水ストレス下および塩ストレス下で栽培したトマトにおける 果実内成分の比較

圖師一文^{1*}・松添直隆²・吉田 敏¹・筑紫二郎¹

¹ 九州大学生物環境調節センター 812-8581 福岡市箱崎 6-10-1

² 熊本県立大学環境共生学部 862-8502 熊本市月出 3-1-100

Comparison of Chemical Composition Contents of Tomato Fruit grown under Water and Salinity Stresses

Kazufumi ZUSHI^{1*}, Naotaka MATSUZOE², Satoshi YOSHIDA¹ and Jiro CHIKUSHI¹

¹ Biotron Institute, Kyushu University, Fukuoka 812-8581, Japan

² Faculty of Environmental and Symbiotic Sciences, Prefectural University of Kumamoto,
Kumamoto 862-8502, Japan

Abstract

Water and salinity stresses have been applied to improve the tomato fruit quality. To produce high-quality tomato fruit, the effect of stresses on chemical contents and physiological response must be known. We examined the chemical contents (sugar, organic acid, amino acid and inorganic ions) and osmotic potentials of tomato fruit (*Lycopersicon esculentum* Mill.) grown under water stress and salinity stress. For the two water stress treatments, the irrigation water amounts were fixed at 50% of the control (13% of soil water content), and 25% of the control. For salinity stress, the concentration of irrigation water was adjusted by mixing additional fertilizer, until it had the 2.5-fold electric conductivity of control (1.6 dSm^{-1}). Comparing both stresses, which had similar levels of leaf water potential, sugar and organic acid contents on a fresh weight basis were enhanced by the salinity stress, but not by the water stress. Amino acid contents on a fresh weight basis, except for proline and γ -aminobutylic acid, were not affected for water stress, while most of the amino acid contents for the salinity stress were higher than those for the control. The high contents of amino acids could not be caused by the concentration effects such as sugar and organic acid. Furthermore, the mechanisms of osmotic adjustment were different between both stresses. We conclude that the changes in chemical contents and the physiological responses were different between both stresses, and that the use of the salinity stress was more efficient rather than the use of the water stress to produce a high quality tomato fruit.

Keywords : amino acid, fruit quality, osmotic potential, salinity stress, tomato, water stress

2004年12月27日受付

2005年3月30日受理

* 現在：日本学術振興会特別研究員，熊本県立大学

* Present address : JSPS Research Fellow, Prefectural University of Kumamoto

Corresponding author : Kazufumi Zushi

(zushi@pu-kumamoto.ac.jp)

緒 言

近年，トマトの生産現場では，生産量だけでなく品質も重要視されており，さまざまな技術を利用した高品質（高糖度）果実が生産されるようになった。たとえば，土耕栽培ではかん水量を制限して水ストレスを，また養

液栽培では培養液中の塩類濃度を高めて塩ストレスを与えることによって、高品質果実が生産されている (Cuartero and Fernández-Muñoz, 1999; Dorais *et al.*, 2001).

一般に、かん水量の制限による水ストレスは、植物体の水分欠乏によって生じたものが主である。一方、塩ストレスは、ストレス初期では培養液の浸透ポテンシャルの低下による浸透圧ストレスの影響が大きいが、その後植物体に過剰に蓄積したイオンによる障害が加わる (Grattan and Grieve, 1999; Munns, 2002)。したがって、水ストレスと塩ストレスに対する植物の反応は、同じ場合と異なる場合があり、特に植物体 (葉や根) の糖などの有機成分の蓄積は両ストレス間で異なることが報告されている (Munns, 2002)。

しかしながら、これまでの報告において、水ストレスと塩ストレスがトマト果実に与える影響の差異を比較したものは少なく、どちらか一方のストレスを付与し、果重および糖、有機酸含量を調べたものが多い (Ho, 1987; Balibrea *et al.*, 1997a; Franco *et al.*, 1998; Petersen *et al.*, 1998; Zushi and Matsuzoe, 1998; Sakamoto *et al.*, 1999; Veit-Köhler *et al.*, 1999)。水ストレス下と塩ストレス下におけるトマトの果実成長や果実内成分に与える影響を比較した研究は、Mitchell *et al.* (1991a, b) の報告に限られている。Mitchell *et al.* (1991a, b) は、糖含量は両ストレス下で高まるが、有機酸と無機成分含量への影響は両ストレス間で異なることを報じている。すなわち、有機酸含量は塩ストレス下のみで高まり、K 含量は塩ストレス下より水ストレス下の方が大きく低下し、Ca 含量は水ストレスのみで低下すると述べている。しかし、Mitchell *et al.* (1991a, b) は、加工用品種を供試しており、わが国で多く栽培されている生食用品種とでは結果が異なる可能性がある。そこで本実験では、生食用品種を用いて水ストレスと塩ストレスがトマト果実に与える影響を調べた。

