ナシの葉やけに関する研究 (第3報)

葉やけ抵抗性と切断葉の乾燥抵抗性との関係

熊代克巳・佐藤幸雄・建石繁明

(信州大学農学部)

Studies on the Leaf Burn in *Pyrus* spp.

III. Relationship between the Resistance to the Leaf Burn and the Drought Resistance of Detached Leaves

Katsumi KUMASHIRO, Yukio SATO and Shigeaki TATEISHI

Faculty of Agriculture, Shinshu University, Ina, Nagano

Summary

1. Relationship between the resistance to the leaf burn and the drought resistance of detached leaves was studied, since the leaf burn seemed to be caused by dehydration. The drought resistance is divided into two components: (a) drought avoidance, which means ability to prevent water loss under a drought condition, and (b) drought tolerance, which means ability to remain alive at a low water content. The authors have made an attempt to evaluate the drought avoidance of leaves as the time required from saturation to 50 percent death by dehydration in a sealed chamber of which the water vapor pressure was controlled, and to evaluate the drought tolerance of leaves as the water saturation deficit at the death.

2. In preliminary, the changes of water saturation deficit and desiccation injury of detached Bartlett leaves were observed at intervals of 30 minutes under four conditions of 8 to 16 mmHg water vapor pressure deficit. When the water saturation deficit of leaves was over 30 percent, a desiccation injury began to occur, and when it reached about 60 percent, about a half of leaf area was injured under any condition of water vapor pressure deficit. The value of water saturation deficit when a desiccation injury occurred in the detached leaves was higher than in the intact leaves reported previously.

3. There were large differences in the ability of drought avoidance of leaves of pears, Japanese pears, apples, peaches and grapes. It was the lowest in pears and the highest in peaches. The ability of drought tolerance was highest in peaches, followed by apples, pears, Japanese pears and grapes in the order, but the differences among them were not so large.

4. Within nine cultivars of pear tested, there was a tendency that the leaves of resistant cultivars to the leaf burn had higher ability of drought avoidance than that of sensitive cultivars, but it was difficult to find out a certain relationship between the ability of drought tolerance of the leaves and the resistance to the leaf burn.

5. The resistance to the leaf burn varied among the trees within a same cultivar. In the Bartlett cultivar which is very sensitive to the leaf burn, the percentage of burnt leaves in a showed significant negative correlation with the ability of drought avoidance of leaves detached from the same tree. On the other hand, there was a very low correlation between the percentage of burnt leaves in a tree and the ability of drought tolerance of leaves detached from the same tree.

6. The abilities of drought avoidance and tolerance of the detached leaves of Bartlett pear, especially the former, showed a tendency to decline with age. This seemed to be closely related to the fact that the occurrence of the leaf burn was localized to the old leaves within a tree.

緒 言

前報(6)において、夏季にセイヨウナシのパートレットなどに多発する葉やけの原因は、葉からの急激な脱水による乾燥害であろうと推論した。そこで今回は、切断葉に人為的な乾燥処理を行なつて、その場合の障害の発生の難易と、園地における葉やけ抵抗性との関係を検討した。

植物体の乾燥抵抗性に関しては、術語がきわめて多く、混乱を起こしやすいが、一般に二つの要素に分けて論じる必要のあることは広く認められている(1, 4, 8, 9, 13, 14)。その一つは、脱水を防いで組織の含水量を高く保つ能力であり、他の一つは、含水量の低下に耐えて生命を維持する能力である。著者らは、Levitt(8, 9)の説に従つて、乾燥抵抗性(drought resistance)のうち、前者を乾燥回避性(drought avoidance)、そして後者を乾燥許容度(drought tolerance)と呼ぶことにした。そして、乾燥回避性については、田崎(15)の考えを取り入れて、一定の乾燥条件下で飽和から致死限界に至るまでの時間として表現し、一方乾燥許容度については、Höfler ら(1)の考えに従つて、致死限界における飽和水分不足度で示すことにした。

材料および方法

乾燥処理に用いた葉は、いずれも信州大学農学部に栽植されている木から採取し、とくに記さないかぎり、セイヨウナシ、ニホンナシおよびリンゴは果そう葉、ブドウおよびモモは新しうの中央部の葉を供試した。

