

動的生長モデルに基づく制御環境下における  
チューリップの切り花生産システムの確立

稲 本 勝 彦

## 目次

緒言	1
第1章 共通の材料および方法と用語	4
第1節 共通の材料および方法	4
第2節 用語	7
第2章 照明条件が水耕チューリップの生育開花に及ぼす影響	9
第1節 栽培時の照明光源が切り花品質に及ぼす影響	9
第2節 照明時間が生育開花に及ぼす影響	12
第3節 植付け後栽培時期ごとの照明の有無が生育開花に及ぼす影響	16
第4節 考察	22
第5節 摘要	24
第3章 りん茎の貯蔵温度と期間が水耕チューリップの生育開花に及ぼす影響の解析	25
第1節 多変量解析法ならびに生長解析法によるりん茎の2°C貯蔵期間が生育開花に及ぼす影響の解析	25
第2節 りん茎の低温貯蔵温度と期間が生育開花に及ぼす影響	45
第3節 りん茎掘上げ後の20°C貯蔵期間が生育開花に及ぼす影響	56
第4節 栽培時の花茎伸長に伴う植付け後の茎組織の観察	61
第5節 考察	71
第6節 摘要	77
第4章 貯蔵温度ならびに気相の制御によるチューリップりん茎の長期貯蔵	78
第1節 掘上げ直後の30°C貯蔵による花芽分化・発達の抑制	79
第2節 掘上げ直後のりん茎の-2°C貯蔵が生育開花に及ぼす影響	85
第3節 -2°C貯蔵後の30°C高温処理が生育開花に及ぼす影響	88
第4節 30°C高温処理と組み合わせた収穫直後の-2°C貯蔵の期間が生育開花に及ぼす影響	92
第5節 開花に及ぼす収穫後のりん茎に対する低温貯蔵と高温貯蔵の影響の比較	96
第6節 花芽形成前の低温貯蔵時における低酸素高二氧化碳条件が生育開花に及ぼす影響	101
第7節 考察	105
第8節 摘要	108

第5章 栽培温度が水耕チューリップの生育開花に及ぼす影響	109
第1節 栽培温度を一定とした場合の生育開花に及ぼす影響	109
第2節 植付け後栽培時期ごとに变化させた温度が生育開花に及ぼす影響	118
第3節 明暗期ごとに变化させた温度が生育開花に及ぼす影響	122
第4節 栽培温度に対する生長指標の相対的变化とその数式化	125
第5節 考察	132
第6節 摘要	134
第6章 制御環境下におけるチューリップの動的生長モデル	135
第1節 母球から新器官への物質移動量に制限を加えないモデル（シミュレーションモデルA）	136
第2節 母球から新器官への物質移動量に制限を加えたモデル（シミュレーションモデルB）	146
第3節 シミュレーションモデルの検証と年次・品種による補正	154
第4節 考察	163
第5節 摘要	165
総括	166
引用文献	170

## 緒 言

園芸分野において、シミュレーションモデルを用いた温度や光などの環境要因から植物の生育様相を予測することが近年注目されている。モデルの構築の目的は多岐にわたるが、園芸生産物の収穫時期の予測 (Fisher・Heins, 1996; Fisherら, 1996; Lieth・Pasian; 1991; Perry・Wehner, 1996), 収量や品質の予測 (Heuvelink・Buiskool, 1995; Heuvelink, 1996; Liu・Heinz, 1998; Lieth・Pasian; 1991), 庭園植栽樹の開花時期の予測 (青野・小元, 1990; 土井ら, 1999; 小元・青野, 1989), 休眠芽の休眠解除時期の予測 (杉浦・本條, 1997; 杉浦ら, 1991) などを挙げるができる。また, 環境と植物の生育との関係を包含した, 総合的な栽培管理のための意志決定支援システムに応用した研究 (Gijzenら, 1998; Hopper, 1996) も進められている。

一方, 構築されたモデルが実際栽培に対して用いられる局面はまだ少なく, その理由や, モデルの実用性の限界についての議論もなされている (Jones, 1998; Jones・Ruijs, 1998; Van den Bosch, 1998)。露地や自然光を利用した開放的な施設にある植物の栽培に対し, 生長モデルを適用して生育予測をしようとした場合, 入力する環境条件の変動が不可避であり, ことにモデルによる予測を行った時点から先の環境条件の予測と制御が本質的に不可能であることが, モデルの実用性に限界を与えている大きな理由の一つであると考えられる。したがって, 生長のシミュレーションモデルが真価を發揮するのは, 高度に制御された環境条件下, いわゆる「植物工場」での栽培においてであろう。工場の生産の特質である, 環境制御による精密な計画生産の実施と品質管理のために, 生長シミュレーションモデルが有用な役割を果たすものと期待されている。

現在のところ植物工場における園芸作物の生産は, ミツバ, サラダナ, カイワレダイコンなど一部の葉菜類に限られており (日向, 1995; 高辻, 1996), 花卉類の生産事例はほとんどない。植物工場生産されている品目に共通する特徴の一つは, 栽培開始から収穫までの過程が単純な植物体の拡大生長であり, 特定の環境条件を必要とする生長相の移行を伴わないことが挙げられよう。この点は, 温度等の管理が複雑化しないという利点につながる。また上記の植物では葉の群落構造ならびに受光態勢が単純であり, 光の利用効率が高い。さらに, 栽培期間が短く, 施設の利用効率が高いという特性も併せ持つ。

チューリップ (*Tulipa gesneriana* L.) の切り花生産もまた, これらの利点を持つ作目として挙げられよう。すでに貯蔵段階でシュートや花器が完成し, 後述する低温要求が満たされたりん茎を植付けた場合, 開花までの過程で特定の環境が要求される生長相の移行は存在しない。また, チューリップにおいては, 植付けから開花までのシュートの生長の大部分が母球に蓄積されている養分によってまかなわれている (Ho・Rees, 1975; Rees, 1966) ことから, 植物工場における運転費のうち大きな割合を占める, 植物に対する光の供与と, それに伴う熱を排除する冷房のための電力費 (大山・古在, 1998; 菅原, 1995) が, 他の作目と比較して小さく済むものと考えられる。さらに, 植付けから開花までの期間が短い (De Hertogh, 1996)。このような性質はまた, 栽培段階での生長シミュレーションモデルの構築においては, 光合成の関与や生長相の移行によるモデルの複雑化を回避できるという



点で、有利な特性と考えられる。

一方、萌芽前のチューリップりん茎の貯蔵条件が、植付け後の生長に及ぼす影響は複雑である。チューリップが、りん茎植付け後に順調にシュートが伸長して開花するためには、17~20°Cを適温として花芽がりん茎内に形成され (Hartsema, 1961), これが完了した後に低温に遭遇する必要がある。貯蔵の温度と期間は植付け後開花までの期間や切り花品質に大きな影響を与える (Charles-Edwards・Rees, 1975a; Hobson・Davies, 1978; 川田ら, 1970; Le Nard・De Hertogh, 1993; Moe・Wickstrøm, 1973; 村井, 1970)。また、同時に新しくりん茎内に形成された子球も低温に感応し、肥大が促進される (青葉, 1976; 青葉・渋谷, 1976)。低温遭遇後のりん茎を植付けた状態で10°C以上の温度に置くと、根とシュートが急速に伸長し、開花に至る (De Hertogh・Aung, 1983; 今西, 1989; Le Nard・De Hertogh, 1993)。チューリップのこのような性質に基づいて、切り花生産技術は開発されてきた。北半球において、切り花生産のための母りん茎の収穫時期は、6~7月の一時期に限られる。そのため、チューリップの切り花栽培においては、この時期に収穫されたりん茎を貯蔵し、貯蔵期間を変えることにより異なる作付け時期に対応することになる。我が国の自然条件下における栽培では、夏季の高温下でチューリップのりん茎内で花芽形成が緩慢に進行し、これを秋季に戸外に植付けた場合、冬季の自然低温に感応し、その後の温度上昇とともにシュートの伸長と開花が進行して開花する。開花後、新球は葉から転流した光合成産物により急速に肥大する (Rees, 1966)。これより早い開花を目指す促成栽培では、圃場より収穫したりん茎を花芽の分化と発達に適温下に置き、花芽形成後に冷蔵により低温遭遇させ、低温要求が満たされた段階から加温下で栽培を行う。この場合のりん茎の貯蔵法は、乾燥状態として行う乾燥貯蔵法と、りん茎を培養土を入れたコンテナに植付けて行う湿潤貯蔵法に大別される。貯蔵設備が小規模な我が国においては、りん茎の圃場への植付けまで乾燥状態で経過させる乾燥貯蔵法が主流であり、一方、ヨーロッパにおけるチューリップ切り花の大産地であるオランダでは、栽培施設の利用効率や栽培労力の点から、大型の冷蔵庫を用いた湿潤貯蔵法がほとんどを占める (De Hertogh, 1996; 今西, 1988)。自然開花期より遅い、6~10月にかけての生産を目的とした抑制栽培については、湿潤貯蔵による方法が開発されている (De Jongら, 1990; 今西, 1994; 浦島, 1988)。これは、りん茎を秋にコンテナ等に植付け、9°Cに4週間程度置いて発根させた後に-2°Cで貯蔵し、切り花収穫予定日の2~3週間前に冷凍庫から取り出して栽培を行うものであり、オランダではすでにそれによる周年生産が行われている。一方、乾燥法によるりん茎の長期貯蔵技術はいまだ確立されておらず、特に我が国ではその確立が望まれているところである。ただし、我が国の夏季の温度はチューリップの栽培適温より著しく高く、周年的に生産を続けようとするれば、栽培は制御された環境下で行わざるを得ず、ここにも工場的生産の意義が存在しよう。

チューリップにおいて生長シミュレーションモデルを構築する際には、前述のようにりん茎の収穫から植付けまでの貯蔵条件が植付け後の生長にきわめて大きな影響を及ぼし、また栽培温度が植付け後の生長に重大な影響を及ぼすことから、これら2点を要素としてモデルに取り込むことが必要である。そのためには、貯蔵条件や栽培環境と生長との関係を定量的に把握することが不可欠である。しかし、これらの関係について、実際栽培に即してみた報告は数多くみられるが (De Hertogh, 1996; 池田, 1969; 稲葉ら, 1967; 稲村, 1995; 伊藤, 1983; 小西・稲葉, 1964; 村井, 1972; 1977; 村井・

浅子, 1977; 鈴木・川田, 1970), その機作や定量的把握を目指したものはわずかしかない(吉野・青木, 1977, 青木ら, 1978)。

本研究では, 高度環境制御下におけるチューリップ切り花の生産システムの構築を指向している。この生産システムは, 1) りん茎を低温感応の完了までを乾燥貯蔵法により貯蔵する段階と, 2) 環境制御を行った室内で水耕により栽培する段階, の2つより成り立っている。なお, チューリップにおいて, 水耕栽培でも品質のよい切り花が得ることが可能なことはすでに指摘されており(本図, 1999; 浦島, 1982), すでに自然光利用のハウス栽培ではあるが, 水耕により生産を行っている切り花生産者もオランダならびに我が国において存在する(本図, 1999)。

この生産システムの構築のため, 本研究ではまず, 従来より事例の少ない, チューリップの植付け後の生長に対するりん茎の貯蔵前歴ならびに栽培環境の量的解析を行った。すなわち, 最初に共通する実験方法と, チューリップに関する用語について説明し(第1章), 1) 実験全体の条件設定に必要な, 光質, 日長, 光を供与する生長ステージなどの照明条件がチューリップの生長に及ぼす影響についての把握(第2章), 2) りん茎の貯蔵温度と期間が生長に及ぼす影響についての母球貯蔵物質の移動との関連からの解析と定量化(第3章), 3) りん茎の長期貯蔵を目的とした貯蔵温度ならびに気相環境と, りん茎の切り花生産能力との関係についての検討(第4章), 4) 栽培温度が生長に及ぼす影響についての母球貯蔵物質の移動との関連からの解析と定量化(第5章), の諸点について検討を行った。最後に, ここまでで得られたデータならびに知見を, 制御環境下での促成切り花栽培に対応するチューリップの動的生長シミュレーションモデルの構築に集約し, その検証を行った(第6章)。

本論文をとりまとめるにあたり, 京都大学大学院農学研究科教授 矢澤 進博士に懇切なご指導とご校閲を賜った。また, 本研究を遂行からとりまとめに至るまで, 大阪府立大学大学院農学生命科学研究科教授 今西英雄博士, 同助教授 土井元章博士には終始ご指導, ご助言を賜った。ここに記して, 心より厚くお礼を申し上げる。

実験の遂行にあたっては, 元大阪府立大学農学部助手 福住久代氏, 元大阪府立大学農学部教務技師 川並定吉氏, 花卉学ならびに観賞園芸学研究室専攻生諸氏に多大のご協力を頂いた。特に, 長谷貴紀氏, 佐古田純哉氏, 梅本 剛氏には多大のご助力を頂いた。心よりお礼を申し上げる。株式会社関西テック設備・環境事業部, 山崎植物センターには一部実験材料の提供を頂いた。特に, 同研究員 勝川健三氏には, 実験の遂行にも多大なご助力を頂いた。ここに記して心よりお礼を申し上げる。植物切片の作成と検鏡には, 大阪府立大学大学院農学生命科学研究科助教授 大門弘幸博士, 同大江真道博士には, 懇切なご指導を頂いた。生長モデルの作成に関しては, 農林水産省野菜茶業試験場の岡田邦彦博士にご助言を頂いた。ここに記してお礼を申し上げる。



## 第1章 共通の材料および方法と用語

本研究における材料および貯蔵・栽培方法については基本的に以下に準じ、実験処理などにより変更あるいは修正を加えた部分については、その都度述べることとする。また、チューリップにおいて慣習的な用語が存在するため、本研究において特に定義した用語とともに説明を行う。

### 第1節 共通の材料および方法

#### 第1項 植物材料

富山県氷見市の砂質土壌で生産された‘Gander’りん茎を入手して用いた。本品種は「一重晩生 (Single late) 系」に分類され、花色は桃色である。本品種の特徴としてエチレン感受性が低く、エチレンによるりん茎貯蔵中の花芽のプラスチック発生がきわめて少ない (De Munk, 1973)。したがって、そのために引き起こされる開花率の低下といった要因を実験から排除できることが利点として挙げられる。

#### 第2項 貯蔵ならびに栽培方法

りん茎は入手後植付けまで、乾燥状態で経過させた。入手後のりん茎は新鮮重によって分別し、均等に実験区に配分した。貯蔵はプラスチックネット袋に入れて行ったが、長期低温下に置く場合など、乾燥が予想される場合には、有孔の低密度ポリエチレン袋内に入れて貯蔵した。

所定の貯蔵を終了したりん茎は、水耕栽培ベッドに植付けた (第1-1図)。栽培容器として、内径長さ620 mm x 幅278 mm x 高さ153 mmまたは長さ340 mm x 幅239 mm x 高さ90 mmの硬質プラスチックコンテナを用いた。1栽培容器あたりの植付け個数は、前者では40球、後者では20球とした。水耕養液には硝酸カルシウム $\text{CaNO}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ の $100\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ 溶液を用いて、前者に25l、後者に9l入れた。なお、りん茎養成中の窒素、リン酸、カリウムの施肥量は、そのりん茎を促成切り花生産に供した際の開花率、切り花重、花の大きさに大きな影響を与える (雨木・萩屋, 1960)。一方切り花生産時の施肥については、硝酸カルシウムの単用で他の複合肥料と遜色ない効果があることが報告されている (De Hertoghら, 1978a; 平田・浦島, 1982)。カルシウムの施用は、その欠乏による生理障害である「首折れ曲がり」 (Algera, 1968) の発生を抑制する目的もある。容器の長さや幅に合わせて調製した厚さ15mmの発泡スチロール板に穴を開け、外皮と外子球を取り除いたりん茎を挿入した。この発泡スチロール板を栽培容器中に満たした養液に浮かべた。栽培中は、養液にポンプで連続して通気を行った。蒸発散による養液の減少に対しては、適宜水を補充した。

### 第3項 温度ならびに光条件

標準の栽培温度は20°Cに設定した。ただし、温度に関する実験については、設定を種々に変更した。実験栽培期間中の温度を、温度記録計（タバイエスペック（株）RT-10）を用い、10分ごとに記録した。

照明には38Wの白色3波長域型蛍光灯（東芝ライテック（株）製 FL40SS EEXN/18-H）と100Wの白熱灯（松下電器製 LW110V 100W）を入力ワット比で3：1となるように組み合わせ、これら光源をりん茎の植付け面における光合成有効放射束が $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ となるよう、90cm上方に配置した。日長は明期12時間、暗期12時間の12時間日長を基本とした。なお、以上の条件は次の第2章における実験の結果に基づいて設定したものである。

### 第4項 調査・測定

実験によって異なるが、次節で述べる部位ごとに分解し、長さや径について測定するとともに、新鮮重を測定した。新鮮重測定後の各部位は80°Cの恒温器に一昼夜以上放置して乾燥させ、乾物重を測定した。

いわゆる「切り花品質」については多様な捉え方があるが、本研究においてはシュート新鮮重、全花茎長、花被片長をその指標とすることを基本とし、これに第1節間長、上位節間長を加える場合もある。

### 第5項 解析に用いたソフトウェア

収集したデータの集計、統計解析、数値演算には、PowerMacintosh G3（アップルコンピュータ（株））上で動作する「Microsoft Excel 98 for Macintosh」（マイクロソフト（株））、「STATSTICA 4.1J」（StatSoft Inc.）、「Mathcad PLUS 6」（住友金属工業（株））、「Excel統計for Macintosh」（社会情報サービス（株））、「DeltaGraph ver.4.0」（日本ポラロイド（株））を適宜使用した。





**Fig. 1-1.** Forcing in the experiments

## 第2節 用語

本研究においていくつかの用語を以下のように定義して，論文中に用いた。

- 1) 母球 (mother bulb) : りん茎の掘上げ時より存在する，葉が変形して肥大したりん片 (scale) と，茎が短縮した底盤部 (basal plate) をあわせた部位であり，ノーズ，内子球は含めない (第1-2図) . 更新型有皮りん茎に分類されるチューリップでは，母球はシュート，子球の生長にともなって消耗し，開花時以降にはほぼ消失する。
- 2) シュート (shoot) : りん片以外の葉 (普通葉) ，りん茎の底盤部以外の茎 (花茎) ，花器を併せた部位をさす (第1-2図) . 一般にチューリップの切り花は，球根ごと収穫し，球根を割った上，花茎の底盤部への付着部で切断して得る。したがって，シュートの新鮮重は，切り花重に相当する。
- 3) ノーズ (nose) : 母球の先端から現れるまでの段階のシュートを，慣例的にノーズと呼ぶ (第1-2図) .
- 4) 花器 (floral organs) : 花 (flower) を構成する器官すべてを併せた部位を指す。すなわち，それぞれ3個の外花被，内花被，外雄ずい，内雄ずい，1個の雌ずいからなる。
- 5) 葉 (leaf) : 底盤部に最も近い普通葉 (foliage leaf, 以下単に「葉」) を第1葉とし (第1-2図) ，それより上位の葉を順次第2葉，第3葉とする。
- 6) 節間 (internode) : 花茎のうち底盤部との付着部から第1葉までの部分を第1節間，第1葉から第2葉までの部分を第2節間とする (第1-2図) . 第4節間以上の上位節間に関しては，花被の付着部にいたるまでを合わせて扱った。
- 7) 開花 (anthesis) : 花被片が色づき，上部が開裂した段階をもって，開花と判断した。
- 8) 到花日数 (days from planting to anthesis) : 植付けから開花までの日数。
- 9) 子球 (daughter bulb) : 母球内に着生する内子球 (inner daughter bulb) と，外側に着生する外子球 (outer daughter bulb, offset) に分けられる (第1-2図) . 本論文の図表中では内子球を単にdaughter bulb, 外子球をoffsetと表記した。なお，チューリップのりん茎生産において，子球が植付けた母球より下の方に垂下して形成される，「垂下球」とよばれる現象がみられることがあり (菽屋・雨木, 1957) ，植付けるりん茎が小さい場合や，植付け前のりん茎の貯蔵中に光が照射された場合に発生することが明らかとなっている (Tsutsui, 1980) が，本研究における実験では，観察期間が垂下球の発生時期より早い時期に限られていることもあり，まったく問題とはならなかった。

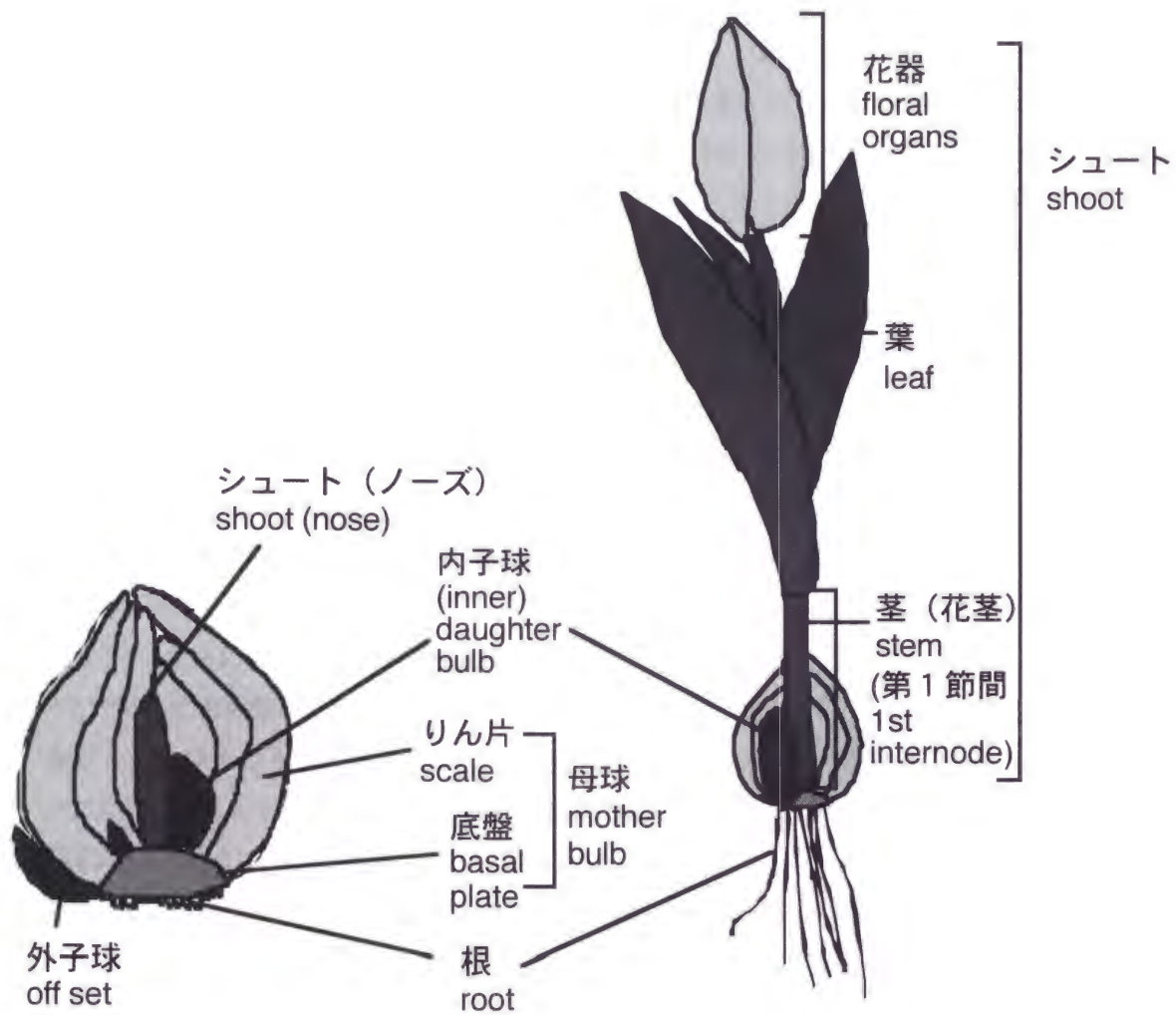


Fig. 1-2. Component parts of tulip plant.

## 第2章 照明条件が水耕チューリップの生育開花に及ぼす影響

切り花栽培一般において、光条件は生育や開花、ひいては品質を左右する重要な要因である。光の植物の生育に対する影響は、光合成による物質生産を通じたものと、光形態形成反応を通じたものに大別できる。チューリップの球根生産においては、栽培中に受ける放射強度が大きな影響を与えることが示されている（Benschop, 1980 ; Ho・Rees, 1977 ; Rees, 1966 ; Vanden Valk・Van Gils, 1990）。一方、チューリップの切り花生産においては、栽培中の光条件が生育ならびに品質に及ぼす影響についてみた報告は少なく、生長調節物質による花茎伸長の制御との関連からみた例（Okubo・Uemoto, 1984a ; b）がある程度である。

植物の工場的生産において、照明条件の設定は重要な課題である。照明設備のコストの他に、光源から発生した熱を栽培室から除去するための空調設備のコストが費やされることになり、これが生産コストの上昇につながる（大山・古在, 1998 ; 菅原, 1995）。すなわち、生産物の品質上許される限り、光源に対する入力エネルギーを低減することが、効率的な生産のために望まれる。

低温を受けたチューリップのりん茎は、暗黒下において栽培しても開花に至ることが観察されている（Okubo・Uemoto, 1984a）。このことは、チューリップにおいては、りん茎中の貯蔵養分により開花に至るまでの生育を支えうることを示している。

本章では以上の点を踏まえ、次章以後の実験における照明条件設定のための基礎的な知見を得ることを目的に、さらにチューリップ切り花の植物工場的生産をも念頭に置き、照明条件が水耕チューリップの生育に及ぼす影響について、以下の点の検討を行った。

- 1) 遠赤色波長域成分をほとんど含まない蛍光灯による単独照明と、遠赤色波長域を豊富に含む白熱灯を付加した照明下で栽培した場合の切り花品質の違い。
- 2) 照明時間が生育に与える影響。
- 3) 植付けから開花までの栽培時期ごとの照明の有無が生育に与える影響。

### 第1節 栽培時の照明光源が切り花品質に及ぼす影響

#### 第1項 材料および方法

富山県氷見市の砂地産‘Gander’ 11cm球を1993年6月初めに入手した。花芽分化を揃えるため、6月15日より1週間30°Cで貯蔵し、20°Cに移した。8週間20°Cで貯蔵し、花芽が雌ずいを形成したことを確認した後、19週間の2°C貯蔵を開始した。2°C貯蔵終了後、12月28日より水耕栽培を行った。栽培温度は20°C一定とした。照明について次の2種類を設定した。

- 1) 蛍光灯単用区 38W 3波長域型蛍光灯（東芝ライテック（株）製 FL40SS EEXN/18-H）のみを照射に使用。



2) 蛍光灯+白熱灯区 1) と同じ3波長域型蛍光灯と、100W白熱灯（松下電器製 LW110V）を電力ワット比で3：1となるように組み合わせて使用。

いずれも90cm上方に配置し、りん茎の植付け面における光合成有効放射束が $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ となるように調整した。

開花時に10個体を採取した。開花日、シュート新鮮重、節間長、花被片長について記録を行った。

## 第2項 結果

両区とも植付けたすべての個体が開花に至った。到花日数、シュート新鮮重、第1節間長、花被片長については、実験区間で5%レベルで有意な差が存在しなかった（第2-1表）。しかし、第4節間より上の上位節間長は蛍光灯+白熱灯区が蛍光灯単用区と比較して有意に大きくなった。蛍光灯単用区の切り花は上位葉により形成される葉筒内に隠れるような草姿になったのに対し、蛍光灯+白熱灯区は葉筒から伸び出した草姿となった。さらに、蛍光灯+白熱灯区では、上位節間の伸長に起因して全花茎長も大きくなった（第2-1表）。花色については、両区間に特に可視的な差異は認められなかった。

**Table.2-1.** Effects of light source for forcing on days from planting to anthesis and some indices of the cut flower quality of 'Gander' tulips.

Light source	Days from planting to anthesis	Shoot fresh weight (g)	Internode length (cm)		Total stem length (cm)	Perianth length (cm)
			1st	4th internode and above		
FL <sup>z</sup>	18	34.9	14.7	11.5	48.3	4.4
FL and INC <sup>y</sup>	18	35.7	15.4	15.0	52.5	4.4
Significance <sup>x</sup>	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05.	P<0.05	P<0.05	P≥0.05

<sup>z</sup> Three-band florescent lamps.

<sup>y</sup> Incandescent lamps.

<sup>x</sup> Student's t-test.

## 第2節 照明時間が生育開花に及ぼす影響

### 第1項 材料および方法

富山県氷見市の砂地産‘Gander’11cm球を1993年6月初めに入手した。6月15日より1週間30°Cで貯蔵し、20°Cに移した。8週間20°Cで貯蔵し、雌ずいが形成されたことを確認した後、12週間の2°C貯蔵を開始した。2°C貯蔵終了後、11月9日に植付けて水耕栽培を行った。栽培温度を20°C一定とした。照明器具として、38W 3波長域型蛍光灯と100W白熱灯を電力ワット比で3：1となるように組み合わせ、90cm上方に配置して、りん茎の植付け面における光合成有効放射束密度が $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ となるよう調整した。

栽培時の照明サイクルとして、次の3区を設定した。

- 1) 24時間照明区：連続して照明を行った。
- 2) 12時間照明区：7:00～19:00の12時間照明を行い、19:00～7:00の12時間は暗黒とした。
- 3) 暗黒区：照明を行わず、暗黒下で栽培を行った。

植付け時、植付け後1週間ごとならびに開花時に10個体を採取し、部位（母球、シュート、花器、内子球）ごとの新鮮重ならびに乾物重、節間長、花被片長を測定した。

### 第2項 結果

暗黒区の植物は、植付け3週間後まで生育を続けたが、その後シュートが枯死し、開花には至らなかった。12時間照明区と24時間照明区はすべての個体が開花に至った。

12時間照明区と比較して24時間照明区が5日早く開花し、その差は5%レベルで有意であった（第2-2表）。しかし、開花時におけるシュート新鮮重、節間長、全花茎長、花被片長には、この両区間に有意な差は存在しなかった（第2-2表）。花色については、両区間に特に可視的な差異は認められなかった。

植付け後の全植物体乾物重の変化について、第2-1図に示した。12時間照明区と比較して、24時間照明区、暗黒区における乾物重の減少速度は若干大きい傾向がみられた。しかし、開花時における12時間照明区と24時間照明区の間には、有意な差が存在しなかった。

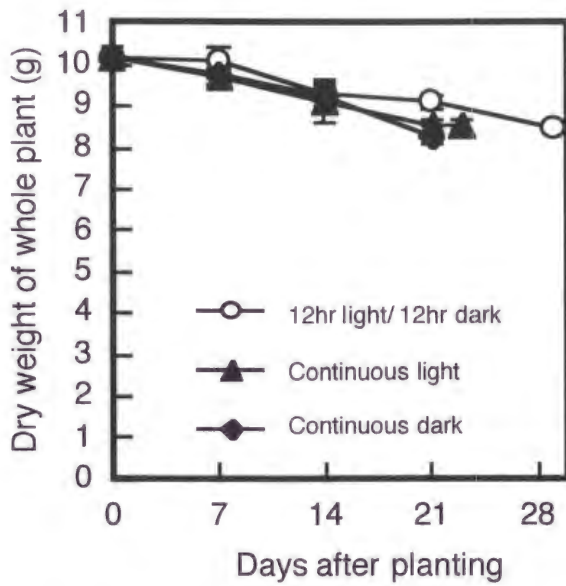
シュート乾物重の植付け後の変化についてみると（第2-2図）、12時間照明区ならびに暗黒区と比較して、24時間照明区で増加速度が大きかった。また、内子球乾物重の植付け後の変化についてみると（第2-3図）、やはり24時間照明区で増加速度が大きかった。しかし、開花時におけるシュートならびに内子球の乾物重は、12時間照明区と24時間照明区との間に有意な差は存在しなかった。

**Table.2-2.** Effects of lighting cycle during forcing on days from planting and anthesis and some indices of the cut flower quality of 'Gander' tulips.

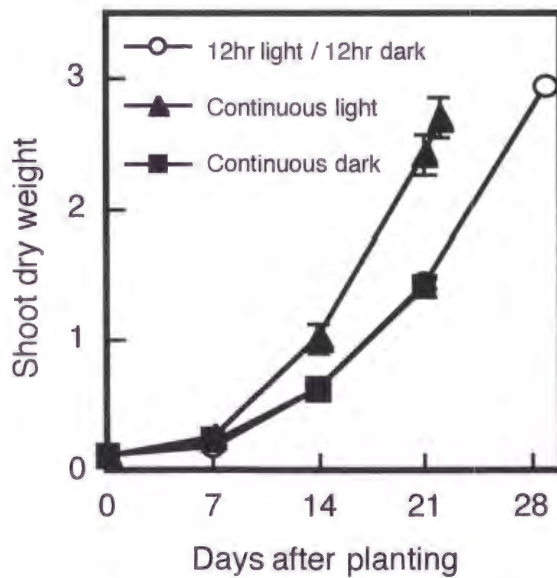
Lighting	Days from planting to anthesis	Shoot fresh weight (g)	Internode length (cm)		Total stem length (cm)	Perianth length (cm)
			1st	4th internode and above		
12hr light/ 12hr dark	28	30.6	13.8	13.7	45.6	47.8
Continuous light	23	28.1	14.4	13.6	47.1	45.8
Significance <sup>z</sup>	P<0.01	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05

<sup>z</sup> Student's t-test.

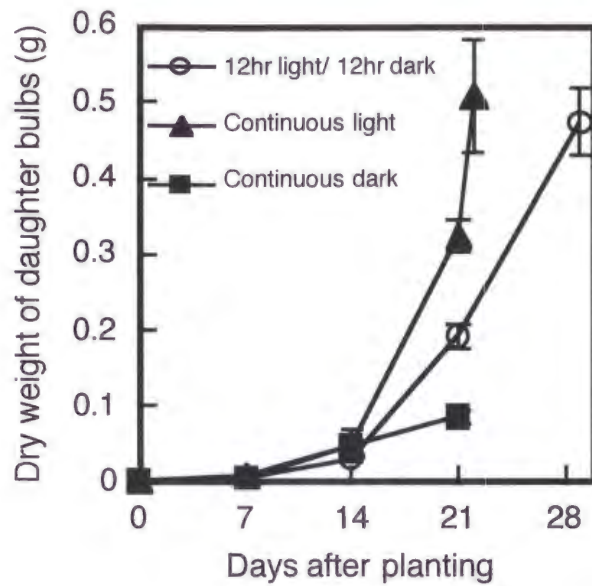




**Fig. 2-1.** Changes in dry weight of whole 'Gander' tulip plant as related to lighting cycle during forcing. Vertical bars indicate standard errors (n=10).



**Fig. 2-2.** Changes in shoot dry weight of 'Gander' tulips as related to lighting cycle during forcing. Vertical bars indicate standard errors (n=10).



**Fig. 2-3.** Changes in dry weight of daughter bulbs of 'Gander' tulips as related to lighting cycle during forcing. Vertical bars indicate standard errors (n=10).

### 第3節 植付け後栽培時期ごとの照明の有無が生育開花に及ぼす影響

#### 第1項 材料および方法

富山県氷見市の砂地産 'Gander' 11cm球を1993年6月初めに入手した。6月15日より1週間30°Cで貯蔵し、20°Cに移した。8週間20°Cで貯蔵し、雌ずいが形成されたことを確認した後、12週間の2°C貯蔵を開始した。2°C貯蔵終了後、11月9日より水耕栽培を行った。栽培温度を20°C一定とした。

照明器具として、38W 3波長域型蛍光灯と100W白熱灯を電力ワット比で3:1となるように組み合わせ、90cm上方に配置して、りん茎の植付け面における光合成有効放射束密度が $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ となるよう調整した。暗黒処理の有無ならびに時期を変えて、次の4区を設定した。

- 1) 対照区：植付けから開花まで1日12時間照明を行って栽培。
- 2) 前期暗黒区：植付けから7日目まで暗黒、以後12時間照明で栽培。
- 3) 中期暗黒区：植付けから7日目まで12時間照明、植付け8日目から14日目まで暗黒、以後開花まで12時間照明で栽培。
- 4) 後期暗黒区：植付けから14日目まで12時間照明、以後開花まで暗黒で栽培。

植付け時、植付け後1週間ごとならびに開花時に10個体を採取し、部位（母球、シュート、花器、内子球）ごとの新鮮重ならびに乾物重、節間長、花被片長を測定した。

#### 第2項 結果

すべての個体が開花に至った。到花日数は、中期暗黒区が対照区と比較して2日小さくなり、この差は5%レベルで有意であったが、その他の暗黒処理を挿入した区は、対照区と有意な差がなかった（第2-3表）。開花時におけるシュート新鮮重、花被片長は、いずれの時期を暗黒としても、対照区との間に有意な差が存在しなかった（第2-3表）。開花時における第1節間長は、前期暗黒区が最も小さく、後期暗黒区がもっとも大きかった。花茎長は、後期暗黒区が最も大きく、中期暗黒区が最も小さかった（第2-3表）。

植付け後の節間の伸長速度の変化について、第2-4図に示した。第1節間は、中期暗黒区、後期暗黒区で、それぞれ暗黒処理が行われた時期における伸長速度が大きかった。一方、第4節間以上を合わせた上位節間は、中期ならびに後期暗黒の開花前における伸長速度が大きかった。

いずれの区においても、植付け後に全植物体乾物重は減少した（第2-5図）。中期暗黒区、後期暗黒では、それぞれ暗黒処理が行われていた時期における全植物体の乾物重の減少速度が大きかった（第2-6図）。暗黒処理を挿入した区の開花時における全植物体乾物重は、いずれも対照区のそれと比較して有意に小さくなり、また、暗黒処理の時期が開花に近い区ほど小さくなった。

植付け後のシュート乾物重の変化についてみると、後期暗黒区の開花前の増加量が他の区と比較し

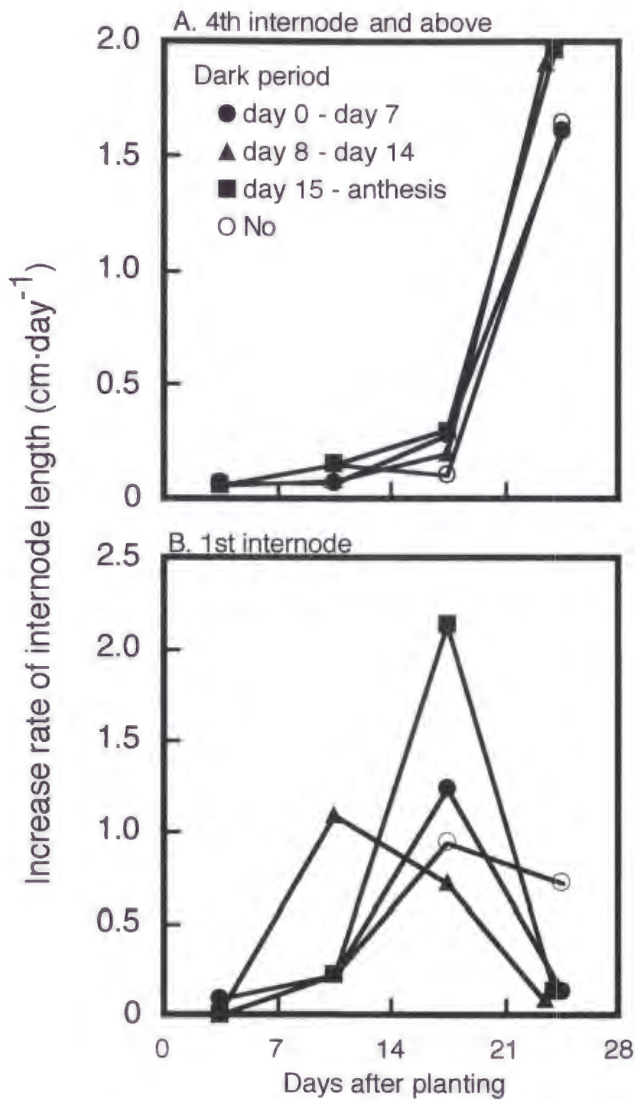
て小さく、開花時におけるシュート乾物重は対照区と比較して有意 ( $P < 0.01$ ) に小さかった (第2-7図, 第2-8図)。その他の暗黒処理を挿入した区の開花時におけるシュート乾物重は、対照区との間に有意な差が存在しなかった。



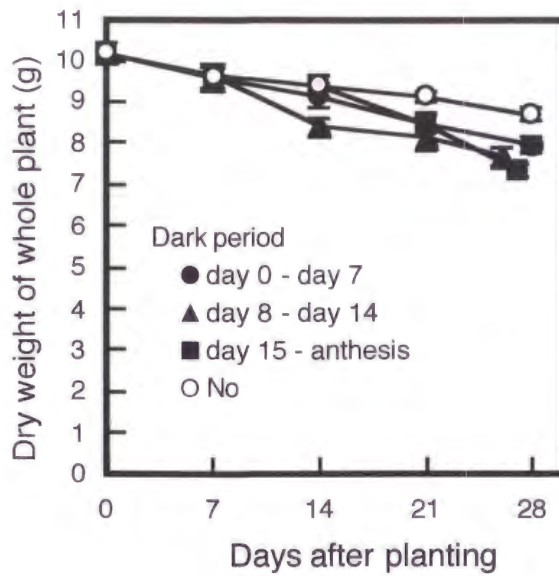
**Table.2-3.** Effects of dark period which was applied at different time of forcing on days from planting and some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

Dark period	Days from planting to anthesis	Shoot fresh weight (g)	Internode length (cm)		Total stem length (cm)	Perianth length (cm)
			1st	4th internode and above		
No (control)	28	30.6	13.7	13.6	45.6	4.8
day 0 - day 7	28 $P \geq 0.05^z$	31.9 $P \geq 0.05$	12.2 $P < 0.05$	14.0 $P \geq 0.05$	45.0 $P \geq 0.05$	4.8 $P \geq 0.05$
day 8 - day 14	26 $P < 0.05$	30.5 $P \geq 0.05$	13.7 $P \geq 0.05$	11.8 $P < 0.01$	41.8 $P < 0.01$	4.8 $P \geq 0.05$
day 15 - anthesis	27 $P \geq 0.05$	30.6 $P \geq 0.05$	17.7 $P < 0.01$	15.3 $P \geq 0.05$	53.3 $P < 0.01$	4.6 $P \geq 0.05$

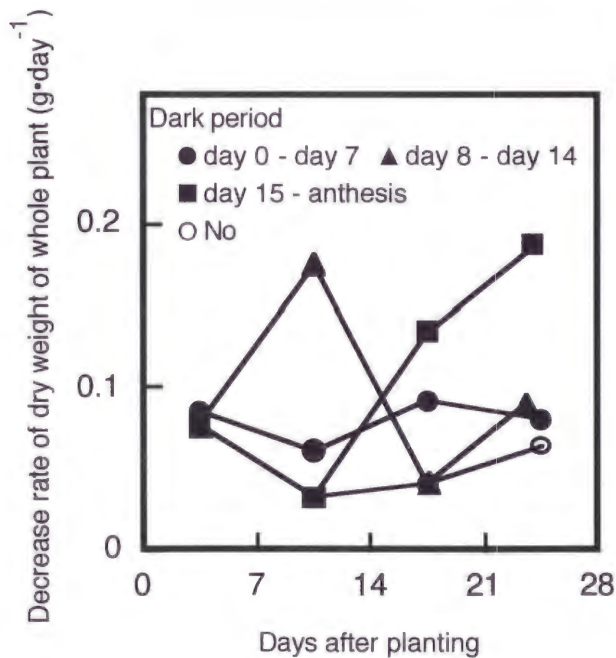
<sup>z</sup>Student's t-test between treatments and control.



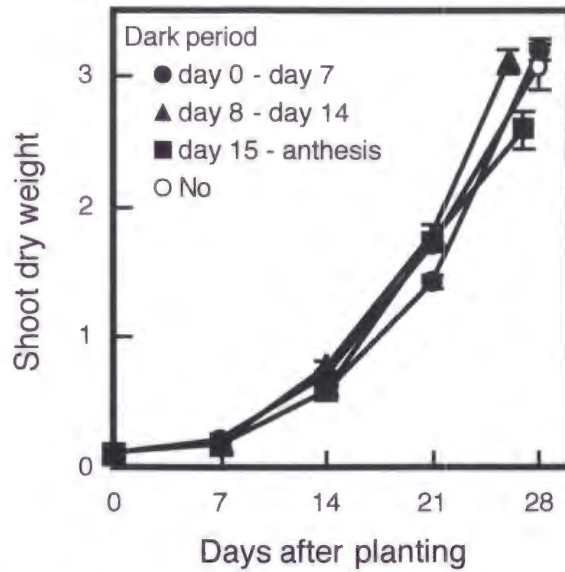
**Fig. 2-4.** Internode elongation rate of 'Gander' tulips as related to dark period applied to plants at different time of forcing. Plants were forced under 12 hr light / 12 hr dark except for dark period.



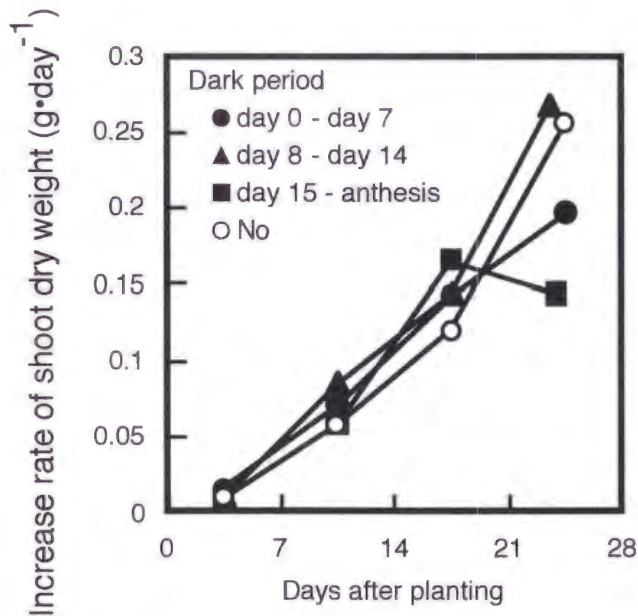
**Fig. 2-5.** Dry weight of whole 'Gander' tulip plant as related to dark period which was applied to plants at different time of forcing. Plants were forced under 12 hr light / 12 hr dark except for dark period. Vertical bars indicate standard errors (n=10).



**Fig. 2-6.** Decrease rate of dry weight of whole 'Gander' tulip plant as related to dark period which was applied to plants at different time of forcing. Plants were forced under 12 hr light / 12 hr dark except for dark period. Vertical bars indicate standard errors (n=10).



**Fig. 2-7.** Changes in shoot dry weight of 'Gander' tulips as related to dark period which was applied to plants at different time of forcing. Plants were forced under 12 hr light / 12 hr dark except for dark period. Vertical bars indicate standard errors (n=10).



**Fig. 2-8.** Increase rate of shoot dry weight of 'Gander' tulips as related to dark period which was applied to plants at different time of forcing. Plants were forced under 12 hr light / 12 hr dark except for dark period.

