トマトの湿気中根と水中根の外部および内部形態の比較

中野有加^{1*}・中野明正¹・渡邊慎一¹・岡野邦夫^{1**}・巽 二郎²

¹ 野菜茶業研究所果菜研究部 470-2351 愛知県知多郡武豊町

² 名古屋大学大学院生命農学研究科 464-8601 名古屋市千種区不老町

External and Internal Root Structures of Tomato Plants Grown Hydroponically in a Humid Atmosphere or in a Nutrient Solution

Yuka Nakano^{1*}, Akimasa Nakano¹, Shin-ichi Watanabe¹, Kunio Okano^{1**} and Jiro Tatsumi²

¹ Department of Fruit Vegetables, National Institute of Vegetable and Tea Science, Taketoyo, Aichi 470-2351

² Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya, Aichi 464-8601

Summary

Effects of root-zone environment, humid atmosphere and nutrient solution with different oxygen levels on external and internal structures of tomato roots were investigated. Young tomato plants were grown in the wet-sheet culture (WSC), in which all roots were developed in a humid atmosphere, or hydroponically in the deep flow technique (DFT) with or without aeration. Dissolved oxygen in the DFT without aeration (DFT) or with aeration (DFT+Air) were 45–62% and 91–96% saturation, respectively. 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 exodermis than had the DFT. These changes in external or internal structure 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.

Key Words: aeration, hydroponics, root structure, tomato, wet-sheet culture.

緒 言

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、湿気中に形成される「湿気中根」は培養液中に形成される「水中根」に比べて、温度やpHなどの根域環境に対する適応幅が広いと述べている。こうした考え方にに基づき、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・林, 1995; 森下・神藤, 1997; 岡野ら, 1999)。我々は湿気中根の特性を明らかにするために、水中根との比較・検討を行ってきた。その結果、トマト根系のすべてが水中根である場合に比べ、根系の一部が湿気中根である場合、根の呼吸活性や葉の光合成機能が高くなり、

果実収量の増加につながることを示した(坂本ら, 2001)。さらに、不適温度条件下においても、湿気中根を有するトマト植物体の生育が水中根を有するものよりも優れることを確認した(中野ら, 2002)。

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、給液頻度および量が少ない場合、根の周囲に存在する養水分が少ない。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生長に対する必要養水分量に満たないため、吸い下げ式(Shinoharaら, 1993)やチューブ灌水の利用(山下・林, 1995)などの工夫が加えられ、その結果、正常に生育することが確認された。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

2002年1月9日 受付。2002年10月1日 受理。

* Corresponding author.

** 現在: 花き研究所企画調整室。

に伴い大きく変動する。しかし、生育適温と考えられる 25℃条件下では、そうした日変動の差異にかかわらず両方式でのトマトの生育には差異がみられなかった(中野ら, 2002)。一方、酸素条件については大きな差異がある。DFTでは、飽和状態においても溶存酸素濃度は数 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等により常に欠乏の危険性がある(郭・橘, 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、植物は置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)。したがって、根域環境に適応するために重要な形質が変化す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、根長の増加や根毛の発達による根系の拡大に加えて、根の分布が重要であるとされる(Hackett, 1969)。一方、養液栽培のように養分供給が潤沢である場合には、根長および根表面積の増加による養分獲得への効果は小さく、根の体積、すなわち根表面から中心柱まで養分が移動する際の抵抗が小さいことが重要であると考えられている(Russel, 1981)。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, 1995, 1999; Ketipearachchi・Tatsumi, 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、さまざま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、根の生長阻害が著しい(郭・橘, 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。

トマトの根系形態に及ぼす根域環境条件の影響を明らかにする目的で、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)で栽培し、形成された根系の内部、外部形態を観察した。

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。灌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(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(360×120×7 cm; 300 liter)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 にエアープンプ(N α 4000, 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(第 1 図)。以後、これらの処理区をそれぞれ DFT 区、

Fig. 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 solutions in each container are circulated by a pump.

