果樹の葉内水分不足に関する研究(第5報)

ウンシュウミカンの葉の水ポテンシャル及び葉内水蒸気
拡散抵抗の時期別推移について

間苧谷 徹・町田 裕*
(果試安芸津支場)

Studies on Leaf Water Stress in Fruit Trees
V. Seasonal Changes in Leaf Water Potential and Leaf
Diffusion Resistance of Satsuma Mandarin Trees

Tōru MAOTANI and Yutaka MACHIDA
Akitsu Branch, Fruit Tree Research Station, Akitsu, Hiroshima

Summary

From late autumn to early summer, seasonal changes in leaf water potential, leaf diffusion resistance and the growth of two current shoot and trunk were examined in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* MARC.) trees in well watered soil.

1. Leaf water potential before sunrise ($\psi_{\max}$) became lower than -3 bars from mid-November when the soil temperature fell below 12°C and leaf diffusion resistance increased sharply. This indicates that the water metabolism of satsuma mandarin trees became increasingly inactive from mid-November. $\psi_{\max}$ was lowest between January and February, and reached around -3 bars in mid-April when the soil temperature surpassed 11°C . Thereafter, leaf water potential during the daytime ($\psi_{\min}$) remained stable in the range of -4 to -5 bars until early in June (during the summer, $\psi_{\max}$ and $\psi_{\min}$ show about -3 bars and -10 to -13 bars, respectively, under wet soil conditions).

2. Leaf diffusion resistance began to decrease sharply from late March, but average resistance was approximately 30 sec/cm in mid-April when $\psi_{\max}$ reached about -3 bars. Near recovery of leaf diffusion resistance to summer level (4 to 8 sec/cm) did not occur until June. On the other hand, diffusion resistance of juvenile leaves whose length attained 3 to 5 cm showed around 15 sec/cm and reached values similar to the summer level in early June.

3. Sprouting was observed in early April when $\psi_{\max}$ reached about -4 bars. During the period of sprouting and blossom opening, the diameter of shoot and trunk decreased slightly. This suggests that energies for sprouting and flowering depend mainly upon the reserve nutrients in a tree.

緒言

植物体の水分代謝特性を時期別に明らかにすることは、水管理面において大切なことは言うまでもないが、それが根の吸水力と葉の気孔開閉活動という基本的な生理作用と密接な関連を持っている点で、重要な課題である。特に、カンキツ類は冬期間落葉せずに休眠状態で経

過するために、晩秋から翌年春季に至る休眠期間の水分生理面の研究が、生育期間のそれに劣らず重要であると考えられる。鈴木(10)は葉の飽和水分不足度を用いて、冬季のウンシュウミカンの水分状態を調べ、それが夏季の様相と著しく異なることを明らかにしている。筆者らは、まず生育期間と休眠期間の移行時期を明らかにする目的で、葉の水ポテンシャル及び葉内水蒸気拡散抵抗を指標として、年間の水分状態を調査してきたが、その様相をほぼ明らかにすることが出来たので、ここに報告す

果樹試業績番号：E-7

* 現果樹試育種部

1975年11月25日受理

Fig. 1. Seasonal changes in leaf water potential before sunrise (ψ_{max}) and soil temperature (1972 to 1973).

る。

葉内水蒸気拡散抵抗は、筆者らが leaf diffusion resistance の訳語として用いたもので、葉内の水蒸気が気孔を通し拡散する時の抵抗を意味し、葉面境界層の抵抗は含まない。なお、この訳語については今後検討の必要があるかも知れない。

