

湛水処理をした栄養成長期と果実肥大期のトマトにおける ^{13}C 光合成産物の分配 および出液速度の変化

中野有加*・河崎 靖・鈴木克己

独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構野菜茶業研究所 470-2351 愛知県知多郡武豊町字南中根 40-1

Distribution of ^{13}C -photosynthates and Changes in Bleeding Rate under Waterlogged Conditions at Two Developmental Stages in Tomato Plants

Yuka Nakano*, Yasushi Kawasaki and Katsumi Suzuki

National Institute of Vegetable and Tea Science, 40-1 Minaminakane, Taketoyo, Chita, Aichi 470-2351

Abstract

This study investigated causes of increased susceptibility to excess moisture injury during the fruit developmental stage compared with vegetative stage in tomato plants. Dry matter, distribution patterns of photosynthates and bleeding rate in tomato plants under transient waterlogged condition were investigated. After whole shoots of tomato were exposed to $^{13}\text{CO}_2$ for 5 hours, the tomato plants were waterlogged for 43 hours. The waterlogged treatment did not affect the distribution of newly fixed carbon to the roots during either stage of the tomato plant. Only 2% of assimilates translocated to the roots during the fruit developmental stage under waterlogged condition. The bleeding rate was lower in both stages following waterlogged treatment. The bleeding rate per unit root dry mass was lower during the fruit developmental stage compared with that at the vegetative stage. Therefore, it is suggested that relatively low distribution rate of photosynthate to the root, which is natural during the fruit developmental stage, and the greater decline in root activity would be factors promoting increased susceptibility of tomato to excess moisture injury.

Key Words : bleeding, carbohydrate, excess moisture injury, root, translocation

キーワード : 根, 湿害, 出液, 炭水化物, 転流

緒 言

近年、米価低落や転作率上昇に伴い、転換畑における野菜の栽培が増加している。しかし、転換畑では圃場の排水が十分でない場合が多く、過剰水の停滞に起因して転作作物の収量、品質が低レベルにとどまっているのが現状である(中村ら, 2001)。トマトは、キュウリやナスと比べて根域低酸素耐性の劣る作物として知られ、水田転換畑における地下水位と生育・収量の関係(幸田, 1983)や、養液栽培における培養液中の溶存酸素濃度と成長(橘・郭, 1997)および代謝特性(郭ら, 1999)との関係などについて報告されている。

耐湿性には複数の要因が関与しており、そのうち湛水条件下において地表に不定根を形成する能力は過剰水分に対する重要な適応要因のひとつと考えられている(間野ら, 2005)。Del Rosario・Fajardo (1991)は、トマトは土壌の過湿条件に反応して不定根を多く発生する作物のひとつであ

り、品種による不定根発生量は湛水処理後の生存率と相関があると報告している。著者らは、栄養成長期と果実肥大期のトマトに3日間の湛水処理を行ったところ、生育ステージによる反応に違いがみられることを観察した(中野ら, 2005)。栄養成長期には処理数時間後から地上部の萎凋がみられるものの、2～3日以内に不定根が発生し始め、萎凋は回復した。一方果実肥大期には、不定根の発生はほとんどみられず、湛水処理解除後も地上部の萎凋は回復しなかった。つまり、果実肥大期は栄養成長期より湿害を受けやすいと考えられるが、その原因については知見が少ない。

トマトにおいては、各器官に転流された同化産物の再転流はほとんどなく、主に新規同化産物によって成長することが知られている(吉岡・高橋, 1979)。従って、湛水条件下において発生する不定根は光合成産物に依存すると考えられる。光合成産物の分配と転流は、シンクの大きさと活性によって決定されるシンクの強弱によって規定される。開花結実後のトマトでは、もっとも強いシンク器官は肥大中の果実である(Wardlaw, 1990; 吉岡・高橋, 1979)。光強度の低下などによって光合成産物の量が減少した場合に、光合成産物の根や茎などへの転流量は果実と比較して

2007年8月14日 受付. 2007年11月6日 受理.