DFT+Air 区, WSC 区とする. 定植後の培養液管理は, 1/2濃度の太塚 A 処方培養液 ($EC\ 1.35\ dS \cdot m^{-1}$) を用いて行い, 全処理区ともに水中ポンプ (NP-90, 仲佐) を 15 分当たり 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 $16.2 \sim 38.4^\circ C$, 実験 2 で $18.8 \sim 39.9^\circ C$, 実験 3 で $9.0 \sim 35.0^\circ C$ で推移した. 実験 1 での WSC 区の根域温度は $20.7 \sim 31.3^\circ C$, DFT 区の根域温度は $21.9 \sim 28.0^\circ C$ 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 $12.2^\circ C$ (実験 2) および $22.7^\circ C$ (実験 3) と大きかったのに対し, DFT 区では $7.3^\circ C$ (実験 2) および $19.6^\circ C$ (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 $45 \sim 62\%$ ($3.6 \sim 5.3\ ppm$; 実験 1), DFT+Air 区では飽和値の $91 \sim 96\%$ ($7.1 \sim 8.1\ ppm$; 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, 地上部と根に切り離した後, 巽 (1995) の方法に準じて解析した. 解析は根系全体ではなく一次側根および付随する高次側根の単位で行った. 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 ($29\ cm \times 20\ cm \times 1.2\ cm$) に約 0.5 cm 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, 1 次側根から 2 次, 3 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 2 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, 上記の側根長と側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 2 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 $0.085\ mm$ (原画像の画素サイズ) から $21.67\ mm$ まで 11 段階に変化させ, その時の $N(r)$ 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に相当する. D が大きいほど, r の値を変えたとき観測できる N の変化が大きく, より複雑な図形であることになる. 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・Been, 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 5 cm 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 $250\ \mu m$ 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 5 cm 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 $10\ \mu m$ 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) 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, $80^\circ C$ で 48 時間乾燥し, 重量を測定した.

結 果

1. 植物体の生長 (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 (第 1 表)。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 (第 2 表)。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、1 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) 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 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 (第 2 図)。しかし、40 cm 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 (第 3 図)。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 ($D > 1.4$) 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、各側根の 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、1% レベルで有意な値であった。

3. 根毛の発生数 (実験 2)

いずれの処理区においても、1 次側根根軸上の根毛発生数は根端から 5~10 cm 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 (第 4 図)。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

Table 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	1.29b ^w	0.25b	5.0c	-	-
	DFT+Air	1.79a	0.28ab	6.3a	-	-
	WSC	1.73a	0.30a	5.6b	-	-
Expt.2 ^x	DFT	2.84b	0.40b	7.2b	7.4c	413b
	DFT+Air	5.71a	0.63ab	9.1a	9.5a	987a
	WSC	6.49a	1.05a	6.4b	8.6b	1081a

^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 column are not significantly different at $P=0.05$.

Table 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	43.1a ^y	154a	0.43a	53.7a	0.73a	1.295ab (0.090 ^x)	7258b
DFT+Air	57.7a	183a	0.34b	54.3a	1.02a	1.277b (0.076)	17117b
WSC	44.2a	168a	0.39ab	44.2a	0.99a	1.317a (0.067)	39346a

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

^z The fractal dimension, describing complexity of fractal architectures, are calculated using box-counting method. (Tatsumi et al. 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).

大値は $250\ \mu\text{m}$ 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 1 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 (第 2 表)。

4. 根の内部形態 (実験 3)

Fig. 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. 1.

1 次側根軸および原生木部道管の直径、皮層細胞層の厚さおよび中心柱の直径は、いずれも WSC 区で DFT+Air

Fig. 3. The frequency distribution of *D* measured in individual lateral roots of tomato seedlings grown in different hydroponic systems. Details of treatments are described in Fig. 1.

Fig. 4. Changes in the number of root hairs in a slice ($250\ \mu\text{m}$) of lateral root of tomato seedlings grown in different hydroponic systems. Vertical lines indicate SD ($n=3$).

