

V ソース・シンク比と夜温が果実成長と収量に及ぼす影響

1 はじめに

菊池ら⁷⁴⁾(1964)によると、ウンシュウミカン(早生ウンシュウ)の生育段階は、stage I;細胞分裂期(およそ満開後0-30日)、stage II;細胞肥大期(およそ満開後30-120日)、およびstage III;成熟期(およそ満開後120-150日)に分かれるとされる。stage I-IIの果実成長の盛んな時期は、ハウスミカンは多くの燃料を必要とするため、果実収量や品質に影響の小さい省エネルギー夜温管理技術の確立が望まれている。

気象条件は、ハウスミカンにおける着花・着果不良の大きな原因となる。例えば、秋期25°C以上の気温は、花芽分化の遅延と減少の要因となり(Nishikawa¹¹⁵⁾、2013)、冬-春期における満開後10-30日の曇天は、シンク間競合による生理落果を助長し着果不良の要因となる。もし着果不良となっても、ハウスミカン生産者は慣行の温度管理しか選択の余地がなく、着果量に応じた合理的な夜温管理が望まれている。

果実の水・炭素収支は、果実品質や収量に重要な影響を及ぼす。満開後60-120日のハウスミカンにおいて、夜温13-23°Cの範囲での果実水収支では、果柄から果実へ流入する汁液のうち、多くが果実成長に寄与し、果実表面から蒸散で放出される水はわずか(果柄汁液の日積算値の14%)であった(Yano et al.¹³³⁾、2014b)。同様に、果実炭素収支では、果実に供給される全炭素のうち、果実の光合成に由来する分は7-8%で、また呼吸で放出される炭素は22-23%であった。したがって、果実の水・炭素収支において、果実から蒸散と呼吸で放出される水と炭素の量的割合は低く、果実へ供給される炭素は、莖の師部を経由した葉から果実への転流に強く依存している(Yano et al.¹⁶³⁾、2014b)。

他の果樹と比較した場合、ウンシュウミカン果実表面からの少ない水・炭素の放出は、カンキツ特有の形態的特徴、すなわち表層コンダクタンス(Hallett and Sutherland⁴¹⁾、2005)、気孔密度(Blanke and Lenz¹¹⁾、1989)、および果皮厚(Huang et al.⁵⁸⁾、1992)などと関連していることが考えられる。カンキツにおいて、砂じょうのレベルから見ると、砂じょうからの水分損失は極めて限定的で(Huang et al.⁵⁸⁾、1992)、グレープフルーツにおける砂じょうへの水流入量は1-2 ml・d⁻¹未満である(Koch and Avigne⁸⁴⁾、1990)。果実のレベルで見ると、糖の流入が師部のマ

スフローによると仮定すれば、Munchの提唱した圧流が維持されるには、組織の肥大だけでなく、蒸散や木部汁液の逆流など何らかの方法でシンク内へ流入した水を果実外へ排出する必要がある(Huang et al.⁵⁸⁾、1992)。

ウンシュウミカンの水分状態やソース・シンク関係(Yakushiji et al.¹⁶⁰⁾、1998; Iglesias et al.⁶¹⁾、2002)、温度が葉の光合成や品質に及ぼす影響(Kobayashi et al.⁸¹⁾、1968; 栗原⁹⁰⁻⁹¹⁾、1969、1971; 新居ら¹¹⁴⁾、1970; 井上・銭⁶⁴⁾、1988)、などを明らかにした報告は、単一要因による報告が多い。これは、成木が大きなサイズとなり、環境制御が困難なためである。したがって、ウンシュウミカンにおいては、トマト(Matsuda et al.¹⁰⁰⁻¹⁰¹⁾、2011a、2011b)やピーマン(Darnell et al.²⁰⁻²¹⁾、2012、2013)のようにソース・シンク関係と環境との相互関係を検討した報告はほとんどない。また、キュウリ(Shishido et al.¹³⁴⁾、1987)やトマト(Shishido et al.¹³³⁾、1989)と異なり、大きな植物サイズは、放射性同位体を用いてソース・シンク関係を定量評価する際の障害となる。

本章の主な目的は、1)夜温とソース・シンク関係が果実成長、品質、および収量に及ぼす影響を解明すること、2)ソース・シンク比に応じた夜温管理技術を確立すること、3)商品性の高いハウスミカン果実の高収量を実現する最良の方法を明らかにすること、の3点である。主な評価手法は、IIにおける果柄部へのヒートリング法と、成木を用いた葉から果実への¹³C分配を評価する¹³Cトレーサー法である(Yano et al.¹⁶⁷⁾、2012)。これら手法により、樹体から果実への夜間の水および炭素分配をモデル化し、果実成長と収量との関係解明を試みた。

2 材料および方法

材料および環境条件: 加温ハウス内に植栽された20年生ウンシュウミカンを用いた。加温開始は2012年11月8日、満開は同年12月16日、加温終了は2013年4月22日、および収穫は同年6月19日であった。満開後60-128日の間、換気と暖房により、昼/夜温を28°C/23°Cとする中夜温区(MN)と28°C/17°Cとする低夜温区(LN)を設けた。気温は、小型防水温度湿度データロガー(RTR-53、T&D Co.、LTD.、Japan)により10分間隔で計測した。図5-1に気温の推移を示す。満開後60-128日の日平均気温は、MNで24.8°C、およびLNで21.2°Cであった。

実験デザインと処理: 異なる2種類のソース・シンク

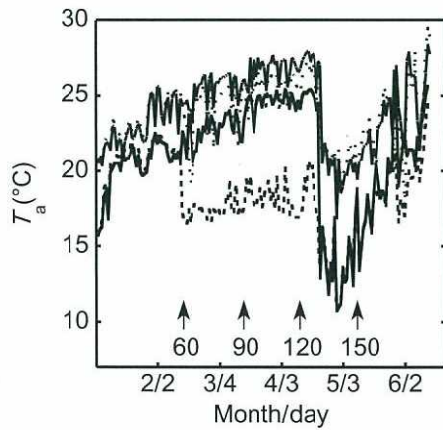


図5-1 中夜温区 (実線 ;MN) および低夜温区 (点線 ; LN) における気温 (T_a) の推移. 昼温は細線, 夜温は太線で, 満開後日数を図内に示した.

