに従って変化率が大きくなっている。 $\pm 10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を印加した場合、伸長速度は約 $\pm 20\%$ の変化を示した。

根が自発的に形成する表面電位のパターンと、電界印加によりパターンが変化し

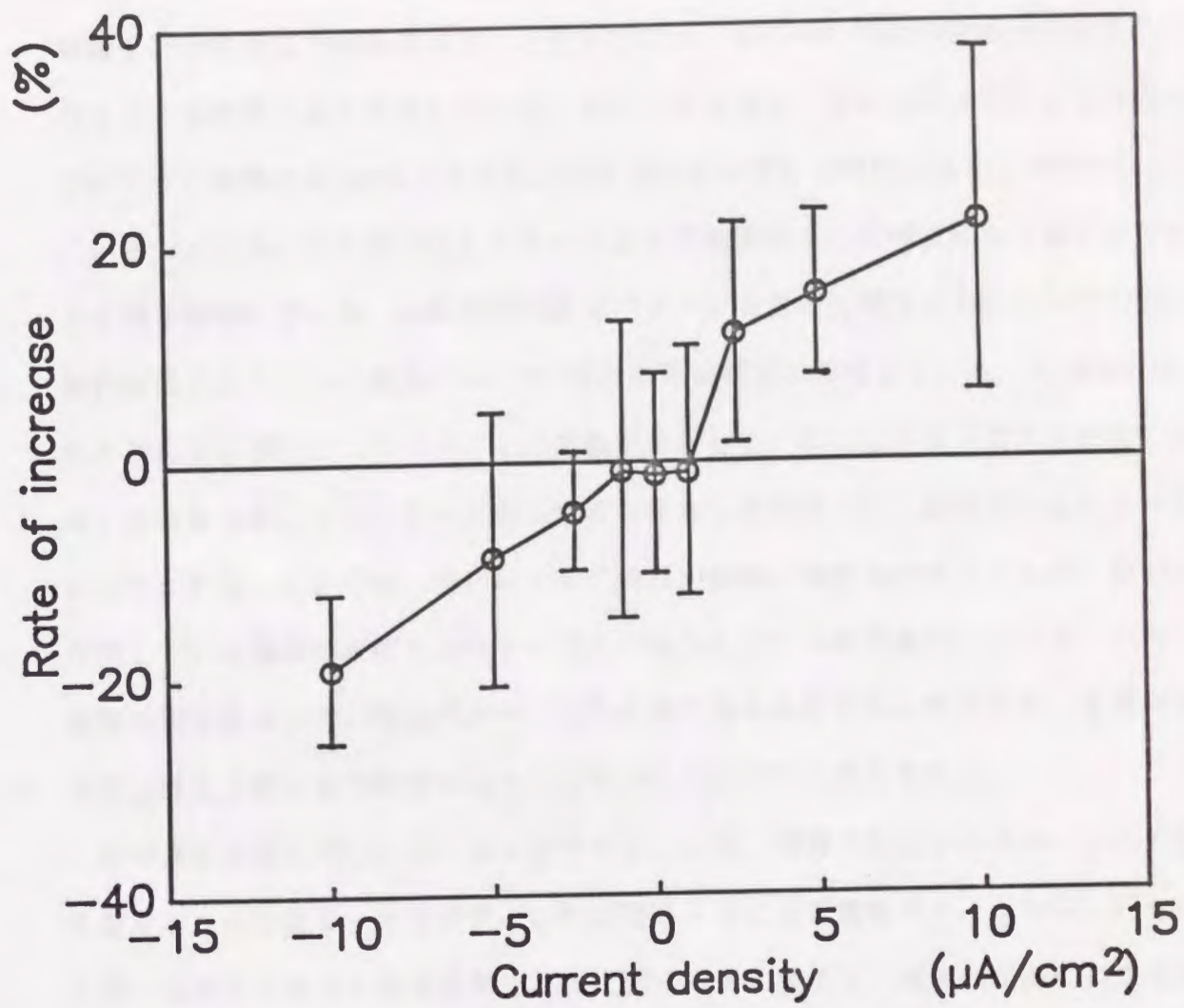


図6-3 平行電界印加による伸長速度変化の電流密度依存性。電界印加前と電界印加後の30分間の伸長を比較した。根の周囲の水溶液は0.1mM KCl溶液とした。

た様子の典型的な例を、図6-4に示す。電界の印加前のパターンと $\pm 10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を30分間流した直後のパターンを測定した。図の中で横軸の先端からの距離の符号は、基部側を正と定義している。図から判る様に、根は自然状態で先端付近に谷があり、先端から8mmほど後方に山がある形状の安定な電位パターンを作り出している。これは、第2章で詳しく述べたように基部側から先端に向かう電流が存在する事を意味している。自然状態の電位パターンを見ると最大で約20-30mV/cmの電界強度であり、この値は $0.5\mu\text{A}/\text{cm}^2$ 程度の電流密度に相当している。外部から電界を印加する事によってパターンの振幅が変化している。正方向の電界を印加した時、振幅は大きくなり、負の方向の電界を印加した時は、逆に振幅が小さくなっている事が判る。この事は、電界によって伸長が促進/抑制されるとともに、根が作り出している電流の密度もそれぞれ増大/減少している事を意味している。一方、電界の印加によって、電位パターンの形状は大きな変化を示しておらず、電流の湧き出し部位と吸い込み部位はほとんど変化していないと考えられる。

根が表面付近に形成しているpHのパターンと、電界印加によるパターンの変化を測定した例を図6-5に示す。これは図6-4に表面電位パターンを示したものと同一の個体に対する測定結果である。図6-4と同様に、電界印加前の自然状態と $\pm 10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を流してから30分後に測定したパターンを示している。当初の水溶液のpH値が約6.1であったのに対して、2章で述べた様に根は自然状態で周囲の水溶液を酸性化しており、先端から5mm程後方を中心に約5.5までpHが低下している事が判る。自然状態でのpHパターンと比較して、正方向に電界を印加した場合根の周囲の酸性化が強くなり、最大でpHが5.2まで低下している。これに対して逆に負の方向の電界を印加すると、酸性化の度合いが弱くなり、先端の付近では当初の水溶液の値より高いpH値を示すようになっている事が判る。いずれの場合も先端の付近が最も大きな変化を示しており、先端より10mm以上後方の領域は比較的变化が小さい。正/負方向の電界の印加によって伸長速度がそれぞれ増大/減少

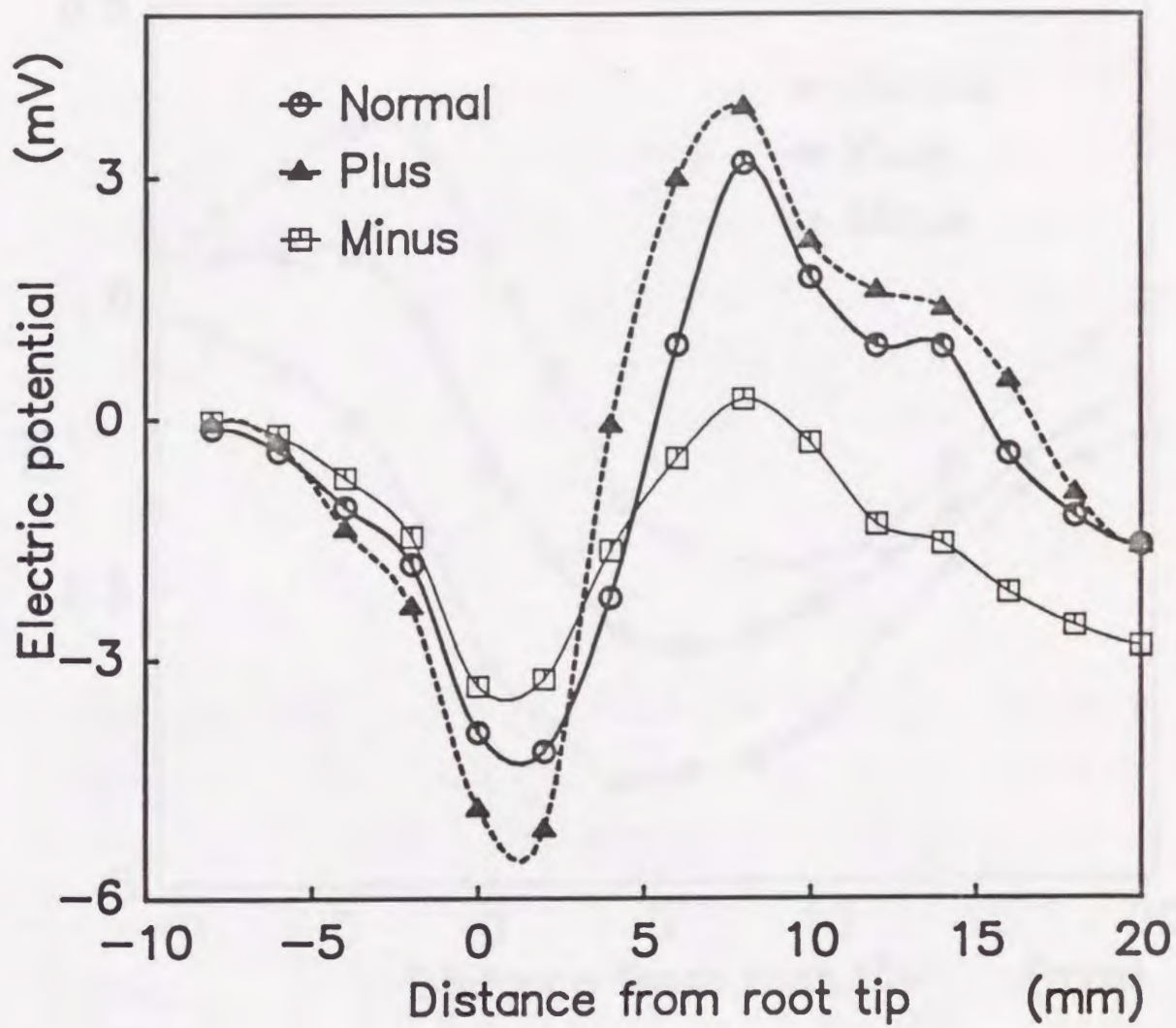


図6-4 平行電界印加における根の表面電位パターンの変化の例。印加前(○)、正方向の印加から30分後(▲)及び負方向の印加から30分後(□)の表面電位パターン。正(負)方向の電界印加により伸長速度は増加(減少)した。

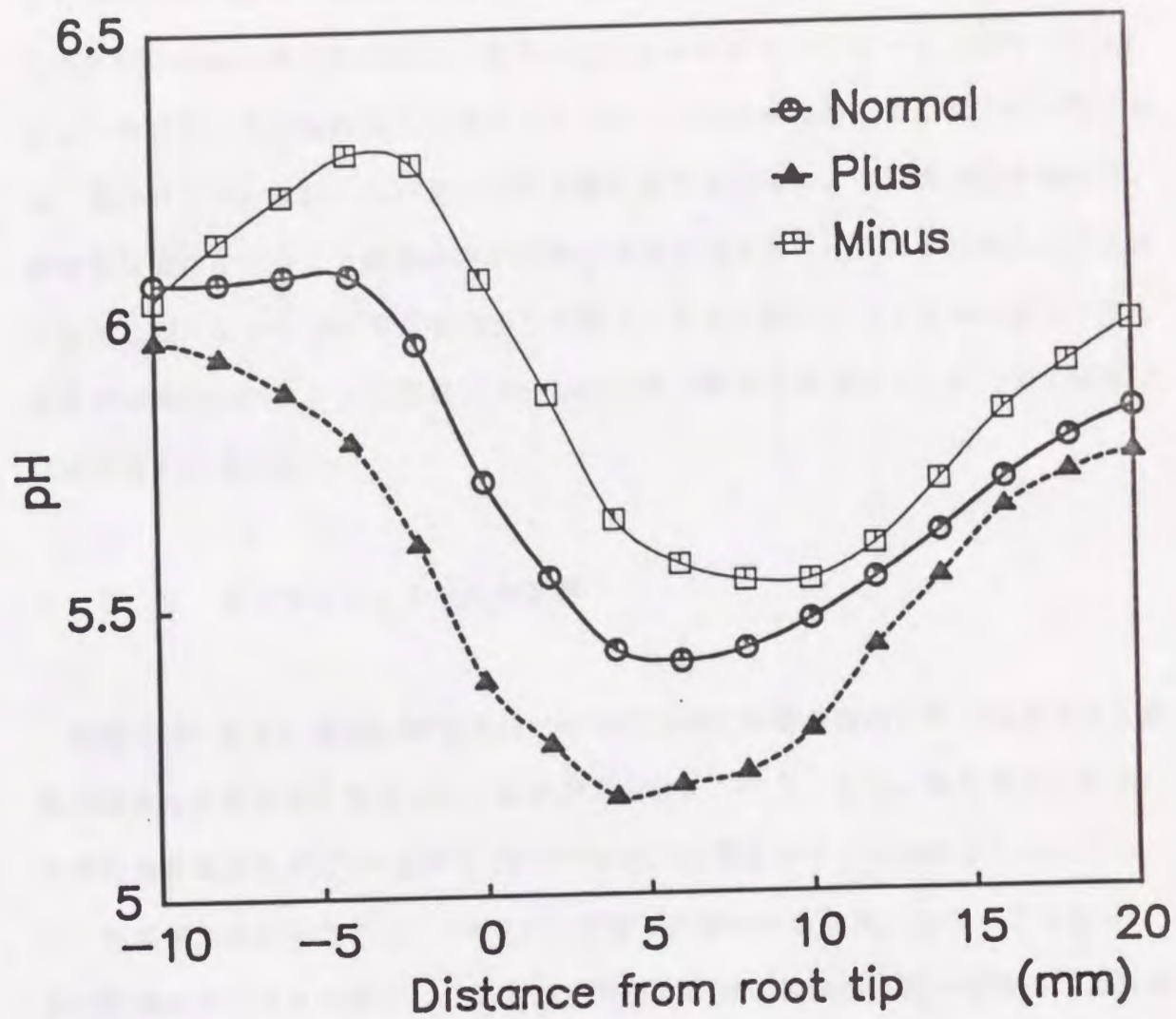


図 6-5 平行電界印加における根の表面 pH パターンの変化の例。印加前 (○)、正方向の印加から 30 分後 (▲) 及び負方向の印加から 30 分後 (□) のパターン。図 6-4 と同一の実験である。

