

## 総合考察

本研究で得られた結果を総括すると、概して、検討した温度域におけるハウスミカンの果実成長に及ぼす要因の強さは、温度よりも水や着果量の方が全般的に強く (I, Yano et al.<sup>162)</sup>, 2014a)、それらが適切な栽培条件下では、省エネルギー化できる余地は大きいことが推察された。

詳細に考察すると、まず、果実成長期間において、検討した2種類の夜間変温管理法、EOD-heatingを含む加温時間帯を変えた夜間変温管理法と、積算日射比例型の夜温管理法は、いずれも慣行の恒夜温管理より優れた結果を示さなかった。また、効率的なハウスミカン省エネルギー温度体系を、満開後60-90日は昼温25°Cとし (I, Yano et al.<sup>162)</sup>, 2014a; 矢野ら<sup>166)</sup>, 2013a)、夜温は20°C以上とした (図6-4E)。Vでは、満開後60-90日における夜温23°Cを高収量のための適夜温とし、VIでは夜温20°Cを高品質の適夜温と定義して議論した。またIにおいて、満開後60-90日の夜温23°Cと夜温20°Cでは果実成長と品質に大きな差が認められなかった (図1-4)。したがって、昼間の環境条件が最適化された条件下であれば、満開後60-90日における夜温20°Cは、高品質と高収量を両立する省エネルギー夜温と考えることができる。さらに満開後90-120日においては、高品質果実生産には夜温17°Cで十分であった (図6-5E)。

このような温度体系による栽培管理を行った場合、慣行温度体系と比較すると、既往の報告 (矢野ら<sup>169)</sup>, 2012) に基づけば、図7-1に示すように、加温日が12

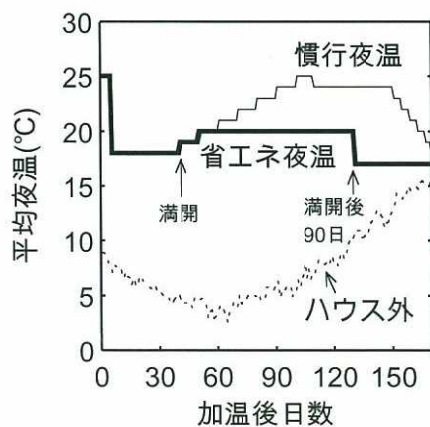


図7-1 慣行夜温と省エネ夜温との比較。ハウス外平均夜温は、12月1日を加温日とし、国東市1985-2014年の30年間平均の日最低夜温に2°Cを足して推定した夜間平均気温を示す。

月1日、1作の加温期間が170日間の場合、国東市の1980-2010年の30年間の気象データを参考にすると、慣行温度体系で1作の加温期間平均ハウス内外気温差14.0°C・10aあたり重油消費量21.2kLなのに対し、省エネルギー温度体系では、1作の加温期間平均ハウス内外気温差11.4°C・夜間重油消費量16.7kLとなり、10aあたり4.5kLの重油削減量で、21%の重油削減割合が試算できた。ただし、VIの結果では、低夜温 (17°C) に伴う果実品質の遅延は認められなかったが、満開後120日の果実体積が高夜温 (25-22°C) と比較して約10%小さくなっており、これが収量減につながる可能性が考えられる。したがって、夜温暖房の省エネルギー化を図る場合は、過剰かん水とシンク・ソースの量的関係に留意する必要がある。

多くの果樹は、葉果比で収穫果のサイズが大きく決定されることから、少なくとも摘果によるサイズ調整が有効な期間は、果実成長がソースの制限 (source-limited) を受けている期間と言って良い。また本研究において、ハウスミカンの果実成長に寄与するソースを量的に考えると、果実が自身の光合成により自らソースとして機能する量は、果実への炭素総供給量のわずか10%程度で、果実成長は葉から果実への茎師部を介した転流に大きく依存することが明らかとなった。

葉から果実に至るまでのソース・シンク機構と環境応答について、本研究で得られた結果と既往の研究を参照し、果樹における物質生産と集積の最適化について以下総合的に考察する。

まず、当然ながら葉の光合成は光強度に大きく左右される。果菜類では、主に秋冬期の増収を目的に、トマトにおける明期の群落内補光 (浜本ら<sup>43)</sup>, 2010)、イチゴにおけるLED等を用いた明期の補光 (Hidaka et al.<sup>48)</sup>, 2013) や明期延長 (Hidaka et al.<sup>47)</sup>, 2014) が検討され、光合成の促進が実証されている。果樹では、樹冠内光環境と果実生産性との関係 (Morgan et al.<sup>107)</sup>, 1984; Kappel and Neilsen<sup>71)</sup>, 1994) や、ブドウにおける二期作を目的とした長日処理 (洞口ら<sup>55)</sup>, 1998; 久保田ら<sup>87)</sup>, 2001)、樹勢強化を目的とした暗期中断 (久保田ら<sup>87)</sup>, 2001) に関する報告はあるが、前述のトマトやイチゴのように、施設果樹で日中に積極的な補光を行い葉の光合成促進を試みた報告は見当たらない。Iにおいて、満開後60-120日のハウスミカンに対し、冬春期の低日射条件下で日中6:00-18:00に強い補光を行い、さらに高昼温として夏期日中環境の再現を試みたところ、新梢の発芽が誘起され、果実と

