

極端乾旱下柑桔果實水份回流至葉片之探討¹

黃子彬²

摘要

為探討在極端乾旱情形下，柑桔果實與葉片之間水份之互動關係，本試驗以帶有果實與葉片之葡萄柚枝條為材料，模擬在極端乾旱缺水之情況下，觀察果實大小及葉片、果實蒸散作用之變化，並測定葉片、果皮、果肉之水份潛勢。另以放射性水注射進入果梗後追蹤水份在葉片、枝條、果皮、果肉間之流向與流量，以瞭解果實蒸散作用與木質部水份回流對果實水份含量及水份潛勢之影響。結果顯示：果實蒸散作用與木質部水份回流在果實中可同時發生，在帶有果實之枝條上，果實與葉片之蒸散作用均較旺盛，果實剪下後，果實與葉片之蒸散作用均減緩。果實經由蒸散作用喪失之水份與經由木質部水份回流喪失之水份相近，分別為果實原來含水量之 2.1% 與 2.2%。剛剛進入砂囊(Juice Sacs)之水份會先被木質部回流之水流倒抽而離開果實。中果皮與果肉組織之水份均可能經由木質部回流至葉片，但回流之水量果皮部份在 4 天之試驗期間佔其原含水量之 5.4%，果肉部分則僅佔 1%。因木質部水份回流而造成之水份潛勢降低，在中果皮部分約為 0.6MPa，果肉組織則為 0.1MPa。果實蒸散作用喪失之水份主要係來自中果皮，而非來自果肉組織。

(關鍵字：柑桔、乾旱、木質部水份回流、水份潛勢、蒸散作用)

¹花蓮區農業改良場研究報告第 94 號。

²花蓮區農業改良場副研究員兼蘭陽分場主任。

前言

柑桔為國內最大宗之果樹產業，依品種之不同，採收日期自 11 月中旬起至翌年 1 月為止。在此期間正逢本省之乾旱季節，若果園缺乏水源與灌溉設施，根部無法吸收足夠之水份往上輸送，葉片在持續蒸散作用不斷喪失水份情形下，可能從果實倒抽水份造成果實失水，果汁率降低，商品價值大受影響，亦即果農俗稱之“乾米”。早在 1926 年 Bartholomew 首先發現柑桔果實中水份有回流至葉片之情形，隨後許多試驗顯示，在缺水情形下果實具有貯備水份之功能，可供應鄰近葉片或植株其他部位水份，雖然量很少卻極為重要(Chalmers *et al.*, 1983; Tromp, 1984; Jones and Higgs, 1985; Lang and Thorpe, 1989; Ye *et al.*, 1989; Lang, 1990)。上述研究雖證實水份確有從果實回流至葉片之情形，但其中僅有少數試驗進一步去測定水份回流量之多寡。People 等人(1985)測出豇豆在生長發育早期與後期，經由木質部回流離開果實之水份分別為進入果實水份總量之 23% 與 70.3%。Atkins 等人(1986)亦測出進入豇豆果實中之水份有 70% 左右最後又經由木質部流出果實外。Tromp(1984)指出蘋果之果實白天會略為皺縮，主要係水份被葉片倒抽而失水所引起。

果樹之果實較豆類種子為大，果肉亦較多汁，在貯備水份供應他器官渡過乾旱逆境方面應該可扮演更佳之角色，但也可能果實之保水力較成熟之豆類種子更強，其內部之水份極不易流失。到底果實中之水份有多少可經由木質部被倒抽而離開果實，目前吾人所知不多。Eifving 與 Kaufmann(1972)發現正進行蒸散作用，本身已不斷在失水之果實無法再供應葉片或植株其他部位水份。柑桔果實中砂囊(Juice Sacs)之構造特殊，保水力極佳(Lowell, 1986)，在極端乾旱情況下，究竟水份能否自其中被倒抽出來？量有多少？對果實品質產生多大影響？目前均無有關之資料。本試驗主要目的在探討極端乾旱之逆境下，經由木質部水份回流(Xylem Back-Flow)柑桔葉片能從果實中抽出多少水份，這些水份來自果實之那一部位，以供未來進一步研究如何防止此種現象發生，確保果實品質之參考。

材料與方法

一、果實水份回流至葉片對果實與葉片蒸散作用及水份潛勢之影響：

第一次試驗自 15 年生之葡萄柚植株上剪取 40 枝帶有果實之枝條，每枝條上帶有一粒果實及 5 片葉片。供試枝條剪下後完全斷絕水份供應，然後置於光度 $1,000 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，相對濕度 55-60%，溫度 22-25 之試驗室中 4 天，以模擬植株在田間極端缺水之狀態。其中半數枝條將果實自枝條上剪下，另半數則果實尚著生在枝條上。供試材料送達實驗室，在果實尚未自枝條上剪下前先行測定果實直徑、葉片蒸散作用速率及果實蒸散作用速率。果實剪除後 12 小時及 1、2、3、4 天分別再測定上述項目。蒸散作用測定方法係將果實或葉片樣品密閉於透明壓克力箱中，箱內通入空氣並保持每分鐘 500ml 之流速。由放入果實或葉片樣品前後空氣中水份含量之差距，可計算出供試材料由蒸散作用釋放出之水份。空氣之相對濕度則用 1100DP 型凝結式露點濕度計(General Eastern 儀器公司製造)測定。試驗在民國 79 年 6 月進行，供試果實為生長發育中之第二期（果實肥大期，尚未達成熟採收期）。

同樣試驗在 11 月又重覆進行一次，材料取自 10 年生盆栽葡萄柚植株，果實直徑、葉片與果實蒸散作用速率等採用上述同樣方法測定，惟此時果實已進入生長發育之第三期（成熟採收期），與第一次試驗有所不同。除重覆第一次試驗測定之項目外，另增加測定葉片、中果皮(Albedo of Peel)及完整砂囊(Intact Juice Sac)之水份潛勢(Water Potential)變化。葉片樣品取樣方法為每枝條先任選 3 枚葉片，每片再挖取直徑 0.5cm 之圓型樣品 2 塊，合計每枝條挖取葉片樣品 6 塊。中果皮亦切取同樣大小形狀之樣品 6 塊，分別自果實之上（靠近果梗處）、中（赤道處）、下（原花柱著生處）部分各採取 2 塊。砂囊樣品同樣取自果實之上、中、下三個不同部位，每部位取樣 2 處。所有樣品置於測定容器後先放入精確定溫 30 之水浴器中，使測定容器內測試樣品釋放出來之水氣充分達到平衡，然後將容器之測定導線連接 HR-33T 型水份潛勢測定儀(Wescor 公司產製)測定水份潛勢。試驗期間延長為果實未剪除前後 6 天，分別在果實未剪除前以及果實剪除後 12 小時及 1、2、4、6 天採取樣品分析。

