

キュウリの節水栽培に関する研究
—灌水量削減が収量，養分吸収および果実の
アスコルビン酸集積に及ぼす影響—

Study of water-saving cultivation of cucumber
—Effect of reduced irrigation on yield, nutrient absorption and
ascorbate accumulation in fruits—

鶴田 博人

Tsuruta Hiroto

2015

目次

第 1 章 諸論	1
第 1 節 世界の水資源と食糧生産	1
1. 水資源の現状	1
2. 水資源と食糧生産に関する課題	1
3. キュウリにおける節水栽培	2
第 2 節 環境要因として水が作物生産に及ぼす影響	3
1. 土壌水分と養分吸収	3
2. 水ストレスが作物生産に及ぼす影響	4
第 3 節 AsA の役割と集積	5
第 4 節 本研究の目的	6
第 2 章 ハウスキュウリ栽培における灌水量削減が成長, 栄養吸収および果実品質に及ぼす影響	8
第 1 節 材料および方法	8
1. サイト概要	8
2. 栽培管理および灌水処理	9
3. 植物体の採取	11
4. 植物体の化学分析	12
5. 土壌体積含水率の測定	12
6. 統計解析	12
第 2 節 結果	12
1. 土壌水分	12
2. 成長および収量	14
3. N, P および K における全集積量および器官別分配割合	14
4. 器官別 N, P および K 含有率	16
5. 果実品質	21
第 3 節 考察	22

1. 土壌の水分状態が成長および収量に及ぼす影響	22
2. 灌水量削減がキュウリの栄養生理に及ぼす影響	23
3. 灌水量削減が果実品質に及ぼす影響	25
第 4 節 要約	26
第 3 章 乾燥ストレス条件下のキュウリにおけるアスコルビン酸輸送と抗酸化 応答の関係	28
第 1 節 材料および方法	28
1. 栽培方法	28
2. 乾燥処理および植物体の簡略化	29
3. ^{14}C -AsA の導入および植物体の採取	29
4. 植物体の測定・分析	30
(1) ^{14}C の分布解析および定量	30
(2) 植物体の含水率測定	30
(3) 総 AsA の定量	30
(4) 抗酸化酵素の活性測定	31
5. 統計処理	31
第 2 節 結果	31
1. 地上部における含水率に及ぼす乾燥処理の影響	31
2. ^{14}C -AsA 分布に及ぼす乾燥処理の影響	31
3. 総 AsA 含有率に及ぼす乾燥ストレスの影響	33
4. 抗酸化酵素活性に及ぼす乾燥処理の影響	34
第 3 節 考察	36
第 4 節 要約	40
第 4 章 総合考察	42
第 5 章 摘要	47
第 6 章 Summary	49
謝辞	51
引用文献	52

公表論文 58

第 1 章

諸論

第 1 節 世界の水資源と食糧生産

1. 水資源の現状

地球には豊富な水が存在しているが、そのほとんどは海水であり淡水の占める割合は約 2.5% である。しかしながら、淡水のほとんどが南極および北極で氷として存在しているため、実際に利用できる水は河川水、湖沼水および地下水であり、地球上の水のわずか 0.008% に過ぎない。このように、我々が利用可能な水資源は非常に少ない。さらに、水資源量は気候や地形などの自然条件の影響を受けるため、地域ごとに大きく異なる。

そのような中で、増加する世界人口と共に生活用水および工業用水などの水消費量はさらに増加すると考えられる。加えて、食糧に対する需要の増加に伴い農業用水の消費量増加も不可避であると考えられる。現在、農業は最も水を使う産業であり、全世界において毎年約 70 % もの淡水が消費されている (FAO, AQUASTAT, 2012)。農業において食糧生産量を増加させるためには、土地生産性を向上させる必要があるが、現在までに土地生産性の向上に最も寄与していると考えられていることとして灌漑がある。灌漑は現在の食糧生産を支える非常に重要な営農行為であるとともに、灌漑による土地生産性の向上を抜きにして今後増大し続ける人口に食糧供給を図っていくことは困難であると考えられる (農林水産省 食糧・農業農村政策審議会, 2003)。しかしながら、灌漑設備の導入や灌漑農地の拡大によって食糧生産量を増加させることは可能であるかもしれないが、限られた水資源の永続的な利用という課題に直面することは明らかである。

2. 水資源と食糧生産に関する課題

全世界で見ると農地の 18%が灌漑農地であり、食糧生産の 40%を支えているが、その農地の 90%が表面灌漑および畝間灌漑を導入している (Tiercelin and Vidal, 2006)。このような灌水方法では、農家の経験によって灌水量が調整されており水の損失を助長している。加えて、直接根圏に水分を供給する地中灌漑と比べると水の損失量が多い灌水方法でもある。しかしながら、地中灌漑の施設には多くのコストがかかるため、国や地域によっては大規模な導入が難しい。故に、比較的施設コストが低く、現時点においても広く利用されている表面灌漑または畝間灌漑での水利用効率を向上させていくことが、持続的な水資源の利用を農業分野において実践していくために必要であると考えられる。これらの灌水方法を用いた栽培試験は、ダイズ (Karam et al., 2005)、トウモロコシ (Pandey et al., 2000 ; Kang et al., 2000)、トウガラシ (Shao et al., 2010) などの作物種で、灌水量と成長の関係が既に報告されており、効率的な灌水方法への関心が高まっていることは明らかである。

3. キュウリにおける節水栽培

世界におけるキュウリの生産量は、過去 20 年間で見ると増加の一途をたどっており、1993 年から 2013 年にかけて 3 倍近く増加している (FAO, FAOSTAT, 2015)。これは、単位面積当たりの収量の増加が、主な要因となっている。地域ごとの生産量ではアジアが 80%以上を占め、国別の生産量においては、中国が圧倒的に多いがトルコ、イランがそれにつづく。また、国別生産量の比較的上位に、降水量の少ない国が多く含まれることも特徴的である。

キュウリは他の作物と比較して水の要求量が多く (Li et al., 2000)、標準的なキュウリ栽培では比較的湿潤な灌水が行われている。沖森ら (1965) は、灌水点を pF1.7 (深さ 21 cm) とした時に果実収量が最高となり、次いで pF1.5, pF2.0 であったと報告した。此本ら (1968) は、砂栽培キュウリにおいて 1 回あたりの灌水量を 4.2 mm とした時、pF1.3 で栽培すると pF1.5 と比較して 115%に増収するが、1 回あたりの灌水量を 12.5 mm とした時は、pF1.5 で pF1.3 より多収となったと報告している。位田 (1963) は、キュウリ栽培における最適な土壌水分条

件は、定植後では pF2.2 - 2.3, 収穫期では pF2.0 前後であり、収穫期における土壌水分が pF2.0 - 2.3, pF2.9 および pF2.9 以上では、それぞれ収量が 88%, 60% および 33% に減少したと報告している。このように、キュウリの生産地域および水要求量の特徴から、キュウリ栽培において節水栽培を行うことは、農業分野における水資源の保全に貢献できると考えられる。

実際に、キュウリ栽培においても灌水量削減が収量に及ぼす影響が調査されている。Mao et al. (2003) はボーダー灌漑を用いた試験において、生育期間全体に対し、2 - 3 日間隔で $300 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ の灌水が理想的であり、生育後期における土面蒸発を抑えることで、水利用率も上昇すると報告している。また、Zhang et al. (2012) は一畝おき畝間灌漑を用いることで、水利用率が 147% に高まり、経済的収量を維持することができたと報告している。しかしながら、これらの報告を含め、灌水量と成長や収量の関係を報告した試験では、作物の養分吸収や栄養状態などの植物栄養学的な解析は行われておらず、土壌水分が植物体にどのような影響を及ぼしたかは不明な点が多い。

第 2 節 環境要因として水が作物生産に及ぼす影響

1. 土壌水分と養分吸収

窒素 (N) は作物の生育を最も強く支配する栄養素であり、要求量が最も多い無機栄養素として知られている。植物体内に取り込まれた無機態 N は、グルタミンのアミド基として有機化され、それを出発点として様々な含 N 化合物へと代謝される。植物体内で最も多い含 N 成分はタンパク質で、全 N の半分以上を占め、生命活動を支えている。乾物生産の場である葉身では、N の大半が葉緑体内に存在しており (Makino and Osmond, 1991)、光合成能および乾物生産と強く関係している (Evans, 1989)。

リン (P) は N に次いで成長制限因子となりやすい栄養素である。土壌溶液中のリン酸濃度はきわめて低いため、作物生産においては施肥が必須である。植物体内において P は無機リン酸、糖リン酸、ヌクレオチドおよびリン脂質として存在し、多くの重要な役割を果たしている。植物体内における重要な役割として

エネルギー伝達媒体としての働きがある。すなわち、エネルギーを消費する数多くの酵素反応では、ATP および ADP の変換反応を通じてエネルギーの供給を受けている。

カリウム (K) は、植物体内において主に 1 価の陽イオンとして存在し、K を不可欠な構成元素とする生理的に重要な有機化合物は認められていない。故に、その役割もイオンとしての働きに基づいている。K の生理的役割は細胞の浸透圧の維持調整、細胞の pH の調整、各種酵素の活性化に分けることができる。

これら N, P および K は必須元素の中でも特に作物の要求量が大きく、収量を左右する栄養素である。根圏における栄養素の根への移動には、根の伸長による接触吸収、植物の蒸散に伴って水と共に根の表面に運ばれるマスフロー、濃度差に従って土壌溶液から根の表面に運ばれる拡散がある。硝酸態窒素は主にマスフローで移動し (Barber, 1984 ; Song and Li, 2006), リン酸および K の根への移動は拡散による割合が高い (Barber, 1984)。しかしながら、土壌水分が多いと N は流亡し (Adriano et al., 1972), 土壌水分が少ないと根と土壌の接触面が乾燥し、拡散によって移動する養分は吸収されにくくなる。これらのことから、作物栽培において灌水量と成長および収量の関係を調査するうえで、養分吸収や植物体内の栄養状態を調査することは、灌水量の削減程度を図るために重要であると考えられる。

2. 水ストレスが作物生産に及ぼす影響

節水栽培の必要性は先に述べたが、過度な灌水量削減は、乾燥ストレスにつながる可能性がある。世界の作物生産において、収量に最も深刻な被害を及ぼす環境要因は乾燥ストレスである。成長は細胞分裂と細胞の伸長の結果であるといえるが、細胞の伸長は、膨圧の低下が引き起こされるために最も乾燥ストレスに感受性のある生理学的過程のひとつである (Taiz and Zeiger, 2006)。厳しい乾燥条件下において、高等植物の細胞伸長は、木部から周囲の伸長過程にある細胞への水の流入が妨害されるために阻害される (Nonami, 1998)。乾燥ストレス下において有糸分裂、細胞の伸長および拡大における障害は、草丈、葉面積および作

物の成長を低下させる (Nonami, 1998 ; Kaya et al., 2006 ; Hussain et al., 2008)。また、植物が乾燥ストレスにさらされると根での吸水が抑制される。それにより、蒸散による水の損失を防ぐために気孔が閉鎖する (Blum, 1996 ; Mansfield and Atkinson, 1990)。さらに、Rubisco 活性が低下し (Bota et al., 2004)、光合成能が低下するため (Baker and Bowyer, 1994)、作物収量が減少する。

一方で、乾燥ストレスは作物の品質向上に利用されることがあり、収量は犠牲になるものの、収穫物の糖度、酸度およびビタミン C (アスコルビン酸 : AsA) 含量を上昇させる (Yakushiji et al., 1996 ; 栃木ら 1989) ことが報告されている。AsA は、乾燥ストレスによって生じる酸化ストレスの防御機構に関係しており、環境要因の影響を受けやすい品質成分である。

第3節 AsA の役割と集積

AsA は全ての植物およびその全ての器官に存在し、生育に必須な代謝産物である。特に、植物において AsA は酵素的あるいは非酵素的な抗酸化機能を有することから、植物にストレス耐性を付与するため、ストレス耐性に関連した研究が多く行われてきた。その一方で、AsA は人にとっても必須な栄養素であることから、果実のような収穫部位や合成の場である葉身での AsA 集積過程に関して注目が集まっている。

モデル植物であるシロイヌナズナにおいて、AsA はソースである成熟した葉身で合成され、師部を通してシンク器官へ輸送されるため、シンクの AsA 含量はソースの合成能によって制限される可能性があると報告されている (Franceschi and Tarlyn, 2002)。AsA のソース - シンク関係および輸送は、主要な作物であるジャガイモにおいても報告されており、葉身に AsA の前駆体である L - ガラクトノ - 1, 4 - ラクトンを導入することで、塊茎における AsA 濃度が上昇した (Tedone et al., 2004)。この AsA のソース - シンク輸送は植物が一般的に持っている機構であると考えられている。

その一方で、AsA 集積は植物細胞内において、葉身からの輸送の他に、集積器官の生合成 (Wheeler et al., 1998) および再生 (Ishikawa et al., 2006) によっても

制御されている。トマトやクロスグリではシンク器官である果実での AsA 合成がそこでの AsA 集積に影響を及ぼすと報告されている (Gautier et al., 2009 ; Atkinson et al., 2013)。AsA の再生は AsA 濃度を維持するために重要であり、もっとも重要な役割を果たすのが活性酸素消去系におけるアスコルビン酸-グルタチオンサイクル (AsA-GSH サイクル) である。このサイクル内において、アスコルビン酸ペルオキシダーゼ (APX, EC 1.11.1.11) は AsA を電子供与体として過酸化水素を消去するが、これにより還元型 AsA は酸化型 AsA に酸化される。デヒドロアスコルビン酸レダクターゼ (DHAR, EC 1.8.5.1) およびモノデヒドロアスコルビン酸レダクターゼ (MDHAR, EC 1.6.5.4) はこの酸化型 AsA を還元型 AsA に再生する。ソース器官としての葉身やシンク器官としての果実における AsA 集積に関して、AsA-GSH サイクル関連酵素との関係が調査されており、リンゴ果実において、太陽光にさらされている側の果皮では、陰になっている側よりも AsA 濃度および再生能力が高かったという報告がある (Li et al., 2008)。一方で、カキにおいては、葉身中の AsA 集積は再生ではなく合成に強く依存し、グルタチオン、過酸化水素および APX 活性との関連性はほとんどないと報告されている (Li et al., 2009)。しかしながら、これまでに抗酸化酵素活性とソース-シンク AsA 輸送との関連性を経時的に調査した研究報告はされていない。

第4節 本研究の目的

人口増加に伴う水消費量の増加に対し、限られた水資源を量的および質的に保全し、持続的な利用を可能にするための方法を模索していく必要性が高まっている。農業分野においては、食糧生産量の増加を灌漑による土地生産性の向上に頼っている割合が大きく、今後においてもそれは変わらない可能性が高い。灌漑地の増加による水消費量の増加に対して、できる限り余分な水消費を減らす必要があり、そのためには節水栽培技術の導入が不可欠である。節水栽培技術を導入するにあたり、作物種ごとの最適な灌水方法を調査する必要があるが、世界的に生産地域および生産量が多い作物種を優先させることが効果的であることは明らかである。そこでまずは、潜在的に水資源の少ない乾燥地域でも盛んに栽

培されているキュウリを用いて、灌水量を削減したときの成長、収量および果実品質への影響を、養分吸収および植物体内の栄養状態から解析する。キュウリの重要品質成分である AsA は、様々な環境要因の影響を受けやすい化合物であり、キュウリ栽培において節水栽培技術を導入するうえで、果実における AsA 集積と土壌水分との関係性を明らかにしておく必要がある。そこで、乾燥ストレス下にあるキュウリの葉身 - 果実 AsA 輸送と、AsA-GSH サイクル関連酵素活性の関連性を解析する。最後に、これら二つの解析から、キュウリ栽培において収量・品質の両面から節水栽培が可能であるかを総合的に考察する。本論文の構成を以下に示した。

1) ハウスキュウリ栽培において節水栽培が可能であるかを調査し、その方法を確立するために、灌水量を削減したときの成長、収量および果実品質を調査し、養分吸収および栄養状態から解析する。

2) キュウリ果実における AsA 集積が土壌水分にどのような影響を受けるかを調査するために、乾燥ストレス下にあるキュウリ葉身から取り込ませた AsA の輸送先と AsA-GSH 関連酵素との関係性を解析する。