* Corresponding author. E-mail: yuka88@affrc.go.jp

減少する(吉岡ら, 1977). 植物に過湿ストレスが与えられると, 根の吸水能の低下と気孔閉鎖に伴い光合成速度が低下する(Bradford・Yang, 1981). そのため, 根への光合成産物の供給が減少し, 不定根発生を含む乾物重増加が抑制されると推察される. そこで本研究では, 葉, 茎, 果実, 根, 各器官の相互の光合成産物の競合を調べることを目的とし, 全葉をソースと考えた全葉 ^{13}C 同化処理により, それぞれの器官への分配を検討した.

近年, 根の生理的活性を簡便に示す指標として, 地上部を切断したときの茎基部からの出液速度が提唱されており, ダイズでは過湿による葉身窒素含有率の低下に先立って出液速度が低下すること(馬ら, 2005)が報告されている. トマトでは, 水耕栽培において低溶存酸素条件下で出液速度が低下することが示されている(郭・橋, 1996). 土耕栽培における過湿条件と出液速度との関係について知見を得るため, 本研究では栄養成長期と果実肥大期に湛水処理を施した場合の出液速度の変化について調査を行った.

以上のように本研究では, 果実肥大期が栄養成長期より湿害を受けやすい原因を明らかにするため, 乾物重, ^{13}C を利用した新規光合成産物の分配, 出液速度から検討した.

材料および方法

1. 栽培方法

材料としてトマト (*Solanum lycopersicum* L.) ‘ハウス桃太郎’(タキイ種苗)を用いた. 栄養成長期および果実肥大期のトマト個体を準備するため, 2005年9月1日および9月29日にガラス室内でパーミキュライトに播種した. 子葉展開期の9月10日および10月7日に, 混合した粒状培土(クレハ園芸培土:くみあいニッピ園芸培土1号=1:1(容積比))を詰めた $1 \cdot 2000 \text{ a}^{-1}$ ワグネルポットに定植した. 定植後4週間は水を, その後は山崎トマト処方 1/2 単位液 ($\text{EC } 0.7 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$) を, ドリップチューブにより適宜供給した. 各花房第3花開花時に, トマトトーン(石原バイオサイエンス)100倍液を散布して着果を促進した. 側枝は全て除去し, 各果房4果に摘果した.

2. ^{13}C 同化処理法

11月2日に, 7葉展開期および果実肥大期のトマトから生育の揃った4個体をそれぞれ選び, 以下に述べる方法で地上部全体に5時間(9:20~14:20) ^{13}C を同化させた. 果実肥大期のトマトは, 19~21枚の葉が存在し, 4段花房ホルモン処理後3日目であった. ゴム栓つきの500 mL 三角フラスコにガラス管を通し, ビニールチューブを接続した. フラスコ内に6 g(果実肥大期)あるいは1.5 g(栄養成長期)の ^{13}C 標識炭酸バリウム ($\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$, 93.3 atom% ^{13}C) を入れ, 注射器で1 N 塩酸を少量ずつ加えて $^{13}\text{CO}_2$ を発生させた. それぞれの生育ステージの個体の地上部全体をポリエチレンバッグで覆い, そこに三角フラスコからのビニールチューブを差し込み, $^{13}\text{CO}_2$ を導入した. 同化時間中に全ての炭酸バリウムを CO_2 ガス化して同化させた. 同

化時の光合成有効光子束密度(PPFD)は, $600 \sim 980 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 気温は $27 \sim 36.5^\circ\text{C}$, 深さ5 cmの土壌温度は $14 \sim 28^\circ\text{C}$, バッグ内温度は $27 \sim 38^\circ\text{C}$ の範囲であった.

同化終了後, 湛水区では各個体4 L ずつ給液し, 排水口に取り付けたチューブにより水位を土壌表面上 $0.5 \sim 1 \text{ cm}$ に保った. 対照区では適宜灌水を行った.

吉岡ら(1977)は, トマトに同化された光合成産物は, 時間経過とともに各部位へ移行し, 同化後24時間以後の変化は小さいことを示している. 本実験では同化終了43時間後に植物体をサンプリングし, 葉, 茎, 果実, 根に切り分け, 80°C で48時間以上乾燥した. 乾燥試料は振動粉碎器(平工製作所, TI-100)で微粉碎し, 赤外分光法(JASCO, EX-130 $^{13}\text{CO}_2$ アナライザー)で試料中の ^{13}C 存在比を測定した. 各部位の ^{13}C 存在量は, 次式のように算出した(^{13}C 存在量 = 乾物重 $\times$ 全炭素含有率 $\times$ ^{13}C 存在比). なお, 本実験では呼吸による ^{13}C 損失は考慮外とした.