した実験結果（図6-3）と対比させると、電界の印加により伸長の促進/抑制とともに根の周囲の酸性化の増大/減少が生じる事が明らかになった。図6-4及び図6-5に示した表面電位及び表面pHパターンは外部電界による変化の一例である。電位パターン及びpHパターンは自然状態でも個体により形状が異なるため、統計的な操作を行なうと標準偏差が非常に大きくなるため、ここでは典型例を1例だけ示した。しかしながら実験の多くは図6-4及び図6-5と同様の傾向を示し、正方向の電界印加によって電位パターンの振幅や酸性化が増大し、負方向の印加では逆の変化が見られた。

6. 2. 2 直交電界による成長の影響

前節で述べた平行電界の印加実験では伸長速度に影響が現れたが、伸長方向と直角に電界を印加すると伸長方向に変化が見られた。図6-6に、直交電界を印加した時の伸長速度の変化を z 方向と r 方向で測定した例を示す。水溶液は0.1mM KClとし、外部電界の印加方向は、 r 軸の正に定義した側から負の側に向かう方向とした。根の伸長は2分おきに測定しているが、前節と同様に根先端位置の座標の顕微鏡像上での移動を z 及び r 方向の変位に分解し、それぞれの軸方向の単位時間あたりの移動距離を伸長速度と定義している。測定開始から20分までは電界を印加せずに自然状態で伸長させているが、この間根は軸方向には約1.3mm/hの速度で伸長し、 r 方向にはわずかに正方向に移動している。20分以降 $10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を水溶液に流し、電界を発生させている。

電界を印加してから数分遅れて、根の先端は r 軸の正方向に大きく変位している。 r 軸の正から負の方向に電界を印加したのに対して、根は正方向に屈曲しているので、先端の移動方向と電界の方向は逆方向である事になる。図6-6(a)から判る様に、電界の印加後軸と平行な z 方向の伸長速度はやや増大しているが、特に顕

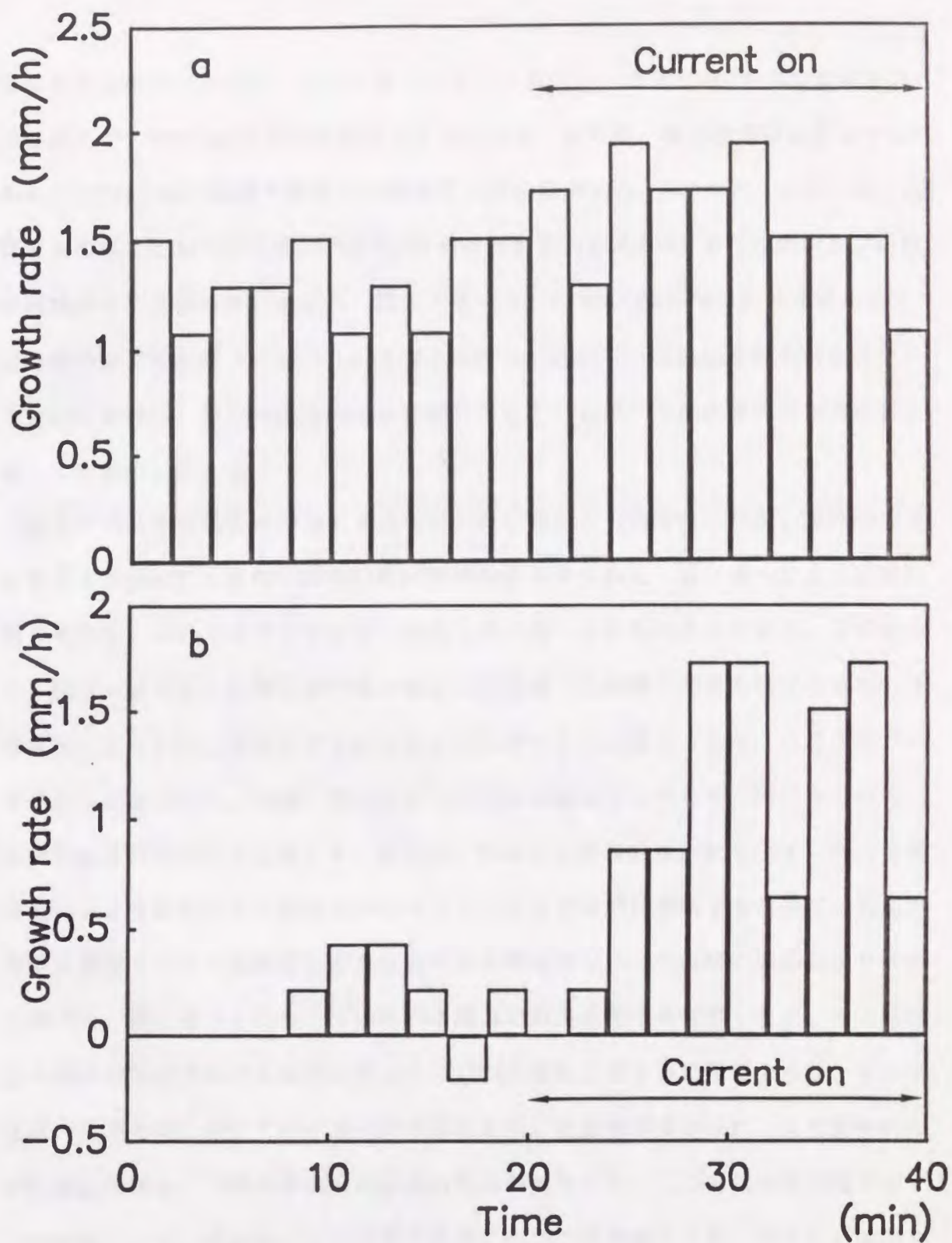


図6-6 直交电界の印加における伸長方向の時間変化の例。20分から40分まで電界を印加した。各図は根の先端の移動速度であり、電界印加前の根の軸方向の伸長速度を(a)に、電界方向の伸長速度を(b)に示す。(b)において印加電界の電位の正の方向への伸長を正と定義した。

著な変動は現れていない。これに対して図6-6(b)で示した r 方向には電界印加後最大で1.5mm/h以上の移動速度を見せている。この時、根の屈曲は先端より3mmから8mm後方の広い範囲で緩やかに起こり、特に先端から5~6mmの辺りで著しかった。電界を印加してから20分間の先端の r 方向の移動量は約0.3mmでありこの時点での根の形状的な変化は小さい事から、図6-6(b)に示した r 方向の伸長速度は実質的な根の伸長を反映してはいないと考えられる。従って、印加した根の軸と直交する方向の電界は、根の伸長方向には影響を与えているが、伸長速度に対する影響はほとんど無いと言える。

図6-6に直交電界の印加による伸長方向の変化の一例を示したが、長時間後では電界を印加しても屈性が持続しない個体も多く見られた。前に述べたように根は電界を印加しないでも常に不規則な屈曲を繰り返しながら伸長していく。そのために、図6-6に示した様な短時間の電界印加実験での屈性に関する測定結果を、外部電界によるものと自発的なものを完全に分離する事は困難である。自然状態での自発的な屈曲の場合、先端付近の曲がった形状は固定しておらず一時的なもので、長時間後は根の曲がりはず、結果的に根はほぼ直線的な形状を示す。そこで直交電界による屈性がどの程度の強さで生じるかを定量的に判断するために、屈曲が完全に固定するまで長時間電界を印加する実験を行ない、その時の根の曲がり具合を調べた。根に電界を印加してから24時間後の伸長の様子を観察したが、その結果、全体的に印加開始時の先端の位置から約10mmの範囲で緩やかに屈性を示し、その後ほぼ一定の方向に伸びていく様な形で屈性を示した個体が多かった。また最終的な根の屈曲角度は、15度から40度の範囲のものが多かった。ここでは屈曲の強さの一つの指標として、根の曲がった角度や形状については考慮せずに、ほとんど曲がりが生じなかった個体、正の印加電極の側に曲がった個体、負の印加電極の側に曲がった個体の3つのグループに分け、屈性度 θ を次の様に定義し、屈性度 θ の水溶液のイオン濃度や水溶液中に印加する電流密度に対する依存性を調べてみた。

$$\theta = \frac{n_+ - n_-}{n} \quad (6.1)$$

但し、 n 、 n_+ 及び n_- はそれぞれ実験した総個体数、正の方向に屈曲を示した個体数、及び負の方向に屈曲を示した個体数である。 θ は-1から1の間の値であり、総ての根が正または負の方向に曲がれば1または-1となる。図6-7に屈性度 θ の電流密度及びイオン濃度依存性を示す。全体的に屈性度は正の値を示している事が判る。これは、図6-6に示したように平均的には正の印加電極の側に曲がっていく事を意味している。実験を行った濃度及び電流密度範囲では最大でも0.4程度であり、必ずしも屈性が見られない個体も多かった。屈性度は、同じ水溶液濃度では電流密度が高いほど大きな値を示し、また水溶液濃度が高い方が小さな値を示した。この事は、水溶液中の電界強度が大きい環境ほど屈曲する根が多かった事を示しており、根が印加された電流によって作られた電界の影響を受けて屈性を示したものと解釈できる。0.1mM KCl溶液の導電率は約50K Ω ·cmであるので、外部電界により明らかに屈性が現れてくるのは、100mV/cmから200mV/cm以上の電界強度であると思われる。

直交電界の印加によって根に屈性が生じたという事は、根の伸長率の円周方向の対称性が破れたという事を意味している。根の表面の電位やpHパターンに関しても、伸長と同様に印加電界に関して正の側と負の側の表面で対称でなくなっている可能性が考えられる。そこで、水平に置いた根の対面の電位パターンやpHパターンの測定を行なった。その結果、平行電界を印加した時と同様に、直交電界の印加によって電位やpHも影響を受けパターンが変化している事が明らかになった。電界印加による表面電位パターンの変化の様子を例を図6-8に示す。0.1mM KClの水溶液に対して10 μ A/cm²の電流を流し、電界印加前の自然状態のパターンと電界を印加してから1時間後の根の両側のパターンを測定した。根が短時間で大きく曲が