トマト果実の食味に影響する成分として、主に糖、有機酸およびアミノ酸がある (Grierson and Kader, 1986)。成熟したトマト果実において、糖は乾物重の約 50%、有機酸は約 13% を占め (Grierson and Kader, 1986)、食味を左右する重要な成分である。一般に、糖と有機酸含量の高い果実が最も食味の良い果実と評価される (Cuartero and Fernández-Muñoz, 1999)。また、アミノ酸は旨味、酸味、苦味および甘味などの特有の味を示し、トマトでは旨味を示すグルタミン酸が少ないと、トマトらしい味を示さない (Fuke and Konosu, 1991)。このように、トマト果実の食味は、糖や有機酸含量と共

にアミノ酸含量によって評価される。したがって、水ストレス下と塩ストレス下で栽培されたトマトの果実品質を評価する場合、糖、有機酸およびアミノ酸含量を分析することが重要である。

さらに、水ストレスと塩ストレスがトマト果実の生理的反応に与える影響の差異は、葉の場合と比べてほとんど明らかにされていない。トマトの葉において、塩 (NaCl) ストレス下では浸透圧調節機能によって溶質の蓄積が生じるが、水ストレス下では浸透圧調節機能が働かず溶質の蓄積は生じないことが知られている (Pérez-Alfocea *et al.*, 1993; Balibrea *et al.*, 1997b)。そこで、トマト果実内においても、上述した葉の場合と同様に水ストレスと塩ストレスに対する生理的反応 (たとえば浸透圧調節機能) が異なり、結果として果実成長や果実内成分へ及ぼす影響に違いが生じるかもしれない。また、この生理的反応の差異を明らかにすることは、両ストレスを用いたトマト果実の品質改善を合理的に実施することの基礎的データとなるであろう。

そこで本研究は、トマト果実の高品質生産技術を確立する基礎資料を得るために、水ストレス下と塩ストレス下で栽培したトマト果実の糖、有機酸、アミノ酸および無機成分含量の差異を明らかにすることを目的とした。さらに、両ストレスが果実の成長や浸透圧調整機能に与える影響の差異について検討した。

材料および方法

1. 供試品種

供試品種として、生食用トマト‘ハウス桃太郎’ (*Lycopersicon esculentum* Mill.) を用いた。

2. 栽培および処理方法

1) 水ストレス実験

供試植物は、2001 年 2 月 8 日に播種し、3 月 21 日にガラス温室内の栽培ベッドに各処理区 24 株、1 反復で定植した。栽培ベッドは、スーパードレンベッド (JA 全農製) を用いた。ベッドには、砂とパーミキュライトを混合 (1:1) した培地を入れた。植物体は、株間 40 cm、条間 50 cm の 2 条植えて栽培し、第 4 果房の下で摘心を行い、側枝はすべて取り除いた。果実数は、1 果房当たり 4 個に制限した。

土壌水分の測定は、TDR 法 (Horino and Maruyama, 1992) を用いた。TDR 法による土壌の体積含水率 (%) の測定は、各栽培ベッドの中央部に TDR プローブ (CS616, Campbell Scientific, Inc., USA) をベッドの最下部まで届くように斜めに差し込んで行った。

土壌の体積含水率 (%) の計測値は、3 分毎にコンピュータに取り込み、かん水開始の指標とした。すなわち、測定値が目標土壌水分量から 0.5% 減少したときにかん水を開始し、目標土壌水分量に達するまで行った。かん水は栽培ベッド上に設置した点滴かん水チューブを用いて行った。定植直後から水ストレス処理開始までのかん水は、土壌の体積含水率 (%) が 13~14% (供試土壌の圃場容量) になるように行った。施肥は、定植から処理開始まで、大塚 B 処方培養液 1 単位 (大塚化学株式会社) を毎日 1 株当たり 1 l 与えた。

水ストレス処理は、第 1 花房の開花期 (定植 2 週間後) から開始し、果実収穫時まで行った。処理は、対照区として土壌の体積含水率 (%) を 13% に維持する W0、水ストレスとして土壌の体積含水率 (%) を 6.5% (W0 の 1/2) に維持する W1、および 3.2% (W0 の 1/4) に維持する W2 を設けた。水ストレス処理開始後、W1 と W2 の土壌の体積含水率は、緩やかに減少し、20 日後に目標土壌水分 (それぞれ 6.5%, 3.2%) に達した。なお、処理後の施肥は、処理間で施肥量の差が生じないように大塚 B 処方培養液 1 単位を各処理同量 (5 日ごとに 1 株当たり 500 ml) 与えた。

2) 塩ストレス実験

供試植物は、2001 年 3 月 1 日に播種し、4 月 21 日に栽培ベッドに各区 24 株、2 反復で定植した。栽培は、培地に粒径 5 mm 以下の軽石を詰めた循環型固形培地耕ベッド (九州電力社製) に培養液タンク (100 l) を接続したシステムを用いた。植物体は株間 25 cm、一条植えて栽培した。整枝は、水ストレス処理と同様に第 4 果房の下で摘心を行い、側枝はすべて取り除いた。果実数も、水ストレス実験と同様に 1 果房当たり 4 個に制限した。

