

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 :

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

乾燥ストレスは、果実糖度を増加させるが、同時に果実肥大を抑制したり、光合成活動も低下させる。ウンシュウミカンについては、土壌 pF 2.5 以下で葉の光合成速度が急激に減少し、土壌 pF 3.3 で葉巻など外観的なストレス状態が観察される（小野，1985）。このような強い乾燥ストレスを夏秋季に受けないと、ウンシュウミカンの高糖度果実生産は困難である。

第4章の水耕試験では、高濃度養液栽培によって果実肥大が約30日間ほとんど停止したストレス条件において、果汁糖度は増加したが、1果実当たりの全糖含量は、対照区との間で有意な差を示さなかった。この結果は、脱水に伴う果汁の濃縮効果（菅井・鳥潟，1976）を支持した。一方、第3章の露地マルチ栽培試験では、細根、果皮、砂じょうで浸透圧調節機能が認められたとき、マルチ栽培区の1果実当たりの全糖含量は、露地栽培区より有意に増加した。この結果は、鈴木ら（1969a）、葦澤（1971）および久保田・本山（1972）の報告と同様に、果汁の物理的濃縮のみが糖度を高める要因でないという見解で一致していた。これらの結果から、ウンシュウミカン果実糖度の正味で増加させるには、浸透圧調節機能の条件に加えて、継続的な果実肥大が必要であることを示唆する。

ウンシュウミカンの果実は、その成長と成熟過程において常に光合成同化産物の大きなシンク器官である（沢村・箴島，1973；沢村ら，1975；森永ら，1999）。乾燥ストレスが多糖類の合成を阻害し、果実糖度が増加する可能性もあるが、正味の果実糖度増加には、果実への光合成同化産物の転流・分配率の増加がより重要と考えられる。朝倉ら（1991）は、¹³Cラベル炭酸ガス施用試験で、乾燥ストレスを受けたウンシュウミカン果実で光合成同化産物の分配率の向上を報告している。しかし、乾燥ストレスに伴う果実の糖増加と光合成同化産物の転流・分配の関係については、器官レベルでの水分特性に基づいてほとんど検討されていない。特に、果実のシンクに深く関連すると考えられる浸透圧調節機能と光合成同化産物の転流・分配との関係解明について、詳細な研究はなされていない。

そこで、本章では、乾燥ストレスを受けない湿潤区、マルチ栽培と同じく浸透圧調節機能が働き果実肥大がある緩乾燥ストレス区、果実肥大が大きく抑制されるような強乾燥ストレス区を、ポット樹で再現を試みた。水分特性の再現から、乾燥ストレスに対する葉の光合成特性ならびに¹³Cラベル炭酸ガス施用試験から光合成同化産物の転流・分配を解析し、浸透圧調節機能と光合成同化産物の果実への集積の可能性を検証した。

第2節 材料および方法

材 料

本試験にはカラタチ (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) 台木に接ぎ木された3年生ウンシュウミカン (*Citrus unshiu* Marc. cv. 興津早生) を供試した。それらのウンシュウミカンは、20 literの素焼きポットで土耕(土:パーク堆肥=1:1)栽培し、無加温のガラス室内で育成した。使用した15ポットに対して、1日おきに灌水し植物体が水分不足にならないようにした。5gの化成肥料(16N-10P-14K)と微量元素を含んだ固形肥料を、冬季を除いた生育期間中に2~3週間おきに施肥した。無加温ガラス室で栽培した‘興津早生’の開花時期は、5月中旬であり、収穫期は11月中旬であった。すべての供試樹は、8月上旬の果実重20~30gのとき、葉果比25~30基準で摘果した。

土壌水分の制御ならびに土壌水分特性

ポットの土壌水分特性は、9月1日から16日まで重量法により土壌水分を制御した。使用した土壌の圃場容水量は、 $53.1 \pm 1.7\%$ ($n=3$)であった。処理期間中の光合成有効光量子束密度(PPFD)の最大値は、 $2100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ であった。処理期間中の温度条件は、10時から15時まで $26 \sim 33^\circ\text{C}$ であり、22時から4時までは $20 \sim 23^\circ\text{C}$ であった。相対湿度は、日中で70~80%、夜間で60~70%であった。処理期間中の最高温度は、 32.9°C であり、最低気温は 19.6°C であった。

土壌乾燥処理前まで、すべての供試樹に対して同じ灌水を行った。土壌水分区として、土壌湿潤区(対照区)、緩乾燥ストレス区および強乾燥ストレス区を設定した。処理前には、すべてのポットの土壌状態を灌水によって圃場容水量とした。各々のポットの水分損失量を測定するために、ポット、土壌および植物体を含めた全ポット重量を電子天秤(FV-150KA1, A&D社製;測定誤差 ± 50 g)で毎日測定した。土壌重量は、全ポット重量からポット重と植物体の重量を差し引いて求めた。土壌水欠差は、以下のように

定義した。

$$(\text{土壌水欠差}) = \frac{(\text{測定時の土壌重量} - \text{乾燥土壌重量})}{(\text{水分飽和時の土壌重量} - \text{乾燥土壌重量})} \times 100$$

さらに、試験で使用した土壌を使用し、土壌水欠差と土壌の Ψ_w との関係を求めた。土壌の Ψ_w は、等圧式サイクロメーターで計測した。土壌水分含量は、105℃の乾燥機を使用し、乾燥前後の土壌重量から算出した。

土壌乾燥処理中の16日間、果実成長を測定するために、3処理区中から選んだ10果の果実横径をデジタル式ノギスで計測した。相対果実肥大率は、処理前の果実横径を100%とし、肥大率をパーセンテージで表した。処理開始時の果実横径は、 4.70 ± 0.65 cm ($n=30$)であった。かん水は、毎日午後5時に行い、土壌湿潤区で2 liter、緩乾燥ストレス区で0.6~0.8 liter、強乾燥ストレス区で0.4~0.5 literとした。土壌乾燥処理の開始後2~3日目には、乾燥処理区の果実肥大は低下した (Fig. 30B)。そのとき、早朝時の葉の Ψ_w は、 $-0.5 \sim -0.8$ MPaであった (Fig. 30A)。処理後4日目には、早朝時の葉の Ψ_w が -1.0 MPaに至り、強乾燥ストレス区の果実肥大はほぼ停止した。緩乾燥処理区および強乾燥ストレス区におけるかん水量は、土壌水分の損失量に基づいて調節した。土壌乾燥区と湿潤区の水分特性を計測するために、サンプリング時に適宜、果実と葉を採取した。各々の処理区では、少なくとも3樹を使用した。

樹体の水分特性の計測

植物体の水分特性は、第2章と同様の方法で等圧式サイクロメーターで計測した。葉と果皮は、早朝時 (5:00~6:00) に採取し、計測の反復は3回以上とした。

葉の光合成速度と蒸散速度の計測

葉の純光合成速度と蒸散速度は、携帯式光合成・蒸散測定装置 (SPBH-3, 島津社製) を使用し、土壌乾燥処理後15日目に計測した。測定時の大気中の炭酸ガス濃度は、 338 ± 2 ppmであった。外気の相対湿度は60~70%であったが、シリカゲルカラムを通過した空気の相対湿度は3.0%以下であり、リーフチャンバーへの導入空気量は $400 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ とした。計測は、リーフチャンバー内に葉身を密閉し1分以内に終えた。計測時のPPFDは、約 $1500 \mu \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ であり、葉温は30~33℃であった。葉の光合成特性として、各処理区から15葉を選び、計測した。光合成速度 (P_n)、蒸散速度 (E)、気孔コンダクタンス (g_s)、および葉内炭酸ガス濃度 (C_i) の算出に当たっては、von Caemmerer and Farquhar (1981) と Parkinson (1985) に基づき、下記の式によって算出した。

$$P_N (\mu \text{ mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = (C_{ir} - P / (P - e_o) \times C_o) \times W / A$$

$$E (\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = e_o / (P - e_o) \times W / A$$

$$g_s (\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) = w \times e_o / ((e_i - e_o) \times A - r_b \times W \times e_o)$$

$$C_i (\mu \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}) = ((g_c - E / 2) \times C_a - P_N) / (g_c + E / 2)$$

C_{ir} : リーフチャンバーへの導入空気中の炭酸ガス濃度, C_o : リーフチャンバーからの排出空気中の炭酸ガス濃度, C_a : リーフチャンバー内の炭酸ガス濃度, e_o : リーフチャンバーからの排出空気中の水蒸気圧, e_i : 葉温時の飽和水蒸気圧, P : 大気圧, W : 導入空気量, A : 葉面積, r_b : 水蒸気圧に対する葉面境界層抵抗, g_c : CO_2 転移に対する総コンダクタンス

光合成同化産物の転流・分配の計測

土壌乾燥処理後 15 日目に光合成特性を計測した後, 土壌湿潤区, 緩乾燥ストレス区および強乾燥ストレス区の各 3 樹, 計 9 樹に対して, ^{13}C レベル化された炭酸ガスを施用した. ^{13}C 炭酸ガス施用時のビニル密閉に伴う温度上昇を軽減させるため, ウンシュウミカン樹は, 温度調節できる自然光下のガラス室 (室内温度: $25 \pm 2^\circ\text{C}$, 相対湿度: 約 75%) に搬入した. 各供試樹は大きさ 60 liter, 厚さ 0.10 mm の透明ビニル袋で樹幹を覆い, 内部空気の漏れがないように地上部を密封した. そのビニル内には, 内部空気の攪拌用に小型ファンを取り付けた. ビニル袋内部の温度は, $26 \sim 28^\circ\text{C}$ であった. 1 樹当たり 10 g の $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ (98.9 atom %, Isotec 社製) を 2 個の 50 ml 三角フラスコに分けた. 50% 乳酸を注射器でビニル袋外から徐々に三角フラスコに加え, $^{13}\text{CO}_2$ を発生させた. ビニル袋内部の $^{13}\text{CO}_2$ を含んだ全炭酸ガス濃度は, 携帯式光合成・蒸散速度測定装置 (SPBH-3, 島津社製) でモニタリングした. 施用後 4 時間の内部炭酸ガス濃度は, 700 ~ 800 ppm であったが, その後徐々に炭酸ガス濃度は低下し, 施用後 5 時間には 300 ppm まで減少した. 炭酸ガス施用 6 時間後にビニル袋を取り外し, 樹体は新鮮な空気中で換気したガラス室に静置した. $^{13}\text{CO}_2$ 施用後 24 時間後には, 全果実を収穫した. 樹体は, 新葉, 旧葉, 新梢, 1 年生枝, 2 年生枝, 主幹, 主根, 細根 (根径: 2 mm 以下), 中根 (根径: 2 ~ 10 mm), 大根 (根径: 10 mm 以上) および果実の 11 の器官に解体した. さらに, 果実は果皮, じょうのう膜および砂じょうに分別した. すべての器官を細断した後, 恒温乾燥器 (ND-400, 仁藤理科工業社製) 内で 80°C で 3 日間乾燥させた. その後, 乾燥試料は, 振動ミルで粉末にした.

各々の粉末試料をよく攪拌した後、約 1.0 mg を用いて全炭素含量と ^{13}C と ^{12}C の含有率を燃焼法と赤外分光法を計測原理とした $^{13}\text{CO}_2$ アナライザー (JASCO EX-130S, 日本分光社製) を使用して Hirano et al. (1979) や Okano et al. (1983) に準じて測定した。本機械の検出限界は、炭素含量 10 ~ 40 μg を含む試料であり、その計測誤差の共分散は 1.0 % 以下である (河内ら, 1985)。 ^{13}C atom excess % は、 $^{13}\text{CO}_2$ を施用した器官の ^{13}C 含有率から ^{13}C 自然含有率 (1.1 %) を差し引いて計算した。全炭素含量は、各器官中の炭素率と全乾燥重量から計算した。また、器官当たりの ^{13}C 吸収量は、次の式から計算した。

$$(\text{吸収された } ^{13}\text{C} \text{ 含量}) = ^{13}\text{C atom excess \%} \times \text{炭素含量}$$

さらに、各器官の ^{13}C 分配率は、植物体に吸収された全 excess ^{13}C 含量中における器官別の excess ^{13}C 含量の百分率から求めた。各器官の乾物重当たりの ^{13}C 吸収量は、器官別の全乾物重当たりの excess ^{13}C 含量から計算した。

果実品質の測定

土壌乾燥処理後、収穫した果実は、果皮、じょうのう膜および砂じょうに分別した。可溶性固形物含量 (SSC) は、各処理区から選んだ 10 果を使用し、デジタル式屈折糖度計 (PR-100, アタゴ社製) で評価した。砂じょう中の酸濃度および糖組成は、第 2 章および第 3 章と同様の方法で分析した。

第 3 節 結 果

1 土壌と樹体の水分特性

灌水制御を開始してから 4 日目には、緩乾燥ストレス区と強乾燥ストレス区の土壌の水欠差は処理開始時に比較して、68 % および 53 % に各々低下した (Fig. 29A)。土壌の Ψ_w と土壌の水欠差の関係図は双曲線の関係を示した。土壌の水欠差が 100 % から急速に低下しても、土壌の Ψ_w の変化は少なかったが、水欠差が 25 % 以下になると土壌の Ψ_w は急速に低下した。(Fig. 29B)。この関係図から、乾燥ストレス区の土壌の Ψ_w は、 -0.10 MPa から -0.20 MPa の範囲と推定された (Fig. 29B)。

樹体の水分特性を検討するために、早朝時の葉の Ψ_w と果実肥大を、処理期間中継続的に調査した。湿潤区 (対照区) の葉の Ψ_w は、処理期間中 $-0.3 \sim -0.4 \text{ MPa}$ で推移した (Fig. 30A)。これに対して、緩乾燥ストレス区の葉の Ψ_w は、 $-0.5 \sim -0.8 \text{ MPa}$ 、強乾燥ストレス区では、 $-0.8 \sim -1.2 \text{ MPa}$ まで低下した。果実肥大では、湿潤区の果

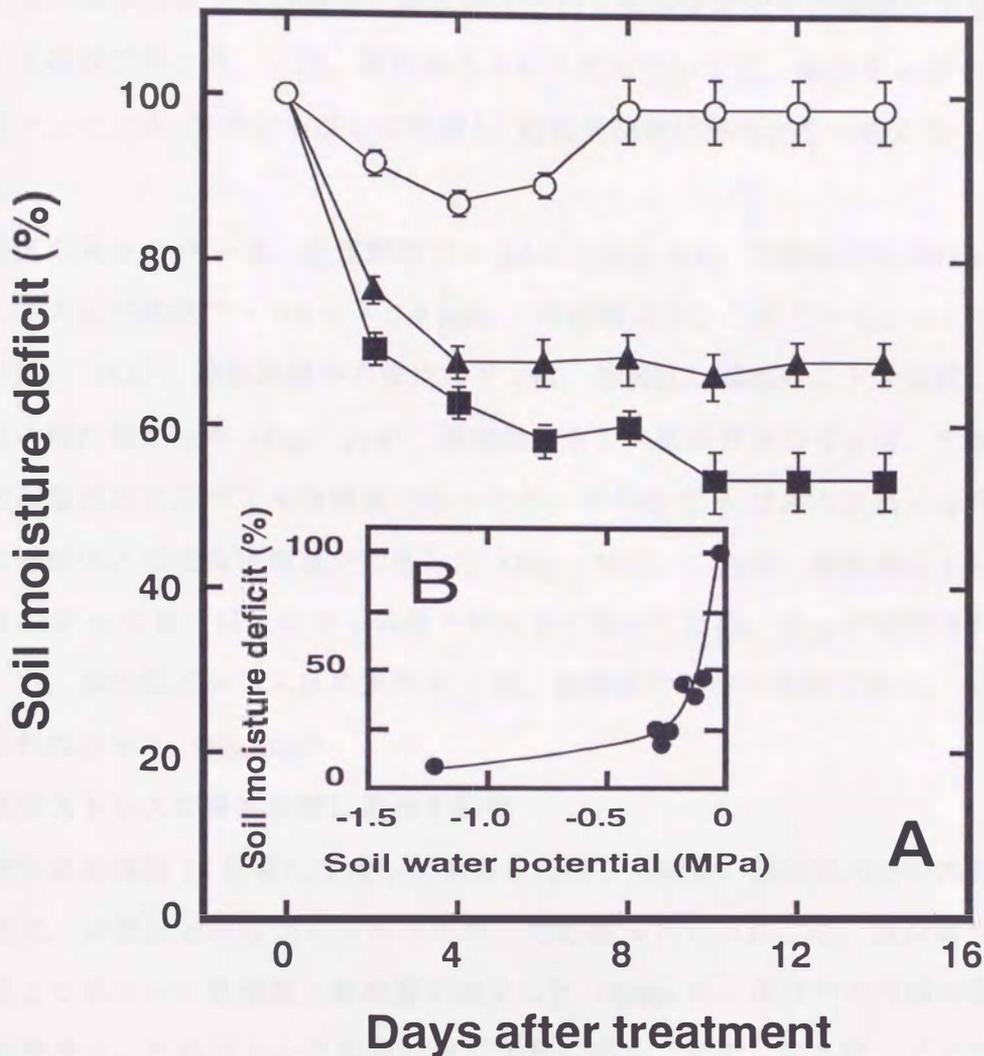


Fig. 29. Changes in soil moisture deficit (A) in pots under well-watered (○), moderately drought-stressed (▲), and severely drought-stressed (■) conditions, and soil water potential at various soil moisture deficit (B, inset) in the same soil media. The soil moisture deficit was defined as follows; Soil moisture deficit (%) = (Measured soil mass - dry soil mass) / (saturated soil mass - dry soil mass) × 100. The saturated soil was the soil condition at 24 h after adequate watering. The maximum water holding capacity of soil media was $53.1 \pm 1.7\%$ ($n = 3$). Each point is the mean \pm SE of three pots.

実横径は継続的に肥大した (Fig. 30B). 緩乾燥ストレス区の果実肥大は, 土壤乾燥処理後 2~5 日目に処理開始前より果実が収縮した. しかし, 処理後 6 日目以降, 緩乾燥ストレス区の果実は肥大を再開し, 緩乾燥ストレス区の果実肥大は湿潤区の果実肥大よりやや劣る程度であった. 一方, 強乾燥ストレス区については, 葉の Ψ_w が -1.0 MPa 以下に低下したとき, 果実はしばしば収縮し, 処理開始前の果径より小さくなった (Figs. 30A and B).

湿潤区の果皮の Ψ_w は, 処理期間中 $-0.4 \sim -0.5$ MPa で推移したのに対して, 緩乾燥ストレス区の果皮で $-0.8 \sim -0.9$ MPa, 強乾燥ストレス区で $-1.2 \sim -1.4$ MPa であった (Fig. 31A). 処理期間中の果皮の Ψ_s は, 湿潤区 > 緩乾燥ストレス区 > 強乾燥ストレス区の順に低かった (Fig. 31B). 緩乾燥ストレス区の果皮の Ψ_p は, 土壤乾燥処理 6 日目では湿潤区に比べて半分程度であったが, その後 Ψ_p は徐々に高くなり, 処理最終日には湿潤区とほぼ同程度まで回復した (Fig. 31C). これは, 緩乾燥ストレス区において果皮の Ψ_w の低下以上に Ψ_s の低下が大きくなったため, Ψ_p が維持されたことを示す. 一方, 強乾燥ストレス区の果皮 Ψ_p は, 湿潤区の約半分程度であり, Ψ_p の回復は認められなかった (Fig. 31C).

2 乾燥ストレスが果実品質に及ぼす影響

土壤乾燥処理後 16 日目に収穫した果実を比較した結果, 緩乾燥ストレス区の果実重と果肉重は, 湿潤区とほぼ同じであったが, 強乾燥ストレス区では, 湿潤区や緩乾燥ストレス区より明らかに果実重と果肉重が減少した (Table 4). 果汁中の可溶性固形物含量および酸濃度は, 乾燥ストレスが強いほど有意に高く, また, ショ糖, ブドウ糖および果糖の濃度も, 強乾燥ストレス区 > 緩乾燥ストレス区 > 湿潤区乾燥ストレスの順に濃度が高かった. しかし, 果肉当たりの全糖含量を比較したとき, 緩乾燥ストレス区の果実が処理間で最も高かった. これらの結果から, 緩乾燥ストレス処理はショ糖, 果糖およびブドウ糖の濃度を増加させるだけでなく, 果実当たりの全糖含量も増加したことを示していた.