#### 第4節 考察

光質は植物の節間伸長に影響を及ぼす。白熱灯は蛍光灯と比較して、遠赤色波長域を多く含む(稲田, 1984; Downsら, 1957)。トマト, ダイズ, ディルなど数種の植物において, 白熱灯による補光は蛍光灯によるものと比較して茎の伸長を促進する(Downsら, 1957)。遠赤色域の放射量を多くした蛍光灯による照射により, ヒマワリの茎の伸長は促進される(村上ら, 1991; 村上ら, 1992)。第1節の実験の結果, これらの事例とは異なり, チューリップの下位節間の伸長は, 照明光源の種類により大きくは影響されなかった(第2-1表)。一方, 上位節間が蛍光灯+白熱灯区において長くなったことは, 上述の他の植物における例と一致する。しかし, チューリップの上位節間の伸長は, 暗黒に置かれることによる影響がないか, むしろ抑制されることが報告されており(Okubo・Uemoto; 1984a, b), 多くの植物の茎の伸長が暗黒下で顕著に促進されることとは逆であることから, その伸長制御の機作が他の植物における, 例えば赤色/遠赤色光比によるフィトクロームによる制御と同じかどうかは疑問が残る。チューリップ切り花の品質上の問題として, 花首部の伸長が不良で, 花らいが葉筒のなかに隠れてしまう, 「葉もぐり」と呼ばれる現象があり, 市場評価を低くする要素の一つとなっているが, 人工照明の光源として, 光エネルギーへの変換効率のよい蛍光灯を主体として, 白熱灯を付加することにより, この問題が回避できるであろう。

第2節の実験では, 開花の直前とみられる時期にそれまで順調に伸長していた暗黒区で, 突然シュートが褐変・枯死し, 開花に至らなかった。このことは, Okubo・Uemoto (1984a, b) が, チューリップを完全な暗黒状態で栽培した場合においても開花に至るのを観察したこととは異なった結果となった。Hanks・Rees (1979) は, 乾燥で5℃低温貯蔵を行ったチューリップ数品種について, 8時間の短日と16時間の長日で促成した結果, 到花日数には差がなかったことを報告している。それに対して第2節の実験では, 24時間照明区が12時間照明区と比較して開花が5日早まった。Hanks・Rees (1979) の実験においては, 長日区の照度を短日区の半分として, 1日のサイクル中での総放射量を同じに揃えているのに対し, 第2節の実験ではそのような操作を行っていない。そのため, 24時間照明区において照明から受ける総赤外放射量が多くなったため, 植物体の温度が高まり, 開花が早まった可能性がある。一方で, 少なくとも暗黒区においてもシュートが旺盛に生長していた植付け14日後まで, 12時間照明区と暗黒区のシュート(第2-2図), 内子球(第2-3図)の乾物重増加速度はほぼ同じであったことから, 連続的な明条件が開花を早める作用がある可能性も考えられる。24時間照明区と12時間照明区との間には, 切り花品質の大きな違いがなかった(第2-2表)。先のHanks・Rees (1979) の報告では, 9℃で促成した場合には, 長日区の花茎長が有意に長くなったのに対し, 18℃で促成した場合には, 有意差がなかったとしている。本実験における栽培温度は20℃に設定しており, このような比較的高温下での栽培では, 光が照射されている時間の品質への影響は現れにくいものと考えられる。

第3節では, 植付けから開花までの時期を前・中・後期の3期に分け, それぞれを連続して暗黒と



する実験区を設定して、生育・開花に及ぼす影響をみた。中期暗黒区の到花日数は、対照区すなわち開花まで1日12時間照明としたもの比較して有意に小さくなったが、その短縮日数は2日と小さかった(第2-3表)。また、前期暗黒区は対照区と比較して第1節間長が有意に短く、後期暗黒区は有意に長くなった。Okubo・Uemoto(1984a, b; 1985; 1986a, b)は、暗黒処理がチューリップの節間伸長に及ぼす影響について一連の研究を行っている。チューリップを暗黒下で栽培すると、第1節間長が顕著に長くなる一方で、最上位節間が極端に短くなる(Okubo・Uemoto, 1984a)。第1節間の伸長促進には、その伸長が最も盛んな時期における暗黒処理が有効で、わずかな照射量ならびに照射時間の光照射によっても効果が著しく減退する(Okubo・Uemoto, 1984b)。植付けから開花まで続けて暗黒に置かれると、最上位節間の伸長が強く抑制されるが、生育期間中の限られた時期のみの暗黒は最上位節間伸長の抑制効果をもたない(Okubo・Uemoto, 1984a)。第3節の結果はこれらの結果とほぼ一致した。すなわち、対照区において最も第1節間の伸長が盛んだった植付け15日以後に暗黒に置かれた後期暗黒区において、開花時の第1節間長は著しく長くなっており、一方で上位節間の伸長は対照区と差がなかった。

第3節において、中期あるいは後期に暗黒処理を受けた場合、その期間における植物体全体の乾物重の減少速度が暗黒処理を受けていない他の区と比較して大きくなり、シュートの乾物重増加速度も小さくなった。また、その程度は後期暗黒区でより大きかった。一方、前期暗黒区ではこの現象がみられなかった。暗黒に置かれた時期によるこの現象の程度の違いは、チューリップの受光態勢、すなわち葉の母球からの伸び出し程度や水平方向への拡がりに関係していると考えられる。

注目すべき点は、第2節、第3節のすべての実験区で、植付け後の植物体全体の乾物重が徐々に減少したことであろう。このことから、開花までの光合成は呼吸による損失を部分的に補填するに留まり、開花時における新器官、すなわち、シュート、根、内子球の乾物蓄積への寄与は小さい、換言すれば、新器官の乾物蓄積のほとんどが母球の貯蔵物質に由来するものと推察される。このような結果がもたらされた理由の1つとして、本実験では栽培中に与えた光量( $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ )が低いことがあげられる。Benschop(1980)のデータから、圃場条件におけるチューリップの光補償点はおおむね $100\sim 200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ と推測される。また先にも述べたように、チューリップは開花直前まで葉の受光態勢が整わない。本実験における測定期間は開花時まで限定されており、この段階では葉で十分光合成が行われず、結果としては生長への寄与が小さくなると考えられる。なお、これらの実験結果は、Rees(1966)による、圃場においてもチューリップ植物の全体乾物重の開花前までの減少するという報告、Ho・Rees(1975)による、チューリップの新根とシュートのかなりの部分が母球のりん茎から移動してきた物質で成り立っている報告とも符合する。また、当年着生している葉の光合成は、開花後の内子球すなわち次世代に母球となるりん茎の発育に大きく寄与することが、Rees(1966)、Aungら(1973)らによって指摘されている。

以上のことを踏まえると、以後の実験における照明条件の設定については、次のような形が想定される。1) 光源として3波長域型蛍光灯に白熱灯を付加したものをを用いる。2) 照明時間は12時間で十分である。3) 植付け後、生育の初期については、照明の必要はない。

## 第5節 摘要

照明条件が水耕チューリップの生育に及ぼす影響について検討した。

1. 3波長域型蛍光灯の単用と、3波長域型蛍光灯と白熱灯を組み合わせた（電力ワット比3：1）2種類の照明条件（いずれも植付け面における光合成有効放射束密度が $100 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ ）で栽培を行って開花をみた。到花日数、シュート新鮮重、第1節間長、花被片長には、実験区間で有意な差が存在しなかったが、上位節間長が蛍光灯＋白熱灯区が蛍光灯単用区と比較して有意に大きくなった。
2. 24時間照明、12時間照明ならびに暗黒下で栽培を行って生育開花をみた。暗黒下では植付け3週間目以降に枯死した。24時間照明区では12時間照明区と比較して5日早く開花した。しかし、切り花品質、シュートならびに内子球の乾物重については有意な差がなかった。
3. 植付けから開花までの期間を3分割し、それぞれのうち1期を暗黒、残り2期を1日12時間照明として生育開花をみた。いずれの暗黒区も開花時のシュート新鮮重、花被片長は、全期間12時間照明とした対照区との間に有意な差がなかった。第1節間長ならびに全花茎長は後期暗黒区で最も長くなった。中期ならびに後期暗黒区で、暗黒に置かれた期間中の第1節間の伸長が促され、全植物体乾物重の減少速度が大きくなった。
4. 本実験で設定した照明条件の範囲では、光合成による植物全体の乾物量への影響は小さく、そのことに起因する切り花品質に対する影響も小さいと考えられた。



### 第3章 りん茎の貯蔵温度と期間が水耕チューリップの生育開花に及ぼす影響の解析

チューリップがりん茎の植付け後に順調なシュート伸長をして開花するためには、りん茎内において花器が形成された後に、低温に遭遇する必要がある (Le Nard・De Hertogh, 1993; Rees・Charles-Edwards, 1975)。りん茎の掘上げ時には、りん茎内において花芽分化がまだ始まっておらず、その後の花芽の分化・発達は15~20°Cを適温として進行する (Hartsema, 1961)。また、低温として働く有効な温度域は、-2~10°Cとされている (今西, 1989)。花芽の分化・発達の適温域に置かれる期間 (今西ら, 1997) ならびに低温貯蔵の温度と期間 (Charles-Edwards・Rees, 1975a; Hobson・Davies, 1978; 川田ら, 1970; Le Nard・De Hertogh, 1993; Moe・Wickstrøm, 1973; 村井, 1970) は、到花日数と切り花品質に大きな影響を与えることが示されている。

我が国においても、切り花生産者向けに促成栽培の指針を与えることを目的として、りん茎の貯蔵温度と期間の検討が行われてきた (De Hertogh, 1996; 池田, 1969; 稲葉ら, 1967; 稲村, 1995; 伊藤, 1983; 小西・稲葉, 1964; 村井, 1972; 1977; 村井・浅子, 1977; 鈴木・川田, 1970)。しかしながら、これらのほとんどは、特定の作型を対象とした散発的なデータの収集の域を越えていない。

本章では、

- 1) 2°C一定の低温下での貯蔵期間を変えたりん茎を栽培し、貯蔵条件が切り花品質に及ぼす影響について検討する。
  - 2) 植付け後の生育様相を経時的に計測し、多変量解析法ならびに生長解析法を用いて、貯蔵期間がチューリップの生育に及ぼす影響を明らかにするための基本的な考え方を提示する。
  - 3) 以上で得られた考え方をもとに、低温貯蔵に移す前の20°C貯蔵期間や、低温貯蔵の温度と期間を変えて栽培し、生育開花に及ぼす影響を解析する。
  - 4) 貯蔵期間と生長解析における生長指標との関係の数式化を試みる。
  - 5) 植付け後の茎の伸長の組織学的観察を行う。
- ことを内容としている。

#### 第1節 多変量解析法ならびに生長解析法によるりん茎の2°C貯蔵期間が生育開花に及ぼす影響の解析

##### 第1項 材料および方法

###### 1. りん茎の貯蔵と栽培

富山県氷見市の砂地産 'Gander' 11cm球を入手した。1993年6月16日より1週間30°Cで貯蔵し、20°C

に移した。8週間20°Cで貯蔵し、花芽が雌ずいを形成したことを確認した後、2°C貯蔵を開始した。りん茎を2°Cで0, 3, 6, 9, 12, 15, 18, 30週間貯蔵し、水耕栽培を行った。栽培温度は20°C一定、12時間照明とした。

## 2. 測定

植付け時、植付け後1週間ごとならびに開花時に10個体を採取した。測定は第3-1表に示した項目について行った。

## 3. 生長曲線のあてはめ

植物体の部位ごとに、生長曲線の指数曲線へのあてはめを検討した。

栽培期間中に部位の乾物重が増加している場合、

$$DW = b \cdot e^{at} \quad [3-1]$$

減少している場合、

$$DW = c - b \cdot e^{at} \quad [3-2]$$

ただし、DW, 乾物重 [g] ; t, 植付け後経過日数 [days] ; e, 自然対数の底 ; a, b, c, 定数。

## 4. 相対生長率の計算

栽培期間中に乾物重が増加した部位について、式 [3-1] による回帰が有意であった場合、Blackman (1919) ならびにFisher (1920) によって示された生長解析法に基づき、以下の式から植付けから開花までの相対生長率を算出した。

$$R_{pa} = \frac{\ln DW_a - \ln DW_p}{t_{pa}} \quad [3-3]$$

ただし、 $R_{pa}$ , 植付けから開花までの相対生長率 [ $\text{day}^{-1}$ ] ;  $t_{pa}$ , 到花日数 [days] ;  $DW_a$  は開花時乾物重 [g] ;  $DW_p$ , 植付け時乾物重 [g] .

## 5. 相関分析と主成分分析

第3-1表に示した測定項目について、相関ならびに主成分分析を行った。また、これとは別に生長解析法における生長指標、すなわち到花日数、部位別の植付け時乾物重、開花時乾物重、相対生長率について、主成分分析を行った。

## 6. 生長指標の2°C貯蔵期間に対する回帰

収集した生長指標、すなわち到花日数、植付け時乾物重、開花時乾物重、相対生長率とりん茎の2°C貯蔵期間との間の回帰について計算した。直線、2次曲線、双曲線、対数曲線、指数曲線、ロジス

ティック曲線をあてはめ、最も小さいP値をとった曲線をもっとも適合性の高い回帰モデルと判断した。

## 第2項 結果

### 1. 到花日数と切り花品質

2℃貯蔵を行わずに植付けたりん茎は植付け100日後までは開花せず、3週間の貯蔵を行ったものでは半数が開花に至った(第3-2表)。花茎長、第1葉長、シュート新鮮重は12週間までは2℃貯蔵期間が長くなるにつれて増大したが、以後30週間までは減少した(第3-3表)。花被片長は2℃貯蔵期間が長くなるにつれて減少した。シュート新鮮重と花被片長から判断して、最もすぐれた品質の切り花が得られるりん茎の2℃貯蔵期間は12週間であった。それより長期にわたる2℃貯蔵は切り花品質の低下をもたらした。

### 2. 植付け時における乾物重

開花時における植物全体と母球の乾物重は、りん茎の2℃貯蔵期間の延長に伴い、わずかに減少した(第3-1図A)。シュートと花器の植付け時乾物重はりん茎の2℃貯蔵期間の延長にともなって増加した(第3-1図C, D)。内子球の植付け時乾物重は、2℃貯蔵期間が18週間まではわずかな増加がみられただけであったが、30週間では著しく大きくなった(第3-1図E)。

### 3. 到花日数

到花日数は、りん茎の2℃貯蔵期間の延長に伴い、双曲線的に減少した(第3-2表, 第3-2図)。

### 4. 開花時における乾物重

シュートの開花時乾物重は、りん茎の2℃貯蔵期間の延長に伴って増大し、2℃貯蔵期間が12週間で最大値の2.9gとなった後、減少に転じた(第3-3図C)。花器の開花時乾物重はりん茎の2℃貯蔵期間の延長に伴って減少した(第3-3図D)。内子球の開花時乾物重はりん茎の2℃貯蔵期間の延長に伴って増大し、2℃貯蔵期間が30週間で2.5gと顕著に大きくなった(第3-3図E)。これら部位の開花時乾物重は、りん茎の2℃貯蔵期間の関数として表すことができた(第3-4表)。母球の開花時乾物重は変動が大きかったものの、2℃貯蔵期間の延長に伴って減少する傾向がみられた(第3-3図B)。一方、植物体全体(第3-3図A)ならびに根の開花時乾物重(第3-3図F)については、一定の傾向がみられなかった。

### 5. 植付け後の乾物重の変化

植物体全体ならびに母球の乾物重は、りん茎の2℃貯蔵期間の長短に関わらず、植付け後減少した(第3-4図A, B)。一方、シュート、花器、内子球の乾物重は、植付け後増大した(第3-4図C, D, E)。これらの減少あるいは増加の速度は、より長い期間2℃で貯蔵されたもので大きかつ



た。週当たりの母球の乾物減少速度と新器官全体の乾物増加速度との間には高度に有意な相関 ( $r=0.78$ ,  $P<0.001$ ) が存在した。また、シュート乾物重 (g) と、全体の乾物減少速度 ( $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ ) との間にも、高度に有意な相関 ( $r=0.694$ ,  $P<0.001$ ) が存在した。植物体全体ならびに母球の植付け後の乾物重変化は式 [3-2] で、シュート、花器、内子球は式 [3-1] で良好に近似され、いずれも5%レベルで有意であった。しかし、根は植付け後短期間で乾物の増加が停止し、指数曲線で近似することはできなかった (第3-4図F)。

## 6. 相対生長率

式 [3-1] で良好に近似されたシュート、花器、内子球について、植付けから開花までの相対生長率を算出した。これら部位の相対生長率はいずれもりん茎の2°C貯蔵期間の延長に伴って増加から減少に転じ、シュートと内子球で2°C貯蔵期間18週間、花器で12週間で最大値をとった (第3-5図)。また、これらの相対生長率は2°C貯蔵期間に対する2次関数として表すことができた (第3-5図, 第3-4表)。内子球の相対生長率は、シュート、花器のそれより常に大きい値となった。

## 7. 相関分析と主成分分析

まず、到花日数や開花時に得られた各部位の新鮮重、乾物重、長さなど57形質について相関分析と主成分分析を行った。相関分析の結果、植物体の部位の多くにおいて、新鮮重、乾物重、長さの間に高い相関が存在した。中でも、シュートの新鮮重と乾物重の相関係数は0.972 ( $P<0.01$ ) であり、花被片長と花器乾物重の間のそれは0.996 ( $P<0.01$ ) であった。主成分分析における第1主成分の寄与率は0.56、第2主成分までの累積寄与率は0.90であった (第3-5表)。第1主成分の固有ベクトルは、シュート全体、花茎全体と各節間、葉における長さ、新鮮重、乾物重が正の、内子球の新鮮重ならびに乾物重が負の比較的大きな値となった (第3-6図)。また、第2主成分の固有ベクトルは内子球の乾物重、新鮮重、長さ、茎 (節間) の乾物重、新鮮重、長さ、直径などが正の、花器全体ならびに花器を構成する器官に関わる諸形質と到花日数が負の大きな値となった (第3-7図)。2°C貯蔵期間ごとの主成分得点についてみたところ、第1主成分では、12週間>15週間>9週間>18週間>6週間>3週間>30週間の順に大きかった (第3-8図)。また、第2主成分では、30週間>18週間>15週間>12週間>9週間>6週間>3週間の順であった (第3-8図)。

続いて、到花日数、植付け時と開花時における各部位の乾物重、ならびに植付けから開花までの相対生長率について主成分分析を行った。第1主成分の寄与率は0.58、第2主成分までの累積寄与率は0.91であった (第3-6表)。第1主成分の固有ベクトルは、シュート全体、茎、葉、花器の内子球の植付け時乾物重、内子球の開花時乾物重、シュート全体、茎、葉、内子球の相対生長率が正の、到花日数、植物体全体、母球、シュート全体、葉、花器、根の開花時乾物重、母球の植付け時乾物重が負の大きな値となった (第3-9図)。また、第2主成分の固有ベクトルは、シュート全体、葉、茎、根の開花時乾物重、シュート全体、葉、茎、花器の相対生長率が正の、到花日数、茎、花器、内子球の植付け時乾物重、植物体全体、母球、内子球の開花時乾物重が負の、それぞれ大きな値をとった (第3-10図)。2°C貯蔵期間ごとの主成分得点についてみたところ、第1主成分では、30週間>18週間>15



週間>12週間>9週間>6週間>3週間の順に大きかった(第3-11図)。また、第2主成分では、12週間>15週間>18週間>9週間>6週間>30週間>3週間の順であった(第3-11図)。

#### 8. 生長指標のりん茎の2℃貯蔵期間に対する回帰

到花日数は双曲線で植物全体、母球、シュート、花器、内子球の植付け時乾物重、母球、シュート、花器、内子球の開花時の乾物重、シュート、花器、内子球の植付けから開花までの相対生長率は、2℃貯蔵期間とに間に直線あるいは曲線の有意な回帰式が得られた(第3-4表)。しかし、植物体全体ならびに根の開花時乾物重は、いずれの直線、曲線によっても有意な回帰式を得ることができなかった。

**Table 3-1.** Estimated characters of 'Gander' tulips in the experiment in section 1.

Characters	
Days from planting to anthesis	
Fresh and dry weight of	
	whole plant
	mother bulb
	daughter bulbs
	roots
	shoot
	floral organs
	perianths
	stamens
	pistil
	1st leaf
	2nd leaf
	3rd leaf
	4th leaf
	total leaves
	1st internode
	2nd internode
	3rd internode
	4th internode
	5th internode
	total stem
Diameter of 1st internode	
Length of	
	daughter bulbs
	perianths
	stamens
	pistil
	1st leaf
	2nd leaf
	3rd leaf
	4th leaf
	1st internode
	2nd internode
	3rd internode
	4th internode
	5th internode
	4th and above internodes
	total stem

**Table. 3-2.** Effects of duration of bulb chilling at 2°C on flowering percentage and days from planting to anthesis of 'Gander' tulips.

Weeks at 2°C	Date of planting	Flowering (%)	Days from planting to anthesis
0	Aug. 18	0	---
3	Sep. 8	55	83
6	Sep. 29	100	42
9	Oct. 20	100	36
12	Sep. 10	100	28
15	Dec. 1	100	23
18	Dec. 22	100	19
30	Mar. 16	100	13
Analysis of variance			P<0.01

**Table. 3-3.** Effects of duration of bulb chilling at 2°C on some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

Weeks at 2°C	Shoot fresh weight (g)	Internode length		Total stem length (cm)	Length of 1st leaf (cm)	Perianth length (cm)
		1st (cm)	4th and above (cm)			
0	---	---	---	---	---	---
3	23.0	6.1	11.3	30.2	17.3	5.5
6	23.5	10.2	10.9	36.0	20.6	5.0
9	27.8	12.3	12.5	41.9	23.5	5.0
12	30.0	14.2	15.3	48.4	25.7	4.8
15	28.6	15.0	14.5	48.9	25.5	4.4
18	28.8	15.2	11.4	49.8	25.0	4.0
30	15.9	8.9	9.6	32.4	17.3	3.5
Analysis of variance	P<0.01	P<0.01	P<0.01	P<0.01	P<0.01	P<0.01

**Table 3-4.** Equations showing the relationships between weeks of bulb chilling at 2°C (x) and growth indices of growth analysis (y) of forced 'Gander' tulips.

Variable	Equation type	Expression	Coefficient of determination	Significance
Days from planting to anthesis	Hyperbolic	$y = 6.84 + 227 / x$	0.995	P < 0.001
Dry weight at planting				
Whole plant	Linear	$y = 10.9 - 3.69 \cdot 10^{-2} x$	0.742	P < 0.05
Mother bulb	Logistic	$y = 12.0 / (1 + 0.101e^{0.0358x})$	0.869	P < 0.01
Shoot	Linear	$y = -0.0144 + 0.0107x$	0.991	P < 0.001
Floral organs	Linear	$y = 4.26 \cdot 10^{-4} + 1.31 \cdot 10^{-3} x$	0.995	P < 0.001
Daughter bulbs	Logistic	$y = 0.279 / (1 + 2083e^{-0.289x})$	0.952	P < 0.001
Root	--- <sup>z</sup>	---	---	---
Dry weight at anthesis				
Whole plant	--- <sup>y</sup>	---	---	---
Mother bulb	Hyperbolic	$y = 4.23 + 5.01 / x$	0.741	P < 0.05
Shoot	Quadratic	$y = 2.00 + 0.130 x - 4.93 \cdot 10^{-3} x^2$	0.991	P < 0.001
Floral organs	Logistic	$y = 0.594 / (1 + 0.137e^{0.130x})$	0.917	P < 0.001
Daughter bulbs	Linear	$y = -0.312 + 0.0861 x$	0.925	P < 0.001
Roots	--- <sup>y</sup>	---	---	---
Relative growth rate				
Shoot	Quadratic	$y = 0.0281 + 0.0111 x - 2.688 \cdot 10^{-4} x^2$	0.974	P < 0.001
Floral organs	Quadratic	$y = 0.0392 + 9.32 \cdot 10^{-3} x - 2.78 \cdot 10^{-4} x^2$	0.931	P < 0.01
Daughter bulbs	Quadratic	$y = -0.0470 + 0.0307x - 7.77 \cdot 10^{-4} x^2$	0.988	P < 0.001

<sup>z</sup> Roots did not emerge at planting.

<sup>y</sup> P ≥ 0.05 in either linear, quadratic, logistic or hyperbolic regression.

**Table 3-5.** Eigenvalues, contribution and cumulative contribution in principal component analysis of 57 characters in hydroponic 'Gander' tulips.

No. of principal component	Eigenvalue	Contribution	Cumulative contribution
Z <sub>1</sub>	32.68	0.5634	0.5634
Z <sub>2</sub>	19.77	0.3408	0.9042
Z <sub>3</sub>	3.01	0.0518	0.9560
Z <sub>4</sub>	1.46	0.0251	0.9811
Z <sub>5</sub>	0.58	0.0101	0.9912

**Table 3-6.** Eigenvalues, contribution and cumulative contribution in principal component analysis of days from planting, dry weight of component parts at planting and anthesis, and relative growth rate from planting to anthesis in hydroponic 'Gander' tulips.

No. of principal component	Eigenvalue	Contribution	Cumulative contribution
Z <sub>1</sub>	12.19	0.5805	0.5805
Z <sub>2</sub>	6.83	0.3252	0.9057
Z <sub>3</sub>	1.07	0.0508	0.9565
Z <sub>4</sub>	0.51	0.0242	0.9807
Z <sub>5</sub>	0.36	0.0169	0.9977



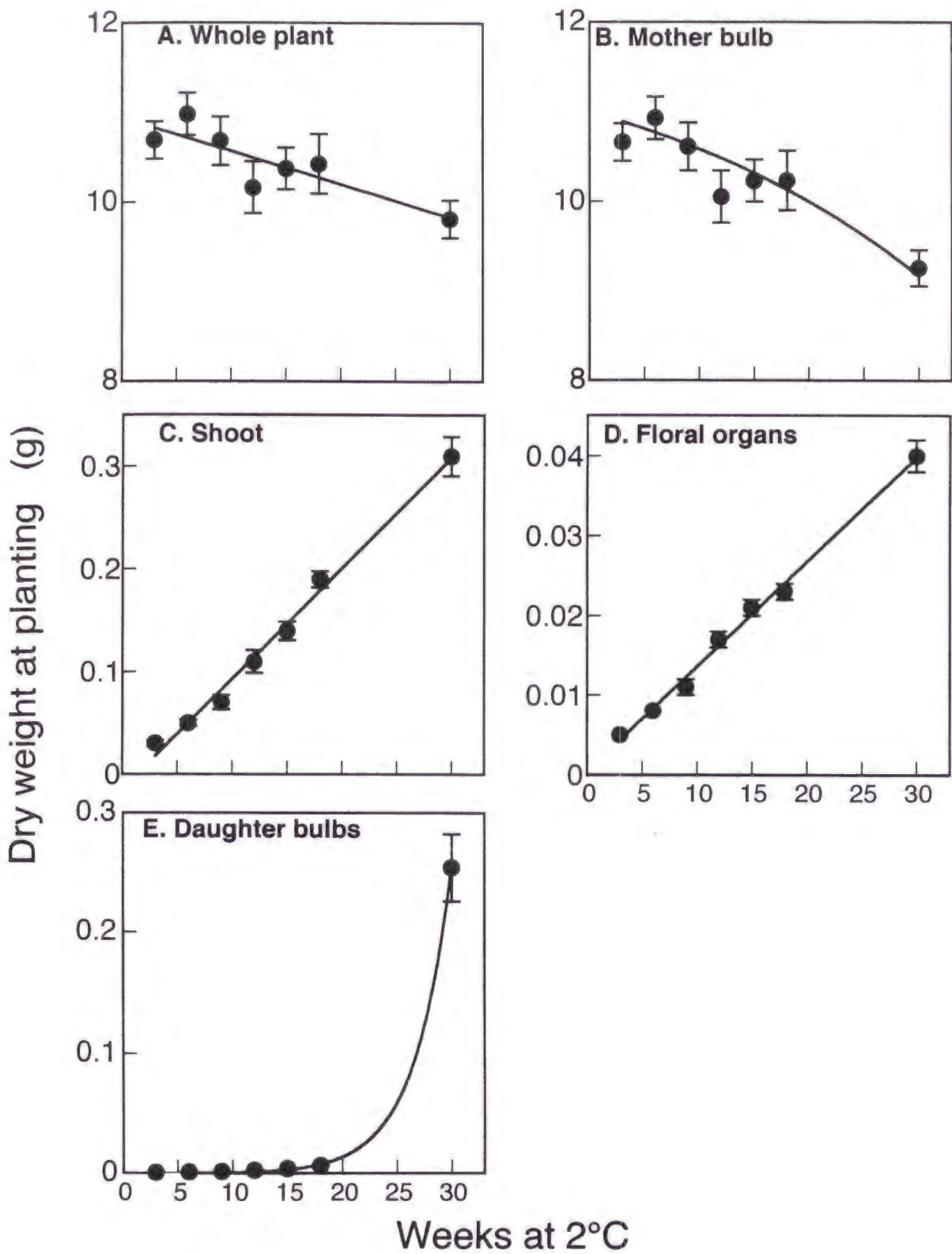
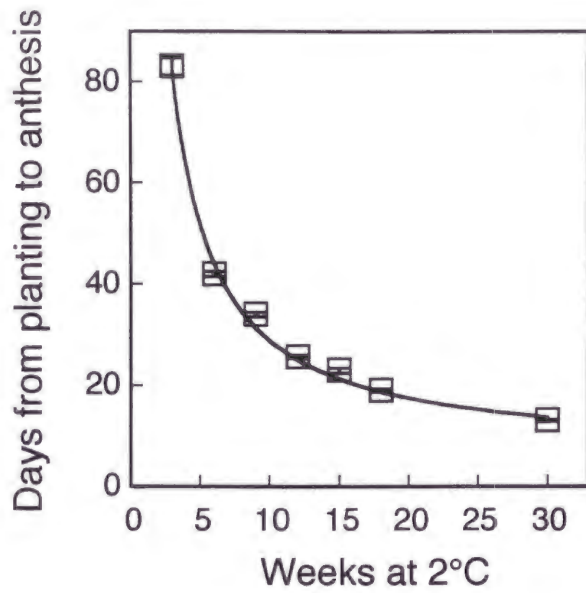


Fig. 3-1. The relationship between duration of bulb chilling at 2°C and dry weights of whole plant and their component parts at planting of 'Gander' tulips. The equations are illustrated in Table 3-4. Vertical bars are standard deviations (n=10).



**Fig. 3-2.** The relationship between duration of bulb chilling at 2°C and days from planting to anthesis of 'Gander' tulips. Vertical bars are standard deviations (n = 10). The equations are illustrated in Table 3-4.

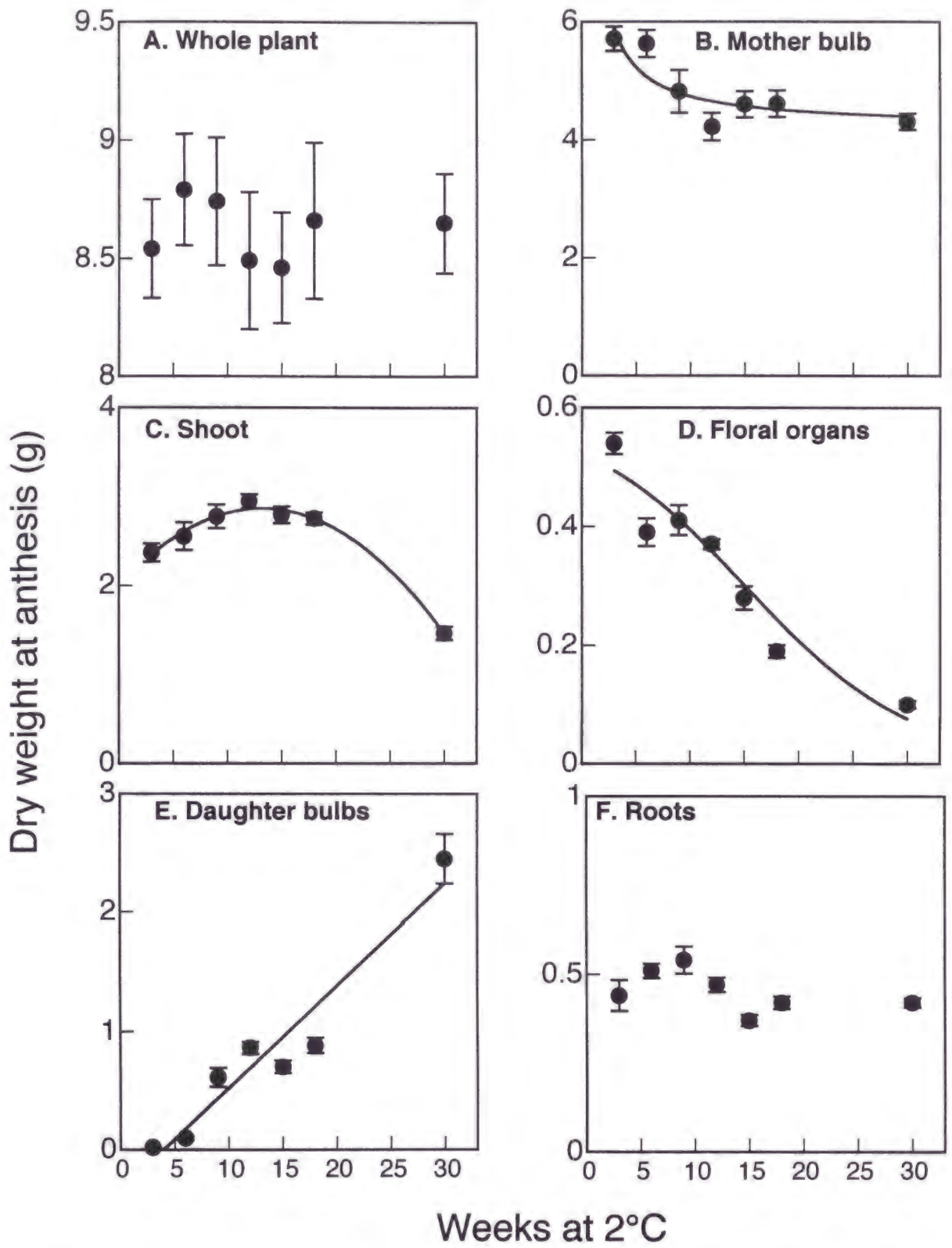


Fig. 3-3. The relationship between duration of bulb chilling at 2°C and dry weights at anthesis of whole plants and their component parts of 'Gander' tulips. Vertical bars are standard deviations (n=10). The equations are illustrated in Table 3-4.

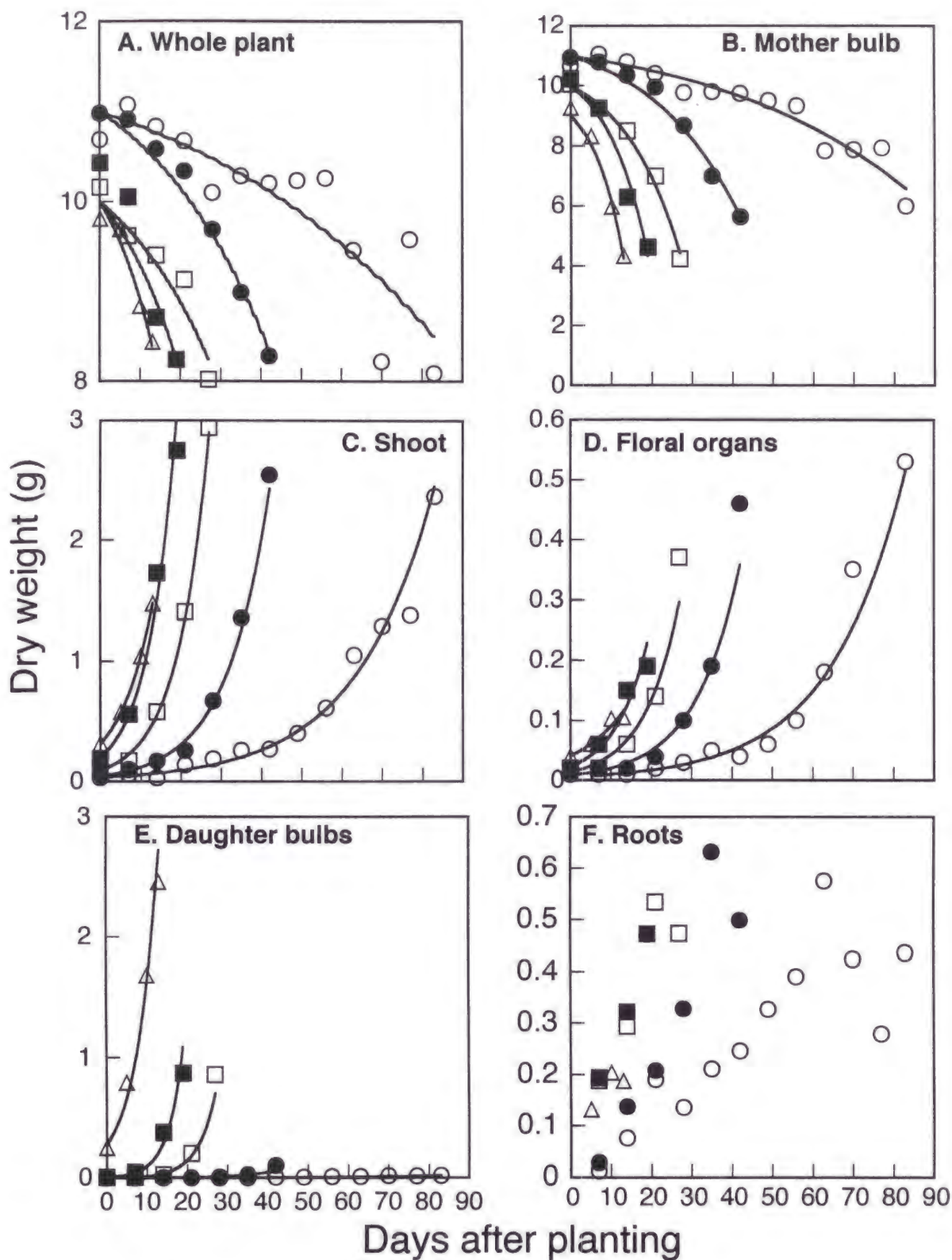
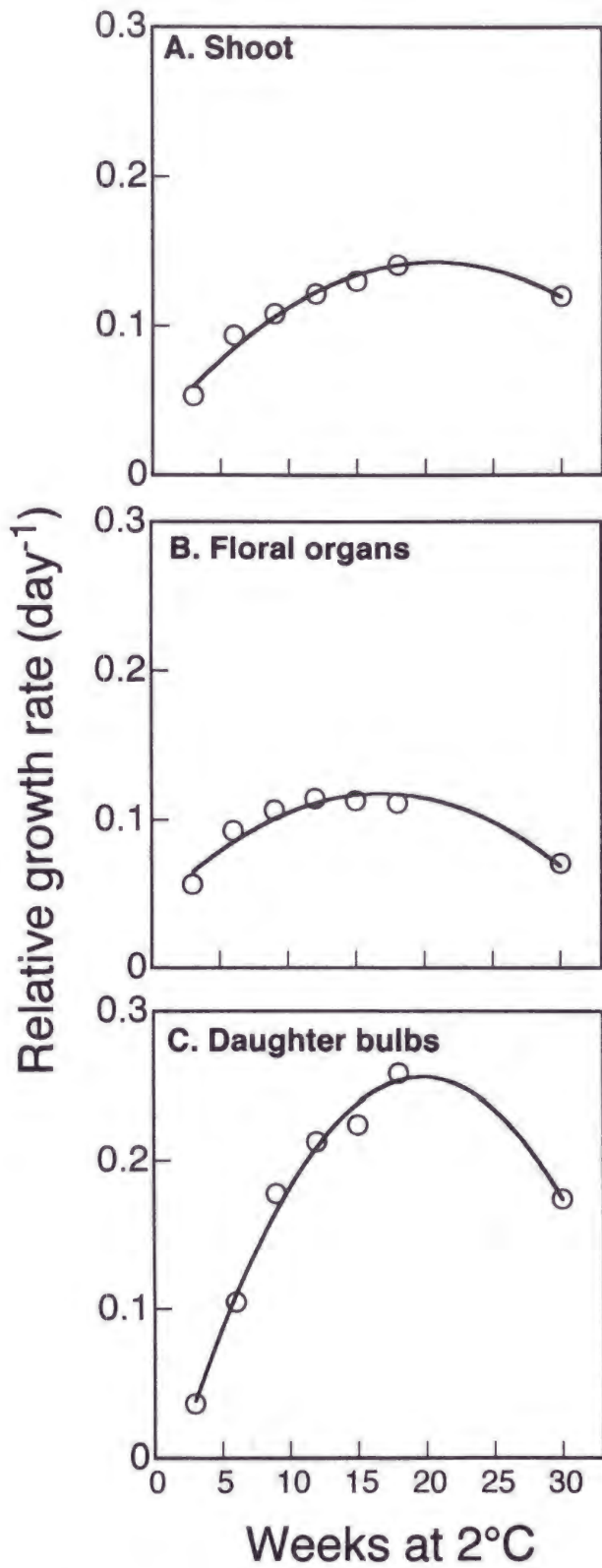


Fig. 3-4. Changes in dry weights of whole plants and their component parts of 'Gander' tulips after planting. Data are fitted to exponential curves. The durations at 2°C were 3 (○), 6 (●), 12(□), 18 (■) and 30 (○) weeks.

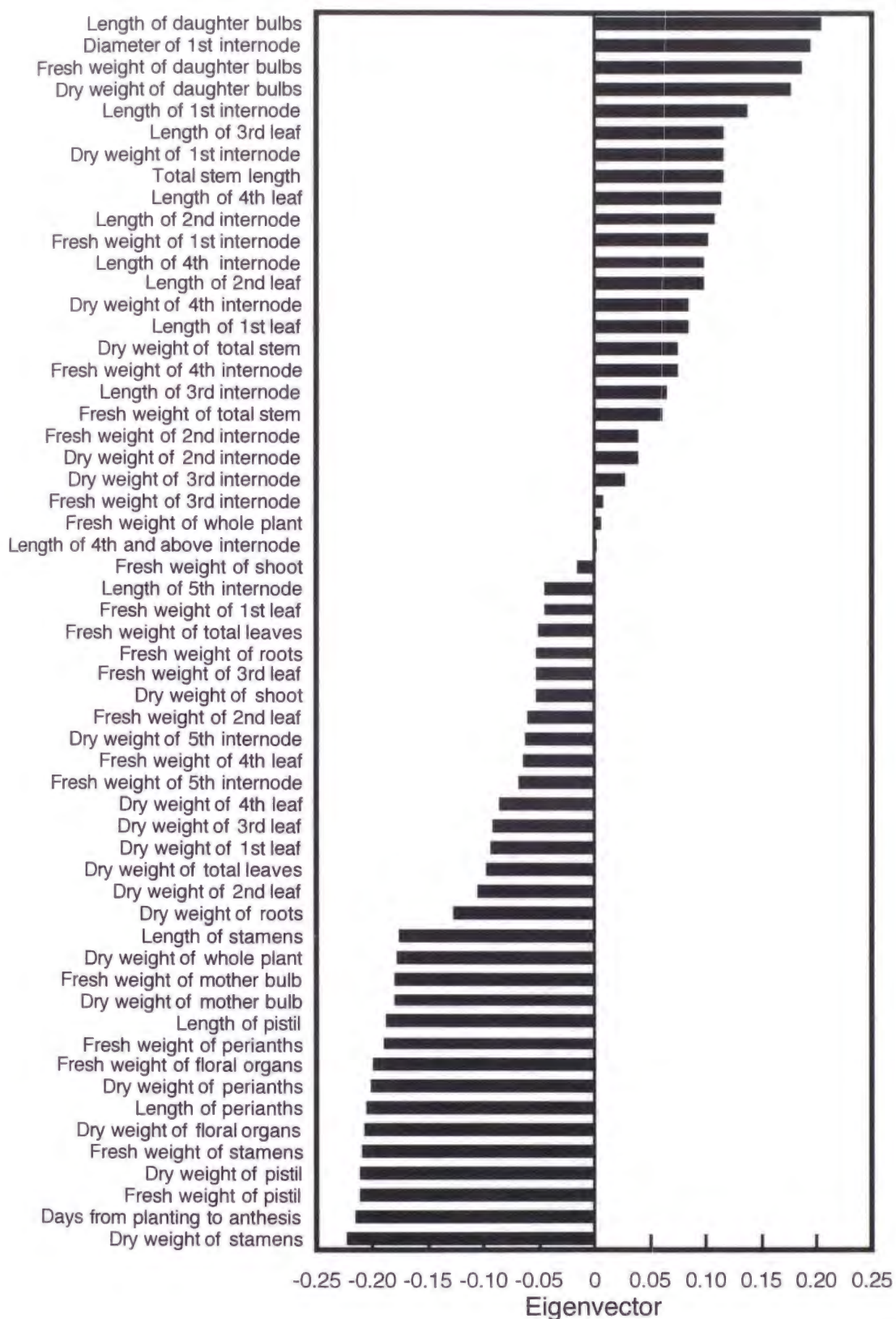




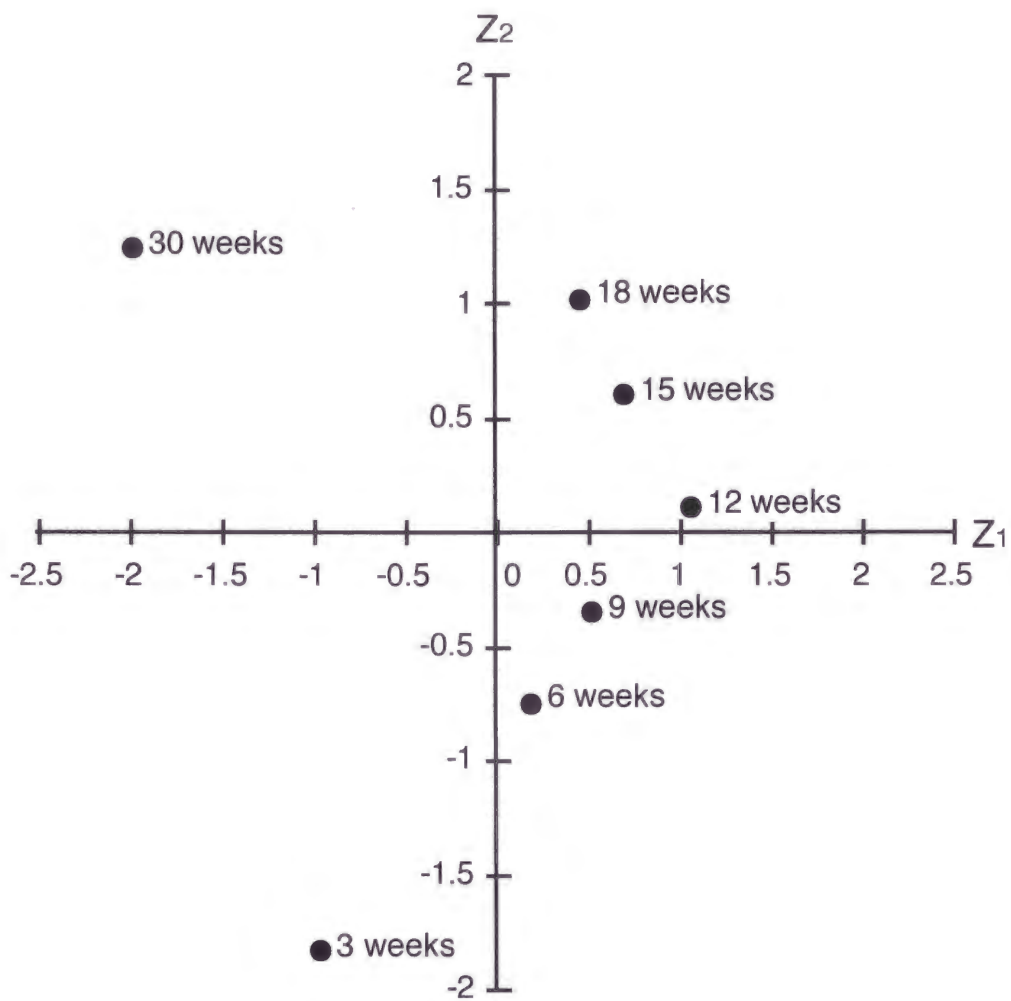
**Fig. 3-5.** The relationship between duration of bulb chilling at 2°C and the relative growth rates from planting to anthesis of component parts of 'Gander' tulips. The equations are illustrated in Table 3-4.



