水耕における溶存 O₂ 濃度制御下のキュウリ植物の吸水

吉 田 敏・北 野 雅 治・江 口 弘 美

九州大学生物環境調節研究センター

Water Uptake in Cucumber Plants (*Cucumis sativus* L.) under Control of Dissolved O₂ Concentration in Hydroponics

Satoshi YOSHIDA, Masaharu KITANO and Hiromi EGUCHI

Biotron Institute, Kyushu University, 12, Fukuoka 812-81, Japan

For analyzing the effect of dissolved O₂ concentration on root water uptake in hydroponics, the stem base water flux in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) was measured by heat flux control method (HFC) in "a" newly developed system for controlling dissolved O₂ concentration. At an air temperature of 25°C, a relative humidity of 70%, a PPFD of 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (a photoperiod of 12 h) and a root temperature of 25°C, dissolved O₂ concentration was controlled at set values of 0.01, 0.10 and 0.20 mM with an accuracy of ± 0.005 mM. At each dissolved O₂ concentration, the water uptake rate drastically increased by lighting the plant, and water uptake reduced in proportion to decrease in dissolved O₂ concentration: Water uptakes per day at 0.20, 0.10 and 0.01 mM were 235, 186 and 164 g, respectively. This fact suggests that root water uptake in hydroponics is depressed at lower dissolved O₂ concentrations by change in membrane permeability of root cells through respiration-dependent processes.

(Received September 13, 1995)

1995 年 9 月 13 日受付

調べた。

緒 言

水耕において、培養液の溶存 O₂ 濃度が低い条件下では植物の生育や収量が減少することが知られている(位田, 1977)。Chun and Takakura (1994) は、レタス植物の水耕において溶存 O₂ 濃度の低下にともなって根の呼吸速度が減少することを明らかにしている。さらに、低溶存 O₂ 濃度条件下では根の細胞分裂が遅れ、伸長が抑制される一方、分枝根が増加する等、根の生育に対する溶存 O₂ 濃度の作用が認められている(Atwell *et al.*, 1985; Giménez-Abian *et al.*, 1987; Wiedenroth, 1993)。このような溶存 O₂ 濃度は吸水にも作用していると考えられる。そこで本研究では、キュウリ植物において根の吸水に対する溶存 O₂ 濃度の影響を調べることを目的として、溶存 O₂ 濃度制御下において根の吸水速度の動態をオンライン計測によって

材料および方法

植 物 材 料

植物材料としては、キュウリ (*Cucumis sativus* L.) 品種「長日落合 2 号」を用いた。育苗時の水耕においては、培養液を Table 1 に示す組成とし、環境条件を気温 23°C、湿度 70% RH、光強度 PPFD 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (メタルハライドランプ DR400/T(L), 東芝ライテック)、12 時間日長 (8:00~20:00) および飽和溶存 O₂ 濃度とした。実験には、第 3 本葉が展開した植物(播種後 21 日、葉面積 $474 \pm 23 \text{ cm}^2$)を用いた。育苗時と同じ組成の培養液において溶存 O₂ 濃度条件を 0.01 mM, 0.10 mM および 0.20 mM に設定し、それぞれ 3 個体を供試した。植物体を溶存 O₂ 濃度制御装置に植栽した後、2 日目に測定を行った。このとき、培養液中の細菌の増殖を抑制するためにストレプトマイシン

Table 1 Concentrations of elements in nutrient solution.

Element	Concentration (mM)	Solute
[NO ₃ ⁻]	30.84	KNO ₃ , Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O
[NH ₄ ⁺]	3.21	NH ₄ H ₂ PO ₄
[PO ₄ ³⁻]	3.38	NH ₄ H ₂ PO ₄
[K ⁺]	15.25	KNO ₃ , KOH
[Ca ²⁺]	8.20	Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O
[Mg ²⁺]	3.72	MgSO ₄ 7H ₂ O
[BO ₃ ³⁻]	0.09	H ₃ BO ₃
[Fe ²⁺]	0.10	C ₁₀ H ₁₂ N ₂ O ₈ FeNa H ₂ O
[Mn ²⁺]	0.04	MnSO ₄ 4H ₂ O