二、果實回流至葉片之水量測定：

透過木質部由果實回流至葉片之水量採用下列 2 種方法測定，並比較水份總流出量佔輸入果實總水量之比例，以瞭解木質部水份回流現象對果實生長發育之影響。

(一)放射性水($^3\text{H}_2\text{O}$)注射追蹤法：

採用 10 年生盆栽葡萄柚植株為材料，供試植株均按正常方法灌水管理，並於果實成熟初期選定 54 枝帶果實之枝條，每枝在距離果實 1cm 之果梗處緩緩注入 0.1 ml，放射性強度 $50 \mu\text{ci ml}^{-1}$ 之 $^3\text{H}_2\text{O}$ 。注射工作於 79 年 11 月 12 日進行，總共約需 2 天時間將 $^3\text{H}_2\text{O}$ 完全注入果梗，第三天清晨天亮之前立即剪取帶果實之枝條攜回實驗室，進行放射性水追蹤定量，以避免日出後溫度回升，果實開始失水，影響試驗之準確性。

樣品送達實驗室後，其中 6 枝帶果實之枝條立即將果肉、果皮、枝梗、葉片等組織分開切碎，並以 80% 酒精萃取 24 小時(Koch, 1984)，然後以 LKB 型 Gaithersburg 公司產製之標準型液態閃爍分光計(Standard Liquid Scintillation Spectrometry)測定放射性強度。其餘 48 枝帶果實之枝條分為二組，其中一組果實以透氣但不透水之塑膠薄膜緊密包裹，以防止水份經由蒸散作用喪失(由預備試驗得知，以此種膠膜包裹之果實，經歷 4 天果實失水僅 0.004%，而氣體交換進出不受影響)，此組果實因蒸散作用受抑制，因此水份僅能由木質部倒流而離開果實。另一組果實則未包裹膠膜，水份可能經由蒸散作用及木質部回流兩種路徑而喪失。所有供試材料均置於連續光照，光強度 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，溫度 22—25 之生長箱中，箱內保持空氣 24 小時流通，流速 500ml min^{-1} ，以促使葉片、果實蒸散作用旺盛。整個試驗期間，供試材料均未補充任何水份，以模擬田間極端乾旱，水份來源完全斷絕之情況。

果實經膠膜包裹處理後 4、8、12 小時，以及 1、2、3、4 天，分別以上述方法測定果肉、果皮、枝梗、葉片等組織內放射性水份含量，每次每組處理測定 4 枝帶果實之枝條。 $^3\text{H}_2\text{O}$ 在各該組織中散失變化之情形以試驗處理開始前(亦即 0 小時)供試枝條(包括果實、葉片、枝梗等全部)所含 $^3\text{H}_2\text{O}$ 總量之百分比表示之。包裹膠膜與未包裹膠膜之果實，兩者 $^3\text{H}_2\text{O}$ 含量之差異即為果實蒸散作用喪失之水份。

(二)相對水份含量與水份潛勢之測定：

與上項試驗相同，自 10 年生葡萄柚盆栽植株上剪取 40 枝帶有果實之枝條，每枝條上著生果實 1 個，葉片 5 枚，惟果實並未注射 $^3\text{H}_2\text{O}$ 。對照處理採用充分吸水之果實，在黎明果實尚未失水時自植株採下，送進試驗室後立即將果皮、果肉分開並秤量鮮重，然後樣品置於 80 之烘箱充分烘乾 5 天，以測定組織總含水量。試驗處理及試驗環境條件與前項 $^3\text{H}_2\text{O}$ 注射之試驗相同，經過 4、12 小時及 1、2、3、4 天後分別測定果肉與果皮組織中水分含量。相對水份含量以測得之水份含量與前述對照處理總含水量之比值表示，果實經由蒸散作用及木質部回流兩種途徑之失水情形均以相對水份含量表示。

果肉及中果皮之水份潛勢僅在試驗開始及結束時(第 0 小時與第 4 天)，以 HR-33T 型水份潛勢測定儀(Wescor 公司產製)測定 2 次。測定時每個果實在中間赤道帶隨機取樣重覆測定 3 次，以平均值表示該果實果皮及果肉組織之水份潛勢值。同樣之果肉組織樣品放入注射針筒中擠壓出果汁後測定滲透潛勢(Osmotic Potential)。水份潛勢與滲透潛勢測定前，供測

樣品均放入測定容器內，並置於定溫水浴器中 4 小時使測試樣品之水氣與測定容器內空氣所含水氣充分平衡，然後進行測定。由測得之水份潛勢值減去滲透潛勢值可得壓力潛勢(Pressure Potential)。

結果

不論果實在生長發育中之第二期或第三期，凡果實仍著生在枝條上者，其直徑減少最快（如圖 1-A），因果實被鄰近葉片蒸散作用抽走大量水份。尚在發育中之果實（生長第二期）失水縮小比成熟之果實（生長第三期）更快。果實仍著生在枝條上者與果實剪離枝條者相互比較，發育第二期之果實，果徑在處理後第 2 天即呈現顯著差異，發育第三期之果實，則第 4 天差異才達顯著水準。

