トマトにおける果実生長および光合成産物の転流の 動態に対する環境作用

I. 光照射および昼夜温の影響

北野雅治・荒木卓哉・江口弘美

九州大学生物環境調節研究センター

Environmental Effects on Dynamics of Fruit Growth and Photoassimilate Translocation in Tomato Plants

I. Effects of Irradiation and Day/Night Air Temperature

Masaharu KITANO, Takuya ARAKI and Hiromi EGUCHI

Biotron Institute, Kyushu University, Fukuoka 812-8581, Japan

Dynamics of fruit growth and photoassimilate translocation in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) as affected by irradiation and day/night air temperature were analyzed in relation to respiration, photosynthesis and transpiration of the fruit and the leaf. Fruit growth was explained by about 80% of sap flux imported into the fruit and was scarcely affected by transpirational water loss from the fruit. Irradiation clearly enhanced fruit growth and photoassimilate translocation, and about 70% of fruit growth and about 80% of photoassimilate translocation were brought during the light period with highly activated leaf photosynthesis and fruit respiration under day/night air temperature of 25/15°C. In particular, when air temperature around fruits rose to 25°C in the light period, remarkable increases in fruit growth and photoassimilate translocation were found with the activated fruit respiration. On the other hand, decreases in fruit growth and photoassimilate translocation were found during the dark period without effects of air temperature. From these results, it was suggested that energy-dependent transport process of sugar in fruits is one of the determinant processes regulating fruit growth and photoassimilate translocation in tomato plants under light.

(Received February 20, 1998)

1998年2月20日受付

緒 言

トマトの果実生産に関する環境生理学的研究においては、果実の肥大生長と果実への光合成産物の転流に対する環境作用を明らかにすることが重要である。果実生長は、師管と道管を通して果実を集積する汁液フラックスと果実からの蒸散フラックスの収支に依存し、これらのフラックスと果実生長の経時変動を定量的に解析することが有効と考えられる。また、光合成産物の転流は、師管を通る汁液フラックスとそれに含

まれる光合成産物の濃度に依存して変動する。

トマト果実を集積する汁液フラックスについては、その主要な部分(約85%)が師管を通して流入していると推定されており(Ho *et al.*, 1987)、果実への汁液の師部輸送は、光合成産物の転流だけでなく果実の生長にも影響する重要な輸送プロセスである。この師管を通る汁液フラックスは、ソース葉とシンク器官(果実など)の間の光合成産物の濃度差にともなう圧ポテンシャル勾配による圧流によってもたらされと考えられている(Münch, 1927)。この圧流の維持には、ソース葉における光合成産物の供給および師管内への浸透

庄にともなう水の流入が不可欠であり (Münch, 1927; Milburn, 1975; Smith *et al.*, 1980), 葉における光合成と蒸散は, それぞれ光合成産物の供給と植物個体内の水の分配を通して汁液フラックスの動態に影響するものと考えられる。また, トマト果実においては, 受粉後2~3週間以降に, 果実内の師部から貯蔵細胞までの糖の輸送プロセスがアポプラスト経路となるために, 糖の能動的な膜輸送が必要となり, この糖の能動的膜輸送が果実への糖の集積を律速しうることが, 果皮組織片を使った研究で報告されている (Ruan and Patrick, 1995; Ruan *et al.*, 1997)。したがって, 果実内の糖の輸送プロセスが呼吸の変化を通して, 果実への光合成産物の転流に関与することも推察される。

以上のような観点から本研究では, トマトにおける果実生長および光合成産物の転流の動態を同一果房内で計測し, それらに対する環境作用として光照射および昼夜温の影響を, 果実における呼吸, 蒸散, 汁液フラックスおよび葉における光合成と蒸散に関連させて解析した。

材料および方法

1. 材料植物

材料には, トマト (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 品種「ハウス桃太郎」を用い, ファイトトロンガラス室 (昼夜気温 23/18°C, 相対湿度 70%) において水耕ポット (13 L) で栽培した。培養液には, 大塚ハウス肥料1号および2号 (大塚化学, 大阪) を3:2の割合で混合して標準濃度の1/2で用い, 連続通気を行った。第2果房の開花前に第1果房の上位2葉を残して摘心するとともに, 第1果房の果実を3個に制限した。トマトでは, 受粉後約3週間の時期に果実への光合成産物の集積が最も盛んになる (Ho *et al.*, 1987)。そこで本実験では, 受粉後19~23日目の植物を人工照明グロースクキャビネットに搬入し, 2日後に計測を開始した。

2. 果実および葉におけるガス(CO₂, H₂O)フラックスの計測

果実および葉における光合成と呼吸にともなうCO₂フラックスおよび蒸散にともなうH₂Oフラックスの計測装置をFig. 1に示す。本装置は, 果実チャンバ, 葉チャンバ, ガス濃度測定経路, 換気用エアポンプおよびコンピュータで構成されている。果実チャンバ (FC; 110×35×40 mm) および葉チャンバ (LC; 260×150×75 mm) はアクリル製で, 空気攪拌用のファ

Fig. 1 Schematic diagram of systems set on a tomato plant for measuring CO₂ and H₂O gas fluxes in an attached fruit and leaflet, expansive growth of the fruit and photoassimilate flux through a pedicel.