Table 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. cross section ⁻¹)
DFT	83.3b ^z	2.4b	22.6b	32.7ab	14.0a
DFT+Air	81.3b	2.5b	22.3b	29.8b	15.0a
WSC	118.1a	3.4a	34.0a	37.9a	15.5a

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

区および DFT 区よりも有意に大きかった (第 3 表)。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 1 次側根で、根端から 10 cm の位置で根の中心柱に破生細胞間隙が観察された (第 5 図)。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 (第 6 図)。

考 察

1. 湿気中根および水中根の外部形態

トマトの地上部生長量は、WSC 区や湛液の通気区と比較して、湛液無通気区が有意に小さかった。根系の外部形態のうち、根長や表面積など量的な性質については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つ

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。無通気区では、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。

一方、保水シート耕区および湛液通気区では、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、根の生長量が異なり、S/R 比は保水シート耕区が湛液通気区よりも小さかった。また、保水シート耕区では湛液通気区

Fig. 5. Trans-section of tomato roots stained with toluidine blue. The samples were prepared from the first order lateral roots developed in different hydroponic systems (x400). Asterisk shows the development of aerenchyma. a, DFT; b, DFT+Air; c, WSC.

Fig. 6. Trans-section of tomato roots stained red with phloroglucinol to disclose lignin deposit (arrowheads) within exodermal walls. The sample was prepared from the first order lateral roots developed in different hydroponic systems. a, DFT (x 200); b, DFT+Air (x200); c, WSC (x200); d, Wet-sheet culture (x400). Rectangular (d) in c is the area of d.

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・Takagai, 1997)。したがって、本実験の保水シート耕区は、湛液通気区に比べて根に対する乾物分配が大きく、より分枝の発達した根系を形成していたと推察される。

なお、根の乾物重は養液栽培方式間で有意な差がみられたのに対し、総根長および総投影面積には統計的に有意な差がみられなかった。同一根系内に湿気中根と水中根を形成させた場合、湿気中根の乾物率は水中根よりも大きいことが認められた(中野ら, 2001)。したがって、本実験においても根の乾物率の差異によって根長は等しくとも根重が減少したものと推察される。

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・Barber, 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、地上部の生長を維持すること(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・Berlyn, 1996)という推測もある。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、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。湛液水耕における通気の有無は、根の内部組織の大きさには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。嫌気条件下では、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作物で観察されており(Justin・Armstrong, 1987)、その結果として形成された間隙が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嫌気状態に対する適応反応と考えられる。

一方、湿気中根の一次側根は、水中根よりも皮層細胞層の厚さ、原生木部道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着したカスパリー線があること(Zimmermann・Steudle, 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・師管の数との間には、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、太い根ほど師部直径が大きく、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・師管の発達により、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推察される。

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、根の分岐、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、培養液へ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、地上部の生長は維持されたと考えられる。

摘 要

湿気中と水中、および水中における酸素レベルの大きさという根域環境の差異が、トマト幼植物の根系の外部・内部形態に及ぼす影響について調査した。根系が湿気中に形成される保水シート耕(WSC区)、培養液中に形成される湛液水耕の通気(DFT+Air区)および同無通気(DFT区)下で、トマトを栽培した。培養液中の溶存酸素濃度は、DFT区で飽和濃度の45~62%、DFT+Air区で同91~96%で推移した。地上部の生長は、DFT+Air区とWSC区で同程度であり、DFT区では抑制された。総根長および総根表面積には処理による差はみられなかった。側根のフラクタル次元は、WSC区で大きかった。1次側根数および側根の平均長には処理による差はみられなかったが、DFT区では、短い側根の占める割合が大きかった。また、DFT区では根基部に近い根の中心柱において細胞間隙が形成された。WSC区では、根毛の発生数が多く、根の原生木部道管、皮層細胞層および中心柱の直径の増大、さらに外皮における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における嫌氣的ストレスあるいはWSCにおける水分ストレスに対する適応的な応答と考えられた。