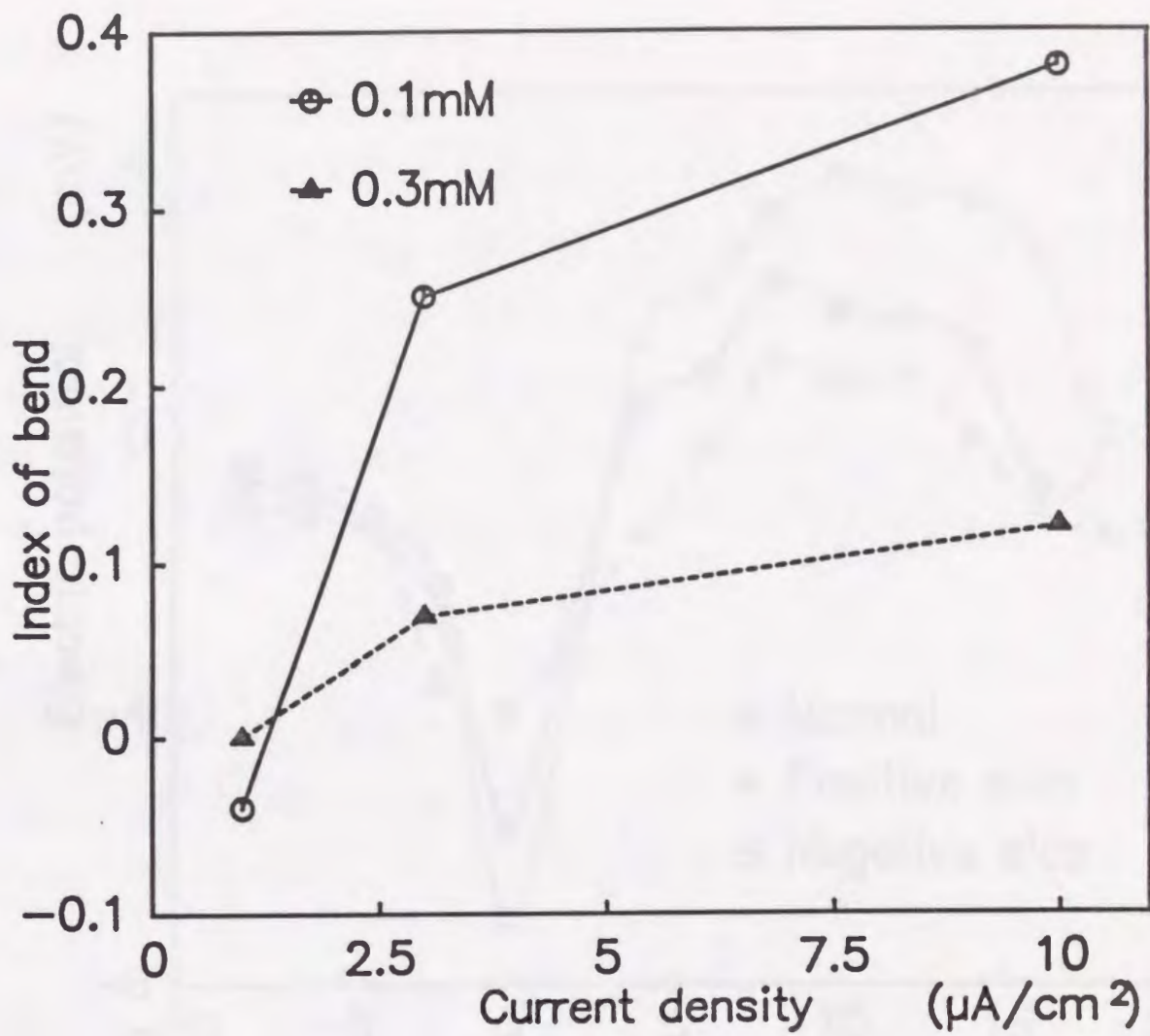


図6-7 電界印加による屈性の強さの電流及び塩濃度依存性. 各データは(6.1)式で定義した屈性度を示したもので, 個体数は15から20である. 水溶液は総てKCl溶液とした.

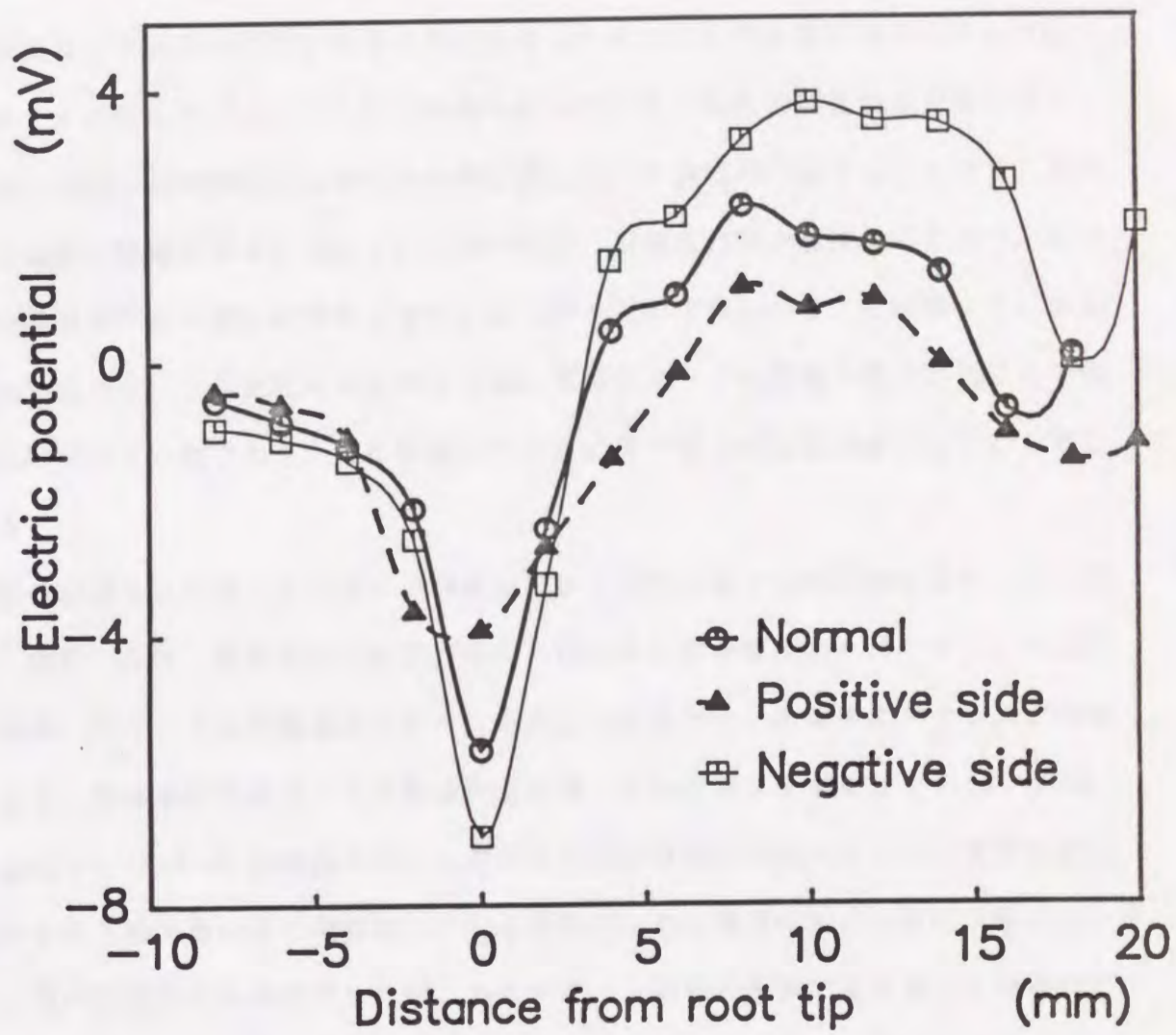


図 6 - 8 直交電界印加における根の表面電位パターンの変化の例。印加前 (○) . 及び電界印加から30分後の、電位の正の側 (▲) と負の側 (□) のパターンを示す。電界印加時は負の側でより高い伸長率を示した。

るのを防ぐために、水溶液には0.3%の寒天を含ませている。平行電界を印加した時の電位パターンの変化（図6-4）と同様に、図6-8の3つの電位パターンは振幅が異なっているが形状には大きな差は見られない。自然状態の電位パターンは、図6-4に示したパターンと同じ特徴を持っている。電界印加後の表面電位パターンは、印加した電界の正の側では自然状態に比べて振幅が小さくなっており、負の側では逆に振幅が大きくなっている事が判る。根は正方向の屈性を示すので、負の側の伸長率が正の側の伸長率よりも大きくなっている事になる。この事から、伸長率と電位パターンの変化を対応させると、電位パターンの振幅の増大が生じたのは伸長率が大きい側であり、逆に伸長率の小さい側で電位の振幅が減少している事になる。

根の表面pHパターンの直交電界印加による変化の様子の典型例を図6-9に示す。図6-9は、前節で述べた平行電界の印加時の表面電位とpHパターンの比較と同様、図6-8に表面電位パターンを示したものと同一の個体に対する測定結果である。表面電位を測定した実験条件と同様、0.3%の寒天を含ませた0.1mM KClの水溶液中に $10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ の電流を流し、電界印加前の自然状態のパターンと電界を印加してから1時間後の根の両側のパターンを測定した。電界印加前の自然状態においても根の両側のpHを測定したが、pHパターンは根の両側でほぼ等しく対称的であった。図6-9では自然状態でのpHパターンは片方のパターンのみを示しているが、先端から約4mmから8mm後方を中心に酸性化している、多くの根に見られる標準的な形状である。

直交電界を印加すると、表面電位パターンが図6-8に示したように電位の正と負の側で非対称的になったのと同様、pHパターンも影響を受けて酸性化の強さに偏りが生じている事が判る。負の側では総ての領域で自然状態のpH値よりも低いpH値を示し、正の側では逆に高いpH値を示している。即ち、根の周囲に均一に分布していた H^+ が、外部電界下では電位の負の側に集中して蓄積する様になった事

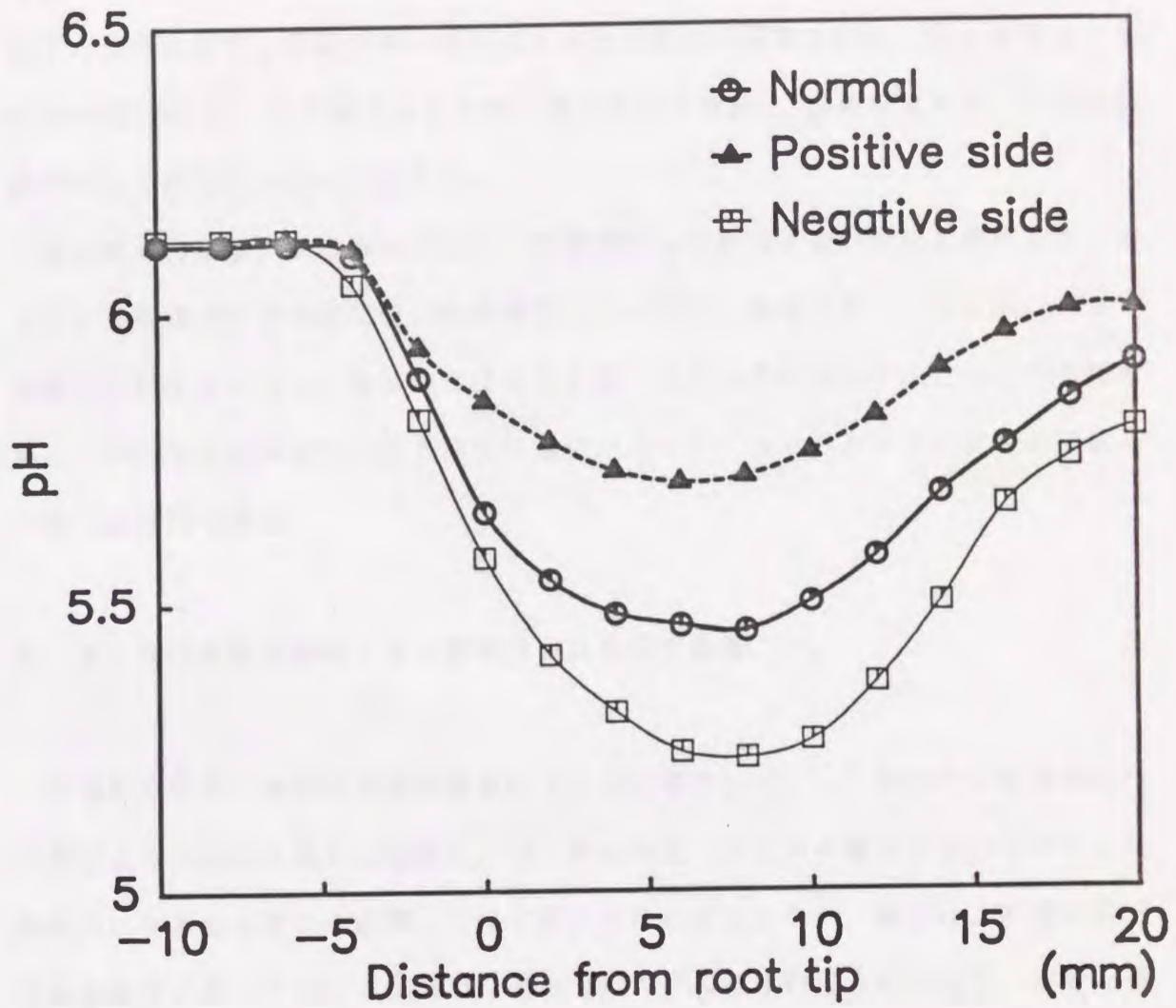


図 6 - 9 直交电界印加における根の pH 電位パターンの変化の例。印加前 (○)、及び電界印加から 30 分後の、電位の正の側 (▲) と負の側 (□) のパターンを示す。図 6 - 8 と同一の実験である。

を意味している。電界印加後の pH パターンは形状的には印加前と大きな差は見られず、自然状態で pH 値の低い領域ほど大きな変化が現れている。最も変化の大きな 8mm の位置では、正の側の pH と負の側の pH では約 0.5 の差が見られ、これは H^+ 濃度にして約 3 倍の差に相当する。