材料および方法

花こう岩風化土壌を詰めた直径 60 cm、深さ 50 cm のコンクリート井戸枠栽植の、杉山温州 (1972 年で 5 年生) を供試し、1972 年 10 月～1973 年 4 月の期間は地温と葉の水ポテンシャル (ψ) との関係について、1974 年 10 月～1975 年 7 月にかけては ψ 、葉内水蒸気拡散抵抗 (R_L) 及び樹体生長について調査した。前者の実験では 15、30 cm に埋めたテンシオメーターで両者の平均値が -0.01 bar になるように土壌水分の調整を行なった。後者の実験では土壌水分の測定を行なわなかったが、前年度と同様な水管理を行なったので土壌水分が不足することはなかったと思われる。地温は 15、30 cm に埋めた地中温度計で ψ_{max} の測定時に測定し、その平均値で示した。葉の ψ は pressure chamber で測定し、その値を葉の ψ の近似値として取り扱った(7)。測定時間は日出直前と 1:00～2:00 p.m. で、前者の値を ψ_{max} 、後者を ψ_{min} と略記し、bar で表示した。 R_L は 1 樹当たり 10 葉にラベルをつけ、この葉のみを対象に

diffusive resistance meter(4) で 1:00～2:00 p.m. に測定を行なった。 ψ 及び R_L の測定には春葉を用い、また供試樹が幼木で日陰の葉が少ないために、 ψ の測定には日当たりの葉を採用した。樹体の生長は地面より 15 cm 上の主幹と直径 0.7 cm の 2 年生生枝に差動トランスを取り付け、記録計に接続し自記させた。1 日の最大径から翌日の最大径 (日出後 30 分頃に最大径を示す) の差を 1 日の変化量とし、主幹・枝とも似た動きを示したので、両者の平均値で示した。気象因子の測定は、日射量は高さ 2 m に設置した農試電試式日射計で、風速は高さ 1 m に設置した三杯型風速計で、飽差はアースマン通風乾湿度計で求めた。これら気象因子は、 ψ の測定前 20 分から測定終了時までの平均値で示した。

葉の ψ と地温の関係の補足実験として、プラスチックポット栽植の 3 年生杉山温州を用い、1973 年 3 月 14 日 10:00～11:30 a.m. に適湿土壌下で検討を行なった。

実験結果

1. 葉の ψ の時期別推移

ψ の時期別推移の結果を示すと第 1、2-a・b 図のとおりである。11 月上旬までの ψ_{max} は夏季と同様に約 -3 bar を示したが、11 月中旬から低下し始め、1～2 月に最低値を示し、4 月初旬から再び上昇を始め、4 月中旬には -3 bar に回復した。 ψ_{min} は冬季に向かい次第に低下する傾向にあるが、 ψ_{max} が低下し始める 11

Fig. 2-a. Seasonal changes in leaf water potential and leaf diffusion resistance (1974 to 1975). Figures beside each point indicate the soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) at the measuring time of ψ_{max} .

Fig. 2-b. Seasonal changes in leaf water potential and leaf diffusion resistance (1975). Figures beside each point indicate the soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) at the measuring time of ϕ_{max} .

月中旬には R_L も相当高くなっていることとあいまつて
か、 ψ_{min} は予想以上に低下しなかつた。1~2月には

$\psi_{\max}$ と同様に, $\psi_{\min}$ も最も低下し, 4 月上旬に急速に上昇し, その後 6 月上旬までは -5 bar 以上という冬・夏季にはみられないほど高い値を示した。しかし, 6 月 10 日頃から $\psi_{\min}$ は再び低下を始め, 夏季に近い値を示すに至った。

2. R_L の時期別推移

夏季において土壌が適湿である場合、10:00~2:00 p.m. の R_L は普通 4~8 sec/cm である。しかし、第2-a・b 図に示すように10月末日頃から R_L は次第に高くなり始め、 $\phi_{\max}$ が低下を開始する11月中旬から急に上昇し、1~2月には60 sec/cm 以上という非常に高い値で経過した。3月下旬頃から R_L は急激に低下するが、 $\phi_{\max}$ が約 -3 bar を示すようになった4月中旬でも R_L は30 sec/cm 前後と高い値を示した。4月下旬から5月上旬は日中の気温は20°Cを、日射量は1.0 Ly/min を越える日もあり、 $\phi_{\min}$ も -5 bar 前後と葉内水分状態も良好と思われるにもかかわらず R_L は25 sec/cm 程度で、夏季の R_L と比較するとまだ高く、夏季の R_L 近くまで回復するのは6月に入ってからであった。一方、ほう芽後1ヵ月の葉長3~5 cm になった幼葉の R_L は15 sec/cm 前後で、旧葉(二年生葉)より多少低い値を示し、6月上旬には展葉中にもかかわらず夏季なみの R_L を示すようになった。