定植から塩ストレス処理開始までは、大塚 B 処方培養液 0.6 単位 ($\text{EC } 1.6 \text{ dS m}^{-1}$) を点滴かん水した。かん水は、タイマー制御で 1 日当たり 5 回行い、栽培ベッドの排水溝から排液が出るまで継続した。培養液の EC は毎朝 (8:00~9:00) 測定し、水で希釈又は濃厚培養液 (標準濃度の 100 倍) を添加することによって調整した。同時に、pH は 0.5 M 硫酸で 6.0~6.5 になるように調整した。培養液は 1 週間ごとに新しいものと交換した。

塩ストレス処理は、第 1 花房の開花期 (定植 2 週間後) から開始し、果実収穫時まで行った。塩ストレス処理の培養液は、対照区と同じ割合の N, P, K, Ca, Mg を加えて EC を 4.0 dS m^{-1} に増加させた (以下 S1 とする)。塩ストレス処理の EC は、予備実験において塩ス

トレスの効果がみられた値とした。なお、対照区は大塚 B 処方培養液 0.6 単位 ($\text{EC } 1.6 \text{ dS m}^{-1}$) で栽培した (以下 S0 とする)。培養液の交換・調整は、処理開始前と同様の方法で行った。

3. 葉の水ポテンシャルの測定

植物体のストレス程度を比較するために、夜明け前 (5:00~5:30) の葉の水ポテンシャルを測定した。葉の水ポテンシャルは、処理開始後から 1 週間毎にプレッシャーチャンバー (タイプ 600, PMS Instrument Co., USA) を用いて測定した。測定は、最上葉の 5 葉下の小葉を対象とし、各処理 4 反復で行った。なお、葉位による水ポテンシャルの差はほとんどなかった。

4. 果実の収穫および糖、有機酸、アミノ酸含量の測定

果実の収穫は、2001 年 6 月下旬から 7 月上旬に行った。供試果実は、水ストレス処理では第 1 果房 (第 2, 3 果房は不良果多発のため)、塩ストレス処理では第 1 果房と第 3 果房とした。なお、塩ストレス処理では、第 1 果房の採取量が十分でなかったこと、第 1 果房と第 3 果房で果重の減少率、果実内成分含量の変化に顕著な差がみられなかったことから、第 3 果房の結果のみ示した。果実の収穫は、成熟段階による果実内成分の変化を防ぐために、両ストレスとも果頂部の着色開始から 5 日後に行った。果実は、健全果実 (尻腐れ果や窓あき果が認められない果実) を 20~25 個収穫した。収穫果実は果重を測定し、果肉部を分析まで -80°C で保存した。果実内成分の分析は、収穫果実の中から平均的な果色と果重を持つ果実 (8~10 個) を用いた。

果実内成分として、糖 (スクロース、グルコース、フルクトース)、有機酸 (クエン酸、リンゴ酸)、アミノ酸 (12 種) および無機成分 (Ca, Mg, K, NO_3^-) を測定した。糖、有機酸およびアミノ酸の分析は、果肉部の凍結乾燥試料を熱水で抽出し (Balibrea *et al.*, 1997b)、高速液体クロマトグラフ (HPLC) を用いて行った。HPLC の条件は Zushi and Matsuzoe (1998) に従った。アミノ酸の一種であるプロリンは、本実験で用いた HPLC では測定できなかったため Magne and Larher (1992) の方法に従い測定した。Ca, Mg および K は、灰化した試料 (約 0.2 g) を 2 ml の濃塩酸 (35%) に溶解し 50 ml に蒸留水で希釈した後、原子吸光光度計 (AA-11, 日本ジャーレル・アッシュ製) で測定した。 NO_3^- は、果汁を限外濾過膜 (Ultra filter USY-1, 東洋濾紙製) に通した後、イオンクロマトグラフで測定した。イオンクロマトグラフの測定条件は、カラム, Shim-pack IC-A3 (100×4.6 mm, 島津製作所製); カラム温度, 40°C ; 移動相, 3.2 mM Bis-Tris と 50 mM ホ

ウ酸を含む 8mM p-ヒドロキシ安息香酸；流速，1.2 ml min⁻¹；検出器，電気伝導度計（CCD-6A，島津製作所製）とした。

5. 果実の浸透ポテンシャルの測定

水ストレス下と塩ストレス下で栽培した果実の浸透圧調節機能を明らかにするために，果実の浸透ポテンシャルと，測定した浸透ポテンシャルに占める果実内成分の寄与率を調べた。浸透ポテンシャルの測定には，果肉部を凍結，解凍した後，遠心分離を行い，得られた上澄液を用いた。上澄液の浸透ポテンシャルは，サイクロメーター（Tru-Psi model SC10X, Decagon Device, Inc., USA）を用いて測定した。測定は 25℃で行った。

測定した浸透ポテンシャルに占める果実内成分の寄与率は，ファン・ト・ホッフ（van't Hoff）の式

$$\text{浸透ポテンシャル} = -CRT \quad (1)$$

を用いてそれぞれの成分の浸透ポテンシャルを推定し，測定した浸透ポテンシャルに対する割合（%）で示した。ここで，(1) 式の C はそれぞれの成分のモル濃度，R は気体定数（8.32×10⁻⁶ MPa m³ mol⁻¹ K⁻¹），T は 25℃における絶対温度を示す。