EDTA, ethylenediaminetetraacetic acid solution (20 mM); FC, fruit chamber; IN, air inlet of the ventilating openings; IRGA, infrared CO₂ and H₂O gas analyzer; LC, leaf chamber; LDS, laser displacement sensor; OUT, air outlet of the ventilating openings; P, air pump for ventilating each chamber; S, shutter of the ventilating openings; SD, servomotor for driving the shutters; TSV, three-way solenoid valve for switching the air sampling path between fruit and leaf chambers; solid line, air sampling path; broken line, signal line.

ンと換気出入り口 (IN および OUT) を有しており, 各チャンバの換気は, サーボモータ (SD) で駆動されるシャッタ (S) の開閉および換気用エアポンプ (P) の ON-OFF 動作によって操作される。ガス濃度測定経路は, テフロンチューブ, ガス経路を切り換えるための電磁三方弁 (TSV) および赤外線 CO₂・H₂O ガス分析計 (IRGA; LI6262, LI-COR, Inc., Nebraska) で構成されている。計測は, 第1果房の基部から3番目の果実 (果径約3 cm) および第8葉の成熟した小葉で行った。ここで, 第8葉は第1果房に対する主要なソース葉のひとつであることが報告されている (Tanaka and Fujita, 1974)。インタクトの果実 (がくを含む) と小葉

を各チャンバにおさめ、換気出入り口のシャッタを開いて、エアポンプでチャンバ周辺の空気を導入して、各チャンバ内の空気条件をチャンバ周辺の空気条件に追従させた。ガス濃度測定経路上の三方弁を操作して、ガスの経路を30秒ごとに果実チャンバ側と葉チャンバ側に交互に切り換え、チャンバ内のCO₂濃度([CO₂])とH₂O濃度([H₂O])を1秒間隔で計測した。各チャンバでの30秒間の濃度測定中に、15秒間だけ換気出入り口のシャッタを閉じ、エアポンプによる換気を中断してガス濃度測定中のチャンバを一時的に閉鎖系とし、その後はシャッタを開き換気を再開して開放系にした。すなわち、各チャンバを1分間のうち15秒間だけ閉鎖系にし、45秒間は開放系に保った。

各チャンバの15秒間の閉鎖状態での[CO₂]および[H₂O]は、果実(がくを含む)または葉からのフラックスによって、約5秒間のむだ時間の後、一定の速度で直線的に変化した。そのときの各チャンバ内の果実または葉からのCO₂フラックスおよびH₂Oフラックスは、各ガス濃度の変化速度(d[CO₂]/dtおよびd[H₂O]/dt)とチャンバおよびガス濃度測定経路内の空気間隙の体積(V_{sys})との積で評価することができる(Jarvis and Čatský, 1971)。そこで、[CO₂]および[H₂O]の変化速度については、各濃度が直線的に変化する時間帯、すなわち閉鎖系に切り換えたのち、5秒(むだ時間)経過後から10秒間において、1秒間隔で計測した各濃度と時間(t)との回帰直線式を逐次求め、その傾きをd[CO₂]/dtおよびd[H₂O]/dtとした。そのときの直線回帰は常に0.1%レベルで有意であった。V_{sys}は果実チャンバ側と葉チャンバ側でそれぞれ異なり、各チャンバ、テフロンチューブ、三方弁および赤外線ガス分析計内の複雑な空気間隙の体積を含み、直接計測による決定は不可能である。そこで、本装置では一定濃度(494 μmol mol⁻¹)のCO₂標準ガスを各チャンバ内に既知の速度で添加したときの[CO₂]の変化速度から求め、果実チャンバ側でV_{sys}=0.247 Lおよび葉チャンバ側でV_{sys}=2.61 Lと決定した(Kitano *et al.*, 1997)。果実および葉における各ガスフラックスは放出時に正值であり、果実においては単位果実体積当たりのCO₂放出フラックス(J_{CF}, nmol cm⁻³ s⁻¹)およびH₂O放出フラックス(J_{WF}, cm³ cm⁻³ s⁻¹)に、葉においては単位葉面積当たりのCO₂吸収フラックス(-J_{CL}, μmol m⁻² s⁻¹)およびH₂O放出フラックス(J_{WL}, mmol m⁻² s⁻¹)に換算した。