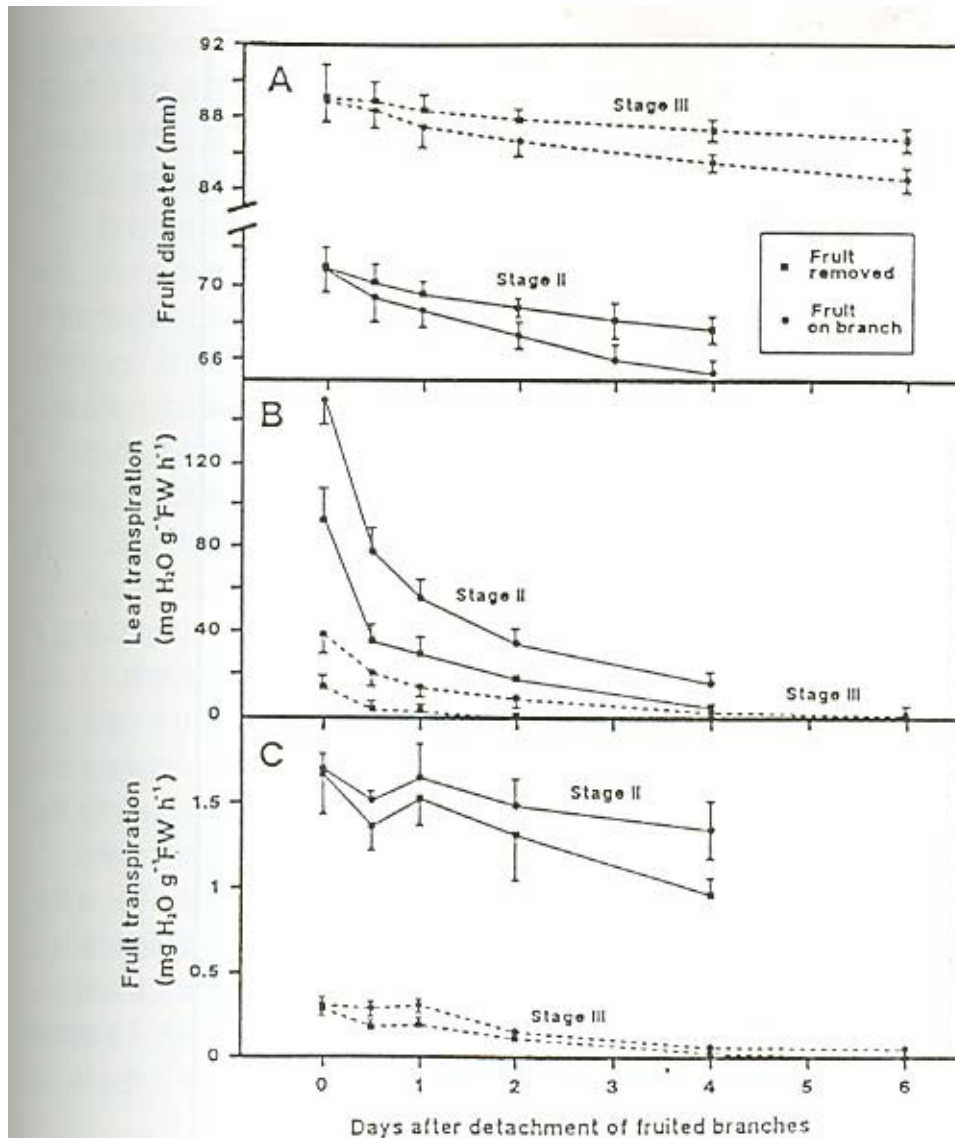
枝條上仍著生果實者，葉片蒸散作用速率較無果實者顯著提高，尤其果實在生長第二期者（如圖 1-B）。果實仍著生在枝條、葉片上者，其蒸散作用亦較切離枝條者為高。生長第三期之果實，仍著生在枝條上者與切離枝條者，兩者蒸散作用在切離後 12 小時即顯現差異，而生長第二期之果實直至切離後第 4 天才呈現差異（如圖 1-C）。果實切離之枝條，其葉片水份潛勢下降之速率較快，本試驗結果顯示，一天內葉片水份潛勢即下降至-3.1MPa，若果實仍著生於枝條上，則第二天葉片水份潛勢才降至同樣數值（圖 2-A）。

枝條自植株剪下後，中果皮與果肉之水份潛勢開始下降，若果實單獨剪下，與所著生之枝條及鄰近之葉片分離，則水份潛勢下降減緩許多（圖 2-B,BC）。切離枝條之果實，果肉之水份潛勢僅在第一天由-0.97MPa 降至-1.24MPa，然後維持頗為穩定之情形，不再下降。反觀仍著生在枝條上之果實，果肉之水份潛勢在 6 天之試驗過程中持續自-1.05MPa 降低至-1.54MPa（圖 2-C）。若比較單獨存在之果實與附著在枝條上帶有葉片之果實，兩者中果皮之水份潛勢在處理後第 2 天即呈現顯著差異（圖 2-B），果肉部分則至第 4 天才出現顯著差異（圖 2-C）。

果肉部份之水份潛勢較中果皮部份稍低，不論是果皮剝除後果肉細胞之膨壓減低所造成，或果肉部分原本具有較低之水份潛勢以利於水份由果皮向果肉輸送，剪離枝條之果實其中果皮與果肉之水份潛勢在第二天即達到平衡。若果實尚著生在帶葉片之枝條上，則中果皮之水份潛勢持續下降至比果肉水份潛勢更低（圖 2-B,C）。

以放射性水追縱結果，在整個試驗過程中果肉部份之放射性始終比其他部位為高（圖 3-A 與 B、C、D 比較）。果實以膠膜包裹者，其果肉部份僅在最初 2 天流失放射性水，而未包裹之果實整個試驗過程中果肉均不斷喪失 3H₂O（圖 3-A）。果皮在試驗枝條剪下之最初 4 小時不斷獲得 3H₂O，但在隨後的 4 天內則迅速失去放射性。果實若仍著生於枝條上，不論以膠膜包裹與否，兩者果皮之放射性水含量均無明顯差異（圖 3-B）。

供試枝條剪離母株之最初 4 24 小時，枝梗內放射性水之含量持續增加，但 24 小時後不論果實是否包裹膠膜，枝梗內放射性強度開始下降，其中果實未包裹膠膜者，因蒸散作用不斷失去水份，因此枝梗內放射性降至極低之程度（圖 3-C）。