新梢との養分競合により、果実肥大の顕著な促進は認められなかった(図1-6Aおよび1-9)。しかし、植物成長調節剤等を用いて新梢発芽抑制を図り、適切な樹体水分条件下であれば、補光による葉の光合成速度上昇と果実肥大の促進が達成できる可能性はある。

Ⅲのように、果樹では、遮光処理により梅雨等の低日射条件を再現し、弱光条件が果実成長に及ぼす影響を解析した報告は比較的多い。果実成長段階のリングでは、満開後第30-37週の遮光により、果実成長と師部輸送の有意な低下が報告されている(Morandi et al.<sup>105</sup>、2011)。本研究では、葉の光合成、師部輸送、果実成長や糖度の低下等が認められ(Yano et al.<sup>165</sup>、2013)、高品質果実生産に寄与する光条件の重要性が改めて確認された。

葉の光合成には、光強度だけでなく、水管理や着果量も大きく関与する。特に水分ストレスは、果実の糖含量を決定するだけでなく、葉における気孔の開閉やCO<sub>2</sub>固定に強い影響を及ぼす(Kadoya<sup>69</sup>、1973; Yakushiji et al.<sup>160-161</sup>、1996、1998)。多くの果樹において、ソース・シンク割合が物質生産に影響を及ぼすとされ、着果量の増大(ソース量の減)が光合成速度といったソース活性に正の影響を及ぼすことがリング(Palmer<sup>121</sup>、1992)、ウンシュウミカン(Igresias et al.<sup>61</sup>、2002)で報告され、逆に着果量の増大(ソース量の減)がソース活性の低下という負の影響を及ぼすことも同じくウンシュウミカン(井上<sup>63</sup>、2002)で報告されている。一方、単にソース・シンク割合が光合成速度等を決定しているわけではなく、着果量と水分状態との交互作用が、葉の気孔コンダクタンスや茎の水ポテンシャルに影響し、光合成速度、果実サイズ、および収量が決定されるとする報告もある(Naor et al.<sup>118-120</sup>、1997、1999、2001)。また、一般的に、葉の炭水化物含量が高くなると、フィードバック制御により葉の光合成能力が低下することが示されている(Goldschmidt and Huber<sup>36</sup>、1992; Igresias et al.<sup>61</sup>、2002)。

ウンシュウミカンの露地栽培では、満開後120日頃の後期摘果により水ストレスが緩和され光合成速度が上昇することが示されている(井上<sup>63</sup>、2002)。本研究においても、Vにおいて、着果少と比較して慣行着果における満開後120日以降の水ポテンシャルが低下していた。したがって、高品質果実生産を目的とした土壌乾燥処理が行われるハウスミカンにおいて、少なくとも満開後120日以降の果実成熟期における着果量は、葉の光合成に負の影響を及ぼすと考えられる。

したがって、井上<sup>63</sup>の満開後120日に摘果を行う後期摘果は、着果ストレスの緩和、光合成速度の上昇に加え、1果あたりの炭素転流量も上昇することが本研究の図5-7より明確になった。

葉での同化産物は、生きた細胞である師部の師管を通して、シンクである根、茎および果実へ輸送される。師部を転流する物質の大部分はスクロースであるが、その他アミノ酸、有機酸、無機物質などが含まれる(Turgeon<sup>149</sup>、2010)。これら物質の転流速度は、植物の種類、生育段階、環境条件等で異なるが、主に草本植物では40-110cm/h(熊沢、1972)の範囲とされ、近年では樹木を含む被子植物において約1cm min<sup>-1</sup>、裸子植物で1cm min<sup>-1</sup>未満とされている(Windt et al.<sup>157</sup>、2006; Dannoura et al.<sup>19</sup>、2011; Jensen et al.<sup>35</sup>、2012; De Schepper et al.<sup>23</sup>、2013)。本研究では、長さ20cm程度のハウスミカン夏枝結果枝で、葉で同化した<sup>13</sup>Cの数割が1晩でようやく果実へ分配された結果から、ウンシュウミカンの葉から果実への転流速度は、比較的遅い部類に属すと考えられる。