直交電界の印加による根の伸長と、表面電位及び表面 pH の変化の関係をまとめると、伸長速度の相対的に低い外部電界の正の側で、電位パターンの振幅は小さく表面の酸性化は少ない。負の側ではこれと逆の方向の変化を示す。これらの実験結果は、平行電界の印加時の伸長速度と電位パターン、pH パターンの変化の関係と一致した傾向である。

6. 3 電界の水溶液中イオン濃度分布に及ぼす影響

外部から印加した電界が根の伸長に与える影響として、(1) 根内部に電界が加わる事により直接的に与える影響と、(2) 根の周囲の水溶液に電界が加わる事により間接的に与える影響の 2 種類に分けて考えなければならない。第 1 の、内部に直接与える影響に関しては、内部構造をどの様にモデル化すればよいかなど、複雑な要因を含んでいるが、第 2 の、外部の水溶液に与える影響に関しては、複雑な仮定を置く事なく理論的な考察が可能である。ここでは、根が周囲に形成している H^+ 濃度分布が平行電界や直交電界によってどの様に変化するか、簡単な一次元系をもとにして定性的な議論を行ってみる。

まず、根の軸と平行な方向に電界を印加した場合について考察してみよう。根の周囲の電流パターンは第 2 章で示した様に 2 次元的な広がりを示すが、本質的には根の基部側から先端へ向かう軸方向の電流としてとらえる事ができる。簡単のために、半径方向の分布は無いと仮定して根の軸方向を想定した一次元系を基にして、定性的な振る舞いを調べてみる。軸方向の座標を z 、電界を E 、ある陽イオンの流束

と濃度をそれぞれ j と c と置くと、流束の式は

$$j = -D \frac{dc}{dz} + uEc \quad (6.2)$$

で表される。ここで D , u はそれぞれ対象とするイオン種の拡散定数及び移動度である。(6.2)式は各陽イオンに対して成立する式であるが、ここでは成長との関係について考察するために H^+ を想定する。定常状態に関して考えるので、流束 j は場所によらず一定である。電界 E は本来位置 z の関数であるが、導電率を反映する主たるイオンの濃度に大きな変化が無ければほぼ一定の値となる。第2章で水溶液中の電位 ϕ は Laplace の方程式

$$\nabla^2 \phi = 0 \quad (2.8)$$

で良く近似できる事を示したが、これは一次元系では $d\phi/dz = E = \text{const.}$ である事を意味している。従って、ここでは電界強度 E が場所によらず一定であると仮定する。

このとき、(6.2)式は容易に解く事ができ、 H^+ 濃度 $c(z)$ は、

$$c(z) = \frac{j}{uE} + \left(c_0 - \frac{j}{uE} \right) \exp \left(\frac{uEz}{D} \right) \quad (6.3)$$

となる。ただし、 c_0 は $z=0$ における H^+ 濃度である。 $j, E > 0$ となる様に座標軸 z の方向を定義すると、 H^+ 濃度 $c(z)$ の形状は、図6-10の様になる。 $0 < z < L$ とすると、 $j > 0$ 、即ち z 軸の正方向にイオンが流れる様に座標を決めているので、 z 軸は基部側から先端に向かう方向であり、 $z=0$ が根の基部側に相当するイオンの湧出し口に、 $z=L$ が根の先端に相当するイオンの吸い込み口に対応する。

(6.3)式からも判るように、 $j = uEc_0$ の場合イオン濃度勾配が無く、総ての領域で濃度は等しいが、 $j > uEc_0$ の場合、 z が増加すると c は減少し、 $j < uEc_0$ の場合は逆に

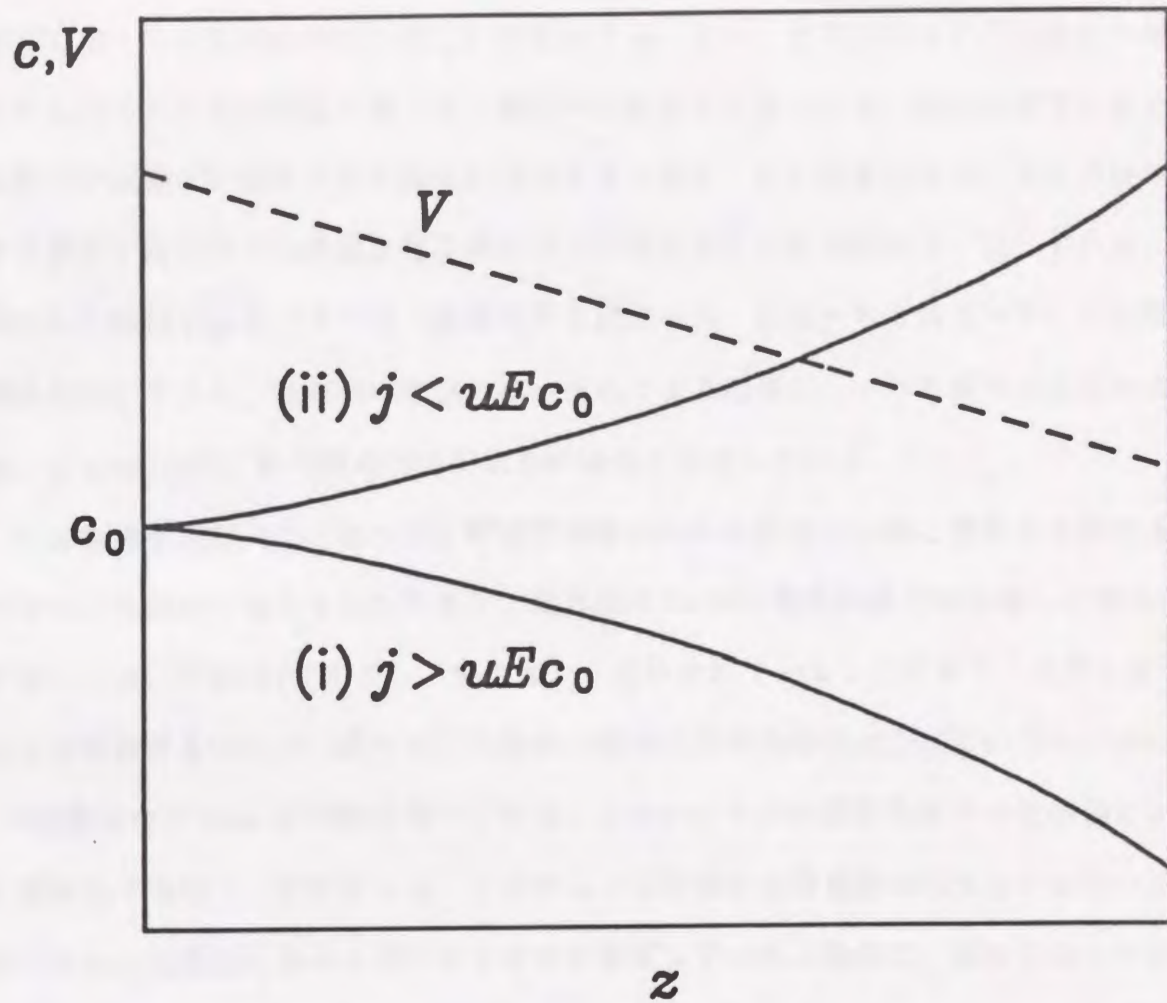


図6-10 (6.3)式で示した長軸方向の1次元系におけるイオン濃度分布 c の、イオン流束密度 j や電界強度 E との関係。1価の陽イオンの場合について示す。

c は増大する。 H^+ 流束 j が大きい、即ち、電界 E を作り出しているイオン流の大部分が H^+ によっている時は湧出し側に H^+ が蓄積する。逆に、全電流の中で H^+ の流れの寄与する割合が小さい時は、吸い込み側に H^+ が蓄積する事になる。自然状態での根の周囲の H^+ 流束と H^+ 濃度分布の関係について考えると、この全電流中の H^+ 流束の寄与する割合と濃度分布の関係は第2章の図2-9に示した計算結果と一致している。測定した電位と pH パターン (図6-4と図6-5, 図6-8と図6-9) の位置関係を比較すると、基部側の電位の高い領域でより酸性化している傾向が見られるが、これは $j > uEc_0$ の H^+ 流の寄与が大きい場合に相当している。

外部電界を正方向に印加すると H^+ 濃度分布 $c(z)$ の形状はどの様に変化するか考えてみる。外部から電界を印加すると、電界強度 E は印加電界の分だけ重畳して増大する。一方、 H^+ 流束 j は主として根内部から供給されているものであり、大きく変化する事は考えにくい。従って、外部から印加する電界強度を上げていくと $j > uEc_0$

の状態から $j < uEc_0$ の状態に移っていき、しだいに $c(z)$ の関数形は H^+ が先端側により集中して蓄積する形状になる。この事は、正方向の外部電界の印加が H^+ を吸い込み口である先端側に集める作用をする事を意味している。反対に、根が形成している j, E と逆方向、即ち負の方向に外部電界を印加した場合について考えてみる。実験では、自然状態での電界よりも数倍から10倍程度の強度の電界を外部から印加している。従って、負の方向の電界の印加によって電界 E は $E > 0$ から $E < 0$ に符号が反転すると考えられる。この場合、(6.3)式の第2項の係数は正值をとり指数関数は減少関数となるため、湧出し口である基部側の H^+ 濃度が高い形状になるが、電界 E の絶対値が大きいほど H^+ はより基部側に集中する形状になる。従って、負方向の電界印加によって、根の先端への H^+ の供給が妨げられる事になる。

次に軸と直交する電界を印加した場合について考察してみる。半径方向の座標を r とし、 r 方向の電界及び H^+ の流束をそれぞれ E, j と置くと、流束の式は(6.2)式と同様に

$$j = -D \frac{\partial c}{\partial r} + uEc \quad (6.4)$$

となる。位置 r に関して根の中心を $r=0$ とする。ただし、イオン流や電界は本質的に軸方向の流れを無視できないので、 z 方向の時の議論のように r 方向だけの閉じた系として扱う事は無理がある。従って、電界強度 E 、 H^+ 流束 j 及び濃度 c は総て位置 r の関数として扱うと保存則は、

$$\begin{aligned} \frac{\partial c}{\partial t} &= -\frac{\partial j}{\partial r} + K \\ &= D \frac{\partial^2 c}{\partial r^2} - uc \frac{\partial E}{\partial r} - uE \frac{\partial c}{\partial r} + K \end{aligned} \quad (6.5)$$

と書き表される。ここで、 K は根の H^+ 放出や軸方向のイオン流に起因する濃度変化に関する成分である。

第2章の様に2次元的な取扱いをしなければ定常解を得る事は出来ない。ここでは簡単のため、電界印加前の定常状態から外部電界を印加した時にどのような濃度分布の変化が生じるのか考えてみる。電界印加前の定常状態における濃度及び電界強度分布をそれぞれ $c_0(r)$ 、 $E_0(r)$ とすると、 $c_0(r)$ 及び $E_0(r)$ は、

$$0 = D \frac{\partial^2 c_0}{\partial r^2} - uc_0 \frac{\partial E_0}{\partial r} - uE_0 \frac{\partial c_0}{\partial r} + K \quad (6.6)$$

を満たす。外部から一定の電界 E_a を印加すると、印加直後では、電界分布は印加前の電界分布 $E(r)=E_0(r)$ から直ちに $E(r)=E_0(r)+E_a$ に変化する。一方濃度分布は時間的に連続して変化していくので、印加直後では $c_0(r)$ の分布形状を保持していると考えて良い。従って、 K が時間的に変化しないと仮定すると、外部電界の印加直後、即ち $c(r,t) \approx c_0(r)$ の時の濃度分布 $c(r,t)$ の時間変化は、(6.5)式及び(6.6)式から、

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -uE_a \frac{\partial c_a}{\partial r} \quad (6.7)$$

となる。 $E_a > 0$ 即ち r の正方向に電界を印加したとすると、 $\partial c_a / \partial r > 0$ ($\partial c_a / \partial r < 0$) の時 H^+ 濃度 c は減少 (増加) する。 根の表面 pH を測定した多くの実験結果では、自然状態における表面 pH は中性付近であった水溶液 pH 値よりも根の全域にわたって低い値を示した。これは、根が内部から周囲の溶液に向かって H^+ をより多く放出している事を意味している。従って根の半径方向では、 H^+ 濃度は軸の中心 ($r=0$) で最も濃度が高く、根から離れるにしたがって単調に減少していく。図 6-11 は、この H^+ 濃度 $c_a(r)$ の形状、及び外部電界による濃度分布の変化の傾向を模式的に表している。根の半径を R とし、 $-R < r < R$ の範囲は根の表面の濃度を示している。図 6-11 から明らかな様に、 $r > 0$ の領域、即ち外部電界の負の側では $c_a(r)$ は減少関数であり $\partial c_a / \partial r < 0$ であるため (6.7) 式より濃度 c は時間的に増加していく事が判る。反対に $r < 0$ 側では、総て $\partial c_a / \partial r > 0$ であるので濃度 c は逆に減少し、濃度分布 $c(r)$ に非対称性が生じてくる。

