農研機構
NARO 国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構

Response of Tomato Root Systems to Environmental Stress under Soilless Culture Systems

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): Nutrient absorption, Root structure, Root-zone temperature, Root respiration, Soilless culture, Tomato 作成者: 中野, 有加 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24514/00001505

養液栽培におけるトマト根系の環境応答†

中　野　有　加

（平成15年11月4日受理）

Response of Tomato Root Systems to Environmental Stress under Soilless Culture Systems

Yuka NAKANO

Synopsis

Effects of root-zone environment, humid atmosphere and nutrient solution on activity and structures of tomato roots were investigated. Root systems exerted morphological plasticity in response to stresses (water, temperature and anoxia). Fractal analysis was valid for quantification of root morphology. The roots in the humid atmosphere would adapt more readily to high or low temperature than did those in the solution. Those adaptations occurred only through physiological responses in the short-term, and additively morphological responses in the long-term. The effects of flow of nutrient solution were evaluated for its contribution to acceleration of root respiration and nutrient uptake. The root system having both parts in the humid atmosphere and solution was found to be available for stable growth of tomato plants. These observations of root responses to environmental stresses will be valuable for product development and use of soilless culture.

Key words: Nutrient absorption, Root structure, Root-zone temperature, Root respiration, Soilless culture, Tomato

目　　次

Ⅰ　緒論 …… 58
1　野菜の養液栽培の変遷と現状 …… 58
2　養液栽培における問題点 …… 59
3　簡易養液栽培システムの開発 …… 60
4　養液栽培における異なる種類の根の存在－湿気中根と水中根 …… 60
5　養液栽培における根域環境ストレスとその制御 …… 61
6　根域における温度ストレス …… 61
7　根域における低酸素ストレス …… 61
8　養液栽培における液の流動 …… 62
9　根の役割の評価法 …… 62
10　研究の目的と本論文の構成 …… 63
Ⅱ　湿気中根および水中根の温度環境に対する応答 …… 63
1　根の外部および内部形態の特徴 …… 63
2　根の養水分吸収と呼吸速度に及ぼす高根域温度の影響 …… 70
3　根の生理活性と形態に及ぼす生育温度の影響 …… 73
Ⅲ　幼植物の成長および養水分吸収に及ぼす培養液流動の影響 …… 79
1　培養液の攪拌速度と根の養水分吸収速度 …… 79

〒470－2351　愛知県知多郡武豊町字南中根40－1
果菜研究部

† 本論文は名古屋大学学位審査論文（平成14年1月）に一部加筆修正を加えたものである．本報告の一部は，①園学雑，**70**，622－628（2001）；生物環境調節，**39**，199－204（2001）；園学雑，**71**，683－690（2002）；園学雑，**72**，148－155（2003）；園学雑，**72**，156－161（2003）；根の研究，**12**，35－40（2003）において発表した．

2　培養液の流動速度と植物体の成長 …… 82
Ⅳ　養液栽培における湿気中根と水中根の併存効果 …… 84
1　^{15}N の吸収と分配からみた湿気中根と水中根の機能分担 …… 84
2　根系内の湿気部と水中部の比率がトマトの生育及び収量に及ぼす影響 …… 88
Ⅴ　総合考察 …… 93
1　湿気中根および水中根の基本的特徴からみた根系拡大の意義 …… 93
2　湿気中根および水中根のストレス適応性 …… 94
3　根におけるストレス診断手法 …… 96
4　培養液流動の意義 …… 96
5　湿気中根と水中根の併存効果 …… 97
6　根の環境適応性とストレス適応性との関係 …… 97
7　根量の拡大とホルモンの関係 …… 98
8　養液栽培の方向性 …… 98
Ⅵ　摘　　要 …… 99
引用文献 …… 100
Summary …… 105

Ⅰ　緒　　論

1　野菜の養液栽培の変遷と現状

養液栽培（Soilless culture）とは，土壌を使わずに植物を栽培する方法である．養液栽培の歴史は古く，古代オリエント文明やメキシコのアステカ文明において，植物を水で栽培した記録が残されている．養液栽培が実用的な農法として認識されるのは，土壌肥沃度の低下や病虫害の大発生などを契機とする1925年頃からであった．1930年代初めには，カリフォルニア大学のGerickeによって水耕法（Hydroponics）が実用規模に移され，その収量性の高さと農耕不能の地における有用性が評価された（Resh，1993）．その後主に欧州において急速に普及が始まったのは，1970年にデンマークのグローダン社によって開発されたロックウール耕とイギリスのCooper（1973）によって発表されたNFT（Nutrient Film Technique；薄膜水耕）方式を契機としている．現在，オランダでは野菜生産の約半分が養液栽培で行われており，1996年の調査では2,723haに達している（Van Os，2000）．

一方，日本における野菜の養液栽培設置面積は，1999年の調査では766haに達している（Fig. 1-1）（農林水産省農産園芸局野菜振興課，2000）．養液栽培は野菜栽培用の施設面積の約2.0%（1999年）とごく一部を占めるにすぎないが，その増加速度は施設面積の増加よりも急速である．また，野菜の作付面積が1985年以降減少の一途を辿っている中で，注目すべき現象である．

わが国における養液栽培技術は，様々な方式の変遷を経て発展してきた．1946年の占領軍による生鮮野菜の供給を目的とした礫耕農場設立を受け，1960年頃の農林省園芸試験場の指導による礫耕の普及から始まった．その後，礫の使用に伴う諸問題を回避するために，1964年の循環式の湛液水耕方式（Deep Flow Technique; DFT）の発表など，国産の技術開発が進んだ．その後，1980年代初めに欧州からNFT方式とロックウール耕が導入され，順調に普及した．湛液水耕は野菜の養液栽培方式の中で現在まで常に最大の設置面積を占めてきたが，減少傾向に転じている．とくに最近ではロックウール耕の増加が目立つ．また，上述の方式の改良型や低コスト・省資源型の簡易方式が多く発表され，それぞれ小面積であるが普及している（Fig. 1-2）．

養液栽培における栽培品目は，野菜が70%強を占め，そのうちトマトが47%，ミツバが15%，ネギが9%を

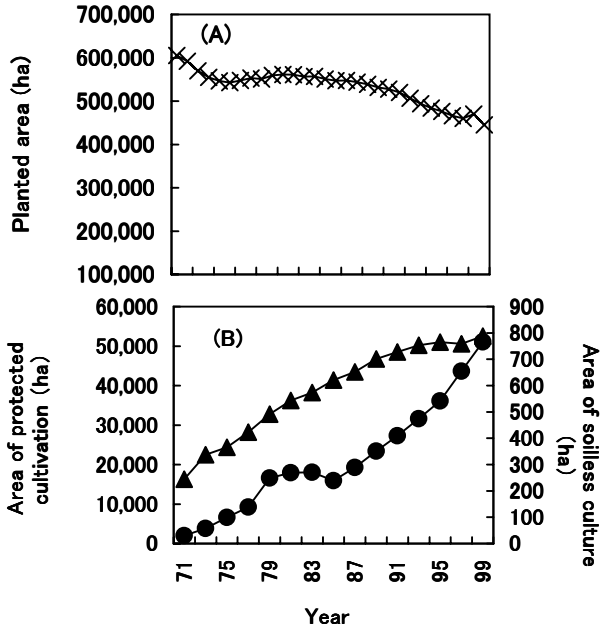


Fig. 1-1 The area cultivated for vegetables (A), protected cultivation and soilless culture (B) in Japan. ×; Planted area, ▲; Protected cultivation (glasshouses and plastic film greenhouses are included), ●; Soilless culture.

占めている（Fig. 1-3）．その他，イチゴ，サラダナ，キュウリ，シソ，ホウレンソウ，コマツナなど栽培品目の多様化がみられる．

2　養液栽培における問題点

養液栽培は，1）土壌の耕うん，有機質補給，除草，土壌消毒などが省かれ，栽培装置の高設化により栽培管理作業について省力化・快適化が可能であること，2）同様な地下部条件を再現性よく得られることから，栽培管理のマニュアル化が可能であること，3）土壌伝染性の病虫害や塩類集積などの土壌劣悪化を回避できること，4）コンピュータなどの導入により灌水・施肥作業を自動化できることなど多くの利点がある．以上のような理由から，養液栽培に対する潜在的な関心は大きい．しかし，生産者への普及は遅いのが現状である．その原因として，第1に，初期投資やその後の栽培管理に要する経費の大きさがあげられる．初期投資では湛液水耕の循環型がもっとも設備費が高く，NFT とロックウール耕が同程度である（Table 1-1）（板木，1997）．また，栽培管理として，市販の水耕用肥料の購入，培養液の供給や温度調節にかかる電気や燃料などの諸経費が土耕栽培より大きい．さらに近年，環境保全への配慮のため，従来のかけ流し式培養液管理から閉鎖型管理への移行を求められており，培養液の循環利用のための殺菌，成長阻害物質の除去などさらなるコスト増加の恐れもある．

第2に，養液栽培における培養液管理の難しさがあげられる．緩衝能の低い水や培地を用いる養液栽培は，小さな根域でも生産できる反面，根域環境の厳密な管理を必要とする．すなわち，培養液の濃度や pH，温度，溶存酸素濃度などが作物の根に直接的に影響を与え，生産性を左右しやすい．また，養液栽培においても土壌病害の発生が皆無とはかぎらない．むしろいったん病害が発生した場合には栽培装置全体に拡がり，甚大な被害を被ることが多い（Paulitz，1997）．とくに，湛液水耕や NFT 耕のように培養液を装置全体で循環させる方式では，遊走子などにより水を介して伝染する病原菌の蔓延する危険性が高い（Menziesら，1996）．

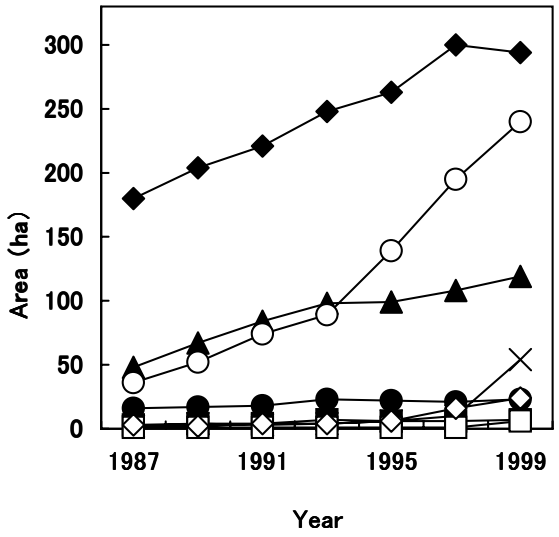


Fig. 1-2 The area of each soilless culture system in Japan. ◆; Deep Flow Technique, ▲; Nutrient Film Technique, ●; Gravel Culture, ■; Sand Culture, ○; Rockwool Culture, ×; Other solid media, □; Mist Culture, ◇; Others.

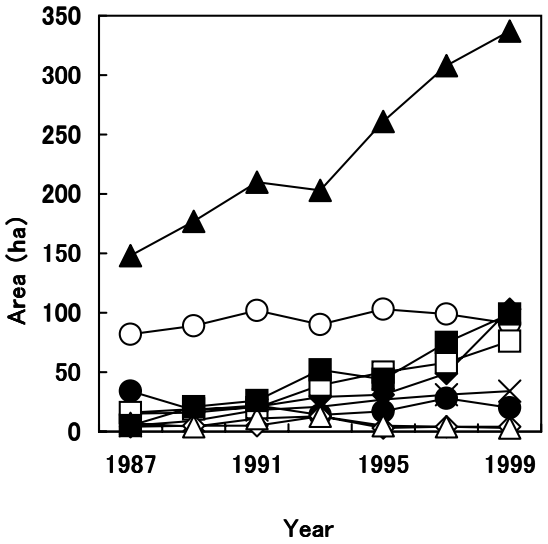


Fig. 1-3 The cultivated area of vegetable crops in soilless culture in Japan. ▲; Tomato, ●; Cucumber, ◆; Strawberry, ○; Honewort, ×; Leaf lettuce, □; Welsh onion, ◇; Perilla, I; Radish bud, ■; Others.

Table 1-1. Construction costs of each soilless culture equipment per 10 ares[z].

Soilless culture system	Applicable crops	Construction costs (¥10,000)
Deep Flow Technique	Fruit vegetables	960 ～ 990
	Leaf vegetables	1,200 ～1,500
Nutrient Film Technique	Fruit vegetables	480 ～ 810
	Strawberry	660 ～ 870
Rockwool Culture	Leaf vegetables	630[y]～1,140
	Fruit vegetables	480[y]～ 750

[z] The values provide a summary of recommended retail costs and actual results.
[y] except for wiring work and plumbing.

3　簡易養液栽培システムの開発

現在，日本で実用化されている養液栽培方式は40種以上を数える（板木，1996a）．それらを大きく分類すると，Fig. 1-4のように固形培地耕，水耕の2種類となる．それらは特性の異なる数種類を含み，さらに給液法の違いにより細分類できる．これらのうち，高度にシステム化された大規模な施設によって，高い生産性と省力化を目的とした方式は，企業的経営をめざす生産者に導入され，成功例も増加している．しかし，その多くは装置が高価で初期投資が大きく，普及面積の伸びが遅い．そこで，装置および運転費の低コスト化や管理の簡便化が大きな課題となっている．

近年開発された簡易型養液栽培方式として，安価な固形培地を利用した方式や，親水性の不織布を用いた毛管水耕の改良型方式などがある．固形培地耕では，現在ロックウール耕が最も普及しているが廃棄ロックウールによる環境汚染の問題が指摘されている．そこで，ロックウールの代替培地として様々な資材が検討されている．わが国で使用されている代替培地としては，ヨーロッパで普及しているピートモス（Bunt，1984）やパーライト（Grillasら，2001）の導入，地域資源であるもみがら（木下ら，1999），やスギ樹皮（植木ら，1999）などがある．

一方，毛管水耕方式の改良型には，露地設置型平面養液栽培（Vogelら，1992），保水シート耕（岡野ら，1999），底流循環型毛管水耕（丸山ら，1997），毛管式平床養液栽培（伏原ら，2000）など数種開発されている．これら簡易型方式は，低い装置コストや培養液管理の簡便さにおいてある程度評価されている．これらの方式は，根系の一部を空気中に露出させることによって酸素供給を安定化し，作物の生育を促進することをねらっている（寺林，1989）．根系の一部を空気中に露出させることによって根系形態が多様化する（Schwarzら，1995）．しかし，このような異なる形態をもつ根系の生理的差異を比較検討した研究は少ない．とくに湿気中に発達する根系の機能的な特徴を水中に形成される根との比較により明らかにすることは，簡易型養液栽培システムによる低コストでかつ安定的な生産をめざす技術を開発する上で重要である．

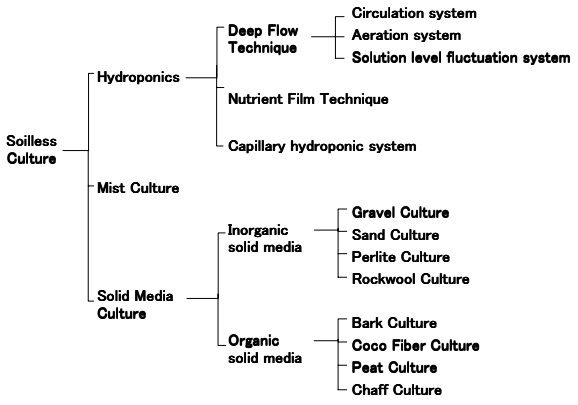


Fig. 1-4 The classification of soilless culture in Japan.

4　養液栽培における異なる種類の根の存在－湿気中根と水中根

山崎（1986）は各種養液栽培におけるトマトの根を分類し，「水中根」とは培養液中に浸漬して発達した根であり，「湿気中根」とは，水蒸気で飽和状態の空気中に露出して発達した根と定義した．すなわち，両者は酸素条件が異なる環境で形成され，水中根は液中の溶存酸素を，湿気中根は空気中の酸素を直接吸収する．本研究では，山崎の定義に従い，湿気中根および水中根という用語を用いた.上述した簡易型養液栽培では，方式により異なるものの，一部の根が空気中に露出しており，いわゆる「湿気中根」を形成し，「水中根」とともに各々の根が相補的に機能して地上部の生育を支えていると考えられる．湿気中と水中の根は大きく形態が異なり，またその生理的な性質が異なると考えられている（de Lintら，1986）．しかし，このような根系形態の差異を比較検討した研究は少ない．

水中根は，古くから植物栄養学的研究の実験系で用いられる養液栽培において一般的であった（Stoutら，1939；Clementら，1974）．実用規模の養液栽培においても，湛液水耕など水中根を形成する方式に関する多くの報告がある．例えば，酸素供給方法（Zeroniら，1983；並木ら，1975），培養液濃度やpH（山崎ら，1976；岩田，1962），根域温度（松岡ら，1995；宇井ら，1995；Thompsonら，1998），病害対策（峯ら，2000）などがあり，それぞれ栽培上の留意点について報告されている．

一方，湿気中根についての報告は少ない．湿気中根の特性上の優位性を述べた報告として，位田（1953）と山崎（1986）のものがある．位田は，土耕栽培したキュウリやトマトなどの切断根は湿気中で水中の2〜3倍の酸素吸収速度を示すことを報告している．山崎は，詳細なデータは示していないものの，湿気中根は根毛の発生が多く，酸素が豊富に供給され，培養液の濃度，pHや温度に対する適応幅が増大し，有用根圏微生物も多くなるため病害の発生が少ないと述べている．根域環境に対する適応性が高いという湿気中根の性質は，養液栽培における根域の環境制御の簡易化・低コスト化を可能にする

と期待される．一方，ZIMMERMANNら（1998）は，湿気中根と水中根の内部形態と吸水機構に関して比較を行い，ミスト耕の湿気中根は水中根よりも水透過性が低く，その原因はカスパリー帯の発達など内部構造の変化にあると考察している．これは，湿気中根が水中根よりも大きな水ストレスを受けていることを示唆している．したがって，現場での栽培形態に近い形での両タイプの根の機能や構造の比較が求められている．

5　養液栽培における根域環境ストレスとその制御

養液栽培においては，根域環境を常に最適な状態に制御することで土耕栽培より格段に生産性を上げることができる．例えば，同じ施設内で培地以外の環境条件が同じであれば，養液栽培によりトマトの収量は土耕栽培より 20〜25%増加するといわれている（RESH，1993）．しかし実際は養液栽培のそれぞれの方式は，植物根に養水分と酸素を常に過不足なく与えるための工夫がなされているものの，根域環境において根に対するストレスが生じることは稀ではない．とくに根を固定するための培地（固形培地）のない湛液水耕や NFT などの方式では，根は緩衝能のない培養液中に直接さらされており，厳密な培養液管理が必要である．そのために，培養液の塩類濃度，pH，温度，酸素濃度など多くの項目がモニタリングされ，制御されている．

一方，土耕栽培の場合は，土壌中における作物の根域が広く，また根域内の土壌はその周辺の土壌からも影響を受けるという特徴をもっている．根域土壌の物理性・化学性・生物性を作物根に対して最適な状態に近づけるため，土壌改良，耕起，潅水や施肥などが行われる．そうした人為的制御にもかかわらず，土壌中における養分，水分の分布は空間的，時間的に不均一であり，根はそれぞれのおかれた条件に対応して発達し，必要とする養水分を吸収することが知られている．たとえば，肥料濃度の異なる土壌に分けられたトマトの不定根からなる 2 根系は，日射量に応じて吸水および吸肥の比率を変化させていること（小沢，1998），高濃度の養分を供給された根は低濃度の養分環境にある根に比べて養分吸収活性が高いこと（JACKSONら，1990）などの報告がある．このように，根は根域環境に応じて根系全体あるいは部分的な構造と機能を変化させる性質，すなわち可塑性をもっている．さらに，可塑性の大きさはストレス耐性と深く関係していると考えられている（河野ら，1996）．

一方，養液栽培においては，根域環境が均一である場合が多いが，その均一性と根におけるストレス適応性との関係についての知見は少ない．安定性が高く管理コストの低い養液栽培技術を開発するためには，根域環境の制御の厳密さに対する根の環境応答の検証が必要である．

6　根域における温度ストレス

養液栽培で最も生じやすい根域環境のストレスのひとつは，根域温度の変動である．養液栽培では，土耕栽培のように好適地温域に根が分布することがなく，土から隔離された少量の培地や培養液中に全根群が分布しているため，培養液や培地の温度の影響を直接受ける．わが国の野菜生産は，施設設備の稼動率を高めるため周年的に行われている．施設内は，夏は 40℃近い高温に，冬は氷点下に達する低温になることがある．そのため，遮光や暖房による気温の制御に加えて，根域の冷却（佐々木ら，1989）や加温（BUGBEEら，1984）が推奨されている．

植物には種固有の根の適温範囲があり，その範囲を超える低温や高温にさらされると，様々な形で障害を受ける．根温は根による養水分吸収や生育（HOEMOZら，1992）に直接影響を及ぼすとともに，茎葉の光合成や生育（YONGら，1994），生産物の収量および品質（ATHANASIOSら，1983）にも影響する．これまでの根域温度制御に関する試験は，土中あるいは水中の根について実施された例が多い（王ら，1996；大河内ら，1978）．一方，山崎（1986）は，湿気中根は水中根に比べて温度変化に対する適応幅が広いと述べている．しかし，それを裏付ける実験的データはほとんどみあたらない．

7　根域における低酸素ストレス

根に対するもうひとつの大きなストレス因子は，根域の酸素濃度の低下である．水耕栽培した植物の根は常に培養液中に浸漬しており，呼吸に必要な酸素は液中の溶存酸素に依存している．しかし長期間の栽培により根系がベッド内に充満すると，根が酸素欠乏に陥りやすい．また，水中の溶存酸素濃度は液温が高いほど減少するので，夏季に酸素欠乏による障害が発生しやすい．そこで，培養液の溶存酸素濃度と作物の生育や養水分吸収との関係について，多くの研究がなされている（DURELL，1941；MORIMOTOら，1989；吉田ら，1996a；吉田ら，1996b）．栽培上においても溶存酸素濃度の維持を意図した管理がなされている．このようなことから，低酸素ストレスの危険性からみると，水中根よりも湿気中根の方が安全である．したがって，両者の酸素環境からみた栽培上の得失について，定量的に評価する必要がある．

8 養液栽培における液の流動

湛液水耕，NFT 耕など根域の培養液を循環する方式において，培養液の流動が根に対する酸素供給を増加させる効果があることが知られている．しかし，培養液の流動速度が作物生育に及ぼす影響については研究例が少ない．吉田（1990）はトマトの湛液水耕において，培養液を静止状態にすると生育が抑制され，液を流動させると強制通気と同等の生育をすることを報告している．この時，溶存酸素濃度と植物体新鮮重との間には高い正の相関が認められたことから，培養液の流動効果は大気からの酸素の溶存を促進し，培養液中の酸素濃度を増加させることにあると考察している．

また，Chenら（1997）は，NFT 耕において常に液を循環させてレタスを栽培した場合，標準培養液の 1/10 の塩類濃度でも養分吸収速度や成長は低下しなかったと報告している．このように培養液の流動が溶存酸素の増加のみではなく，根のイオン吸収に影響を与えることは確認されているが，流動速度の影響を定量的に調べた報告はみあたらない．

9 根の役割の評価法

これまでに，各養液栽培方式の開発段階において，根域環境条件の好適範囲が検討され，マニュアル化されている．しかし，それらの指標は生育や収量の解析データから導いた経験的な値であり，環境条件の影響を直接受けている作物根そのものの機能の把握に基づいた情報ではない．実際の栽培場面では，根の色や量，吸水量などから主観的に判断しているにすぎない．そのため，栽培上しばしば生じる根の障害について，その原因を明らかにすることは困難である．また，技術開発の場面においても，根の反応からみた評価基準はなく，養液栽培方式の栽培適性を判断する上で支障を来たしている．したがって，根域環境の影響を直接受けている作物根そのものの反応を把握・評価する必要がある．

根の役割として，1）水や養分の獲得と地上部への輸送，2）有機化合物の合成および分泌，3）同化産物の貯蔵，4）茎葉部の支持などがあげられる（二見，1998）．植物の根の役割は，これらの多様な項目の総合力として判定されるべきであるが，これらを単一の方法で評価することは困難である．また，これらの役割を担う根の根系全体としての効率は，個々の根の機能的特性に加えて，根系の量や形状，空間的な配置など，根系の形態的特性によって規定される．根の機能と形態の関係は密接であり，根系は多様な環境下でその役割を最も効率よく果たしうるような形態をとっていると考えられている（Lynch，1995）．したがって，根の役割は，その機能的側面および形態的側面のそれぞれについて評価する必要がある．

根域環境に大きく左右される機能のひとつとして，根の養水分獲得機能がある．その定量的評価については，根の養水分吸収活性と根量の積を求めればよいと考えられる．根の活性の評価法として，養水分吸収のためのエネルギー供給源である呼吸系あるいは密接な関連をもつ酵素の活性を測定する，α－ナフチルアミン酸化力やトリフェニルテトラゾリウムクロライド（TTC）還元力が知られている（二見，1998）．しかし，これらの測定法は根系の一部を試料とするため，様々な種類や齢の根から構成される根系の生理活性を評価することは難しい．一方，根系全体を試料とした測定法として，イオンや水の吸収（Yamagishiら，1988），呼吸（Van Vuurenら，1996），出液（森田ら，2000）などが測定されてきた．ある養液栽培方式における個体としての根系の生理活性を評価するためには，根系全体を試料とする評価指標が必要となる．すなわち，個体当たりの養水分吸収，呼吸および出液などについて測定を行い，地上部の生育や収量との関係について考察する必要があると考えられる．

根量の評価については，土耕栽培においてその手法が開発されてきた．根系の形態的側面について，乾物重，数，長さ，直径，体積，表面積など，様々な形態的形質が測定されており（Atkinson，2000），近年ではそれらの測定にコンピュータを用いた画像解析が利用されるようになった（山内，1993）．さらに，フラクタルやトポロジーの性質を応用した数学的解析法（巽，1995；Izumiら，1996）によって，根系形態の全体像や複雑さが表現できることが示されている．土壌中では水や養分，酸素，温度，土壌硬度などの条件が不均一かつ変動が大きいため，作物は遺伝的変異のみでなくこれらの環境に対して根系の構造を部分的に変化させる．例えば，土壌中に硬盤層が存在すると浅い層に多くの根が分布すること（Iijimaら，1991）や，養分や水分の多い部分で局所的に根が発達すること（Van Vuurenら，1996）などが報告されている．このように，根の長さ，重量，表面積などのマスとしての根量に加え，それらの根の空間配置や構成要素の分布が生育を左右することが知られている．

一方，養液栽培は根域環境を比較的均一に制御しうるため，個体の成長や収量性における根量の役割を比較的容易に分析することができる．さらに，前述のように養液栽培においても根圏環境が不均一である場合，そこで形成される根系は周囲の環境に応答した結果として不均

一な根系形態をとる．したがって，養液栽培において根域環境の均一性と根の形態的特性について解析することによって，環境に対する根系の各構成要素の応答を明らかにすることができ，そのデータは土耕栽培にも応用できると考える．

10　研究の目的と本論文の構成

以上の背景と問題点の抽出を踏まえ，本研究では，養液栽培における温度および酸素環境のストレスに対するトマトの根の反応を機能と形態の面から明らかにし，その結果に基づいて根域環境制御の簡易化と生産の安定化に資することを目的とした．特に湿気中と水中という異なる根域環境条件をもつ，保水シート耕と湛液水耕という二つの養液栽培方式をとりあげ，それぞれの方式において発達する特徴的な 2 つの根系，すなわち湿気中根と水中根に焦点をあてた．また，養液栽培に特有の現象である，養水分の供給速度と根による吸収速度との関係を定量的に解析し，根の機能発現に対する根圏環境の影響を検討しようとした．

本論文のⅡ章では，従来指摘されているような湿気中根の環境ストレス適応性の大きさを検証するため，湿気中根と水中根の温度に対する応答について比較解析を行った．まず，湿気中根と水中根の形態の特徴を，根域の酸素レベルの影響も含めて解析した．すなわち，水中根を形成する湛液水耕における通気の有無が，成長や根系の内部および外部形態に与える影響を，湿気中根を形成する保水シート耕と比較して明らかにした．その上で，温度環境に対する両根系の長期的応答と短期的応答について，根系の生理活性および形態の面から比較した．その際，根の評価に適した手法についても検討した．

Ⅲ章では，養水分の供給速度が根の機能に与える影響について検証するため，培養液の流動速度を変化させて根の養水分吸収を測定した．具体的には，モデル実験で培養液の攪拌効果を調べ，実際の栽培に近い条件で培養液の流動効果を実証した．

Ⅳ章ではこれらの結果を踏まえて，養液栽培における根域ストレス軽減策として，湿気中根と水中根を併せもつ根系を形成する方式を提唱し，その効果を検証した．すなわち，根系内に湿気中根と水中根を併せもつトマトにおいて，根の呼吸および養分吸収活性，地上部生育および果実収量の面から，二つの異なる根の役割について検討した．

最後に総合考察においては，本研究で得られた根域環境と根の形態および生理機能における応答から，根域環境がトマト植物体に影響する作用過程について考察し，根の環境適応性からみた養液栽培の方向性について議論した．

Ⅱ　湿気中根および水中根の温度環境に対する応答

周年栽培を前提とするトマトの養液栽培では，不適温度条件下における収量および品質の確保が重要な課題である．養液栽培では夏季の冷却および冬季の加温などにより根域温度を積極的に制御できるが，栽培コストやエネルギー消費の低減の面からはそれらの措置はできるだけ控えたい．

トマトの生育に対する根の適温は約 25℃であり，10℃以下あるいは 30℃以上の根域温度は，地上部成長を阻害し，収量を減ずるといわれている（Davisら，1961）．植物体の生育に対する根域温度の最適範囲は，気温（Gosselinら，1983）や植物の齢（Bugbeeら，1984）などの要因によって変化することが報告されている．さらに，培地資材によっても生育に対する根域温度の影響が異なることが指摘されている（松井ら，1971）．山崎（1986）は，養液栽培における根域環境とそこに発達する根の生理機能の関係を考察する文章の中で，気相中に形成される“湿気中根”は液相中に形成される“水中根”に比べて，温度や pH などの根域環境変化に対する適応幅が広いと述べている．こうした考え方に基づき，湿気中根の形成を意図した養液栽培方式がいくつか開発され，給液管理の簡易化や生産物の高品質化に効果をあげている（山下ら，1995；森下ら，1997）．しかし，湿気中根の環境適応性を裏付ける実験的データはほとんどみあたらない．そこで本章では，山崎の仮説を検証するため，根域の温度環境に対するトマトの湿気中根および水中根の形態および機能の応答について検討した．