3 乾燥ストレスが葉の光合成特性に及ぼす影響

土壤乾燥処理後 15 日目に, 葉の純光合成速度と蒸散速度を測定したとき, 緩乾燥ストレス区と強乾燥ストレス区の純光合成速度は, 湿潤区に比べて各々, 約 $1/3$ と $1/5$ に低下, 蒸散速度は約 $1/2$ と $1/3$ に低下, 気孔コンダクタンスは約 $2/5$ と $1/4$ に低下した (Table 5). また, 葉内炭酸ガス濃度は, 乾燥ストレスの強さに応じて増加傾向を示した. これらの

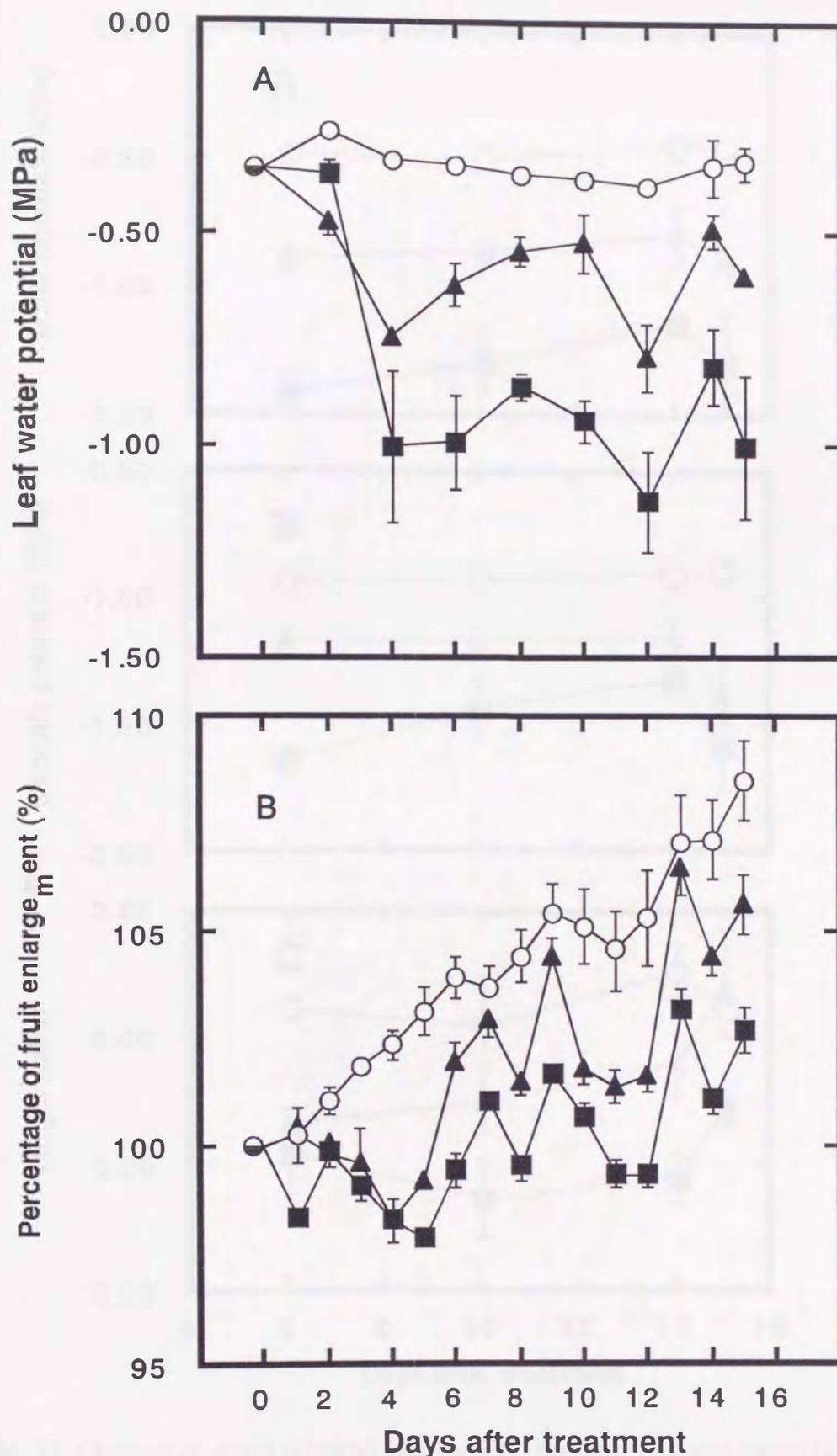


Fig. 30. Changes in water potential of leaves (A) and fruit enlargement rate (B) of Satsuma mandarin trees which were grown under well-watered (○), moderately drought-stressed (▲), and severely drought-stressed (■) conditions. Fruit enlargement was calculated in percentage, with the horizontal diameter at the starting day of treatment considered as 100%. Each point is the mean \pm SE of three leaves (A) and ten fruit (B).

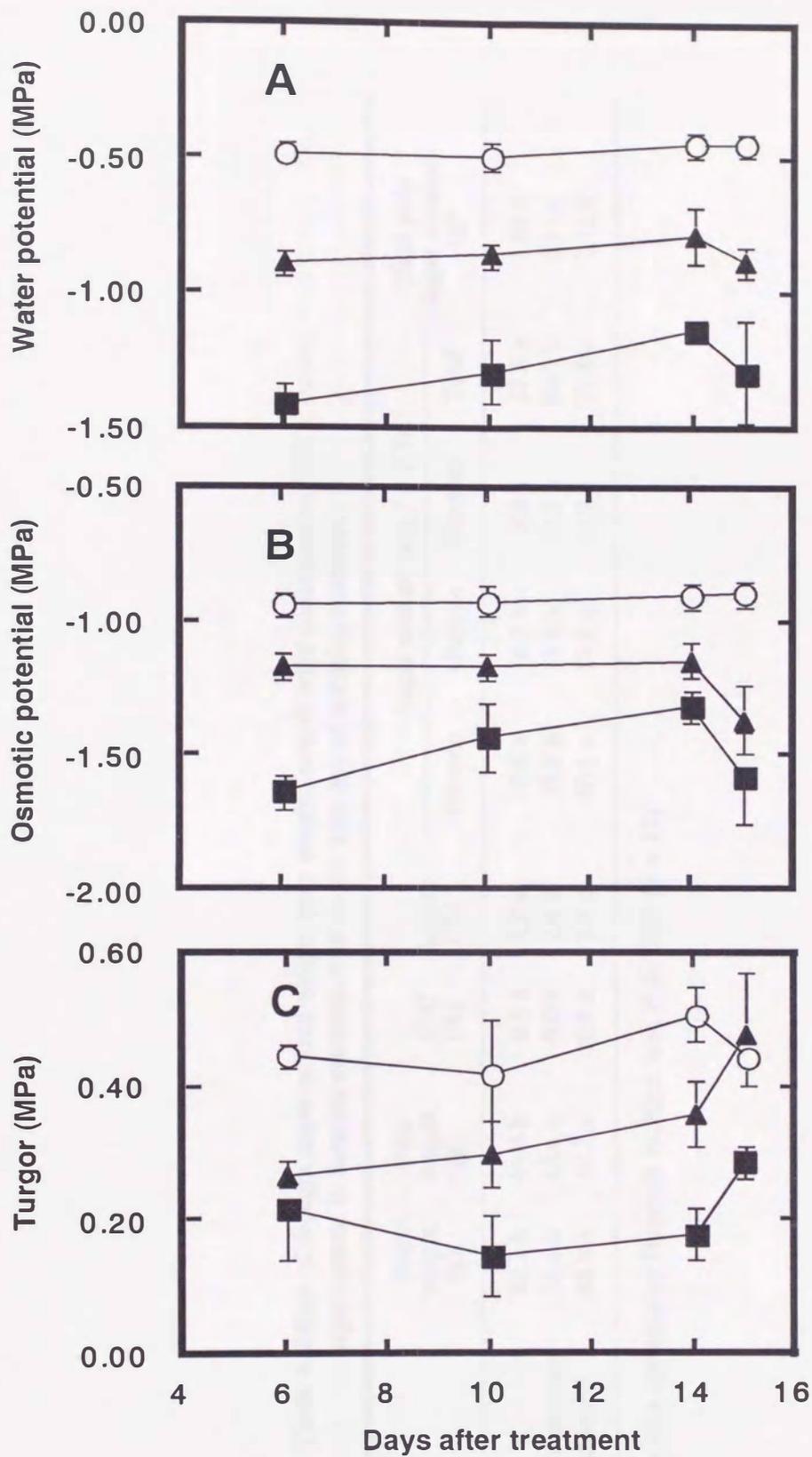


Fig. 31. Changes in water potential (A), osmotic potential (B), and turgor (C) of peel of Satsuma mandarin fruit grown under well-watered (○), moderately drought stressed (△), severely drought stressed (■) conditions. Each point is the mean \pm SE of the three peels, each from a different fruit.

Table 4. Effect of drought stress on fruit weight, pulp weight, soluble solid concentration (SSC), acidity, sugar content in Satsuma mandarin fruit on the 16th day of watering treatment.

Treatment	Fruit weight (g)	Pulp weight (g)	SSC (%)	Acidity (%)	Sugar content (mg / g F.W.)				Total pulp sugar content (g)
					Sucrose	Glucose	Fructose	Total	
Well-watered	62.2 b ^z	48.0 b	6.5 a	1.9 a	19.8 a	8.5 a	9.0 a	37.8 a	1.94 a
Moderately drought-stressed	58.4 b	45.6 b	9.0 b	2.4 b	33.8 b	13.4 b	13.5 b	60.7 b	3.15 c
Severely drought-stressed	48.9 a	38.2 a	10.5 c	3.0 c	40.1 c	17.8 c	17.9 c	75.8 c	2.72 b

^z Mean separation within columns by Duncan's multiple test, $P \leq 0.05$ (n = 15).

Table 5. Photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration and transpiration rate of Satsuma mandarin trees grown under well-watered, moderately drought-stressed and severely drought-stressed conditions on the 15th day of watering treatment.

Treatment ^z	Photosynthetic rate (CO ₂) (μ mol \cdot m ⁻² \cdot s ⁻¹)	Transpiration rate (H ₂ O) (mmol \cdot m ⁻² \cdot s ⁻¹)	Stomatal conductance (H ₂ O) (mol \cdot m ⁻² \cdot s ⁻¹)	Intercellular CO ₂ concentration (μ mol \cdot mol ⁻¹)
Well-watered	8.3 \pm 0.5 b ^y	0.63 \pm 0.02 c	0.20 \pm 0.02 c	231 \pm 3 a
Moderately drought-stressed	2.4 \pm 0.3 a	0.33 \pm 0.03 b	0.08 \pm 0.01 b	255 \pm 7 b
Severely drought-stressed	1.8 \pm 0.3 a	0.23 \pm 0.03 a	0.05 \pm 0.01 a	242 \pm 9 a b

^z Values represent the mean \pm SE (n = 15).

^y Mean separation within columns by Duncan's multiple range test, $P \leq 0.05$.

Table 6. The total dry matter weight of trees labeled with $^{13}\text{CO}_2$, the total weight of ^{13}C assimilated per tree and the concentration of ^{13}C per unit dry matter weight on the 16th day after Satsuma mandarin trees grown under well-watered, moderately drought-stressed and severely drought-stressed conditions. The labeling of $^{13}\text{CO}_2$ was conducted for 5 hours on the 15th day of watering treatment.

Treatment	Total tree dry weight (g)	^{13}C per tree (mg)	^{13}C per unit D.W. (mg / g D.W.)
Well-watered	454.5 \pm 18.5 ^z	422.2 \pm 13.9	0.93 \pm 0.01
Moderately drought-stressed	427.5 \pm 43.2	468.2 \pm 36.1	1.10 \pm 0.03
Severely drought-stressed	464.6 \pm 22.1	471.2 \pm 46.9	1.01 \pm 0.09

^z Data are the mean \pm SE of three trees.

Table 7. Distribution percentage of ^{13}C and ^{13}C assimilated per unit dry weight in various organs of 3-year-old Satsuma mandarin trees measured on the 16th day after grown under well-watered, moderately drought-stressed and severely drought-stressed conditions. The labeling of $^{13}\text{CO}_2$ was conducted for 5 hours on the 15th day of watering treatment.

Organ	Well-watered		Moderately drought-stressed		Severely drought-stressed	
	Distribution percentage (%)	^{13}C weight per dry weight (mg / g D.W.)	Distribution percentage (%)	^{13}C weight per dry weight (mg / g D.W.)	Distribution percentage (%)	^{13}C weight per dry weight (mg / g D.W.)
New flush leaves	32.5 ± 2.7 ^z (1)	2.49 ± 0.53 (1)	34.6 ± 4.1 (2)	2.41 ± 0.30 (1)	37.7 ± 6.1 (1)	2.64 ± 0.21 (1)
1-year-old leaves	8.7 ± 0.1(3)	1.45 ± 0.14 (3)	6.9 ± 1.1 (3)	1.47 ± 0.17 (2)	10.4 ± 1.7 (3)	2.11 ± 0.05 (2)
New flush twigs	6.2 ± 0.9	2.43 ± 0.39 (2)	3.3 ± 0.5	1.25 ± 0.16 (4)	2.6 ± 0.6	0.88 ± 0.26 (4)
1-year-old twigs	4.4 ± 0.5	0.73 ± 0.09	3.0 ± 0.6	0.81 ± 0.14	2.9 ± 0.7	0.73 ± 0.09
2-year-old twigs	5.6 ± 0.4	0.70 ± 0.10	3.1 ± 0.6	0.59 ± 0.04	3.8 ± 0.8	0.55 ± 0.19
Trunk	7.4 ± 0.6(4)	0.61 ± 0.09	4.0 ± 0.4 (4)	0.43 ± 0.02	5.2 ± 1.5 (4)	0.48 ± 0.17
Main root	5.3 ± 0.9	0.48 ± 0.02	3.1 ± 0.6	0.33 ± 0.03	4.2 ± 1.1	0.47 ± 0.14
Fibrous roots (<2 mm ^x)	3.4 ± 1.3	0.39 ± 0.17	2.5 ± 0.7	0.35 ± 0.05	3.4 ± 0.6	0.36 ± 0.09
Middle roots (2 -10 mm)	3.4 ± 0.3	0.45 ± 0.06	1.3 ± 0.3	0.24 ± 0.05	2.8 ± 1.2	0.32 ± 0.12
Large roots (> 10 mm)	1.5 ± 0.7	0.36 ± 0.09	0.7 ± 0.2	0.25 ± 0.03	0.9 ± 0.1	0.35 ± 0.16
Fruit	21.6 ± 2.5 (2)	0.91 ± 0.03 (4)	37.5 ± 5.7 (1)	1.41 ± 0.13 (3)	26.1 ± 1.7 (2)	1.16 ± 0.14 (3)

^z Data are the mean ± SE of three organs from different trees.

^y Top 4 numbers from the largest in the column.

^x Root diameter.

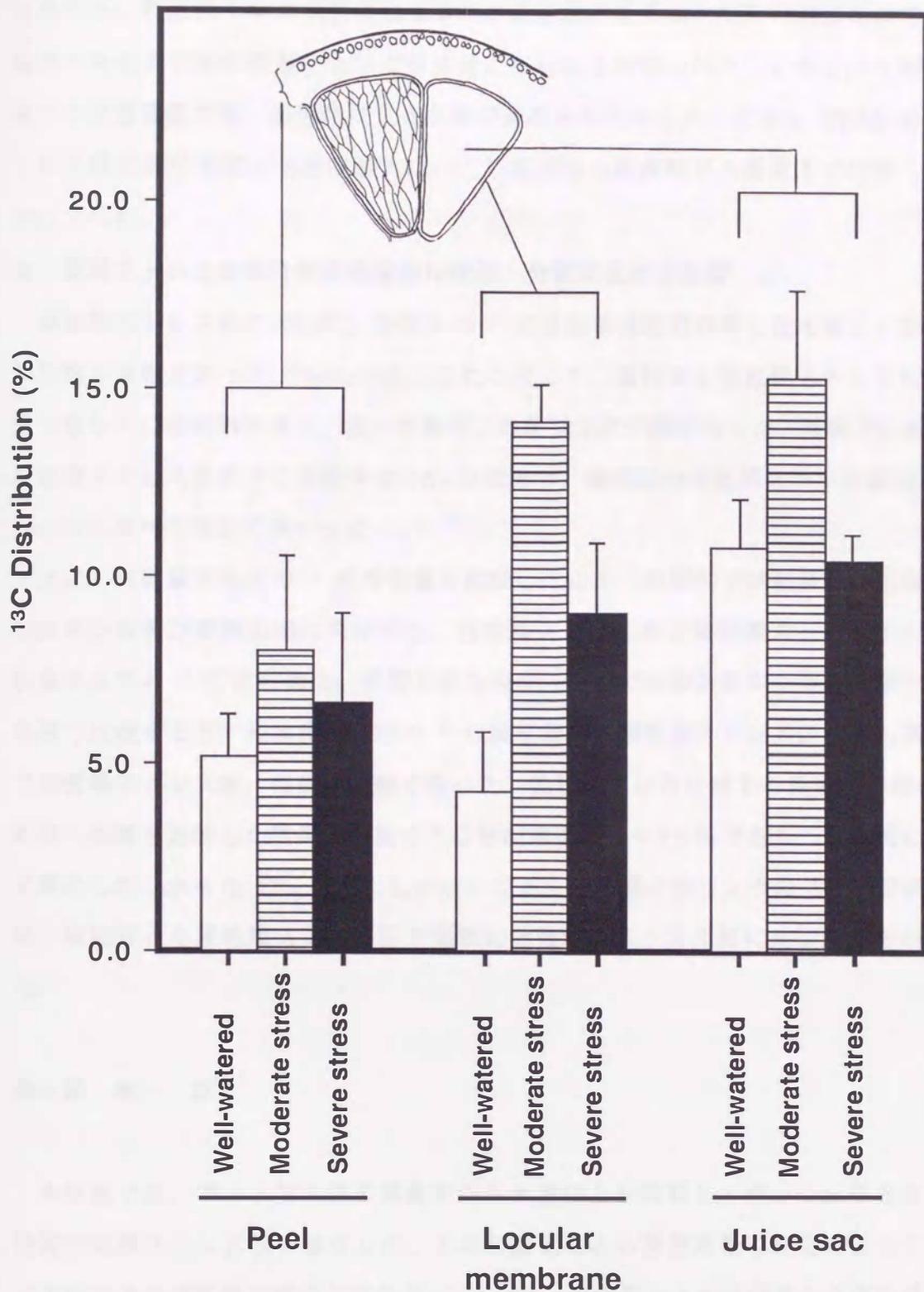


Fig. 32. The distribution percentage of the assimilated ^{13}C in peels, locular membranes and juice sacs of Satsuma mandarin fruit grown under well-watered (open column), moderately drought-stressed (laterally striped column), and severely drought-stressed (shaded column) conditions. Each error bar indicates the mean \pm SE of three tissues from different trees. Peel, locular membrane, and juice sacs of Satsuma mandarin fruit are shown in a schematic diagram.

結果から、乾燥ストレス状態における光合成速度の低下は、気孔の閉鎖だけでなく、葉緑体の光合成代謝の阻害によって引き起こされたと推察された。しかし、1樹当たりの全¹³C吸収含量では、処理間に大きな差が認められなかったことから (Table 6)、乾燥ストレス区における葉の光合成能力は、¹³C施用時の高炭酸ガス濃度下で回復したことを示していた。

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

緩乾燥ストレス区において、果実への¹³C分配率は器官の中で最も高く、次いで新葉>旧葉>主幹であった (Table 7)。これに対して、湿潤区と強乾燥ストレス区では、新葉で最も¹³C分配率が高く、次いで果実>旧葉>主幹の順であった。果実で比較すると、緩乾燥ストレス区の¹³C分配率は37.4%であり、湿潤区や強乾燥ストレス区の21.6%、26.1%に比べて著しく高かった。

次に、乾物重当たりの¹³C吸収量を比較したとき、湿潤区では新葉が最も高く、次いで新梢>旧葉>果実の順に高かった。緩乾燥ストレス区と強乾燥ストレス区ともに、乾物重当たりの¹³C吸収量は、新葉で最も高く、次いで旧葉>果実>新梢の順であった。果実で比較すると、乾物重当たりの¹³C吸収量は、緩乾燥ストレス区で最も高く、次いで強乾燥ストレス区、湿潤区の順であった。乾燥ストレスに対する果実器官内の¹³C分配率の影響を比較した結果、果皮の¹³C分配率は5.0~7.5%であり、処理間に有意な差が認められなかった (Fig. 32)。しかし、じょうのう膜と砂じょうの¹³C分配率については、両器官とも緩乾燥ストレス区が湿潤区と強乾燥ストレス区に対して明らかに高かった。

第4節 考 察

本試験では、ポット樹全体の重量をかん水量により調節し、ウンシュウミカン樹に2段階の乾燥ストレス区を設定した。天候の変化による蒸発散量の変化によって、土壌の水欠差に多少の変動は認められたが (Fig. 29)、果実肥大と水分特性から緩乾燥ストレス区の樹体は、強い脱水作用を受けなかっただけでなく、過度の過湿状態にもならなかったと考えられる。この結果、緩乾燥ストレス区の樹体は、低土壌水分下においても耐乾性の順化機能が働き、果実は肥大できたと考えられる。湿潤区の果実が継続的に肥大したのに対して、乾燥ストレス区では、早朝時の葉の ψ_w が-0.8 MPa以下になったとき、

果実肥大は抑制された (Fig. 30). この関係は, 間苧谷ら (1977) のウンシュウミカン果実の結果と一致していた. 緩乾燥ストレス区の果実は, 収縮と肥大を繰り返したが, 処理期間中, 果実は徐々に肥大した. 一方, 強乾燥ストレス区の果実は, 乾燥ストレスによってしばしば処理開始時より果実が収縮した (Fig. 30B).

ウンシュウミカン果実の砂じょうの原基は5月中旬に発生し, 砂じょうの基部にある表皮細胞は, 7月上旬まで伸長するのに対して, 砂じょうの頂部近くの表皮細胞は, かなり遅い時期まで分裂を続ける (倉岡・菊池, 1961). 菊池ら (1964) によると, ウンシュウミカン果実の砂じょうの細胞分裂は, 通常7月上旬から中旬までに終了する. 本試験では, 8月上旬に着果量を調節し, 試験は9月上旬に開始したことから, 本試験でみられた果実肥大の差は, 乾燥ストレスに応答した細胞肥大に起因したと考えられる.

