九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

# カンキツの水分特性と高品質果実生産に関する研究

薬師寺，博

https://doi.org/10.11501/3180641

出版情報：九州大学，2000，博士（農学），論文博士
バージョン：
権利関係：

# カンキツの水分特性と高品質果実生産に関する研究

東　都　寺　博

2001

# カンキツの水分特性と高品質果実生産に関する研究

薬師寺　博

２００１年

目　次

第１章　緒　　論　－－－

第５章　光合成同化産物の転流・分配に対する乾燥ストレスの影響
第１節　緒　　言 ---------- 70
第２節　材料および方法 ---------- 71
第３節　結　　果 ---------- 74
1　土壌と樹体の水分特性 ---------- 74
2　乾燥ストレスが果実品質に及ぼす影響 ---------- 76
3　乾燥ストレスが葉の光合成特性に及ぼす影響 ---------- 76
4　乾燥ストレスが光合成同化産物の転流・分配に及ぼす影響 ---------- 84
第４節　考　　察 ---------- 84
第５節　摘　　要 ---------- 87
第６章　総合考察 ---------- 89
総　　摘　　要 ---------- 108
謝　　辞 ---------- 113
引　用　文　献 ---------- 114
Summary ---------- 127

# 略　語

$a_w$: activity of water in the measured system

B: bulk compliance

EC: electric conductance

$e_0$: the vapor pressure of pure water

$e_w$: the vapor pressure of the measured system

DPD: diffusion pressure deficit

$G$: Gibbs free energy

$H$: entalpy

MPa: mega pascal

NFT: net film technique

$R$: gas constant

$S$: entropy

SPS: sucrose phosphate synthase

SS: sucrose synthase

SSC: soluble solids concentration

$T$: Kelvin temperature

$V_w$ : partial molal volume of water

VPD: vapor pressure deficit

WSD: water saturated deficit

$\Psi$ m: matric potential

$\Psi$ p: turgor

$\Psi$ s: osmotic potential

$\Psi$ w: water potential

# 第1章　緒　　論

ウンシュウミカンの生産量は，昭和50年（1975年）の366.5万トンを境に急速に減少し，平成10年（1998年）の生産量は119.2万トンであった．結果樹面積でみても，昭和50年（1975年）に16万haであったのが，平成10年（1998年）には6万haと大きく減少した（農林水産省農産園芸局果樹花き課，1999）．昭和40年代後半の生産過剰が価格の大暴落を引き起こし，その後の園地転換，オレンジ等の輸入自由化，生産者の高齢化，後継者不足などが生産量減少の大きな要因になっている．このような厳しい生産状況の中においても，消費者の多品目少消費傾向が強まったため，高品質果実は比較的高価格で販売されてきた．特に，ウンシュウミカンでは，果実糖度が重要な評価基準であったことから，高糖度系への品種更新や新栽培法の開発がなされてきた．出荷段階でも，光透過型センサーが選果ラインに導入され，果実糖度や酸濃度に基づく果実の個選が実施されつつある．しかし，我が国のウンシュウミカン産地は，カンキツ栽培地帯の北限に相当するとともに，夏秋季に降雨が多く，果実品質がそれらに大きく影響されやすい．このため，ウンシュウミカンの果実品質は気象に大きく左右され，我が国のウンシュウミカン露地栽培地は，必ずしも高糖度果実生産には適していない．

ウンシュウミカン栽培において，水分条件は樹体成長や果実品質に与える影響が大きいため，これまで重要な研究テーマとなってきた．すなわち，気象要因と果実品質との関係（坂本・奥地，1968），土壌含水率（鈴木ら，1967），テンシオメーター法や石膏ブロック法で計測した土壌水分張力（pF）と果実肥大（鈴木，1974），幼樹の成長（鈴木・金子，1965），果実品質（谷口・野呂，1969；富田・東，1969；山崎・川村，1969；谷口，1971；富田，1971；山崎ら，1973；栗山ら，1974；鈴木，1975；菅井・鳥潟，1976；榊原ら，1977）など多くの研究がなされ，夏秋季の土壌乾燥が果実肥大を抑制し，果実糖度と酸濃度を増加させることが明らかにされた．しかし，果樹栽培では根域における土壌水分分布（間苧谷ら，1976），土壌の物理・化学特性（山崎・川村，1969），耕土の深浅（大城・宮城，1985）など，園地によって大きな差異があるため，土壌水分値が樹体の水分反応に必ずしも反映されない．特に，強い土壌乾燥条件下では，土壌水分値のみで樹体の水分ストレス特性を評価するのは困難である．このような懸念から，樹体自体の水分特性を評価する指標として，ウンシュウミカンでは葉の飽和水分不足度（WSD）

（鈴木ら，1968；鈴木ら，1969a, b）や拡散圧不足度（DPD）（Yuda and Okamoto, 1967），カラモンデンオレンジやレモンでは蒸気圧差（VPD）（Chaney and Kozlowski, 1971；Kaufmann and Levy, 1976）などが試みられてきた．しかし，これらの計測法は労力と時間がかかることと，作物の種類によって計測条件を検討する必要があるため，研究成果の汎用性に問題があった．

これらの生体情報に代わって，水の自由エネルギーの定義から誘導された水ポテンシャル（Ψw）が提唱された（Slatyer and Taylor, 1960）．Ψw は熱力学的な物理量であるため，植物のみならず，土壌，養液，大気等の環境要因を含めた土壌－植物－大気連続体（SPA continuum）を同一の単位で表すことができ，連続した系における水の移動方向を統一的に示せる．このため，植物栽培における水分管理の指標として非常に有用と考えられている．カンキツでは，Kaufmann（1970）がサーモカップル・サイクロメーターと浸透圧計を使用してネーブルオレンジ果実のΨw，浸透ポテンシャル（Ψs）および膨圧（Ψp）を計測した．我が国では，町田・間苧谷（1974）が Scholander et al.（1965）の開発したプレッシャーチャンバー法を使用して，ウンシュウミカンの葉内Ψw の計測法を検討している．その後，Ψw は，他の植物と同様にカンキツの水分特性の指標として広く使用され，果実品質との関係（間苧谷・町田，1977b；間苧谷・町田，1980；川野，1984）だけでなく，果実肥大（Elfving and Kaufmann, 1972；間苧谷ら，1977），葉と果実の水分競合（間苧谷ら，1976；Fereres et al., 1979；Syvertsen and Albrigo, 1980），蒸散（Camacho-B et al., 1974；間苧谷・町田，1977a），気孔開度（Maotani and Machida, 1976；Syvertsen, 1982），光合成（高木ら，1981；小野，1985；Heuer and Plaut, 1989；森永，1993），耐寒性（山田ら，1987），花芽分化（井上，1989；山田ら，1990a, b），プロリン蓄積（Levy, 1980），アブシジン酸の増加（高木ら，1981；Norman et al., 1990）など，多くの生理現象とΨw との関係が明らかにされてきた．しかし，これらの研究は，プレッシャーチャンバーで計測した葉あるいは果実のΨw だけで，植物体の水分ストレス状態を評価している．Ψw は，外部環境の水利用の可能性を示すだけである．さらに，植物細胞のΨw は，Ψs とΨp の和から成り立っているので（Hashimoto and Nonami, 1990； Kramer and Boyer, 1995），Ψw だけでなく，Ψs とΨp が同時に計測されない場合，植物体の水分ストレスが的確に判定できたとは言い難い．果樹では，葉（Fereres et al., 1979）や果実（Kaufmann, 1970）など，単独の器官でΨw，Ψs，Ψp が同時に計測されているが，土壌をはじめ，根，茎，葉および果実の器官全般にわたった詳細な水分特性の解明は，これまで報告さ

れていない．

ウンシュウミカンの高品質果実生産技術として，水分管理の重要性が認識され，栽培方法についても，ハウス栽培（川野，1984），マルチ栽培法（栗山ら，1974；松本ら，1991；長谷部ら，1992），根域制限栽培法（湯浅，1992； 谷口，1993a, b；矢羽田ら，1993，1995）が試みられてきた．普及面では，1970 年代にはプラスチックフィルムを利用し，降雨の土壌浸透を防ぐマルチ栽培が試行された．しかし，その土壌乾燥効果が安定していなかったことや，労力の割に品質向上の効果がなかったことから，普及は一時大幅に減少した．その後，不織布や多孔質フィルムなど新しい被覆資材が開発され（河瀬ら，1993a, b, c），マルチ処理による土壌乾燥効果が高まった．同時に，異常気象による冷夏や夏秋季の長雨による品質低下，産地間競争の激化や消費者ニーズの変化を契機に，カンキツ栽培でマルチ栽培を積極的に取り組む環境が整ってきた．

このように，研究面や栽培面においてもウンシュウミカンの高品質果実生産に向けた水分ストレスの制御技術の重要性が増してきている．しかし，乾燥ストレスを受けたウンシュウミカン果実でみられる糖度増加の機構については，水分生理学的な観点から十分な解明はなされていない．鈴木ら（1969a）は，吸水抑制によるタンパク質や多糖類の合成が抑制され，単・少糖類の生成が進行したと推察した．菅井・鳥潟（1976）は，1果実当たりの全糖含量に差がなかったことから，濃縮効果によって糖濃度が増加した結果としている．一方，Kadoya（1972）は，乾燥ストレスを受けたウンシュウミカン果実で1果実当たりの全糖含量の有意な増加を報告し，必ずしも果汁の濃縮効果だけでは糖度増加が説明できないことを指摘した．そして，乾燥ストレスによる細胞壁合成阻害が，糖含量上昇の一因であると推察している（Kadoya, 1973；門屋，1974）．しかし，これらの報告も器官レベルでの詳細な水分特性は計測していないので，樹体にどの程度の乾燥ストレスが及んだときに有意な糖集積が起こるのか，あるいは単なる濃縮作用に起因するのか明らかにされていない．

乾燥ストレスを受けた植物では，細胞内に糖類，アミノ酸，無機イオン類などの溶存物質を集積することによって，細胞膨圧の低下と細胞体積の減少を抑える浸透圧調節機能が作用する．この代謝機能によって植物は少ない土壌水分を吸収し，さらに水が各器官へ移動できる）（Morgan, 1984 ．実際，トウモロコシの根と茎（Sharp and Davies, 1979），ダイズの茎（Meyer and Boyer, 1981），コムギの葉（Munns and Weir, 1981），ワタの葉（Timpa et al., 1986），サクランボの葉と根（Ranney et al., 1991），リンゴの葉，茎，根（Wang and

Stutte,1992；Wang et al., 1995)，イチゴの果実（Pomper and Breen, 1997）など，乾燥ストレス下で栽培された植物体の各器官で，炭水化物の増加が報告されてきたが，果実品質との関係は検討されていない．器官レベルの浸透圧調節機能と糖集積との関係を解明するためには，器官レベルでのΨw，Ψsおよびψpを計測する技術が不可欠である．

以上のような研究背景から明らかなように，水分管理はウンシュウミカンの高品質果実生産に不可欠な栽培技術の一つであるが，水分生理学的な知見を元に栽培技術が確立しているとは言い難い．特に，植物体の土壌乾燥に対する順応機能である浸透圧調節機能を解明するためには，器官レベルでの水分特性を精度高く計測しなければならない．そのような計測器として，等圧式サイクロメーター法(Boyer and Knipling, 1965）が知られている．しかし，この計測原理に基づいた市販品がなかったことから，同法を利用する場合，等圧式サイクロメーターを自作する必要があった．著者らは，ウンシュウミカンの高品質果実生産のために重要な水分生理学的な解明を行うことを目的に，等圧式サイクロメーター法を使用したカンキツの水分特性の計測（薬師寺ら，1992；Yakushiji et al., 1992；薬師寺ら，1995)，水耕栽培を利用した養液濃度ストレスによるウンシュウミカンの水分特性と果実品質への影響（薬師寺ら，1997)，マルチ栽培下のウンシュウミカンの水分特性と果実品質との関係（Yakushiji et al., 1996)，乾燥ストレスによるウンシュウミカンの果実品質と光合成同化産物の転流・分配との関係（Yakushiji et al., 1998）について検討し，報告を行ってきた．本稿は，ウンシュウミカンの高品質果実生産における水分生理学的な解明を行うことを目的として，これまでの研究成果を総括したものである．

本論文は，ウンシュウミカンを主に使用し，第２章では等圧式サイクロメーター法を用いた水分特性計測法の検証を行った．第３章では，高品質果実生産技術として利用されているマルチ栽培における水分特性と果実品質との関係を検討した．第４章では，水耕栽培を利用し，養液濃度がウンシュウミカンの水分特性と果実品質に及ぼす影響を明らかにした．第５章では，乾燥ストレス状態が，光合成特性および光合成同化産物の転流・分配に及ぼす影響を解析し，乾燥ストレスの強度と果実品質との関係について検討した．

# 第２章　等圧式サイクローターを用いたカンキツの水分特性計測

## 第１節　等圧式サイクロメーターの水分特性計測

植物のΨｗの測定法として，器官レベルではサーモカップル・サイクロメーター法（Spanner, 1951）とプレッシャーチャンバー法（Scholander et al., 1965）があり，細胞レベルではプレッシャープローブ法（Hüsken et al., 1978）が知られている．圧力－体積曲線法によりプレッシャーチャンバー法でもΨｓとΨｐを計測できるが，計測に多くの時間を要する（Tyree and Hammel, 1972）．一方，電子冷却によって熱電対の感温部を湿らせ湿球温度を測定する Spanner 型のサーモカップル・サイクロメーターは，密閉空間で定常状態に達したときの相対湿度から対象物のΨｗを算出する（Spanner, 1951）．しかし，この計測原理は，試料からの呼吸熱やクチクラ等の大きな水拡散抵抗などによって計測誤差を生じる（Kramer, 1983）．これに対して，等圧式サイクロメーター法は，水の相平衡に基づいた計測法であり，従来使用されてきたサイクロメーター法の誤差要因を極力抑えた計測法である（Boyer and Knipling, 1965；野並, 1994）．すなわち，この計測法は，計測過程で水の移動をほとんど伴わないため，クチクラ等の水拡散抵抗の問題を生じない．さらに，呼吸熱の補正，チャンバー内壁のワセリン被膜による水分子吸着の防止，検量線が不要な点および恒温制御によって，Ψｗが± 0.01 MPa で計測可能とされる（Kramer, 1983; 野並，1994）．さらに，同一の組織のΨｓも計測できるため，ΨｗとΨｓの差からΨｐを計算できる（Hashimoto and Nonami, 1990）．このような多くの利点を持つ計測器であるが，計測の自動化が困難であったことから，等圧法の原理に基づいた市販器がなかった．このため，カンキツを含めた果樹において，器官レベルのΨｗ，Ψｓ，Ψｐが同時に計測された報告は極めて少ない．

そこで，本節は，愛媛大学農学部環境植物生理学研究室で製作された等圧式サイクロメーターを使用し，カンキツの水分特性計測の有効性を検証するとともに，土壌乾燥ストレスならびに養液栽培による塩ストレスに対するカンキツの水分特性を検討した．

## 材料および方法

### 材　料

愛媛県立果樹試験場で栽植中のカラタチ（*Poncirus trifoliata*（L.）Raf）台に接ぎ木されたウンシュウミカン（*Citrus unshiu* Marc. cv. 南柑 20 号および興津早生）成木を供試した．8 月上旬に全ての供試樹に対して，葉果比 25 ～ 30 の基準で摘果した．

### 1　等圧式サイクロメーターの計測原理について

熱力学第 2 法則は状態変化の起こる方向を規定する法則であり，エントロピー（$S$）という状態量で定式化される．全体のエントロピー変化（$\Delta S_{Univ}$）は，自然界ではエネルギーの供与がなければ常に増大する（$\Delta S_{Univ} \geqq 0$）．$\Psi$ w は，熱力学に基づいた物理化学的な概念であり，水のエネルギー状態を純水を基準として表したものである．$\Psi$ w を精度高く計測するためには，$\Psi$ w 計測の系（*Sys*）に関するエントロピー変化を知らなければならない．全体のエントロピーの変化は，$\Psi$ w 計測の系と外界（*Surr*）に分けることができる．

$$\Delta S_{Univ} = \Delta S_{Sys} + \Delta S_{Surr} \geqq 0 \quad ①$$

すべての系が絶対温度 $T$ で熱平衡状態になると仮定すると，サイクロメーターは外界に対して十分小さいので，熱交換が $\Psi$ w 計測の系に影響を与えることがないと考えられる．外界のエントロピー変化は，外界の熱量変化として下記の式に表せる．

$$\Delta S_{Surr} = \frac{\Delta Q_{Surr}}{T} \quad ②$$

ここで，$\Psi$ w 計測の系と外界の間で微少量の熱量交換があった場合，熱交換の時間が十分で可逆的に熱量交換が起こったと想定すると，$\Psi$ w 計測時に放出された熱量は外界に吸収された熱量に等しくなり，$\Delta Q_{Surr} = -\Delta Q_{Sys}$ になる．この結果，①と②式より，

$$\Delta S_{Univ} = \Delta S_{Sys} - \frac{\Delta Q_{Sys}}{T} \quad ③$$

となる．③式は，$\Psi$ w の計測を定温条件で行うことにより，全体のエントロピー変化が水ポテンシャル計測に関わる系のみの関数で示せることを意味する．さらに，サイクロメーターは，地上で計測されると考えるならば，常に 1 気圧下の等圧条件下で計測していることになる．等圧条件下での計測を仮定すると，系の熱量変化（$\Delta Q_{Sys}$）は系のエ

ンタルピー変化（$\Delta H_{Sys}$）に等しくなり，この関係を③式に代入すると．

$$\Delta S_{Univ}=\Delta S_{Sys}-\frac{\Delta H_{Sys}}{T}\geqq 0$$

になる．ここで，両辺に－$T$をかけると

$$\Delta H_{Sys}-T\Delta S_{Sys}=-T\Delta S_{Univ}\leqq 0 \qquad ④$$

になる．等温・等圧の可逆過程で，$H-TS$はギブスの自由エネルギー（$G$）として知られている．$G=H-TS$で④式を置き換えると，系のギブスの自由エネルギーは

$$\Delta G_{Sys}=-T\Delta S_{Univ}\leqq 0 \qquad ⑤$$

になる．

次に，$n_w$を水の部分モル量とすると，水の化学ポテンシャル　$\mu_w$　は，下記の式で定義される．

$$\mu_w=\left.\frac{\partial G_{Sys}}{\partial n_w}\right|_{T,P,n_i}$$

水の化学ポテンシャルは，系における水分子数の変化に伴う自由エネルギーの変化を表す量である．溶液に含まれる他の溶存物質の部分モル量$n_i$　および等温・等圧条件として，Ψｗの定義と組み合わせると

$$\Psi_w=\frac{\mu_w-\mu_o}{V_w}=\frac{1}{V_w}\left|\frac{\Delta G_{Sys}}{\Delta n_w}\right|=\frac{1}{V_w}\left|\frac{-T\Delta S_{Univ}}{\Delta n_w}\right|\leqq 0$$

となる．$\mu_o$は純水の化学ポテンシャルであり，基準点として０と定めている．$V_w$は水の部分モル体積であり，約 $18\times10^{-6}\ m^3\cdot mol^{-1}$　である．水の部分モル体積量で割ることによって，Ψｗは水の体積変化による影響を無視できるよう定義されている．上記の関係式から，Ψｗは純水以外必ず負数になる．さらに，Ψｗは計測試料内の水の活量（$a_w$）からも定義できるため，下記のような関係が成立する．

$$\Psi_w=\frac{1}{V_w}RT\log_e a_w=\frac{1}{V_w}RT\log_e\frac{e_w}{e_0}=\frac{1}{V_w}\left|\frac{-T\Delta S_{Univ}}{\Delta n_w}\right|\leqq 0$$

$R$は気体定数，$T$は絶対温度，$e_w$は計測試料に含まれる水と平衡状態にある水蒸気圧，$e_0$は，試料と等温度における純水の水蒸気圧である．$e_w/e_0$は，水蒸気分圧であり，相対湿度の 100 分の１に等しい．このΨｗの定義から，$a_w$が相対湿度と同等の純水と試料内の水の水蒸気圧比に置換できることを示す．試料中の水は液体で，水蒸気分圧に関与するのが気体であることから，Ψｗ計測は液体と気体の相平衡を仮定している．この相平衡は，等圧・等温条件下で平衡状態にあるときのみに成立する．このため，これらの条件

が十分整わないとΨw計測の精度は高くならない．

等圧式サイクロメーターは，試料，サンプルチャンバー，センサー，センサーを取り巻く環境を等温・等圧状態に置いている（野並，1998）．試料を密閉したサンプルチャンバー内の相対湿度はほぼ飽和状態になるため，わずかな温度変化で結露が発生する．このため，サンプルチャンバー内の温度変動を± 0.0005 ℃になるようにした．すなわち，等圧式サイクロメーターおよび恒温水槽は，25 ℃で空調した実験室に設置し，チャンバーの等温を保つための水槽（108 liter）は厚い断熱材で覆った（Fig. 2A）．水槽内は，攪拌機で常に攪拌し，その攪拌機プロペラの周囲には，水温調節用の恒温槽（25 ± 0.01 ℃）から配管された銅製パイプを設置した．熱電対であるコンスタンタン・クロンメルーPの起電力は 60 μV/℃であるので，0.0005 ℃の起電力は 30nV に相当する．通常，この恒温槽システムに設置した等圧式サイクロメーターの熱電対の起電力は，ナノボルトメーターの検出で 10nV に抑えられている（野並，1994）．

Ψwの定義の過程で可逆性が成立するほどの平衡系を仮定しているため，Ψwの計測においても試料とセンサー間で熱交換および物質の流れがほとんど起こらない状態にしなければならない．熱交換については，Fig. 1 に示すようにサンプルチャンバー，センサー部およびヒートシンクは銅でできており，熱容量と熱伝導性を高めている．サンプルチャンバーとセンサー本体の接する部分は，熱の伝導性を高めるために薄いワセリン被膜を介して密着させている．加えて，サンプルチャンバー壁面にも水分子吸着を防ぐためにワセリン被膜をコーティングするが（Boyer, 1967），このワセリン被膜は，試料とサンプルチャンバーの底との間に空間を埋めるためにも利用されている．

サイクロメーターでは，植物組織から水分子のみが移動し，溶存生体分子は移動できない．このため，実際に移動する物質は水だけであるので，サイクロメーター中の空気は理想的な半透膜と考えて良い．熱電対の感温部につけたショ糖溶液からの水の蒸発および蒸着は，その溶液と試料のΨw差に比例し，その差が0になるときには，溶液からの水の蒸発および蒸着がなくなることを利用する（Boyer and Knipling, 1965）．試料のΨwが熱電対のショ糖標準液のΨwより低い場合，水はショ糖溶液から蒸発し，蒸発に伴う気化熱で計測ジャンクションは冷やされる．反対に，試料のΨwがショ糖標準液のΨwより高い場合，水は試料から標準液に向かって蒸発し，水分子が標準液で液化することで計測ジャンクションを暖める．このとき，シーベック効果（Seebeck effect）によって参照ジャンクションと計測ジャンクションの間に電流が流れ，端子間の電圧がナノボル

トメーターで検出される．サンプルチャンバー内が水の相平衡状態になると，起電力は安定する．

## 2　等圧式サイクロメーターを用いたΨwの計測方法

Fig. 1 に等圧式サイクロメーターの模式図を示した．構造的な大きな特徴は，サーモカップル・サイクロメーターと異なり，センサー部分が取り外せることである．等圧式サイクロメーター法の計測手順は，次のとおりであった．少量の黄色ワセリンを銅製のサンプルチャンバー（内径：2.3cm，高さ：3.0　cm）に入れ，ホットプレート上で熱して溶解させ，内面に薄く塗布した．加えて，黄色ワセリンはセンサー部の内面にも薄く塗布し，内面壁への水蒸気の吸着を妨げた（Boyer, 1967）．試料をサンプルチャンバーに入れた後，銅管にサンプルチャンバーを取り付けた．次に，センサー部分を銅管に挿入して密閉状態にし，恒温水槽に入れた（Figs. 1 and 2A）