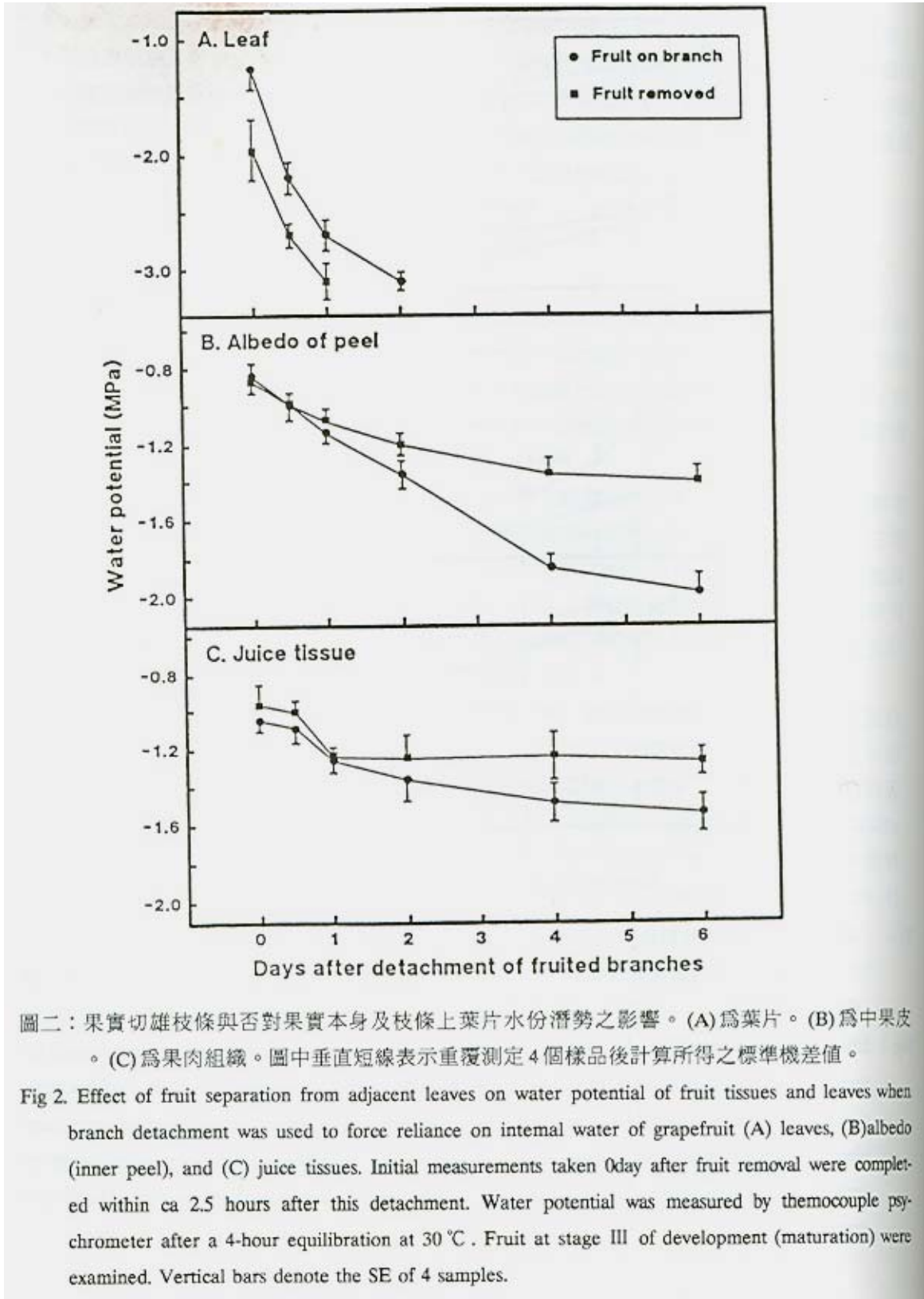


圖一：果實切離枝條與否對果實本身及枝條上葉片失水情形之影響。(A)為果實直徑。(B)為葉片蒸散作用。(C)為果實蒸散作用。圖中垂直短線表示重覆測定4個樣品後計算所得之標準機差值。

Fig 1. Effect of fruit separation from adjacent leaves on water loss from both structures when branch detachment was used to force reliance on internal water of grapefruit fruit diameter(A), leaf transpiration (B), and fruit transpiration(C). Initial measurements taken 0 day after fruit removal were completed within 1.5 hour after this detachment. Fruit at stage II of development (expansion) were examined in 1989, and stage III (maturation) were studied in 1990. Vertical bars denote the SE of 4 samples.

不論枝條上之果實包裹膠膜與否，葉片喪失 3H₂O 之速度極快，在最初之 12 小時之內大約 65% 之 3H₂O 由葉片中流失，在隨後的 4 天試驗期間，僅有 6-11% 之 3H₂O 仍留存在葉片中（圖 3-D）。試驗開始後 2 天以內，未包裹膠膜者，整個果實之放射性水總量即明顯降至比包裹膠膜者為低（圖 3-E）。整個枝條之放射性水總含量亦有類似之變化，其中果實包

裹膠膜者與未包裹者在處理後第一天即顯現明顯差異，經過 4 天果實未包裹膠膜者因蒸散作用失去較多水份，因此整個枝條內 3H₂O 含量較果實包裹膠膜者減少約 20% (圖 3-F)。

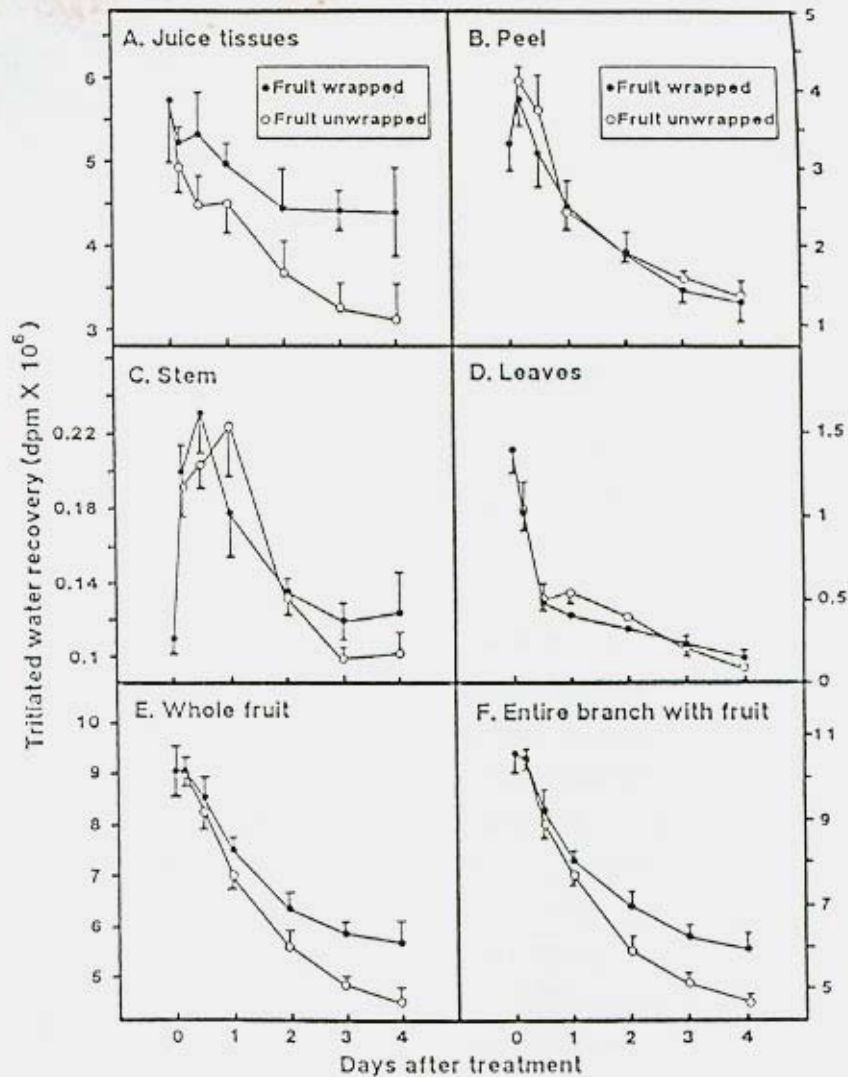


圖二：果實切離枝條與否對果實本身及枝條上葉片水份潛勢之影響。(A)為葉片。(B)為中果皮。(C)為果肉組織。圖中垂直短線表示重覆測定 4 個樣品後計算所得之標準機差值。

Fig 2. Effect of fruit separation from adjacent leaves on water potential of fruit tissues and leaves when branch detachment was used to force reliance on internal water of grapefruit (A) leaves, (B) albedo (inner peel), and (C) juice tissues. Initial measurements taken 0 day after fruit removal were completed within ca 2.5 hours after this detachment. Water potential was measured by thermocouple psychrometer after a 4-hour equilibration at 30 °C. Fruit at stage III of development (maturation) were examined. Vertical bars denote the SE of 4 samples.