細胞肥大は, 乾燥ストレスに非常に敏感であり, 成長に伴った水ポテンシャル勾配の変化に関係する (Molz and Boyer, 1978; Nonami and Boyer, 1987, 1990a, 1993; Nonami et al., 1997; Nonami, 1998). 浸透圧調節機能が水分ストレス下で働いたとき, 細胞容積と細胞膨圧は細胞内への能動的な溶質の蓄積によって維持されることが知られている (Morgan, 1984). ダイズ実生において緩乾燥ストレス下で浸透圧調節機能が認められ, 成長が回復した (Meyer and Boyer, 1981; Nonami and Boyer, 1989, 1990a; Nonami et al., 1997). ダイズにおいて, 浸透圧を高めた溶存物質は, 子房に蓄積された糖類とアミノ酸であった (Meyer and Boyer, 1981). このため, 緩乾燥ストレス下のウンシュウミカンにおいても, 浸透圧調節機能に利用された溶存物質の蓄積によって, 果実の成長が維持できたと考えられる. 果皮の水分特性で検証すると, 緩乾燥ストレス区の果皮の Ψ_p は, 処理最終日には湿潤区に比べてやや高くなり (Fig. 31C), Ψ_s は Ψ_p の増加に伴って低くなっていた (Fig. 31B and C). このことは, 緩乾燥ストレス区の果皮において, 正味の溶存物質が集積したことを示している. 緩乾燥ストレス区では, 湿潤区に比べて Ψ_p と果実の大きさがほぼ同じであったことから, 緩乾燥ストレス区の果実で認められた糖度や酸濃度の増加は, 脱水作用でないことが明らかであった.

葉の光合成速度と蒸散速度は, 乾燥ストレスによって低下したが, それらは気孔コンダクタンスと葉内炭酸ガス濃度の双方と密接な関係を示した (Table 5). 一般に, 光合成速度の低下に伴う葉内炭酸ガス濃度の増加は, ガス交換に対して気孔の制限を受けないとされる (Farquhar and Sharkey, 1982). 乾燥ストレス下のウンシュウミカン樹においても, 樹当たりの ^{13}C 吸収量は, 湿潤区とほぼ同程度であったことから (Table 6), 本試

験樹では、光合成に関連する酵素ならびに小器官が、乾燥ストレスによって大きなダメージを受けていなかったと考えられる。気孔閉鎖は、炭酸ガス濃度の減少に比べて乾燥ストレスの方により敏感であることが知られている (Hsiao, 1973)。乾燥ストレス下のヒマワリで、高濃度の炭酸ガス施用が、気孔の閉鎖と葉緑体の機能低下を防ぎ、光合成同化作用を補償した (Graan and Boyer, 1990)。同様に、本試験でも ^{13}C ラベル炭酸ガス施用による高濃度の炭酸ガスが、乾燥ストレス区の樹体で光合成同化作用を回復させたと推定される。 ^{13}C ラベルされた高濃度炭酸ガス施用試験は、異なる土壌水分状態で栽培されたウンシュウミカン樹に対して、光合成同化産物の転流と分配の解析に良好な条件であったと考えられる。このため、 ^{13}C 含量による分配率は、器官全体として光合成同化産物のシンク活性に関係し、さらに乾物重当たりの ^{13}C 吸収量は、器官細胞におけるシンク活性に比例したと推定できた。

光合成同化産物の分配率で比較すると、 $^{13}\text{CO}_2$ は葉から主として吸収されるので $^{13}\text{CO}_2$ 施用 24 時間後までは、 ^{13}C 吸収量が葉で最も高いのは、当然の結果と考えられる。光合成同化産物のシンク活性は、湿潤区の新梢のような成長中の器官で高くなりやすいが (Table 7)、緩乾燥ストレス区において、乾物重当たりの ^{13}C 吸収量が果実で最も高かったことから、乾燥ストレスを受けたときは、シンク活性が大きく影響を受け、果実のような貯蔵器官にシフトしたと推察される。同様な結果が、朝倉ら (1991) の定比活性 ^{13}C 施用法を用いたウンシュウミカンの試験で報告されている。これらの知見は、乾燥ストレスによる葉の光合成活動の低下にもかかわらず、光合成同化産物の果実への分配率が増加し、果実への糖蓄積が直接的に増加したことを示している。

一方、Kadoya (1973) は、 ^{14}C ラベルした炭酸ガスをウンシュウミカン樹に施用したとき、土壌乾燥区の果実で、エタノール不溶性画分よりエタノール可溶性画分の ^{14}C 活性量が高かったことを報告している。このエタノール可溶性画分中の ^{14}C 活性量の増加は、光合成同化産物が果実に転流し、アルコール可溶性物質である糖類、アミノ酸および有機酸として代謝・蓄積された結果と考えられる。グレープフルーツを用いた $^{14}\text{CO}_2$ の同化試験でも、果肉中における光合成同化産物の転流物質の大部分は、エタノール可溶性画分であった (Yen and Koch, 1990)。本試験では、緩乾燥ストレス区の果肉組織 (じょうのう膜と砂じょう) において、光合成同化産物の分配率と吸収量が処理間で最も高かった (Table 7)。この結果は、緩乾燥ストレス区の果実でみられた糖蓄積は、高いシンク活性をもった砂じょうに光合成同化産物のソースからの転流が増加したことで説明で

きる。

カンキツにおける光合成同化産物の主要な転流糖はショ糖であり、師管のアンローディング物質である (Kriedemann, 1969a, b; 沢村ら, 1975; Garcia-Luis et al., 1991)。グレープフルーツでは、光合成同化産物は、果皮アルベド内の維管束でアンローディングし、維管束のないじょうのう膜および砂じょう柄を通じて、砂じょうに転流する (Koch, 1984)。Garcia-Luis et al. (1991)は、ウンシュウミカンの果皮アルベド組織と砂じょう柄の柔組織に多数の原形質連絡を認めており (Fig. 33)、シンプラストを介して溶質が砂じょうに転流することを指摘している。さらに、バレンシアオレンジの砂じょう細胞中の液胞内は、細胞質より多くの糖類と有機酸が偏在し、細胞内のコンパートメンテーションが明らかになっている (Echeverria and Valich, 1988)。Echeverria et al. (1997)は、スイートライムの砂じょう液胞内におけるショ糖および単糖類の移動と蓄積は、エネルギー依存ではなく、ショ糖代謝酵素の活性に関連した拡散の促進であると指摘している。

ウンシュウミカンの砂じょう液胞における光合成同化産物の転流・蓄積は、未解明であるが、果実にアンローディングしたショ糖が、乾燥ストレスの順化過程において、維管束や砂じょう細胞内で単糖類に代謝され、単糖類の有意な蓄積が浸透圧効果を高めたと推定される。浸透圧調節機能の認められた緩乾燥ストレス区の砂じょうで光合成同化産物が顕著に増加したことから (Fig. 32)、浸透圧調節機能は、光合成同化産物の砂じょう細胞内への転流過程に関連する代謝に密接に影響し、シンクの高まった果実で正味の糖蓄積が促進された考えられる。しかし、果実の生育が停止するような強乾燥ストレスでは、浸透圧調節機能以上の負荷が樹体にかかっているため、脱水に起因する濃縮効果によって糖濃度は増加するが、光合成活動の著しい低下によって正味の糖集積に至らないと考えられる。

第5節 摘 要

ウンシュウミカン (*Citrus unshiu* Marc. cv. 興津早生) の乾燥ストレスに対する果実の糖度増加の機構について、樹体の水分特性と光合成同化産物の転流・分配の解析から検討した。3年生ポット樹を供試して、無加温ガラス室内で9月上旬から15日間土壌乾燥処理を行った。乾燥ストレス区として、湿潤区 (対照)、緩乾燥ストレス区および強乾燥ストレス区の3処理区を設定した。早朝時の葉の Ψ_w で比較すると、湿潤区の葉の Ψ_w

が約 - 0.35 MPa であったのに対して、緩乾燥ストレス区で約 - 0.60 MPa、強乾燥ストレス区で約 - 1.00 MPa であった。緩乾燥ストレス区の果皮の Ψ_p は、処理後 6 日目で湿潤区の約半分であったが、その後徐々に Ψ_p は高まり、処理終了時には湿潤区とほぼ同じ値まで回復した。このことは、緩乾燥ストレスで浸透圧調節機能が作用したことを示した。緩乾燥ストレス区および強乾燥ストレス区における葉の光合成速度と蒸散速度は、湿潤区より明らかに低かった。その要因として、気孔拡散抵抗の低下と葉内炭酸ガス濃度の増加が認められた。処理後の果実重は、湿潤区と緩乾燥ストレス区で有意な差はなかったが、強乾燥ストレス区の果実重は小さかった。両乾燥ストレス区とも可溶性固形物含量、ショ糖、果糖、ブドウ糖含量および酸濃度が湿潤区より増加した。1 果実当たりの全糖含量で比較すると、緩乾燥ストレス区が処理間で最も高かった。次に、 ^{13}C でラベルされた炭酸ガスを各処理樹に施用して、光合成同化産物の転流・分配特性を解析した結果、緩乾燥ストレス区の果実、特に砂じょうで最も分配率が高かった。また、湿潤区や強乾燥ストレス区に比べて、明らかに乾物重当たりの ^{13}C 吸収量は増加した。これらの結果から、乾燥ストレスによるウンシュウミカン果実の糖度増加は、乾燥ストレスに順応した浸透圧調節機能に関連した果実のシンク活性化により、光合成同化産物の分配率が、主として果実の砂じょうで増加したことに起因すると考えられた。

第6章 総合考察

本研究の目的は、第一に等圧式サイクロメーター法を利用してカンキツの水分特性を器官レベルで詳細に解析し、それに基づいてカンキツの水分生理的特性を明らかにすることである。第二には、ウンシュウミカンの高品質果実生産技術として普及しているマルチ栽培における樹体の水分特性と果実品質との関係を検討することである。第三には、水耕栽培を利用して、塩ストレス下でのウンシュウミカン樹の水分特性と果実品質との関係を明らかにすることである。第四には、ウンシュウミカンの乾燥ストレスに対する順化機能、とりわけ果実糖度の集積機構を水分生理学的に解明することである。

そこで、本研究では最初に、器官レベルでの水分特性を明らかにするために、等圧式サイクロメーター法による適用性を検討した。次に、マルチ栽培および水耕栽培に対する樹体の水分特性の影響と果実品質との関係を調査した。最後に、再現試験として、ポット栽培で土壌水分を制御することによって、乾燥ストレスの強度と水分特性、光合成特性および光合成同化産物の転流・分配の解析からシンク活性との関連を検討した。

(1) 等圧式サイクロメーターを用いたカンキツ器官レベルの水分計測

本研究において、等圧式サイクロメーターを使用して、給水源である土壌や水耕養液をはじめ、植物器官である細根、茎、葉、果実（果皮、砂じょう）の Ψ_w とその構成要素である Ψ_s と Ψ_p を高精度で計測できることを示した（Table 1）。等圧式サイクロメーターは、ペルチェ効果を利用した Spanner 型（1951）や熱電対接合部に水を付けて湿点を求める Richards and Ogata 型（1958）のサーモカップル・サイクロメーターで生じる誤差要因を極力排除するよう設計されている。すなわち、等圧式サイクロメーター法では、既知の Ψ_w をもつショ糖標準液を熱電対リング部に付着させ、サンプルとショ糖溶液の水蒸気圧等圧点を求めることにより、試料の Ψ_w を計測している（Figs. 1 and 2B）。このため、植物体から移動するのは、原理的に水分子だけであり、Spanner 型で大きな誤差要因となるクチクラ抵抗を考慮する必要はない（Boyer and Knipling, 1965；Shackel, 1984）。既知の Ψ_w をもつショ糖標準液を熱電対部につけるので、検量線が不要であることや平衡時間の短縮が可能となる。さらに、サイクロメーターの大きな誤差要因となる植物体の呼吸熱（Barrs, 1965）の補正や、サンプルチャンバー壁面での水の吸着をワセリン被膜

で抑えている (Boyer, 1967). 等圧式サイクロメーター法は, プレッシャーチャンバー法に比べて計測に時間を要するが, センサー数を多く作成しそれらを収納する恒温装置があれば, 一度に数十点を同時に計測できる (Fig. 2A).

Ψ_w は, 対象物の水分不足状態や水の移動方向の情報しか提供できない. Ψ_w の構成要素である Ψ_s と Ψ_p が同時に計測されないと, 植物体の水分特性を正確に評価したとは言い難い. 厳密には, 植物細胞の Ψ_w の構成要素は, Ψ_s と Ψ_p だけでなく Ψ_m と重力ポテンシャル (Ψ_h) も含まれる (Boyer, 1969). 細胞膜に囲まれた細胞中では, 通常水で満たされているため細胞内器官に対する水張力は無視でき, Ψ_m は 0 と考えて良い. また, Ψ_h は, 10 m の高さで約 -0.10 MPa である (野並, 1994). このことから, 通常の植物細胞の Ψ_w では, $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$ の関係式で説明できる (Hashimoto and Nonami, 1990).

本研究では, Ψ_p は等圧式サイクロメーターで実測した Ψ_w と Ψ_s の差から算出した. これまで, 細胞の Ψ_p を直接的に計測できるプレッシャープローブと等圧式サイクロメーターで算出した Ψ_p との比較で, 1 : 1 の関係が得られている (Nonami et al., 1987). さらに, 等圧式サイクロメーターによる Ψ_w と Ψ_s の計測値は, プレッシャープローブとオズモメーターによる Ψ_w と Ψ_s と, ほぼ一致していた (Nonami and Schulze, 1989). 本試験でも, 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とプレッシャーチャンバーの各々使用し, ウンシュウミカン葉の Ψ_w を比較した結果, ほぼ 1 : 1 の直線関係が得られた (Fig. 4).

等圧式サイクロメーターで使用するサンプルチャンバーは, 比較的大きいため (内径 2.3 cm, 高さ 3.0 cm) (Fig. 1), 葉, 茎, 根などの栄養器官だけでなく, 果実でも果皮と砂じょうに分けて計測できた (Table 1). 岩永ら (1987) は, ナシ果実の水分特性をサーモカップル・サイクロメーターとプレッシャーチャンバーで比較したが, 両測定値で 1 : 1 の直線関係にならなかったと報告している. その原因として, Spanner 型のサーモカップル・サイクロメーターの計測では, サンプルチャンバー壁面の水蒸気のシンク, クチクラ抵抗や呼吸熱の補正などが大きな誤差要因になったためと考察している. 第 2 章で説明したように等圧式サイクロメーターでは, これらの誤差要因を極力排除しているので, 果皮や砂じょうでも高精度で Ψ_w を計測できたと思われる.

サイクロメーター法による Ψ_s は, 植物組織の急速凍結・解凍処理で細胞膜を破壊し, Ψ_p を取り除いた状態で計測している (Ehlig, 1962). 細胞壁容積は, 総体積の約 3.9 %

しかないので、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は、無視できる影響である (Molz and Boyer, 1978; Nonami and Boyer, 1987). 等圧式サイクロメーター法で計測した砂じょうの Ψ_w は、大部分が Ψ_s で占められ、 Ψ_p は 0.10 MPa 以下であった (Table 1, Figs. 18B and 25B). 砂じょうは、他の器官と異なり、非常に多汁な器官であることから、凍結・解凍の影響がでやすいと推察された。そこで、凍結・解凍した砂じょう Ψ_s と砂じょうから採取した果汁 Ψ_s を比較した。その結果、両計測値でほぼ 1 : 1 の関係が得られたことから (Fig. 5), 凍結・解凍過程による Ψ_s 計測への影響は、ほとんどないと判断された。

本試験で計測されたウンシュウミカン砂じょうの Ψ_p は、0.10 MPa 以下であったのに対し (Table 1, Figs. 18B and 25B), グレープフルーツ砂じょうの Ψ_p が 0.30 ~ 1.00 MPa であったと報告している (Kaufmann, 1970). Kaufmann は、早朝時にプレッシャーチャンバーで計測した果実全体 (果皮 + 果肉) の Ψ_w と砂じょう Ψ_w が等しいと仮定し、果実全体の Ψ_w から浸透圧計で計測した砂じょう Ψ_s の差を砂じょうの Ψ_p として算出している。しかし、本試験で明らかのように、早朝時の砂じょうの Ψ_w は、果皮の Ψ_w より明らかに低く (Table 1, Figs. 17A and 18A), Ψ_w が果実器官間で平衡状態になっていなかった。プレッシャーチャンバーで果実の Ψ_w を計測する場合、果梗の道管の Ψ_w を計測していることになる (Fig. 33). 果皮の道管は、果梗の道管につながっているが、砂じょうには維管束がない (Schneider, 1968; Nii, 1988). このような組織的特徴から、早朝時の蒸散の少ない条件下でも、果皮と砂じょうの Ψ_w は平衡状態でなかったと推察される。品種間差異や成熟の影響も考えられるが、砂じょう Ψ_w を高く推定したことが、グレープフルーツ砂じょうの Ψ_p を高く算出したと大きな原因と思われる。リンゴでは、果肉の Ψ_p が約 0.20 ~ 0.40 MPa と報告されているので (Mills et al., 1996), ウンシュウミカン砂じょうの Ψ_p は、他の器官や他の樹種の果実に比べてかなり低いと考えられる。

以上のことから、等圧式サイクロメーターにより、カンキツの器官レベルで Ψ_w のみならず、その構成要素である Ψ_s と Ψ_p を高精度で計測できることが明らかとなった。このため、等圧式サイクロメーターは、カンキツを含めた果樹の水分特性を器官レベルで解析にする計測法として、非常に有効であると考えられた。

(2) 乾燥ストレスに対するウンシュウミカンの水分特性

カンキツは耐乾性の強い樹種である。ブドウ '巨峰' では、土壌 pF 2.2 以上で強い乾

乾燥ストレス状態になるが（今井，1991），ウンシュウミカンでは土壌 pF 2.7 以上にならないと，果実肥大が急激に低下するような外観的なストレス状態にはならない（Fujioka and Kaida, 1971；鈴木ら，1975）．土壌含水率と土壌の Ψ_w を比較したとき，同じ土壌含水率でも NaCl を含んだ土壌の Ψ_w は，蒸留水で浸潤したそれより明らかに低く，溶質の Ψ_s の影響が認められた（Fig. 6）．すなわち，溶質を多く含んだ土壌では， Ψ_s の影響を受けて Ψ_w が急速に低下するが，土壌 pF は Ψ_m を反映するために，土壌の Ψ_w を正確には評価できない（Kramer, 1983）．このため，樹体衰弱の防止のために多肥されやすいマルチ栽培やハウス栽培の場合，土壌乾燥が進行すると土壌水分に含有された溶質の Ψ_s の影響で， Ψ_w が急速に低下し，土壌 pF 以上に乾燥ストレスが樹体に及ぶ可能性がある．

土壌 pF に対して，樹体の Ψ_w ， Ψ_s および Ψ_p は，樹体の水分特性を直接的に評価できる有用な生体情報である．通常，晴天時における Ψ_w の日変化は，早朝時が最も高く，日射の多い日中時に最低となる（Elfving and Kaufmann, 1972；町田・間苧谷，1974）．本試験でも，土耕栽培と水耕栽培下でウンシュウミカンの葉における Ψ_w ， Ψ_s ， Ψ_p の日変化を晴天時に計測したが，早朝時で最も Ψ_w と Ψ_p が高く，日射の多い日中に両ポテンシャルは，最も低下した（Figs. 7A and 26A）．カンキツの蒸散速度は，他の植物同様に，早朝と夕刻は低く安定し，日射量の増加に伴って日中最も高くなる（長谷場・武智，1966）．このように植物体の Ψ_w は，日射量，気温などの環境条件に大きく影響を受けるので（町田・間苧谷，1974；葦澤ら，1979；Syvertsen and Levy, 1982），経時的な水分特性計測の場合，蒸散の影響の少ない早朝時の計測が適している．本試験では，日変化の計測以外，経時的な Ψ_w の計測は，すべて早朝時に実施した．

Elfving and Kaufmann (1972) は，オレンジで葉の Ψ_w の低下と同時に果実の収縮を認めている．本試験では，ウンシュウミカンの葉と果皮の Ψ_w を経時的に調査した結果，日変化の変動は，果皮より葉の Ψ_w の方で大きかったが（Fig. 8），土壌乾燥過程において葉より早い時期に果皮の Ψ_w は低下した（Fig. 7）．ウンシュウミカンでは，早朝時の葉の Ψ_w を基準にした場合，葉の生長は $-1.50 \sim -2.0$ MPa 以下で，果実肥大は $-0.70 \sim -0.80$ MPa 以下で抑制される（間苧谷ら，1977；葦澤ら，1979；間苧谷・町田，1980）．本試験では，土壌乾燥過程における葉および果皮の Ψ_w と Ψ_p との関係を検討した結果，葉の Ψ_w が $-1.50 \sim -2.0$ MPa 以下で（Fig. 10A），果皮の Ψ_w が $-0.70 \sim -0.80$ MPa 以下で，各器官の Ψ_p が急速な低下しており（Fig. 10B），これまでの報告に一致してい