初めに，コンスタンタン・クロンメルーＰ熱電対のリング部に何も付けない状態で出力電圧を計測した．出力電圧が安定したとき，その出力を読みとった（Fig. 2B; Point 1）．次に，試料とほぼ同程度のΨｗをもつショ糖標準液を熱電対リング部（直径：3 mm）に付け，再びセンサー部を銅管に静かに差し込み，出力電力の平衡を待った（Fig. 2B; Point 2）．１回目の平衡出力電圧を計測後，センサー部を取り出し，熱電対リングに付着したショ糖標準液を蒸留水で洗浄した．センサー部を出し入れする際，チャンバーからの水損失は，無視できるほど小さく，計測に影響は無視できる（Boyer and Knipling, 1965）．取り出したセンサー部の熱電対リングを蒸留水で洗浄し，圧縮空気でリング部に付着した蒸留水をはじき飛ばした．その後，濃度の異なるショ糖標準液を熱電対リング部につけ，平衡に達した電圧値を読みとった（Fig. 2B; Point 3）．出力電圧が平衡に達する時間は，試料によって大きく影響を受け，土壌，溶液および解凍・凍結後の植物組織のΨｓ計測では，１出力当たり 30 分から１時間で平衡に達した．しかし，植物組織のΨｗ計測では，Point　1に約１時間，ショ糖溶液との平衡時間には，１出力当たり２～３時間必要であった．

ショ糖標準液の取り付ける操作は，最低２回行った．標準液のΨｗと電圧計の出力の直線関係から（Fig. 2A），Point　1の平衡出力電圧に相当するΨｗを比例関係の内挿法から算出し，試料のΨｗとした．植物サンプルの呼吸によって発生する熱は，センサーに何も付けないときの平衡出力電圧値（Point 1）であり，その補正を行うことで計測中の呼吸熱の影響は，取り除ける（Boyer, 1995）．このように，既知の標準溶液を常に使用する

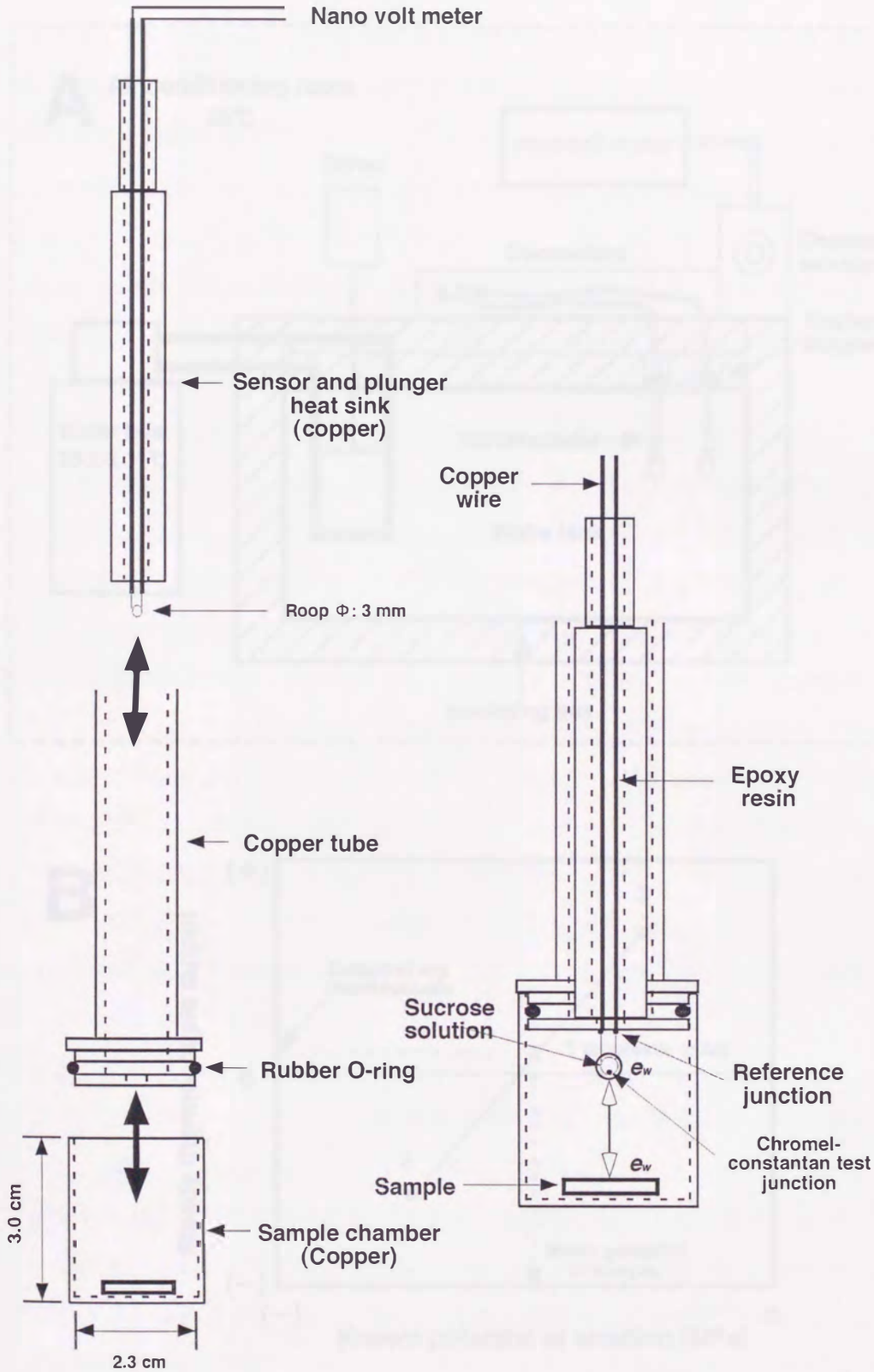


**Fig. 1.** Diagram of a section through an isopiestic psychrometer suitable for measuring water status of plant tissues, solution, and soil. $e_w$ is the vapor pressure of the measured system.

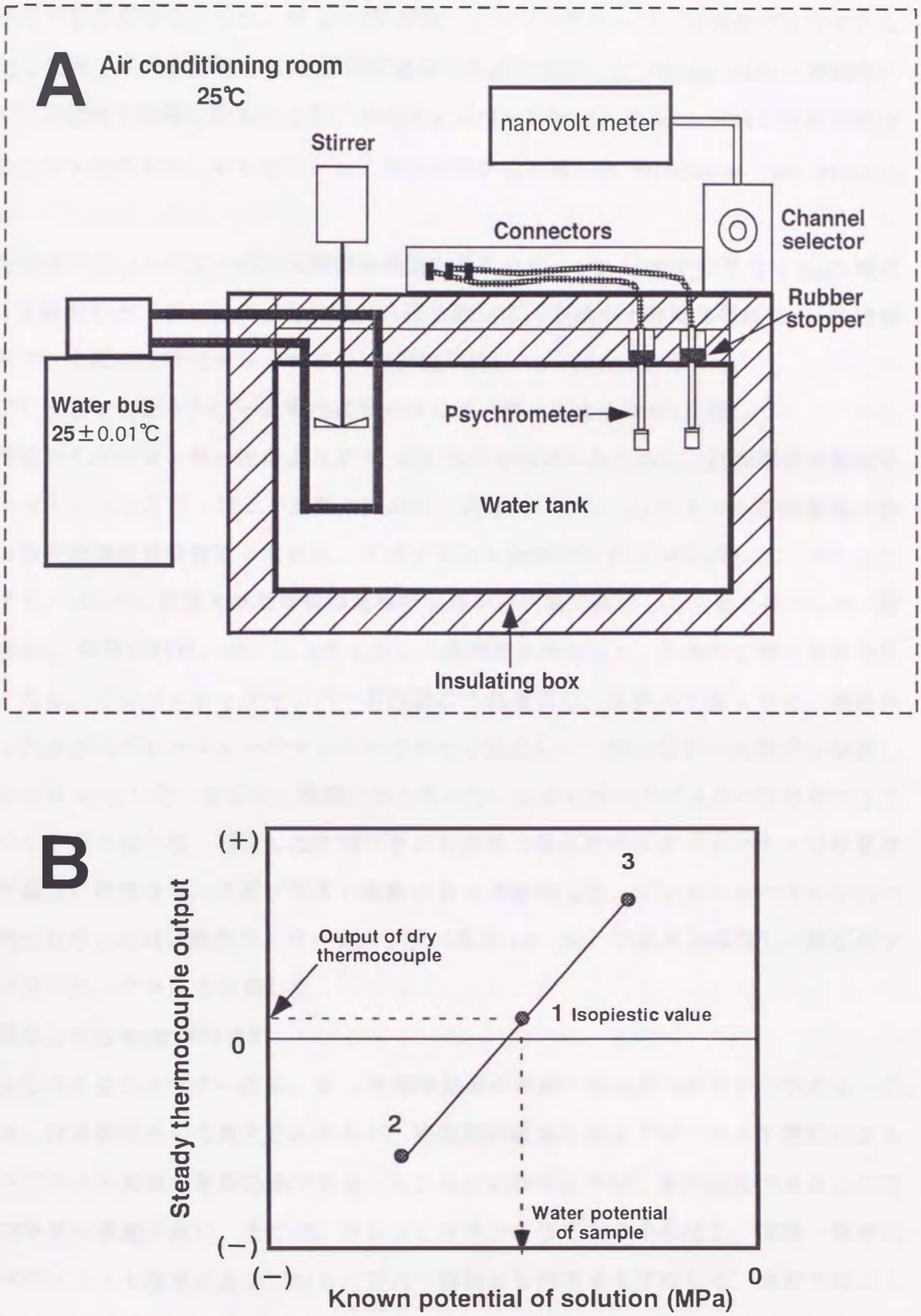


**Fig. 2.** Layout of isopiestic psychrometer components (A). Steady state outputs versus osmotic potential of sucrose solutions by measuring an isopiestic psychrometer(B). 1, 2, and 3 points show outputs of dry thermocouple, first sucrose solution, and second sucrose solution, respectively.

ことで，計測毎にキャリブレーションを行っていることになり，改めてセンサーの検量線を作成する必要はなかった．Ψｗの計測後，サンプルチャンバー上面をパラフィルムで密封した後，同一の試料を－70℃の冷凍庫で急速に凍結した（Ehlig, 1962）．凍結後，約 25 ℃の室内で緩慢に解凍させた．そのチャンバーを用い，Ψｗと同様の方法で再度計測し，Ψｓを求めた．Ψｐは，ΨｗとΨｓの差から計算した（Hashimoto and Nonami, 1990）．

等圧式サイクロメーターの計測範囲を確認するために，1.0 M までの異なる NaCl 溶液の$\Psi_w$を計測した．チャンバー内の底にろ紙を敷いて，ろ紙が十分浸る程度に NaCl 溶液を入れて，上記の手順でΨｗ（＝Ψｓ）を計測した．

### 3　プレッシャーチャンバーと等圧式サイクロメーターによるΨwの比較

等圧式サイクロメーター法によるΨｗの正確性を確認するために，計測原理の異なるプレッシャーチャンバー法との比較を試みた．同時に，ウンシュウミカンの道管液に含まれる溶存物濃度を検討するために，アポプラスト溶液中のΨｓを計測した．プレッシャーチャンバーは，愛媛大学農学部環境植物生理学研究室で製作した装置を使用した（野並，1999）．実験材料は，ウンシュウミカンの成熟葉を供試した．計測時に葉の蒸散を抑制するため，プレッシャーチャンバーの内壁にろ紙を張り，蒸留水で湿らせた．葉を切り取った直後にプレッシャーチャンバーで徐々に加圧して，切り口から道管液が溢泌した圧力をΨｗとした．さらに，過剰の圧力をかけ，溢泌したアポプラスト溶液をマイクロシリンジで採取した．採取したアポプラスト溶液を等圧式サイクロメーターの熱電対リング部分に付着させ，アポプラスト溶液のΨｓを計測した．プレッシャーチャンバーの計測に使用した同じ葉から，リーフパンチ（直径 1.0 cm）で葉片を採取し，等圧式サイクロメーターでΨｗを計測した．

### 4　砂じょうのΨs計測の検討

等圧式サイクロメーター法は，Ψｓを植物組織の凍結・解凍後の計測から求める．このとき，誤差要因として考えられるのが，細胞膜の破壊に伴うアポプラスト溶液によるプロトプラスト溶液の希釈効果である．カンキツの砂じょうは，多汁器官であるとともに溶存物質の濃度が高い．そこで，ウンシュウミカン砂じょうを供試し，凍結・解凍に伴うアポプラスト溶液によるプロトプラスト溶液の希釈効果を検討した．検討方法として，じょうのう膜をメスで切り開いて，インタクトな砂じょうをピンセットで採取した．砂じょうに付着した果汁をキムワイプで丁寧にふき取った後，銅製チャンバーに入れた．

銅製チャンバーをパラフィルムで密閉した後，－70℃で砂じょうを凍結した．凍結後，25℃の室内で緩慢に解凍した後，等圧式サイクロメーターでΨｓを計測した．砂じょうを採取した同じじょうのうから砂じょうを取り出し，果汁を採取した．銅製チャンバーの底にろ紙を敷き，採取した果汁が，ろ紙に十分浸るように加え，そのΨｓを計測した．

### 5　土壌およびウンシュウミカンのΨw特性

これまで土壌の水分特性は，水分張力を計測原理とするテンシオメーター法が設置や計測が簡易であることから広く利用されてきた．しかし，テンシオメーターの計測範囲は，大気圧未満のため pF＜3.0 となる．また，土壌に含まれる溶質によるΨｗへの影響は，計測できないなどの欠点がある．植物体のΨｗとの関係を解明する場合，土壌の水分特性もΨｗで評価した方が，土壌と樹体の水分特性との関係解明に有用である．そこで，土壌中の溶質が土壌のΨｗに及ぼす影響を検討するために，蒸留水と 0.1 M NaCl で各々浸潤した土壌を使用した．土壌含水率は重量法から求め，土壌のΨｗは等圧式サイクロメーターで計測した．

加えて，土壌およびウンシュウミカン各器官の水分特性を等圧式サイクロメーターで計測できるか検討した．1991 年８月下旬に，露地栽培中の‘興津早生’成木を供試し，土壌，細根，葉，果皮および砂じょうを蒸散の影響の少ない早朝時（5:00 ～ 6:00）に採取した．土壌は樹冠下の地表面から約 20cm の深さから約 500mg を採取した．細根は土壌を採取した同じ場所から細根を切り取り，キムワイプで表面水をふき取り，約 1.5cm の長さを３～４本を等圧式サイクロメーターのチャンバーに入れた．葉はキムワイプで表面を拭いた後，直径 1.0cm のリーフパンチで新葉の中央部から採取した．果実は樹冠の外辺部から採取し，果皮は果実からメスで約 1.0 $cm^2$ を切り取った．砂じょうはじょうのう膜をメスで切り開いた後，ピンセットで４個を採取した．取り出した砂じょうは，キムワイプで表面の付着水をふき取った．土壌，細根，葉，果皮および砂じょうは，採取後直ちに，ワセリンを薄く塗布した銅製チャンバーに入れ密封し（Boyer, 1967），Ψｗを計測した（Boyer and Knipling, 1965）．Ψｗの計測後，同一の試料を－70℃の超低温冷凍庫で急速に凍結させた．凍結した試料を 25℃の室内で緩慢に解凍した後（Ehlig, 1962），Ψｓを等圧式サイクロメーターで計測した．Ψｐは Ψｗ と Ψｓ の差から算出した．本試験のデータは，２回反復の平均値で示した．

## 結　果

### 1　等圧式サイクロメーターの計測範囲

ショ糖溶液の濃度によって調整した既知のΨｗをもつ標準溶液を使用し，等圧式サイクロメーターの直流電圧を計測した結果，0.1 MPa 当たり約 460 nV の起電力が生じ，直線関係（$R^2$=0.99）が得られた（Fig. 3A）．次に，等圧式サイクロメーターで 1.0 M までの NaCl 溶液のΨｗを計測した結果，－5.0 MPa まで直線関係（$R^2$=0.99）が得られた．これらの結果から，等圧法の計測原理に基づいて製作した等圧式サイクロメーターが，－5.0 MPa の範囲のΨｗを計測できることを示せた．

### 2　プレッシャーチャンバーと等圧式サイクロメーターによるΨwの比較

プレッシャーチャンバーと等圧式サイクロメーターで各々計測した葉のΨｗの関係を Fig. 4 に示した．この結果，両計測器で得られたΨｗは，ほぼ１：１の関係であった．計測原理の異なる計測でほぼ同じΨｗが得られたことから，等圧式サイクロメーターとプレッシャーチャンバーで計測されたΨｗの有効性が確認できた．

次に，細胞間隙中に含まれるアポプラスト溶液のΨｓを計測した結果，葉のΨｗが－3.0 MPa とかなり低いときでも，アポプラスト溶液のΨｓが－0.1 MPa 以上の高い値であった（Fig. 4）．この結果は，葉のアポプラスト内の溶存物質物濃度が低いこと，葉中アポプラストのΨｗの大部分は，マトリックポテンシャル（Ψｍ）で構成されていることを示していた．

### 3　砂じょうのΨs計測

凍結・解凍後のインタクトな砂じょうのΨｓと砂じょうから採取した果汁のΨｓを比較した結果，両測定値はほぼ１：１の関係を示した（Fig. 5）．このことから，凍結・解凍による細胞膜の破壊は，砂じょうのΨｓ計測にほとんど影響を与えなかったと判断された．

### 4　土壌およびウンシュウミカンのΨw特性

土壌含水率が 10 %に低下したとき，蒸留水で浸潤させた土壌のΨｗは急速に低下した．一方，NaCl で浸潤させた土壌では，土壌含水率が 20 %以下になったとき，土壌のΨｗが急速に低下した（Fig. 6）．同じ土壌含水率であっても，NaCl で浸潤させた土壌のΨｗは，蒸留水のそれより明らかに低かった．このことから，等圧式サイクロメーターで土壌のΨｗが計測できた．また，溶質を多く含んだ土壌のΨｗは，Ψｍだけでなく

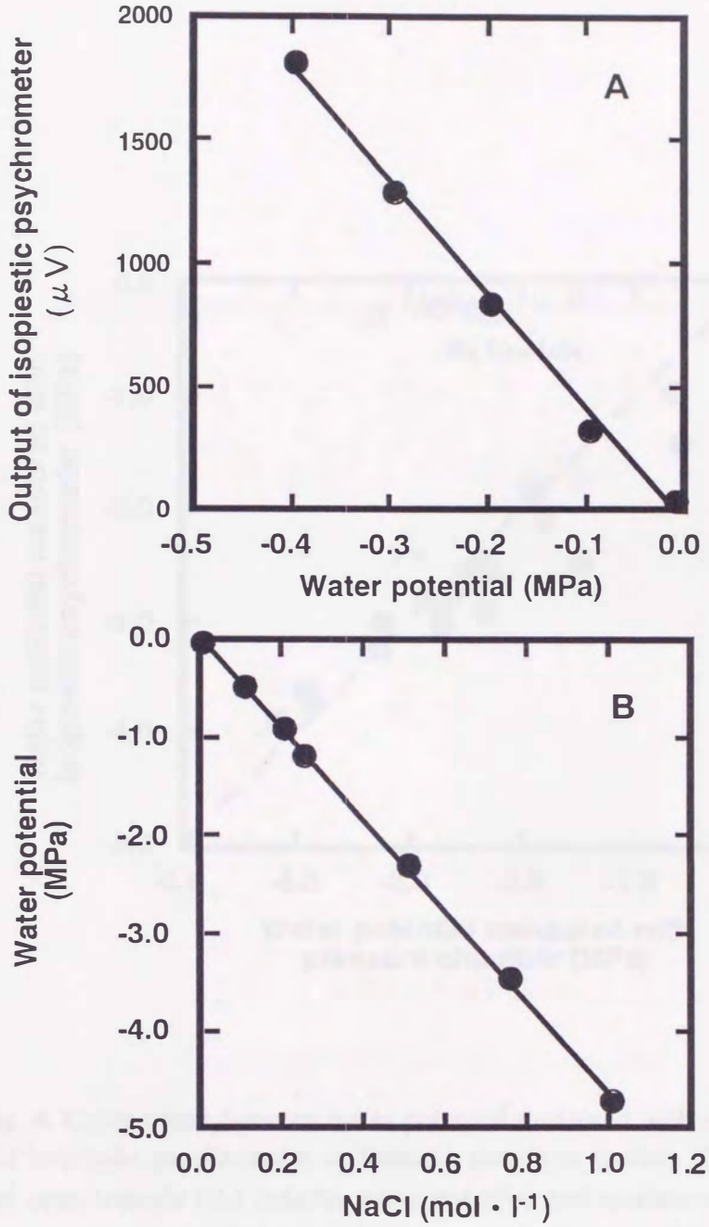


**Fig. 3.** Relationship between water potential of sucrose solution and output from an isopiestic psychrometer (A). y=−4591 x ($R^2$ =0.99). Relationship between NaCl molarity and water potential (B). y = −4.66 x + 0.02 ($R^2$ = 0.99). Water potentials of NaCl solution and sucrose solution were measured with an isopiestic psychrometer at 25 °C.

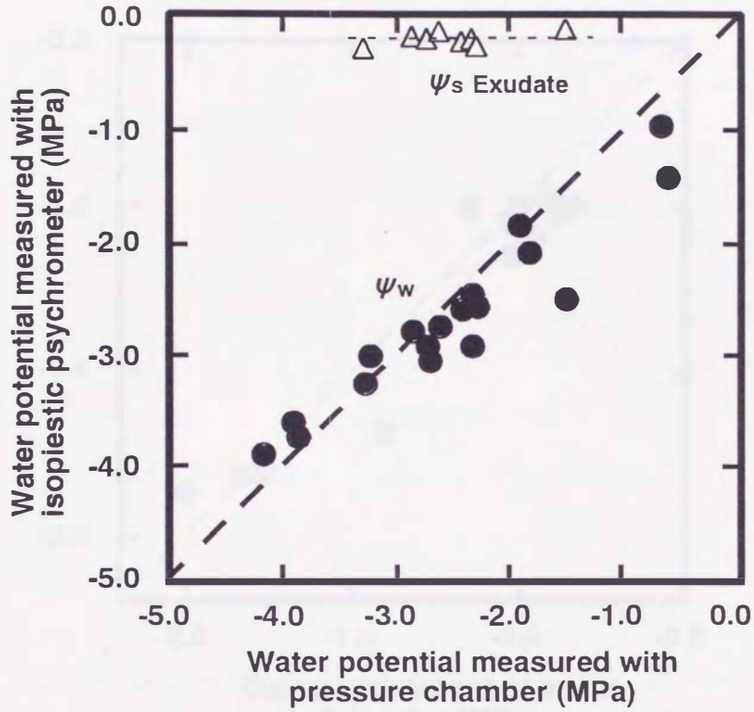


**Fig. 4.** Comparison between water potential measured with pressure chamber and isopiestic psychrometer in Satsuma mandarin leaves. Closed circle (●) and open triangle (△) indicate water potential and exudate water potential of leaves, respectively.