3) キュウリ栽培において果実品質を損なうことなく節水栽培が可能であるかを総合考察する。

第2章

ハウスキュウリ栽培における灌水量削減が成長、栄養吸収および 果実品質に及ぼす影響

限られた水資源で持続的な食糧生産を行なうには、節水栽培技術の導入が不可欠である。将来的な節水栽培技術の導入を目的として、灌水量と収量の関係は様々な作物種で調査が行われている。しかしながら、作物の養分吸収や栄養状態、収穫物の品質などを含めた幅広い調査はあまり行われていない。また、節水栽培技術を導入するにあたり、国や地域での経済格差を考慮すると、節水栽培を実施するうえで、導入コストは優先的な選定要因になりうる。本章では、地中灌漑と比較すると比較的到低コストで、作付面積に対して均一な灌水が可能である地表点滴灌漑を用いて、キュウリ栽培における灌水量削減の可能性を調査した。そのために、灌水量の制御方法において2種類の方法を用い、灌水量を削減して栽培したキュウリの成長、果実収量、植物体内の栄養状態および果実品質を調査した。加えて、栽培土壌の水分状態も経時的に調査した。加えて、一時的な灌水量削減を行うことで、生育ステージによる灌水量削減の影響も調査した。

第1節 材料および方法

1. サイト概要

鳥取大学農学部敷地内ビニルハウス (35° 30' N, 134° 10' E) にて、キュウリ栽培試験を2005年、2006年および2007年に行った。ビニルハウス内を4区画 (2.5 m × 4.5 m) に分け、エミッタ間隔 4.5 cm の灌水チューブ (EVAFLOW D ; 三井化学プラテック) を敷設した。灌水チューブの間隔は、2005年および2006年においては 0.6m 間隔で各区画に4本ずつ、2007年においては 1.0m 間隔で各区画に3本ずつ施設した。加えて、2005年および2007年においては、土壌水分張力により灌水量を調節するために、各区画の中央に埋設型土壌感圧水分センサー

(SK-5500ET；サンケイ理化株式会社)を、それぞれ根圏の深さ 0.1 m および 0.15m に埋設し、土壤水分灌水制御器 (SK-5801；サンケイ理化株式会社)と接続した。

2. 栽培管理および灌水処理

2005 年および 2006 年において、全生育期間における節水栽培試験を行った。ハウス内の土壤を用いて育苗した第 3 葉展開期のキュウリ (2005 年：c.v.夏秋節成り、2006 年：c.v.北進) の苗を、2005 年 6 月 6 日および 2006 年 5 月 30 日に移植した。移植個体数は各区画に対してそれぞれ 20 個体とし、栽植密度は 1 株当たり 0.24 m^2 とした。また、移植位置は灌水チューブから 0.1 m の位置とした。移植後、14 日間は次のような標準的な灌水を行った：2005 年； $-45 - -65 \text{ cmH}_2\text{O}$ ，2006 年； 3.6 mm d^{-1} 。その後、生育期間全体に対して水処理 (表 2 - 1) を施した。灌水量削減処理は、2005 年では土壤水分張力により、2006 年では 1 回あたりの灌水量と灌水頻度の組み合わせにより調節した。

2007 年では、キュウリ栽培における一時的な灌水量削減の影響を調査した。第 3 葉展開期のキュウリ (c.v.北進) の苗を 2007 年 9 月 19 日に移植した。移植個体数は各区画に対してそれぞれ 18 個体とし、栽植密度は 1 株当たり 0.32m^2 とした。移植位置は灌水チューブから 0.1m の位置とした。移植後 21 日間は標準的な灌水 ($-200 - -300\text{cmH}_2\text{O}$) を行い、その後に処理を開始した (2 - 1 表)。各処理期間における植物体の成長段階は、T1 区で栄養成長期 - 生殖成長初期、T2 区で生殖成長初期 - 中期であった。

全試験に共通して、キュウリの生育に伴い 5 節目以下の葉および出現した側枝は全て除去した。6 節目以上に出現した側枝は 2 節目まで伸ばし、葉を 2 枚残して順次切除した。主茎の成長点も無限成長を抑えるために、全株が一律の高さ (約 1.8 m) に達した後に除去した。しかし、主茎最高節付近の 1 本の側枝に関しては、根における養水分の吸収阻害を防ぐために伸ばし続けた。元肥およ

表 2 - 1 2005 年, 2006 年および 2007 年のハウスキュウリ栽培試験における処理区, 栽培期間, 灌水制御方法, 灌水処理, 灌水処理, 処理期間, 総灌漑水量および平均 pF 値

年度	処理区	栽培期間*1	灌水制御	灌水処理	処理期間	総灌漑水量*2	平均 pF 値*3
2005	C			-45 - -65cmH ₂ O		587mm	1.7
	T1	6月6日-8月26日	根圏0.1mの土壌水分張力	-245 - -250cmH ₂ O	6月21日-8月26日	320mm	2.4
	T2			-495 - -500cmH ₂ O		293mm	2.6
2006	C			3.6mm d ⁻¹		510mm	2.4
	T1	5月30日-8月10日	灌水量および灌水頻度	1.7mm d ⁻¹	6月14日-8月10日	281mm	2.6
	T2			2.6mm 2d ⁻¹		171mm	2.8
	T3			2.5mm 4d ⁻¹		111mm	2.7
2007	C			-200 - -300cmH ₂ O	10月10日-11月21日	16.8mm	2.4
	T1	9月19日-11月21日	根圏0.15mの土壌水分張力	-800cmH ₂ O	10月10日-10月24日	11.2mm	2.9
	T2			(処理期間中のみ)	11月7日-11月21日	11.9mm	2.9

*1. 定植から最終採取日までを栽培期間とした。

*2. 総灌漑水量は処理前を含む栽培期間全体での灌水量を示す。

*3. 平均 pF 値は処理期間中における土壌 0.1m 深 (2005 年, 2006 年) および 0.15m 深 (2007 年) の値を示す。

び追肥は灌水装置を設置する前および栽培期間中に施与した。2005年においては、元肥としてN、 P_2O_5 および K_2O がそれぞれ $10\text{ kg }10a^{-1}$ 、 $6.25\text{ kg }10a^{-1}$ および $8.75\text{ kg }10a^{-1}$ となるようにS604（チッソ旭肥料株式会社）を施与した。加えて、酸性矯正および微量元素施与のために苦土石灰（中山石灰工業株式会社）およびミネラル宝素（株式会社日本鉱物化学研究所）をそれぞれ $40\text{ kg }10a^{-1}$ となるように施与した。追肥は栽培期間中に2回行い、6月17日および7月22日にN、 P_2O_5 および K_2O がそれぞれ $3\text{ kg }10a^{-1}$ 、 $1.86\text{ kg }10a^{-1}$ および $2.63\text{ kg }10a^{-1}$ となるようにS604を施与した。2006年の栽培試験においては、全ての肥料について2005年の2倍量を元肥として施与した。追肥は7月13日および29日にN、 P_2O_5 および K_2O がそれぞれ $5\text{ kg }10a^{-1}$ 、 $3.13\text{ kg }10a^{-1}$ および $4.38\text{ kg }10a^{-1}$ となるようにS604を施与した。2007年においては、元肥および追肥は2006年と同量を施与し、追肥は10月25日および11月8日に施与した。

栽培期間中のビニルハウス内の温湿度は、2005年、2006年および2007年においてそれぞれ以下の通りであった；最低気温： $20.2 - 29.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $19.0 - 25.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ および $3.7 - 26.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、最高気温： $24.4 - 43.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $24.8 - 40.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ および $10.6 - 41.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、平均相対湿度：88.2%，89.8%および81.8%（Hobo Pro logger；Onset社）。栽培期間中は、側面のビニールを気温が高い時間帯には開け、ハウス内の温度変化をできる限り小さくした。除草や病害虫防除を含むその他の栽培管理は慣行法に従った。

3. 植物体の採取

植物体は、2005年7月26日（処理後日数；36日目）、8月12日（53日目）および8月26日（67日目）、2006年7月12日（28日目）、7月27日（44日目）および8月10日（57日目）、2007年10月24日（14日目）、11月7日（28日目）および21日（42日目）に、4個体を反復として各処理区から採取した。また、果実は約20 cm長に達したのから随時採取した。採取した植物体を果実、葉身、葉柄、茎および根に解体し、新鮮重を測定後それぞれ凍結乾燥した。乾物重を測定した後、粉碎し化学分析に供試した。

4. 植物体の化学分析

各器官の全窒素 (N) はケルダール分解 (Bremner and Mulvaney, 1982) 後, ネスラー法 (Yuen and Pollard, 1952) により測定した。リン (P), カリウム (K), カルシウム (Ca) およびマグネシウム (Mg) は混酸 (硝酸: 過塩素酸: 硫酸=10: 4: 1) で酸分解後, P はバナドモリブデン酸黄色法 (Watanabe et al., 1998) で, K は 2005 年においては炎光法 (Z-6100 日立 (株)), 2006 年および 2007 年においては原子吸光法 (Z-2310; 日立 (株)) で, Ca および Mg は原子吸光法で測定した。果実の硝酸態窒素および総 AsA は, それぞれカタルド法 (Cataldo et al., 1975) および 2,4-ジニトロフェニルヒドラジン法 (倉田と大塚, 2006) により測定した。収穫指数は全乾物重に占める果実の乾物重割合として算出した。植物体の N, P および K 含有量の器官別分配割合は, 当該元素の総集積量に対する各器官での集積量として算出した。また, 果実品質としての総ミネラルは P, K, Ca および Mg 含有率の総和として算出した。

5. 土壌体積含水率の測定

処理期間中の土壌体積含水率は, 深さ 0.1-1.0 m の範囲でプロファイルブローブ (PR2/4; Delta-T 社) とデータロガー (HH2; Delta-T 社) によって毎日測定した。

6. 統計解析

統計解析は総合統計ソフト SPSS ver.19.0 (IBM SPSS Inc) を用いた。処理間の比較には t-検定もしくは一元配置分散分析を行い, その後の検定は Duncan の多重比較検定で行った。多重比較検定の有意水準は 5% とした。

第 2 節 結果

1. 土壌水分

土壌の体積含水率は, 特徴的な傾向が認められた 0.1 - 0.4 m の範囲で結果を示した。2005 年において, 深さ 0.1, 0.3 および 0.4 m における体積含水率は T1

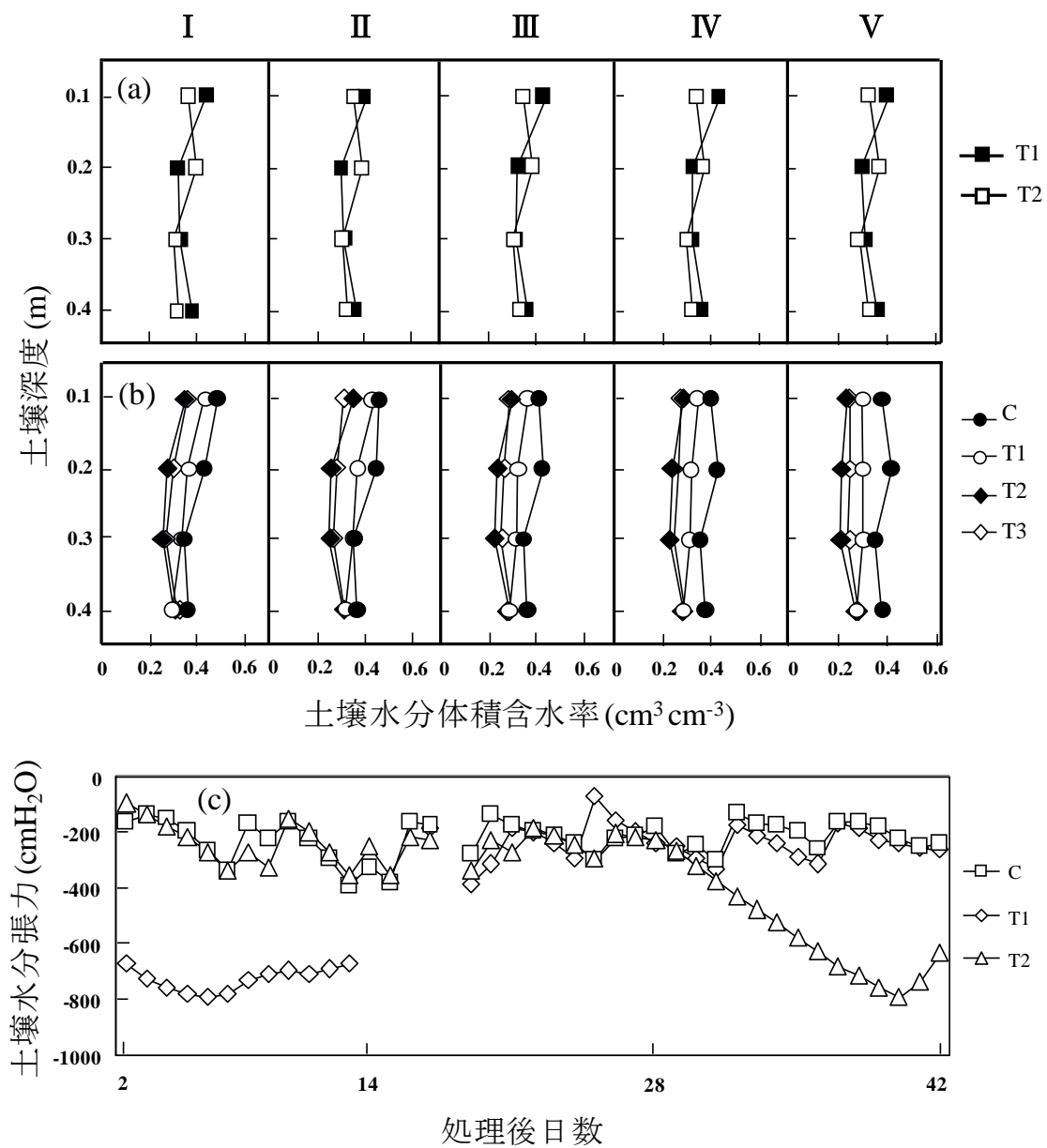


図 2 - 1 2005 年 (a) および 2006 年 (b) の土壌 0.1-0.4m 深の土壌水分体積含水率と 2007 年 (c) の土壌 0.15m 深の土壌水分張力
 体積含水率は測定期間を均等に 5 期間に分けて示した。各期間は 2005 年および 2006 年それぞれ I ; 7 月 22 - 28 日および 6 月 18 - 29 日, II ; 7 月 29 日 - 8 月 4 日および 6 月 30 日 - 7 月 11 日, III ; 8 月 5 - 11 日および 7 月 12 - 23 日, IV ; 8 月 12 - 18 日および 7 月 24 日 - 8 月 4 日, V ; 8 月 19 - 25 日および 8 月 5 日 - 17 日とした。2007 年 10 月 24 日 - 28 日は土壌水分張力を測定していない。

区で T2 区より高かったが、深さ 0.2 m においては T1 区よりも T2 区で高かった (図 2 - 1a)。

2006 年では、深さ 0.1 - 0.4 m における体積含水率は C 区 > T1 区 > T2 区の順に高かったが、0.2 および 0.3 m においては T3 区で T2 区よりわずかに高かった (図 2 - 1b)。

2007 年において、前期の処理では設定した水分張力に到達するのに 5 日程度要しており、後期の処理では設定した土壌水分張力に低下するまでに 10 日程度要していた (図 2 - 1c)。

2. 成長および収量

2005 年において、T2 区の全乾物重は C 区および T1 区に対して有意に増加していた (表 2 - 2)。また、T2 区における果実収量も C 区の 136 % に増加しており、それに伴い収穫指数も有意に上昇した。

2006 年においては、有意な差はないものの T1 区および T2 区で、C 区よりも全乾物重および果実収量が増加する傾向があった。また、T2 区における果実収量は C 区の 116% であった。T3 区における全乾物重および果実収量は、C 区と比較して大差なかったが、収穫指数は有意でないものの全処理区中で最も高かった。

2007 年においては、一時的な灌水量削減によって、有意ではないものの全乾物重、果実収量および収穫指数が増加する傾向があり、T1 区および T2 区の果実収量はそれぞれ C 区の 154% および 175% であった。また、この乾物重や収量の増加傾向は T2 区でより強いものであった。

3. N, P および K における全集積量および器官別分配割合

2005 年において N, P および K 全集積量は、成長に伴い有意に増加し、特に T2 区において顕著であった (図 2 - 2)。N, P および K 果実分配割合は、全処理区で成長に伴い有意に増加した。対照的に、それらの葉身分配割合は成長に伴い有意に減少した。処理区間で比較すると、処理後 36 日目の T2 区における N

表 2 - 2 2005 年, 2006 年および 2007 年における最終採取時の全乾物重 (g plant⁻¹DW), 果実収量 (kg plant⁻¹FW) および収穫指数