**Fig.3-6.** Eigenvectors in the first principal component ( $Z_1$ ) in principal component analysis of 57 characters of hydroponic 'Gander' tulips.

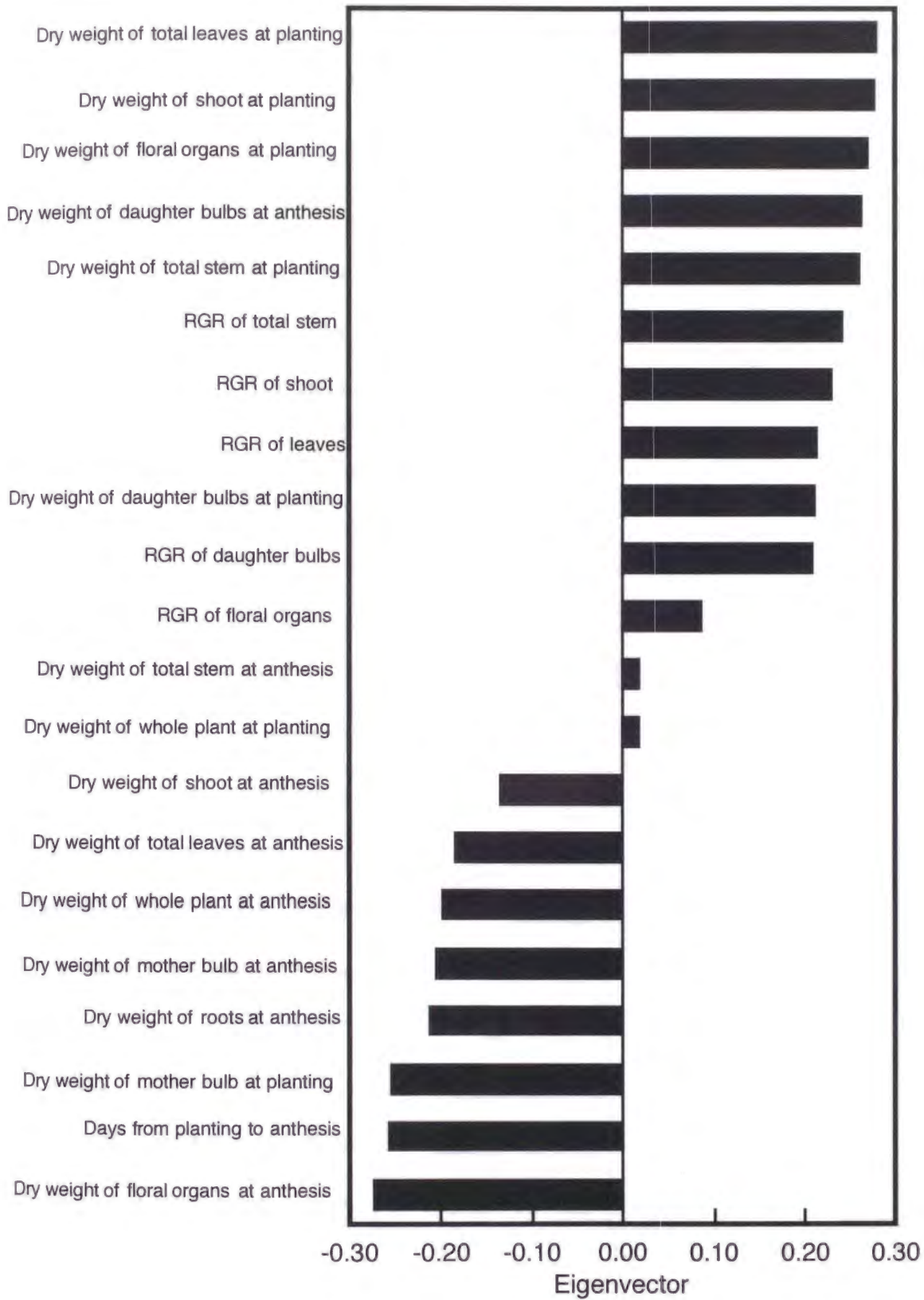


**Fig.3-7.** Eigenvectors in the second principal component ( $Z_2$ ) in principal component analysis of 57 characters of hydroponic 'Gander' tulips.



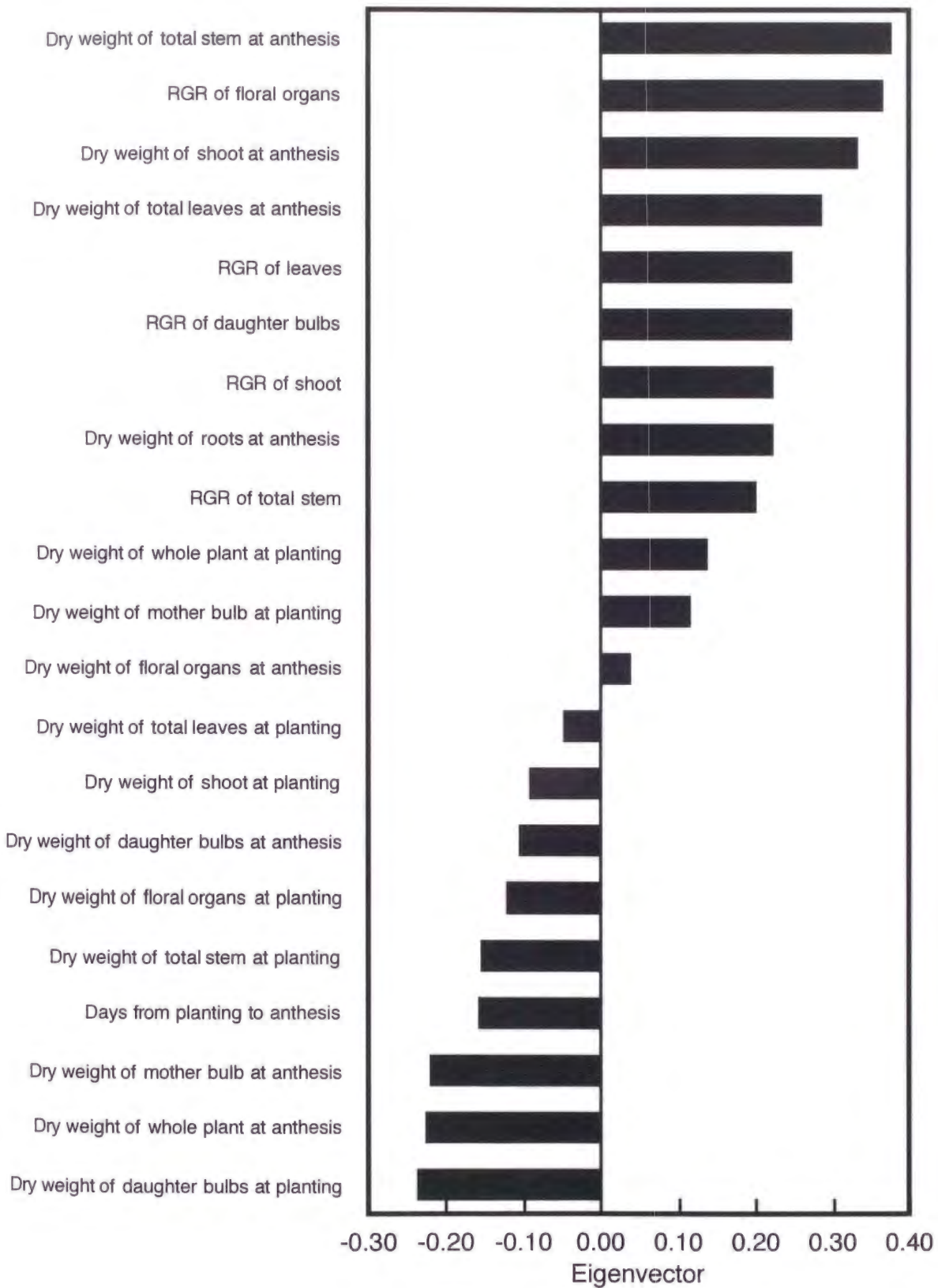
**Fig.3-8.** Scatter diagram of component score on  $Z_1$ - $Z_2$  plane in principal component analysis of 57 characters of hydroponic 'Gander' tulips.

$Z_1$ , the first principal component;  $Z_2$ , the second principal component.

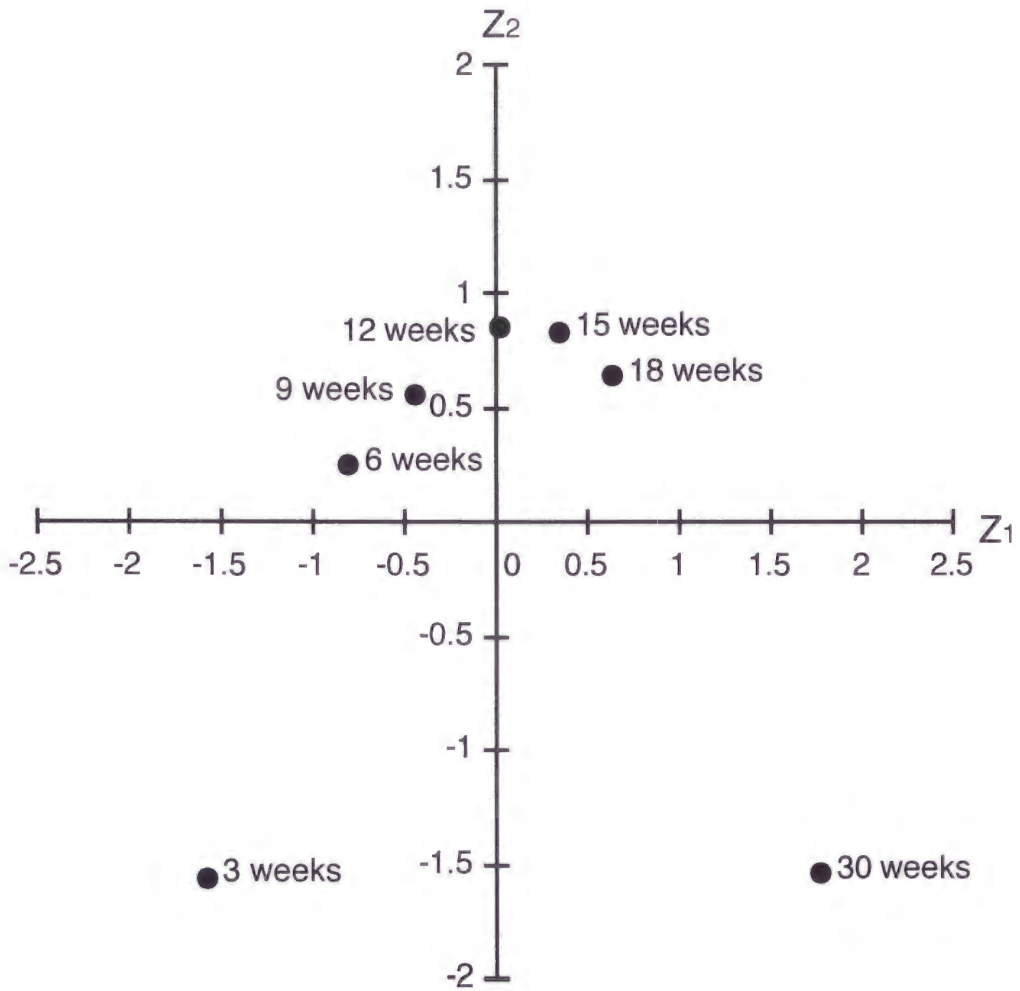


**Fig. 3-9.** Eigenvectors in the first principal component ( $Z_1$ ) in principal component analysis of days from planting, dry weight of component parts at planting and anthesis, and relative growth rate from planting to anthesis in hydroponic 'Gander' tulips.





**Fig.3-10.** Eigenvectors in the second principal component ( $Z_2$ ) in principal component analysis of days from planting, dry weight of component parts at planting and anthesis, and relative growth rate from planting to anthesis in hydroponic 'Gander' tulips.



**Fig. 3-11.** Scatter diagram of component score on  $Z_1$ - $Z_2$  plane in principal component analysis of days from planting, dry weight of component parts at planting and anthesis, and relative growth rate from planting to anthesis in hydroponic 'Gander' tulips.  
 $Z_1$ , the first principal component;  $Z_2$ , the second principal component.

## 第2節 りん茎の低温貯蔵温度と期間が生育開花に及ぼす影響

### 第1項 材料および方法

‘Gander’ 11cm球を1996年6月下旬に入手した。6月28日より20°Cに8週間置き、続いて低温貯蔵を開始した。低温貯蔵温度は、-2, 2, 5, 9°Cの4段階を設定した。また、低温貯蔵の期間は6, 9, 12, 18, 24, 30, 36, 42週間とし、所定の貯蔵を終了した後水耕栽培を行った。栽培温度は20°C一定、12時間照明とした。

植付け時に10個体、開花時に20個体の植物を採取し、部位別の新鮮重、乾物重、長さを測定した。得られた植付け時ならびに開花時の各部位の乾物重から、植付けから開花までの相対生長率を前節と同様にして計算した。これら生長指標とりん茎の20°C貯蔵期間との間の線形あるいは非線形回帰式を求めた。

### 第2項 結果

2°C, 5°C, 9°Cの各区では9週間以上の、-2°C区では12週間以上の低温貯蔵で開花率が100%となった(第3-7表)。低温貯蔵期間を6週間とした場合、開花した個体のシュート新鮮重は、9°C区では他の3区と比較して小さかった(第3-7表, 第3-12図)。5°C区, 9°C区では24週間の貯蔵で、2°C区では42週間の貯蔵で、植付け後すべてのシュートが枯死した。一方、-2°C区では、42週間貯蔵したりん茎でも、正常に開花した。切り花重、すなわち開花時におけるシュート新鮮重は、-2°C区を除いて、低温貯蔵期間が9ないし12週間ですぐれており、以降低温貯蔵期間の延長とともに減少した。花被片長はいずれの温度区においても、低温貯蔵期間の延長に伴って減少する傾向がみられた。

植付け時の植物体全体ならびに母球の乾物重は、貯蔵期間の延長に伴って貯蔵温度が高いものほど急速に減少した(第3-13図A, B)。

植付け時の新器官、すなわちシュート、花器、内子球、ならびに外子球の乾物重は、貯蔵期間の延長に伴って貯蔵温度が高いものほど急速に増大した(第3-13図C, D, E, F, 第3-14図)。特に5°Cならびに9°C区において、内子球ならびに外子球の貯蔵期間の延長に伴う肥大は著しかった。一方、-2°C区における貯蔵期間の延長に伴う新器官の乾物重の増大はきわめて緩慢であった。

到花日数は、低温貯蔵期間が6週間と短い場合、-2°C, 2°Cでそれぞれ51, 44日と5°C, 9°Cのそれぞれ61日, 70日と比較して短くなった(第3-15図)。しかし、貯蔵温度が高いほど、それ以上の貯蔵期間の延長に伴う到花日数の減少は著しかった(第3-15図, 第3-16図)。

低温貯蔵期間が12週間までの比較的短い場合、5°C区における開花時シュート乾物重が最も大きかった(第3-17図A)。一方、9°Cで6週間貯蔵したりん茎の開花時シュート乾物重は、他の区と比較して小さかった(第3-17図A)。5°C区, 9°C区の開花まで至らなかった24週間以上の低温貯蔵では、植付

け後に著しい内子球の肥大が観察された（データ省略）。2℃区、5℃区、9℃区においては、開花時のシュート乾物重は9週間の貯蔵で最大となり、それ以上の貯蔵で2次関数的に減少した（第3-17図A）。-2℃区では、6週間貯蔵ですでにシュート乾物重が最大であり、貯蔵期間の延長に伴って減少した（第3-17図A）。開花時の花器の乾物重は、貯蔵期間が同じ場合、貯蔵温度が高いほど大きくなる傾向がみられた（第3-17図B）。いずれの温度で貯蔵した場合でも、開花時の花器の乾物重は貯蔵期間の延長に伴って減少した。開花時の内子球の乾物重は、いずれの貯蔵温度においても、貯蔵期間の延長に伴って増大した（第3-17図C）。しかし、他の貯蔵温度区と比較して、-2℃区における増大の割合は小さかった。

シュート、花器、内子球ともに、植付けから開花までの相対生長率は貯蔵温度が低いほど大きい傾向がみられた（第3-18図）。24週間以上の長期の貯蔵の場合に-2℃区と2℃区の比較をすると、シュート、花器の相対生長率が貯蔵期間の延長に伴って減少したが、その割合は2℃区でより顕著であった。-2℃区の内子球の相対生長率は、貯蔵期間が長くなるにしたがって増大する傾向が続いた。

第3-8表に、20℃ならびに低温に貯蔵した期間と、シュート、花器、内子球の生長指標との関係の近似式の関数の種類と決定係数、有意性について示した。いずれの貯蔵温度においても、到花日数は双曲線できわめてよく近似された。植付け時の乾物重はシュート、花器が対数曲線で、内子球が指数曲線で近似された。開花時の乾物重は最大値を持つ2次曲線で近似された。植付けから開花までの相対生長率は、最大値を持つ2次曲線で近似された。



**Table.3-7.** Effects of temperature and duration of bulb chilling on flowering and some indices of cut flower quality of ‘Gander’ tulips.

Chilling temperature (°C)	Weeks of chilling	Date of planting	Flowering (%)	Days from planting to anthesis	Stem length (cm)	Perianth length (cm)	Shoot fresh weight (g)
-2°C	6	Oct. 3	46	51	40.7	5.2	27.6
	9	Oct. 24	86	37	39.6	4.9	27.7
	12	Nov. 14	100	29	39.3	4.2	24.0
	18	Dec. 26	100	29	39.5	4.5	20.7
	24	Feb. 6	100	26	40.9	4.5	25.0
	30	Mar. 20	100	21	24.8	3.8	16.4
	36	May. 1	100	18	15.8	3.3	10.1
	42	Jun. 11	100	19	16.9	3.2	13.4
2°C	6	Oct. 3	73	44	30.2	5.0	22.8
	9	Oct. 24	100	31	43.9	4.9	32.4
	12	Nov. 14	100	23	42.3	4.8	30.4
	18	Dec. 26	100	19	45.8	4.3	27.3
	24	Feb. 6	100	15	45.9	4.2	25.2
	30	Mar. 20	100	15	36.8	3.7	17.2
	36	May. 1	20	13	27.5	3.6	11.3
	42	Jun. 11	0	---	---	---	---
5°C	6	Oct. 3	86	61	35.2	5.4	25.1
	9	Oct. 24	100	34	38.7	5.2	31.2
	12	Nov. 14	100	22	42.1	4.9	31.7
	18	Dec. 26	100	15	39.7	4.4	22.8
	24	Feb. 6	0	---	---	---	---
9°C	6	Oct. 3	26	70	17.8	5.2	14.7
	9	Oct. 24	100	45	33.3	5.6	24.9
	12	Nov. 14	100	25	38.4	5.0	27.6
	18	Dec. 26	100	16	39.7	4.7	25.1
	24	Feb. 6	0	---	---	---	---

Analysis of variance<sup>z</sup>

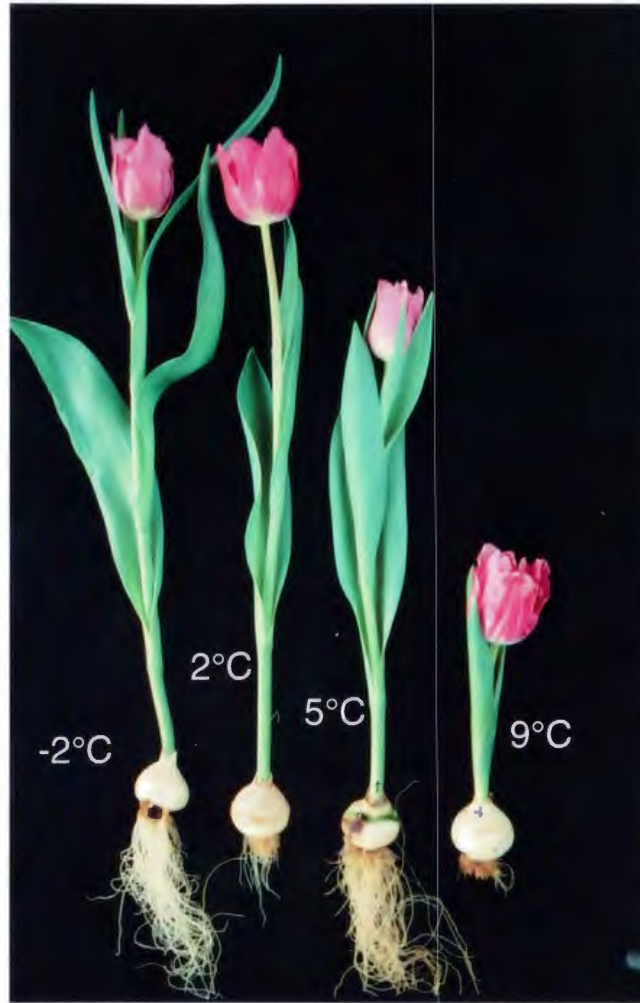
Chilling temperature	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001
Weeks of chilling	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001
Chilling temperature x Weeks of chilling	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001

<sup>z</sup> Analysis of variance was conducted to the data of 6 - 18 weeks of chilling.

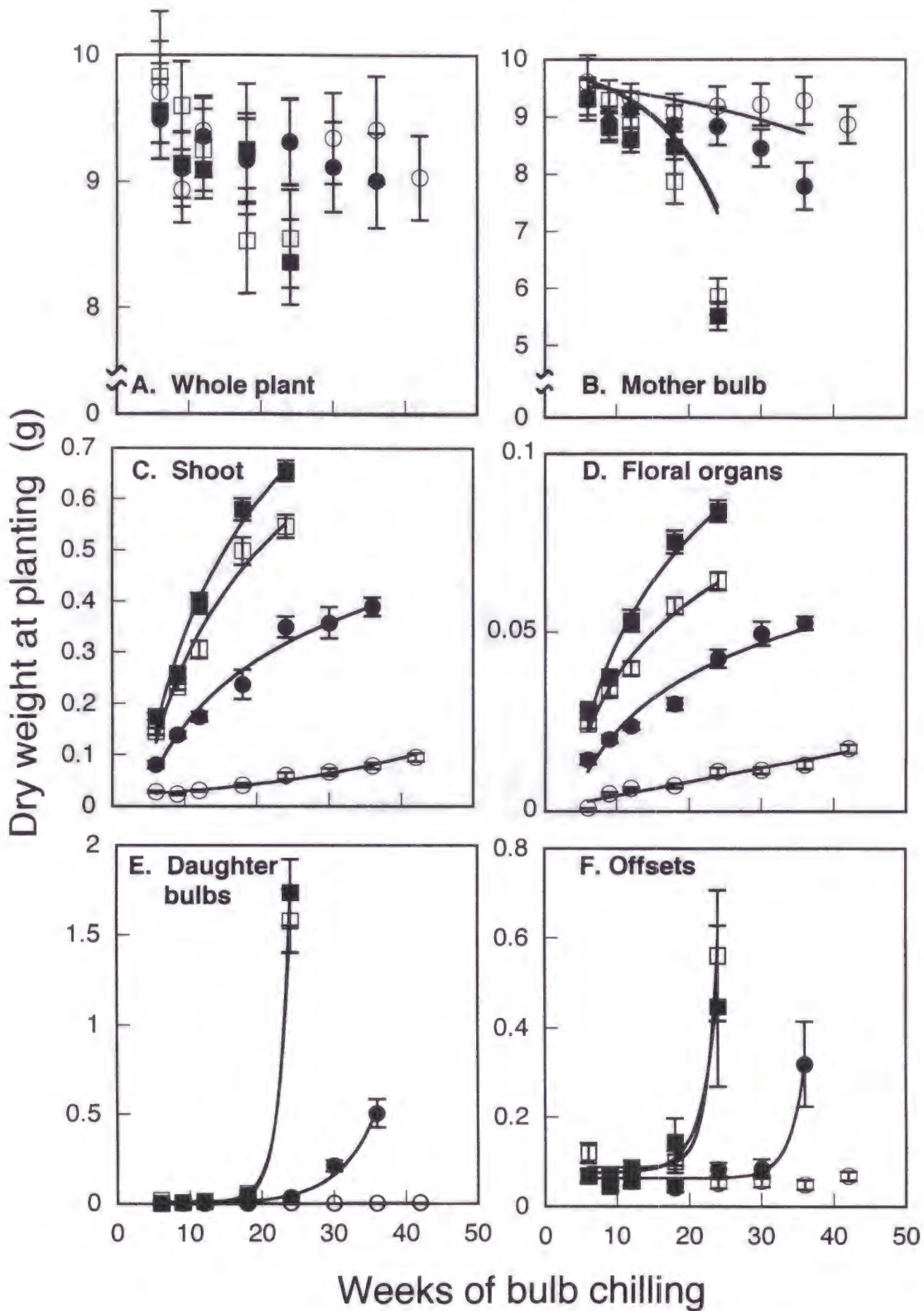


**Table 3-8.** Equations showing the relationships between weeks of bulb chilling (x) and growth indices of growth analysis (y) of forced 'Gander' tulips.

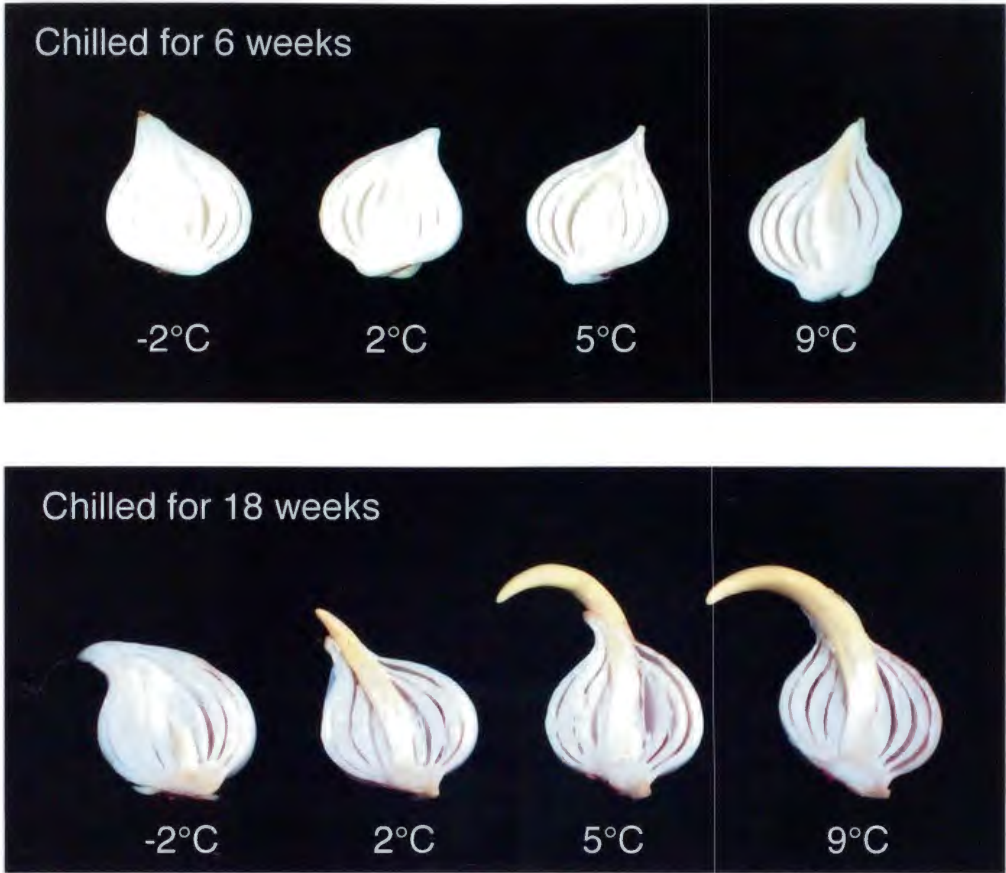
Variable	Expression	Coefficient of determination and significance			
		-2°C	2°C	5°C	9°C
Days from planting to anthesis	$y = a/x + b$	0.940 P<0.001	0.994 P<0.001	0.988 P<0.01	0.987 P<0.01
Dry weight at planting					
Shoot	$y = a \cdot \ln(x) + b$	0.953 P<0.001	0.973 P<0.001	0.974 P<0.01	0.982 P<0.01
Floral organs	$y = a \cdot \ln(x) + b$	0.933 P<0.001	0.956 P<0.001	0.982 P<0.01	0.979 P<0.01
Daughter bulbs	$y = a \cdot e^{bx} + c$	0.831 P<0.01	0.985 P<0.001	0.999 P<0.001	0.999 P<0.001
Dry weight at anthesis					
Shoot	$y = ax^2 + bx + c$	0.883 P<0.01	0.924 P<0.05	0.954 P≥0.05	0.834 P≥0.05
Floral organs	$y = ax^2 + bx + c$	0.707 P<0.05	0.866 P<0.01	0.996 P<0.05	0.420 P≥0.05
Daughter bulbs <sup>y</sup>	$y = a \cdot e^{bx} + c$	0.960 P<0.001	0.992 P<0.001	0.949 P<0.05	0.997 P<0.01
Relative growth rate					
Shoot	$y = ax^2 + bx + c$	0.723 P<0.05	0.862 P<0.05	0.988 P≥0.05	0.985 P≥0.05
Floral organs	$y = ax^2 + bx + c$	0.883 P<0.01	0.771 P<0.05	0.987 P≥0.05	0.993 P≥0.05
Daughter bulbs <sup>y</sup>	$y = ax^2 + bx + c$	0.851 P<0.01	0.788 P<0.05	0.974 P≥0.05	0.999 P<0.05



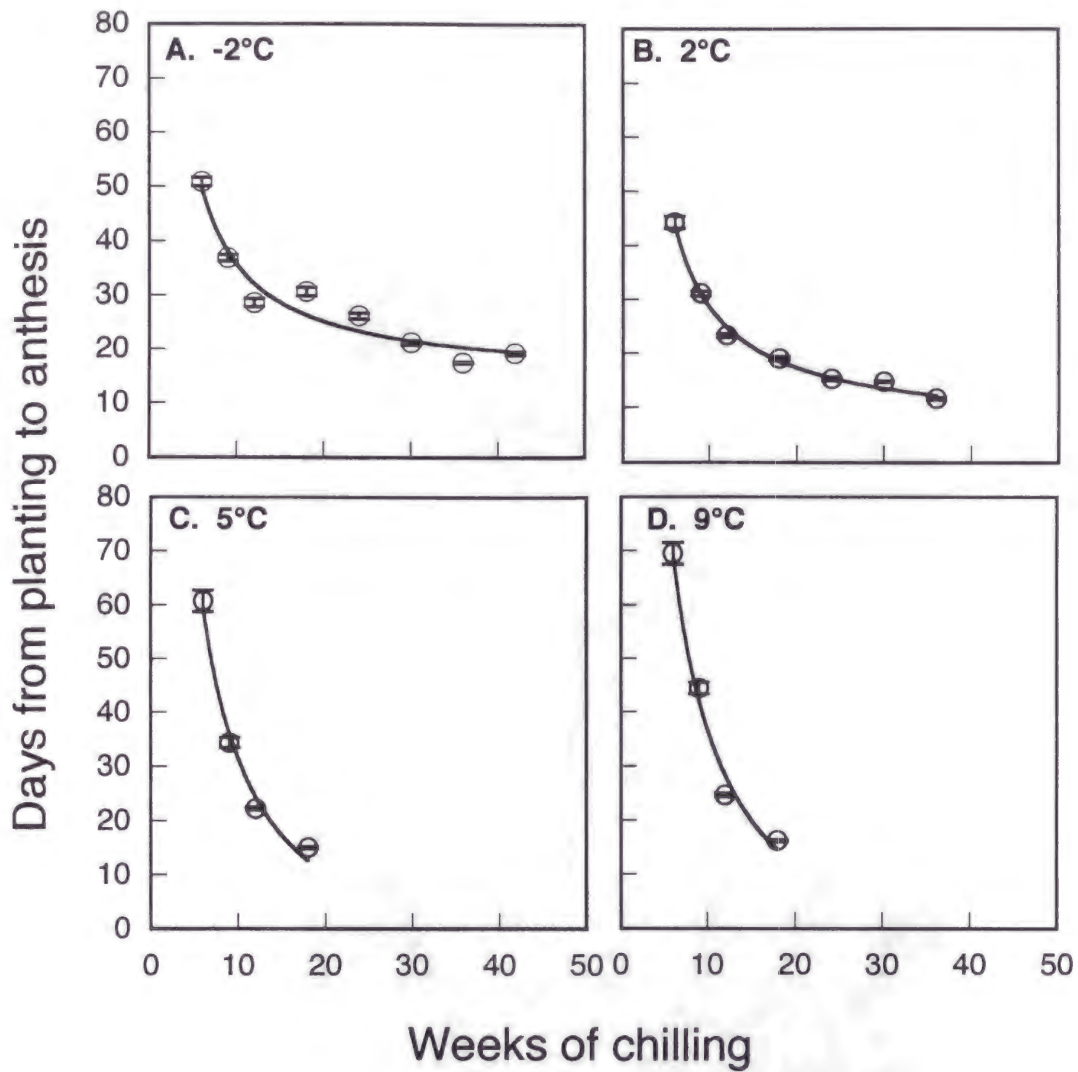
**Fig. 3-12.** 'Gander' tulips grown from the bulbs chilled at different temperatures for 6 weeks in the experiment in section 2. The photograph was taken at anthesis.



**Fig. 3-13.** The relationship between duration of bulb chilling at -2°C (O), 2°C (●), 5°C(□) and 9°C(■) and dry weight of whole plants and their component parts at planting of 'Gander' tulips. Vertical bars indicate standard deviations (n=10).



**Fig. 3-14.** Bulbs of 'Gander' tulip chilled at different temperatures for 6 and 18 weeks in the experiment in section 2.



**Fig. 3-15.** The relationship between duration of bulb chilling at -2°C, 2°C, 5°C and 9°C and days from planting to anthesis of 'Gander' tulips. Vertical bars indicate standard deviations (n=10).





**Fig. 3-16.** 'Gander' tulips grown from the bulbs chilled at different temperatures for 18 weeks in the experiment in section 2. The photograph was taken at 15 days after planting.

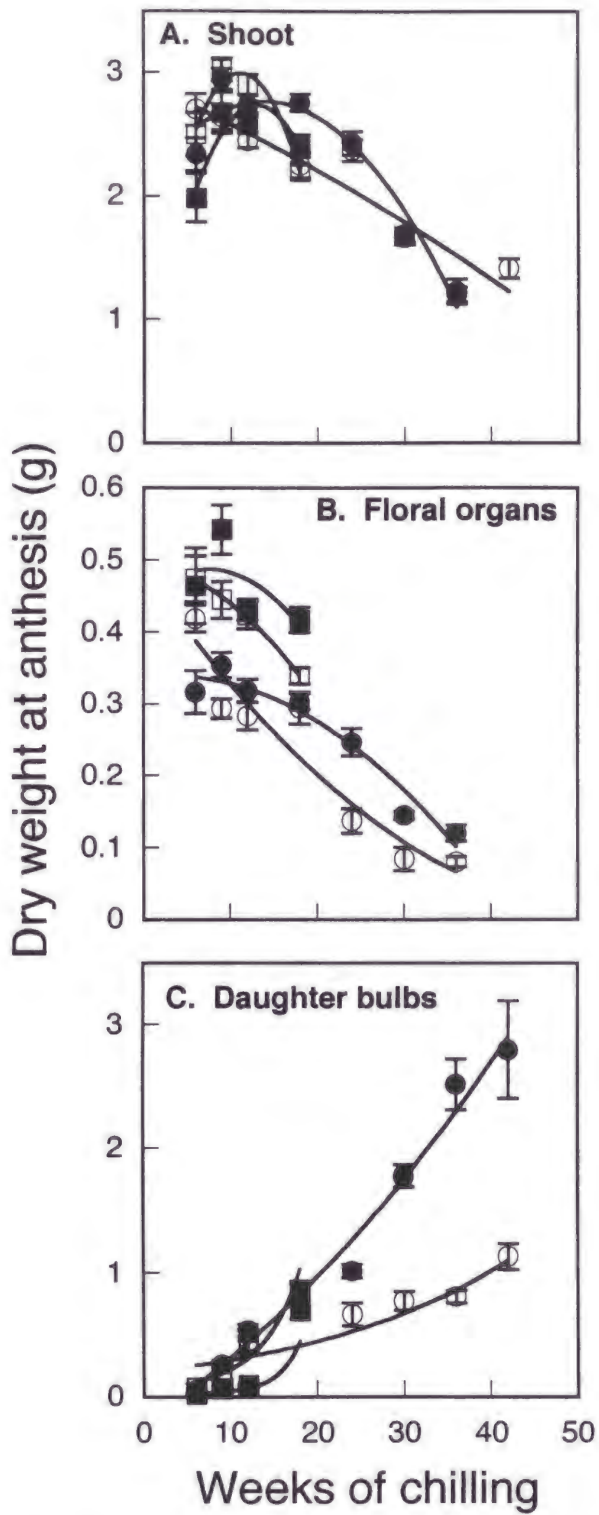
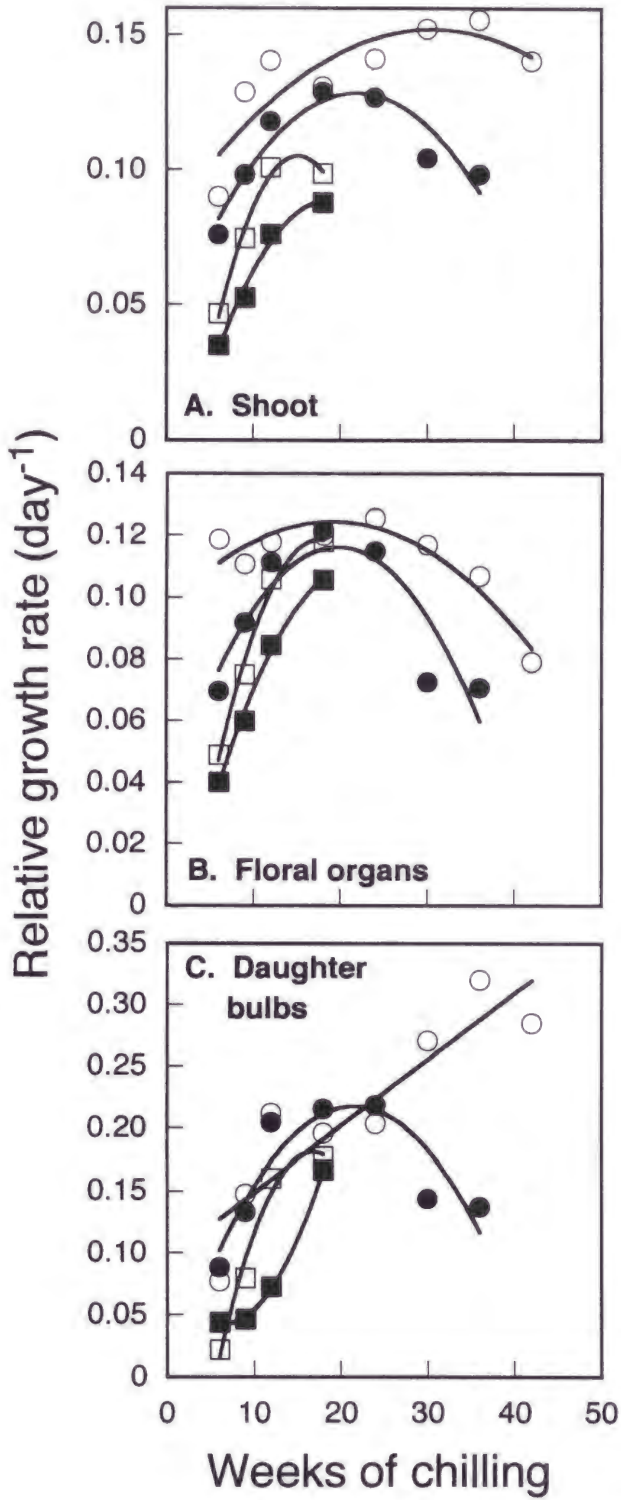


Fig. 3-17. The relationship between duration of bulb chilling at  $-2^{\circ}\text{C}$  (O),  $2^{\circ}\text{C}$  (●),  $5^{\circ}\text{C}$  (□) and  $9^{\circ}\text{C}$  (■) and dry weight of component parts at anthesis of 'Gander' tulips. Vertical bars indicate standard deviations ( $n=10$ ).



**Fig.3-18.** The relationship between duration of bulb chilling at -2°C (O), 2°C (●), 5°C (□) and 9°C (■) and dry weight of whole plants and their component parts at anthesis of 'Gander' tulips.

### 第3節 りん茎掘上げ後の20℃貯蔵期間が生育開花に及ぼす影響

#### 第1項 材料および方法

富山県氷見市の砂地産‘Gander’11cm球を1996年6月下旬に入手した。6月28日より20℃に置き、4、8、14、20、26週間後に2℃へ移した。また20℃貯蔵開始時から2週間ごとに5球について、実体顕微鏡下で花器の分化について観察した。2℃の低温貯蔵を12週間行った後、水耕栽培を行った。栽培温度は20℃一定、12時間照明とした。

植付け時に10個体、開花時に20個体の植物を採取し、部位別の新鮮重、乾物重、長さを測定した。得られた植付け時ならびに開花時の各部位の乾物重から、植付けから開花までの相対生長率を第1節と同様にして計算した。これら生長指標とりん茎の20℃貯蔵期間との間の線形あるいは非線形回帰式を求めた。

#### 第2項 結果

20℃貯蔵開始日、すなわち0週目における花芽の発達段階は未分化～茎頂膨大、2週目には茎頂膨大～外花被形成期、4週目に内雄ずい形成期、6週目に花器分化が完了したとされる雌ずい形成期に達した(第3-19図)。

20℃期間が20週間までの区では、すべてが開花に至った。また、20℃で26週間貯蔵した後のりん茎からは、シュートが長く伸び出しており、これを2℃で貯蔵した後には、ほとんどのりん茎においてシュートが壊死していた。そのため、植付けは20℃期間が20週間までのものに対して行った。

20℃貯蔵を延長することにより、新器官の植付け時の乾物重は指数的に増大した(第3-20図A)。その増加率は特にシュートにおいて大きかった。到花日数は、双曲線状に減少した(第3-20図B)。しかし、その減少の割合は、第1節ならびに第2節の実験における低温貯蔵期間の延長の場合と比較して小さかった。

切り花品質についてみると、りん茎の20℃貯蔵期間を8週間としたときに、花茎長、花被片長、シュート新鮮重が最大となった(第3-9表)。

りん茎の20℃貯蔵期間が8週のときに開花時におけるシュート乾物重が最大となった(第3-20図C)。しかし、第1節ならびに第2節において低温貯蔵期間を変えた場合と比較して、開花時のシュートの乾物重に対する20℃貯蔵期間の影響は大きくはなかった。また、開花時の花器の乾物重は、20℃貯蔵期間の延長に伴って大きくなる傾向がみられ、内子球の乾物重は、20℃期間が8週を最大として、それ以上の延長で減少した。

シュートならびに内子球の植付けから開花までの相対生長率は、20℃貯蔵期間が8週間の時に最大



となった(第3-20図D)。花器の相対生長率は、20°C期間の延長に伴って減少した。

到花日数とりん茎の20°C貯蔵期間との関係は双曲線により近似された(第3-10表)。シュート、花器、内子球の植付け時乾物重とりん茎の20°C貯蔵期間との関係は、指数曲線により近似された(第3-10表)。また、開花時乾物重ならびに植付けから開花までの相対生長率とりん茎の20°C貯蔵期間との関係は、極大値を持つ2次曲線により近似された(第3-10表)。

**Table.3-9.** Effects of duration of 20°C storage on flowering percentage and some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

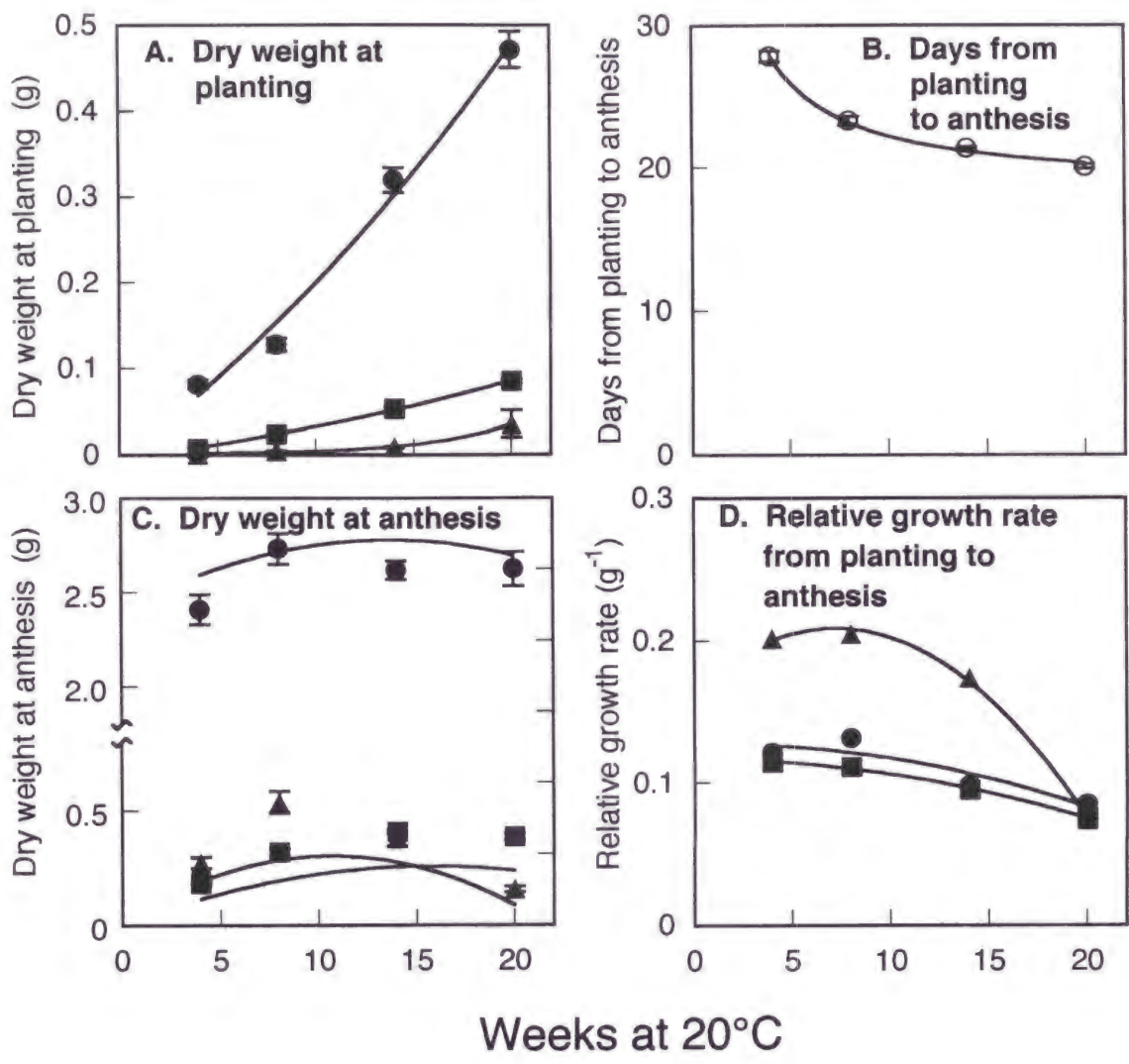
Weeks at 20°C	Date of planting	Flowering (%)	Days from planting to anthesis	Stem length (cm)	Perianth length (cm)	Shoot fresh weight (g)
4	Jul. 25	90	28	43.6	4.1	25.5
8	Aug. 22	95	23	47.1	4.8	30.4
14	Oct. 3	100	21	44.4	4.4	26.5
20	Nov. 12	100	20	42.6	4.5	29.3
Analysis of variance (P=)			P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001

**Table 3-10.** Equations showing the relationships between weeks of bulb storage at 20°C (x) and growth indices of growth analysis (y) of forced 'Gander' tulips.