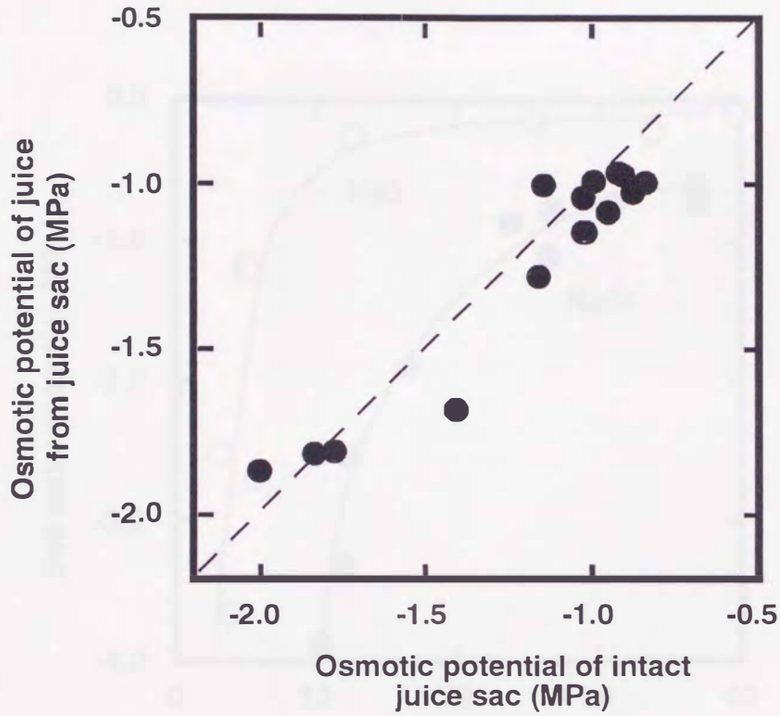


**Fig. 5.** Comparison between osmotic potential of intact juice sacs and osmotic potential of juice extracted from the same juice sacs. The osmotic potentials of intact juice sacs and juice extracted from the same juice sacs were measured with an isopiestic psychrometer.

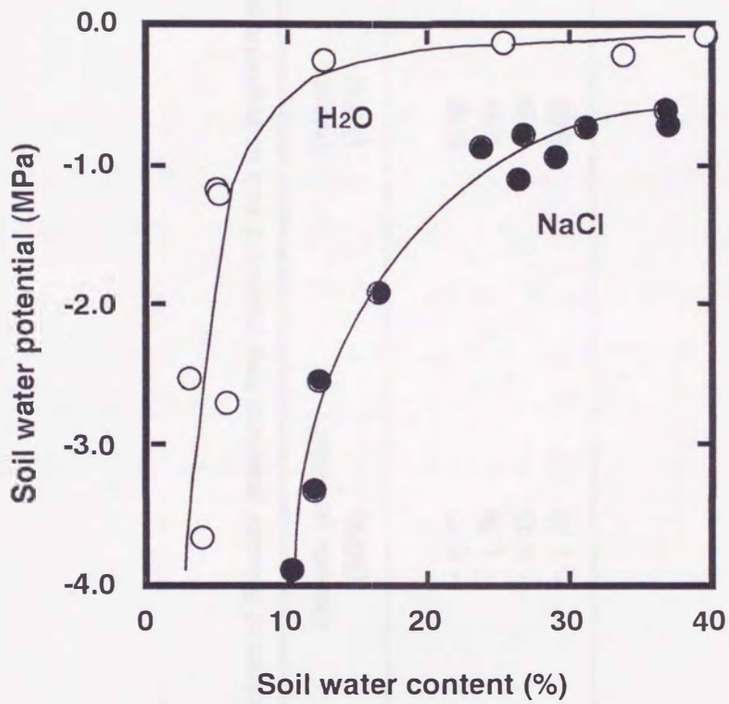


**Fig. 6.** Relationship between soil water content and soil water potential. Open circle (○)and closed circle (●) indicate soils immersed in $H_2O$ and soils immersed in 0.1 M NaCl solution, respectively.

**Table 1.** Water status of soil and plant tissues of Satsuma mandarin trees measured with an isopiestic psychormeter.

| Soil and plant organs | water potential (MPa) | Osmotic potential (MPa) | Turgor (MPa) |
|---|---|---|---|
| Soil [z] | − 0.13 | | |
| Fine root | − 0.27 | − 0.77 | 0.50 |
| Leaf | − 0.44 | − 1.78 | 1.34 |
| Peel | − 0.36 | − 0.95 | 0.59 |
| Juice sac | − 1.08 | − 1.10 | 0.02 |

Measured at pre-dawn on 28 August 1991.
[z] Sampled at 20 cm under ground.

Ψsに大きく影響を受けることが示された.

圃場栽植中のウンシュウミカンを供試し，早朝時の土壌と植物器官の水分特性を調査した．その結果，土壌＞細根＞果皮＞葉＞砂じょうの順にΨwは低くなり，Ψwの勾配が認められた（Table 1）．さらに，等圧式サイクロメーターによって，ウンシュウミカン各器官のΨsとΨpも計測できた.

## 第2節　土壌乾燥に対するカンキツの水分特性

ウンシュウミカンの高品質果実生産には，乾燥ストレス状態の水分生理的な解析が重要であるが，これまで葉や果実のΨwのみで，ウンシュウミカンの乾燥ストレス状態が議論されてきた（間苧谷・町田，1977 a, b, 1980；間苧谷ら，1977；高木ら，1981；川野，1984；小野，1985； 森永，1993）．しかし，Ψw，Ψs，Ψpの同時計測から，乾燥ストレスを検討した報告は少なかった（Kaufmann, 1970；Fereres et al., 1979）．そこで，ウンシュウミカンの土壌乾燥に対する水分特性を明らかにするために，乾燥ストレスの進行および回復過程での葉と果実のΨw，Ψs，Ψpを等圧式サイクロメーターで経時的に計測した.

### 材料および方法

#### 材　料

材料は，農林水産省果樹試験場安芸津支場（現　果樹試験場カキ・ブドウ支場）内のビニルハウス内で，容積80 literのプラスチックボックスで栽培中の7年生ウンシュウミカン（*Citrus unshiu* Marc. cv.青島温州）を用いた.

#### 1　土壌乾燥試験

試験は無加温のビニルハウス内で実施した．試験開始日まで十分量のかん水を行って育成した供試樹に対して，1993年9月20日からかん水を停止したかん水停止区と1日おきに2 literかん水した湿潤区（対照区）を設けた．両処理区とも各3植物体を使用し，かん水停止後の早朝時（5:00 ～ 6:00）に葉と果皮を採取して等圧式サイクロメーターで水分特性を経時的に計測した.

2　土壌水分回復試験

かん水停止後の８日目早朝（6:00）に葉と果皮をサンプリングした．その後，直ちにかん水停止区のポット樹に十分量のかん水を行い，かん水後 3，12，24，48 時間の葉と果皮の水分特性を計測した．未結果枝の春葉からリーフパンチ（直径 8.0　㎜）で１樹当たり３葉を採取し，果皮は採取した果実の赤道部から約１.0 ㎠ を切り取って各々チャンバーに密閉した．等圧式サイクロメーターで水分特性を計測し，各反復は３回とした．処理期間中，かん水区とかん水停止区から各 10 果の平均的な果実を選び，デジタル式ノギスで果実横径を経時的に計測した．果実肥大率は，処理開始日の果実横径を 100 ％として算出した．

## 結　　果

1　土壌乾燥試験

かん水停止後５日目まで葉の $\Psi_w$ と $\Psi_s$ については，かん水停止区と対照区との間で差は認められなかったが（Fig.　7A），７日目以降，かん水停止区の $\Psi_w$ と $\Psi_s$ は，急速に低下した．対照区の葉の $\Psi_p$ は 1.20 MPa であったが，かん水停止後８日目には，かん水停止区の葉の $\Psi_p$ が 0.11 MPa まで低下した（Fig. 7A）．果皮では，かん水停止後５日目から $\Psi_w$ と $\Psi_p$ が低下した（Fig. 7B）．処理期間中，葉の $\Psi_s$ は処理間で大きな差を示さなかった(Fig. 7A)，果皮の $\Psi_s$ は，かん水停止後５日目から大きく低下した(Fig. 7B)．

2　土壌水分回復試験

再かん水の３時間後（9:00）では，葉および果皮の $\Psi_w$ と $\Psi_p$ は，日変化の影響もあり低下した（Fig.　8）．しかし，再かん水 12 時間後（18:00）には，再かん水区の $\Psi_w$ と $\Psi_p$ ともに，対照区と大きな差はなくなり，水分特性の回復が認められた．さらに，再かん水 24 時間後以降も，葉および果皮ともに両処理間に差がなかった．果実肥大率は，かん水停止３日目以降に低下しはじめたが，８日目のかん水により，翌日の９日目には増加に転じた（Fig.　9A）．果皮の $\Psi_p$ は，果実肥大率とほぼ同様の推移を示し，かん水停止後７日目には 0.10 MPa まで低下したが，再かん水後１日目には対照区と同程度に回復した（Fig. 9B）．

土壌水分の処理期間中における葉の $\Psi_w$ と $\Psi_p$ の関係を Fig. 10A に示した．葉の $\Psi_w$

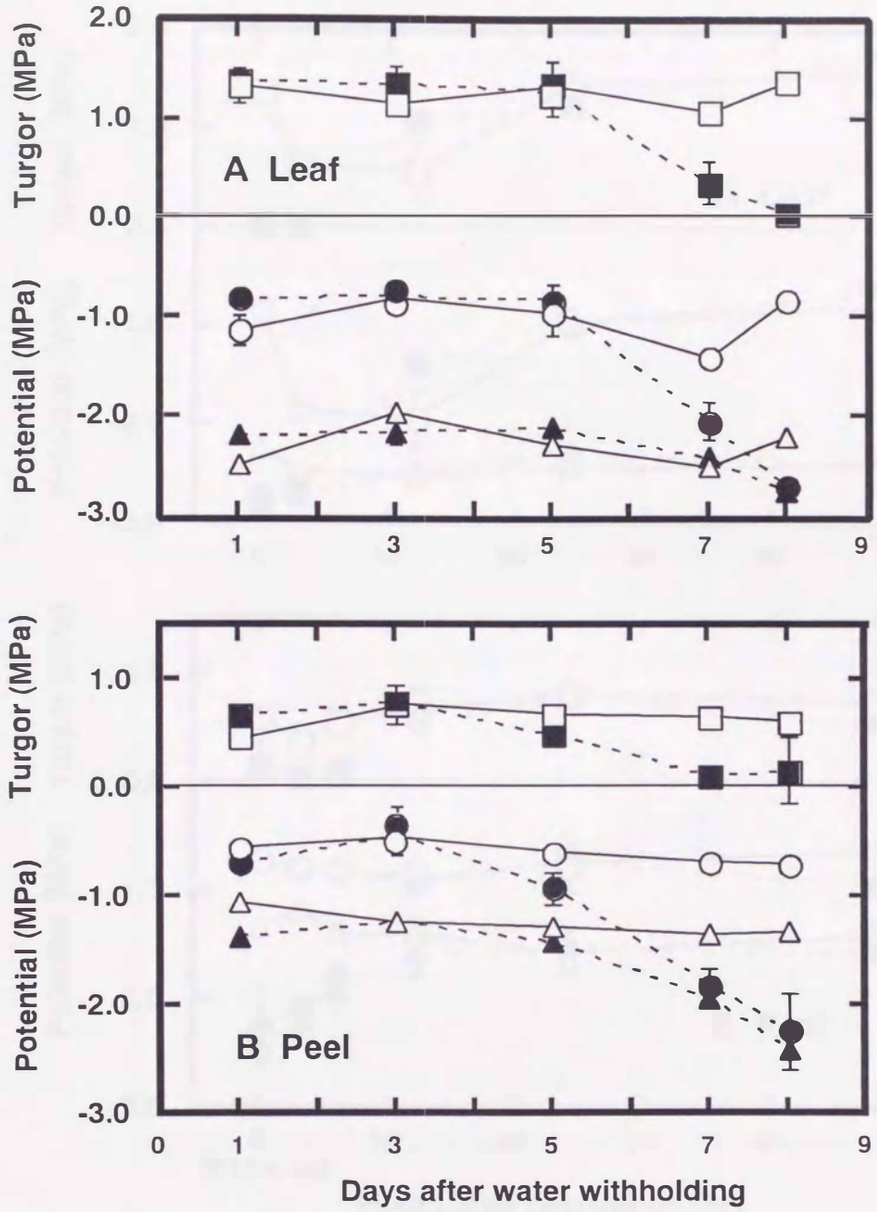


**Fig. 7.** Changes in water status of leaf (A) and peel (B) of after water withholding of Satsuma mandarin trees. Open circle (○), open triangle (△), and open square (□), respectively, indicate water potential, osmotic potential, and turgor of leaves and peels grown under well-watered (control). Closed circle (●), closed triangle (▲), and closed square (■), respectively, indicate water potential, osmotic potential, and turgor of leaves and peels grown under water withholding and reirrigation. Vertical bars show standard errors (n=3).

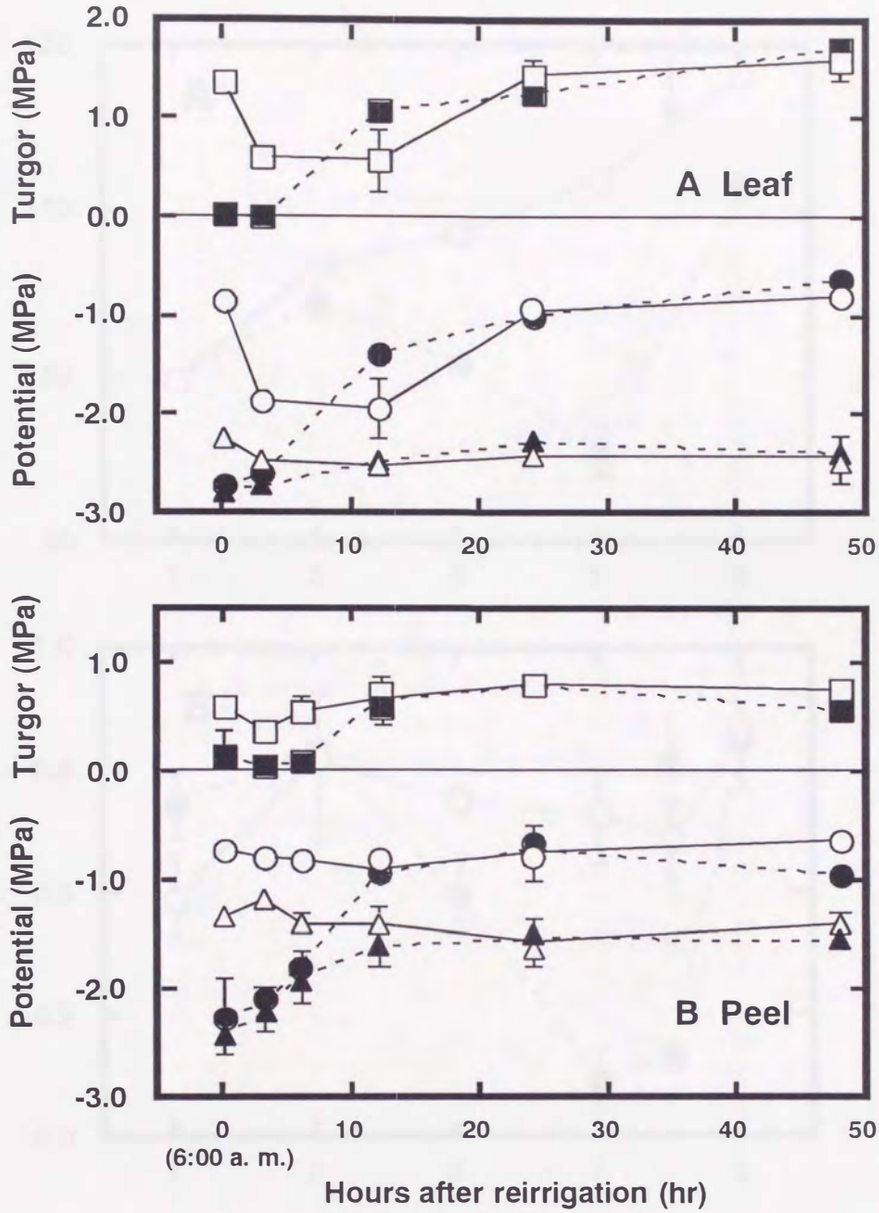


**Fig. 8.** Changes in water status of leaf (A) and peel (B) after reirrigation of Satsuma mandarin trees. Open circle (○), open triangle (△), and open square (□), respectively, indicate water potential, osmotic potential, and turgor of leaves and peels grown under well-watered (control). Closed circle (●), closed triangle (▲), and closed square (■), respectively, indicate water potential, osmotic potential, and turgor of leaves and peels grown under water withholding and reirrigation. Vertical bars show standard errors (n=3).

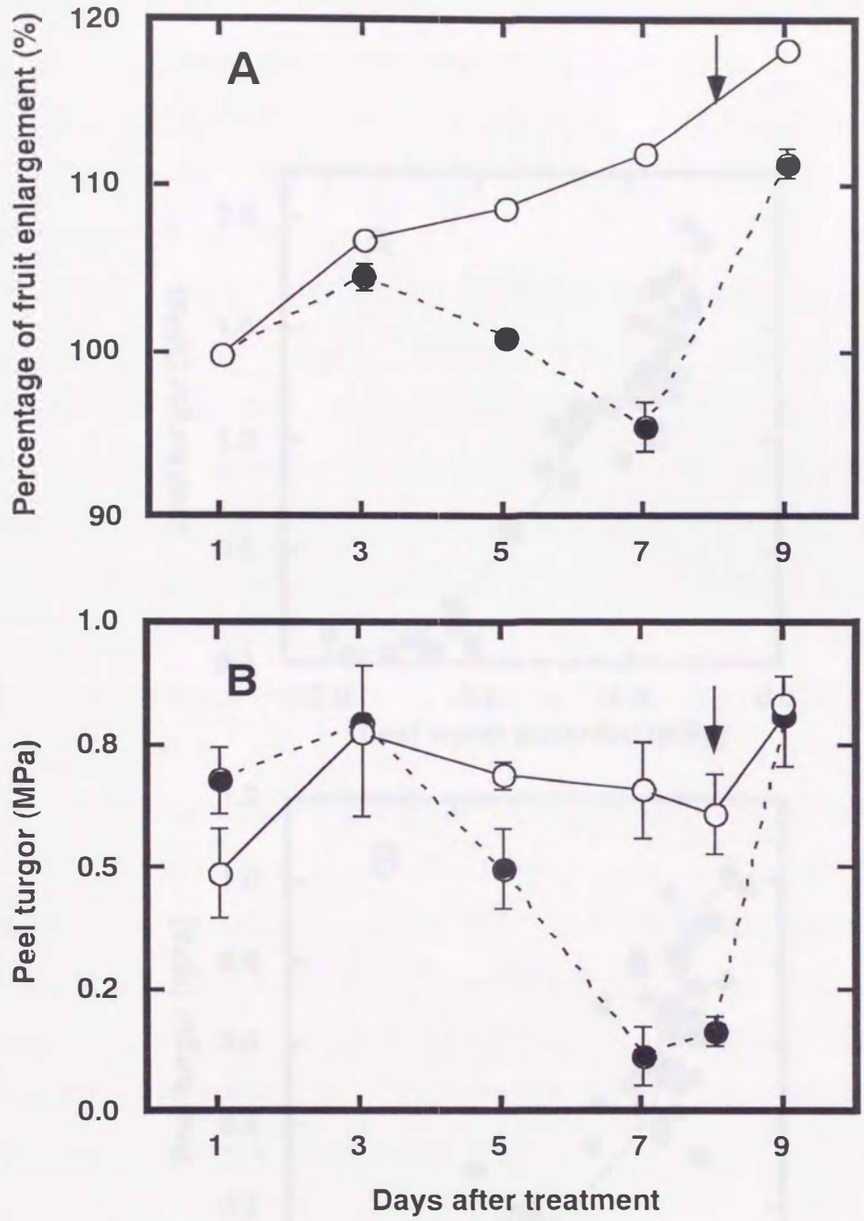


**Fig. 9.** Changes in fruit enlargement rate (A) and peel turgor (B) of Satsuma mandarin trees grown under well-watered (○) and drought stressed (●) after water holding and reirrigation. Fruit enlargement was calculated in percentage with fruit volume at the starting day of treatment considered as 100 %. Each point is the mean ± SE of ten fruit (A) and three peels (B). The arrow shows reirrigation in the drought stressed trees.

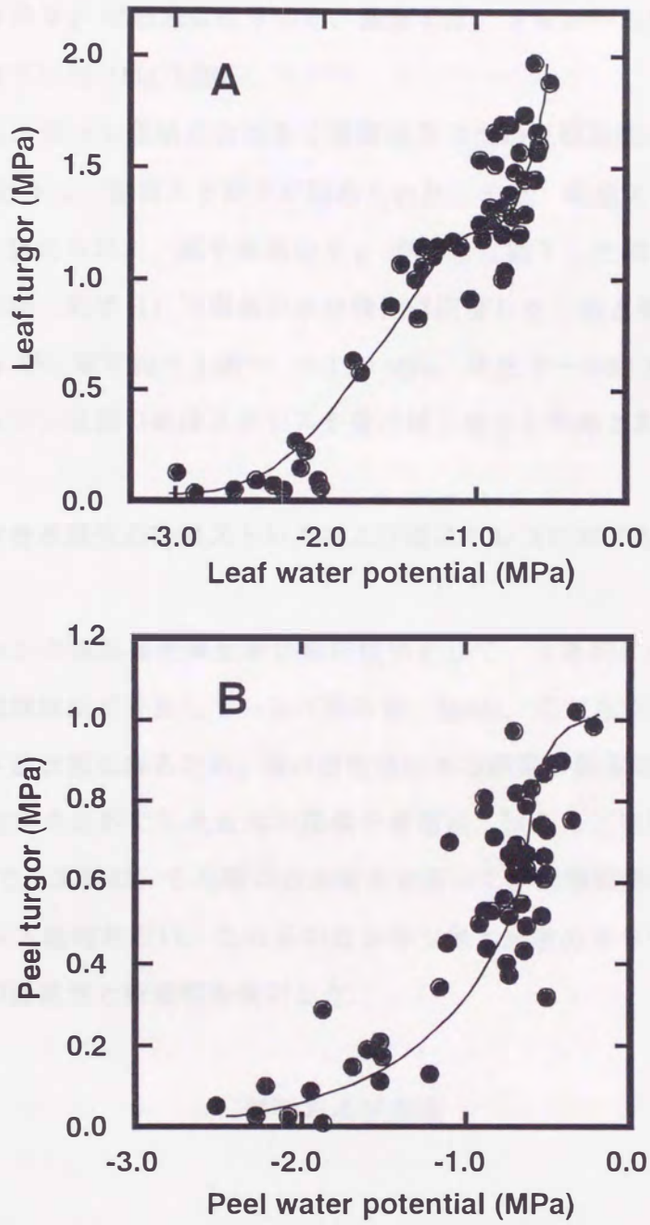


**Fig. 10.** Relationship between water potential and turgor in leaves (A) and peel (B). The water status of leaves and peel turgor sampled at pre-dawn were measured by an isopiestic psychrometer.