3. 出液速度の測定

出液速度の測定は森田・豊田(2000)の方法で行った. 湛水処理は同化実験と同様に行い, 処理開始40時間後の午前6時40分に解除し, 各3個体について茎葉部の根元から約5 cm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当ててビニール袋で覆い, 輪ゴムで固定した. 145分後の午前9時5分に脱脂綿を回収し, 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.

栽培期間中の温室内気温は最低 12°C に設定して加温した. 気温の測定は, 温度データロガー(TR71U, T&D)を用いて行った. 湛水処理中および出液速度測定中の温室内気温は $11.0 \sim 38.5^\circ\text{C}$ で推移した.

結 果

1. 湛水処理と乾物重の差異

湛水処理43時間後のトマトの乾物重を第1表に示した. 栄養成長期および果実肥大期ともに, 湛水処理したトマトの根乾物重は湛水処理を行っていない対照区と比較して有意に小さかった. その他の部位には湛水処理による有意な

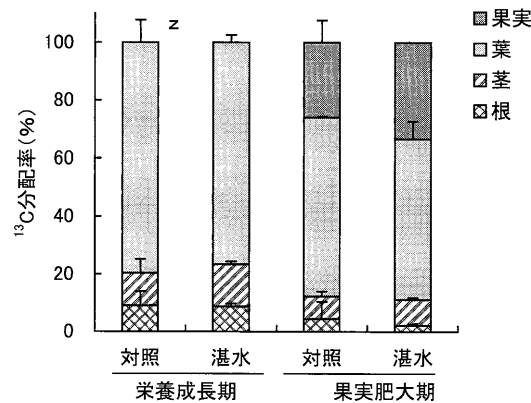
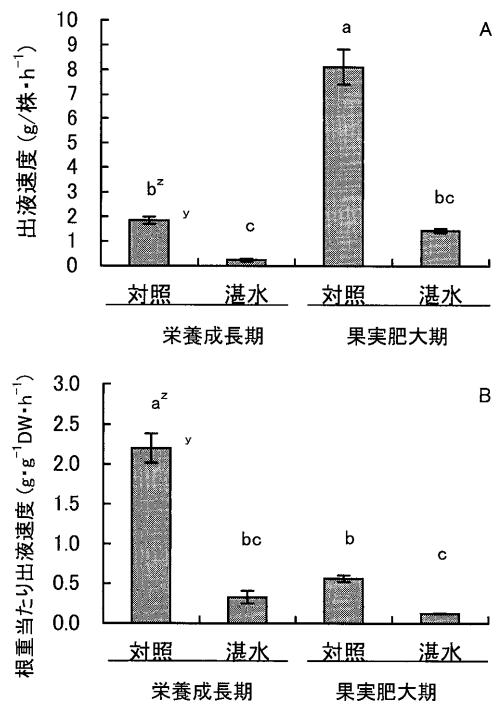
第1表 異なる生育ステージにおける湛水処理が同化終了43時間後の各部位の乾物重および根重/地上部重比に及ぼす影響

生育 ステージ	処理	乾物重 (g/株)				根重/地上部重比
		葉	茎	果実	根	
栄養 成長期	対照	4.10	0.97	—	0.80	0.16
	湛水	3.48	0.84	—	0.66	0.15
	有意差 ^z	n.s.	n.s.	—	*	n.s.
果実 肥大期	対照	63.86	24.70	29.19	12.85	0.11
	湛水	60.17	24.01	31.81	11.66	0.10
	有意差 ^z	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.