仍著生在枝條上之果實，不論包裹膠膜與否，果肉部分僅喪失少量之水份，其中未包裹膠膜者果實水份含量較包裹膠膜者稍低。包裹膠膜之果實果肉部分每天失水量低於 0.3%，整

個 4 天之試驗期間總失水量亦僅 1% (圖 4)。果皮失水之百分率較果肉為高，與果肉組織情形相同，未包裹膠膜之果實，水份可能由果實蒸散作用及木質部水份回流兩種途徑喪失，因此失水量較包裹膠膜者 (水份僅能從木質部水份回流一種途徑流失) 為多。本試驗結果顯示包裹膠膜之果實 4 天內果皮喪失 5.4% 之水份，而未包裹者喪失 10.9% (圖 4)。



圖三：木質部水份回流與果實蒸散作用對枝條內放射性水份移動情形之影響。(A)為果肉組織。(B)為果皮。(C)為枝梗。(D)為葉片。(E)為整個果實。(F)為整個枝條(含果實與葉片)。圖中垂直短線表示重覆測定 4 個樣品後計算所得之標準機差值。

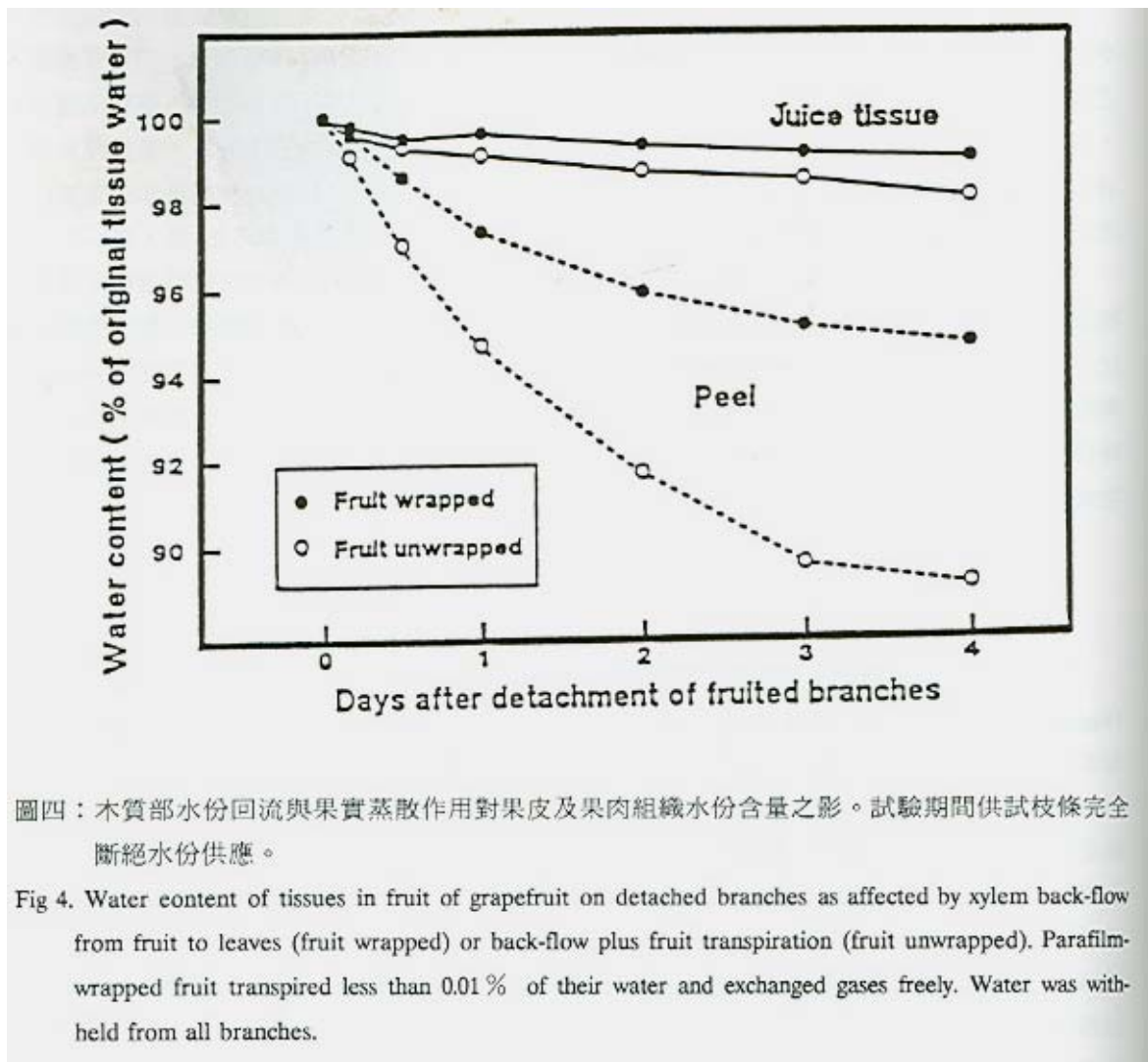
Fig 3. Movement of tritiated water in detached grapefruit branches as affected by xylem back-flow from fruit to leaves (fruit wrapped) or back-flow plus fruit transpiration (fruit unwrapped): (A) juice tissues, (B) peel, (C) whole fruit, (D) stem, (E) leaves, and (F) entire branch. Intact trees were injected slowly (over a 3-day period) with 0.1 ml of 50 μ Ci m⁻¹ tritiated water into the center of the stem 1 cm from the fruit. Branches (one fruit and ca 5 leaves each) were subsequently detached from the tree. Parafilm-wrapped fruit transpired less than 0.01% of their water and exchanged gases freely. Water was withheld from all branches. Vertical bars denote the SE of 4 samples.