実験方法は、まず早朝に葉を採取し、温室中で葉柄を水中にさして約1時間吸水させ、ほぼ完全に膨潤させた後、ひょう量し(S. W.)、次いで硫酸で一定の湿度に調節した、白色半透明のプラスチック製密封容器(第1図)の中に入れて乾燥させ、一定時間ごとに葉を取り出してひょう量した(F. W.)。乾燥処理を終了した葉は、直ちに再吸水させて障害部にかつ変を起こさせ、数時間後にその程度を肉眼で判定し、最後に乾物量(D. W.)を求め、次式から飽和水分不足度(W. S. D.)を算出した。

$$W. S. D. = \frac{S. W. - F. W.}{S. W. - D. W.} \times 100$$

そして、葉面積の約半分が障害を現わすようになるときの飽和水分不足度を致死飽和水分不足度とした。

乾燥処理中の室温は約 27°C に維持し、密封容器中の相対湿度は 40, 50, 60 および 70% に調節したので、容器内の実際の水蒸気圧不足度(飽差)は、それぞれ約 16, 13, 11 および 8 mmHg であつた。なお、乾燥処理中の密封容器内の照度は、約 2000 ルクスであつた。

いずれの実験も、20 回以上反覆してその平均値を示

した。

セイヨウナシ各品種の葉やけ発生度は、当学部研究ほ場における数年間の観察結果から概略を推定した。

Fig. 1. Desiccator used in the experiment. Water vapor pressure in the desiccator was controlled with dilute sulphuric acid.

パートレットの葉やけ発生率は、同ほ場に栽植されている 7~9 年生樹 26 本について、葉面積の約半分以上やけた葉を葉やけ葉として、発生数を毎日調査し、7 月下旬から 9 月上旬までの発生総数の全葉数に対するパーセントで示した。

結 果

1. パートレット切断葉の飽和水分不足度および乾燥害発生度の経時的变化

1968 年 8 月下旬に、パートレットの切断葉を、飽差 8, 11, 13 および 16 mmHg 下で乾燥させた場合の、飽和水分不足度および乾燥害発生度の経時的变化は第 2 図に示すとおりであつた。

高飽差下で乾燥させるほど、飽和水分不足度の上昇および被害面積の拡大が急激であつたが、いずれの飽差下においても、飽和水分不足度が約 30% を越えるころから乾燥害が発生し始め、さらに飽和水分不足度が約 60% に達したときに、葉身の約半分に被害が認められた。ただし、高飽差下では変化が急激過ぎて、測定時間のわずかな遅速などによる誤差が発生しやすかつた。

なお、11 mmHg 以上の飽差下では、乾燥処理中に葉がかつ変することはなく、時間とともに脱水されて青枯れ状態となり、再吸水させた後にかつ変したが、飽差 8 mmHg 下では、乾燥処理中にすでに部分的にかつ変が発生する場合があつた(第 3 図参照)。

Fig. 2. Changes in water saturation deficit (the straight lines) and area of death by dehydration (the dotted lines) in detached Bartlett pear leaves under four conditions (8—×, 11—△, 13—● and 16—○ mmHg) of water vapor pressure deficit.

2. 数種の果樹の葉の乾燥抵抗性の相違

1970年の7月中～下旬に、セイヨウナシ、ニホンナシ、リンゴ、モモおよびブドウの主要品種の葉を、飽差16mmHg下で乾燥処理した場合の、50%致死に至るまでの所要時間および50%致死時の飽和水分不足度は、第1表のとおりであつた。

膨潤率が50%乾燥死に至るまでの所要時間すなわち乾燥回避性には、きわめて顕著な相違が認められ、セイ

Table 1. Time required from saturation to 50 percent death by dehydration and water saturation deficit at the death in the detached leaves of several fruit trees under 16 mmHg of water vapor pressure deficit.

Species and cultivars	Time required for 50% death	Water saturation deficit at 50% death
Pear Bartlett	2.6 hrs.	62.5%
Red Bartlett	3.8	64.7
Japanese pear Chōjūrō	5.0	61.3
Nijisseiki	5.2	59.5
Kikusui	6.2	61.6
Grape Campbell Early	4.0	58.8
Kyohō	5.1	55.1
Delaware	6.6	59.2
Apple Jonathan	5.7	67.1
Golden Delicious	6.7	65.1
Starking Delicious	9.9	68.5
Peach Kōyohakutō	17.5	70.0
Ōkubo	17.9	69.7
L. S. D. 0.05	1.1	3.2
0.01	1.5	4.2

ヨウナシのパートレットはわずか2.6時間で50%致死に達したのに対し、モモは2品種とも17時間以上要した。おおまかにいつて、セイヨウナシ、ニホンナシ、ブドウ、リンゴ、モモの順に乾燥回避性が高かつたが、品種間差異も大きく、ブドウのキャンベル・アーリーはデラウェアに比べて、またリンゴの紅玉はスターキング・デリシヤスに比べて、乾燥回避性がかなり低かつた。