が－0.50～－1.00 MPaのとき，葉のΨpはΨwの低下に伴って減少するが，Ψpは1.20 MPa以上とまだ高い値であった．葉のΨwが－1.00～－1.50 MPaでは，Ψpの低下は緩やかになり，約1.0～1.2 MPaでほぼ一定になった．さらに，葉のΨwが－1.50 MPa以下になると，葉のΨpは急速に低下した．果皮では，Ψwが－0.80 MPa以下になると急速にΨpが低下した（Fig. 10B）

以上の結果から，ポット栽培における1週間程度の土壌乾燥処理により葉，果実ともにΨwとΨpが低下し，乾燥ストレスが認められた．また，乾燥ストレスの影響は，葉よりも果実で早く認められた．葉や果実のΨpが非常に低下した樹でも，十分量のかん水があれば，短期間（約半日）で樹体の水分特性は回復した．葉と果皮のΨpの低下から，早朝時のΨwが，葉で約－1.00～－1.50 MPa，果皮で－0.80 MPa以下に低下すると，ウンシュウミカンは強い乾燥ストレスを受けはじめると判断された．

## 第3節　カンキツ台木実生の乾燥ストレスおよび塩ストレスに対する反応

ウンシュウミカンの高品質果実生産の栽培技術として，人為的に土壌乾燥を図るマルチ栽培や根域制限栽培法が普及している（薬師寺，1994）．これらの栽培法では，根域部がかなりの水分不足状態になるため，強い耐乾性台木の探索が要望されている．しかし，現在のところ耐乾性を目的にした台木の探索や育種は，ほとんど実施されていない（湯浅，1992）．そこで，本節は，5品種の台木実生を用いて，土壌乾燥処理および水耕栽培を用いた塩ストレス処理を行い，これらのカンキツ台木実生の水分特性を解析することによって，台木の耐乾性と耐塩性を検討した．

### 材料および方法

#### 材　料

供試材料としてスンキ（*Citrus sunki* hort. ex Tanaka），カラタチ（*Poncirus trifoliata*（L.）Raf），オオベニミカン（*Citrus tangerina* hort. ex Tanaka），タチバナ（*Citrus tachibana* Tanaka）およびシークワシャー（*Citrus depressa* Hayata）の1年生実生を用いた．実生は，播種後無加温ビニルハウス内で9ヶ月間育成した．育成実生から生育の整った個体を選んで試験に供試した．

1　土壌乾燥試験

各品種の実生をビニルポットに植え付け，過度の乾燥ストレスが生じないように土壌水分を管理した．土壌として，砂：ピートモス：パーライト＝５：３：２の混合物を使用した．土壌乾燥処理はガラス室内で行い，かん水停止後自然乾燥させた．かん水停止後，５日ごとに各台木実生から３本を取り出した．採取後，直ちに茎および細根の一部を切り取って，等圧式サイクロメーターで水分特性を計測した．土壌含水率は，供試土壌を 105 ℃の恒温乾燥庫内で 12 時間以上処理し，乾燥処理前後の土壌重量差から算出した．

2　塩ストレス試験

水耕養液として大塚液肥１号と２号（大塚化学社製）を使用した．両液肥を３：２の割合で混合した溶液を水で希釈し，電気伝導率（EC ）＝ 0.15 $S \cdot m^{-1}$（$\Psi w = -0.08$ MPa ）に調整した．台木実生の根部を水洗した後，発砲スチロール製のフロートに固定し，水耕養液で満したポリ容器に移植した．処理期間中，酸素供給のため小型ポンプで溶液中にエアレーションを行った．EC ＝ 0.15 $S \cdot m^{-1}$ の水耕養液で台木実生を１週間生育・順応させた後，塩ストレスとして養液の $\Psi w$ を－ 1.0 MPa に調整した NaCl と $CaCl_2$ 溶液に各々移植した．移植前 72 時間，移植後 6，48，120 時間に，葉片をリーフパンチで採取し，水分特性の計測に用いた．水分特性の計測は，２回反復とし，その平均値を求めた．

土壌乾燥試験および塩ストレス試験ともに，各器官の採取は早朝（5:00 ～ 6:00）に行い，等圧式サイクロメーターで水分特性を計測した．

3　根の水透過性の計測

塩ストレス試験と同様の水耕栽培（大塚液肥１号：２号＝３：２，EC ＝ 0.15 $S \cdot m^{-1}$）で生育させた５品種の台木実生を材料とした．根の水透過性は，愛媛大学農学部環境植物生理学研究室で製作したプレッシャーチャンバーで計測した（野並，1999）．塩ストレスとして，$\Psi w = -0.50$ MPa に調整した NaCl と $CaCl_2$ 溶液を用いた．計測直前に台木実生の茎葉部を切り，その切り口がプレッシャーチャンバーの上蓋の穴から出るように差し込んだ．根部が 300 ml ビーカー内の溶液に浸るようにして，プレッシャーチャンバーの上蓋を密閉した．上蓋の固定後，上蓋に出ている茎を極度に締め付けないように四つのねじで固定した．植物体の固定後，空気ボンベでチャンバーの内圧を徐々に高め，茎の切り口から出てきた溢泌液をマイクロシリンジで採取し，その容積を計測した．計

測後，根部を 80 ℃で 24 時間以上乾燥して乾物重を求め，水透過率は乾物重当たりの溢泌容積で算出した．

## 結　果

### 1　土壌乾燥試験

土壌乾燥処理中の根の $\Psi$ w と茎の $\Psi$ p との関係を Fig. 11 に示した．*C. sunki*（スンキ）では，根の $\Psi$ w が高いときには茎の $\Psi$ p を高く維持していたが，根の $\Psi$ w が低下すると茎の $\Psi$ p は急速に低下した．*P. triforiata*（カラタチ）と *C. tangerina*（オオベニミカン）は，他の 3 台木品種に比べて根の $\Psi$ w が－ 1.0 MPa 以下と低い場合でも，茎の $\Psi$ p を高く維持していた．処理開始時には土壌含水率は 40 %であったが，かん水停止後徐々に土壌含水率は低下し，処理後 15 日目には 10 %以下になった（Fig. 12A）．乾燥ストレスを茎の水分特性で比較した結果，土壌含水率が 10 %以下になった処理後 15 日目に，いずれの台木品種とも $\Psi$ w と $\Psi$ s が低下した（Figs. 12B and 12C）．かん水停止後 20 日目では，カラタチとオオベニミカンの $\Psi$ s は，他の 3 台木品種に比べて大きく低下した（Fig. 11C）．また，カラタチとオオベニミカンの $\Psi$ p は，この時点でも他の 3 台木品種より高かった（Fig. 11D）．この結果から，5 台木品種の中では，カラタチとオオベニミカンが土壌乾燥ストレスに強いと判断された．

### 2　塩ストレス試験

塩ストレス処理 48 時間後では，NaCl および $CaCl_2$ 区ともに，すべての品種で葉の $\Psi$ p は低下した（Fig. 13）．しかし，塩ストレス処理 120 時間後には，NaCl 区において *C. depressa*（シークワシャー）とオオベニミカンの $\Psi$ p が，処理前と同程度まで回復した．$CaCl_2$ 区では，スンキ，*C. tachibana*（タチバナ）およびシークワシャーの $\Psi$ p が，ほぼ 0 まで低下したのに対して，カラタチとオオベニミカンの $\Psi$ p は，処理前と同程度まで回復した．この結果から，塩の種類によって塩ストレスに対する水分特性の反応性に，品種間差異が認められた．

### 3　イオンの違いによる根の水透過性の比較

シークワシャー，スンキおよびカラタチは，NaCl 溶液より $CaCl_2$ 溶液の方で高い水透過性を示した（Fig. 14）．反対に，オオベニミカンとタチバナは，NaCl 溶液で高い水透過性を示した．根の水透過性は，台木品種により $Na^+$ と $Ca^{2+}$ に対する反応で異なった．葉

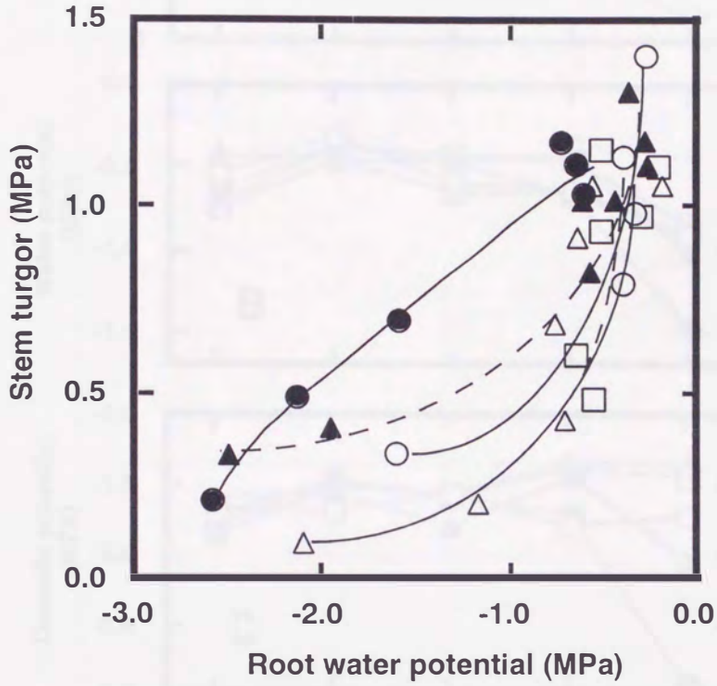


**Fig. 11.** Relationship between root water potential and stem turgor of *Citrus depressa* (△), *Citrus sunki* (○), *Poncirus triforiata* (●),*Citrus tangerina* (▲), and *Citrus tachibana* (□) seedligs grown under drought stress condition.

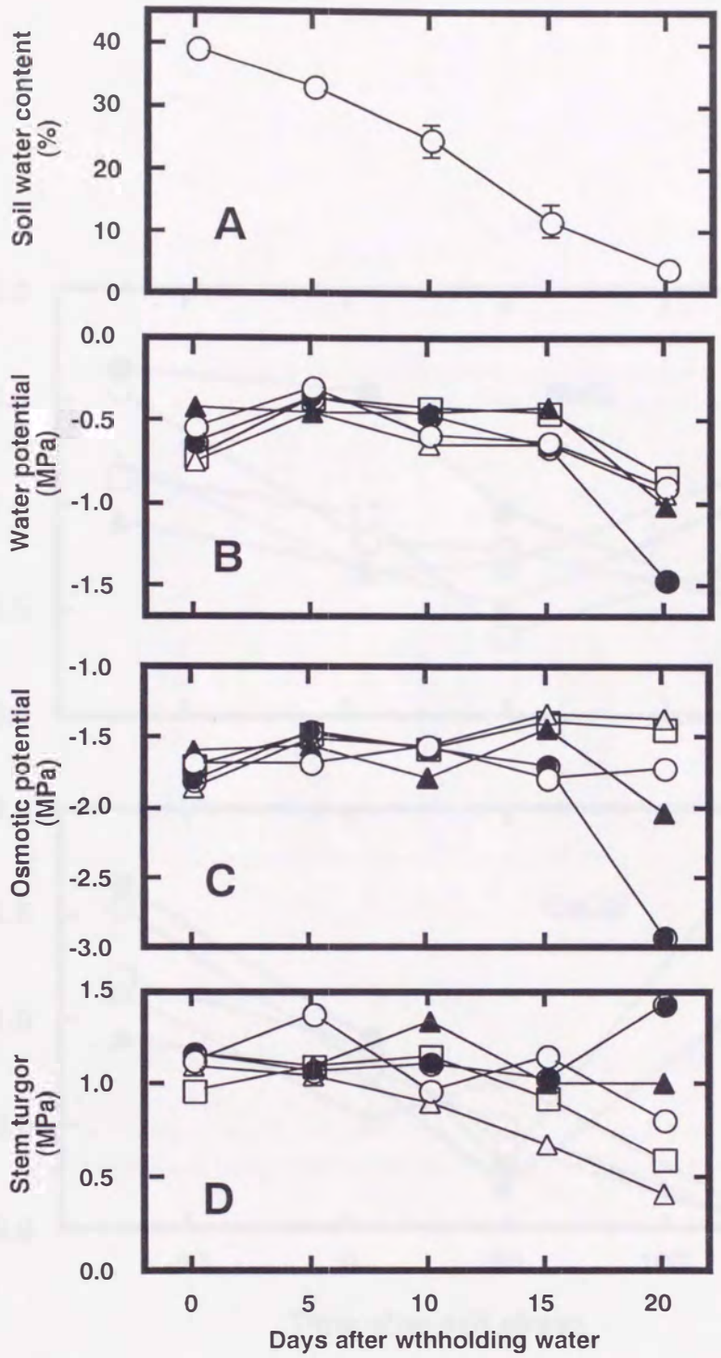


**Fig. 12.** Changes in soil water content (A), stem water potential (B), stem osmotic potential (C), and stem turgor (D) of *Citrus depressa* (△), *Citrus sunki* (○), *Poncirus trifoliata* (●), *Citrus tangerina* (▲), and *Citrus tachibana* (□) seedlings after water withdrawal.

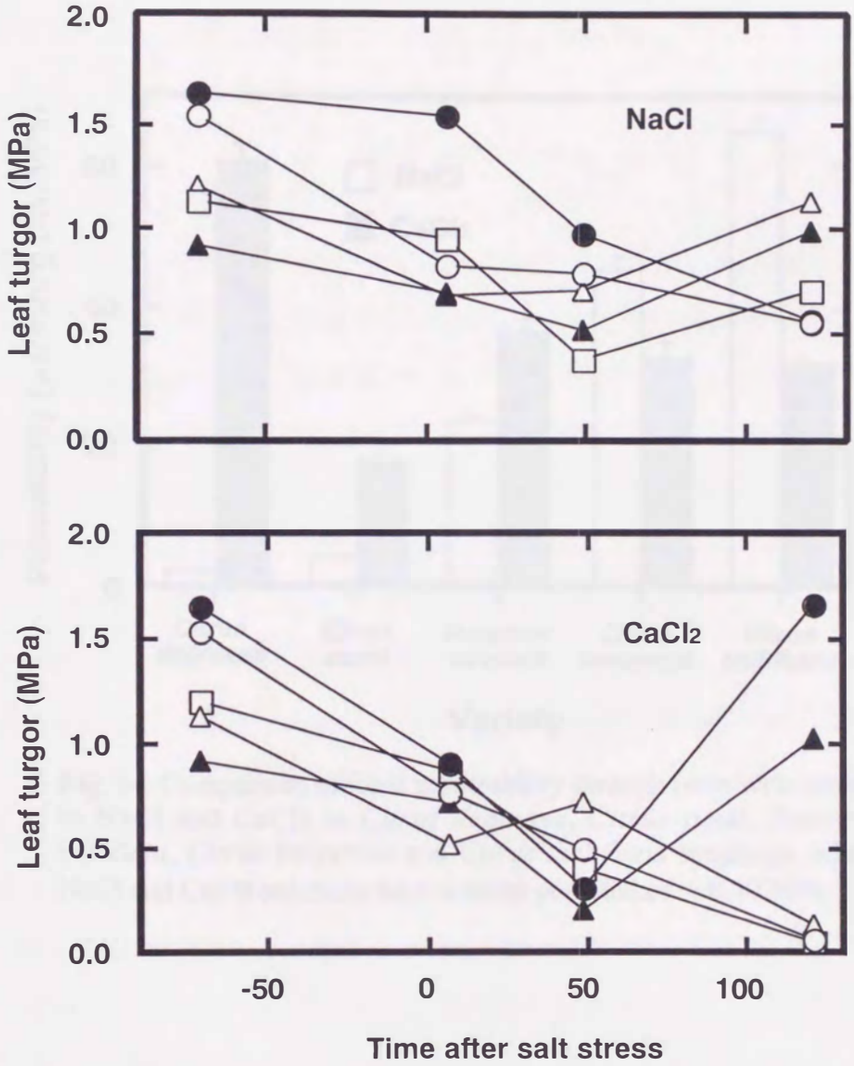


**Fig. 13.** Changes in leaf turgor of *Citrus depressa* (△), *Citrus sunki* (○), *Poncirus trifoliata* (●), *Citrus tangerina* (▲), and *Citrus tachibana* (□) seedlings transplanted to NaCl solution (upper panel) and $CaCl_2$ sollution (lower panel) having − 1.00 MPa of water potential. Each point indicates the mean of two replications.

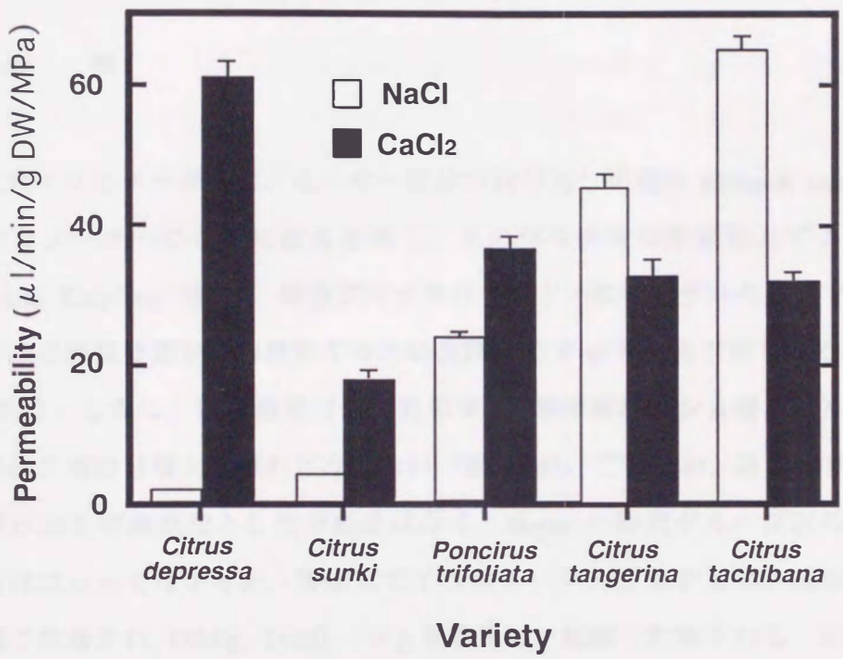


**Fig. 14.** Comparison of ionic permeability through roots with respect to NaCl and $CaCl_2$ in *Citrus depressa*, *Citrus sunki*, *Poncirus trifoliata*, *Citrus tangerina* and *Citrus tachibana* seedlings, where NaCl and $CaCl_2$ solutions have a water potential of −0.50 MPa.

の水分特性と比較した場合，イオンによる水透過性と葉のΨ p の維持には，明確な関係は認められなかった（Figs. 13 and 14）.

以上の水分特性の計測結果から，土壌の乾燥ストレスではカラタチとオオベニミカンで耐乾性が強いことが推定された．塩ストレスについては，塩の種類によって台木品種の水分特性に差異が認められた．$CaCl_2$ 溶液の塩ストレスに対して，カラタチとオオベニミカンの葉でΨ p が維持された.

## 第4節　考　　察

等圧式サイクロメーターは，センサー部分の取り外し可能な Richards and Ogata（1958）のサイクロメーターにさらに改良を加え，水の相平衡を計測原理とする計測法である（Boyer and Knipling, 1965）．等圧式サイクロメーター法は，サーモカップル・サイクロメーター法の誤差要因を極力排除するため高精度でΨ w を計測できる（Kramer, 1983；野並，1994）．しかし，計測過程で，既知のΨ w 標準溶液（ショ糖溶液）を熱電対リング部に最低２回付け替えなければならない（Fig. 2B）．このため，計測の自動化が困難であり，等圧法を計測原理とした市販品はなく，Boyer の研究グループ以外で本法を使用した報告はほとんどなかった．等圧式サイクロメーター法のΨ s は，凍結・解凍によって細胞膜が破壊され（Ehlig, 1962），Ψ p を喪失した組織で計測される．細胞のΨ w は，Ψ s とΨ p の和から成り立つことから（Hashimoto and Nonami, 1990），Ψ p はΨ w とΨ s の差から算出する．Nonami et al.(1987)は，等圧式サイクロメーターと細胞のΨ p を直接に計測するプレッシャープローブを用いて，ムラサキツユクサの葉のΨ p を比較し，両計測値が統計学的に一致していることを確認した．さらに，Ψ w とΨ s も，等圧式サイクロメーターとプレッシャープローブで計測値を比較した結果，両ポテンシャルともに１：１の関係が認められた（Nonami and Schulze, 1989）．これらの報告から，等圧式サイクロメーター法によって，Ψ w とその構成要素であるΨ s とΨ p を正確に計測できることがすでに実証されている.

本試験では，愛媛大学農学部環境植物生理学研究室で製作された等圧式サイクロメーターとプレッシャーチャンバーを使用し，ウンシュウミカンの葉のΨ w を比較した（Fig. 4）．その結果，両計測値がほぼ１：１の関係を示したことから，両計測法におけるΨ w の信頼性が明らかになった．プレッシャーチャンバーで採取した道管溶液中のΨ s は，

葉のΨwに関係なく，高い値を示した（Fig. 3B）．この結果は，道管溶液中の溶質濃度は低く，葉内アポプラストのΨwの大部分が，Ψmで成り立つことを示していた．次に，Ψsの検証を多汁器官である砂じょうを用いて検討したが，凍結・解凍後の計測値と砂じょうより抽出した果汁のΨsは，ほぼ1：1の関係が認められた（Fig. 5）．植物細胞のΨpを消失させるために，組織片の急速な凍結と緩慢な解凍処理操作を行っているが，その処理による誤差要因は，アポプラスト溶液によるプロトプラスト溶液の希釈である．しかし，細胞壁容積は，細胞総体積の約 3.9 %であるため，アポプラスト溶液の影響は非常に少ないと考えられている（Nonami and Boyer, 1987；Molz and Boyer, 1978）．本試験では，多汁器官である砂じょうでほぼ1：1の結果が得られたことから，プロトプラスト溶液の希釈効果は少ないと判断された．

これまで，土壌水分の評価として土壌水分張力（pF 値）を計測するテンシオメーターが，その簡便性のため広く利用されてきた．pF値とΨwの関係は，$pF = \log_{10} h$（h = 水柱の高さ；cm）で定義されていることから，pF 3.0 が－ 0.1 MPa，永久萎凋点である pF 4.2 で－ 1.55 MPa となる．市販されている素焼きのポーラスカップを使い，脱気した水を使用する方法では，約－ 0.08 MPa 以下になると気泡が生じるため計測できなくなる（Kramer and Boyer, 1995）．すなわち，大気圧下におけるテンシオメーターの計測範囲は，pF＜3 である．ウンシュウミカンの場合，pF 3.0 以上で葉が巻き込むような外観的な応答がみられる．土壌のΨwは，ΨmとΨsから成り立つ．テンシオメーター法は，土壌の水分張力であるΨmしか計測できないので，溶質によるΨsの影響は評価できない．このため，テンシオメーター法では，土壌乾燥に対する植物の水ストレス応答を正確に評価できない危険性がある．試験的に 1 M NaCl と蒸留水で各々浸潤させた土壌の含水率とΨwを比較した結果，含水率が同じ場合でも，NaCl で浸潤させた土壌のΨwは，蒸留水で浸潤させた土壌より明らかに低かった（Fig. 6）．この結果は，土壌に含まれる溶質濃度が高く，さらに土壌乾燥が強くなると，土壌 pF 以上に強い乾燥ストレスが樹体に作用することを示している．特に，ハウス栽培やマルチ栽培下で多肥栽培された園地の場合，土壌乾燥が進行すると，Ψsが土壌の水分特性に大きく影響すると考えられる．このため，植物の土壌乾燥ストレスの応答を考慮した場合，pF値よりΨwの方が樹体応答をより正確に評価できると言える．

等圧式サイクロメーター法で使用するサンプルチャンバーは，高さ 3.0 cm，内径 2.3 cm の銅製円筒管で比較的大きな容積をもつ（Fig. 1）．このため，土壌をはじめ細根，茎，

葉，果皮および砂じょうなど試料の取り付けや，セットアップは容易であった．圃場栽植中のウンシュウミカンを供試し，早朝時の土壌と植物器官の水分特性を調査した結果，土壌＞細根＞果皮＞葉＞砂じょうの順にΨ w は低くなり，Ψ w の勾配が認められた（Table 1）．特徴的な点として，砂じょうのΨ p が他の器官に比べて低いことであった．

これまで，ウンシュウミカンの乾燥ストレスの指標として，葉のΨ w と果実肥大や葉の成長との関係から，葉のΨ w が－ 0.7 ～－ 0.8 MPa 以下になると果実肥大が抑制されると報告されている（間苧谷ら，1977；間苧谷・町田，1980； 森永，1993）．本研究では，葉と果実のΨ w とΨ p との関係を検討した結果，葉では－ 1.0 ～－ 1.5 MPa 以下から，果皮では－ 0.7 ～－ 0.8 MPa 以下から各々のΨ p が急速に低下した（Fig. 10）．この関係は，これまでの報告にほぼ一致しており，水分生理学的に裏付けることができた．

土壌乾燥過程で果皮と葉のΨ w を経時的に計測した結果，果皮のΨ w は，葉より早い時期に低下した（Fig. 7）．この結果は，果実の方が葉より乾燥ストレスに敏感に反応することを示していた．ブドウの根域制限栽培法では，茎や果実の収縮・肥大の経時的な計測に基づいた水分管理法が検討されている（今井，1991）．このような生長計測による乾燥ストレス評価法は，カンキツで少ないが，カンキツにおいても果実や茎の収縮・肥大は，簡便な乾燥ストレスの指標になり得ることを示す．再かん水後の葉と果実のΨ w を計測した結果，かん水 12 時間後には，土壌乾燥区の葉および果実のΨ w とΨ p は，対照区と同程度まで回復した（Fig. 8）．このことから，十分なかん水により，ウンシュウミカンの葉と果実の水分特性が，急速に回復することが示された．