Variable	Expression	Coefficient of determination	Significance
Days from planting to anthesis	$y = a/x + b$	0.996	P<0.01
Dry weight at planting			
Shoot	$y = a \cdot e^{bx} + c$	0.988	P<0.01
Floral organs	$y = a \cdot e^{bx} + c$	0.999	P<0.001
Daughter bulbs	$y = a \cdot e^{bx} + c$	0.996	P<0.01
Dry weight at anthesis			
Shoot	$y = ax^2 + bx + c$	0.574	P≥0.05
Floral organs	$y = ax^2 + bx + c$	0.999	P<0.05
Daughter bulbs	$y = ax^2 + bx + c$	0.851	P≥0.05
Relative growth rate			
Shoot	$y = ax^2 + bx + c$	0.852	P≥0.05
Floral organs	$y = ax^2 + bx + c$	0.996	P<0.05
Daughter bulbs	$y = ax^2 + bx + c$	0.998	P<0.05

VII				●●●●●●●●
VI			●●●●●●●●	
V				
IV				
III		●●●●		
II	●●●●	●●		
I	●●			
Developmental stage	0	2	4	6
	Duration of 20°C storage			

**Fig.3-19.** Development of flower bud of 'Gander' tulips during bulb storage at 20°C after lifting. Developmental stage: I, vegetative apex; II, apical meristem enlarging; III, formation of first whorl of perianth; IV, formation of second whorl of perianth; V, formation of first whorl of androecium; VI, formation of second whorl of androecium; VII, formation of trilobed gynoecium.



**Fig. 3-20.** The relationship between duration of bulb storage at 20°C and growth indices in developing parts of 'Gander' tulips. The parts are shoot (●), floral organs (■) and daughter bulbs (▲). Vertical bars indicate standard deviations(n=10).



## 第4節 栽培時の花茎伸長に伴う植付け後の茎組織の観察

### 第1項 材料および方法

富山県産 'Gander' 球周11cmのりん茎を1999年7月28日から8月11日まで20°Cで乾燥貯蔵し、続いて2°Cで12週間貯蔵した。2°C貯蔵後、11月3日より水耕により栽培した。栽培開始時ならびに栽培開始後3日、1、2、3、4週間後に茎の第1節間の中間部を採取し、茎の長軸方向に5mm程度に細切してFAA液（ホルムアルデヒド：酢酸：エタノール：水=5：5：30：60）により固定した。なお、栽培開始4週間後は、ほぼ全個体が揃って開花した時期と一致した。

固定した試料を、以下の手順（中村・唐澤，1995）に従って検鏡用パラフィン切片とした。

- 1) 脱水 n-ブタノール：エタノール：水=40：30：20，同55：25：20，同70：20：10，同85：15：0，に約2時間ずつ試料を浸漬し、続いて100% n-ブタノールに2回2時間ずつ浸漬した後、同じく100% n-ブタノールに12時間浸漬して試料の脱水を行った。
- 2) パラフィン浸透 融点53°Cのパラフィンをを用いた。1)の最後のブタノール浸漬後、ブタノールと等量のパラフィンを加えた。1日後に純パラフィンと交換し、55°Cの恒温器内に静置して、残存したブタノールが完全に蒸発するまで5日間置いた。
- 3) 包埋 試料を灰分測定皿を用いてパラフィンに包埋し、約1cm角のパラフィンブロックを切り出した。
- 4) 薄切 トリミングしたパラフィンブロックを、回転式マイクロームを用いて薄切した。薄切の厚さは、試料により10～20 $\mu$ mの範囲で変えた。Haupt液によりスライドガラス上に伸展・貼付して、1日間乾燥させた。
- 5) 染色・脱パラフィン・封入 試料を0.05%トルイジンブルー溶液に5分間浸漬して染色し、キシレンに2回通して脱パラフィンを行った。キシレンが乾かないうちにキシレンで薄めたカナダバルサムをスライドガラスに落とし、カバーガラスをかけて封入した。

カナダバルサムを乾燥させた後、光学顕微鏡による検鏡ならびに写真撮影を行った。写真はスライド用リバーサルフィルムを用いて撮影し、フィルムスキャナーで画像をデジタルデータに取り込んだ。PowerMacintosh (Apple Computer Inc.) 上で動作する画像解析ソフトウェアNIH Image (NIH, USA) で、対物マイクロメータ画像をキャリブレーションデータとして、表皮ならびに髄組織の細胞の大きさを測定した。

### 第2項 結果

第3-21図ならびに第3-22図に植付け時における横断切片を検鏡して得られた像を示した。外側から1層の細胞層からなる表皮組織、10細胞層内外の皮層組織、6～9細胞層程度の厚膜組織、および最内

部に髄組織が配置しているのが観察された(第3-21図)。維管束の配置は単子葉植物の特徴である不整中心柱を示し、形成層を欠く閉鎖、並立維管束であった。維管束内には師部と木部が認められたが(第3-22図)、植付け時点ではいずれも原生と後生の差異が確認できなかった。皮層組織細胞ならびに髄組織細胞の多くに核の存在が観察され(第3-21図)、またでんぷん粒とみられる粒子が多数観察された(第3-21図、第3-22図)。

第3-23図ならびに第3-24図に植付け7日後における横断切片の像を示した。この段階から維管束の木部において、拡大した後生木部と、それに圧迫された原生木部が確認された(第3-24図)。また、植付け時と比較して皮層ならびに髄組織細胞内に観察されるでんぷん粒が減少した(第3-23図、第3-24図)。

第3-25図ならびに第3-26図に植付け14日後における横断切片の像を示した。植付け7日後よりもさらに細胞内のでんぷん粒が減少し(第3-25図)、髄組織の細胞には、でんぷん粒がまったく認められないものも存在した(第3-26図)。また、同じく髄組織には核が観察されない細胞も存在した(第3-25図、第3-26図)。

第3-27図ならびに第3-28図に植付け21日後における横断切片の像を示した。核がみられる細胞は少なくなり、細胞内にみられるでんぷん粒もわずかとなった(第3-27図、第3-28図)。

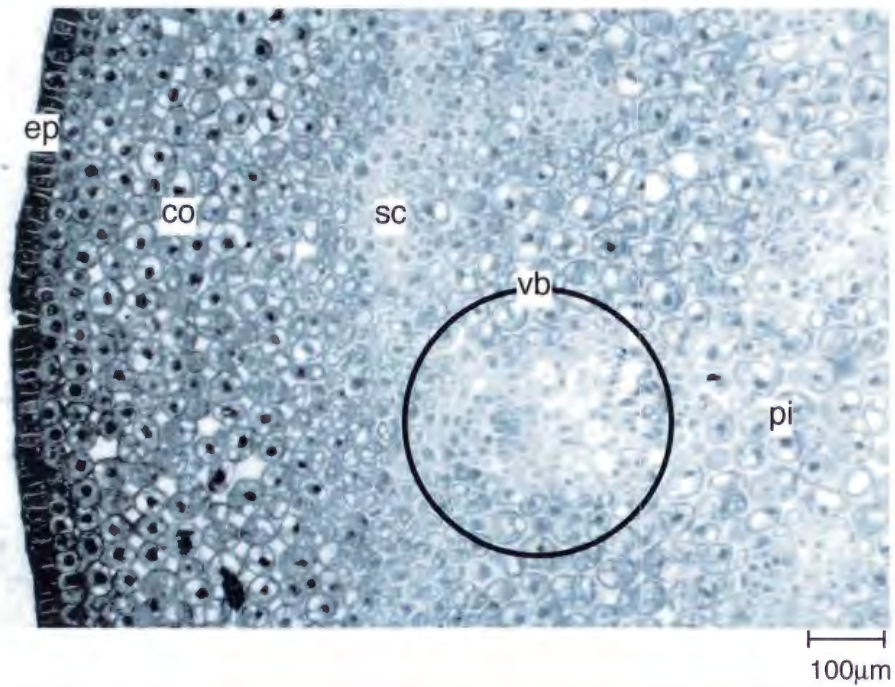
なお、横断切片において、植付け時から植付け21日までを通して、植付け時と比較して個々の細胞が順次拡大していく様相が観察された(第3-21図、第3-23図、第3-25図、第3-27図)。一方、表皮、皮層、厚膜組織における細胞の配置と層数については大きな変化は認められなかった。

第3-29図に植付け時の、第3-30図に植付け21日後における縦断切片の像を示した。細胞の長方向への著しい伸長が観察されるとともに、植付け後に多数観察されたでんぷん粒が、植付け後21日後にはごくわずかしかみられなくなった。また、核が存在している細胞の数も、植付け21日後には少なくなっていた。

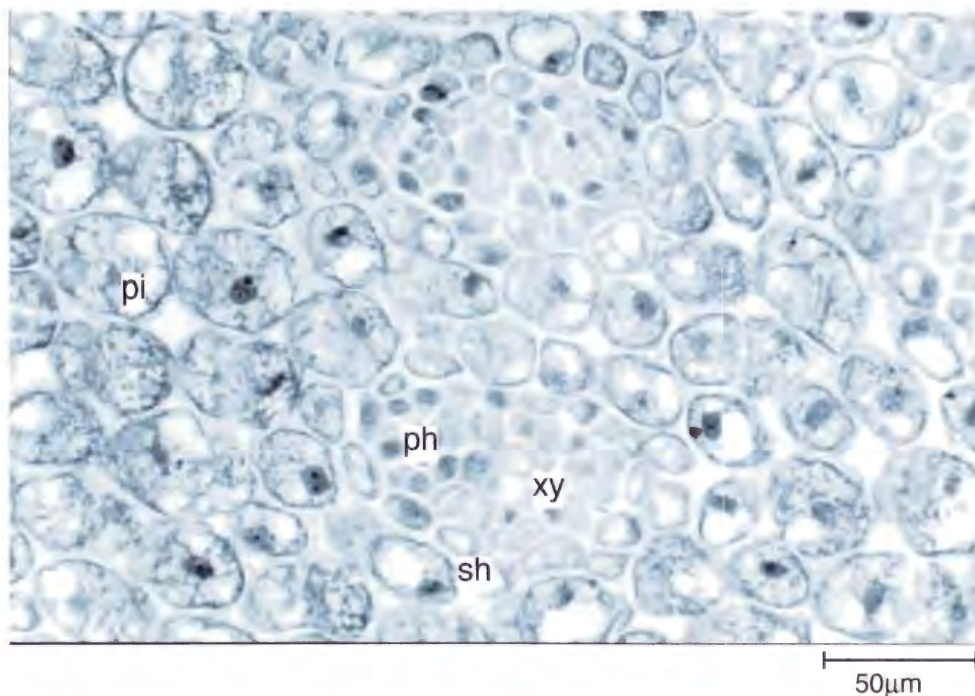
第1節間長は植付け後指数的に増加し、縦断組織切片における表皮ならびに皮層の細胞の長さもこれに伴って増加することが確認できた(第3-31図)。一方、第1節間の直径は植付け後直線的に増加し、横断組織切片における表皮ならびに皮層の細胞が、茎の中心方向ならびに円周方向ともに茎の直径(および円周)の増加に伴って拡大していることが観察された(第3-32図)。

なお、第3-33図に第1節の実験における植付け後の第1節間の新鮮ならびに乾物重、節間長、乾物重あたりの新鮮重を示した。これらのデータについては、本節の結果とあわせて、考察の項で論じることとする。

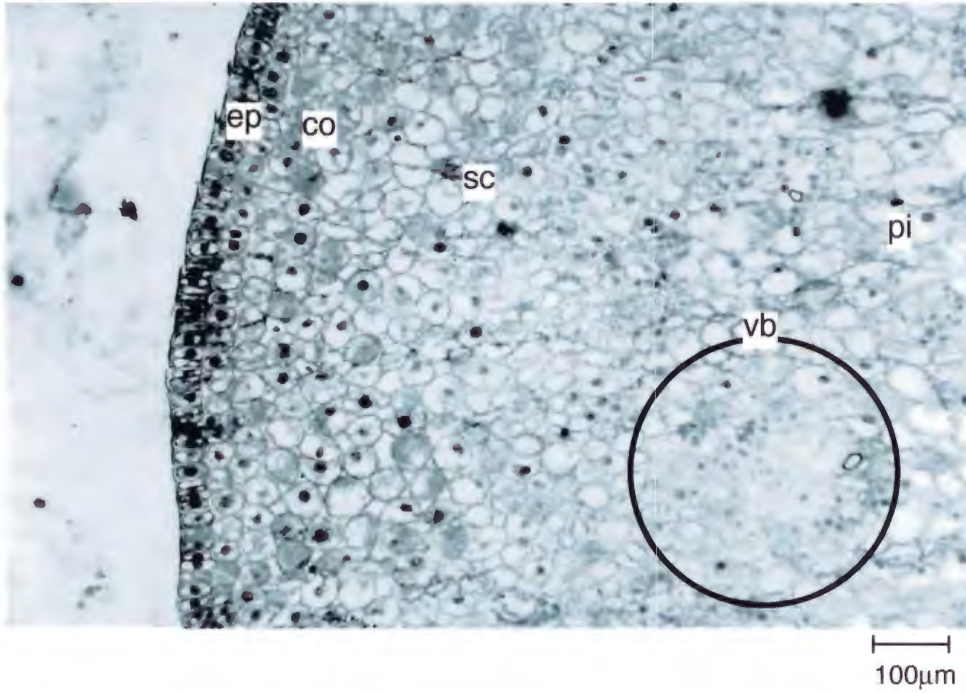




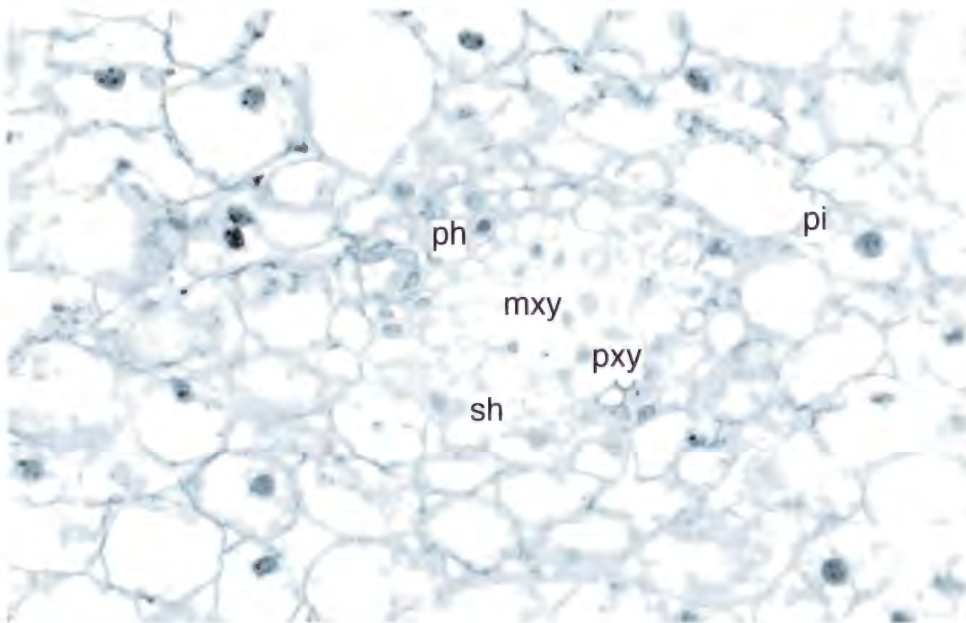
**Fig.3-21.** A cross section of the 1st internode of 'Gander' tulip at bulb planting (x 40). ep, epidermis; co, cortex; sc, sclerenchyma; vb, vascular bundle; pi, pith.



**Fig. 3-22.** A cross section of vascular bundle in the 1st internode of 'Gander' tulip at bulb planting (x 100). ph, phloem; xy, xylem; sh, vascular bundle sheath; pi, pith.

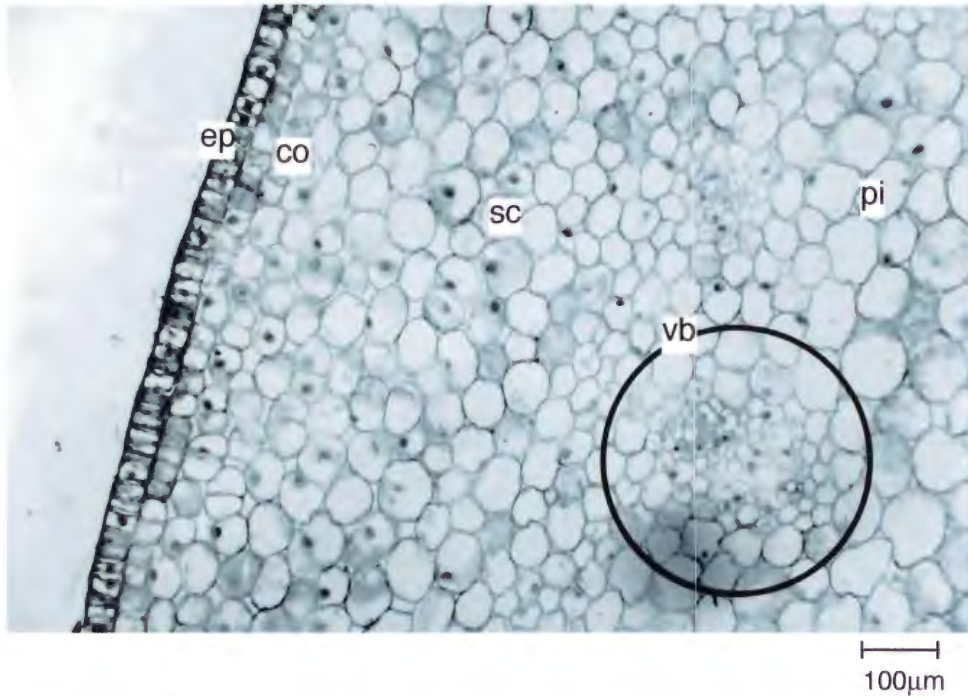


**Fig.3-23.** A cross section of the 1st internode of 'Gander' tulip 1 week after planting (x 40). ep, epidermis; co, cortex; sc, sclerenchyma; vb, vascular bundle; pi, pith.

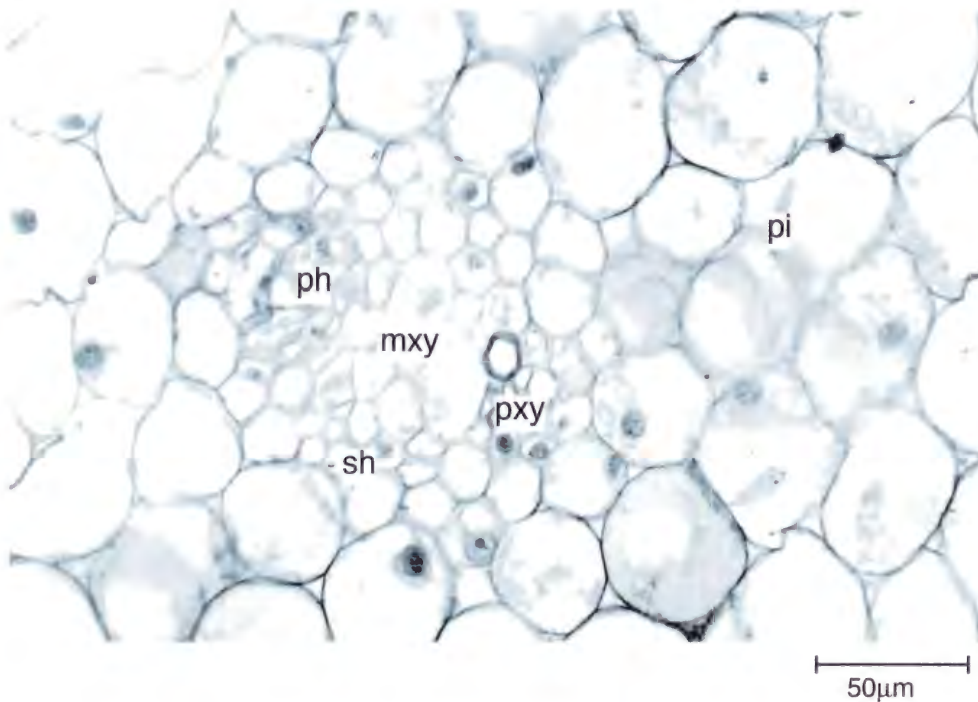


**Fig. 3-24.** A cross section of vascular bundle in the 1st internode of 'Gander' tulip 1 week after planting (x 100). ph, phloem; pxy, protoxylem; mxy, metaxylem; sh, vascular bundle sheath; pi, pith.

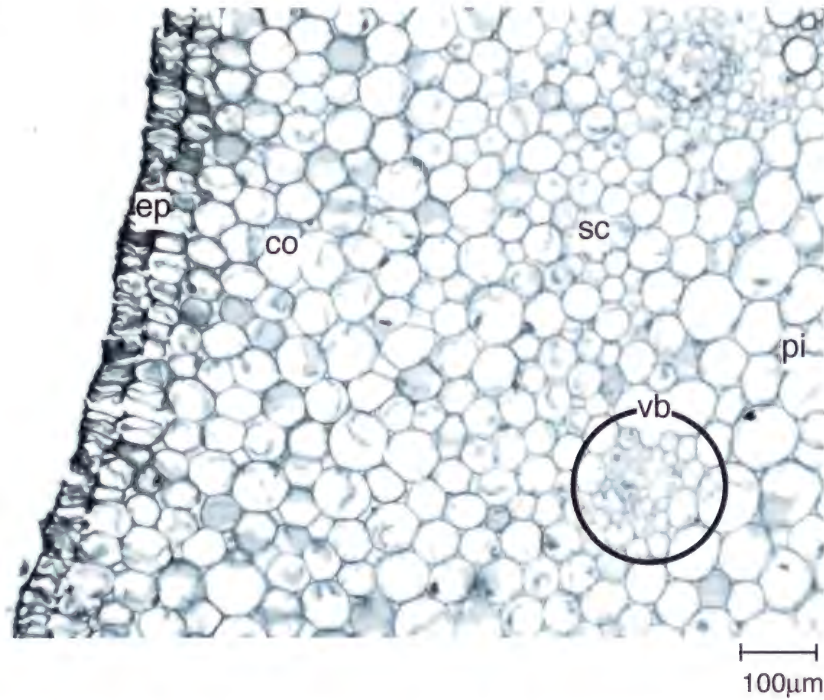




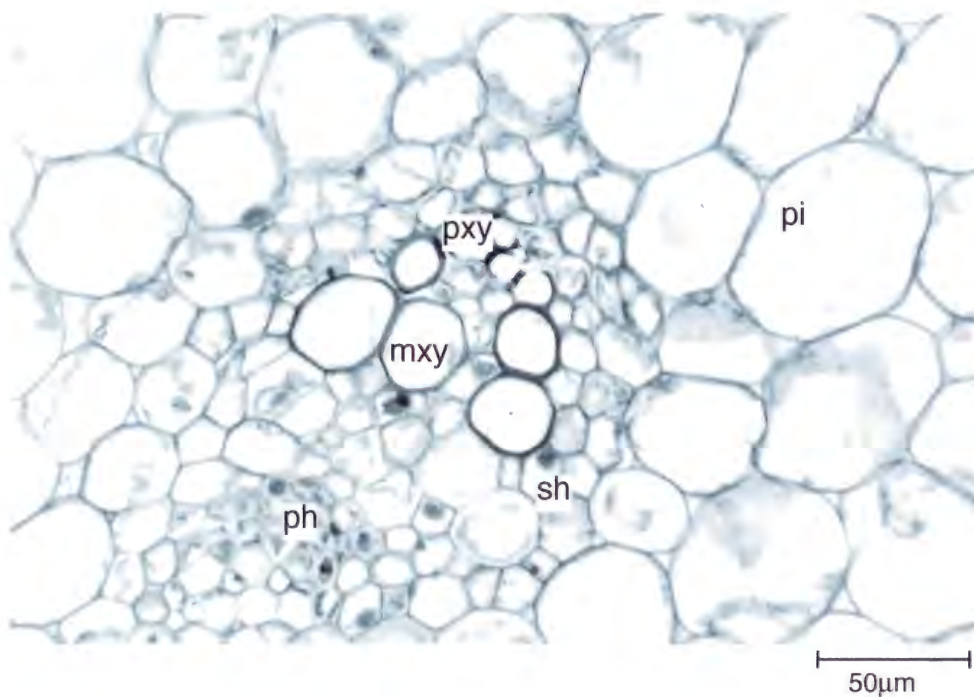
**Fig.3-25.** A cross section of the 1st internode of 'Gander' tulip 2 weeks after planting (x 40). ep, epidermis; co, cortex; sc, sclerenchyma; vb, vascular bundle; pi, pith.



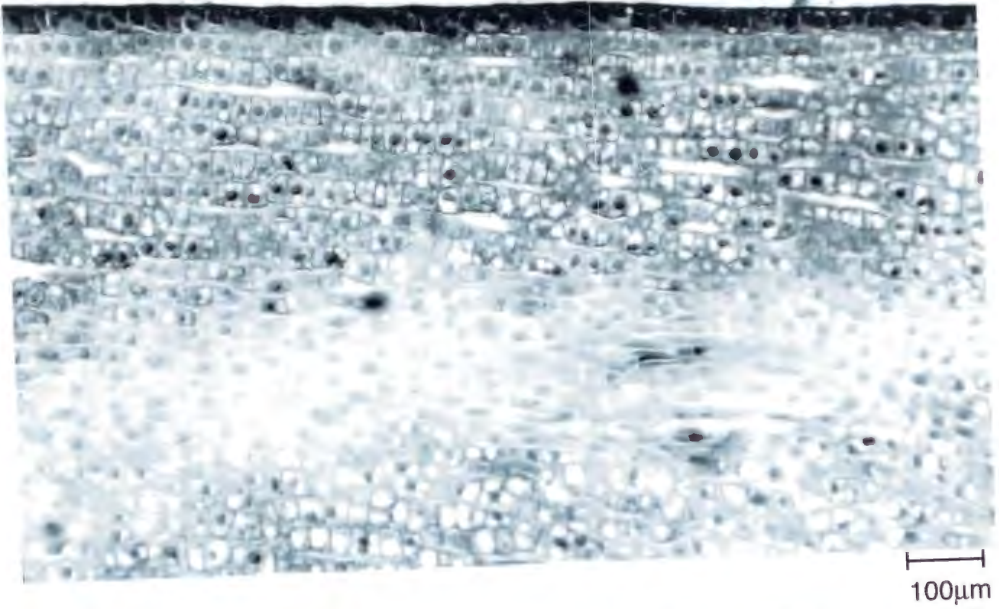
**Fig. 3-26.** A cross section of vascular bundle in the 1st internode of 'Gander' tulip 2 weeks after planting (x 100). ph, phloem; pxy, protoxylem; mxy, metaxylem; sh, vascular bundle sheath; pi, pith.



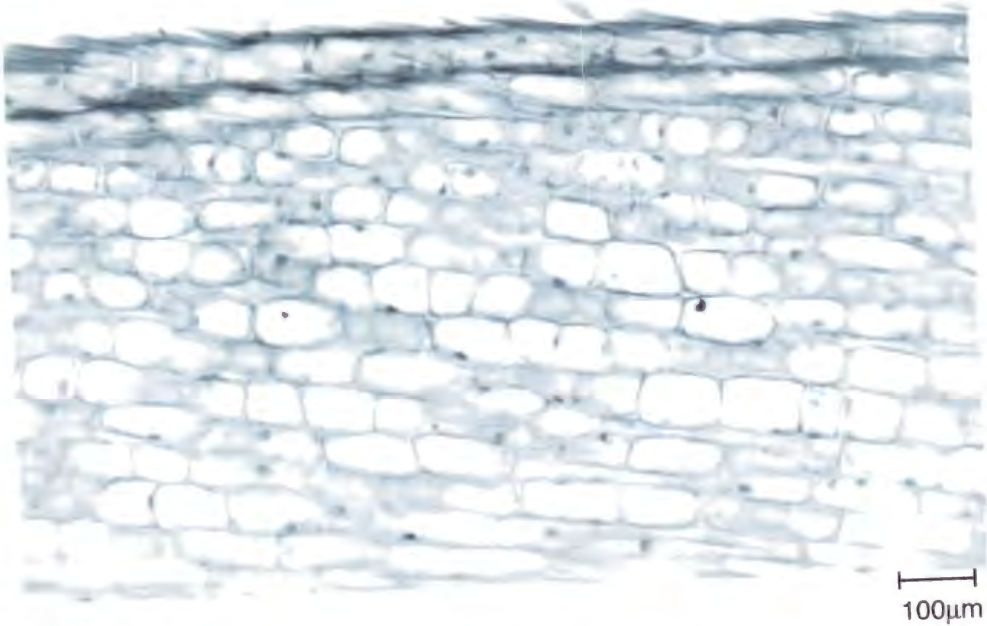
**Fig.3-27.** A cross section of the 1st internode of 'Gander' tulip 3 weeks after planting (x 40). ep, epidermis; co, cortex; sc, sclerenchyma; vb, vascular bundle; pi, pith.



**Fig.3-28.** A cross section of vascular bundle in the 1st internode of 'Gander' tulip 3 weeks after planting (x 100). ph, phloem; pxy, protoxylem; mxy, metaxylem; sh, vascular bundle sheath; pi, pith.

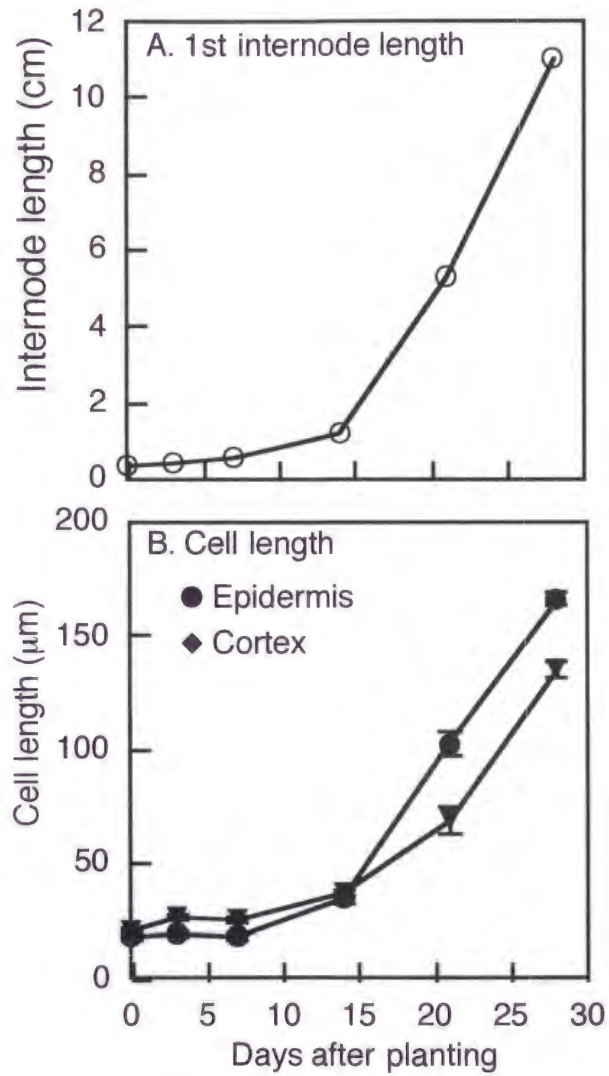


**Fig.3-29.** A longitudinal section of the 1st internode of 'Gander' tulip at bulb planting (x 40).



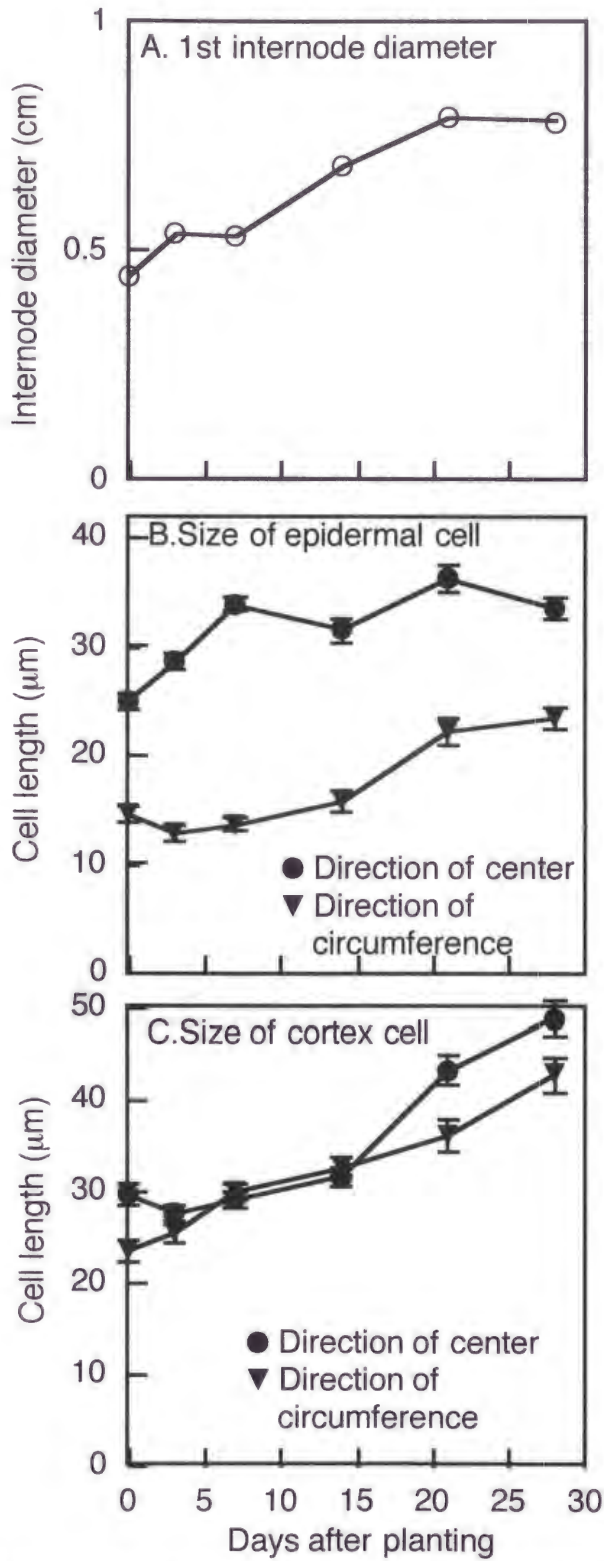
**Fig.3-30.** A longitudinal section of the 1st internode of 'Gander' tulip 3 weeks after planting (x 40).



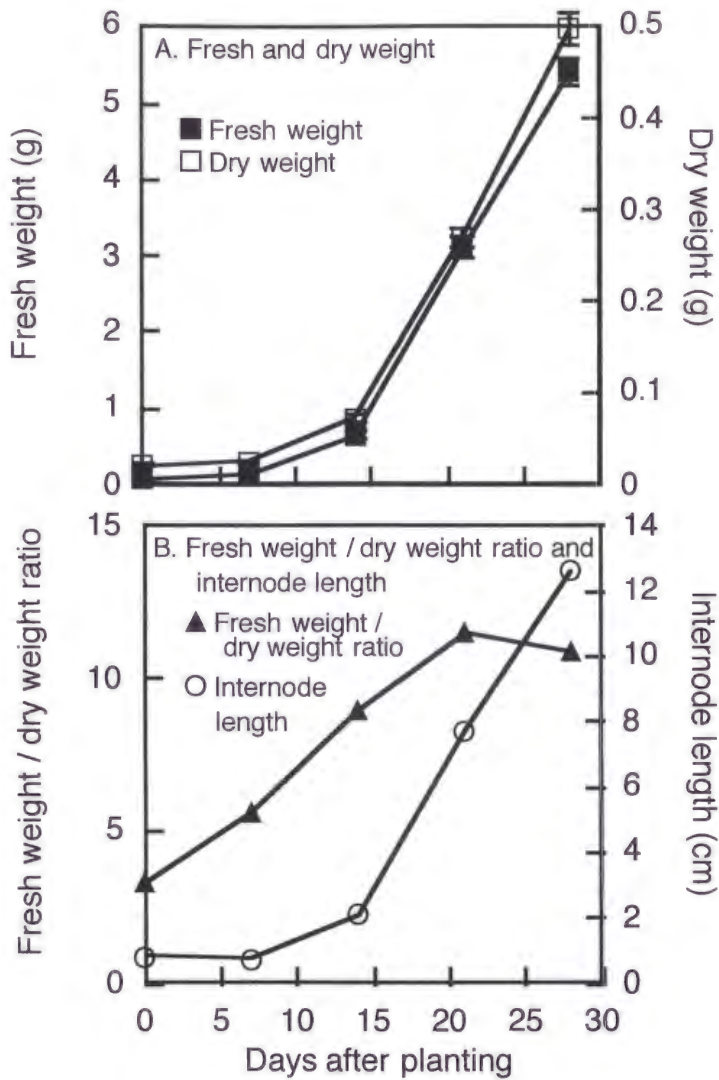


**Fig.3-31.** Changes in 1st internode length and cell length along the major axis in longitudinal section of 1st internode of 'Gander' tulips. Vertical bars in cell length are standard deviations (n=20)





**Fig.3-32.** Changes in 1st internode diameter and cell size in cross section of 1st internode of 'Gander' tulip. Vertical bars in cell size are standard deviations (n=20)



**Fig. 3-33.** Changes in fresh and dry weight, fresh weight / dry weight ratio and length of 1st internode in the experiment of section 1. Vertical bars in cell size are standard deviations (n=10)

## 第5節 考察

りん茎の低温貯蔵期間と切り花品質との関係について論じた報告は多いが (Charles-Edwards・Rees, 1975a; Hobson・Davies, 1978; Le Nard・De Hertogh, 1993; Moe・Wickstrøm, 1973; Rees・Charles-Edwards, 1975; 筒井・西井, 1967), 長期にわたる低温の影響について論じたものは少ない。

第1節において、到花日数や開花時に得られた各部位の新鮮重、乾物重、長さなど57形質について偏相関分析を行った結果、植物体の部位の多くにおいて、開花時の新鮮重、乾物重、長さの間に高い正の相関が存在した。中でもシュートの新鮮重と乾物重、花被片長と花器乾物重の間に高い相関が存在したことは、これら部位への乾物の十分な蓄積が切り花品質の向上に必要なことを示している。続いて、これらの形質について主成分分析を行ったところ、個々の部位の新鮮重、乾物重、長さは同傾向の固有ベクトルをとった (第3-6図)。これらのことから、開花時における植物体の各部位の大きさは、乾物重、すなわち開花時までには分配された乾物量によって決定されることができると考えられる。またこの主成分分析において、第1主成分の固有ベクトルが大きな正の値をとった形質が、シュート、茎、葉などに関する形質であること、負で大きな値をとった形質が内子球に関するものであったこと (第3-6図) から判断して、この第1主成分はシュートと内子球の相互の乾物分配競合を示すと考えられる。これまで、乾物の分配におけるシュートあるいは花器と内子球の競合関係について、いくつかの指摘がある。筒井 (1974) は、新球の生産能力の高い品種は、花のアポーションが起りやすい傾向があることを観察している。Rees (1971; 1976), 豊田・西井 (1958a, b) は、母球中の花芽を高温処理により枯死させると、植付け後の内子球の生長が促進されると報告している。第1主成分の主成分得点の順位 (第3-8図) が、2°C貯蔵期間が12, 15, 18週間のときに高かったことは、これらの2°C貯蔵期間で、開花時においてシュート、茎、葉に乾物が良好に分配されていることを示している。一方、2°C貯蔵期間が3週間と30週間の第1主成分の主成分得点が低く (第3-8図)、中でも2°C貯蔵期間が30週間で最も低い値をとったことは、開花時のシュートの乾物重がきわめて小さくなっており、逆に内子球乾物重がきわめて大きくなっていること (第3-3図) を反映していると考えられる。すなわち2°C貯蔵30週間において、内子球による母球養分の強い取り込みによりシュートへの養分転流が阻害されることが、明瞭に表れているものと推察される。

第2主成分の固有ベクトルにおいて、到花日数が大きな負の値をとり、同時に花器に関する諸形質が大きな負の値をとること (第3-7図) は、到花日数の短縮と花器の小型化が平行して起こっていることを示している。一方でこの第2主成分において、内子球に関わる諸形質や特に第1節間に関わる形質が大きな正の値をとっている点を考えあわせると、第2主成分は2°C貯蔵期間延長にともなって起こる形質の変化を示す成分であると考えられる。

続いて、生長解析法による解析を試みた。植付け後、開花に向けて、シュートならびに花器の乾物重は指数関数的に増加した (第3-4図)。Rees (1968) は、個々の内子球の生育の最も盛んな時期は、着生位置によって異なると報じている。本実験では複数着生している内子球の総乾物重を測定したが、



植付け後の乾物重の増加は指数曲線的であった。そこで、これら部位について、植付けから開花までの相対生長率を式 [3-3] によって算出した。相対生長率は乾物蓄積の効率の指標であり、また各部位の生長の活性の指標であると考えることができる。そして次の式 [3-4] で示されるように、最終的に部位に分配される乾物の量 ( $DW_a$ ) は、植付け時に存在した乾物量 ( $DW_p$ )、相対生長率 ( $R_{pa}$ )、到花日数 ( $t_{pa}$ ) に還元することができる。

$$DW_a = DW_p \cdot e^{R_{pa} \cdot t_{pa}} \quad [3-4]$$

到花日数、植付け時と開花時における各部位の乾物重、各部位の相対生長率といった生長指標について再び主成分分析を行い、各要因間の関連について検討した。第1主成分の固有ベクトルは、シュート全体、葉、花器において植付け時乾物重、相対生長率が大きくなるほど開花時乾物重が小さくなるという、式 [3-4] とは一見矛盾した現象を表している (第3-9図)。一方、到花日数とこれら部位の開花時乾物重が同じ負の固有ベクトルをとることと、2℃貯蔵期間ごとの主成分得点の順位から判断して、第1主成分は到花日数の短縮が各部位の開花時乾物重を減少させる働きが大きいこと、その傾向はりん茎の2℃貯蔵期間が長い場合に著しいことを示している (第3-11図)。逆に、第1主成分において内子球において植付け時乾物重と開花時乾物重が同じ正の大きな固有ベクトルをとることは、開花時乾物重に対して、植付け時乾物重が大きく寄与していることを示している。また、第2主成分の固有ベクトル (第3-10図) と主成分得点の順位 (第3-11図) から、シュート全体、葉、茎において、相対生長率の増大が開花時乾物重を増大させる働きがあること、一方で花器の開花時乾物重には相対生長率がほとんど寄与していないことが読みとれる。

この生長指標に関する主成分分析の結果を踏まえ、各部位の開花時乾物重の成り立ちを、以下のようにより解釈することができよう。シュートの開花時乾物重はりん茎の2℃貯蔵期間が12週間まで増加し、以後減少に転じた (第3-3図C)。式 [3-4] において関与している植付け時乾物重 (第3-1図C)、到花日数 (第3-2図) ならびに相対生長率 (第3-5図C) の変化から、このことは次のように解釈することができる。1) りん茎の2℃貯蔵期間が12週間までの範囲では、開花時乾物重に対する植付け時乾物重と相対生長率の増加の影響が、到花日数の減少の影響と比較して大きく、結果として開花時乾物重が増加する。2) 2℃貯蔵期間が12~18週間の範囲では、植付け時乾物重と相対生長率の増加と、到花日数の減少が均衡し、その結果開花時乾物重の変化が小さい。3) 2℃貯蔵期間が18週間を越えると、相対生長率と到花日数の減少が開花時乾物重の減少をもたらす。

シュートと同様に花器と内子球においても、りん茎の2℃貯蔵期間が開花時乾物重に及ぼす影響について、植付け時乾物重、到花日数、相対生長率を通じて解釈することができる。花器の開花時乾物重は2℃貯蔵期間の延長に伴って一方的に減少した (第3-3図D)。このことは花器の相対生長率がシュートや内子球と比較しても小さいこと (第3-5図) と関連があろう。内子球の植付け時乾物重はりん茎の2℃貯蔵期間が30週間の時にきわめて大きい値をとっており (第3-1図E)、このことが小さな到花日数 (第3-2図) と相対生長率 (第3-5図C) をとるにも関わらず開花時乾物重が大きくなっていく原因と考えられる。

なお、植物体全体ならびに母球の乾物重は植付け後減少した (第3-4図A, B)。この減少速度



は、2°C貯蔵期間が長いほど、大きくなっている。また、式 [3-2] でも示されるように、両者の減少速度は植付け後の生育後期で大きくなっている (第3-4図A, B)。週当たりの母球の乾物減少速度と新器官全体の乾物増加速度との間に高い相関があったこともまた、新器官の生長が母球からの物質の移動に依存していると考えられる理由の一つである。植物体全体の乾物の減少は呼吸による損失であると考えられる。低温貯蔵期間が長くなるほど、その後のりん茎の呼吸速度が高まることは、Princeら (1982) も観察していることである。また、シュート乾物重 (g) と、全体の乾物減少速度 ( $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ ) との間には、高い相関が存在したことは、呼吸活性が代謝が活発に行われている新器官の生長に伴って、呼吸による損失の速度も高くなることを示していると推察される。

チューリップの根はりん茎内の短縮茎の維管束から発生する不定根であり、最初に分化したより増加することも、また分枝や傷害からの再生もしない (筒井, 1994)。土耕で栽培した場合でも根毛はほとんどみられず、開花時までは50-60cm伸長する (筒井, 1994) が、本研究における水耕栽培では、10cm内外にしか伸長しなかった。チューリップの根については、発根適温についての報告が散見される (雨木・萩屋, 1978; 稲村, 1995; Jennings・DeHertogh, 1977) もの、発根と貯蔵方法との関連や、シュートの生育との関わりを含めた根の機能についての包括的な知見はいまだに乏しく、今後の検討が待たれる。第1節の実験において、根のみは他の新器官と異なり、植付け後の乾物重増加が指数的ではなく (第3-4図F)、開花時乾物重も2°Cの低温貯蔵期間と明確な関係がみられずにはほぼ一定であった (第3-3図F)。本章ならびに以下の章においては、根に関する解析は措くこととする。