一方、50%致死時の飽和水分不足度すなわち乾燥許容度は、ニホンナシおよびブドウがやや低く、モモがやや高かつたが、全体的に大差はなかつた。

3. セイヨウナシ主要品種の葉の乾燥抵抗性の相違

1970年の8月上～中旬に、セイヨウナシ9品種の切断葉を、飽差13mmHg下で乾燥処理を行なつた場合の、50%致死所要時間および50%致死時の飽和水分不足度は、第2表のとおりであつた。

供試品種のうち、葉やけが最も発生しやすいのは、コンフェレンスおよびパートレットであるが、前者は乾燥回避性がきわめて低く、そして後者は乾燥回避性および乾燥許容度ともに比較的低かつた。一方、葉やけ抵抗性品種であるレッド・パートレットおよびウィンター・ネリスは、乾燥回避性が高かつた。

好本号は例外的で、園地では葉やけがかなり発生するにもかかわらず、乾燥回避性および乾燥許容度ともに低

Fig. 3. An unusually localized death by dehydration on Alexandrine Douillard leaf.

Table 2. Time required from saturation to 50 percent death by dehydration and water saturation deficit at the death in the detached leaves of nine pear cultivars under 13 mmHg of water vapor pressure deficit, and the resistance of these cultivars to the leaf burn in the field.

Cultivars	Time required for 50% death	Water saturation deficit at 50% death	Field estimate on leaf burn
Conference	2.7 hrs.	67.7%	Most sensitive
Bartlett	3.0	62.4	〃
Alexandrine Douillard	3.8	66.8	Sensitive
Grand Champion	3.1	66.2	Fairly resistant
La France	3.3	67.2	〃
Docteur Jules Guyot	3.3	64.1	Resistant
Seigneur d'Esperen	3.6	66.1	〃
Red Bartlett	4.7	66.2	Most Resistant
Winter Nelis	5.0	67.3	〃
L. S. D.	0.05	0.6	2.1
	0.01	0.8	2.8

くなかつた。この品種は、乾燥処理中において、葉全体の飽和水分不足度がまだ 20% にも達しないうちから、第 3 図にみられるように、局所的なかつ変が発生することが多かつた。すなわち、局所的な乾燥害は発生しやすいが、葉身の半分が障害を受けるようになるには、やや長時間を要するという特徴を有しているように見受けられた。

4. バートレットにおける葉やけ発生率と切断葉の乾燥抵抗性との関係

同一品種でも木によつて葉やけ発生率が異なるので、バートレットについて、1970 年 8 月下旬から 9 月上旬

Fig. 4. Correlation between the percentage of burnt leaves in a Bartlett pear tree and the time required from saturation to 50 percent death by dehydration in leaves detached from the same tree under 8 mmHg of water vapor pressure deficit.

Fig. 5. Correlation between the percentage of burnt leaves in a Bartlett pear tree and the water saturation deficit at 50 percent death by dehydration in leaves detached from the same tree.

にわたつて、個体別に採葉して、飽差 8 mmHg 下で乾燥処理を行ない、50% 致死所要時間および 50% 致死時の飽和水分不足度を求め、それらと個体別の葉やけ発生率との相関を求めた。それらの結果は、第 4 図および第 5 図のとおりであつた。

葉やけ発生率と切断葉の 50% 致死所要時間との間には、かなり高い負の相関が認められ、葉やけ発生率の高い木の葉ほど乾燥回避性が低い傾向がうかがえた。一方、葉やけ発生率と切断葉の致死飽和水分不足度すなわち乾燥許容度との間には、ごく低い負の相関が認められた。

5. 葉齢による乾燥抵抗性の相違

葉やけは同一樹内でも葉齢の進んだものに発生しやすいので、1969 年の 7 月下旬および 9 月上旬に、バートレット樹の 80~100 cm 伸長した新しうから、先端部葉、中央部葉および基部葉に分けて採取し、飽差 13 mmHg 下で乾燥処理を行ない、50% 致死所要時間および 50% 致死時の飽和水分不足度を調べた。その結果は、第 3 表に示すとおりであつた。

50% 致死所要時間は、先端から基部に向うにつれて、また時期がおそいほど短かつた。すなわち、葉齢が進むにつれて乾燥回避性が低下する傾向が認められた。ただし、7 月下旬には部位間の差がきわめて顕著であつたのに対し、9 月上旬には部位間の差がほとんど認められなくなつた。また、先端および中央部の葉は、7 月下旬と 9 月上旬との差がきわめて顕著であつたのに対し、基部葉では両時期間の差がほとんど認められなかつた。こ

Table 3. Time required from saturation to 50 percent death by dehydration and water saturation deficit at the death in the detached leaves of different ages of the Bartlett pear under 13 mmHg of water vapor pressure deficit.