(0.25 mM) を添加した。

溶存 O₂ 濃度制御装置

Fig. 1 に、新たに開発した溶存 O₂ 濃度制御装置を示す。ステンレスポット (容量 4 L) に植物体を植栽し、ゴム栓およびワセリンを用いて培養液と外気とを遮断した。培養液の溶存 O₂ 濃度の制御にあたり、根の呼吸による溶存 O₂ の吸収分を補うために、連続通気によって O₂ で飽和した培養液を新たに供給した。すなわち、フィードバックセンサとしてポーラログラフ方式溶存 O₂ センサ (DO-4, 東京理化器械) を用いてポッ

ト内の溶存 O₂ 濃度を計測し、コントローラ (FM-11, 東京理化器械) により送液ポンプ (peristaltic pump; 流量 100 mL min⁻¹) を ON-OFF 操作し、O₂ で飽和させた培養液をポットに供給した。ポットから排出された培養液はガラス容器 (容量 500 mL) をととしてオーバーフローさせ、培養液タンクに循環させて再度通気を行った。送液ポンプ停止時には、根の吸水に相当する少量の培養液をガラス容器から逆流させることにより、ポットへの外気の混入を防いだ。本研究では、溶存 O₂ 濃度の設定値を 0.01 mM, 0.10 mM および 0.20 mM とした。また、溶存 CO₂ センサ (CGP-1, 東亜電波工業) および pH センサ (HM-7E, 東亜電波工業) を用いて溶存 CO₂ 濃度および pH を計測した。各センサからの出力信号をオンラインでコンピュータに入力した。ポット内の根部環境条件を均一にするために、スターラを用いて培養液を常に攪拌した。このポットを水温 25°C に制御したウォータバスに設置してポット内の培養液温度 (根温) を 25°C に維持した。さらに、この装置を人工照明グロウスキャビネット内に設置し、地上部環境を気温 25°C, 湿度 70% RH に制御した。光条件としては、白色蛍光灯 (FLR110EH・W/A, 東芝ライテック; PPFD 280 μmol m⁻² s⁻¹) および白熱灯 (BRF100V, 東芝ライテック; PPFD 20 μmol m⁻² s⁻¹)

Fig. 1 Schematic diagram of a control system of dissolved O₂ concentration in hydroponics.

[O₂], dissolved O₂ concentration in stainless steel pot (root environment); [CO₂], dissolved CO₂ concentration in stainless steel pot; HFC, heat flux control method for measurement of water uptake rate in roots of an intact cucumber plant.

を用いて光強度を PPFD $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 12 時間日長 (8:00~20:00) とした。

HFC 法による根の吸水速度の計測

前述のように、培養液の循環によって溶存 O_2 濃度の制御を行う場合には、重量法あるいはポトメータ法を用いて根の吸水速度のオンライン計測を行うことは不可能である。そこで、本研究では熱流制御法 (HFC 法: 北野・江口, 1986) を採用して、キュウリ植物の茎の基部における茎内水流量のオンライン計測を行い、個体あたりの根の吸水速度とした (Fig. 1)。

Fig. 2 に、HFC システムの模式図を示す。センサ部分は、密巻きマンガン線のメインヒータと上下 2 個のサブヒータおよびメインヒータ周囲の温度差を検出する 4 組の T-熱電対 (直径 0.1 mm) で構成されている。キュウリ植物の茎の基部にメインヒータを装着し、その表面にプラスチックテープを巻いた。さらに 2 個のサブヒータをメインヒータの上下それぞれ 1 cm 離れた部位に装着した。メインヒータ上下の茎温差 ($T_u - T_d$) およびメインヒータと上下それぞれのサブヒータとの間の茎温差 ($T_u - T_u'$ および $T_d - T_d'$) を茎に挿入した熱電対で検出した。また、メインヒータ表面とその外側のプラスチックテープ表面との温度差 ($T_s - T_s'$) も熱電対で検出した。気温変動および光照射による外乱を防ぐために、センサ部分を発泡スチロー