1　根の外部および内部形態の特徴

a　緒　　言

湿気中と水中では，水分・温度・酸素など多くの物理・化学的条件において差異が存在する．しかし，根の機能や形態に差異をもたらす主因は明確でない．まず，養水分条件についてみると，水中根を形成する湛液水耕（Deep Flow Technique: DFT）と比較して，湿気中根を形成する保水シート耕（Wet-sheet Culture: WSC）では，根の周囲の養分および水分が少ないことが特徴である．培地である不織布の毛管力のみによる吸水ではト

マトの成長に対する必要養水分量に満たないため，吸い下げ式（篠原ら，1993）やチューブ灌水の利用（山下ら，1995）などの工夫が加えられ，正常に生育させうることが確認されている．次に，根域温度条件についてみると，DFT では変動が小さいのに対し，WSC では気温に伴い大きく変動する．しかし，本節では実際の栽培条件下で根域温度の制御を行わずに両者を比較することとした．一方，酸素条件についてみると大きな差異がある．DFT では，飽和状態においても酸素濃度は数 ppm と低く，高温時における養液中の溶存酸素濃度の低下や，生育後期における根の呼吸量の増大などにより常に欠乏の危険性がある（郭ら，1997）．一方 WSC では，根域の酸素濃度は空気中とほぼ同等レベル（約 21%）と高いため，不足する恐れはない．

根系の形態とその機能の間には密接な関係があり，植物はおかれた生育環境のもとで最大の機能を発揮するための最適な根系形態を発達させると考えられる（Miller，1986）．根の形態と機能との関係については多くの研究報告があり，根域環境によって重要とされる形質が異なると考えられている．まず，根の外部形態については，土壌中のように養分供給が限られた環境では根の分布の仕方や根毛の発達が重要であるとされ（Hackett，1969），養液栽培のように養分供給が潤沢である場合には根の体積や表面積が重要であると考えられている（Russell，1977）．山崎（1986）は，湿気中根が高い環境適応能をもつのは，根毛の発達による根系表面積の増大によるものと推測しているが，根毛数の計測例はない．近年，根系像をコンピューターに画像として取り込み，画像解析により根の長さや直径などの高精度計測が可能となった（山内，1993）．さらに，フラクタルおよびマルチフラクタル解析によって，根系形態の全体像や複雑さを表現できることが示されている（巽，1999；Ketipearachchi ら，2000）．従来の報告では，環境条件の不均一な土壌中における作物の根系分布を定量化するために，フラクタル解析が用いられてきた．一方，養液栽培においては，根域内における環境条件のばらつきは少ないため，根系分布について調査する意義は小さい．しかし，フラクタル解析は，ひとつの根系を構成する側根の出現パターンを反映する．そのため，根の長さ，太さや分枝の密度や仕方，配置など，様々な要素で決定される，根系の「構築構造」が表現され得ると考えられている（巽，1999）．したがって，養液栽培における根系にフラクタル解析を導入することによって，どのような形態の根系が機能的に優れているか，という観点からの考察が可能と思われる．

また，根の皮層の厚さやリグニン沈着などの内部形態は水の透過性に大きく影響し，例えば，酸素欠乏によるキュウリ根内部のリグニン沈着が吸水速度の低下をひきおこすことが報告されている（吉田ら，1998）．トマトはキュウリに比べて根域の酸素不足に対する感受性が高く，根の成長阻害が著しい（郭ら，1997）．しかし，根域の酸素条件がトマトの根系形態に与える影響については十分明らかにされていない．

そこで，温度環境に対するトマトの湿気中根および水中根の応答を検討する前に，トマトの根系形態に及ぼす酸素条件の影響を明らかにすることを考えた．トマト幼植物を保水シート耕および湛液水耕（通気の有無）で適温下において栽培し，形成された両根系の外部・内部形態を観察した．

b 材料および方法

1）養液栽培装置

材料としてトマト（*Lycopersicon esculentum* Mill.）‘桃太郎’を用いた．ロックウール細粒綿を詰めた 128 穴セルトレイに一穴おきに千鳥状に播種し，ガラス温室内で育苗した．潅水は子葉展開時までは水道水を適宜与え，子葉展開後は 1／4 濃度の大塚 A 処方培養液（NO_3-N 240 mg•L^{-1}（以下単位同じ），NH_4-N 25，P 52，K 298，Ca 164，Mg 45，Fe 2.7，Mn 1.2，B 0.5；EC 0.75 dS•m^{-1}）を底面給液法により 1 日 1〜2 回与えた．本葉 3 葉展開期の苗を養液栽培装置（360×120×7cm; 300L）に 29.6 株・m^{-2}の密度で定植した．養液栽培装置は，低溶存酸素区として無通気の湛液水耕（DFT），高溶存酸素区として DFT にエアーポンプ（Nα4000，ニッソー）で通気を加えたもの，および保水シート耕（WSC）の 3 方式とした（Fig. 2-1）．以後，これらの処理区をそれぞれ DFT 区，DFT＋Air 区，WSC 区と称する．定植後の培養液管理は，1／2 濃度の大塚 A 処方養液（EC 1.35 dS•m^{-1}）を用いて行い，全処理区ともに水中ポンプ（NP-90，仲佐）を 15 分あたり 2 分間運転し培養液を循環させた．

栽培は 2000 年 4 月 18 日，2001 年 6 月 22 日，同年 9 月 14 日からの計 3 回行った．実験 1 で根系の画像解析を，実験 2 で根毛および内部形態の観察を，実験 3 では根のリグニン生成の観察を行った．気温および各区の根域温度の測定は，T 熱電対を用いて行った．温室内気温は実験 1 で 16.2〜38.4℃，実験 2 で 18.8〜39.9℃，実験 3 で 9.0〜35.0℃で推移した．実験 1 での WSC 区の根域温度は 20.7〜31.3℃，DFT 区の根域温度は 21.9〜28.0

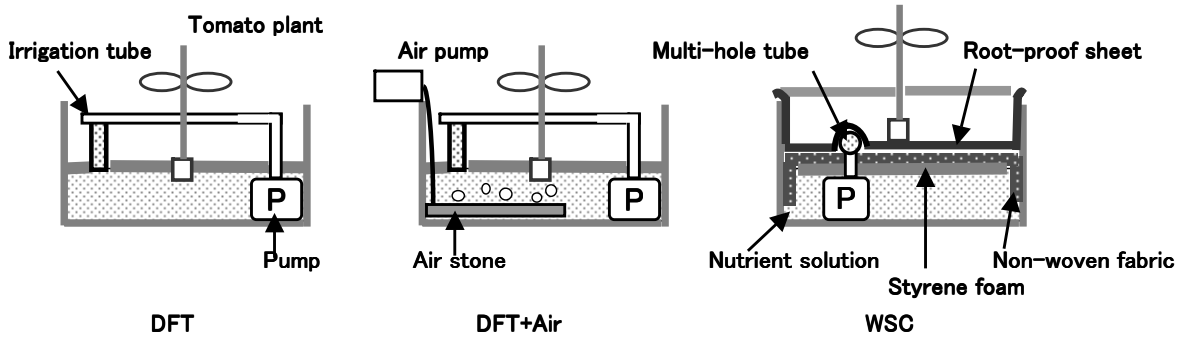


Fig. 2-1 Schematic diagrams of deep flow technique without aeration (DFT), DFT with aeration (DFT＋Air) and wet-sheet culture (WSC) for the cultivation of tomato. Nutrient solution in each container is circulated by a pump.

℃で推移し，根域温度の平均日較差も WSC 区が DFT 区よりも大きかった．実験 2 および 3 においても同様の傾向が見られ，平均日較差は WSC 区では 12.2℃（実験 2）および 22.7℃（実験 3）と大きかったのに対し，DFT 区では 7.3℃（実験 2）および 19.6℃（実験 3）と小さかった．DFT における培養液中の溶存酸素濃度の測定は，携帯用 DO メーター（A-801，飯島電子工業）を用いて行った．生育期間中の液中溶存酸素濃度は，いずれの栽培時期でも DFT 区では飽和値の 45～62%（3.6～5.3ppm；実験 1），DFT＋Air 区では飽和値の 91～96%（7.1～8.1ppm；実験 1）で推移した．なお，いずれの処理区においても栽培時期によって植物体の生育が大きく異なることはなかった．

2）根系画像の取り込み（実験 1）

定植後 8 日目のトマト植物体を各区より 20 株ずつ採取し，地上部と根に切りはなした後，巽（1995）の方法に準じて解析した．解析は根系全体ではなく不定根，一次側根および付随する高次側根の単位で行った．なお，以後の解析では不定根と一次側根は区別せず，どちらも一次側根として表記した．まず，FAA 溶液（60%エタノール：酢酸：ホルマリン＝90：5：5）に根を浸漬し固定した後，0.25% Coomassie Brilliant Blue R 水溶液で 1～2 時間染色し，その後水洗して過剰の色素を除去した．このように前処理した根を，イメージスキャナ（CanoScan600，Canon）の上に置いたアクリルバット（29cm×20cm×1.2cm）に約 0.5cm の深さの水を入れて広げ，300DPI の解像度，256 グレイ階調でスキャンして，パソコンにデジタル画像を取り込んだ．

3）根系の外部形態の計測（実験 1）

側根の外部形態の計測は，画像解析ソフト（NIH image 1.6）を用いて，一次側根から二次，三次側根を切り離さず，側根の次数を区別せずに行った．側根長は，まず，画像に二値化処理を行って根系像を背景から切り取った後，細線化処理を行い，ランダムな配置と仮定して求めた．側根投影面積は，同じく 2 値化画像の全画素面積から計算した．側根の平均直径は，上記の根長と根投影面積から算出した．

側根のフラクタル次元（D）は Box-counting 法を用いて計測した（Tatsumi ら，1989）．まず，根系の二値化画像を一辺 r の正方形の網目で覆う．根系像を構成する画素が一部でも含まれる網目の数の総数 N を数える．r の値を 0.085mm（原画像の画素サイズ）から 21.67mm まで変化させ，そのときの N（r）を求める．この場合，画素サイズ r と各画素サイズにおける計数 N との間に $N=K\cdot r^{-D}$ の関係が成り立ち，指数Dが各側根のフラクタル次元（D）に相当する．フラクタル幾何学は，Mandelbrot（1983）により提唱されたもので，フラクタル次元は図形の一部分が全体の形とよく似ているという，自己相似性をもつ図形において求めることができる．画像が 2 次元の平面であるとき，D は 1 から 2 の間の値をとり，D が大きいほど形態が複雑であることを定量的に示す．なお，根系の大部分を構成する側根毎のフラクタル次元は，根系全体の計測値よりもより詳細な根系形態の特性を表現できるとされている（Lynch ら，1993）．

4）根毛，リグニン生成および根の内部形態の観察（実験 2，3）

定植後 12 日目（根毛観察用），同 19 日目（内部形態観察用），および同 37 日目（リグニン観察用）に，各区よりトマト 3～4 株ずつを採取し，地上部を切除後，根系から長さの揃った一次側根をそれぞれ 3 本ずつ切り出し，根毛，内部形態およびリグニン生成の観察に供した．

根毛およびリグニン生成観察用の根は，根端から5cm毎にプラントミクロトーム（MT-3，日本医化器械製作所）で厚さ250μmの横断切片を作成した．光学顕微鏡（BX50，オリンパス光学工業）下で切片の厚みに対する焦点を少しずつずらしながら根毛数の計測を行った．リグニン生成観察用の根は，さらにphloroglucinol-HCl試薬（Ruzin，1999）により染色しリグニンを検出した．内部形態観察用の根は，根端から5cm毎に切り分けた後FAA溶液に浸漬・固定し，テクノビット（7100，Kulzer）を用いて包埋した．ミクロトームで厚さ10μmの横断切片を作成後，0.1%トルイジンブルー溶液により染色した．それらの切片は，光学顕微鏡下で観察および計測を行った．これらの計測に使用した根系は，ルートスキャナー（Hawker社）により総根長を測定した．

5）葉面積（実験2）および部位別乾物重の計測（実験1，2）

定植後12日目（実験2）に根毛観察用に採取した各区4株のトマトについてデジタルノギスで茎の直径を計測し，葉面積を面積計（AAC-400型，林電工）で，葉色を葉緑素計（SPAD-502型，ミノルタカメラ）を用いて測定した．また，実験1と2で採取したトマトについて，植物体を地上部と根に分け，80℃で48時間乾燥し，重量を測った．

c　結　　果

1）植物体の成長（実験1，2）

地上部の乾物重は，実験1，2ともにDFT＋Air区とWSC区とは同程度であったが，DFT区は小さかった（Table 2-1）．根の乾物重は，WSC区＞DFT＋Air区＞DFT区の順に大きかった．地上部と根の乾物重比（S/R比）は，実験1ではDFT＋Air区＞WSC区＞DFT区の順に大きく，実験2ではDFT＋Air区が他の2区より大きかった．茎径はDFT＋Air区＞WSC区＞DFT区の順に大きかった．葉面積はDFT＋Air区とWSC区とは同程度であったが，DFT区はそれらの半分程度と小さかった．なお，葉色には処理区間に差異はみられなかった．

2）画像解析による根系形態の差異（実験1）

総根長および総投影面積は，処理区間に有意な差異はみられなかった（Table 2-2）．根の平均直径はDFT区が最も大きく，WSC区，DFT＋Air区の順であった．側根については，一次側根数および全側根の平均長は方式間で有意な差異はみられなかったが，フラクタル次元（*D*値）の平均値はWSC区＞DFT区＞DFT＋Air区の順に大きかった．

次に，側根の長さと*D*値の頻度分布について比較する．まず，側根の長さはいずれの処理区においても大きな変異があった（Fig. 2-2）．しかし，40cm以下の短い側根の分布割合はDFT＋Air区で3～8%，WSC区で4～9%と小さかったのに対し，DFT区では4～15%と大きかった．次に，側根の*D*値の頻度分布をみると，いずれの処理区も山型となったが，処理区によってモード値の位置が異なった（Fig. 2-3）．WSC区はDFT＋Air区およびDFT区に比べて*D*値の変動が小さく，1.25～1.4を示す側根の割合が合計75%と大きかった．またDFT＋Air区は，WSC区やDFT区に比べて大きな*D*値（*D*＞1.4）をもつ側根が占める割合が少なかった．

根系の*D*値と他の形質（根長，表面積，根端数など）との間には，正の相関が認められる場合が多い（巽，1995）．本実験でも，側根の*D*値と根長，*D*値と投影面積との間には有意な正の相関が認められた（データ省略）．いずれの処理区の個体においても，それらの相関係数は0.495～0.592と低いが，1%レベルで有意な値であった．

Table 2-1. Effects of root-zone environment on the growth of tomato seedlings (Expt. 1 and 2).

	Hydroponic system	Dry weight (g•plant^{-1})		S/R[z]	Stem diameter (mm)	Leaf area (cm^2•plant^{-1})	SPAD[y]
		Shoot	Root				
Expt. 1[x]	DFT	1.29 b[w]	0.25 b	5.0 c	−	−	−
	DFT＋Air	1.79 a	0.28 ab	6.3 a	−	−	−
	WSC	1.73 a	0.30 a	5.6 b	−	−	−
Expt. 2[x]	DFT	2.84 b	0.40 b	7.2 b	7.4 c	413 b	40.8 a
	DFT＋Air	5.71 a	0.63 ab	9.1 a	9.5 a	987 a	46.4 a
	WSC	6.49 a	1.05 a	6.4 b	8.6 b	1081 a	46.0 a

[z] Shoot dry weight/root dry weight.
[y] Values were measured with a chlorophyll meter (SPAD-502, Minolta).
[x] Data are shown as the mean of 20-21 samples at 8 days (Expt. 1) or 4 samples at 12 days (Expt. 2) from transplanting.
[w] Values followed by the same letter within a colomn are not significantly different at P =0.05.

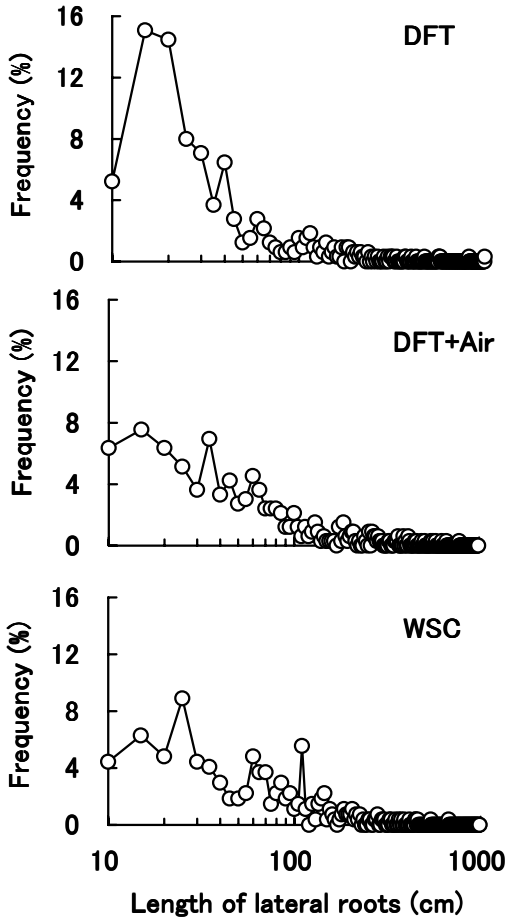


Fig. 2-2 The frequency distribution of total length of individual lateral roots of tomato seedlings grown in different hydroponic systems. The lateral roots mean first order laterals including higher order laterals. Details of treatments are described in fig. 2-1.

3）根毛の発生数（実験 2）

いずれの処理区においても，一次側根の根軸上の根毛発生数は根端から 5～10cm の部位で多く，根端付近や基部に近い部位では少なかった（Fig. 2-4）．WSC 区は根軸上の全部位において DFT 区や DFT＋Air 区より根毛数が多く，最大値は 250 μm の根軸断片当たり 18～50 本発生していた．一方，DFT 区および DFT＋Air 区は最大でも約 30 本と少なかった.また，これらの計測データを一次側根 1 本当たりに換算した根毛数は，DFT 区で 7,257 本，DFT＋Air 区で 17,116 本であり，WSC 区では 39,346 本と他 2 区に比べて有意に多かった（Table 2-2）.

4）根の内部形態（実験 3）

一次側根軸および原生木部導管の直径，皮層細胞層の

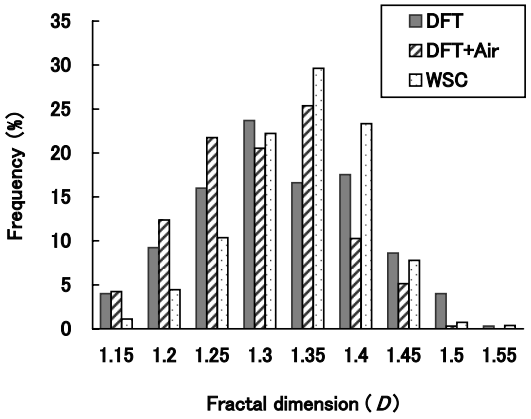


Fig. 2-3 The frequency distribution of fractal dimension (*D*) measured in individual lateral roots of tomato seedlings grown in different hydroponic systems. Details of treatments are described in fig. 2-1.

Table 2-2. Effects of root zone environment on external structure of tomato roots (Expt. 1 and 2).

Hydroponic system	Total root length (m•plant^{-1})	Total projected root area (cm^2•plant^{-1})	Average root diameter (mm)	Lateral roots				Number of root hairs on a first order lateral root (lateral root^{-1})
				Number of first order lateral roots (plant^{-1})	Mean length (m)	*D* (SD)[z]		
DFT	43.1 a[y]	154 a	0.43 a	53.7 a	0.73 a	1.295 ab	(0.090[x])	7258 b
DFT＋Air	57.7 a	183 a	0.34 b	54.3 a	1.02 a	1.277 b	(0.076)	17117 b
WSC	44.2 a	168 a	0.39 ab	44.2 a	0.99 a	1.317 a	(0.067)	39346 a

Data are shown as the mean of 6 samples at 8 days (Expt. 1) from transplanting, except for the number of root hairs on first order laterals (mean of 3 samples at 12 days (Exp. 2) from transplanting).

[z] The fractal dimension, describing complexity of fractal architectures, are caliculated using the box-counting method. (cf. Tatsumi, J. 1995).

[y] Values followed by the same letter within a column are not significantly different at $P = 0.01$.

[x] Standard deviations of entire data sets from each plot (n＝265 to 322).

厚さ，および中心柱の直径は，いずれもWSC区でDFT＋Air区およびDFT区よりも有意に大きかった（Table 2-3）．一方，皮層細胞層数には処理区間で有意な差異はみられなかった．DFT区では，観察したうち約1／3の一次側根で，根端から10cmの位置で根の中心柱に破生細胞間隙が観察された（Fig. 2-5）．一方，WSC区では，DFT＋Air区およびDFT区よりも外皮におけるリグニンの沈着が著しかった（Fig. 2-6）．

d 考　察

1）湿気中根および水中根の外部形態

トマトの地上部成長量は，WSC区やDFT＋Air区と比較して，DFT区で有意に減少した．根系の外部形態のうち，根長や表面積など量的な形質についてはWSC区における湿気中と水中通気の有無による有意な差異はみられなかった．CHERIFら（1997）は，湛液水耕においてトマトを12日間無通気で栽培すると，根の重量が減少し，そのことが地上部生育を抑制する主要因であると報告している．本実験では，処理期間がやや短いこと（8日間）や培養液の循環により無通気であってもある程度高い酸素濃度に維持されたことによって，根の重量には通気による差異がみられなかったと考えられる．DFT区では，側根の平均長は他の区と差異がなかったが，短い側根の占める割合が大きかったことから，側根伸長が阻害されていたと推測される．

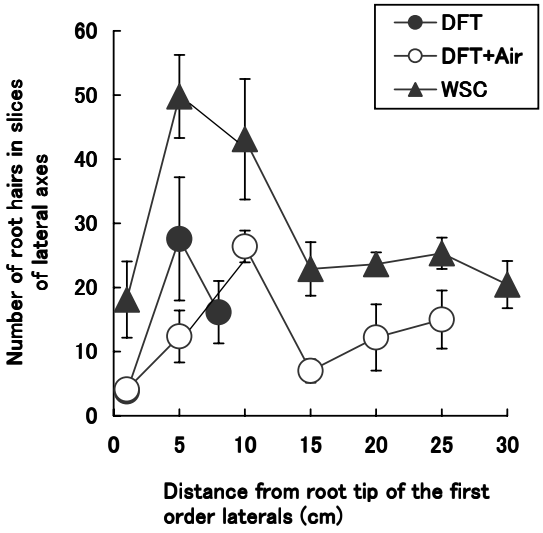


Fig. 2-4 Numbers of root hairs in a slice (250 μm) of lateral root of tomato seedlings grown in a different hydroponic systems. Vertical lines indicate SD (n=3).

一方，WSC区およびDFT＋Air区では，両者とも根の酸素条件は必要量に対して十分であったと考えられる．両区はほぼ同一の地上部生育を示したが，根の成長量が異なり，S/R比はWSC区がDFT＋Air区よりも小さかった．また，WSC区ではDFT＋Air区に比べて根のフラクタル次元が大きかった．根のフラクタル次元は，根の長さ，太さや分枝の密度や仕方，配置などを強く反映していると考えられている（巽，1995；TATSUMIら，1997）．したがって，本実験のWSC区は，DFT＋Air区に比べて根に対する乾物分配が大きく，分枝の発達した根系を形成していたと推察される．

2）湿気中根および水中根の内部形態

根毛の発生数は，湿気中根が水中根と比較して多かった．根毛の形成は，酸素，光，無機成分濃度，pHなどによって変化し，その機能的意義についてはまだ十分明らかになっていない．しかし，低水分条件下ではトウモロコシの根毛発生が促進され，表面積が約2倍に増加すること（MACKAYら，1985）や，低pH培養液で栽培したレタスは，根毛数が約7倍に増加し，地上部の成長を維持すること（INOUEら，2000）から，根毛の増加は表面積の拡大によって養水分吸収に大きく貢献すると考えられている．さらに，根毛は呼吸の盛んな組織であり，根系全体に必要なエネルギー量のうち相当量を根毛の呼吸が供給する（BHASKARら，1993；CONNOLLYら，1996）という推測もある．湿気中根における根毛の養水分吸収能の大きさは不明であるが，湿気中根における根毛の増加は，湛液に比べて養水分吸収にエネルギーを必要とする根域環境に対する適応と考えられる．湛液水耕

Table 2-3. Effects of root zone environment on internal structure of tomato roots (n=3).

Hydroponic systems	Diameter of lateral root (μm)	Metaxylem diameter (μm)	Thickness of cortical cell layers (μm)	Stele diameter (μm)	Number of cortical cell layers (No. of section^{-1})
DFT	83.3 b[z]	2.4 b	22.6 b	32.7 ab	14.0 a
DFT＋Air	81.3 b	2.5 b	22.3 b	29.8 b	15.0 a
WSC	118.1 a	3.4 a	34.0 a	37.9 a	15.5 a

[z] Values followed by the same letter within a column are not significantly different at $P=0.01$.

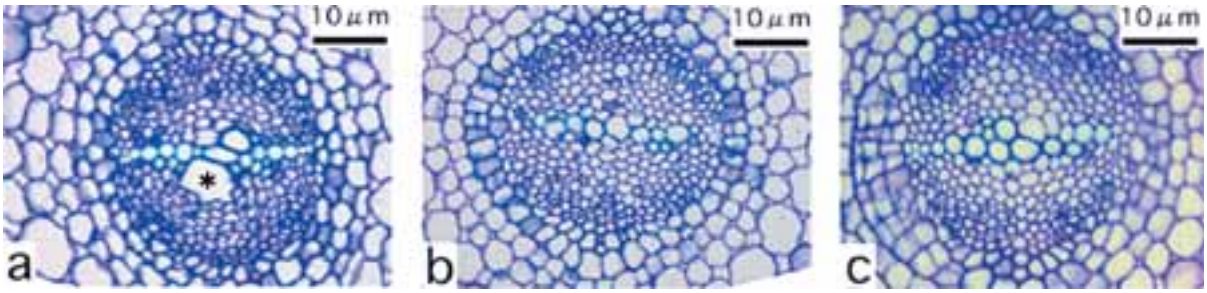


Fig. 2-5 Transection of tomato roots stained with toluidine blue. The sample was prepared from the first order lateral roots developed in different hydroponic systems (×400). Asterisk shows the development of aerenchyma. a, Deep flow technique without aeration; b, Deep flow technique with aeration; c, Wet-sheet culture.

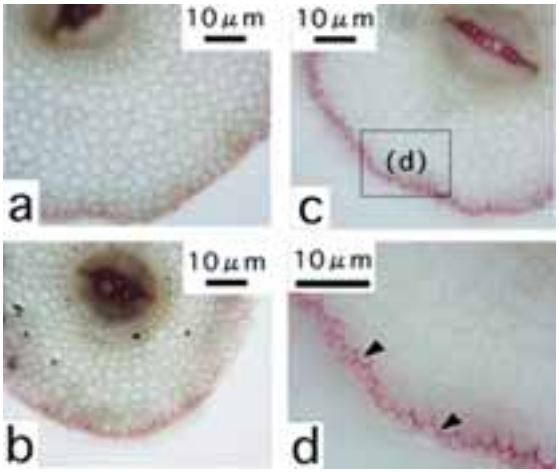


Fig. 2-6 Transection of tomato roots with phloroglucinol staining of lignin lamellae (arrowheads) within exodermal walls. The sample was prepared from the first order lateral roots developed in different hydroponic systems. a, Deep flow technique without aeration (×200); b, Deep flow technique with aeration (×200); c, Wet-sheet culture (×200); d, Wet-sheet culture (×400). The rectangle (d) in c is the area of d.