果樹の栽培技術として，台木は樹勢調整や品質改善技術として重要であり，ウンシュウミカンではカラタチが，わい性台木として広く利用されている．しかし，高糖度果実生産を目的とするマルチ栽培，ハウス栽培および根域制限栽培法は，夏秋季に強い乾燥ストレスを樹体に与える必要があり，これらの栽培法に適した耐乾性で高品質果実の生産できる台木の探索が行われている（湯浅，1992）．台木の耐乾性を実生の段階で早期選抜できれば非常に有効である．しかし，これまで水分特性から耐乾性の台木選抜を検討した報告はほとんどなかった．本試験は，スンキ，カラタチ，オオベニミカン，タチバナおよびシークワシャーの 5 品種の台木実生を供試し，その結果，土壌の低Ψ w において，カラタチとオオベニミカンでΨ p の維持が認められた（Figs. 11 and 12）．湯浅（1992）は，根域制限栽培法の主幹形整枝で慣行のカラタチを含め 11 品種を台木と中間台木試験を行い，オオベニミカンとシークワシャーの果実糖度がカラタチより増加したと報告し

ている．土壌乾燥下の耐乾性機能と果実糖度との関係は，まだ十分に解明されていないが，台木によって樹体成長のみならず果実品質の改善につながることを示唆している．

本試験では，乾燥ストレスと塩ストレス試験においてオオベニミカンが上述の５品種の中で，最も高い浸透圧調節機能を示した（Figs. 11 and 13）．カラタチは，耐乾性とわい性の特徴から，慣行栽培でウンシュウミカンの台木として広く利用されているが，Na 塩に対する感受性は高かった（Fig. 13）．イオンの透過性を検討した結果，各品種は異なったイオン透過性を示した（Fig. 14）．しかし，Na 塩に対するオオベニミカンの強い抵抗性の理由については，イオン透過性から説明できなかった．イオンが根を通じて吸収されるとき，イオンと浸透圧調節機能との関係は，複雑な機構を示すと推察されている（Nonami et al., 1992）．耐塩性の機構については，植物器官内のイオン共輸送の解析からさらに検討が必要である．本試験では，５品種の実生レベルでの試験にすぎないが，根および茎などの栄養器官における水分特性の解析が，耐乾性や耐塩性の選択に使用できる可能性を示唆した．

## 第５節　摘　　要

カンキツの器官レベルにおける水分特性を解明するために，等圧式サイクロメーター法を使用してΨｗとその構成要素であるΨｓとΨｐの計測を試みた．さらに，土壌乾燥ストレスと水耕栽培を利用した養液濃度ストレスに対するカンキツの水分特性を明らかにした．

１．等圧式サイクロメーターで NaCl 溶液のΨｗを計測した結果，－5.0 MPa まで直線性が確認された．プレッシャーチャンバーと等圧式サイクロメーターで計測されたウンシュウミカン葉のΨｗにおいて１：１の関係が認められた．プレッシャーチャンバーで採取した葉のアポプラスト溶液のΨｓを計測した結果，葉のΨｗに依存せず，高い値を維持した．このことは，葉の道管のΨｗの大部分が，Ψｍで成り立つことを示した．Ψｓ計測時の凍結・解凍による影響を検討するために，凍結・解凍した砂じょうと砂じょうから採取した果汁のΨｓを比較したが，両計測値間でほぼ１：１の直線関係が認められた．

２．土壌の水分特性に及ぼす溶質の影響を検討するために，蒸留水と 0.1 M NaCl 溶液で浸潤させた土壌を用いて，土壌含水率とΨｗを比較した．その結果，0.1 M NaCl で浸潤

させた土壌では，同じ含水率でも蒸留水で浸潤させた土壌より明らかに低いΨｗを示した．土壌に多くの溶質が含まれるとき，土壌のΨｗはΨｍだけでなく，溶質によるΨｓの影響を強く受けることが示された．

3．ウンシュウミカン樹の土壌乾燥過程とかん水後の葉と果皮のΨｗ，Ψｓ，Ψｐを経時的に計測し，水分特性を検討した．土壌乾燥過程において果皮のΨｗ，Ψｓ，Ψｐは，葉より早い時期に低下した．かん水後 12 時間後には，土壌乾燥処理樹の葉および果皮の水分特性は，湿潤栽培区と同程度まで回復した．葉および果皮のΨｗとΨｐとの関係を検討した結果，葉では－ 1.00 ～－ 1.50 MPa 以下，果皮では－ 0.80 MPa 以下になると各器官のΨｐが急速に低下した．

4．スンキ，タチバナ，シークワシャー，カラタチおよびオオベニミカンの台木実生を使用して，土壌乾燥ストレスおよび水耕栽培を利用した塩ストレスに対する水分特性を調査した．土壌乾燥に対して細根のΨｗが低いときでも，カラタチとオオベニミカンの茎のΨｐは，他の 3 品種に比べて高く維持された．－ 1.0 MPa に調節した NaCl および $CaCl_2$ 溶液による塩ストレスでは，$Na^+$と $Ca^{2+}$によって台木実生の水分特性で品種間に差が認められた．すなわち，Ca 塩の処理 120 時間後にカラタチとオオベニミカンの葉のΨｐは，処理前まで回復した．しかし，Na 塩ではカラタチの葉のΨｐは，回復しなかった．台木品種の根では，葉でみられたような 2 種のイオンに対して異なる水透過性は，認められなかった．以上のことから，土壌乾燥ストレスと塩ストレスに対する水分特性から，オオベニミカンが最も耐乾性や耐塩性に優れていると考えられた．

# 第3章　マルチ栽培におけるウンシュウミカンの水分特性と果実品質

## 第1節　緒　　言

ウンシュウミカンの果実糖度は，夏秋季の土壌乾燥によって増加することが知られている．しかし，我が国では夏秋季の降雨のために露地栽培樹は，十分な乾燥ストレス状態にならないことが多く，高糖度果実生産は不安定になりやすい．近年，日本のウンシュウミカン生産地では，高品質果実生産のために高畝栽培，マルチ栽培，根域制限栽培やハウス栽培が増加している（薬師寺，1994）．とりわけ，露地栽培では，処理の容易なマルチ栽培が普及しつつある．

ウンシュウミカンに限らず，乾燥ストレスを受けた植物では，乾燥ストレスを受けていない植物に比べて糖類，有機酸やアミノ酸などの溶存物質が増加する（Sharp and Davies, 1979；Meyer and Boyer, 1981；Morgan, 1984；Timpa et al., 1986；Ranny et al., 1991；Wang and Stutte, 1992； Wang et al., 1995）．植物の耐乾性は，細胞内に溶存物質の集積を通じて，細胞の$\Psi$ p を維持する浸透圧調節機能の強さに大きく依存する（Morgan，1984）．Meyer and Boyer（1981）は，乾燥ストレスが浸透圧調整機能の誘導要因になっていることを示した．浸透圧調節機能は，低い$\Psi$ w の水分給源下で細胞の$\Psi$ w が低下したとき，細胞内に溶存物質を集積して$\Psi$ w の低下以上に$\Psi$ s を低下させることに起因する．この結果，細胞の$\Psi$ p の低下あるいは細胞体積の減少を伴わずに，細胞は水分供給源から水を吸収できる．

これまで，植物体の浸透圧調節機能は，茎（Meyer and Boyer，1981；Westgate and Boyer，1985；Nonami and Boyer，1989），根（Sharp and Davies，1979；Westgate and Boyer，1985）および葉（Culter et al., 1977, 1980；Heuer and Plaut, 1989；Westgate and Boyer, 1985）で報告されているが，果実での研究はない．カンキツでは，器官レベルでの$\Psi$ w の構成要素を計測した報告は少なく（Kaufmann, 1970；Fereres et al., 1979），乾燥ストレスに応答した浸透圧調節機能の解明は全くなされていない．

乾燥ストレスを受けたウンシュウミカンの果実では，糖度は高まりやすいが，同時に果実は小さくなりやすい．糖度増加の要因の一つして，果皮からの蒸散に伴う脱水・濃縮作用が考えられる．この場合，果実の$\Psi$ p も低下する可能性がある．乾燥ストレス条

件下において，果実の脱水の可能性を検討するためには，果皮と砂じょうのΨ p を計測する必要がある．また，果実に蓄積される溶存物質は，細胞肥大に利用される細胞壁や細胞膜などの材料になるので，乾燥ストレス期間中に起こる溶存物質の蓄積は，果実の成長抑制に関係すると考えられる．ダイズを低い土壌Ψ w 下で育成して茎の伸長成長を抑制した場合，伸長の抑制された部位で糖類とアミノ酸が蓄積している（Meyer and Boyer, 1981）．しかし，ウンシュウミカンの果実は，果実肥大とともに成熟過程で常に糖類を蓄積しているので（垣内ら，1970；伊庭，1977），果実の溶存物質の蓄積機構は，ダイズの茎とは異なる可能性がある．

そこで，本章は，マルチ栽培下のウンシュウミカン樹を供試し，マルチ栽培期間中の器官別の水分特性を等圧式サイクロメーターで経時的に計測することによって，浸透圧調節機能と果実の糖蓄積との関係を検討した．さらに，ウンシュウミカン果実の品質とΨ s に影響が大きい糖類とクエン酸を分析し，可溶性固形物含量とΨ s との関係も併せて検討した．

## 第２節　材料および方法

### 材　料

1991 年に愛媛県立果樹試験場で栽植中のカラタチ（*Poncirus trifoliata*（L.）Raf）台に接ぎ木された 13 年生ウンシュウミカン（*Citrus unshiu* Marc. cv. 南柑 20 号）を供試した．８月上旬のマルチ処理前に全ての供試樹に対して，葉果比 25 ～ 30 の基準で摘果した．このときの果実重は，20 ～ 30 g であった．

### 土壌マルチ処理

マルチ資材として透湿防水性能をもつ不織布性フィルム（タイベック，Dupont 社製）を使用し，10 本の樹冠下に被覆した．本マルチ資材は２層のフィルムから成り，ミクロの穴から水蒸気や空気は透過するが，降雨には不透過である．この機能により露地栽培においても，降雨が土壌に浸透することを防ぐとともに，フィルムで被覆された土壌から水分が水蒸気として発散する．このため，不織布でマルチ栽培された土壌は，被覆後も土壌乾燥状態を維持できる．マルチ栽培期間は，８月上旬から 11 月上旬の約４ヶ月間とした．処理区はマルチ栽培区と露地栽培（対照）区の２区を設定し，マルチ処理後の水分特性解析と果実品質調査に使用した．

土壌と樹体の水分特性計測

土壌，細根，葉，果皮および砂じょうの水分特性の計測は，愛媛大学農学部環境植物生理学研究室で製作した等圧式サイクロメーターを使用した．いずれの試料とも蒸散の影響の少ない早朝時（5:00 ～ 6:00）に採取し，Ψw，Ψs，Ψpの計測は，第2章と同様の方法で行い，その反復は2～3回とした．

果実品質計測

マルチ栽培期間中の果汁糖度（可溶性固形物含量）の経時変化を調査するために，サンプリング時にマルチ栽培区と湿潤区から5果を各々採取した．果汁中の糖度は，屈折示度糖度計（N1，アタゴ社製）で測定した．

土壌乾燥ストレスがウンシュウミカンの糖組成に及ぼす影響を明らかにするために，11月9日に収穫した果実を供試した．約20 gの果肉を10倍容量の80％エタノールを加えてポリトロンホモジナイザー（Brinkman 社製）で磨砕・粉砕した．抽出液をガラスフィルターで吸引ろ過した後，ろ過溶液をエバポレーター（RE-2，東京理科機械）を使用し，36℃で減圧・濃縮した．濃縮液を定容した後，定容液の一部を0.45 μ mのミリポアフィルター（Waters 社製）で遠心ろ過した．ろ過液中の糖組成は，高速液体クロマトグラフ［島津社製　LC-3A 型（分析条件　カラム：SCR-101N，カラム温度：60 ℃，移動相：水，移動相流量：1.0　ml・min $^{-1}$，検出器：示差屈折分光光度計）］で分別定量した．酸濃度は同じ定容液を用いて，0.1 N　NaOH で滴定し，クエン酸当量で求めた（茶珍，1986；Sinclair, 1961）．

糖およびクエン酸濃度のΨs計測

ウンシュウミカン果汁の主要成分である糖（ショ糖，果糖，ブドウ糖）およびクエン酸の屈折計示度とΨ s との関係を検討するために，それらの純品を用いて濃度別（重量％）の溶液を作成した．25 ℃の条件下で，各溶液の屈折計示度は，屈折示度糖度計（N1，アタゴ社製）で，各溶液のΨsは等圧式サイクロメーターで各々計測した．

## 第3節　結　　果

### 1　マルチ栽培が土壌および樹体の水分特性に及ぼす影響

8月下旬にマルチ栽培を行った後，マルチ栽培区の土壌のΨ w は，露地栽培区より明らかに低かった（Fig. 15）．9月中旬には台風のため雨水がマルチ被覆下に浸潤したため，

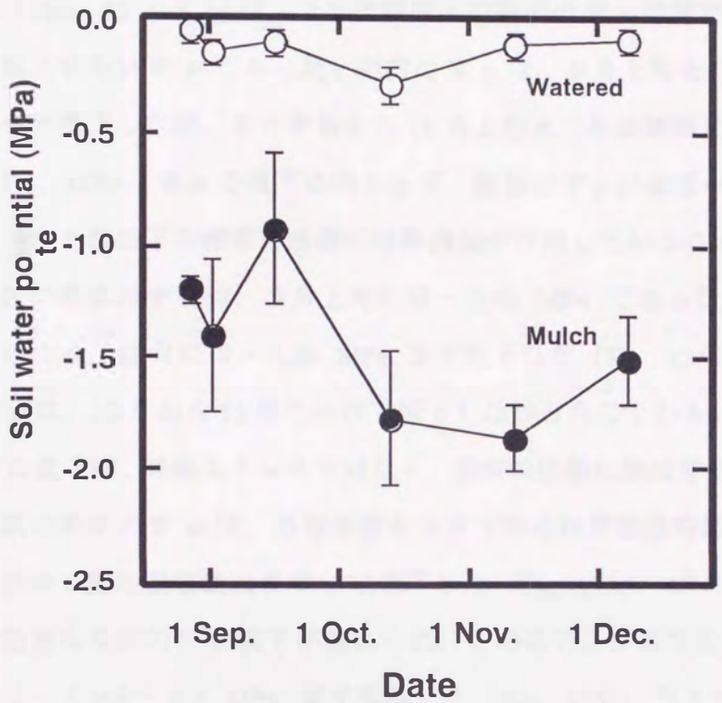


**Fig. 15.** Seasonal changes in water potential of the soil where Satsuma mandarin trees were grown under well-watered (○) and mulch-grown (●) conditions. Soil samples were taken 20 cm below the soil surface at two to four locations under the canopy and water potentials were measured using isopiestic psychrometers. Each point is the mean ± SD.

一時的にマルチ栽培区の土壌のΨｗは高くなった．しかし，その場合でもマルチ栽培区の土壌のΨｗは－0.90 MPa であった．その後は，不織布マルチ資材の効果によって土壌の乾燥が進行し，－1.80 MPa まで低下した．一方，試験期間中の露地栽培区の土壌のΨｗは，－0.02～－0.27 MPa と高い値であった．

露地栽培区の細根のΨｗは－0.20～－0.40 MPa であり，土壌のΨｗよりやや低い値で推移した（Figs. 15 and 16A）．マルチ栽培区の細根のΨｗは露地栽培区より低く推移したが，土壌より高いΨｗであった．細根のΨｐは，9月上旬と12月上旬にマルチ栽培区の方がやや低下したが，9月中旬から11月上旬まで両処理間に有意な差は認められなかった（Fig. 16B）．Ψｗの低下に関わらず，細根のΨｐがほぼ一定に維持されていたことから，マルチ栽培下の細根で浸透圧調節機能が作用していることが確認できた．

露地栽培区の果皮のΨｗは，9月上旬には－0.40 MPa であったが，10月上旬から急速に低下しはじめ，11月には－1.80 MPa まで低下した（Fig. 17A）．露地栽培区の土壌と細根のΨｗは，10月から11月にかけて低下しなかったことから（Figs. 15 and 16A），果皮のΨｗの低下は，乾燥ストレスではなく，果実の成熟に起因する低下と考えられた．マルチ栽培区の果皮のΨｗは，処理直後の8月下旬には露地栽培区と差はなかったが，9月中旬以降から露地栽培区よりΨｗは低下した（Fig. 17A）．10月以降には，露地栽培区と同様に急速な果皮のΨｗ低下が認められ，この間マルチ栽培区の果皮のΨｗは，露地栽培区に比べて0.5～0.7 MPa 低く推移した（Fig. 17A）．マルチ栽培区の果皮のΨｓの低下は，果皮のΨｗの低下より大きかった．このため，マルチ栽培区の果皮のΨｐは，露地栽培区とほぼ同じ値で維持されており，果皮においても浸透圧調節機能が観察された（Fig. 17B）．

露地栽培区の砂じょうのΨｗは，処理期間中－1.30～－1.50 MPa でほぼ一定であった（Fig. 18A）．9月から10月にかけて露地栽培区の砂じょうのΨｗは，果皮のΨｗより低かったが，11月中旬には砂じょうのΨｗは，果皮のΨｗより高く推移した（Figs. 17A and 18A）．マルチ栽培により，砂じょうのΨｗは，露地栽培区に比べて徐々に低下した．マルチ栽培区の砂じょうのΨｗは，土壌のΨｗの低下に伴って減少したが（Figs. 15 and 18A），同区の砂じょうのΨｐは，11月以降，露地栽培区より高くなった（Fig. 18B）．これは，マルチ栽培区の砂じょうのΨｓが，露地栽培区に比べて有意に低下したためであり，露地栽培区に比較して，溶存物質が砂じょう内に蓄積したことを示唆した．

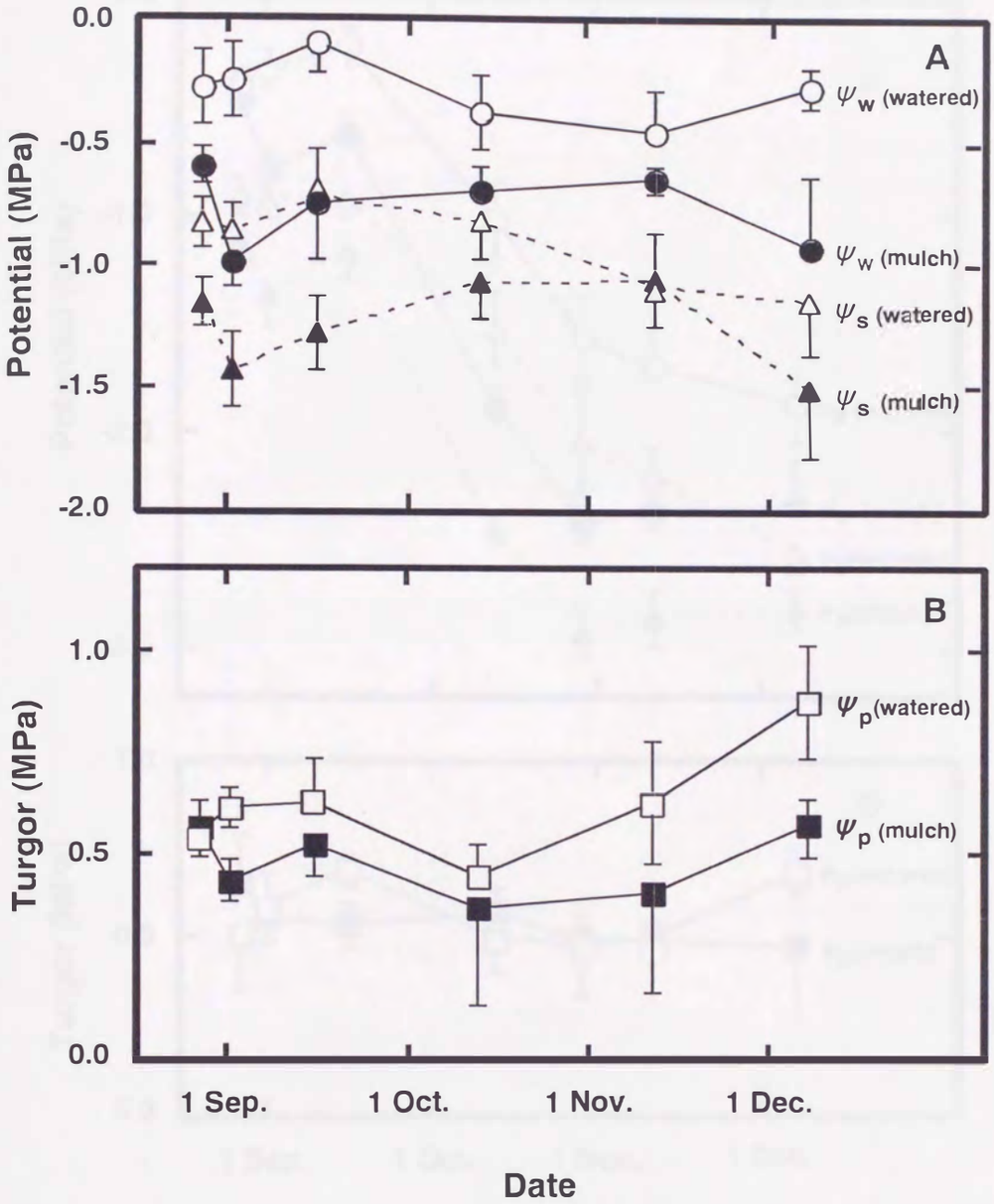


**Fig. 16.** Seasonal changes in (A) water potential ( $\Psi_W$ ; ○, ●) and osmotic potential ( $\Psi_S$; △, ▲), and turgor ( $\Psi_P$; □, ■) of fine roots of Satsuma mandarin trees at 20 cm below the soil surface. Open symbols (○, △, □) indicate roots taken from well-watered trees and closed symbols (●, ▲, ■) indicate roots taken from mulch grown trees. Each point is the mean ± SD.