Position of leaves	Time required for 50% death		Significance of difference	Water saturation deficit at 50% death		Significance of difference
	Late July	Early Sept.		Late July	Early Sept.	
Apical	5.8 hrs.	3.3 hrs.	P < 0.01	67.6%	65.2%	P < 0.05
Middle	4.1	3.1	P < 0.05	65.4	63.9	N. S.
Basal	3.1	3.0	N. S.	62.6	60.0	N. S.
Significance of difference	P < 0.01	N. S.		P < 0.05	N. S.	

これらの点から推察して、葉の乾燥回避性は、ある葉齢に達すると急に低下するのではないかと思われた。

一方、50% 致死時の飽和水分不足度は、7月下旬および9月上旬ともに先端から基部に向つて低下し、また各部位とも時期がおそくなると低下した。すなわち、葉齢が進むにつれて乾燥許容度が低下する傾向が認められた。ただし、その程度は乾燥回避性の場合ほど顕著ではなかった。

考 察

植物体の乾燥抵抗性に関係する要素のうち、乾燥許容度については、古くから多くの研究が行なわれ、その測定法ないし量的表示法についても種々の提案がなされているが、致死限界点における飽和水分不足度で表現するのが最も一般的ではないかと思われる(1, 7, 12, 14)。また、致死限界点の設定については、被害が発生し始めた点とする説もある(1)が、組織の50% 致死点とする説が一般的なように思われる(8, 9, 12)。

葉の乾燥許容度を致死限界における飽和水分不足度で示したこれまでの報告によると、下等植物では90%以上になることもあるが、大部分の高等植物は40~80%の範囲にある(9)。本報告における果樹類の葉の致死飽和水分不足度は、ほぼ55~70%で、前述の高等植物の範囲のほぼ中間に位置している。

しかし、本報告におけるバートレットの切断葉の致死飽和水分不足度の値は、前報(6)で示した、自然状態における50% 葉やけ発生時の飽和水分不足度の値よりもかなり高い。この原因は不明であるが、切断葉が乾燥処理を受けた場合と、自然の葉やけの場合とでは、脱水のされかたおよび乾燥害の発生のしかたが異なることも関係しているかもしれない。すなわち、切断葉が乾燥処理を受けた場合には、ふつうまず脱水されて青枯れ状態となり、再吸水させた後に被害部がかつ変するのに対し、自然の葉やけでは、脱水症状とかが変とが平行して進行する(5)。この点については、今後さらに検討する必要

がある。

乾燥抵抗性に関係するもう一つの要素である。乾燥回避性の測定ないし表現方法については、報告が少なく、まだ一般的な方法が存在しないように思われる。田崎(16)は、これを客観的に数値化するために、かなり詳細な理論式を提案しているが、測定項目がやや複雑な難点がある。著者らは、簡便に比較値を得ることに重点をおいて、一定の条件下で乾燥処理を行なつて、飽和から50% 乾燥死に至るまでの時間として表現することにした。

乾燥処理には種々の方法が考えられるが、著者らはIijin(2)が用いた硫酸で乾燥器内の湿度を調節する方法を採用した。そして、容器内の硫酸の濃度、量および温度は厳密に調整し、葉を均一な条件下で乾燥させるように注意した。しかし、しいていえば、1容器内に入れる供試葉の量が厳密には一定でなかったことなどが問題点としてあげられる。

葉齢の進行にともなつて乾燥抵抗性が低下し、とくに乾燥回避性において低下度が著しかつたが、同様な例は他の植物でも報告されている(11, 15)。したがつて、個体別の葉の乾燥抵抗性を比較するような場合には、葉齢の齊一な材料について実験する必要がある。

一般に、下等植物の乾燥抵抗性は、主として乾燥許容度が高いことによるが、高等植物では、乾燥回避性が乾燥抵抗性の重要な部分を占めるのではないかといわれている(9)。本報告の結果を通じて、葉やけ抵抗性と切断葉の乾燥許容度との間にはそれほど密接な関係が認められなかつたが、一方、葉やけ抵抗性と切断葉の乾燥回避性との間にはかなり密接な関係が認められた。

葉からの脱水は大部分が気孔蒸散によると思われるから、葉の乾燥回避性すなわち葉からの脱水に対する抵抗性には、気孔の分布密度および開度が密接に関係するし、また、葉の細胞液の浸透圧も関係すると思われる。今後は、これらと葉やけ発生との関係について研究する