における通気の有無は，根の内部組織の大きさに有意な差異を及ぼさなかったが，無通気区でのみ中心柱の柔細胞組織に細胞間隙が観察された．低酸素条件下では，根の皮層や中心柱の細胞がおそらく内生エチレンの作用により崩壊することが多くの畑作物で確認されており（Justinら，1987），その結果として形成された間隙は通気組織として機能していると考えられている．本実験でみられた細胞間隙も，無通気による根域の低酸素状態に対する適応的反応と考えられる．

一方，湿気中根の一次側根では，水中根よりも皮層細胞層の厚さ，原生木部導管の直径および中心柱の直径が大きかったため，根の直径が大きかった．さらに，湿気中根では，外皮の細胞壁にリグニンの沈着が観察された．乾燥条件においたハトムギの根は，下皮および皮層内厚壁組織における木質化が促進されること（Galamayら，1992）や，噴霧耕で栽培したトウモロコシの根の外皮にスベリンなどの疎水性物質が沈積したカスパリー線が認められること（Zimmermannら，1998）が報告されている．根の水透過性は，根端を除けば主に横断面でみた放射方向の抵抗によって規定され，1）根の表皮から木部までの距離の長さ，2）カスパリー線の形成，リグニンおよびスベリンの沈着によって低下するといわれている（Miyamotoら，2001）．一方，同一根系中のイネの根横断面における根の直径，中心柱の直径，道管・篩管の数との間には，高い正の相関関係が存在し（川田ら，1979），太い根ほど長いという関係があることから，太い根ほど篩部直径が大きく，光合成産物の供給量が多いために伸長速度が大きいと推測されている（飯嶋，1998）．したがって，湿気中根では，水分の少ない環境に対し，皮層細胞の肥大やリグニン沈着によって外部への水透過性を低下させる構造をとる一方，道管・篩管の発達により，地上部への水輸送と地上部からの光合成産物の流入を容易にしていると考えられる．

以上の結果から，養液栽培方式や根域の酸素条件の違いは，根の量的変化をもたらすとともに，根の分枝，根毛発生，内部形態などの変化を生ずることが明らかになった．水中根では，培養液の通気不足によって，側根の伸長が抑制され，根中心柱において細胞間隙が形成され，地上部の生育は阻害された．一方，湿気中根では少ない養水分供給に対する適応の結果，水中根に比べてS/R比の低下，根毛発生の促進，根内部組織の肥大およびリグニン沈着などが生じ，地上部の成長は維持されたと考えられる．

2　根の養水分吸収と呼吸速度に及ぼす高根域温度の影響

a　緒　　言

前節では湿気中根と水中根の形態的特性について調査した．根域環境変化への根の応答に関するこれまでの知見から，根の形態と機能の間には密接な相互関係があると推察されている．そこで本節では，根の養水分吸収機能を根の生理機能の指標として湿気中根と水中根に対する高根域温度の影響を解析した．

根域温度は，水の粘度や溶存酸素量を通じ，直接的に養水分吸収（ALIら，1994）および呼吸（KLOCKら，1997）に影響を及ぼす.さらに，根の成長（HAARMANNら，1999; 門田，1972），光合成産物の転流・代謝（HUREWITZら，1983; DUら，1994）および植物ホルモンの合成（ALIら，1996）など，根におけるあらゆる作用に影響する．宇田川（1991）は，根温がイチゴの生理作用に及ぼす影響を経時的に調査し，吸水および呼吸に対する直接的な影響と生育量の変化を通じた長期的な影響に分けて考察している．そこで，本実験においても，根の生理機能に対する短期的な温度の影響と，生育量の変化をもたらす長期的な影響に区別して考えた．

最初に，湿気中根を形成する保水シート耕方式と水中根を形成する湛液水耕方式において，短期間の根域温度処理がトマト幼植物の根の養水分吸収に与える影響を比較することにより，湿気中根と水中根の養水分吸収機能における温度適応性の違いを検討した．

b　材料および方法

1）トマトの栽培方法

トマト（*Lycopersicon esculentum* Mill.）‘桃太郎’を，1節と同様の方法で播種した．発芽後，植物体は，気温35.0℃（昼）／22.5℃（夜），湿度70%RH，光強度400 μmol・m^{-2}・sec^{-1}（メタルハライドランプ），12時間日長（7：00〜19：00）に設定した人工気象室において栽培した．育苗中の潅水は1節と同様に行った．本葉第3葉展開期の若苗を湛液水耕方式（Deep flow technique: 以下DFT，液量1900ml）および保水シート耕方式（Wet-sheet culture: 以下WSC，液量750ml）のアクリル製栽培ポット（9.8×9.8×19.8cm）に1個体ずつ定植し，同人工気象室内で栽培した（Fig. 2-7）．DFTでは培養液中に全根系が浸漬するため，エアーポンプ（Nα4000，ニッソー）による通気で培養液中の溶存酸素濃度を高く維持した．WSCでは，全根系が湿った不織布上に伸長し空気中に曝される．これらの栽培容器を，育苗時と同じ組成の培養液を入れたプラスチックタンク（30L）に入れ，水中ポンプ（NP-90，仲佐）を15分あたり2分間運転し培養液を循環させた．生育期間中の気温および各区の根域温度の測定は，T熱電対を用いて行った．室内気温は22.5（夜）〜35.0（昼）℃，DFT根域温度は24.2（夜）〜30.7（昼）℃，WSC根域温度は22.5（夜）〜32.2（昼）℃で推移し，根域温度の平均日較差はWSCがDFTよりも約3℃大きかった．7葉展開期の定植後9〜11日目に，以下のような装置を用いて3段階の根域温度処理を行った．

2）根域温度制御用下における培養液供給装置

根域温度制御下における吸水および酸素吸収速度のオンライン計測のために用いた培養液供給装置をFig. 2-8に示す．植物体を，測定前日の17：00に前述のアクリル製栽培ポットに植栽したまま，人工気象室内に設定した恒温水槽内に移動した．本実験では，恒温水槽の温度設定を17℃，27℃，33℃，45℃の4段階とした．17℃

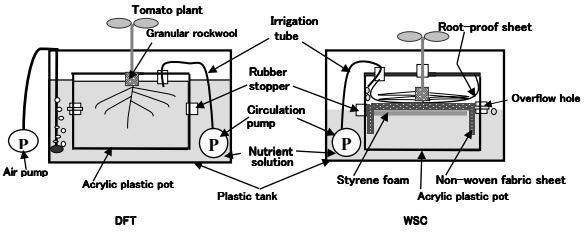


Fig. 2-7 Tomato seedlings were raised in two hydroponic systems, deep flow technique (DFT, left figure) and wet-sheet culture (WSC, right figure).

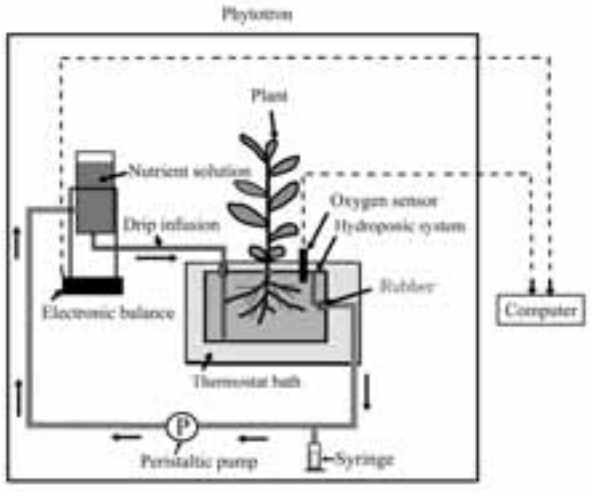


Fig. 2-8 Schematic diagram of control system of root zone temperature in hydroponics. Arrows show flow direction of nutrient solution. The constant nutrient flow (32 ml・min^{-1}) into hydroponic system was achieved with drip infusion.

区および27℃区では移動直後からそれぞれの根域温度処理を開始し，33℃区および45℃区では夜間は27℃，翌日の7：00からそれぞれの温度処理を開始した．以後，これらの処理区をそれぞれWSC－17℃区，DFT－27℃区などと称する．アクリル製栽培ポットは，ゴム栓およびワセリンを用いて根域と外気とを遮断した．ポット内の根域には，大塚A処方培養液（EC 0.25 dS•m^{-1}）を，医療用点滴チューブ（TS-A400LK，テルモ；流量32 ml•min^{-1}）を通じて培養液タンク（500ml）から常時供給した．余剰の培養液はペリスタポンプ（505S，イソワテック）により常時吸引し，培養液タンクに戻した．すなわち培養液は，培養液タンク，アクリル製栽培ポット，ペリスタポンプによってひとつの閉鎖系の中で循環する．したがって，培養液タンク内の液量の減少分は，トマト根の吸水量とみなせる．

測定当日の8：30から15：30にかけて根の養水分（水吸収については測定前日の17：00から当日15：30の間）および酸素吸収の計測を行った．根の吸水については，重量法によって計測し，みかけの吸水速度を算出した．すなわち，培養液タンクの液重量を電子天秤により計測し，コンピュータにオンラインで入力した．また，根の硝酸態窒素吸収速度は培養液中の硝酸態窒素濃度と液量から算出した．すなわち，流路途中に装着したシリンジで90分毎に4mlずつ培養液を採取し，イオンクロマトグラフ（LC-VP，島津製作所）によって硝酸態窒素濃度を測定した．一方，DFT区における根の酸素の吸収速度は，栽培ポット内の根域部分に蛍光式酸素計（FO-960，オートマチックシステムリサーチ）を挿入して酸素濃度および温度をオンライン計測し，培養液中の酸素濃度の変化と液量から算出した（吉田，2000）．なお，WSC区における湿気中根の酸素吸収速度は，センサの空気中での測定精度が低いため計測できなかった．

測定終了後，茎長，葉数および茎の直径を計測し，葉面積を面積計（AAC-400型，林電工）で，葉色を葉緑素計（SPAD-502型，ミノルタカメラ）を用いて測定した．また，ルートスキャナー（Hawker社）により総根長を測定した．最後に部位別の乾物重を測定した．

c 結　果

1）湿気中根および水中根による養水分吸収速度に及ぼす高根域温度の影響

根域温度実験に用いたトマト植物体の総乾物重は，DFT，WSC区いずれも約3gと同等であった（Table 2-4）．根の乾物重はWSC区でDFT区に比べて有意に大きく，その結果，地上部乾物重／根乾物重比は，WSC区で3.52とDFT区の6.40に対して有意に小さかった．葉および茎乾物重，葉面積，茎長および葉色には両区に有意差がみられなかった．根長はWSC区でDFT区に比べて有意に大きかった．

いずれの処理区においても，栽培ポット内の培養液量は明期の開始によって急速に減少し始め，暗期と明期それぞれの範囲内ではその変化は直線的であった（Fig. 2-9）．そこで，明期のうち10：00～14：30の間について，培養液量の減少速度である直線の傾きを根の吸水速度とし，比較した．

根系当たり吸水速度は，同じ温度で比較すると両方式の間に有意な差異はみられなかった（Fig. 2-10）．一方，単位根乾物重当たりの吸水速度は，いずれの温度処理においてもDFT区でWSC区よりも大きかった．また，温度による吸水速度の変化は，WSC区でDFT区よりも小さかった．

根系当たり窒素吸収速度は，17℃から33℃までの処理ではDFT区とWSC区の間に有意な差はなかったが，45℃処理ではWSC区でDFT区よりも有意に大きかった（Fig. 2-11）．45℃処理の硝酸吸収速度を33℃処理と比べると，DFT区で約47%低下したのに対し，WSC区では約16%のみの低下にとどまった．一方，根乾物重当たり硝酸吸収速度は，27℃処理および33℃処理ではDFT区でWSC区よりも有意に大きかったが，17℃処理および45℃処理では両区に差異はなかった．33℃

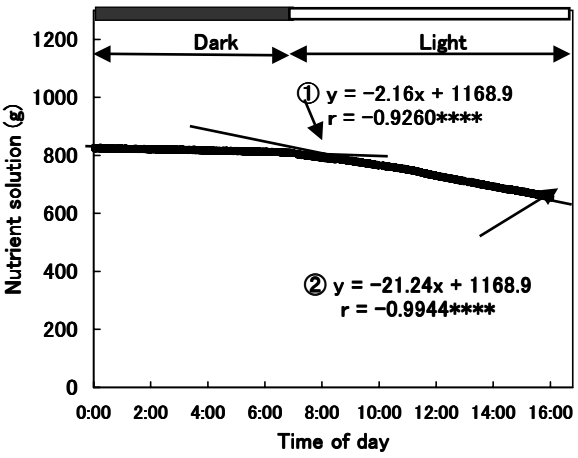


Fig. 2-9 Time-course change of weight of nutrient solution in the control system. The curve was fitted with two regression lines during night ① and day ②. **** indicates significant differences at $P = 0.001$.

処理の硝酸吸収速度に対する45℃処理の同速度の低下割合は，DFT区で約60%と大きかったのに対し，WSC区では約37%と小さかった．

2）水中根の呼吸に及ぼす高根域温度の影響

DFT区における培養液中溶存酸素濃度は，測定開始時の8：30には17℃処理で7.2～9.1ppm，27℃処理で6.5～7.5ppm，33℃処理で5.7～7.0ppm，45℃処理で5.3～6.6ppmであり，いずれも飽和濃度の80～95%と高いレベルであった．液中の総酸素量の減少はほぼ直線的であり，その傾きから根の呼吸速度を求めた．その結果，DFT区における水中根の呼吸速度は，33℃までは根域温度が高いほど大きい傾向がみられたが，45℃処理

Table 2-4. Growth of tomato seedlings in the two hydroponic systems.

Hydroponic systems[z]	Dry weight (g•plant^{-1})				S/R[y]	Leaf area (cm^2)	Stem length (cm)	Root length (m)	SPAD[x]
	Total	Leaf	Stem	Root					
DFT	3.06[w]	2.13	0.51	0.42***	6.40*	563	21.1	74.2**	50.8
WSC	3.26	1.93	0.60	0.73	3.52	406	25.0	114.6	51.5

[z] DFT: Deep flow technique, WSC: Wet-sheet culture.
[y] Shoot dry weight/root dry weight.
[x] Values were measured with a chlorophyll meter (SPAD-502, Minolta).
[w] Data are shown as the mean of 15－16 samples at the end of measurement. *, ** and *** indicate significant differences at P =0.05, 0.01 and 0.001, respectively.

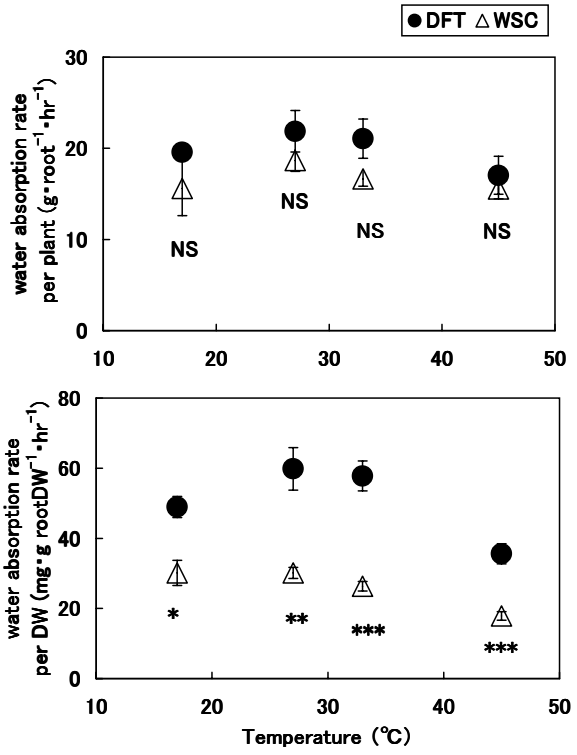


Fig. 2-10 Effects of root zone temperature on water absorption rates of tomato seedlings in the two hydroponic systems. Data are shown as the mean of 3 or 5 samples. Water and nitrate absorption rates were measured during the period from 10:00 to 14:30. NS, *, ** and *** indicate nonsignificance and significance in difference at P =0.05, 0.01 and 0.001, respectively.

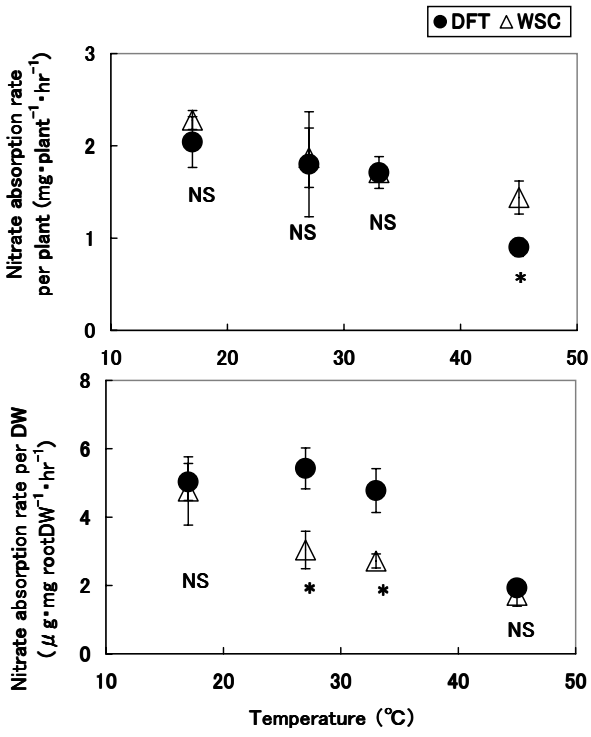


Fig. 2-11 Effects of root zone temperature on nitrate absorption rates of tomato seedlings in the two hydroponic systems. Data are shown as the mean of 3 or 5 samples. Water and nitrate absorption rates were measured during the period from 10:00 to 14:30. NS and * indicate nonsignificance and significance in difference at P = 0.05, respectively.

では 27℃処理と同程度に小さかった（Fig. 2-12）．

一方，根の呼吸量当たりの吸水量は，高温ほど低下する傾向が見られた（Fig. 2-10）．なお，WSC 区の酸素濃度は約 20%とほぼ同じ高濃度で推移した（データ省略）．

d 考　察

WSC 区および DFT 区はほぼ同一の地上部生育を示したのに対し，相対的な根の成長量が異なり，S/R 比が WSC 区で DFT 区よりも小さかった．これらの現象は 1 節でみられたものと同様であり，WSC 区は DFT 区に比べて根に対する乾物分配が大きく，より発達した根系を形成していたと推察される．

植物根の窒素吸収速度は，作物や生育ステージ等によって異なるが，ある程度までは根温が高いほど大きく，高温遭遇時間が長くなると減退する（Duら，1994）．また，トマトの窒素吸収速度の最大値は 28℃（Moorbyら，1980），25～30℃（Nkansahら，1995），で得られており，本実験の DFT 区の結果と一致している．

DFT 区における培養液中溶存酸素濃度は，いずれの温度においても高いレベルであり，液中の総酸素量の減少はほぼ直線的であった．並木ら（1975）は，トマト根の呼吸速度は，培養液の溶存酸素濃度が 1ppm 前後までの間は濃度に関わらずほぼ一定であったと報告している．これらのことから，DFT 区では培養液中の溶存酸素濃度は根の呼吸を制限していなかったと考えられる．Janesら（1988）は，10℃から 50℃の異なる温度の培養液中にトマト根を 30 分間入れ，40～45℃で根の呼吸速度が最大となることを示した．しかし，Klockら（1997）は，トマト根の呼吸速度は，36℃の温度処理後 0～8 日目まで増大するが，以後急激に減少することを示した．本実験においては，半日程度の 45℃処理でも根の呼吸速度が減少した．したがって，高温遭遇の長期化に伴い，根の呼吸速度はさらに低下すると考えられる．

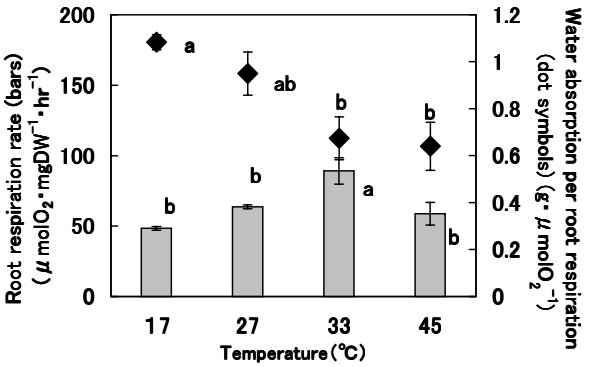


Fig. 2-12 Effects of root zone temperature on root respiration rate and water absorption per respiration in deep flow technique (DFT). Values are the mean of 3 to 4 measurements ± SD. Different letters represent significant differences at $P=0.05$.

一方，根の呼吸量当たりの吸水量は，高温ほど低下する傾向がみられた．根の吸水は植物体の水ポテンシャルによって調節されるが，エネルギーを消費する能動的な吸収機構も存在する（Hirasawaら，1992）．Shishidoら（1994）は，高根域温度におけるトマトの吸水量の増大が呼吸速度の増加と比較して相対的に小さいことを報告している．キュウリの根において高温により増大するのは ATP 生産を伴わないシアン耐性呼吸であり，全呼吸に占めるチトクロム呼吸の割合は低下すること（Duら，1994）が報告されている．したがって，ある一定温度以上の高根温遭遇により，エネルギーに依存した根の吸水は抑制され，総物質生産量は低下すると考えられる．

また，本実験では湿気中根の呼吸速度を測定しなかったが，著者ら（坂本ら，1999）は保水シート耕および湛液水耕で生育させたトマトの切断根について，根温 45℃で短期間（120 分間）処理後の呼吸速度は，湿気中根で水中根よりも大きいことを認めた．

以上の結果より，17～33℃の範囲における根域温度の違いは，少なくとも半日程度の比較的短期間の処理では，湿気中根および水中根の養水分吸収速度には有意な差異を及ぼさないことが明らかとなった．しかし，45℃の高根域温度により，水中根は湿気中根よりも養水分吸収速度の低下が大きかった．これは，水中根の呼吸速度が高温により大きく抑制され，エネルギー供給が減少したためと考えられる．

3　根の生理活性と形態に及ぼす生育温度の影響

a 緒　言

前節では，17℃～45℃の数時間という比較的短い期間の根域温度処理について検討し，湿気中根と水中根の養水分吸収速度への影響を明らかにした．長期間におよぶ不適温度への遭遇は，湿気中根および水中根の養水分吸収速度や根の生育を通じた間接的な生理機能への影響を与えると推察された．

温度に対する根の生理的反応については多くの報告があるが，根の形態の反応に着目した報告はわずかである．門田（1972）は，トマトの幼根の伸長適温は約 26℃であり，6℃以下の低温や 36℃以上の高温では伸長が停止

すると報告している．また，HUREWITZら（1983）は18.3℃以下の液温で栽培したトマトの根は，太く短く分枝の少ないことを観察している．このように，根の伸長や肥大，側根発生などに対する温度の影響は大きいと考えられるが，実用規模の養液栽培におけるトマトの根系形態の温度反応に関する知見は少ない．

1節では，湿気中根と水中根はそれぞれ特徴のある形態をもつことを明らかにした．また，それらの形態の差異は，根長および根表面積などで示される根系の総量よりも，フラクタル次元および側根長の頻度分布など根系の構築構造を表す指標によって明確に示された．

そこで，本節では，実際の現場における周年栽培を模し，長期間にわたる生育温度の違いが，湿気中根および水中根の生理活性と形態に及ぼす影響について比較した．

b 材料および方法

1）養液栽培装置および温度条件

トマト（*Lycopersicon esculentum* Mill.）‘桃太郎’を，1節と同様の方法で播種した．発芽後，温度設定の異なる人工気象室内で栽培した．温度設定は低温区として15℃，適温区として25℃，高温区として35℃の3段階とし，相対湿度は70%，光源は高圧ナトリウムランプ（520 μmol•m^{-2}•sec^{-1} PPFD）で12時間照明とした．育苗中の潅水は1節と同様に行った.本葉第3葉展開期の若苗を保水シート耕方式（Wet-sheet culture: WSC）および湛液水耕方式（Deep flow technique: DFT）の養液栽培装置（70×50×20cm；60L）に16個体ずつ定植した．以後，これらの処理区を15℃WSC区あるいは25℃DFT区などと称する．WSC区では，培養液に浮かべた発泡スチロール上に不織布，エバーフロー，防根透水シートの順に重ね，その上にトマトの全根系を形成させて湿気中に曝した（岡野ら，1999）．さらに，遮光・保湿のために発泡スチロールで覆い，根域の湿度をほぼ100%に保った.一方，DFT区では全根系が水中に形成された．定植後の培養液管理は，1／2濃度の大塚A処方液を用いて行い，両区ともに水中ポンプ（NP-90，仲佐）を15分あたり2分間運転しベッド内の培養液を循環させた．湛液水耕における培養液中の溶存酸素濃度の測定は，携帯用DOメーター（A-801，飯島電子工業）を用いて行った．生育期間中のDFT区における液中溶存酸素濃度は，15℃では9.2〜10.4ppm（飽和濃度の94〜100%），25℃では7.3〜7.8ppm（同90〜96%），35℃では6.5〜6.7ppm（同92〜95%）の範囲であった．気温および各区の根域温度の測定は，T熱電対を用いて行った.25℃に設定した人工気象室内では，育苗時から実験終了時までの気温は22.2〜27.6℃，育苗時の培地温度は23.4〜26.6℃，定植後のWSC区の根域（根表面）温度は23.0〜26.0℃，DFT区の根域温度は23.3〜25.3℃で推移し，根域温度の平均日較差はWSC区がDFT区よりも大きかった．15℃および35℃条件下においても同様の傾向が見られ，平均日較差はWSC区では3.7℃（15℃）および4.4℃（35℃）と大きかったのに対し，DFT区では3.3℃（15℃）および1.5℃（35℃）と小さかった．

各処理ともに栄養成長期であり，茎葉による相互遮蔽の小さい状態である，本葉5葉展開期に以下の測定を行った．このステージまでの生育日数は設定温度により異なり，15℃，25℃，35℃でそれぞれ定植後12日目，6日目，8日目であった．なお，WSC区とDFT区で植物体の葉の展開速度に差は認められなかった（データ省略）．

2）出液速度の測定

出液速度の測定は森田ら（2000）の方法で行った．午前7時30分に各6個体について茎葉部の根元から約3cmの高さで茎を切断した．あらかじめ重量を測定しておいた脱脂綿を切り口にあててビニール袋で覆い，輪ゴムで固定した．4時間30分後の正午に脱脂綿を回収し，測定前後の重量変化から出液量を求め，出液速度を算出した．

3）根の呼吸活性の測定

各6個体を地上部と根に切り離したのち，切断根の呼吸活性と乾物重を測定した．根の呼吸活性の測定はO_2アップテスター（100F型，TAITEC）を用いた（岡野ら，1996）．O_2アップテスターの測定原理は，密閉された反応容器（500ml）中の根が消費する酸素の量を，容器内のガス圧の減少量から測定するものである．測定時の温度条件は生育温度（15℃，25℃および35℃）と同一とし，反応容器の内部はそれぞれ生育環境を模して湿気中あるいは水中とした．なお，測定容器に入れる根量は新鮮重で1.0 gずつに揃えた．

4）根系画像の取り込み

出液速度の測定を行った各6個体について，1節と同様の方法で固定・染色後，スキャナでパソコンに根系全体の画像を取り込んだ．さらに，種子根軸から一次側根を切り分け，それぞれの画像を取り込んだ．

5）根系形態の計測

根系形態の計測は，1節と同様の方法で，画像解析ソフト（NIH image 1.6）を用いて根長，根投影面積および平均直径を計測した．

根系全体のフラクタル次元の計測は，Box-counting 法により 1 節と同様に行った（巽，1999）．

自然界に存在するものの形の多くは，非一様（non-uniform）なフラクタル構造をもち，無限個の局所次元（D_{local}）の集合により特徴付けられるというマルチフラクタルの性質をもつ．根系の形もマルチフラクタルであり，異なる根系形態をもちながら等しい全体 D_{box} の値を示す場合がある（巽，1999）．したがって根系全体の形態を定量化するもうひとつのフラクタル次元として D_{local} の平均値を求めた．D_{local}の測定は，KETIPEARACHCHIら（2000）の方法により根系画像上を中心とした小さなサイズのフレーム（65×65 ピクセル）に含まれる根系構成画素を対象として，画像上でランダムに 500 回計測して求めた．

6）葉面積および乾物重の測定

出液速度および根の呼吸活性の測定を行った各 12 個体について，1 節と同様の方法で葉色，葉面積，地上部および根の乾物量を測った．

c　結　　果

1）植物体の成長

地上部および根の乾物重は，すべての温度処理条件下において WSC 区で DFT 区より大きかった（Table 2-5）．WSC/DFT 比は，地上部乾物重では 1.2〜1.4 倍と比較的小さかった．一方，根乾物重の WSC/DFT 比は，25℃の 1.3 倍と比べて 15℃および 35℃ではそれぞれ 1.9 倍，1.6 倍とその差が拡大していた．その結果，地上部と根の乾物重比（S/R 比）は，すべての温度処理区で DFT 区が WSC 区より大きく，特に 15℃では有意な差であった．葉面積はいずれの温度条件下でも WSC 区で有意に大きかった．また，葉色は生育温度が高いほど濃くなる傾向がみられたが，WSC 区と DFT 区に差異はみられなかった．

2）出液速度と根の呼吸活性

個体当たりの出液速度は，15℃および 35℃では WSC 区の方が DFT 区より高い値を示したが，25℃では両者に有意な差はみられなかった（Table 2-6）．また，単位根量当たりの活性の指標とするため，単位根長当たりの出液速度を算出したところ，15℃と 35℃では WSC 区と DFT 区はほぼ等しかったが，25℃では WSC 区で DFT 区より有意に高い値であった．

根系全体の呼吸速度は，25℃では DFT 区で WSC 区より大きな値を示したが，15℃および 35℃では両者に

Table 2-5. Effects of growing temperature on the growth of tomato seedlings in the two types of hydroponic systems[z].

Hydroponic systems[y]	Dry weight (g•plant^{-1})									S/R[x]			Leaf area (cm^2•plant^{-1})			SPAD[w]		
	Total			Shoot			Root											
	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃
WSC	1.56	1.13	0.81	1.31	1.00	0.72	0.25	0.13	0.09	5.4	6.6	9.2	273	268	139	31.5	34.0	46.7
DFT	1.03	0.86	0.66	0.91	0.76	0.61	0.13	0.10	0.05	7.3	6.8	10.4	140	210	125	31.9	34.5	45.7
Significance[v]	***	*	*	***	*	*	***	**	**	*	NS	NS	***	**	*	NS	NS	NS

[z] Data are shown as the mean of 12 samples.
[y] WSC; Wet-sheet culture, DFT; Deep flow technique.
[x] Shoot dry weight/root dry weight.
[w] Values were measured with a chlorophyll meter (SPAD-502, Minolta).
[v] NS, *, ** and *** indicate nonsignificance, significance in difference at at P =0.05, 0.01 and 0.001, respectively with Fisher's PLSD test.

Table 2-6. Effects of growing temperature on the bleeding rate of xylem sap and root respiration of young tomato seedlings in the two types of hydroponic systems[z].

Hydroponic systems	Bleeding rate[y]						Root respiration rate					
	mg•plant^{-1}•hr^{-1}			mg•root length (m)$^{-1}$•hr^{-1}			μmol O_2•root^{-1}•hr^{-1}			μmol O_2•mgDW^{-1}•hr^{-1}		
	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃
WSC	460	414	140	15.3	12.9	7.3	22.9	13.5	14.4	0.093	0.102	0.164
DFT	191	339	69	12.8	9.6	5.2	19.8	26.2	12.4	0.156	0.266	0.221
Significance	***	NS	***	NS	*	NS	NS	**	NS	***	***	*

[z] Data are shown as the mean of 5 or 6 samples.
[y] Average of the bleeding rate measured during the period from 7:30 to 12:00.
Other symbols are the same as in Table 2-5.