結 果

1. 葉の水ポテンシャルと果実の成長

W1 と W2 における葉の水ポテンシャルは，処理開始から漸減し，最終的に W1 の値は W0 の値より約 0.2 MPa，W2 の値は W0 の値より約 0.5 MPa 低かった（Fig. 1A）。S1 における葉の水ポテンシャルは，S0 の値より 0.1～0.2 MPa 低かった（Fig. 1B）。このときの果重を，それぞれの対照区（W0 と S0）との割合で示すと，W1 では 83%，W2 では 55%，S1 では 59% であった（Table 1）。

2. 生体重当たりの糖，有機酸，アミノ酸および無機成分含量

糖含量と有機酸含量は，W1 と W0 との間では差がなかったが，W2 と S1 ではそれぞれの対照区（W0 と S0）の値より高かった（Table 2）。アミノ酸含量に関

Fig. 1 Predawn leaf water potentials of water-stressed (A) and salinity-stressed (B) plants. Vertical bars indicate SE (n=4).

Table 1 Fresh weight (g fruit⁻¹) of tomato fruit grown under water and salinity stresses.

Treatment	Fresh weight (g fruit ⁻¹)
Water stress	
W0	192 (100) ^a _c ^y
W1	158 (83) b
W2	106 (55) a
Salinity stress	
S0	200 (100) b
S1	119 (59) a

^aValues in parenthesis indicate the percentage of W0 or S0.

^yFor each stress, the means with different letter indicate significant difference at p < 0.05 by Tukey-Kramer test or Student's *t* test.

Table 2 Organic acid and sugar contents on fresh weight basis (mg g⁻¹ FW) of tomato fruit grown under water and salinity stresses.

Treatment	Organic acid		Sugar		
	Citric acid	Malic acid	Sucrose	Glucose	Fructose
Water stress					
W0	3.06 ^a _z	0.26 a	0.25 a	16.62 b	18.04 b
W1	3.04 a	0.25 a	0.28 a	18.28 b	20.38 ab
W2	3.50 a	0.25 a	0.26 a	21.58 a	21.91 a
Salinity stress					
S0	3.27 b	0.39 a	0.48 b	17.38 b	18.51 b
S1	4.66 a	0.47 a	1.13 a	23.96 a	23.59 a

^zSee Table 1.

Table 3 Amino acid contents on fresh weight basis (mg 100 g⁻¹ FW) of tomato fruit grown under water and salinity stresses.

Amino acids	Water stress			Salinity stress	
	W0	W1	W2	S0	S1
Gluatmate	97.2 a ^z	81.2 a	107.2 a	73.6 b	163.8 a
Glutamine	105.8 a	68.8 b	88.1 ab	50.0 b	117.7 a
Aspartate	35.8 a	30.9 a	41.1 a	24.7 b	47.4 a
Asparagine	20.9 a	13.9 a	16.5 a	10.8 b	23.0 a
Serine	12.3 a	11.0 a	13.6 a	8.3 b	15.8 a
γ-Aminobutyrate	17.4 b	13.0 b	31.1 a	16.9 b	37.0 a
Threonine	4.7 a	3.5 a	5.1 a	2.8 b	5.9 a
Arginine	3.0 a	2.0 a	2.5 a	2.2 b	3.9 a
Alanine	6.9 a	6.0 a	8.7 a	2.0 b	3.5 a
Phenylalanine	6.1 a	6.8 a	6.6 a	11.5 b	13.7 a
Leusine	6.4 a	6.4 a	7.9 a	1.6 b	2.1 a
Proline	2.7 b	1.9 b	10.5 a	1.7 b	22.7 a

^zSee Table 1.**Table 4** Organic acid and sugar contents on dry weight basis (mg g⁻¹ DW) of tomato fruit grown under water and salinity stresses.

Treatment	Organic acid		Sugar		
	Citric acid	Malic acid	Sucrose	Glucose	Fructose
Water stress					
W0	45.8 a ^z	3.9 a	3.8 a	248.8 a	270.0 a
W1	43.6 a	3.6 ab	3.9 a	262.7 a	292.7 a
W2	41.6 a	3.0 b	2.9 a	257.3 a	261.4 a
Salinity stress					
S0	53.7 a	6.3 a	7.9 b	285.0 a	303.7 a
S1	56.6 a	5.8 a	13.7 a	291.4 a	287.2 b

^zSee Table 1.