植物の師管転流機構の解明は、師管液における外来性・内在性オーキシンやインドール酢酸の検出(Baker<sup>6</sup>、2000; Friml and Palme<sup>32</sup>、2002; Turgeon and Wolf<sup>150</sup>、2009)、花成誘導シグナルの師部輸送を介した長距離輸送(Corbesier et al.<sup>18</sup>、2007; Lin et al.<sup>96</sup>、2007; Tamaki et al.<sup>141</sup>、2007)、師部食害昆虫の忌避メカニズム(Turgeon and Wolf<sup>150</sup>、2009)などから考えても、農学上極めて重要で大きな課題である。師部を介した同化産物の転流は、物理的な拡散よりもその速度が100倍以上も速く、師管を流れる液体と共に物質が移動する、いわゆるマスフローによるとみなされている。マスフローの機構として、Münchの圧流説(OGPF: Osmotically Generated Pressure Flow)、Bennet Clarkの電気浸透説、あるいはTrainらの原形質流動説などが考えられている。このうち、最も有力なMünchの圧流説は、師部のソース側末端ではスクロースなどの溶質濃度が高く、浸透ポテンシャルが低くなるため周囲から水の流入が起り、他方のシンク側末端では溶質濃度が低く水が排出されることによって師管内に水流が生じ、その水流と共に同化産物が移動するものである(堀江<sup>56</sup>、1995)。

樹木は、地上数m-数十mの高さまで地下から水や無機イオンを汲み上げ、光合成で獲得した同化産物を地上部だけでなく、地下部へも師部輸送を介してダイナミックに分配している。述べたように、Münchの圧流説(1927)は、80年以上前に提唱され、同化産物の

長距離輸送を最も合理的に説明するモデルとして広く受け入れられてきた。しかし近年、このMünchの圧流説の欠点が樹木において指摘されており、以下考察する。

Münchの圧流説では、師管流速 ( $F^{pc}$ ) は、ソース・シンク間の圧力 ( $P$ ) の差で定義され、師部輸送抵抗 ( $R^{pc}$ ) の影響を受け次式で表される。

$$F^{pc} = \frac{P_{source} - P_{sink}}{R^{pc}} \quad (7-1)$$

ここで、( $P_{source} - P_{sink}$ ) はソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) を示す。師管流速 ( $F^{pc}$ ) はこの内圧差 ( $\Delta P$ ) に比例し、被子性の樹木では、師管流速 ( $F^{pc}$ ) は樹高に正比例することなどが報告されている (Dannoura et al.<sup>19)</sup>, 2011)。近年のモデルシミュレーションでは、ソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) は非常に小さいこと (Thompson<sup>144)</sup>, 2006)、および師管内のスクロース移動速度は、師管長の2乗に反比例することが示されている (Thompson and Holbrook<sup>145)</sup>, 2003)。師部輸送抵抗 ( $R^{pc}$ ) は、師要素・師板の数で決定されており、師管長の長さに関連が深いと考えられる。Münchの圧流説では、ソースとシンクはシンプラスティックに結合し、師管長は植物個体の軸長に等しいと仮定されているため、サイズの大きい樹木では、師部輸送抵抗 ( $R^{pc}$ ) は極めて大きくなる。

樹木で式 (7-1) が成り立つとすると、師部輸送抵抗 ( $R^{pc}$ ) が高くなれば、低 $F^{pc}$ か高 $\Delta P$ 、すなわち師管流速の低下か高いソース・シンク間の内圧差のどちらかとなり、これは近年の報告 (Dannoura et al.<sup>19)</sup>, 2011、Thompson and Holbrook<sup>145)</sup>, 2003、Thompson<sup>144)</sup>, 2006) と矛盾するようになる。

また、Münchの圧流説では、樹木における師部圧 (膨圧) は、個体長に伴う師管抵抗の増大に応じ、1年生草本よりも高いことが前提とされている。しかし多くの計測結果では、師部圧は樹木で0.6-1.4MPaと低く (Hammel<sup>42)</sup>, 1968; Wright and Fisher<sup>159)</sup>, 1980; Sovonick-Dunford et al.<sup>135)</sup>, 1981)、師部圧は植物個体サイズに比例しないと考えられている (Turgeon<sup>149)</sup>, 2010)。さらに、師板の微細構造に基づけば、樹木のような長い師管長において、師部抵抗は、少なくともMünchの圧流を駆動させるための膨圧以上の圧力差を発生させるような値をとることが示唆されている (Mullendore et al.<sup>108)</sup>, 2010)。以上より、Münchの圧流説は、樹木よりも1年生草本にあてはまるものと考えられている (Turgeon<sup>149)</sup>, 2010)。

これらMünchの圧流説の矛盾から、樹木の師管長は植物個体長よりも短くなることが示唆されている (Thompson<sup>144)</sup>, 2006; Hölttä et al.<sup>54)</sup>, 2009; Jensen et al.<sup>66)</sup>, 2009; Knoblauch and Peters<sup>80)</sup>, 2010; Mullendore et al.<sup>108)</sup>, 2010)。これらによると、転流経路は短い師管の連続体で、師管同士の接続部ではアポプラスト輸送が行われるとされている。この介在するローディングはリレー (relays) (Lang<sup>93)</sup>, 1979) と呼ばれ、転流の流路に沿い、溶液があるユニットから隣接するユニットへ、細胞膜のポンプの働きで次々と輸送されると考えられている。しかし、師管液には多くの有機物やイオンが含まれており (Turgeon<sup>149)</sup>, 2010)、輸送ステップ毎に溶液中の物質組成が大きく変化しないような精巧な一連のトランスポーターの存在が必要となる (Turgeon<sup>149)</sup>, 2010)。