た。重水を使用した試験では、水は砂じょうへ緩慢に移行するが、果実から葉の方にはほとんど再移動していない (Mantell et al., 1980)。間苧谷ら (1976) は、ウンシュウミカン果実が水の貯蔵タンクとしてほとんど機能していないことを指摘した。カンキツ果実の砂じょうが非道管器官であることが (Fig. 33), そのような葉と果実の水移動に関連していると思われる。

植物の成長に関しては、 Ψ_p の大きさが成長率を直接制御しているのではなく、給水源の水ポテンシャル (Ψ_o) と植物組織の Ψ_w の差 ($\Psi_w - \Psi_o$) が相対成長率に深く関連することが明らかになっている (Molz and Boyer, 1978; Nonami and Boyer, 1987, 1990a, 1993; 池田ら, 1996; Nonami et al., 1997; Nonami, 1998; Ikeda et al., 1999)。乾燥ストレスや養液ストレス下では、給水源である土壌や養液の $\Psi_w (= \Psi_o)$ が低下するため、生長部位の間の Ψ_w 差は小さくなりやすく、その結果、葉の生長や果実肥大等が抑制されたと考えられる。本論文では、 Ψ_w の差と生育等について検討していないが、今後マルチ栽培や養液栽培で果実肥大の制御を試みる時、生長に伴う水ポテンシャル場の説明が有効と思われる。

水分ストレス状態でないカンキツ類の葉の Ψ_p は、約 1.50 ~ 2.00 MPa であり (Figs. 7A, 8A, 13, and 24C), Fereres et al. (1979) の報告と一致していた。ストレスを受けていない葉の Ψ_p は、トウモロコシで約 0.40 MPa (Westgate and Boyer, 1985), コムギで 0.51 MPa (Munns and Weir, 1981), ムラサキツユクサで約 0.70 MPa (Nonami and Schulze, 1989) などであり、カンキツの葉の Ψ_p は、草本植物よりかなり高かった。茎の Ψ_p においても、カンキツ台木実生で約 1.00 ~ 1.50 MPa であり (Fig. 11D), トマトの約 0.50 ~ 1.00 MPa (Nonami et al., 1992) やダイズの 0.56 MPa (Meyer and Boyer, 1981) と比べて高かった。しかし、ウンシュウミカンの細根の Ψ_p は、0.40 ~ 0.80 MPa であり (Fig. 15B), ダイズの約 0.50 MPa (Sharp and Davies, 1979), トウモロコシの約 0.40 MPa (Westgate and Boyer, 1985) と比べて大きな差がなかった。このように、カンキツの葉や茎などの Ψ_p は、草本植物より高い値であったが、砂じょうの Ψ_p は 0.10 MPa 以下と非常に低かった。カンキツ果実の維管束は、果梗から果皮にかけて存在するが (新居, 1985), 砂じょう柄中には維管束や仮道管組織がない (Nii, 1988)。このような解剖学的な特徴や、砂じょう細胞の成熟に伴う急速な液胞化と細胞壁の薄層化などが、砂じょうの Ψ_p を低い値にする大きな要因と推察される。

(3) カンキツ台木実生の水分特性

ウンシュウミカン果実の高品質果実生産には、夏秋季の乾燥ストレスが不可欠な条件であり、根域制限栽培、高畝栽培、ハウス栽培は、人為的に乾燥ストレス状態の付与を目的とする栽培方式である(薬師寺, 1994)。従来、台木としてカラタチを使用してきたが、これら新栽培方式に適した強耐乾性で高品質果実を安定的に生産できるような台木の探索が試みられている(湯浅, 1992)。森永(1993)は、台木によってウンシュウミカンの葉の光合成速度に差がでることを明らかにしており、台木利用による樹勢制御の可能性を示している。台木の評価では、圃場試験が最も確実な実証方法であるが、試験結果の判定にかなりの時間を要する。耐乾性ではないが、耐寒性台木の早期選抜方法の一つとして、Syvertsen and Yelenosky (1988)は、塩ストレス(NaCl)処理に対するカンキツ実生の水分特性の反応から台木探索を試みている。

本試験では、5品種の台木実生を供試し、土壌乾燥による乾燥ストレスと養液栽培による塩ストレスに対する水分特性の評価を試みた。土壌乾燥試験では、生体情報として根の Ψ_w と茎の Ψ_p の関係を比較した(Fig. 11)。茎の Ψ_p の維持から判断すると、根の Ψ_w が低下したとき、カラタチとオオベニミカンは、スunki、シークワシャーおよびタバナより茎の Ψ_s が低下して、 Ψ_p の維持ができた。塩ストレスとして、 -1.0 MPaに調節したNaClとCaCl₂溶液を使用し、移植後の台木実生の水分特性を比較した。その結果、台木実生の水分特性は塩の種類によって異なる反応を示した(Fig. 13)。すなわち、NaCl処理における葉の Ψ_p では、シークワシャーとオオベニミカンで高く、CaCl₂処理では、カラタチとオオベニミカンで葉の Ψ_p は回復した。

カンキツ実生では、無機物の吸収能力に品種間差異が認められ、カラタチの根でNa⁺の吸収量の高いことが報告されている(Syvertsen and Yelenosky, 1988)。トマトの塩ストレス試験では、根におけるイオン透過率はKCl > NaCl > CaCl₂であり、根の Ψ_w と逆相関が認められている(Nonami et al., 1992)。しかし、本試験で根のイオン透過率を計測した結果、品種によって差異はあったが(Fig. 14)、必ずしもイオン透過性と塩ストレスに対する水分特性との関連は、説明できなかった。無機イオンの移動機構は複雑であり、無機イオンが細胞内外での流出と流入において、異なったイオンチャンネルを移動することが示唆されている(Hedrich and Schroeder, 1989)。このように、塩ストレスと乾燥ストレスの関係については、さらに研究が必要と思われる。今後、イオンチャンネルなどの生理機能と水分特性との関係が解明されれば、耐乾性台木の選抜において、より効率

的な早期選抜法の開発が期待できる。

(4) 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

近年、果実の消費において多品目少消費の傾向が強くなったことから、果樹生産者は収量重視から品質重視に移行している。ウンシュウミカンの高品質果実の目標としては、Mサイズ（横径：6.1 cm～6.7 cm）で果皮が濃いオレンジ色をもち、果汁糖度12%以上、酸濃度1%以下など列挙される。特に、高糖度果実でなければ、高い商品価格を望めないのが現状である。しかし、夏秋季に降雨の多い日本の気象条件において、既存のウンシュウミカン品種では、糖度12%以上の果実を安定的に露地生産することは困難である。このため、人為的に土壤乾燥を図るためにマルチ栽培が試みられてきた。試験当初は、不透水性のビニルフィルムを利用したが、その普及は困難であった。ビニルフィルムでは、被覆前の土壤が十分に乾燥している必要がある。被覆前に土壤が十分に乾燥していない場合、土壤水分を反対に保湿したり、被覆に伴う土中の炭酸ガスの増加などにより、品質改善の効果が不安定であった（河瀬ら、1993a）。1980年半ばより、雨水は不透過であるが土中の水蒸気と炭酸ガスなどのガスを透過する透湿防水性不織布が開発された。実用性の高い透湿防水性不織布によって、マルチ栽培の試験研究が再開され、さらにカンキツ農家にも普及しはじめた（河瀬ら、1993b）。しかし、多くのマルチ栽培試験は、樹体の乾燥ストレス状態を土壤 pF および葉や果実の Ψ_w のみで評価しているため、樹体の乾燥ストレス状態が正確に把握できているとは言い難い。

これまで、浸透圧調節機能と炭水化物との関係は、ワタ（Culter et al., 1977）、ダイズ（Sharp and Davies, 1979）、イネ（Culter et al., 1980）、トウモロコシ（Westgate and Boyer, 1985）、サクランボ（Ranney et al., 1991）やリンゴ（Wang and Stutte, 1992；Wang et al., 1995）で報告されている。しかし、これらは、乾燥ストレスに反応した葉、茎および根の浸透圧調節機能と炭水化物の代謝を研究した報告であり、果実における浸透圧調節機能と糖度との関係は、未解明であった。このため、土壤の Ψ_w と樹体の器官レベル、特に果実の Ψ_w 、 Ψ_s 、 Ψ_p の知見があれば、土壤乾燥に順化する樹体の水分特性や果実品質との関連がより明確にできると考えられる。

本試験では、マルチ資材として透湿防水性不織布を利用し、8月中旬から被覆後の土壤の Ψ_w を等圧式サイクロメーターで計測した。その結果、マルチ栽培区の土壤の Ψ_w は、露地栽培区に比べて明らかに低下し、マルチ栽培による土壤乾燥の効果が確認され

た (Fig. 15). マルチ栽培区の細根の Ψ_w は、露地栽培区よりも低く推移していた。このとき、マルチ栽培区の土壌の Ψ_w は、永久萎凋点とされる -1.53 MPa よりも低い -1.80 MPa であった。マルチ栽培区の細根の Ψ_w はそれより高く、 Ψ_p は露地栽培区とほぼ同程度に維持されていた (Fig. 16). 土壌乾燥条件で栽培されたウンシュウミカンでは、細根中の糖類が増加しており (富田・東, 1969), マルチ栽培区における細根の Ψ_s の低下は、細根細胞に有意な溶存物質の蓄積があったことを示している。また、供試樹が樹齢 13 年生であったことから、土壌試料をサンプリングした地点より、根群はさらに深い土壌に達していたと推定される。深根域での吸水は十分可能と考えられたため、マルチ栽培区の細根においても、脱水されず Ψ_p を維持できたと思われる。

果実の水分特性として、本試験では果皮と砂じょうの各々において Ψ_w , Ψ_s , Ψ_p を経時的に計測した (Figs. 17 and 18). 果皮においても、細根と同様にマルチ栽培区の Ψ_w は、露地栽培区に比較して低下した。しかし、マルチ栽培区の Ψ_s の低下の程度が大きかったため、 Ψ_p の大きな低下は認められず、処理期間中ほぼ一定に維持されていた (Fig. 17B). また、砂じょうにおいても、樹体に乾燥ストレスが及ぶのと平行して、マルチ栽培区の Ψ_w は低下した (Fig. 18A). 砂じょうの Ψ_p は、処理期間中 0.10 MPa 以下と低く、 Ψ_w の大部分は、 Ψ_s で占められていた。 Ψ_p は非常に低かったが、マルチ栽培区の砂じょうの Ψ_p は、露地栽培区とほぼ同等であり、処理後半にはマルチ栽培区の方が高くなった (Fig. 18B). これらの結果から、本試験のマルチ栽培では、細根や果実においても浸透圧調節機能が長期にわたって働いていることは明らかであった。

マルチ栽培期間中の砂じょうの Ψ_s と果汁の可溶性固形物含量の関係をみると (Fig. 20), 可溶性固形物含量の増加に伴って、 Ψ_s は当然低下したが、マルチ栽培区の回帰直線の勾配は、明らかに露地栽培区のそれより大きかった。このことは、マルチ栽培区の砂じょう中の溶存物質が露地栽培区の場合に比べて、低分子量を多く含んでいることを示していた。乾燥ストレスを受けたウンシュウミカンで、果汁の還元糖増加が、これまで多く報告されている (富田, 1972; 朝倉ら, 1991; 向井ら, 1996). 本試験でも、マルチ栽培区では、ショ糖より還元糖 (果糖およびブドウ糖) で増加量が多かった (Table 2). このような還元糖の増加は、非還元糖であるショ糖より浸透圧効果が高いため、乾燥ストレスを受けた果実の浸透圧調節機能には、有効に作用すると思われる。

ウンシュウミカンの果汁中の溶存物質として、糖類ではショ糖、果糖、ブドウ糖が主要な糖であり、酸ではクエン酸とリンゴ酸が多く、生育期間を通してクエン酸が全酸含

量の 80 ~ 88 %を占めている (垣内ら, 1970; 松本ら, 1977; 岩垣ら, 1981; 大東・佐藤, 1985). 成熟期のウンシュウミカン果汁中のアミノ酸組成では, アスパラギン酸, アスパラギン, グルタミン酸, アルギニン, プロリンなど多くが検出され (久保田ら, 1972; 岩垣ら, 1981), 乾燥ストレスによってアミノ酸も増加している (鈴木ら, 1981). 収穫果実におけるウンシュウミカン果汁中の糖, 有機酸およびアミノ酸は, 各々約 10 %, 1.0 %, 0.04 %である (三浦・荒木, 1988). そこで, 本試験では, 果汁の主要成分である糖類 (ショ糖, ブドウ糖, 果糖) とクエン酸の標準試薬を使用して, 各溶質の濃度と Ψ_s の関係を検討した.

一般に, ウンシュウミカンの果汁糖度の計測には, 屈折示度糖度計が使用されており, その目盛りは, ショ糖の重量%を基準に付けられている. 重量%と屈折計示度の関係では, ショ糖, 果糖, ブドウ糖とも同じ直線上にプロットされたが, クエン酸はやや勾配の小さな直線を示した (Fig. 20A). これは, ショ糖の屈折率が 1.031 に対して, 果糖, ブドウ糖およびクエン酸の屈折率が, 各々 1.021, 1.031, 0.951 を反映した結果である (Wolf et al., 1980). このため, 屈折示度糖度計は, 果汁糖度だけでなく, クエン酸なども含めた溶存物質の屈折率の総計値を示すことになる.

次に, 屈折計示度と Ψ_w との関係と比較すると, 果糖, ブドウ糖およびクエン酸は, ほぼ同じ直線上にプロットされたが, ショ糖で得られた回帰直線の勾配は, 単糖類の約 1/2 であった (Fig. 20B). この差は, ショ糖と単糖の分子量比とほぼ同じであった. 溶液の Ψ_w は, 溶質の種類に関わらずモル濃度に比例して低下する. 本試験では, 試みに屈折計示度を各溶質の分子量で割った値と Ψ_w との関係を検討した (Fig. 22). その結果, ショ糖, 果糖, ブドウ糖およびクエン酸が同じ直線上にプロットされた. このことから, 同じ含量の単糖類やクエン酸は, ショ糖に比べ約 2 倍 Ψ_s を低下させることは明らかであり, 単糖類やクエン酸などの増加は, 浸透圧調節機能の向上に有効である. マルチ栽培区で収穫した果肉中のショ糖, 果糖, ブドウ糖および酸含量は, 露地栽培区のそれらより有意に高く, 特に単糖類と酸の増加程度が大きかったことから (Table 2), マルチ栽培した果実の砂じょう内では, ショ糖以上に単糖類やクエン酸などが蓄積されやすかったと考えられる. また, 果糖は, ショ糖より 1.15 ~ 1.73 倍の甘味度があるので (小俣, 1986), マルチ栽培果実で認められた果糖の増加は, 甘味の改善に有効である.

収穫果実で 1 果実当たりの全糖含量を比較した結果, マルチ栽培区の 1 果実当たりの全糖含量は, 露地栽培区より有意に高かった (Table 2). このことは, マルチ栽培区の

糖度増加は、乾燥に伴う脱水・濃縮作用ではなく、正味の糖蓄積があったことを示していた。同様に、Kadoya (1973)も土壌乾燥した果実で濃縮・脱水だけで説明できない糖含量上昇を認めており、細胞壁合成阻害をその一因と推察している。果汁の濃縮効果以外の糖増加機構として、蛋白質や多糖類の合成阻害(鈴木ら, 1967)や細胞壁合成阻害(鈴木ら, 1967; Kadoya, 1973)が推察されていたが、これらの推察は、細胞内へ溶存物質蓄積する浸透圧調節機能に合致する。本試験のマルチ栽培では、急激な土壌乾燥ではなく、徐々に乾燥ストレスが樹体に及ぼされ、耐乾性の順化として浸透圧調節機能を長期に働かせていることが明らかであった。ウンシュウミカンにおける光合成同化産物の転流形態は、通常ショ糖であるので(沢村・笹島, 1973, 沢村ら, 1973), 浸透圧調節機能に関連した果実内での糖代謝関連酵素への影響や細胞壁合成阻害などから単糖類の蓄積が誘導され、正味の糖度増加に起因したと考えられる。

乾燥ストレスを受けたウンシュウミカン果実では、糖度だけでなく酸濃度も増加する(間苧谷・町田, 1980; 川野, 1984)。販売時には、高糖度果実でも酸濃度が1.2%以下でないと、酸味が強過ぎて商品価値は低下する。このため、高品質果実生産には、増糖処理だけでなく、減酸処理も必要になる。カンキツの有機酸は、砂じょう内で糖の分解により生成されるとともに(Kriedemann, 1969a; 久保田ら, 1978; 赤尾, 1979), 有機酸が糖に逆合成される(沢村ら, 1973)。マルチ栽培区の果実において、酸濃度が増加したことから、乾燥ストレスによって有機酸から糖への逆合成は抑制された可能性が高い。ウンシュウミカンの酸濃度は、秋期に土壌水分が多い場合、希釈効果や呼吸代謝の消費などで低下する(坂本・奥地, 1968; 坂本・奥地, 1970; 富田, 1971; 居石・岩永, 1992)。品種の早晩性によって土壌乾燥処理の時期は異なるが、マルチ栽培やハウス栽培では、8月から9月上旬に強い乾燥ストレスを樹体に及ぼして果実糖度を高め、その後は少量のかん水制御によって、糖濃度と酸濃度を調節し、高品質果実生産をするようにしている(河瀬ら, 1993c)。しかし、圃場レベルで均一な土壌水分制御を実施するのは困難が大きいため、今後のマルチ栽培では、土壌水分制御だけでなく、生理代謝の解明に基づいて、より効率的で確実な減酸技術の開発が重要と思われる。

(5) 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

植物体に水分ストレス状態にする方法として、一般的には土壌水分を減少させる方法が採用されるが、水耕栽培の養液濃度を高めることによっても、植物体を養液ストレス

状態にできる。一般に、ウンシュウミカンの土耕栽培では、土壌 pF 2.7 以上で葉が巻いたり、果実肥大の抑制などの外観的な乾燥ストレス状態が認められる (Fujioka and Kaida, 1971; 鈴木ら, 1975)。しかも、果樹の根群域は、圃場によってばらつきが多く、土壌水分の計測では、樹体の乾燥ストレス状態を正確に把握することは困難である。実際、試験的に鉢植えのウンシュウミカンの根群を二つに分け、一部の根を適湿土壌に、残りを乾燥土壌に植えて栽培したとき、植物体の乾燥ストレスは緩和している (間苧谷ら, 1976)。これに対して、水耕栽培の場合、養液濃度とその組成、養液温度、吸水方法などで、供試した植物体に均一の養液ストレスを付与できる長所がある。

水耕栽培法には、いくつかの方式が知られているが、温室メロンでは N F T 栽培で最も高品質の果実が生産されている (福山, 1991)。N F T 栽培は、養液栽培法の中でも比較的簡易なシステムであり、根域部に水耕養液をかけ流す方式であるため、根に十分な酸素が供給できるとともに、水切り処理が簡単に制御できる。このため、本試験では、ウンシュウミカン樹に養液ストレスを与える方式として N F T 栽培を採用した。

本試験では、低濃度養液区 (対照区) の養液濃度を $EC = 0.15 \text{ S} \cdot \text{m}^{-1}$ 、 $\Psi_w = -0.08 \text{ MPa}$ とした。低濃度養液区の果実は、継続的に肥大生長していたので (Fig. 28A)、N F T 栽培による生育阻害はなかったと考えられる。高濃度養液区は、徐々に養液濃度を高めた。その養液 Ψ_w が -0.30 MPa 以下になったとき、葉と砂じょうの Ψ_w は、低濃度養液区のそれらに比べて低下しはじめた (Fig. 24)。土壌 pF が $3.0 \sim 3.5$ ($\Psi_w = -0.10 \sim -0.32 \text{ MPa}$) 以下になるとウンシュウミカン葉の Ψ_w が低下していることから (間苧谷ら, 1976; 高木ら, 1981)、土壌試験とほぼ同様の水分ストレス反応を示したことになる。さらに、本試験では、樹体により強めの養液ストレスを与えるため、最終的な高濃度養液区の養液濃度は $EC = 1.00 \text{ S} \cdot \text{m}^{-1}$ ($\Psi_w = -0.43 \text{ MPa}$) とした (Fig. 24A)。高濃度養液区の Ψ_w は、土壌 pF で換算すると約 3.7 に相当し、かなり強い水分ストレス条件であった。このため、高濃度養液区の果実肥大は、約 30 日間ほぼ停止した (Fig. 28A)。しかし、処理後 50 日目以降、果実肥大は再開し、順化が認められた。

処理期間中、早朝時の葉の Ψ_p は、処理間で大きな差を示さなかった (Fig. 24C)。一方、砂じょうの Ψ_p は、果実肥大の停止した期間中、低濃度養液区より低い値で推移し、果実肥大の再開と同時に、砂じょうの Ψ_p は低濃度養液区と同程度に回復した (Fig. 25B)。このような生育条件下で、果実肥大の復帰後には、ほぼ一定の Ψ_p を維持したことから、本水耕栽培試験においても、水耕養液の低い Ψ_w に順化した浸透圧調節機能が確認でき