実験年	処理区	全乾物重		果実収量	収穫指数	
2005	C	166	b	2.40	0.397	b
	T1	185	b	2.46	0.451	b
	T2	236	a	3.26	0.548	a
2006	C	121	a	1.29	0.467	a
	T1	124	a	1.40	0.505	a
	T2	141	a	1.50	0.502	a
	T3	122	a	1.26	0.527	a
2007	C	71.65	a	0.24	0.186	a
	T1	82.28	a	0.37	0.235	a
	T2	94.34	a	0.42	0.228	a

収穫指数は全乾物重に占める全果実乾物重の割合として算出した。
異なるアルファベットは 5%水準で有意差があることを示す。

および P 果実分配割合は, 他処理区より有意に大きく, K 果実分配割合は C 区より有意に大きかった。処理後 53 日目においては, 各元素の果実分配割合に有意な処理間差は認められなかった。処理後 67 日目においては, T1 区および T2 区の P および K 果実分配割合 が C 区よりも有意に大きかった。

2006 年において, 灌水量削減処理区の N および K 集積量は成長に伴い有意に増加したが, C 区では有意な差異を示さなかった。また, 全ての処理区において, P 集積量は成長に伴う有意な増加を示さなかった (図 2 - 3)。N および K 果実分配割合は, T2 区以外の処理区では採取時期毎に段階的に増加したが, T2 区では処理後 28 日目から 44 日目にかけて大きく増加した。P 果実分配割合は, 全ての処理区で共通して, 処理後 28 日目から 44 日目にかけて有意に増加した。

2005 年および 2006 年の両試験において共通した傾向が認められた。すなわち, それぞれ最も成長および収量が良好であった両 T2 区において, 他処理区と比較して早期に N, P および K 果実分配割合が増加した。

2007 年における N 全集積量は, 全ての時期において有意な処理間差は認められなかったが, 成長に伴って増加した (図 2 - 4)。処理後 42 日目においては有

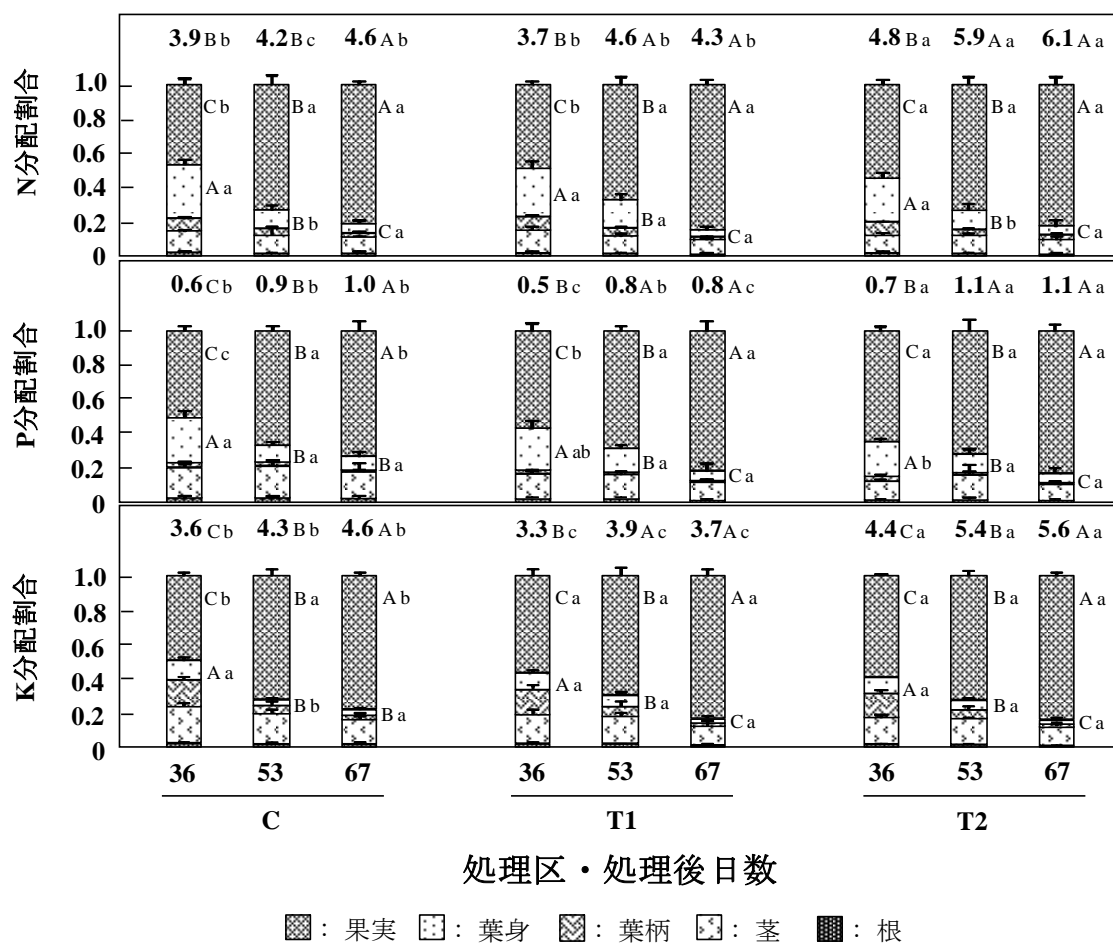
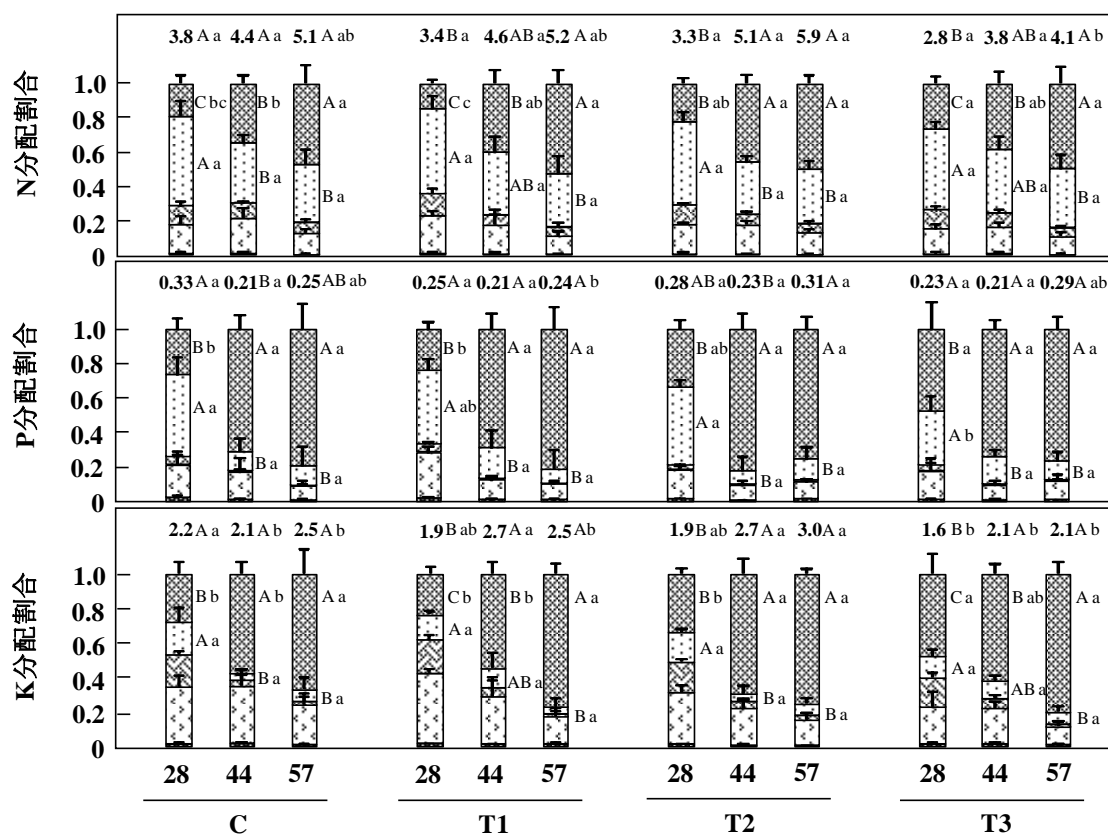


図 2-2 2005 年における N, P および K 全集積量 (g plant⁻¹DW) および集積量分配割合
 各図の上部の数値は全集積量を示す。各元素の集積量分配割合は全集積量に占める各器官
 での集積量を割合として算出した。大文字および小文字の異なるアルファベットはそ
 れぞれ時期間および処理間において 5% 水準で有意差があることを示す。

意ではないものの T2 区で最も多くの N を集積していた。N 集積割合は果実およ
 び葉身で共に処理間差は認められず、成長に伴い果実で有意に上昇し、葉身で有
 意に低下した。

4. 器官別 N, P および K 含有率

2005 年において、C 区と比較した N 含有率の処理間差は認められなかった(表
 2-3)。しかしながら、T2 区の根においては、T1 区より有意に高かった。時期
 間では、C 区および T2 区においては一定であったが、T1 区においては葉身、茎



処理区・処理後日数

■: 果実 □: 葉身 ▨: 葉柄 □: 茎 ■: 根

図 2-3 2006 年における N, P および K 全集積量 (g plant⁻¹DW) および集積量分配割合各図の上部の数値は全集積量を示す。各元素の集積量分配割合は全集積量に占める各器官での集積量を割合として算出した。大文字および小文字の異なるアルファベットはそれぞれ時期間および処理間において 5% 水準で有意差があることを示す。

および根で有意に低下した。C 区と比較した P 含有率の処理間差は根においてのみ認められた (表 2-3)。すなわち、処理後 36 日目および 53 日目の T1 区および T2 区の根で有意に低かった。時期間では、T2 区の根において処理後 36 日目から 53 日目にかけて有意な上昇が認められた。C 区と比較した K 含有率の処理間差は茎および根で認められた (表 2-3)。すなわち、処理後 53 日目において、T1 区の茎で有意に低かった。また、処理後 67 日目においては、T1 区および T2 区の根で有意に低かった。時期間では、全ての処理区における葉身および葉柄で有意に、あるいは有意ではないが大きく低下した。

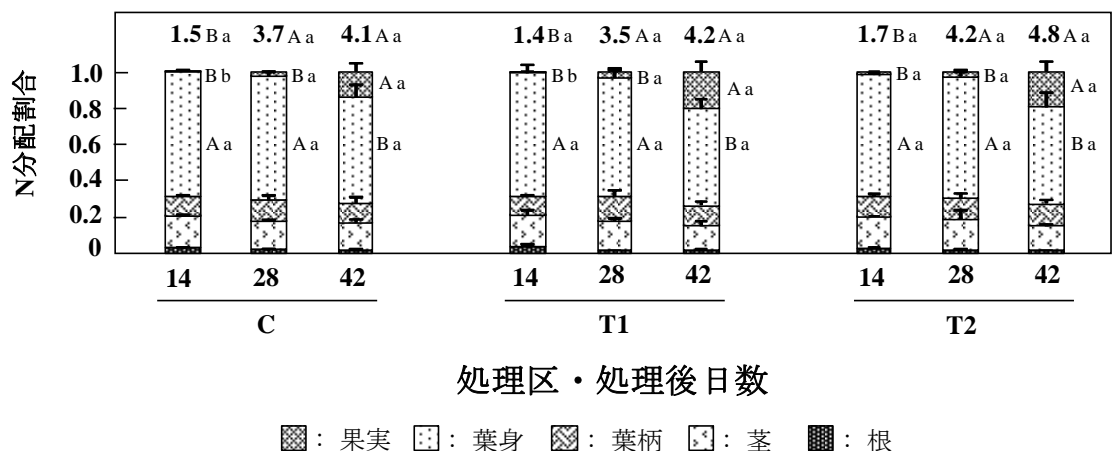


図 2 - 4 2007 年における N 全集積量 (g plant⁻¹DW) および集積量分配割合
 各図の上部の数値は全集積量を示す。各元素の集積量分配割合は全集積量に占める各器官での集積量を割合として算出した。大文字および小文字の異なるアルファベットはそれぞれ時期および処理間において 5%水準で有意差があることを示す。

2006 年において、C 区と比較した N 含有率の処理間差は葉身以外のすべての部位で認められた (表 2 - 4)。すなわち、処理後 57 日目において、T2 区の根および T3 区の葉柄および根で有意に低かった。時期間で比較すると、T2 区および T3 区では、ほとんど全ての器官において、処理後 28 日目から 44 日目にかけて有意に上昇し、57 日目には有意に低下した。C 区と比較した P 含有率の処理間差は果実以外の全ての器官で認められた (表 2 - 4)。すなわち、T3 区において、処理後 28 日目では、葉身および根で有意に低く、処理後 44 日目では葉身および葉柄で有意に低かった。また、処理後 57 日目においては、全ての灌水量削減区の葉柄、茎および根で有意に、あるいは有意ではないが高かった。時期間では、28 日目から 44 日目にかけて処理区にかかわらず全ての部位で有意に低下した。また、T3 区の葉身および葉柄では処理後 44 日目から 57 日目にかけて有意に上昇した。C 区と比較した K 含有率の処理間差は葉柄以外の全ての器官で認められた (表 2 - 4)。すなわち、処理後 28 日目において、T1 区の果実および T3 区の葉身および茎で有意に低かった。処理後 57 日目においては、T2 区の根および果実、T3 区の茎、根および果実で有意に低かった。時期間では、葉身

表 2 - 3 2005 年の各採取日における N, P および K 含有率 (mg g⁻¹DW)

処理区	器官	N含有率			P含有率			K含有率					
		36日目	53日目	67日目	36日目	53日目	67日目	36日目	53日目	67日目			
C	葉身	41.5	A a	35.7	A a	-	-	12.0	A a	8.7	B a	-	
	葉柄	34.6	B a	43.0	A a	-	-	68.0	A a	51.0	A a	-	
	茎	29.5	A a	28.5	A a	27.8	A a	6.4	A a	8.9	A a	9.5	A a
	根	22.7	A a	25.2	A a	25.5	A ab	5.6	A a	8.6	A a	8.3	A a
	果実	32.3	A a	31.4	A a	35.6	A a	5.6	B a	6.7	A a	6.8	A a
T1	葉身	45.4	A a	37.0	B a	-	-	4.9	A a	5.2	A a	12.3	A a
	葉柄	40.5	A a	39.4	A a	-	-	1.3	B a	1.9	A b	68.2	A a
	茎	32.9	A a	25.9	B a	29.2	AB a	5.4	B a	6.4	A a	7.1	A a
	根	30.2	A a	26.7	AB a	24.0	B b	5.1	A b	6.1	A b	5.5	A a
	果実	34.1	A a	33.7	A a	34.0	A a	5.8	A a	6.6	A a	7.2	A a
T2	葉身	41.0	A a	37.0	A a	36.4	A	4.2	A a	7.6	A a	5.6	A
	葉柄	40.8	B a	42.7	AB a	47.2	A	1.7	A a	3.7	A ab	2.9	A
	茎	30.1	A a	29.0	A a	30.5	A a	4.9	A a	7.8	A a	6.1	A a
	根	29.5	A a	30.0	A a	28.0	A a	4.4	B b	6.2	A b	6.0	A a
	果実	31.6	A a	34.8	A a	30.8	A a	5.9	A a	6.5	A a	6.2	A a

処理後 67 日目における C 区および T1 区の葉身および葉柄は老化が極めて進行していたことから、栄養状態として示すには不適であるため結果は示していない。大文字および小文字の異なるアルファベットはそれぞれ時期間および処理間において 5%水準で有意差があることを示す。

表 2 - 4 2006 年の各採取日における N, P および K 含有率 (mg g⁻¹DW)