必要があると思われる。

摘 要

1. 葉やけが乾燥害ではないかと思われたので、葉やけ抵抗性と切断葉の乾燥抵抗性との関係を調べた。乾燥抵抗性を乾燥回避性および乾燥許容度とに分け、前者は、一定飽差のもとで乾燥させた場合の、飽和から 50% 乾燥死に至るまでの時間で表わし、後者は、50% 致死時における飽和水分不足度で表現した。

2. 予備的に、8~16mmHg の 4 段階の飽差のもとで、パートレットの葉を乾燥させ、飽和水分不足度および乾燥害発生度の経時的变化を調べたところ、いずれの場合も、飽和水分不足度がほぼ 30% を越えると乾燥害が発生し始め、さらに約 60% に達すると葉身のほぼ半分に被害が認められた。これらの被害発生時の飽和水分不足度は、前報で報告した、自然に葉やけが発生した際の飽和水分不足度よりもかなり高かった。

3. セイヨウナシ、ニホンナシ、リンゴ、モモおよびブドウの主要品種の葉の乾燥抵抗性を比較したところ、乾燥回避性にはきわめて顕著な差が認められ、セイヨウナシが最も低く、モモが最も高かった。一方、乾燥許容度は、ブドウが最も低く、ニホンナシ、セイヨウナシ、リンゴ、およびモモの順に高かったが、その差は顕著ではなかった。

4. セイヨウナシの 9 品種について、葉やけ抵抗性と葉の乾燥抵抗性との関係を調べたところ、葉やけに抵抗性の強い品種ほど葉の乾燥回避性が高い傾向が認められた。しかし、葉やけ抵抗性と葉の乾燥許容度との間には一定の関係を認めることはできなかった。

5. 葉やけの発生しやすいパートレットについて、個体別に、葉やけ発生率と葉の乾燥抵抗性との関係を調べたところ、葉やけ発生率の高い木の葉ほど乾燥回避性が低かった。また、葉やけ発生率の高い木の葉は乾燥許容度も低い傾向が認められたが、その相関はあまり高くなかった。

6. パートレットの葉の乾燥回避性および乾燥許容度は、葉齢が進むにつれて低下する傾向が認められ、乾燥回避性においてとくに低下が顕著であった。このことは、葉やけの発生が 1 樹内でも葉齢の進んだものにかざられていることと関連しているように思われた。

引 用 文 献

1. HÖFLER, K., H. Migsche, and W. Rotten-

- berg. 1941. Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst 12 : 50—61.
2. ILJIN, W. S. 1927. Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. Jahrb. wiss. Botan. 66 : 947—964.
3. ———. 1931. Austrocknungsresistenz des Farnes *Notochlaena Marantae* R. Br. Protoplasma 13 : 322—330.
4. 額綱理一郎. 1932. 植物水分生理. pp. 398 日本評論社.
5. 熊代克巳・佐藤幸雄・建石繁明. 1971. ナシの葉やけに関する研究 (第 1 報) 症状および気象条件と葉やけ発生との関係. 園学雑. 40 : 343—346.
6. ———・———. 1973. ナシの葉やけに関する研究 (第 2 報) 葉やけ発生時における葉内水分の変動. 園学雑. 42 : 305—309.
7. LEVIT, J. 1956. The hardiness of plants. pp. 141. Academic Press.
8. ———. 1963. Hardiness and the survival of extremes: a uniform system for measuring resistance and its two components. In "Environmental control of plant growth" Ed. L. T. Evans. pp. 351. Academic Press.
9. ———. 1972. Responses of plants to environmental stresses. pp. 322. Academic Press.
10. Maximov, N. A. 1929. Internal factors of frost and drought resistance in plants. Protoplasma 7 : 259—291.
11. Parker, J. 1954. Differences in survival of exised ponderosa pine leaves of different ages. Plant Physiol. 29 : 486—487.
12. ———. 1969. Further studies of drought resistance in woody plants. Bot. Rev. 35 : 317—371.
13. STOCKER, O. 1947. Probleme der pflanzlichen Durreresistenz. Naturwissenschaften 34 : 362—371.
14. 田口亮平. 1961. 耐旱性の生理. 戸刈ら編「作物生理講座」3. pp. 103. 朝倉書店.
15. TAZAKI, T. 1960. Studies on the dehydration resistance of higher plants. I. Determination of the measures related to the dehydration resistance of mulberry plants. Bot. Mag. 73 : 148—155.
16. ———. 1960. Studies on the dehydration resistance of higher plants. II. Theoretical consideration of dehydration resistance. Bot. Mag. 73 : 205—211.