比として、慣行着果量 (Cc) と着果少 (Lc) を設定した。1果あたりの葉数である葉果比は、Ccで18、Lcで30とした。処理区は、着果量と夜温の二要因を組み合わせ、慣行着果量+中夜温区 (C_cMN)、慣行着果量+低夜温区 (C_cLN)、着果少+中夜温区 (L_cMN)、および着果少+低夜温区 (L_cLN) の4区とした。反復は各区3樹とした。

木部水ポテンシャルの計測：夜明け前の木部水ポテンシャル (Ψ_{xy}) は、プレッシャーチャンバー (DKT-7000、Daiki Rika Kogyo Co., LTD., Japan) を用いた。

ソース・シンクユニットにおける ^{13}C 分配：葉や茎といったソース器官から果実への炭素転流を定量化するため、既往の報告 (Yano et al. ¹⁶⁷⁾、2012) に従いパルス追跡法による ^{13}C 分配を調査した。本章では、葉と茎のみ ^{13}C 処理を行い、果実には ^{13}C 処理しなかった。本章におけるソース・シンクユニットは、2011年6月下旬に発生した夏枝を母枝とし、調査当年には7葉と2もしくは1果を含む着果枝とした (図5-2)。ある時点における葉から果実への ^{13}C 分配 ($^{13}C_F$, %) は、以下で求めた。

$$^{13}C_F = \delta^{13}C_F / (\delta^{13}C_F + \delta^{13}C_S + \delta^{13}C_L) \times 100 \quad (5-1)$$

ここで、 $\delta^{13}C_F$ 、 $\delta^{13}C_S$ 、および $\delta^{13}C_L$ はある時点における、葉から果実への ^{13}C 分配率、葉から茎への ^{13}C 分配率、および葉の ^{13}C 含有率をそれぞれ示す。夜間の1果あたり ^{13}C 分配率 ($^{13}C_F^{-1 \text{ right}}$, %) は、 $^{13}C_F$ をユニットあたり着果数 (1もしくは2果) で割り、翌夜明け時の $^{13}C_F^{-1}$ と日没時の $^{13}C_F^{-1}$ との差し引きで求めた。実験は、満開後60、90、120、および150日に行い、それら日のハウス内積算日射量は、6.2 MJ \cdot m⁻²、10.0 MJ \cdot m⁻²、12.8 MJ \cdot m⁻²、および14.7 MJ \cdot m⁻²であった。

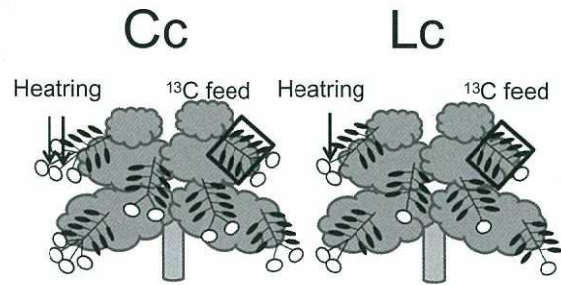


図5-2 慣行着果量 (Cc) および着果少 (Lc) の模式図. 葉果比はCcで18、Lcで30とした。ヒートリング処理におけるソース・シンクユニットの着果数はCcで4果、Lcで2果とした。 ^{13}C 処理におけるソース・シンクユニットの着果数はCcで2果、Lcで1果とした。

日積算師部および木部汁液フラックス：一日の師部および木部汁液フラックスは、II (Yano et al. ¹⁶⁷⁾、2012)の方法で、日中(7:00-17:00)と夜間(17:00-7:00)別に積算値を求めた。供試したユニットは、2011年6月下旬に発生した夏枝を母枝とし、7葉と4もしくは2果を含む着果枝とした (図5-2)。

果実ガス交換速度の推定：果実表面の蒸散フラックス (J_{wF} ; m³ \cdot m⁻³ \cdot s⁻¹) および暗黒条件下の果実 CO₂ 放出速度 (J'_{CO_2} ; mmol \cdot m⁻³ \cdot s⁻¹) は、生育ステージに応じてIII・IVと同様に図3-1と図3-2により求めた。果実果実光合成速度 (A_F ; mmol \cdot m⁻³ \cdot s⁻¹) は、気温 (T_a ; °C) と放射 (R ; MJ \cdot m⁻²) から次式を得た。

$$A_F = aT_a + bR + c \quad (5-2)$$

ここで、a、bおよびc (\pm SE) は、 $-5.99 \times 10^{-3} \pm 1.07 \times 10^{-3}$ 、 $1.65 \times 10^{-4} \pm 6.30 \times 10^{-5}$ および 0.56 ± 0.033 で、2011年5月19-21日の満開後117-119日に、昼温25°Cと昼温35°Cで栽培管理した39果より決定した。得られた換算式の決定係数 (r^2) は 0.57 ($P < 0.001$) であった。なお、2011年調査樹と2013年調査樹は同一であった。果実成長および品質：果実体積 (V_F ; cm³) はIV (Yano et al. ¹⁶³⁾、2014b) のとおり10日間隔で調査した。果実の相対成長率 (RGR) は、Morandi et al. ¹⁰⁶⁾ (2010) およびPavel and Dejong ¹²⁷⁾ (1993) にしたがって算出した。計測毎に、果実新鮮重 (W_F ; g) を V_F から次式で換算した。

$$W_F = aV_F^b \quad (5-3)$$

ここで、aおよびb (\pm SE) は、 1.25 ± 0.037 と 0.94 ± 0.0061 で、2013年に調査樹より採取した119果より決定した。得られた換算式の決定係数 (r^2) は > 0.99 であった。果汁の可溶性糖含量はデジタル糖度計 (PR-101、

ATAGO Co., Ltd.)を用い、酸含量は滴定法で調査した。果皮色は、測色色差計 (ZE2000, NIPPON DENSHOKU Co., Ltd.) で計測した。