有意な差は見られなかった．一方，単位乾物重当たりの根の呼吸速度は，いずれの温度条件下でもDFT区でWSC区より大きかった．

3）根系の形態

Fig. 2-13に各温度処理条件下で形成されたトマト根系画像の一例を示した．また，Fig. 2-14に各処理区の主根および側根長を示した．25℃条件下では，総根長，主根長および側根長に両区で差異はみられなかった．総根長は15℃および35℃条件下ではWSC区でDFT区のそれぞれ1.9倍，1.4倍と大きかった．主根長は，35℃条件下でのみWSC区でDFT区よりも大きかった．一次側根長は15℃条件下でのみWSC区でDFT区よりも大きく，二次および三次側根長は，15℃および35℃条件下においてWSC区でDFT区よりも大きかった．いずれの処理区においても，根長の98%以上が側根によって構成されていたが，側根の内訳は処理温度によって異なっていた．すなわち15℃，25℃のWSC区およびDFT区では，総根長に占める二次および三次側根の割合が76%～81%と大きかったのに対し，35℃WSC区では72%であり，35℃DFT区では61%と最も小さく，分枝の発達が相対的に劣っていた．

また，一次側根の数は，15℃条件下ではWSC区で多く，35℃条件下では逆にDFT区で多かった（Table 2-7）．一次側根の平均長は，15℃および35℃条件下においてWSC区でDFT区よりも有意に大きかった．さらに，一次側根の主根軸における密度は，35℃条件下でのみDFT区でWSC区より約4倍の大きな値となった．根の平均直径は，いずれの温度でも養液栽培方式間の差異はなかった．また，根の総投影面積は，15℃と35℃条件下ではWSC区でDFT区より大きかった．

ボックス法で求めた全体次元（D_{box}）は，35℃条件下ではDFT区の方が大きかった（Table 2-8）．これは，局所的なフラクタル次元の平均値（D_{local}）とはやや異なる値をとった．D_{local}は，15℃条件下ではWSC区で大きく，逆に35℃条件下ではDFT区で大きかった．なお，D_{box}およびD_{local}と総根長との相関係数（r）はそれぞれ0.649および0.757，同様に投影面積とのrはそれぞれ0.525および0.475であり，1%レベルで有意であった（データ省略）．

d 考　察

1）不適温度条件下における根量の拡大能力

トマト植物体の成長は，いずれの温度条件下においても，WSC区でDFT区より旺盛であった（Table 2-5）．とくに，生育には不適と考えられる15℃あるいは35℃条件下ではWSC区でDFT区より相対的に根の成長量が大きかった．土耕栽培したトマト幼苗では，根の伸長に適した根域温度は25℃～30℃であるとされている（Hurewitzら，1983）．適温と考えられる25℃では，根長，投影面積，平均直径をはじめ，いずれの形質においてもWSC区とDFT区の間に差異はみられなかった．適温より低い15℃では，湿気中根を有するWSC区において側根の数および長さがDFT区より大きく，総根

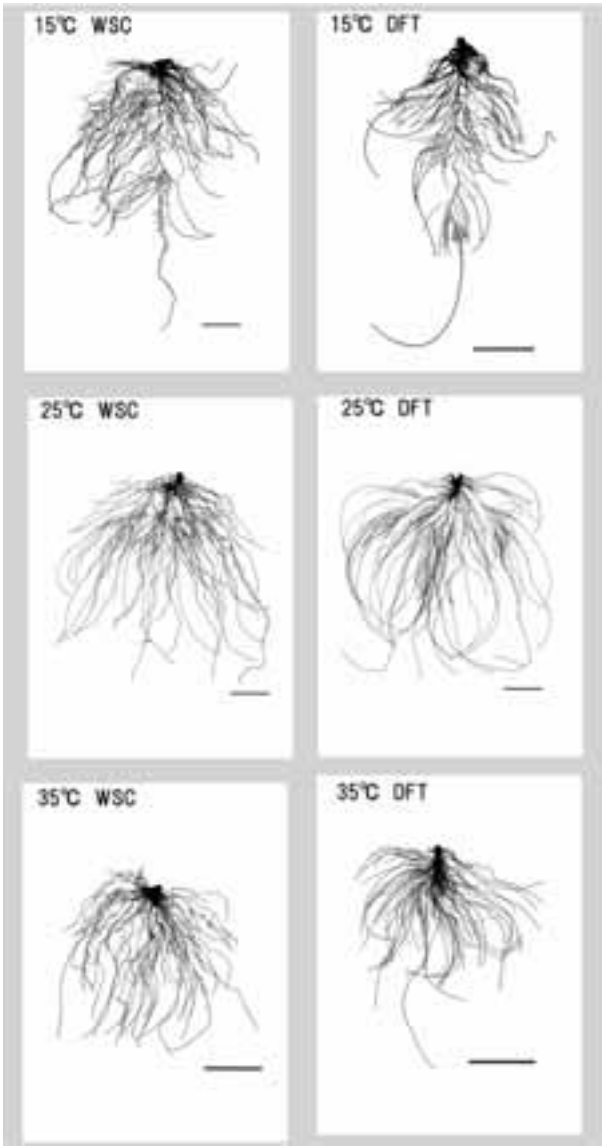


Fig. 2-13 Digitized imaes of tomato root systems grown at 15, 25 and 35℃ in the two types of hydroponic systems. WSC; Wet-sheet culture, DFT; Deep flow technique. Each bar in the figures indicates 5cm.

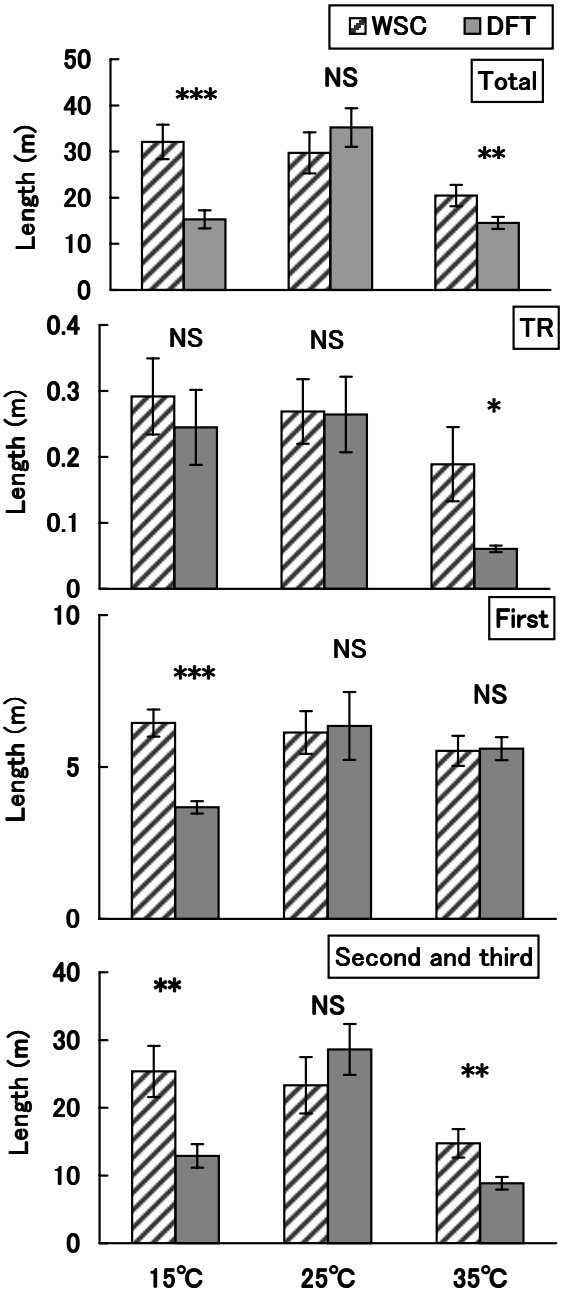


Fig. 2-14 The lengths of taproot and lateral roots of tomato seedlings exposed to different temperatures (15, 25 and 35℃) in the two types of hydroponic systems. "Total" indicates the sum of TR+First+Second+Third. "TR" indicates taproot. "First" and "Second and third" indicate the 1st order laterals and the sum of 2nd and 3rd order laterals. Vertical bars indicate standard error of the mean. NS, *, ** and *** indicate nonsignificance, significance in difference at P =0.05, 0.01 and 0.001, respectively with Fisher's PLSD test. Other symbols are the same as in Table 5.

長および投影面積の増加をもたらした．適温より高い35℃では，WSC区において一次側根の数がDFT区より少なかったが，主根や一次側根が長く，総根長および投影面積が増加した．したがって，湿気中根は15℃および35℃という不適温度条件においても分岐と伸長があまり抑制されないのに対し，水中根は成長抑制の程度が大きいといえる．

フラクタル次元（D）は，マメ科作物において根長や投影面積との間に高い相関関係を示すとされている（巽，1995）が，本実験での相関係数はやや低いものであった．Dは，拡大・縮小によってもその構図が相似的であるという性質をもつ図形について求められ，自己相似パターンの形態の複雑さの程度を示す．Dは，根長や根投影面積のみでは定量化できない根の根長密度（培地容積当たりの根長）や分枝密度（親根の長さ当たり分枝根の発生密度），角度（分枝根の親根に対する伸長角度）などの情報を多く含む．例えば，35℃においてWSC区よりもDFT区でD値が増大したのは，平均直径および分枝密度の増加を反映したものと考えられる．しかし，35℃DFT区では，Dの増大と同時に根長や投影面積が減少しているため，根系の拡大に結びついているとはいえない．一方，15℃においてDFT区よりWSC区でD値が増加したのは，一次側根の分枝密度はDFT区と同等であるため，側根の数および長さが増加したことを反映している．

以上のことから，湿気中根は，15℃や35℃などの不適温度条件下においては，養水分吸収の場となる根系を拡大する能力が水中根より高いといえる．

2）不適温度条件下における根の生理活性

本実験では，根の生理活性の指標として，出液速度と呼吸速度を測定した．出液現象は根圧による能動的吸水に基づくと考えられているが，根圧の起源については未だ十分に解明されていない（加藤，1995）．KRAMER（1983）は，根圧は単なる浸透現象で説明できるとしている．一方，森田ら（2000）は出液が呼吸阻害によって著しく低下することから，単なる浸透現象ではなく，蒸散が不活発な夜間や曇天日の吸水に役立っており，根の生理活性の指標となり得ると考えている．出液速度は，25℃では有意ではなかったものの，すべての温度条件においてWSC区でDFT区より大きかった（Table 2-6）．しかし，その内容は温度によって異なっていた．すなわち，15℃および35℃では，WSC区でDFT区よりも根長が大きかった（Fig. 2-14）ので，両区の単位根長当たりの出液速度には差異がなかったといえる．一方，25℃

Table 2-7. Effects of growing temperature on the number of first order lateral roots, total projected root area and average root diameter of tomato in the two types of hydroponic systems[z].

Hydroponic systems	First order lateral roots									Average root diameter (mm)			Total projected root area (cm^2)		
	Number (No.•plant^{-1})			Mean length (cm)			Density (No.•cm tap root axis^{-1})								
	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃	15℃	25℃	35℃
WSC	108	112	89	6.0	5.5	6.5	4.0	4.7	5.7	0.58	0.43	0.43	179.7	123.1	76.7
DFT	80	107	111	4.6	6.1	4.6	4.5	5.2	21.3	0.58	0.43	0.44	79.4	142.3	53.1
Significance	*	NS	*	*	NS	***	NS	NS	***	NS	NS	NS	***	NS	**

[z] Data are shown as the mean of 5 or 6 samples.
Other symbols are the same as in Table 2-5.

Table 2-8. Effects of growing temperature on the fractal dimension using the box-counting method (D_{box}) and the average of the local fractal by mass-radius method (D_{local}) in tomato roots in the two types of hydroponic systems[z].

Hydroponic systems	D_{box}			D_{local}		
	15	25	35	15	25	35
WSC	1.63	1.57	1.56	1.74	1.66	1.59
DFT	1.60	1.56	1.59	1.68	1.63	1.64
Significance	NS	NS	*	*	NS	*

[z] Data are shown as the mean of 5 or 6 samples.
Other symbols are tha same as in Table 2-5.

では，両区の根長には差異がなかったので，WSC区では単位根長当たりの出液速度が大きかったといえる．なお，一般に根域温度が高いほど出液速度は大きい（山口ら，1995）が，本実験では15℃の方が25℃よりも大きな出液速度であった．一方，出液速度は根量の大きさと高い正の相関があることが知られている（森田ら，2000）．そこで，両区の比根長（根長／根乾物重）を計算すると，例えば15℃WSC区で1.29m•g^{-1}，25℃WSC区で2.25 m•g^{-1}となり，15℃の方が小さい（データ省略）．すなわち，同じ長さの根の乾物重は15℃WSC区の方が25℃WSC区よりも大きい．したがって，両区における出液速度の差異は，根乾物重の差異によるものと推察される．

一方，根系全体の呼吸速度は，15℃および35℃ではWSC区で大きかったものの有意な差異ではなく，25℃区では逆にDFT区で大きかった（Table 2-6）．根の乾物重はいずれの温度においてもWSC区でDFT区よりも大きかったため，DFT区では単位根乾物重当たりの呼吸速度が大きかったたといえる．本実験では，栽培中の根域環境と等しい湿気中および水中で呼吸速度を測定した．津野ら（1987）は，ポットで土耕栽培した水稲根の呼吸速度を，水中および湿気中で測定し，両者はほぼ等しいと報告している．したがって，本実験においても，実際の根域環境における両方式の根の呼吸速度を評価できたものと推察される．しかし，ここで得られた呼吸速度の値は，生育や出液速度などと傾向を異にしており，生理活性の指標として用いるには今後の検討を要する．

なお，本実験においては養分吸収量の測定は行わなかった．しかし，葉面積はWSC区でDFT区より有意に大きく，葉色値はほぼ同等であった（Table 2-5）．このことから，窒素吸収量はWSC区で多かったことが推察される．したがって，根系当たりの養水分吸収速度は水中根より湿気中根の方が大きかったものと考えられる．

以上のことから，湿気中根は，15℃や35℃などの不適温度条件下においても，出液速度の大きさで示されるような高い生理活性を維持していることが分かった．したがって，湿気中根は，不適温度条件下においても根量と生理活性を維持できたために，地上部成長の抑制が小さかったと考えられる．すなわち，山崎（1986）の述べた，湿気中根は水中根に比べて根域温度変化に対する適応幅が広いという観察を，実験的に確認することができた．これは栽培技術的にみて重要であり，湛液水耕において根域温度を一定に維持するにはエネルギーやコストがかかるが，保水シート耕ではそうした措置をしなくとも安定的に周年栽培をすることが可能なことを示唆している．

3）根系形態の評価指標

Table 2-9に，根の形態や機能に関する各種のパラメータと成長量との相関を，各処理区のデータを込みにして回帰直線で近似して得られた相関係数を示した．出液速度および根の形態に関するすべてのパラメータで，地上部乾物重および根乾物重との間において相関係数が高かった．なお，いずれもD_{box}よりD_{local}との相関係数の方が高く，局所次元を用いた方がより正確な根系形態の評価が可能と考えられた．これらは，根域温度条件が大きく異

Table 2-9. Correlation coefficients among several parameters of roots characteristic vs growth parameters of tomato grown in the two types of hydroponic systems under various temperatures[z].

Parameters	Shoot dry weight[y]	Root dry weight
Root activity		
Bleeding rate	0.663	0.916
Respiration rate	0.324[NS]	0.460
Root structure		
Root dry weight	0.895	—
Total root length	0.845	0.679
Total projected root areas	0.614	0.880
D_{box}	0.692	0.616
D_{local}	0.785	0.658

[z] Fitted by linear regression lines calculated with the whole data for all the temperatures.

[y] Each value in the table has a significant difference at $P=0.01$ (n=35), except the values with "NS" symbol.

なる条件下で生育した根で得られた結果であるが，根の健全度を評価する上で参考になると考えられる．ただし，D 値と根長および根投影面積との相関係数は，これまで土耕栽培の作物で報告されている値（巽，1995）よりも小さかった．これは，本実験では同じ生育段階の個体のデータのみを用いて解析しているのに対し，田中ら（1994）および巽（1995）は，生育段階の異なる個体のデータをまとめて解析していることによる違いと考えられる．また，後藤ら（1996）はトマトの養液栽培において，養水分や酸素を十分に供給することにより，小さな根量でも健全な生育が可能であると述べている．したがって，根の機能発現が，根の形態だけでなく，根域への養水分の供給速度の影響をも受けるためであると考えられる．すなわち，養液栽培では，土耕栽培と比べて根圏環境が均質であるため，根系の拡大・発達程度の違いが植物体の成長量に直接反映されないことが，D 値と成長量との相関を弱めている可能性がある．

したがって，実際に根の健全度や活性の評価を行う場合，1）根の重量，長さ，表面積などに代表される養水分吸収の場の大きさ，2）フラクタル次元などで推測しうる根系の発達程度，3）出液速度など根の吸水能力を示す活性の高さなどの指標を総合的に利用すべきであろう．これらの指標のすべてが高い根系は，好適な環境下にあると判断できるものと推察される．ただし，これらの指標は生育中の植物体がそれまで経験した根域環境の履歴を示すものであるため，その時間的な推移を調べることも必要と思われる．

Ⅲ　幼植物の成長および養水分吸収に及ぼす培養液流動の影響

前章で確認されたように，水中根は培養液中の低酸素濃度に反応してその形態を変化させるが，ストレスが強い場合には適応が十分ではなく，養水分吸収能をはじめとする機能が低下し，生育が阻害される．したがって，栽培管理上，培養液の溶存酸素濃度を高く維持することに注意を払う必要がある．多くの水耕方式では，培養液中に酸素補給を行うため，液吐出部に空気混入器などを取り付け，タンクとベッド間で培養液を強制循環させている．培養液の循環は，単に培養液に直接的な酸素富化を行う効果に加え，培養液を流動させることによる効果が大きいことが知られているが，その定量的な解析はなされていない．そこで，本章では，養水分の供給速度が根の機能に与える影響について検証するため，培養液の流動速度が根の養水分吸収を通じて植物体の成長に与える影響を評価しようとした．まず，モデル実験で培養液の攪拌効果を調べ，さらに，実際の栽培に近い条件で培養液の流動効果を明らかにした．

1　培養液の攪拌速度と根の養水分吸収速度

a　緒　　言

養液栽培における培養液の流動は，大気からの酸素供給の促進や根の周辺に生じる境界層を薄くすることにより，根による酸素吸収を容易にする効果があると考えられている（板木，1986）．しかし，培養液流動の効果については，作物の生育・収量・品質に対する総合効果としてとらえられた報告（寺林，1989）は多いが，液流動だけの効果を生体反応との関係で定量的に解析した報告は見当たらない．

養液栽培では，養分・水分・酸素などについて根の要求する量にみあう量を常に根域に供給することが理論的に可能であり，土耕栽培に比べて小さな根域で地上部生育を維持しうる．土耕栽培では生育の初期に十分な量の養分が施される場合が多いが，養液栽培では低濃度培養液が少量かつ頻繁に与えられ，その程度は養液栽培方式により異なる．すなわち，培養液の流動を行う NFT や湛液水耕などでは低濃度の培養液が常に供給され，ロックウールをはじめとする固形培地耕では比較的高濃度の培養液を少量ずつ 1 日数回供給する．Chen ら（1997）は，NFT 方式で根域の培養液を循環させることにより，

通常の濃度よりも低濃度で同等の成長量を維持できることを報告した．このように，培養液の流動が根の養水分吸収や成長に影響を与えることは経験的に知られている．

そこで，培養液の流動が根の養水分吸収に及ぼす影響を検討するため，培養液流動を擬似的に液の攪拌に置き換え，根の呼吸速度および養水分吸収速度に及ぼす影響を調べた．

b 材料及び方法

1）液の攪拌速度がトマト根の呼吸速度に及ぼす影響（実験1）

トマト（*Lycopersicon esculentum* Mill.）‘桃太郎’の種子を，ロックウール細粒綿を詰めた128穴セルトレイに一穴おきで千鳥状に播種し，温室内で育苗を行った．潅水は子葉展開時までは水道水を適宜与え，子葉展開後は1／4濃度（EC 0.75 dS•m^{-1}）の大塚A処方培養液を底面給液法により1日1回与えた．本葉4葉展開期の若苗を，ガラス温室内に設置した湛液水耕方式の養液栽培装置に定植した．定植後10～15日目に植物体を採取し，O_2アップテスター（5B型，タイテック）を用いて，反応容器内の緩衝液の攪拌速度を変えて根の呼吸速度を測定した．地上部から切り離した乾物重約0.6gの根を50mMリン酸緩衝液（pH6.8，350ml）を入れた反応容器中に浸漬し，容器下部に設置したスターラーで液を攪拌した．攪拌速度の設定には，マルチスターラー（スターラーMS-101型，コントローラーM-3型，井内盛栄堂）を用い，回転子（直径7～8mm，長さ3cm）の回転速度を500，700，900，1200rpmの4段階に調節した．呼吸速度は，180分間の計測データを用いて計算した．また，測定開始後15，30，125，185，215，585分に携帯用DOメーター（A-801型，飯島電子工業）で緩衝液中の溶存酸素濃度を計測した．

2）培養液の攪拌速度がトマトの養水分吸収に及ぼす影響（実験2）

トマト‘桃太郎’の種子を実験1と同様の方法で播種し，温室内で育苗を行った．3葉期苗を湛液水耕方式の養液栽培装置に仮植し，根を伸長させた．仮植から3～4日後に，人工気象室内に設置した円筒形の培養槽（1Lビーカー）に苗を移した．苗の平均的大きさは地上部乾物重約0.38g，地下部乾物重約0.083gであった．各培養槽には^{15}N標識硝酸カリウム（10.2atom％^{15}N）を含む培養液（NO_3-N 496mg•L^{-1}（単位は以下同様），NH_4-N 24，P 41，K 313，Ca 214，Cl 378，S 62，Mg 47，EC 2.4 dS•m^{-1}）を1Lずつ入れた．人工気象室内の環境条件は，気温25℃，日長12時間，相対湿度50～60％，光量子束密度550 μmol•m^{-2}•sec^{-1}（高圧ナトリウムランプ）であった．

試験区として培養液の攪拌速度を変えた4区を設定した．攪拌速度は回転子の回転数をマルチスターラーで0，500，700，900rpmに調節して設定した．培養槽の上部には厚さ3cmの発泡スチロール製のフタを置き，中央に穴を空けてトマト植物体を固定した．48時間の培養後，トマト植物体を採取し，部位別の乾物重を測定した．その時の平均的大きさは地上部乾物重0.70g，地下部乾物重0.15gであった．培養前後のビーカー内培養液の減少量をトマト植物体の水吸収量とした．また窒素吸収については植物体に吸収された^{15}N量から求めた．^{15}N濃度は，ケルダール分解後，デュマ法によりガス化し，^{15}Nアナライザー（N－151型，日本分光）で測定した．なお，実験は各処理区7反復で行った．

c 結　果

1）液の攪拌速度がトマト根の呼吸速度に及ぼす影響（実験1）

反応容器内の緩衝液の攪拌速度が増加するにつれ，根の呼吸速度は増加した（Fig. 3-1）．一方，測定中の緩衝液の溶存酸素濃度は，攪拌速度500rpmの場合，測定前の8.1ppmから125分後には0.8ppmまで急速に低下し，その後10時間後まで徐々に低下した（Fig. 3-2，A）．攪拌速度1200rpmの場合は，攪拌速度500rpmより溶存酸素濃度の低下が遅れたが，基本的な傾向は同様であった．このように溶存酸素濃度は測定中に大きく減少したが，根の酸素消費速度を示す直線の傾きは，測定期間中

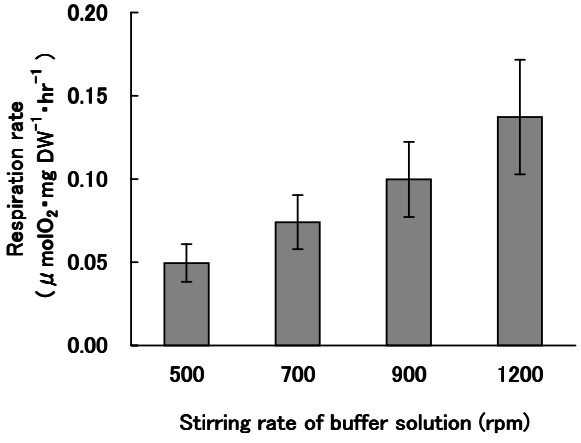


Fig. 3-1 Effect of stirring rate of buffer solution on respiration rate of young tomato roots. Vertical bars represent SD. Temperature was maintained at 25℃.

ほぼ一定に保たれていた．但し，酸素消費速度は攪拌速度 1200rpm の方が 500rpm より大きかった（Fig. 3-2, B）．

2）培養液の攪拌速度がトマトの養水分吸収速度に及ぼす影響（実験 2）

実験開始時の培養液中溶存酸素濃度は，いずれの処理区も 7.5ppm であった．48 時間の培養実験終了時には，攪拌速度 500rpm から 900rpm までの間においては，攪拌速度が大きいほど溶存酸素濃度は高かった（Fig. 3-3）．しかし，無攪拌区では，攪拌速度 500rpm 及び 700rpm より高い溶存酸素濃度を示した．トマト植物体による水吸収速度は攪拌速度 900 rpm で大きく無攪拌区で小さかったが，500rpm と 700rpm の差異はみられなかった（Fig. 3-4）．また，^{15}N 吸収速度は，攪拌速度 700rpm までは攪拌速度の増大に伴なって増加したが，攪拌速度 700rpm と 900rpm の間では明瞭な差は認められなかった（Fig. 3-5）．

d 考　察

実験 1 では液の攪拌速度を変え，根の呼吸に対する養液流動の影響を摸擬的に示した．液の攪拌速度の増加にともない，根の呼吸速度は直線的に増加した（Fig. 3-1）．一方反応液中の溶存酸素濃度は，攪拌速度に関わらず，測定中に 8.1ppm から 1ppm 前後にまで大きく低下したが，測定中の根による酸素消費速度はそれぞれの攪拌速度においてほぼ一定に保たれていた（Fig. 3-2）．並木ら（1975）は，トマト根の呼吸速度を測定し，培養液の溶存酸素濃度（DO）が 1ppm 前後までの間は濃度に関わらずほぼ一定であったと報告している．このようなことからみて，本実験で呼吸速度を測定した 180 分間には，液中の溶存酸素濃度の低下は根の呼吸速度に大きな影響を及ぼさなかったと考えられる．一方，液中では酸素の

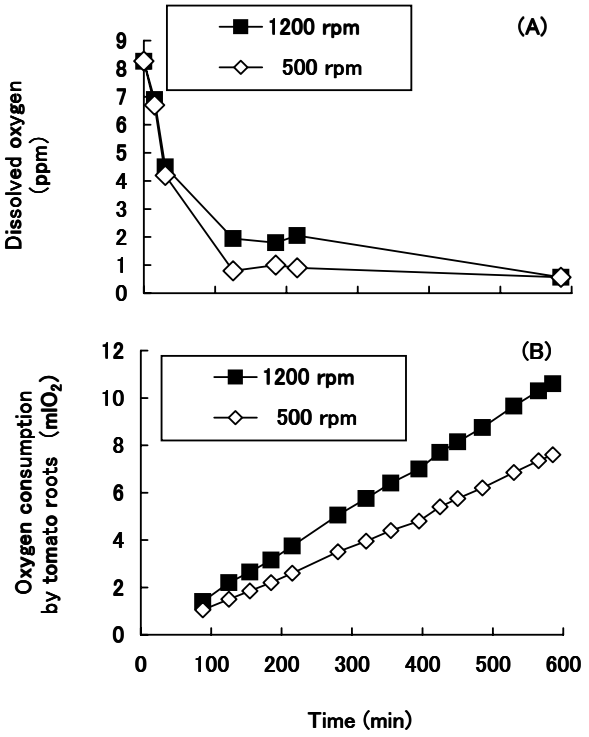


Fig. 3-2 Time-course of change in concentration of dissolved oxygen in buffer solution (A) and rate of oxygen consumption by young tomato roots (B) at two stirring rates.

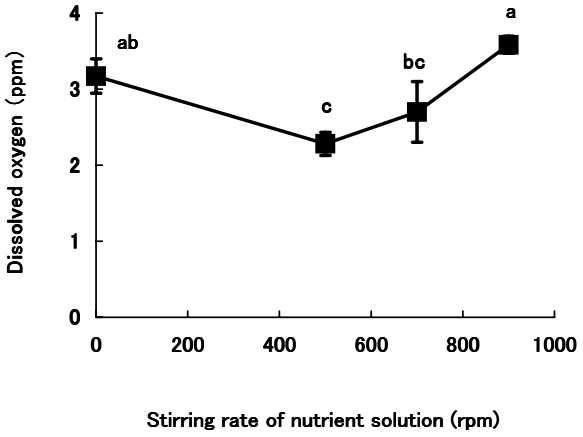


Fig. 3-3 Effect of stirring rate of nutrient solution on concentration of dissolved oxygen. Values are the means of 4 to 7 measurements. Vertical bars represent SD. Different letters indicate significant differences at $P = 0.05$.

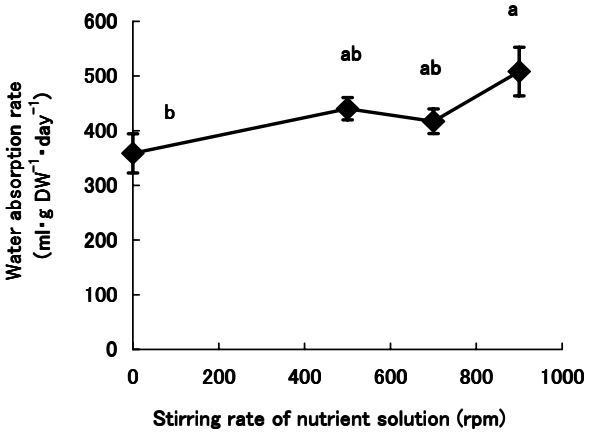


Fig. 3-4 Effect of stirring rate of nutrient solution on rate of absorption of water by tomato seedlings. Values are the means of 4 to 7 measurements. Vertical bars represent SD. Symbols are the same as in Fig. 3-3.

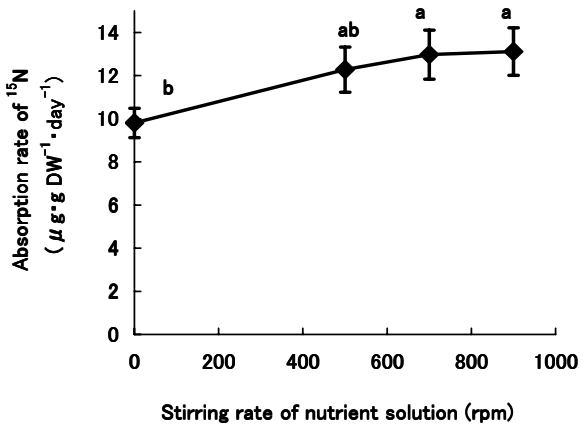


Fig. 3-5 Effect of stirring rate of nutrient solution on rate of ^{15}N absorption by tomato seedlings. Values are the means of 4 to 7 measurements. Vertical bars represent SD. Symbols are the same as in fig. 3-3.