処理区	器官	N含有率			P含有率			K含有率		
		28日目	44日目	57日目	28日目	44日目	57日目	28日目	44日目	57日目
C	葉身	48.1 A a	54.4 A a	54.8 A a	4.5 A a	2.8 B a	2.1 B a	11.5 B ab	9.1 B a	15.0 A a
	葉柄	47.6 A a	57.7 A a	47.3 A a	2.5 A a	0.9 B a	0.7 B b	66.5 A a	35.5 B a	36.8 B a
	茎	37.9 AB a	47.0 A a	32.4 B ab	3.8 A a	1.7 B a	1.0 B b	45.5 A a	37.6 AB a	29.9 B a
	根	29.9 B a	42.7 A a	30.5 AB a	3.6 A a	1.5 B a	1.2 B c	20.0 A ab	21.1 A a	22.1 A a
	果実	43.1 A a	35.8 AB a	30.1 B a	5.2 A a	2.8 B a	2.9 B a	37.6 A a	25.9 B a	27.3 B a
T1	葉身	55.1 A a	57.9 A a	50.7 A a	4.4 A a	2.1 B ab	2.3 B a	11.6 A ab	15.2 A a	14.0 A a
	葉柄	52.8 A a	51.8 A a	39.0 A ab	2.1 A a	0.6 C ab	1.1 B a	65.6 A a	32.8 B a	26.6 B a
	茎	44.2 A a	38.0 A a	32.7 A ab	3.9 A a	1.2 B a	1.2 B ab	47.2 A a	38.5 AB a	25.1 B a
	根	34.2 A a	35.4 A a	29.4 A a	3.4 A a	1.2 B a	1.5 B bc	25.3 A a	22.4 A a	19.3 A ab
	果実	32.0 A b	42.3 A a	33.7 A a	3.9 A a	2.8 A a	2.8 A a	30.2 A b	32.6 A a	27.5 A a
T2	葉身	50.9 B a	62.5 A a	50.1 B a	5.0 A a	2.2 B ab	2.3 B a	13.5 A a	16.7 A a	12.5 A a
	葉柄	51.7 B a	62.9 A a	41.8 C ab	1.7 A a	0.6 B ab	0.9 B ab	69.3 A a	40.6 B a	28.3 B a
	茎	38.5 B a	47.5 A a	34.0 B a	3.3 A a	1.1 B a	1.4 B ab	40.7 A ab	33.7 A a	20.5 B ab
	根	29.4 B a	39.8 A a	24.9 B b	3.1 A ab	1.2 C a	2.4 B a	19.5 A ab	19.1 A a	14.4 A b
	果実	36.9 AB ab	46.7 A a	27.4 B a	4.8 A a	2.8 B a	2.5 B a	33.3 A ab	36.2 A a	21.8 B b
T3	葉身	50.3 A a	57.1 A a	45.5 A a	3.1 A b	1.9 B b	2.6 A a	8.6 A b	12.7 A a	11.3 A a
	葉柄	45.1 AB a	58.8 A a	30.6 B b	1.5 A a	0.5 B b	1.1 A a	49.3 A a	28.7 A a	16.3 A a
	茎	34.2 A a	39.4 A a	22.5 B b	3.1 A a	1.2 B a	1.7 B a	29.0 A b	29.9 A a	12.3 A b
	根	30.4 B a	38.6 A a	23.0 B b	2.4 A b	1.2 B a	2.0 AB ab	17.2 A b	19.5 A a	12.9 A b
	果実	32.7 A a	33.1 A a	25.6 A a	4.6 A a	2.6 B a	3.2 B a	32.9 A ab	26.1 B a	19.4 C b

大文字および小文字の異なるアルファベットはそれぞれ時期間および処理間において 5%水準で有意差があることを示す。

表 2 - 5 2007 年の各採取日における N 含有率 (mg g⁻¹DW)

処理区	器官	N含有率					
		14		28		42	
C	葉身	69.7	B a	85.5	A a	65.8	B a
	葉柄	88.8	A a	85.7	AB a	72.7	B a
	茎	62.5	A a	62.9	A a	53.8	B a
	根	47.5	A a	51.1	A a	43.2	A a
	果実	-	-	-	-	40.3	a
T1	葉身	69.5	B a	87.2	A a	58.4	B a
	葉柄	85.5	AB a	103.0	A a	64.5	B a
	茎	57.5	A a	63.6	A a	47.1	B b
	根	46.9	AB a	50.3	A a	42.0	B a
	果実	-	-	-	-	42.4	a
T2	葉身	77.2	A a	84.5	A a	57.7	B a
	葉柄	88.5	A a	80.2	AB a	67.1	B a
	茎	61.9	AB a	68.9	A a	46.5	B b
	根	50.2	A a	53.1	A a	42.1	B a
	果実	-	-	-	-	41.4	a

大文字および小文字の異なるアルファベットはそれぞれ時期間および処理間において 5%水準で有意差があることを示す。

を除く全ての器官で成長に伴い低下した。

2007 年において、C 区と比較した N 含有率の処理間差は、茎においてのみ認められた (表 2 - 5)。すなわち、処理後 42 日目において、T1 区および T2 区の茎で有意に低かった。時期間では、全ての処理区および全ての部位で処理後 14 日目から 28 日目にかけては上昇する傾向が認められ、処理後 28 日目から 42 日目にかけては有意に低下した。

5. 果実品質

総 AsA 含有率および硝酸態窒素含有率は、品種および栽培時期による違いは認められたが、全ての栽培試験で有意な処理間差は認められなかった (表 2 - 6)。総ミネラル含有率は両節水栽培試験において、水処理の影響を受けなかった。含水率は 2006 年の栽培試験において、わずかながら灌水量削減により低下する傾向が認められたが有意な差ではなかった。

表 2 - 6 2005 年, 2006 年および 2007 年における果実の総 AsA 含有率 (mg g⁻¹DW), 硝酸態窒素含有率 (mg g⁻¹DW), 総ミネラル含有率 (mg g⁻¹DW) および含水率 (g g⁻¹DW)

実験年	処理区	総AsA	硝酸態窒素	総ミネラル	含水率
2005	C	6.0	0.9	44.5	22.9
	T1	5.5	1.1	41.6	21.7
	T2	6.1	1.2	43.9	23.0
2006	C	3.0	2.1	40.2	22.9
	T1	2.7	2.0	40.0	22.5
	T2	3.1	2.4	37.8	21.0
	T3	3.3	2.6	33.2	19.2
2007	C	5.2	2.4	-	18.4
	T1	4.9	2.6	-	19.3
	T2	5.1	2.9	-	19.6

示した結果は, 栽培期間中の平均値。全ての項目において有意な処理間差は認められなかった。

第 3 節 考察

本研究はキュウリ栽培における灌水量削減の可能性を調査するために行った。キュウリ栽培における標準的な土壤水分条件は pF2.0 前後とされている。本栽培試験では, 根圏の深さ 0.1 m における土壤水分状態が pF2.6 - 2.8 で, 果実品質を維持しつつ果実収量が最大となった (表 2 - 1, 2 - 2, 2 - 6)。更に, 生殖成長期中期の一時的な灌水量削減 (pF2.9) においても増収傾向となることがわかった (表 2 - 2)。このことから, 標準的な水管理によるキュウリ栽培よりも, より少ない灌水量で栽培可能であることが示唆された。このような結果が得られた原因について, 土壤水分状態およびキュウリの栄養生理学的応答の面から考察する。

1. 土壤の水分状態が成長および収量に及ぼす影響

2005 年において, 根圏の深さ 0.2 m の体積含水率は, T2 区で T1 区と比較して恒常的に高かった (図 2 - 1a)。無栽培状態では灌水量に従い土壤含水率は高くなるはずである。一方で, 植物根系の吸水領域は土壤の乾燥程度によって影響

を受け、上層根圏の水環境が悪くなるに従い、下方根からの吸水速度が増加する（荒木，2002）。従って、この逆転現象は表層より下方にある根の活発な給水が土壤水分の集水を助長していたためと考えられる。キュウリの根系は深さ 0.3 m までが主な割合を占めており、体積含水率の逆転現象が認められた深さと一致している。また、キュウリの果実は 90 % 以上が水分であることから、果実の肥大には十分な給水が不可欠である。処理後 36 日目における果実収量は C 区および T1 区で $1.2 \text{ kg plant}^{-1}$ であったのに対して、T2 区では $1.8 \text{ kg plant}^{-1}$ であった。このように、T2 区において生殖成長初期から明らかな果実の増大が認められたことも吸水が恒常的に活発であったことと矛盾しない。

2006 年においても、T3 区で T2 区と比較して、根圏の深さ 0.2 m および 0.3 m で体積含水率がわずかに高かった（図 2 - 1b）。しかしながら、全乾物重および果実収量は T2 区で T3 区を上回る傾向であったことから（表 2 - 2）、この現象は 2005 年で認められたものとは異なる理由であると考えられる。両区での総灌水量は 171 mm と 111 mm と大きく異なる。土壤水分状態がほぼ同値であったことから、この差分の水量はより効率的に吸収され成長に利用されたと考えられる。

2. 灌水量削減がキュウリの栄養生理に及ぼす影響

2005 年および 2006 年の両試験において、それぞれ最も成長および収量が良好であった両 T2 区では、他処理区と比較して早期に無機元素の果実分配割合が増加した（図 2 - 2, 2 - 3）。さらに、2005 年において、T2 区の収穫指数は他区より有意に高かった（表 2 - 2）。これらのことは、灌水量削減によって、葉から果実への無機元素および光合成産物の輸送が、結実期初期から活発化したことを示唆している。

2005 年の T2 区における根の N 含有率は、栽培期間を通して一定であり、他処理区と比較しても常に高かった（表 2 - 3）。土壤体積含水率が根圏の深さ 0.2 m でのみ T1 区より高く、根による集水が活発であったことから、土壤 N が試験期間中流亡されにくく、効率的に N 吸収が行われていたものと思われる。実際

に、N 全集積量は試験期間中 T2 区で最大であり、同時に P および K 全集積量も最大であった (図 2 - 2)。また、根の乾物重は処理間で有意な差がなかった ; C 区 : 2.6 g plant⁻¹, T1 区 : 2.7 g plant⁻¹, T2 区 : 2.5 g plant⁻¹。このことから、根の活性を示す根重当たりの N 吸収速度は、N 集積量の増加量と比例関係にあると考えられる。従って、T2 区では、水だけではなく養分も恒常的に吸収することができる活性の高い根であったことを示唆している。

C 区および T1 区では、栽培期間終盤において葉の老化が激しかった。無機元素の吸収量が少なかったために、体内の栄養状態が T2 区と比較して早期に悪化したためと考えられる。老化は生殖器官の発達と密接な関係があり、老化中の栄養器官に存在する栄養は生殖器官に再分配される (Noodén et al., 1997)。シロイヌナズナでは老化葉の N, P, および K の 70 %以上が他の器官に再分配された (Himelblau and Amasino, 2001)。処理後 53 日目および 67 日目において、無機元素の果実分配割合に処理間差がほとんど認められなくなっていたのは、C 区および T1 区において、葉の老化を早め、N, P および K の分配が果実に偏ったためと示唆される。

2006 年の T2 区において、処理後 44 日目にほぼ全器官で N 含有率が有意に高まった (表 2 - 4)。これは、処理後 28 日目から 44 日目にかけての N 吸収が活発であったことと矛盾しない (図 2 - 3)。葉の高い N 含有率は、光合成活性を高める (Evans, 1989)。また、光合成や光呼吸における炭素代謝と窒素代謝には密接な関係性があり (Wallsgrave et al., 1983), 乾物生産は N および C 間の相互作用で制御されている。T2 区における P および K は、含有率においては C 区および T1 区と大差なかったが、集積量は有意に大きかった (表 2 - 4, 図 2 - 3)。P や K は窒素代謝の出発点である硝酸還元酵素活性に対して促進的に作用することが認められている (Ruiz and Romero, 2000 ; Ruiz and Romero, 2002)。また、K においては光合成産物の転流に関与していることも明らかとなっている (Hermans et al., 2006)。T2 区においては、光合成およびその代謝産物の輸送、窒素代謝が高い養分吸収能によって恒常的に維持され、これらにより成長および収量を増大させたと考えられる。

一方で、T3区における果実収量はT2区と比較して大きく落ち込んだ(表2-2)。このとき、平均的な土壌水分状態はほぼ同じであった(図2-1)。この果実収量の減少は両区での灌水頻度が大きく異なっていたことが関係しているかもしれない。川西(1961)は、総灌水量が同量でも、灌水頻度が成長および収量に影響を及ぼすことを報告している。本研究では総灌水量も違うので灌水頻度の影響はより強まると考えられる。つまり、灌水頻度が少ないT3区では、一時的な乾燥ストレスにさらされていた可能性がある。乾燥ストレスは窒素代謝と炭素代謝の低下を同時に引き起こす(Foyer et al., 1998)。また、栄養吸収が抑制されていたことに加えて、有意な栄養状態の悪化が散見された(図2-3, 表2-4)。これらのことから、T3区の成長および収量の減退は、一時的な乾燥による窒素代謝および炭素代謝の低下に加え、栄養吸収の抑制と、それに伴う栄養状態の悪化がそれらの代謝の低下を助長していたと考えられる。

2007年は、短期の実験であり、栽培時期も異なるので2005年および2006年と直接比較することはできないが、灌水量削減処理区に設定した土壌水分状態は、全試験を通して最も厳しい削減処理であり、2006年において成長の低下が認められた処理区よりも厳しいものであった。このことから、土壌水分の低下の早かったT1区では特に、処理期間中に乾燥ストレスを受けていた可能性がある。しかしながら、果実収量および収穫指数は有意ではないにしても一時的な灌水量削減により増加し、果実収量はT2区でT1区より大きかった(表2-2)。恐らくは灌水による土壌養分の流亡が灌水量削減処理期間中に少なかったため、削減時期は別として、2005年および2006年と同じように比較的効率的な養水分吸収と果実への物質輸送がおこなわれていたと考えられる。加えて、T2区では有意ではないもののN吸収量が増加していた(図2-4)。これは、果実生産が活発となってくる生殖成長初-中期において地上部の養分要求量の高まりに合わせて、土壌養分の流出が少なかったことが養分吸収量の増加を可能とし、他区との差を生じさせたと考えられる。

3. 灌水量削減が果実品質に及ぼす影響

総 AsA はキュウリの主要な品質成分である。総 AsA は環境要因の影響を受けやすい品質成分であり、その影響は種によって異なる Mozafar (1994)。キュウリの総 AsA 濃度は、灌水量を減らした時に収量の減少を伴い上昇することが報告されている (Wang et al., 2009 ; Zhang et al., 2011)。本研究においては、総 AsA 濃度に及ぼす灌水量削減の影響は認められなかった (表 2 - 6)。成長を大きく減退させない範囲での灌水量削減では、総 AsA 濃度に影響を及ぼさないのかもしれない。硝酸態窒素は、特に葉菜類において過剰蓄積が問題とされ、人体にとっては低含有率であることが望ましい。キュウリ果実の硝酸態窒素濃度は培地 N 濃度と相関関係にある (Kotsiras et al., 2002)。灌水量削減処理で N 吸収量が増加したが、果実の硝酸態窒素濃度に影響は認められなかった (表 2 - 6)。N 吸収量が増加しても、その N は果実を中心とした乾物生産に利用されたために、余剰な蓄積を引き起こさなかったと考えられる。総ミネラルにおいても灌水量削減の影響は認められなかった (表 2 - 6)。上述の栄養生理学的応答でふれたように、養分吸収量が少なかったとしても、葉の老化に伴う栄養の再分配により、果実の総ミネラルは維持されたと考えられる。

第 4 節 要約

ハウスキュウリ栽培において灌水量削減が可能であるか調査することを目的とし、地中灌漑と比較すると比較的に低コストで、作付面積に対して均一な灌水が可能である地表点滴灌漑を用いて栽培試験を行った。生育期間の全体、あるいは一部に対して灌水量を削減して栽培したキュウリの成長、果実収量、植物体内の栄養状態および果実品質を調査した。その結果、ハウスキュウリ栽培において、果実品質を維持しながら果実収量を向上させることができる節水栽培が可能であることが明らかとなった。その水管理法とは、全生育期間を通して 0.1 m 深の土壤水分状態を pF2.6 - 2.8 に維持することである。このときの総灌水量は標準的な水管理の場合と比較して、2005 年では 50 %、2006 年においては 66 %削減することができた。また、生殖成長初期から中期にかけて一時的に灌水量を削減することも効果的かもしれない。これらの水管理法は従来の方法と比較して、土

壤養分（特に N）の流亡を小さくすることが可能となる。それにより、特に根の活性が生育期間中に高く維持され、生殖成長期の中期に N 吸収を高めることができる。さらに、生殖成長期の初～中期に養分および光合成産物の果実への輸送も促進されたものと考えられる。しかしながら、灌水頻度が少ないと pF2.6 - 2.8 を維持したとしても乾燥ストレスにさらされる可能性がある。

第3章

乾燥ストレス条件下のキュウリにおけるアスコルビン酸輸送と 抗酸化応答の関係

キュウリは世界中で広く栽培されており、乾燥地・半乾燥地においても換金作物として栽培されている。このような地域では水資源の量や質の問題から、乾燥や塩による酸化ストレスにさらされやすい。特に、乾燥ストレスは作物生育を著しく阻害する環境ストレスである。AsA は AsA-GSH サイクルの構成物質であり、乾燥ストレス等で発生する活性酸素種を消去する際に利用される。AsA のソース-シンク輸送は植物が共通して持っている機構であると考えられていることから、乾燥ストレス下では葉身における AsA の要求性や果実への輸送が影響を受ける可能性がある。AsA は人間栄養学的に必須栄養素であることから、キュウリ果実の品質成分として AsA 集積に関する知見を得ることは重要である。本章では、AsA 葉身-果実輸送におよぼす乾燥ストレスの影響をストレス初期において調査した。また、抗酸化応答を調査し AsA 葉身-果実輸送との関連性について検討した。