3. 樹体生長の時期別推移

$\psi_{\max}$ が約 -4 bar に上昇した 4 月上旬にはもう芽が肉眼で観察出来るようになったが、この時期の R_L は 35 sec/cm で、光合成も余り活発でないように思われた。したがって、ほう芽に要するエネルギーは枝幹の直径が減少することからも (第 3 図)、貯蔵養分に依存する度合いが大きいと思われる。新葉が展葉し、葉長が $2 \sim 3 \text{ cm}$ の葉が多く見られる 5 月上～中旬に枝幹の直径は多少増加した。その後、開花期頃から再び枝幹の直径は減少し始め、枝幹の直径が肥大を再開したのは、大半の果実の横径が約 0.5 cm になった 6 月 10 日頃からであった。

4. 葉の ψ と地温の関係

結果を第 1, 2-a・b 図に示した。φ と地温の時期別推移はよく似ており、地温が 12°C 前後まで低下した 11 月中旬に、植物体は日中の water stress から完全に回復せず、すなわち、φ_{max} は -3 bar まで上昇しなくなった。また、葉の φ は地温が最も低下する 1~2 月に最低値を示し、その後 4 月に入り地温の上昇とともに φ も高くなり始め、地温が 11°C 前後を示すようになってから φ_{max} も -3 bar を示すようになった。

11 月中旬に、気孔が閉じ蒸散速度が非常に低下して

Fig. 3. Seasonal changes in trunk and shoot diameter (1975).

Fig. 4. Relationship between soil temperature and leaf water potential (10:00 to 11:30 a.m. on March 14).

いる日出直前に葉の ψ が -3 bar まで上昇しなくなつたことは、根の吸水能力が著しく低下したことを示すものである。また、この頃から急速に R_L も高くなつていくことから (第 2-a 図)、普通温州の水分代謝は 11 月中旬から休眠期に入つていくものと思われる。

1~2 月において、葉の ψ が最も低下することは前述のとおりである。この主な原因は地温の低下によるものと考えられるが、根の内部的要因も関与していると思われる。その一例として、第 1 図の 11 月 21 日と 2 月 5 日の ψ_{max} を比較すると、 ψ_{max} を左右すると思われる飽差・風速・土壌水分・地温は近似していたにもかかわらず、 ψ_{max} は -8.2 bar と -20.3 bar と大きく異なっていた。気孔が閉じている条件下でこのような差が生じた主な理由は、同じ地温下でも時期により根の吸水能力が異なっていたためである。このように、根の吸水能力

Fig. 5. Relationship between soil temperature and leaf water potential (rewritten data from Fig. 1).

も時期的に変化するものと思われる。ただ、pressure chamber で相当時期が離れた葉の ψ を比較する場合に注意しなければならないことは、Kaufmann(5)、Barrs ら(1)が指摘しているように、pressure chamber と thermocouple psychrometer の測定値の回帰が時期により多少異なる点である。しかし、その回帰のずれもそれほど大きくないことから、 ψ の時期別推移の傾向は変わらないと考えられる。

ポット栽植 3 年生杉山温州を用い、地温と ψ_{min} の関係を調べた結果を第 4 図に示した。この場合、その他の条件が同一であるため、地温と ψ_{min} の間には密接な関係を示したが、第 1 図から地温と ψ_{max} の関係をプロットすると (第 5 図)、気象条件、測定時期が異なるので第 4 図のような密接な関係は認められなかつた。しかし、冬季の葉の ψ を左右する要因として、地温の重要性をうかがうことが出来る。