しては、W2のプロリンとγ-アミノ酪酸含量はW0のそれらより高かったが、他は差がなかった。S1のアミノ酸含量は、ほとんどがS0の値より高かった (Table 3)。無機成分含量 (Ca, Mg, K および NO₃⁻) は、W0とW1では差がなかったが、W2とS1ではそれぞれの対照区 (W0とS0) の値より高かった (データ省略)。

3. 乾物重当たりの糖、有機酸、アミノ酸および無機成分含量

糖含量と有機酸含量についてみると、水ストレス下のリンゴ酸、塩ストレス下のスクロースとフルクトースは、処理間に差が見られたが、その量的な差は小さかった (Table 4)。一方、アミノ酸含量は、生体重当たりの場合と同様に両ストレス間に顕著な差が見られた。すなわち、W2では、W0と比べてプロリンとγ-アミノ酪酸含量は高く、アスパラギン、グルタミンおよびアルギニン含量は低く、他は差がなかった。一方、S1では、ほとんど全てのアミノ酸は、S0の値より高かった (Table 5)。無機成分含量は、W1とW0では差がなかったが、

W2ではK含量のみW0より低かった (データ省略)。一方、S1では、KとMg含量がS0の値よりわずかに低かった (データ省略)。

4. 果実の浸透ポテンシャル

果実の浸透ポテンシャルは、それぞれの対照区 (W0とS0) に対する果重の減少率がほぼ同じであったW2 (55%)とS1 (59%) の値を比較した。W2とS1の果実の浸透ポテンシャルは、それぞれの対照区 (W0とS0) の値より低かった (Table 6)。しかし、浸透ポテンシャルに占める各成分の寄与率は両ストレス間で異なり、W2ではアミノ酸と無機成分の占める割合がW0より低かったが、S1ではスクロース、アミノ酸および無機成分の占める割合がS0より高く、逆にリンゴ酸とフルクトースは低かった。また、各成分の寄与率の合計は、W2 (約90%) ではW0 (約99%) より約10%低下した。

Table 5 Amino acid contents on dry weight basis (mg g⁻¹ DW) of tomato fruit grown under water and salinity stresses.

Amino acids	Water stress			Salinity stress	
	W0	W1	W2	S0	S1
Gluatmate	15.78 a ^z	11.67 a	12.63 a	11.91 b	19.88 a
Glutamine	17.32 a	9.91 b	10.36 b	8.09 b	14.28 a
Aspartate	5.85 a	4.43 a	4.84 a	4.00 b	5.75 a
Asparagine	3.34 a	2.00 b	1.95 b	1.75 b	2.79 a
Serine	2.02 a	1.58 a	1.60 a	1.34 b	1.92 a
γ-Aminobutyrate	2.60 b	1.87 b	3.67 a	2.71 b	4.50 a
Threonine	0.74 a	0.50 a	0.60 a	0.45 b	0.71 a
Arginine	0.49 a	0.28 b	0.30 b	0.36 b	0.48 a
Alanine	1.06 a	0.86 a	1.02 a	0.33 b	0.42 a
Phenylalanine	0.89 a	0.97 a	0.77 a	1.86 a	1.68 a
Leusine	0.95 a	0.91 a	0.93 a	0.26 a	0.26 a
Proline	0.40 b	0.27 b	1.23 a	0.28 b	2.77 a

^z See Table 1.**Table 6** Osmotic potential (Ψ_s , MPa) and percent of calculated each solute to measured osmotic potential of tomato fruit grown under water and salinity stresses.

Treatment	Ψ_s (MPa)	Contribution to Ψ_s (%)							Total
		Citric acid	Malic acid	Sucrose	Glucose	Fructose	Amino acid	Inorganic ion	
Water stress									
W0	-0.84	4.7	0.6	0.2	27.5	29.9	7.1	29.2	99.2
W2	-1.07	4.2	0.4	0.2	27.8	28.3	5.6	24.0	90.5
	* ^z	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	*
Salinity stress									
S0	-0.73	5.8	1.0	0.5	33.0	35.1	5.1	19.8	100.3
S1	-1.03	5.8	0.8	0.8	32.5	31.9	7.5	23.0	102.3
	*	ns	*	*	ns	*	*	*	ns

^zFor each stress, *and ns indicate significant difference at $p < 0.05$ and no significant difference by Student's t test, respectively.

考 察

1. 果実成長に対するストレスの影響

本実験における葉の水ポテンシャル値は、処理終了時では水ストレスの W1 と塩ストレスの S1 が近い値を示した (Fig. 1)。このときの対照区 (W0 と S0) に対する果重の減少率は、S1 の方が W1 より大きかった (Table 1)。しかしながら、葉の水ポテンシャル低下の経時の変化を比較すると、S1 では常に S0 より 0.1～0.2 MPa 低かったが、W1 では処理開始から緩やかに低下し、最終的に W0 より 0.2 MPa 低下した。したがって、S1 と W1 のストレス程度は処理終了時では同じであっても、ストレスの累積量に関しては異なると考えられる。このことから、S1 と W1 で果重の減少率が異なったのは、両ストレスの累積量が異なったためと推察さ

れる。

一般に、水ストレスや塩ストレスがトマト果実成長に与える影響は、ストレスを与える方法（たとえば徐々に与えるか急激に与えるか）および果実の発育段階の差異 (Sakamoto *et al.*, 1999; Okano *et al.*, 2002) によって異なることが知られている。また本実験のように最終的なストレス程度が近いときでも、ストレスの累積量が異なり果実生長に差が生じるかもしれない。したがって、本実験だけでは、水ストレスと塩ストレスがトマトの果実成長に与える影響の差異を結論付けるのは十分でなく、今後はストレスの与え方や与える時期を変えることも必要であろう。