第2節では、花器分化完了後のりん茎に対する低温貯蔵の温度と期間を変え、第1節と同様に植付け以後の各部位の生長に及ぼす影響についてみた。

-2°C区を除いて、低温貯蔵期間を延長することにより、開花時のシュート乾物重が初めは増加し、続いて減少に転じた。このことは、第1節と同様に植付け時乾物重、到花日数、相対生長率を通じて解釈することができ、また内子球との養分競合についても同様に関与していると考えられる。一方、-2°C区の開花時シュート乾物重は、低温貯蔵期間の延長に伴って一方的に減少した。これは、-2°C区の低温貯蔵期間の延長に伴う植付け時シュート乾物重の増大がきわめて小さく、相対生長率の当初の増大によっても、到花日数の減少を補填し得ないためと解釈できる。

低温貯蔵中におけるりん茎内新器官の生育の進行を、植付け時におけるシュート、花器の乾物重でみたところ、これらは貯蔵温度が高いほど大きく、また貯蔵期間の延長に伴う増大の割合も大きかった (第3-13図)。内子球ならびに外子球の植付け時の乾物重は5°C、9°Cで24週の貯蔵、2°Cでは30週の貯蔵で著しく大きくなった (第3-13図)。りん茎内に新たに形成された内子球は、低温への遭遇により肥大が誘導され、さらに低温貯蔵中に肥大が進行する (青葉・渋谷, 1976)。これらの温度域では、低温の効果により子球の肥大が誘導されるとともに、低温の中でもより高い温度域 (5°C, 9°C) では、肥大そのものの進行により好適な条件にあるため、より短い期間に子球の著しい肥大が見られたのであろう。一方、-2°C貯蔵では、子球の肥大が誘導されている可能性はあるが、その進行は抑制され、その結果植付け時においては子球の肥大がほとんどみられなかったものと考えられる。

長期にわたる低温遭遇により、2°C, 5°C, 9°C区では内子球の植付け時点での肥大 (第3-13図) と植付け後の相対生長率の高まり (第3-18図) の双方により、-2°C区では相対生長率の高まりのみ (第



3-18図)に起因して、開花時における内子球の肥大が起こる(第3-17図)。第1節の多変量解析の結果でも示されたように、シュートと内子球は競合関係にある。貯蔵中における内子球の肥大は、植付け後の内子球の器官全体としてのシンク能を大きくし、競合するシュートへの物質転流を阻害するため、結果として切り花品質の低下や、極端な場合にはシュートの生育停止-壊死につながったと考えられる。内子球の相対生長率は、シュートや花器のそれと比較して常に大きく(第3-18図)、このことは内子球の生長活性がより大きいことを示している。

6週間という短い低温貯蔵期間とした場合、5°Cあるいは9°Cで貯蔵した場合よりも、-2°Cあるいは2°Cといったより低い温度で貯蔵した場合の方が、到花日数は短くなった(第3-15図)。しかし、12週間以上の低温貯蔵期間では、この関係が逆転した。この現象は、以下のような理由によると考えられる。植付け後の新器官の生長を促進する後作用としての低温の効果と、貯蔵期間中に進行する生長に対する効果とを分けて考えた場合、後作用としての低温の効果はより低い温度域で大きい。その結果、貯蔵期間中に進行したシュートの生長量(植付け時乾物重、第3-13図)の差が小さい短い貯蔵期間では、より低温で貯蔵したりん茎の到花日数が小さくなる。一方、貯蔵中におけるシュートの生長の進行に関しては、5°Cあるいは9°Cの方が適温域であると考えられ、これらの温度域に長期間置かれると、りん茎の植付け時におけるシュートの生長段階が、-2°Cならびに2°C区より進む(第3-13図)ため、到花日数の短縮につながる。なお、後作用としての低温の効果が-2°C、2°Cで大きいことは、新器官の植付け後の相対生長率がこれらの2区において大きいことにも表れている(第3-18図)。逆に、9°Cのシュートの生長活性を高める後作用が小さいこと(第3-18図)が、6週間という短い低温貯蔵期間とした場合、9°C区で開花時におけるシュート乾物重がきわめて小さくなった(第3-17図A)ことにつながるのであろう。

第3節の実験では、低温貯蔵前の20°C貯蔵期間と切り花品質との関係について、生長指標を通して量的にとらえようと試みた。これまで、チューリップの促成栽培を目的として、低温貯蔵開始時期について検討した報告(青木・吉野, 1978; 1979; 1983; 稲葉ら, 1967; 小西・稲葉, 1964, 鈴木・川田, 1970)はおもに花芽発達の形態的段階との関係について論じられたものである。一方、今西ら(1997)は、品質のよい切り花を得るためには5°Cの本冷開始時におけるノーズの長さが重要な指標となる可能性があると指摘している。低温貯蔵開始時における花芽の発達段階は、開花率に大きな影響を与えることが指摘されているが(今西ら, 1997)、本実験では、これまで慣行の冷蔵開始可能時期の指標とされている雌ざい形成期より以前(第3-19図)に低温貯蔵を開始しても、90%以上の開花率が得られている(第3-9表)。これは、本実験における栽培が水耕によるものだったためかもしれない。一方、20°C貯蔵期間を26週間とすると、2°C低温貯蔵後にシュートの壊死がみられ、シュート発達が過度に進みすぎたものと考えられる。

花器分化を促す20°Cでの貯蔵期間は、シュートと花器の植付け時乾物重に影響を及ぼした(第3-20図A)。一方で、到花日数と相対生長率に影響を及ぼしたものの(第3-20図B, D)、同様の処理期間の範囲(6~20週間程度)で比較した場合、第1節および第2節でみたような花器分化完了後の低温貯蔵期間が両生長指標に及ぼす影響と比べてその程度は小さかった。特に20°C貯蔵期間が相対生長率に及ぼす影響が小さかったことから、低温貯蔵が貯蔵中における生長の量のみならず、後作用とし



ての影響をもたらすのに対して、20℃貯蔵は単にその期間における各器官の生長量に影響を及ぼすだけであり、後作用としての影響が小さいことを反映していると考えられる。すなわち、第3節と第4節の結果は、生長解析法の応用により、りん茎の貯蔵条件がチューリップの生長に及ぼす影響に関して、植付け時の各器官の乾物重に表れる貯蔵中における生長への効果と、到花日数や相対生長率に表れる植付け後の新器官の生長に影響する後作用としての効果とに分けて考えられることを示している。

第4節の横断切片の検鏡では、皮層ならびに髓組織の細胞中に、植付け時に多数認められたでんぷん粒と思われる粒子が、植付け後の時間の経過とともに減少していくことが観察された。また、植付け時において、核が表皮、皮層、髓組織のほとんどの細胞において認められた(第3-21図)が、植付け後の時間の経過とともに観察されない細胞が増加した。これは、必ずしも核の消失を示すものではなく、細胞の軸方向への伸長が横断面での核の存在の確率を低下させたためであるとも考えられる。事実、縦断切片では植付け21日後においても、かなりの細胞において核の存在が認められている(第3-30図)。この点についての詳細は、生化学的な面からの検討を要しよう。

第4節の縦断切片の観察において、第1節間の長さとして、これを構成する組織の細胞の大きさの増大が随伴的であることから(第3-31図)、チューリップの植付け時点において、すでに細胞分裂はほぼ終了し、植付け後の茎の伸長は細胞の拡大によっているものと推察できる。このことは、Gilford・Rees(1973)、Shoub・De Hertogh(1975)の記述に一致する。また、横断切片の検鏡において、植付け時と植付け3週間後の細胞層の数に違いがなかったことから(第3-21図、第3-23図)、この間に茎の中心方向の細胞分裂もなかったものと考えられる。ただし、横断切片の観察において、植付け後に師部の原生木部と後生木部の分別が観察されたことから、維管束に関しては細胞分裂を伴う発達が盛んであることが示唆された。

第4節の実験で観察された、りん茎植付け後の第1節間の細胞中でのでんぷん粒の消失は、でんぷんが可溶性糖に分解されていくためと考えられる。Lambrechtsら(1994)は、低温遭遇をしたチューリップりん茎中ででんぷんの可溶性糖への分解、 $\alpha$ -アミラーゼ活性の上昇を観察した。また、低温遭遇をしたりん茎を植付けた後、第1節間中でのでんぷん含量が低下し、グルコース含量が増加すること、インペルターゼ活性の上昇が認められることを報告している。Lambrechts・Kolöffel(1993)は、チューリップの節間ごとの伸長時期と可溶性糖含量の増加時期とが一致し、さらにそれに先だってインペルターゼ活性が一時的に上昇することを認めている。Lambrechtsら(1994)が指摘しているように、チューリップの節間伸長の過程において、でんぷんの可溶性糖への分解、さらに二糖類から単糖類への分解が起こり、それともなう浸透ポテンシャルの増加が細胞の吸水を促し、伸長する機作が働いていると考えられる。節間伸長の初期には、すでに節間の細胞内に蓄積されていたでんぷんが、細胞伸長に使われていると考えられるが、時間の経過とともに、これだけでは十分節間の伸長をまかなうことができなくなり、やがてほとんどがりん茎からの糖の供給に依存することになるのであろう。

第3-33図に第1節の実験で採取した、植付け後の第1節間の新鮮ならびに乾物重、節間長、乾物重あたりの新鮮重を示した。なお、第1節と第4節の実験は行った年度は異なるが、植付けまでのりん茎の貯蔵前歴、特に低温貯蔵の方法が同様であり、平均到花日数(28日)ならびに伸長推移(第3-31図A、第3-33図B)がほぼ同じであったので、同様のものとして検討の対象になりえよう。植付け後、

新鮮ならびに乾物重，節間長は指数的に増加したのに対し，乾物重あたりの新鮮重，換言すれば乾物あたりの含水率は，初めは増大したものの，植付け21日後からはほとんど変わらなくなった．初めに含水率が増加したのは，でんぷん等の高分子の糖がより低分子のものに分解されことにより細胞伸長に必要な浸透物質が供給されたためと理解できる．一方，後に含水率が一定となったにも関わらず，節間伸長が引き続き起こったのは，一見奇妙である．これは，乾物（浸透物質）の供給と細胞伸長（吸水）が平行して起こっていることを示しており，おそらく浸透物質がりん茎から可溶性糖として直接供給されていることを反映しているものと推察される．このことは，先に述べたLambrechts・Kolöffel（1993）の報告において，インベルターゼ活性が節間伸長の後期にはむしろ低下していることと符合する．チューリップの経時的な変化を含めた節間伸長の機構解明には，さらに詳細な形態的，生化学的検討が必要となろう．

なお，第1節，第2節，第3節ともに，貯蔵期間と相対生長率を含む生長指標との関係には有意な曲線回帰が存在しており，貯蔵期間の生育に対する影響を量的にとらえることが可能であった．すなわち，開花時におけるチューリップの植物体の乾物重はいくつかの生長指標に還元することができ，しかもこれらの指標は，それぞれりん茎の貯蔵期間の関数として表された（第3-4表，第3-8表，第3-10表）．このことは，環境条件がこれら指標に及ぼす影響について個々に評価し，それを再構成することにより生長モデルを構築することが可能であることを示している．



## 第6節 摘要

1. 花器の分化が完了したりん茎を2°Cで3~30週間貯蔵して栽培した。開花時に収集した生育に関する57形質の偏相関分析から、切り花品質は開花時におけるシュートへの乾物量によって決定されることが示された。また、同データの主成分分析から、シュートと内子球の間の養分競合が示された。新器官であるシュート各部位および内子球について生長解析を行い、得られた生長指標について主成分分析を行った結果をもとに、2°C貯蔵期間が開花時における部位ごとの乾物蓄積に及ぼす影響について、到花日数、植付け時乾物重、相対生長率との関連から論じられることを示した。

2. 花器の分化が完了したりん茎20°Cで8週間貯蔵し、続いて-2°C, 2°C, 5°C, 9°Cの低温で6~36週間貯蔵して栽培した。低温貯蔵が短期間の場合、-2°Cあるいは2°Cといったより低い貯蔵温度では、5°Cあるいは9°Cといったより高い貯蔵温度と比較して、到花日数が小さく、新器官の相対生長率が大きくなった。しかし、低温貯蔵の期間が長期に及ぶと、植付け時におけるりん茎内の新器官の生長が、5°Cあるいは9°Cといったより高い温度での貯蔵において進んでおり、このことが到花日数の短縮をもたらしたと考えられた。また、長期の低温貯蔵により、シュートとの養分の競合部位である内子球に分配された乾物が増加した。これは、2°C, 5°C, 9°C区における植付け時の内子球の肥大あるいは-2°C区における相対生長率の増加に起因すると考えられた。

3. りん茎を6月に入手後20°Cで4~26週間乾燥貯蔵し、続いて2°Cで8週間貯蔵してから栽培した。20°C貯蔵期間は新器官の植付け時乾物重に大きく影響したものの、到花日数や切り花品質、相対生長率、開花時乾物重には大きくは影響しなかった。

4. 上記1~3の実験のいずれにおいても、到花日数や新器官の植付け時乾物重、開花時乾物重、相対生長率といった生長指標のほとんど、20°Cあるいは低温貯蔵期間との関係が非線形回帰で表された。

5. 植付けから開花までの第1節間について縦断ならびに横断切片を作成し、検鏡を行った。植付け後の節間伸長は、おもに細胞の拡大によるものと考えられた。植付け時に観察された節間の細胞中のでんぷん粒は、時間の経過とともに消失した。節間伸長の機構について、乾物、特に糖の転流と代謝の点から考察を行った。

## 第4章 貯蔵温度ならびに気相の制御によるチューリップりん茎の長期貯蔵

6~7月に養成圃場から掘上げられた当年産のりん茎について、花芽の形成ならびに低温感応が完了させられるのは、最も早くても10月である（今西ら、1997；稲村、1995）。したがって、これより早い植付けを行うためには、前年産のりん茎を長期にわたって貯蔵したものを用いる必要がある。第3章第2節において、りん茎掘上げ後、20°Cの適温下で花芽の分化・発達を進めたりん茎を、その後低温に貯蔵して貯蔵期間を延長した場合、その低温の温度として-2°Cを用いたものが最も長期間開花能力を保持できたが、それでも5月以降の植付けでは、切り花品質はきわめて低下した。したがって、周年的に切り花生産を行おうとすれば、5月から10月までりん茎を開花能力を保持した状態で供給できる長期貯蔵法を開発する必要がある。

チューリップの自然開花期以降に切り花を得るため、生産者が大規模な冷凍施設を保有しているオランダでは、湿潤貯蔵法が用いられている（De Jongら、1990；今西、1994）。この貯蔵法は、りん茎を栽培コンテナに植付け、ある程度発根した段階まで進んだ後、これを-2°Cの冷凍庫に貯蔵してシュートの生育を停止させ、開花予定日の2週間程度前に冷凍庫から取り出して開花させる方法である。

第3章第3節では、掘上げ後のりん茎を20°Cで長期貯蔵すると、りん茎内でシュートの発達が過度となり、シュートの壊死につながることを示された。したがって、チューリップりん茎の長期貯蔵においては、りん茎内におけるシュートの発達や伸長を抑制する必要がある。湿潤貯蔵と同様、花芽分化後のりん茎については、氷点下での貯蔵によってシュート伸長を遅延させる方法が有効であると考えられる。一方、花芽未分化段階のりん茎については、チューリップの花芽分化適温が15-20°Cである（Hartsema、1961；今西ら、1997；Le Nard・De Hertogh、1993）ことから、これより高温または低温に貯蔵することによりシュートの発達や花芽分化を遅延させることが可能となろう。このうち高温により花芽分化を抑制する長期貯蔵の可能性については、今西ら（1993）が報告している。また、低温によりシュートの発達と花芽分化を抑制する方法を取った場合、青葉（1976）、青葉・渋谷（1976）の報告にあるように、低温による内外子球の肥大が誘導される。この点についてはさらに、青葉・渋谷（1976）が、低温遭遇直後の30°C処理が低温による内外子球の肥大誘導を抑制することを観察している。

花成誘導のための低温感応には、酸素が必要であることが知られている（Salisbury、1963）。このことから、チューリップにおいても人工的に酸素濃度を低くかつ二酸化炭素濃度を高く制御したCA（controled atmosphere）環境を低温貯蔵と組み合わせることによって、子球の低温感応を抑制できる可能性が考えられる。

本章では、チューリップりん茎の開花能力を長期にわたって保持することを目的として、

- 1) りん茎の掘上げ直後からの30°C高温貯蔵
- 2) りん茎の掘上げ直後からの-2°C低温とその後の30°C高温処理を組合せた貯蔵



3) りん茎の掘上げ直後からの-2°C貯蔵と低酸素高二酸化炭素環境を組合せたCA貯蔵を行った。

## 第1節 掘上げ直後の30°C貯蔵による花芽分化・発達の抑制

### 第1項 材料および方法

‘Gander’のりん茎を1994年6月初めに入手した。6月22日よりりん茎を20°Cあるいは30°Cで貯蔵し、2週間ごとに花器の分化について実体顕微鏡により観察した。30°C貯蔵を行ったりん茎を0~28週間後まで4週間ごとに20°Cに移して8週間置き、さらに2°Cで12週間の低温貯蔵を行ってから植付けた。所定の貯蔵を行ったりん茎については共通の方法に準じて植付け、栽培を行った。植付け時に5個体、開花時に10個体の植物体を採集し、シュート長、花被片長、新鮮重、乾物重を調査した。到花日数、各部位の植付け時乾物重ならびに開花時乾物重より植付けから開花までの相対生長率を算出した。

### 第2項 結果

20°Cおよび30°C貯蔵を行ったりん茎の花器分化段階について第4-1図に示した。実験を開始した6月22日には全りん茎が花芽未分化の段階であった。30°C下では20°Cと比較して花芽の分化発達が著しく抑制された。すなわち、20°C下では貯蔵開始6週後には雌ずい形成期に達したのに対し、30°Cでは24週後となった。また、りん茎内におけるシュートの伸長も30°C下では著しく抑制され、20°C下では貯蔵開始6週後で1cmを越えていたのに対し、30°C区でこの段階に達したのは22週後であった。

30°C貯蔵期間を通して、りん茎全体の新鮮重は減少した（データ省略）。同時に植付け時におけるりん茎全体すなわち植物体全体の乾物重、母球りん片の乾物重も、30°C貯蔵の延長に伴って減少した（第4-2図A, B）。30°C貯蔵の延長に伴って、シュート、花器、内子球の植付け時乾物重は増大した（第4-2図C, D, E）。

開花率は、30°C貯蔵期間が20週間までは100%、24週間で90%であったが、28週間で70%と低くなった（第4-1表）。30°C貯蔵期間の延長に伴って到花日数は減少した（第4-3図）。開花時におけるシュート新鮮重は、30°C貯蔵期間が20週間までは30g以上となったが、24週間以上となると減少が著しかった（第4-1表）。

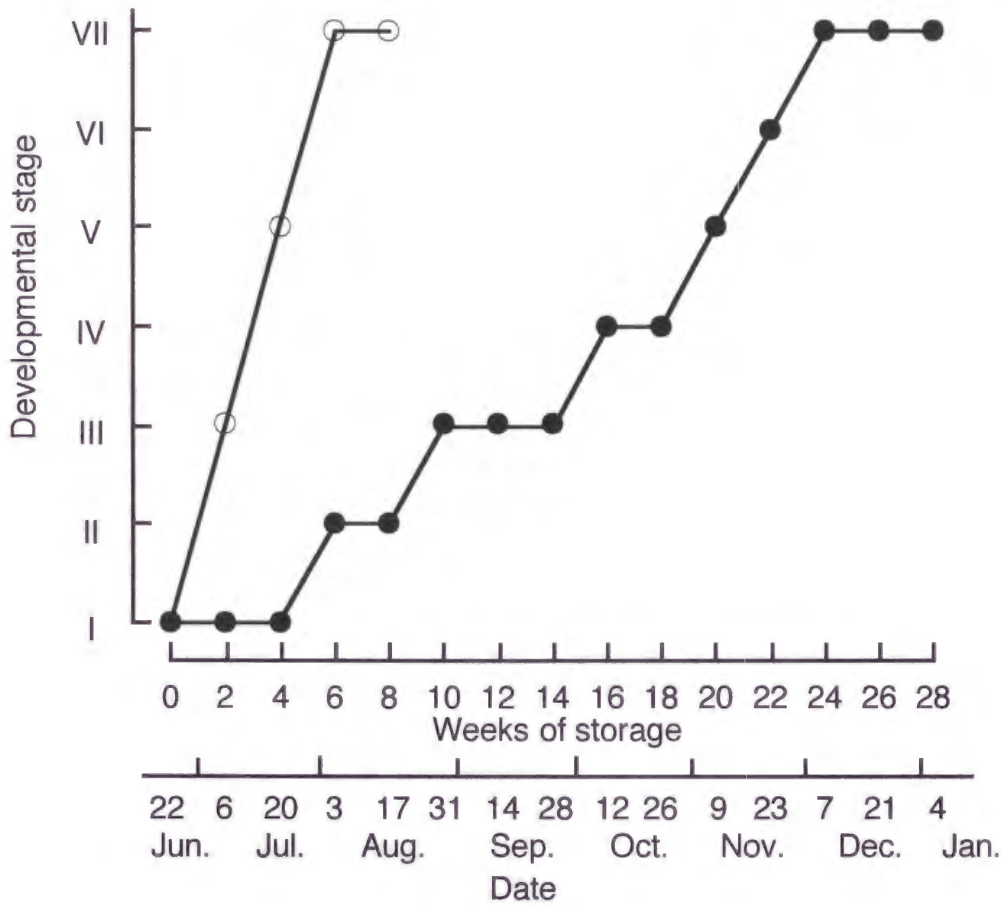
開花時における各部位への乾物の分配をみた（第4-4図）。シュートの乾物重は30°C貯蔵期間の延長に伴って減少した。一方、内子球の乾物重は30°C貯蔵期間との間に明確な関係はみられなかった。

シュート、花器、内子球の植付けから開花までの相対生長率について第4-5図に示した。いずれの部位においても、30°C貯蔵期間と植付けから開花までの相対生長率との間に明確な関係はみられなかった。

**Table 4-1.** Effects of duration of bulb storage at 30°C on flowering percentage, days to anthesis and some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

Weeks at 30°C	Date of planting	Flowering (%)	Date of anthesis	Days from planting to anthesis	Stem length (cm)	Perianth length (cm)	Shoot fresh weight (g)
0	Nov. 16	100	Dec. 7	31	47.4	4.9	36.6
4	Dec. 14	100	Jan. 8	26	46.7	4.7	38.2
8	Jan. 11	100	Feb. 9	32	46.9	4.5	37.4
12	Feb. 8	100	Mar. 12	29	50.1	4.8	38.1
16	Mar. 8	100	Apr. 1	24	46.7	4.9	34.6
20	Apr. 5	100	Apr. 25	22	45.1	5.1	30.7
24	May 3	90	May 22	19	40.1	4.5	23.4
28	May 31	70	Jun. 20	20	40.1	4.3	18.4
Analysis of variance				P<0.01	P<0.01	P<0.01	P<0.01





**Fig.4-1.** Developmental stage of flower buds in bulbs stored at 20°C or 30°C.

O, bulbs stored at 20°C; ●, bulbs stored at 30°C.

The storage was started on June 22, 1994.

Developmental stage: I, vegetative apex; II, apical meristem enlarging; III, formation of first whorl of perianth; IV, formation of second whorl of perianth; V, formation of first whorl of androecium; VI, formation of second whorl of androecium; VII, formation of trilobed gynoecium.

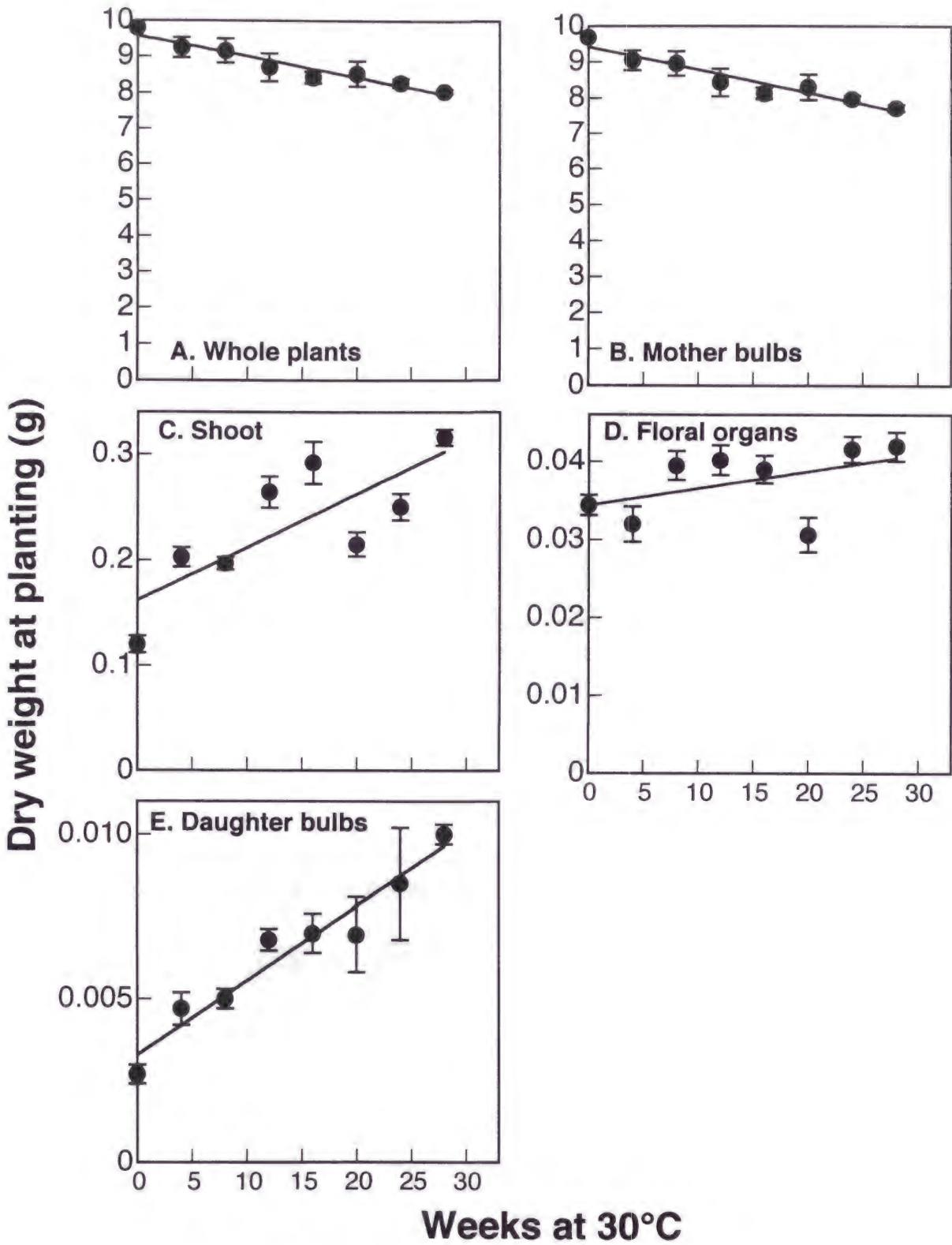
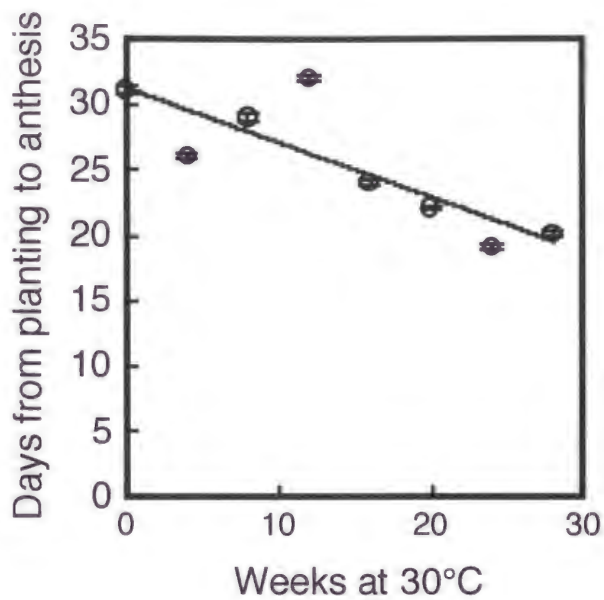
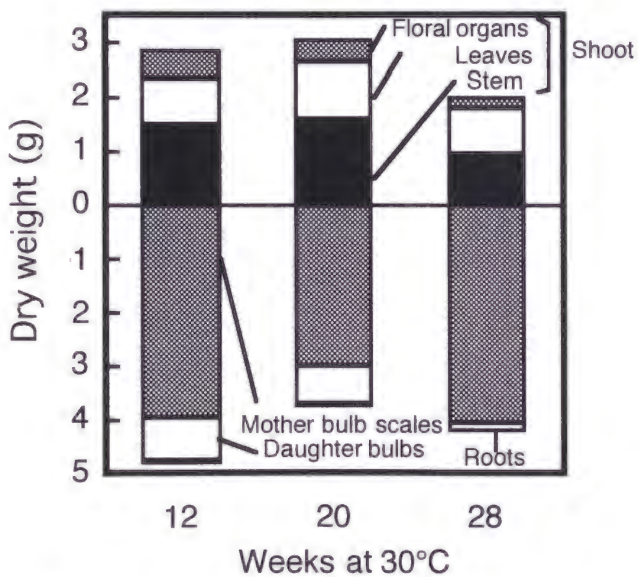


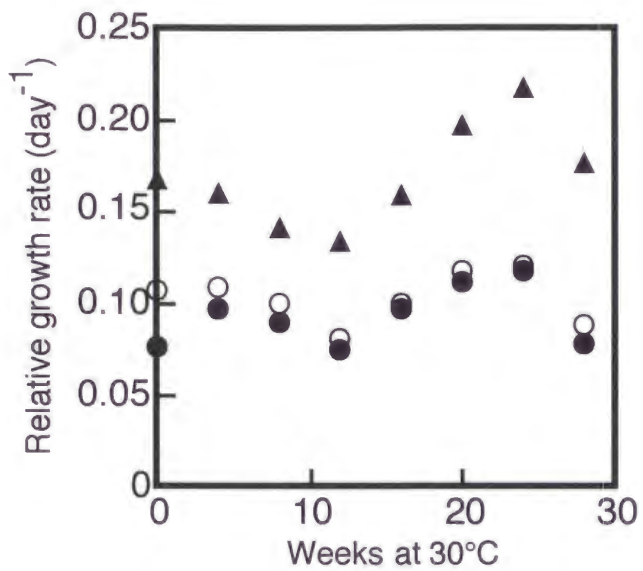
Fig. 4-2. The relationship between duration of bulb storage at 30°C and dry weights at planting of whole plant and their component parts of 'Gander' tulips. Vertical bars are standard deviations (n=5).



**Fig.4-3.** The relationship between duration of bulb storage at 30°C and days from planting to anthesis of 'Gander' tulips. Vertical bars indicate standard deviations (n = 10).



**Fig. 4-4** Effects of duration of bulb storage at 30°C on dry weight of component parts at anthesis of 'Gander' tulips



**Fig. 4-5.** The relationship between duration of bulb storage at 30°C and the relative growth rates from planting to anthesis of shoot, floral organs and daughter bulbs of 'Gander' tulip. O, shoot; ●, floral organs; ▲, daughter bulbs.



## 第2節 掘上げ直後のりん茎の-2℃貯蔵が生育開花に及ぼす影響

### 第1項 材料および方法

‘Gander’ 11cm球を1996年6月下旬に入手し、以下の2区を設定して貯蔵した。

1) -2℃貯蔵区 6月28日より-2℃に12週間置き、続いて20℃で8週間、2℃で12週間貯蔵した後、1997年2月7日に植付けた。

2) 対照区 6月28日より20℃に8週間置き、続いて2℃で12週間貯蔵した後、1996年11月15日に植付けた。

栽培温度は20℃一定、12時間照明とした。植付け時に10個体、開花時に20個体の植物を採取し、部位別の新鮮重、乾物重、長さを測定した。得られた植付け時ならびに開花時の各部位の乾物重から、植付けから開花までの相対生長率を計算した。

### 第2項 結果

6月28日の段階では、りん茎内の花芽は分化を開始していなかった。両区とも20℃8週間の貯蔵終了時には、花芽分化の到達段階が雌ずい形成まで至っていることを確認した。

植付け時におけるりん茎内のシュート長、ならびに各部位の新鮮重を第4-2表に、各部位の乾物重と全体の乾物率を第4-3表に示した。全体ならびに母球の新鮮重、乾物重は対照区の方が大きかったが、シュート、花器、内外子球では-2℃貯蔵区の方が大きかった。

到花日数は両区の間には有意な差がなかったが、開花率は対照区が100%であったのに対して、-2℃貯蔵区で80%と低くなった(第4-4表)。また、-2℃貯蔵区では、対照区と比較して開花時におけるシュート新鮮重が有意に小さく、葉の新鮮重も2/3程度となった。

開花時における各部位の乾物重を第4-6図に示した。対照区と比較して、-2℃貯蔵区ではシュート各部位の乾物重が小さくなった一方で、内子球の乾物重が大きかった。

シュート、花器、内子球の植付けから開花までの相対生長率は、いずれも対照区と比較して-2℃貯蔵区で小さくなった(第4-7図)。

**Table 4-2.** Effects of bulb storage at -2°C for 12 weeks after lifting on shoot length and fresh weight of component parts in bulbs of 'Gander' tulip at planting.

Storage at -2°C	Shoot length (mm)	Fresh weight					
		Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)
No	11.6	23.9	23.6	115	23	3	200
Yes	23.0	20.5	19.8	220	36	16	409
Significance <sup>z</sup>	P<0.001	P<0.01	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.05

Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks and then at 2°C for 12 weeks with or without storing at -2°C for 12 weeks just after lifting.

<sup>z</sup> Student's t-test.

**Table 4-3.** Effects of bulb storage for 12 weeks at -2°C after lifting on dry weight of component parts in bulbs of 'Gander' tulip at planting.

Storage at -2°C	Dry weight						Dry weight / fresh weight of whole plant
	Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)	
No	9.4	9.3	30	6	1	55	0.394
Yes	8.5	8.3	61	11	6	130	0.418
Significance <sup>z</sup>	P<0.05	P<0.01	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.05

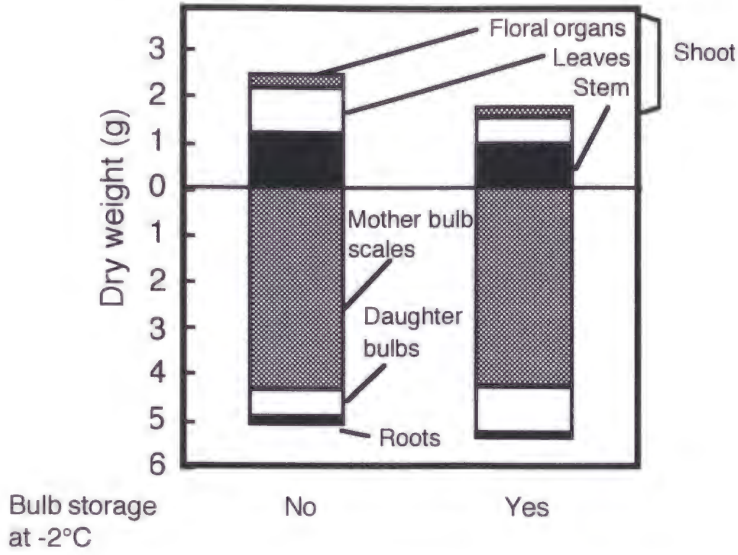
Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks and then at 2°C for 12 weeks with or without storing at -2°C for 12 weeks just after lifting.

**Table 4-4.** Effects of bulb storage for 12 weeks at -2°C after lifting on percent of flowering, days from planting to anthesis and cut flower quality of "Gander" tulips.

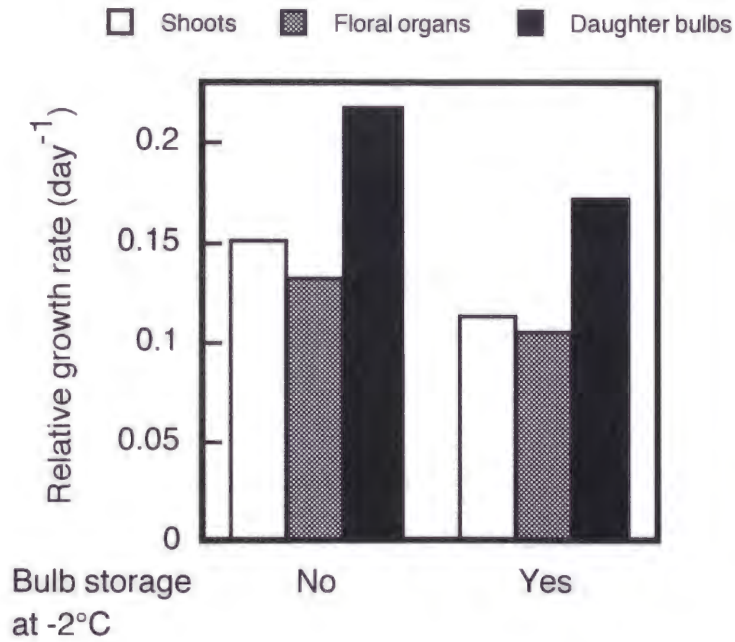
Storage at -2°C	Flowering (%)	Days from planting to anthesis	Length		Fresh weight	
			Stem (cm)	Perianth (cm)	Shoot (g)	Leaves (g)
No	100	29	39.5	4.7	24.3	10.1
Yes	80	30	40.1	4.5	16.7	5.2
Significance <sup>z</sup>		P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P<0.001	P<0.001

Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks and then at 2°C for 12 weeks with or without storing at -2°C for 12 weeks just after lifting.

<sup>z</sup> Student's t-test.



**Fig. 4-6.** Effects of bulb storage at -2°C after lifting on dry weight of 'Gander' tulips at anthesis.



**Fig. 4-7.** Effects of bulb storage at -2°C after lifting on relative growth rate from planting to anthesis of 'Gander' tulips.

### 第3節 -2℃貯蔵後の30℃高温処理が生育開花に及ぼす影響

#### 第1項 材料および方法

‘Gander’のりん茎を1997年6月中旬に入手した。6月18日より-2℃で20週間貯蔵し、続いて30℃に移した。この30℃処理期間を1, 2, 4週間に設定した。所定の30℃処理後、20℃で8週間、-2℃に12週間貯蔵し、栽培を行った。また、比較のために、最初の-2℃貯蔵終了後、30℃に置かず、ただちに20℃貯蔵を行う区も設けた。植付け時ならびに開花時に10個体の植物体を採集し、部位別の大きさ、新鮮重、乾物重を調査した。また、シュート、花器、内子球について、植付けから開花までの相対生長率を計算した。

#### 第2項 結果

りん茎入手後20週間の-2℃貯蔵終了時には、りん茎内においてシュートがほとんど発達していなかった。植付け時におけるりん茎全体、ならびに各部位の新鮮重とシュートの長さについて第4-5表に、各部位の乾物重については第4-6表に示した。植付け時において、30℃処理期間が長くなるほど、シュートの長さ、新鮮重ならびに乾物重が大きくなった。また、花器についても、同様の傾向が認められた。一方、外子球は30℃処理を行わなかったもので大きく、30℃処理を4週間行ったもので小さくなった。内子球の大きさは、処理区間で有意な差があったものの、30℃処理期間との関係は明らかではなかった。

30℃処理を行わなかつたりん茎は、10%しか開花に至らなかった(第4-7表)。しかし、1週間の30℃処理を行うと80%が、2ならびに4週間の30℃処理では95%が開花に至った。また、30℃処理により到花日数が若干短縮された(第4-7表)。30℃処理を行わなかった場合、花茎長、花被片長、シュート新鮮重、葉新鮮重が小さく、切り花品質として劣っていたが、これらの形質はいずれも30℃処理を行うことにより大きくなり、その効果は30℃処理期間が長いほど大きくなった(第4-7表、第4-10図)。

開花時における各部位への乾物の分配様相を第4-8図に示した。30℃処理期間が長くなるほど、シュート、花器への乾物の分配が大きく、母球に残存する割合が小さくなった。また、30℃処理期間の延長により開花時において内子球に分配されている乾物の割合が小さくなった。

シュート、花器、内子球について、植付けから開花までの相対生長率を計算した(第4-9図)。いずれの部位においても、30℃処理期間と相対生長率との間には明確な関係はみとめられなかった。



**Table 4-5.** Effects of treatment with 30°C after -2°C storage for 20 weeks on shoot length and fresh weight of component parts in bulbs of 'Gander' tulip at planting.

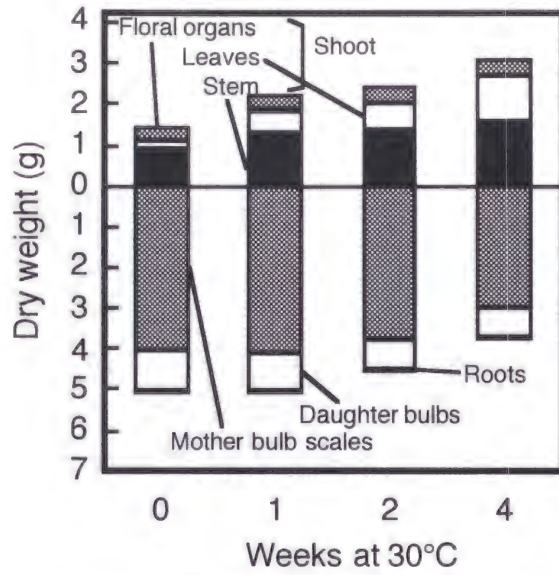
Weeks at 30°C	Date of planting	Shoot length (mm)	Fresh weight					
			Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)
0	Mar. 25	22.4	21.6	20.6	242	57	26	1014
1	Apr. 1	31.6	22.5	22.0	491	93	16	507
2	Apr. 8	37.4	22.6	21.9	772	168	36	609
4	Apr. 22	42.7	21.6	21.3	895	147	29	322
Analysis of variance		P<0.001	P≥0.05	P≥0.05	P<0.001	P<0.001	P<0.01	P<0.01

**Table 4-6.** Effects of treatment with 30°C after -2°C storage for 20 weeks on dry weight of component parts in bulbs of 'Gander' tulip at planting.

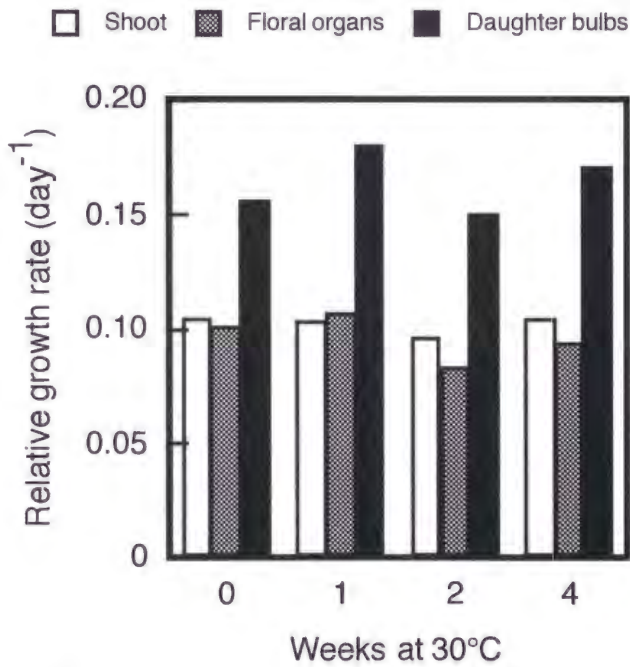
Weeks at 30°C	Dry weight						Dry weight / fresh weight of whole plant	
	Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)		
0	9.0	8.6	69	18	11	43	0.418	
1	8.8	8.6	138	32	6	17	0.389	
2	9.0	8.8	198	49	15	19	0.397	
4	8.3	8.2	229	39	10	10	0.384	
Analysis of variance		P≥0.05	P≥0.05	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001

**Table 4-7.** Effects of treatment with 30°C after -2°C storage for 20 weeks on flowering percentage, days from planting to anthesis and cut flower quality of "Gander" tulips.

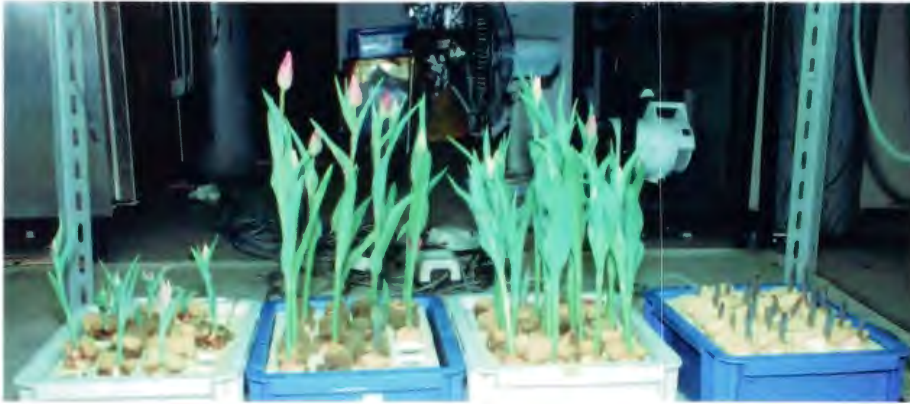
Weeks at 30°C	Flowering (%)	Days from planting to anthesis	Length			Fresh weight	
			Total stem (cm)	1st internode (cm)	Perianth (cm)	Shoot (g)	Leaves (g)
0	10	29	27.1	8.8	3.3	8.5	1.2
1	80	28	37.0	11.3	4.1	16.6	4.4
2	95	26	40.4	11.6	4.4	21.0	6.0
4	95	25	37.7	11.1	4.6	22.2	7.7
Analysis of variance		P≥0.05	P<0.05	P≥0.05	P<0.01	P<0.001	P<0.001



**Fig. 4-8.** Effects of treatment with 30°C after -2°C storage for 20 weeks on dry weight of component parts of 'Gander' tulips at anthesis.



**Fig.4-9.** Effects of treatment with 30°C after -2°C storage for 20 weeks on relative growth rate from planting to anthesis of 'Gander' tulips.



**Fig 4-10.** 'Gander' tulips grown from the bulbs subjected to 30°C for different periods (from left to right, 0, 1, 2, 4 weeks) following -2°C storage for 20 weeks from just after bulb lifting.