第1節 材料および方法

1. 栽培方法

2008年、2010年および2011年に、キュウリ (c.v. ベランダ) を用いた栽培試験を行った。埴壤土と砂丘未熟土を 1:2 (2008年) あるいは 1:1 (2010年、2011年) となるように調製した土壌で充填したプラスチック容器 (地表面積: 5000分の1a, 容量3.8L) に、第3葉展開期の苗を移植した。果実結実期までは標準的な水管理を行った (コントロール)。すなわち、2008年においては圃場用水量の90%、2010年および2011年においては圃場容水量の80%となるように、重量法を用いて蒸発散で減少した土壌水分を補充した。その他の栽培管理は慣

行法に従った。反復は、2008年においては3反復、2010年および2011年では4反復となるように栽培した。

2. 乾燥処理および植物体の簡略化

上位完全展開葉と同節に未成熟な果実が結実したことを確認した後、ソース-シンク関係を解析しやすくするために植物体の簡略化を行った。すなわち、2008年においては、上位完全展開葉、同節の果実、およびその一節上位の葉（上位葉）以外の全ての葉と果実を切除した。2010年においては2008年で残した器官に加え、着果節位の一節下位の葉（下位葉）も残した。2011年においては、上位完全展開葉と同節の果実より上位および下位の葉を3枚ずつ残した。簡略化は植物体への影響を考慮して、数回に分けて行った。

乾燥処理は簡略化終了日の前日に開始し、半数のポットに対して断水した。乾燥処理は2008年および2011年においては圃場容水量の60%、2010年においては圃場容水量の50%とした。処理期間は2008年、2010年および2011年でそれぞれ5日間、4日間および5日間とした。処理期間中は標準区と同様に、設定した土壌水分状態を維持するように重量法を用いて灌水を施した。

3. ^{14}C -AsA の導入および植物体の採取

2008年において、処理2日目にフラップ法 (Franceschi and Tarlyn, 2002)を用いて ^{14}C -AsAを果実と同節の葉身（導入葉身）から導入した。すなわち、導入葉身先端の4ヶ所に葉脈を避けて5mm程度の切り込みを入れ、その切り込みがバイアル瓶にいれた ^{14}C -AsA溶液に完全に浸るように固定した。 ^{14}C -AsA溶液は1.85 MBqの ^{14}C -AsA (74.0 - 370 MBq mmol⁻¹; PerkinElmer)を100 mlの20 mMリン酸緩衝溶液に溶解し調製した。 ^{14}C -AsA導入時間は1時間とした。導入終了後、導入葉に付着した余剰の ^{14}C -AsAを除去するために蒸留水で洗浄し、導入後6時間後（処理2日目）、24時間後（処理3日目）および72時間後（処理5日目）に植物体の採取を行った。 ^{14}C -AsA分布を視覚的に解析するために、植物体にアイロンを用いて水分を除去し固定した。分布解析用の植物体とは別に、果実、各

葉身、葉柄および茎に解体し新鮮重を測定し、それぞれ 70 °C で通風乾燥した。乾物重を測定した後、粉碎し ^{14}C 定量を行った。

2010 年および 2011 年において、処理 3 日目に ^{14}C -AsA を導入した。植物体の採取は 2010 年においては導入後 6 (処理 3 日目) および 24 時間後 (処理 4 日目) に行い、2011 年においては 24 時間後 (処理 5 日目) に行った。 ^{14}C -AsA 導入方法および植物体の採取方法は 2008 年と同様に行った。抗酸化酵素の活性測定および総 AsA 定量用の葉身は、 ^{14}C -AsA を導入しなかった個体から採取した。採取した葉身は液体窒素で凍結させ、分析に供試するまで $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ で保存した。

4. 植物体の測定・分析

(1) ^{14}C の分布解析および定量

^{14}C 分布解析はイメージングプレートに 24 時間露光させたのち、バイオ・イメージングアナライザー (FLA-5000, Fujifilm) を用いて行った。 ^{14}C 定量のためには、乾燥試料約 10 mg に、脱塩水、液体シンチレーション用可溶化剤 (Soluen-350, PerkinElmer) および特級酢酸を加え、 $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ にて 16 時間振とう (50 rpm) した。その後、過酸化ベンゾイルを加え $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ にて 30 分振とう (50 rpm) し、過酸化水を加え一日放置した。トルエンシンチレーター (Hionic-Fluor, PerkinElmer) を加え、暗所にて一晩放置後、液体シンチレーションカウンター (Tri-Carb 2900TR, PerkinElmer) にて測定した。

(2) 植物体の含水率測定

植物体の各器官における含水率は 2008 年の乾燥処理後 5 日目の新鮮重および乾物重を用いて算出した。

(3) 総 AsA の定量

凍結乾燥試料を 5% メタリン酸にて抽出し、ヒドラジン法 (倉田と大塚, 2006) により総 AsA として比色定量した (U-1800, HITACHI)。

(4) 抗酸化酵素の活性測定

凍結保存試料を乳棒と乳鉢を用いて液体窒素中で磨砕した後、1mM アスコルビン酸を含む 50 mM リン酸カリウム緩衝液 (pH 7.8) を加えさらに磨砕し、抽出した。抽出液を 4 °C, 12,500 rpm で 30 分遠心分離 (CF-15RX II, ローター ; T15A39, HITACHI) し、上清を粗酵素溶液として抗酸化酵素活性の測定に用いた。カタラーゼ (catalase ; CAT), アスコルビン酸ペルオキシダーゼ (ascorbate peroxidase ; APX) およびグルタチオンレダクターゼ (glutathione reductase ; GR) 活性は Tanaka et al. (1982) の方法に基づいて測定した。スーパーオキシドジスムターゼ (superoxide dismutase ; SOD) 活性は Tanaka and Sugahara (1980) の方法に準じて測定した。

5. 統計処理

処理間の比較は t-検定 (Microsoft Office Excel 2007) を用い、有意水準は 5% とした。

第 2 節 結果

1. 地上部における含水率に及ぼす乾燥処理の影響

2008 年の試験における処理後 5 日目の地上部の含水率を図 3 - 1 に示した。全ての部位で有意な差は認められなかったものの、乾燥処理によって低下する傾向があった。特に、果実および葉柄ではその傾向が強かった。

2. ^{14}C -AsA 分布に及ぼす乾燥処理の影響

2008 年における処理後 3 日目および 5 日目の ^{14}C 分布を図 3 - 2 に示した。コントロールにおいては 3 日目および 5 日目ともに、果実で濃く分布が認められた。一方で、上位葉身においてはいずれにおいても分布が視覚的には認められなかった。乾燥処理においては、3 日目で果実での ^{14}C 分布は認められなかったが、5 日目においてコントロールと同等の濃さで分布が認められた。上位葉身で

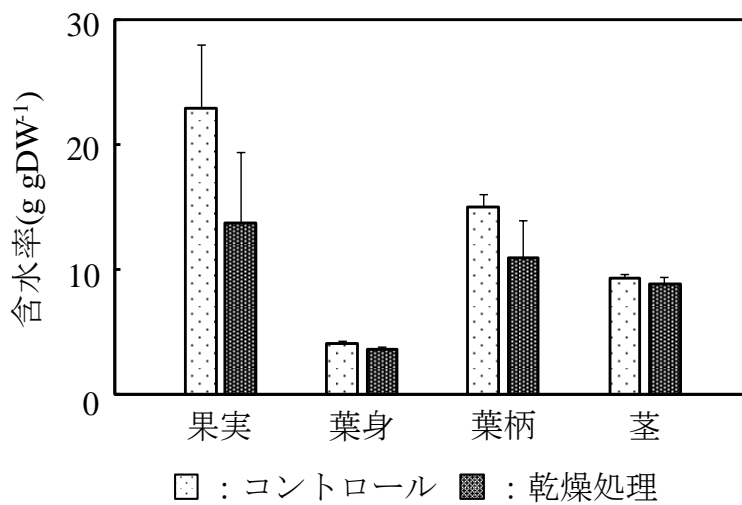


図3-1 乾燥処理後5日目における地上部の含水率(2008年)
 図中の棒は S.D.値 (n=3) を示す。処理区間における有意差は認められなかった (t 検定 ; P<0.05)。

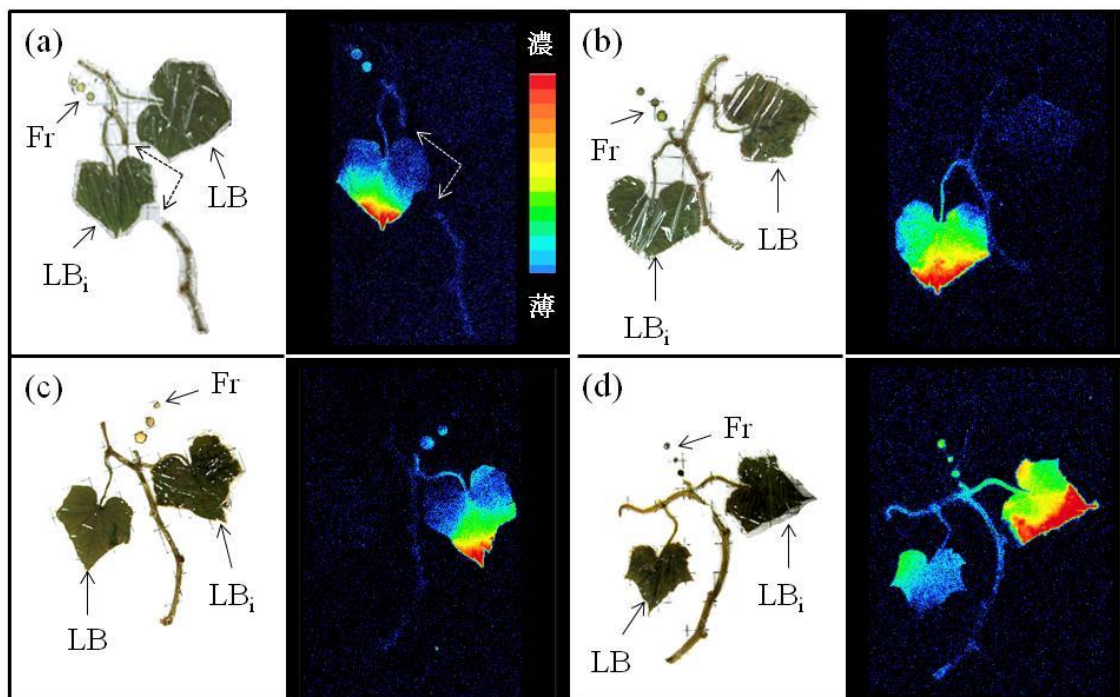


図3-2 乾燥処理後3日目および5日目における地上部の¹⁴Cの分布(2008年)
 (a)コントロール, 3日目(b)乾燥処理, 3日目(c)コントロール, 5日目(d)乾燥処理, 5日目
 図中の Fr, LB_i, LB はそれぞれ果実, 導入葉, 上位葉身を示す。Fr は横方向に4等分に切断したそれぞれの断面(厚さ:1mm)で示した。(a)の図中の点線矢印は, そこで茎を切断したことを示す。

は、3日目においてはその分布は少ないもののコントロールと比べれば葉の形状が確認できる程であり、5日目においてはさらに多い分布が認められた。

この時の器官毎の¹⁴C分配割合は図3-2で示した¹⁴C分布で認められた傾向と一致していた(図3-3)。なお、導入葉における¹⁴C分布は器官間では著しく多かつたため、当該葉以外の器官間における分配割合を示した。コントロールにおける各器官の¹⁴C分配割合は、調査期間中ほぼ一定であり、果実と茎で大きく、上位葉身においては小さかつた。一方、乾燥処理における¹⁴C分配割合は乾燥処理の期間によって変化した。すなわち、処理後2日目における上位葉身においてはコントロールより有意に高い¹⁴C分配割合が認められ、果実への分配は有意ではないが小さかつた。3日目においても有意ではないものの2日目と同様の傾向が認められた。しかしながら、5日目においては2日目および3日目で認められた傾向は認められなくなり、全ての部位での¹⁴C分配割合がコントロールと類似した。

2010年および2011年では、結実節より下位に葉が存在したが2008年の¹⁴C分配割合と類似した傾向が認められた(図3-4)。2010年における処理後3日目と4日目では、コントロールと比較して乾燥処理で果実への分配割合が小さく、4日目においては有意に小さかつた。一方で、葉身における¹⁴C分配割合は乾燥処理で大きくなる傾向があつた。葉位で比べると、上位葉身でその傾向は強く、4日目における葉身の¹⁴C分配割合を比較すると、下位葉身では乾燥処理でコントロールに対して1.8倍に増加したのに対して、上位葉身では5.7倍に増加していた。茎における¹⁴C分配割合は、3日目および4日目共に乾燥処理で大きくなり、4日目においては有意に大きくなつていた。2011年においては処理後5日目の¹⁴C輸送の状態を調査した。この時の¹⁴C分配割合は2008年と同様に全ての部位で処理区間に大差はなかつた。

3. 総AsA含有率に及ぼす乾燥ストレスの影響

2008年(乾燥処理後5日目)および2010年(乾燥処理後3日目, 4日目)における総AsA含有率を表3-1に示した。2008年において、全ての部位で総AsA

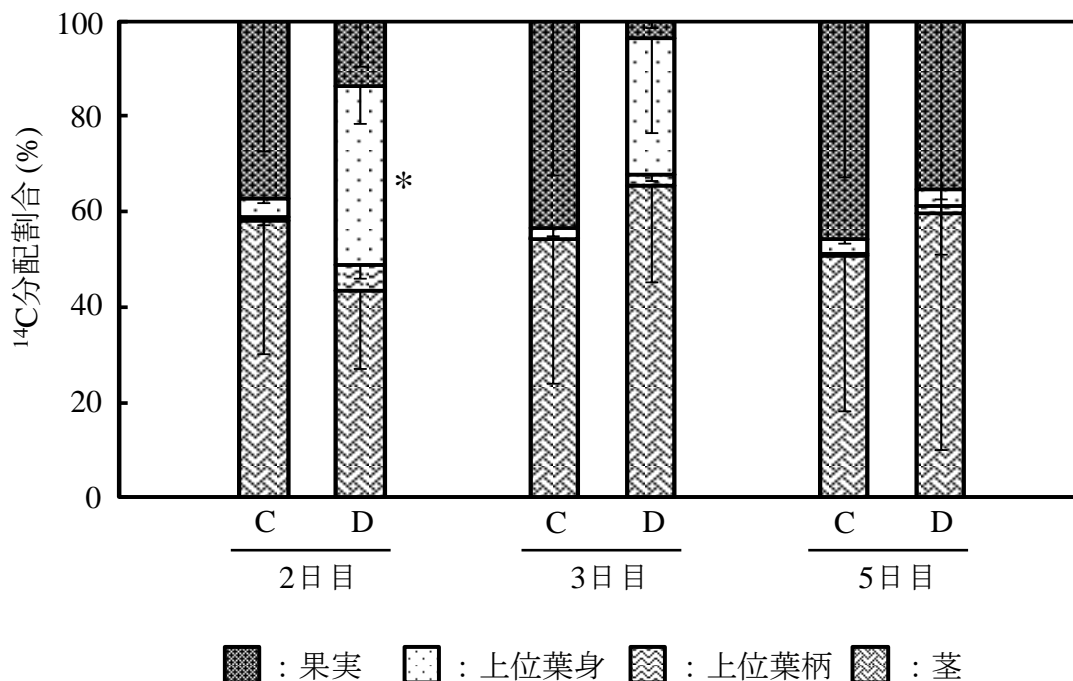


図 3 - 3 乾燥処理後 2 日目, 3 日目および 5 日目における ¹⁴C 分配割合 (2008 年)
 C はコントロールを, D は乾燥処理を示す。¹⁴C 分配割合は, 導入葉での ¹⁴C 分布が器官間で著しく多かつたため, 当該器官以外において示した。図中の棒は S.D. 値 (n=3) を示し, * は同処理日数, 同器官において, コントロールと乾燥処理間で, t 検定による有意差があったデータを示している (P < 0.05)。

含有率の有意な処理間差は認められなかったが, 乾燥処理の上位葉身で高くなり, 果実で低くなる傾向が認められた。2010 年においては, 全ての部位で総 AsA 含有率の有意な処理間差は認められなかったが, 乾燥処理により低くなる傾向が認められた。