樹あたり葉面積と果実の砂じょう特性：樹あたり葉面積 (LA) は1樹葉数と1葉あたり平均葉面積との積で求めた。1葉あたり平均葉面積は、携帯型葉面積計 (LI-3000, Li-cor) で推定した。葉面積あたり砂じょう数 ($N_{JS/LA}$; m^{-2}) は以下の換算式で推定した。

$$N_{JS/LA} = N_{F/LA} \cdot N_{JS/F} \quad (5-4)$$

ここで、 $N_{F/LA}$ (m^{-2}) は葉面積あたり着果数、 $N_{JS/F}$ ($fruit^{-1}$) は果実あたり砂じょう数を示す。 $N_{JS/F}$ は次式で求められる。

$$N_{JS/F} = V_{E+JS} / V_{JS} \quad (5-5)$$

ここで、 V_{E+JS} (mL) はじょうのう (endocarp + juice sacks) 体積、 V_{JS} (μL) はさじょう体積を示す。 V_{E+JS} はメスシリンダーを用いた純水の体積変化で、 V_{JS} は V_{E+JS} をカウントした砂じょう数で割ることで求めた。式 (5-5) は次式で表すことができる。

$$N_{JS/F} = aW_F / (bW_F + c) \times 10^3 \quad (5-6)$$

ここで、 a 、 b および c ($\pm SE$) は 0.72 ± 0.018 、 0.17 ± 0.015 、および 7.43 ± 2.07 で、2013年に満開後180日に調査樹より採取した14果より決定した。得られた換算式の決定係数 (r^2) は 0.71 ($P < 0.001$) であった。

統計処理：相関分析、Tukey-Kramer's test、および2元配置分散分析はR version 3.0.2 (The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) で行った。

3 結果

樹体水分条件の季節的推移：夜明け前水ポテンシャルにおいて、温度処理期間の平均 ($\pm SE$) は、 C_cMN 、 C_cLN 、 L_cMN 、および L_cLN で、 -0.9 ± 0.01 MPa、 -0.9 ± 0.05 MPa、 -0.8 ± 0.02 MPa、および -0.8 ± 0.004 MPa であった。また、温度処理後の平均 ($\pm SE$) は、 -0.8 ± 0.01 MPa、 -1.1 ± 0.1 MPa、 -0.8 ± 0.05 MPa、および -0.9 ± 0.04 MPa であった。概して、夜明け前水のポテンシャルの季節的推移は、温度処理期間は処理間差がなかったが、処理期間後に C_cLN でやや高い値を示した。

果実成長：図5-3に満開後日数とデグリーデイをベースにした果実体積 (V_F) および果実の相対成長率 (RGR) の推移を示す。

満開後日数をベースにすると、満開後71日における V_F の増加は、 C_cLN と L_cLN で有意に抑制された (図5-3A)。満開後100日以降は、 L_cMN と L_cLN が C_cMN と C_cLN よりも有意に大きくなった (図5-3A)。満開後66日の

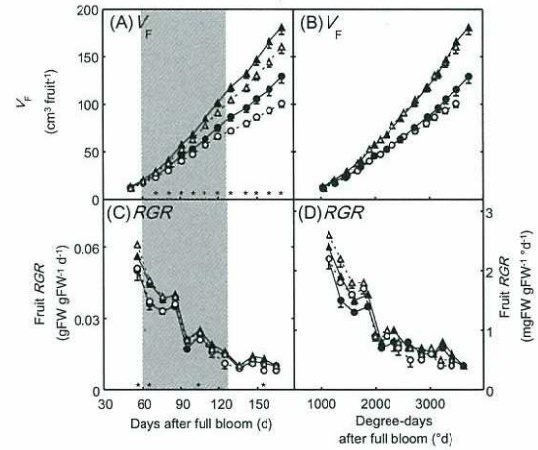


図5-3 満開後日数とデグリーデイをベースにした慣行着果+中夜温 (C_cMN ; ●), 慣行着果+低夜温 (C_cLN ; ○), 着果少+中夜温 (L_cMN ; ▲), および着果少+低夜温 (L_cLN ; △) における果実体積 (V_F) (AおよびB) と果実相対成長率 (RGR) (CおよびD) の推移。灰色は夜温処理期間を示す。アスタリスクはTukey-Kramer's testにより $P \leq 0.05$ ($n = 3-4$) で有意差あり。バーは標準誤差を示す。

RGR は、慣行着果量の C_cMN と C_cLN で有意に抑制され、満開後95日の RGR は全ての区で一時的に大きく減少した (図5-3C)。満開後105日には C_cLN で有意な増加抑制が認められ、満開後105日以降はいずれの処理区も次第に減少した (図5-3C)。

デグリーデイをベースにすると、 L_cMN と L_cLN の V_F はよく一致した推移を示した (図5-3B)。しかし、 C_cMN と C_cLN はやや異なり、 C_cLN は3000 degree-days after full bloom ($^{\circ}DAFB$) 以降低い V_F を示した (図5-3B)。1372-1861 $^{\circ}DAFB$ の期間は、 C_cLN と L_cLN の RGR は、 C_cMN と L_cMN より大きくなった (図5-3D)。2000 $^{\circ}DAFB$ あたりの RGR の一時的な減少に達するまで、 C_cMN と L_cMN (2098 $^{\circ}DAFB$) は、 C_cLN と L_cLN (1993 $^{\circ}DAFB$) よりも低いデグリーデイであった (図5-3D)。

果実の水・炭素収支：図5-4に満開後60日、90日、120日、および150日の日積算した1果あたり水収支と炭素収支を示す。水収支では、日積算節部汁液フラックス (ΣJ_{Ph10}) は満開後120日にいずれの区でも大きくなり、特に中夜温区で大きくなった (図5-4A)。日積算木部汁液フラックス (ΣJ_{xy}) は、満開後60日と90日は正、満開後120日と150日は負の値を示した (図5-4B)。日積算果実体積変化速度 (ΣGRF) は、満開後60日から90日までは中夜夜温でやや増、低夜温で一定かやや減となった (図5-4C)。日積算果実蒸散フ