3. 果実の生長速度の計測

Fig. 1に示すように果実チャンバに装着した一対のレーザ変位計(LDS; Z4M-W40, オムロン, 京都)を用いて、ガスフラックス計測中の果実の直径D_Fを非接触で計測した。1分ごとにD_Fの経時変化を計測し、事前に求めたD_F(cm)と果実体積(V_F, cm³)との関係V_F=0.4177D_F³+1.932(n=16, R²=0.98***)に基づいてV_Fの経時変化に換算した(Kitano *et al.*, 1996)。そして、1時間の変化量に基づいて、果実の単位体積当たりの生長速度(GRF, cm³ cm⁻³ s⁻¹)を評価した。LDSの分解能は1.5 μmであり、果径の1時間当たりの平均生長量(約100 μm)に対して十分な分解能と考えられるが、温度変化にともなう果実チャンバのアクリル板側壁の伸縮などによる誤差を補正する必要があった。そこで、果実チャンバ中央に膨張係数が既知の真鍮塊をおさめ、その厚さをLDSで計測しながら±10°Cの温度変化を与え、そのときの計測値の変化から、温度変化にともなう誤差に対する補正係数を7.0 μm/°Cと決定した。

4. 光合成産物の転流フラックスの計測

エチレンジアミン四酢酸溶液(EDTA)は、キレート剤としてCaイオンと結合して師管におけるカロース形成を抑制し、葉柄などの切り口からの光合成産物の滲出を維持することが知られている(King and Zeevaart, 1974)。そこで、第1果房の基部から2番目の小果柄の切り口をEDTA溶液中に浸し、小果柄を通る光合成産物の転流フラックスの経時変化を以下の方法で評価した。EDTA溶液としては、トマト小果柄において最も有効であった濃度20 mMの溶液をKOHでpH 7.0に調整して用いた(Araki *et al.*, 1997a)。まず、計測開始2時間前に、小果柄を剃刀で切断して果実を切除し、小果柄の切り口をEDTA溶液に計測開始まで浸した。その間、EDTA溶液を新鮮なものと数回取り替え、小果柄の切り口からEDTA溶液内に漏出する細胞の内容物などを取り除いた。計測の開始にあたっては、一定量(V_c=1 000 μL)のEDTA溶液を容れたゴム栓付きのガラス容器を小果柄に装着し、小果柄の切り口から約1.5 cmまでを容器内のEDTA溶液に浸した(Fig. 1)。一定の時間間隔(Δt=30 min)ごとに容器内の溶液を一定量(ΔV_s=500 μL)だけ採取し、その直後に新鮮なEDTA溶液を補充して、容器内の溶液の量を元の体積(V_c=1 000 μL)まで戻した。溶液の採取および補充は、マイクロシリンジで計量しながら行った。Δtごとに採取した溶液を孔径0.45 μm

の膜フィルタでろ過したのち、高速液体クロマトグラフシステム（カラムオープン、CTO-10A；スルホン化ポリスチレン樹脂カラム、SCR-101N；ポンプ、LC-10AD；示差屈折計、RID-6A；島津製作所、京都）を用いて、溶液中の糖組成（スクロース、グルコースおよびフルクトース）の分別定量（カラム温度、40℃；移動相、水）を逐次行った。

採取間隔（ Δt ）だけ前後する時間 t_1 と t_2 間の各糖の転流フラックス（ J_{SP} ）は、ガラス容器内における各糖の収支に基づいて次式で評価した。

$$J_{SP} = \{C_2 V_C - C_1 (V_C - \Delta V_S)\} / \Delta t$$

ここで、 C_1 と C_2 はそれぞれ時間 t_1 および t_2 に採取したガラス容器内の溶液の糖濃度である。各糖に対して求めた J_{SP} を、さらに炭素のフラックスに換算し、各糖の J_{SP} にともなう炭素のフラックスの和を転流フラックス（ J_{CP} , nmol s^{-1} ）とした。本方法で評価した転流フラックスは、果実を切除した小果柄を通る転流フラックスであるが、光条件の急変およびソース葉の切除によって動的に変化したことから（Araki *et al.*, 1997a）、この方法はソース葉から果房までの篩管にそった圧ポテンシャル勾配の変化を反映した転流フラックスの動的变化を相対的に評価するものと考えられる。