師部輸送の重要な機能は、ソースからシンクへの同化産物の輸送である。ソースは、光合成もしくは再転流を行える組織に限られるが、維持呼吸が起こる生きた細胞はすべてシンクと呼ぶことができる。植物体中に強いシンクが存在すれば、成長の維持や貯蔵のため、より多量の同化産物がシンクへ流れるようになる。すなわち、師部輸送は末端 (下流) のシンクだけでなく、植物の軸流に沿った流域近隣 (上流) のシンクも養う必要がある。この近隣シンクを養うため、かなりの量の炭水化物が師部輸送経路上の師要素・伴細胞複合体 (SECCCs, sieve element-companion cell complexes) から損失されており、この炭水化物損失はSECCCsへの再ローディング (reloading) もしくはretrievalで補われている。この機構はleakage-retrieval mechanismと呼ばれ、リレーモデルよりも動的であり、また放射性同位体を用いた実験で支持されている (Thorpe and Lang<sup>147)</sup>, 1983; Minchin and Thorpe<sup>104)</sup>, 1987; Minchin et al.<sup>103)</sup>, 2002; Gould et al.<sup>37)</sup>, 2004; De Schepper et al.<sup>23)</sup>, 2013)。このleakage-retrieval mechanismは、ソース・シンク間の流量が一定となるよう両者の圧力差を調整する機構と考えられている。

leakage-retrieval mechanismは異なる2つのメカニズムで構成される (De Schepper et al.<sup>23)</sup>, 2013)。まずleakageは、アポプラスト経路を介した受動的な拡散により、アポプラスト中の炭水化物濃度よりもSECCCs中の炭水化物濃度で大きく決定される (Patrick<sup>126)</sup>, 1990; Thorpe et al.<sup>146)</sup>, 2005)。次にretrievalは、スクローストランスポーターの働きで大きく決定され、アポプラスト中のスクロース

濃度やSECCCsの膨圧、pH、カリウムおよびカルシウムイオン濃度の影響を受けるとされる (Patrick et al.<sup>124)</sup>、2001; Thorpe et al.<sup>146)</sup>、2005; Van Bel and Hafke<sup>152)</sup>、2005)。

走査型電子顕微鏡による師管の微細構造と核磁気共鳴イメージングによる汁液動態の非破壊解析により、数種の植物で師管伝導率 $k$  (sieve tube-specific conductivity) と師管流速 ( $F^{PC}$ ) との関連が明らかとなっている (Mullendore et al.<sup>108)</sup>、2010)。例えば、茎長が5mに達する西洋カボチャ (*Cucurbita maxima*) は師要素と師孔が大きいいため特異的に師管伝導率 $k$ が $53 \mu\text{m}^2$ と大きいのにに対し、シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) では師孔が小さいため $k$ は $0.22 \mu\text{m}^2$ と小さく、種間差が大きかった (Mullendore et al.<sup>108)</sup>、2010; Turgeon<sup>149)</sup>、2010)。また、師管流速 ( $F^{PC}$ ) との密接な関連が推察される師部フラックス密度 ( $U$ ) は、次式で表される (Thompson<sup>144)</sup>、2006)。

$$U = \frac{k\Delta P}{\eta l} \quad (7-2)$$

ここで、 $\eta$  は師管液の粘度、 $l$  は師管長を示す。Mullendoreらの計測結果<sup>108)</sup> と式 (7-2) より、個体サイズ (軸長) で正規化されたソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) は、西洋カボチャで $0.08\text{MPa m}^{-1}$ 、シロイヌナズナで $1.0\text{MPa m}^{-1}$ と推定されている (Turgeon<sup>149)</sup>、2010)。

さらに、Thompson<sup>144)</sup> (2006) は、師管を浴槽に例えた pressure-concentration waves を提唱し、ソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) よりも浸透圧が高い場合、pressure-concentration waves は樹液流よりも速いことを示唆している。また、高くそびえる樹木であっても、経路長に対し師部抵抗が小さくなるよう先細りした師部構造であれば、ソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) は決して高く保たれる必要はないこと等が明らかになりつつある (Ryan and Asao<sup>132)</sup>、2014)。

これら師部輸送に関する説、ソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) が樹木で小さいことや leakage-retrieval mechanism などは、果樹を含む樹木において、樹体内のソース・シンク関係や環境応答を師部輸送のモデルから議論する上での重要な基礎となる。例えば、IIIで触れたように、樹齢の進んだサイズの大きな樹ほど、枝や幹、根がシンクとソースの二面性を持ち、急激な環境変動に対する個体緩衝能を備えていることは、leakage-retrieval mechanism に矛盾せず合致している。