^zt検定で検定した *は5%水準で有意であることを, n.s.は有意差がないことを示す (n=5)

第2表 異なる生育ステージにおける湛水处理による各部位の ^{13}C 存在比 (atom% excess)

生育ステージ	処理	葉	茎	果実	根
栄養成長期	対照	0.54 ^z (0.15) ^y	0.40 (0.19)	—	0.28 (0.05)
	湛水	0.58 (0.11)	0.44 (0.03)	—	0.38 (0.03)
果実肥大期	対照	0.27 (0.07)	0.08 (0.04)	0.25 (0.11)	0.10 (0.02)
	湛水	0.32 (0.02)	0.12 (0.03)	0.38 (0.11)	0.07 (0.01)

^z 2 反復の平均値^y 標準偏差第1図 異なる生育ステージにおける湛水处理による ^{13}C 分配率
^z 縦棒は標準偏差を示す第2図 異なる生育ステージにおける湛水处理が株当たり出液速度および根重当たり出液速度に及ぼす影響
A; 株当たり出液速度, B; 根重当たり出液速度^z 異符号間は Tukey の多重検定により 5%水準で有意であることを示す (n=5)^y 縦棒は標準偏差を示す

差はみられなかった。根重/地上部重比 (R/S 比) は湛水区と対照区の間で差は認められなかった。

2. 湛水处理と ^{13}C の分配

個体当たりの ^{13}C 施与量は、栄養成長期では 85 mg、果実肥大期では 341 mg であった。同化終了 43 時間後の個体当たり総 ^{13}C 量は、栄養成長期では 11.6 mg、果実肥大期では 156 mg であった。

栄養成長期には葉の ^{13}C 存在比がもっとも高かったが、果実肥大期には葉と果実で同程度であった (第2表)。また茎および根の ^{13}C 存在比は、栄養成長期に比べて果実肥大期で大幅に低く、葉および果実の 1/2 以下であった。湛水处理による各部位の ^{13}C 存在比には大きな変化がみられなかった。

湛水处理時期と ^{13}C 分配率の関係を第1図に示す。対照区の栄養成長期には、植物体全体で光合成により同化され、回収された ^{13}C の 11% は茎に、9% は根に移行し、葉には 80% 残存した。一方、果実肥大期には同様に葉で 62% と最も多かったが、次いで果実で 26% であり、茎 (8%) や根 (4%) では少なかった。湛水区における ^{13}C 分配率は、根では栄養成長期の 9% と比べて果実肥大期には 2% と低かった。しかし、両時期とも ^{13}C の各器官への分配率は対照区と湛水区の間で大きな差異はみられなかった。

3. 出液速度

株当たり出液速度は、両時期ともに湛水区で有意に低かった (第2図)。生育ステージ別にみると、対照区では果実肥大期で栄養成長期の約 4 倍と有意に高く、湛水区においても同様の傾向がみられた。「出液速度 = 根重 × 単位根重当たり出液速度」と考え、単位根重当たり出液速度を算出した (森田ら, 2000)。単位根重当たり出液速度は、湛水区で有意に低く、対照区に対する割合は栄養成長期で 15%、果実肥大期で 22% であった。また、果実肥大期には、対照区で栄養成長期の約 1/4 と低く、栄養成長期の湛水区と同程度であった。湛水区においては生育ステージによる有意な差はみられなかったが、果実肥大期には $0.13 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}\text{DW} \cdot \text{h}^{-1}$ と大幅に低い値であった。

考 察

湿害は、根圏の酸素不足により根の養水分吸収が抑制されることによって光合成速度が低下し、乾物増加が抑制されるという経過が一般的である (馬ら, 2005)。本実験でも、

生育ステージに関わらず、約2日間湛水处理した根の乾物重は対照区より小さかった。一方、処理直前に同化した ^{13}C の分配に大きな変化はなく、新規固定炭素は湛水条件下においても継続して各器官に転流されていた。新規固定炭素が転流しているにもかかわらず乾物増加が抑制されていたのは、湿害により根の枯死が生じたために乾物重の増加量が少なかった、もしくは、湛水条件下では根へ転流した同化産物はすぐには根の成長に利用されず蓄積されていたという可能性が示唆される。鈴木ら（2005）は、水耕栽培したトマト幼植物の湿気中根に湛水处理を行い、処理1日後には根先端部が壊死し、時間経過とともに基部へと拡大することを観察した。本実験においても、約43時間の湛水处理によって土壤中の酸素濃度が低下し、根の呼吸が阻害された結果、根の一部が枯死し、対照区と比較して乾物重の増加が少なかった可能性がある。また、過湿条件下において、エタノールや乳酸が根に蓄積することはよく知られている（Kennedy ら、1992）ことから、過湿条件下において転流した同化産物が、エネルギー効率の低い代謝に利用され、乾物としての成長量は少なかったということも考えられる。