5. 実験条件

グロースキャビネット内の気温条件として、Table 1 に示すように、明期（6:00～18:00）と暗期（18:00～6:00）で、茎葉部周辺の気温（ T_{AL} ）および果房部周辺の気温（ T_{AF} ）の条件が異なる 4 種の昼夜温条件区を設定した。すなわち、茎葉部周辺および果房部周辺と

もに昼夜温を 20（昼）/20（夜）℃で昼夜一定にする CON 区、茎葉部周辺および果房部周辺ともに 25/15℃で昼夜変温にする CHG 区、茎葉部周辺のみを 25/15℃で昼夜変温とし、果房部周辺は 20/20℃で昼夜一定にする CHG-L 区、さらに茎葉部周辺は 20/20℃で昼夜一定とし、果房部周辺のみを 25/15℃で昼夜変温にする CHG-F 区の合計 4 種の条件区を設定した。そこで、果房部の昼夜温条件が茎葉部の条件と異なる条件区（CHG-L および CHG-F 区）においては、グロースキャビネット内に設置した別の空気調和機から、果房周辺および果実チャンパ換気口（IN）に、制御空気を導入して、果房部を茎葉部と異なる昼夜温条件に暴露した。いずれの条件区においても、PPFD 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ （メタルハライドランプ、DR400/T(L)，東芝ライテック、東京）、12 時間日長（6:00～18:00）とし、昼夜の気温は整定時において設定値 $\pm 0.5^\circ\text{C}$ 、相対湿度 $70 \pm 15\%$ 、 CO_2 濃度 $370 \pm 30 \mu\text{mol mol}^{-1}$ であった。また、水耕ポット内の培養液の温度は、茎葉部周辺の気温に影響されて緩やかに変化したが、つねに $20 \pm 4^\circ\text{C}$ であった。各昼夜温条件区での計測には、それぞれ 3 個体の植物を供試し、それらの平均値を解析に用いた。

結果および考察

1. 果実および葉におけるガスフラックス

果房部周辺の気温（ T_{AF} ）が昼夜温一定（20/20℃、CON 区）および昼夜変温（25/15℃、CHG 区）における、果実の呼吸にともなう CO_2 放出フラックス（ J_{CF} ）と蒸散にともなう H_2O 放出フラックス（ J_{WF} ）の日変化

Table 1 Conditions of day/night air temperatures around leaves and fruits in four different treatments.

Treatments	Day/Night air temperature	
	Around leaves	Around fruits
CON	20/20(°C)	20/20(°C)
CHG	25/15	25/15
CHG-L	25/15	20/20
CHG-F	20/20	25/15

Day, 6:00–18:00; Night, 18:00–6:00; CON, treatment where day/night air temperatures around leaves and fruits were set at 20/20°C (i.e., constant air temperature throughout the whole day); CHG, treatment where day/night air temperatures around leaves and fruits were set at 25/15°C; CHG-L, treatment where day/night air temperature was set at 25/15°C around leaves and at 20/20°C around fruits; CHG-F, treatment where day/night air temperature was set at 25/15°C around fruits and at 20/20°C around leaves.

Fig. 2 Diurnal time courses of CO₂ and H₂O gas fluxes in an intact fruit affected by step change in irradiance under different conditions of day/night air temperature around fruits.

T_{AF} , air temperature around fruits; J_{CF} , respiratory CO₂ efflux of which value under light indicates respiratory CO₂ efflux minus photosynthetic CO₂ influx; J_{WF} , transpirational H₂O efflux; CON and CHG, treatments where day/night air temperatures around fruits were set at 20/20°C and 25/15°C, respectively, as shown in Table 1.

を Fig. 2 に示す。昼夜一定区においては、 J_{CF} は光照射時に果実の光合成による CO₂ 吸収の開始によって、急激に低下したのち、光照射下ではわずかに増加し、消灯時に光合成の停止にともなって急速に上昇した。一方、光照射時に 15°C から 25°C への気温上昇をともなう昼夜変温区においては、 J_{CF} は光照射直後に光合成の開始によって一時的に低下したが、温度上昇にともなう果実呼吸の増加によって急激に上昇し、約 2 時間で光照射前の 2.5 倍の最大値に達したのち、消灯直前まで漸減した。消灯直後には光合成による CO₂ 吸収の停止によって一時的に上昇したが、25°C から 15°C への温度低下にともなって急激に低下した。明期の J_{CF} は、気温 20°C の昼夜一定区に比べて、25°C に加温される昼夜変温区において著しく大となり、明期中 (6:00~18:00) の積算値 (ΣJ_{CF}) は、昼夜一定区の約 3.2 倍であった。一方、暗期においては、気温が 15°C に低下する昼夜変温区の ΣJ_{CF} は著しく小となり、気温 20°C

Fig. 3 Diurnal time courses of CO₂ and H₂O gas fluxes in a leaflet affected by step change in irradiance under different conditions of day/night air temperature around leaves.