ラックス (ΣJ_{WF}) は、いずれも低い値を示した (図5-4D)。

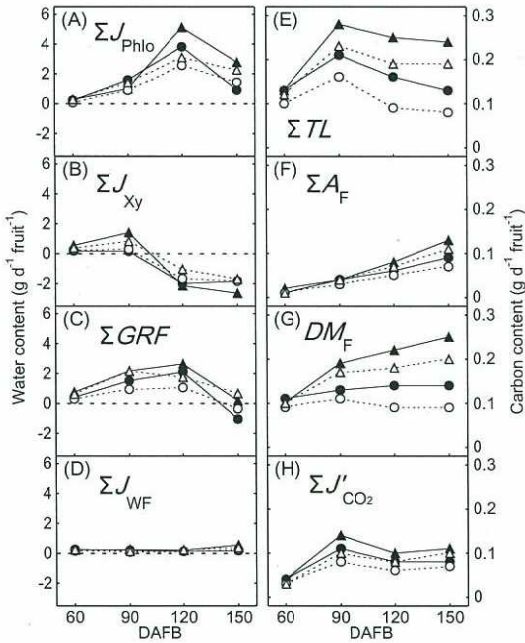


図5-4 満開後60日, 90日, 120日, および150日における慣行着果+中夜温 (CcMN; ●), 慣行着果+低夜温 (CcLN; ○), 着果少+中夜温 (LcMN; ▲), および着果少+低夜温 (LcLN; △) の日積算した1果あたり水収支と炭素収支。水収支は, 日積算師部汁液フラックス (ΣJ_{Phlo}) (A), 日積算木部汁液フラックス (ΣJ_{Xy}) (B), 日積算果実体積変化速度 (ΣGRF) (C), および日積算果実蒸散フラックス (ΣJ_{WF}) (D) で示した。炭素収支は, 1果あたり積算転流量 (ΣTL) (E), 日積算果実光合成速度 (ΣA_F) (F), 日果実乾物増加量 (DM_F) (G), および日積算果実暗呼吸速度 ($\Sigma J'_{CO_2}$) (H) で示した。

炭素収支では, 1果あたり積算転流量 (ΣTL) は、いずれの区も満開後60日から90日に大きく増加し、満開後90日以降は $CcLN < CcMN < LcLN < LcMN$ の順で大きくなり、またいずれの区も満開後90日をピークに満開後120日以降は減少した (図5-4E)。日積算果実光合成速度 (ΣA_F) は果実サイズに伴い増加した (図5-4F)。日果実乾物増加量 (DM_F) は、満開後60日から90日に着果少の $LcLN$ と $LcMN$ で大きく増加し、満開後90日から120日はいずれの区も微増かやや減少した (図5-4G)。日積算果実暗呼吸速度 ($\Sigma J'_{CO_2}$) は、全体的に ΣTL と類似した推移であったが、 ΣTL より総じて低い値を示した (図5-4H)。

昼夜別の師部・木部経由の汁液動態: 図5-5に満開後60、90、120、および150日における日中および夜間別の積算師部汁液フラックス (ΣJ_{Phlo}) と積算木部汁液フラックス (ΣJ_{Xy}) を示す。

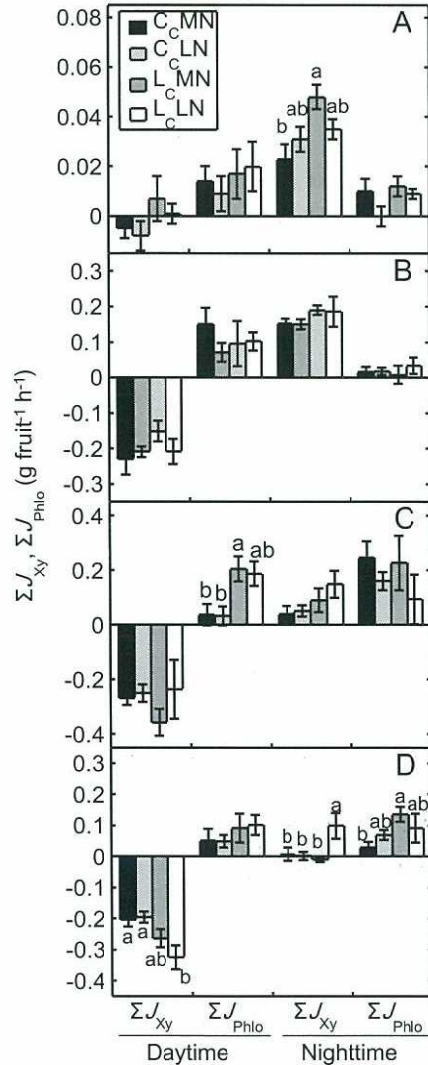


図5-5 満開後60日 (A), 90日 (B), 120日 (C), および150日 (D) における昼夜別で積算した慣行着果+中夜温 (CcMN), 慣行着果+低夜温 (CcLN), 着果少+中夜温 (LcMN), および着果少+低夜温 (LcLN) の木部汁液フラックス (ΣJ_{Xy}) と師部汁液フラックス (ΣJ_{Phlo})。異なる英字はTukey-Kramer's testにより $P \leq 0.05$ ($n=5-10$) で有意差あり。バーは標準誤差。

満開後60、90、120、および150日のプレッシャーチャンバーによる日中の木部水ポテンシャルは-1.4 - -1.5MPa、-1.6 - -1.9MPa、-1.9 - -2.2MPa、および-1.7 - -2.1MPaであった。

日中における ΣJ_{Xy} の絶対値は、満開後60、90、120、

および150日を比較すると、満開後60日が最小となり(図5-5A-D)、満開後90、120、および150日は大きく負の値を示した(図5-5B-D)。夜間は、果実への主要な汁液流入経路は果実生育段階で異なり、満開後60および90日は ΣJ_{xy} が主要で、満開後120日は L_cL_N を除けば ΣJ_{phlo} が主要であった(図5-5A-C)。この傾向は、夜間における師部輸送寄与率($\Sigma J_{phlo}/\Sigma J_{xy}$)で明確に認められた(図5-6)。処理間を比較すると、満開後60日では、夜間における ΣJ_{xy} は、 L_cMN が C_cMN よりも有意に大きくなった(図5-5A)。満開後90日では、日中・夜間とも ΣJ_{phlo} および ΣJ_{xy} で処理間差が認められなかった(図5-5B)。満開後120日では、日中の ΣJ_{phlo} において、 C_cMN と C_cLN が有意に減少した(図5-5C)。満開後150日では、 C_cMN と C_cLN において、日中の ΣJ_{xy} の減少抑制と、夜間の ΣJ_{xy} および ΣJ_{phlo} の増加抑制が認められた(図5-5D)。全ての処理間比較において、着果量と夜温との間に有意な交互作用は認められなかった(データ略)。