ルの断熱ケースで被覆した。

メインヒータからの加熱量 (Q) は茎内水流に伴う熱フラックス (q_f)、メインヒータ表面からプラスチックテープへの熱伝導による熱フラックス (q_s) およびメインヒータからそれぞれ上下方向への茎内の熱伝導による熱フラックス (q_u および q_d) に分配される (すなわち、 $Q = q_f + q_s + q_u + q_d$)。そこで、熱伝導による熱フラックス q_s , q_u および q_d を引き起こす温度差 $T_s - T_s'$, $T_u - T_u'$ および $T_d - T_d'$ を、メインヒータおよび上下サブヒータの電圧の操作により、それぞれ一定の設定値 SV_s (>0), SV_u (>0) および SV_d (>0) に制御した。このことによって、 q_f を除く熱フラックスの和 ($q_s + q_u + q_d$) がつねに一定に保たれ、メインヒータの Q の操作量が q_f の変動に対応し、基部の茎内水流量すなわち根の吸水速度 (F) が次式で与えられる。

$$F = \frac{Q - (q_s + q_u + q_d)}{C_w(T_u - T_d)} = \frac{Q - Q_0}{C_w(T_u - T_d)} \\ = \frac{V^2 - V_0^2}{RC_w(T_u - T_d)}$$

ここで、 C_w は水の比熱、 Q はメインヒータの電気抵抗 R および電圧 V により $Q = V^2/R$ で与えられる。 Q_0 および V_0 は、 $F=0$ すなわち $q_f=0$ のときのメインヒータの加熱量と電圧で $Q_0 = V_0^2/R = q_u + q_d + q_s$ (一定) である。 V および $T_u - T_d$ はオンラインでコン

Fig. 2 Schematic diagram of the heat flux control (HFC) system for on-line measurement of water uptake rate in roots.

T_s , surface temperature of main heater; T_s' , surface temperature of the plastic tape mounted on the main heater; T_u and T_d , stem temperatures at the respective upper and lower end of the part heated by the main heater; T_u' and T_d' , stem temperatures at points apart from the respective measuring points of T_u and T_d ; SV_s , SV_u and SV_d , set values for the respective controls of $T_s - T_s'$, $T_u - T_u'$ and $T_d - T_d'$; V , direct current voltage applied to the main heater for controlling $T_s - T_s'$.

ピュータに入力し、 V_0 は測定終了後に茎を切断して求めた。

本システムは、 $\pm 5\%$ の測定精度と約1 minの時定数を有し、根の吸水の動的变化に十分追従が可能である (Kitano and Eguchi, 1989)。また、吸水量に対応してヒータの加熱量が操作されるので、茎の加熱部位の温度場に急激な変化は生じず、茎温の上昇も 5°C 以下に抑えられ、吸水に対する加熱の影響は認められなかった。

結果および考察

溶存 O_2 濃度の制御結果

25°C における飽和溶存 O_2 濃度は 0.25 mM であるが、ここでは最高値を 0.20 mM とした。Fig. 3 に設定値を 0.01 mM (a), 0.10 mM (b) および 0.20 mM (c) とした場合の溶存 O_2 濃度の経時変化を示す。溶存 O_2 濃度の変動はいずれも $\pm 0.005\text{ mM}$ の範囲内で、本システムにおいて十分な精度で溶存 O_2 濃度を制御することが可能であった。根の呼吸によりポット内に蓄積した溶存 CO_2 は送液ポンプ作動時に培養液とともに排出され、溶存 CO_2 濃度は $0.5 \pm 0.1\text{ mM}$ の範囲に維持された。このときの pH は 5.0 ± 0.6 の範囲であった。

Fig. 3 Controlled variables of dissolved O_2 concentrations at the respective set values of 0.01 mM (a), 0.10 mM (b) and 0.20 mM (c) at a root temperature of 25°C in the control system of dissolved O_2 concentration in hydroponics.