考 察

1. 葉の ψ と地温について

低地温が根の吸水及び伸長に悪影響を与えることは周知のことであり、カンキツに関しても、古くは Girton(3)の報告がある。彼は水耕栽培でオレンジ、グレープフルーツ実生について検討を行ない、根の伸長の最低温度

は、およそ 12°C であるとしている。地温と ψ との関係については Elfving ら (2) のオレンジを用いた報告があり、それによると、適湿土壌で地温が高い時は、 ψ は蒸散の指標となる VPD/R_L (VPD : 飽差, R_L : 葉内水蒸気拡散抵抗) と一定の関係をもつて変化するが、地温が 13.5°C まで低下すると ψ と VPD/R_L との関係はくずれ始め、 7.5°C になるとその関係から得られる値より 8~10 bar も低い値を取ると報告している。本実験の結果でも、地温が 12°C 前後に低下すると $\psi_{\max}$ は -3 bar まで上昇しなくなり、また春先きにおいて $\psi_{\max}$ が -3 bar になった頃の地温は約 11°C あつた。このことから、ウンシュウミカンの根も $11\sim 12^{\circ}\text{C}$ を限界温度として、その機能が著しく衰えるようである。

中原ら (9) は ^{15}N を用いた試験で、普通温州の秋肥施用時期について触れ、収穫後の施肥では肥効が低く、佐賀県的气候で 10 月中旬からおそくとも 11 月中旬までに施肥を行なうべきだと報告している。本実験の結果も、11 月中旬から植物体の水分状態がより悪化することからみて、中原らの結果は水分生理上からも妥当と思われる。

2. R_L の時期別推移について

Ketellapper (6) によると、気孔運動は気温が 10°C 以下では不活発であるが、 $10\sim 25^{\circ}\text{C}$ の範囲では土壌水分が多く、炭酸ガスの供給が充分であれば温度の影響は少ないとしている。本実験では 4 月下旬の気温は 20°C を、日射量も $1.0 \text{ Ly}/\text{min}$ を越える日もあり、Ketellapper が指摘している条件に充分達しているにもかかわらず、本実験での R_L は冬季に比較すれば相当低下したとはいえず、なお $25 \text{ sec}/\text{cm}$ 前後もあつた。このように春季において R_L の回復がおそいことが、4 月中旬~6 月上旬までの $\psi_{\min}$ を異常に高く維持していた原因と考えられる。しかし、6 月 10 日頃から $\psi_{\min}$ が再び低下し始めるのと時を同じくして、 R_L も一層高くなることから、この時期以降と 4 月中旬~6 月上旬とは水分生理上区別する必要があるように思える。すなわち、4 月中旬~6 月上旬までの気孔の開閉は夏季のように、主に葉の ψ に支配されているのではなく、休眠に関連する体内要因が関与しているものと考えられる。

3. 樹体生長と葉の ψ , R_L について

ほう芽開始は $\psi_{\max}$ がほぼ生育期間の $\psi_{\max}$ に近付いた時であり、この時期の R_L はまだ大きく生育期間に普通に見られる値にまで回復していなかつた。一方、枝幹の肥大はこの時期以降しばらくは負の値を示し、4 月下旬から次第に正の値にもどつた。しかし、開花期には再び負の値を示すようになり、果実の直径が約 0.5 cm

に達する頃から正の値を示すようになった。このような枝幹の肥大のパターンと葉の ψ との間には、ほとんど関係は認められず、この間の ψ は比較的均一に保たれていた。このように生育初期の枝幹の肥大は、樹体の水分生理とは余り関係なく、むしろ生育ステージに応じて変化していた。茎の直径の日変化については Molz ら (8) の詳しい報告がある。それによれば、茎の収縮は植物体の water stress によって起こり、棉の場合では、収縮の 92% は皮部及びそれに付随する組織によつて、8% は木部の収縮であるとしている。冬季のように、 $\psi_{\max}$ が気象因子により日々に変動する場合を除き、 $\psi_{\max}$ がほぼ -3 bar を示すようになれば、日出後 30 分頃には元の直径にもどつていると思われる。したがつて、本実験の測定期間における枝幹の肥大の減少は水分生理的な現象ではなく、枝幹から他の部位への物質の移動に基づくものと考えられる。