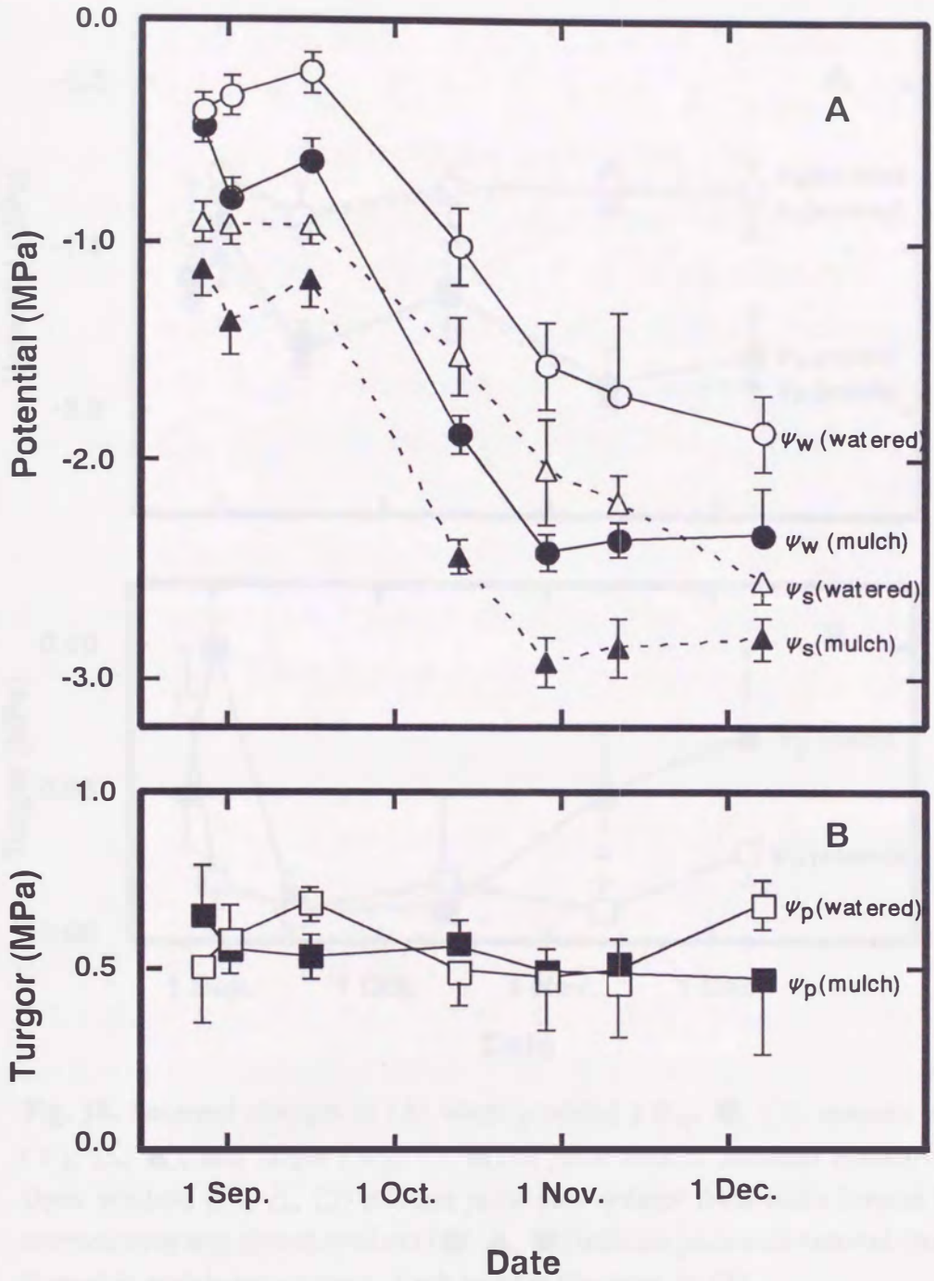


**Fig. 17.** Seasonal changes in (A) water potential ( $\Psi_w$; ○, ● ) and osmotic potential ( $\Psi_s$; △, ▲) and (B) turgor ( $\Psi_p$; □, ■) of peel of Satsuma mandarin fruits. Open symbols (○, □, △) indicate peel of fruits formed in well-watered trees and closed symbols (●, ▲, ■) indicate peel of fruits formed in mulch-grown trees. Each point is the mean ± SD.

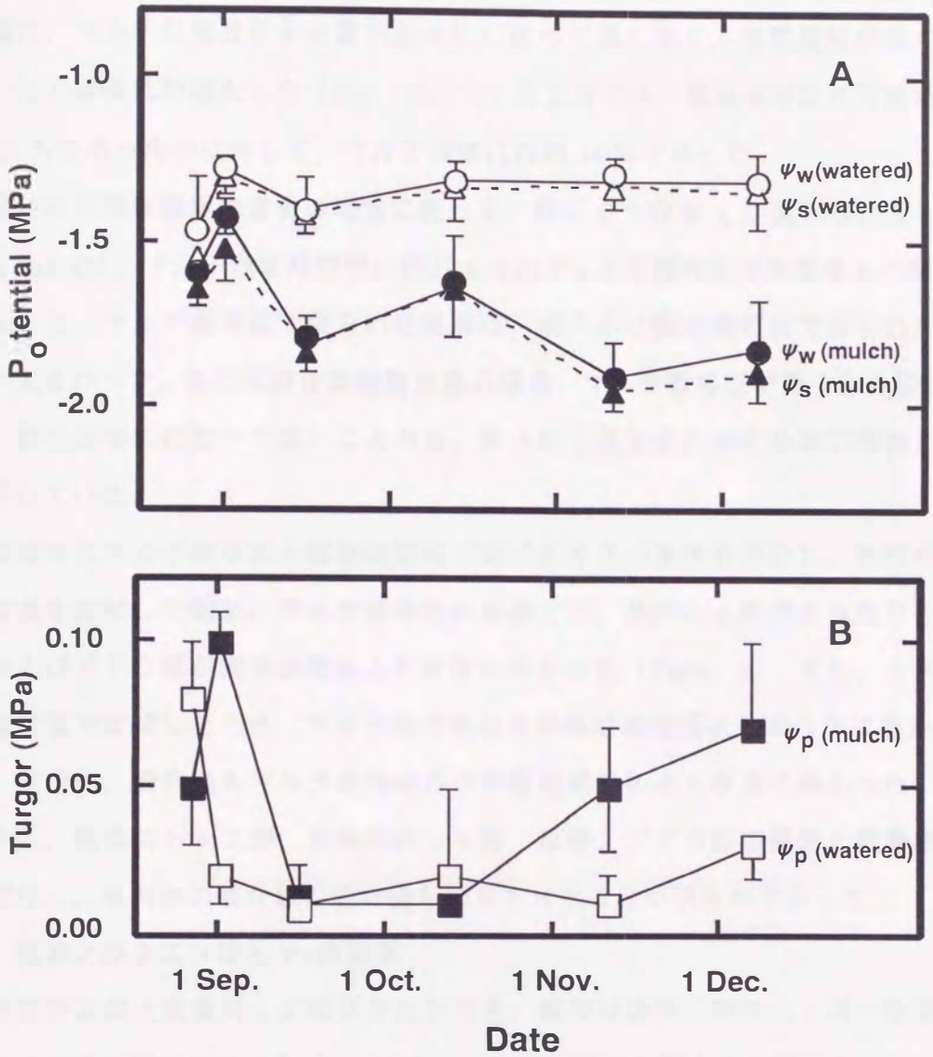


**Fig. 18.** Seasonal changes in (A) water potential ( $\Psi_W$; ●, ○), osmotic potential ( $\Psi_S$; △, ▲), and turgor ( $\Psi_P$; □, ■) of juice sacs of Satsuma mandarin fruits. Open symbols (○, △, □) indicate juice sacs isolated from fruits formed in well-watered trees and closed symbols (●, ▲, ■) indicate juice sacs isolated from fruits formed in mulch-grown trees. Each point is the mean ± SD.

## 2　マルチ栽培が果実品質に及ぼす影響

果汁中の可溶性固形物含量を経時的変化に調べた結果，マルチ栽培区の可溶性固形物含量は，マルチ処理直後から露地栽培区に比べて高くなり，処理期間が長くなるにつれて，その蓄積量が増大した（Fig.　19）．11 月上旬では，露地栽培区の可溶性固形物含量が 11 %であったのに対して，マルチ栽培区は約 14 %であった．

果汁の可溶性固形物含量の増加に伴って，砂じょうの Ψ s が低下したことから（Figs. 18A and 19），マルチ栽培期間中の砂じょうの Ψ s と可溶性固形物含量との関係を Fig. 20 に示した．マルチ栽培区で得られた直線は，明らかに露地栽培区で得られた直線より勾配が大きかった．同じ可溶性固形物含量の場合，マルチ栽培区で得られた砂じょうの Ψ s は，露地栽培区に比べて低いことから，果汁中に低分子の溶存物質が集積していることを示していた．

収穫時にマルチ栽培区と露地栽培区で同じ大きさの果実を選別し，果肉中の糖組成と酸含量を比較した結果，マルチ栽培区の果実では，果肉の g 新鮮重当たりのショ糖，果糖およびブドウ糖が露地栽培区より有意に高かった（Table　2）．また，1 果実当たりの全糖含量で比較したとき，マルチ栽培区の方が露地栽培区より明らかに多かった（Table 2）．同様に，酸含量もマルチ栽培区の方が露地栽培区より有意に高かった．これらの結果から，乾燥ストレスが，果肉中のショ糖，果糖，ブドウ糖の濃度と酸濃度を高めるだけでなく，果肉中の糖含量の絶対量も増加させたことが明らかであった．

## 3　糖およびクエン酸と Ψs の関係

屈折計示度と重量%との関係をみたとき，糖類は種類に関係なく同一直線上にあり，1：1 の直線関係であった（Fig.　21A）．クエン酸から得られた関係も 1：1 の直線関係であったが，その勾配は糖類で得られたそれよりやや大きかった．屈折計示度と各溶液の Ψ w を比較した場合，クエン酸，果糖およびブドウ糖は同じ直線関係を示したのに対して，ショ糖の勾配は緩やかであった（Fig.　21B）．このことから，同じ屈折計示度を示した場合でも，ショ糖の Ψ s は単糖またはクエン酸の約 1/2 になることを示していた．溶液の Ψ w（＝Ψ s）は，基本的に水の化学ポテンシャルを表しているので，溶質の分子量で屈折計示度を割った値は，溶液の $a_w$ に関係する．試みに屈折計示度を溶質の分子量で割った値と溶液の Ψ w との関係を検討した結果，ショ糖，果糖，ブドウ糖およびクエン酸は同じ直線上にのった（Fig. 22）．

砂じょうの Ψ s の絶対値が，理想的な半透膜を持っている砂じょう細胞の浸透圧の値

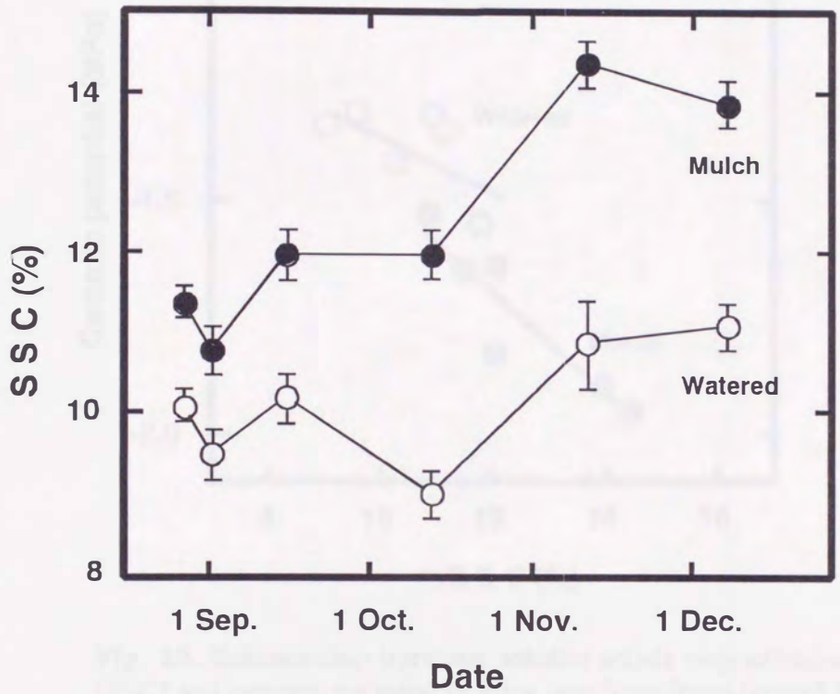


**Fig. 19.** Seasonal changes in soluble solid concentration (SSC) measured as % solutes of the fruit extracted from fruits formed in mulch-grown (●) and well-watered (○) Satsuma mandarin trees. The SSC was measured by using a refractometer. Each point is the mean of five observations ± standard errors.

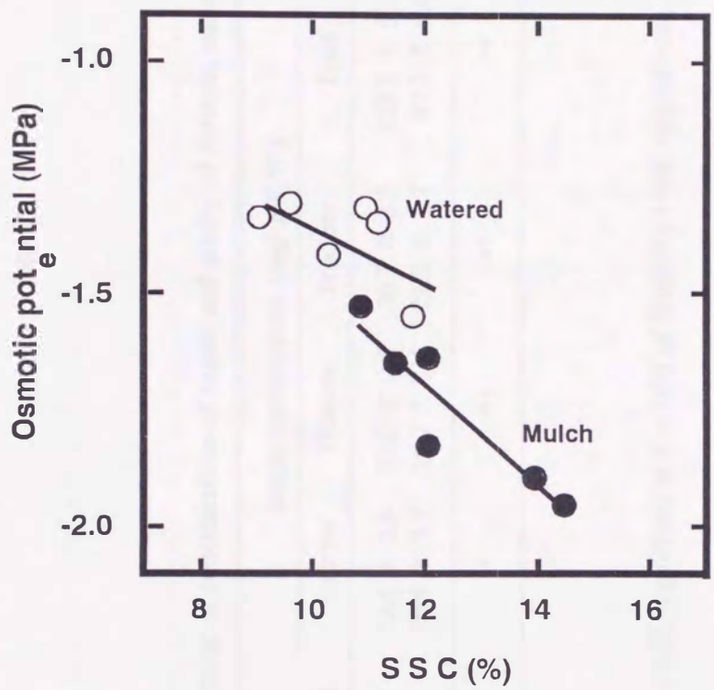


**Fig. 20.** Relationship between soluble solids concentration (SSC) and osmotic potential of juice sacs from fruits formed in well-watered (○) and mulch - grown (●) Satsuma mandarin trees. The regression equation for osmotic potential as a function of SSC for fruit in well-watered treatment is $y = -0.054x - 0.814$ ($R^2 = 0.36$), and $y = -0.109x - 0.382$ ($R^2 = 0.85$) for fruit in mulch treatment. Each plot represents data collected from fruits produced in well-watered and mulch - grown Satsuma mandarin trees and collected between 28 Aug. and 9 Dec. 1991.

**Table 2.** Effect of drought stress induced by mulching on concentrations of sugars and acidity of Satsuma mandarin fruits.

| Treatment [z] | Fruit weight (g) | Pulp weight [y] (g) | Acidity (mg/ g F.W.) | Sugar concentration (mg/ g F.W.) | | | | Total sugar content per pulp (g / pulp) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | Sucrose | Glucose | Fructose | Total | |
| Mulch | 119.0 ± 9.1[x] | 91.6 ± 7.0 | 7.7 ± 0.2 | 73.4 ± 3.9 | 21.0 ± 0.8 | 30.7 ± 2.3 | 125.1 ± 5.5 | 11.26 ± 0.46 |
| Watered | 119.2 ± 5.6 | 91.2 ± 4.3 | 6.9 ± 0.3 | 59.4 ± 3.7 | 15.7 ± 1.4 | 21.9 ± 1.7 | 97.1 ± 6.6 | 8.81 ± 0.69 |
| Significance [w] | NS | NS | ** | * | ** | ** | ** | ** |

[z] Sampled on 9 December 1991.
[y] Pulp indicates fruit whose pericarp was removed.
[x] Values represent the mean ± SE (n = 7).
[w] NS, *, and ** indicate non-significant, significant at $P = 0.05$, significant at $P = 0.01$ of Student's t-test, respectively.

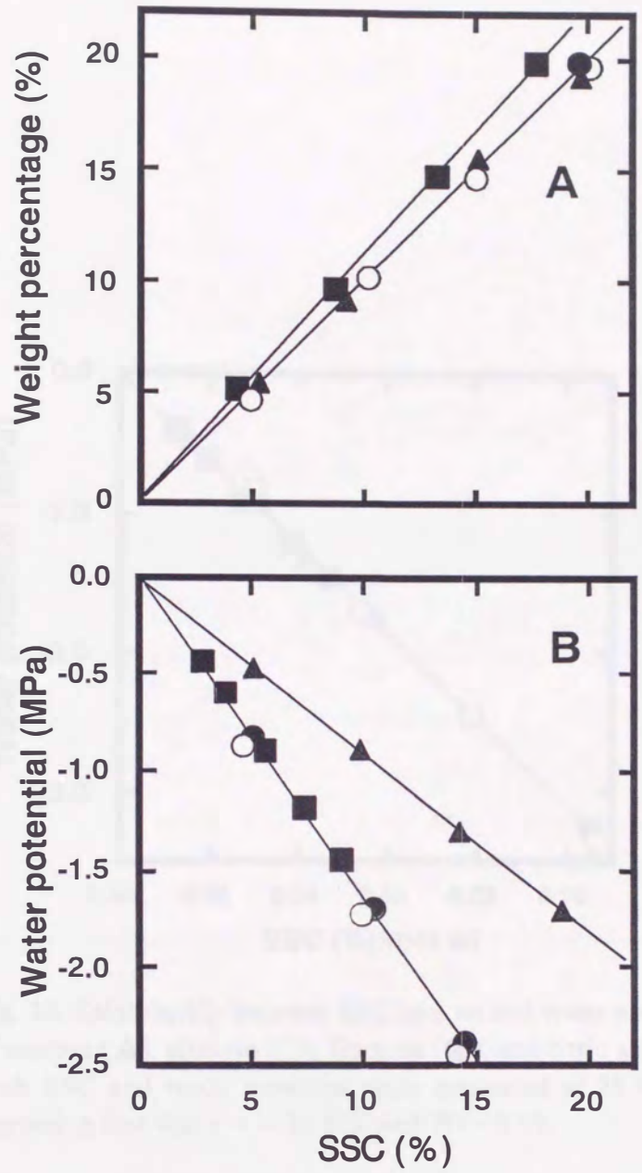


**Fig. 21.** Relationship between SSC and weight percentage (A) and relationship between SSC and water potential (B) of sucrose (▲), glucose (○), fructose (●) and citric acid (■). Both SSC and water potential were measured at 25 °C. Regression lines were as follows; A:sucrose y = −0.10 + 1.00 x ($R^2$ = 0.99); glucose:y = −0.02 + 1.00 x ($R^2$ = 0.99); fructose: y = −0.07 + 1.01 x ($R^2$ = 0.99); citric acid: y = −0.06 + 1.14 x ($R^2$ = 0.99). B: sucrose: y = −0.091 x ($R^2$ = 0.99); glucose: y = −0.170 x ($R^2$ = 0.99); fructose: y = −0.170 x ($R^2$ = 0.99); citric acid : y = −0.178 x ($R^2$ = 0.99)

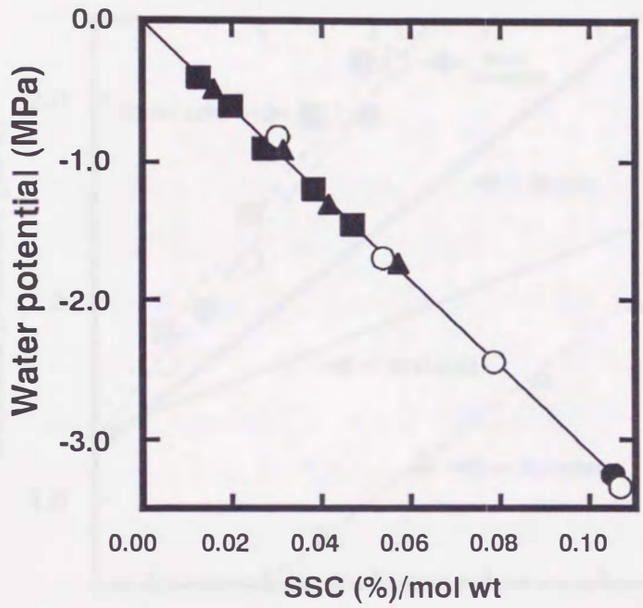


**Fig. 22.** Relationship between SSC/mol wt and water potential of sucrose (▲), glucose (○), fructose (●), and citric acid (■). Both SSC and water potential were measured at 25 °C. The regression line was $y = -31.15x$ with $R^2 = 0.99$.

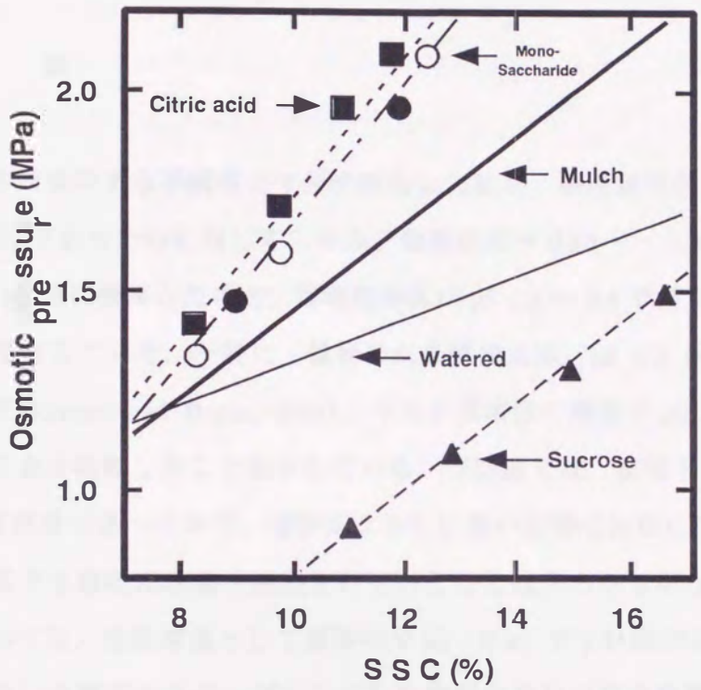


**Fig. 23.** Osmotic pressure of Satsuma mandarin fruit juice sacs of mulch grown and well-watered trees, citric acid, monosaccharide (i. e., glucose and fructose) and sucrose solutions as a function of soluble solids concentration (SSC). Regression equations were as follows; citric acid (■): $y = 0.178\ x$, $R^2 = 0.99$; monosaccharide [ glucose (○) and fructose ( ●)]: $y = 0.170\ x$, $R^2 = 0.99$; sucrose (▲) : $y = 0.091\ x$, $R^2 = 0.99$. Data for citric acid, glucose, fructose and sucrose were obtained using commercially available chemicals. Equations for mulch-grown (thick solid line: $y = 0.109\ x + 0.382$; $R^2 = 0.85$) and well-watered (thin solid line: $y = 0.054x + 0.814$; $R^2 = 0.36$) trees are replotted from Fig. 19 using the concept of an ideal osmometer as discussed in the text.