師部輸送は、光合成と並び物質生産の根幹であり、Münchの圧流説の時代からメカニズム解明に主眼が置かれてきた。師部輸送と環境との関係解明については今後の大きな課題と考えられる。

本研究のIおよびIVの結果から、師部輸送はある程度、温度依存性であることが推察できる。また、光条件は、すでに述べたように師部輸送を大きく左右する要因である (Kitano et al.<sup>75)</sup>、1998; Morandi et al.<sup>105)</sup>、2011)。

師部輸送に及ぼす水ストレスの影響については、近年ペイマツ (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) において、樹冠内の高さ和水ストレスとの観点より検討されている (Woodruff<sup>158)</sup>、2014)。その報告においては、蒸散要求度の影響で、樹高が高いほど (2→57m) 日中に強い水ストレス条件 ( $-1.2 \rightarrow -1.8\text{MPa}$ ) となった。また、師部形態と構成成分から得られた師管伝導率 ( $k_p$ ) より、樹高に伴った水ストレス勾配は、師部輸送キャパシティを制約しており、その制約は師管液の粘度を増加させるような構成成分の変化よりも、師部細胞の管腔 (sieve cell lumen) の縮小といった師部構造の特性に大きく関係していた (Woodruff<sup>158)</sup>、2014)。すなわち、水ストレス条件が厳しくなるほど、師部輸送はより高いハードルを越える必要があると推察されている (Ryan and Asao<sup>132)</sup>、2014; Woodruff<sup>158)</sup>、2014)。

本研究のVにおいて、夜間の水輸送主要経路は、幼果段階で木部輸送、成熟果段階で師部輸送へと変化していた (図5-4)。晴天の日中は、樹体内の水ストレスに起因した木部輸送の逆流に併行して、師部輸送はシンクの要求に応答していた (図5-4)。また、一定の果実成長ニーズに師部および木部輸送が応答し、木部経路の逆流を師部輸送が補っているメカニズムもV (図5-4) とVI (図6-7) で推察できた。このように、果実への水流入は、果柄組織や果実の発達・生育段階や環境およびソース・シンク関係に応じ、師部か木部の経路と方向性が変化することが、本研究にて定量的に解明できた。また、得られた知見は、伸張が盛んな細胞、すなわち肥大する細胞は、師部・木部の由来を問わず水を必要とする、というBoyer and Silk<sup>14)</sup> (2004) の報告に矛盾しない。

VIの高昼温条件下で葉から果実への<sup>13</sup>C分配が促進されなかった点について若干考察する。水力学的な見地から、樹高10m程度の樹木における師部輸送と木部輸送は平衡状態にあり、糖の転流速度は粘度の影響を受け、木部水ポテンシャルが転流の妨げとなること

が推定されている (Hölttä et al.<sup>54)</sup>, 2009)。また、実際に低い木部水ポテンシャルが師部からの出液速度を抑制した報告 (Hall and Milburn<sup>40)</sup>, 1973; Peel and Weatherly<sup>129)</sup>, 1962) もある。したがって、高昼温と強日射に伴う高い蒸散要求度と強い水ストレスは、師部輸送を阻害する要因になり得るとともに、昼温が果実への物質集積に直接影響することが強く示唆された。

次に、果実成長について考察する。過去50年を超えるカンキツ果実の成長と発達に関する研究は、1930年代から1980年代は植物ホルモン関連、1960年代から2000年代はソース・シンク関係が主流であった (Goldschmidt<sup>35)</sup>, 2013)。このうち、ソース・シンク関係に関して、果実のシンク強度 (sink strength) は、Warren-Wilson (1967) により次のように定義されている。

$$\text{sink strength (g} \cdot \text{d}^{-1}) = \text{sink size (g)} \times \text{sink activity (g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}) \quad (7-3)$$

カンキツにおける多くのソース・シンク関係に関する研究は、樹体内の炭水化物レベルに着目し、露地栽培を前提とした果実成長と花芽分化に関する内容がほとんどであった。しかし近年は、分子生物学的手法の進展に伴い、ソース・シンク機構を分子レベルで解明する研究が増加傾向にあり、期待が高まっている (Goldschmidt<sup>35)</sup>, 2013)。例えば、feast-or-famine signals (Koch et al.<sup>82-83)</sup>, 2002, 1992; Bihmidine et al.<sup>9)</sup>, 2013) では、インペルターゼやスクロースシンターゼがジーンファミリーを形成し、細胞内のスクロース濃度に応じ組織や器官で異なる型が発現することで、個体レベルで糖濃度の調節を行うことが示唆されている。また、発達中の種子や果実では、インペルターゼはシンクを調節するfeastであるだけでなく、ヘキソース生成を通じ、細胞の周期性や分裂に関する情報伝達の役割も担っていることなどが推測されている (Bihmidine et al.<sup>9)</sup>, 2013)。さらに近年、葉肉細胞から師部への糖放出に関与したトランスポーター SWEET (Chen et al.<sup>16)</sup>, 2012) が発見され、師管転流の最後のパズルピースとして注目されている。