この事は、外部から電界を印加する事によって外部電界の正の側では濃度が H^+ 濃度が自然状態よりも減少し、反対に負の側では H^+ 濃度が増加する事を意味しており、直交電界は周囲の H^+ の分布に関して、より負の側に H^+ を集中させる働きをする事になる。これは、陽イオンである H^+ が印加電界による力を受けて負の方向に移動したとも解釈できる。(6.7) 式は電界印加直後の時間変化を示した式であり、印加後の定常状態を求める事はできないが、濃度分布は単調に変化していき、外部電界による電氣的な力と非対称的な濃度分布による拡散の非対称性が釣りあう形で新たな濃度分布に落ちつくものと考えられる。

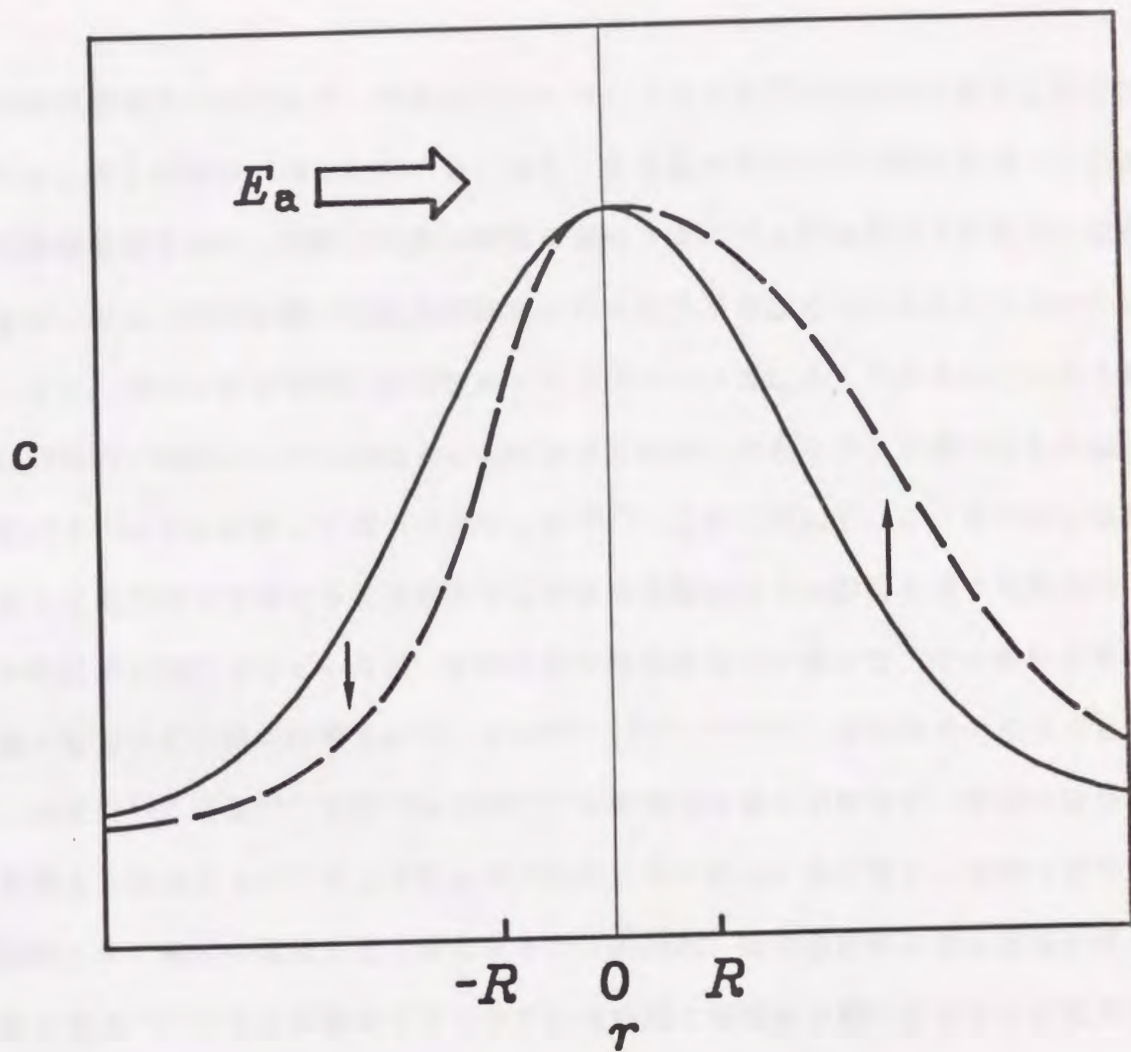


図 6 - 1 1 直交电界の印加による半径方向の H^+ 濃度分布の変化. 半径 R の根が $r=0$ を中心として置かれた状態にある. 実線が電界印加前, 破線が電界印加後の H^+ 濃度分布.

6. 4 考察

神経興奮現象の研究など、神経生理学を中心として既に電気刺激は確立した手法であり、多くの成果が得られている。また、低周波治療器など一般に普及している電気刺激装置もある。神経の興奮と興奮伝達のメカニズムが本質的に電気的な現象であるために、電気刺激が直接神経興奮を引き起こす事は古くから良く知られている。また、神経興奮が膜電位感受性のイオンチャンネルによって引き起こされる事が1952年に Hodgkin と Huxley によって明らかにされているなど、理論的にも刺激と応答のメカニズムが詳しく調べられている⁽⁸⁷⁾。これに対して、これまでも植物に対して電気的な刺激を与えて成長や他の生命活動に与える影響を調べた研究は古くから数多く報告されているが、実験対象や実験環境など様々で、その実験結果には統一した一定の傾向は得られていない^{(9), (91), (93-95)}。電気刺激の与え方として、直流⁽⁹⁶⁾、交流⁽⁹⁷⁾及びパルスの⁽⁹⁸⁾な刺激の3通りがあるが、直流の電気刺激を与える場合についても大きく3つの方法に分かれている。まず、電極を根や莖に接触させて電圧を印加する方法であり、この場合、植物の内部に直接電流が流れる事になる⁽⁹⁹⁾。次に植物を生育させている培地と植物から離れた空気中に電極を設定し、電極間に高電圧を印加して周囲に静電界をつくったり放電したりする方法である⁽¹⁰⁰⁾。3番目に、本実験と同様に植物を生育させている培地に電界を印加する方法である⁽⁹⁾。本章で述べた実験方法は、根の周囲の水溶液に一定密度の電流を流して定常電界を作るというものである。電流を流すための白金電極を入れた水溶液と根を置いている水溶液は寒天ブロックで仕切られているので、根の周囲の水溶液は、電界印加中でも電極の反応による溶液組成の変化や水の流れは生じない。従って、電界を印加した場合でも、本来根が形成している周囲の環境を壊してしまう事はなく、一定電界の影響のみを与えている。

従来の電気刺激に関する研究で十分な成果が得られていないのは、電気的な刺激

と高等植物における内部の電氣的な活動との関係が明らかでなかった事が大きな原因ではないかと思われる。これまでは植物の成長における電氣的な現象の重要性はあまり指摘されていなかった。しかしながら、近年植物の根や茎の周囲に広く、電流の空間パターンが形成されている事が数多く報告されており、この電流パターンが成長現象に密接に関連している事が明らかになってきた。そこで、ここでは根が作り出す電流や濃度パターンとの相互作用という観点から、電界の存在下での根の伸長の様子を調べてみた。

アズキの主根に対して、外部から電界を印加すると根の伸長に影響が現れ、電界の印加方向によって根の伸長の促進、抑制や伸長方向の変化が生じる事が明らかになった。根の軸に対して平行な方向に電界を印加した場合、伸長の促進及び抑制が生じた。電界の印加方向の極性に対して、伸長速度の変化はほぼ対称的に現れ、根の基部側から先端に向かう電界の印加時には伸長の促進が起こり、逆方向の電界を印加すると伸長の抑制が生じた。0.1mM KCl水溶液の場合、約 $3\mu\text{A}/\text{cm}^2$ で明らかな影響が見られ、 $10\mu\text{A}/\text{cm}^2$ では約20%の伸長速度の変化が現れた(図6-3)。一方、根の軸と直交する方向に電界を印加すると、根の伸長方向が軸方向からはずれ、屈性が現れた。印加電界の正の電位の側に向かって屈曲する傾向が見られた。短時間ではほとんどの根に正方向の屈曲が現れるが、屈曲は必ずしも持続せず、長時間後まで屈曲が固定する個体は数割程度であった(図6-7)。これは自然状態でも根が自発的に屈曲を繰り返しながら伸長していくためであると思われる。実験環境では根は水平に置かれており、この状態では多くの根は、数10分から数時間程度の周期で不規則に屈曲を繰り返しながら伸長していく。電界の印加による屈曲は先端より約3mmから8mm後方の広い範囲で緩やかに生じ、先端部の根冠や分裂領域では形状的な変化は現れない。従って、外部から印加した電界は、根の細胞の成長過程のなかで伸長活動だけに影響を及ぼしている事になる。自然状態では、伸長領域の中で特に伸長率が高いのは先端側の約2mmの範囲であり、それよりも後方は徐々に伸長

率が低下する。従って、電界による影響は伸長領域全体に均一に生じているのではなく、主として伸長領域の中では伸長率の低い後部において現れている。根の伸長速度そのものは電界による変化がほとんど見られなかったのは、この領域では比較的伸長率が低いためであろう。自然状態で自発的な屈曲が生じるのもほぼ同じ領域であり、この部分は本来伸長速度の偏りが生じ易い領域であると思われる。

電界の印加方向が根の軸に対して平行と直角の場合で、それぞれ伸長速度の変化及び屈曲による伸長方向の変化と、影響の現れ方が異なっている。しかし屈曲も伸長速度の局所的な変化に起因するものであり、また、共通して見られる特徴もある。第一に、平行電界の場合も直交電界の場合も、伸長の応答は電界印加後数分から10分程度で現れた。また、電界強度が大きいほど影響は強く現れ、いずれの場合も、0.1mM KCl水溶液の場合、約 $3\mu\text{A}/\text{cm}^2$ 程度の電流密度から明らかな影響が現れてきた。これらの実験結果から、平行電界による伸長速度の変化と直交電界による伸長方向の変化は、共通した応答機構による現象であると推測される。

根の成長に深く関与している表面電位や表面pHパターンを測定してみると、ここでも共通した変化が観測された。根の伸長速度の変化(図6-2, 図6-6)と、表面電位のパターン変化(図6-4, 図6-8)及び表面pHのパターン変化(図6-5, 図6-9)の測定結果を比較すると、電位パターンやpHパターンの変化が伸長の促進及び抑制と良く対応している事が判る。伸長速度が増大する時には、同時に電位パターンの振幅が増大し、表面の酸性化が強くなっている。逆に伸長速度が減少する時には、対称的に電位パターンの振幅は減少し、表面の酸性化は弱くなっている。これらの関係は、根の外部環境の変化と伸長の関係について報告されている実験事実と良く一致している。同じ外部環境で伸長速度の高い個体ほど、内部からの H^+ の放出が大きく、従って表面のpH値は低くなるし、また表面の電流密度は高い^(101, 102)。水溶液のpHを変化させると、中性付近ではpH値が低いほど伸長速度が高くなり、同時に大きな電流密度が観測されている⁽⁵⁰⁾。また、周囲

を無酸素化すると、伸長が次第に低下していくとともに表面電位パターンも平坦化する⁽³⁸⁾。根は強い重力屈性を持っているが、根を水平に傾けると伸長の大きな上側は下側よりも強く酸性化する事が報告されている⁽⁸⁵⁾。

本章で述べた電界印加の実験において、根は均一な強度の電界中に置かれるので、電界は根の内部及び周囲の水溶液に一樣に印加される。従って、印加された電界は、根の内部と外部の双方に対して影響を及ぼす事になる。根は均一な構造ではなく、多くの細胞から成っているので、根内部に対する電界の影響の及ぼし方は単純ではない。柔組織内部を考えると、細胞は細胞膜と内部に分けられるが、水溶液で満たされている細胞内部に比べて細胞膜は抵抗が高いため、外部電界は主として細胞膜に影響を及ぼし、その結果膜電位の変化が起こると思われる。伸長領域の細胞は軸方向に長い形状で、半径方向の長さは数10 μm 程度、長軸方向の長さは数100 μm 程度である。仮に細胞の大きさが50 μm ×250 μm とし、細胞内部には電界が発生しないと仮定すると200mV/cmの電界を印加した場合膜電位は細胞の両端で半径方向に0.5mV、長軸方向に2.5mVの非対称性が生じる事になる。柔組織の細胞の膜電位は100mV程度であるので、印加電界による変化の割合はせいぜい数%程度という事になり、柔組織に及ぼす影響は比較的小さいという事になる。しかしながら、植物の場合は一般に細胞間連絡が存在するために、この程度の非対称性でも電解質の移動が生じる可能性もあり、根の内部に及ぼす影響はさらに詳しい研究が必要であろう。