た。

葉の Ψ_w の低下に伴って、高濃度養液区の果汁糖度（可溶性固形物含量）は増加した（Fig. 28B）。試験終了時には、低濃度養液区の果汁糖度が約10.3%に対して、高濃度養液区のそれは約12.4%であった（Table 3）。果汁の糖組成分析においても、ショ糖、果糖およびブドウ糖の濃度は、高濃度養液区で低濃度養液区より有意に増加した。しかし、1果実当たりの全糖含量で比較したとき、処理間で有意な差は認められなかった。この原因として、高濃度養液区でみられた約30日間の果実肥大停止中では（Fig. 28A）、光合成同化産物の転流・分配が果実で抑制されたことや、養液ストレスによる樹全体の光合成の低下が考えられる。処理後50日以降、高濃度養液区の果実肥大は再開し（Fig. 28A）、砂じょうで浸透圧調節機能が認められたことから（Fig. 25）、果実への光合成同化産物の転流・分配が改善されたと推察される。本試験では、長期間にわたって果実肥大のほぼ停止するようなストレス状態が続いたことから、正味の果実糖度は増加せず、果汁の濃縮効果（菅井・鳥潟，1976）を支持する結果になった。

本試験で示すことができたように、水耕栽培は果実肥大の制御に有効な栽培方法と考えられる。本試験では、養液濃度だけで樹体の水分ストレス制御を試みたが、養液の間欠給水によっても植物体を水分ストレス状態にできる（福山，1991）。これらの養液制御法を組み合わせることによって、樹体に負担の少ない水耕栽培法が改善できると思われる。その場合、本試験よりやや緩やかな水分ストレス状態で管理して、果実が継続的に肥大するような水耕栽培条件であれば、有意な糖度蓄積が果実で促進できると考えられる。

（6）水分ストレスに対するウンシュウミカンの光合成特性

植物が水分ストレスを受けたとき、最初に生長の抑制が観察され、続いて光合成・蒸散速度の減少がある（Boyer, 1970; Hsiao, 1973）。ウンシュウミカンの光合成速度は、土壌pFが2.7以下になると約半分に低下する（小野，1985）。また、葉の Ψ_w が $-1.30 \sim -1.50$ MPa以下になると光合成速度は低下しはじめ、約 -2.50 MPaで半分になる（森永，1993）。ダイズ、トウモロコシおよびヒマワリなどいずれの植物でも、約 -0.40 MPa以下で葉の成長速度は低下しているが、光合成速度の急速な低下は、ダイズで -1.20 MPa、トウモロコシで -1.00 MPa、ヒマワリで -0.80 MPaで起こっている（Boyer, 1970）。ウンシュウミカンは、草本植物に比べて葉の Ψ_w が低い状態でも光合成を維持ができる

ことから、耐乾性が強いことを示す。

水耕栽培下のウンシュウミカンにおいて、葉の光合成速度と水分特性の日変化を比較した結果 (Figs. 26 and 27), 高濃度養液区の葉の Ψ_w は日中約 -2.50 MPa であり, 低濃度養液区に比べて, 明らかに光合成速度は低かった (Figs. 26 and 27A). 葉の Ψ_p で見ると, 早朝時両処理間に大きな差は認められなかった. 日射量が多くなるにつれて, 高濃度養液区の葉の Ψ_w と Ψ_p は, 低濃度区より明らかに低下し, 夕刻においても両ポテンシャルは回復しなかった (Fig. 27). 日変化でみた場合, 高濃度養液区の葉の Ψ_p は, 低濃度区より著しく低下し (Fig. 26B), 明確な浸透圧調節機能は認められなかった. これは, 日変化のような急速な水分変動下では, 溶質の有意な蓄積が, 葉内で容易に起こらなかったためと推察される. Vu and Yelenosky (1989) は, 乾燥ストレス下におけるオレンジ葉中では, デンプンとショ糖が低下し, 還元糖が増加したと報告している. また, 葉中のアミノ酸含量も増加している (鈴木ら, 1981). 早朝時には, 高濃度養液区の葉の Ψ_p が低濃度養液区とほぼ同じ値であったことから (Fig. 23C), 夜間にかけて還元糖やアミノ酸などの蓄積が起こり, Ψ_p を維持できたと考えられる.

ポット試験で行った乾燥ストレス再現試験では, 早朝時の葉の Ψ_w は緩乾燥ストレス区で約 -0.60 MPa, 強乾燥ストレス区で約 -1.00 MPa であった (Fig. 30A). これらの Ψ_w は, 早朝時の計測値であるため, 光合成計測時の日中では, 葉の Ψ_w は早朝時よりかなり低下したと思われる. ポット栽培では, 土壤乾燥処理後 15 日目に気孔拡散抵抗と葉内炭酸ガス濃度も計測したが, 乾燥ストレスの強度が強くなるにつれて, 気孔拡散抵抗は小さくなり, 葉内炭酸ガス濃度は増加した (Table 5). この結果は, 乾燥ストレスの影響が気孔閉鎖だけでなく, 光合成の電子伝達系や代謝関連酵素の阻害に及んでいたことを示していた.

本試験では, 乾燥ストレス下の光合成同化産物の転流・分配を解析するために, ^{13}C ラベルした炭酸ガスをウンシュウミカンに施用したが, 処理後の ^{13}C 含有量は処理間で大きな差を示さなかった (Table 6). $^{13}\text{CO}_2$ 施用は, ビニル袋で密閉した条件で実施したため, 一時的にビニル内部の炭酸ガス濃度が $700 \sim 800$ ppm に達した. 光合成能力の向上策として最も効果が高いのは, 炭酸ガス濃度を高めることである. ウンシュウミカンの炭酸ガス飽和点は $2000 \sim 2500$ ppm であり, 弱光条件下でもその効果が確認されている (森永, 1993). さらに, Graan and Boyer (1990) は, 水分ストレス下においても炭酸ガス富化が光合成速度を回復することを解明している. このことから, $^{13}\text{CO}_2$ 施用処理時に

炭酸ガス富化効果が生じ、乾燥ストレス区の樹でも光合成能力が向上したと考えられる。

水分ストレスを受けていないウンシュウミカンでは、炭酸ガス施用を実施しても根や葉の栄養生長部の乾物重は増加したが、果実糖度は増加していない(森永, 1993)。また、水分ストレスを受けていないヒマワリの葉では、炭酸ガス富化の効果は少ない(Graan and Boyer, 1990)。果樹においても、収量や品質向上技術として、ハウス内で炭酸ガス施用が試験されている。しかし、乾燥ストレスに順化した植物でないと、光合成能力が向上せず、果実の高品質化は期待できないと思われる。今後、ウンシュウミカン樹における炭酸ガス富化の効果については、その機能や限界についてさらに解明が必要と思われる。

(7) 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

乾燥ストレスによってウンシュウミカンの果実糖度が増加することは明らかであるが、その機構として、脱水に伴う果汁の濃縮効果(菅井・鳥潟, 1976)、細胞壁合成阻害(鈴木ら, 1967; Kadoya, 1973)などが報告されている。本試験では、高濃度養液栽培で果実肥大が約30日間ほとんど停止した条件下では、高濃度養液区と低濃度養液区(対照区)の1果実当たりの全糖含量で、有意な差は認められなかった(Table 3)。一方、露地のマルチ栽培試験では、細根、果皮、砂じょうで浸透圧調節機能が認められたとき(Figs. 16, 17, and 18)、マルチ栽培区の1果実当たりの全糖含量は、露地栽培区より有意に増加しており(Table 2)、脱水・濃縮作用だけでは説明できなかった。正味の全糖含量増加は、果実への光合成同化産物の転流・分配の増加、あるいは細胞壁合成などに利用されるべき糖類やアミノ酸などが、細胞壁やタンパク質の合成阻害され、細胞内に蓄積した結果と推察される。そこで、本試験では、乾燥ストレスを受けない湿潤区、マルチ栽培と同じく浸透圧調節機能が働き果実肥大がある緩乾燥ストレス区、果実肥大が大きく抑制されるような強乾燥ストレス区をポット樹で再現した(Fig. 30B)。そして、 $^{13}\text{CO}_2$ を施用して光合成同化産物の転流・分配を定量解析し、乾燥ストレスによる果実のシンク能の影響を検討した。

早朝時の葉の Ψ_w では、処理後4日以降湿潤区で約 -0.40 MPa、緩乾燥ストレス区で約 -0.60 MPa、強乾燥ストレス区で約 -1.00 MPaでほぼ維持できた(Fig. 30A)。湿潤区で継続的に果実肥大したのに対して、緩乾燥ストレス区の果実肥大は、ある時期には抑制されたが、処理終了時には湿潤区よりやや果実肥大が劣る程度であった(Fig. 30B)。強乾燥ストレス区では、果実収縮がしばしば認められ、最終的には強乾燥ストレス区の

果実重は約 20 % 湿潤区より減少した (Table 4). 果皮の水分特性でみると, 乾燥ストレスによって Ψ_w は, 湿潤区より明らかに低下していたが, 処理最終日には緩乾燥ストレス区の果皮の Ψ_p は, 湿潤区と同程度の約 0.45 MPa まで回復した (Fig. 31). しかし, 強乾燥ストレス区の果皮の Ψ_p は, 湿潤区の約半分であった. さらに, 処理後の果実品質を分析した結果, 乾燥ストレスの強度に応じて, ショ糖, 果糖, ブドウ糖濃度は増加したが, 1 果実当たりの全糖含量では, 緩乾燥ストレス区が最も高い値を示した (Table 4). このことから, 本試験において, ほぼ想定通りの乾燥ストレス状態がウンシュウミカンのポット樹で再現できたと言える.

乾燥ストレスによって, ウンシュウミカンの葉の光合成速度は低下したが (Table 5), 乾物重当たり ^{13}C 吸収量については, 処理間に大きな差が認められなかった (Table 6). この結果は, 炭酸ガス富化の効果 (Graan and Boyer, 1990) によって, 葉の光合成能力が回復したことを示す. 光合成同化産物の分配率で比較すると, 湿潤区と強乾燥ストレス区は, 新葉で最も高く, 次いで果実であったが, 緩乾燥ストレス区では, 果実が最も高い分配率を示した (Table 7). 朝倉ら (1991) は, 炭酸ガス中の ^{13}C 量を一定濃度で施用できる定濃度・定比活性装置を使用して試験した結果, 本試験結果と同様に, 乾燥ストレスによってウンシュウミカン果実の ^{13}C 分配率が増加したと報告している. 乾物重当たりの ^{13}C 吸収量で比較した場合でも, 緩乾燥ストレス区が最も高い値を示した (Table 7). さらに, 本試験では, 果実を果皮, じょうのう膜, 砂じょうに区分し, ^{13}C 分配率を比較した (Fig. 32). その結果, 果皮の ^{13}C 分配率では, 処理間に大きな差は認められなかったが, じょうのう膜と砂じょうでは, 緩乾燥ストレス区が高い分配率を示した. ウンシュウミカンの幼果期に ^{14}C 施用した場合, 幼果期に蓄積された ^{14}C は成熟期までほとんど失われず, 果実内にとどまることが報告されている (沢村・笹島, 1973). これらのことから, 浸透圧調節機能が作用し, 果実肥大が認められるような乾燥ストレス状態であれば, じょうのう膜や砂じょうのシンク力が高まることは明らかであった. 緩乾燥ストレス区でみられた果実の糖度増加は, 濃縮作用や多糖類の合成阻害だけではなく, 果実への光合成同化産物の分配・転流量の直接的な増加が大きく起因したことを示している.

Fig. 33 にカンキツ果実の器官と維管束の模式図を示した. カンキツ果実の維管束は, 果梗から果皮にかけて存在するが (新居, 1985), じょうのうと砂じょう柄中には, 維管束や仮道管組織が認められていない (Schneider, 1968; Nii, 1988). このため, 光合成同

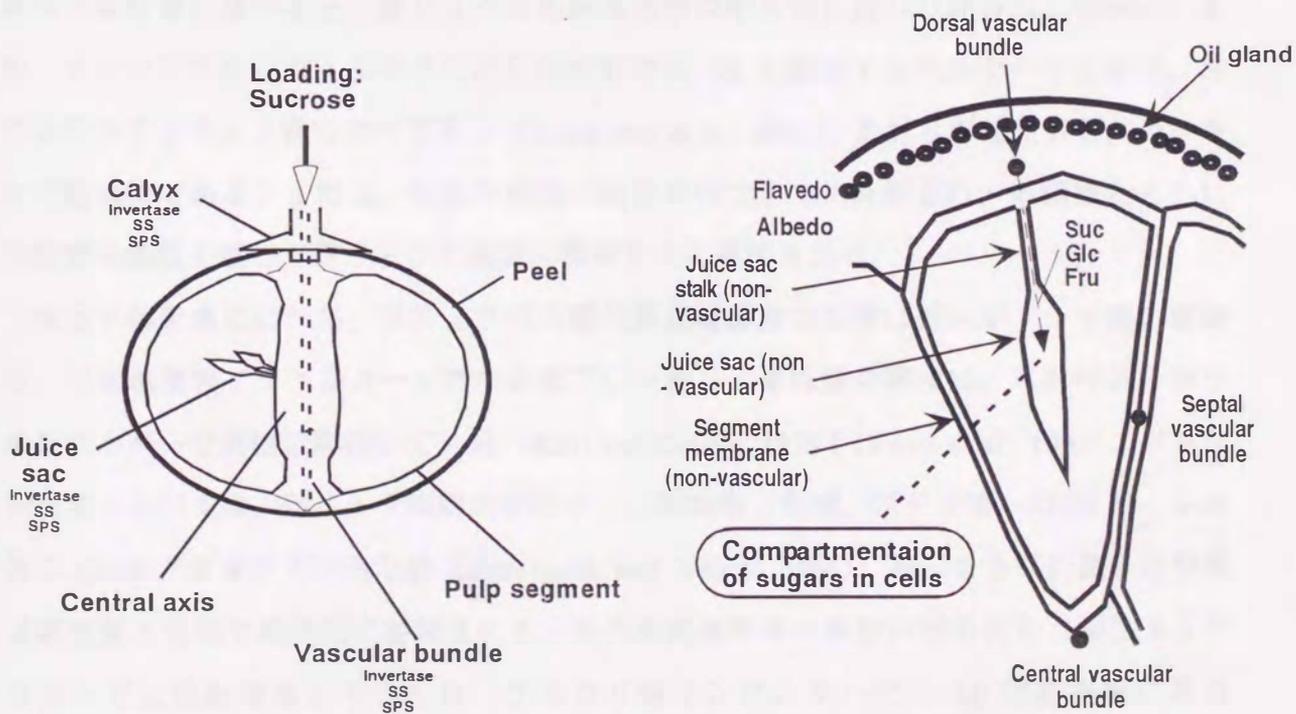
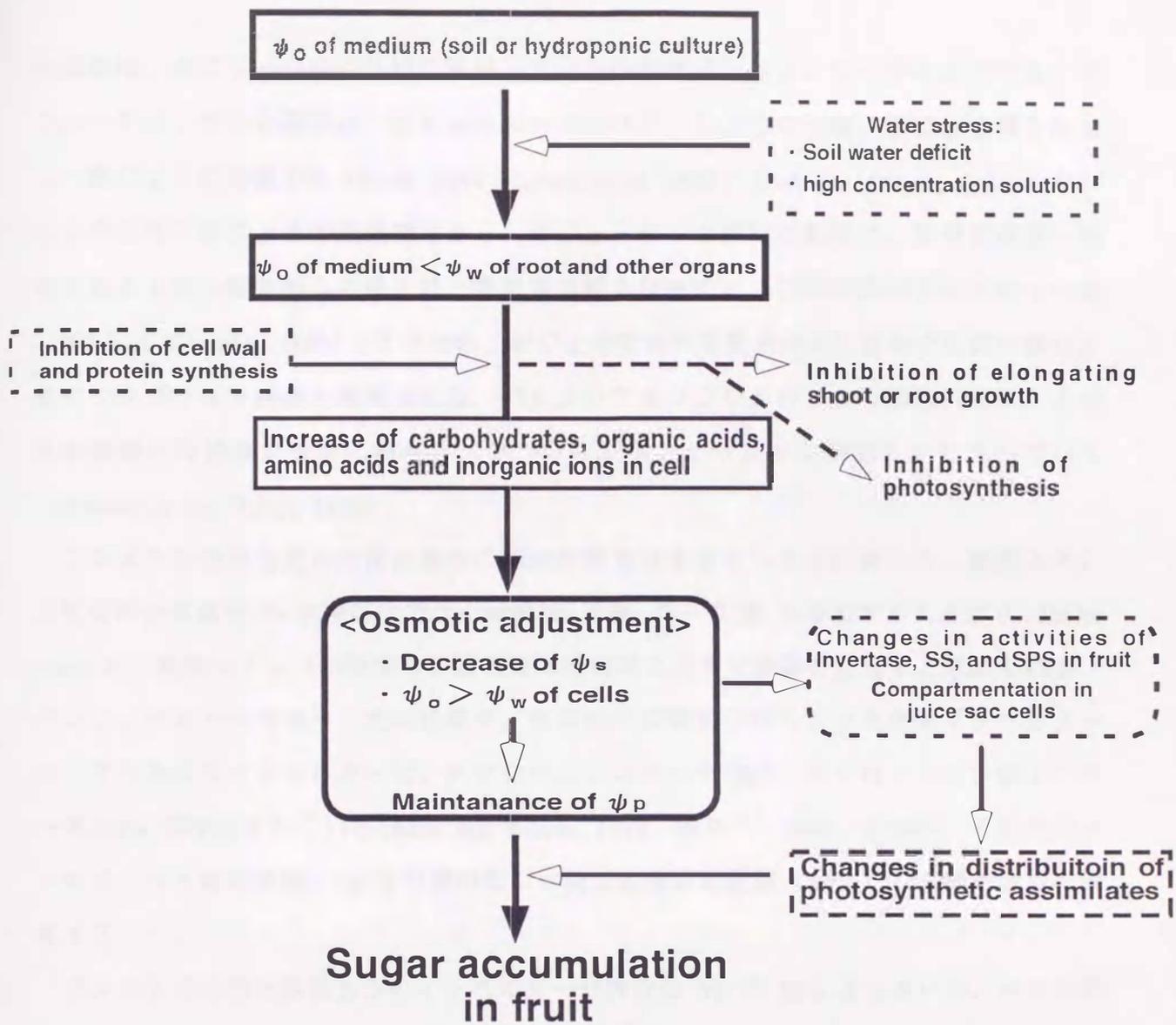


Fig. 33. Schematic diagram of the mechanism of sugar accumulation in response to water stress in Satsuma mandarin trees.