T_{AL} , air temperature around leaves; $-J_{CL}$, CO₂ influx of which value under light indicates rate of net photosynthesis; J_{WL} , transpirational H₂O efflux; CON and CHG, treatments where day/night air temperatures around leaves were set at 20/20°C and 25/15°C, respectively, as shown in Table 1.

の昼夜一定区の約 0.5 倍であった。以上のように、果房の昼夜変温処理によって、果実の呼吸が明期の加温にともなって著しく活発になり、暗期は温度低下にともなって著しく抑制された。果実からの蒸散にともなう J_{WF} は、光照射によって急速に上昇した。明期と暗期のそれぞれで J_{WF} はほぼ一定に保たれたが、明期においては 25°C に加温される昼夜変温区で大となり、昼夜一定区の約 1.5 倍であった。暗期においては両条件区の差はわずかであった。トマト果実においては、果皮には気孔が存在しないが、がくには気孔が存在する。したがって、光照射直後にみられた光合成による CO₂ 吸収と蒸散による H₂O 放出の急速な変化は、おもにがくの光合成と蒸散によってもたらされたと考えられる (Araki *et al.*, 1997b)。

Fig. 3 に、茎葉部周辺の気温 (T_{AL}) が昼夜一定 (20/20°C, CON 区) および昼夜変温 (25/15°C, CHG 区) における葉の光合成にともなう CO₂ 吸収フラックス ($-J_{CL}$) と蒸散にともなう H₂O 放出フラックス (J_{WL})

の日変化を示す。 $-J_{CL}$ と J_{WL} は、光照射直後に急速に上昇し、その後の明期において $-J_{CL}$ と J_{WL} はそれぞれほぼ一定に維持された。気温を 15°C から 25°C に上昇させた昼夜変温区において、光照射による光合成と蒸散の増加はより顕著であり、昼夜変温区の $-J_{CL}$ と J_{WL} は、それぞれ昼夜一定区の約 1.5 倍と 2.2 倍であった。暗期においては、両区間で差はほとんど認められなかった。以上のように、茎葉部の昼夜変温 (25/15°C) 処理によって、明期における葉の光合成および蒸散が著しく活発となった。

2. 光合成産物の転流および果実生長

Fig. 4 に、昼夜変温区 (CHG, CHG-L および CHG-F 区) における転流フラックス (J_{CP}) の日変化を昼夜一定区 (CON 区) での日変化と対比させて示す。トマトにおいては、転流される糖の大部分はスクロースであ

Fig. 4 Diurnal time course of photoassimilate flux through the pedicel (J_{CP}) affected by step change in irradiance under different conditions of day/night air temperatures around leaves and fruits.

CON, treatment where day/night air temperatures around leaves and fruits were set at 20/20°C (i.e., constant air temperature throughout the whole day); CHG, treatment where day/night air temperatures around leaves and fruits were set at 25/15°C; CHG-L, treatment where day/night air temperature was set at 25/15°C around leaves and at 20/20°C around fruits; CHG-F, treatment where day/night air temperature was set at 25/15°C around fruits and at 20/20°C around leaves. Vertical bars indicate 95% confidence limits.

り、いずれの条件区においても、光照射によって J_{CP} は上昇したが、光照射下の変化は、各条件区で異なる様相を示した。すなわち、CON 区においては、光照射後緩やかに上昇を開始したが、すぐに J_{CP} の上昇は抑制され、10時以降 18時の消灯時までほぼ一定 (約 10 nmol s⁻¹) にとどまった。一方、光照射後に茎葉部および果房部がともに 25°C に加温される CHG 区においては、光照射後に急速に上昇し、約 4 時間後には CON 区の約 2 倍の最大値 (約 20 nmol s⁻¹) にまで達した。その後、転流フラックスは減少し、16 時には CON 区とほぼ等値となった。光照射後に茎葉部のみが 25°C に加温される CHG-L 区においても、光照射直後に CHG 区と同様に急速に上昇したが、約 2 時間後には上昇は抑制された。そのときの最大値は果房部もともに加温される CHG 区よりも著しく低く、CON 区の約 1.3 倍にとどまり、午後からは CON 区とほぼ等値に抑制された。光照射とともに果房部のみが 25°C に加温される CHG-F 区においても、 J_{CP} は光照射後に CON 区よりも急速に上昇したが、茎葉部が加温され葉の光合成がより活発な条件区よりも光照射直後の立ち上がりは緩やかであった。しかしながら、上昇の継続時間は長く、約 8 時間上昇した後、14 時ごろに CON 区の約 1.7 倍の最大値に達した。その後は他の昼夜変温区と同様に減少して、消灯時 (18 時) には CON 区とほぼ等値となった。消灯直後は、 J_{CP} はすべての条件区において急速に減少し、暗黒下では低値 (約 3 nmol s⁻¹) で安定した。