2. 果実内成分に対するストレスの影響

生体重当たりの糖、有機酸およびアミノ酸含量に対するストレスの影響を、葉の水ポテンシャル値が近かった W1 と S1 とで比較すると、W1 では各成分とも W0 の

値と差がほとんどなかったが、S1ではS0の値よりほとんどの成分で高かった (Table 2, 3). このことは、葉の水ポテンシャル値に近い場合でも、生体重当たりの糖、有機酸およびアミノ酸含量は、塩ストレス下の方が水ストレス下より大きく上昇することを示している。また、この差異は、上述したように両ストレス間でストレスの累積量が異なったことも関係しているかもしれない。

次に、水ストレスと塩ストレスが生体重当たりの糖、有機酸およびアミノ酸含量に与える影響について検討するために、果重の減少率が同じであったW2 (W0の55%)とS1 (S0の59%)の含量を比較する。糖含量と有機酸含量は、W2とS1の値ともにそれぞれの対照区の値より高まったので (Table 2), 食味の良い果実になったと言える。しかしながら、アミノ酸含量は、両ストレス間に顕著な差異が生じ (Table 3), 塩ストレス下では高まったが水ストレス下では影響がみられなかった。中でも、グルタミン酸は塩ストレス下で2倍以上に高まった。アミノ酸はさまざまな味を示し、特にトマト果実内のグルタミン酸は旨味を示す (Fuke and Konosu, 1991). したがって、塩ストレスを付与すると、糖と有機酸含量の上昇に加えて、グルタミン酸含量の上昇が生じるので、水ストレスよりさらなる果実品質の向上 (旨み成分の高い果実) が期待できる。

一般に、水ストレスあるいは塩ストレス下で栽培したトマト果実の糖、有機酸含量の変化は、果実内水分の減少による濃縮効果である (Ho *et al.*, 1987; Petersen *et al.*, 1998; Sakamoto *et al.*, 1999; Guichard *et al.*, 2001). 一方、アミノ酸は、水ストレス下で栽培した *Brassica napus* (Good and Zaplachinski, 1994) および塩ストレス下で栽培したトマト果実 (Franco *et al.*, 1998) において、生成量が真に増加することが報告されている。そこで、本実験において生体重当たりの各成分含量が高くなったのは、濃縮効果に起因するのか、あるいは真の生成量の増加に起因するのかを明らかにするために、乾物重当たりの含量を調べた (Table 4, 5). 乾物重当たりの糖含量と有機酸含量は、水ストレスと塩ストレスともに大きな影響が見られなかったため (Table 4), 生体重当たりの糖と有機酸含量はこれまでの報告と同様に主に濃縮効果によるものと考えられる。一方、乾物重当たりのアミノ酸含量は、塩ストレスでは高くなり、水ストレスでは低いものもあり、高いものもあった (Table 5). したがって、生体重当たりのアミノ酸含量の変化は、糖や有機酸で見られた濃縮効果ではなく、生成量の真の変化に起因すると考えられる。

一般に、植物のアミノ酸合成は根から吸収された無機

窒素と光合成により得られた炭水化物由来の有機酸を利用することで行なわれる。そこで、本実験で認められたアミノ酸含量の差異は、両ストレス処理間の窒素含量の差に起因する可能性がある。このことを明らかにするために、乾物重当たりの NO_3^- 含量を測定したところ、両処理間で差がなかった (データ省略)。ゆえに、両ストレス間のアミノ酸含量の差異は、果実への窒素の取り込み量が異なるためではないと考えられる。また Pérez-Alfocea *et al.* (2000) は、塩ストレス (NaCl) 下のトマトにおいて師管内のアミノ酸含量の増加を報告している。そこで本実験においても、塩ストレスによって師管内のアミノ酸含量が高まり葉から果実へ転流するアミノ酸が増加した可能性が考えられる。このように、両ストレスがアミノ酸含量に与える影響の差異は、果実内のアミノ酸代謝の差異、あるいは葉から果実へのアミノ酸の転流量の差異によって生じると考えられる。しかしながら、これら二つがどの程度寄与しているかについては、今後、果実内の酵素活性の変化および果実へのアミノ酸転流量の変化を調べることによる詳細な研究が必要である。

また、本実験で調べたアミノ酸の中で、プロリンと γ -アミノ酪酸含量の増加は、水ストレス下と塩ストレス下に共通して生じた (Table 3, 5). プロリンは多くの植物の葉や根において、水ストレスと塩ストレスによって顕著に高まる (Hare *et al.*, 1999; Rhodes *et al.*, 1999). また、 γ -アミノ酪酸は、植物体が嫌気ストレス、傷害ストレスおよび水ストレスなどのさまざまな環境ストレスにさらされたとき高まる (Shelp *et al.*, 1999; Kinnersley and Turano, 2000; Bouché and Fromm, 2004). これまでの報告において、水ストレス下と塩ストレス下のトマト果実におけるプロリンと γ -アミノ酪酸含量の増加は報告されておらず、本実験によって果実においても葉や根と同様にそれらの蓄積が生じることが明らかになった。