一方、根の外部に関しては、前節で印加電界が根の周囲の水溶液中の H^+ 濃度分布に及ぼす影響を理論的に考察した。その結果、平行電界と直交電界のいずれの場合にも、印加電界による電位の負の側の H^+ 濃度が増加するという結果が得られた(図6-10、図6-11)。根は基部側から先端に向かう電流を形成しており、 H^+ に関しても先端部へ流れこんでいると思われる。先端への H^+ の流れを妨げると伸長は抑制されるという報告がなされているが、平行電界の印加の場合でも、先端側の H^+ 濃度を低下させ H^+ の供給を妨げる方向に電界を印加した場合、伸長速度の低下が見

られた。また、直交電界の場合でも、 H^+ が集中して蓄積する負の側の伸長速度がより高くなっている。これらの事から、外部電界は主として根の周囲の H^+ 濃度分布を変化させる作用をし、その結果伸長速度の変化が現れた可能性が示唆される。

また電位パターンの振幅の増減も生じており、この事は根が輸送する電流密度の増減を意味するが、これは伸長活動の活性化や抑制を反映して結果的に現れた現象であると推測される。直交電界の場合は理論的な考察と実験結果は定性的に一致しているが、平行電界の場合は、 H^+ 濃度分布が変化するというよりも、位置によらず全体的な濃度の増加や減少が見られた。これは伸長の活性化や抑制化は同時に H^+ 供給の活性化や抑制化を引き起こすために、次第に全体的な濃度変化が生じたものと推測される。実際、ここでは示さなかったが、平行電界の印加の初期には H^+ 濃度勾配の大きな先端近傍で先にpHの変化が現れ、次第に全域でpHが変化したという実験事実は、この推測を裏付けるものであると考えられる。

6.5 結論

本章では、アズキの根を定常電界中で生育させた時に外部電界が成長速度や方向に大きく影響を及ぼす事を明らかにし、同時に根の周囲の電気化学的特性の変化の様子を調べた。本章で得られた結果は次の様にまとめられる。

(1) 水溶液中に置いた根に対して軸と平行な方向に定常電界を印加すると、印加方向によって根の伸長速度の促進・抑制が生じた。基部側から先端に向かう電界を印加すると、数分程度の時間遅れを伴って伸長速度が増大し、逆方向では低下した。0.1mM KCl水溶液中に流す電流密度が約 $3\mu A/cm^2$ で影響が明らかになり、 $10\mu A/cm^2$ では約20%の伸長速度の変化が現れた。

(2) 根の軸と直交する方向に電界を印加すると、根の伸長方向が軸方向からはず

れ根に屈曲が生じた。根の先端が印加電界の正の電位の方向に向かって屈曲する傾向が見られた。屈曲は電界印加後数分から10分程度で現れ、数10分程度で印加を停止すると屈曲は固定されないが、長時間印加するとある程度屈曲が残り、その割合は電界強度が大きいほど強く現れた。

(3) 表面電位及び表面pHのパターンを測定すると、電界の印加によってパターンが変化している事が判った。平行電界の印加時では、印加方向の極性によってまったく逆の変化が見られ、直交電界の印加時では、根の軸に対する対称性が破れてパターンに偏りが生じた。いずれの場合も、伸長の促進とともに、電位パターンの振幅が増大し、pHの低下が現れた。伸長が抑制される条件下では全く逆の変化が生じた。

(4) 根の周囲の水溶液中の水素イオンに印加電界が作用する影響を簡単な1次元系のモデルで考察した。その結果、平行電界の場合でも直交電界の場合でも、電界の印加によって電位の負の側により H^+ が蓄積する事が明らかになった。これは実験結果と同じ傾向を示しており、pHパターンの変化は主として電界の直接的な作用の結果であると推測される。

(5) (1) から (4) で示した実験結果及び考察から、外部から印加した電界は主として周囲の溶液中のイオンに電氣的な力として作用し、水素イオン濃度分布の変化を通して根の成長に影響を及ぼしたと考えられる。 H^+ 濃度分布が変化してより伸長領域近傍に H^+ が集中して蓄積すると、伸長活動が活発になり、その結果、伸長速度及び根をよぎる電流ループを反映する表面電位パターンの増大をもたらしたものと推測される。

第7章 総括

本研究では高等植物の成長に伴って現れる電氣的な現象について調べてきた。植物工場の生体情報計測に関しては、現在のところ電氣的測定はあまり検討されていない。しかしながら、植物の表面近傍に形成される電流パターンが成長に深く関与している現象である事がしだいに明らかになってきており、表面電位の測定による成長状態の評価も可能であると考えられる。そこで本論文では、植物の成長を評価するための基礎的なデータを得る目的で、植物の電氣的現象に関する次の5つの研究を行った。

- (1) 根の表面電位による電流空間パターンの解析
- (2) 根の表面電位の時間振動と伸長速度の関係
- (3) 側根の発生に伴う電氣的パターン
- (4) 茎の表面電流パターンと伸長速度の関係
- (5) 定常電界の印加が根の成長に与える影響

本研究で得られた成果は以下の様にまとめられる。

第2章では、根の伸長領域近傍における表面電位パターンに着目して、まず、測定された根の表面電位パターンから表面をよぎる電流量を求めた。さらにpHパターンの測定値から、 H^+ の流束がどの程度電流に寄与しているのか調べた。根の周囲の電流ループは、表皮細胞の細胞膜を介して細胞内部と外部の水溶液の間にイオンが能動輸送される事により生じるものである。従って生理学的な機能を考える場合、表面に対して法線方向に流れる電流密度が重要になる。これまで報告されている振動電極を用いた実験では、主として法線方向の電界強度を調べる事で輸送される電流密度を求めている。これに対して、これまで我々が測定してきた表面電位パター

ンは、表面に沿って電位測定を行なうために、接線方向の電位勾配しか判らず法線方向の情報は得られなかった。そこで第2章では、水平に置かれた主根の周囲の浅い水溶液層内の水平な平面上で根の長軸方向と半径方向に座標をとり、表面電位パターンの解析を行った。周囲の水溶液中の電位の2次元分布を求める事によって、接線方向の電位パターンと法線方向の電流パターンの対応をつける事が可能となった。表面電位の測定値を境界条件として与え、Laplace方程式を解いて2次元電位パターンを求めた。Laplace方程式は水溶液中では厳密には成立せず近似的に用いた式であるが、実際に2次元平面上の水溶液中電位を測定してLaplace方程式の解と比較する事により、近似の妥当性を確認した。解析結果は、予想された様に電位の山及び谷の位置と、電流の湧出し及び吸い込み領域の位置がそれぞれほぼ一致した。また電流密度の最大値は約 $0.4\mu\text{A}/\text{cm}^2$ となり、振動電極による測定結果と同程度の値が得られた。

成長現象において、イオン種として特に H^+ の輸送が重要であるが、電位の場合と同様な解析を行う事によって、測定した表面pHパターンを H^+ の流束密度に変換する事ができた。その結果、全電流の中の30%程度が H^+ の流れによるものである事が判った。成長状態を診断するには、成長に伴って生じる物理現象と成長速度との相関性を調べればよいわけであるが、実際に成長状態を評価する上で生理活動をなるべく直接的に反映した物理量が得られる事が望ましい。その意味では、ここで述べた手法で表面電位からイオンの流束に変換する事によって、振動電極といった高価で操作性のよくない装置を用いる事なく、イオンの輸送量という重要な生理活性が表面に沿って電位を測定するだけで得られるという事は、実用上役立つものであると考えられる。

第3章では、根の表面電位の時間的振動現象に着目して、振動と成長速度の関係について調べた。根の全域にわたる振動の位相関係などの知見から振動源が伸長領

域の導管側に存在する事は既に従来の研究から判っていたが、振動のメカニズムや根の伸長現象との関係は、ほとんど明らかにされていなかった。そこで、表面電位の測定と同時に根の伸長の様子をVTRを接続した顕微鏡で観察し、伸長速度と電位振動の相関性を求めた。時間的振動を示す個体群と振動現象が見られない個体群に分けて伸長速度を比較すると、明らかに振動を示した個体群の方が平均的な伸長速度が高い事が判った。さらに振動の周波数と、伸長速度や温度との関係について解析をした。その結果、温度が高いほど、伸長速度が高く振動の周波数も高い傾向が見られた。また周波数の温度特性から、電位振動が根内部の酵素反応に関係した振動現象を反映している事が示唆された。実験は広い温度範囲で行なったが、ある一定温度での振動の周波数と伸長速度を調べても、振動の周波数が高いほど伸長速度が高い傾向が見られた。この事から、根の振動周波数が単に温度環境に依存して変化しているだけでなく、根の伸長速度に直接的な相関性がある事が判った。以上のように、表面電位に関して空間パターンとともに特徴的な現象である時間振動についても、伸長活動と強く結びついた現象である事が明らかになった。ここでは振動を特徴づけるパラメータの中で特に周波数に着目したが、伸長活動の高い個体ほど高い振動周波数を示すという事実は、根の表面電位を長時間連続して安定に測定する事ができれば、電位振動の周波数を成長状態の一つの指標として利用できる事を意味している。

第4章では、側根の形成と成長に着目して、側根が発生する時に周囲に現れる電気化学的現象について調べた。根の成長は、側根や主根の伸長だけでなくより多くの側根が発生して分岐する事も重要な要素である。これまで我々が実験対象とした根は総て主根であり、まだ主根が短く側根が顕著に現れるようになる前の状態を測定していたため、側根形成と電氣的な現象の関係は明らかでなかった。側根の周囲の表面電位を測定すると、側根が外部に現れるごく初期の段階からその周囲に局所

的な電界が形成されており，側根を中心として強い内向きの電流が発生している事が判った．この事から，電流パターンは根の伸長だけでなく側根の形成に対しても何らかの役割を果たしていると思われる．これまで側根形成に関する研究は，成長ホルモンの作用との関係を中心に行われてきたが，ここで得られた知見は，側根の形成が電気化学的な環境にも依存しており，従って側根形成の電氣的な手法による制御の可能性を示唆するものであると考えられる．また，長い側根においては，主根に見られる時空間構造と同様の時空間構造を持った表面電位パターンが観測される事が明らかになった．

一方，側根が発生している領域の主根の表面電位を測定すると，側根発生とほぼ同じ時期に電位の低下が生じている事が判ったが，この表面電位はこれまでの電流ループによって電位差が発生するという考え方では説明する事が出来なかった．そこで，根の表面の H^+ ポンプによる H^+ の放出が表面付近の水溶液中に H^+ を蓄積させ，その結果生じた表面付近とバルクな水溶液の間の H^+ の濃度差が低い表面電位の原因であると推測した．実際に表面 pH を測定すると，側根の分布する基部側では pH が大きく低下していた．そこで H^+ が増加する分だけ K^+ が減少すると仮定して H^+ の濃度差から拡散電位を計算すると，基部側では表面電位と拡散電位がほぼ一致した．これらの結果から，側根形成と主根における K^+ の吸収機能の発達が並行して起こっていると考えられ，主根や側根の成長に関する機能が，相互に関係しながら個体としての成長が起こっている事が示唆された．以上の考察から，基部側の表面電位が K^+ 吸収の機能を反映している事が明らかになった．従って，これまでは伸長領域周辺の表面電位パターンと根の伸長の関係について考察してきたが，表面電位の測定が伸長だけでなく養分吸収機能の評価に対しても有効であると考えられる．

第5章では，茎の成長と表面における電氣的現象との関係に着目して，絶縁実験や表面電位の測定によって，茎の成長における表面近傍のイオン流の役割について

調べた。茎表面にも電位パターンが形成されている事は以前から判っていたが、これは内部の導管に面した細胞の起電力の差によって生じたものであると説明されていた。茎の場合、根と異なり空気中で成長するものである。従って、表面側の細胞外部に電流が流れているとしても、その量は根の電流に比べてごく僅かであると思われる。それ故軸方向の表面電流が成長に関与しているとは考えられていなかった。茎表面に流れる電流量を直接定量的に測定する事は困難であるが、ワセリンによる絶縁実験を行う事によって、間接的に、表面付近に電流が存在している事とその表面電流が成長に重要な役割を果たしている事を指摘した。ワセリンを伸長領域と既長領域の間に部分的に塗布しても、伸長速度に大きな変化は無かったが、全体に塗布すると、伸長速度の低下が見られた。また、ワセリンを塗布する位置をずらすと、伸長への影響は現れなくなった。これらの結果から、ワセリンが細胞に直接影響を与えたとは考えられず、表面付近の細胞外部を軸方向に流れる電流を阻害した事が、茎の伸長の低下をもたらしたものと思われ、表面電流の成長現象への関与が示唆された。また、表面電位パターンや軸方向の電気抵抗の測定も、既長領域から伸長領域へ向かう表面電流の存在を裏付ける結果となった。以上述べた茎表面における電流と成長の関係に関する知見をもとにして、より安定で簡便な茎の表面電位の測定方法を開発する事によって、茎の表面電位と成長の関係を明らかにする事が期待される。人体においては、導電性のペーストを介して脳波などの体表電位を導出するのが一般的に行われているが、この手法は茎の表面電位に対しても同様に適用する事ができる可能性があり、これは今後検討すべき課題である。