表一顯示 $^3\text{H}_2\text{O}$ 自果實不同部位喪失之百分率。果實包裹膠膜者僅能從木質部水份回流喪失水份（預備試驗顯示，單獨剪下並包裹膠膜之果實其蒸散量微乎其微，4 天內失水僅佔果實鮮重之 0.004%，幾乎可忽略），因此果實包裹膠膜與否，其失水之差異即在果實能否進行蒸散作用。4 天之試驗結果顯示，由木質部水份回流喪失之 $^3\text{H}_2\text{O}$ ，在果肉部分失去 14.6%，果皮部分失去 19.1%，整個果實失去 33.7%，在同一期間，果實蒸散作用僅失去 11.4% 之放射性水。果實由上述兩種途徑失去之 $^3\text{H}_2\text{O}$ 總量達 45.1%，4 天內果實蒸散作用之總失水量則為 2.1%（表一）。

表二資料顯示經過 4 天之試驗造成果實失水 4.4% 後，果皮與果肉部分之水份潛勢、滲透潛勢及壓力潛勢變化。切離枝條且以膠膜包裹之果實，果皮之水份潛勢、滲透潛勢及壓力潛勢均變化不大，未達顯著水準。仍著生在枝條上，且未包裹膠膜之果實，經過 4 天後中果皮部分水份潛勢降低 1.1MPa，果肉部分降低 0.05MPa。仍著生在枝條上，但果實包裹膠膜者，中果皮水份潛勢降低約 0.6MPa，果肉則降低 0.04MPa。切離枝條且包裹膠膜之果實，4 天以後果皮壓力潛勢維持在 0.19MPa 不變，但其他兩組處理則相形降低至 0.05—0.06MPa。

討論

許多前人研究均證實果實中之水份可經由木質部倒流回到植株其他部位，如蘋果(Jones and Higgs, 1982, 1985; Tromp, 1984; Lang, 1990)、四季桔(Chaney and Kozlowski, 1971; Ye et al., 1989)、葡萄(Lang and Thorpe, 1989)、甜橙(Elfving and Kaufmann, 1972; Ye et al., 1989)、酪梨(Schroeder and Wieland, 1956)，以及櫻桃(Kozlowski, 1968)。大部分研究報告均指出，當水份供應缺乏而葉片蒸散作用旺盛時，此種木質部水份回流情形即會發生。顏與林(1991)更明確提及水份在柑桔果實內之運送速度遠低於在葉片中。由於葉片水份容易流動散失，而果實內尚含有較多之水份，因此當葉片缺水嚴重時，果實內之水份可擔任緩衝之角色，適時流出補充。本研究採用自植株上剪取下來帶有果實與葉片之枝條，以控制模擬水份供應極端短缺之狀況，所得結果與整株植株在田間進行乾旱試驗之情形不會完全相同，惟此種方法在實驗室中操作分析較為方便，可深入探討葉片、果實、枝條間水份之流向、流量及水份潛勢之變化等，只要試驗進行之溫度、光照、濕度、空氣流速等環境條件有詳細記錄，所得資料在田間實際應用上仍極具參考價值。本試驗結果顯示，在極端乾旱下水份確實自果實倒流回葉片（圖 1），惟此種水份倒流之水量可能與最量盛情況下倒流之水量大有差距，因枝條自植株剪下後葉片蒸散作用已降至很低（圖 1-B）。另本試驗亦測出木質部水份倒流對果實水份含量之影響（圖 4），以及果實水份潛勢之變化（圖 2），所得資料顯示：果肉部分由於砂囊構造上與果皮組織、瓢囊表皮(Segment Epidermis)細胞等相當隔離、獨立，因此受乾旱影響而失水之程度極微，果皮部份，包括外果皮(Flavedo)與中果皮(Albedo)在乾旱逆境下則失水較嚴重(圖 4)。



本試驗亦發現果實蒸散作用與木質部水份倒流現象可同時發生。若果實仍著生於枝條上，則果實與葉片之蒸散作用均較旺盛，果實剪離枝條後，兩者之蒸散作用均降低（圖1）。此一結果與早期 Elfvig 及 Kaufmann(1972)之試驗結論有所不同，彼等認為若果實尚在進行蒸散作用，則不可能發生木質部水份倒流現象，因兩者水份之流向不同，不可能同時發生。彼等推斷中午時分溫度偏高，光照較強，濕度偏低，果實氣孔大多數關閉，蒸散作用幾近停頓，因此造成果實直徑略為縮小之原因主要為木質部水份倒流。本試結果卻顯示，果實蒸散作用與木質部水份倒流現象在全天 24 小時中確實同時發生。Lowell(1986)指出，柑桔果實蒸散作用之水份流向很明顯較 Elfvig 與 Kaufmann 所敘述的單一方向流動更為複雜許多，而且牽涉木質部內許多之導管束，這些導管束分別存在構造複雜之各層木質部組織中，在一天當中果實蒸散作用之水流與水份回流至葉片之水流可能同時在不同之導管中，以不同之方向進行。Huang et al.(1992)之試驗結果顯示，果實之蒸散作用速率白天與夜晚並無大差異，維持極為穩定之情形，更印證白天果實中之水份可同時經由兩種不同之路徑而流失，亦即先前所述蒸散作用與木質部水份倒流之路徑兩者各自分離不互相干擾，木質部水份倒流可能經由靠內部之

導管將水份再送回葉片，而果實蒸散作用則應該發在靠近表面之導管束，直接將水份送出果皮表面。

即使採用同樣之果樹種類為材料，水份經木質部自果實回流至葉片之量亦隨不同之試驗而有頗大之差異。蘋果方面，Tromp(1984)指出木質部水份回流是造成果實白天皺縮之主要原因，因為果實蒸散作用所喪失之水量僅佔果實總失水量之 20-35%。相反地，Jones 和 Higgs (1982)指出蘋果果實大小在每天正午時分會有縮小情形，主要為果實蒸散作用喪失水份所致。在梨方面，白天由果實回流至植株其他部分之水量已被測出大約為每小時每果梗流出 0.8ml(YamamotoandWatanabe,1980)。若前人研究以放射性元素 ^{45}Ca 注射進入菜豆果實內，當葉片、植株蒸散作用速率極高時，可測得有 20%之 ^{45}Ca 流出果實回到葉片中，顯示木質部水份回流約佔果實內水份含量之 20%(MixandMarschmer,1976)。

表一、極端乾旱下果實經由蒸散作用及木質部水份回流之失水情形，採用放射性水份追蹤法與果實總含水量測定法相互比較，表中數值為重覆測定 4 個樣品之平均值。

Table 1 Calculated fruit transpiration and xylem back-flow of water from fruit to leaves ^z

.Fruit-bearing branches were detached to force reliance on existing internal water supplies. Subsequent loss of either tritiated water or total water from fruit by direct transpiration vs xylem back-flow to leaves were estimated by comparing attached, parafilm sealed fruit to counterparts with unimpeded water loss from their surfaces.