さらに、プロリンと γ -アミノ酪酸の蓄積がトマト果実に果たす役割を考察すると、他の植物で報告されているような浸透圧調節機能の役割 (Rhodes *et al.*, 1999; Verma, 1999; Kinnersley and Turano, 2000; Bouché and Fromm, 2004) が働いたとは考えられなかった。すなわち、浸透ポテンシャルに占めるアミノ酸の寄与率は5~7%であり (Table 6), プロリンと γ -アミノ酪酸が浸透圧調節機能へ果たす役割は小さいと考えられる。Pérez-Alfocea *et al.* (1993) も同様に、塩ストレスと水ストレスを与えたトマトの幼植物体において、プロリンが浸透圧調節機能に貢献しないと報告している。しか

しながら、プロリンと γ -アミノ酪酸は浸透圧調節機能の役割以外に、塩ストレスなどによって引き起こされる酸化ストレスに対する防御作用を持っていると言われている (Verma, 1999; Bouché and Fromm, 2004)。したがって、トマト果実においてもプロリンと γ -アミノ酪酸の蓄積は水ストレスと塩ストレスに対して浸透圧調節以外の何らかの作用を果たしている可能性がある。

3. 浸透ポテンシャルに対するストレスの影響の差異

一般に植物は、塩ストレスや水ストレスにさらされたとき細胞の浸透ポテンシャルを低下させ、細胞の生理状態を維持する浸透圧調節機能を持っている (Nilsen and Orcutt, 1996)。本実験においても、両ストレス下で浸透ポテンシャルが低下したので (Table 6)、浸透圧調節機能が働いていると考えられる。浸透圧調節機能における浸透ポテンシャルの低下は、水分含量の低下による溶質の受動的な蓄積、あるいは溶質の生成を伴う能動的な蓄積のどちらかに起因する (Nilsen and Orcutt, 1996)。本実験における果実の浸透ポテンシャルはグルコースとフルクトースの寄与率が高かった (Table 6)、水ストレス下と塩ストレス下における浸透ポテンシャルの低下は、これら成分濃度の上昇が大きく貢献していると考えられる。しかしながら、水ストレス下における浸透ポテンシャルの低下は、浸透ポテンシャルに占める糖、有機酸、アミノ酸および無機イオンの寄与率に大きな変化がなかった (Table 6)、これらの成分の能動的な蓄積によるものではなかった。また、水ストレス下の各成分の寄与率の合計は、W2ではW0より約10%低下した (Table 6)。このことは、水ストレス下における浸透ポテンシャルの低下が、本実験で測定していない有機・無機成分による能動的蓄積に起因することを示唆しており、今後どのような成分が浸透圧調節機能に寄与するか明らかにする必要がある。一方、塩ストレス下における浸透ポテンシャルの低下は、浸透ポテンシャルに占めるスクロース、無機成分およびアミノ酸の寄与率が高まっていたので、これらの能動的な蓄積によって生じると考えられる (Table 6)。これらのことから、トマト果実における浸透圧調節機能のメカニズムは、水ストレスと塩ストレス間で異なることが考えられる。

以上を総括すると、水ストレスと塩ストレスに対するトマトの果実内成分の変化と生理的反応 (浸透圧調節機能) は、異なることが明らかになった。また、果重の減少率が同じ場合でも、アミノ酸含量 (特にグルタミン酸) は塩ストレスのみで増加し水ストレスでは影響が少なかったことから、高品質トマト果実の生産は、水ストレスを用いるより塩ストレスを用いた方が効率的である

と言える。これらのことから、今後高品質トマト果実の生産のために水ストレス下あるいは塩ストレス下で栽培を行う場合、両ストレスの差異を十分に考慮した上で行う必要があると思われる。