最後に第6章では、植物の成長における最適な電気的環境を知るために根を定常電界下で伸長させ、成長に与える影響を調べた。植物工場における環境制御は、植物の成長に関して最適な環境を作り出す事を目的としているが、環境には光や養分以外にも、化学的、物理的な種々のものが考えられる。しかしながら、電磁気的な

刺激による成長の促進に関しては、これまでこれといった成果は得られていなかった。ここでは比較的弱い定常電界を根に印加した時の成長状態の変化を調べたが、電界印加によって、成長の促進や抑制が起こり、印加方向によっては伸長方向が影響を受ける事を明らかにした。伸長方向に平行な電界を印加した場合、基部側から先端へ向かう電界を印加すると伸長速度が増加し、逆方向の電界では伸長速度の低下が見られた。また、伸長方向と直交して電界を印加すると、根は屈性を示し、電界の正の方向にゆっくりと伸長方向を変えた。いずれの方向に関しても、電界強度が強い程効果も強く現れる事が判った。従来は、電気的な環境として、高電圧送電線による影響など、阻害的な要因としての研究が行われていたが、本研究では条件によって成長の促進も現れるなど、より積極的な利用法が可能であると思われる。また、同時に表面付近の電位やpHパターンの測定を行った結果、印加電界の方向に関わらず、電位パターンの振幅の増大や酸性化の増大が、伸長速度の増加に伴って現れている事が判った。これらの事から、印加電界が H^+ 濃度分布を変え、その結果伸長状態の変化が生じたものと推測された。現在植物工場の研究においては、気象や土壌などの環境制御の次の段階として物理的あるいは化学的な刺激による成長の促進が着目されており、以上の成果は定常電界によって成長を促進させる方法を確立させるための基礎データとなると考えられる。

最後に検討を要する問題などについて述べる。

本論文では、植物の成長における電気的な現象について調べた結果、植物の表面付近に現れる電気化学的な現象が、根や茎の伸長や分化に密接に関係している事が明らかになった。特に、根や茎の伸長領域近傍における空間パターンや時間振動が伸長と強い相関性がある事が判った。これらの事実は、表面電位の測定データを用いて適当な処理を行う事によって、植物の成長の診断が可能である事を示唆している。本研究は成長の診断や評価を行うための基礎的なデータを得る事を目的として、

成長に伴って植物の周囲に現れる電気現象と成長との相関関係を明らかにする事を主眼においた。従って、実際に成長状態をどのような方法で定量的に示すのが適当であるのかという問題については触れておらず、今後検討しなければならない。電位振動に関しては振動の周波数に限ったため解析は単純であったが、電流空間パターンに関しては解析する対象をパターンそのものとしなければならないのかなどは考察すべき問題である。また、空間パターンや振動など電気現象と成長の間に一定の関係は見られるが、例えば図3-5の電位振動と伸長速度の相関関係を見ても判るようになりばらつきが多く、常に測定結果に個体差を伴う。これは測定手段を表面電位だけとしたため、総ての内部状態をとらえきれていない事によると思われる。従って、他の物理量との組合せによってより正確な成長の評価が行えるものと思われる。本研究で行った水溶液中の電位の測定は手法としては確立したものであるが、対象としたアズキの根や茎の長さがせいぜい10cm程度の初期の状態に限っており、また実験に用いた水溶液は大きな電位差が検出できるように、ほとんど養分を含んでいない。これは実際に農作物を栽培する条件とは大きく異なっており、水耕栽培による植物を長期間連続的に自動測定する場合には、さらに目的に応じた手法が必要になると考えられる。実用化に向けた電極や電極の移動方法などの測定方法の改良については今後の重要な課題である。

植物の成長の正確な診断、さらには電磁気的な手法による成長の促進を行う方法を確立させるためには、植物の周囲の電気化学的な現象と成長の因果関係を明らかにする事が必要であると考えられる。しかしながらここで得られた知見だけでは、伸長領域の周囲に形成される電流パターンや電位振動が、成長に関わる生理的活動のどの段階にどのような役割を担っているのかという本質的な問題を具体的に解明する事は出来てはいない。電流パターンに関しては、根が安定な状態を保っていると考えられる内部だけでなく状態を安定化させるのが困難な外部に何故電流を流す必要があるのかは判っていない。また、電位振動に関しては、生化学反応に関係して

いる事が判ったとはいえ、振動を特徴づける内部変数が何であるのかも明らかではない。分化や形態形成に伴って電流パターンが生じる事が単細胞系など多くの生体系で報告されているが、形態の変化に先だって電流が生じる事から、電流が形態形成の何らかのトリガになっていると推測されている。これに対して高等植物の根の場合では、伸長領域のある先端近傍の形態は一定の状態を保っているにも関わらず、常に安定した電流パターンが形成されている。細胞内部ではなく、あえて外部との間にイオン輸送を行って軸方向の電流ループを作る意義は現在のところ不明であるが、電流パターンに関して興味ある現象が報告されている。根は重力屈性があり、自然状態では鉛直方向に伸長する。根を水平に置くと鉛直方向に屈曲するが、屈曲に先だって、水平移動後数10秒程度という早い時期から表面電流パターンや膜電位の変化が現れる事が報告されている⁽¹⁶⁾、⁽¹⁰³⁾。重力の感受性があるのは最先端の根冠に限られており、この重力刺激による電氣的なパターンの変動は、電氣的な手段による情報の伝達を示唆している。従って、表面の電流パターンは外界との相互作用を通して周囲の環境情報の受容や伝達に関与している可能性がある。今後これらの観点からさらに研究を進めて、成長における電氣的な現象の役割を調べる必要がある。

謝辞

本研究を進めるにあたって、終始懇切な御指導をいただきました電子工学教室の山藤 馨教授に深く感謝の意を表します。また、本論文をまとめるにあたり有益な御討論と御助言をいただきました応用理学教室・高見沢徹一郎教授、電子工学教室・平川一美教授、電気工学科・原 雅則教授に謹んで御礼申し上げます。

昭和61年度に近畿大学九州工学部に赴任して以来有益な御助言と励ましをください。平成元年度の九州大学への内地留学に対しても御協力をいただきました近畿大学の入江富士男教授に深く御礼申し上げます。本論文で述べた中の主要な研究を行った九州大学での内地留学にあたって、御理解と御協力をいただきました近畿大学九州工学部電気工学教室の皆様には感謝の意を表します。この内地留学の間、山藤教授をはじめとして都甲 潔助教授や当時大学院博士課程であった林 健司助手、藤吉孝則熊本大学助手には御指導・御協力をいただきました事を感謝致します。特に都甲助教授には本論文をまとめるまで直接的な御助言と励ましをいただきました。心から感謝致します。

また本研究を始めて以来、御助言と有益な議論をいただきました近畿大学九州短期大学の飯山 悟助教授、田中千佳子助教授に厚く御礼申し上げます。

参考文献

- (1) 橋本 康 (昭和59年) 遺伝, 38, 11, 58
- (2) 橋本 康, 高辻正基 (昭和59年) 遺伝, 38, 6, 9
- (3) 高辻正基 (昭和57年) 植物工場の基礎知識と実際, 情報技術センター
- (4) 大倉典子, 鶴岡 久, 金子忠男, 高辻正基 (昭和59年) 計測自動制御学会論文誌, 20, 852
- (5) 橋本 康 (昭和60年) 電子通信学会誌, 68, 660
- (6) 橋本 康, 高辻正基 (昭和59年) 遺伝, 38, 6, 4
- (7) 橋本 康 (平成元年) 農業および園芸, 64, 1344
- (8) Y.Hashimoto, T.Ino, P.J.Kramer, A.W.Naylor and B.R.Strain (1984)
Plant Physiol., 76, 266
- (9) E.J.Lund (1947) *Bioelectric Fields and Growth*, University of Texas Press, Austin
- (10) L.F.Jaffe, R.Nuccitelli (1974) *J.Cell.Biol.*, 63, 614
- (11) R.Nuccitelli, ed. (1986) *Ionic Currents in Development*, Alan R.Liss, New York
- (12) M.H.Weisenseel and R.M.Kicherer (1981) In: *Cytomorphogenesis in Plants*, pp.379-399, O.Kiermayer, ed. Springer, Wien/New York
- (13) T.Bjorkman and A.C.Loepold (1987) *Plant Physiol.*, 84, 841
- (14) M.R.Blatt, M.H.Weisenseel and W.Haupt (1981) *Planta*, 152, 513
- (15) N.A.R.Gow, (1984) *J.Gen.Microbiol.*, 130, 3313
- (16) H.M.Behrens, M.H.Weisenseel and A.Sievers (1982) *Plant Physiol.*, 70, 1079

- (17) 賀来章輔, 倉石 晉 (昭和55年) 植物の成長と発育, 共立出版
- (18) A.L.Miller, J.A.Raven, J.I.Sprent and M.H.Weisenseel (1986) *Plant Cell Envir.*, 9, 79
- (19) A.L.Miller and N.A.R.Gow (1989) *Physiol.Plant.*, 75, 102
- (20) B.I.H.Scott (1957) *Aust.J.Biol.Sci.*, 10, 164
- (21) I.S.Jenkinson and B.I.H.Scott (1961) *Aust.J.Biol.Sci.*, 14, 231
- (22) B.I.H.Scott and D.W.Martin (1962) *Aust.J.Biol.Sci.*, 15, 83
- (23) B.I.H.Scott, H.Gulline and C.K.Pallaghy (1967) *Aust.J.Biol.Sci.*, 21, 185
- (24) H.Okamoto (1952) *Bot.Mag.Tokyo*, 68, 1
- (25) K.Katou (1978) *Plant Cell Physiol.*, 19, 523
- (26) H.Okamoto, K.Katou and K.Ichino (1979) *Plant Cell Physiol.*, 20, 103
- (27) A.Mizuno, K.Katou and H.Okamoto (1980) *Plant Cell Physiol.*, 21, 395
- (28) A.Mizuno and H.Okamoto (1982) *Plant Physiol.*, 69, 278.
- (29) P.Mitchell (1961) *Nature*, 191, 423
- (30) P.J.Davies (1973) *Bot.Rev.*, 39, 139
- (31) D.L.Rayle and R.Cleland (1970) *Plant Physiol.*, 46, 250
- (32) S.Iiyama, K.Toko and K.Yamafuji (1985) *Biophys.Chem.*, 21, 285
- (33) 飯山 悟, 田中 千佳子, 都甲 潔, 山藤 馨 (昭和61年) 近畿大学女子短期大学研究紀要, 15, 1
- (34) 林 健司, 都甲 潔, 山藤 馨 (昭和62年) 電子情報通信学会論文誌, J70-A, 1269
- (35) K.Toko, K.Hayashi and K.Yamafuji (1986) *Trans.IECE Japan*, E69, 485
- (36) 林 健司, 都甲 潔, 山藤 馨, (昭和60年) 九州大学工学集報, 58, 263

- (37) K.Toko, S.Iiyama, C.Tanaka, K.Hayashi, Ke.Yamafuji and Ka.Yamafuji
(1987) *Biophys.Chem.*, 27, 39
- (38) K.Toko and K.Yamafuji (1988) *Ferroelectrics*, 86, 269
- (39) K.Toko, T.Fujiyoshi, C.Tanaka, S.Iiyama, T.Yoshida, K.Hayashi and
K.Yamafuji (1989) *Biophys.Chem.*, 33, 161
- (40) K.Toko, T.Yoshida, K.Hayashi, M.Souda and K.Yamafuji (1990) *J.Phys.*
Soc.Jpn., 59, 370
- (41) T.Yoshida, K.Hayashi, K.Toko and K.Yamafuji (1988) *Ann.Bot.*, 62, 497
- (42) K.Toko, M.Souda, T.Matsuno and K.Yamafuji (1990) *Biophys.J.*, 57, 269
- (43) J.M.Ferrier (1980) *J.Theor.Biol.*, 85, 739
- (44) J.M.Ferrier (1981) *J.Theor.Biol.*, 92, 363
- (45) S.Ezaki, K.Toko, K.Yamafuji and F.Irie (1988) *Trans.IEICE*, E71, 965
- (46) 江崎 秀, 濱田真悟, 藤吉孝則, 都甲 潔, 山藤 馨 (平成2年) 九州大学
工学集報, 63, 315
- (47) R.A.Oneill and T.K.Scott (1983) *Plant Physiol.*, 73, 199.
- (48) M.Jacobs (1975) *Plant Physiol.*, 56, 373
- (49) Y.Yamagata (1976) *Plant Cell Physiol.*, 17, 1235.
- (50) A.L.Miller and N.A.R.Gow (1989) *Plant Physiol.*, 89, 1198
- (51) M.H.Weisenseel, A.Dorn and L.F.Jaffe (1979) *Plant Physiol.*, 64, 512
- (52) W.F.Ames (1965) *Non-Linear Partial Differential Equations in*
Engineering, Academic Press, New York
- (53) 都甲 潔, 藤吉孝則, 吉田俊郎, 山藤 馨, 田中 千佳子, 飯山 悟
(昭和61年) 電子通信学会技術報告, NLP86-26, 1
- (54) I.S.Jenkinson (1962) *Aust.J.Biol.Sci.*, 15, 102