と等しいと仮定すると，溶液のΨ s は浸透圧に変換できる．そこで，Ψ s の絶対値を浸透圧とみなして，マルチ栽培と露地栽培で得られた果実の可溶性固形物含量とΨ s との回帰直線（Fig. 20）とショ糖，果糖，ブドウ糖およびクエン酸で得られた回帰直線（Fig. 21）をまとめて同一の図で比較した（Fig. 23）．この結果，露地栽培区の直線は，ショ糖のそれに近いのに対して，マルチ栽培区の回帰直線は，単糖類（果糖，ブドウ糖）およびクエン酸から得られた回帰直線の方に近かった．

## 第4節　考　　察

透湿防水性効果のある不織布でマルチ栽培した結果，露地栽培区の土壌Ψ w が－ 0.02 ～－ 0.27 MPa であったのに対して，マルチ栽培区は－ 0.90 ～－ 1.80 MPa であった（Fig. 15）．単純に pF 値に換算した場合，露地栽培区は pF 2.3 ～ 3.4 であり，マルチ栽培区は pF 4.0 ～ 4.3 に相当していた．一般に，植物の永久萎凋点は，pF 4.2（＝－ 1.53 MPa）と言われているので（Kramer and Boyer, 1995），マルチ栽培区の樹冠下 20 cm 地点の土壌は，永久萎凋点近くまで乾燥したことを示している．本試験では，樹冠下 20 cm の土壌を計測したが，圃場栽培であったので，根群域はさらに深い土壌に分布していたと考えられる．マルチ栽培区で土壌乾燥状態が維持されていたことは明らかであったが，樹体の乾燥ストレスについては，生体情報として樹体のΨw，Ψs，Ψp 計測が必要であった．

土壌を採取した場所からサンプリングした細根の水分特性を計測した結果，露地栽培区の細根のΨw は土壌よりやや低くなっており，水ポテンシャル勾配が認められた（Figs. 16 and 17A）．マルチ栽培区では，細根のΨw が土壌のΨw より高くなっていたことから，マルチ栽培区の樹体の根群域が地下 20 cm よりさらに深く分布し，吸水を続けていたことを示していた．マルチ栽培区の細根のΨ w は，露地栽培区に比べて処理期間中低く推移し，土壌の脱水作用を受けている状態にもかかわらず，そのΨ p はほぼ一定に維持されていた（Fig. 17B）．これは，細根のΨw の低下の程度よりさらにΨs の低下したこと，すなわち細胞中に溶存物質の正味の蓄積があったことを示していた．このことから，マルチ栽培下のウンシュウミカン細根において，浸透圧調節機能が働いたことは明らかであった．

同様に，果皮の水分特性を経時的に計測した結果，露地栽培区の果皮のΨw は，9 ～ 10 月では－ 0.40 ～－ 0.20 MPa であったが，果実の成熟に伴い急速に低下した（Fig. 17A）．

露地栽培区の土壌および細根では，Ψwの低下が認められていないことから，果皮のΨwの低下は，成熟に関連していると推察された．マルチ栽培区の果皮のΨwが低下した期間でも，そのΨpは露地栽培区と同様の約 0.5 MPa に維持されていたことから（Fig. 17B)，果皮細胞において脱水が起こっていなかったことは明らかであった．果皮の細胞で有意な脱水現象が起こっていたとすると，マルチ栽培期間中に果皮細胞の体積の減少により果皮のΨpは失われたと考えられる．なぜなら，細胞体積の相対変化（Δ $V/V$ ）は細胞壁 bulk compliance （$B$）により細胞膨圧の変化（ΔΨp ）は正の方向に作用するからである（Δ $V/V = B \times \Delta \Psi p$ ，Nonami and Boyer, 1990b)．また，マルチ栽培区の果皮のΨsは，露地栽培区のそれより有意に低かったことから，Ψsの低下は果実の成熟による影響だけでなく溶質の正味の蓄積によって引き起こされたと考えられる．このため，マルチ栽培下において果皮で浸透圧調整機能が起こっていたと判断された．砂じょうのΨwの大部分は，Ψsで占められていたため，そのΨpは他の器官に比べて低かったが，マルチ栽培区では，砂じょうのΨwの低下にかかわらず，マルチ栽培区のΨpは露地栽培区より高かった（Fig. 18)．これらの結果から，マルチ栽培下の砂じょうにおいても，浸透圧調節機能が起こっていたことが確認できた．

処理期間中の果汁糖度は，屈折糖度計の可溶性固形物含量で評価した．マルチ栽培区では，樹体の乾燥ストレスに対して果汁の可溶性固形物含量が増加し（Fig. 19)，砂じょうのΨsは低下した（Fig. 18A)．マルチ栽培期間中の果汁の可溶性固形物含量と砂じょうのΨsとの関係をみてみると，同じ可溶性固形物含量でもマルチ栽培区のΨsは，露地栽培区より明らかに低かった（Fig. 20)．すなわち，果汁が同じ可溶性固形物含量を示した場合でも，マルチ栽培区の溶質の組成は，露地栽培区より多くの低分子の溶質を含有していることを示唆している．ウンシュウミカンの果汁成分として，糖類ではショ糖，果糖およびブドウ糖，酸ではクエン酸が主要成分であるので（垣内ら， 1970； 岩垣ら，1981；大東・佐藤，1985)，これらの溶質と屈折計示度およびΨsとの関係を検討した．

一般に，ウンシュウミカンの果実糖度は，安価で短時間に測定できる屈折示度糖度計で評価されている．屈折示度糖度計は，100 g溶液中のショ糖含量を基準にし，パーセントで目盛り表示されている．ショ糖，果糖およびブドウ糖の相対屈折率は，各々 1.031，1.021 および 1.031 であるので（Wolf et al., 1980)，屈折計示度（%）と重量%との関係は1：1の関係を示し，ショ糖，果糖およびブドウ糖とも同じ直線を示した．また，クエン酸の直線は，糖類の直線勾配よりやや大きくなったが，これはクエン酸の相対屈折率

0.951（Wolf et al., 1980）を反映したものである（Fig. 21A）.

溶液の Ψ s の絶対値は，浸透圧に等しく，浸透圧はモル濃度に比例して大きくなる．ショ糖の分子量が 342.30 であるのに対して，ブドウ糖と果糖は 180.16 であり，クエン酸の分子量は 192.12 である．このことから，同じ屈折計示度であっても，ショ糖は単糖（果糖，ブドウ糖）またはクエン酸に比べ，溶液の Ψ s を約 1/2 に低下させることになる（Fig. 21B）．屈折計示度は，体積当たりの重量％を示しているので，溶質の分子量で可溶性■形物含量を割った値は，モル濃度に比例することになる．また，溶質の分子量で除された可溶性固形物含量の等量は，溶液中の $a_w$ に関係してくる．実際，糖類とクエン酸の屈折計示度値を分子量で除した値は，Ψ w に比例して同一直線上に並んだ（Fig. 22）.

砂じょう細胞には，糖類やクエン酸以外にアミノ酸や無機イオンを含む多種類の溶質が混在している．このため，ウンシュウミカンで計測した可溶性■形物含量と浸透圧で得られた回帰直線は，ショ糖の回帰直線とクエン酸および単糖（ブドウ糖と果糖）で得られた回帰直線の間に位置した（Fig. 23）．このとき，露地栽培区の直線は，ショ糖で得られたそれに近く，一方マルチ栽培区で得られた直線は，単糖やクエン酸で得られた直線の近くに位置した．12 月に収穫した果実においても，単糖類がマルチ栽培区で増加したことから（Table 2），乾燥ストレスを受けたウンシュウミカン樹では，浸透圧調節機能に効率の高い低分子量の溶質が，砂じょう細胞に有意に蓄積したことを示している．

ウンシュウミカン果実の果汁が脱水作用によって濃縮される場合には，果実の糖濃度が増加することが知られている（菅井・鳥潟，1976）．その場合，1 果実当たりの全糖含量は乾燥ストレスと湿潤区で等しくなるか，あるいは減少するはずである．その可能性を検証するために，マルチ栽培区と湿潤栽培区で収穫された果実の内，同じ大きさの果実を選択して，果実中の糖組成と全糖含量を比較した（Table 2）．マルチ栽培区では，ショ糖，果糖およびブドウ糖の新鮮重当たりの濃度は湿潤栽培区より高く，さらに，マルチ栽培区の 1 果実当たりの全糖含量は，湿潤栽培区より有意に高かった．この結果は，本試験で観察されたマルチ栽培区の果実糖度の増加機構が，脱水作用だけでは説明できないことを明らかに示している．

乾燥ストレスによって，砂じょう細胞が有意な脱水作用を受けた場合，Ψ p の低下が観察されなければならない．しかし，砂じょうの Ψ p は，9 月下旬から 10 月中旬まで 0.05 MPa 以下に低下したにもかかわらず，マルチ栽培区の砂じょうの Ψ p は，湿潤栽培区とほぼ同じ値かそれ以上であった（Fig. 18B）．このため，両処理区の砂じょうの細胞体積

は，脱水によって大きな変化を受けていないと推定された．

本試験では，果実の大きさを摘果量で調節した．ウンシュウミカンの砂じょう原基は，5月中旬に認められ（倉岡・菊池，1961），その細胞分裂は，通常7月上中旬に完了する（菊池ら，1964）．本試験では，8月上旬に摘果をしたので，果実の細胞分裂と器官形成は，マルチ処理前の8月下旬にはほぼ終了していたと考えられる．その後の果実成長は，マルチ栽培区と湿潤栽培区ともに，細胞分裂ではなく細胞肥大に依存したと考えられる．カンキツ師部のアンローデングにおいて，ショ糖が主要な糖転流形態である（Kriedemann，1969a，b；沢村・筬島，1973；沢村ら，1973，沢村ら，1975）．ショ糖の加水分解酵素であるインベルターゼ活性が，ウンシュウミカン果実のへたの維管束，果実内の維管束や砂じょうで認められている（向井ら，1995）．マルチ栽培区の単糖類が湿潤区より増加したのは（Table 2），乾燥ストレスの順化機能としてインベルターゼ活性が影響を受け，果実に転流したショ糖の加水分解が促進した結果と推察される．

乾燥ストレス下で浸透圧調節機能が作用している期間，細胞は脱水による細胞体積の減少を防ぐためには，周辺環境の$\Psi w$ 低下以上に$\Psi s$を低下させなければならず，このために細胞内に糖などの溶質を取り込み，蓄積しなければならない．Kadoya（1973）は，土壌乾燥下のウンシュウミカン果実において，$^{14}$Cラベルした炭酸ガス施用したとき，果肉中のエタノール可溶性画分中で$^{14}$C活性が増加したことを報告している．エタノール可溶性画分中の$^{14}$C活性の増加は，光合成同化産物に起因した溶質の蓄積に加えて，同時に糖類や有機酸などの低分子物質がより多く果実内に増加したことを意味する．同様に，$^{13}$Cラベルされた炭酸ガスの供与試験で，ウンシュウミカンにおける光合成同化産物の転流・分配を検討した結果，乾燥ストレスによって葉の光合成同化速度は低下していたが，乾燥ストレスを受けた樹では，葉や茎以上に果実の光合成同化産物の分配率が高まっている（朝倉ら，1991）．

これらのことから，果実中の糖集積は，乾燥ストレスに順化した浸透圧調節機能に連動した果実シンクの活性化によって，果実中への光合成同化産物の増加に起因すると考えられる．さらに，マルチ栽培下の果実で認められた単糖類の有意な増加は，浸透圧調節機能に有利であることから，マルチ栽培処理が，浸透圧調節機能に関連する糖代謝関連酵素の発現や細胞壁合成などに影響を及ぼした可能性が推察される．

## 第5節　摘　　要

マルチ栽培したウンシュウミカンを使用して，水分特性と果実品質との関係について検討した．供試樹として13年生ウンシュウミカン樹（*Citrus unshiu* Marc. cv. 南柑20号）を用いた．マルチ資材として，雨水の浸入を防ぐとともに土壌から蒸発散ができる透湿防水性不織布を使用した．マルチ資材を樹幹下全面に8月下旬から11月上旬にかけて被覆し，マルチ栽培の処理とした．土壌，細根，果皮および砂じょうのΨw，Ψsおよび Ψpを等圧式サイクロメーターで経時的に計測した．マルチ被覆後，マルチ区の土壌のΨwは，露地栽培区に比べて明らかに低下した．マルチ栽培区の土壌乾燥が強くなるに従って，細根および果皮のΨwとΨsは湿潤栽培区に比べて有意に低下した．マルチ栽培区の細根と果皮のΨpは，露地栽培区と同程度に維持されており，土壌乾燥状態に順化した浸透圧調節機能が確認された．露地栽培区の砂じょうのΨwとΨsは，ほぼ横ばいで推移したのに対して，マルチ栽培区のΨwとΨsは糖度（可溶性固形物含量）の増加に伴って低下した．同じ屈折計示度を示したショ糖のΨsは，単糖類（果糖，ブドウ糖）に比べ約1/2であった．マルチ栽培区で収穫した果実中のショ糖，果糖，ブドウ糖およびクエン酸の濃度は，露地栽培区より有意に高かった．さらに，1果実当たりの全糖含量もマルチ栽培区の方が，露地栽培区より明らかに高かった．これらの結果から，マルチ栽培下で認められたウンシュウミカン果実の糖増加は，土壌乾燥に伴う脱水作用だけでなく，むしろ乾燥ストレスに順化した浸透圧調節機能で利用された低分子量の糖類が砂じょうに集積した結果と考えられた．

# 第４章　水耕栽培におけるウンシュウミカンの水分特性と果実品質

## 第１節　緒　　言

土壌乾燥による乾燥ストレスが，ウンシュウミカンの果実品質に及ぼす影響についてはすでに多くの報告があり，特に夏秋季の乾燥ストレスによって果実肥大の抑制，果実糖度および酸の増加が知られている（間苧谷・町田，1980）．近年では，高糖度果実生産のために人為的な土壌乾燥栽培法としてマルチ栽培（栗山ら，1974；松本ら，1991）や根域制限栽培法（湯浅,1992；谷口，1993a, b；矢羽田ら，1993，1995）が研究され，普及している．糖度増加の要因の一つとして，植物の水分ストレスに適応した浸透圧調節機能が考えられる（Morgan，1984）．すなわち，水分ストレス下の植物が細胞内に糖類やアミノ酸等の溶存物質を蓄積させることによって，細胞内からの脱水を防ぎ$\Psi$ p を一定に保とうとする機能である(Kramer and Boyer，1995)．

植物に水分ストレスを与える方法として，土壌乾燥の他に養液濃度を利用した水耕栽培がある．実際に，水耕栽培の養液濃度を高めることによって，トマトでは高糖度果実が生産されている（Mitchell et al., 1991；北条ら，1996）．同様に，ウンシュウミカンにおいても養液濃度の制御によって樹体に水分ストレスが及ぼされ，土壌乾燥のように果実糖度の増加が予想される．しかし，カンキツにおける水耕栽培の報告は少なく（Yakushiji et al., 1992)，養液濃度による樹体の水分特性や果実品質に及ぼす影響は不明な点が多い．

そこで，本章では，水耕栽培下で養液濃度を高めたときのウンシュウミカンの水分特性や光合成速度の日変化を計測するとともに，果実品質に及ぼす影響を検討した．

## 第２節　材料および方法

### 材　料

供試樹として，カラタチ（*Poncirus trifoliata*（L.）Raf）台に接ぎ木されたウンシュウミカン（*Citrus unshiu* Marc. cv. 興津早生）３年生樹を用いた．

### 水耕栽培法

８月下旬に供試樹の根部を洗浄し，根に付着した土を除去した後，ガラス室内の

Nutrient film technique（ＮＦＴ）水耕に移植した．根部は粒状のロックウールで被覆し，水耕養液がその上部から根域全体に流れるようにした．水耕養液には，大塚液肥１号と２号（大塚化学社製）を３：２の割合で混合した水溶液を用い，養液濃度を EC に基づいて調整した．植物体の移植直後は，樹体の水耕栽培への順化を図るために，EC ＝ 0.15 $S \cdot m^{-1}$ の養液で２週間生育させた．処理区として，養液濃度により低濃度養液区（0.15 $S \cdot m^{-1}$）と高濃度養液区（1.00 $S \cdot m^{-1}$）を設定し，各処理区に４樹ずつ用いた．高濃度養液区の養液 EC は，９月中旬から徐々に高めていき，最終的に EC ＝ 1.00 $S \cdot m^{-1}$ とした．果実肥大は，両処理区から 10 個の果実を選び，定期的に果実の縦径と横径をノギスで測定し，楕円体として評価した．

**水分特性計測**

水耕溶液，葉および砂じょうの $\Psi$ w，$\Psi$ s，$\Psi$ p の計測は，第２章と同様の方法で行い，計測の反復は３回とした．

**葉の光合成速度計測**

水耕養液濃度が樹体の水分特性と光合成速度に及ぼす影響を検討するために，葉の $\Psi$ w と光合成速度の日変化を計測した．計測は，養液濃度がＥＣ ＝ 1.00 $S \cdot m^{-1}$ になった処理後 35 日目に行った．７時から 17 時まで，２時間毎に無着果枝の葉から葉片３枚をリーフパンチ（直径：1.0 cm）で採取し，等圧式サイクロメーターで水分特性を計測した．同時に，葉の光合成速度と光合成有効光量子束密度（PPFD）は，携帯式光合成測定装置（LCA， ADC 社製）を用いて計測した．光合成速度の計測には，無着果枝の中央部に着生した葉を５枚を使用した．

**果実品質の測定**

果汁糖度は，各処理区から採取日ごとに４果を採取し，果汁の糖度は屈折糖度計（N1，アタゴ社製）を用いて屈折計示度（％）で評価した．果汁の酸濃度は，採取した果汁 5 ml に蒸留水 95ml を加えた溶液を 0.1 N NaOH で滴定しクエン酸として計算した（Sinclair, 1961；茶珍，1986）．水耕栽培終了後の 85 日目に，全ての果実を収穫し，両処理区の平均的な 10 個の果実を選別した．果肉中の糖組成は，第３章と同様の方法で分析した．

## 第3節　結　　果

### 1　水耕養液濃度が樹体の水分特性に及ぼす影響

水耕養液のΨw が－0.30 MPa 以下になったとき（Fig. 24A），高濃度養液区の葉のΨw およびΨs は，低濃度養液区に比べて徐々に低下しはじめた（Fig. 24B）．処理後 20 日目までは，高濃度養液区のΨw とΨp は，低濃度養液区より低かった．しかし，処理後 20 日目から 60 日目までは，葉のΨw の低下よりΨs の低下の程度が大きかったため，高濃度養液区の葉のΨp は，低濃度養液区とほぼ同じ値で推移した（Fig. 24C）．この結果は，養液ストレス下のウンシュウミカンの葉において，浸透圧調節機能が働いていることを示していた．低濃度養液区の砂じょうでは，処理直後からΨw とΨs は，－1.20～－1.40 MPa で推移した（Fig. 25A）．これに対して，高濃度養液区では，水耕養液のΨw が－0.30 MPa 以下になった 25 日目以降から，砂じょうのΨw とΨs が－1.50～－1.60 MPa まで急激に低下し，その後横ばい状態であった．高濃度養液区の砂じょうのΨp は，処理後 10 日目から 60 日目まで低濃度養液区より低く推移したが，70 日目以降は低濃度養液区とほぼ同程度になった（Fig. 25B）．

### 2　水耕養液濃度が葉の光合成速度に及ぼす影響

日射量の上昇に伴って，両処理区とも葉の光合成速度は高まったが，高濃度養液区の光合成速度は低濃度養液区より低く推移した（Fig. 26）．葉のΨw は，日射量の増加に応じて低下し，日中の 13 ～ 15 時にかけて最低になった．その低下の程度は，高濃度養液区で大きかった（Fig. 27A）．Ψs は，両処理間で大きな差はなかったため，高濃度養液区のΨp は低濃度養液区に比べて低く推移した．夕刻の 17 時においても，高濃度養液区のΨp は低濃度養液区の値まで回復しなかった（Fig. 28B）．このことは，日中において高濃度養液区のウンシュウミカンは，強い水分ストレスを受けており，同時に光合成能力も低下していることが明らかであった．

### 3　水耕養液濃度が果実品質に及ぼす影響

果実肥大は，処理後 25 日まで処理間に差はなく，順調に生育を続けていたが（Fig. 28A），処理後 25 日目から 55 日目にかけて，高濃度養液区の果実肥大はほぼ停止した．その後，再び高濃度養液区の果実肥大は再開した．この結果，処理終了時の低濃度区の果実体積が 117 $cm^3$ であったのに対して，高濃度区の果実体積は 100 $cm^3$ であった．

果汁糖度については，処理後 25 日目まで処理間に差は認められなかったが，それ以降

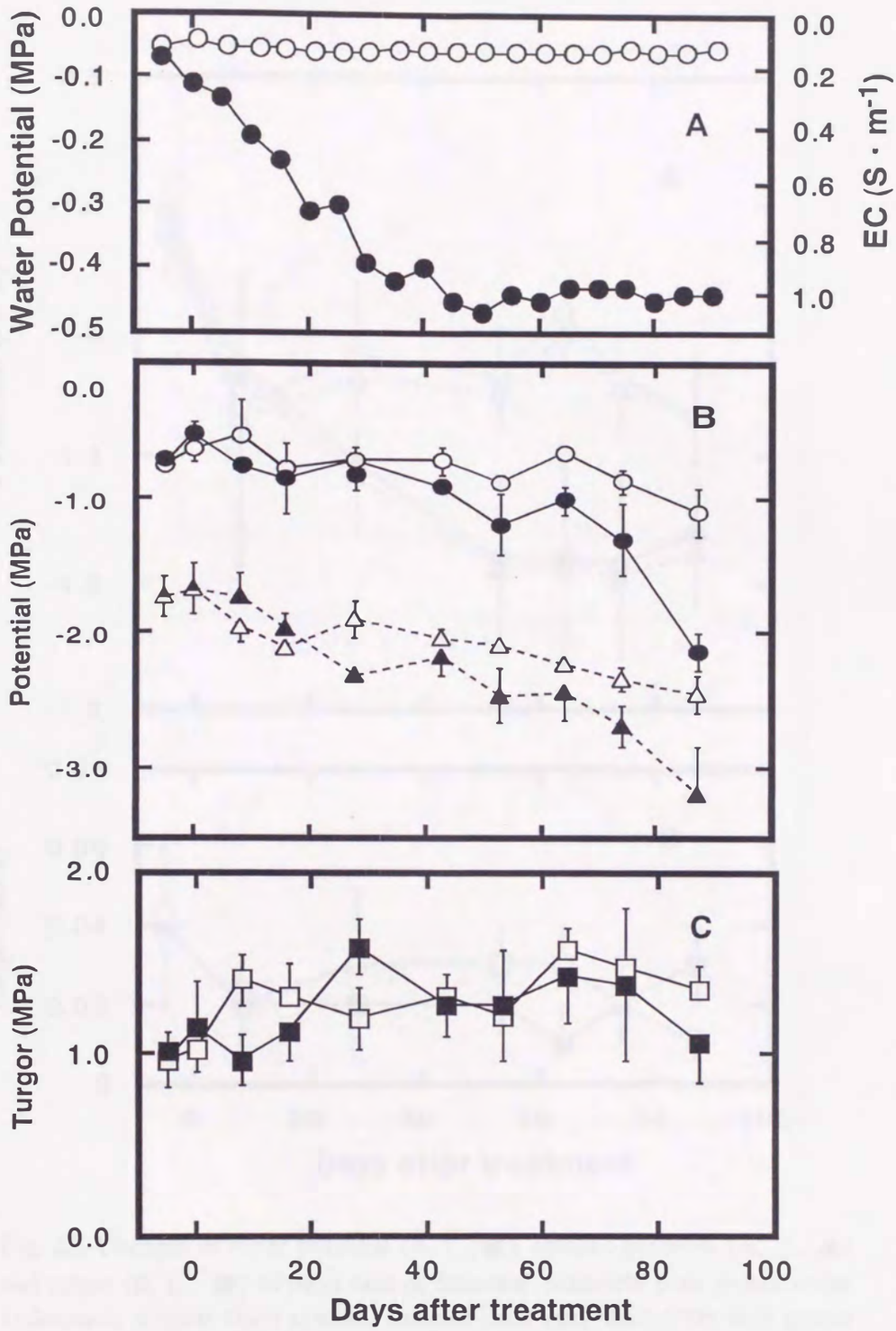


**Fig. 24.** Changes in water potential of the nutrient solution (A), water potential (B; ○,●), osmotic potential (B; △, ▲) and turgor (C; □, ■) of leaves of Satsuma mandarin trees grown under hydroponic culture when EC of the nutrient solution was kept at 0.15 S・$m^{-1}$ (open symbols) as the control or elevated to 1.00 S・$m^{-1}$ (closed symbols) as the treatment. The nutrient solution was mixture of Otsuka hydroponic fertilizer No. 1 and No. 2 with the ratio of 3 : 2. Vertical bars indicate standard errors.