このように、すべての条件区で光照射による葉の光合成の開始とともに転流フラックスは上昇したが、光照射後の上昇速度、上昇の継続時間および最大値が、茎葉部および果房部の温度条件によって変化した。すなわち、光照射とともに茎葉部が加温される条件区では、葉の光合成がより活発となり (Fig. 3)、光照射直後に転流フラックスはより急速に上昇するが、そのときに果房部の加温をとまなわない条件区においては、すぐに上昇は抑制され、最大値も低くなった。一方、光照射とともに果房部が加温される条件区では、明期中の果実の呼吸がより活発となり (Fig. 2)、転流フラックスの上昇の継続時間も長く、最大値も高くなった。これらのことから、茎葉部周辺の気温は、光照射直後の光合成の変化を通して、転流フラックスの立ち上がりに関与し、その後の明期中の転流フラックスの変化は、果実の呼吸の変化を通して果房部周辺の気温に影響されていることが示唆された。

Fig. 5 に、それぞれ CHG 区、CHG-L 区および CHG-F 区における果実の生長速度 (GRF) の日変化を

Fig. 5 Diurnal time course of relative growth rate of a fruit (GRF) affected by step change in irradiance under different conditions of day/night air temperatures around leaves and fruits.

CON, treatment where day/night air temperatures around leaves and fruits were set at 20/20 °C (i.e., constant air temperature throughout the whole day); CHG, treatment where day/night air temperatures around leaves and fruits were set at 25/15°C; CHG-L, treatment where day/night air temperature was set at 25/15°C around leaves and at 20/20°C around fruits; CHG-F, treatment where day/night air temperature was set at 25/15°C around fruits and at 20/20°C around leaves. Vertical bars indicate 95% confidence limits.

CON 区での日変化と対比させて示す。いずれの条件区においても、 GRF は複雑に変動し、必ずしも転流フラックスと平行的には変化しなかった。また、 GRF も光照射とともに果房部の加温をとまなう条件区 (CHG および CHG-F 区) において、光照射後の上昇がより顕著であった。

果実の生長速度にみられた複雑な変動の原因は、本研究では明らかではないが、小果柄を通して果実へ流入した汁液フラックスの果実生長および果実蒸散への分配を調べた。例として、Table 2 に昼夜一定区 (CON 区) と昼夜変温区 (CHG 区) における明期中と暗期中の汁液フラックス (J_{SAP}) の積算量 (ΣJ_{SAP}) に対する、果実の生長量 (ΣGRF) および果実 (がくを含む) からの蒸散量 (ΣJ_{WF}) のそれぞれの割合を示す。ここで、 ΣJ_{SAP} は ΣGRF と ΣJ_{WF} の和で評価した。どちらの条件区においても、昼夜の合計でみると、果実に流入した汁液フラックスの約 80% が果実の肥大生長に寄与し、果実のがくおよび外果皮からの蒸散で失われる割合は約 20% で著しく小さいことが明らかとなった。さらに、果実からの蒸散フラックスは、明期と暗期のそれぞれで安定していたことから、果実からの蒸散は、果実の生長速度の複雑な変動に、ほとんど関与していないことが示唆された。

Table 3 に各条件区における明期中と暗期中の転流量 (ΣJ_{CP}) および生長量 (ΣGRF) と、それらの明暗期の割合を示す。転流量については、明期において昼夜変温の各区で CON 区より大きくなる傾向がみられ、とくに果房部の温度が加温される条件区 (CHG および CHG-F 区) での増加が顕著であった。光合成産物は明期により多く転流され、とくに葉の光合成や果実の呼吸が活発な昼夜変温条件区では、光合成産物の転

Table 2 Proportions of fruit growth and fruit transpiration to sap flux imported into a fruit under different conditions of day/night air temperatures around leaves and fruits.

	Day		Night		Day+Night	
	CON	CHG	CON	CHG	CON	CHG
ΣGRF ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$)	0.087	0.152	0.069	0.064	0.156	0.216
ΣJ_{WF} ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$)	0.029	0.042	0.010	0.009	0.039	0.051
ΣJ_{SAP} ($\text{cm}^3 \text{cm}^{-3}$)	0.116	0.194	0.079	0.073	0.195	0.267
$\Sigma GRF / \Sigma J_{SAP}$ (%)	75.0	78.4	87.3	87.7	80.0	80.9
$\Sigma J_{WF} / \Sigma J_{SAP}$ (%)	25.0	21.6	12.7	12.3	20.0	19.1

ΣGRF , ΣJ_{WF} and ΣJ_{SAP} , cumulative fruit growth, fruit transpiration and sap flux during the daytime (Day, 6:00–18:00) and the nighttime (Night, 18:00–6:00); CON and CHG, treatments where day/night air temperatures around fruits were set at 20/20°C and 25/15°C, respectively, as shown in Table 1.