- (55) H.Ishikawa, S.Abou, E.Ohta and M.Sakata (1984) *Plant Cell Physiol.*,
24, 1129
- (56) M.Souda, K.Toko, K.Hayashi, T.Fujiyoshi, S.Ezaki and K.Yamafuji
(1990) *Plant Physiol.*, 93, 532
- (57) T.J.Ulrych and T.N.Bishop (1975) *Rev.Geophys.Space Phys.*, 13, 183
- (58) 山田常雄他編 (昭和58年) 岩波生物学辞典 第3版, 岩波書店
- (59) J.Sutcliffe (1977) *Plants and Temperature*, Edward Arnold Publishers
Ltd., London
- (60) B.M.Sweeney (1987) *Rhythmic Phenomena in Plants*, Ed.2, Academic
Press, San Diego
- (61) A.White, P.handler and E.L.Smith (1968) *Principles of Biochemistry*,
Ed.4, Chap.11., McGraw-Hill, New York
- (62) D.G.Heathcote (1966) *J.Exp.Bot.*, 17, 690
- (63) D.N.Kristie, P.A.Jolliffe (1986) *Can.J.Bot.*, 64, 2399
- (64) S.Wender, U.Zimmermann, and F.W.Bentrup (1983) *J.Membrane Biol.*, 72,
75
- (65) S.Ezaki, K.Toko, K.Yamafuji and C.Tanaka (1990) *Mem.Fac.Eng.Kyushu
Univ.*, 50, 377
- (66) 原 襄 (昭和59年) 植物の形態, 裳華房
- (67) H.E.Street (1966) *Ann.Rev.Plant Physiol.*, 17, 315
- (68) S.M.Zedan and R.D.Macleod (1984) *Ann.Bot.*, 54, 77
- (69) R.D.MacLeod and A.Thompson (1979) *Ann.Bot.*, 44, 435
- (70) P.G.Lloret, P.J.Casero, A.Pulgarin and J.Navascues (1989) *Ann.Bot.*,
63, 465

- (71) L.M.Blakely, M.Durham, T.A.Evans and R.M.Blakely (1982) *Bot.Gaz.*,
143, 341
- (72) 花井 哲也 (昭和53年) 膜とイオン, 化学同人
- (73) A.B.Hope (1971) *Ion Transport and Membranes - A Biophysical Outline*,
Butterworth
- (74) M.G.Pitman, N.Schaefer and R.A.Wildes (1975) *Planta*, 126, 61
- (75) J.M.Cheeseman and J.B.Hanson (1979) *Plant Physiol.*, 64, 842
- (76) J.B.Thiaud, J.C.Davidson, H.Sentenac, A.Soler and C.Gringon (1988)
Plant Physiol., 88, 1469
- (77) R.Behl and K.Raschke, *Planta*, (1987) 172, 531
- (78) A.L.Miller, E.Shand and N.A.R.Gow (1988) *Plant Cell Env.*, 11, 21
- (79) K.S.Rathore, K.B.Hotary and K.R.Robinson (1990) *Plant Physiol.*, 92,
543
- (80) K.Toko, C.Tanaka, S.Ezaki, S.Iiyama and K.Yamafuji (1990) *Protoplasma*,
154, 71
- (81) D.L.Rayle (1970) *Plant Physiol.*, 46, 250
- (82) R.Yamamoto (1976) *Plant Cell Physiol.*, 15, 823
- (83) B.Brummer (1984) *FEBS Lett.*, 174, 223
- (84) M.H.Weisenseel, A.Dorn and L.F.Jaffe (1979) *Plant Physiol.*, 64, 512
- (85) T.J.Mulkey and M.L.Evans (1981) *Science*, 212, 70
- (86) 岡本 尚, 岸本卯一郎, 柴岡孝雄, 千田 貢, 田沢 仁 編 (昭和58年)
植物電気生理研究法, 学会出版センター
- (87) A.L.Hodgkin and A.F.Huxley (1952) *J.Physiol.*, 117, 500
- (88) J.E.Eccles (1957) *The Physiology of Nerve Cells*, Johns Hopkins
Press, Baltimore

- (89) P.W.Stacy (1960) *Biological and Medical Electronics*, McGraw-Hill,
New York
- (90) I.Yasuda (1977) *Clin.Orthop.Rel.Res.*, 124, 5
- (91) L.F.Jaffe and R.Nuccitelli (1977) *Ann.Rev.Biophys.Bioeng.*, 6, 445
- (92) S.Ezaki, K.Toko and K.Yamafuji (1990) *Trans.IEICE*, E73, 922
- (93) H.W.Ellis and E.R.Turner (1978) *Sci.Prog.Oxf.*, 65, 395
- (94) M.F.Diprose F.A.Benson and A.J.Willis (1984) *Bot.Rev.*, 50, 171
- (95) D.J.Black, F.R.Forsyth, D.S.Fensom and R.B.Ross (1971) *Can.J.Bot.*,
49, 1809
- (96) A.Goldsworthy and K.S.Rathore (1985) *J.Exp.Bot.*, 36, 1134
- (97) T.Aoki and S.Ikezawa (1982) *Jpn.J.Appl.Phys.*, 21, 1373
- (98) R.Gill, K.P.Mishra and P.S.Rao (1987) *Ann.Bot.*, 60, 399
- (99) M.F.Desrosiers and R.S.Bandurski (1988) *Plant Physiol.*, 87, 874
- (100) L.E.Lodgers, R.O.Gilbert, J.M.Lee and T.D.Bracken (1979) *IEEE Trans.*
Power Appar. & Syst., PAS-98, 1958
- (101) P.E.Pilet, J.M.Versel and G.Mayor (1983) *Planta*, 158, 398
- (102) J.M.Versel and G.Mayer (1985) *Planta*, 164, 96
- (103) H.M.Behrens, D.Gradmann and A.Sievers (1985) *Planta*, 163, 463

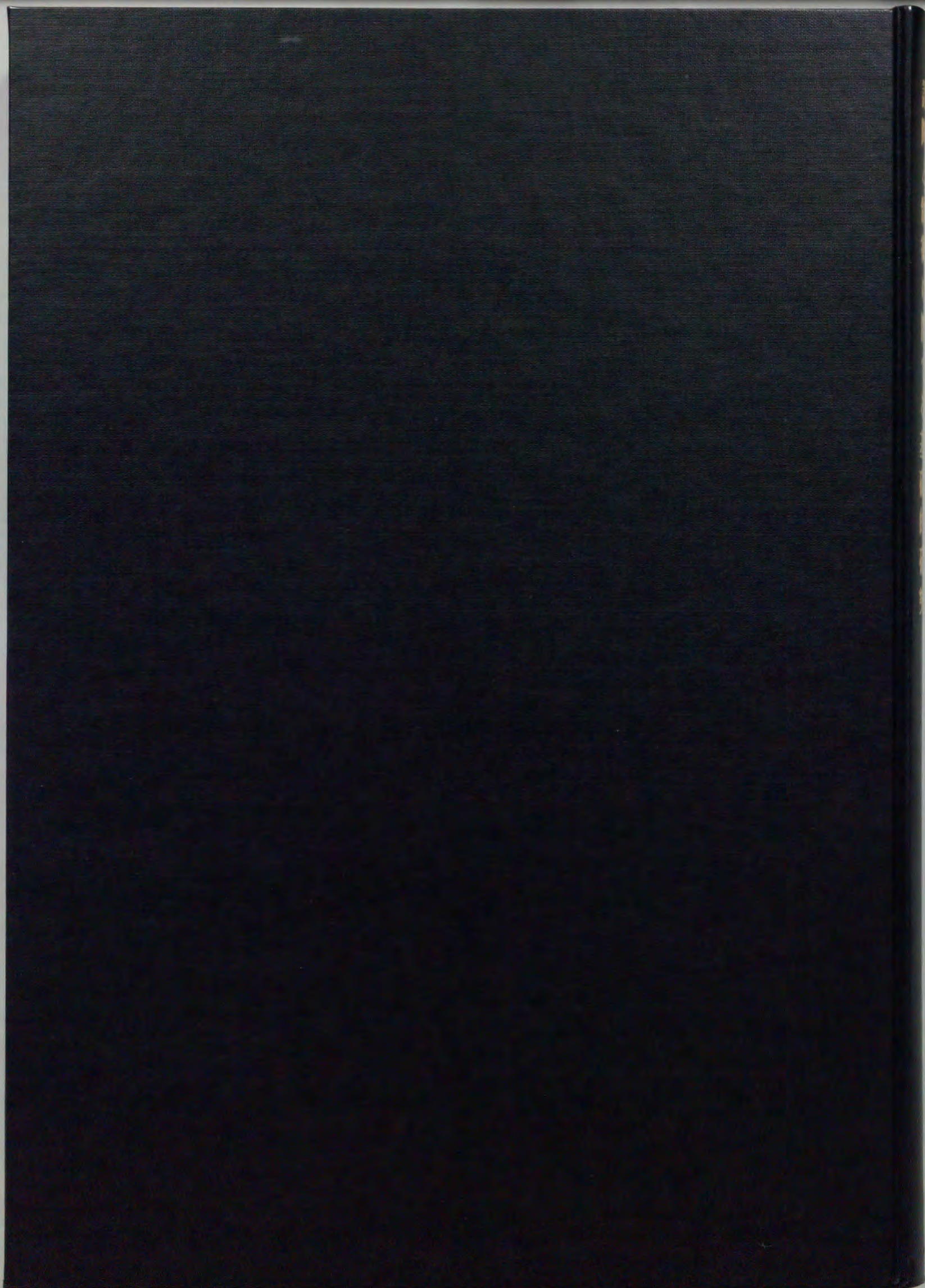
記号表

本文中において現れる記号とその定義を示す.

記号	定義
c	1次元系での考察における水素イオン濃度
c_0	1次元系での考察における境界 $z=0$ の水素イオン濃度
c_i	イオン種 i の濃度
\bar{c}_i	イオン種 i の水溶液中の平均濃度
c_{i0}	境界 $r=0$ におけるイオン種 i の濃度
c_{iL}	境界 $r=L$ におけるイオン種 i の濃度
c_H	水素イオンの濃度
c_K	カリウムイオンの濃度
c_s	1次元系での考察における自然状態での水素イオン濃度の定常分布
E_s	1次元系での考察における印加電界
E_n	1次元系での考察における自然状態での電界の定常分布
F	Faraday定数
$f(z)$	(2.9)式の境界条件で与える表面電位パターン
i	イオン種
I	電流密度
I_r	根の半径方向の電流密度
j	1次元系での考察における水素イオンの流束密度
j_i	イオン種 i の流束密度ベクトル

j_{ir}	イオン種 i の半径方向の流束密度
j_{Hr}	水素イオンの半径方向の流束密度
j_{Hr0}	根から定常的に放出される水素イオンの流束密度
j_{Kr}	カリウムイオンの半径方向の流束密度
K	1次元系での考察におけるイオン濃度変化の長軸方向の成分
L	基準電位の半径方向の位置座標
L_r	2章で解析した平面上の領域における半径方向の境界
L_z	2章で解析した平面上の領域における長軸方向の境界
n_+	直交電界印加実験において正方向に屈曲した個体数
n_-	直交電界印加実験において負方向に屈曲した個体数
n	直交電界印加実験における実験個体数
r	水平面上での根の半径方向の座標
R	気体定数
t	時間
T	絶対温度
z	水平面上での根の長軸方向の座標
z_i	イオン種 i のイオン価数
α	(4.8)式で定義される定数
β	(4.8)式で定義される定数
γ	(4.8)式で定義される定数
ε	全電流の中で水素イオンの流束が占める割合
μ_{i0}	イオン種 i の標準化学ポテンシャル
μ_i	イオン種 i の電気化学ポテンシャル
ω_i	イオン種 i のモル移動度
ω_H	水素イオンのモル移動度

ω_K	カリウムイオンのモル移動度
ϕ	電位
$\Delta\phi$	境界 $r=0$ と $r=L$ の間の電位差
ϕ_0	境界 $r=0$ における電位
ϕ_L	境界 $r=L$ における電位
ρ	水溶液中の電荷密度
θ	(6.1)式で定義した屈性度



Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 **M** 8 9 10 11 12 13 14 15 **B** 17 18 19