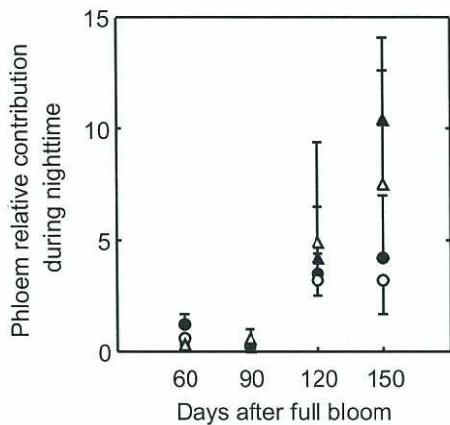


図5-6 満開後60日、90日、120日、および150日の慣行着果+中夜温(CcMN; ●), 慣行着果+低夜温(CcLN; ○), 着果少+中夜温(LcMN; ▲), および着果少+低夜温(LcLN; △)における夜間の師部輸送寄与率($\Sigma J_{phlo} / \Sigma J_{xy}$). $n = 5-10$. バーは標準誤差.

夜間の師部フラックス積算値と果実への ^{13}C 分配との関係: 図5-7に満開後満開後60、90および120日における夜間の ΣJ_{phlo} と $^{13}C_F^{-1} night$ との関係を示す。概して、 ΣJ_{phlo} と $^{13}C_F^{-1} night$ の間には2つの関係、すなわち、夜温に関係なく、慣行着果量における ΣJ_{phlo} と $^{13}C_F^{-1} night$ との関係と、着果少における関係とに分離された。着果少においては、満開後90日における、比較的高い $^{13}C_F^{-1} night$ (L_cMN ; 22.6%, L_cLN ; 27.7%)と比較的低い夜間の ΣJ_{phlo} (L_cMN ; 0.12 g fruit⁻¹ night⁻¹, L_cLN ; 0.48 g fruit⁻¹ night⁻¹)のため、全体的に対数回帰で示された(図5-7)。2つの回帰式より求められる $^{13}C_F^{-1} night$ は、着果少が慣行着果のおよそ2倍となった(図5-7)。

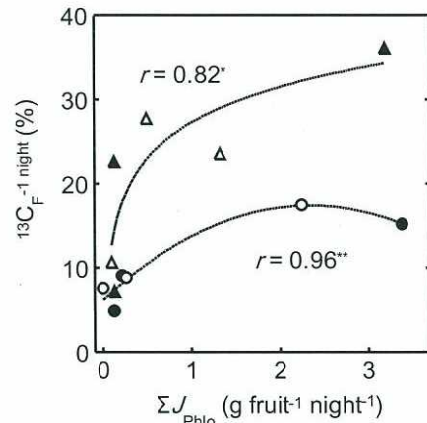


図5-7 満開後60日、90日、および120日の慣行着果+中夜温(CcMN; ●), 慣行着果+低夜温(CcLN; ○), 着果少+中夜温(LcMN; ▲), および着果少+低夜温(LcLN; △)における夜間師部汁液フラックス(ΣJ_{phlo})と夜間の1果あたり ^{13}C 分配率($^{13}C_F^{-1} night$)との関係。*: $P \leq 0.05$, **: $P \leq 0.01$.

果実品質、収量、および砂じょう特性: 満開後180日における果実の糖度(SSC)、滴定酸度(TA)、および果皮色においては、いずれも有意な処理間差が認められなかった(表5-1)。

表5-1 慣行着果+中夜温(CcMN), 慣行着果+低夜温(CcLN), 着果少+中夜温(LcMN), および着果少+低夜温(LcLN)の満開後180日における果実品質の比較²

処理区	1果重 (g · fruit ⁻¹)	SSC (° Brix)	TA (%)	果皮色 (a/b value)
C _c MN	145 ab ^y	12.4 NS	0.97 NS	0.44 NS
C _c LN	105 b	13.6 NS	1.06 NS	0.40 NS
L _c MN	190 a	12.8 NS	1.05 NS	0.42 NS
L _c LN	171 ab	13.2 NS	1.11 NS	0.35 NS

²3-4樹の平均値。^y異なる英字は Tukey-Kramer test ($P \leq 0.05$)で有意差あり。

葉面積あたり果実収量 ($Y_{F/LA}$) は C_cMN で最大で、 C_cLN で最小となった (表5-2)。1果平均重は、 L_cMN と L_cLN が C_cMN と C_cLN よりも大きくなった (表5-2)。葉面積あたり砂じょう数 ($N_{JS/LA}$) は、 $C_cMN > C_cLN > L_cMN \approx$

L_cLN の順となった (表5-2)。砂じょう体積は、 L_cMN と L_cLN が C_cLN よりも大きくなった (表5-2)。処理間では、 $Y_{F/LA}$ と $N_{JS/LA}$ において、着果量と夜温との間に有意な相相互作用が認められた (表5-2)。

表5-2 慣行着果+中夜温 (C_cMN), 慣行着果+低夜温 (C_cLN), 着果少+中夜温 (L_cMN), および着果少+低夜温 (L_cLN) の満開後180日における葉面積あたり果実収量 ($Y_{F/LA}$) と葉面積あたり砂じょう数 ($N_{JS/LA}$) および体積の比較²