引用文献

- Balibrea, M. E., Cayuela, E., Artés, F., Pérez-Alfocea, F. 1997a. Salinity effects on some postharvest quality factors in a commercial tomato hybrid. *J. Hort. Sci.* 72 : 885-892.
- Balibrea, M. E., Rus-Alvarez, A. M., Bolarín, M. C., Pérez-Alfocea, F. 1997b. Fast changes in soluble carbohydrates and proline contents in tomato seedlings in response to ionic and non-ionic iso-osmotic stresses. *J. Plant Physiol.* 151 : 221-226.
- Bouché, N., Fromm, H. 2004. GABA in plants : just a metabolite? *Trends Plant Sci.* 9 : 110-115.
- Cuartero, J., Fernández-Muñoz, R. 1999. Tomato and salinity. *Sci. Hort.* 78 : 83-125.
- Dorais, M., Papadopoulos, A. P., Gosselin, A. 2001. Influence of electric conductivity management on greenhouse tomato yield and fruit quality. *Agronomie* 21 : 367-383.
- Franco, J. A., Pérez-Saura, P. J., Fernández, J. A., Parra, M., García, A. L. 1999. Effect of two irrigation rates on yield, incidence of blossom-end rot, mineral content and free amino acid levels in tomato cultivated under drip irrigation using saline water. *J. Hort. Sci. Biotech.* 74 : 430-435.
- Fuke, S., Konosu, S. 1991. Taste-active components in some foods : A review of Japanese research. *Physiol. Behav.* 49 : 863-868.
- Good, A. G., Zaplachinski, S. T. 1994. The effects of drought stress on free amino acid accumulation and protein synthesis in *Brassica napus*. *Physiol. Plant.* 90 : 9-14.
- Grattan, S. R., Grieve, C. M. 1999. Salinity-mineral nutrient relations in horticultural crops. *Sci. Hort.* 78 : 127-157.
- Grierson, D., Kader, A. A. 1986. Fruit ripening and quality. In : *The tomato crop*, ed. by Atherton, J. G., Rudich, J., Chapman and Hall, London, 241-280.
- Guichard, S., Bertin, N., Leonardi, C., Gary, C. 2001. Tomato fruit quality in relation to water and carbon fluxes. *Agronomie* 21 : 385-392.
- Hare, P. D., Cress, W. A., van Staden, J. 1999. Proline synthesis and degradation : a model system for elucidating stress-related signal transduction. *J. Exp. Bot.* 50 : 413-434.
- Ho, L. C., Grange, R. I., Picken, A. J. 1987. An analysis of the accumulation of water and dry matter in tomato fruit. *Plant Cell Environ.* 10 : 157-162.
- Horino, H., Maruyama, T. 1992. Measurement of soil volumetric water content and electrical conductivity

- ity using time domain reflectometry. (in Japanese with English abstract). Soil Phys. Cond. Plant growth, Jpn. 65 : 55-61.
- Kinnersley, A. M., Turano, F. J. 2000. Gamma aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress. Crit. Rev. Plant Sci. 19 : 479-509.
- Magne, C., Larher, F. 1992. High sugar content of extracts interferes with colorimetric determination of amino acids and free proline. Anal. Biochem. 200 : 115-118.
- Mitchell, J. P., Shennan, C., Grattan, S. R. 1991a. Developmental change in tomato fruit composition in response to water deficit and salinity. Physiol. Plant. 83 : 177-185.
- Mitchell, J. P., Shennan, C., Grattan, S. R., May, D. M. 1991b. Tomato fruit yields and quality under water deficit and salinity. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 116 : 215-221.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell Environ. 25 : 239-250.
- Nilsen, E. T., Orcutt, D. M. 1996. Physiology of plants under stress. John Wiley & Sons, Inc., New York, 1-689.
- Okano, K., Nakano, Y., Watanabe, S., Ikeda, T. 2002. Control of fruit quality by salinity stress at various fruit development stages of single-truss tomato grown in hydroponics (in Japanese with English abstract). Environ. Control in Biol. 40 : 375-382.
- Pérez-Alfocea, F., Estañ, M. T., Caro, M., Guerrier, G. 1993. Osmotic adjustment in *Lycopersicon esculentum* and *L. pennellii* under NaCl and polyethylene glycol 6000 iso-osmotic stresses. Physiol. Plant. 87 : 493-498.
- Pérez-Alfocea, F., Balibrea, M. E., Alarcón, J. J., Bolarín, M. C. 2000. Composition of xylem and phloem exudates in relation to the salt-tolerance of domestic and wild tomato species. J. Plant Physiol. 156 : 367-374.
- Petersen, K. K., Willumsen, J., Kaack, K. 1998. Composition and taste of tomatoes as affected by increased salinity and different salinity sources. J. Hort. Sci. Biotech. 73 : 205-215.
- Rhodes, D., Verslues, P. E., Sharp, R. E. 1999. Role of amino acids in abiotic stress resistance. In : Plant amino acids, ed. by Singh, B. K., Marcel Dekker, Inc., New York, 319-356.
- Sakamoto, Y., Watanabe, S., Nakashima, T., Okano, K. 1999. Effects of salinity at two ripening stages on the fruit quality of single truss tomato grown in hydroponics. J. Hort. Sci. Biotech. 74 : 690-693.
- Shelp, B. J., Bown, A. W., McLean, M. D. 1999. Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid. Trend Plant Sci. 4 : 446-452.
- Veit-Köhler, U., Krumbein, A., Kosegarten, H. 1999. Effect of different water supply on the plant growth and fruit quality of *Lycopersicon esculentum*. J. Plant Nutr. Soil Sci. 162 : 583-588.
- Verma, D. P. 1999. Osmotic stress tolerance in plants : role of proline and sulfur metabolism. In : Molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants, ed. by Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki, K., R. G. Landes Company, Texas, 153-168.
- Zushi, K., Matsuzoe, N. 1998. Effect of soil water deficit on vitamin C, sugar, organic acid, amino acid and carotene contents of large-fruited tomatoes. (in Japanese with English abstract). J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 67 : 927-933.