## 第4節 30℃高温処理と組み合わせた収穫直後の-2℃貯蔵の期間が生育開花に及ぼす影響

### 第1項 材料および方法

‘Gander’のりん茎を1997年6月中旬に入手した。6月18日より-2℃で12, 20, 28, 36週間貯蔵した。所定の-2℃貯蔵後、30℃で4週間貯蔵し、続いて20℃で8週間貯蔵した。花芽形成が雌ずい形成段階まで達していることを確認し、さらに-2℃で12週間貯蔵した。貯蔵を終了したりん茎を、共通の方法に準じて栽培を行った。植付け時ならびに開花時に10個体の植物体を採集し、部位別の大きさ、新鮮重、乾物重を調査した。また、シュート、花器、内子球について、植付けから開花までの相対生長率を計算した。

### 第2項 結果

りん茎入手後の-2℃貯蔵期間がいずれの場合でも、その終了時におけるりん茎内の花芽は未分化の状態、シュート、内子球ともに新鮮重ならびに乾物重が計測不可能なほど小さかった。また、外子球の新鮮重、乾物重については有意な差がなかった。

植付け時における全体の新鮮重ならびに乾物重は、-2℃貯蔵期間の延長にともなって若干減少した(第4-8表, 第4-9表)。また、乾物率は-2℃貯蔵期間の延長に伴って増加する傾向がみられた(第4-9表)。植付け時におけるりん茎内のシュート長、ならびにシュートと花器の新鮮重、乾物重は、-2℃貯蔵期間が12週間から20, 28週間となると大きくなり、36週間では再び小さくなった(第4-8表, 第4-9表)。内子球の新鮮重ならびに乾物重は、-2℃貯蔵期間が大きくなるに従って大きくなる傾向が認められた。

これらのりん茎を水耕栽培したところ、-2℃貯蔵期間が12週間では90%、20週間では95%が開花した(第4-10表)。しかし、-2℃貯蔵期間が28週間となると15%しか開花せず、36週間では全く開花に至らなかった。また、-2℃貯蔵期間が20週間までは花茎長が40cm前後、脚長が11cm前後、花被片長が4.5cm以上、切り花重(シュート新鮮重)が20g以上となったが、28週間の貯蔵ではいずれも著しく小さくなった。

開花時における各部位への乾物の分配様相について、第4-11図に示した。-2℃貯蔵期間が12週間から20週間へ延長されると、シュートに分配された乾物量が多くなり、一方で母球に残存する割合が小さくなった。しかし、-2℃貯蔵期間が28週間となると、逆にシュートに分配された乾物量が小さくなり、多くが母球に残存したままとなった。内子球に分配された乾物量は、-2℃期間が長くなると、減少する傾向がみられた。

植付けから開花までの、シュート、花器、内子球の相対生長率を計算した(第4-12図)。いずれの部位も-2℃貯蔵期間が延長されると相対生長率が小さくなる傾向があり、特に花器と内子球でそれが



顕著であった。

**Table 4-8.** Effects of duration of -2°C storage after lifting on shoot length and fresh weight of component parts in bulbs of 'Gander' tulips at planting.

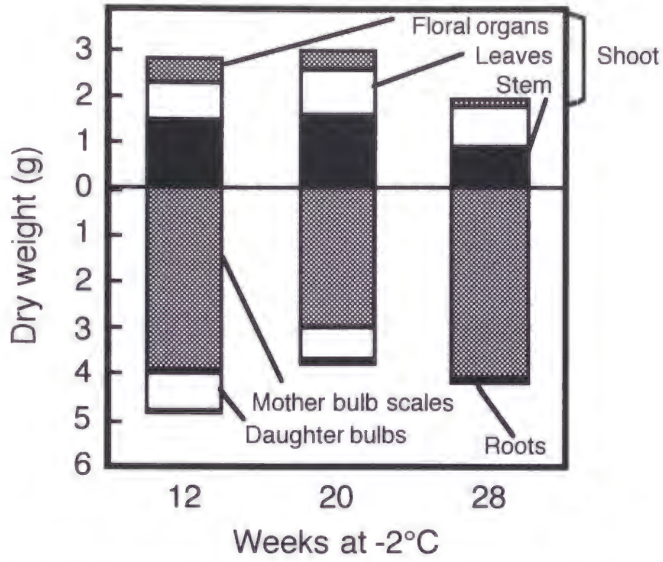
Weeks at -2°C	Date of planting	Shoot length (mm)	Fresh weight					
			Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)
12	Feb. 25	30	22.4	21.4	520	108	17	462
20	Apr. 22	43	21.6	20.3	895	141	29	322
28	Jun. 17	42	20.2	19.0	846	155	35	380
36	Apr. 12	31	18.6	17.6	426	52	89	442
Analysis of variance		P<0.001	P<0.01	P<0.05	P<0.001	P<0.001	P<0.01	P≥0.05

**Table 4-9.** Effects of duration of -2°C storage after lifting on dry weight of component parts in bulbs of 'Gander' tulips at planting.

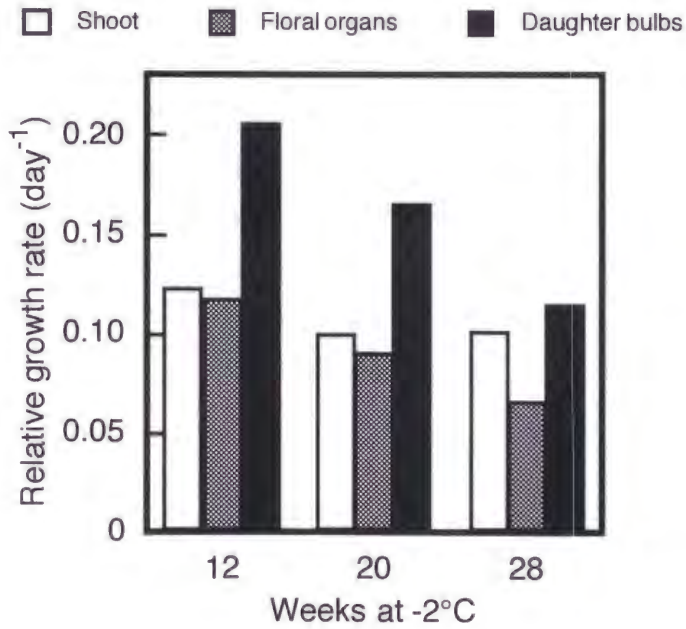
Weeks at -2°C	Dry weight						Dry weight / fresh weight of whole plant	
	Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)		
12	8.7	8.5	148	30	6	132	0.390	
20	8.5	8.2	229	39	10	99	0.396	
28	8.3	7.9	232	46	12	128	0.410	
36	8.1	7.8	121	16	34	170	0.438	
Analysis of variance		P≥0.05	P≥0.05	P<0.001	P<0.001	P<0.01	P≥0.05	P<0.05

**Table 4-10.** Effects of duration of bulb storage at -2°C after lifting on flowering percentage, days from planting to anthesis and some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

Weeks at -2°C	Flowering (%)	Date of anthesis	Days from planting to anthesis	Length			Fresh weight	
				Total stem (cm)	1st internode (cm)	Perianth (cm)	Shoot (g)	Leaves (g)
12	90	Mar. 21	24	42.6	11.9	4.8	23.0	7.5
20	95	May 17	26	37.7	11.1	4.6	22.2	7.7
28	15	Jul. 8	21	22.5	9.8	4.1	11.1	4.1
36	0	-	-	-	-	-	-	-
Analysis of variance			P≥0.05	P<0.001	P≥0.05	P<0.01	P<0.001	P<0.01



**Fig.4-11.** Effects of duration of bulb storage at  $-2^{\circ}\text{C}$  after lifting on dry weight of component parts of 'Gander' tulips at anthesis.



**Fig. 4-12.** Effects of duration of bulb storage at  $-2^{\circ}\text{C}$  storage after lifting on relative growth rate from planting to anthesis of 'Gander' tulips.

## 第5節 開花に及ぼす収穫後のりん茎に対する低温貯蔵と高温貯蔵の影響の比較

### 第1項 材料および方法

1996年6月中旬に‘Gander’のりん茎を入手した。次の2つの方法により、りん茎の貯蔵を行った。

- 1) 30°C貯蔵区：6月27日より、30°Cに16週、20°Cに8週間置いた後、-2°Cで12、18、24、30、36週間貯蔵して植付けた。
- 2) -2°C貯蔵区：-2°Cに12週間置き、その後30°C処理を4週間行い、20°Cに8週間置いた後、-2°Cで12、18、24、30、36週間貯蔵し、植付けた。

### 第2項 結果

30°C貯蔵区において、16週間の30°C貯蔵終了時点でりん茎内の花芽は内花被形成から雄ずい形成期に達していた。一方、-2°C貯蔵区の30°C処理終了時点では、花芽は内花被形成が始まる程度までしか発達していなかった。いずれの植付け日においても30°C貯蔵区と比較して-2°C貯蔵区のほうが到花日数が長くなる傾向がみられた(第4-11表)。また、花茎長が若干長くなる傾向が認められたが、シュート新鮮重にはほとんど有意な差が認められなかった。花被片長は、30°C貯蔵区で若干大きい傾向がみられた一方で、花被片に切れ込みが入ったり、皺がよる障害がみられた(第4-13図)。植付け前の-2°C貯蔵期間を36週間とする、すなわち8月21日の植付けでは、どちらの貯蔵区とも花被片長が4cm以下、シュート新鮮重が15g程度と、著しく切花品質が低下した。

植付け時においては、-2°C貯蔵区と比較して30°C貯蔵区のほうがシュート、内子球および花器の乾物重が大きかった(第4-14図)。どの貯蔵区においても貯蔵期間の延長にともなって開花時のシュートや花器の乾物重が減少し、内子球の乾物重が増加する傾向にあった(第4-15図)。



**Table 4-11.** Effects of Bulb storage temperature after lifting and duration of bulb storage at -2°C before planting on flowering percentage, days from planting to anthesis and some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

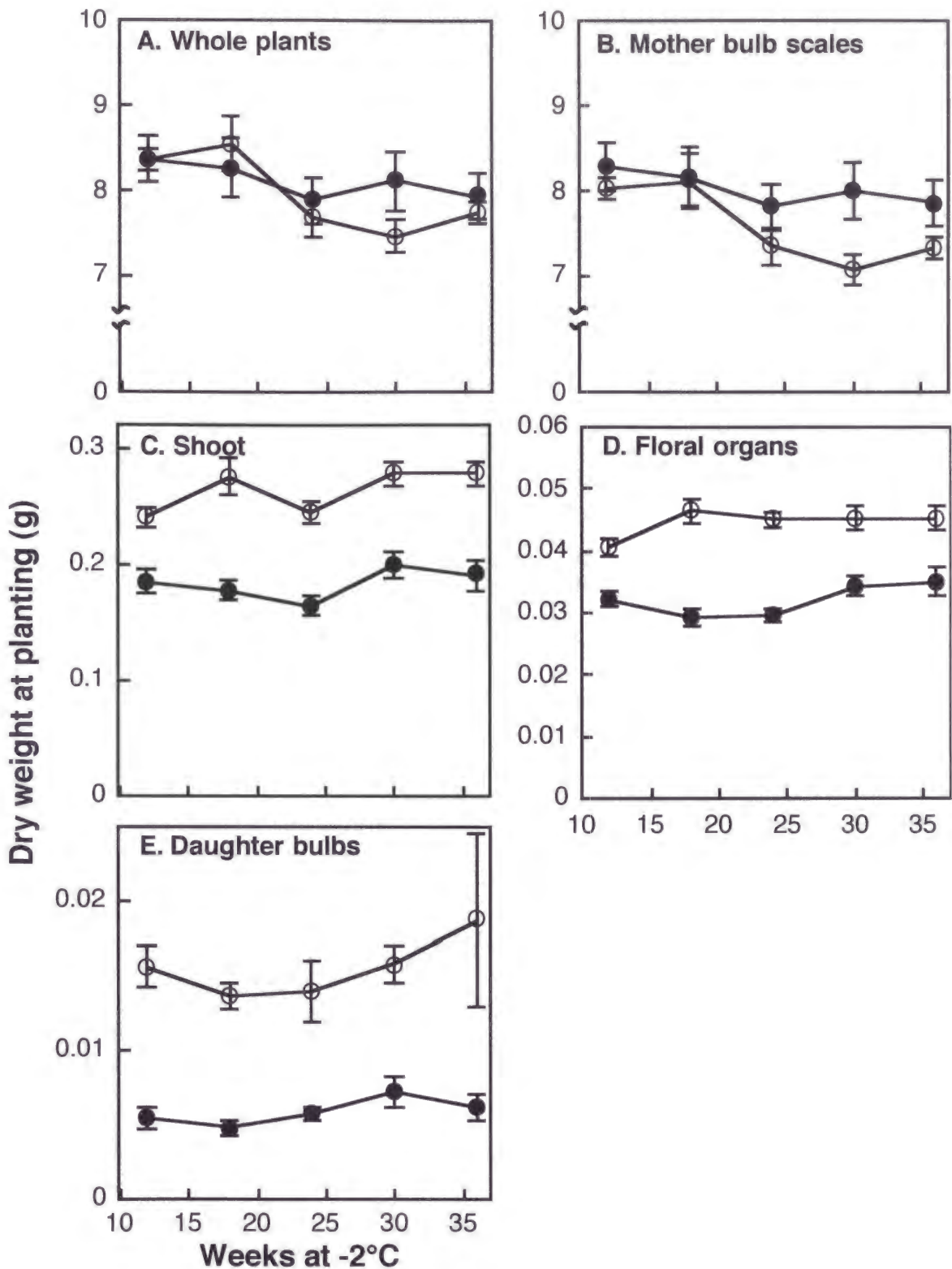
Temperature after lifting	Weeks at -2°C before planting	Date of planting	Flowering (%)	Date of anthesis	Days from planting to anthesis	Stem length (cm)	Perianth length (cm)	Shoot fresh weight (g)
30°C -2°C	12	Mar. 6	95	Apr. 2	27	49.8	5.3	40.3
			95	Apr. 6	31	56.7	5.0	38.6
					P<0.05 <sup>z</sup>	P<0.05	P<0.05	P≥0.05
30°C -2°C	18	Apr. 17	100	May 6	19	46.8	4.9	30.2
			80	May 10	23	51.9	4.6	32.3
					P<0.05	P<0.05	P<0.05	P<0.05
30°C -2°C	24	May 29	95	Jun. 14	16	45.3	4.5	29.1
			85	Jun. 17	19	46.8	4.4	30.2
					P<0.05	P<0.05	P≥0.05	P≥0.05
30°C -2°C	30	Jul. 10	95	Jul. 25	15	47.3	4.6	26.7
			95	Jul. 27	17	43.8	4.1	25.7
					P<0.05	P<0.05	P<0.05	P≥0.05
30°C -2°C	36	Aug. 21	50	Sep. 3	13	33.8	3.7	15.0
			40	Sep. 4	14	33.8	3.4	15.7
					P<0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05

Just after lifting, bulbs were stored at 30°C for 16 weeks (Method A) or at -2°C for 12 weeks followed by 30°C storage for 4 weeks (Method B) and at 20°C for 8 weeks before subjecting to -2°C for different duration.

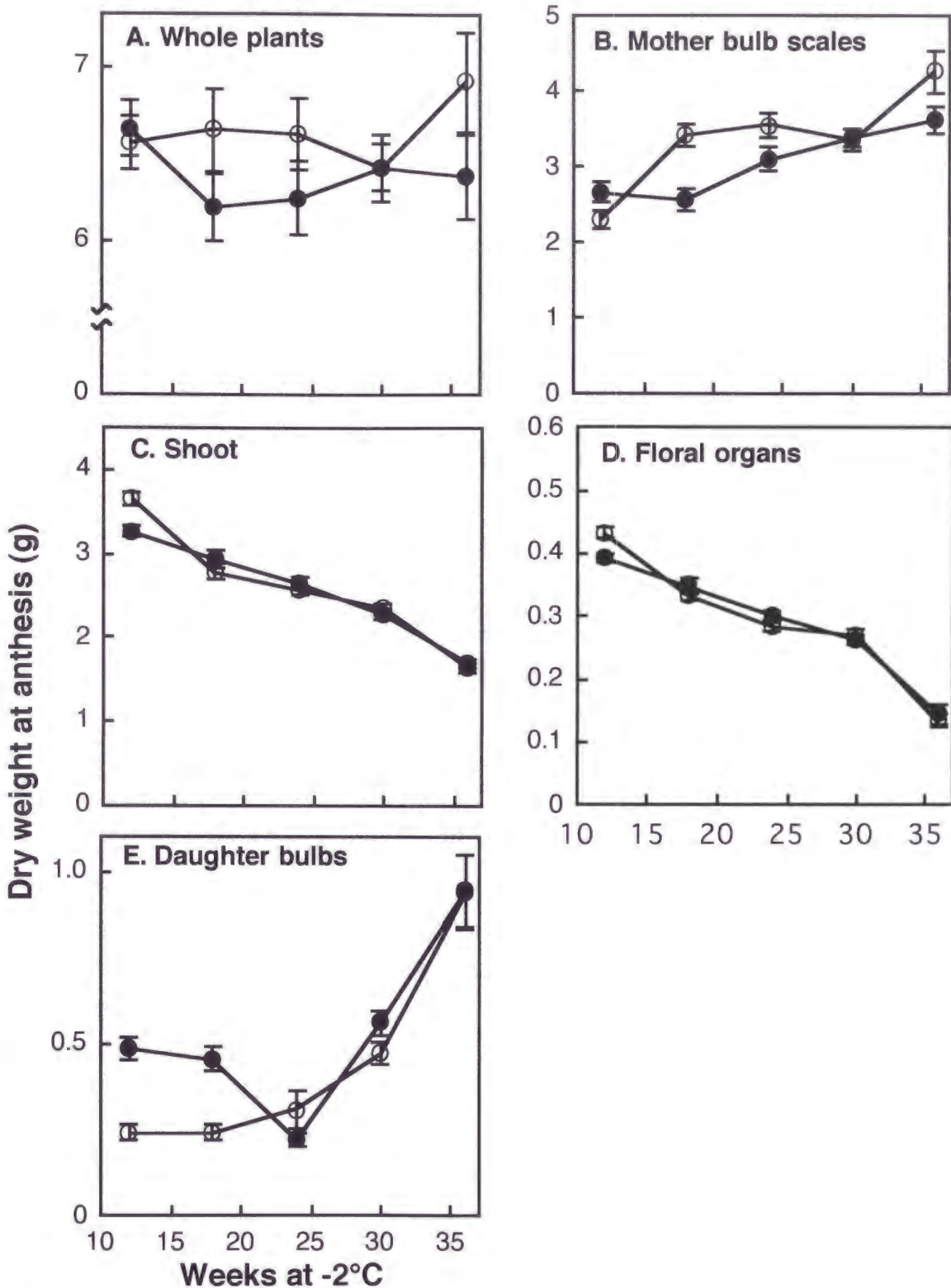
<sup>z</sup> Student's t-test.



**Fig. 4-13.** Flowering of 'Gander' tulips grown from the bulbs stored by Method A (left; 30°C for 16 weeks, 20°C for 8 weeks and -2°C for 12 weeks) and B (right; -2°C for 12 weeks, 30°C for 4 weeks, 20°C for 8 weeks and -2°C for 12 weeks).



**Fig. 4-14.** Dry weight at planting of whole plant and component parts of 'Gander' tulips as related to the duration of -2°C storage before planting. In Method A (O), lifted bulbs were subjected to 30°C for 16 weeks following storage at 20°C for 8 weeks and -2°C for 12 - 36 weeks; in Method B (●), lifted bulbs were subjected to -2°C for 12 weeks following storage at 30°C for 4 weeks, 20°C for 8 weeks and -2°C for 12 - 36 weeks. The bulb storage was started on June 27, 1996.



**Fig. 4-15.** Dry weight at anthesis of whole plant and component parts of 'Gander' tulips as related to the duration of -2°C storage before planting. In Method A (O), lifted bulbs were subjected to 30°C for 16 weeks following storage at 20°C for 8 weeks and -2°C for 12 - 36 weeks; in Method B (●), lifted bulbs were subjected to -2°C for 12 weeks following storage at 30°C for 4 weeks, 20°C for 8 weeks and -2°C for 12 - 36 weeks. The bulb storage was started on June 27, 1996.



## 第6節 花芽形成前の低温貯蔵時における低酸素高二氧化碳素条件が生育開花に及ぼす影響

### 第1項 材料および方法

チューリップ‘Gander’の花芽分化前のりん茎を、1997年6月上旬に入手した。6月18日に、10球ずつ有孔の低密度ポリエチレン製のバッグ（厚さ0.018 mm 縦350 mm 幅250 mm）で包装した。りん茎の包装後ただちに、以下の2区の気相条件を設定した-2°C貯蔵を開始した。

- 1) なりゆき区：冷蔵庫内のなりゆきの気相。
- 2) CA区：N<sub>2</sub>94%、O<sub>2</sub>3%、CO<sub>2</sub>3%（体積比）に調整した気相。

CA区においては、ボンベに封入されたN<sub>2</sub>（99.9%）、CO<sub>2</sub>（100%）、乾燥空気（N<sub>2</sub>79%+O<sub>2</sub>21%）をガス混合装置（小島製作所製GM-3B）で混合し、流量200ml・min<sup>-1</sup>でりん茎を入れた容量約4lのデシケータ中に導いた。

この-2°C貯蔵を20週間行った後、りん茎を20°Cで8週間貯蔵して、花芽分化の完了を確認し、さらに2°Cで12週間貯蔵した。貯蔵終了後、1998年3月25日に水耕で栽培を開始した。

-2°C貯蔵終了時、20°C貯蔵終了時ならびに植付け時に10球を採取し、分解の上、部位別の長さ、新鮮重、乾物重について調査した。また、開花時にも部位別の長さ、新鮮重、乾物重について調査した。

### 第2項 結果

-2°C貯蔵終了時（第4-12表）、20°C貯蔵終了時（第4-13表、第4-14表）ならびに植付け時（第4-15表、第4-16表）において、りん茎全体の新鮮重ならびに乾物重に有意な差はなかった。一方、20°C貯蔵終了時（第4-13表、第4-14表）ならびに植付け時（第4-15表、第4-16表）における内子球ならびに外子球の発達は、なりゆき区で進んでいる傾向がみられた。植付け時におけるシュート長はCA区でより大きかった（第4-15表）。

なりゆき区では花器が栽培途中で枯死し、69%しか開花に至らなかったのに対し、CA区ではすべての個体が開花に至った（第4-17表）。CA区で得られた切り花の新鮮重はなりゆき区と比較して大きく、また脚長、花被片長、葉の新鮮重が大きい、草姿のよい切り花となった（第4-17表、第4-16図）。開花時の部位別乾物重についてみると、CA貯蔵を行ったもので、新器官（シュート、花器、内子球）に分配されている乾物が大きかった（第4-18表）。

**Table 4-12.** Effects of CA storage for 20 weeks on fresh and dry weight of component parts of 'Gander' tulips at transferring bulbs from -2°C to 20°C.

CA storage	Fresh weight			Dry weight			Dry weight / fresh weight of whole plants
	Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Offsets (mg)	Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Offsets (mg)	
No	26.1	25.7	399	10.2	10.1	88.0	0.390
Yes	26.0	25.5	520	10.2	10.1	93.7	0.391
Significance <sup>z</sup>	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05

<sup>z</sup> Student's t-test.

**Table 4-13.** Effects of CA storage for 20 weeks on shoot length and fresh weight of component parts of 'Gander' tulips at transferring bulbs from 20°C to 2°C.

CA storage	Shoot length (mm)	Fresh weight					
		Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (g)
No	19.9	22.0	20.6	188	49	23	1.16
Yes	22.6	23.0	22.5	174	39	15	0.37
Significance <sup>z</sup>	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P<0.05

<sup>z</sup> Student's t-test.

**Table 4-14.** Effects of CA storage for 20 weeks on dry weight of component parts of 'Gander' tulips at transferring bulbs from 20°C to 2°C.

CA storage	Dry weight						Dry weight / fresh weight of whole plant
	Whole plant (g)	Mother bulbs (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)	
No	9.1	8.6	39	10	6	447	0.413
Yes	9.5	9.4	30	7	4	104	0.414
Significance <sup>z</sup>	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P<0.05	P≥0.05

<sup>z</sup> Student's t-test.

**Table 4-15.** Effects of CA storage for 20 weeks on shoot length and fresh weight of component parts of 'Gander' tulips at planting.

CA storage	Shoot length (mm)	Fresh weight					
		Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (g)
No	22.4	19.8	18.1	278	6	25	1.32
Yes	32.0	21.1	20.3	405	76	7	0.39
Significance <sup>z</sup>	P<0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P<0.05

<sup>z</sup> Student's t-test.

**Table 4-16.** Effects of CA storage for 20 weeks on dry weight of component parts of 'Gander' tulips at planting.

CA storage	Dry weight						Dry weight / fresh weight of whole plant
	Whole plant (g)	Mother bulb (mg)	Shoot (mg)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (mg)	Offsets (mg)	
No	8.8	8.2	80	24	35	593	0.447
Yes	9.4	9.2	113	22	7	145	0.444
Significance <sup>z</sup>	P≥0.05	P<0.05	P≥0.05	P≥0.05	P≥0.05	P<0.05	P≥0.05

<sup>z</sup> Student's t-test.

**Table 4-17.** Effects of CA storage on flowering percentage, days from planting to anthesis and some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

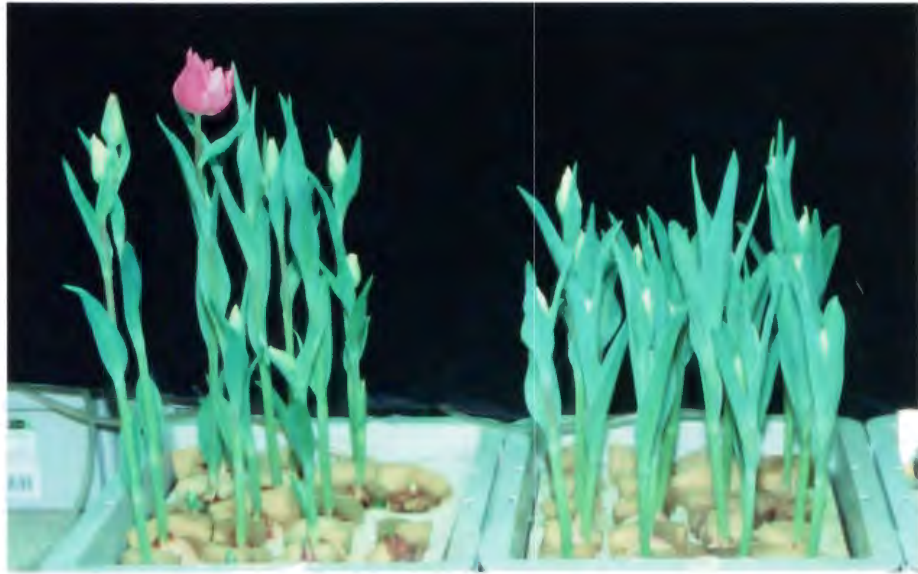
CA storage	Flowering (%)	Days from planting to anthesis	Length		Fresh weight		
			Total stem (cm)	1st internode (cm)	Perianth (cm)	Shoot (g)	Leaves (g)
No	69	22	34.9	7.8	3.8	13.4	2.9
Yes	100	23	37.1	11.2	4.4	16.0	4.3
Significance <sup>z</sup>		P≥0.05	P<0.05	P<0.05	P<0.05	P≥0.05	P<0.05

<sup>z</sup> Student's t-test

**Table 4-18.** Effects of CA storage for 20 weeks on dry weight of component parts of 'Gander' tulips at anthesis.

CA storage	Dry weight				
	Whole plant (g)	Mother bulb (g)	Shoot (g)	Floral organs (mg)	Daughter bulbs (g)
No	8.1	5.0	1.9	275	0.96
Yes	8.2	4.7	2.3	353	1.12
Significance <sup>z</sup>	P≥0.05 <sup>z</sup>	P≥0.05	P<0.05	P<0.05	P<0.05

<sup>z</sup> Student's t-test



**Fig 4-16.** 'Gander' tulips grown from the bulbs stored in ambient atmosphere (left) and CA (right) condition at  $-2^{\circ}\text{C}$ .



## 第7節 考察

第1節では、低温貯蔵を行う前において、30°Cの高温にりん茎を置いて内部の花芽の発達を遅らせ、この期間を延長するとともに、植付け前の低温貯蔵期間を一定として、開花をみた。開花率が100%となったのは、30°C貯蔵期間が20週間までであり、同時に得られたシュート新鮮重は30g以上であった。30°C貯蔵が28週間となると、開花率が70%と低くなるとともに、極端にシュート新鮮重が小さくなった(第4-1表)。この30°C貯蔵28週区の開花時における部位別乾物重をみると(第4-4図)、母球に残存している乾物が多く、シュートのみならず内子球へ分配されている乾物が少なかった。年次が異なるものの第3章第3節で20°C貯蔵を延長したりりん茎と比較すると、20°C貯蔵ではりん茎内におけるシュートや花芽の発達が速やかに進む反面、20°C貯蔵が26週間に及ぶと、低温貯蔵終了時にシュートが壊死していたのに対し、本節における30°C貯蔵ではその期間を24週間とし、さらにその後20°Cの貯蔵期間を8週間置いても、90%を開花に至らせることができた。

第2節の実験の結果、花芽分化前の12週間の-2°C低温貯蔵は、植付け後のシュートへの乾物分配を抑制し、切り花品質の低下をもたらすことが示された。このような低温貯蔵による切り花品質の低下は、稲葉ら(1988)、筒井・豊田(1970)も報告している。植付け時点におけるシュート、花器、内子球、外子球はいずれも-2°C貯蔵を12週間行ったものの方が行わなかった対照区と比較して大きかった(第4-2表、第4-3表)。しかし、その程度は部位によって異なり、シュートや花器では-2°C貯蔵区の開花時乾物重が対照区の2倍程度であったのに対し、内子球では6倍となっていた(第4-3表)。開花時点における新鮮ならびに乾物重は、-2°C貯蔵区におけるシュート、花器が対照区と比較して小さく、逆に内子球では大きかった(第4-4表、第4-6図)。これら新器官のいずれにおいても、-2°C貯蔵区における植付けから開花までの相対生長率は、対照区と比較して小さくなった(第4-7図)。これらの事実から、植付けまでの貯蔵期間中における内子球の発達が最初の-2°C貯蔵の低温の効果により促され、そのため植付け後において母球養分が、内子球により大きな割合で転流することとなり、一方でこれと競合するシュートへの養分の転流が十分に行われなくなった結果、開花時におけるシュートの新鮮ならびに乾物重が小さくなったものと考えられる。第3章で示されたように内子球は低温に感応し、肥大が促進される。掘上げ直後においては、りん茎内のもう一つの低温感応部位であるシュートがまだごく小さいため、低温に十分感応することができないのに対し、内外子球は十分低温に感応できる段階にあるものと考えられ、そのためその後の20°Cでの貯蔵中に内外子球の肥大が進んだのであろう。

第3節において、りん茎の収穫直後からの-2°C20週間の貯蔵を行った後に、30°C処理を行わなかった場合、開花率が低く、かつ品質が低い切り花しか得ることができなかった(第4-7表)。30°C処理を行うことにより開花率は高まり、その期間が長くなるほど切り花品質が向上した(第4-7表)。植付け時点におけるりん茎の状態をみると、30°C処理を行ったものは、行わなかったものと比較して、外子球の肥大程度が小さく、またシュート、花器の発達がより進んでいた(第4-5表、第4-6表)。30

℃処理はその直前の-2℃貯蔵の低温としての効果を打ち消し、母球から外子球への養分の移行を抑制した。このことは花成誘導における高温による脱春化作用（吾妻・犬伏，1986；Purvis・Gregory，1952）や休眠解除の抑制（Erez・Lavee，1971；Richardsonら，1974）と類似した現象と思われる。もっとも、30℃処理は、シュート、花器、内子球のいずれの植付け後の相対生長率にも明確な影響を与えていないことから、第2節でみられた低温貯蔵による相対生長率の低下を取り戻すには至っていないと考えられ、30℃処理によって植付け後の各新器官の生育が左右されたのは、貯蔵期間中における新器官の発達程度を介した作用が主因であると考えられた。

第4節では、掘上げ直後のりん茎を-2℃に置く期間を12週間から36週間まで延長し、この-2℃貯蔵の後の30℃処理期間を4週間として開花をみた。-2℃期間が12ならびに20週間では90%以上が開花し、20g以上の切り花となったが、さらに8週間-2℃貯蔵期間を延長し、28週間の-2℃貯蔵を行うと、開花率が15%と極端に低下し、切り花重も11gときわめて小さくなった（第4-10表）。-2℃貯蔵期間を延長すると、それにもよって植付け時におけるシュート、花器、内子球の大きさが大きくなる傾向がみられた（第4-8表、第4-9表）。それにも関わらず、-2℃貯蔵期間が28週間の場合、開花時におけるシュート、花器、内子球の乾物重が小さくなったのは、一つには到花日数が十分確保されなかったこと（第4-10表）、今一つには相対生長率が低下したことが挙げられる（第4-12図）。-2℃貯蔵期間を36週間とすると、植付け時点におけるシュートや花器の大きさが-2℃貯蔵28週間のものと比較して小さくなっていった（第4-8表、第4-9表）。植付け時における内子球は、-2℃貯蔵36週間のりん茎において大きくなっていったことから（第4-8表、第4-9表）、内子球との養分競合により、貯蔵期間中におけるシュートの発達が抑制されたのであろう。

第5節では、掘上げ直後の貯蔵を-2℃の低温としたりん茎と30℃の高温としたりん茎の開花について比較を行った。前者については30℃4週間の高温処理を組み合わせている。これらは同時に花芽発達適温である20℃に8週間置き、その後-2℃貯蔵を延長して順次植付け、開花をみた。いずれの植付け時期においても、到花日数が30℃貯蔵区で若干短くなったものの、シュート新鮮重には差がなかった（第4-11表）。どちらの貯蔵区でも、7月上旬の植付けで、7月下旬に開花したものでは、新鮮重25g程度、花被片長4cm以上の切り花が得られた。しかし、さらに6週間遅い8月下旬の植付けではどちらの貯蔵法においても、極端にシュート新鮮重が減少したことから、りん茎貯蔵の延長は7月上旬までが限界であるとみられた。

第6節では、花芽形成前のりん茎の低温貯蔵において、気相を低酸素高二酸化炭素に調整した環境（以下CA条件）とする効果をみた。球根類の貯蔵における気相制御に関する報告例は少ない。チューリップでは、低温貯蔵後、常温における減圧貯蔵（De Hertoghら，1978b）、低酸素貯蔵（Princeら，1981）、MA貯蔵（Princeら，1986）について検討した報告例があるが、これらはいずれも室温程度の温度下で行われたものである。Princeら（1981）は、低酸素貯蔵で最適な酸素濃度は3-5%であることを報告しており、実験6でのCA条件はこれにしたがって設定した。CA条件は、-2℃貯蔵終了時のりん茎内各部位の大きさには影響を及ぼさなかったが（第4-12表）、その後20℃に置かれたときの外子球の発達を抑制した（第4-13表、第4-14表）。また、有意ではなかったが、植付け時におけるシュートが大きく、逆に内子球が小さい傾向がみられた（第4-15表、第4-16表）。すでに第2



節～第5節でみられたように、花芽完成前の低温遭遇は内・外子球の肥大と、その競合部位であるシュートの発育不良を引き起こす。本実験で行った低酸素高二酸化炭素濃度のCA条件により低温による子球の肥大促進効果が軽減され、その後のシュートの発達が順調に進んだものと考えられる。このCA区のりん茎を植付けると、開花率が高くなった上、切り花重、葉重、第1節間長、花被片長が大きい品質のよい切り花が得られた(第4-17表)。また、開花時における乾物重をみると、シュートや花器への乾物分配量が大きく(第4-18表)、植付け後のシュートへの母球養分の転流が順調であったことが示された。花芽形成後の低温貯蔵中のCA環境は、開花を促進する効果があることも報告されており(嘉部, 1976; 1977)、貯蔵中の気相環境と生育の関係については、生理学的側面も含めてさらに詳細な検討を今後続ける必要がある。

本章においては結局、もっとも長期間にわたってりん茎を切り花生産能力を保持した状態で貯蔵できたのは、第5節における2つの貯蔵方法によってであった。しかし、その時期は7月初めまでであり、切り花生産のためのりん茎を周年供給しようとするれば、さらに3か月程度の貯蔵期間の延長を図る必要がある。今後は、これらの温度貯蔵法に対して、さらに第6節で示したような気相制御を組み合わせることによる貯蔵期間の延長の可能性について検討の余地があると考えられる。また、貯蔵期間の延長に伴う切り花品質の低下については、温度を中心とした栽培環境の制御による改善を検討する必要がある。

## 第8節 摘要

長期にわたって開花能力を保持した状態でりん茎を貯蔵する方法について検討した。

1. りん茎入手後、30°Cに0～28週間に貯蔵した後、20°Cに12週間貯蔵し、2°Cに12週間低温貯蔵した後植付けた。30°C下では対照とした20°C下とくらべて花芽の分化発達が著しく抑制された。30°C貯蔵期間が24週間までは高い開花率が得られたが、それ以上では低下し、切り花品質の低下も著しかった。

2. りん茎入手後-2°Cに12週間置き、続いて20°Cで8週間、2°Cで12週間貯蔵して植付けた。対照であるりん茎入手後-2°C貯蔵を行わなかったものと比較して、開花率が低下し、開花時シュート乾物重も減少した。また、開花時における内子球への乾物分配の増加が認められた。これは、長期の-2°C貯蔵による低温感応が貯蔵中ならびに植付け後の内外子球の肥大を促進したためと考えられ、その結果シュートへの乾物移動が妨げられたものと考えられた。

3. りん茎入手後-2°Cで20週間貯蔵し、続いて30°Cに0, 1, 2, 4週間置いた後、20°Cで8週間貯蔵し、続いて-2°Cで12週間の低温貯蔵を行って植付けた。30°Cの高温処理によって開花率が高まり、切り花品質は向上した。また、植付け時ならびに開花時におけるシュートの乾物重が大きくなり、開花時における内子球乾物重が小さくなった。30°Cの高温処理は、その前の-2°C貯蔵による低温の影響を消去する働きがあるものと考えられた。

4. りん茎入手後-2°Cで12～36週間の貯蔵を行い、その後30°C4週間、20°C8週間、-2°Cで12週間の貯蔵を行って植付けた。りん茎入手後の-2°C貯蔵期間が20週間までは90%以上の高い開花率が得られたが、28週間以上では著しく低下した。また、切り花品質も28週間以上で著しく劣った。これは、到花日数が確保されなかったこと、植付け後のシュート相対生長率が低下したことなどが理由として考えられた。

5. りん茎入手後の花芽発達の抑制を、30°Cの高温あるいは-2°Cの低温で行い、続いて花芽を形成させた後、-2°C貯蔵期間を変えて植付け、開花をみた。植付け前の-2°C貯蔵期間を同じとした場合、りん茎入手直後の温度を-2°Cとした区の方が30°Cとした区と比べて到花日数が若干大きくなる傾向があったが、切り花品質には大差がなく、ともに植付け前の-2°C貯蔵期間が30週間、7月上旬の植付けで25g程度の切り花が得られた。しかし、両区とも植付け前の-2°C貯蔵期間を36週間、8月下旬の植付けで、開花率と切り花品質が著しく低下した。

6. りん茎入手後-2°Cで20週間貯蔵する際、なりゆきの気相ならびに体積比N<sub>2</sub>94%、O<sub>2</sub>3%、CO<sub>2</sub>3%とした環境下(CA)に置いた。その後、20°Cで8週間、2°Cで12週間貯蔵して植付けた。CA区では、植付け時における内外子球の発達が抑制されていた一方で、シュートがより発達していた。CA区で開花率が高く、切り花品質も良好であった。CA環境は、低温貯蔵中の低温への感応による影響を抑制する手段となり得ると考えられた。



## 第5章 栽培温度が水耕チューリップの生育開花に及ぼす影響

チューリップりん茎の植付け後の生育に大きな影響を及ぼす要因として、温度が挙げられる。栽培温度が高いと植付け後のシュート伸長が早まり、到花日数も短くなるが、花茎長が小さくなることが知られている (Dossier・Larson, 1981; 池田, 1969; Le Nard・De Hertogh, 1993)。

これまで、チューリップりん茎の到花日数と栽培温度との関係を数式化することを目的に、積算温度との関係をみた報告がなされている (池田, 1969; 青木ら, 1976; 1978)。これらの報告では温度に対する生育反応が線形であることを前提としているが、植物の温度に対する反応の多くは非線形であることが知られており (小野ら, 1988; 杉浦・本條, 1997)、チューリップも同様である可能性が高い。

本章では、栽培温度がチューリップの植付け後の生育に及ぼす影響について、以下のような点について検討を行った。

- 1) 低温貯蔵期間を変えたりん茎を3段階の一定温度下で栽培し、植付けから開花までの部位ごとの新鮮重、乾物重の変化を調査した。生長指標として到花日数とシュート、内子球の相対生長率を採り上げ、これらの栽培温度に対する反応について、Arrheniusの法則を適用した非線形解析を行った。
- 2) 植付け後の生育時期ごとの温度変化ならびに明暗期ごとの温度変化が生育開花様相に及ぼす影響についてみた。
- 3) 以上で得られたデータを資料データとして、植付けから開花までに経過した温度に対する生長指標の相対的变化についてみるとともに、その数式化を試みた。

### 第1節 栽培温度を一定とした場合の生育開花に及ぼす影響

#### 第1項 材料および方法

‘Gander’のりん茎(球周11cm, 球重25~34g)を1994年6月22日より20°Cに8週間置き、花芽を雌ずい形成まで発達させた後、2°Cで12, 18, 30週間の低温貯蔵を行った。低温貯蔵後、温度を12°C, 16°C, 20°C一定に設定した室内で水耕栽培した。栽培中の温度はハイブリッドレコーダ(横河電機(株)製HR1000)により記録し、植付けから開花までの平均値を結果の解析に用いた。到花日数を記録し、植付け時と開花時に10個体の植物を採取し、花茎長、花被片長、部位ごとの新鮮重、乾物重を測定した。2°Cに12週間貯蔵した区については、これらに加えて植付け後4ないし7日ごとに、器官別の新鮮重、乾物重を測定した。

2°C貯蔵12週間区について、植付け後の各器官の乾物重(DW [g])と植付け後の経過日数( $t$  [days])との関係について、指数曲線による回帰を試みた。

$$DW = a \cdot e^{b \cdot t} \quad [5-1]$$

結果の項で述べるように、シュート（葉、茎、花器を含む）と内子球の植付け後乾物重は、植付け後経過日数に対して指数的に増加することが示されたことから、到花日数（ $t_{pa}$  [days]）ならびにこれら各器官の植付け時乾物重（ $DW_p$  [g]）、開花時乾物重（ $DW_a$  [g]）から、式 [5-2] に従い、植付けから開花までの相対生長率（ $R_{pa}$  [day<sup>-1</sup>]）を計算した。

$$R_{pa} = (\ln DW_a - \ln DW_p) / t_{pa} \quad [5-2]$$

次に、到花日数の逆数 $1/t_{pa}$ あるいは植付けから開花までの相対生長率 $R_{pa}$ を速度定数 $k$ とみなし、Arrheniusの式

$$k = A \cdot e^{-E_a / RT_a} \quad [5-3]$$

すなわち、

$$\ln k = -E_a / RT_a + \ln A \quad [5-4]$$

ただし式 [5-3]、[5-4] において、 $E_a$ 、見かけの活性化エネルギー [J·mol<sup>-1</sup>]； $R$ 、気体定数 [8.314J·K<sup>-1</sup>·mol<sup>-1</sup>]； $k$ 、速度定数 [day<sup>-1</sup>]； $T_a$ 、絶対温度 [K]； $A$ 、定数。

からArrheniusプロットを作成し、見かけの活性化エネルギーを算出した。

## 第2項 結果

2℃の期間が同じもので比較すると開花時の花茎長、花被片長ならびにシュートの新鮮重は栽培温度が12℃設定の区で最大となった（第5-1表）。

シュート、花器、内子球の植付けから開花までの乾物重の経時変化は栽培温度がいずれの場合にも指数曲線で近似でき、その増加速度は栽培温度を20℃とした区で最も大きかった（第5-1図）。

到花日数は栽培温度が低くなるほど大きくなり、その関係は指数曲線で近似された（第5-2図）。

開花時におけるシュートならびに花器の乾物重は、りん茎の2℃貯蔵期間が同じ場合には、栽培温度が低いほど大きくなり、逆に母球りん片に残存する乾物の割合が小さくなった（第5-3図）。この傾向は、りん茎の2℃貯蔵期間がいずれの場合でも同様であった。開花時における内子球の乾物重は、りん茎を2℃貯蔵期間が同じもので比較すると、栽培温度が低い場合に大きくなった（第5-3図）。また、2℃貯蔵期間を30週間としたりん茎において、内子球の肥大が顕著だった。開花時における根の乾物重は、2℃貯蔵期間が30週間となると、12あるいは18週間と比べて小さくなったが、栽培温度との関係は明確とはならなかった（第5-3図）。

植付けから開花までのシュート、花器、内子球の相対生長率は、栽培温度が高いほど大きくなった（第5-4図）。

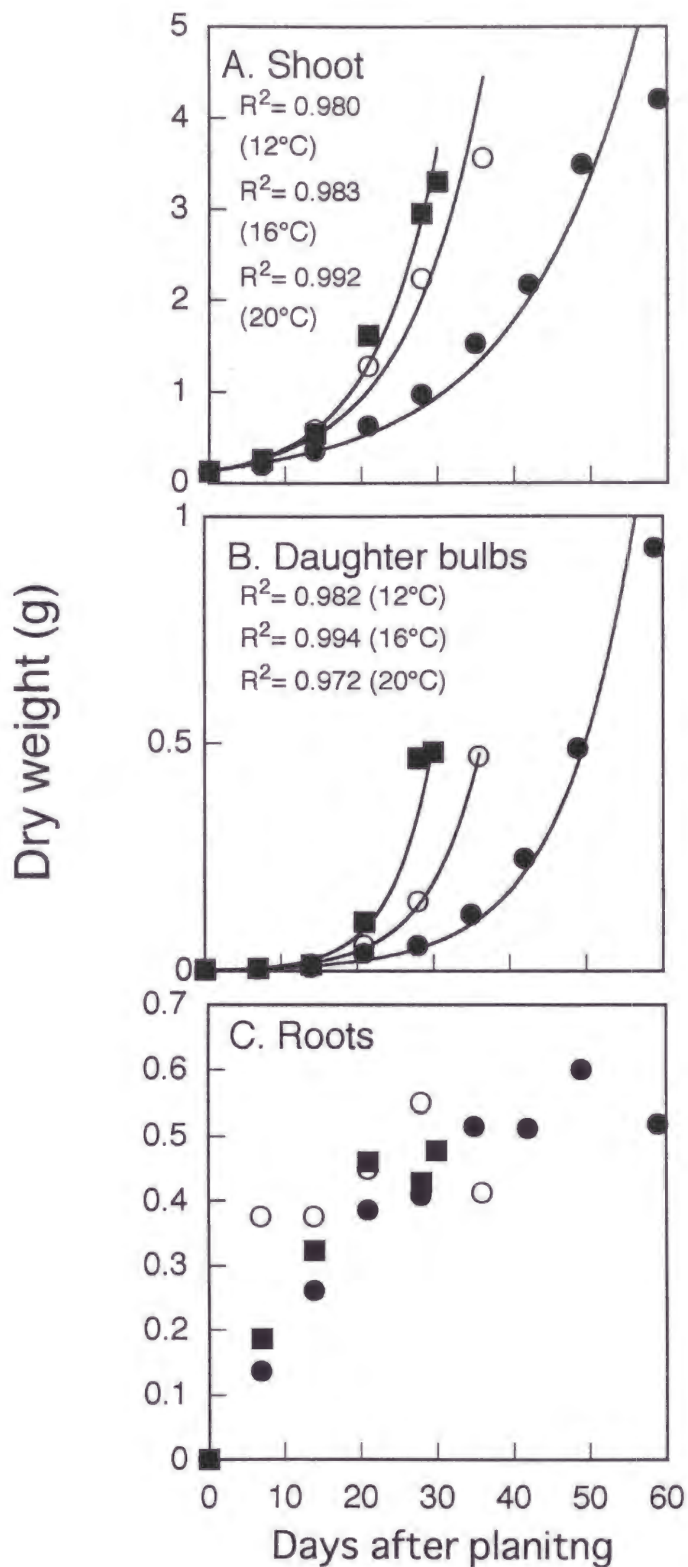
$1/t_{pa}$  と  $R_{pa}$  における見かけの活性化エネルギーは $E_a$ は、第5-5図に示したアレニウスプロットの傾きで示される。 $1/t_{pa}$  の $E_a$ は、2℃貯蔵期間が12週間で55.1kJ·mol<sup>-1</sup>、18週間で63.1kJ·mol<sup>-1</sup>、30週間で61.6kJ·mol<sup>-1</sup>、シュートの $R_{pa}$  の $E_a$ は2℃貯蔵12週間で49.1kJ·mol<sup>-1</sup>、18週間で56.3kJ·mol<sup>-1</sup>、30週間で46.8kJ·mol<sup>-1</sup>、内子球の $R_{pa}$  の $E_a$ は、2℃貯蔵12週間で44.2kJ·mol<sup>-1</sup>、18週間で50.4kJ·mol<sup>-1</sup>、30週間で

58.4kJ·mol<sup>-1</sup>と計算された.