4. 抗酸化酵素活性に及ぼす乾燥処理の影響

2010 年 (乾燥処理後 3 日目, 4 日目) および 2011 年 (乾燥処理後 5 日目) における CAT, SOD, APX および GR の相対酵素活性を図 3 - 5 に示した。2010 年において, SOD 相対活性は乾燥処理 3 日目で上位葉身および下位葉身において共に高く, 4 日目では下位葉身でのみ有意に高くなる傾向が認められた。また, 葉身間で比較すると, 4 日目において下位葉身で上位葉身よりも相対活性は有

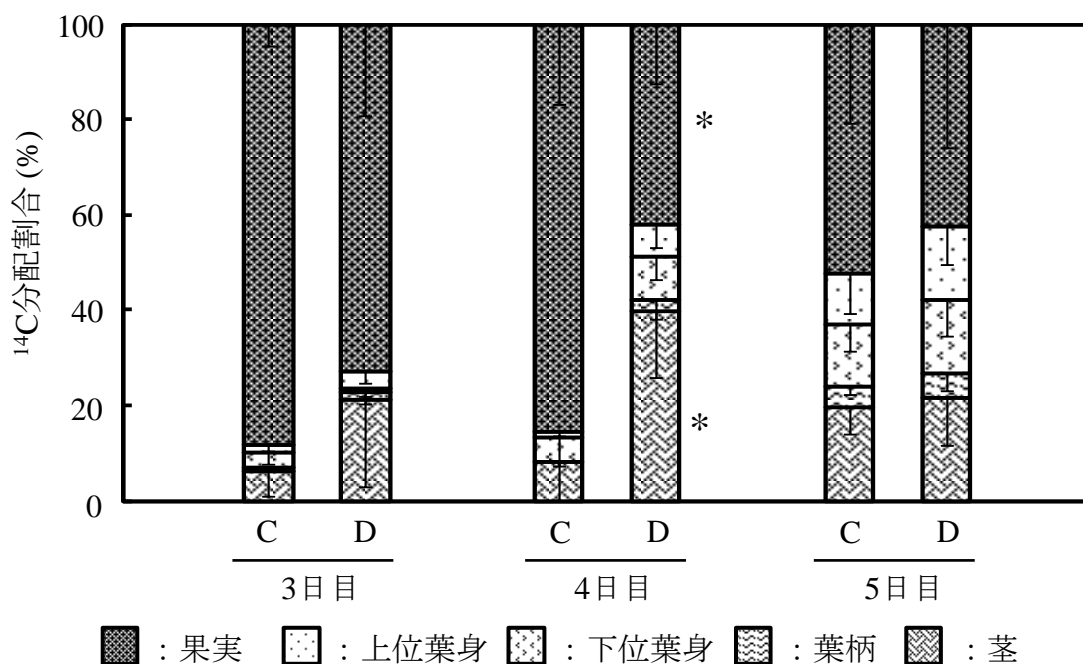


図3-4 乾燥処理後3日目、4日目および5日目における¹⁴C分配割合(2010年, 2011年)
 Cはコントロールを, Dは乾燥処理を示す。3日目および4日目は2010年, 5日目は2011年の結果を示した。¹⁴C分配割合は, 導入葉での¹⁴C分布が器官間で著しく多かつたため, 当該器官以外において示した。葉柄に関しては上位葉および下位葉の葉柄をまとめて示した。図中の棒はS.D.値(n=2-5)を示し, *は同処理日数, 同器官において, コントロールと乾燥処理間で, t検定による有意差があったデータを示している(P<0.05)。

意に高かった。CAT 相対活性は, 上位葉身においては3日目および4日目で約1.0であり乾燥処理の影響を受けていなかった。下位葉身においては3日目に低くなる傾向が認められたが, 4日目では約1.0であった。葉身間においては3日目および4日目共に有意な差は認められなかった。APX 相対活性は, 上位葉身および下位葉身ともに, 3日目および4日目では約1.0であり乾燥処理の影響をほとんど受けていなかった。GR 相対活性は, 3日目および4日目において, 下位葉身でのみ高くなる傾向があり, 乾燥処理の影響が認められた。葉身間で比較すると, 下位葉身で上位葉身よりも高くなる傾向が認められたが, 有意な差ではなかった。2011年(乾燥処理5日目)において, 下位葉身におけるSOD相

表 3 - 1 上位葉身, 下位葉身および果実における総 AsA 含有率 (mg gDW⁻¹:2008 年, 2010 年)

	3日目(2010年)		4日目(2010年)		5日目(2008年)	
	コントロール	乾燥処理	コントロール	乾燥処理	コントロール	乾燥処理
上位葉身	2.99 (0.33)	2.54 (0.69)	3.82 (1.32)	2.16 (1.14)	3.85 (0.98)	4.16 (1.14)
下位葉身	2.88 (0.46)	2.40 (0.59)	3.74 (2.06)	2.52 (0.78)	-	-
果実	2.47 (1.22)	1.75 (1.18)	2.24 (0.53)	1.22 (0.12)	7.00 (0.57)	5.79 (1.11)

3日目および4日目は2010年, 5日目は2008年の結果を示した。
5日目(2008年)では, 簡略化により下位葉身を削除し, ¹⁴C 分配を測定していないことにより, 総 AsA 定量を行わなかった。括弧内の数値は S.D.値 (n=3-4) を示す。区間における有意差は認められなかった (t 検定; P<0.05)。

対活性は, 1.0 よりも低くなる傾向が認められた。葉身間においては有意な差は認められなかった。CAT 活性は上位葉身においては乾燥処理により有意に低く, 下位葉身においては高くなる傾向が認められた。また, 葉身間で比較すると, 下位葉身の方が上位葉身より有意に高かった。APX 活性は上位葉身および下位葉身で共に高くなる傾向が認められ, その程度は下位葉身において大きかった。葉身間においては, 下位葉身で上位葉身よりも有意に相対活性は高かった。GR 活性は上位葉身および下位葉身で共に有意に低かった。葉身間では有意な差は認められなかった。

第3節 考察

シンク器官における AsA 集積量は, ソースである成熟した葉身からの輸送に影響される (Franceschi and Tarlyn, 2002, Tedone et al., 2004)。本研究では, ¹⁴C でラベルした AsA を葉身に導入し, 経時的にその分布を追跡することで, キュウリにおける葉身からシンク器官への AsA 輸送および集積に及ぼす乾燥ストレスの影響を調査した。

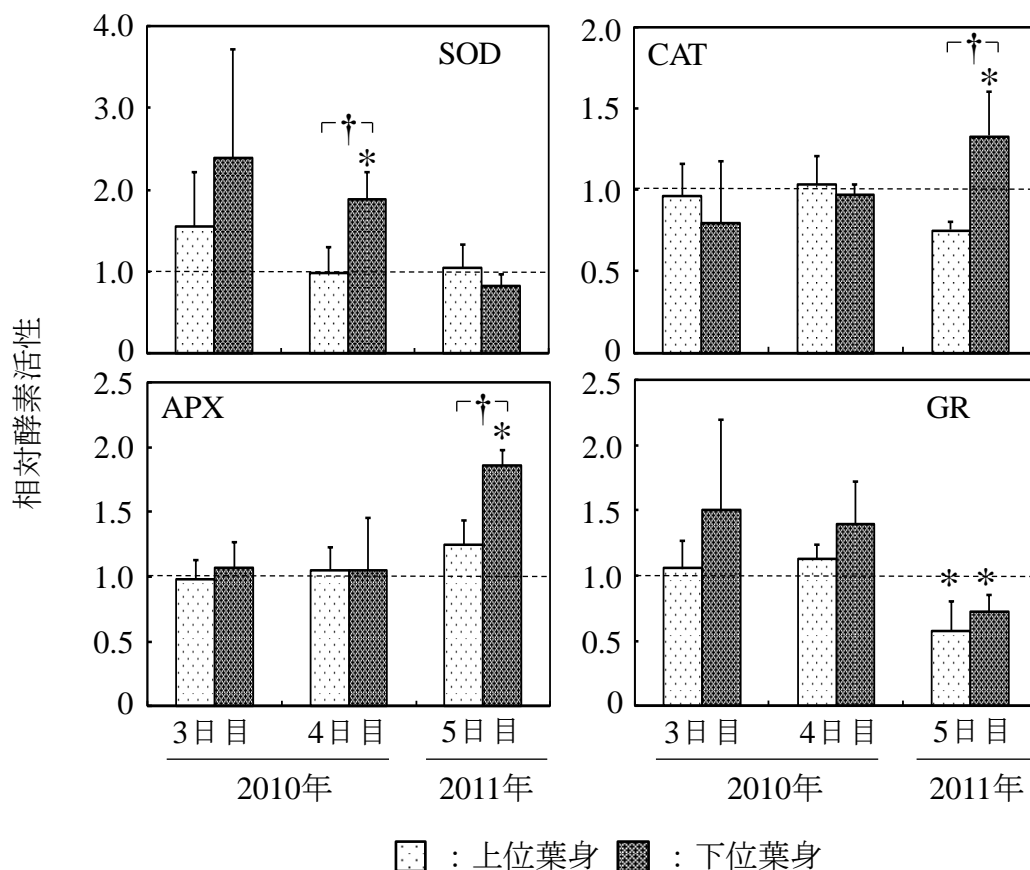


図 3-5 乾燥処理後 3, 4 および 5 日目における CAT, SOD, APX および GR の相対酵素活性 (2010 年, 2011 年)

相対酵素活性はコントロールの酵素活性を 1 として、乾燥処理における酵素活性を相対値として示した。3 日目および 4 日目は 2010 年, 5 日目は 2011 年の結果を示す。図中の棒は S.D. 値 (n=4) を示し, * は同処理日数, 同器官において, コントロールと乾燥処理間で, t 検定による有意差があったデータを示している (P<0.05)。また, 図中の † は同処理日数において上位葉身と下位葉身間で, t 検定による有意差があったデータを示している (P<0.05)。

$^{14}\text{C-AsA}$ を葉身から導入し, その輸送先を調査したとき, 標準的な土壤水分条件下のキュウリでは, $^{14}\text{C-AsA}$ 導入葉身以外の葉身における分配割合は小さく, 果実における分配割合は大きかった (図 3-2, 3-3, 3-4)。一方で, 乾燥条件下のキュウリでは, 乾燥の期間によってその輸送先を変化させることが, 各試験

から類似した傾向として認められた。すなわち、乾燥処理後 4 日目までは果実への ^{14}C -AsA 分配が抑制され、葉身における分配割合が増大するが、5 日目になると果実における分配割合は標準的な土壤水分条件下におけるものと同程度まで回復した (図 3 - 2, 3 - 3, 3 - 4)。この時、果実の総 AsA 含有率は乾燥処理により処理後 3 日目および 4 日目では有意ではないものの低くなる傾向が認められた (表 3 - 1)。また、分配割合が回復していた 5 日目においても同様に低くなる傾向が認められた。これらの結果は、キュウリ果実の総 AsA 含有率は灌水量が少ないと高くなる (Wang et al., 2009, Zhang et al., 2011) という報告と矛盾している。この違いは、乾燥にさらされる期間が関係している可能性がある。すなわち、乾燥初期においては本研究で認められたような AsA 分配割合の変化が、果実における総 AsA 含有率の上昇を一時的に抑制する可能性がある。

一方で、4 日目までの乾燥処理は、 ^{14}C -AsA の上位葉身への分配割合を増加させたにもかかわらず (図 3 - 3, 3 - 4)、上位葉身における総 AsA 含有率は、有意ではないがコントロールよりも低くなる傾向が認められた (表 3 - 1)。キュウリ葉身における総 AsA 含有率の低下は、メチルビオロゲンおよび H_2O_2 処理によって酸化ストレスを生じさせた時、処理後 2 日目で確認されており (Song et al., 2005)、上位葉身における総 AsA 含有率の低下傾向は、この報告と矛盾しない。植物体内において AsA は過酸化水素を分解する APX の基質として、あるいはそれ自体が抗酸化物質として活性酸素の除去に利用されるが、AsA の葉身への分配割合が増大していた処理後 3 日目および 4 日目において、コントロールと比較した APX 活性の上昇は両日ともに認められなかった (図 3 - 5)。加えて、APX と同様に過酸化水素の除去に寄与する CAT 活性においてもコントロールと比較した上昇は認められなかった。しかしながら、3 日目の上位葉身において有意ではないものの SOD 活性の上昇傾向が認められた。SOD は O_2^- によって誘導され (Tsang et al., 1991)、キュウリ葉身においては、ポリエチレングリコール処理による乾燥ストレスで、処理後 2-3 日目における O_2^- 濃度および SOD 活性の上昇が確認されている (Liu et al., 2009, Liu et al., 2010)。SOD 相対活性の上昇は、これらの報告と一致している。このように SOD において乾燥処理に対する応答が見

られるのに対し、APX 相対活性の上昇が認められなかったことは、キュウリ葉身における APX の酸化ストレスに対する応答は緩慢であることを示唆している。一方で、APX の基質である AsA が上位葉身に多く分配されていたことと、そこでの総 AsA 含有率に低下傾向が認められたことは、上位葉身での AsA 代謝に関係する機構が乾燥処理の影響を受けていた可能性がある。すなわち、葉身中の AsA 合成能あるいは AsA 再生能が低下していたと考えられる。AsA 合成能および再生能は AsA プールサイズと関係しており、AsA 合成において主要な合成酵素である L-ガラクトノラクトンデヒドロゲナーゼ (EC 1.3.2.3) を過剰発現させたタバコでは AsA プールサイズが 4 倍になった (Tokunaga et al., 2005)。また、酸化型 AsA はすぐに還元型 AsA に再生されないとシュウ酸や酒石酸に酸化されてしまう (Debolt et al., 2007) ため、DHAR および MDHAR は AsA プールサイズの維持に重要である。本実験において、DHAR による AsA 再生に基質として必要である還元型グルタチオンを維持する働きのある GR 相対活性は、乾燥処理の上位葉身において 3 日目および 4 日目でコントロールと差が無かった (図 3-5)。メチルビオロゲン処理を施したキュウリ葉身の細胞小器官において、GR 活性は上昇あるいは維持されたが、DHAR 活性および MDHAR 活性の上昇が認められた (Song et al., 2006)。つまり、GR 活性が上昇しなくとも AsA 再生酵素が AsA 再生能を高める可能性がある。従って、処理 3 日目および 4 日目において、GR 相対活性に乾燥処理の影響が認められなかったことから、AsA 再生能は維持されていたと考えられる。これらの事から、乾燥処理初期における AsA の上位葉身への優先的な分配割合が認められたことは、AsA 合成能の低下によって引き起こされる AsA プールの減少を抑制するためと示唆される。

乾燥処理後 5 日目において、上位葉身の優先的な ^{14}C -AsA 分配割合は認められなくなった (図 3-3, 3-4)。この一時的な AsA 分配割合の増大が緩和されたことは、葉身における AsA 合成能が回復した可能性がある。加えて、乾燥処理 5 日目において下位葉身の APX 活性はコントロールに比べて顕著に上昇しており、上位葉身においても乾燥処理で APX 活性はコントロールよりも若干高い値を示した ($P=0.072$)。すなわち、抗酸化応答としての APX の上昇には 5 日程

度の時間を要し、それに先んじて APX の基質である AsA の輸送が活発化したと考えられる (図 3 - 5)。有意差は認められなかったが、乾燥処理 5 日目の上位葉身における総 AsA 含有率がコントロールよりも高い値を示したことも、上記の仮説と矛盾しない。

下位葉身における乾燥処理 3 日目および 4 日目の SOD および GR 相対活性、5 日目の CAT および APX 相対活性は、上位葉身と比較して有意に、あるいは有意ではないもののより大きく 1.0 を上回っていた (図 3 - 5)。一方で、乾燥処理における下位葉身の AsA 分配割合の増加は、上位葉身と比較すると小さい傾向にあった (図 3 - 4)。この事は、成長段階におけるストレス応答の相違によると示唆される。乾燥ストレス下にあるシロイヌナズナでは、葉の成長段階が酸化ダメージを防ぐ防御機構の違いを生み出し、新葉と比較して成熟葉でより強く活性酸素消去系酵素が応答したと報告されている (Jung, 2004)。上位葉身と比較して下位葉身で相対酵素活性が有意に、あるいは有意ではないが、乾燥処理に強く応答する傾向が認められたことはこの報告と一致している。下位葉身における総 AsA 含有率は、乾燥ストレスにより上位葉身と同様にコントロールを下回っていたが (表 3 - 1)、AsA 分配割合の増加も有意ではないものの小さい傾向を示した (図 3 - 4)。つまり、下位葉身への AsA 輸送量は上位葉身に比べれば少ないが、SOD および GR の活性上昇により抗酸化応答をしていたのだろう。また、上位葉身および下位葉身ともに時間経過によって相対酵素活性が変動したことは、キュウリ葉身における活性酸素消去系は、成長段階および期間によって制御される可能性があることを示唆している。