拡散速度は空気中の約1／8400と遅いことが知られている（日本化学会，1993）．液の攪拌速度が遅い場合，溶存酸素濃度が十分高い条件下であっても，根近傍の酸素濃度が根の呼吸に影響を及ぼすレベルにまで低下し，根の呼吸を律速したものと推察される．

実験2では，培養液の攪拌が養水分吸収に及ぼす影響を調査した．実験終了時の培養液中の溶存酸素濃度は，攪拌速度が大きいほど大きかったが，無攪拌区では攪拌速度500rpm区や700rpm区より大きかった（Fig. 3-3）．培養液中の溶存酸素濃度は，液面からの空中酸素の溶解速度と植物根の呼吸による酸素消費速度のバランスによって決定される．従って，無攪拌区のDOが500rpm区や700rpm区より高くなった原因をFig. 3-1とFig. 3-2から類推すると，無攪拌区での気相中からの酸素の溶解速度は他区よりやや小さいが，それ以上に根の呼吸速度が大きく抑制されたためと考えられる．一方，900rpm区でDOが無攪拌区と同程度に大きくなった原因は，根の呼吸速度の増加以上に液面からの空中酸素の溶解速度が大きかったためと考えられる．

トマト植物体による水および^{15}Nの吸収速度は，攪拌速度が増加するほど大きくなる傾向がみられた（Fig. 3-4，Fig. 3-5）が，このような攪拌速度の増加に伴う養水分吸収速度の増加は，溶存酸素濃度の高低とは必ずしも一致しなかった．一方，攪拌速度の増加により，根の呼吸速度は増加した．すなわち，根の呼吸速度は溶存酸素濃度によって規定されなかった．したがって，攪拌速度の増大により養水分吸収速度が高まったのは，根の呼吸速度の増大が養水分吸収を促進したためと推察される．また，水やイオンの根の表面への拡散速度が養水分吸収を促進した可能性も十分考えられる．したがって，液の攪拌の影響を根への酸素供給の側面と根による養水分吸収の側面に区別して評価することが，今後の課題であろう．

2 培養液の流動速度と植物体の成長

a 緒 言

前節で，培養液の攪拌速度が増加するほど根の呼吸速度および養水分吸収速度が増大することを明らかにした．しかし，いずれも短期間の処理の結果であり，実際の栽培条件下でそれらの成長に対する効果を検証する必要がある．そこで，本節では，湛液水耕方式の養液栽培装置を用いて培養液の流動速度を変えて，トマト幼植物体に及ぼす影響を調べた．

b 材料及び方法

トマト‘桃太郎’の種子を，1節と同様の方法で1999年4月16日に播種した．播種後21日目の5月7日に，3葉期苗を，ガラス温室内に設置した湛液水耕方式の養液栽培装置に，31.9株・m^{-2}の栽植密度で定植した．定植後は1／2濃度（EC 1.35 dS•m^{-1}）の大塚A処方培養液を用い，14日間栽培した．

養液栽培装置は，発泡スチロール製栽培ベッド（幅15cm×長さ360cm×深さ7cm，容量37.8L）と培養液タンク（40L）からなる．試験区としてベッド内の培養液の流動速度を変えた3区を設定した．流動速度は，水ポンプからの送液量を0.35，1.50，3.60L•min^{-1}に調節して設定した．以後，これらの処理区を0.35L区，1.5L区，3.6L区と呼ぶ．培養液は，3処理区のベッド下端から同一のタンクに自然落下させ，水中ポンプでベッドの上端へ送り，水面から1cm上部より吐出させた．すなわち，流動速度以外の培養液条件を等しくするため，同一の培養液を循環させた．各ベッドに厚さ3cmの発泡スチロール製定植板を浮かせ，トマト植物体を固定した．生育期間中の温室内気温は14.8℃～40.4℃，培養液温は19.0℃～33.5℃で推移した．

定植後11日目の5月18日と同14日目の5月21日に生育調査を行った．各区10～20個体を採取し，茎長，葉数，茎径を計測し，葉面積を面積計（AAC-400型，林電工）で，葉色を葉緑素計（SPAD-502型，ミノルタカメラ）を用いて測定した．また，部位別の乾物重を測定した．5月18日には採取した10株のうち3個体の切断根について，O_2アップテスターを用いて呼吸速度を測定した．なお，反応容器内の緩衝液の攪拌速度は

1200 rpm とした．また，5 月 18 日の 9:00，12:00，16:00 に携帯用 DO メーターを用いて培養液中の溶存酸素濃度を測定した．

c 結　果

定植後 11 日目の培養液中の溶存酸素濃度は，液の流動速度が大きいほど高い傾向があり，日中の濃度は 0.35L 区で 1.1〜3.4ppm，1.5L 区で 1.8〜4.4ppm，3.6L 区で 2.6〜5.8ppm の範囲で推移した．測定した 9:00，12:00，16:00 のうち時刻が遅いほど溶存酸素濃度も低かった．なお，栽培ベッド上流部と下流部における溶存酸素濃度の差は見られなかった．

トマトの成長に与える培養液の流動速度の影響は，定植後日数が経つにつれて大きくなった．Table 3-1 には定植後 14 日目のデータを示す．地上部乾物重は，流動速度が大きいほど増加した．根の乾物重も，1.5L 区及び 3.6L 区で 0.35L 区より有意に大きかった．地上部乾物重／根乾物重比（S/R 比）は，0.35L 区で 6.90 と大きく，1.5L 区及び 3.6L 区ではともに 5.9 前後と小さかった．葉面積と茎長も 1.5L 区及び 3.6L 区で大きく，0.35L 区で小さかった．茎径は 3.6L 区で他の区より有意に大きな値を示した．一方，葉色値は 0.35L 区で他の区より高かった．葉数には処理区間の差は見られなかった．

定植後 11 日目の根の呼吸速度は，流動速度が大きいほど大きかった（Table 3-2）．この傾向は単位根乾物当たりでも，個体当たりでも同様であった．

d 考　察

1）培養液流動による植物体の生育促進

温室条件下の湛液水耕において，培養液の流動速度がトマトの成長に及ぼす影響を調査した結果，流動速度が大きいほど地上部，地下部ともに生育が旺盛となった（Table 3-1）．一方，流動速度が遅い 0.35L 区で S/R 比が大となったことから，この区では根への光合成産物の分配が他区と比べて相対的に減少していたことが分かる．

生育期間中の溶存酸素濃度は，培養液の流動速度が大きいほど高く推移した．本実験では，植物根が株当たり乾物重で 1g 前後とベッド容積（株当たり 1.64L）に対して極めて小さかったため，根の呼吸が酸素消費量によって溶存酸素濃度に与える影響は小さかったと推測される．さらに，ベッド位置による溶存酸素濃度の差がみられなかったことから，流動速度の違いにより液面からの酸素溶解速度が変化し，そのために溶存酸素濃度に差が生じたものと考えられる．したがって，本実験で観察された処理区間におけるトマト根の呼吸速度の差異は，溶存酸素濃度と根域における養液流動の双方の影響によるものとみなされる．しかし，1 節で述べたように，根の呼吸速度は溶存酸素濃度よりも根表面に対する酸素の拡散速度の影響を大きく受けると考えられるため，本実験においては DO よりも根近傍での酸素の拡散速度の影響が大きかったものと思われる．また，前節と同様に，流動速度が大きいほど養水分吸収速度も増大したと考えられる．実際の栽培において，培養液の循環量の多い場合に作物の生育は旺盛となることが知られている（佐々木，1996）．したがって，培養液の流動によるトマトの生育促進は，酸素の根への拡散速度の増加によって根の呼吸

Table 3-2. Effect of flow rate of nutrient solution on respiration rate of young tomato roots.

Flow rate ($L \cdot min^{-1}$)	Respiration rate ($\mu molO_2 \cdot mg\ DW^{-1} \cdot hr^{-1}$)	($\mu molO_2 \cdot root^{-1} \cdot hr^{-1}$)
0.35	0.132 c	58.8 c
1.5	0.299 b	149.9 b
3.6	0.357 a	204.4 a

Values are the means of 3 to 5 measurements. Respiration was measured at 25℃. Different letters within the same column indicate significant differences at $P = 0.05$.

Table 3-1. Effect of flow rate of nutrient solution on growth of tomato seedlings (14 days after transplanting).

Flow rate ($L \cdot min^{-1}$)	Dry weight ($g \cdot plant^{-1}$)		S/R[z]	Leaf area ($cm^2 \cdot plant^{-1}$)	Stem length (cm)	Leaf number per plant	Stem diameter (mm)	SPAD[y]
	Shoot	Root						
0.35	4.77 c	0.68 b	6.90 a	949 b	31.2 b	8.0 a	9.3 b	47.7 a
1.5	5.95 b	1.02 a	5.94 b	1225 a	34.4 a	8.3 a	10.1 b	44.5 b
3.6	6.36 a	1.10 a	5.89 b	1340 a	33.9 a	8.4 a	10.6 a	43.2 b

[z] Shoot dry weight/root dry weight

[y] Values were measured with a chlorophyll level counter (SPAD-502, Minolta).

Values are the means of 9 to 12 measurements.

Values followed by the same letter within the same measurements are not significantly different at $P = 0.05$.

が促進されるとともに，イオンの根への拡散速度の増加による養水分吸収の促進も生じていたためと推察される．

2)「根面境界層抵抗」の考え方

以上のことから，根の養水分吸収に対する培養液の流動・攪拌の影響には，①根の呼吸速度の大枠を規定する溶存酸素濃度への影響と，②根表面への酸素・イオンの輸送効率に対するいわば局所的な影響の2種類の要因が含まれていると考えられる．景山ら（1996）は，培養液ではなく作物の根自体を移動させ，流動の効果を模擬的に現そうとした．その結果，レタス植物体の移動速度を大きくすると，高濃度培養液（園試処方1／2濃度：N 121ppm）では過剰塩類によるとみられる根腐れ症状が生じたが，低濃度培養液（園試処方1／4，1／48濃度：N 61ppm，5ppm）では生育促進がみられた．したがって，培養液の最適な流動速度は，培養液の濃度に依存していると考えられる．これらの結果は，培養液が静止している場合に生じると考えられる根の表面近傍における酸素・養分の低濃度域層，すなわち，「根面境界層」が培養液流動によって薄くなり，根による酸素・養分吸収が促進されることを示唆している．根による土壌養分の吸収については，マスフローと拡散による土壌からの養分供給をモデル化する試みが行われており，Williamsら（1996）は，単位根長当たりの養分吸収速度に対し，根表面の養分濃度が最も重要な要因であるとしている．水耕栽培においても，養液流動と根表面の養分濃度との関係をモデル化し，作物根の養水分吸収に対する養液流動の効果を定量化することが今後の課題であろう．なお，培養液の流動が根に与える物理的な影響についても，合わせて検討する必要がある．

Ⅳ　養液栽培における湿気中根と水中根の併存効果

Ⅱ章において，異なる根域環境で形成される湿気中根と水中根は，形態および機能面で異なる性質をもつことが明らかになった．すなわち，水中根は，酸素および温度条件が適正に保たれる場合には，小さな根系で高い養水分吸収能を発揮するが，それらの条件が満たされない場合，根の成長阻害および機能低下が著しい．一方，湿気中根は，根内部組織の肥大，根毛および高次側根の発達によって大きな根系を形成し，単位根重当たりの養水分吸収能は低いが，不適温度に対する長期的な適応性は大きい．

養液栽培において，根系内の湿気中根と水中根を「バランスよく」形成させることによって，作物の生育が安定化すると謳っている方式が各種開発されている（板木，1996b）．そこで，本章では，養液栽培における根域ストレス軽減策として，水中根と湿気中根を併せもつ根系を形成する方式を検証した．すなわち，根の呼吸および養分吸収活性，地上部生育および果実収量の面から，湿気中と水中という二つの異なる環境で形成される根の役割について検討した．

1　^{15}N の吸収と分配からみた湿気中根と水中根の機能分担

a　緒　　言

不均一な土壌環境下におかれた根では，それぞれの部分の環境条件に対応して根の形態を変え，その機能を発揮する．Ozawa（1999）は，同一個体に不定根からなる二つの根系を形成させ，異なる濃度の培養液中で生育させたところ，両者の吸水および窒素吸収速度は異なり，水分吸収を担う根系と養分吸収を担う根系に機能分担されることを報告した．同一根系内に湿気中根および水中根を併せもつ場合，養水分吸収や吸収成分の体内分布に関して何らかの機能分担がなされている可能性がある．そこで，本研究では保水シート耕において根系を二分し水中と湿気中に発達させ，別々に^{15}N標識の硝酸（カリウム）を供与し，^{15}Nの吸収およびその後の体内分布について比較調査した．

b　材料および方法

トマト（*Lycopersicon esculentum* Mill.）‘桃太郎’の種子を，2000年6月5日にロックウール細粒綿を詰めた128穴セルトレイに一穴おきに千鳥状に播種した．潅水は子葉展開時までは水道水を適宜与え，子葉展開後は大塚A処方培養液（NO_3-N 240 mg・L^{-1}（以下単位同じ），NH_4-N 25，P 52，K 298，Ca 164，S 172，Mg 45，Cl 10，Fe 2.7，Mn 1.2，B 0.5）の1／4濃度養液（EC 0.75 dS・m^{-1}）を底面給液法により1日1回与えた．播種後16日目の6月21日に，本葉3葉展開期の若苗を，ガラス温室内に設置した保水シート耕方式（岡野ら，1999）の実験装置（22×20×12cm）の中央部に1株ずつ定植した（Fig. 4-1）．各装置内には17.5×7.5×6cmの大きさのプラスチック箱を片側に入れて湛液状態とし（以下，水中部と略す），もう一方に厚さ2cmの発泡スチロール板を浮かべた上に不織布（ジャムガード7210S，東洋紡）と防根透水シート（BKS0812，東洋紡）を敷いて湿気部とした（以下，湿気部と略す）．定植後は培養液とし

て大塚 A 処方 1／2 濃度液（EC 1.35 dS•m^{-1}）を用い，湿気部および水中部にそれぞれ設置した潅水チューブによって 1 時間当り 3 分間給液を行い，双方の側面に設けた穴から余剰液はオーバーフローさせた．6 葉展開期にあたる 6 月 27 日午前 10 時に，^{15}N 標識硝酸カリウム（K $^{15}NO_3$；3.11 atom% ^{15}N）を硝酸イオン源とした培養液（NO_3-N 112 mg•L^{-1}（以下単位同じ），NH_4-N 28，P 20，K 313，Ca 80，S 32，Mg 25，Cl 142，Fe 2.7，Mn 1.2，B 0.5）を作成し，34 個体のトマトの水中部（液量 600ml）あるいは湿気部（液量 1300ml）の培養液と入れ替えた．以後，これらの処理区を水中根供与区および湿気中根供与区と称する．他方の培養液は，非標識の硝酸カリウムを用いて作成した同様の組成の培養液とした．供与期間中は培養液の供給を行わず静置状態とした．72 時間後の 6 月 30 日午前 10 時に全 34 個体を採取し，根系を水中根，湿気中根および培地中根（育苗に用いたロックウール粒状綿中の根）に切り分けた．8 個体についてO_2アップテスター（100F 型，TAITEC）により根の呼吸速度を測定した（岡野ら，1996）．残りの 26 個体については，根のフリースペース中の ^{15}N を除去するため，流水で約 10 分間洗浄した後，蒸留水ですすいだ．その後 80℃の乾燥機中で 3 日間乾燥し，全 N 含量をセミミクロケルダール法で求めた．^{15}N 濃度は，ケルダール分解液を濃縮し，Dumas 法によりガス化した後，^{15}N 発光分光分析計（NIA-1，JASCO）で測定した（狩野ら，1974）．

また，湿気部と水中部の間の毛管吸引力による培養液の移動の有無について，0.1%メチレンブルー溶液による確認実験を行った．その結果，溶液の移動は湿気部と水中部の間ではみられなかったが，湿気部とロックウール培地間で確認された．そのため，実験結果の取りまとめにあたっては，湿気中根と培地中根を合わせて解析した．熱伝対で測定した生育期間中の気温は 22.2℃～37.5℃，根域の温度は水中部で 23.0℃～31.4℃，湿気部で 23.4℃～32.2℃で推移した．

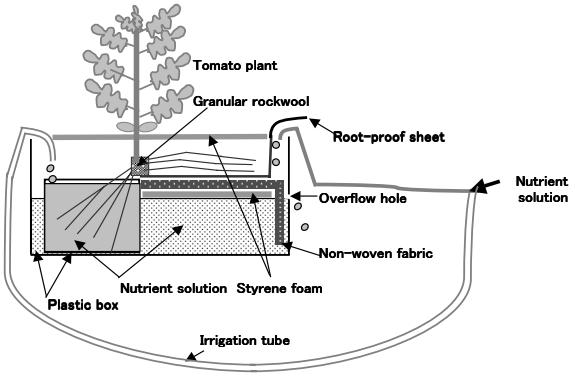


Fig. 4-1 Schematic diagrams of the experimental divided root culture system for the feeding of ^{15}N-labelled potassium nitrate to different parts of the tomato roots.

c 結　果

実験終了時のトマトの地上部乾物重は 1.56 g であった．根の個体当たり乾物重は，水中根 73 mg，湿気中根 104 mg，培地中根 119 mg であり，根系内の湿気中根は水中根よりも有意に大きかった（Table 4-1）．また，根の乾物率，窒素含有率，および窒素含有量は，いずれも培地中根＞湿気中根＞水中根の順であった．

実験終了時の根系当たりの呼吸速度は，水中根で湿気中根の約 2 倍と有意に大きかった（Table 4-2）．一方，単位根重当たりの根の呼吸速度も同様の傾向にあり，水中根で湿気中根の約 3 倍とさらにその差は大きかった．

^{15}N 濃度は，いずれの実験区においても供与根で最も

Table 4-1. Dry weight and nitrogen content of tomato roots grown in the solution, humid atmosphere and rockwool at the end of the ^{15}N feeding experiment (n＝30).

Position of root system	Dry weight (mg•plant^{-1})	Dry matter percent (%)	Nitrogen content (%DW)	Amounts of total nitrogen (mg•plant^{-1})
Solution	73 b[y]	4.1 c	0.38 c	0.25 c
Humid atmosphere	104 a	5.1 b	1.52 b	1.67 b
Rockwool	119 a	7.6 a	2.26 a	1.89 a

[z] Solution; roots in the nutrient solution, Humid atmosphere; roots in the humid atmosphere between root-proof sheet and stylene foam, Rockwool; roots in the rockwool used as nursery medium.

[y] Values followed by the same letter within same columns are not significantly different at P ＝0.05.

高く，次いで地上部，非供与根の順であった（Table 4-3）．水中根供与区では部位ごとの ^{15}N 濃度に大きな差がみられたが，湿気中根供与区では，地上部と水中根はほぼ同等の濃度で標識された．

吸収された ^{15}N は 72 時間で活発に転流し，水中根供与区では 589 μg，湿気中根供与区では 382 μg が地上部に移行した（Table 4-4）．根に含まれる ^{15}N 含有量を比較すると，水中根供与区では水中根よりも湿気中根および培地中根において有意に大きかった．これに対して，湿気中根供与区では，湿気中根＞培地中根＞水中根の順に ^{15}N 含有量が多かった．^{15}N 分配率でみると，水中根供与区および湿気中根供与区ともに，地上部への分配率が約 92%と高かった．根への分配率は，両区ともに水中根に 1%以下と少なく，湿気中根および培地中根にそれぞれ 3〜4%と比較的多く分配された．

次に，供与期間中の根の ^{15}N 吸収速度の平均値を，Table 4-3 の各供与区における個体当たりの ^{15}N 吸収量から算出した（Table 4-5）．^{15}N 吸収速度は水中根で湿気中根に比べて大きい傾向がみられたが，有意な差ではなかった．一方，根乾物重当たりの ^{15}N 吸収速度は水中根で湿気中根に比べて有意に大きかった．なお，本実験では培養液中の残存 ^{15}N 量を測定していないが，与えた ^{15}N に対する 72 時間の間に吸収された ^{15}N の割合は，水中根供与区で 15.3%，湿気中根供与区で 4.6%であった（データ省略）．したがって，いずれの供与区においても培養液中の ^{15}N は十分量残存しており，実験期間中の培養液中の濃度変化などによる ^{15}N 吸収速度への影響は小さかったと考えられる．

各根が新規に吸収した N の体内移動を推定するため，N の他器官への流出量，吸収根における保持量および根への流入量をTable 4-3 のデータから算出した（Fig. 4-2）．N の流出量は，供与根によって吸収された N のうち，他の部位に移動したものとした（Tatsumi ら，1980）．根中での保持量は，供与根から吸収した N 量から他の部位への転流量を差し引いたものとした．根への N の流入量は，他の供与根から吸収された N のうち非供与根に移動したものとした．以上のような計算の結果，水中根は湿気中根よりも他器官への N の流出速度が大きかった．一方，吸収根における N の保持および他器官からの流入速度は，湿気中根より水中根で大幅に少な

Table 4-2. Respiration rate of tomato root segments developed in the solution or in the humid atmosphere. Measurement was carried out at the 7-leaf stage (n=8).

Root system status	Respiration rate	
	μmol O_2• root^{-1}•hr^{-1}	μmol O_2• mg^{-1}DW•hr^{-1}
Solution	23.6	0.45
Humid atmosphere	12.3	0.15
Significance[z]	***	***

[z] *** indicates significant differences at $P=0.001$.

Table 4-3. ^{15}N abundance (atom % excess) in various parts of the tomato plant 72 hrs after the feeding of ^{15}N-labelled potassium nitrate to the roots in the solution or in the wet atmosphere (n=9 to 12).

Root system status	Roots ^{15}N fed	
Solution	1.94±0.71[z] a[y]	0.44±0.269 b
Humid atmosphere+rockwool	0.49±0.226 c	1.00±0.63 a
Shoot	1.20±0.521 b	0.64±0.095 b
Significance[x]	**	*

[z] Standard deviation

[y] Values followed by the same letter within the same columns are not significantly different.

[x] *and ** indicates significant differences at $P=0.05$ and $P=0.01$, respectively.

Table 4-4. Distribution of ^{15}N in the tomato plant 72 hrs after the feeding of ^{15}N-labelled potassium nitrate (n=9 to 12).

	Amount of ^{15}N (μg • plant^{-1})		Distribution of ^{15}N (%)	
	Solution	Humid atmosphere	Solution	Humid atmosphere
Solution	6.1 b[z]	2.3 b	1.0	0.5
Humid atmosphere	19.7 a	17.0 a	3.1	4.1
Rockwool	27.0 a	15.4 ab	4.2	3.7
Shoot	588.5	382.1	91.7	91.7
Total	641.3	416.8	100	100

[z] Values followed by the same letter are not significantly different at $P=0.05$. Statistical analyses were conducted only within the roots.

Table 4-5. Average ^{15}N absorption rate of the roots in the solution or in the humid atmosphere. Data were calculated from the data in Table 4-4 (^{15}N absorption rate per root＝amount of ^{15}N in total plant／feeding period (72hrs)). Data are shown as the mean ± SD of 9 to 12 samples.

Root system status	Nitrogen absorption rate	
	per root ($\mu g \cdot root^{-1} \cdot hr^{-1}$)	per root DW ($\mu g \cdot mg^{-1}DW \cdot hr^{-1}$)
Solution	8.91±2.67	0.129±0.032
Humid atmosphere+rockwool	5.79±0.69	0.027±0.013
Significance[z]	NS	***

[z] NS and *** indicate non-significance and significance in difference at $P=0.001$, respectively.

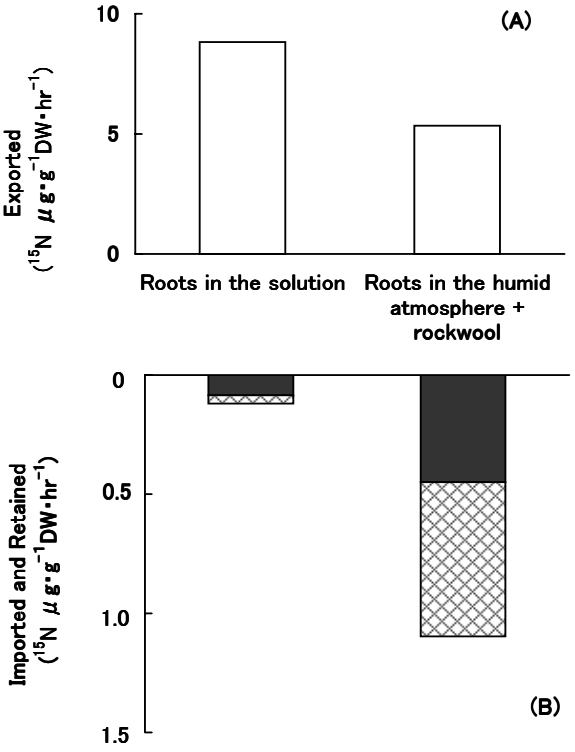


Fig. 4-2 Translocation of the absorbed nitrogen by the roots in the solution and in the humid atmosphere. (A), exported N (□); (B), imported N (■) and retained N (⊠). The amounts of "exported", "imported" and "retained" N in each root part were calculated from the data in Table 4. Exported N＝(amount of ^{15}N taken up by the fed roots)－(amount of ^{15}N remaining in the fed roots). Retained N＝amount of ^{15}N remaining in the fed roots. Imported N＝amount of ^{15}N not in the fed roots.

かった．すなわち，水中根では流出速度は流入速度の約250倍であったが，湿気中根では約8倍にすぎなかった．

d 考　察

水中根と湿気中根の ^{15}N 吸収と分配を比較するため，根域内の水中部および湿気部の境界部分にトマト苗を定植し，同一根系を二分したところ，湿気中根は水中根よりも成長が旺盛で，根の乾物重が大きくなった．さらに，湿気中根は水中根に比べて，乾物率，窒素含有率および窒素含有量が大きかった．Ⅱ章でみられたように，全根系を水中あるいは湿気中に形成させた場合，湿気中根は水中根よりも乾物重が大きくなり，湿気中根を有する植物体はS/R比の低下がみられる．したがって，本実験のように同一根系内においても，根は各々の根域環境に適応し，形態的特性の異なる根を形成すると考えられる．

一方，根の単位乾物重当たりの呼吸速度および ^{15}N 吸収速度は，湿気中根よりも水中根で大きかった．根の硝酸イオン吸収にはエネルギーを要し，その基質である葉からの光合成産物に依存している．本実験では，光や温度などの条件は植物体の成長にとって適当であったため，根の呼吸速度の大きな水中根では，硝酸イオン吸収に必要な十分なエネルギーが供給されたとみなされる．一方，湿気中根および培地中根の単位根重当たりの ^{15}N 吸収速度は，水中根の ^{15}N 吸収速度の約1／5であった．培地中の根は種子根軸の基部を主とした太い根からなり，その養水分吸収能はあまり大きくないと考えられる．そこで，仮に湿気中根供与区における ^{15}N 吸収のすべてが湿気中根によるものであったとみなしても，その ^{15}N 吸収速度は $0.0523\ \mu g \cdot mgDW^{-1} \cdot hr^{-1}$ であり，依然として水中根の40%程度である．一方，根の重量は湿気中根が水中根よりも大きかったことから，根の部位当たりでみると湿気中根と水中根はほぼ同等の ^{15}N 吸収量であった．

^{15}N 濃度はいずれの実験区においても ^{15}N 供与根で高い値を示し，つづいて地上部，非供与根となった．このことは，各部位の根は吸収したNの90%以上を地上部に転流する一方（Table 4-4），供与開始後72時間でも保持していることを示す．なお，非供与根における ^{15}N の存在は，他の部位の根が吸収した ^{15}N が地上部を経由して非供与根に転流すること（巽ら，1980）を示唆している．

湿気中根は自身が吸収したNの保持量が水中根よりも多く，水中根由来のNの流入量も多かった．一方，水中根は自身が吸収したNの大部分（99%）を他の部位に流出し，湿気中根由来のNの流入は少なかった．

植物器官の硝酸還元への寄与の割合は，種や生育段階，培地の硝酸イオン濃度，光，温度条件などによって異なる（Andrews，1986）．一般の圃場条件でみられる範囲の根域硝酸イオン濃度下で栽培したトマトでは，根から吸収された硝酸イオンのうち約10%が根で還元されてアミノ酸になり，残りの約90%の硝酸イオンは導管を経由して葉へ移行し，そこで還元同化された後，地上部で利用されると報告されている（Lorenz，1976）．さらに，根域の硝酸イオン濃度の増加に伴い，地上部の硝酸還元への寄与率は上昇する．本実験においても，水中根と湿気中根のいずれの部位から吸収された ^{15}N も，その多くが地上部へ蓄積していた．また，イネの新根は伸長に必要なNを，自身が吸収したNよりも地上部からの篩管流を通して再転流したアミノ酸に多く依存しているとされる（巽ら，1980）．さらに，地上部から地下部へ転流したNが，成長中の新根に再転流することも知られている（Okanoら，1983）．本実験において，水中根から湿気中根に多くの ^{15}N が転流していたこと，湿気中根が自ら吸収した窒素の多くを保持していたことから，湿気中根は自身の窒素吸収量は少ないが，水中根の吸収する窒素も利用して旺盛に成長していたと考えられる．

本実験では光合成産物の動きについて検討を行っていない．根系当たりの呼吸量は水中根で湿気中根よりも大きかったが，根の乾物重，乾物率および窒素濃度のいずれも湿気中根で水中根よりも大きかった．植物の成長過程で使われる光合成産物のうち，約25%の基質が呼吸に消費され，75%が生合成のために使われると推定されている（Amthor，2001）．したがって，湿気中根は，水中根と比べて呼吸速度は小さいものの，根量が大きいため，その成長および維持に多くの光合成同化産物を要すると推察される．

以上のことから，同一根系内で湿気中根および無通気下の水中根を併せもつ場合，両者は根系内で異なる性質を有していると考えられる．すなわち，水中根は単位乾物当たりの窒素吸収速度が大きく，養水分吸収機能の効率は高い．一方，湿気中根は，水中根と比べてより多くの光合成産物と吸収窒素を費やして根系を拡大し，単位乾物当たりの窒素吸収速度は小さいものの，その根量の大きさによって吸収に貢献していると推察される．根量が大きいことは必ずしも多収の必要条件とはならないが，耐寒性，耐塩性，耐倒伏性などの環境耐性や収穫物の品質などと根量の発達程度との間には密接な関係があることが報告されている（秋田，1996）．Ⅱ章において，トマトにおいても湿気中根を有する場合は，水中根を有するものと比較して高温や低温条件下において生育が優れることが確認されている．トマトの土耕栽培においても，少量の根に十分量の養水分を与えるよりも，細根や根毛の発達した大きな根系によって土壌中の希薄な養水分を獲得させる方が，天候に左右されにくい安定生産が可能であるという（村松，1991）．したがって，根域の様々なストレスによって単位根量当たりの活性が低下した場合に，湿気中根のような大きな根系を有することによって根の機能を維持できる可能性がある．さらに，湿気中根の旺盛な成長は根端における成長調節物質の生成量を増加させると考えられる．根の発達程度とサイトカイニンなどの生成量との関係や，根が受ける環境ストレスの大きさとホルモン生成量との関係などについては，今後の検討課題である．

2 根系内の湿気部と水中部の比率がトマトの生育及び収量に及ぼす影響

a 緒 言

Ⅱ章およびⅢ章でみられたように，水中根を形成する湛液水耕においては，根系への酸素供給が栽培管理上重要である．コストをかけない酸素供給の手段としては，生育に伴いベッド内の液深を低下させ，根を空気中に露出させる方法がある（佐々木，1996）．根の呼吸速度は湿気中と水中で大きな差異はないと考えられる（津野ら，1987）．しかし，培養液中の溶存酸素濃度が低下した場合や，根の繁茂に比べて培養液の流動が少ない場合，水中根の酸素吸収速度は低下する．一方，酸素分圧のより高い湿気中では，常に十分量の酸素が供給されるため，根域の酸素欠乏によって根の呼吸が阻害される可能性はない．したがって，培養液中の水中根に酸素欠乏ストレスがかかった場合，根系内の湿気中根の存在は酸素吸収に寄与すると考えられる．