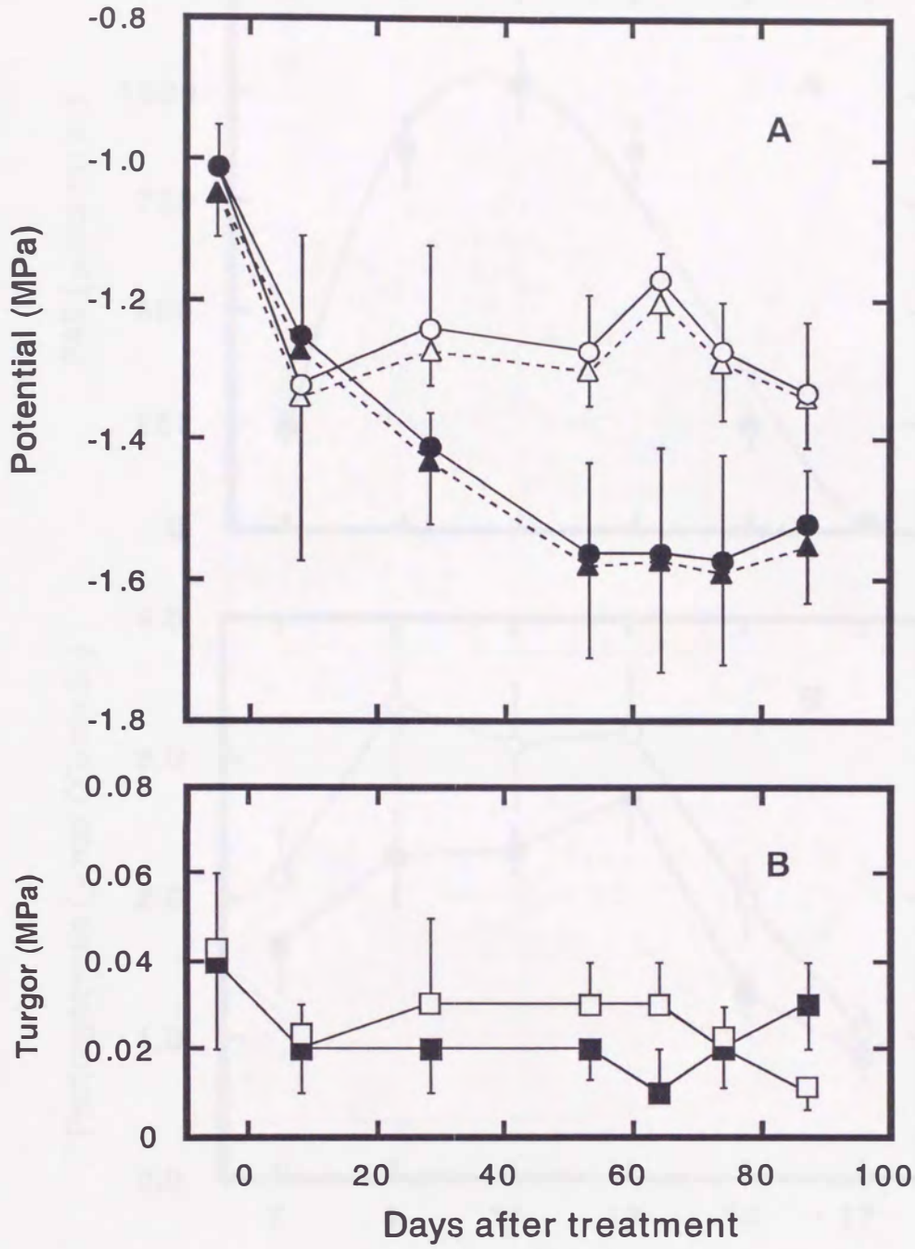


**Fig. 25.** Changes in water potential (A; ○,●), osmotic potential (A; △, ▲) and turgor (B; □, ■) of juice sacs of Satsuma mandarin fruit grown under hydroponic culture. Open symbols indicate juice sacs taken from fruit grown under low concentration of the hydroponic solution and closed symbols indicate juice sacs taken from fruit grown under high concentration of the hydroponic solution. Vertical bars indicate standard errors.

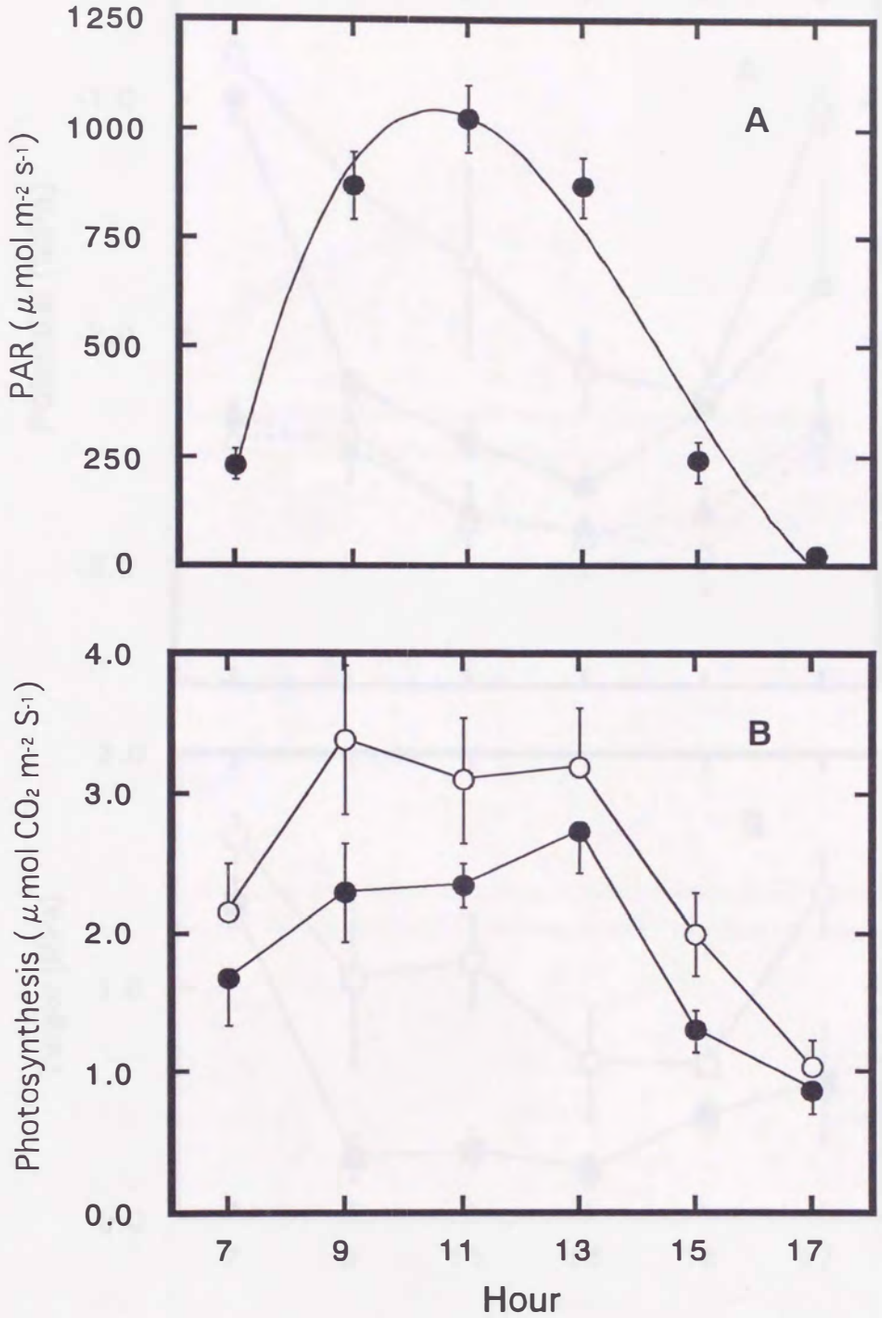


**Fig. 26.** Diurnal changes in solar radiation (A) and net photosynthetic rate (B) of leaves of Satsuma mandarin trees grown in the nutrient solution having EC= 0.15 S $m^{-1}$ (open symbols) and EC = 1.00 S $m^{-1}$ (closed symbols). Vertical bars indicate standard errors.

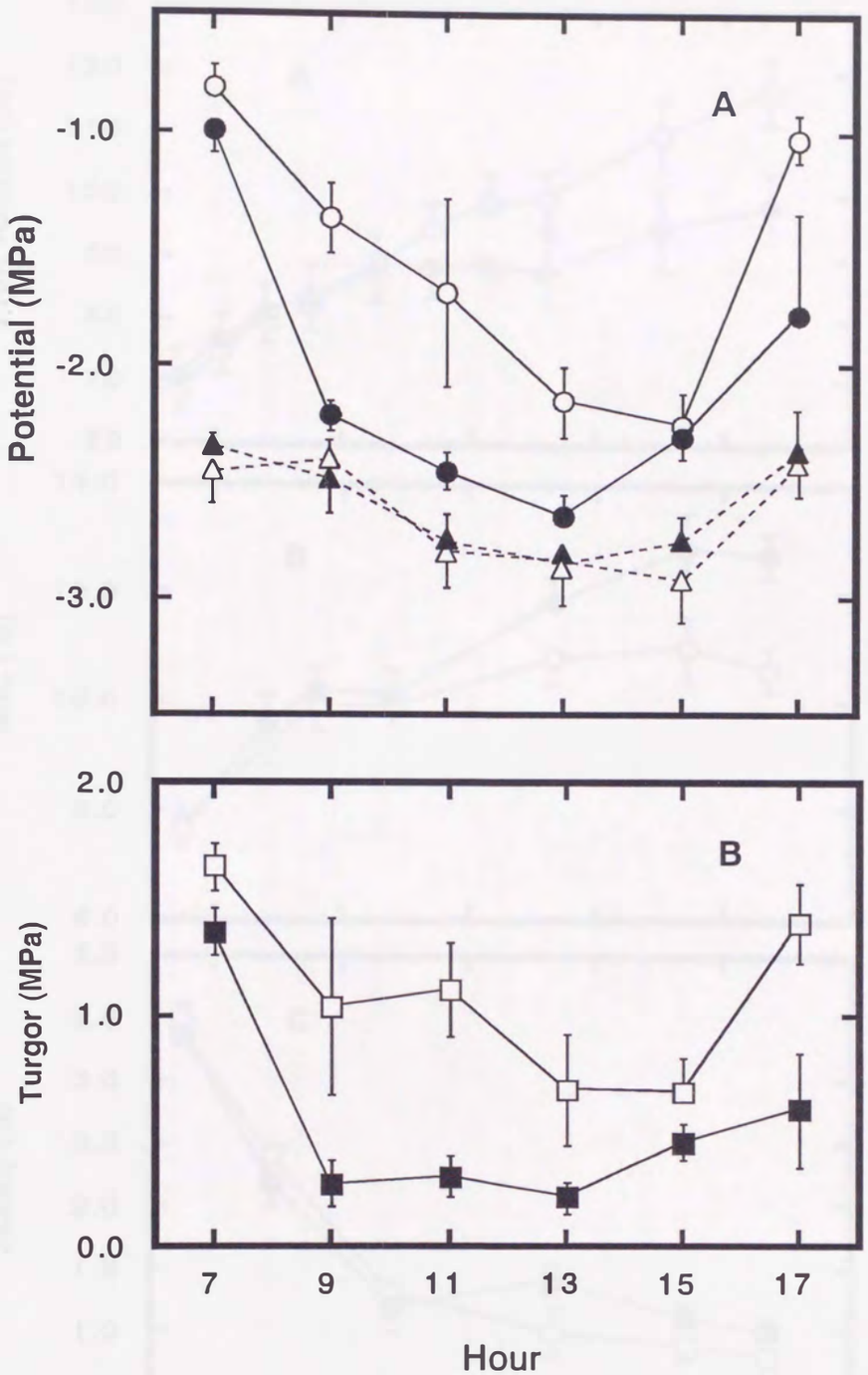


**Fig. 27.** Diurnal changes in water potential (○, ●) and osmotic potential (△, ▲) (A) and turgor (□, ■) (B) of leaves of Satsuma mandarin trees grown in the nutrient solution having EC = 0.15 S $m^{-1}$ (open symbols) and EC = 1.00 S $m^{-1}$ (closed symbols). Vertical bars indicate standard errors.

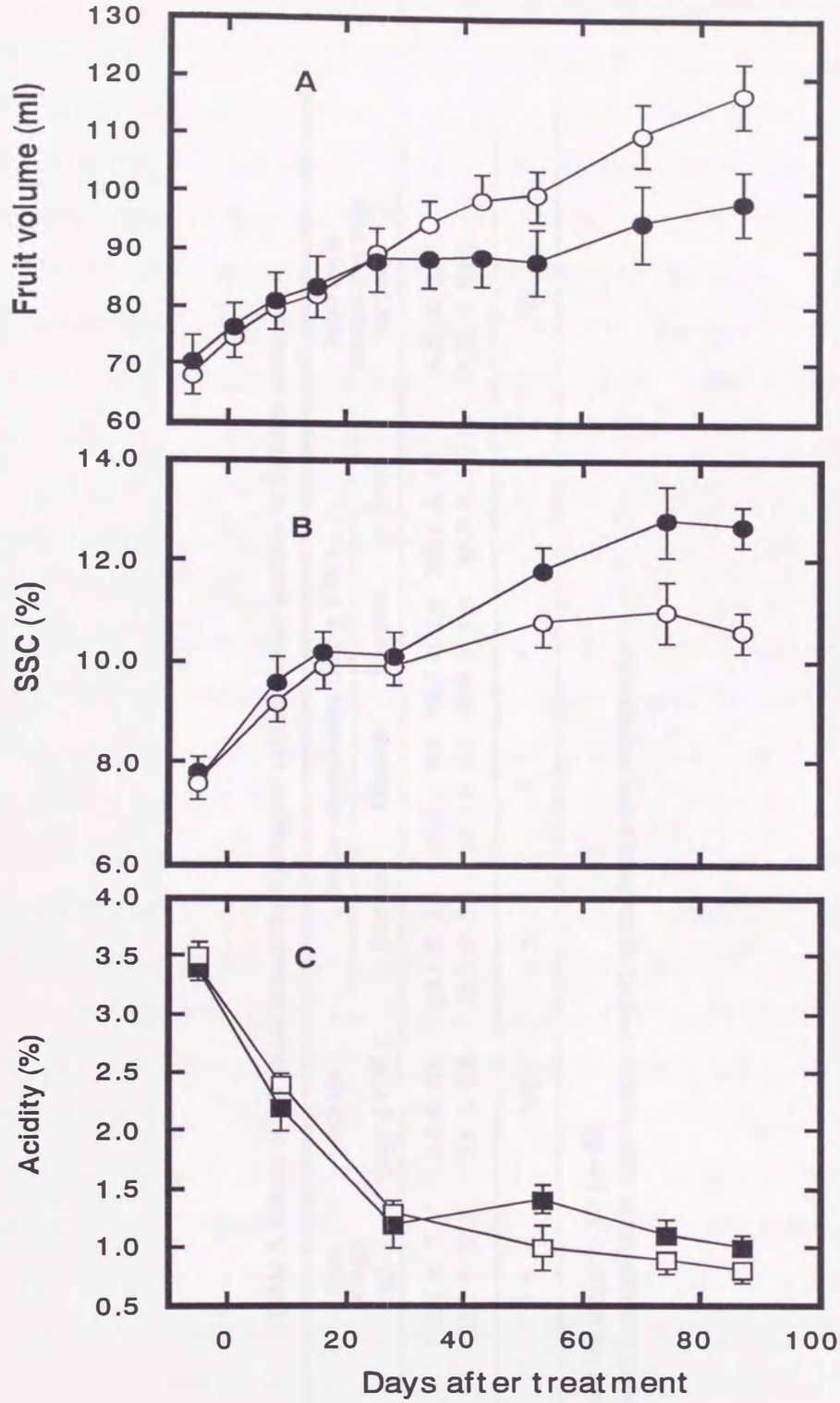


**Fig. 28.** Changes in fruit growth (A), soluble solids concentration (B) and titratable acidity (C) of fruit of Satsuma mandarin trees grown under hydroponic culture. Open symbols and closed symbols indicate fruit taken from low concentration and from high concentration solution, respectively. Each point represent the mean of ten (A) and four (B and C) replication ± SE.

**Table 3.** Effects of salt stress induced by hydroponic culture on fruit qualities in Satsuma mandarin.

| Treatment | Fruit weight (g) | Acidity (mg/ g F.W.) | Sugar concentration (mg/ g F.W.) | | | | Total sugar content per pulp (g/pulp) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Sucrose | Glucose | Fructose | Total | |
| High concent. | 118.4 ± 7.6[z] | 6.8 ± 0.5 | 63.1 ± 2.6 | 17.3 ± 0.8 | 25.7 ± 1.8 | 106.1 ± 4.5 | 9.31 ± 0.45 |
| Low concent. | 152.2 ± 13.8 | 5.6 ± 0.6 | 51.7 ± 3.4 | 14.3 ± 1.2 | 20.9 ± 1.2 | 86.9 ± 5.6 | 9.78 ± 0.61 |
| Significance [y] | * | NS | * | * | * | * | NS |

[z] Values represent the mean ± SE (n=10).

[y] NS and * indicate non-significant, significant at $P$=0.05 of Student's t-test, respectively.

高濃度養液区の果汁糖度は，低濃度養液区に比べて増加した（Fig. 28B）．処理終了時には，高濃度養液区の果汁糖度が 12.4 %であったのに対して，低濃度養液区は 10.4 %であった．果汁の酸濃度は，高濃度養液区がわずかに高く推移したが，処理間に大きな差はなかった（Fig. 28C）．収穫果実の糖組成を比較した結果，高濃度養液区のショ糖，ブドウ糖ならびに果糖は，低濃度養液区に比べて有意に高かった（Table 3）．このため，新鮮重当たりの全糖含量も高濃度養液区で増加した．しかし，1果実当たりの全糖含量で比較した結果，両処理間に有意な差はなかった．また，酸濃度も両処理間に有意差が認められなかった．

## 第4節 考　察

ウンシュウミカンの葉のΨwは，pF 3.0～3.5（Ψw = －0.10～－0.32 MPa）以下になると急激に低下する（間苧谷ら；1976; 高木ら，1981）．本試験では，水耕養液のΨwが約－0.30 MPa以下になったとき，葉のΨw が低下しはじめたが（Fig. 24），やや強めの水分ストレスを与えるために，養液のΨw を－0.43 MPaまで低下させた．養液濃度を高めた直後では，高濃度養液区の葉のΨp は，一時的に低下したが，処理後 20 日目以降は，低濃度養液区とほぼ同程度に維持された．これは高濃度養液区の葉において浸透圧調整機能が働き，高濃度の水耕養液に順応していたことを示していた．しかし，日変化でみると高濃度養液区の葉のΨw は低濃度区に比べて低下し，日中のΨp は半分以下であったことから（Fig. 27B），日中では高濃度養液区の樹体が強い水分ストレス状態にあったと確認された．

果実肥大も養液濃度の影響を受け，水耕養液のΨw が－0.30 MPa以下になり，高濃度養液区の葉のΨs が低濃度養液区より低下しはじめた処理後25日目から，果実肥大はほぼ停止した（Fig. 28A）．土壌乾燥によるウンシュウミカンの試験では，葉のΨwが－0.80 MPa以下になると果実肥大が抑制され，－1.50 MPa以下で果実肥大が停止している（間苧谷ら，1977；間苧谷・町田，1980）．高濃度養液区の果実肥大が停止したとき，葉のΨw は－0.90～－1.10 MPa であり，土壌乾燥の報告に比べると高い値であった．高濃度養液区で果実肥大が停滞した期間中は，低濃度養液区の果実肥大もやや緩やかになり，処理後 50 日目以降は両処理区とも果実肥大を再開した．このことから，高濃度養液区でみられた果実肥大の停止は，後期肥大前の果実肥大停滞期に水分ストレスが作用し

たため，果実肥大が強く抑制された結果と考えられた．果実肥大の停滞期以降，高濃度養液区の果実肥大は，低濃度養液区とほぼ同程度に再開され，水分ストレスに対する順化が認められた．このことは，水分ストレスによる果実肥大に及ぼす影響が，果実生育期によって異なることを示唆した．

果実の水分特性を知るために砂じょうを用いた．低濃度養液区の砂じょうのΨw が，処理後 10 日目以降から収穫までほぼ横這い状態であったのに対して，高濃度養液区の砂じょうのΨwとΨsは，果実肥大が停止していた期間中に急速に低下した（Figs. 24A and 25）．これは，水分ストレスによって高濃度養液区の果実肥大が停止した結果，砂じょうの細胞内に溶存物質が急速に蓄積あるいは濃縮したためと考えられた．低い値であるにもかかわらず，高濃度区の砂じょうのΨpは，低濃度区と大差を示さなかったことから，高濃度養液区の砂じょう細胞で体積減少がほとんどなかったと考えられる（Fig. 25B）．さらに，果実肥大停滞期以降にも，高濃度養液区の果汁糖度（可溶性固形物含量）が増加したことから（Figs. 28A and B），果実肥大の再開後には，高濃度養液区の果実では，濃縮効果だけでなく糖を含めた溶存物質の集積があったと推察される．

高濃度養液区の果汁糖度は，処理後 20 日目以降から明らかに低濃度養液区より増加し，収穫時には 12.4 %になった．酸濃度は，高濃度養液区で若干高めであったが，収穫時には1.0 %前後で処理間に差はなかった（Fig. 28C）．収穫果実の果実では，高濃度養液区の果実重は低濃度養液区より小さくなったが，ショ糖をはじめ果糖およびブドウ糖の含量は有意に高く，その結果全糖含量も増加した（Table. 3）．水耕栽培下の養液濃度によって土壌乾燥と同様に果汁中の糖濃度は増加したが，収穫果実の 1 果実当たりの全糖含量については，処理間に有意な差は認められなかった．

水分ストレスによる果実糖度の増加機構として，果実肥大の抑制による濃縮作用が知られているが（菅井・鳥潟，1976），一方，土壌乾燥によって果実肥大は抑制されたが，果汁の濃縮効果だけでは説明ができない果実糖度の増加が報告されている（Kadoya, 1972, 1973）．本試験において高濃度養液区の果実で 1 果実当たり全糖含量の増加がみられなかった一因として，水分ストレスによる光合成能力の低下が考えられる（Fig. 25）．しかし，水分ストレスによって光合成速度が低下した場合でも，光合成同化産物が果実に多く分配されて，果実糖度も高まったことや（朝倉ら，1991），第 3 章で示したように，露地と変わらない果実肥大条件で育成したマルチ処理の果実において，1 果実当たりの全糖含量が高まったことから，必ずしも光合成の低下だけが要因ではないと思われる．本試験

の水耕栽培において，果実当たりの全糖含量に差が認められなかったのは，高濃度養液区の果実肥大の停止期が約 30 日間もあり，この期間中に光合成同化産物の果実への転流が強く抑制されたためと推察される．

本試験で使用した水耕養液には，多種類に塩が含まれている．Nonami et al.（1992）は，塩の種類によって根におけるイオン透過性が異なり，その結果植物の水分特性に差が生じることを指摘している．今後，水耕栽培の水耕養液の種類やその構成イオン等を検討することによって，果実肥大を極端に停止させることのない水分ストレス状態を維持できると思われる．水耕栽培の利用によって，樹体の水分特性をより人為的に制御できれば，ウンシュウミカン果汁の糖濃度増加だけでなく，1 果実当たりの全糖含量も増加させることが可能と考えられる．

## 第 5 節　摘　　要

9 月中旬から収穫まで水耕栽培（Nutrient film technique）したウンシュウミカン（*Citrus unshiu* Marc. cv. 興津早生）を使用して，水耕養液濃度が樹体の水分特性および果実品質に及ぼす影響を検討した．低濃度養液区の養液濃度は，EC = 0.15 S・m$^{-1}$に維持し，その養液の $\Psi$w は，－ 0.08 MPa であった．高濃度養液区は，45 日間かけて養液濃度を EC = 1.00 S・m$^{-1}$ まで高め，養液の $\Psi$w を－ 0.43 MPa まで低下させた．高濃度養液区の $\Psi$w が－ 0.30 MPa 以下になったとき，葉と砂じょうの $\Psi$w と $\Psi$s は，低濃度養液区に比べて徐々に低下していった．しかし，両組織の $\Psi$p は，処理期間中ほぼ同じ値に維持されていた．高濃度養液区の果実成長は，養液濃度が－ 0.30 MPa 以下になった後約 30 日の間肥大をほぼ停止したが，処理後 55 日目より肥大を再開した．葉の光合成速度の日変化を比較したとき，高濃度養液区の光合成速度は，低濃度養液区より低く推移した．低濃度養液区の果実糖度が 10.4 %であったのに対して，高濃度養液区の果実糖度は 12.4 %まで増加した．高濃度養液区の収穫果実は，低濃度養液区より小さかったが，果実中のショ糖，果糖およびブドウ糖含量は，低濃度養液区より有意に高かった．1 果実当たりの全糖含量と酸濃度では，両処理間に有意な差は認められなかった．以上の結果から，水耕栽培を利用した養液濃度の調節によって，樹体の水分特性や果実肥大だけでなく，高品質果実生産の可能性が示された．