化産物は、主にじょうのう外膜に隣接した三つの維管束からアンローディングする。アンローディングした糖類は、維管束のないアルベド、じょうのう膜、砂じょう柄を經由し、砂じょうに到達する (Koch, 1984; Lowell et al., 1989; Koch and Avigne, 1990)。ウンシュウミカン砂じょうの細胞構造から、砂じょう中への溶質の転流は、原形質膜から形成される小胞の液胞中への侵入系と原形質連絡を經由する二つの経路が示唆されている (Nii and Coombe, 1990)。このため、砂じょうにおける光合成同化産物の転流形態は、主にシンプラスト経由と推測される。バレンシアオレンジの砂じょう細胞内では、大部分の糖類と有機酸が液胞に局在し、コンパートメンテーションが明らかにされている (Echeverria and Valich, 1988)。

このような特殊な光合成同化産物の転流形態を有するカンキツにおいて、乾燥ストレスを受けた果実は、ショ糖だけでなく単糖類(果糖, ブドウ糖)も増加することから (Tables 2 and 4), 乾燥ストレスが果実中の糖代謝関連酵素に大きく影響を及ぼすと考えられる。ウンシュウミカンでは、へたの維管束, 果実内の維管束や砂じょうで酸性インベルターゼ, アルカリ性インベルターゼ, スクロースシンターゼ(SS), スクロースリン酸シンターゼ(SPS)が検出されている (Kato and Kubota, 1978; 向井ら, 1995, 1996b)。インベルターゼは、ショ糖の分解, SS は可逆的なショ糖の生合成と分解, SPS はショ糖の合成に関与する。

ウンシュウミカン砂じょうのインベルターゼ活性は SS や SPS より高いが、へたや果実内の維管束に比べると、砂じょうの各酵素活性は明らかに低い (向井ら, 1996b)。また、オレンジでも、じょうのうに接した維管束の SS と酸性インベルターゼ活性が、砂じょうやじょうのう膜に比べて高い (Tomlinson et al., 1991)。これらの知見から、カンキツの転流糖であるショ糖は、へたや果実の維管束内ですでに分解され、単糖類とともに非維管束経路を通じて砂じょうに転流・蓄積すると推定される。

果実の維管束に比べて、砂じょう内の糖代謝関連酵素の活性は低いが、ショ糖の蓄積は、可溶性酸性インベルターゼ活性の低下に一致し、単糖類の蓄積は、可溶性アルカリインベルターゼ活性に関連している (Kato and Kubota, 1978; Lowell et al., 1989)。バレンシアオレンジでは、砂じょう細胞の液胞中に、単糖類(果糖, ブドウ糖)の75%, ショ糖の100%が含まれているため (Echeverria and Valich, 1988), 砂じょうに転流した糖類は細胞質と液胞で局所的に蓄積される。糖代謝関連酵素も細胞内で局在し、酸性インベルターゼは液胞由来と考えられ、アルカリ性インベルターゼと SS は細胞質にある

(Echeverria and Burns, 1989). 液胞への糖類の取り込み機構には、プロトンポンプを介したエネルギー依存型と濃度勾配に起因する拡散型がある。Echeverria et al. (1997) は、スイートライムのショ糖の取り込み機構は、エネルギー依存型ではなく、ショ糖濃度勾配で促進された拡散であることを指摘している。このショ糖濃度勾配は、液胞内の酸性インベルターゼ活性に起因すると考えられ、同酵素の活性化は単糖類の増加にも寄与する。

しかし、向井ら (1996b) は、9月上旬の乾燥ストレスによって、ウンシュウミカン果実のへたのインベルターゼと SS 活性は高まったが、砂じょうにおける糖代謝酵素の活性は対照区と差はなかったと報告している。乾燥ストレスを受けたウンシュウミカン果実で認められる還元糖の増加は、転流糖であるショ糖の一部がへたや維管束内のインベルターゼや SS によって単糖類に分解され、砂じょうに転流・蓄積することを示唆する。また、砂じょうのインベルターゼ活性に差がなかったことから、ショ糖の液胞取り込みは、スイートライムと異なり、プロトンポンプを介したエネルギー依存型かもしれない。しかし、ウンシュウミカンでは、砂じょう液胞内のコンパートメンテーションに関する知見はないので、今後さらに詳しい解析が必要である。

沢村ら (1975) は、ウンシュウミカンの茎中における転流物質は、通常ショ糖であるが、7月前期の幼果期から果実肥大期、9月後期の果実肥大期から成熟期の生理代謝転換期の転流物質は、ブドウ糖と果糖の等量混合物を主体とし、残りをショ糖が伴う転流パターンであったと報告している。乾燥ストレスは、果実内だけでなく、茎の転流過程においても糖組成へ影響を及ぼす可能性もあり、生理代謝転換期における茎内の転流糖組成については、今後さらに検討の余地がある。

乾燥ストレスに対する糖代謝関連酵素の活性化は、ウンシュウミカン果実の浸透圧調節機能に深く関連すると考えられる (Fig. 33)。土壌や水耕養液の Ψ_w の低下に反応して、まず根において細胞内の溶質蓄積が起こり、浸透圧調節機能が働く。果実は、土壌や根より低い Ψ_w でないと給水できないことになる。これまでの知見から、果実のアンローディングサイトであるへたやじょうのう膜に隣接した維管束中のインベルターゼと SS の活性化は、転流糖であるショ糖を分解し、ソースとシンク間の師管内のショ糖濃度勾配を大きくすると考えられる。この結果、果実のシンク力は強くなると同時に、ショ糖分解による単糖類の増加は、果実の Ψ_w を効率よく低下できる。果実での Ψ_w の低下によって、低水分条件下でも果実は給水が可能となり、砂じょう細胞の Ψ_p は維持し、果実肥大も可能となる。このような果実アンローディングサイトにおけるインベルター

ぜや SS の活性化が果実のシンク力を高め、乾燥ストレスによって光合成活動が低下しても、果実に光合成同化産物が転流・分配率が増加し、果実糖度の正味の増加につながったと考えられる。また、乾燥ストレスによって葉、新梢、根などの栄養器官でも、給水するために Ψ_w を低下しなければならない。 Ψ_w を低下させるためには、細胞内に溶存物質を蓄積する必要があり、生長に必要な細胞壁やタンパク質合成などが阻害される。栄養器官の生長阻害も、果実への光合成同化産物の分配率を高めた要因と考えられる。

ウンシュウミカンの場合、砂じょう液胞の糖類蓄積機構は未解明であるが、バレンシアオレンジ同様 (Echeverria and Valich, 1988)、砂じょう細胞器官内で糖類がコンパートメント化していると考えられる。緩乾燥ストレス区のじょうのう膜と砂じょうで、 ^{13}C 分配率が高まったことから (Fig. 32)、浸透圧調節機能に連動して液胞へのショ糖の取り込みが促進し、非維管束経路間でショ糖の濃度勾配が継続されて、砂じょうのシンク力が高まったと推察される。果実肥大が停止するような乾燥ストレスでは正味の糖増加が認められなかったことから (Tables 3 and 4)、液胞の肥大も糖蓄積に関連しているのかもしれない。液胞の肥大には、給水は不可欠であるが、乾燥ストレスによって液胞内の単糖類も増加すると考えられるので、 Ψ_w 勾配は持続できる。液胞への給水は、細胞質と液胞との間で新たな糖類の濃度勾配を誘導できると思われる。ウンシュウミカンの砂じょう液胞へのショ糖取り込みがエネルギー依存型なのか、受動的な拡散型なのか、未解明であるが、浸透圧調節機能に関連した給水と糖類の液胞取り込みに深い関連が示唆されるので、今後これらの関連について研究が必要である。

現状のウンシュウミカン品種では、乾燥ストレスの付与は、高糖度果実生産に不可欠である。しかし、乾燥ストレスの制御を誤ると果実品質を損ねるだけでなく、栄養生長器官である細根や新梢などへの養分供給が著しく減少する。このため、翌春の生育に必要となる貯蔵養分が極端な不足状態に陥り樹勢の低下を招きやすくなる。しかし、本試験で示したように、果実で浸透圧調節機能が認められるレベルでの乾燥ストレス条件では、果実糖度の増加に効率的であり、樹体の負担は少ないと思われる。今後、乾燥ストレス処理に伴うマイナス要因を最小限に抑えるために、簡易な水分特性評価法の確立、生体情報に基づいた樹勢維持技術、さらに減酸技術の確立が要求される。また、浸透圧調節機能に関わるキー酵素が解明されれば、遺伝子操作やタンパク工学の進展によって、ウンシュウミカンの耐乾性や耐塩性の改善や湿潤条件下でも高品質果実生産できるような品種改良が可能になると期待される。

総 摘 要

本研究の目的は、カンキツの水分特性を器官レベルで解析するとともに、乾燥ストレスや養液ストレスに対する水分特性と果実品質との関係を水分生理学的に解明することである。

ウンシュウミカン栽培では、高品質果実生産、特に果実糖度を高めるために高畝栽培、マルチ栽培、根域制限栽培、ハウス栽培などを利用して人為的に乾燥ストレスを樹体を与える栽培方法が普及している。植物が水分欠乏状態に順化するとき、細胞内に溶存物質を集積することで、細胞の Ψ_p を維持する浸透圧調節機能が知られている。多くの植物の耐乾性は、浸透圧調節機能と溶存物質の集積による Ψ_p の維持に大きく依存している。しかし、これまでの研究では、葉や果実の Ψ_w のみを計測し、その構成要素である Ψ_s と Ψ_p の計測はなされていない。このため、水分ストレスを受けた器官レベルでの水分特性に関する知見はほとんどなく、果実肥大、光合成特性および果実品質に対する影響は、水分生理学的な観点から十分に解明されていない。

そこで、本研究では等圧式サイクロメーターを使用し、カンキツの器官レベルでの Ψ_w 、 Ψ_s 、 Ψ_p の計測を試みた。次に、マルチ栽培による乾燥ストレスおよび養液栽培による養液濃度ストレスに対するウンシュウミカンの水分特性、光合成特性ならびに果実品質との関係を検討した。最後に、 ^{13}C 安定同位体を利用して乾燥ストレスによる光合成同化産物の転流・分配への影響を解析した。

1. 等圧式サイクロメーター法によるカンキツの水分特性の計測

等圧式サイクロメーターを使用したカンキツの水分特性の解析の有効性を示すために、等圧式サイクロメーター法による Ψ_w とその構成要素である Ψ_s と Ψ_p の計測について検討した。

1). カンキツの Ψ_w およびその構成要素の特徴

等圧式サイクロメーターでNaCl溶液の Ψ_w 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葉の Ψ_w は、1:1の直線関係が認められた。葉の道管のアポプラスト溶液の Ψ_s を計測した結果、葉の Ψ_w の低さにかかわらず高い値を示し、葉の道管の Ψ_w の大部分は Ψ_m から

成り立つことを示した。凍結・解凍した砂じょうと砂じょうから採取した果汁の Ψ_s を比較した結果、1 : 1 の直線関係が認められた。

2). 土壌中の溶質が土壌 Ψ_w に及ぼす影響

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 0.1M NaCl 溶液に浸潤させた土壌の含水率と Ψ_w を比較した。その結果、同じ土壌含水率であっても 0.1 M NaCl で浸潤させた土壌は、蒸留水に浸潤させた土壌に比べて明らかに低い Ψ_w を示した。この結果から、土壌に多くの溶質が含まれた場合、土壌の Ψ_w は Ψ_m だけでなく、溶質による Ψ_s の影響が大きくなることを示した。

3). 土壌乾燥条件下におけるウンシュウミカンの葉と果実の水分特性

ウンシュウミカン (*Citrus unshiu* Marc. cv. 青島温州) 樹を使用して、土壌乾燥過程とかん水後の葉と果皮の Ψ_w 、 Ψ_s および Ψ_p を経時的に計測し、水分特性を検討した。土壌乾燥過程では、果皮の Ψ_w 、 Ψ_s および Ψ_p の低下は、葉より早い時期に観察された。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、湿潤栽培樹と同程度まで回復した。葉および果皮における Ψ_w と Ψ_p との関係を検討した結果、葉では $-1.00 \sim -1.50$ MPa 以下、果皮では -0.80 MPa 以下に Ψ_w が低下すると、各器官の Ψ_p が急速に低下した。

4). カンキツ台木実生における耐干性および耐塩性の評価

スンキ (*Citrus sunki* hort. ex Tanaka)、タチバナ (*Citrus tachibana* Tanaka)、シークワシャー (*Citrus depressa* Hayata)、カラタチ (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf) およびオオベニミカン (*Citrus tangerina* hort. ex Tanaka) の 5 品種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 Ψ_w が低い場合でも、カラタチとオオベニミカンの茎の Ψ_p は、他の 3 品種に比べて高く維持された。 -1.0 MPa に調整した NaCl および CaCl_2 溶液による塩ストレスでは、Na イオンと Ca イオンに対し、台木実生の水分特性に品種間で異なった反応が認められた。Ca 塩に対してはカラタチとオオベニミカンにおいて、処理 120 時間後に葉の Ψ_p の回復が認められた。しかし、Na 塩では、カラタチの葉の Ψ_p は回復しなかった。台木品種の根の水透過性は、イオンに対して異なる水透過性を示したが、水分特性との

関連は認められなかった。土壤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干性や耐塩性に優れていると考えられた。

2. マルチ栽培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

マルチ栽培下のウンシュウミカン (*Citrus unshiu* Marc. cv. 南柑 20号) における水分特性と果実品質の関係を検討した。マルチ資材は、雨水の浸入を防ぐとともに、土壤からのガスなど蒸発散する透湿防水性不織布を使用し、8月下旬から11月上旬まで樹幹下を被覆した。処理期間中、マルチ栽培区の土壤の Ψ_w は、湿潤栽培区より低かった。マルチ栽培区の土壤乾燥が強くなるに従って、細根および果皮の Ψ_w と Ψ_s は、湿潤栽培区に比べて有意に低下した。マルチ栽培区で両器官の Ψ_w は明らかに低下したが、 Ψ_w の低下の度合い以上に Ψ_s の低下があり、細根と果皮の Ψ_p は、露地栽培区と同程度に維持されていた。このことから、マルチ栽培区のウンシュウミカン樹において、土壤乾燥ストレス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 Ψ_w と Ψ_s は、ほぼ横ばいで推移したのに対して、マルチ栽培区の Ψ_w と Ψ_s は、糖度(可溶性固形物含量)の増加に伴って徐々に低下した。同じ屈折計示度のショ糖は、単糖類(果糖、ブドウ糖)およびクエン酸に比べ約1/2倍 Ψ_s を低下させた。マルチ栽培区で収穫した果実では、ショ糖、果糖、ブドウ糖およびクエン酸の濃度が、露地栽培区より有意に高かった。さらに、1果実当たり全糖含量についても、マルチ栽培区の方が湿潤栽培区より明らかに高かった。これらの結果から、乾燥ストレスを受けたウンシュウミカン果実における糖含量の増加は、土壤乾燥に伴う濃縮・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糖類集積に起因したと考えられた。

3. 水耕栽培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

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、養液濃度ストレスが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(対照)では、水耕養液の Ψ_w を -0.08 MPa ($EC = 0.15$ $S \cdot m^{-1}$)で維持し、高濃度養液区では、徐々に養液濃度を高めて、最終的に Ψ_w を -0.43 MPa ($EC = 1.00$ $S \cdot m^{-1}$)まで低下させた。高濃度養液区の養液 Ψ_w が -0.30 MPa以下になったとき、葉と砂じょうの Ψ_w と Ψ_s は、低濃度養液区に比べて徐々に低下した。しかし、両器官の Ψ_p は、処理期間中ほぼ同じ値に維持されていた。

高濃度養液区の養液 Ψ_w が -0.30 MPa 以下になった後、約 30 日間果実の肥大はほぼ停止したが、処理後 55 日目以降、果実肥大は再開した。葉の光合成速度の日変化では、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。収穫後の果汁糖度（可溶性固形物含量）は、低濃度養液区で 10.4 % であったのに対して、高濃度養液区は 12.4 % まで増加した。高濃度養液区の果実重は、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有意に増加した。1 果実当たりの全糖含量と果汁の酸濃度では、処理間に有意な差が認められなかった。これらの結果から、水耕栽培を利用した養液濃度によって、樹体の水分特性と果実肥大の調節だけでなく、高糖度果実生産の可能性が示された。

4. 乾燥ストレスがウンシュウミカンの光合成同化産物の転流・分配に及ぼす影響

ウンシュウミカン (*Citrus unshiu* Marc. cv. 興津早生) の乾燥ストレスに対する果実の糖度増加の機構について、樹体の水分特性と光合成同化産物の転流・分配を解析することで検討した。3 年生ポット樹を使用して、無加温ガラス室内で 9 月上旬から 15 日間土壌乾燥処理を行った。土壌湿潤区（対照）、乾燥ストレス区として緩乾燥ストレス区および強乾燥ストレス区の 3 処理区を設定した。早朝時の葉の Ψ_w を比較すると、土壌湿潤区の葉の Ψ_w は約 -0.35 MPa、緩乾燥ストレス区では約 -0.60 MPa、強乾燥ストレス区では約 -1.00 MPa であった。緩乾燥ストレス区の果皮の Ψ_p は、乾燥処理直後一時低下したが、その後徐々に高まり、処理終了時には、土壌湿潤区とほぼ同程度まで回復した。これによって、緩乾燥ストレス区の果実において、浸透圧調節機能が作用したことを確認できた。葉の光合成速度と蒸散速度は、乾燥ストレスの強度に応じて低下した。その要因として、乾燥ストレスによって、気孔拡散抵抗の低下と葉内炭酸ガス濃度の増加が認められた。処理後の果実品質では、土壌湿潤区と緩乾燥ストレス区の果実重には、有意な差を認めなかったが、強乾燥ストレス区で小さかった。両乾燥ストレス区とも、可溶性固形物含量、酸濃度、ショ糖、果糖およびブドウ糖濃度は、土壌湿潤区より増加した。1 果実当たりの全糖含量で比較した場合、緩乾燥ストレス区が最も高い値を示した。 ^{13}C ラベルした炭酸ガスを各処理樹に施用し、光合成同化産物の転流・分配特性を解析した結果、緩乾燥ストレス区の果実、特に砂じょうで最も ^{13}C 分配率は高かった。さらに、緩乾燥ストレス区の果実では、乾物重当たりの ^{13}C 吸収量が、土壌湿潤区と強乾燥ストレス区に比べて明らかに高かった。これらの結果から、乾燥ストレスによるウ

ンシュウミカン果実糖含量の増加は、浸透圧調節機能に関連して果実のシンク能が活性化され、光合成同化産物の分配率が砂じょうで増加することが原因と考えられた。

以上の試験結果をもとにして、本研究は、水分ストレスに対するウンシュウミカンの水分特性と果実の糖集積機構について、水分生理学的な観点から総合的な考察を試みた。得られた成果は、ウンシュウミカンの高品質果実生産に関わる水分管理技術を確立するための重要な基礎として寄与するものと考えられる。

謝 辞

本研究の取りまとめに際し、終始御懇篤な御指導を賜った九州大学大学院農学研究院教授松尾英輔博士に衷心より深く感謝の意を表す。また、御校閲の労を賜った同・助教授北野雅治博士、同・助教授井上眞理博士、同・教授大久保 敬博士に心から御礼申し上げます。

本研究を行うにあたり、国内研修と種々の便宜を図っていただいた愛媛大学農学部教授橋本 康博士、同・教授野並 浩博士、同・助教授福山寿雄博士に厚く御礼申し上げます。愛媛大学における実験をサポートをしていただいた池田 敬博士（現 京都府立大学農学部）、毛利幸喜氏（現 愛媛県立果樹試験場）、境 一憲氏、金本剛実氏に感謝する。さらに、本実験の遂行上、多大な御協力をいただいた果樹試験場安芸津支場栽培研究室室長小野祐幸博士（現 果樹試験場カンキツ研究官）、果樹試験場カキ・ブドウ支場栽培生理研究室室長森永邦久博士、広島県農業技術センター果樹研究所研究員中谷宗一氏ならびに湯浅哲信氏、愛媛県立果樹試験場高木信雄博士（現 愛媛県立果樹試験場南予分場分場長）に御礼申し上げます。また、光合成同化産物の転流・分配のトレーサー解析において ^{13}C アナライザーの使用ならびに分析のご指導をいただいた中国農業試験場土壌管理研究室室長山内 稔博士、同・研究員上野秀人博士（現 愛媛大学農学部助教授）、同・研究員志村もと子氏には衷心より感謝の意を表す。

果樹試験場カキ・ブドウ支場業務科職員には、等圧式サイクロメーターの製作と圃場管理で、また果実品質の分析ならびに成績の取りまとめに際しては、森重豊子氏の御協力を得た。ここに記して謝意を表す。

引用文献

- 赤尾勝一郎. 1979. 温州ミカン果実に与えた ^{14}C 標識ショ糖の砂じょう内への移行と有機酸への変化. 四国農試報. 33: 11-16.
- 朝倉利員・小川勝利・本條 均・壽松木 章・間苧谷 徹. 1991. ^{13}C トレーサー法による水ストレス下のウンシュウミカンの糖集積機構の解析. 園学雑. 60(別2): 22-23.
- 葦澤正義. 1971. 温州ミカンの品質と水管理 (2). 農および園. 46: 1421-1426.
- 葦澤正義・後藤俊彦・真部 桂. 1979. カンキツの葉内水分不足に関する研究 I. 光線, 温度, 乾燥が温州ミカン葉の水ポテンシャルに及ぼす影響. 香川大農学報. 30: 133-141.
- Barrs, H. D. 1965. Comparison of water potential in leaves as measured by two types of thermocouple psychrometer. Aust. J. Bot. Sci. 18: 36-52.
- Boyer, J. S., and Knippling, E. B. 1965. Isopiestic technique for measuring leaf water potentials with a thermocouple psychrometer. Proc. Natl. Acad. Sci. 54: 1044-1051.
- Boyer, J. S. 1967. Leaf water potentials measured with a pressure chamber. Plant Physiol. 42: 133-137.
- Boyer, J. S. 1969. Measurement of the water status of plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 20: 351-364.
- Boyer, J. S. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol. 46: 233-235.
- Boyer, J. S. 1995. Measuring in the Water Status of Plants and Soils. p. 178. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Camacho -B, S. E., Kaufmann, M. R., and Hall, A. E. 1974. Leaf water potential response to transpiration by citrus. Physiol. Plant. 31: 101-105.
- 茶珍和雄. 1986. 有機成分, 植物ホルモンおよび酵素活性の測定. 園芸学実験・実習. 中川 昌一 編著. 養賢堂. 東京. pp 155-177.
- Chaney, W. R., and Kozlowski, T. T. 1971. Water transport in relation to expansion and contraction of leaves and fruits of calamondin orange. J. Hort. Sci. 46: 71-81.
- Culter, J. M., Rains, D. W., and Loomis, R. S. 1977. Role of changes in solute concentration in maintaining favorable water balance in field grown cotton. Agron. J. 69: 773-779.