前節において，同一根系内に湿気中根および水中根が併存する場合，湿気中根は水中根に比べて単位根重当たりの根の呼吸速度および ^{15}N 吸収速度が小さく，植物体は水中根から吸収する窒素に大きく依存していると推察した．したがって，根系内の湿気中根が，養水分吸収に寄与する割合は小さいといえる．しかし，Ⅱ章でみられたような不適温度条件における機能の維持など，根域におけるストレスに対する適応性の大きさによって，根系全体の機能を安定化する可能性がある．

このような観点から開発された方式には，愛知型折衷方式（山下ら，1995），NK毛管水耕（丸山ら，1997），および保水シート耕（坂本ら，1998；岡野ら，1999）な

どがある．これらの方式では，水中根と湿気中根の比率を適当に設定し，数種類の野菜を周年的に生産できることが確認されているが，根系内の両者の比率とその生理的役割についての詳細な検討はほとんどなされていない．そこで本節では，根系内における水中根と湿気中根の役割を明らかにするため，実用規模の保水シート耕方式のトマト一段採り栽培において，根系内の湿気中根と水中根の比率を変えることによって，植物体の生育，果実収量および根の呼吸活性がどのように変化するかを調査した．

b　材料および方法

1）トマトの栽培方法

トマト（*Lycopersicon esculentum* Mill.）‘桃太郎’の種子を，1999 年 3 月 16 日にロックウール細粒綿を詰めた 128 穴セルトレイに一穴おきに千鳥状に播種した．潅水は子葉展開時までは水道水を適宜，子葉展開後は 1／4 濃度の大塚 A 処方培養液（EC 0.75 dS•m^{-1}）を底面給液法により 1 日 1 回与えた．播種後 22 日目の 4 月 7 日に，本葉 4 葉展開期の若苗を，ガラス温室内に設置した保水シート耕方式（岡野ら，1999）のコンテナ養液栽培装置（64×39×13cm）に定植した．

定植後の培養液管理は，1／2 濃度の大塚 A 処方を用いて行った．地上部は 1 株ずつ振り分け誘引し，5 月 7 日に第 1 果房上に 2 葉残して主枝を摘心し，腋芽はすべて除去して一段採り栽培とした．5 月 1 日～7 日に第 1 花房上の第 3 花が開花した時点で，着果促進剤（トマトトーン 100 倍液）を散布した．

2）栽培装置および処理区

本研究で用いた保水シート耕方式の養液栽培装置の基本構造をFig. 4-3 に示す．プラスチックコンテナの中央部に定植台を設け，その上に厚さ 2mm の不織布（ジャムガード 7210S，東洋紡）と防根透水シート（BKS0812，東洋紡）を敷いた．給液方法は，定植から活着までの数日間は手潅水で，以後はコンテナ内に設置した水位センサー（61F 型，オムロン）でコンテナ内の水位が一定範囲内に保たれるよう，潅水チューブ（エバーフロー散水用 A，三井石油化学）で上部から行った．余剰液はコンテナ側面のオーバーフロー穴より排出した．コンテナは 30mm 厚の発泡スチロール板で覆い，培養液の水温上昇と蒸発を防いだ．

試験区として，コンテナ底面積に対する定植台の面積比率（湿気部比率）を，定植台の幅を変えることによってそれぞれ 0%，25%，50%，75%，100%とし，湿気中根と水中根の比率を変えた 5 区を設けた（Fig. 4-4）．以後，これらの区を 0%区，25%区，50%区，75%区，100%区と呼ぶ．なお，0%区は発泡スチロール板を水面に浮かべる形で設置し，根の全てが培養液中に伸長した．25～75%区では株元付近の根が保水シート上に，根系の先端部が培養液中に伸長した．また，100%区の根は全て保水シート上に伸長した．以後，保水シート上に伸長した根を湿気中根，培養液中に伸長した根を水中根とみなす．根の乾物総重に占める湿気中根の重量比率は，開花期には 25，50，75%区でそれぞれ 67，87，87%，また収穫期にはそれぞれ 87，85，91%となった．生育期間中の気温は 11.6℃～37.2℃，培養液温は 14.4℃～28.4℃，保水シート部温度は 14.2℃～26.2℃で推移した．ま

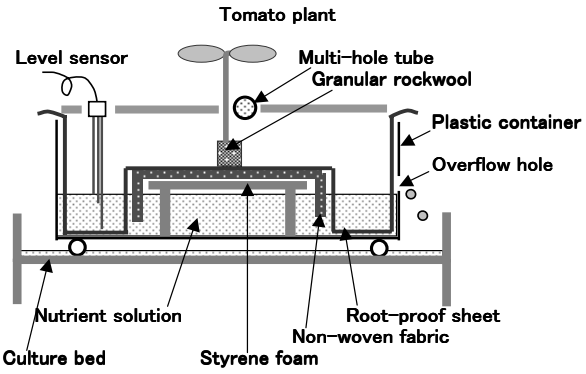


Fig. 4-3 Wet-sheet culture (WSC) system for the cultivation of single-truss tomato.

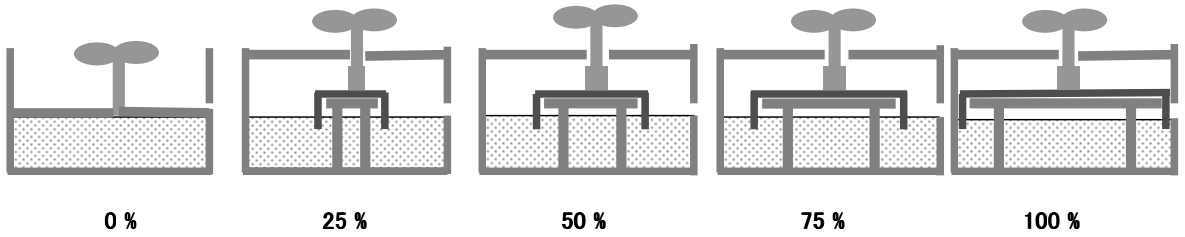


Fig. 4-4 Schematic diagrams showing the ratio of atmosphere/solution spaces in the root zone. 0% plot: whole roots are submerged in the nutrient solution, 100% plot: whole roots developed on the wet sheet and exposed to the atmosphere.

た，培養液中の溶存酸素濃度は1.9～3.3ppmの範囲であった．

3）生育および生理活性の調査

生育調査は，定植後7日毎に茎長および葉数について行った．培養液中の溶存酸素濃度の測定は，0%区について4月12日と5月1日に携帯用DOメーター（A-801，飯島電子工業）を用いて行った．

開花初期の4月27～28日（定植後19～20日目）に各区8個体採取し，地上部と根に切りはなしたのち，葉面積を面積計（AAC－400，林電工）を用いて測定した．また，切断根について部位別の呼吸活性と乾物重を測定した．根の呼吸活性の測定はO_2アップテスター（5B型，TAITEC）を用いた（岡野ら，1996）．測定する根は，水中根と湿気中根に分離し，両者とも茎に近い根の基部寄りから約6cm毎に切断し，末端の余剰部は先端部位に加えた．

果実肥大期の5月31日に，携帯用光合成・蒸散測定装置（LI-6400，LI-COR）を用いて最上位葉の圃場光合成速度を測定した．測定条件は，葉温25℃，通気速度500 μmol・sec^{-1}，光合成有効放射束密度（PPFD）1000 μmol・m^{-2}・sec^{-1}，相対湿度約48%，CO_2濃度約370ppmとした．

4）果実調査

6月8日から14日にかけて表面全体が赤色に着色した果実を収穫し，全果実について新鮮重と障害果の発生状況を調査した．また，大きさの揃った果実15個体について，おろし金ですりおろした後にガーゼでろ過し，屈折計（N－1，アタゴ）により糖度（Brix値）を，滴定法（西条，1997）によりクエン酸含量を測定した．果実中の無機成分含量は，縮分した果実片をビーカーに入れ，80℃で48時間乾燥，硝酸分解後（小山，1997），プラズマ発光分光分析装置（SPS7700，セイコーインスツルメンツ）により測定した（Spiersら，1983）．

c　結　　果

1）植物体の成長

草丈は，定植後20日目までは0%区で他区よりやや大きかったが，以降は全区ともほぼ等しくなった．葉の展開速度および第1花房の開花時期について，処理区間差は認められなかった（データ省略）．一方，開花期以降，0%区において葉の上偏成長がみられた．

開花期の葉面積は25%～75%区で大きく，0%区と100%区では有意に小さかった（Table 4-6）．また，収穫期の葉面積は，75%区までは湿気部比率の増大に伴って増加したが，100%区では25%～50%区と同等に小さかった．

地上部乾物重は開花期では処理区間で大差なかったが，収穫期では湿気中根を発生させたすべての区で0%区より大きかった．しかし，湿気中根のみの100%区では，葉および茎の乾物重が75%区より小さくなる傾向がみられた．根の乾物重は開花期，収穫期ともに湿気部比率の大きい区で増加する傾向であった．地上部と根の乾物重比（S/R比）は，湿気部比率が大きいほど小さく，その傾向は開花期で顕著であった．

Table 4-6. Effects of atmosphere/solution space ratios in the root-zone on the growth of single-truss tomato in Wet-sheet culture.

Growth stage	Percentage of atmosphere space	Leaf area (cm^2•$plant^{-1}$)	Dry weight (g•$plant^{-1}$)			S/R[z]
			Leaf	Stem	Root	
Flowering[x]	0%	917 b[y]	3.7 a	1.7 a	0.7 c	8.0
	25%	1373 a	4.4 a	2.0 a	1.4 b	4.5
	50%	1188 a	4.2 a	1.7 a	1.3 b	4.6
	75%	1207 a	4.3 a	1.7 a	1.8 a	3.4
	100%	912 b	3.7 a	1.4 a	1.8 a	2.9
Harvest[w]	0%	1658 c	10.0 c	7.9 b	7.3 c	2.5
	25%	2928 b	14.8 b	9.7 a	10.8 b	2.3
	50%	3183 ab	18.7 a	9.5 a	12.2 b	2.3
	75%	3674 a	20.7 a	10.3 a	12.9 a	2.4
	100%	3128 b	18.9 a	8.9 ab	14.3 a	1.9

[z] Shoot dry weight/root dry weight.
[y] Different letters within the same column indicate significant differences at $P = 0.05$.
[x] Mesurements were carried out on 27 April. Values are the mean of 8 repetitions.
[w] Mesurements were carried out on 15 June. Values are the mean of 16 repetitions.

2）果実収量および品質

果房当りの着果数は，100%区で 4.4 個と 0～75%区の約 4 個に比べてやや多かった（データ省略）．収量は，50%区までは湿気部比率の増大に伴って増加したが，50%以上の処理区間では明確な差は認められなかった（Fig. 4-5）．また，一果重も収量と同様の傾向であった．

果実の乾物率は，湿気部比率の小さい 0%区や 25%区で高く，50%区以上の区では低かった．同様に，糖度は 0%区で 6.8 と高く，25%区で 5.9，50%区以上の区では 5.1～5.4 と低かった（Table 4-7）．クエン酸含量は 50%区が他の区に比べてやや低い傾向であった．

果実の新鮮重 100g 当たりのカリウム，リン，カルシウム含有量は，いずれも処理区間で差が認められなかった（Fig. 4-6）．一方，1 果当たりの含有量は 75%区までは湿気部比率が高まるにつれて増加したが，100%区では減少した．

障害果割合は，50%区，75%区および 100%区などの比較的湿気部比率の高い区では 3～11%と低かったが，0%区，25%区では 15～17%と若干高かった（データ省略）．障害果の種類として，窓あき果，チャック果，尻腐れ果がみられたが，湿気部比率と各障害果発生との関係は明らかではなかった．

3）葉の光合成速度と根の呼吸活性

果実肥大期の最上位葉の光合成速度は，湿気部比率 25%以上の区でいずれも 25～30 μ molCO$_2$•m^{-2}•sec^{-1}と大差なかった（Table 4-8）．しかし，0%区の光合成速度は，他の区の 6 割程度と低かった．

開花期の根の呼吸速度は，いずれの区も茎の基部に近い齢の進んだ部位で小さく，根系の先端部の若い部位ほど大きい傾向であった（Fig. 4-7）．呼吸速度を部位別に比較すると，最も基部側は処理区間に差はなかったが，根系中央から先端にかけての根の呼吸速度は，湿気部比率の高い区で大きかった．また，100%区における呼吸速度は 0%区と同程度に低かった．

部位別の根の呼吸速度から，湿気中根と水中根の呼吸量を計算した結果をFig. 4-8 に示した．根系全体の呼吸量は 75%区で最も大きく，0%区で最も小さかった．

d 考　察

1）水中根のみの根系における問題点

根系全体が培養液中に浸漬され，水中根のみを持つ 0%区では，各部位の呼吸速度が小さく（Fig. 4-7），その結果として，根系全体の呼吸量が小さかった（Fig. 4-8）．Ⅱ章における実験では，3.6～5.3ppm の溶存酸素濃度条件下で栽培したトマトの水中根は，定植後 8 日以内で根の伸長が阻害され，16 日以内で根の内部で破生細胞間隙が観察された.本実験では 1.9～3.3ppm という低酸素濃度条件下に約 2 ヶ月間おかれていたことから，同様に根の成長および正常の代謝が阻害され，養水分吸収能が低下していたと考えられる．また，0%区で見られた果実の乾物率及び糖度の増加は，根に対する水・高塩類ストレスの付与によって起こる現象（EHRET ら，1986；ADAMS，1991；SAKAMOTO ら，1999）と一致している．さらに，0%区においても光合成速度が低下し（Table 4-8），葉の上偏成長が認められた．嫌気的条件下では，サイトカイニン合成の減少およびエチレンやアブシジン酸の生成などのホルモン信号により，葉の気孔の閉鎖や上偏成長が起こる（BRADFORD ら，1981）．したがって，

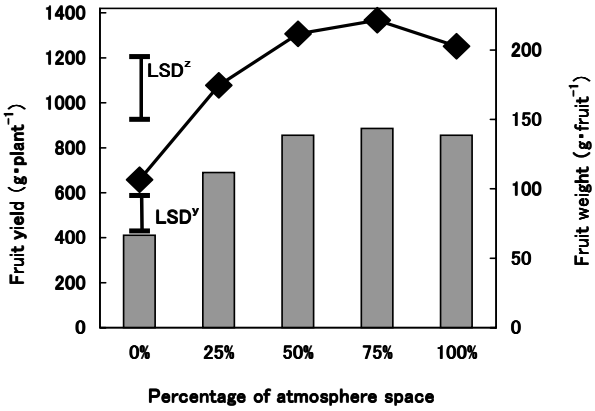


Fig. 4-5 Effects of atmosphere/solution space ratios in the root-zone on fruit yield and weight of single-truss tomato. ■, fruit yield; ◆, fruit weight. Vertical bars represent LSD at $P = 0.05$. [z]LSD on fruit weight. [y]LSD on fruit yield.

Table 4-7. Effects of atmosphere/solution space ratios in the root-zone on fruit quality of single-truss tomato in Wet-sheet culture.

Percentage of atmosphere space	Dry matter percent (%)	Soluble solids content (Brix %)	Citrate content (mg•100 ml^{-1})
0%	7.1[z] a[y]	6.8[x] a	574[x] a
25%	6.0 b	5.9 b	587 a
50%	5.1 c	5.1 d	481 b
75%	5.1 c	5.4 c	528 ab
100%	5.3 c	5.4 c	528 ab

[z] Values are the mean of 15 to 19 fruits.
[y] Different letters within the same column indicate significant differences at $P = 0.05$.
[x] Values are the mean of 5 to 8 fruits.

酸素欠乏下におかれた0%区の根では，呼吸速度の低下に続いて水透過性が低下し，次いで吸水量の減少およびホルモン信号によって気孔が閉鎖し，光合成が阻害されたものと推察される．このように，根の生理活性の低下と，それに起因する養水分吸収能と光合成速度の低下の悪循環によって，結果として果実収量の低下（Fig. 4-5）と果実の無機成分蓄積量の減少（Fig. 4-6）に至ったも

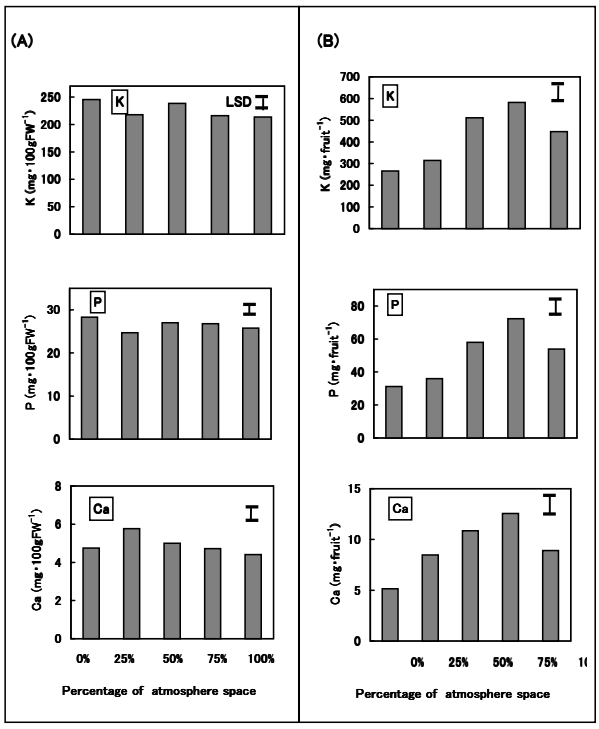


Fig. 4-6 Effects of atmosphere/solution space ratios in the root-zone on mineral contents of tomato fruit. A, fresh weight basis; B, whole fruit basis. Vertical bars represent LSD at $P=0.05$ (n=21).

Table 4-8. Effects of atmosphere/solution space ratios in the root-zone on photosynthesis.[z]

Percentage of atmosphere space	Photosynthesis (μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$)
0%	19.3[y] b[x]
25%	27.4 a
50%	29.1 a
75%	27.7 a
100%	28.6 a

[z] Measurements were conducted on the uppermost leaves during fruit development.
[y] Values are the mean of 12 leaves.
[x] Different letters within the same column indicate significant differences at $P=0.05$.

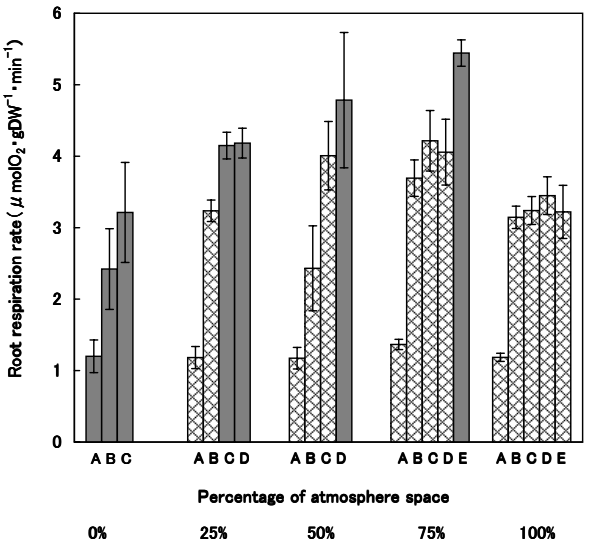


Fig. 4-7 Effects of atmosphere/solution space ratios in the root-zone on respiratory rate of tomato root segments. ⊠, roots in the atmosphere space; ■, roots in the solution space. Measurement was carried out at flowering stage. Roots were divided in 6cm intervals from the basal part of stem. A, 0-6cm; B, 6-12cm; C, 12-18cm; D, 18-24cm; E, 24cm-. Values are the mean of 3 to 5 measurements ± SD.

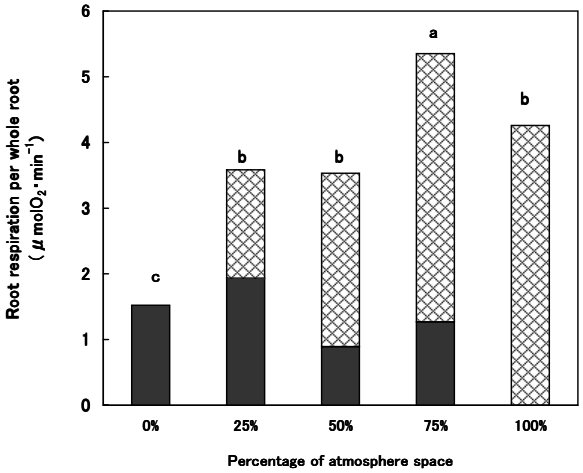


Fig. 4-8 Effects of atmosphere/solution space ratios in the root-zone on respiration of whole root. ⊠, roots in the atmosphere spaces ; ■, roots in the solution spaces. Measurement was carried out at the flowering stage. Values are the mean of 3 to 5 measurements. Different letters represent significant differences at $P=0.05$.

のと考えられる．

2）湿気中根のみの根系における問題点

根系全体が湿気中におかれていた100%区においては，根量が最も大きかったにもかかわらず，根の呼吸量が75%区より小さかった（Table 4-6，Fig. 4-8）．また，果実の無機成分蓄積量も50%区と75%区に比較して少なかった（Fig. 4-6）．保水シート上の湿気中根は，1日数回の給液時以外は，不織布に保持される養水分のみに依存している．山下ら（1995）は，本実験と同じ不織布を培地としてトマトの養液栽培を行い，不織布を薄くすると保水力が低下し，トマトの地上部重が小さくなると報告している．また，葉の乾物重に有意差がなかったが，葉面積は50%区と75%区に比べて100%区で小さくなった．水ストレスを受けた植物体では，根の成長が促進される（SPONCHIADOら，1989）とともに，葉においては，乾物重よりも葉面積の増加が顕著に抑制される（MICHELENAら，1982；荒木ら，1985）ことが知られている．本実験においては，各区の水ストレス強度の計測は行わなかったが，100%区では培地の保水力が養水分供給に対する制限要因となり，ある程度の水ストレスがかかっていたと考えられる．

3）湿気中根と水中根の適正比率とその生理的意義

本報告では，根全体に占める湿気中根の比率がトマトの生育に与える影響を明らかにしようとした．葉の乾物重と葉面積は，開花期では25～75%の処理区間に差はなかったが，収穫期には50%区と75%区で25%区に比べて大きくなった（Table 4-6）．また，一果重と収量においても，50%区と75%区で25%区に比べて大きかった（Fig. 4-5）．さらに，果実の乾物率および無機元素の蓄積量についても，同様の傾向であった（Table 4-7，Fig. 4-6）．根系全体の呼吸量は75%区で最大となり，25%区と50%区の間では差がみられなかった（Fig. 4-8）．また根系の最先端部分の呼吸速度は，0%区および100%区と比べて，25～75%区で高かった（Fig. 4-7）．一方，光合成速度は湿気部比率25%以上の区間に差はみられなかったが（Table 4-8），S/R比は湿気部比率が大きいほど小さかった（Table 4-6）．以上の結果から，トマトの生育や生理活性からみた適正な湿気部比率は50%～75%の間にあると推察される．

水中根と湿気中根から構成される根系は，根の呼吸速度が大きく，養水分の吸収が促進されることにより，地上部の成長が旺盛となり，果実肥大と内容成分の蓄積がすすむと考えられる．水中根のみの場合は，低溶存酸素濃度による根の呼吸抑制と伸長阻害のため，酸素と養水分の吸収において不利である．一方，湿気中根のみの場合は，酸素吸収においては有利であるが，水ストレスのため養水分吸収が制限される場合がある．

このような根の特性から，ひとつの根系中に水中根と湿気中根をバランスよく配置することで，特別な根域環境の制御を行わなくとも，酸素欠乏や水ストレスの問題を回避できるものと考えられる．

V　総合考察

本研究では，養液栽培におけるトマトの根の環境応答を解析し，安定的な生産を行うための技術開発に資することを目的とした．湿気中と水中という異なる環境において形成される根をとりあげ，形態および機能の面から両者の特徴を明らかにした．さらに，湿気中根が有するとされる環境適応性（山崎，1986）について検討した．また，本研究で得られた根域環境と根の形態および生理機能における応答から，根域環境がトマト植物体に影響する作用過程について考察した（Fig. 5-1）．

1　湿気中根および水中根の基本的特徴からみた根系拡大の意義

保水シート耕で形成される湿気中根と湛液水耕で形成される水中根について，根の長さ，表面積，直径，およびフラクタル次元を用いた画像解析による定量化と，内部組織の顕微鏡観察により，養液栽培方式の根域環境における差異に由来して形成される根の基本的な形態の特徴を明らかにした．一方，呼吸速度，出液速度およびオンライン計測を用いた養水分吸収速度の計測を行い，これらを指標として両者の根の機能について評価した．

保水シート耕における養水分供給量は，湛液水耕における潤沢な供給よりも少ない．また，湿気中根は地上部成長量に対して根量が相対的に大きく，内部組織の肥大およびリグニン蓄積などの耐乾性に富んだ形態を有しており，根の分枝および根毛が多かった（Fig. 5-1）．湿気中根はこのような適応的な形態反応の結果，単位根重当たりの呼吸および養水分吸収速度は小さいものの，根系全体としての機能は水中根と同等に大きかった．一方，湿気中根における根毛の発生増加の原因として，水中に比べて少ない養水分供給や空気への露出などが推察された．湿気中根における根毛の養水分および酸素の吸収能の大きさは不明であるが，表面積の拡大を通してそれらの機能の発揮に役立っていると考えられた．湿気中根における根毛発生の機構とその機能的意義については，今

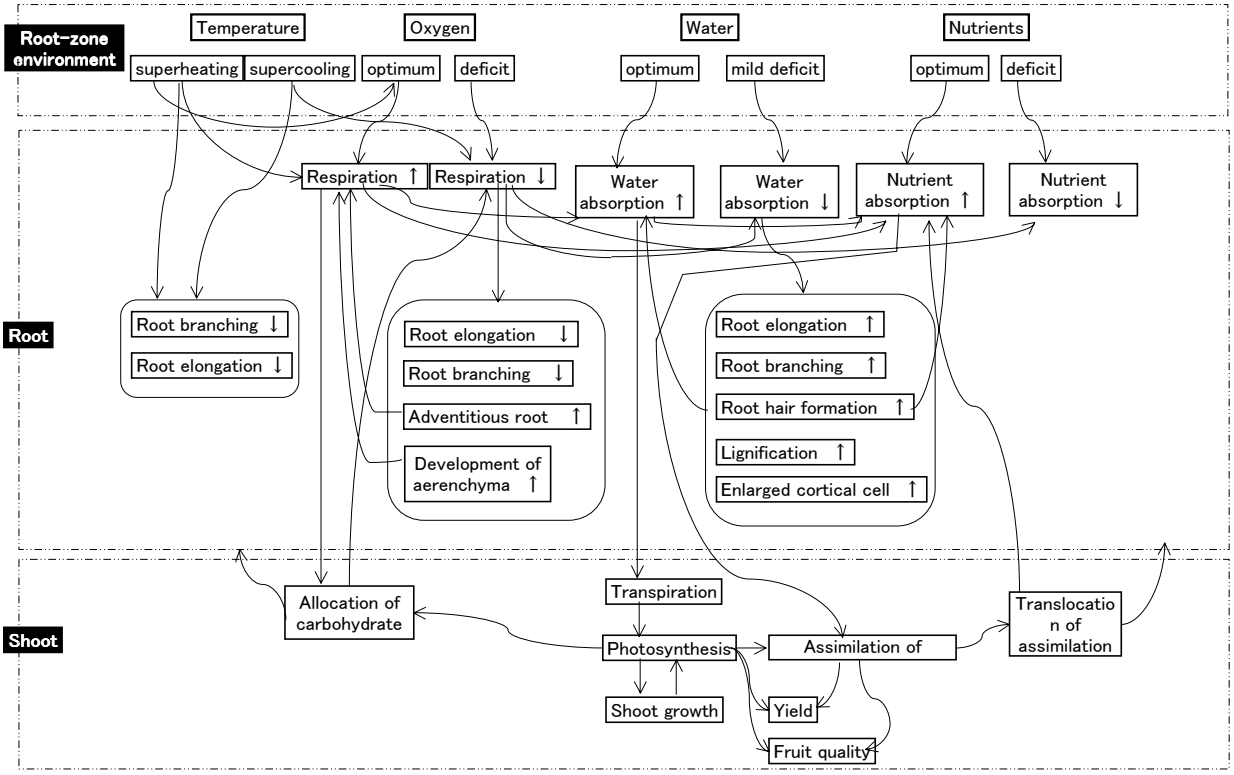


Fig. 5-1 Whole-plant physiological responses to environmental stress.