Table 3 Photoassimilate translocation and fruit growth during the daytime (Day, 6:00–18:00) and the nighttime (Night, 18:00–6:00) under different conditions of day/night air temperatures around leaves and fruits.

Treatments	Sugar translocation			Fruit growth		
	$(\sum J_{CP})_{Day}$	$(\sum J_{CP})_{Night}$	$(\sum J_{CP})_{Day}$	$(\sum GRF)_{Day}$	$(\sum GRF)_{Night}$	$(\sum GRF)_{Day}$
			$(\sum J_{CP})_{Day+Night}$			$(\sum GRF)_{Day+Night}$
CON	0.402 ^a (mmol)	0.171 ^a (mmol)	70.6(%)	0.087 ^a (cm ³ cm ⁻³)	0.069 ^{ab} (cm ³ cm ⁻³)	56.5(%)
CHG	0.636 ^c	0.154 ^a	80.4	0.152 ^{bc}	0.064 ^a	70.6
CHG-L	0.508 ^a	0.156 ^a	76.7	0.128 ^b	0.082 ^b	61.5
CHG-F	0.576 ^b	0.174 ^a	76.7	0.165 ^c	0.066 ^{ab}	71.4

$(\sum J_{CP})_{Day}$, $(\sum J_{CP})_{Night}$ and $(\sum J_{CP})_{Day+Night}$, cumulative photoassimilate translocation during the daytime, the nighttime and the whole day, respectively; $(\sum GRF)_{Day}$, $(\sum GRF)_{Night}$ and $(\sum GRF)_{Day+Night}$, cumulative fruit growth during the daytime, the nighttime and the whole day, respectively; CON, CHG, CHG-L and CHG-F, treatments where day/night air temperatures around leaves and fruits were set at 20/20°C or 25/15°C as shown in Table 1. Values followed by the same letters in each column are not significantly different at 5% level according to Student's *t*-test.

流の約 80%が明期中に行われた。一方、暗期の転流量はわずかであり、温度条件の影響は認められなかった。このように、明期における光合成産物の転流に対する温度の影響が顕著であり、とくに明期での果房部の加温は、果実の呼吸を活発にするとともに、光合成産物の転流を著しく促進した。生長量についても、昼夜変温区で明期の生長量が大きくなる傾向がみられ、とくに果房部が加温される条件区 (CHG-F および CHG 区) での増加が顕著であった。生長量の明期と暗期の割合は、昼夜変温区で明期の割合がより大となり、とくに果房部が明期に加温される条件区では生長量の約 70%が明期中にもたらされた。果実の生長も、光合成産物の転流と同様に明期中の割合が大であったが、転流に比べて明期と暗期の差は小であった。このことは、明期での葉の活発な蒸散が、植物個体内の水ポテンシャルの変化を通して、果実への水の分配に影響したためと考えられる (Lang, 1990; Johnson *et al.*, 1992; Pearce *et al.*, 1993)。

トマト果実生産に関する従来の研究ではおもに、採取した果実の重量、成分濃度、蒸散、呼吸の計測が行われてきた (Ehret and Ho, 1986; Ho *et al.*, 1987; Johnson *et al.*, 1988; Islam *et al.*, 1995; Hohjo *et al.*, 1996)。本研究では、インタクト果実における生長、蒸散、水収支および呼吸のオンライン計測と、さらに同一果房内の小果柄を通る光合成産物の転流の経時変動の計測が可能となり、以下の結果が得られた。すなわち、果実のがくと外果皮からの蒸散は、果実に流入する汁液フラックスのわずか 20%程度であり、果実生長

は汁液フラックスに依存して変動した。また、汁液フラックスによってもたらされる光合成産物の転流と果実生長は光照射によって著しく促進され、明期の葉の光合成および果実の呼吸が昼夜変温 (25/15°C) 処理によって活発となった場合には、転流の約 80%、果実生長の約 70%が明期中に行われた。そして、明期における転流と果実生長は、茎葉部の温度だけでなく果房部の温度にも影響され、とくに果房部周辺の加温によって、果実の呼吸がより活発となり、転流と果実生長が著しく促進された。一方、暗期の転流量と生長量は明期に比べて著しく小さく、温度条件の顕著な影響は認められなかった。