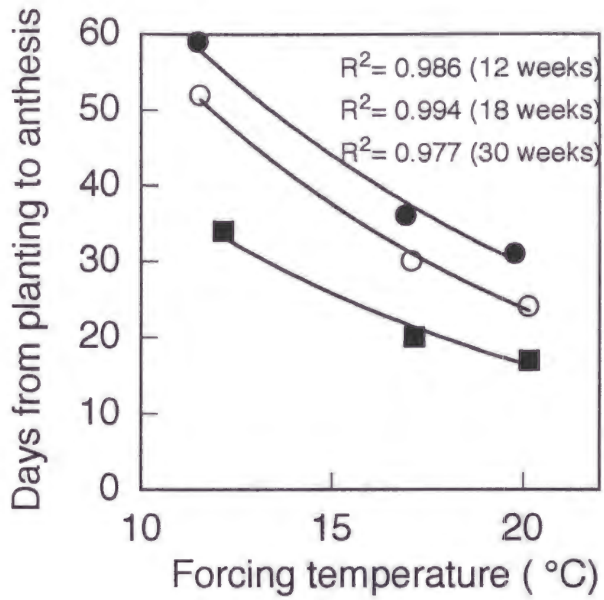
**Table. 5-1.** Effects of duration of bulb chilling at 2°C and forcing temperatures on days from planting to anthesis and some indices of cut flower quality of ‘Gander’ tulips.

Weeks at 2°C	Forcing temperature	Days from planting to anthesis	Stem length (cm)	Perianth length (cm)	Shoot fresh weight (g)
12	12°C	59	55.3	5.2	44.5
	16°C	36	51.7	5.1	42.1
	20°C	31	47.4	4.9	36.6
18	12°C	52	61.3	4.9	46.7
	16°C	30	57.0	4.8	43.5
	20°C	24	51.4	4.6	37.6
30	12°C	34	54.5	4.8	38.9
	16°C	20	47.2	4.4	31.9
	20°C	17	44.6	4.5	28.0
Significance in multiple regression analysis					
Weeks at 2°C		P<0.01	P≥0.05	P<0.01	P<0.01
Forcing temperature		P<0.01	P<0.05	P<0.05	P<0.01
Intercept		P<0.001	P<0.001	P<0.001	P<0.001

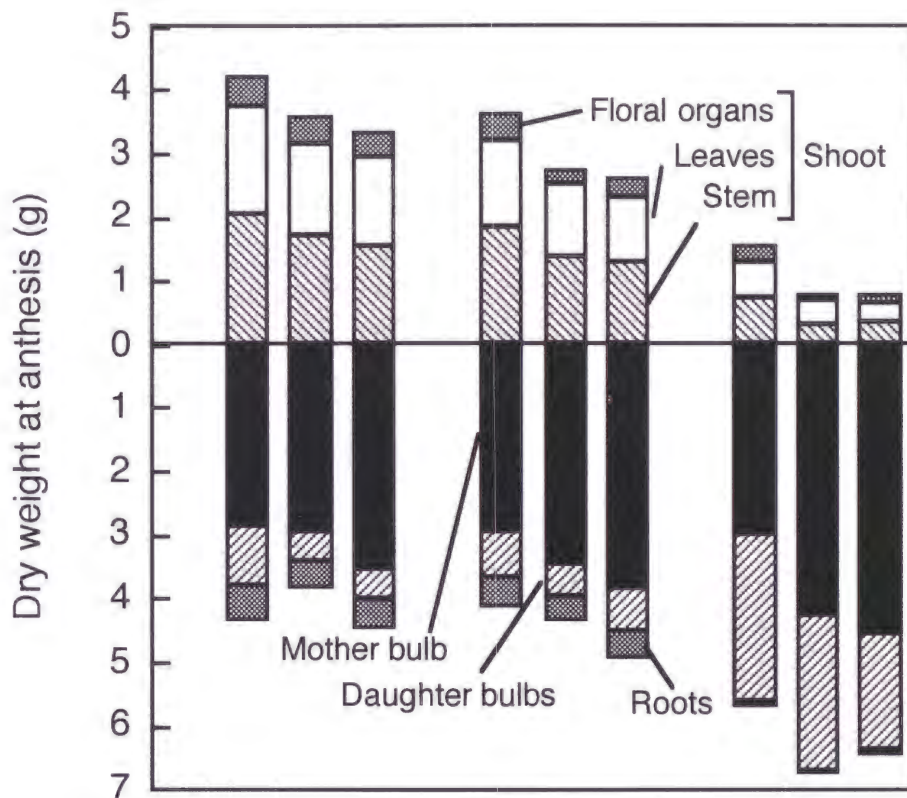




**Fig.5-1.** Changes in dry weights of shoots (A), daughter bulbs (B) and roots (C) of 'Gander' tulips forced at various temperatures. The bulbs were chilled at 2°C for 12 weeks. The forcing temperatures were 12 (●), 16 (○) and 20 (■) °C. Regression curves are exponential.

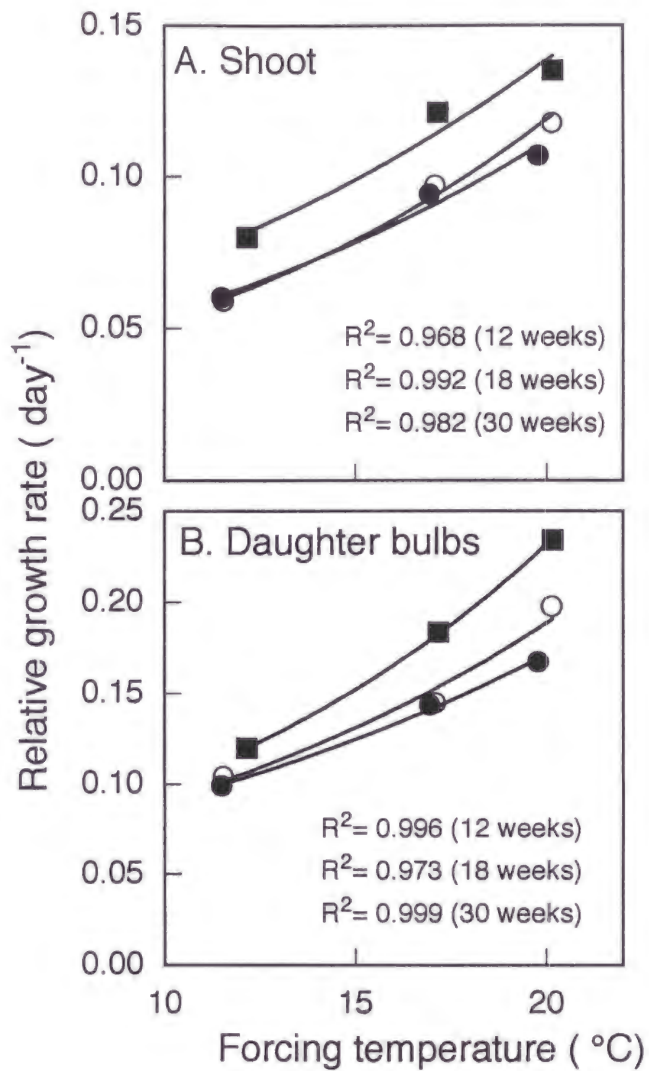


**Fig. 5-2.** The relationship between forcing temperatures and days from planting to anthesis of 'Gander' tulips. Durations of bulb chilling at 2°C were 12 (●), 18 (○) and 30 (■) weeks. Regressions are exponential.



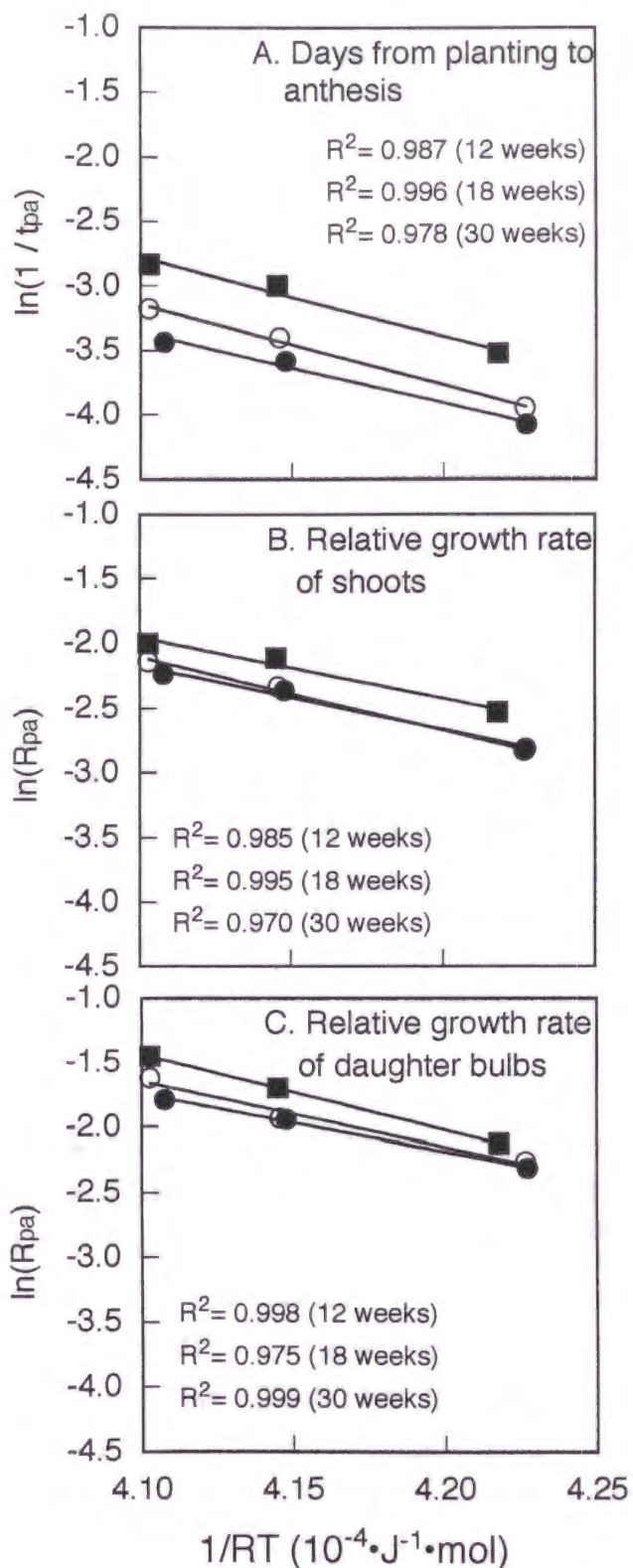
Forcing temperatures ( °C) 12 16 20 12 16 20 12 16 20  
 Weeks of bulb chilling at 2°C 12 18 30

**Fig. 5-3.** Effects of duration of bulb chilling at 2°C and forcing temperature on dry weight of component parts of 'Gander' tulips at anthesis.



**Fig. 5-4.** The relationship between forcing temperatures and relative growth rates from planting to anthesis of shoot (A) and daughter bulbs (B) of 'Gander' tulips. Duration of bulb chilling at 2°C were 12 (●), 18 (○) and 30 (■) weeks. Regressions are exponential.





**Fig.5-5.** Arrhenius' plots of days from planting to anthesis (A) and relative growth rate of shoots (B) and daughter bulbs (C) of 'Gander' tulips. Duration of bulb chilling at 2°C were 12 (●), 18 (○) and 30 (■) weeks. t<sub>pa</sub>, days from planting to anthesis; R<sub>pa</sub>, relative growth rate from planting to anthesis (day<sup>-1</sup>); T, absolute temperature (K); R, gas constant (8.317J·K<sup>-1</sup>·mol<sup>-1</sup>). Regressions are linear.

## 第2節 植付け後栽培時期ごとに変化させた温度が生育開花に及ぼす影響

### 第1項 材料および方法

‘Gander’ のりん茎を1996年6月下旬に入手し、6月28日から20°Cに8週間置き、花芽が雌ずい形成期に達したのを確認後、2°Cでの貯蔵を12週間あるいは33週間行った。所定の貯蔵を行ったりん茎を1996年11月14日（12週貯蔵球）、1997年4月10日（33週貯蔵球）に植付けた。

第3章の結果から推測した各貯蔵法の20°C一定の栽培下における到花日数を基準として、植付けから開花までの期間を前期・中期・後期の3時期に分け、1時期の日数を2°C 12週貯蔵球で10日、33週貯蔵球で4日とした。ただし後期のみは、植付け21日後（12週貯蔵球）または9日後（33週貯蔵球）から開花までの間とした。3時期のうち1時期のみ12°Cに設定した条件下で栽培し、その他の期間は20°Cに設定した条件下に置いた。12°C下に置く時期が早いものから前期12°C区、中期12°C区および後期12°C区とした。また、あわせて植付けから開花まで12°Cまたは20°C一定に設定した条件下で栽培を続けた実験区を全期12°C区、全期20°C区として設けた。

りん茎の植付け時、温度条件の移動時に植物を採取し、花茎長、花被片長、部位ごとの新鮮重、乾物重を測定した。測定した乾物重ならびに開花時乾物重から、各時期ごと、および植付けから開花までの相対生長率を算出した。栽培中の温度を温度記録計（タバイエスペック（株）製 TR10）により、10分間隔で記録した。

### 第2項 結果

設定した2つの2°C貯蔵期間でみられた傾向はおおむね一致したので、結果については2°C12週貯蔵球についてのみ示す。到花日数は全期20°C区で最も小さく、全期12°C区で最も大きかった（第5-2表）。前中後期の3時期のうちのいずれか1時期を12°Cとした区の中では、後期12°C区が前期12°C区、中期12°C区と比較して到花日数が大きくなった。また、花茎長、花被片長、シュート新鮮重といった切り花品質を評価する指標も後期12°C区で大きかった。開花時のシュート乾物重は全期12°C区と後期12°C区がともに大きくなり、全期20°C区で最小となった（第5-6図）。

各時期ごとの、シュート、花器、内子球の相対生長率を計算した（第5-7図）。いずれの部位の相対生長率も、12°C下に置かれた期間の相対生長率が低くなった。

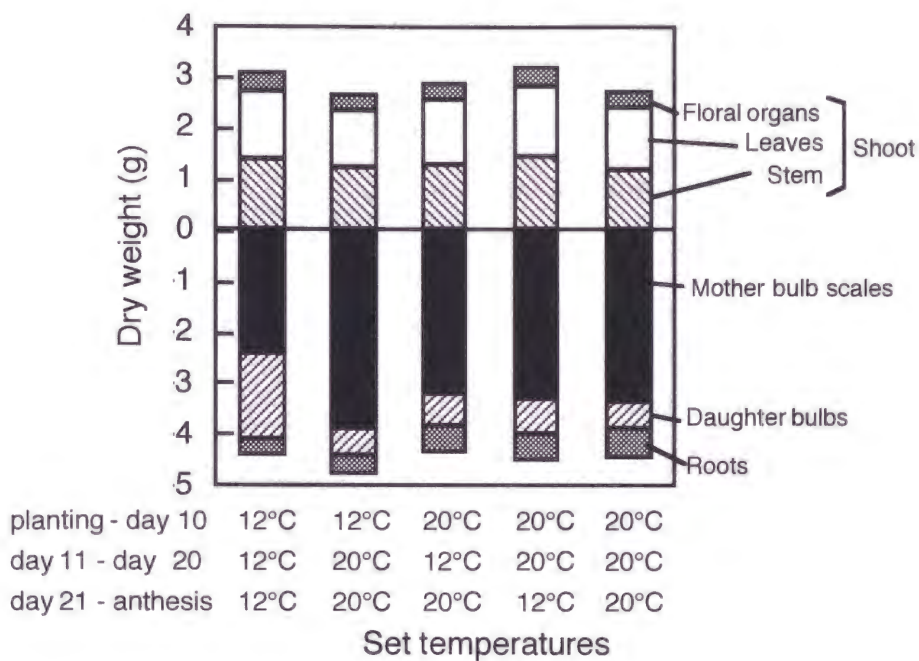
**Table 5-2.** Effects of temperatures during initial, middle and last forcing periods on days from planting to anthesis and some indices of cut flower quality of 'Gander' tulips.

Set temperatures			Measured <sup>z</sup> average temperature (°C)	Days from planting to anthesis	Stem length (cm)	Perianth length (cm)	Shoot fresh weight (g)
planting - day 10 (°C)	day 11 - day 20 (°C)	day 20 - anthesis (°C)					
12	12	12	12.0	55 c <sup>y</sup>	53.1 c	4.8 ab	32.9 ab
12	20	20	17.1	28 b	48.2 ab	4.6 a	29.4 a
20	12	20	17.2	29 b	50.7 ab	4.9 b	33.1 ab
20	20	12	17.3	30 b	51.2 bc	4.9 b	33.9 b
20	20	20	20.2	23 a	47.1 a	4.8 a	30.4 a

Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and 2°C for 12 weeks, and then they were planted.

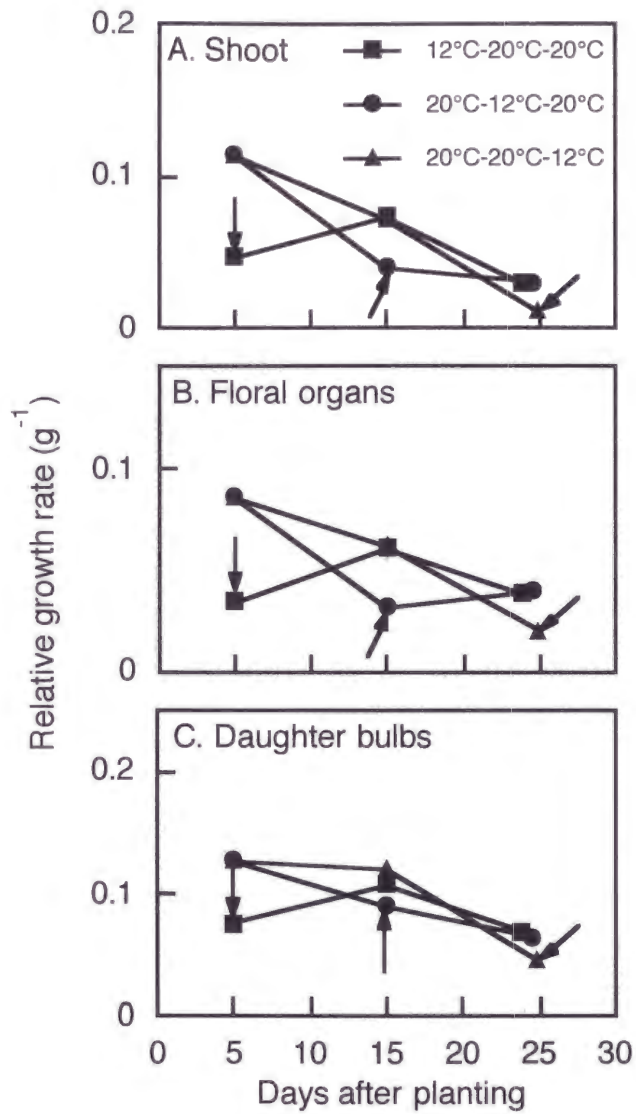
<sup>z</sup>From planting to anthesis.

<sup>y</sup>Tukey's HSD test. Same symbols in each column indicate no significance.



**Fig. 5-6.** Effects of temperatures during initial, middle and last forcing periods on dry weight of component parts at anthesis of 'Gander' tulips.





**Fig. 5-7.** Effects of temperatures during initial, middle and last forcing periods on relative growth rate of component parts of 'Gander' tulips . The arrows indicate the value during 12°C periods.

### 第3節 明暗期ごとに变化させた温度が生育開花に及ぼす影響

#### 第1項 材料および方法

‘Gander’ のりん茎を入手直後の1996年6月28日から20°Cに8週間置き、花芽が雌ずい形成期に達したことを確認後、2°Cでの貯蔵を12週間行った。1996年11月14日に植付けた。

栽培中の照明を「共通の方法」に準じた光源と光量にあわせ、12時間明期12時間暗期を繰り返した。明暗期ごとの温度によって、次の5区を設定した。

- 1) 明期12°C/暗期12°C (12°C一定区)
- 2) 明期12°C/暗期20°C (12°C/20°C区)
- 3) 明期16°C/暗期16°C (16°C一定区)
- 4) 明期20°C/暗期12°C (20°C/12°C区)
- 5) 明期20°C/暗期20°C (20°C一定区)

栽培中の温度は温度記録計(タバイエスペック(株)製 TR10)により10分間隔で記録し、植付けから開花までの平均値を結果の解析に用いた。植付け時ならびに開花時に花茎長、花被片長、部位ごとの新鮮重、乾物重を調査した。

#### 第2項 結果

りん茎の植付けから開花までに経過した温度が平均温度として低い区ほど、到花日数が長くなった(第5-3表)。平均温度が16°Cとなる3区のうちでは、20°C/12°C区が、他の2区と比較して有意に到花日数が大きくなった。開花時のシュート新鮮重は、12°C/20°C区が他の区と比較して有意に小さかった以外は、有意な差がなかった。また、花被片長は実験区間に有意差がなかった。

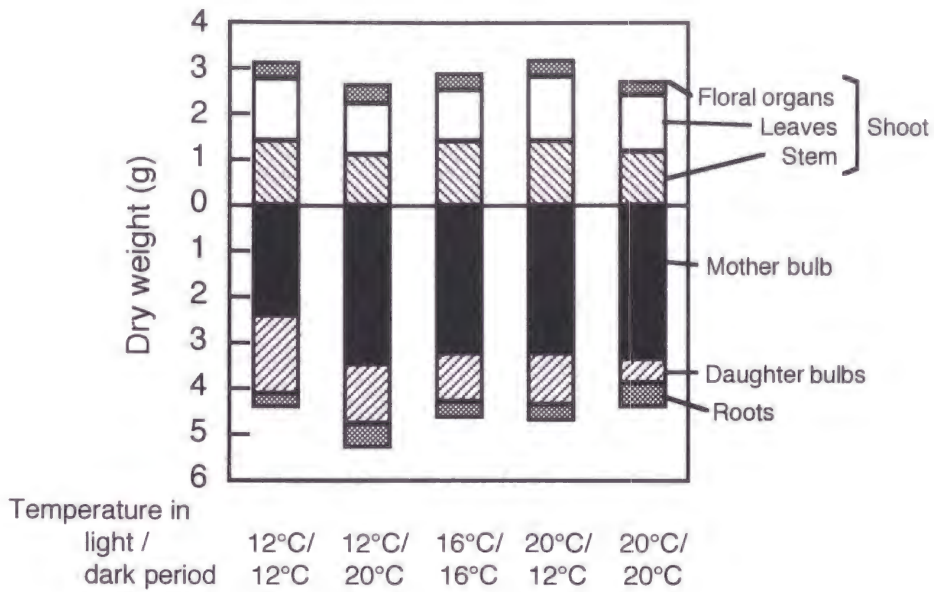
12°C一定区と20°C一定区とを比較すると、12°C一定区の方が開花時にシュート、内子球および花器に分配された乾物重が大きくなる傾向がみられた(第5-8図)。平均温度が16°Cとなる3区はこの2区の間中間的な乾物分配様相となったが、この3区のうちでは、シュート、花器に分配された乾物重が20°C/12°C区で最も大きく、以下16°C/16°C区、12°C/20°C区の順となった(第5-8図)。シュート、花器、内子球の相対生長率は栽培平均温度が高いほど大きくなり、平均栽培温度が16°Cの3区のうちでは、12°C/20°C区が最も大きく、以下16°C/16°C区、20°C/12°C区の順となった(第5-9図)。

**Table. 5-3.** Effects of temperatures in light and dark period on days from planting and some indices of cut flower quality of ‘Gander’ tulips.

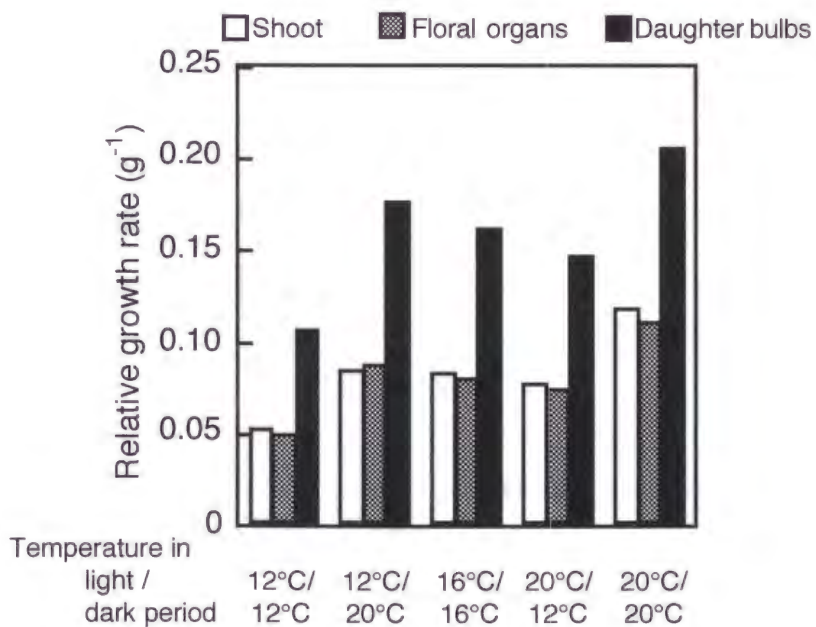
Set forcing temperatures (12-h light/12-h dark)	Days from planting to anthesis	Stem length (cm)	Perianth length (cm)	Shoot fresh weight (g)
12°C/12°C	55 d <sup>z</sup>	53.1 c	4.8 a	32.9 b
12°C/20°C	32 b	40.6 a	4.8 a	25.0 a
16°C/16°C	34 b	51.0 c	4.8 a	31.6 b
20°C/12°C	38 c	50.1 c	4.8 a	32.7 b
20°C/20°C	23 a	47.1 b	4.8 a	30.4 b

Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and 2°C for 12 weeks, and then they were planted.

<sup>z</sup>Tukey's HSD test (P<0.05). Same symbols in each column indicate no significance.



**Fig. 5-8.** Effects of temperatures in light and dark period on dry weight of component parts at anthesis of 'Gander' tulips .



**Fig. 5-9.** Effects of temperatures in light and dark period on relative growth rate from planting to anthesis of 'Gander' tulips.



## 第4節 栽培温度に対する生長指標の相対的变化とその数式化

### 第1項 材料および方法

資料データとして、第2節ならびに第3節で行った栽培実験で得られたデータを用いた。ただし、第3節の実験については、2°C貯蔵期間を12週間としたりりん茎の他に、2°C貯蔵期間を33週間としたりりん茎を用い、1997年4月10日に植付けて得たデータも用いた。いずれの栽培実験においても、到花日数、各部位の植付け時ならびに開花時の乾物重を測定し、乾物重から相対生長率を算出した。

サーモレコーダ（タバイエスペック（株）製 TR10）により10分間隔で記録した、各実験区における植付けから開花までの経過温度を平均し、これを平均栽培温度（ $T_f$  [°C]）とした。それぞれの貯蔵球における実験区ごとに測定した到花日数（ $t_{pa}$  [days]），ならびに算出した植付けから開花までの相対生長率（ $R_{pa}$  [day<sup>-1</sup>]）の2つの生長指標について、 $T_f$ との間との関係の回帰分析を行い、ある温度における生長指標を $T_f$ の関数 $f(T_f)$ として表した。

続いて、この $f(T_f)$ から、 $T_f = 20$ の時の値を1とした各パラメータの相対値を表す直線あるいは曲線 $g(T_f)$ を算出した。

$$g(T_f) = \frac{f(T_f)}{f(20)} \quad [5-5]$$

### 第2項 結果

第5-10図に、りん茎の貯蔵前歴ごとの植付けから開花までの平均栽培温度（ $T_f$ ）と、到花日数（ $t_{pa}$ ）との関係を示した。いずれの貯蔵前歴を経たりん茎においても、 $T_f$ が大きくなると $t_{pa}$ が小さくなる傾向が明らかであり、 $T_f$ と $t_{pa}$ の間には高度に有意な（ $P < 0.001$ ）指数曲線による回帰が可能であった（第5-4表）。

第5-11図に、りん茎の貯蔵前歴ごとの植付けから開花までの平均栽培温度（ $T_f$ ）と、植付けから開花までの相対生長率（ $R_{pa}$ ）との関係を示した。いずれの貯蔵前歴を経たりん茎においても、シュートと内子球の $R_{pa}$ は、 $T_f$ が大きくなるにしたがって大きくなる傾向があった。また、 $T_f$ と $R_{pa}$ との関係は有意な（ $P < 0.01$ ）直線回帰が可能であった（第5-4表）。ただし、低温33週貯蔵球において、花器の $R_{pa}$ は、 $T_f$ が大きくなるにしたがって大きくなる傾向はみられたものの、決定係数ならびに有意性は低かった（第5-4表）。

式[5-5]より、 $T_f = 20$ の時の値を1としたときの $t_{pa}$ ならびに $R_{pa}$ の相対値を表す式 $g(T_f)$ を第5-5表に示した。シュート、花器、内子球ともに、 $t_{pa}$ ならびに $R_{pa}$ の相対値を示す関数式は2°C貯蔵期間が異なってもきわめて類似したものとなった。（第5-12図、第5-13図）。

**Table 5-4.** Equations showing the relations between average forcing temperatures ( $T_f$ ) and growth parameters of forced 'Gander' tulips.

Variable	Equation Type	Expression	R <sup>2</sup>	Significance
<b>Bulbs chilled for 12 weeks<sup>z</sup></b>				
Days from planting to anthesis	Hyperbolic	$y = -28.10 + 996.6 / T_f$	0.963	P < 0.001
Relative growth rate from planting to anthesis in				
shoot	Linear	$y = 0.008563 \cdot T_f - 0.05249$	0.965	P < 0.001
floral organs	Linear	$y = 0.007894 \cdot T_f - 0.04503$	0.945	P < 0.001
daughter bulbs	Linear	$y = 0.01198 \cdot T_f - 0.03396$	0.910	P < 0.01
<b>Bulbs chilled for 33 weeks<sup>y</sup></b>				
Days from planting to anthesis	Hyperbolic	$y = -11.55 + 484.6 / T_f$	0.923	P < 0.001
Relative growth rate from planting to anthesis in				
shoot	Linear	$y = 0.005442 \cdot T_f - 0.01907$	0.786	P < 0.01
floral organs	Linear	$y = 0.002538 \cdot T_f - 0.01302$	0.379	P ≥ 0.05
daughter bulbs	Linear	$y = 0.007144 \cdot T_f - 0.01782$	0.794	P < 0.01

<sup>z</sup>Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and 2°C for 12 weeks, and then they were planted.

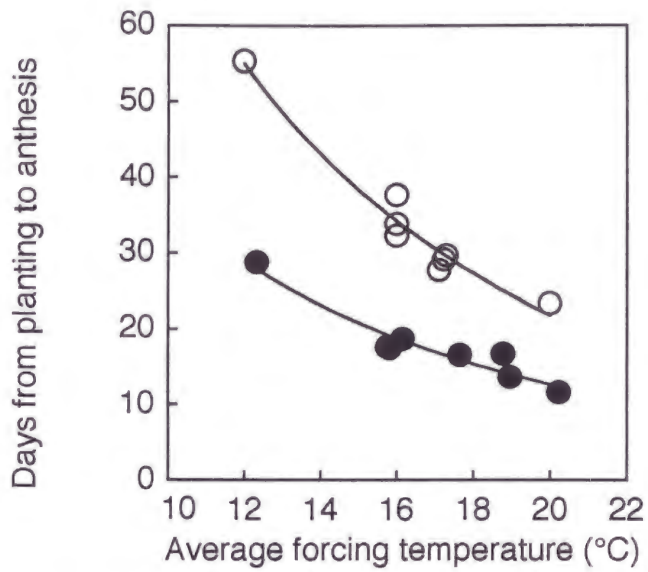
<sup>y</sup>Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and 2°C for 33 weeks, and then they were planted.

**Table 5-5.** Equations showing the relations between average forcing temperatures ( $T_f$ ) and relative value of growth parameters of forced 'Gander' tulips.

Variable	Expression
Bulbs chilled for 12 weeks <sup>z</sup>	
Days from planting to anthesis	$y = -1.294 + 45.88 / T_f$
Relative growth rate from planting to anthesis in	
shoot	$y = 0.07210 \cdot T_f - 0.4419$
floral organs	$y = 0.06995 \cdot T_f - 0.3990$
daughter bulbs	$y = 0.05826 \cdot T_f - 0.1651$
Bulbs chilled for 33 weeks <sup>y</sup>	
Days from planting to anthesis	$y = -0.9108 + 38.22 / T_f$
Relative growth rate from planting to anthesis in	
shoot	$y = 0.06062 \cdot T_f - 0.2124$
floral organs	$y = 0.06725 \cdot T_f - 0.3450$
daughter bulbs	$y = 0.05712 \cdot T_f - 0.1425$

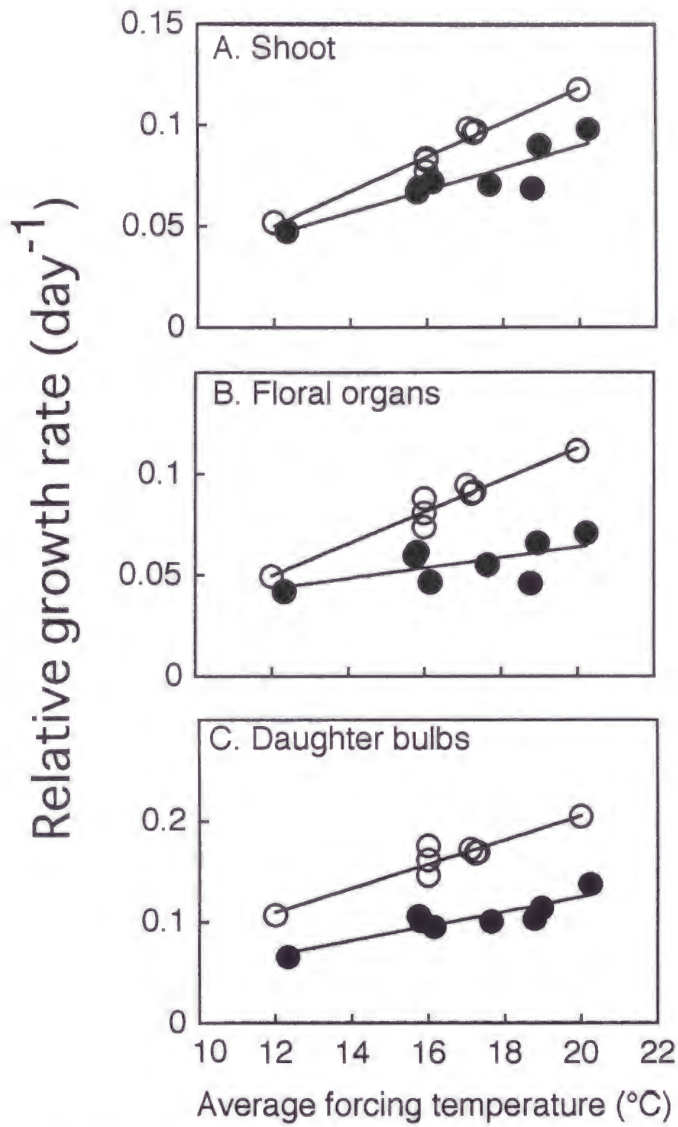
<sup>z</sup>Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and 2°C for 12 weeks, and then they were planted.

<sup>y</sup>Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and 2°C for 33 weeks, and then they were planted.

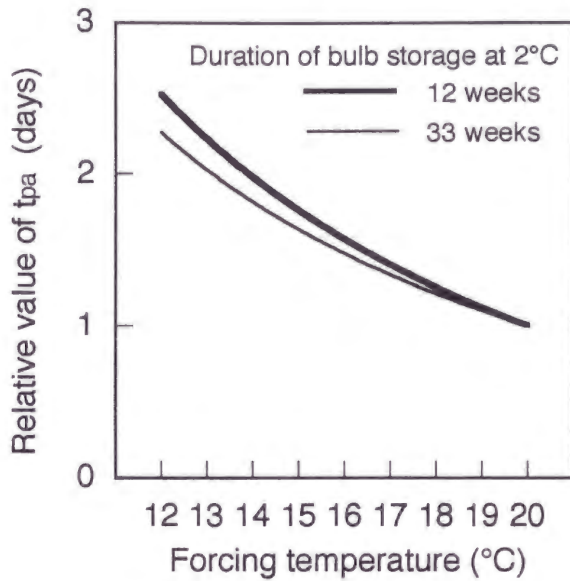


**Fig. 5-10.** The regression curves between the average forcing temperature (Tf) and the days from planting to anthesis (tpa). Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and then 2°C for 12 weeks (O) or for 33 weeks (●). Equations are shown in Table 5-4.

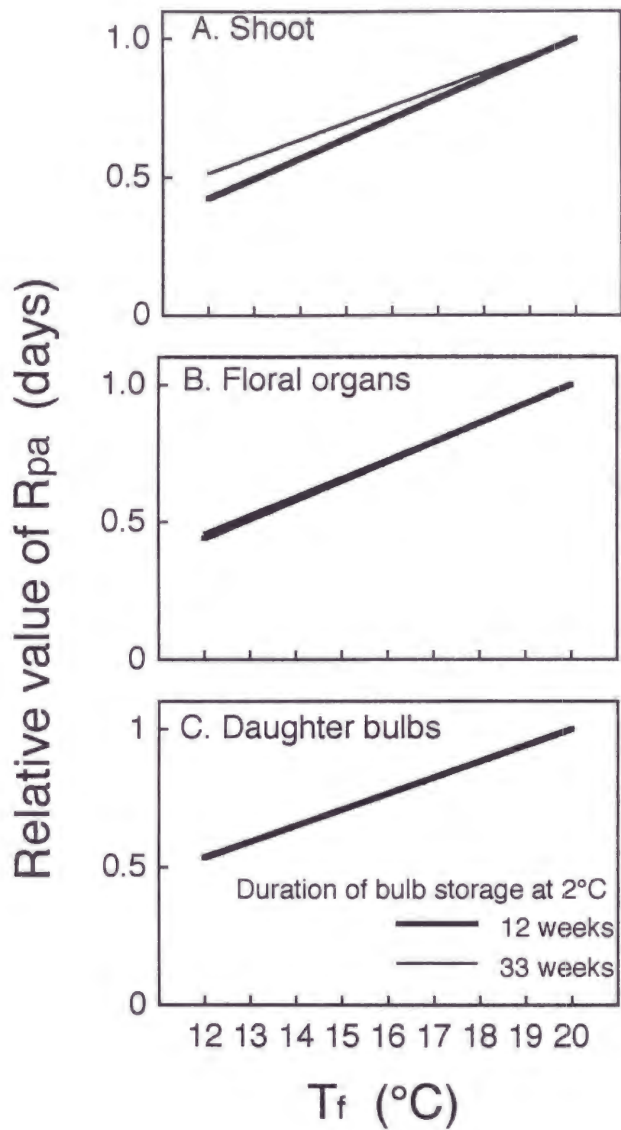




**Fig. 5-11.** The regression curves between the average forcing temperature ( $T_f$ ) and relative growth rate from planting to anthesis ( $R_{pa}$ ). Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting and then 2°C for 12 weeks (O) or for 33 weeks (●). Equations are shown in Table 5-4.



**Fig.5-12.** The regression curves between the average forcing temperature ( $T_f$ ) and the relative value of the days from planting to anthesis ( $t_{pa}$ ). The relative values is defined as 1, when the forcing temperature is 20°C. Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting, and then 2°C for 12 weeks or 33 weeks. Equations are shown in Table 5-5.



**Fig. 5-13.** The regression lines between the average forcing temperature ( $T_f$ ) and relative value of relative growth rate from planting to anthesis ( $R_{pa}$ ). The relative values are defined as 1, when the forcing temperature is 20°C.

Bulbs were stored at 20°C for 8 weeks after lifting, and then 2°C for 12 weeks or 33 weeks. Equations are shown in Table 5-5.