カンキツ果実の形態に関しては、果実の肥大経過や、果実を構成している組織の発達状況についての研究は非常に多く (新居<sup>111)</sup>, 1998)、砂じょうを構成している細胞の微細構造も観察されている (Ni and Coombe<sup>112)</sup>, 1990)。砂じょう中には柔組織が充満し、糖、有機酸、カロテノイドなどを含む (新居<sup>111)</sup>, 1998)。これら砂じょうを包む袋であるじょうのうは、

ウンシュウミカンでは1果につき10果程度が含まれ、じょうのうには約250個の砂じょうが含まれる。樹勢の劣った樹では砂じょう数が減少し (倉岡・菊池<sup>89)</sup>, 1961)、果実が大きいほどじょうのう内の砂じょう数が増える傾向が認められる (倉岡・菊池<sup>89)</sup>, 1961; 菊池ら<sup>74)</sup>, 1964)。

本研究のVにおいて、葉面積あたりの砂じょう数は、果実収量と密接に関係し、着果量と満開後60日から120日までの夜温との交互作用の影響を受けていた。式 (7-3) において、個々の砂じょうをシンクの構成単位とすれば、砂じょう数はsink sizeを決定し、ソースに対するシンク要求程度を決定する大きな要因になると思われる。また、果柄の太い発達は、果実側の成長力に起因することが示唆されている (新居<sup>111)</sup>, 1998)。

温度は、成長初期の果実だけでなく、果柄輸送組織の細胞分裂にも関係していると考えられる。師部輸送と木部輸送を結合させた輸送モデルでは、茎における師管と導管の本数が増加した場合か、もしくはリレーメカニズムが適用された場合は、ソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) は小さくて済むことが推定されている (Hölttä et al.<sup>54)</sup>, 2009)。すなわち、温度を介した師管と導管の発達は、転流速度そのものにも大きな影響を及ぼすことが考えられる。

Koch and Avigne<sup>84)</sup> (1990) は、成長段階にあるグレープフルーツ果実において、postphloem transfer (師部輸送後の非維管束組織における物質輸送) に関し興味深い4つの知見、1) 極めて局所的な領域での輸送 ( $3\text{cm}^2$ 程度) であること、2) 経路中に糖の短期貯蔵や平衡化が可能な区画を持つこと、3) 経路中に糖の濃度勾配が生じ、若い果実は経路末端ほど糖濃度が高く、ほぼ肥大が停止した果実では逆に経路末端の糖濃度が低いこと、および4) 果実肥大に伴うマスマフローであること、を得ている。1) と2) に関しては、 $^{14}\text{C}$ を用いたトレーサー実験で、 $^{14}\text{C}$  はpostphloemに移行した後、24時間経過してもほとんど移動しないままであった。3) と4) に関しては、若い果実の肥大は、水と炭素の増加が並行的なため、糖は主にマスマフローの形態で輸送され、余分な水は木部経由の逆流で調節されており、また成熟果の糖の輸送形態は拡散か原形質流動が主であることが示唆されている。また、汁液の逆流は果実内の膨圧を調整しており、果実内の膨圧低下がソース・シンク間の内圧差 ( $\Delta P$ ) に関係することが推察されている。

本研究では、ハウスミカン果実の蒸散と呼吸の温度

反応は生育段階で異なり、若い果実ほど両者とも温度依存性が強くなった (図3-1および3-2)。成長が旺盛な果実では、呼吸と師部輸送、およびpostphloem transferは、温度を介して密接な関係があることが推察されている (Araki et al.<sup>5)</sup>、1997; Kitano et al.<sup>76)</sup>、1998)。したがって、ハウスミカン果実への師部輸送は、慣行着果量の場合、満開後90日以前はマズフローに、90日以降は拡散や原形質流動で律速されるとすれば、温度に対する果実の成長応答は、それら機構に応じたものである。また形態形成から考えても、ハウスミカンの満開後90日までは、果実の細胞分裂促進による砂じょう数の増大と、果柄の輸送組織発達を目的に、昼夜温とも適正に保つ必要がある。しかし、着果量が少ない場合はその限りでなく、満開後120日を含めても果実への物質集積はマズフローで説明でき (図5-7)、収量を犠牲にしても果実サイズの適正化を優先する場合は、慣行よりも夜温を下げて過剰な師部輸送を防止する方策が有効である。