摘 要

ウンシュウミカンの葉の水ポテンシャル (ψ)、葉内水蒸気拡散抵抗 (R_L) 及び樹体生長について時期別に調査した。

1. 日出前の ψ ($\psi_{\max}$) は地温が約 12°C まで低下した 11 月中旬から -3 bar まで上昇しなくなつた。また、この頃から R_L も急速に増大していくことから、普通温州の水分代謝は 11 月中旬から休眠期に入つていくものと思われた。1~2 月に葉の ψ は最低値を示し、地温が 11°C 前後を示す 4 月中旬に $\psi_{\max}$ は -3 bar まで上昇し、日中の ψ ($\psi_{\min}$) も高くなつた。その後 6 月上旬までの $\psi_{\min}$ は、-5 bar 前後と高い水分状態で経過した (夏季において適湿土壌の場合、 $\psi_{\max}$ は約 -3 bar, $\psi_{\min}$ は -10~-13 bar を示す)。

2. R_L は 3 月下旬から急激に低下を始めるが、 $\psi_{\max}$ が -3 bar になつた 4 月中旬でも R_L は $30 \text{ sec}/\text{cm}$ 前後で、夏季の R_L (適湿土壌下, 1:00~2:00 p.m. の R_L は $4\sim 8 \text{ sec}/\text{cm}$) 近くまで低下するのは 6 月上旬になつてからであつた。これに対して、ほう芽後 1 か月の葉長 3~5 cm の幼葉の R_L は $15 \text{ sec}/\text{cm}$ と低い値を示し、展葉中の 6 月上旬に夏季並みの R_L を示した。

3. $\psi_{\max}$ が約 -4 bar にまで上昇した 4 月上旬にはほう芽が肉眼で識別出来るようになった。ほう芽及び開花期頃は枝幹の直径の減少が大きく、このことはこの時期の生育エネルギーを枝幹を含めた樹体の貯蔵養分に大きく依存していることを示すものと思われた。

引用文献

1. BARRS, H. D., B. FREEMAN, J. BLACKWELL, and R. D. CECCATO. 1970. Comparisons of leaf

- water potential and xylem water potential in tomato plants. *Aust. J. Biol. Sci.* 23 : 485—487.
2. ELFVING, D. C., M. R. KAUFMANN, and A. E. HALL. 1972. Interpreting leaf water potential measurements with a model of the soil-plant atmosphere continuum. *Physiol. Plant.* 27 : 161—168.
  3. GIRTON, R. E. 1927. The growth of citrus seedlings as influenced by environmental factors. *Univ. Calif. Pubs. Agr. Sci.* 5 : 83—117.
  4. KANEMASU, E. T., G. W. THARTELL, and C. B. TANNER. 1969. Design, calibration and field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.* 44 : 881—885.
  5. KAUFMANN, M. R. 1968. Evaluation of the pressure chamber method for measurement of water stress in citrus. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 93 : 186—190.
  6. KETELLAPPER, H. J. 1963. Stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 14 : 249—270.
  7. 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 の測定法について. *園学雑.* 43 : 7—14.
  8. MOLZ, F. J. and B. KLEPPER. 1973. On the mechanism of water-stress-induced stem deformation. *Agron. J.* 65 : 304—306.
  9. 中原美智男・岩切 徹. 1975. 温州ミカンの時期別施肥チッ素の吸収状況. *果実日本.* 30 : 58—63.
  10. 鈴木鉄男. 1971. 温州ミカンの水分管理に関する研究—土壌および樹体の水分低下度と給水との関係. *静岡大農学部園芸研究報告.* 4 : 1—80.