低溶存 O_2 濃度 (0.01 mM) 条件下においても、キュウリ植物に根の褐変、葉の萎凋およびクロロシス等は認められなかった。

根の吸水速度に対する溶存 O_2 濃度の作用

Fig. 4 に、溶存 O_2 濃度の設定値を 0.01 mM (a), 0.10 mM (b) および 0.20 mM (c) とした条件下における吸水速度の経時変化を示す。いずれの溶存 O_2 濃度条件下においても、吸水速度は光条件に同調して変動した。すなわち、吸水速度は光照射によって急速に増加し、消灯後に急速に減少した。ここで $8:00$ の光照射開始 3 h 前から吸水速度が徐々に増加する傾向がみられたが、このことは育苗時の光周期の前歴に馴らされた気孔運動が維持されていると考えられる。吸水速度は溶存 O_2 濃度を 0.20 mM とした条件において増加した。すなわち、暗黒下の $4:00$ における吸水速度は、溶存 O_2 濃度が 0.01 mM において 0.6 mg s^{-1} および 0.10 mM において 0.7 mg s^{-1} であったのに比べ、 0.20 mM において 1.2 mg s^{-1} で大となった (5% レベルで有意)。同様に、光照射下の $14:00$ における吸水速度は、溶存 O_2 濃度が 0.01 mM において 3.2 mg s^{-1} および 0.10 mM において 3.6 mg s^{-1} であったのに対して、 0.20 mM において 4.2 mg s^{-1} で大となった (5% レベルで有意)。このように、暗黒下および光照射下において溶存 O_2 濃度を

Fig. 4 Time course patterns of water uptake rate in roots at the respective dissolved O_2 concentrations of 0.01 mM (a), 0.10 mM (b) and 0.20 mM (c) at a root temperature of 25°C , an air temperature of 25°C , a relative humidity of 70% and a PPFD of $300\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ in a photoperiod of 12 h ($8:00\text{--}20:00$).

The means of measured values in 3 plants are plotted with the respective 95% confidence limits at $4:00$ and $14:00$.

0.10 mM 以下とした条件で根の吸水速度の減少が認められたことから、低溶存 O_2 濃度では根の吸水が抑制されることが明らかとなった。ここで、溶存 O_2 濃度が最も低い 0.01 mM においても吸水速度は 0.6 mg s^{-1} (暗黒下) から 3.2 mg s^{-1} (光照射下) の範囲にあり、根の吸水が完全に停止して 0 レベルとなることはなかった。Yoshida and Eguchi (1994) は、低溶存 O_2 濃度条件下において地上部環境の O_2 が葉をとおして根に供給され、根の呼吸が維持されるとともに吸水が改善されることを明らかにしている。本研究においても、低溶存 O_2 濃度において地上部から葉をとおして輸送された O_2 により根の吸水がある程度維持されたと考えられる。

Fig. 5 に、各溶存 O_2 濃度条件下における、光照射下 (12 h) の吸水量、暗黒下 (12 h) の吸水量および 1 日間の吸水量を示す。光照射下の吸水量は、溶存 O_2 濃度が 0.01 mM において 130 g、0.10 mM において 150 g であり、0.20 mM において 179 g で、著しく大であった (1% レベルで有意)。同様に、暗黒下の吸水量は、0.01 mM において 33 g、0.10 mM において 36 g であり、0.20 mM において 56 g で著しく大であった (1% レベルで有意)。1 日間の吸水量は、0.01 mM において 164 g であったのに対し、0.10 mM において 186 g で大となり (5% レベルで有意)、さらに 0.20 mM においては 235 g で著し

Fig. 5 Water uptakes in light (○), in darkness (●) and in a whole day (●) at dissolved O_2 concentrations of 0.01, 0.10 and 0.20 mM.

The means of measured values in 3 plants are plotted with the respective 95% confidence limits.

く大となった (1% レベルで有意)。このように、溶存 O_2 濃度の低下に対応して吸水量が減少することから、低溶存 O_2 濃度条件下で吸水が抑制されることが明確に示された。Chun and Takakura (1994) は、レタスの水耕において溶存 O_2 濃度が 0.07~0.26 mM の範囲で、溶存 O_2 濃度の低下に伴って根の呼吸速度が減少することを明らかにしている。以上のことから、本研究におけるキュウリにおいても低溶存 O_2 濃度での吸水量の減少に並行して根の呼吸も抑制されていることが推測される。