本研究で提案されたハウスミカン栽培における管理温度域は、昼夜温とも慣行栽培よりも明らかに低い温度域である。また、ソースのキャパシティを大きくすること、すなわち葉面積指数 (LAI) と群落受光態勢の最適化は、Vの結果から考えても、果実成長段階における17°Cといった低夜温管理の弊害を回避する根本的な方策の一つである。本研究ではハウスミカンの果実成長を通じて議論したが、植物における物質生産と集積の最適化は、作物栽培における普遍的なテーマであり、我が国の農業の発展の基礎となる重要な課題の一つと考えられる。

## 摘 要

施設園芸における暖房エネルギーの多くは化石燃料に由来しており、我が国では特に重油の占める割合が大きい。施設果樹の高収量化と省エネルギー化は、近年最も重要な課題として位置づけられている。本研究の目的は、ハウスミカンにおける省エネルギー栽培技術の確立を図るもので、特に果実成長における環境応答の解析に主眼を置いた。

1 ハウスミカンの果実成長と品質に対する温度等環境条件が及ぼす影響を複数年の調査で検討した。young stage (満開後60-90日) において、14-23°Cの範囲での平均夜温と相対果実肥大速度との間に正の相関が認められた。しかし、young stageの昼温が約30°Cになると、相対果実肥大速度は明らかに抑制され、果実成長を促進する最適気温は25°Cと算出された。さらに、middle stage (満開後90-120日) とmature stage (満開後120-180日) では、気温と相対果実肥大速度との有意な相関は認められなかった。これら結果より、young stageの旺盛な果実成長には、昼温を25°Cとし、夜温はやや高めめの20-23°Cとする必要性が示唆された。また、middle stageやmature stageの果実成長には、20-23°Cといった高い夜温は必要ない可能性も考えられた。気温と果実糖度 (SSC) との間に有意な相関が認められなかったのに対し、夜明け前の木部水ポテンシャル ( $\Psi_{xy}$ ) とSSCの間には有意な相関が認められた。滴定酸度 (TA) については、young stageにおいて、昼温、積算日射量、および夜明け前水ポテンシャルといずれも負の相関を示した。

2 ハウスミカンにおける温度および水管理の改善を図るため、成長が盛んな樹上果実の短期的な水および炭素収支の定量化の手法を確立した。具合的には、果実肥大、CO<sub>2</sub>およびH<sub>2</sub>Oガス交換、果実への師部・木部別の汁液流入、および<sup>13</sup>C分配の計測法についてである。昼/夜温を28°C /23°Cとし、適度な水ストレス条件下の満開後71日果実において、木部汁液フラックスは果実肥大様相と密接に関係し、ダイナミックな日変動を示した。葉の<sup>13</sup>C分配は、11:00から23:00まで減少した後一定となった。しかし果実の<sup>13</sup>C分配は、11:00から23:00まで増加した後一定となった。果実の日積算水収支では、19%の水が果実の蒸散で放出され、残り81%が果実成長に寄与した。果実の日積算炭素収

支では、39%が呼吸で失われ、61%が果実成長へ仕向けられた。以上のような環境条件に対する生理反応の定量化は、省エネルギー夜温管理の確立の基礎となった。

3 光条件は、植物の高生産に極めて重要な環境要因であるため、光条件がハウスミカンの果実成長や品質に及ぼす影響について、長期および短期的な果実水・炭素収支の定量化より明らかにした。遮光は、果実収量に有意に影響しなかったが、ソース・シンクユニットの乾物重、果実体積、果実体積増加速度、果実糖度、滴定酸度、および果皮色に影響した。ハウスミカン果実の炭素収支は、質的には既往のトマト果実や水稲の穂のデータと類似していたが、シンクとしての相対成長率が低く、量的には異なる傾向を示した。さらに、遮光処理に関係なく、果実への転流速度と果実の相対成長率は、果実暗呼吸と有意な正の相関を示した。果実の炭素要求は、光合成による新規固定炭素と、貯蔵炭素との両方の合計である果実暗呼吸によりシンプルに表現できることが示唆された。

4 夜温がハウスミカン果実成長に及ぼす影響を明らかにするため、中夜温区 (MN, 23°C) と低夜温区 (LN, 13°C) を設定し、<sup>13</sup>Cトレーサー法や果実への師部・木部輸送の評価などを通じて昼夜別に果実の水・炭素収支を明らかにした。夜明け前の木部水ポテンシャル ( $\Psi_{xy}$ ) は、MNで $-0.79 \pm 0.04$  MPa、LNで $-0.77 \pm 0.03$  MPaであった。MNおよびLNとも、果実に流入する日積算汁液フラックスのうち、果実成長に86%、果実表面からの蒸散に14%が仕向けられていた。日積算木部フラックスは、昼は負、夜は正の値であった。MNとLNの日積算師部フラックス ( $\Sigma J_{Phlo}$ ) を比較すると、 $\Sigma J_{Phlo}$ の絶対値は6-10%ほどしか変わらず、またトータルの日積算汁液フラックスに $\Sigma J_{Phlo}$ が占める割合でも4%の違いでしかなかった。日積算の果実への炭素供給に対し、果実光合成は7-8%、果皮表面からのCO<sub>2</sub>放出は22-23%であった。よって、果実への炭素供給は、師部を介した葉から果実への転流が主たるソースとなっていることが示された。