- Culter, J. M., Shahan, K. W., and Steponkus, P. L. 1980. Influence of water deficits and osmotic adjustment on leaf elongation in rice. *Crop Sci.* 20: 314-318.
- 大東 宏・佐藤義彦. 1985. ウンシュウミカン果実の成熟に伴う糖, 有機酸の変化. *園学雑.* 54: 155-162.
- Echeverria, E. D., and Burns, J. K. 1989. Vacuolar acid hydrosis as a physiological mechanism for sucrose breakdown. *Plant Physiol.* 90: 530-533.
- Echeverria, E. D., Gonzalez, P. C., and Brune, A. 1997. Characterization of proton and sugar transport at the tonoplast of sweet lime (*Citrus limmetioides*) juice cells. *Physiologia Plantarum* 101: 291-300.
- Echeverria, E. D., and Valich, J. 1988. Carbohydrate and enzyme distribution in protoplasts from Valencia orange juice sacs. *Phytochemistry* 27: 73-76.
- Ehlig, C. F. 1962. Measurement of energy status of water in plants with a thermocouple psychrometer. *Plant Physiol.* 37: 288-290.
- Elfving, D. C., and Kaufmann, M. R. 1972. Diurnal and seasonal effects of environment on plant water relations and fruit diameter of citrus. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 97: 566-570.
- Farquhar, G. D., and Sharkey, T. D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant. Physiol.* 33: 317-345.
- Fereres, E., Cruz-Rombo, G., Hoffman, G. J., and Rawlins, S. L. 1979. Recovery of orange trees following severe water stress. *J. Applied Ecology* 16: 833-842.
- Fujioka, Y., and Kaida, Y. 1971. Studies of sprinkler irrigation in an Unshu-orange orchard: Soil moisture movement during irrigation cycles. *Memories of the College of Agr. Kyoto Univ.* 99: 29-57.
- 福山寿雄. 1991. 各種養液栽培法における温室メロンの品質差違に伴った生理学的比較研究. *愛媛大学農学部紀要* 36: 83-186.
- Garcia-Luis, A., Didehvar, F., Guardiola, J. L., and Baker, D. A. 1991. The transport of sugars in developing fruits of Satsuma mandarin. *Ann. Bot.* 68: 349-357.
- Graan, T. and Boyer, J. S. 1990. Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta* 181: 378-384.
- 長谷場徹也・武智 修. 1966. 蒸散に関する研究 (1) 柑橘蒸散の日変化について. *農業気象* 22: 1-6.
- 長谷部秀明・安宅雅和・森 聡・柴田好文. 1992. ワセウンシュウミカンの土壌被覆処

- 理が果汁中の糖含量および糖組成に及ぼす影響. 徳島果試研報. 20 : 1-10.
- Hashimoto, Y., and Nonami, H. 1990. Overview of current measurement techniques from aspects of plant science. p. 7-14. In: Y, Hashimoto., Kramer, P. J., Nonami, H., and Strain, B. R (eds.). Measurement techniques in plant science. Academic Press, San Diego, California.
- Hedrich, R., and Schroeder, J. I. 1989. The physiology of ion channels and electrogenic pumps in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 539-569.
- Heuer, B., and Plaut, Z. 1989. Photosynthesis and osmotic adjustment of two sugarbeet cultivars grown under saline conditions. *J. Exp. Bot.* 40: 437-440.
- Hirano, S., Kanematsu, T., Takagi, Y., and Abei, T. 1979. A simple infrared spectroscopic method for the measurement of expired $^{13}\text{CO}_2$. *Anal. Biochem.* 96: 64-69.
- 北条雅章・伊藤 正・田中昌子. 1996. 生育段階に応じたEC値を変えて栽培したNFTトマトの生育, 収量, 品質および生理的特性. *生物環境調節* 34 : 129-134.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- Hüsken, D., Steudle, E., and Zimmermann, U. 1978. Pressure probe technique for measuring water relations of cells in higher plants. *Plant Physiol.* 61: 158-163.
- 伊庭慶昭. 1977. ウンシュウミカンの品質管理に関する研究 : 主として収穫及び貯蔵方法が果実の品質に及ぼす影響について. 京都大学学位論文.
- 池田 敬・野並 浩・橋本 康. 1996. 環境ストレス下における組織培養植物体の生長を制御する水ポテンシャル場. *生物環境調節* 34 : 141-146.
- Ikeda, T., Nonami, H., and Hashimoto, Y. 1999. Hydraulic contribution in cell elongation of tissue-cultured plants: growth retardation induced by osmotic and temperature stresses and addition of 2, 4- dichlorophenoxyacetic acid and benzylaminopurine. *Plant Cell Environ.* 22: 899-912.
- 今井俊治. 1991. 密植・根域制限栽培法による4倍体ブドウの早期成園化の実証. 岡山大学学位論文.
- 井上 宏. 1989. ウンシュウミカンの花芽分化に及ぼす土壌乾燥と温度条件. *園学雑.* 58 : 581-585.
- 岩垣 功・泉 嘉郎・荒木忠治・広瀬和栄. 1981. ウンシュウミカンの成熟生理に関する研究 II 果肉, 果皮中の糖, 有機酸及びアミノ酸の変化. *果樹試報.* B 8 : 37-54.
- 岩永秀人・壽松木 章・村上ゆり子・間苧谷 徹. 1987. 熱電対湿度計法とプレッシャ

- 一・チャンバー法によるナシ果実の水ポテンシャルの測定について. 果樹試報. A14 : 49-56.
- Kadoya, K. 1972. Studies on the translocation of photosynthates in Satsuma mandarin II. Effects of root environmental conditions on the translocation of ^{14}C . J. Japan. Soc. Hort. Sci. 41: 210-366.
- Kadoya, K. 1973. Studies on the translocation of photosynthates in Satsuma mandarin III. Effects of water stress on the metabolism of sugars in fruit. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 42: 210-214.
- 門屋一臣. 1974. 温州ミカンの成長における光合成産物の分配利用に関する研究. 愛媛大学農学部紀要 18 : 193-254.
- 垣内典夫・伊庭慶昭・伊藤三郎. 1970. カンキツ果汁の基礎的研究 I 温州ミカンの有機酸および糖分の時期別変化. 果樹試報. B 10 : 149-162.
- Kato, T., and Kubota, S. 1978. Properties of invertases in sugar storage tissues of citrus fruit and changes in their activities during maturation. Physiol. Plant. 42: 67-72.
- Kaufmann, M. R. 1970. Water potential components in growing citrus fruits. Plant Physiol. 46: 145-149.
- Kaufmann, M. R., and Levy, Y. 1976. Stomatal response of *Citrus jambhiri* to water stress and humidity. Physiol. Plant. 38: 105-108.
- 川野信寿. 1984. 早生温州の加温ハウスにおける土壌水分管理に関する研究. 大分県柑橘試報. 2 : 11-37.
- 河瀬憲次・望岡亮介・尾形凡生・高辻豊二. 1993a. 温州ミカンのシートマルチ栽培と素材開発 (1). 農および園. 68 : 785-789.
- 河瀬憲次・望岡亮介・尾形凡生・高辻豊二. 1993b. 温州ミカンのシートマルチ栽培と素材開発 (2). 農および園. 68 : 899-905.
- 河瀬憲次・望岡亮介・尾形凡生・高辻豊二. 1993c. 温州ミカンのシートマルチ栽培と素材開発 (3). 農および園. 68 : 1001-1004.
- 菊池卓朗・門屋一臣・倉岡唯行. 1964. カンキツ果実の発育に関する組織学的研究 (第2報) 種・品種間差異について. 園学雑. 33 : 8-12.
- Koch, K. E. 1984. The path of photosynthate translocation into citrus fruit. Plant Cell Environ. 7: 647-653.
- Koch, K. E., and Avigne, W. T. 1990. Postphloem, nonvascular transfer in citrus. Plant Physiol. 93: 1405-1416.

- 小俣 靖. 1986. 美味しさと味覚の科学. 日本工業新聞社. 東京.
- 河内 宏・木下耕一・国分信彦. 1985. 植物体中微量代謝成分の ^{13}C 濃度の赤外線 $^{13}\text{CO}_2$ 分析計による測定. *Radioisotopes* 34 : 322-325.
- Kramer, P. J. 1983. *Water relations of plants*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Kramer, P. J., and Boyer, J. S. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Kriedemann, P. E. 1969a. ^{14}C translocation in orange plants. *Aust. J. Agric. Res.* 20: 291-300.
- Kriedemann, P. E. 1969b. ^{14}C distribution in lemon plants. *J. Hort. Sci.* 44: 273-279.
- 久保田収治・赤尾勝一郎・林田至人. 1978. ^{14}C 標識化合物をとり込ませた温州ミカン果実内の有機酸中放射能の分布. *園学雑.* 46 : 457-464.
- 久保田収治・福井春雄・赤尾勝一郎. 1972. 瀬戸内ミカン園の施肥合理化に関する研究 (第9報) 温州ミカン果汁中の, 糖・有機酸・遊離アミノ酸組成の果実肥大成熟過程における変化. *四国農試報.* 24 : 73-96.
- 久保田収治・本山栄一. 1972. 瀬戸内ミカン園の施肥合理化に関する研究 (第8報) 温州ミカン樹における ^{14}C - 光合成同化産物の同行 II. 生育段階などがその樹の光合成産物の移動と分布に及ぼす影響. *四国農試報.* 24 : 41-71.
- 倉岡唯行・菊池卓朗. 1961. カンキツ果実の発育に関する組織学的研究 (第1報) 温州ミカンについて. *園学雑.* 30 : 189-196.
- 栗山隆明・白石真一・吉田 守・下大迫三徳. 1974. 温州ミカンの品質に関する研究 (第4報) 土壤水分が果実品質におよぼす影響について. *福岡県立園芸研報.* 13 : 1-15.
- Levy, Y. 1980. Field determination of free proline accumulation and water-stress in lemon trees. *HortScience* 15: 302-303.
- Lowell, C. A., Tomlinson, P. T., and Koch, K. E. 1989. Sucrose-metabolizing enzymes in transport tissues and adjacent sink structures in developing citrus fruit. *Plant Physiol.* 90: 1394-1402.
- 町田 裕・間苧谷 徹. 1974. 果樹の葉内水分不足に関する研究 (第1報) Pressure chamber による温州ミカン葉の water potential の測定について. *園学雑.* 43 : 7-14.
- Mantell, A., Goldschmidt, E. E., and Monselise, S. P. 1980. Turnover of tritiated water in calamondin plants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105: 741-744.
- Maotani, T., and Machida, Y. 1976. Studies on leaf water stress in fruit trees. II. Relationship between climate and leaf water potential of satsuma mandarin (*Citrus unshiu*. Marc.) trees

during the winter. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 44: 360-366.

間苧谷 徹・町田 裕. 1977a. 温州ミカン樹の乾燥過程及び乾燥後のかん水による蒸散速度, 葉内水蒸気拡散と葉の水ポテンシャルの推移. 農業気象 32: 203-208.

間苧谷 徹・町田 裕. 1977b. 果樹の葉内水分不足に関する研究 (第7報) 夏季の葉の水ポテンシャルが温州ミカンの収穫時の果実品質に及ぼす影響について. 園学雑. 46: 145-152.

間苧谷 徹・町田 裕. 1980. 夏期におけるウンシュウミカン樹の水管理の指標としての葉の水ポテンシャル. 園学雑. 49: 41-48.

間苧谷 徹・町田 裕・山津憲治. 1977. 果樹の葉内水分不足に関する研究 (第6報) 葉の水ポテンシャルが温州ミカン樹の生育に及ぼす影響. 園学雑. 45: 329-334.

間苧谷 徹・町田 裕・山津憲治・山崎隆生. 1976. 果樹の葉内水分不足に関する研究 (第3報) 土壌要因がカンキツ葉の water potential に及ぼす影響について. 園学雑. 44: 367-374.

間苧谷 徹・山津憲治・町田 裕. 1976. 果樹の葉内水分不足に関する研究. IVウンシュウミカン果実の水の貯蔵タンクとしての役割について. 果樹試報E. 1: 51-57.

松本明芳・畠中 洋・白石真一. 1977. カンキツの有機酸に関する研究 (第3報) チッソの施用量が温州ミカン果汁中の有機酸および糖に及ぼす影響. 福岡園試報. 15: 29-34.

松本和紀・大庭義材・矢羽田二郎・津田勝男. 1991. 温州ミカンのフィルムマルチ栽培に関する研究 (第1報) 温州ミカンの品質に及ぼす土壌水分制御の影響. 福岡総農試研報B. 11: 73-76.

Meyer, R. F., and Boyer, J. S. 1981. Osmoregulation, solute-distribution, and growth in soybean seedlings having low water potentials. *Planta* 151: 482-489.

Mills, T. M., Behboudian, M. H. and Clothier. 1996. Water relations, growth, and the composition of 'Braeburn' apple fruit under deficit irrigation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121: 286-291.

Mitchell, J. P., Shennan, C., and Grattan, S. R. 1991. Development changes in tomato fruit composition in response to water deficit and salinity. *Physiol. Plant.* 83: 177-185.

三浦 洋・荒木忠治. 1988. 果実とその加工. 建帛社. 東京.

Molz, F. J., and Boyer, J. S. 1978. Growth-induced water potentials in plant cells and tissues. *Plant Physiol.* 62: 423-429.

- Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35: 299-319.
- 森永邦久. 1993. カンキツの光合成の向上と果実生産に関する研究. *四国農試報.* 57: 135-205.
- 森永邦久・薬師寺 博・宮田明義・小野祐幸・棟居信一. 1999. 潮風害による樹勢低下ウンシュウミカン樹における光合成同化産物の転流・分配特性. *園学雑.* 68: 95-100.
- 向井啓雄・高木敏彦・手島洋二・鈴木鐵男. 1996a. 秋季に水ストレスを与えたウンシュウミカン樹の果実各部位における糖含量. *園学雑.* 65: 479-485.
- 向井啓雄・高木敏彦・野田勝二・遠藤彰将・鈴木鐵男. 1996b. 水ストレス処理したウンシュウミカンの葉と果実における糖代謝酵素. *園学雑.* 65 (別1): 54-55.
- 向井啓雄・高木敏彦・山本孝行・野田勝二・相川博志・鈴木鐵男. 1995. 水ストレス処理したウンシュウミカン果実における糖代謝酵素. *園学雑.* 64 (別1): 66-67.
- Munns, R., and Weir, R. 1981. Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat leaves during moderate water deficits at two light levels. *Aust. J. Plant Physiol.* 8: 93-105.
- 新居直祐. 1985. ウンシュウミカン果実の維管束走行とその発達過程. *農および園.* 60: 815-817.
- Nii, N. 1988. Anatomical aspects of juice sacs of satsuma mandarin in relation to translocation. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 56: 375-381.
- Nii, N., and Coombe, B. G. 1990. Ultrastructural changes in the primordia of juice sacs of satsuma mandarin fruits. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 59: 35-41.
- 野並 浩. 1994. 植物生体計測と生物環境調節. *生物環境調節* 32: 203-217.
- 野並 浩. 1998. 農作物の水分生理 (4). *農および園.* 73: 515-522.
- 野並 浩. 1999. 農作物の水分生理 (21). *農および園.* 74: 1030-1038.
- Nonami, H. 1998. Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. *J. Plant Res.* 111: 373-382.
- Nonami, H., and Boyer, J. S. 1987. Origin of growth-induced water potential. *Plant Physiol.* 83: 596-601.
- Nonami, H., and Boyer, J. S. 1989. Turgor and growth at low water potentials. *Plant Physiol.* 89: 798-804.

- Nonami, H., and Boyer, J. S. 1990a. Primary events regulating stem growth at low water potentials. *Plant Physiol.* 93: 1601-1609.
- Nonami, H., and Boyer, J. S. 1990b. Wall extensibility and cell hydraulic conductivity decrease in elongating stem tissues at low water potentials. *Plant Physiol.* 93: 1610-1619.
- Nonami, H., and Boyer, J. S. 1993. Direct demonstration of a growth-induced water potential gradient. *Plant Physiol.* 102: 13-19.
- Nonami, H., Boyer, J. E., and Steudle, E. 1987. Pressure probe and isopiestic psychrometer measure similar turgor. *Plant Physiol.* 83: 592-595.
- Nonami, H., Mohri, K., Fukuyama, T., and Hashimoto, Y. 1992. Growth regulation of plant seedlings by ion concentration management in hydroponic culture. *Acta Hortic.* 319: 477-482.
- Nonami, H., and Schulze, E. D. 1989. Cell water potential, osmotic potential, and turgor in the epidermis and mesophyll of transpiring leaves. *Planta* 177: 35-46.
- Nonami, H., Wu, Y., and Boyer, J. S. 1997. Decreased growth-induced water potential: A primary cause of growth inhibition at low water potentials. *Plant Physiol.* 114:501-509.
- 農林水産省農産園芸局果樹花き課. 1999. 果樹農業に関する資料.
- Norman, S. M., Maier, V. P., and Pon, D. L. 1990. Abscisic acid accumulation and carotenoid and chlorophyll content in relation to water stress and leaf age of different types of citrus. *J. Agr. Food Chem.* 38: 1326-1334.
- Okano, K., Ito, O., and Kokubun, N. 1983. Determination of ^{13}C in plant materials by infrared absorption spectrometry using a simple calibration method. *Soil Sci. Plant Nutr.* 29: 369-374.
- 小野祐幸. 1985. ウンシュウミカンの光合成および生産構造からみた収量構成要因に関する研究. 京都大学学位論文.
- 大城正市・宮城光則. 1985. ウンシュウミカン樹の生育・収量および品質に及ぼす土壌深淺の影響. 沖縄農試研報. 10: 101-109.
- Parkinson, K. J. 1985. Porometry, p. 171-191. In: B. Marshall and F. I. Woodward (eds.). *Instrumentation for environmental physiology.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Pomper, K. W., and Breen, P. J. 1997. Expansion and osmotic adjustment of strawberry fruit during water stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122: 183-189.
- Ranney, T. G., Bassuk, N. L., and Whitlow, T. H. 1991. Osmotic adjustment and solute constituents in leaves and roots of water-stressed cherry (*Prunus*) trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116:

684-688.

Richards, L. A., and Ogata, G. 1958. Thermocouple for vapor pressure measurements in biological and soil systems at high humidity. *Science* 128: 1089-1090.

榑原正義・田中 実・金原敏治. 1977. ウンシュウミカンの収量と果実品質に及ぼす夏季のかん水と施肥量の影響. *愛知農総試研報*. B 9 : 105-111.

坂本辰馬・奥地 進. 1968. 温州ミカン果実の可溶性固形物, 酸に及ぼす降水量の影響. *園学雑*. 37 : 212-220.

坂本辰馬・奥地 進. 1970. 温州ミカン果実の酸の消長 (集積, 希釈, 減少) に及ぼす夏秋季の土壤乾湿の影響. *園学雑*. 39 : 107-114

沢村正義・箴島 豊. 1973. ¹⁴C-トレーサー法による温州ミカンの転流物質に関する研究. *農芸化学* 47 : 733-735.

沢村正義・橋永文男・箴島 豊. 1973. ¹⁴C-トレーサー法による温州ミカンの有機酸と糖の季節的变化に関する研究. *農芸化学* 47 : 571-576.

沢村正義・中島正利・箴島 豊. 1975. ¹⁴C-トレーサー法による温州ミカンの転流物質に関する研究. *農芸化学* 49 : 603-607.

Schneider, H. 1968. The anatomy of citrus. p. 1 - 85. In: W. Reuther, L. D. Batchelor and H. J. Webber (eds.). *The citrus industry. Vol. II. Anatomy, physiology, genetics and reproduction.* Univ. of California Press, Berkeley.

Scholander, D. F., Hammel, H. T., Bradsteet, D., and Hemmingsen, E. A. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346.

Shackel, K. A. 1984. Theoretical and experimental errors for *in situ* measurements of plant water potential. *Plant Physiol.* 75: 766-772.

Sharp, R. E., and Davies, W. J. 1979. Solute regulation and growth by roots and shoots of water-stressed maize plants. *Planta* 147: 43-49.

Sinclair, W. B. 1961. Organic acids and buffer properties. p. 161 -190. *The Orange: Its biochemistry and physiology.* Univ. of California Press, Riverside, California.

Slatyer, R. O., and Taylor, S. A. 1960. Terminology in plant- and soil- water relations. *Nature* 187: 922-924.

Spanner, D. C. 1951. The pertier effect and its use in the measurement of suction pressure. *J. Exp. Bot.* 2: 145-168.