第 4 節 要約

乾燥ストレスにより作物は、酸化作用により生育が阻害される。抗酸化機構の構成要因である AsA のソース - シンク輸送は植物が一般的に持っている機構だと考えられている。本研究では、乾燥ストレス条件下でキュウリを土耕栽培し、¹⁴C-AsA を成熟葉から導入し、輸送先と葉身における抗酸化酵素活性 (CAT, SOD, APX, GR) を時系列的に調査した。その結果、乾燥ストレス初期におけるキュ

ウリの葉身からの AsA 輸送に関して、特徴的な応答が明らかとなった。すなわち、乾燥ストレス後 4 日目までは新葉へ向かう AsA 輸送割合が増大し、それにより果実への輸送量が相対的に減少した。しかし、5 日目には新葉への優先的な AsA 分配は行われなくなり、それにともない果実への分配が回復した。乾燥ストレス後 4 日目までは AsA の優先分配を受けていた新葉では、3 日目の SOD 相対活性の上昇を除き、抗酸化酵素活性に目立った上昇は認められなかったが、5 日目には APX 活性のみが上昇傾向を示した。これらのことから、乾燥ストレス初期には、新葉においては AsA を基質とする APX 活性がほぼ一定であるが、AsA の輸送による供給で抗酸化応答を行い、その供給は APX 活性が上昇し始めると定常状態に戻る可能性がある。一方で、老化の進行した下位葉ではそのような AsA 輸送による目立った供給は認められないかわりに、SOD や GR といった酵素活性上昇により抗酸化応答していたと考えられる。

第 4 章

総合考察

増加する世界人口に対して生活用水や工業用水での水消費量が增大するなかで、永続的な食糧生産を行っていくためには節水栽培技術の導入が不可欠である。そのためにはまず、作物種ごとに節水栽培の可能性を調査し、方法を確立する必要がある。しかしながら、限定された地域においてのみ栽培されている作物種よりも、世界中で広く栽培されている作物種を優先的に調査する必要がある。また、節水栽培を導入するにあたり、作付面積に対して均一な灌水が可能であり、低コストで導入できる方法を模索すべきである。そこで、全世界で広く栽培されており、他の作物と比べて高い単価で取引されるキュウリを、比較的 low コストである地表点滴灌漑を用いて栽培し、灌水量と養水分吸収の観点から成長、収量および果実品質に及ぼす影響を調査した。加えて、果実品質成分の中でも特に土壌水分の影響を受けやすい AsA に関して、乾燥ストレス下における葉身 - 果実輸送を植物生理学的観点から調査した。

本研究において、キュウリ栽培における灌水量削減を調査するために、2 種類の灌水量制御法を用いた。すなわち、根圏 0.1 m における土壌水分張力（2005 年）、および 1 回あたりの灌水量と灌水頻度（2006 年）によって灌水量を制御した。どちらの灌水制御法においても、節水栽培が可能であることが認められた。すなわち、根圏の深さ 0.1 m における土壌水分状態が pF 2.6 - 2.8 で、果実品質を維持しつつ果実収量が最大となった（表 2 - 1, 2 - 2）。加えて、一時的な灌水量削減も効果的であることが認められ、削減時期としては生殖成長初期 - 中期がより効果的であった（表 2 - 2）。これらのことは、灌水量削減により、特に土壌 N の流亡が少なくなったことが最大の要因であったと考えられた。加えて、収量が増大した要因として以下のことが植物体において認められた：1) 根の活性が生育期間中に高く維持され、生殖成長期の中期に N 吸収を高めることがで

きた。2) 生殖成長期の初～中期に養分および光合成産物の果実への輸送が促進された (図 2 - 2, 2 - 3)。

根の活性が高く維持されたことは、収量の増加に大きく寄与していたと考えられる。作物生産において地上部の養分要求性と根による養分吸収の関係は重要である。収穫部位の乾物生産を増加させるためには、全乾物生産量を増加させる必要があるが、そのためには生育期間を通して特に N 吸収量を増加させる必要がある。また、乾物生産は N と C の相互作用によって制御されるが、効率的に吸収した N を利用するには N 吸収量に対応した P や K の吸収が重要である。加えて、キュウリは果実の収穫により体内の養分が体外に持ち出されてしまうので、安定した果実生産を行うためには、根からの養分吸収によって体内の栄養状態を維持し続けなければならない。本研究において、植物体内の栄養状態は 2006 年で成長が低下した処理区を除くと処理間で大差なかった (表 2 - 3, 2 - 4)。一方で、収量が最も多かった処理区での N 吸収量は常に大きく、同時に P および K の吸収量も大きかった (図 2 - 2, 2 - 3)。つまり、光合成およびその代謝産物の輸送、窒素代謝が、高く維持された根の活性による養分吸収によって恒常的に維持され、これにより成長および収量が増大したと考えられる。

生殖成長期の初 - 中期に養分および光合成産物の果実への輸送が促進されたことは、生殖成長初期から果実での養分要求量が高まったことを示している。果実での養分要求量の高まりは、栄養成長器官から果実への栄養分の輸送を促進させるが、栄養成長器官の栄養分は失われてしまう。それにより栄養成長器官の養分要求量も高まり、結果的に地上部全体としての養分要求量が高まっていたと考えられる。2006 年の試験において、果実への光合成産物と栄養分の輸送が促進されたと同時に、特に N において吸収量が増大し (図 2 - 3)、ほとんど全ての期間において含有率の上昇が認められた (表 2 - 4)。これらのことは上記のことと矛盾しない。キュウリは果実の養分吸収が増加しても、茎葉中の養分も増加させる (社団法人 農山漁村文化協会, 1979)。このことは、生殖成長末期まで旺盛な栄養成長を続け、果実生産を支えていることを示している。以上のことから、果実の養分要求量の高まりは、栄養成長器官の養分量を高め、養分吸収量を

増大させた。それにより葉での栄養状態が向上し、さらなる乾物生産につながり、果実収量が増大したと考えられる。

本研究で行った節水栽培試験では2品種のキュウリ、2種類の灌水制御法を用いた。作物栽培において成長や収量に影響を及ぼす要因は数多くある。品種や灌水方法もそういった要因に含まれる。全ての組み合わせで試験を行っていないため直接比較することはできないが、各試験で認められた特徴から品種や灌水制御法が節水栽培を行う上でどのような影響を及ぼす可能性があるかを考察する。

両試験において、栽培管理法のなかで品種と灌水制御法以外に大きく異なっていたのは施肥量であった。両年共に慣行的な施肥量の範囲内であったことから同じ品種を用いた場合、成長は施肥量に伴うと考えられる。しかしながら、施肥量の少なかった2005年で用いた品種の方が、2006年のものより乾物重が大きく多収であった(表2-2)。加えて無機元素集積量は、Nにおいては最も成長の良かった処理区で比較すると同等であったが、PおよびKにおいては2005年より大きかった(図2-2, 2-3)。果実の肥大には十分な吸水が不可欠であることも考慮すると、2005年で用いた品種は養水分吸収能が高く、その利用効率も高い品種であったと考えられる。両試験において、要因は異なると思われるが、土壌体積含水率の逆転現象が認められた(図2-1a, 2-1b)。このことも、品種間の養水分吸収能の違いが関係しているかもしれない。

土壌水分張力による自動灌水は植物の成長に伴う水要求量の変化を無視できるため、生育期間を通して一定の土壌水分状態を維持でき、それは日変化においても同様である。一方で、一回当たりの灌水量および灌水頻度による制御は、簡便な灌水方法ではあるが、植物の水要求量の変化には対応しにくいことが問題になると考えられる。実際に、土壌水分張力による灌水制御を行った栽培試験において、土壌の体積含水率は処理期間を通して全ての土壌深度で一定に推移したが、一回当たりの灌水量と灌水頻度で制御したときは、特に根圏0.2m以内の土壌深度において、処理期間に伴い土壌の体積含水率は徐々に低下した(図2-1b)。2005年と比較して2006年で成長および収量に有意な処理間差が認められ

なかったことは、上記に記した品種の特徴によるものとも考えられるが、処理期間に伴う体積含水率の低下と関係している可能性がある。すなわち、2006 年において灌水量が多かった処理区においても栽培期間の後半には植物体の成長に伴う吸水量の増加によって、土壌中の下方へ浸透する水分が相対的に少なくなり、土壌 N の流亡が少なくなっていた可能性がある。2007 年の試験において、一時的な灌水量削減処理によって成長、収量および収穫指数が有意ではないものの増加した（表 2 - 2）。このことは、一時的にせよ土壌 N の流亡が少なくなったためであると考えられたが、上記のことはこのことと矛盾しない。従って、量と頻度による灌水制御で節水栽培は可能であるが、成長および収量が安定しなくなる可能性がある。

本研究において、灌水量を削減したときの果実品質は影響を受けなかった（表 2 - 6）。調査した品質項目の中で、AsA はストレスに対する防御機構に組み込まれており、根圏の水分の影響を受けやすい品質成分である。そのために、根圏の水分状態しだいでは、葉身と果実間で要求量のバランスが変化する可能性がある。乾燥ストレス下において、葉身 - 果実間の AsA 輸送の変化はストレス初期において認められ、新葉への分配が促進された（図 3 - 2, 3 - 3, 3 - 4）。このとき、AsA を基質とする APX 活性にはストレス応答が認められなかった（図 3 - 5）。従って、この AsA の新葉への分配は、APX の基質として要求量が高まったのではなく、非酵素的な抗酸化応答として要求量が高まっていたことが示唆された。しかしながら、この分配の変化はストレス後 5 日目で認められなくなったことから（図 3 - 2, 3 - 3, 3 - 4）、ストレス初期に限った応答であることが明らかとなった。故に、節水栽培試験において、成長量の増減が認められたにもかかわらず（表 2 - 2）、果実の AsA 含有率に影響が認められなかったのは（表 2 - 6）、AsA の葉身 - 果実輸送が変化するほどの土壌水分状態ではなかったか、処理期間が長かったために既に根圏の水分状態に順化し、果実への AsA 輸送が回復していたためと考えられる。いずれにしても、キュウリは栽培期間が長く、開花から収穫できるまでの期間ですら 5 日以上を要するため、収穫時におけるキュウリ果実内の AsA 含有率が節水栽培の影響を受ける可能性はほとんどないと

考えられる。

以上のことから、キュウリ栽培において品質を維持しつつ収量を増加させる節水栽培が可能である。以下に灌水量削減の方法と影響をまとめる：1) 根圏 0.1m 深の水分状態を恒常的に pF2.6 - 2.8 にすることで、果実品質を維持しながら果実収量を向上させることができる。2) 生殖成長初期から中期にかけて一時的に灌水量を削減することも、成長に効果的であるかもしれない。3) これらの水管理方法は従来の灌水方法より土壌 N の流亡を減らすことができる。4) 根の活性が高まり、養分要求量の増加を支えることができる。5) 果実のビタミン C 含有率が低下する可能性があるのは、乾燥ストレス初期においてのみである。

本研究で得られた結果を、実際のキュウリ栽培に導入するためには、それぞれの栽培土壌の特性を把握する必要がある。すなわち、土壌の透水性や養分の保持能はそれぞれの栽培土壌により異なるためである。また、灌水による養分の流亡が成長および収量の差を生じさせたと考えられるために、作付面積に対して均一な灌水方法を選択する必要もある。しかしながら、これらの条件を満たしたうえで、栽培期間中の土壌水分を pF2.6 - 2.8 に維持することにより、大幅な灌水量の削減が期待できるだけでなく、果実品質を維持したまま、果実収量を増大させることが可能となる。本研究においては 50-65%もの灌水量削減に加えて、収量は 16-36%増加していた。実際のキュウリ栽培現場においても同様の節水効果および増収効果を期待することは可能であると考えられる。

第 5 章

摘要

限られた水資源で持続的な食糧生産を行っていくには、節水栽培技術の導入が不可欠である。キュウリは水要求性が高く、標準的な土壌水分状態は pF2.0 前後とされる。また、キュウリは世界中で広く栽培されており、節水栽培の導入効果が高い作物であると考えられる。そこで、節水栽培方確立のために、キュウリをビニルハウス栽培し、全生育期間 (2005 年,2006 年) あるいは一時期 (2007 年) の灌水量を削減し、成長、収量および果実品質を調査した。次に、果実品質成分のなかでも、環境要因に影響されやすいビタミン C (アスコルビン酸: AsA) の果実集積に着目した。抗酸化機構の構成要因である AsA のソース-シンク輸送は植物が一般的に持っている機構だと考えられている。品質成分としてのアスコルビン酸集積に及ぼす節水栽培の影響を調査するために、乾燥ストレス条件下でキュウリを土耕栽培し、 ^{14}C -AsA を成熟葉から導入し、輸送先と集積器官における抗酸化酵素活性 (カタラーゼ; CAT、SOD; スーパーオキシド・ジスムターゼ、APX; AsA ペルオキシダーゼおよびグルタチオン・レダクターゼ; GR) を時系列的に調査した。得られた結果は以下の通りである。

1) 2005 年において、全乾物重および果実収量は pF2.6 (深さ 0.1 m) で最大となった。根の N 含有率は、生殖成長後期において pF2.6 で pF2.4 より有意に高く、pF1.7 よりも高い傾向であった。2006 年では、全乾物重および果実収量は、2.6mm/2d (0.1 m 深平均 pF 値:2.8) で最大となる傾向を示したが 2.5mm/4d (2.7) での増加は認められなかった。全器官の N 含有率は、2.6mm/2d で生殖成長の間中期に有意に高まった。2007 年では、全乾物重および果実収量は生殖成長初期よりも中期の灌水量削減で大きくなる傾向があったが、体内 N 含有率の変化はなかった。2005、2006、および 2007 年において、灌水量削減は果実品質に有意な影響を与えなかった。

2) 乾燥ストレス後 4 日目までは、成熟葉から新葉への AsA 輸送が有意に増大し、果実への輸送と集積が減少した。この期間 AsA を基質とする APX 活性はほぼ不変であったことから、この AsA 輸送の増大は非酵素的な抗酸化応答であったことが示唆される。しかし 5 日目になると、成熟葉から新葉への AsA の優先的な輸送は認められない代わりに APX 活性が上昇する傾向を示し、それと同時に果実への AsA 輸送が回復した。

以上のことより、ハウスキュウリ栽培において標準的な水管理法よりも果実収量を高め品質を維持するためには、土壌水分状態を 0.1m 深で pF2.6 - 2.8 に恒常的に維持することであり、生殖成長中期の灌水量削減も有効であることがわかった。これら灌水量削減は、土壌 N の流亡を小さくし、根の活性維持と生殖成長中期の養分吸収促進に効果的であると示唆された。加えて、果実の AsA 集積は、節水栽培によって変化する可能性はほとんどないことが示唆された。

第 6 章

Summary

Introduce water-saving cultivation techniques is necessary for a sustainable food production with limited water resources. Standard soil moisture status in cucumber cultivation with high water requirement is considered to be around pF2.0. Cucumber plant is widely cultivated in the world and it is likely that the effect of introducing water-saving cultivation is high. To establish water-saving cultivation of cucumber, we cultivated it in a vinyl greenhouse with deficit irrigation through entire growth period (in 2005 and 2006) or temporal (in 2007) and investigated growth, fruits yield and fruits quality. Then, we focused on vitamin C (ascorbic acid: AsA) accumulation in fruits since AsA is sensitive to environmental factor. Source-sink transportation of AsA, a component of anti-oxidative mechanism, is considered a common pathway in plants. To investigate the effect of water-saving cultivation on ascorbic acid accumulation as a fruits quality component, we examined the transportation of ^{14}C -AsA introduced in a mature cucumber leaf to different plant parts over a 5-day drought treatment period. In addition, activity of various anti-oxidative enzymes (catalase; CAT, superoxide dismutase; SOD, ascorbate peroxidase; APX, and glutathione reductase; GR) in the cucumber leaves was analyzed. The results obtained were as follows.