Time after treatment	0-4 h	4-12 h	12-24 h	1-2 d	2-3 d	3-4 d	4 d total
(% of total $^3\text{H}_2\text{O}$ initially recovered from entire branch) ^w							
Fruit transpiration	-0.3	-2.5	-2.1	-2.4	-2.3	-1.8	-11.4
Xylem back-flow							
From juice tissue	-7.0	+1.1 _v	-3.4	-4.9	-0.3	-0.1	-14.8
From peel	+7.0 _v	-8.0	-6.4	-5.9	-4.3	-1.5	-19.1
total	0	-6.9	-9.8	-10.8	-4.6	-1.6	-33.7
Total $^3\text{H}_2\text{O}$ loss from fruit	-0.3	-9.4	-11.9	-13.2	-6.9	-3.4	-45.1
(% of original total fruit water) ^w							
Fruit transpiration	-0.5	-0.1	-0.5	-0.5	-0.3	-0.2	-2.1
Xylem back-flow							
From juice tissue	-0.2	-0.3	+0.1 _v	-0.2	-0.2	-0.1	-0.9
From peel	-0.1	-0.2	-0.4	-0.4	-0.2	-0.1	-1.4
total	-0.3	-0.5	-0.3	-0.6	-0.4	-0.2	-2.3

Total water loss from fruit	-0.8	-0.6	-0.8	-1.1	-0.7	-0.4	-4.4
-----------------------------	------	------	------	------	------	------	------

^z Calculations are based on data shown In Fig. 5-4 and 5-5.

^y Parafilm allowed gas exchange (prelliminary experiment) and permitted a direct loss of 0.004% grapefruit water in 4 days.

^w Values are means of 4 samples.

^v Postlve values indicate water gain instead of water loss.

表二、經 4 天之極端乾旱，果皮與果肉組織之水份潛勢、滲透潛勢以及壓力潛勢變化，表中數值為重覆測定 4 個樣品之平均值±標準機差。

Table 2. Water potential and its componenis in grapefruit tissues before and after 4 days of elther internal equiliibration(detached, wrapped fruit z). water loss via xylem back-flow alone (attached, wrapped fruit). or water loss via back-flow plus direct fruit transpiration(attached, unwrapped fruit)y. Fruit bearing branches were delached to force reliance on existing internal water supply.

Treatment	0 time		
	Water potential	Osmotic potential ^w	Turgor ^v
Peel (albedo)	(MPa)		
Detached Wrapped fruit	-0.79±0.07	-0.98±0.09	0.19±0.05
Atiached Wrapped fruit			
Attached Unwrapped fruit			
Juice tissues			
Detached Wrapped fruit	-1.14±0.05	-1.32±0.05	0.18±0.07
Attached Wrapped fruit			
Attached Unwrapped fruit			

表二、經 4 天之極端乾旱，果皮與果肉組織之水份潛勢、滲透潛勢以及壓力潛勢變化，表中數值為重覆測定 4 個樣品之平均值±標準機差。

Table 2. Water potential and its componenis in grapefruit tissues before and after 4 days of elther internal equiliibration(detached, wrapped fruit z). water loss via xylem back-flow alone (attached, wrapped fruit). or water loss via back-flow plus direct fruit transpiration(attached, unwrapped fruit)y. Fruit bearing branches were delached to force reliance on existing internal water supply.

Treatment	4 days later		
	Water potential	Osmotic potential ^w	Turgor ^v

Peel (albedo)	(MPa)		
Detached Wrapped fruit	-0.78±0.07	-0.95±0.09	0.19±0.05
Attached Wrapped fruit	-1.37±0.06	-1.42±0.05	0.05±0.05
Attached Unwrapped fruit	-1.92±0.03	-1.98±0.06	0.06±0.07
Juice tissues			
Detached Wrapped fruit	-0.95±0.07	-1.45±0.05	0.50±0.05
Attached Wrapped fruit	-1.18±0.17	-1.69±0.04	0.51±0.07
Attached Unwrapped fruit	-1.19±0.03	-1.71±0.02	0.52±0.05

^z Parafilm allowed gas exchange (preliminary experiment) and permits a direct loss of only 0.04% grapefruit water in 4 days.

^y Values are means of 4 samples ± SE.

^w Osmotic potential was measured on juice samples collected from expressing juice sacs inside a syringe.

^v Turgor potential was estimated by subtracting osmotic potential from total water potential.

早期之試驗研究顯示，生長中之甜橙果實在正中午時分葉片、果實蒸散作用均達最高峰時，果實失水率可達 25-30% (Gardner *et al.*, 1939)。本試驗結果卻發現，在 4 天之試驗過程中，供試枝條上之果實失水率僅約 4% (表一)，造成本試驗失水率較前人研究之最大失水率相差甚大之原因可能有下列幾項，首先本試驗以植株上剪下之枝條進行試驗，剪下後之枝條其果實與葉片之蒸散作用較仍著生在植株上者已降低許多 (圖 1-B、C 與 Huang *et al.*, 1992 之試驗結果相比較)。其次葡萄柚由於果皮較厚，而且其中含有較多之果膠物質 (Sinclair, 1961)，因此蒸散作用喪失之水份較甜橙類會少很多。另外，成熟之果實由於表面積與體積之比例減小，而且角質層已在果皮表面形成 (Soule and Grierson, 1986; Blanke and Lenz, 1989; Huang *et al.*, 1992)，由此蒸散作用減弱，失水量減少。本試驗採用成熟期之葡萄柚果實，與前人研究採用發育中之甜橙果實相比較，蒸散作用失水率應當降低許多。

表一之資料顯示，葡萄柚果實由蒸散作用喪失之水量與木質部水份回流喪失之水量極相近 (分別為果實原含水量之 2.1% 與 2.3%)，但是由放射性水 (³H₂O) 追蹤之試驗結果卻發現，木質部水份回流之水量為蒸散作用失水量之三倍有餘，分別為注射進入果實放射性水總量之 34% 與 11%，此一結果顯示，剛剛進入果肉組織之水份，很容易再被木質部回流之水流帶出，而早已深入果肉中心部位之水份則不易隨木質部回流之水流移出。果肉組織此種特殊之保水能力，使內部深處早已存在但不具放射性之大量水份仍舊停留其中，不輕易流出，而外層剛注射進入之放射性水較容易隨木質部回流之水流而釋出，造成以放射性水之流向與流量評估計算果實失水量時會有高估情形。

綜合放射性水注射之試驗結果(圖 3-A、B 與表一)，以及果實水份潛勢之測定結果(圖 2-B、C)，不論果肉組織或是果皮組織，兩者最後均有部分水份被木質部回流之水流倒抽而離開果實。放射性水注射之試驗亦顯示，試驗初期之 4 小時，果肉組織有部分水份確向果皮移動(圖 3-A、B)。由果實不同部位失水之比率發現，果肉組織之保水力較果皮強，4 天之試驗期間果肉組織經由木質部水份回流僅失去其含水量之 1%，而果皮則失去 5.4%。圖 4 亦顯示，供試枝條上之果實，果皮部分有明顯失水之情形，而果肉部分失水極輕微，主要原因可能為砂囊表面含腊質之角質層會阻礙水份由其表皮喪失(Grierson and Ben-Yehoshua, 1986)，僅剩細長之砂囊軸柄(Stalk)成為水份由內部流失之唯一途徑(Lowell, 1986)，而砂囊軸柄之構造纖細且長，水份流經其中之速度極慢，因此果肉組織失水速度緩慢，保水力良好。