後解明すべき課題である．

一方，湛液水耕において養水分は十分量供給され，根に対するストレスが小さかった．水中根は湿気中根と比較して，高次分枝および根毛が少なく，根軸の直径は小さいなどの省資源的な形態をもち，単位根重当たりの呼吸および養水分吸収速度が大きかった（Fig. 5-1）．したがって，養水分・温度・酸素などの条件が好適に制御された環境の下では，水中根は小さな根系で地上部を支えることができると考えられた．

これらの結果から，従来経験的にいわれていた，「水中根に比べて湿気中根は，根の成長および根毛発生が促進され，大きな根系となること」を定量的に示した．さらに，「湿気中根の養水分吸収能が水中根よりも大きいこと」は単位根重当たりでは明らかに誤りであり，湿気中根では根量の大きさによってその機能が補償された結果，両者の根はほぼ同等となることを明らかにした．

このような湿気中根と水中根の根系形態の違いは，それぞれ土耕栽培と養液栽培に置き換えて考えることができる．土耕栽培の根域環境は，一般に養液栽培よりも根にとって劣悪であり，必要な養水分や酸素を獲得するためには根系の拡大が重要である．これは，少ない養水分供給下で形成される湿気中根が大きな根系を有することに相当する．一方，養液栽培では根にとって良好な根圏環境が作られ，必要な養水分や酸素が供給されるため，根への乾物分配を減少させても茎葉部の生育を維持することができる．これは，十分量の養水分供給を受けた水中根における小さな根系の形成に相当する．景山ら（1988）は，土耕栽培と養液栽培におけるトマトの根の形態を比較した結果，養液栽培では土耕栽培と比較して根は細長くなり，側根が少ないため根端数が少なく，一次側根の頂端分裂組織の細胞数は多いことを明らかにした．このような形態的な差異は，土耕栽培に比べて養液栽培の根の方が，茎葉部からの乾物分配が少なくてすむ省資源的なものであることを示唆している．根が収穫対象にならない作物の場合は，根の成長・維持のためのエネルギー消費を必要最小限とすることが収量性向上につながると考えられる．したがって，このような小さな根系は地上部と地下部の環境が厳密に制御された条件における理想的根系とみなせる．

2 湿気中根および水中根のストレス適応性

Ⅱ章では養液栽培において問題となりやすい，酸素および温度ストレスに対する湿気中根および水中根の反応について検討した．

まず，根域の酸素濃度に対する両タイプの根の反応について検討した．本研究で用いた実験系では，養液栽培

方式の比較を行う必要から，養水分および酸素の条件を揃えて水ストレスと低酸素ストレスを切り離して検討することはできなかった．しかし，低酸素ストレスを受けていないと考えられる湿気中根と，通気湛液水耕の水中根における形態的差異は，水ストレスの有無と空気への露出によるものと考えられた．一方，水ストレスを受けていないと考えられる水中根において，湛液水耕の通気の有無による形態的差異は，低酸素ストレスによるものと考えられた．

通気の有無による水中根の形態的・生理的反応の違いは顕著であった．低酸素条件下で形成される水中根は，乾物重および乾物率が小さく，中心柱内の柔組織に細胞間隙が観察され，短い不定根および側根からなる根系となった（Fig. 5-1）．特に低酸素条件における細胞間隙の発生は他作物における従来の報告（Justin ら，1987）と一致しており，トマトにおける発生部位を特定できた．また，低酸素条件下で側根伸長が抑制されることは知られていたが，本実験では側根毎および根系全体の形態変化を定量的に把握できた．これらの形態的変化は，低酸素条件に対する適応的応答と考えられ，特に不定根と細胞間隙の発生は低酸素ストレスを軽減させ，呼吸の回復に有効であると推察される（Fig. 5-1）．

次に，温度に対する湿気中根および水中根の機能および形態の反応について検討した．初めに，17～45℃の範囲の半日～1 日間における比較的短期間の根域温度の違いが，根の養水分吸収に及ぼす影響について調査した．17～33℃の温度処理は，その温度幅および遭遇時間が根系の養水分吸収機能を阻害するほど大きな温度ストレスではなかった．しかし，45℃の高根温により，水中根は湿気中根よりも養水分吸収速度の低下が大きかった．根域の高温は酸素の培養液への溶存量を減少させるとともに，根の吸水に対する呼吸効率を低下させたことから，低酸素ストレスと同様の作用をもたらすと考えられる（Fig. 5-1）．一方，根域の低温は呼吸の低下を通じて根のエネルギー生産を抑制し，養水分吸収を阻害すると考えられた．このように，根域温度の違いは根の呼吸に直接的な影響を及ぼし，そのエネルギーに依存した養水分吸収を左右する．植物の呼吸は温度変化に対して数日間のうちに順応する（Amthor，2001）．これは，短時間（秒から時間単位）の温度変化に対する呼吸の反応性は大きいが，長期間（日単位）の変化に対しては呼吸の変化が小さいことを意味する．本研究では扱わなかったが，今後の課題として，不適温度への断続的な遭遇に対する根の呼吸や養水分吸収における反応について，環境に対する順化の面から検討する必要がある．なお，根域温度にかかわらず，湿気中根は水中根よりも単位根重当たりの吸水速度が明らかに小さいことが示された．一方，窒素吸収速度においては，17～33℃までの処理では湿気中根と水中根の間に有意な差はみられなかったが，45℃処理では湿気中根が水中根よりも大きかった．したがって，従来言われていた（山崎，1986），「湿気中根は水中根に比べて養水分吸収能に優れる」，という考え方は，45℃という高温以外の適温域においては当てはまらないことが明らかとなった．ただし，これは根の単位重量当たりでみた場合であり，根系当たりでは湿気中根と水中根の養水分吸収速度に差はみられないことが示された．一方，半日程度の短時間の処理によっても，「湿気中根は水中根に比べて温度耐性に優れる」ということが示された．

一方，処理期間によって根域温度の影響が増大すると考えられたため，実際の栽培条件での生育時期の差異を模し，6～12 日間の長期的な温度ストレスに対する反応を湿気中根および水中根において比較した．地上部および根の成長は，15℃，25℃および 35℃の各温度条件下において，湿気中根を有する保水シート耕で水中根を有する湛液水耕よりも旺盛であった．根系当たりの出液速度は根の成長量の大きな区ほど大きく，同じ温度で比較すると常に湿気中根で水中根よりも大きかった．一方，根乾物重当たりの呼吸速度は常に水中根で湿気中根よりも大きかった．根系形態は適温と考えられる 25℃では両方式で差はなかったが，不適温度と考えられる 15℃および 35℃では保水シート耕において湛液水耕よりも側根長および根投影面積が増大した．湛液水耕における酸素条件は十分満たされていたと考えられることから，高温および低温ストレスは，酸素条件および呼吸に対する影響以外に，直接的に根の分枝の発生および伸長を抑制すると考えられた（Fig. 5-1）．これらの結果から，湿気中根は水中根に比べて温度適応性に優れるという山崎（1986）の観察が根の成長速度と形態の点から確認された．根の機能の点では，単位根重当たりの出液速度および呼吸速度において湿気中根の温度適応性はみられず，呼吸経路や養水分吸収におけるさらなる解析を要すると考えられた．以上のことから，湿気中根が根系全体として不適温度条件に適応しうる原因として，根系の拡大・発達と生理活性を高く維持できるためと考えられた．

以上のことから，温度環境の影響はその継続期間によって大きく異なり，短期的には根の呼吸や養水分吸収に直接的な影響を与え，長期的には根の成長量の変化を通した間接的な影響が大きいと考えられた．宇田川（1991）

も，高根域温度は短期的にイチゴ根の呼吸および吸水作用を促進するが，長期的には基質の不足によって根の成長を抑制すると報告している．根域温度がトマトの根の機能に及ぼす影響に関する研究報告は多い（Aliら，1996；Athanasiosら，1983；Bugbeeら，1984）．しかし，温度遭遇時間による根の活性と成長に対する影響を区別して解析したものは少ないため，さらなる検討が必要であろう．

以上の知見から，養液栽培における根域環境の制御幅は方式により異なると考えられる．水中根を形成する湛液水耕においては，1）十分な酸素供給を行うこと，2）養水分供給は通常の方法で十分であること，3）培養液の温度を好適範囲に厳密に維持すること，などが重要である．一方，湿気中根を形成する保水シート耕においては，1）特別な酸素供給装置は不要であること，2）十分な養水分供給を行うこと，3）水中根に比べて好適温度幅が広いため，あまり厳密に管理する必要はないこと，などが明らかになった．したがって，保水シート耕では，湛液水耕に比べて根域への酸素付加，冷却や加温のための装置および運転経費が低減できると考えられた．

3 根におけるストレス診断手法

養液栽培における根の評価法，特にストレスの診断手法は，根系の各パラメータの反応性を考慮して開発する必要がある．植物体は環境の変化に対し，遺伝子，細胞，組織および個体レベルで種々の応答機構が働く．本研究では，栽培中の簡易診断を想定し，組織および個体レベルにおける反応に着目した．

湿気中根のおかれる環境とその形態変化から水ストレスの診断法が考えられる．すなわち，地上部と根の乾物重比の低下，根内部組織の肥大およびリグニン化などの現象は水ストレスの存在を示すと考えられる．しかし，これらはいずれも根の長期的な適応の結果と考えられるため，リアルタイムの診断は困難である．

水中根における低酸素ストレス反応には，根の形態パラメータ間で遅速がみられた．したがって，根の低酸素ストレスの有無を診断する場合，反応の速いパラメータである破生通気間隙の発生，乾物重，側根の発生数および長さ，平均直径などの測定が適していると考えられた．逆に，総根長および総表面積などのパラメータは低酸素ストレスに対する反応が遅く，その診断には有効でない．

根の低温あるいは高温ストレスに対する生理活性の簡易評価法として，呼吸速度よりも出液速度が適している．しかし，前述のように，根の反応は順化を伴うことから，その診断は経時的に行う必要があり，養水分吸収の推移を追跡調査することが望ましい．また，根系形態の評価指標としては，根の乾物重，根長，表面積，高次分枝の発生，量的形質を加味したフラクタル次元などが適していると考えられた．

なお，本研究では各ストレスの強度については詳しい解析を行わなかった．ストレスの強度は，植物根に対する不適環境の程度のみでなく，その遭遇期間や頻度によって規定される．ストレス診断手法の確立のため，特にストレス強度と根の各パラメータにおける反応の遅速との関係は今後検討すべき課題である．

4 培養液流動の意義

湛液水耕では酸素欠乏による根の機能低下が生じやすいため，培養液中の溶存酸素濃度を高く維持することが管理の要点となる．従来から，酸素を根の表面に供給するために培養液流動が有効であるとされている．しかし，その効果の定量的な把握はなされていなかった．そこで，培養液の攪拌が根の呼吸および養水分吸収に及ぼす影響を調べ，培養液流動が成長に及ぼす効果を実際の栽培に近い条件下で実験した．その結果，培養液の攪拌速度の増加は，液中の溶存酸素濃度を増加させるが，溶存酸素濃度の推移に関わらず根の呼吸および養水分吸収を促進することが示された．また，培養液流動は地上部および地下部の成長量を増加させた．これらの結果から，培養液の流動速度の増加は，液面からの酸素溶解速度を増加させ，根の呼吸を促進する効果に加え，根表面近傍におけるイオンの移動速度を低下させる「根面境界層抵抗」を減少させ，養水分吸収を促進する可能性があると考えられた．

土耕栽培における根の周囲の養分移動に関するモデルが Barber（1984）や Nyeら（1977）によって開発され，様々な異なる条件下で適用できることが確認されている．根の養分吸収を好適に維持するための必要条件として，根周囲の土壌溶液組成のバランス（強度因子），吸収量に見合う養分量の存在（容量因子），および根の周囲への養分輸送（速度因子）の3点が挙げられる．本結果から養液栽培においても，培養液濃度という容量因子が満たされない場合でも，培養液の流動という速度因子を大きくすることによって，根の養分吸収速度が維持されると考えられた．本研究では，培養液の流動と根の呼吸および養水分吸収の関係を定量化することができたが，根表面近傍の境界層抵抗の重要性を示唆したにすぎない．したがって，根表面の養液におけるミクロな分子

拡散とそれらの根による吸収の実態について，さらなる解析が必要である．

伊藤（2000）は，土耕栽培における Barber（1984）のモデルを用いた解析によって，根圏の養分濃度・組成を好適範囲に保つことと，根圏外から根圏内へ追肥養分を輸送させることを両立するには，マスフローによる供給を主体とする必要があると結論づけた．このことから，土耕栽培においてはマスフローで養分供給を行う養液土耕栽培（灌水同時施肥栽培：肥料成分を水溶液として施用する栽培方法）によって土壌根圏の養分環境および作物の養分吸収を好適に維持できるとしている．このように根表面近傍におけるイオンの動態の解析は，土耕栽培における重要性が再認識されている．

5　湿気中根と水中根の併存効果

Ⅳ章では，養液栽培における根域ストレス対策として，水中根と湿気中根を併せもつ根系を形成する方式を検証した．前述のような根系全体の反応と同様，同一根系内においても，水中根と湿気中根はそれぞれ異なる環境に適応して形成された．根の形態と窒素の動態に関して得られた結果から，水中根は養水分吸収能に優れ，根系の形成や維持に必要な光合成産物が少なく，炭素経済的に効率のよい根であると考察された．逆に，湿気中根は養水分吸収能が低く，吸収窒素の多くを自らの根系形成に利用するほか，地上部からの光合成産物を多く必要とする，効率の悪い根であると考えられた．

さらに，同一個体内の湿気中根と水中根の割合を変化させ，温度や酸素などの条件を制御せずに栽培した．その結果，水中根のみの根系をもつ植物体は低酸素ストレスを，湿気中根のみの根系を持つ場合は水ストレスをそれぞれ受け，根の活性低下と形態変化が生じ，地上部の光合成や成長が抑制された（Fig. 5-1）．その結果，地上部における光合成産物の生産減少により根と地上部との間で競合が生じ，さらなる根の機能低下をもたらすと考えられる．最終的には，果実の収量および品質の低下にいたることが示唆された．一方，湿気中根と水中根を併せもつ根系をもつ場合は，それぞれの欠点である低酸素および水ストレスが相殺され，旺盛な生育を示し，その結果，果実収量の増加につながることを明らかにした．したがって，トマトの安定的な生育と培養液管理の簡略化のためには，同一根系内に湿気中根および水中根を併せもつことが有効であると考えられた．

本研究では，窒素における両タイプの根の吸収と輸送のみをとりあげ，その他の無機養分および酸素については扱わなかった．Nieuwenhuizen（1983）は，湿気中根と水中根を併せもつ NFT において日射および培養液の温度が水中根の呼吸に及ぼす影響を調査した．その結果，それらの環境要因は水中根のみでなく湿気中根の成長に対しても作用し，湿気中根の呼吸によるエネルギー輸送を通じて水中根の呼吸に影響を及ぼすと推察している．本研究の結果からも，水中根における低酸素ストレスによる機能阻害が生じた場合，湿気中根における正常な機能の発現は根系全体の機能をある程度維持すると考えられる．なお，低酸素条件下にある水中根と高酸素条件下にある湿気中根との間における直接的な酸素輸送の有無については不明である．一方，根の呼吸阻害による養分吸収の影響は，エネルギー依存性の大きな窒素，リン，カリウムで大きく，受動的輸送の比率の大きなカルシウムやマグネシウムで小さい（Morardら，1996）．したがって，酸素および無機成分について，両タイプの根による輸送と機能分担の解析は今後の検討課題である．

本研究では，同一根系中における両タイプの根の位置的関係については考慮しなかった．すなわち，根のタイプが，一次側根単位で異なる場合と同一の側根上で異なる場合とがある．1 本の根は根軸に沿って齢の勾配が存在し，齢が進むにつれて生理活性が低下すると考えられる（Kwakら，1996）．したがって，水中根と湿気中根の根系内の配置によって，その機能の大きさが異なると推察される．以上のことから，それらの根系構造による環境応答の違いについて検討が必要である．

6　根の環境適応性とストレス適応性との関係

本研究では，根域環境に対する根の形態と機能面での応答を検討した．その結果，養液栽培においても根系は大きな可塑性（plasticity）（Callahanら，1997）を示し，環境変化に対してある程度の適応性を発揮していることが確認された．それらの可塑性は，主として環境変化に対応して生じた新たな根の発生・伸長により達成されると考えられる．例外として，Ⅱ章でみたように，根の内部組織崩壊などのような，一度完成した構造の破壊もしくは再構築という応答がある．しかし，一般にある環境下で形成された根は，その後の環境変化に対して形態や機能を大きく変化できないと考えられる．例えば，湿気中根を水中に入れるとまもなく枯死し，水中根を湿気中に露出させると，湿度が保たれる限り伸長するが，再び水中に戻すと枯死することが観察されている（de Lintら，1986）．実際の栽培においても，培養液の水位を一定に保つこと，あるいは徐々に下げることが必要とされ，急

激な水位変化を避けるように管理されていることは，このような根における適応性の限界のためと考えられる．

一方，Ⅱ章における実験の結果，根に対する光合成同化産物の投資量とストレス適応性は，密接なかかわりがあると考えられた．湿気中根は，穏やかな水ストレス条件下で形成されるため，細胞壁の肥厚化の進行などを通じて根への乾物蓄積が増大し，みかけ上単位根重当たりの養水分吸収機能が低下する．しかし，その低下を根量の大きさで補っているといえる．根量の大小とストレス適応性との間に密接な関係が認められており，通常根量が大きいほどストレス適応性が高いと考えられている．根量とストレス適応性の関係について，土耕栽培での耐乾性において多くの知見がある．一般に乾燥土壌条件では根量が増え，耐乾性品種では根量増加により収量の減少が防止される（佐々木，1932）．しかし，根量と耐乾性の関係は単純ではなく，1）ストレス強度が強い場合は根量が減少すること，2）根量増加により湿った深層土壌への根の分布が達成されない場合，根への投資が吸水量を増やすという結果に結びつかないこと，などが問題となる（小葉田，1999）．このようなことから考えて，本研究における保水シート耕の場合，軽度のストレスが根量の増大をもたらし，全体として成長の増加につながったと考察した．しかし，根への投資と根系拡大による養水分の獲得量の増加との間のコストとベネフィットのバランスがストレスの強度によって大きく変化すると考えられる．したがって，今後さらに水ストレスの強度とそれに対する根の応答について検討する必要がある．

本研究では，軽度の水分ストレス条件下で成長した根が，不適温度条件など他のストレスに対して適応的に反応することが示唆された．水中根と比較して軽度の水ストレス条件下に成長した湿気中根は単位根量当たりの生理活性が低下した．これと同様に低温あるいは高温ストレスによっても，湿気中根の単位根量当たりの活性は低下することが認められた．しかし，軽度の水ストレスに応答して形成された湿気中根では根系の拡大や根の肥厚化などの構造変化が生じており，このことが温度ストレスに対しても有利に作用し，根系の機能維持が可能であったと考えられた．また，根の環境応答は主として成長の変化を通して徐々に行われるため，ストレス強度が強いほど適応に時間を要すると考えられる．したがって，湿気中根は予め弱い水ストレス条件下で長時間かけて形成されたために，不適温度に対して適応可能であったと推察される．しかし，複数のストレスによって，根の適応性が相殺されてしまう場合もある．例えば，AKHTARら（1998）は，低酸素ストレス単独では通気間隙の形成により適応できるコムギ品種において，低酸素ストレスと塩ストレスを同時に与えた場合，塩ストレスにより根の通気間隙の形成が妨げられ，生育が阻害されたことを報告している．このように，複数のストレスが関与する場合，ストレスに対する応答が相互に関連し，その結果として根の機能が規定されてくると考えられる．

7 根量の拡大とホルモンの関係

本研究では取り上げなかったが，ホルモン生成は根の重要な機能のひとつである．とくにサイトカイニンは，成長，分化，形態形成など植物の生活史上を通して広く関与する重要な植物ホルモンである．しかし，その合成や作用の実態には未知の部分が多い（佐野，1998）．サイトカイニンの多くは根端で生成され，蒸散流によって地上部へ送られると考えられており，根端部の生理活性が高いという情報を地上部に伝達する機能も果たしている（谷本，1998）．サイトカイニンは，地上部において葉緑素合成や葉緑体形成に関与するとともに，炭素および窒素同化を促進し，細胞分裂や生殖器官の分化を促進する．したがって，根系が拡大する湿気中根ではサイトカイニンの合成量が多く，ストレス条件下においてもその作用により地上部生育が旺盛となる可能性も考えられる．

本研究で取り上げた水中根と湿気中根は，主として酸素と水環境への適応の結果形成されたものである．さまざまなストレスに対する適応の相互作用過程には不明な部分が多く，ホルモンの関与も含めた解析がさらに必要である．

8 養液栽培の方向性

以上，養液栽培におけるトマト根系の環境応答について述べてきたが，これらの知見は，より安定した生産のための技術開発に資する．今後の養液栽培技術は，導入の規模や目的により，「植物工場型」と「簡易・普及型」という二極化がますます進むと考えられる．「植物工場型」養液栽培は，土耕栽培における生産性の低さ・不安定さからの脱却を目指した養液栽培の本流であり，その例として湛液水耕や噴霧耕がある．それらは，最小の容量の根域で環境を均一に制御することにより，最大の収量を得ることを目標として開発が行われてきた．近年，養液栽培における人工光源，植物の移動ラインや作業ロボットの実用化も少しずつ進んでいる．「植物工場型」養液栽培は，根域環境の完全制御を目的とするため装置および運転コストは高いが，大規模な企業的経営におい

て高収量や省力化を実現するために不可欠である．今後とも，農業労働人口の減少・高齢化，労賃の負担増大に対する方策として，「植物工場型」養液栽培は国際競争力の向上に有効であると考えられる．

一方「簡易・普及型」養液栽培には，固形培地耕および毛管水耕改良型方式などがある．さらに最近では，不良環境土壌や島嶼地域で簡便に養液栽培を行うため，電力を使用しない露地設置型養液栽培の開発も行われている（佐久間，2001）．これらの方式では，装置および運転コストが小さく，根域環境を厳密に制御できない．その反面，緩衝能の高い培地の使用や，根域環境の不均一化によって，根域環境条件の変異幅を広く設定できる．このように，低コストかつ養液栽培の長所をもつ方式は，土耕栽培により近い感覚で導入することができ，家族労働を基本とする生産者の労働強度軽減や生産性向上に効果が大きい．

また，本研究の結果から，「植物工場型」および「簡易・普及型」の養液栽培方式は，根域環境ストレスに対する生産性の維持の面で対照的であると考えられる．すなわち，気象の極端な変動，停電や機器の故障などにより，根域環境が制御できない場合には，「植物工場型」よりも「簡易・普及型」養液栽培の方が作物の障害程度が軽微であると推察される．これらのことから，養液栽培方式は，導入する経営体の規模や目的に応じたシステム化の段階に留意した技術開発・選択を行うことが重要である．

Ⅵ　摘　　要

本研究では，養液栽培におけるトマトの根の環境応答を形態および機能の面から解析し，根の環境適応能力を生かした栽培法が安定的な生産のために有効であることを示した．特に，異なる根域環境条件をもつ湛液水耕（DFT）と保水シート耕（WSC）という二つの養液栽培方式をとりあげ，各方式において発達する特徴的な 2 つの根系，水中根（培養液中に浸漬して発達した根）と湿気中根（湿度の高い空気中に露出して発達した根）に焦点をあてた．

これまで，水中根と湿気中根の性質の違いについては経験的に知られており，湿気中根は水中根と比べて培養液濃度，pH や温度に対する適応幅が大きいといわれている．しかし，実際の生産現場で応用可能な知見は少なかった．そこで，現場での栽培形態に近い形で両根系の機能および形態を比較解析した．

はじめに，周年栽培を前提とするトマトの養液栽培で問題となりやすい，酸素および温度ストレスに対する湿気中根および水中根の反応についてとりあげた．まず，根系形態に及ぼす酸素条件の影響を明らかにする目的で，トマト幼植物を WSC および DFT（通気の有無）で栽培し，形成された根系の外部・内部形態を観察した．その結果，地上部の成長に WSC と DFT 通気区の間に差は認められなかったが，無通気区では抑制された．根系構造についてみると，根長および根表面積に処理による有意差はみられなかったが，フラクタル次元は WSC 区で増加した．また，DFT 無通気区では短い側根の占める割合が増加した．根の形態についてみると，DFT 無通気区では，根の中心柱に破生細胞間隙が観察された．一方，WSC 区では，根毛の発生数が多く，内部組織において直径の増大およびリグニン沈着がみられた．このような根の外部および内部形態の変化は，DFT 無通気区においては低酸素ストレス，WSC 区においては水分ストレスに対するそれぞれ適応的な応答と考えられた．

次に，湿気中根と水中根に対する半日～1 日間の比較的短期間の温度の影響を検討するため，WSC と DFT において栽培した幼植物に 17℃，27℃，33℃および 45℃の根域温度処理を与え，根の養水分吸収速度を経時的に測定した．材料とした植物体は，全乾物重は等しかったが，WSC 区で DFT 区よりも根乾物重が大きかった．根系当たりの吸水速度は，いずれの温度処理においても両方式間に有意な差異はみられなかった．一方，根系当たりの硝酸吸収速度は 17℃～33℃までの処理においては両方式間に有意な差異はみられなかったが，45℃処理では WSC 区で DFT 区よりも大きかった．DFT 区の根の酸素吸収速度は根域温度 33℃までは温度が高いほど大きかったが，45℃処理では低下した．これらの結果から，湿気中根は，根の生理活性の維持により，水中根よりも高温に対する耐性が大きいと考えられた．

次に，長期間にわたる根域温度の差異が根の生育に及ぼす影響を検討した．実際の現場における周年栽培を模し，低温（15℃），中温（25℃）および高温（35℃）の 6～12 日間の長期間の生育温度処理が湿気中根および水中根からなる幼植物の生育，根の活性および形態に及ぼす影響について調査した．全ての温度条件下において，WSC 区で DFT 区よりも植物体の成長は旺盛であった．根系当たりの出液速度は低温および高温区において WSC 区で DFT 区よりも大きかった．根系形態についてみると，低温および高温区において WSC 区の方が DFT 区よりも側根長，根投影面積およびフラクタル次

元が大きかった．これらの結果から，湿気中根は水中根に比べて温度適応性に優れ，不適温度条件下においても根系の拡大・発達と生理活性を維持することができ，そのために地上部成長の抑制が水中根と比較して小さかったものと考えられた．

以上のように，根域環境に応じてトマト根系の機能および形態が特徴的に変化することが明らかになった．一方，養液栽培においては養水分の供給速度が根の機能に大きく影響を与えることが観察されている．そこで，培養液の流動速度が根の養水分吸収を通じて植物体の成長に与える影響をモデル実験で評価した．液の攪拌速度の増加に伴い，根の呼吸速度は増加した．また同時に，液中の溶存酸素濃度とは無関係に，根による水分および^{15}N吸収速度を増加させた．次に，実際の栽培に近い条件で培養液の流動速度がトマトの成長に及ぼす影響を調査した結果，流動速度が大きいほど地上部，地下部ともに生育が旺盛となった．一方，培養液の流動速度の増加は，培養液中の溶存酸素濃度を増加させた．したがって，培養液流動は，(1) 液面からの酸素溶解速度を増加させ，根の呼吸を促進すること，(2) 根表面における「根面境界層抵抗」を減少させ，養水分吸収を促進すること，の二つの効果が推定された．

以上の結果を踏まえて，養液栽培における根域ストレス対策として，水中根と湿気中根を併せもつ根系を形成する栽培方式を提唱し，その効果を検証した．まず，根系内に湿気中根と水中根を併せもつ植物体において，根の呼吸および養分吸収活性の面から，それぞれの根の役割について解析した．湿気中根は乾物重，乾物率，窒素含有率，および窒素含有量において水中根よりも大きかった．また，湿気中根は単位根重当たりの呼吸速度および^{15}N吸収速度において水中根よりも小さく，植物体の他の部位に対してN供給を行うソースとしての性格だけではなく，Nのシンクとしての性格を水中根と比べて強く有していることが明らかとなった．また，炭素経済的にみても湿気中根は水中根よりも根表面積拡大効率の悪い根であることが示された．

次に，同一個体内の湿気中根と水中根の割合を変化させた場合の果実生産への影響を明らかにするため，根域の湿気部／水中部比率を5段階に変えて収穫期まで栽培した．その結果，1) 水中根のみの根系をもつ植物体は，酸素欠乏により根の活性低下と伸長阻害が生じ，光合成や成長の抑制の結果，果実収量が減少すること，2) 湿気中根のみの根系をもつ場合は，果実収量・品質に有意な影響はないものの，水ストレスにより根の呼吸活性が低下し，地上部成長が抑制されること，3) 湿気中根と水中根を併せもつ根系の場合は，それぞれの根の酸素欠乏および水ストレスが全体として緩和・相殺され，旺盛な生育を示し，その結果，果実収量の増加をもたらすことを明らかにした．したがって，トマトの安定的な生産と培養液管理の簡略化のためには，湿気中根および水中根を併せもつことが有効であると考えられた．

以上の一連の実験を通して，養液栽培においても根系は大きな可塑性を示し，根域環境ストレスに対してある程度の適応性を発揮していることが明らかになった．湿気中根は軽度の水分ストレスに応答して形態および機能を変化させたが，温度ストレスに対してもその変化が適応的であった．これは，湿気中根における根系の拡大，すなわち根に対する光合成同化産物の投資量の増加がストレス適応性の増大と密接な関わりがあるためと推論した．複数のストレスが関与する場合，ストレスに対する応答が相互に関連し，その結果として根の機能が規定されると考えられる．したがって，根系のストレス適応性は，根への投資と根系拡大による養水分の獲得量の増加との間のコスト～ベネフィットのバランスから検討する必要があると判断された．本研究の結果で得られた知見は，作物の環境ストレス適応性を生かした技術を導入し，高収量と安定的な生産を両立させる新しい栽培技術の確立に資することが可能であると考える．

引用文献

1) Adams, P (1991): Effects of increasing the salinity of the nutrient solution with major nutrients or sodium chloride on the yield, quality and composition of tomatoes grown in rockwool. *HortScience*, **66**, 201－207.
2) Akhtar, J., J. Gorham, R. Qureshi and M. Aslam (1998): Does tolerance of wheat to salinity and hypoxia correlate with root dehydrogenase activities or aerenchyma formation? *Plant Soil*, **201**, 275－284.
3) 秋田重誠（1996）：作物の収量性と草型．pp.11－34．山内　章編．植物根系の理想型．博友社．東京．
4) Ali, L., U. Kafkafi, Y. Sugimoto and S. Inanaga (1994): Response of sand-grown tomato supplied with varying ratios of nitrate/ammonia to constant and variable root temperature. *J. Plant Nutri.*, **17**, 2001－2024.
5) Ali, L., U. Kafkafi, I. Yamaguchi, Y. Sugimoto and S. Inanaga (1996): Effects of low root temperature on sap flow rate, soluble carbohydrates, nitrate contents and on cytokinin and gibberellin levels in root xylem exudate of sand-grown tomato. *J. Plant Nutri.*, 19, 619－634.
6) Amthor, J. (2001): 呼吸と作物の生産性（信濃卓郎訳）．pp.49－76．学会出版センター．東京．