1) In 2005, growth and fruit yield were maximum at pF2.6 at 0.1 m depth. Nitrogen content in root at pF2.6 was significantly higher than that at pF2.4 and tended to be higher compared to pF1.7. In 2006, growth and fruits yield tended to maximum at $2.6\text{mm } 2\text{d}^{-1}$ (average pF value at 0.1 m depth: 2.8), however, increase at $2.5\text{mm } 4\text{d}^{-1}$ (2.7) was not observed. Nitrogen content in all organs were increased significantly in middle reproductive stage at $2.6\text{mm } 2\text{d}^{-1}$. In 2007, growth and fruits yield tended to increase by temporal deficit irrigation in middle reproductive stage than in early reproductive stage,

however, there was no effect on nitrogen contents in plant. Fruits quality was not affected by deficit irrigation.

2) During the first 4 days after drought treatment (DAT), ^{14}C -AsA transportation to younger leaf significantly increased but tended to decrease in fruits. APX activity with AsA substrate in younger leaf remained more or less the same during this period, suggesting that the increase in ^{14}C -AsA transportation to younger leaf was a non-enzymatic anti-oxidative response. At 5 DAT, however, remarkable transportation of ^{14}C -AsA to younger leaf was not observed and ^{14}C -AsA transportation to fruit was recovered, while APX activity tended to increase.

Thus, to increase fruits yield than standard water management with stable fruit quality in vinyl house-cultivated cucumber, soil moisture condition at 10cm depth should be maintained at pF2.6-2.8 constantly, and it was found that soil moisture condition at pF2.9 in middle reproductive stage was also possibly effective. This deficit irrigation could be reduced runoff of soil nitrogen, and effective for maintaining root activity to promote nutrient absorption in middle reproductive stage. In addition, it was suggest that AsA accumulation in fruits is hardly affected by water saving cultivation.

謝辞

本研究を学位論文審査に推薦していただきました，鳥取大学農学部 山本定博教授に心より御礼申し上げます。また，本研究を遂行するにあたり御指導たまわり，学位論文審査会に先立ち，本論文を御校閲いただきました，鳥取大学農学部 藤山英保教授，山本定博教授，山田 智准教授，島根大学生物資源学部 増永二之教授，広島大学生物生産学部 実岡寛文教授に心より御礼申し上げます。

本研究を遂行するにあたり，灌水制御全般において御助力賜りました，鳥取大学農学部 猪迫耕二教授に心よりお礼申し上げます。また，貴重な御助言をいただきました，中国科学院水土保持研究所 梁 銀麗教授，鳥取大学生命機能研究センター 北 実助教に心より御礼申し上げます。

本研究を計画段階から直接御指導いただき，10年もの間，絶えず叱咤激励してくださりました，鳥取大学農学部 山田 智准教授に心より御礼申し上げます。

本研究を遂行するにあたり御協力くださいました植物栄養学研究室の大学院生，学部生の皆様に，心より御礼申し上げます。

最後に，最後まで学生生活を支援し，叱咤激励してくださりました，父 健司，母 きみ子に心より御礼申し上げます。

本当にありがとうございました。

引用文献

- Adriano, D. C., Takatori, F. H., Pratt, P. F. and Lorenz, O. A.: Soil nitrogen balance in selected row-crop sites in southern California, *J. Environ. Qual.*, 1, 279-283 (1972)
- 荒木英樹 : 作物根系の水吸収パターン, 根の研究 (Root Research), 11, 51-56 (2002)
- Atkinson, C.J., Davies, M.J., Taylor, J.M. and Longbottom, H.: Linking ascorbic acid production in *Ribes nigrum* with fruit development and change in sources and sinks, *Ann. Bot.*, 111, 703-512 (2013)
- Baker, N. R. and Bowyer, J. R.: *Photoinhibition of Photosynthesis from Molecular Mechanisms to the Field*, BIOS Scientific Publishers, Oxford (1994)
- Barber, S.A.: *Soil Nutrient Bioavailability*, Wiley, New York (1984)
- Blum, A.: Crop responses to drought and the interpretation of adaptation, *Plant Growth Reg.*, 20, 135-148 (1996)
- Bota, J., Flexas, J., and Medrano, H.: Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?, *New Phytol.*, 162, 671-681 (2004)
- Bremner, J. M. and Mulvaney, C. S.: *Nitrogen-Total. In Method of Soil Analysis. Agronomy Monograph 9, Vol. 2, 2nd ed.*, American Society of Agronomy, Madison (1982) pp. 595-624
- Cataldo, D. A., Haroon, M., Schrader, L. E. and Youngs, V. L.: Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid, *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 6, 71-86 (1975)
- Debolt, S., Melino, V. and Ford, C.M.: Ascorbate as a biosynthetic precursor in plants, *Ann. Bot.*, 99, 3-8 (2007)
- Evans, J.R.: Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants, *Oecologia*, 78, 9-19 (1989)
- FAO-AQUASTAT, 2012: Global information system on water and agriculture.

<http://www.fao.org/nr/water/aquastat/main/index.stm>

FAO-FAOSTAT, 2015: http://faostat3.fao.org/download/Q/*/E

Foyer, C.M., Valadier, M.H., Migge, A. and Becker, T.W.: Drought-induced effects on nitrate reductase activity and mRNA and on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves, *Plant physiol.*, 117, 283-292 (1998)

Franceschi, V.R. and Tarlyn, N.M.: L-Ascorbic acid is accumulated in source leaf phloem and transported to sink tissues in plants, *Plant Physiol.*, 130, 649-656 (2002)

Gautier, H., Massot, C., Stevens, R., Sérino, S. and Génard, M.: Regulation of tomato fruit ascorbate content is more highly dependent on fruit irradiance than leaf irradiance, *Ann. Bot.*, 103, 495-504 (2009)

位田藤久太郎：そ菜の生育と土壤水分に関する研究（第5報）。キュウリ果実の肥大と土壤水分ならびに吸水生理。園芸学会昭和38年秋季大会発表要旨，25（1963）

Ishikawa, T., Dowdle, J. and Smirnoff, N.: Progress in manipulating ascorbic acid biosynthesis and accumulation in plants, *Physiol. Plant.*, 126, 343-355 (2006)

Jung, S.: Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* subjected to drought, *Plant Sci.*, 166, 459-466 (2004)

Kang, S., Liang, Z., Pan, Y., Shi, P. and Zhang, J.: Alternate furrow irrigation for maize production in an arid area, *Agric. Water Manage.*, 45, 267-274 (2000)

Karam, F., Masaad, R., Sfeir, T., Mounzer, O. and Rouphael, Y.: Evapotranspiration and seed yield of field grown soybean under deficit irrigation conditions, *Agric. water manage.*, 75, 226-244 (2005)

川西良雄：畑地蔬菜の灌漑に関する研究（第1報）。灌水量が胡瓜（半促成）の生態・収量に及ぼす影響，農及園，36, 87-88 (1961)

此本晴夫・野中民雄・鈴木義彦・戸田敏郎：砂栽培における果菜類（トマト・キュウリ）のかん水に関する研究，静岡農試研報 13, 97-103 (1968)

Kotsiras, A., Olympios, C.M., Drosopoulos, J. and Passam, H.C.: Effect of nitrogen form and concentration on the distribution of ions within cucumber fruits, *Sci. Hort.*, 95,

175-183 (2002)

倉田忠男・大塚恵：新・食品分析法，株式会社 光琳社，東京（2006）

Hermans, C., Hammond, J.P., White, P.J. and Verbruggen, N., How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?, *Trends Plant Sci.*, 11(12), 610-617 (2006)

Himelblau, E. and Amasino, R.M.: Nutrients mobilized from leaves of *Arabidopsis thaliana* during leaf senescence, *J. Plant Physiol.*, 158, 1317-1323 (2001)

Hussain, M., Malik, M.A., Farooq, M., Ashraf, M.Y., Cheema, M.A.: Improving Drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower, *J. Agron. Crop Sci.*, 194, 193-199 (2008)

Kaya M.D., Okçub G., Ataka M., Çıkılıç, Y., Kolsarıcıa, Ö.: Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.), *Eur. J. Agron.*, 24, 291-295 (2006)

Li, J., Zou, Z. and Wang, X.: The present studying situation and exiting problems of water-saving irrigation index for vegetable, *Agri. Res. Arid Areas*, 18, 118-123 (2000)

Li, M.J., Ma, F.W., Zhang, M. and Pu, F.: Distribution and metabolism of ascorbic acid in apple furits (*Malus domestica* Borkh cv. Gala), *Plant Sci.*, 174, 606-612 (2008)

Li, M.J., Liang, D., Pu, F., Ma, F.W., Hou, C.M. and Lu, T.: Ascorbate levels and the activity of key enzymes in ascorbate biosynthesis and recycling in the leaves of 22 Chinese persimmon cultivars, *Sci. Hort.*, 120, 250-256 (2009)

Liu, Z.J., Zhang, X.L., Bai, J.G., Suo, B.X., Xu, P.L. and Wang, L.: Exogenous paraquat changes antioxidant enzyme activity and lipid peroxidation in drought-stressed cucumber leaves, *Sci. Hort.*, 121, 138-143 (2009)

Liu, Z.J., Guo, Y.K. and Bai, J.G.: Exogenous hydrogen peroxide changes antioxidant enzyme activity and protects ultrastructure in leaves of two cucumber ecotypes under osmotic stress, *J. Plant Growth Regul.*, 29, 171-183 (2010)

Makino, A. and Osmond, B.: Effect of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat, *Plant physiol.*, 96, 335-362 (1991)

Mansfield, T.J., Atkinson, C.J.: *Stomatal behaviour in water stressed plants* in: Alscher

- R.G., Cumming J.R. (Eds.), *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms*, Wiley-Liss, New York, pp. 241-264 (1990)
- Mao, X., Liu, M., Wang, X., Liu, C., Hou, Z. and Shi, J.: Effect of deficit irrigation on yield and water use of greenhouse grown cucumber in North China Plain, *Agr. Water Manage.*, 61, 219-228 (2003)
- Mozafar, A., *Plant Vitamins: agronomic, physiological, and nutritional aspects*, CRC press, Inc, Florida (1994)
- Nonami, H.: Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials, *J. Plant Res.*, 111, 373-382. (1998)
- Noodén, L.D., Guiamét, J.J. and John, I.: Senescence mechanisms, *Physiol. Plant.*, 101, 746-753 (1997)
- 農林水産省 食料・農業・農村政策委員会 農村振興分科会 農業農村整備部会
企画小委員会：世界の水資源とわが国の農業用水 企画小委員会報告, (2003)
- 沖森当・大友譲二・松田栄：ハウスそ菜に対する灌水試験，第1報，土壤の水分張力とキュウリの生育収量について，*農及園*，40，1787-1788 (1965)
- Pandey, R.K., Maranville, J.W. and Admou, A.: Deficit irrigation and nitrogen effects on maize in a Sahelian environment. I. Grain yield and yield components, *Agr. Water Manage.*, 46, 1-13 (2000)
- Ruiz, J.M. and Romero, L.: Nitrogen metabolism and yield response of cucumber (*Cucumis sativus* L cv Brunex) plants to phosphorus fertilization, *J. Sci. Food Agric.*, 80, 2069-2073 (2000)
- Ruiz, J.M. and Romero, L.: Relationship between potassium fertilisation and nitrate assimilation in leaves and fruits of cucumber (*Cucumis sativus*) plants, *Ann. Appl. Biol.*, 140, 241-245 (2002)
- Shao, G.C., Liu, N., Zhang, Z.Y., Yu, S.En. and Chen, C.R.: Growth, yield and water use efficiency response of greenhouse-grown hot pepper under Time-Space deficit irrigation, *Sci. Hort.* 126, 172-179 (2010)
- Song, H. X. and Li, S. X.: Root function in nutrient uptake and soil water effect on NO₃⁻

- N and NH_4^+ -N migration, *Agri. Sci. in China*, 5(5), 377-383 (2006)
- Song, X.S., Hu, W.H., Mao, W.H., Ogweno, J.O., Zhou, Y.H. and Yu, J.Q.: Response of ascorbate peroxidase isoenzymes and ascorbate regeneration system to abiotic stresses in *Cucumis sativus* L, *Plant Physiol. Biochemi.*, 43, 1082-1088 (2005)
- Song, X.S., Tiao, C.L., Shi, K., Mao, W.H., Ogweno, J.O., Zhou, Y.H. and Yu, J.Q.: The response of antioxidant enzymes in cellular organelles in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves to methyl viologen-induced photo-oxidative stress, *Plant Growth Regul.*, 49, 85-93 (2006)
- 社団法人 農山漁村文化協会 1979 : 農業技術体系 野菜編 第 1 巻 キュウリ, pp. 114.
- Taiz, L. and Zeiger, E.: *Plant Physiology*, 4th edn., Sinauer, Massachusetts (2006)
- Tanaka, K., Oubo, T. and Kondo, N.: Participation of hydrogen peroxide in the inactivation of Calvin-cycle SH enzymes in SO_2 -fumigated spinach leave, *Plant Cell Physiol.*, 36, 1089-1095 (1982)
- Tanaka, K. and Sugahara, K.: Role of superoxide dismutase in defense against SO_2 toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO_2 fumigation, *Plant Cell Physiol.*, 21, 601-611 (1980)
- Tedone, L., Hancock, R.D., Alberino, S., Haupt, S. and Viola, R.: Long-distance transport of L-ascorbic acid in potato, *BMC Plant Biology*, 4, 16 (2004)
- Tiercelin, J.R. and Vidal, A.: *Traité d'Irrigation*, 2nd edition. Lavoisier, Paris (2006)
- 栃木博美・川里 宏 : トマトの促成栽培における土壌水分が果実品質に及ぼす影響, 栃木農試研報, 36, 15-24, (1989)
- Tokunaga, T., Miyahara, K., Tabata, K. and Esaka, M.: Generation and properties of ascorbic acid-overproducing transgenic tobacco cells expressing sense RNA for L-galactono-1,4-lactone dehydrogenase, *Planta*, 220, 854-863 (2005)
- Tsang, E.W.T., Bowler, C., Hérouart, D., Van Camp, W., Villarroel, R., Genetello, C., Van Montagu, M. and Inzé, D.: Differential regulation of superoxide dismutase in plants exposed to environmental stress, *Plant Cell*, 3, 783-792 (1991)

- Wallsgrave, R.M., Keys, A.J., Lea, P.J. and Mifflin, B.J.: Photosynthesis, photorespiration and nitrogen metabolism, *Plant Cell and Environ.*, 6, 301-309 (1983)
- Wang, Z., Liu, Z., Zhang, Z. and Liu, X.: Subsurface drip irrigation scheduling for cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown in solar greenhouse based on 20 cm standard pan evaporation in Northeast China, *Sci. Hort.*, 123, 51-57 (2009)
- Watanabe, T., Osaki, M. and Tadano, T.: Effects of nitrogen source and aluminum on growth of tropical tree seedlings adapted to low pH soils, *Soil Sci. Plant Nutr.*, 44, 655-666 (1998)
- Wheeler, G.L., Jones, M.A. and Smirnoff, N.: The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants, *Nature*, 393, 365-369 (1998)
- Yakushiji, H., Nonami, H., Fukuyama, T., Ono, S., Takagi, N. and Hashimoto, Y.: Sugar accumulation enhanced by osmoregulation in Satsuma mandarin fruits, *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 121, 466-472 (1996)
- Yuen, S. H. and Pollard, A. G.: Determination of nitrogen in agricultural materials by the Nessler reagent. II Micro-determinations in plant tissue and in soil extracts, *J. Sci. Food Agri.*, 5, 364-369 (1952)
- Zhang, H.X., Chi, D.C., Wang, Q., Fang, J. and Fang, X.Y.: Yield and quality response of cucumber to irrigation and nitrogen fertilization under subsurface drip irrigation in solar greenhouse, *Agri. Sci. China*, 10(6), 921-930 (2011)
- Zhang, L., Gao, L., Zhang, L., Wang, S., Sui, X. and Zhang, Z.: Alternate furrow irrigation and nitrogen level effects on migration of water and nitrate-nitrogen in soil and root growth of cucumber in solar-greenhouse, *Sci. Hort.*, 138, 43-49 (2012)

公表論文

1. 鶴田 博人, 山田 智, 田辺 ひろ子, 嘉本 早織, 益崎 望, 梁 銀麗, 猪迫 耕二, 増永 二之, 藤山 英保: 乾燥ストレス条件下のキュウリにおけるアスコルビン酸輸送と抗酸化応答の関係, 日本砂丘学会誌 第 62 卷 (第 1 号) 平成 27 年 6 月掲載予定 (第 3 章)
2. 鶴田 博人, 山田 智, 梁 銀麗, 猪迫 耕二, 増永 二之, 藤山 英保: ハウスキュウリ栽培における灌水量削減が成長, 栄養吸収および果実品質に及ぼす影響, 日本砂丘学会誌 第 62 卷 (第 2 号) 平成 27 年 10 月掲載予定 (第 2 章)