処理区	着果数/ LA^y (m^{-2})	$Y_{F/LA}^y$ ($kg \cdot m^{-2}$)	1果平均重 ($g \cdot fruit^{-1}$)	$N_{JS/LA}^y$ ($\times 10^4 \cdot m^{-2}$)	砂じょう体積 ($\times 10^{-8} \cdot m^3$)
CCMN	25.1 a ^x	2.9 a	115 b	7.6 a	2.7 ab
CCLN	21.3 a	1.9 b	90 b	6.0 ab	2.3 b
LCMN	12.8 b	2.2 ab	173 a	4.4 b	3.6 a
LCLN	14.5 b	2.2 ab	155 a	4.8 b	3.3 a
P_C	<0.001	NS	<0.001	<0.001	<0.001
P_N	NS	NS	NS	NS	NS
$P_C \times P_N$	NS	<0.05	NS	<0.05	NS

²3-4樹の平均値。異なる英字は Tukey-Kramer test ($P \leq 0.05$) で有意差あり。2元配置分散分析により、着果量 (P_C), 夜温 (P_N), 着果量と夜温との交互作用 ($P_C \times P_N$) において NSは $P=0.05$ でnon-significantを示す。

図5-8に $Y_{F/LA}$ と $N_{JS/LA}$ との関係を示す。慣行着果量および着果少において、 $N_{JS/LA}$ は $Y_{F/LA}$ と有意な正の相関を示した。しかし、着果少における関係においては、夜温の影響は認められなかったが、慣行着果量においては、夜温の影響は同一回帰式上での C_cMN と C_cLN とのプロットの分離で表現された (図5-8)。

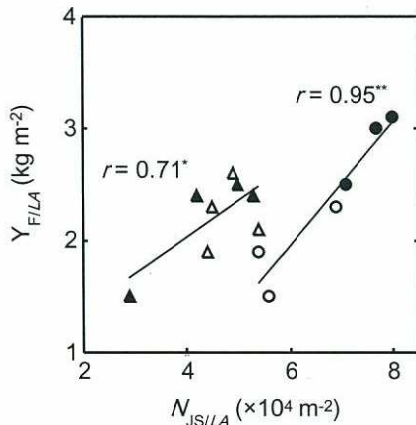


図5-8 満開後180日収穫果における葉面積あたり砂じょう数 ($N_{JS/LA}$) と葉面積あたり果実収量 ($Y_{F/LA}$) との関係。凡例は、慣行着果+中夜温 (●), 慣行着果+低夜温 (○), 着果少+中夜温 (▲), および着果少+低夜温 (△)。*: $P \leq 0.05$, **: $P \leq 0.01$ 。

4 考察

本章では、着果量や夜温が満開後60-150日の果実の水収支と炭素収支に及ぼす影響を生育段階別に定量化できた (図5-4)。その影響を生育段階別に見ると、水および炭素とも満開後60-90日は果実への転流と蓄積がとくに大きかったのに対し、その満開後60-90日と比較すると、満開後90日以降のそれらは量的に小さかった (図5-4C、EおよびG)。満開後90日から120日の間で ΣJ_{Ph10} が急増していたが、これは樹体への逆流による ΣJ_{Xy} の減少を補い、 ΣGRF を一定に保つ機構によるものと推察できた (図5-4A、BおよびC)。また、満開後60-120日において、夜間の師部を介した水および炭素の転流を説明し、着果量の影響を明確化することができた (図5-6および図5-7)。葉から果実への夜間の炭素転流は、慣行着果量では大きく制限されているため、仮に高夜温で師部輸送が増大したとしても、炭素転流量は大きく増大しないと考えられる (図5-7)。以上より、慣行着果量における満開後90日以前の高夜温は、盛んな果実成長に大きく寄与するが、満開後90日以降の高夜温はあまり重要でないことが推察できる。

ウンシュウミカンの収量は、葉面積指数 (橘・中井¹³⁸⁾、1989; Tachibana and Yahata¹³⁹⁾、2007)、炭水化物含量に影響される花芽分化 (Goldschmidt³⁵⁾、2013; Garsía-Luis³⁴⁾、1995; Martínez-Fuentes et al.⁹⁹⁾、2010)、花成遺伝子による制御 (Nishikawa¹¹⁵⁾、2013)、着果量、および果実肥大によって大きく決定

される。本章では、収穫果サイズと、満開後150日の夜間における師部輸送の貢献度 ($\Sigma J_{Phlo}/\Sigma J_{Xy}$) との間に有意な正の相関 ($r = 0.97$, $P = 0.02$) が認められた (図5-6および表5-2)。この知見は、ソース・シンク関係といった複雑な形態的・生理的現象の結果と考えられる。一方、本章では、ハウスミカンにおいて、果実収量を樹あたりの総砂じょう数により、着果量を区別してシンプルに説明できた (図5-8)。また、夜間の果実への師部輸送と炭素転流との関係でも、着果量で区別して説明することができた。これらの説明において、夜温は副次的な要因であり、着果量の違いで第一義的に規定される関係を凌駕するものではなかった (図5-7および5-8)。

旺盛な成長段階にある露地カンキツの形態学的研究により、果柄の木部は満開後73日以降急速に発達・形成し、その後少なくとも満開後115日までは発達が続くこと (Nii¹¹³、1980)、ウンシュウミカンにおいて、満開後70日以降の高昼温が果柄および維管束を発達させること (Marsh et al.⁹⁸、1999) が明らかとされている。また、オレンジ (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) における木部の二次形成 (生理落果後) は、葉果比の影響を受ける (García-Luis et al.³³、2002)。本章では、満開後60日の中夜温 (23°C) 条件下において、着果少では夜間の木部輸送が有意に大きかった (図5-5A)。これら結果より、幼果 (満開後0-70日) の成長は、木部の発達程度と夜間の木部輸送量により大きく決定されていることが示唆された。

オレンジ (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck) では、師部の発達は満開後78日までには完了し、木部の発達はそれ以降も続くとされている (García-Luis et al.³³、2002)。本章では、満開後60および90日において、果実への汁液流入は木部経由が主であったが、日中の師部輸送は、いずれの処理区でも夜間の師部輸送よりも大きくなった (図5-5Aおよび5B)。トウモロコシの葉 (Troughton et al.¹⁴⁸、1977)、トマト (北野ら⁷⁷、1998)、ウンシュウミカン (IV, Yano et al.¹⁶³、2014b) では、暗期よりも明期で活発な炭素転流が報告されている。この傾向は、幼果ほど顕著と考えられる。満開後120日では、日中の師部輸送は着果量の影響を受け、夜間の師部輸送は気温と着果量の影響を受ける傾向であった (図5-5C)。これら結果より、師部輸送は、満開後60日以降の着果量や夜温の制御を受けながらも、遅くとも満開後120日には活発な転流を行うためのメカニズムが完成することが推察された。広義の解釈では、これら木部および師部輸送は、