以上のことから、トマト果実の生長と光合成産物の転流の動態が、ソース葉における光合成だけでなく、果実の呼吸の変化を通して、果実内の能動的な糖の輸送プロセスにも律速されていることが示唆された。したがって、トマト果実生産においては、果実内の輸送プロセスの能力にも配慮した栽培環境の管理が望まれる。また、本研究で確立された計測方法は、果実の生長と転流の動態に対応した情報を提供する有効な手段と考えられる。

文 献

- Araki, T., Kitano, M., Eguchi, H. 1997a. Evaluation of photoassimilate flux through a tomato pedicel. *Biotronics* **26**: 21–29.
- Araki, T., Kitano, M., Eguchi, H. 1997b. Respiration, sap flux, water balance and expansive growth in tomato fruit. *Biotronics* **26**: 95–102.
- Ehret, D. L., Ho, L. C. 1986. The effects of salinity on dry matter

- partitioning and fruit growth in tomatoes grown in nutrient film culture. *J. Hortic. Sci.* **61**: 361–367.
- Ho, L. C., Grange, R. I., Picken, A. J. 1987. An analysis of accumulation of water and dry matter in tomato fruit. *Plant Cell Environ.* **10**: 157–162.
- Hohjo, M., Ito, T., Tanaka, S. 1996. Growth, yield, fruit quality and physiology of tomato plants grown under different levels of nutrient concentration at several grown stages. (Japanese text with English abstract) *Environ. Control in Biol.* **34**: 129–134.
- Islam, M. S., Matsui, T., Yoshida, Y. 1995. Effect of increased amount of carbon dioxide on soluble sugar concentration and activity of related enzymes during tomato fruit development. *Environ. Control in Biol.* **33**: 185–190.
- Jarvis, P. G., Čatský, J. 1971. Gas exchange system. In "Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods" (ed. by Šesták, Z., Čatský, J., Jarvis, P. G.), Dr. W. Junk, The Hague, p 50–52.
- Johnson, L., Hall, J. L., Ho, L. C. 1988. Pathways of uptake and accumulation of sugar in tomato fruit. *Ann. Bot.* **61**: 593–603.
- Johnson, R. W., Dixon, M. A., Lee, D. R. 1992. Water relations of the tomato during fruit growth. *Plant Cell Environ.* **15**: 947–953.
- King, R. W., Zeevaert, J. A. D. 1974. Enhancement of phloem exudation from cut petioles by chelating agents. *Plant Physiol.* **53**: 96–103.
- Kitano, M., Hamakoga, M., Yokomakura, F., Eguchi, H. 1996. Interactive dynamics of fruit and stem growth in tomato plants as affected by root water condition. I. Expansion and contraction of fruit and stem. *Biotronics* **25**: 67–75.
- Kitano, M., Araki, T., Hamakoga, M., Eguchi, H. 1997. On-line measurements of CO₂ and H₂O gas fluxes, sap flux and expansive growth in an intact tomato fruit. *Biotronics* **26**: 85–94.
- Lang, A. 1990. Xylem, phloem and transpiration flows in developing apple fruits. *J. Exp. Bot.* **41**: 645–651.
- Milburn, J. A. 1975. Pressure flow. In "Transport in Plants I. Phloem Transport. Encyclopedia of Plant Physiology" (ed. by Zimmermann, M. H., Milburn, J. A.), New series, Vol. 1. Springer-Verlag, Berlin, p 328–353.
- Münch, E. 1926. Dynamik der Safiströmungen. *Ber. Deut. Bot. Ges.* **44**: 68–71.
- Pearce, B. D., Grange, R. I., Hardwick, K. 1993. The growth of young tomato fruit. I. Effects of temperature and irradiance on fruit grown in controlled environments. *J. Hortic. Sci.* **68**: 1–11.
- Ruan, T.-L., Patrick, J. W. 1995. The cellular pathway of post-phloem sugar-transport in developmental tomato fruit. *Planta* **196**: 434–444.
- Ruan, T.-L., Patrick, J. W., Brady, C. 1997. Protoplast hexose carrier is a determinate of genotypic difference in hexose storage in tomato fruit. *Plant Cell Environ.* **20**: 341–349.
- Smith, K. C., Magnuson, C. E., Goeschl, J. D., DeMichele, D. W. 1980. A time-dependent mathematical expression of the Munch hypothesis of phloem transport. *J. Theor. Biol.* **86**: 493–505.
- Tanaka, A., Fujita, K. 1974. Nutriro-physiological studies on the tomato fruit. IV. Source-sink relationship and structure of the source-sink unit. *Soil Sci. Plant Nutr.* **20**: 305–315.