健全に育てた場合でも、果実肥大盛期には果実に比べて茎葉や根に分配される同化産物が減少し、一時的に栄養器官の成長が停滞する（吉岡・高橋、1979）。本実験においても、シンク活性の指標とみなせる ^{13}C の存在比（吉岡・高橋、1979）は、果実肥大期には栄養成長期に比べて小さかった。湛水条件にした本結果から、果実肥大期には果実、葉、茎、根への新規同化産物の存在比や分配率には変化がなく、対照区同様、根のシンク活性およびシンクの強さは低いままであった。栄養成長期には果実が無い場合根の存在比および分配率は比較的高かった。従って、果実肥大期に湿害を受けやすいのは、根のシンク活性が低く、光合成産物の供給が相対的に少ないことが寄与していると推察される。過湿条件では、不定根の発生が促進されることが知られている（Del Rosario・Fajardo、1991; Wiedenroth・Erdmann、1985）。光合成産物は不定根の発生に関与するため、果実肥大期に不定根発生は栄養成長期よりも少なくなり、湿害への対応が遅れ、より障害の程度が大きくなると思われる。

トウモロコシでは、根系の拡大が進む生育前半には、株当たり出液速度は根量との間に高い正の相関関係が認められることが知られている（森田ら、2000）。トマトでは、2、3、4か月と齢が進むほど出液速度が増加することが報告されている（梶田・島田、1993）。本実験の栄養成長期と果実肥大期の出液速度の差異は、根量の増加による根系全体の生理活性の増加を示していると考えられる。一方、湛水处理による株当たり出液速度の低下は、根系の生理活性の低下を表していると考えられる。出液速度は、水稻根の呼吸活性と密接な関係にあること（馬ら、2004）、過湿によるダイズ根系機能の低下程度を評価する有用な指標となりうることを示されている（馬ら、2005）。トマトにおいても、出液速度の測定

によって湿害発生程度を評価できると推察される。

従って、単位根量当たりの出液速度を算出することで、それぞれのステージにおける根の活性を比べることができる。しかし、生育期間を通して単位根量当たりの出液速度について調査した報告は少ない。トウモロコシにおける単位節根数当たりの出液速度は、播種後生育中期まで増加し、その後減少することが認められ、この変化は節根の発達と老化を示すと考察されている（森田ら、2000）。本実験において、根重当たり出液速度は果実肥大期で栄養成長期よりも低かった。これは、果実肥大期には、根への分配率の低さから根のシンク力は弱いと考えられることから、根の成長が停滞するとともに、すでに一部の根で老化に伴う生理活性の低下が始まっていたためと推察される。湛水处理によって、根重当たり出液速度は栄養成長期・果実肥大期とも同様に低下するが、果実肥大期にはこのような生育ステージに起因する活性低下が加わるため、さらに速度が小さかったと考えられる。

果実肥大期が栄養成長期に比べて湿害を受けやすいのは、根への同化産物の転流の割合が少ないため不定根の発生が少なく湛水条件へ対応できないこと、出液速度もより低下したことから、根系の生理活性の低下の程度が大きいためであると考えられた。果実肥大期の湿害対策として、応急処置的に果実を取り除くことも考えられる。しかしながら、各ステージでの果実数、浸水時間との関係、経済性など検討することが多く、今後の課題と考えられる。また、光合成産物の転流と植物ホルモンや代謝の変化など生理的な要因との関係についても検討する必要がある。