7) Andrews, M. (1986): The partitioning of nitrate assimilation between root and shoot of higher plants. *Plant, Cell Environ.*, **9**, 511－519.
8) 荒木陽一・五島康 (1985): 水分ストレスがトマトの生育と養水分吸収に及ぼす影響. 野菜試験場報告 A, **13**, 71－84.
9) Athanasios, P. and H. Tiessen (1983): Root and air temperature effects on the flowering and yield of tomato. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **108**, 805－809.
10) Atkinson, D. (2000): Root characteristics, Why and what to measure. pp.1－32. In: Kramer, A. A. G. Bengough, C. Engels, M. van Noordwijk, S. Pellerin and S. C. van de Geijn. *Root methods: A handbook*. Springer, Berlin.
11) Barber, A. (1994): Soil nutrient bioavailability, A mechanistic approach. *Wiley Interscience*, NewYork.
12) Bhaskar, V., G. Berlyn and J. Connolly (1993): Root hairs as specialized respiratory cells：a new hypothesis. *J. Sustainable Forestry*. **1**, 107－125.
13) Bradford, J. and F. Yang (1981): Physiological responses of plants to aterlogging. *Hort Science*, **16**, 25－30.
14) Bugbee, B. and J. White (1984): Tomato growth as affected by root-zone temperature and addition of gibberellic acid and kinetin to nutrient solutions *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **109**, 121－125.
15) Bunt, C. (1984): Physical properties of mixtures of peats and minerals of different particle size and bulk density for potting substrates. *Acta Hort.*, **150**, 143－153.
16) Callahan, S., M. Pigliucci and C. Schlichting (1997): Developmental phenotypic plasticity: where ecology and evolution meet molecular biology. *Bioessays.*, **19**, 519－525.
17) Chen, G., C. Gastald, Y. Siddiqi and A. Glass (1997): Growth of a lettuce crop at low ambient nutrient concentrations：a strategy designed to limit the potential for eutrophication. *J. Plant Nutr.*, **20**, 1403－1417.
18) Cherif, M., Y. Tirilly and R. Belanger (1997): Effect of oxygen concentration on plant growth, lipidperoxidation and receptivity of tomato roots to Pythium F under hydroponic conditions. *Europ. J. Plant Pathology.*, **103**, 255－264.
19) Clement, C., M. Hopper, R. Canaway and L. Jones (1974): A system for measuring the uptake of ions by plants from flowing solutions of controlled composition. *J. Exp. Bot.*, **25**, 81－99.
20) Connolly, J. and G. Berlyn (1996): Cytochemical assay for differential respiratory activity in roots and root hairs. *Biotech. Histochem.*, **71**, 197－201.
21) Cooper, J. (1973): Rapid turn-round in possible with experimental nutrient film technique. *The Grower*, **May 5**, 1048－1052.
22) Davis, M. and J. Lingle (1961): Basis of shoot response to root temperature in tomato. *Plant Physiol.*, **36**, 153－162.
23) de Lint, L. and D. Klapwijik (1986): Physiology of tomato roots with respect to substrate culture. *Acta Hort.*, **190**, 467－470.
24) Du, Y. and S. Tachibana (1994): Photosynthesis, photosynthate translocation and metabolism in cucumber roots held at supraoptimal temperature. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **63**, 401－408.
25) Durell, D. (1941): The effect of aeration on growth of the tomato in nutrient solution. *Plant Physiol.*, **16**, 327－341.
26) Ehret, D. and L. Ho (1986): The effects of salinity on dry matter partitioning and fruit growth in tomatoes grown in nutrient film culture. *HortScience*, **61**, 361－367.
27) 伏原　肇・三井寿一 (2000): 設置が簡易で安価な軟弱野菜栽培用の毛管式平床養液栽培装置. 九州農業研究成果情報, **15 下巻**, 379－380.
28) 二見敬三 (1998)：根の研究方法. 根の生理作用の研究方法. 根の活性測定. pp.413－414. 根の事典（根の事典編集委員会編）. 朝倉書店. 東京.
29) Galamay, T., A. Yamauchi, T. Nonoyama and Y. Kono (1992): Acropetal lignification in protective tissues of cereal nodal root axes as affected by different soil moisture conditions. *Jpn. J. Crop Sci.*, **61**, 511－517.
30) Gosselin, A. and M. Trude (1983): Interaction between air and root temperatures on greenhouse tomato. 1. Growth, development and yield. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **108**, 901－905.
31) 後藤丹十郎・杉浦俊紀・景山詳弘・小西国義 (1996)：連続給液水耕装置で栽培されたトマトの初期生育に及ぼす根域容量の影響. 園学雑中四国支部会要旨, **35**, 33.
32) Grillas, S., M. Lucas, E. Bardopolou, S. Sarafopoulos and M. Voulgari (2001): Perlite based soilless culture systems : Current commercial applications and prospects. *Acta Hort.*, **548**, 105－114.
33) Haarmann, H., F. Mago, J. Marchese, J. Rizzo, M. Yuskovic, W. Murnock and J. Luteran (1999): A study of root elongation using tomato and radish seeds: evaluation of growth, temperature and pH, and toxicity for cacodylic acid and glutaraldehyde. *Fresenius Environ. Bull.*, **8**, 37－44.
34) Hackett, C. (1969): A study of the root system of barley. 2. Relationships between root dimensions and nutrient uptake. *New Phytol.*, **68**, 1023－1030.
35) Hirasawa, T., M. Tsuchida and K. Ishihara (1992): Relationship between resistance to water transport and exudation rate and the effect of the resistance on the midday depression of stomatal aperture in rice plants. *Jpn. J. Crop Sci.*, **61**, 145－152.
36) Hoemoz, B. and J. Radin (1992): Temperature-dependent water and ion transport properties of barley and sorghum roots. *Plant Physiol.*, **99**, 34－37.
37) Hurewitz, J. and H. Janes (1983): Effect of altering the root-zone temperature on growth, translocation, carbon exchange rate, and leaf starch accumulation in tomato. *Plant Physiol.*, **73**, 46－50.
38) 飯嶋盛雄 (1998)：根の形態と発育. 根のライフコース. 根の伸長と直径の形成. pp.28－29. 根の事典（根の事典編集委員会編）. 朝倉書店. 東京.
39) Iijima, M. and Y. Kono (1991): Irrespecific differences of the root system structures of four cereal species as affected by soil compaction. *Japan. J. Crop Sci.*, **60**, 130－138.
40) 位田藤久太郎 (1953)：蔬菜の根の生理に関する研究. 第1報. 蔬菜の根の酸素要求について. 園学雑, **21**, 202－

207.
41) Inoue, Y., K. Yamaoka, K. Kimura, K. Sawai and T. Arai (2000): Effects of low pH on the induction of root hair formation in young lettuce seedlings. *J. Plant Res.*, **113**, 39－44.
42) 板木利隆（1986）：循環式水耕栽培の理論．農および園，**61**，115－121.
43) 板木利隆（1996a）：養液栽培の方式．pp. 10－12．養液栽培の手引き（日本施設園芸協会編）．誠文堂新光社．東京.
44) 板木利隆（1996b）：養液栽培の新しい展開．新栽培装置．新栽培装置の開発．pp. 206－212．養液栽培の手引き（日本施設園芸協会編）．誠文堂新光社．東京.
45) 板木利隆（1997）：養液栽培の経営の特性．pp.170－171．養液栽培マニュアル 21（日本施設園芸協会編）．誠文堂新光社．東京.
46) 伊藤純雄（2000）：根圏の養分動態の構造とそれに基づく施設の養分管理．平成 12 年度関東東海農業土壌肥料研究会資料．環境負荷低減のための作物栽培技術．pp. 1－14.
47) 岩田正利（1962）：窒素形態の差異と蔬菜の生育（第 3 報）培養液の各種陽イオン濃度ならびに pH との関係．園学雑，**31**，39－52.
48) Izumi, Y., Y. Kono, A. Yamauchi and M. Iijima (1996): Timecource changes in two different topological indices with seminal root system development of rice. *Japan. J. Crop. Sci.*, **65**, 303－308.
49) Jackson, B., J. Manwaring and M. Caldwell (1990): Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature*, **344**, 58－60.
50) Janes, W., C. Chin and J. Bachmansky (1998): Growth and metabolism of tomato roots grown in tissue cultures held at various temperatures. *Hort Sci.*, **23**, 773.
51) Justin, W. and W. Armstrong (1997): The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytol.*, **106**, 465－495.
52) 門田寅太郎（1972）：そ菜の生育に及ぼす土壌温度の影響．高知大農紀要，**21**，1－138.
53) 景山詳弘・小西国義（1988）：土耕との比較でみた水耕トマトの形態的・生理的特徴．園学雑，**57**，408－417.
54) 景山詳弘・田中陽子・後藤丹十郎・小西国義（1996）：湛液水耕におけるベッド内での根の移動速度と培養液濃度がレタスの生長と窒素吸収に及ぼす影響．園学雑，**65**（別 2），344－345.
55) 狩野広美・米山忠克・熊沢喜久雄（1974）：発光分光分析法による ^{15}N の定量について．土肥誌，**45**，549－559.
56) 加藤潔（1995）：植物の根に関する諸問題．21．根による水の吸収．農および園，**70**，124－131.
57) 川田信一郎・森田茂紀・山崎耕宇（1979）：水稲冠根における導管および篩管の数について．日作紀，**48**，502－509.
58) Ketipearachchi, K. and J. Tatsumi (2000): Local fractal dimensions and multifractal analysis of root system of legumes. *Plant Prod. Sci.*, **3**, 289－295.
59) 木下陽一・豊田光雄・佐野雅俊・山田 晴（1999）：もみがら耕装置を利用した促成トマトの養液栽培技術．大分農技セ研報，**29**，43－57.
60) Klock, K., H. Taber and W. Graves (1997): Root respiration and phosphorus nutrition of tomato plants grown at a 36℃ root-zone temperature. *Amer. Soc. Hort. Sci.*, **122**, 175－178.
61) 小葉田亨（1999）：植物の根に関する諸問題 71．イネの物質生産および収量への根量の貢献．農および園，**74**，698－700.
62) 河野恭廣・山内章（1996）：理想的根系と土壌．pp. 149－172．山内章編．植物根系の理想型．博友社．東京.
63) 小山雄生（1997）：無機成分分析法．プラズマ発光分光法．pp. 142－147．植物栄養実験法編集委員会編．植物栄養実験法．博友社．東京.
64) Kramer, P. (1983): The absorption of water and root and stem pressures. Characteristics of root pressure exudation. pp.173－176. In：P. Kramer and J. Boyer. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, San Diego.
65) 郭世栄・橘 昌司（1997）：トマトおよびキュウリ幼植物の生長と無機栄養に及ぼす培養液の溶存酸素濃度の影響．園学雑，**66**，331－337.
66) Kwak, U., M. Iijima, A. Yamauchi and Y. Kono (1996): Changes with aging in the activities of succinic dehydrogenase and peroxidase in rice seminal root system. *Jpn. J. Crop. Sci.*, **65**, 309－314.
67) Lorenz, H. (1976): Nitrate, ammonium and amino acids in the bleeding sap of tomato plants in relation to form and concentration of nitrogen in the medium. *Plant Soil*, **45**, 169－175.
68) Lynch, J. (1995): Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.*, **109**, 7－13.
69) Lynch, J. and J. Been (1993): Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. *Crop Sci.*, **33**, 1253－1257.
70) Mackay, D. and S. Barbar (1985): Effect of soil moisture and phosphate level on root hair growth of corn roots. *Plant Soil*, **86**, 321－331.
71) Mandelbrot, B. (1983): *The fractal geometry of nature*. pp. 1－468. Freeman, New York.
72) 丸山 進・山口秀和・木下義明（1997）：毛管水耕栽培の改良に関する研究．第 2 報．底流循環型毛管水耕によるメロンとイチゴの年間作付け体系．園学雑，**66**（別 2），368－369.
73) 松井 健・草薙得一・江口弘美（1971）：植物生育に対する温度効果に干渉する環境要因について．（Ⅰ）根部支持体．生物環境調節，**8**，106－110.
74) 松岡考尚・宮内樹代史・岡部潤一（1995）：NFT 間欠給液システムにおける根圏部の温度変動特性．植物工場学会誌，**7**，15－23.
75) Menzies, G., D. Ehret and S. Stan (1996): Effect of inoculum density of Pythium aphanidermatum on the growth and yield of cucumber plants grown in recirculating nutrient film culture. *Canadian Journal of Plant Pathology*, **18**, 50－54.
76) Michelena, V. A. and J. S. Boyer (1982): Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongation region of maize leaves. *Plant Physiol.*, **69**, 1145－1149.
77) Miller, D. (1986): Root systems in relation to stress tolerance. *HortSci.*, **21**, 963－970.
78) 峯 洋子・稲永 忍・崎山亮三・坂 斎（2000）：緩速砂ろ過が NFT システムにおける循環培養液の無機要素と菌濃度に及ぼす影響．園学雑，**69**，323－331.
79) Miyamoto, N., E. Steudle, T. Hirasawa and R. Lafitte (2001): Hydraulic conductivity of rice roots. *J. Exp. Bot.*, **52**, 1835－1846.

80）Moorby, J. and C. Graves (1980): Root and air temperature effects on growth and yield of tomatoes and lettuce. *Acta. Hort.*, **98**, 29－43.
81）Morard, P. and J. Silvestre (1996): Plant injury due to oxygen deficiency in the root environment of soilless culture. *Plant and Soil*, **184**, 243－254.
82）Morimoto, T., T. Masuda and H. Nonami (1989): Oxygen enrichment in deep hydroponic culture improves growth of spinach. *Environ. Control in Biol.*, **27**, 97－102.
83）森下年起・神藤　宏（1997）：毛管水耕における湛液槽水位の低下が葉ネギの生育・品質に及ぼす影響．園学近畿支部要旨，**13**.
84）森田茂紀・岡本美輪・阿部　淳・山岸順子（2000）：圃場で栽培したトウモロコシの出液速度と根量との関係．日作紀，**69**，80－85.
85）森田茂紀・豊田正範（2000）：メキシコ合衆国バハ・カルフォルニア州の砂漠地域で点滴灌漑栽培したトウガラシとメロンの収穫期における出液の速度と成分．日作紀，**69**，217－223.
86）村松安男（1991）：作物の栄養と生育．作物の品質と栄養生理．根の形態・機能と品質．トマト．pp. 7232－7236. 農業技術体系．土壌施肥編 2．農文協．東京.
87）並木隆和・西　新也・羽根田明子・高嶋四郎（1975）：蔬菜水耕栽培の実用化に関する研究 X 環境条件がトマト根の溶存酸素吸収量に及ぼす影響．京都府大学術報告．農学，**27**，19－24.
88）Nieuwenhuizen, W. (1983): The effects of solar radiation and nutrient solution temperature on the uptake of oxygen by submerged roots of mature tomato plants. *Plant and Soil*, **70**, 353－366.
89）西条了康（1997）：農産物収穫後の生理と品質．野菜の品質・貯蔵性．トマトの品質・貯蔵性．pp. 458－461．植物栄養実験法編集委員会編．植物栄養実験法．博友社．東京.
90）Nkansah, G. O. and T. Ito (1995): Comparison of mineral absorption and nutrient composition of heat-tolerant and non heat-tolerant tomato plants at different root-zone temperatures. *HortScience*, **70**, 453－460.
91）Nye, H. and P. Tinker (1977): Solute movement in the soil-root system. *Blackwell Scientific Publications*, Oxford.
92）大河内信夫・枡田正治・浅平端（1978）：トマトの水耕密植低段栽培の育苗時における培養液温と培養液に対する酸素供給が苗の生育と果実生産に及ぼす影響．生物環境調節，**16**，119－128.
93）岡野邦夫・大前　英（1996）：チャの根系を構成する様々な直径の根の生理機能の定量的評価．日作紀，**65**，605－611.
94）岡野邦夫・坂本有加・渡邉慎一・中島武彦（1999）：排液の再利用による一段トマトの閉鎖型養液栽培システムの確立．生物環境調節，**37**，63－71.
95）Okano, K., J. Tatsumi, T. Yoneyama, Y. Kono and T. Totsuka (1983): Investigation on the carbon and nitrogen transfer from terminal leaf to the root system of rice plant by a double tracer method with ^{13}C and ^{15}N. *Japan. J. Crop Sci.*, **52**, 331－341.
96）小沢　聖（1998）：下層土に伸長した根の吸水・吸肥の調節．東北農試研報，**93**，51－100.
97）Ozawa, H. (1999): Partial root regulation of plant water and nitrogen uptake. *Acta. Hort.*, **507**, 189－195.
98）Paulitz, C. (1997): Biological control of root pathogens in soilless and hydroponic systems. *HortScience*, **32**, 193－196.
99）Resh, H. (1993)：水耕の概略．野菜の水耕栽培（並木隆和訳）．pp. 1－9．養賢堂．東京.
100）Russell, S. (1977): Plant root systems: *Their function and interaction with the soil*. pp.87－120. McGraw-Hill. London.
101）Ruzin, E. (1999): *Plant Microtechnique and Microscopy*. p. 149. Oxford University Press, New York.
102）坂本有加・中島武彦・岡野邦夫（1998）：異なる養液栽培システムにおけるキクの生長及び切り花品質．生物環境調節，**36**，59－66.
103）Sakamoto, Y., S. Watanabe, T. Nakashima and K. Okano (1999): Effects of salinity at two ripening stages on the fruit quality of single-truss tomato grown in hydroponics. *J. Hort. Sci. Biotech.*, **74**, 690－693.
104）坂本有加・渡邉慎一・岡野邦夫（1999）：異なる養液栽培方式で生育したトマトの根系形態と呼吸特性．園学雑，**68（別 1）**，222.
105）佐久間青成（2001）：低コスト簡易な養液栽培装置による葉菜類の栽培．農および園，**76**，797－802.
106）佐野　浩（1998）：サイトカイニンの初期作用．植物ホルモンのシグナル伝達：生合成から生理機能へ．pp. 68－72. 秀潤社．東京.
107）佐々木皓二（1996）：養液栽培の主要方式と利用法．湛液型循環式水耕．pp. 51－83．日本施設園芸協会編．最新養液栽培の手引き．誠文堂新光社．東京.
108）佐々木皓二・板木利隆（1989）：養液栽培における夏期の地下部冷却が果菜類の生育，収量に及ぼす影響．生物環境調節，**27**，89－95.
109）佐々木喬（1932）：水稲の根群の生態に関する予報．日作紀，**4**，200－225.
110）Schwarz, D., M. Heinen, and M. Van Noordwijk (1995): Rooting characteristics of lettuce grown in irrigated sand beds. *Plant and Soil*, **176**, 205－217.
111）篠原　温・丸尾　達・伊東　正（1993）：Effects of capillary hydroponic system on the growth, yield and quality of tomato and cucumber．千葉大学園芸学部学術報告，**47**，1－8.
112）Shishido, Y. and H. Kumakura (1994): Effects of root temperature on photosynthesis, transpiration, translocation and distribution of ^{14}C-photoassimilates and root respiration in tomato. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **63**, 81－89.
113）Spiers, A., M. Dudas and L. Hodgins (1983): Instrumental conditions and procedure for multielement analysis of soils and plant tissue by ICP-AES (inductively coupled plasma-atomic emission spectroscopy). *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, **14**, 629－644.
114）Sponchiado. N., J. White, J. Castillo, and P. Jones (1989): Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. *Expt. Agr.*, **25**, 249－257.
115）Stout, P. and D. Arnon (1939): Experimental methods for the study of the role of copper, manganese, and zinc in the nutrition of higher plants. *Amer. J. Bot.*, **26**, 144－149.

116）田中典幸・清水康弘・有馬 進・原田二郎（1994）：根系構造のフラクタル解析に関する研究．佐賀大農彙，**76**，81－85.
117）谷本英一（1998）：根の生育とコミュニケーション．根と植物ホルモン．pp. 133－137. 根の事典．根の事典編集委員会編．朝倉書店．東京.
118）巽 二郎（1995）：フラクタル解析による根系分布パターンの定量的評価．日作紀，**64**，50－57.
119）巽 二郎（1999）：根系構造のとらえ方 フラクタル次元，空隙性およびマルチフラクタル．土壌の物理性，**82**，11－19.
120）巽 二郎・河野恭廣（1980）：地上部からの窒素供給と水稲根の生長．日作紀，**49**，112－119.
121）TATSUMI, J. and Y. KONO (1980): Nitrogen uptake and transport by the intact root system of rice plants: comparison of the activity from different nodes. *J. Crop Sci.*, **49**, 349－358.
122）TATSUMI, J. and K. TAKAGAI (1997): Fractal characterization of root system architecture in legume seedlings. pp. 359 － 365. In ： *M. M. Novak and T. G. Dewey* (*eds.*). *Fractal frontiers*. World Scientific, Singapore.
123）TATSUMI, J., A. YAMAUCHI and Y. KONO (1989): Fractal analysis of plant root systems. *Ann. Bot.*, **64**, 499－503.
124）寺林 敏（1989）：養液栽培．酸素供給と生育．pp. 73－78．農業技術体系．野菜編．共通技術・先端技術．農文協．東京.
125）THOMPSON, C., R. LANGHANS, A. BOTH and L. ALBRIGHT (1998): Shoot and root temperature effects on lettuce growth in a floating hydroponic system. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **123**, 361－364.
126）津野幸人・山口武視（1987）：水稲光合成の高温低下減少と根の呼吸速度との関係ならびに根の呼吸速度に関与する要因の解析．日作紀，**56**，536－546.
127）宇田川雄二（1991）：根温を異にした養液栽培イチゴの生理生態学的研究．千葉農試特別報告，**19**，1－60.
128）植木正明・栃木博美・畠山 昭・稲葉幸雄・重野 貴（1999）：杉バーク「クリプトモス」を培地としたイチゴの高設ベッド栽培（第1報）非循環による閉鎖型養液管理システムの開発．園学雑，**68（別1）**，233.
129）宇井 睦・高野泰吉（1995）：果実肥大期における温度と培養液濃度が水耕トマトの尻ぐされ発生に及ぼす影響．生物環境調節，**33**，7－14.
130）Van OS, A.（2000）: New developments in recirculation systems and disinfection methods for greenhouse crops. *The 15th workshop on agricultural structures and ACESYS IV conference*, 81－91.
131）Van VUUREN, I., D. ROBINSON and B. GRIFFITHS (1996): Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. *Plant Soil*, **178**, 185－192.
132）VOGEL, G.・北 宜裕（1992）：露地循環式養液栽培システムの開発．農および園，**67**，1112－1118.
133）王 玉海・橘 昌司（1996）：キュウリの初期生長と無機栄養に及ぼす高気温と高地温の影響．園学雑，**64**，845－852.
134）WILLIAMS, M. and R. YANAI (1996): Multi-dimensional sensitivity analysis and ecological implications of a nutrient uptake model. *Plant and Soil*, **180**, 311－324.
135）YAMAGISHI, J., R. ISHII and A. KUMURA (1988): Respiration of soybean plants in relation to their physiological conditions. Ⅰ. The effects of nitrogen supply and plant age on the behavior of respiration in the dark period. *Japan. J. Crop. Sci.*, **57**, 355－359.
136）山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子（1995）：水稲の茎基部からの出液速度に関与する要因の解析．日作紀，**64**，703－708.
137）山下文秋・林 悟朗（1995）：水耕トマトの低段密植栽培による周年生産．第3報．定植床の培地の違いが生育，収量及び果実品質に及ぼす影響．愛知農総試研報，**27**，193－198.
138）山内 章（1993）：植物の根に関する諸問題．作物根系の構造とそれを構成する根の種類．2．農および園，**68**，937－942.
139）山崎肯哉（1986）：養液栽培技術の発展経過と今後の方向．農および園，**61**，107－114.
140）山崎肯哉・鈴木芳夫・篠原 温（1976）：そ菜の養液栽培（水耕）に関する研究，とくに培養液管理とみかけの吸収濃度（n／W）に就いて．東教大農紀要，**22**，53－100.
141）YONG, D. and S. TACHIBANA (1994): Photosynthesis, photosynthate translocation and metabolism in cucumber roots held at supraoptimal temperature. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **63**, 401－408.
142）吉田 敏（2000）：蛍光式酸素計を用いた根呼吸の評価．農気・生環2000年度合同大会要旨，440－441.
143）吉田 敏・北野雅治・江口弘美（1996a）：水耕における溶存O_2濃度制御下のキュウリ植物の吸水．生物環境調節，**34**，53－58.
144）吉田 敏・北野雅治・江口弘美（1996b）：水耕における溶存O_2濃度制御下のキュウリ植物の生育．生物環境調節，**34**，223－229.
145）吉田 敏・北野雅治・江口弘美（1998）：O_2欠乏条件下のキュウリ根におけるリグニンの生成．生物環境調節，**36**，53－55.
146）吉田重方（1990）：水耕トマトの生育に及ぼす強制通気および養液流動の影響．農および園，**65**，1309－1311.
147）ZERONI, M., J. GALE and J. BEN-ASHER (1983): Root aeration in a deep hydroponic system and its effect on growth and yield of tomato. *Sci. Hort.*, **19**, 213－220.
148）ZIMMERMANN, M. and E. STEUDLE (1998): Apoplastic transport across young maize roots, effect of the exodermis. *Planta*, **206**, 7－19.
149）日本化学会（1993）：化学便覧基礎編Ⅱ．丸善．東京．pp. 63－64.
150）農林水産省農産園芸局野菜振興課（2000）：園芸用ガラス室・ハウス等の設置状況.

Response of Tomato Root Systems to Environmental Stress under Soilless Culture Systems

Yuka NAKANO

Summary

The response of tomato grown in soilless culture to root-zone environment was investigated in terms of structural and functional aspects. We demonstrated that the growing system exerts an adaptive response and would be effective in stable production. DFT (Deep flow technique) and WSC (Wet-sheet culture), that are different in their root-zone environments, were adopted. This study was focused on the characteristic roots of these systems, one in solution and the other in humid atmosphere.

It is known empirically that roots in the humid atmosphere are more highly adaptive to the nutrient concentration, pH and temperature than in the solution. There is no applicable observation for practical use. In the present study, we analyzed structure and function of those two root systems under practical conditions.

First, oxygen and temperature stresses, that tend to be problems in year-round production by soilless culture, were verified. Young tomato plants were grown in the wet-sheet culture (WSC), in which all roots were developed in humid atmosphere, or hydroponically in the deep flow technique (DFT) with or without aeration.

Effects of root-zone environment on external and internal structures of tomato roots were observed. Growth of tomato plants in the DFT＋Air and the WSC were more vigorous than those in the DFT. No differences in the total lengths and surface areas were observed among the three plots. The fractal dimension, describing complexity of fractal architectures, of lateral roots in the WSC was higher than those in the DFT＋Air. The number and mean length of first order lateral roots were similar among the three plots, whereas the DFT had a large proportion of shorter laterals. Aerenchyma was observed in the stele in the DFT. The WSC had more root hairs, larger cortical cells, metaxylem, stele, and larger deposits of lignin lamellae at the exodermis than the DFT. These changes in external or internal structures of the roots are interpreted to be adaptive responses to the root environment, e.g., anoxia in the DFT and water deficit in the WSC.

Short-term differences in water and nitrate absorption between tomato roots in the WSC and DFT were compared at four-root temperatures; 17, 27, 33 and 45℃. Root dry weight in the WSC was larger than in the DFT, whereas whole plant weights in both systems were equal. Water absorption rates on whole root were almost equal in both systems at all temperatures. On the other hand, nitrate absorption was greater in the WSC than the DFT at 45℃, but no significant differences were observed at other temperatures. Root respiration in the DFT showed an increase as the root temperature increased from 17℃ to 33℃, but decreased at 45℃. We suggested that roots in the wet

Received: November 4, 2003
Department of Fruit Vegetables Taketoyo, Aichi, 470-2351 Japan

atmosphere would be more tolerant to supraoptimal temperature than those in the solution, in part because of its higher activity.

We analyzed long-term effects of root-zone temperature on root development. Tomato seedlings in the WSC or in the DFT were grown in growth chambers kept at a constant 15, 25 and 35℃ for 6 to 12 days. The adaptability of the root systems in the WSC and DFT to high or low temperature was evaluated by comparing the root activity and structure of the systems. At all temperatures, tomato plants in the WSC grew larger than did those in the DFT. The bleeding rate per whole root was higher in the WSC than in the DFT at 15℃ and 35℃, the root respiration rate per dry weight was higher in the DFT than in the WSC at all temperatures. The root systems in the WSC had more first order laterals and higher projected areas than had in the DFT at 15℃ and 35℃; root growth in both systems were similar at 25℃. The fractal dimensions of root systems, known as an index for describing root system morphology, were higher in the WSC than in the DFT at 15℃. These results indicate that roots in the atmosphere would adapt more readily to high or low temperatures than did those in the solution.

Therefore, these data showed that function and morphology of tomato root changed in response to their environment. On the other hand, promotion of root activity by nutrient supply was observed. The effects of increased flow rate of nutrient solution on growth and ion uptake by tomato seedlings cultivated by the DFT were investigated. The respiration rate of the roots increased with the stirring rate of the solution. Even though the level of dissolved oxygen (DO) dropped rapidly, it stayed at a constant value. Absorption of water and ^{15}N also tended to increase with increasing stirring rate, and this increase in absorption was independent of DO.

The higher flow rate stimulated growth of tomato plants in the DFT in the greenhouse. Changes in the flow rate of the solution may affect plant growth through changes in 2 factors: (a) the level of DO in the solution, and (b) the transfer rate of oxygen and ions close to the root surfaces, where the diffusion process is dominant. These results support the hypothesis that a so-called 'root boundary -layer' may exist on the root surface.

To cope with root-zone stresses, we propose a soilless culture system that develops both type of root, part in humid atmosphere and part in solution. Absorption and distribution of ^{15}N by a divided tomato root, part immersed in nutrient solution versus the other part in humid atmosphere, were composed. Dry weight, the percent of dry matter and nitrogen content, and nitrogen concentration were significantly higher in roots in the humid atmosphere than those in the nutrient solution. Respiration and ^{15}N absorption rates were faster in roots in the nutrient solution than those in the humid atmosphere. Roots in the humid atmosphere exported less ^{15}N to other parts of the plant than did roots in the solution; the former retained more of ^{15}N that they absorbed and imported more ^{15}N. In the case where the root system is split so that part is immersed in the nutrient solution and the rest in the humid atmosphere, roots in the solution absorbed and supplied nitrogen more efficiently than did roots in the humid atmosphere. The large accumulation of dry matter by roots in the humid atmosphere may increase nitrogen absorption, even though the efficiency is low.

Effects of percentage of humid atmosphere and solution spaces in the root-zone on vegetative growth and fruit yield of tomato were investigated. Percentage of the atmosphere space in the root-zone were: 0% (whole roots were submerged in the nutrient solution), 25%, 50%, 75% and 100%

(the entire root system is developed on the wet sheet and exposed to the humid atmosphere). Enlarging the gas phase area in the root-zone up to 50% increased the dry weight of shoots and roots. Leaf expansion was suppressed both at 0 and 100% gas phases. Fruit yield and weight were heavier when the gas phase exceeded 50%, whereas the percentage of dry matter and soluble solids decreased. Photosynthetic rate of leaves was significantly lower at the 0% gas phase, while total root respiration increased as the gas phase was increased to 75%.

Tomato roots in the non-aerated nutrient solution were injured by oxygen deficiency, whereas roots maintained only in the humid atmosphere suffered from water stress. Partial exposure of roots to humid atmosphere promoted physiological activity of the whole root system, grew vigorous, and increased yield. Hence, for stable growth of tomato plants, their roots need exposure to both environments.

We therefore undertook a series of experiments in which the support root had large plasticity in response to root-zone environment. The root in humid atmosphere was adapted to mild water stress by changing in morphology and function. Those changes were effective to super optimal temperature stress. The large root developed in the humid atmosphere, namely, an influx of a large amount of photoassimilate, would be correlated with stress adaptability. When several stresses overlap coincidentally, various responses would interact with each other and, hence, total functions of the root would be determined. Therefore, a balance between costs and benefits should evaluate stress adaptability of the root. These observations would be available for establishment of a new growing system for high-yield and stable production from the point of view of stress adaptability of plants.