水份潛勢及滲透潛勢、壓力潛勢之資料(表二)顯示，果實剪離枝條並包裹膠膜，使之與蒸散作用及木質部水份回流隔離後，其內部之水份不會喪失減少，但果實內部與外層組織之水份含量在試驗期間會自行達成平衡。此外，果肉組織之水份潛勢值會降低，主要原因應為果皮剝除後(為測定水份潛勢及滲透潛勢等，必須剝除並切取小片樣品供測定)，果肉細胞之外在壓力亦解除，壓力潛勢降低之結果造成水份潛勢亦相對降低。

果肉組織之水份潛勢，在僅經由木質部水份回流失水之果實與木質部水份回流加上果實蒸散作用兩途徑同時失水之果實，兩者之間並無明顯差異(表二)，此一結果顯示，在本研究 4 天之試驗過程中果肉組織經由果實蒸散作用喪失之水份微乎其微，無法實際測出。相對地，經由木質部水份回流與蒸散作用同時失水之果實，其果皮組織之水份潛勢較僅有木質部水份回流失水之果實明顯降低(-1.9MPa 對-1.4MPa)。此一結果顯示，果實蒸散作用所喪失之水份顯然僅來自果皮之中果皮部位，並非來向果肉組織，本試驗結果證實了 Kaufmann(1970)提出之論點。雖然試驗前後果肉組織之水份潛勢並未明顯降低，但木質部水份回流對果實失水之影響應較果實蒸散作用為大，因為維管束中導管與篩管之距離相近，輸入之水份很容易經由旁邊相近之管道再度流失，而蒸散作用喪失之水份必須自果實內部細胞慢慢逐一滲透至表皮細胞，速度應該緩慢許多。

參考文獻

1. 顏昌瑞 林宗賢 1991 果實生長發育與果實品質之改進 台灣果樹之生產及研究發展研討會專刊 p.55 60 台灣省農業試驗所嘉義分所編印。
2. Atkins, C. A., J. S. Pate, and M. B. Peoples. 1986. Water relations of cowpea fruits during development. In: Proceedings of A Symposium on Fundamental, Ecological, and Agricultural Aspects of Nitrogen Metabolism in Higher Plants. P. 235 238. Lambers, H., J. J. Neeteson, and . Stulen(eds.) Dordrecht. Boston.
3. Bartholomew, E. T. 1926. Internal decline of lemons. . Water deficit in lemon fruits caused by excessive leaf evaporation. Amer. J. Bot. 13:102 117.
4. Blanke, M. M. and F. Lenz. 1989. Fruit photosynthesis. Plant, Cell and Envir. 12:31 46.

5. Chalmers, D. J., K. A. Olsson, and T. R. Jones. 1983. Water relations of peach trees and orchards. In: Water deficits and plant growth. vol. . p.197 232. T. T. Kozlowski(ed). Academic Press. New York.
6. Chaney, W. R. and T. T. Kozlowski. 1971. Water transport in relation to expansion and contraction of leaves and fruits of calamondin orange. J. Hort. Sci. 46:71 81.
7. Elfving, D. C. and M. R. Kaufmann. 1972. Diurnal and seasonal effects of environment on plant water relations and fruit diameter of citrus. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 97:566 570.
8. Gardner, V. R., F. C. Bradford, and H. D. Hooker. 1939. Chapter V. The response of fruit plants to varying conditions of soil moisture and humidity . In: The fundamentals of fruit production. p.74 92. McGraw Hill Book Co., Inc: New York.
9. Grierson, W. and S. Ben-Yehoshua. 1986. Storage of citrus fruit. In: Fresh Citrus Fruit. p.479 507. Wardowski, W. F., S. Nagy, and W. Grierson(eds.). Van Nostrand Reinhold Co., Inc. New York.
10. Huang, T. B., R. L. Darnell, and K. E. Koch. 1992. Water and carbon budgets of developing citrus fruit. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 117(2) :287 293.
11. Jones, H. G. and K. H. Higgs. 1982. Surface conductance and water balance of developing apple (*Malus pumila* Mill.) fruits. J. Exp. Bot. 33:67 77.
12. Jones, H. G. and K. H. Higgs. 1985. Water movement into and out of apple fruits. Acta Hort. 171:353 359.
13. Kaufmann, M. R. 1970. Water potential components in growing citrus fruits. Plant Physiol. 46:145 149.
14. Koch, K. E. 1984. Translocation of photosynthetic products from source leaf to aligned juice segments in citrus fruit. HortScience 19:260 261.
15. Kozlowski, T. T. 1968. Diurnal changes in diameters of fruits and tree stems of Montmorency cherry. J. Hort. Sci. 43:1 15.
16. Lang, A. 1990. Xylem, phloem and transpiration flows in developing apple fruits. J. Exp. Bot. 41:645 651.
17. Lang A. and M. R. Thorpe. 1989. Xylem, phloem and transpiration flows in a grape: Application of a technique for measuring the volume of attached fruit to high resolution using 'Archimedes' Principle. J. Exp. Bot. 40:1069 1078.
18. Lowell, C. A. 1986. Structure and sucrose metabolizing enzymes of the transport path: Implications for assimilate translocation in grapefruit. Ph. D. Dissertation, University of Florida, Gainesville, Florida.

19. Mix, G. P. and H. Marschner. 1976. Effect of external and internal factors on the calcium content of paprika and bean fruits. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 139:551-563.
20. People, M. B., J. S. Pate, C. A. Atkins, and D. R. Murrang. 1985. Economy of water, carbon and nitrogen in the developing cowpea. *Plant Physiol.* 77:142-147.
21. Schroeder, C. A. and P. A. Wieland. 1956. Diurnal fluctuation in size in various parts of the avocadotree and fruit. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 68:253-258.
22. Sinclair, W. B. 1961. Pectic substances. In: *The orange*. p.191-229. Sinclair, W. B.(ed.). Univ. of Calif. Div. of Agric. Sci. Riverside, California.
23. Soule, J. and W. Grierson. 1986. Anatomy and physiology. In: *Fresh Citrus Fruit*. p.1-22. Wardowski, W. F., S. Nagy, and W. Grierson(eds.) . Van Nostrand Reinhold Co. Inc. New York.
24. Tromp, J. 1984. Diurnal fruit shrinkage in apple as affected by leaf water potential and vapor pressure deficit of the air. *Sci. Hort.* 22:81-87.
25. Yamamoto, T. and S. Watanabe. 1980. Measurement of sap velocity in stems, peduncles and petioles of pear trees using the heat pulse method . *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 49:311-325.
26. Ye, Q. L., H. B. Huang, and F. F. Gao. 1989. Water transfer between leaves and fruits in citrus: New evidence from water potential measurements and tritium tracing. *Acta Hort. Sinica.* 16:5-10.