- 居石知成・岩永秀人. 1992. かん水によるウンシュウミカン果実の減酸促進. 園学九研集. 1 : 55-56.
- 菅井春雄・鳥潟博高. 1976. 秋季の土壤水分含量が温州ミカンの果実の発育と果汁の成分におよぼす影響. 園学雑. 44 : 330-337.
- 鈴木鉄男. 1974. 夏季の土壤水分張力の変動にともなう温州ミカン果実の肥大と収縮. 農および園. 49 : 569-570.
- 鈴木鉄男. 1975. 夏季の土壤乾燥にともなう温州ミカン果実の収縮程度と採収果の品質との関係. 農および園. 50 : 919-920.
- 鈴木鉄男・岡本 茂・山田吉鋭. 1975. 温州ミカンの葉色と果実品質に及ぼす照度, チッ素濃度および土壤水分の影響. 園学雑. 44 : 241-247.
- 鈴木鉄男・金子 衛. 1965. カンキツ幼樹の生育におよぼす時期別無降雨処理の影響 (第1報). 愛知園芸試研報. 3 : 1-9.
- 鈴木鉄男・金子 衛・田中 実. 1967. カンキツ幼樹の生育と結実におよぼす時期別土壤乾燥処理の影響. 園学雑. 36 : 389-398.
- 鈴木鉄男・金子 衛・田中 実. 1969a. カンキツ幼樹の生育と結実に及ぼす時期別土壤水分含量の影響. 園学雑. 38 : 287-294.
- 鈴木鉄男・金子 衛・鳥潟博高・八田洋章. 1968. 温州ミカンの水分均衡に関する研究 (第1報) 葉の飽和水分不足度より見た water balance の変化. 園学雑. 37 : 37-44.
- 鈴木鉄男・橋爪光一・高木敏彦・岡本 茂. 1981. 温州ミカン樹における水ストレスが果実, 葉中の糖, 有機酸, アミノ酸, ABA 含量に及ぼす影響. 静岡大農学研報. 31 : 9-20.
- 鈴木鉄男・金子 衛・鳥潟博高. 1969b. 温州ミカンの水分均衡に関する研究 (第2報) 葉の W.S.D.測定法における二, 三の問題点と土壤水分, 施肥濃度が W.S.D.および見かけの同化量におよぼす影響について. 園学雑. 38 : 1-8.
- Syvetsen, J. P. 1982. Minimum leaf water potential and stomatal closure in citrus leaves of different ages. *Ann. Bot.* 49: 827-834.
- Syvetsen, J. P., and Albrigo, L. G. 1980. Seasonal and diurnal citrus leaf and fruit water relations. *Bot. Gaz.* 141: 440-446.
- Syvetsen, J. P., and Levy, Y. 1982. Diurnal changes in citrus leaf thickness, leaf water potential and leaf to air temperature difference. *J. Exp. Bot.* 33: 783-789.
- Syvetsen, J. P., and Yelenosky, G. 1988. Salinity can enhance freeze tolerance of citrus rootstock

- seedlings by modifying growth, water relations, and mineral nutrition. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113: 889-893.
- 高木敏彦・加藤信夫・鈴木鉄夫・岡本 茂. 1981. 温州ミカン樹における水ストレスが葉中水ポテンシャル, 光合成速度及び呼吸に及ぼす影響. 静岡大学農研報. 31: 21-25.
- 谷口哲微. 1971. カンキツのかん水に関する研究 (第2報) かん水, 乾燥処理と温州ミカン果実の発育, 収量, 品質について. 静岡柑試研報. 9: 27-37.
- 谷口哲微. 1993a. ウンシュウミカンの根域制限栽培 (1). 農および園. 68: 490-496.
- 谷口哲微. 1993b. ウンシュウミカンの根域制限栽培 (2). 農および園. 68: 584-586.
- 谷口哲微・野呂徳男. 1969. カンキツのかん水に関する研究 (第1報) かん水, 乾燥処理と温州ミカン樹の発育生態について. 静岡柑試研報. 8: 9-16.
- Timpa, J. D., Burke, J. J., Quisenberry, J. E., and Wendt, C. W. 1986. Effects of water stress on the organic acid and carbohydrate compositions of cotton plants. *Plant Physiol.* 82:724-728.
- 富田栄一. 1971. 温州ミカン果実の品質および開花に及ぼす夏期の水分と窒素施用の影響. 園学雑. 40: 225-229.
- 富田栄一. 1972. かん水が温州ミカン成木の果実の収量, 品質および葉内成分に及ぼす影響. 園学雑. 41: 353-360.
- 富田栄一・東 史郎. 1969. 温州ミカンの生育に及ぼす土壌水分の影響. 和歌山果試報. 2: 33-59.
- Tomlinson, P. T., Duke, E. R., Nolte, K. D., and Koch, K. E. 1991. Sucrose synthase and invertase in isolated vascular bundles. *Plant Physiol.* 97: 1249-1252.
- Tyree, M. T., and Hammel, H. T. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
- von Caemmerer, S., and Farquhar, G. D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- Vu, J. C. V., and Yelenosky, G. 1989. Non-structural carbohydrate concentrations in leaves of "Valencia" orange subjected to water deficits. *Environ. Exp. Bot.* 29: 149-154.
- Wang, Z., and Stutte, G. W. 1992. The role of carbohydrates in active osmotic adjustment in apple under water stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 816-823.
- Wang, Z., Quebedeaux, B., and Stutte, G. W. 1995. Osmotic adjustment: effect of water stress on carbohydrates in leaves, stems and roots of apple. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 747-754.

- Westgate, M. E., and Boyer, J. S. 1985. Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem, and silk growth at low water potentials in maize. *Planta* 164: 540-549.
- Wolf, A. V., Morden, G. B., and Prentiss, P. G. 1980. p. D-227 - D276. In: C. W. Robert (ed.) Concentrative properties of aqueous solutions: Conversion tables. CRC Handbook of chemistry and physics. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida.
- 矢羽田第二郎・大庭義材・松本和紀. 1993. ウンシュウミカンの施設栽培における根域制限栽培. 第1報 根域制限栽培の程度が樹の生育・果実品質に及ぼす影響. 福岡県農総試研報. B 12: 47-52.
- 矢羽田第二郎・大庭義材・桑原 実・松本和紀. 1995. 施設栽培で根域制限を行ったワセウンシュウの着果量が樹体の水分ストレス, 果実の品質, 収量ならびに花芽分化に及ぼす影響. 園学雑. 63: 745-752.
- 薬師寺 博. 1994. 乾燥ストレスによる温州ミカンの果実品質の向上技術. 農業技術 49: 118-122.
- Yakushiji, H., Morinaga, K., and Nonami, H. 1998. Sugar accumulation and partitioning in Satsuma mandarin tree tissues and fruit in response to drought stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123: 719-726.
- 薬師寺 博・野並 浩・福山寿雄・小野祐幸・橋本 康. 1997. 水耕養液濃度がウンシュウミカンの水分特性および果実品質に及ぼす影響. 生物環境調節 35: 117-122.
- 薬師寺 博・野並 浩・福山寿雄・小野祐幸・境 一憲・橋本 康. 1992. Isopiestic psychrometer による果樹および土壌の水ポテンシャルの計測. 園学雑. 61 (別1): 48-49.
- Yakushiji, H., Nonami, H., Fukuyama, T., Ono, S., Takagi, N., and Hashimoto, Y. 1996. Sugar accumulation enhanced by osmoregulation in Satsuma mandarin fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121: 466-472.
- Yakushiji, H., Nonami, H., Sakai, K., Fukuyama, T., Ono, S., Yuasa, T., and Hashimoto, Y. 1992. Water-stress-resistant citrus seedlings suitable for fruit production under greenhouse and plant factory conditions. *Acta Hort.* 319: 389-394.
- 薬師寺 博・居石知成・森永邦久. 1995. 乾燥ストレスの進行および回復過程におけるウンシュウミカンの水分特性. 園学雑. 64 (別2): 124-125.
- 山田 寿・向井啓雄・杉浦 明・苫名 孝. 1987. カンキツの耐寒性に及ぼす水ストレ

スの影響. 園学雑. 56: 273-279.

山田 寿・田中康治・杉浦 明. 1990a. ウンシュウミカンの水分特性と花芽分化に及ぼす低地温の影響. 新潟農学研報. 42: 7-11.

山田 寿・田中康治・杉浦 明・苦名 孝. 1990b. ウンシュウミカンの花芽分化に及ぼす水ストレスの強さと期間の影響. 新潟農学研報. 42: 1-6.

山崎清功・川村秋男. 1969. 土壤水分系とミカンの生育に関する研究 (第1報) 土壤水分張力がミカン幼木の生育におよぼす影響. 四国農試報. 17: 13-46.

山崎清功・氏家 勉・川村秋男. 1973. 土壤水分系とミカンの生育に関する研究 (第2報) 土壤水分および窒素施用量がミカンの生育におよぼす影響. 四国農試報. 26: 135-160.

Yen, C-R., and Koch, K. E. 1990. Development changes in translocation and localization of ¹⁴C-labeled assimilates in grapefruit: Light and dark CO₂ fixation by leaves and fruit. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115: 815-819.

湯浅哲信. 1992. 温州ミカンにおける経営の現状と新しい栽培法. p. 24-35. 農業技術センター研究成果発表要旨集. 広島県農政部.

Yuda, E., and Okamoto, S. 1967. The determination of the D.P.D. of Satsuma orange leaves (*Citrus unshiu* Marc.) by the chardakov dye method. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 36: 385-388.

Studies on Water Status and Production of High Quality Fruit in Citrus Trees

Hiroshi Yakushiji

Summary

It is well known that drought stress affects many physiological processes of most plants including citrus trees. In recent years, Japanese citrus growers have increasingly come to use raised bed planting, greenhouses, and mulch cultivation in fields in order to produce high quality citrus fruit, especially in Satsuma mandarin fruit (*Citrus unshiu* Marc.). Because citrus trees grown in mulch cultivation and greenhouses are artificially subjected to water stress conditions in order to increase sugar content in fruit. Although adequate water stress improves the quality of fruit due to sugar accumulation, water stress tends to reduce the yield of fruit and frequently damages subsequent growth of citrus trees. When many plants acclimate to water deficits, the maintenance of cell turgor by osmotic adjustment is an important physiological mechanism which can minimize the detrimental effects of drought stress. The drought tolerance of many plants is largely dependent on their capacity for osmotic adjustment and maintenance of cell turgor through the accumulation of solutes. However, little is known about the component of water potential on tissue levels in citrus trees. Thus, the physiological mechanisms of water stress on growth and sugar accumulation in citrus have not been studied critically.

In this paper, therefore, the author determined water potential, osmotic potential and turgor on tissue levels of citrus tree by using an isopiestic psychrometer. The relationship between water status and fruit quality was investigated and discussed on Satsuma mandarin trees grown under mulch cultivation and hydroponic culture. In addition, the relationship between osmotic adjustment and the sugar accumulation in fruit was examined by measuring the water status of tissues and assimilate partitioning of $^{13}\text{CO}_2$ in Satsuma mandarin trees subjected to different levels of drought stress.

1. Measurement of water status using the isopiestic psychrometer in soil and citrus tissues

1.1 Characteristics of water potential and component potentials in citrus tissues

The water potential of NaCl solution showed a straight line having a range of about -5.0 MPa. When leaf water potential measured with an isopiestic psychrometer was compared to that measured with a pressure chamber in mature citrus leaves, virtually similar values were obtained with both methods. While leaf water potentials became more negative, the osmotic potentials of the apoplast solution measured on xylem exudate showed constantly high. These results indicate that the soluble solids concentration in the apoplast was very low and water potentials of transpiring leaves almost consisted with matric potential. In order to test the dilute effect of apoplast solution on measuring osmotic potential in juice sacs after freezing and thawing, the osmotic potential of juice sacs after freezing and thawing was compared with that of juice extracted from juice sac. The osmotic potentials were observed a 1 : 1 correspondence between both samples. This suggested that the dilute effect of apoplast solution on symplast solution might be little in juice sacs after freezing and thawing when osmotic potential was determined by the isopiestic psychrometer. The water potential, osmotic potential, and turgor of fine roots, stems, leaves, peels, and juice sacs were determined using the isopiestic psychrometer. The water potential of juice sacs mostly consisted with osmotic potential, resulted in low turgor.

1.2 Effect of solute including soil media on soil water potential

In order to test osmotic effect produced by solutes in the soil on the soil water status, the total soil water potential of soils immersed in distilled water and in 0.1 M NaCl solution was measured with an isopiestic psychrometer. The curve was contracted from data for soil water content versus soil water potential in the same soil media. As the soil water content decreased, the water potential of both treatments decreased. The water potential of soils immersed in 0.1 M NaCl solution showed lower than that of distilled water at the same soil water content. It was found that the difference of water potential between both soil media is affected by the osmotic potential.

1.3 Water status of leaves and fruit of Satsuma mandarin trees under water deficit condition

The water potential, osmotic potential, and turgor of leaves and peels were examined on the process of soil drying and re-watering in order to clarify characteristics of water status under

drought stress. The decreases of water potential and turgor in peel were faster than those of leaf during soil drying treatment. At 12 h after re-watering, the water status of leaf and peel in the drought stressed trees recovered on the similar level of well-watered trees. When the relationship between water potential and turgor in leaves and peels at pre-dawn was examined, the turgors of leaves and peels rapidly decreased at lower water potential of $-1.00 \sim -1.50$ MPa and -0.80 MPa, respectively.

1.4 Evaluation of resistance for drought and salt stress in citrus rootstock seedlings

The possibility of evaluating drought-resistance of citrus rootstocks was examined by analyzing the water status under drought and salt stress conditions. The drought-resistance of five varieties of citrus plants was studied by measuring the water status of tissues while being subjected to water stress induced by both withholding water and adding high salinity in hydroponic culture. The five varieties used in this study were *Citrus sunki* hort. ex Tanaka, *Citrus tachibana* Tanaka, *Citrus tangerina* hort ex. Tanaka, *Poncirus trifoliata* Raf., and *Citrus depressa* Hayata. When they were grown in water deficit soils, stem turgor of *P. trifoliata* and *C. tangerina* was maintained at a higher level than that of the other three citrus varieties and thus, *P. trifoliata* and *C. tangerina* had higher capabilities of osmotic adjustment in response to a decrease in soil water content. When water stress applied by transplanting seedlings in NaCl solution or CaCl₂ solution, leaf turgor of all citrus varieties decreased. However, at the 120 h after the application of the Ca-salt stress, the leaf turgor of *P. trifoliata* and *C. tangerina* recovered to the same level as before the salt stress was applied. In Na-salt solution, *P. trifoliata* could not recover leaf turgor, but *C. tangerina* recovered leaf turgor. Characteristics of ionic permeability through the root tissue with respect to NaCl and CaCl₂ were different among five citrus varieties. Considering physiological characteristics of tolerance against drought stress and salt-stress, *C. tangerina* seedlings seem to be best suited for a citrus rootstock.

2. Water status and fruit quality of Satsuma mandarin trees grown under mulch cultivation.

The effect of drought stress induced on sugar accumulation in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc. cv. Nankan 20 gou) fruits was investigated. Satsuma mandarin trees were subjected to drought stress by using mulch cultivation from late August to early December. The water status

of soil, fine roots, pericarps, and juice sacs were determined by using the isopiestic psychrometer. As the severity of drought stress increased, both water potential and osmotic potential of fine roots and pericarps significantly decreased in trees grown under mulch cultivation compared to well-watered trees. Although water potential and osmotic potential decreased, turgor of both roots and pericarps of the drought stressed trees did not decrease under drought stress conditions. Because osmotic adjustment occurred in Satsuma mandarin trees in response to drought stress, turgor was maintained. Sugars accumulated in juice sac cells, and the osmotic potential of juice sacs in drought-stressed fruits gradually decreased. To examine the relationship between the SSC measured with the refractometer and the water potential in sucrose, glucose, fructose, and citric acid solutions, the slope of water potential of sucrose solution against SSC exhibited about half of those for fructose, glucose, and citric acid solutions. Concentrations of sucrose, fructose and glucose in fruit sap increased under drought stress, and also the acidity in the fruit juice increased. Furthermore, the total sugar content per fruit of drought stressed trees was significantly higher than in fruits of well-watered trees. These results suggest that higher accumulation of sugar in Satsuma mandarin fruits was not caused by dehydration under drought stress but caused by active osmotic adjustment in response to drought stress. When sugar components in osmotic adjusted fruits were analyzed, it was found that monosaccharides, i.e., glucose and fructose, were largely responsible for active osmotic adjustment in fruits under drought stress conditions.

3. Water status and fruit quality of Satsuma mandarin trees grown under hydroponic culture.

The present study was undertaken to evaluate the water status and fruit quality of Satsuma mandarin trees (*Citrus unshiu* Marc. cv. Okitsu-wase) affected by changing the nutrient concentration grown hydroponically from mid-September to harvest stage. The water potential of nutrient concentration was kept at -0.08 MPa as the control or gradually decreased to -0.43 MPa as the treatment. After the water potential of nutrient solution was lower than -0.30 MPa, both water potential and osmotic potential of leaves and juice sacs of fruit gradually decreased as compared with those of control trees. However, turgor of both tissues was maintained at the same value during the treatment. When the diurnal changes of net photosynthetic rate was compared, the net photosynthetic rate of leaves grown under high nutrient concentration showed lower than that under low nutrient concentration from morning till night. Though fruit growth nearly stopped for 30 days after the water potential of nutrient solution was lower than -0.30 MPa, the fruit

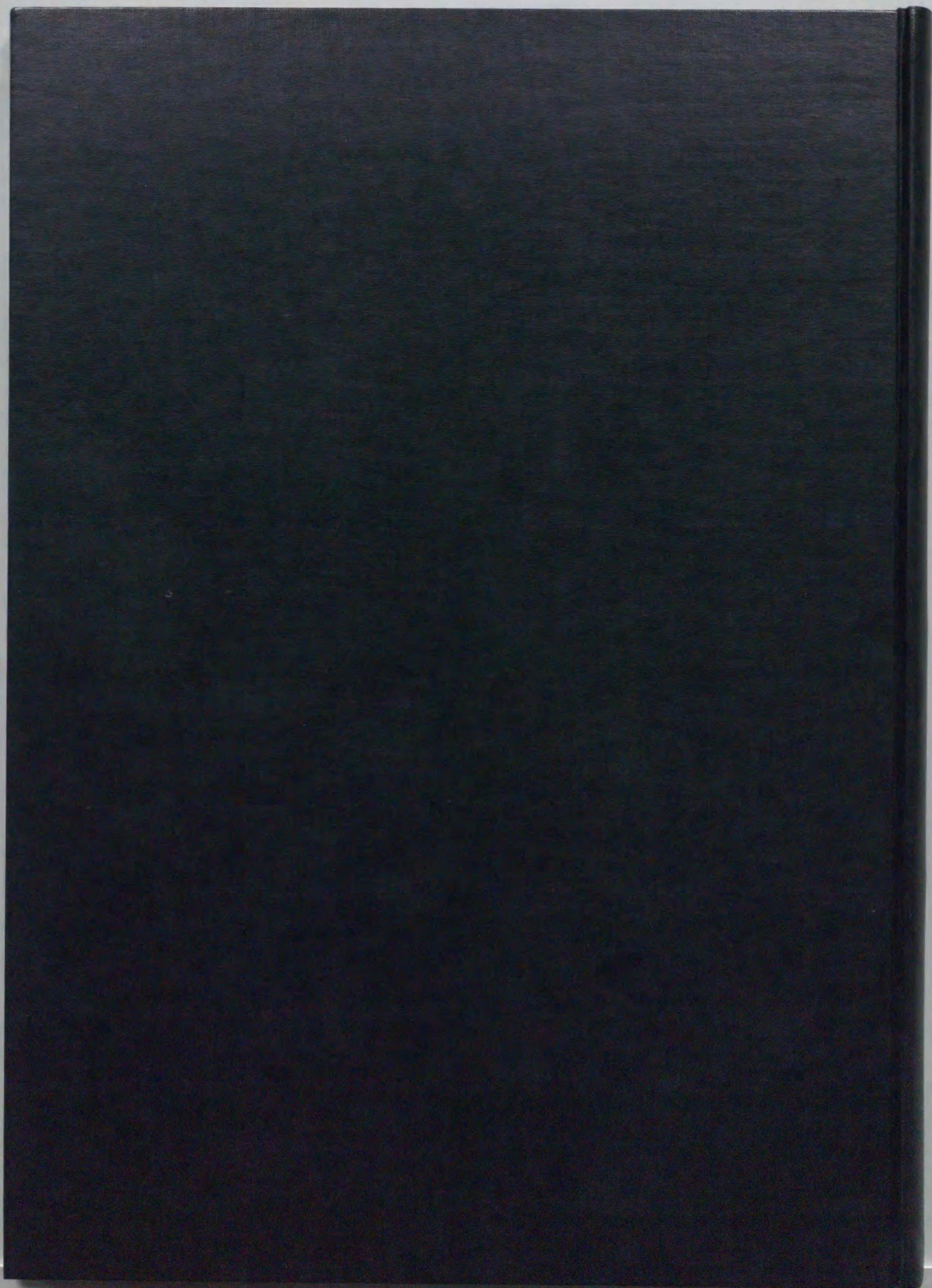
volume grown under high nutrient concentration increased since 55 days after treatment. However, the fruit size at harvest under high nutrient concentration was smaller than that of the control. The content of sucrose, fructose, and glucose in fruits grown under high nutrient concentration were significantly greater than those of the control, but the total sugar content per fruit and acidity showed no differences in both treatments. The application of hydroponics culture indicated that it is possible to control plant water status, and fruit growth, and to increase the sugar content of fruit by an increase in salinity of the nutrient solution.

4. Relationship between water status and partitioning of photosynthate of Satsuma mandarin in response to drought stress

Mechanisms of sugar accumulation in response to drought stress in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc. cv. Okitsu-wase) fruit were investigated. Pre-dawn leaf water potentials averaged -0.35 MPa for well-watered, -0.60 MPa for moderately drought-stressed, and -1.00 MPa for severely drought-stressed glasshouse-grown 3-year-old trees. Fruit peel turgor and fruit growth of the moderately drought-stressed trees recovered to a similar value to that of the well-watered trees.

Photosynthetic rates, transpiration rate and stomatal conductance of both moderately and severely drought-stressed trees were significantly lower than those of the well-watered plants, while the intercellular CO_2 concentration of both drought stressed trees was higher than that of well-watered plants. The fruit mass and pulp mass of the moderately drought-stressed trees were similar to those of the well-watered trees, whereas fruit produced in the severely drought-stressed trees were significantly smaller than those of the well-water trees. The fruit produced in the severely drought-stressed trees had the highest concentrations of SSC, sucrose, glucose, fructose, and acidity followed by those of the moderately drought-stressed trees and the well-watered trees. However, the total sugar content per fruit of moderately drought-stressed trees was significantly higher than that of well-watered and severely drought-stressed trees. A ^{13}C -labeling experiment showed that ^{13}C distribution in fruit grown under the moderately drought-stressed condition was the highest. Thus, photosynthates were most actively translocated in fruit of the moderately drought-stressed plants in relation to osmotic adjustment because the sink activity was promoted in fruit at moderately low water potentials. These findings indicate that sugar accumulation in fruit was caused by an increase in translocation of photosynthates into fruit, especially into the juice sacs, under drought stress.

As mentioned above, the relationship between fruit quality and water status in citrus trees, especially, Satsuma mandarin trees, in response to water stress was discussed in this study. The present results can contribute to the establishment of high quality fruit production by water management on the basis of water relations in *Citrus* trees.



Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