5 異なるソース・シンク比と夜温がハウスミカンの果実成長、品質、および収量に及ぼす影響を明らかにした。慣行着果量 (葉果比18) で高収量を達成するには、満開後60-90日は、23°Cといった昼夜温が必要で、日中の師部輸送と夜間の木部輸送を介した、砂じょう形成に関係した果実の細胞分裂による果実成長が重要

と考えられた。満開後90-120日の果実成長は、木部汁液逆流で加速される篩部輸送で大きく決定されていることが推察された。しかし、光合成による果実への炭素の分配は着果量で大きく制限されており、高夜温として仮に篩部汁液の流入が促進されたとしても、炭素の分配が常に伴うわけではないことが示された。花芽分化不良や生理落果等で着果量が少ない場合（葉果比30）は、適正な水・昼温管理条件下であれば、樹体の物質分配能が17°Cといった低夜温を補足することが示された。

6 異なる夜温管理法が果実成長、品質、および葉から果実への<sup>13</sup>C分配に及ぼす影響について、ソース・シンクユニットへの局所加温と樹体全体の加温との両面から検討した。はじめの加温タイプは、夜間変温管理法で、end of day (EOD) -heating、middle of night (MON) -heating、および predawn (Pd) -heatingを試験した。短期的な局所加温では、EOD-heatingで一時的に果実成長と葉から果実への<sup>13</sup>C分配が促進された。しかし、樹体全体の加温では、満開後60-90日におけるEOD-heatingは、慣行20°C一定と比較して果実体積増加と品質に優れる傾向を示さなかった。もう一つの加温タイプは、日射比例制御法で、満開後78-120日における慣行17°C一定と比較して果実品質に優れた傾向を示さなかった。夜温を25°Cまで高めても、夜間の葉から果実への<sup>13</sup>C分配は、満開後90日は認められたが、満開後120日はほとんど認められなかった。

以上より、満開後60-90日は昼温25°C、夜温は20°C以上とし、満開後90-120日は夜温17°Cとするハウスミカンの省エネルギー温度体系が構築できた。



## 謝 辞

本論文に関する研究全般について、終始懇切丁寧なご指導とご鞭撻を賜りました九州大学農学研究院 北野雅治教授に心より感謝いたします。また、本論文をご精読頂き大変有用なコメントを賜りました九州大学農学研究院 上野 修教授、尾崎行生准教授に厚く御礼申し上げます。なお、実験の遂行やご助言、本論文のご精読を頂きました愛媛大学農学部 荒木卓哉准教授に深く感謝申し上げます。

本研究は、昼夜を徹した多大な調査労力に依存しており、実験の遂行には東京大学大学院農学生命科学研究科 安永円理子准教授、独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構九州沖縄農業研究センター筑後・久留米研究拠点 日高功太博士、山口大学農学部 佐合悠貴助教、九州大学気象環境学研究室卒業生の香川祐樹君、横田直也君、瀬戸山修仁君、同研究室の脇水健次助教、博士後期課程の野見山綾介君および三好悠太君、同研究室修士課程の森崎章好君をはじめとする学生諸君ならびに同研究室に関係する皆様には格別のご協力を頂きました。また、都留嘉治グループ長、伊藤俊一郎主幹研究員、松原公明主幹研究員、川野達生主幹、安田博紀主幹をはじめとする大分県農林水産研究指導センター農業研究部果樹グループの職員の方々には、論文執筆に対するご理解だけでなく、難波直紀労務技師および原田和浩労務技師を中心に圃場管理の労を賜るなど、多大なるご支持とご協力を頂きました。ここに記して深く感謝申し上げます。

$^{13}\text{C}$ 分析においては、 $^{13}\text{C}$ 処理方法に関して独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構野菜茶業研究所 中野明正博士には有益なご助言を、トレーサー分析に関しては愛媛大学農学部 杉本秀樹教授、治多伸介教授には格段のご配慮を賜り、深く感謝申し上げます。

大分県農林水産研究指導センター顧問の林 浩昭博士には、実験手法に関するご助言や関連文献情報を賜りました。また、独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構果樹研究所 遠藤朋子博士、同研究所 西川芙美恵博士、三重大学大学院生物資源学研究科 長菅輝義准教授、高知大学農学部 安武大輔准教授には、多くのご助言と励ましのお言葉を頂きました。ここに厚く御礼申し上げます。

なお、本研究の一部は、農林水産省の「新たな農林水産政策を推進する実用技術開発事業 (No. 21061)」の支援を受けて実施しました。

最後に、ハウスミカン生産に携わる関係者の方々と、旧大分県柑橘試験場の元場長である川野信寿氏には、研究の源泉となる動機と場を与えて頂きました。ここに記して感謝申し上げます。