シンク器官の発達や転流キャパシティ (García-Luis et al.³³、2002) を下支えするものと考えられる。

日中の木部汁液の逆流による果実収縮は、リンゴ (Lang⁹²、1990)、ブドウ (Bondada et al.¹³、2005; Keller et al.⁷³、2006)、トマト (Kitano and Araki⁷⁵、2001; Eguchi et al.²⁶、2003)、およびウンシュウミカン (Yano et al.¹⁶³、2014b) で報告されている。木部汁液の逆流は、師部における糖取り込みに際し、過剰な水を排出し、師部輸送に必要な水圧勾配の維持に貢献していると考えられる (Huang et al.⁵⁸、1992)。晴天日の日中において、ハウスミカン果実からの水排出は、木部汁液の逆流と比較すると、蒸散の寄与は小さいことはすでに述べたとおりである (Yano et al.¹⁶³、2014b)。また、本章において、幼果である満開後60日以降は、樹体から果実への師部輸送と、果実から樹体方向への木部汁液の逆流が日中は同時に起こっていた (図5-5B-5D)。さらに、満開後120および150日は、木部汁液逆流が師部輸送を補助する機能を有すると仮定すれば、この機能は着果量により調節されていることが示唆された (図5-5Cおよび5D)。

夜間における果柄汁液 (師部+木部) 流入は、果実成長に重要な役割を果たしており、その主要経路は木部から師部へと果実生育段階の進行に伴い変化した (図5-6)。キウイフルーツ (*Actinidia deliciosa*) における木部から師部への主要経路変化は、本章と同様であること、また木部輸送は、果実生育前半は、茎と果実間の水ポテンシャル勾配とも密接な関係にあるが、木部コンダクタンスが低下する生育後半にはその関連が認められないことが報告されている (Morandi et al.¹⁰⁶、2010)。ウンシュウミカンとキウイフルーツが同様の輸送メカニズムを持つという想定下では、ウンシュウミカン果実の細胞肥大は、木部の機能性 (Morandi et al.¹⁰⁶、2010) に下支えされていることが考えられる。

このように、ウンシュウミカンの果実成長は、木部汁液の逆流により加速される師部輸送と、木部の機能性との少なくとも2つのメカニズムによって大きく決定されていると考えられる。

露地条件下において、カンキツの砂じょうは5月中旬より発生し、砂じょう基部の上皮細胞の伸張は6月上旬頃より開始し、砂じょう末端近くの上皮細胞の縦割れはさらに遅い時期まで続くとされ (倉岡・菊池⁸⁹、1961)、ウンシュウミカン果実において砂じょう形成に関与した細胞分裂は、6月上旬から中旬頃までには完了する (菊池ら⁷⁴、1964) とされている。また、

大果ほど砂じょうを多く含み、樹勢の衰弱した樹の果実は特に砂じょう数が少なかった(菊池ら⁷⁴⁾、1964)。本章では、葉面積あたり収量と葉面積あたり砂じょう数において、夜温と着果量で交互作用が認められ(表5-2)、葉面積あたり砂じょう数は、慣行着果量および着果少の両方で収量を決定していた(図5-8)。また、慣行着果量においては、満開60-120日の低夜温が収量と葉面積あたり砂じょう数とともに減少させたのに対し、着果少においては、低夜温がそれらに影響しなかった(図5-8)。これらの結果より、ウンシュウミカンにおいて、水や炭素等物質に対する果実間競合条件下では、砂じょう形成に関係した細胞分裂は満開後60日以降でも低温の影響を受けることが示唆された。換言すると、ウンシュウミカンの高収量は、果実着果量に応じた適切な温度条件下で成立すると考えられる。

これまで、温度は細胞分裂速度に影響し、成長期間の長さを決定するとされてきた。例えば、ニホンナシ(*Pyrus pyrifolia* Nakai) やトマトでは、両者とも高温が果実成長期間を短縮するが、細胞分裂後の高温条件は、トマトでは成熟果のサイズを小さくする(Fanwoua et al.³⁰⁾ 2012)のに対し、ニホンナシではほとんど影響しなかった(杉浦ら¹³⁶⁾、1995)。果実成長を最大化する温度は種固有で、ピーマンでは果実重量、果肉(mesocarp)細胞の数およびサイズが高夜温(20°C)よりも低夜温(12°C)で増加した(Darnell et al.²¹⁾、2012)。本章では、1372-1861°DAFBにおいて、慣行着果量および着果少とも、低夜温処理区が積算気温の割に高い果実相対成長率を示した(図5-3D)。また、2000°DAFB近辺の果実相対成長率の一時的な低下に達するまで、 C_cLN と L_cLN (1993°DAFB)が C_cMN と L_cMN (2098°DAFB)よりも小さい積算気温であった(図5-3D)。これら結果は、積算気温から見た場合、低夜温がハウスミカンの果実成長期間の短縮と、低い物質利用性に起因する果実体積の抑制をもたらしたと考えられた。さらに、満開後180日の果実品質では、低夜温処理区(3754°DAFB)は中夜温処理区(3997°DAFB)よりも満開後のデグリーデーが小さいにも関わらず、成熟の遅れは認められなかった(表5-1)。したがって、控えめに表現しても、今回の調査範囲において夜温が果実品質へ及ぼす影響は極めて小さいと考えられる。

モモでも示されたように(Pavel and Dejong¹²⁷⁾、1993)、1372-1861°DAFBの期間において、果実の相対成長率より、ハウスミカンの果実成長は明らかに同化産物供給で制限され(source-limited)、また2000°DAFB近辺では遺伝的背景により制限されてい