根の吸水は、蒸散で生じる圧ポテンシャル勾配およびイオンの能動輸送で生じる浸透ポテンシャル勾配によって引き起こされる (Nobel, 1991)。本研究では、低溶存 O_2 濃度条件下においても光照射に同調した周期的な気孔運動が維持されており (Fig. 4)、しかも地上部環境の空気飽差が 6.9 g m^{-3} と大きいことから、蒸散による圧ポテンシャル勾配が吸水のおもな推進力 (driving force) になっていると考えられる。Everard and Drew (1987, 1989) はトウモロコシ (*Zea mays* L.) およびヒマワリ (*Helianthus annuus* L.) を用いて、圧ポテンシャル勾配が一定の条件下で吸水が O_2 欠乏により抑制されることを明らかにしている。このことは、低溶存 O_2 濃度条件下では根の通水抵抗が増大することによって吸水が抑制されることを示唆している。根の通水抵抗は根の表面から中心柱の導管までの経路における吸収抵抗および導管内における通導抵抗から構成されるが、長野・石田 (1984) および長野ら (1993) は、全根系の通水抵抗に占める吸収抵抗の割合が 80% 以上であることを明らかにしている。したがって、水が根の柔細胞組織を透過して導管に取り込まれるまでに介在する膜の透過性が根の吸水を支配していると考えられる。このことから、低溶存 O_2 濃度条件下では、根の呼吸が抑制されることにより、根の細胞の膜透過性が低下して根の吸収抵抗が増加した結果、根の吸水が抑制されることが推測される。さらに、Katou and Taura (1989) は、圧ポテンシャル勾配で引き起こされる吸水においても、プロトンポンプによるイオン輸送が根の中の水輸送に関連するという仮説を提唱している。このことから、溶存 O_2 濃度の低下により根の呼吸が抑制された条件下では、イオン輸送のメカニズムをとおしても、根の吸水が影響を受けることが考えられる。このように、溶存 O_2 濃度が低い条件下では根の吸水が抑制されることから、溶存 O_2 濃度は呼吸が関与する生理的プロセスをとおして根の吸水にも影響

を与えることが示唆される。したがって、植物生産場面においてもより活発な根の吸水を保つためには溶存 O_2 濃度をできるだけ高く維持することが必要であることがわかった。

文 献

- Atwell, B. J., Thomson, C. J., Greenway, H., Ward, G., Waters, I. 1985. A study of the impaired growth of roots of *Zea mays* seedlings at low oxygen concentrations. *Plant Cell Environ.* **8**, 179-188.
- Chun, C., Takakura, T. 1994. Rate of root respiration of lettuce under various dissolved oxygen concentrations in hydroponics. *Environ. Control in Biol.* **32**: 125-135.
- Everard, J. D., Drew, M. C. 1987. Mechanisms of inhibition of water movement in anaerobically treated roots of *Zea mays* L. *J. Exp. Bot.* **38**: 1154-1165.
- Everard, J. D., Drew, M. C. 1989. Mechanisms controlling changes in water movement through the roots of *Helianthus annuus* L. during continuous exposure to oxygen deficiency. *J. Exp. Bot.* **40**: 95-104.
- Giménez-Abian, M. I., de la Torre, C., Lopez-Saez, J. F. 1987. Growth and cell proliferation in *Allium* roots at different oxygen tensions. *Environ. Exp. Bot.* **27**: 233-237.
- 位田藤久太郎 1977. 養液栽培の培地管理. 「施設園芸の環境と栽培」(位田藤久太郎編) 誠文堂新光社, 東京, p 311-338.
- Katou, K., Taura, T. 1989. Mechanism of pressure-induced water flow across plant roots. *Protoplasma* **150**: 124-130.
- 北野雅治・江口弘美 1986. 熱流制御法による茎内水流量のオンライン計測. *生物環境調節* **24**: 109-115.
- Kitano, M., Eguchi, H. 1989. Quantitative analysis of transpiration stream dynamics in an intact cucumber stem by a heat flux control method. *Plant Physiol.* **89**: 643-647.
- 長野敏英・石田朋靖 1984. 植物の水分状態とその制御に関する研究. (3) 大豆の根の通水抵抗. *農業気象* **40**: 229-233.
- 長野敏英・石田朋靖・森田茂紀 1993. 植物の水分状態とその制御に関する研究. (4) 種々の根の通水抵抗について. *生物環境調節* **31**: 147-153.
- Nobel, P. S. 1991. Solute. In "Physicochemical and Environmental Plant Physiology," Academic Press, San Diego, p 109-189.
- Yoshida, S., Eguchi, H. 1994. Environmental analysis of aerial O_2 transport through leaves for root respiration in relation to water uptake in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) in O_2 -deficient nutrient solution. *J. Exp. Bot.* **45**: 187-192.
- Wiedenroth, E.-M. 1993. Responses of roots to hypoxia: their structural and energy relations with the whole plant. *Environ. Exp. Bot.* **33**: 41-51.