引用文献

- Bhaskar, V., G. Berlyn and J. Connolly. 1993. Root hairs as specialized respiratory cells: a new hypothesis. *J. Sustainable Forestry* 1: 107–125.
- Cherif, M., Y. Tirilly and R. R. Belanger. 1997. Effect of oxygen concentration on plant growth, lipid peroxidation and receptivity of tomato roots to *Pythium* F under hydroponic conditions. *Europ. J. Plant Pathology*. 103: 255–264.
- Connolly, J. and G. Berlyn. 1996. Cytochemical assay for differential respiratory activity in roots and root hairs. *Biotech. Histochem.* 71: 197–201.
- 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.
- Hackett, C. 1969. A study of the root system of barley. 2. Relationships between root dimensions and nutrient uptake. *New Phytol.* 68: 1023–1030.
- 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. p. 28–29. 根の事典 (根の事典編集委員会編). 朝倉書店. 東京.
- 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.
- Justin, S. H. F. W. and W. Armstrong. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytol.* 106: 465–495.
- 川田信一郎・森田茂紀・山崎耕宇. 1979. 水稻冠根における道管および師管の数について. *日作紀.* 48: 502–509.
- Ketipearachchi, K. and J. Tatsumi. 2000. Local fractal dimensions and multifractal analysis of root system of legumes. *Plant Prod. Sci.* 3: 289–295.
- 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.
- Lynch, J. and J. Been. 1993. Growth and architecture of seedling roots of common bean genotypes. *Crop Sci.* 33: 1253–1257.
- Mackay, A. D. and S. A. Barber. 1985. Effect of soil moisture and phosphate level on root hair growth of corn roots. *Plant Soil.* 86: 321–331.
- Mandelbrot, B. 1983. The fractal geometry of nature. p. 1–468. Freeman, New York.
- Miller, D. 1986. Root systems in relation to stress tolerance. *HortScience* 21: 963–970.
- Miyamoto, N., E. Steudle, T. Hirasawa and R. Lafitte. 2001. Hydraulic conductivity of rice roots. *J. Exp. Bot.* 52: 1835–1846.
- 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.* 1997: 13.
- 中野有加・岡野邦夫・渡邊慎一・巽 二郎. 2001. 保水シート耕におけるトマトの湿気中根と水中根による培養液中¹⁵Nの吸収. *園学雑* (別 2): 260.
- 中野有加・渡邊慎一・岡野邦夫・巽 二郎. 2002. 養液栽培トマトの湿気中根および水中根の生理活性と形態に及ぼす生育温度の影響. *園学雑.* 71: 683–690.
- 岡野邦夫・坂本有加・渡邊慎一・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.
- Russel, S. 1981. 作物の根系と土壌 (田中典幸 訳). p. 87–120. 農文協. 東京.
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy.* p. 149. Oxford University Press, New York.
- 坂本有加・渡邊慎一・岡野邦夫・巽 二郎. 2001. 保水シート耕方式の養液栽培における根域の気相/液相部比率がトマトの生育・収量に及ぼす影響. *園学雑.* 70: 622–628.
- Shinohara, Y., T. Maruo and T. Ito. 1993. Effects of capillary hydroponic system on the growth, yield and quality of tomato and cucumber. *Tech. Bull. Fac. Hort. Chiba Univ.* 47: 1–8.
- 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.
- 巽 二郎. 1999. 根系構造のとらえ方. *土壌の物理性.* 82: 11–19.
- Tatsumi, J. and K. Takagai. 1997. Fractal characterization of root system architecture in legume seedlings. p. 359–365. In: M. M. Novak and T. G. Dewey (eds.). *Fractal frontiers.* World Scientific, Singapore.
- Tatsumi, J., A. Yamauchi and Y. Kono. 1989. Fractal analysis of plant root systems. *Ann. Bot.* 64: 499–503.
- 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.
- 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. *農及園.* 68: 937–942.
- 山崎肯哉. 1986. 養液栽培技術の発展経過と今後の方向. *農及園.* 61: 107–114.
- 吉田 敏・北野雅治・江口弘美. 1998. O₂ 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.
- Zimmermann, H. M. and E. Steudle. 1998. Apoplastic transport across young maize roots: effect of the exodermis. *Planta.* 206: 7–19.