摘 要

トマトの果実肥大期が栄養成長期と比較して湿害を受けやすい原因を明らかにするため、乾物重、新規固定炭素の分配と出液速度について調査した。栄養成長期と果実肥大期のトマト地上部全体に5時間 $^{13}\text{CO}_2$ を同化させ、同化終了直後から43時間湛水处理を行った。湛水区の新規同化産物の根への分配は、両時期とも対照区と同程度であったが、栄養成長期の9%と比べて果実肥大期では2%と非常に少なかった。出液速度は両時期とも湛水处理により低下した。根重当たりの出液速度は栄養成長期よりも果実肥大期で低い値となった。果実肥大期で栄養成長期と比較して湿害の程度が大きいのは、根への同化産物の転流割合が相対的に低いステージであることと、根の生理活性の低下程度が大きいことに起因すると考えられた。

謝 辞 本研究を行うにあたり、 ^{13}C の分析に御協力をいただいた業務用野菜研究チームの岡田邦彦上席研究員に感謝の意を表します。

引用文献

Bradford, K. J. and S. F. Yang. 1981. Physiological responses of plants to waterlogging. *HortScience* 16: 25–30.

- Del Rosario, D. A. and F. F. Fajardo. 1991. Waterlogging resistance in crops. *The Philippine Agriculturist* 74: 51–58.
- Kennedy, R. A., E. Rumpho and T. C. Fox. 1992. Anaerobic metabolism in plants. *Plant Physiol.* 100: 1–6.
- 幸田浩俊. 1983. 野菜類と普通作物による低湿地帯の田畑輪換栽培に関する研究. 第1報. 地下水位と作物の生育・収量（作土層の水分吸引圧・気相率, および土壌養分の動態との関係）. 茨城農試研報. 22: 24–63.
- 郭 世栄・名田和義・加藤 仁・橘 昌司. 1999. 低酸素条件下の根のエタノール, 乳酸およびリンゴ酸代謝と細胞液 pH におけるトマトとキュウリ間の差異. 園学雑. 68: 152–159.
- 郭 世栄・橘 昌司. 1996. トマトときゅうりの根の木部出液速度に及ぼす培養液の溶存酸素濃度の影響. 園学雑. 65（別2）: 364–365.
- 間野吉郎・村木正則・藤森雅博・高溝 正. 2005. トウモロコシとテオシント幼植物において湛水条件下で地表に生じる不定根量の系統変異と遺伝解析. 日作紀. 74: 41–46.
- 馬 啓林・山口武視・中田 昇・中野貴章・田中朋之・中野淳一. 2005. ダイズ茎基部からの出液を用いた過湿による根系機能低下の評価. 根の研究. 14: 3–8.
- 馬 啓林・山口武視・中田 昇・田中朋之・中野淳一. 2004. ダイズ幼植物における茎基部からの出液速度に与する要因. 日作紀. 73: 431–435.
- 柘田正治・島田吉裕. 1993. トマト木部いつ泌液における無機成分濃度の日変化およびその濃度に及ぼす光照度と苗齢の影響. 園学雑. 61: 839–845.
- 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.
- 森田茂紀・豊田正範. 2000. メキシコ合衆国バハ・カリフォルニア州の沙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.
- 中村隆一・大久保進一・平井 剛. 2001. 水田転換畑におけるトマトの障害果（チャック果, 窓あき果）発生要因とその対策. 北海道立農試集報. 80: 31–38.
- 中野有加・河崎 靖・鈴木克己. 2005. トマト品種の幼苗期および着果期における湛水処理の影響. 根の研究. 14: 193.
- 鈴木克己・河崎 靖・中野有加. 2005. トマトにおける酸素不足による根の壊死. 園学雑. 74（別2）: 415.
- 橘 昌司・郭 世栄. 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.
- Wardlaw, I. F. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116: 341–381.
- Wiedenroth, E. M. and B. Erdmann. 1985. Morphological changes in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) following root anaerobiosis and partial pruning of the root system. *Ann. Bot.* 56: 307–316.
- 吉岡 宏・高橋和彦. 1979. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究. III. トマト果実の肥大・成熟に伴う sink 能の変化と source-sink の関係. 野菜試報. A6: 85–103.
- 吉岡 宏・高橋和彦・新井和夫・長岡正昭. 1977. 果菜類における光合成産物の動態に関する研究. I. トマトの ^{14}C 同化産物の転流・蓄積に及ぼす夜温, 地温並びに生育中の照度, N 濃度処理の影響. 野菜試報. A3: 31–41.