た(sink-limited)。興味深いことに、sink-limitedと考えられる満開後90日頃では、日中・夜間とも木部輸送と師部輸送の処理間差が認められなかった(図5-4B)。この結果は、ウンシュウミカンにおけるシンク制限を示唆するものである。

結論として、ハウスミカンの慣行着果量(葉果比18)における果実高収量の実現には、満開後60-90日の適夜温(23°C)が必要であり、その収量性は、日中の師部輸送と夜間の木部輸送(木部の機能性)、および砂じょう形成関連の細胞分裂に基づく果実成長に左右されるものと考えられる。満開後90-120日の果実成長は、木部汁液逆流との関連が推察される師部輸送で大きく決定されるが、光合成産物の分配は着果量で制限され、高夜温で師部輸送の活性化を図っても、恒常的な果実への炭素転流は期待できないことが示唆された。また、着花・結実不良のため着果少(葉果比30)となった場合は、適正な水管理および昼温条件下であれば、樹体の物質分配能が低夜温(17°C)を補償することが考えられた。

VI 異なる夜温管理法の適用

1 はじめに

過去40年間、植物生理に基づく様々な省エネルギー栽培管理法が園芸品目で報告されてきた。例えば、トマトでは、環境に応じた変温管理として、積算日射量に追従した夜温管理法（吉岡・高橋¹⁷⁰⁾、1981）などがある。しかし、果樹ではそういった栽培管理の有用性はほとんど報告されていない。

園芸品目において、夜温が植物の成長に及ぼす影響については一貫した結論は得られていない。例えば、トマトでは、温度（18–24°C）が乾物分配に直接影響せず（Heuvelink⁴⁶⁾、1995）、レタスやキクでは、異なる夜温管理が植物体の積算的な成長に及ぼす影響は極めて小さいことが報告されている（Langhans et al.⁹⁴⁾、1981）。一方、キュウリでは、恒温管理と比較して、変温管理で優れた結果が認められた（Challa and Brouwer¹⁵⁾、1985）。施設果樹における省エネルギー栽培管理技術を確立するには、これら結果がウンシュウミカンをはじめとする果樹に対し適用できるのかまず解明する必要があり、また園芸品目全般にも広く適用できるような、普遍的原則を見出すことが極めて重要である。

近年、EOD（End Of Day）-heatingと呼ばれる新しい夜温管理技術が花卉で注目されている（道園ら²⁴⁾、2010、2012）。このEOD-heatingは、省エネルギー夜温条件下で花成を促進させるもので、特徴は、日没後数時間は成長適正温度以上の夜温とし、その後深夜から日の出までの時間は成長適正温度以下で管理するものである。これは、成長適正温度内で管理する従来（Parups¹²²⁾、1978；Bonaminio and Larson¹²⁾、1980）とは異なる。ハウスミカンにおいても、発芽から開花までの間にEOD-heatingを試験したところ、慣行と比較して数日の開花遅れとなったが（矢野ら¹⁶⁷⁾、2013b）、このEOD-heatingが果実成長や品質に及ぼす影響は明らかでない。

ハウスミカンには、母枝となる夏枝の発生時期が揃っており、葉、茎、開花および果実の生育が時間的に均一である特徴から、¹³Cトレーサー実験に適すと考えられる。この特徴は、結果した夏枝をソース・シンクユニットとみなし、ソースとシンクのバランスをモデル化するのに好都合である。さらに、成木になるほど多くのユニットが得られ、ユニットを局所的に暖房あるいは冷房することで、夜間の数時間といった短期間

における果実成長反応やユニット内の¹³C動態などが効率的に解明できると思われる。

既往の報告では、ウンシュウミカンの高品質果実生産は、収穫前を20–25°Cに恒温維持することが念頭に置かれている（栗原⁹⁰⁻⁹¹⁾、1969、1971；宇都宮ら¹⁵¹⁾、1982；井上・銭⁶⁴⁾、1988）。すでに述べたように、ハウスミカンの幼果段階では、昼温25°Cで夜温20–23°Cとし果実成長を促すことが重要である（Yano et al.¹⁶²⁾、2014a）。また、高商品性の着色に優れた果実生産には、夜温は16–17°C以上とし果皮のカロテノイド生成を促す必要がある。

本章では、慣行着果量条件下において、20°C恒温をハウスミカンの高品質果実生産に適する夜温条件と想定し、二つの省エネルギー夜温管理法が果実成長と品質に及ぼす影響を検討した。一つは、EOD-heatingを含む、加温時間帯を変えた夜間変温管理法であり、もう一つは、積算日射比例型の夜温管理法である。数時間単位の果実成長やソース・シンクユニット内の葉から果実への¹³C動態は、局所加温システムを用いた短期的な調査手法を、また、数日単位の積算的な果実成長や木部水ポテンシャル、および果実品質などは長期的な調査手法をそれぞれ用い、異なる夜温管理法の評価を試みた。

2 材料および方法

局所加温システム：夜温が果実成長やソース・シンクユニット内の葉から果実への¹³C動態に及ぼす影響を明らかにするため、図6-1のとおり局所加温システムを作成した。システムは、電動ブローア（BN2.5 70mm、YOKOGAWA DENKI SEISAKUSHO Co. LTD）1個、ラジエータ（RF1、RF2 A/T、KOYO RADIATOR Co. LTD）2個、500 Wパイプヒーターと温度コントローラー（TC-3000、ASONE Co. LTD）各4個、循環ポンプ（FKP-1、ASONE Co. LTD）1個、および160L（41 × 52 × 76cm）水槽で構成した。局所加温処理中は、水槽内

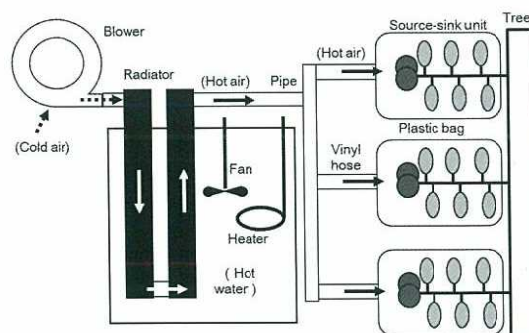


図6-1 局所加温装置の概要