## 第5節 考察

第3章では、チューリップのりん茎の貯蔵期間が開花時における部位ごとの乾物蓄積に及ぼす影響が、生長解析法における生長指標である到花日数、植付け時乾物重、相対生長率との関連から論じられることを示した。本章においても同様に、りん茎植付け後の栽培温度がチューリップの生長に及ぼす影響について、生長指標に着目した解析を行うこととする。

第1節において栽培温度を12°Cとした場合、20°Cの場合と比較して開花時の花茎長や花被片長、切り花重に相当するシュートの新鮮重が大きくなり、また到花日数も増大した。この結果は発芽後から栽培温度を夜温13°Cに保ち、昼温を高温(28°C)、中温(23°C)、低温(13°C)と変えて栽培を行った実験において、高温ほど開花は早まるが、花茎長が小さくなるという報告(池田, 1969)や、開花までの日数は栽培温度が高いほど減少するという報告(Dosser・Larson, 1981)と一致する。

いずれの栽培温度下でも植付けから開花までの乾物重増加が指数関数で表されたシュートと内子球の開花時乾物重は、第3章でも論じたように、

$$DW_a = DW_p \cdot e^{R_{pa} \cdot t_{pa}} \quad [5-6]$$

ただし、 $DW_a$ 、開花時乾物重； $DW_p$ 、植付け時乾物重； $R_{pa}$ 、相対生長率； $t_{pa}$ 、到花日数、で表される。ここで、同じ貯蔵前歴のりん茎を同時に植付ける場合には、植付け時の各部位の乾物重はすでに決定されており、開花時の各部位の乾物重は相対生長率と到花日数によって決定されることになる。

酵素反応のような生化学的理論を背景に持つArrheniusの法則の生物反応への適用については、これまでの報告(青野・小元, 1990；金野・杉原, 1986；Nishiyama, 1975；Nobel, 1990；小元・青野, 1989；杉原ら, 1986；杉浦ら, 1991)に詳述されており、チューリップの生長指標の温度への反応程度の違いを評価する場合にも応用できよう。到花日数の逆数 $1/t_{pa}$ は、植付け時を起点、開花時を終点とする生長の進行速度と考えることができる。さらに、 $1/t_{pa}$ およびシュート、内子球の相対生長率 $R_{pa}$ を、いずれも温度に影響される速度定数とみなすと、その関係はArrheniusの式[5-3]で表すことができる。式[5-3]の両辺の対数をとることにより式[5-4]が得られ、これより作図したいわゆるArrheniusプロットの直線の傾きから、みかけの活性化エネルギー $E_a$ が求められる(第5-5図)。この $E_a$ は温度に対する反応速度の感受性を数量化した特性値である(小野ら, 1988)。りん茎の2°C貯蔵期間に関わらず、アレニウスの法則により算出された到花日数の逆数 $E_a$ は、各新器官の相対生長率の $E_a$ と比較して大きく、このことは到花日数の温度低下に対する反応程度が大きいことを示している。第3章で論じたように、相対生長率は生長の活性の指標であり、到花日数は生長に確保される時間の指標である。このため、栽培温度を下げることで開花時にシュートや内子球により多くの乾物が蓄積されたのは、生長の活性の低下を伴うものの、それ以上に生長期間が確保されたことがシュート等の新器官への十分な乾物転流に貢献したためと解釈できる。実際、高い温度で栽培するほど、シュート、内子球ともに開花時の乾物重が小さくなり、母球に残存する乾物の量が多くなった(第5-



3図) . すなわち、りん茎の低温貯蔵期間を延長した場合とは異なり、栽培温度の上昇に伴う開花時シュート乾物重の減少は、内子球との養分競合が強まることが直接的な原因ではないと考えられる。

第2節において、生育の後期に12°Cの低温で栽培した区の開花時シュート乾物重が大きかったのは、到花日数が大きくなったためと考えられる。すなわち、前期や中期において12°Cに下げた区(第5-7図)より、後期に12°Cに下げた区のほうが、相対生長率が小さかったにもかかわらず、開花までの期間がより長く確保されたため、第1節と同様の機作により、開花までにシュートに転流した乾物量が多くなったのであろう。

第3節において、到花日数を比較すると、12°C一定区>日平均16°Cとなる3区(12°C/20°C区、16°C/16°C区、20°C/12°C区)>12°C一定区の順になり(第5-3表)、シュート、花器、内子球の相対生長率はこの逆の順となった(第5-9図)。日平均16°Cとなる3区の間でも、12°C一定区および20°C一定区との違いにくらべて小さなものであったものの、若干の違いがみられ、到花日数は20°C/12°C区>16°C一定区>12°C/20°C区の順になり(第5-3表)、シュート、花器、内子球の相対生長率はこの逆の順となった(第5-9図)。また、開花時におけるシュートの新鮮重ならびに乾物重についても、これら3区間で差異がみられ、20°C/12°C区>16°C一定区>12°C/20°C区の順となった(第5-3表、第5-8図)。明暗周期に同調した温度変化が植物の伸長に対して影響する現象は「DIF」として知られており、その機構は細胞伸長を通じたものであることが報告されている(Erwinら, 1994; Jensen・Andersen, 1992; Moe・Mortensen, 1992)。しかし、従来チューリップは「DIF」がみられない植物として分類されている(Greenhouse Grower, 1992)。本実験で開花時のシュート乾物重に差異が生じたのは、到花日数の違い、すなわち、20°C/12°C区では到花日数が大きくなり、その結果シュートの乾物蓄積の期間が多く確保されたためと考えることができる。

第4節では、2°Cでの低温貯蔵期間が異なるりん茎に対して、一定、あるいは時期ならびに明暗期ごとに温度を変えて栽培を行い、植付けから開花までの平均温度と到花日数、部位別の植付けから開花までの相対生長率との関係を見た。最も注目すべき結果は、貯蔵前歴ごとにみた場合、到花日数および部位ごとの相対生長率は、平均栽培温度の関数として表されるという点である。このことは、植付け後の時期ならびに1日の中での明暗期ごとの温度が変動した場合でも、それらを栽培期間を通して平均することにより、これらの生長指数が決定されることを示している。到花日数がある程度の長さを持った期間の平均温度から算出しようとした例は、1日の平均温度をもとにしたテッポウユリの例(Fisher・Heins, 1996; Fisherら, 1996)あるいは旬別の平均気温をもとにしたヒラドツツジの例(土井ら, 1999)など、他の植物でも散見される。さらにこれらの生長指標について、栽培温度20°Cでの値を基準として相対化すると、貯蔵前歴に関わらずほぼ同じ直線または曲線として表された(第5-12図、第5-13図)。このことは、それぞれの生長指標の温度に対する反応を他の要因と独立した温度係数として扱いうることを示している。この結果は、第6章における動的シミュレーションモデルの構築の際に利用することとなった。

## 第6節 摘要

種々の栽培温度条件を設定し、チューリップの生長に及ぼす影響について解析を行った。

1. 花芽分化完了後のりん茎を2°Cで12, 18, 30週間貯蔵し、その後12時間日長、温度を12, 16, 20°Cとして水耕栽培を行った。新器官であるシュートと内子球に開花時までに蓄積された乾物量は、栽培温度が高くなるほど小さくなり、母球に残った乾物量は大きくなった。

りん茎の2°C貯蔵期間に関わらず、アレニウスの法則により算出された到花日数の逆数の活性化エネルギーは、各新器官の相対生長率の活性化エネルギーと比較して、大きかった。このことから、相対生長率と比較して、到花日数が各器官の最終的な乾物蓄積に対してより大きな影響を与えていることが推察された。

2. 植付けから開花までの期間を3分割し、そのうち1期を12°C、残りを20°Cとして栽培し、また、全期間12°Cあるいは16°Cで栽培した区も設けて、生育開花をみた。植付けから開花までの平均温度が低い区ほど到花日数が大きくなる一方、切り花品質が良好となり、開花時におけるシュートに分配された乾物重が大きかった。また、時期別に栽培温度を変えた3区の間では、後期に12°Cとした区で到花日数が大きくなり、シュートへの乾物分配も大きくなった。

3. 12時間日長の明暗期ごとの温度を12°Cあるいは20°Cに変えた区、12, 16, 20°C一定で栽培した区を設けて、開花をみた。開花までに経過した平均気温が低い区ほど到花日数が大きくなり、開花時におけるシュートや内子球に分配された乾物重が大きくなった。一日の平均気温が同じ16°Cとなる3区を比較すると、明期を20°Cに高めた区のシュートへの乾物分配が大きかった。

4. 栽培温度と生長解析法における生長指標（到花日数、部位別相対生長率）との関係について、数式化を試みた。りん茎の2°C貯蔵期間を12ならびに33週間とした場合のそれぞれにおいて、植付けから開花までの平均経過温度と栽培指標との間には高度に有意な回帰式を求めることができた。また、両低温貯蔵期間について、20°Cで栽培した場合の生長指標の値を1とした生長指標ごとの平均経過温度に関する相対値を求め、これと平均経過温度との回帰直線あるいは曲線を求めたところ、両2°C貯蔵期間できわめて類似したものとなった。このことは、それぞれの生長指標の温度に対する反応を、温度係数として取り扱い得ることを示している。



## 第6章 制御環境下におけるチューリップの動的生長モデル

植物に関する生理、生態特性についてモデル化する様々な手法は、「経験的（統計的）手法」と「機構的手法」に分けることができる（Challa, 1985；岡田, 1998a, b；高見, 1994）。経験的モデルは、蓄積されたデータより生育や収量との間の統計的関係を導き、それをもって入力された条件から生育や収量を直接導こうとする考え方である。チューリップにおいても、到花日数を積算温度で予測（池田, 1969）あるいは制御（青木ら, 1976；吉野・青木, 1977）する試みがこれまでなされてきた。これらは、いずれも「経験的手法」に属する方法によっている。

機構的手法は、作物の生育と収量形成に関する物理的、化学的、生物学的プロセスの因果関係を明らかにし、それに基づいて予測を行おうとするものであり、経験的モデルと比較して、より包括的であり、発見的、発展的手段となり得る。また、外挿的予測が可能となる点でも優れているとされる（高見, 1994）。チューリップの生育に関する機構的モデルの可能性については、かつてCharles-Edwards（1975b）が論じている。しかし、動的シミュレーションといういわば仮想現実を構築することは、かつては大型コンピュータ上で、難解なプログラミング言語を用いる必要があり、この手法の園芸作物への適用例はあまり多くはなかった。しかし、近年のパーソナルコンピュータの著しい性能向上と、GUI（Graphical User Interface）の発展により、汎用性が高く、取り扱いの容易なシミュレーションソフトウェアが安価で入手可能となった（Jones, 1998）。これらの利用により、モデルの構築において、試行や修正が容易となり、園芸分野での適用例が近年いくつか報告されている（Liu・Heins, 1998；島地, 1998）。

チューリップの植付けから開花までの生育は、時間とともに状態が変化する一つのシステムと捉えることができる。このような場合のモデル化の手法として「システムダイナミクス法（SD）」を用いることができる。島田・山口（1995）によれば、システムダイナミクス法とは、「変動するシステムのシミュレーションモデルによって、そのシステムの動特性を明らかにしようとする方法」である。厳密なSDは、状態変数（あるいはレベル）、変化速度（レート）、補助変数から構成される（島田・山口, 1995）。モデル作成においてSDを応用する際には、1) システムの動的特性を同定し、相互作用についての仮説を定式化する定義段階、2) コンピュータ上にシミュレーションモデルを、システムの本質に関わる行動や相互作用の不可欠な要素を模写するように作成する段階、3) モデルの行動が実際の行動に十分類似しているか検証する段階、を経ることになる（ジェファーズ, 1982）。本章では、特に第3章ならびに第5章で論じた、貯蔵期間と栽培温度が生長に及ぼす影響についての母球貯蔵物質の移動との関連からの解析と定量化についての知見を踏まえた上で、システムダイナミクスの考え方を取り入れ、柔軟なモデルの構築が可能なソフトウェア「エクステディ」を用いて、チューリップの植付けから開花までの生長の動的シミュレーションモデルの構築を目指した。

## 第1節 母球から新器官への物質移動量に制限を加えないモデル（シミュレーションモデルA）

母球から新器官への物質移動量について制限を設けず、移動量を新器官の物質取り込みの活性に完全に依存したモデルを構築した。なおこのモデルを、次節で述べる母球からの物質移動量に制限を加えたモデルと区別する場合、便宜上「シミュレーションモデルA」あるいは「モデルA」と称する。

### 第1項 モデル作成の準備

#### 1.シミュレーションの条件設定

シミュレーションは、以下の4つの条件下で行うこととした。

- 1) 品種として、これまでデータの収集を行ってきた‘Gander’を用いる。
- 2) りん茎の貯蔵条件として、りん茎掘上げ後、ただちに20°Cで8週間貯蔵して、花芽を雌ずい形成期まで進め、その後2°Cの低温貯蔵により花茎伸長に必要な低温を与える。この2°C貯蔵後、りん茎を水耕により栽培する。
- 3) モデルに対する入力値は、2°C貯蔵期間と栽培温度の2項目とする。
- 4) 栽培温度の入力値は日平均とする。

#### 2.資料データ

基本的に1996年に‘Gander’を用いて行った実験の実測値を資料データとして用い、1994年のデータを適宜モデルの修正や確認の際に用いた。いずれの年度においても掘上げ直後のりん茎を20°Cに8週置いた後、2°Cへ移動し、その後3～6週間ごとに植付けを行った。植付け後は12°C、16°Cおよび20°Cの3段階に設定した一定の温度で栽培した。その他照明、養液などの栽培条件については、共通の方法に準じた。植付け時ならびに開花時に植物体を収穫し、母球りん片、茎、葉、花、根、内外子球の部位ごとの長さ、新鮮重、乾物重を測定した。

測定データから、各部位の相対生長率等の生長指標を求め、これらの中からいくつかの生長指標をモデルに用いる補助変数として選んだ。選んだ生長指標と後述の入力値、すなわちりん茎の貯蔵期間ならびに栽培温度との関係を線形あるいは非線形回帰により求めた。

#### 3.モデル作成のためのソフトウェア

シミュレーションモデルの作成には、Power Macintosh（Apple Computer Inc製）上で動作するシミュレーションソフトウェア「エクスティディ日本語版 ver.3.1」を用いた（第6-1図）。本ソフトウェアの基本的な機能は、以下の通りである。

- 1) 固有の機能を持った各種の「ブロック」と呼ばれる部品に数値や数式を入力して必要な機能を設定する。



- 2) ブロック間を「コネクター」という接続線で接続し、物質量や情報を伝達する。
- 3) 物質や情報の量は「プロッタ」と呼ばれるブロックで即時的に表示することができる。
- 4) シミュレーションモデルの実行を開始すると、時間の経過とともにシミュレーションが反復される。ある与えられた条件に達すると、シミュレーションの反復は停止される。

#### 4. モデル作成の考え方

本モデルは、「植付けから開花までの生長は、母球から新器官ならびに呼吸への物質の移動過程である」、「新器官への物質の取り込み速度は、その部位に現存する物質量と生長の活性によって直接決定される (De Koning, 1998)」というコンセプト (第6-2図) をもとに考案し、これを「エクステイディ」上に展開した上で、実際に収集し得た資料データ項目ならびに実際にモデルを動かした際の挙動をもとに単純化・修正を行ったものである。第6-3図にシミュレーションモデルの構成についての概要をまとめた。

本モデルはまず、入力値としてりん茎の2°C貯蔵期間と栽培温度を設定する。りん茎の貯蔵期間から、植付け時 (Day 0) の各部位の乾物重DW<sub>p</sub>、すなわち初期値が算出される。シミュレーション1ステップを1日に相当させることとし、りん茎の貯蔵期間と栽培温度の両方からシミュレーション1ステップあたりの新器官各部位 (シュート、花器、内子球) の相対生長率R<sub>d</sub>と、到達速度 (後述) が補助変数として算出される。算出された相対生長率と、その部位の現存量DWとの積から新器官各部位におけるシミュレーション1ステップあたりの乾物増加量DW<sub>i</sub>が求められ、これが各部位に蓄積される。

$$DW_i = (e^{R_d} - 1) \cdot DW \quad [6-1]$$

ただし、DW<sub>i</sub>、各新器官のシミュレーション1ステップあたりの乾物増加量 [g<sup>1</sup>] ; R<sub>d</sub>、相対生長率 [day<sup>-1</sup>] ; DW、現存する乾物量 [g] .

したがって、開始からnステップ目の乾物現存量は、

$$DW_n = DW_p + \sum_{j=0}^n DW_{ij} = DW_p + \sum_{j=0}^n (e^{R_{dj}} - 1) \cdot DW_j \quad [6-2]$$

ただし、DW<sub>n</sub>、シミュレーションn反復後の各新器官の乾物量 [g] ; DW<sub>p</sub>、シミュレーション開始時の各新器官の乾物量 [g] .

で表される。

また同時に、新器官の乾物増加量と呼吸による損失量が母球から減少する。

$$M\_DW_n = M\_DW_{n-1} - (S\_DW_{in} + D\_DW_{in} + Res\_DW_{in}) \quad [6-3]$$

ただし、M<sub>DW<sub>n</sub></sub>、シミュレーションnステップ後の母球の乾物量 [g] ; S<sub>DW<sub>i</sub><sub>n</sub></sub>、同シュートのシミュレーション1ステップあたり乾物増加量 [g·day<sup>-1</sup>] ; D<sub>DW<sub>i</sub><sub>n</sub></sub>、同花器の乾物増加量 [g·day<sup>-1</sup>] ; Res<sub>DW<sub>i</sub><sub>n</sub></sub> ; 同呼吸損失量 [g·day<sup>-1</sup>] .

シミュレーションのステップは、到達指数の積算が1となるまで繰り返され、最終的な値 (到花日数、開花時の各部位の乾物重、シュート新鮮重、花被片長、全呼吸損失量) が出力される。

## 5. モデル中の補助変数の計算

### <補助変数と入力値との関係>

モデルに用いられる補助変数は、りん茎の貯蔵期間 $t_c$ と、日平均栽培温度 $T$ から直接、あるいは他の補助変数を介して算出される（第6-1表）。補助変数のうち、りん茎の貯蔵期間だけから算出されるものは、以下の関数式で表される。

$$y = f(t_c) \quad [6-4]$$

ただし、 $y$ 、補助変数； $t_c$ 、りん茎の2°C貯蔵期間。

りん茎の貯蔵期間と日平均栽培温度の両方から算出されるものは、以下の関数式で表される。

$$y = f(t_c) \cdot g(T) \quad [6-5]$$

ただし、 $y$ 、補助変数； $t_c$ 、りん茎の2°C貯蔵期間； $T$ 、栽培温度。

これは、20°Cで栽培をした場合の値を表す項 $f(t_c)$ に、 $T=20$ のとき1となる温度効果を表す項 $g(T)$ を乗じたものである（第5章第4節）。

### <植付け時乾物重>

植付け時乾物重 $DW_p$ は、りん茎の2°C貯蔵期間 $t_c$ からのみ決定される。これは、シミュレーションを繰り返すごとに増加あるいは減少する各部位の乾物重の初期値である。

### <到花日数>

到花日数 $t_{pa}$ は、「その時の平均栽培温度がシミュレーションが繰り返される間継続する」と仮定した場合の植付けから開花までの日数であり、りん茎の貯蔵期間と日平均栽培温度から算出される。

### <生長進行速度>

到花日数の予測と、シミュレーションの繰り返し回数を決定するモジュールには、栽培開始後に温度を変化させた場合に対応するためDe Witら（1970）により提唱された「生長指数」の考え方を応用した。これは、イネの出穂（堀江・中川，1990；中川・堀江，1995）やナシの発芽（杉浦・本條，1997；杉浦ら，1991）に対する、日々変化する温度の影響の解析に有効であることがすでに明らかとなっている。まず、植付けから開花までの生長進行速度 $PR$ を定義した。これは、1ステップのシミュレーションにおける生長過程の進行速度であり、上記の到花日数の逆数である。

$$PR = 1 / t_{pa} \quad [\text{day}^{-1}] \quad [6-6]$$

シミュレーションのステップを繰り返すごとに生長進行速度が積算され、これを開花までの進行段階、すなわち生長進行指数 $PS$ とする。この生長進行指数は、0から1までの値をとる。

開花までの生育過程の進行段階を $PS$ 、シミュレーションのステップ数（すなわち植付け後経過日数）を $n$ とすると、

$$PS = \sum_{i=0}^n PR_i \quad \text{ただし、} 0 \leq PS \leq 1 \quad [6-7]$$

で表される。

### <相対生長率>

各部位の相対生長率 $Rd_i$ は、りん茎の貯蔵期間と栽培温度から算出される。

### <切り花品質に関わる変数>

切り花品質の指標として、開花時におけるシュート新鮮重と花被片長を設定した。開花時において、シュート新鮮重はシュート乾物重と、花被片長は花器乾物重ときわめて高い相関があるため、これらからの回帰により求めた。ただし、開花時以前のこれらの関係については、資料データ収集時に評価していないため、開花時、すなわちシミュレーション終了時の値のみに妥当性があると考えられる。

#### <呼吸損失>

呼吸による生体量の損失速度は、シュートと内子球の乾物重現存量ときわめて高い相関があることが示されており、これらとの回帰に温度効果を乗じたものとして求めた。

#### <例外的な項目>

花器の相対生長率は、シュートの相対生長率との直線回帰から求めた。また、根の相対生長率は、りん茎の貯蔵期間ならびに栽培温度との間に明確な関係が求められなかったため、りん茎の貯蔵期間によって開花時の根の乾物重が直接決定されるものとした。

## 第2項 結果

第6-4図にりん茎の2°C貯蔵期間を12~36週間、栽培温度を10~20°Cの範囲で変化させた場合の到花日数のシミュレート値と、資料データの実測値について示した。シミュレート値、実測値ともに、栽培温度を植付け（シミュレーション開始）時から開花（シミュレーション終了）時まで、一定であるものとしている。到花日数のシミュレート値は兩年の実測値の傾向とよく一致した。

第6-5図に、りん茎の2°C貯蔵期間を12あるいは33週間とし、栽培温度Tを12、16、20°C一定とした場合の、本モデルAによる開花時における部位別乾物重のシミュレート値と、1996年の資料データの実測値について示した（図中のモデルBについては、次節で述べる）。モデルAでは、りん茎の2°C貯蔵期間が12週間の時には、特に栽培温度が12°Cと低いときにシュート乾物重が過大に予測された。一方、りん茎の2°C貯蔵期間が33週間の時には、同じく栽培温度が12°Cと低いときに内子球乾物重がきわめて大きな値となり、母球が著しく小さな値に予測された。これは、新器官の物質取り込みの活性にのみ依存するモデルAにおいて、母球から新器官への物質の転流が無制限に増大したことに起因すると考えられた。



**Table. 6-1.** Examples of formula for calculation of variables described in blocks in the simulation model A.

Equations	Unit
Days from planting to anthesis $tpa = (6.711+237.33/tc) \cdot (-0.767+35.83/T)$	days
Dry weight at planting $S\_DWp = -0.274+0.188 \cdot \ln(tc)$ $D\_DWp = 6.96/(1+2.1056 \cdot 10^4 \cdot \exp(-0.218 \cdot tc))$ $F\_DWp = 7.1237 \cdot 10^{-2} / (1+4.906 \cdot \exp(-0.0764 \cdot 10^{-2} \cdot tc))$ $M\_DWp = 10/(1+0.035 \cdot \exp(0.070 \cdot tc))$ $W\_DWp = S\_DWp + D\_DWp + F\_DWp + M\_DWp + R\_DWp$	g
Relative growth rate $S\_Rd = (0.0345+8.17 \cdot 10^{-3} \cdot tc^{-2}-2.10 \cdot 10^{-4} \cdot tc^2) \cdot (-0.09236+0.05366 \cdot T)$ $D\_Rd = (-0.03034 + 0.02462 \cdot tc - 5.987 \cdot 10^{-4} \cdot tc^2) \cdot (-0.214 + 0.05982 \cdot T)$ $F\_Rd = 4.888 \cdot 10^{-3} + 0.7802 \cdot S\_Rd$	day <sup>-1</sup>
Shoot fresh weight $S\_FW = S\_DW \cdot 9.698 + 0.9321$	g
Perianth length $P\_L = F\_DW \cdot 4.595 + 3.103$	cm
Respiration activity $Res\_Sa = (0.03286 \cdot \log_{10}(S\_DW+D\_DW) + 0.1013) \cdot 0.05 \cdot T$	day <sup>-1</sup>
Growth progress rate $PR = 1 / tpa$	day <sup>-1</sup>

tc, duration of bulb chilling at 2°C [weeks]; T, forcing temperature [°C].



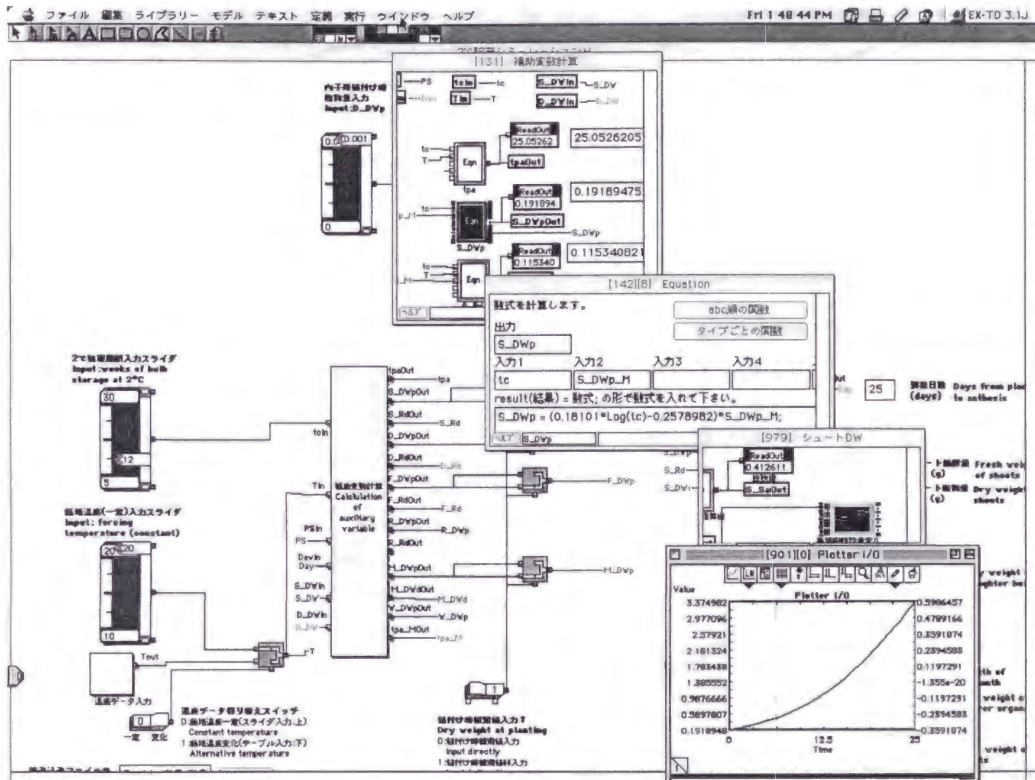
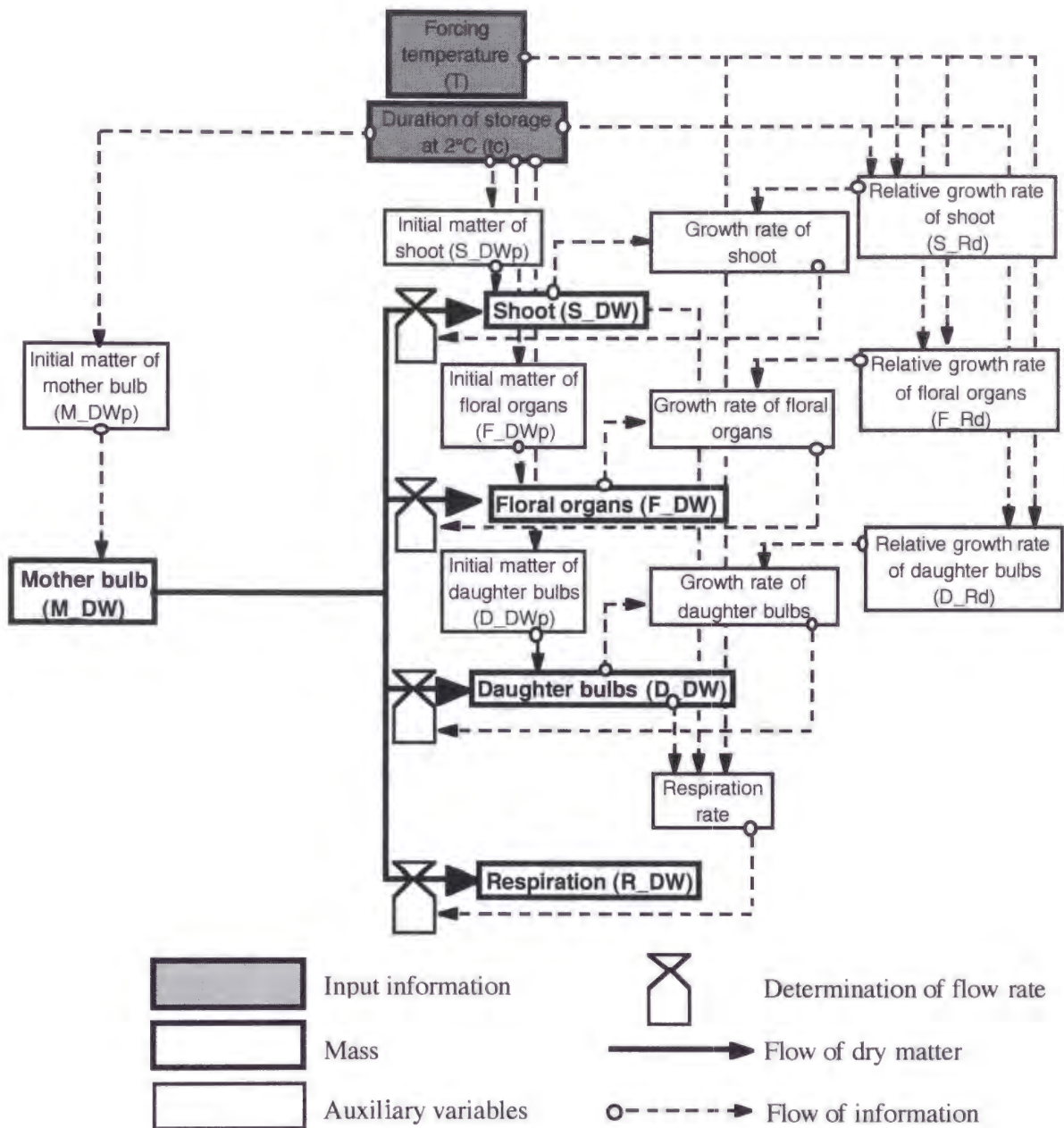
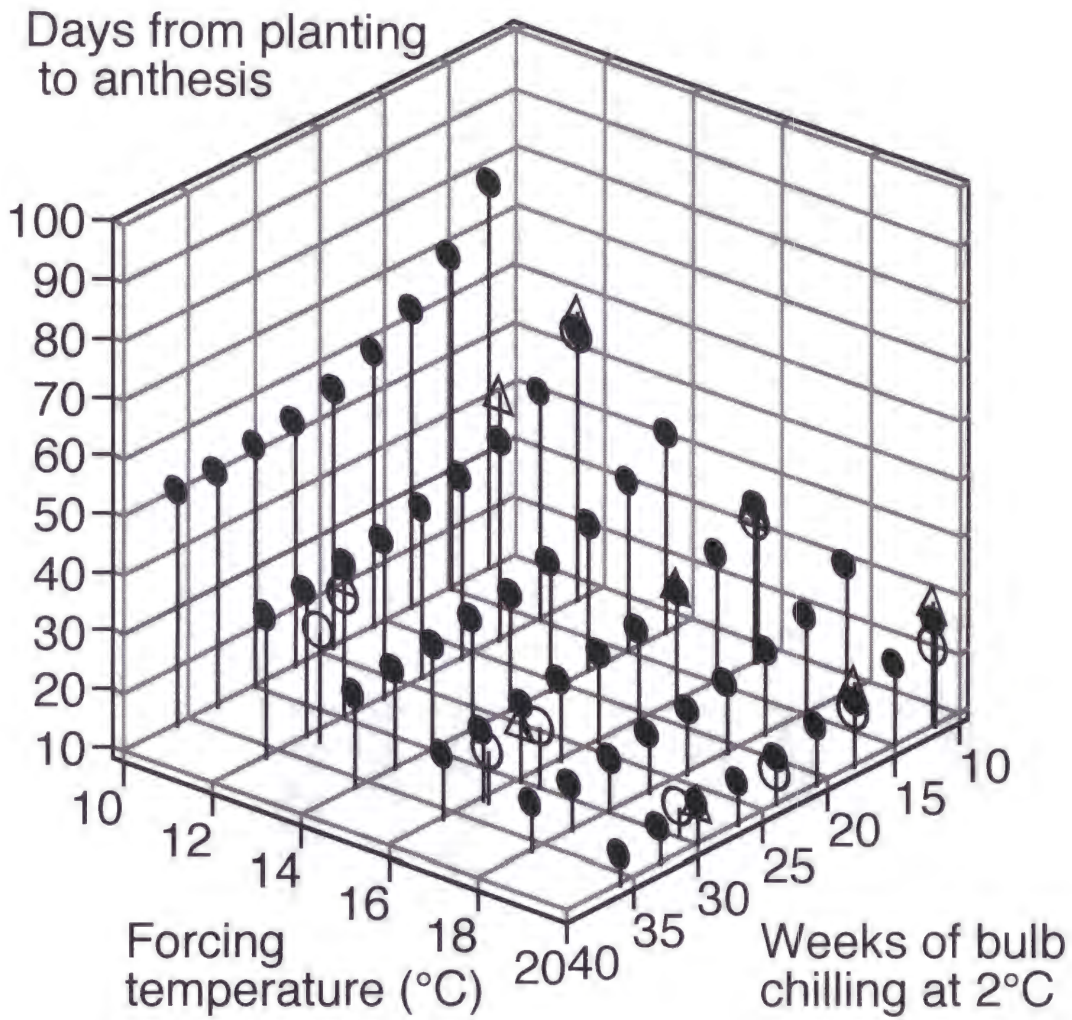


Fig. 6-1. Windows of the simulation model on EX-TD software.



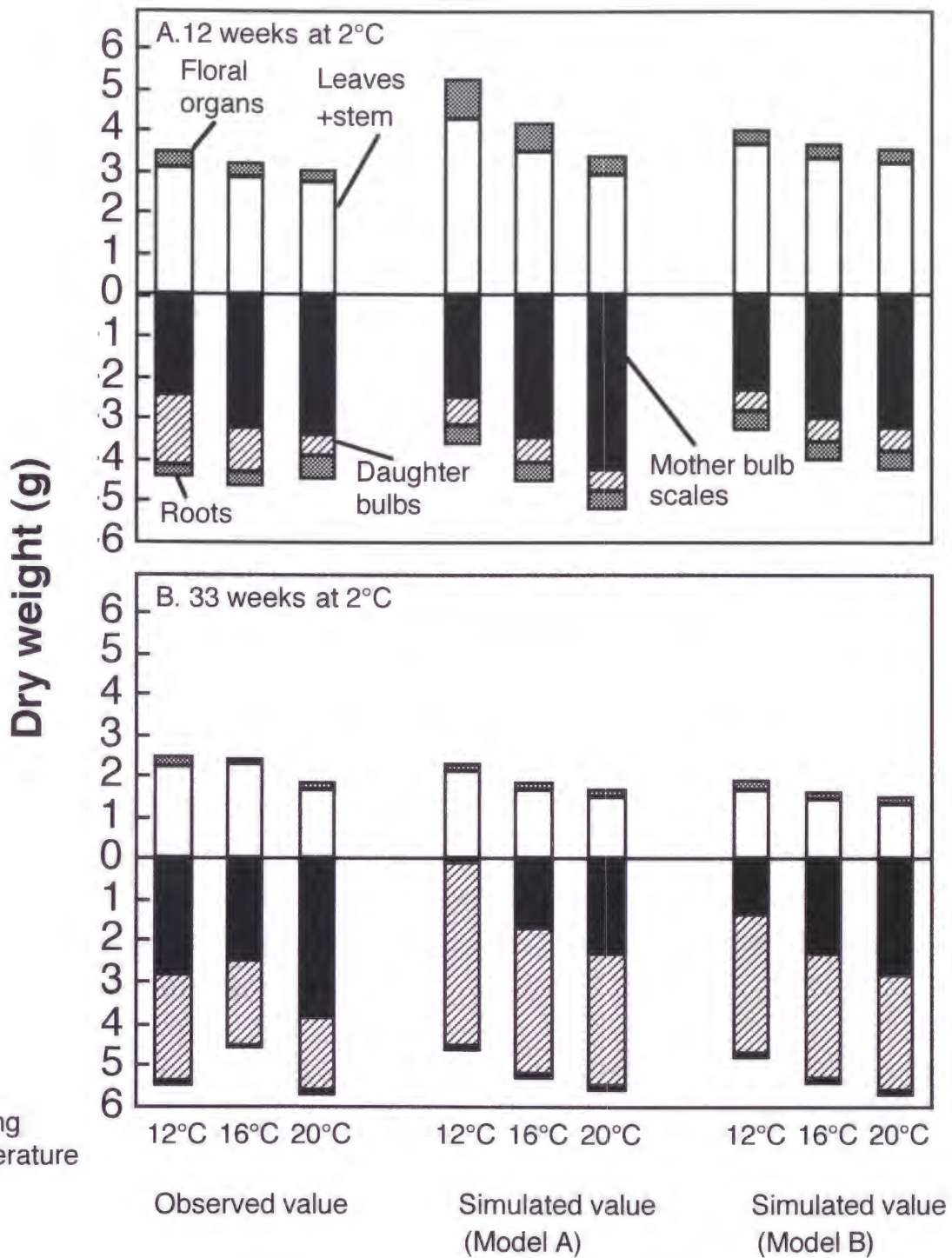


**Fig. 6-3.** The outline of procedure of matter partitioning from mother bulb to new organs and respiration in the simulation model A on 'EX·TD' software.



**Fig. 6-4.** The days from planting to anthesis observed in 1994 and 1996 and simulated by the model. Δ, observed values in 1994; ○, observed values in 1996; ●, simulated values.





**Fig. 6-5.** Observed and simulated values by the model A and B of the dry weight of component parts of 'Gander' tulips at anthesis in 1996. The durations of bulb chilling at 2°C are 12 or 33 weeks. The model B is explained in chapter 2.

## 第2節 母球から新器官への物質移動量に制限を加えたモデル（シミュレーションモデルB）

前節で述べたように、シミュレーションモデルAにおいては、各部位の乾物重のシミュレート値が実測値と離れた値となる場合があった。これは、母球から新器官への物質転流量の決定を、新器官の物質取り込みの活性にのみ依存するモデルAでは、物質の転流量がある条件下では無制限に増大することに起因すると考えられた。そこで、母球からの物質転流速度にあらかじめ制限を加え、新器官の生長活性はこの転流物質の分配比を決定するように、コンセプトの修正を行った（第6-6図）。なお、このモデルはモデルAと区別して、「シミュレーションモデルB」あるいは「モデルB」と呼ぶこととする。

### 第1項 各部位への乾物分配量の決定

第6-7図に母球から新器官（シュート、花器、内子球）ならびに呼吸損失への物質分配量を決定する手続きの概要について示した。

シュートならびに内子球に現存する乾物量、りん茎の2°C貯蔵期間 $t_c$ と、栽培温度 $T$ 、ならびにシミュレーション開始からの経過日数より、母球から新器官の生長ならびに呼吸損失へ振り向けられる乾物量 $M_{DWd}$ が決定される。

$$M_{DWd} = h(S_{DW}, D_{DW}, t_c, T) \quad [6-8]$$

ただし、 $M_{DWd}$ 、母球乾物の減少速度 [ $g \cdot day^{-1}$ ] ;  $S_{DW}$ 、現存するシュート乾物重 [g] ;  $D_{DW}$ 、現存する内子球乾物重 [g] ;  $t_c$ 、りん茎の2°C貯蔵期間 [weeks] ;  $T$ 、栽培温度 [°C] .

また、 $t_c$ と $T$ から新器官の相対生長率が計算され、これと現存する新器官の乾物量から新器官の潜在的生長速度が求められる。すなわち、

$$S_{Pg} = S_{Rd} \cdot S_{DW} \quad [6-9]$$

ただし、 $S_{Pg}$ 、シュートの潜在的生長速度 [ $g \cdot day^{-1}$ ] ,  $S_{Rd}$ 、シュートの相対生長率 [ $day^{-1}$ ] ;  $S_{DW}$ 、現存するシュート乾物重 [g] .

$$D_{Pg} = D_{Rd} \cdot D_{DW} \quad [6-10]$$

ただし、 $D_{Pg}$ 、内子球の潜在的生長速度 [ $g \cdot day^{-1}$ ] ;  $D_{Rd}$ 、内子球の相対生長率 [ $day^{-1}$ ] ;  $D_{DW}$ 、現存する内子球乾物重 [g] .

$$F_{Pg} = F_{Rd} \cdot F_{DW} \quad [6-11]$$

ただし、 $F_{Pg}$ 、内子球の潜在的生長速度 [ $g \cdot day^{-1}$ ] ;  $F_{Rd}$ 、内子球の相対生長率 [ $day^{-1}$ ] ;  $F_{DW}$ 、現存する内子球乾物重 [g] .

同時に潜在的呼吸速度 $Res_{Pr}$ が栽培温度 $T$ 、現存するシュートと内子球の乾物量から求められる。

$$Res_{Pr} = i(S_{DW}, D_{DW}) \cdot j(T) \quad [6-12]$$

ただし, Res\_Pr, 潜在的呼吸速度 [g·day<sup>-1</sup>] ; S\_DW, 現存するシュート乾物重 [g] ; D\_DW, 現存する内子球乾物重 [g] ; T, 栽培温度 [°C] .

続いて, 各新器官の潜在的成長速度ならびに潜在的呼吸速度の比が求められ, 算出された比率に基づいてM\_DWdが分配され, 各新器官への乾物移動速度ならびに呼吸損失速度が決定される. すなわち, シュートへの乾物移動量S\_DWiは,

$$S\_DWi = M\_DWd \cdot \frac{S\_Pg}{S\_Pg + D\_Pg + Res\_Pr} \quad [6-13]$$

内子球への乾物移動量D\_DWiは,

$$D\_DWi = M\_DWd \cdot \frac{D\_Pg}{S\_Pg + D\_Pg + Res\_Pr} \quad [6-14]$$

呼吸損失速度Res\_DWiは,

$$Res\_DWi = M\_DWd \cdot \frac{Res\_Pr}{S\_Pg + D\_Pg + Res\_Pr} \quad [6-15]$$

となる.

花器への乾物移動量F\_DWiは, 花器がシュートを形成している一部分であることから, シュートへの乾物移動量の一部が回されるものと考えた.

$$F\_DWi = S\_DWi \cdot \frac{F\_Pg}{S\_Pg + F\_Pg} \quad [6-16]$$

## 第2項 結果

### 1. モデルAとの比較

第6-5図(本節の前に掲載)に, りん茎の2°C貯蔵期間を12あるいは33週間とし, 栽培温度を12, 16, 20°C一定とした場合の, モデルAならびにBによる開花時における部位別乾物重のシミュレート値と, 1996年の資料データの実測値について示した. 栽培温度を12°Cとしたとき, モデルAでは, りん茎の2°C貯蔵期間が12週間の場合にシュート乾物重が過大となったり, 2°C貯蔵期間が33週間の場合に内子球乾物重が過大となったりする現象がみられたが, モデルBではこれらの値がより実測値に近い値へと改善された.

### 2. りん茎の2°C貯蔵期間, 栽培温度とシュート新鮮重

第6-8図にモデルBにおいて, りん茎の2°C貯蔵期間を12~36週間, 栽培温度を10~20°Cの範囲で変化させてシミュレーションを行った場合の, 開花時におけるシュート新鮮重のシミュレート値と, 資

料データの実測値について示した。シュート新鮮重のシミュレート値は実測値の傾向と一致した。ただし、りん茎の2℃貯蔵期間が12週間の場合のシミュレート値は、1994年の実測値に近い値となり、1996年の実測値と比較して、かなり過大な値となった。

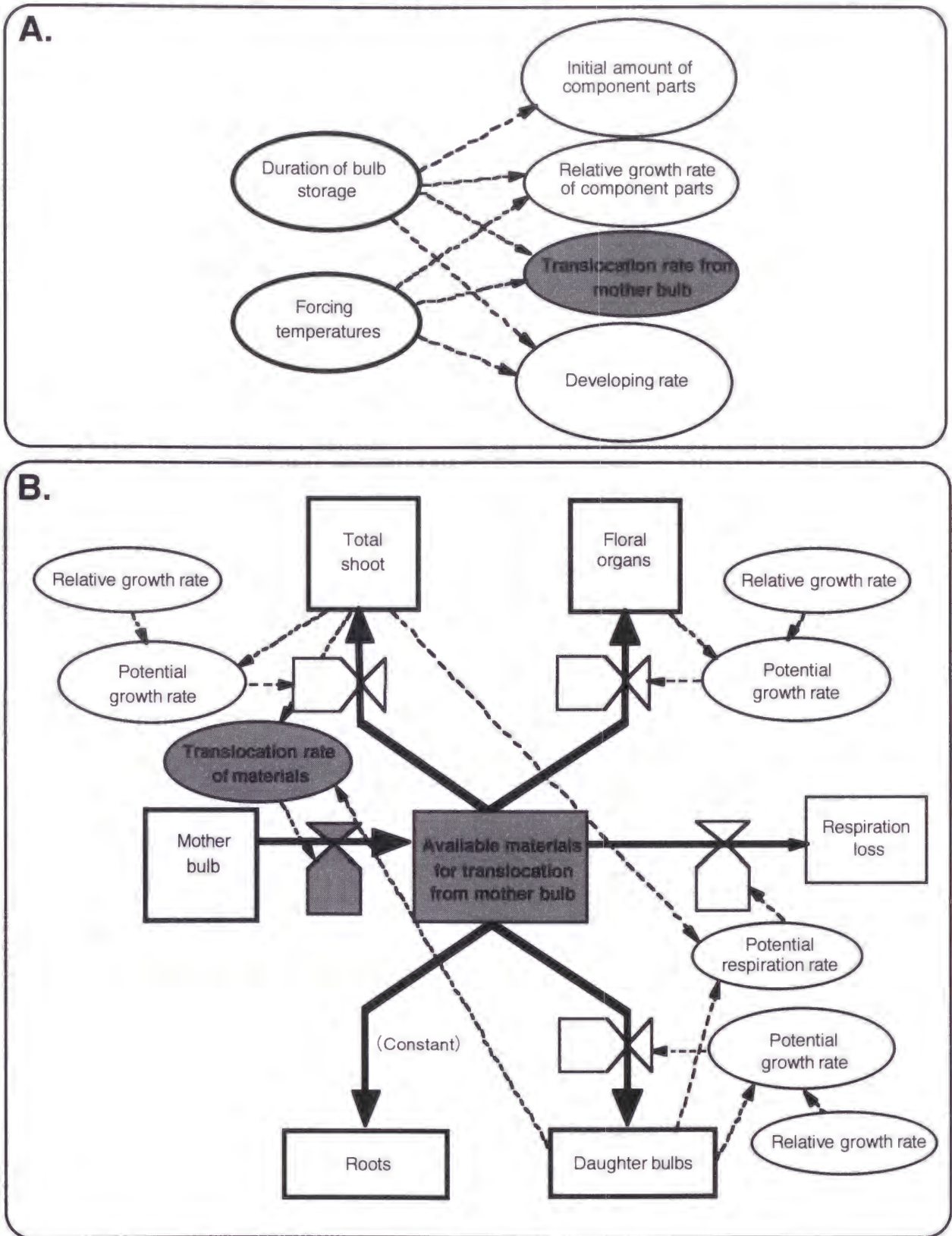
### 3. りん茎の2℃貯蔵期間と到花日数, シュート新鮮重, 花被片長

りん茎の2℃貯蔵期間を変え、栽培温度を20℃とした場合の、到花日数、開花時におけるシュート新鮮重、花被片長の1994年ならびに1996年における実測値、モデルによるシミュレート値について第6-9図に示した。いずれの項目もシミュレート値の示す傾向は実測値のそれとよく一致した。ただし、到花日数、花被片長は数値が実測値、シミュレート値の間でよく一致したのに対し、シュート新鮮重は数値がかなり離れた値となる場合もみられた。

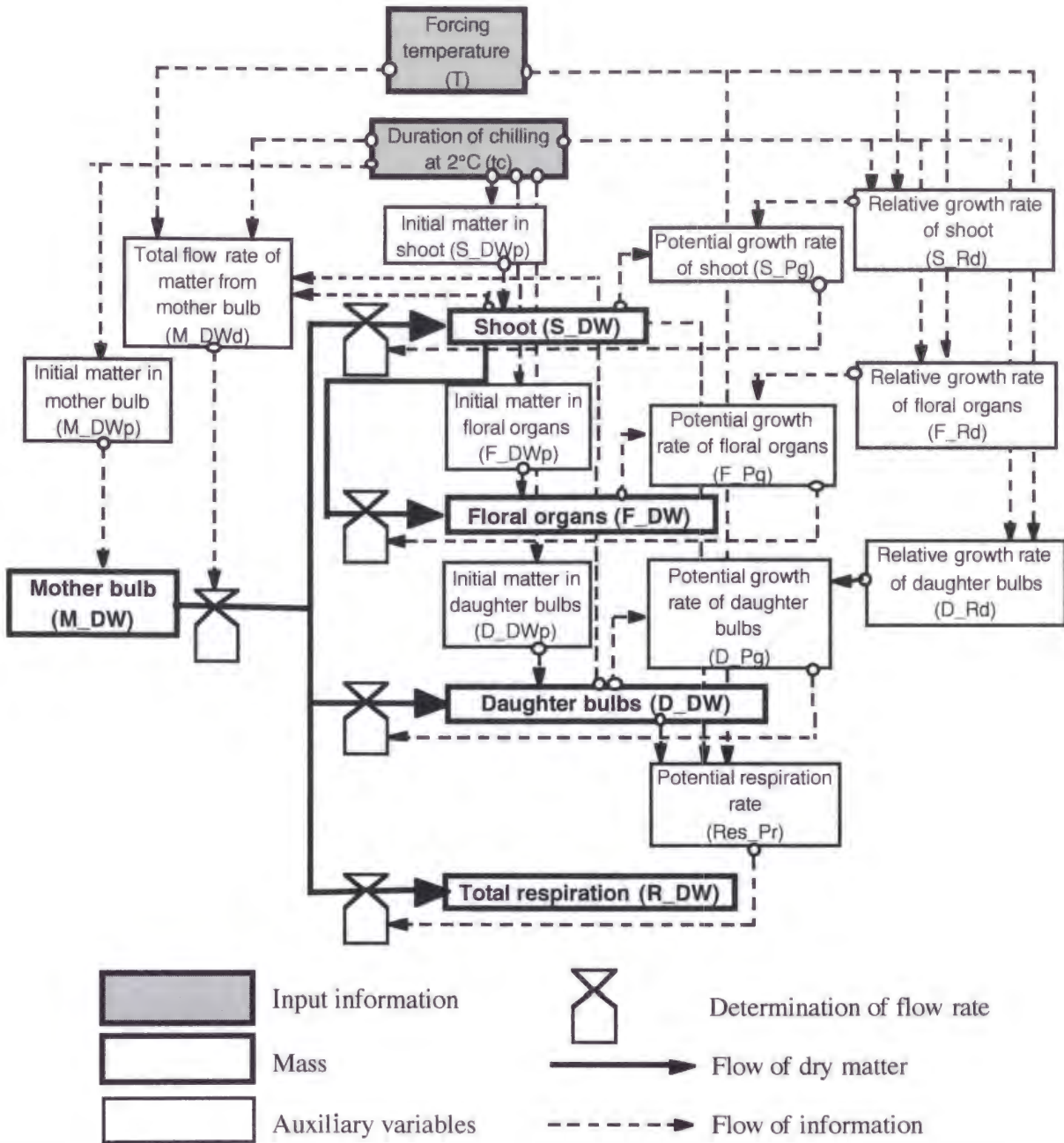
### 4. りん茎の2℃貯蔵期間と新器官の乾物重

りん茎の2℃貯蔵期間を変え、栽培温度を20℃一定とした場合のシュート、花器、内子球の開花時乾物重の1994年ならびに1996年における実測値、モデルによるシミュレート値について第6-10図に示した。3つの部位ともにシミュレート値の示す変化の傾向は実測値のそれと同様になった。ただし、個々の値については、特に内子球の乾物重で、かなり差がシミュレート値と実測値の間に存在する場合もあった。

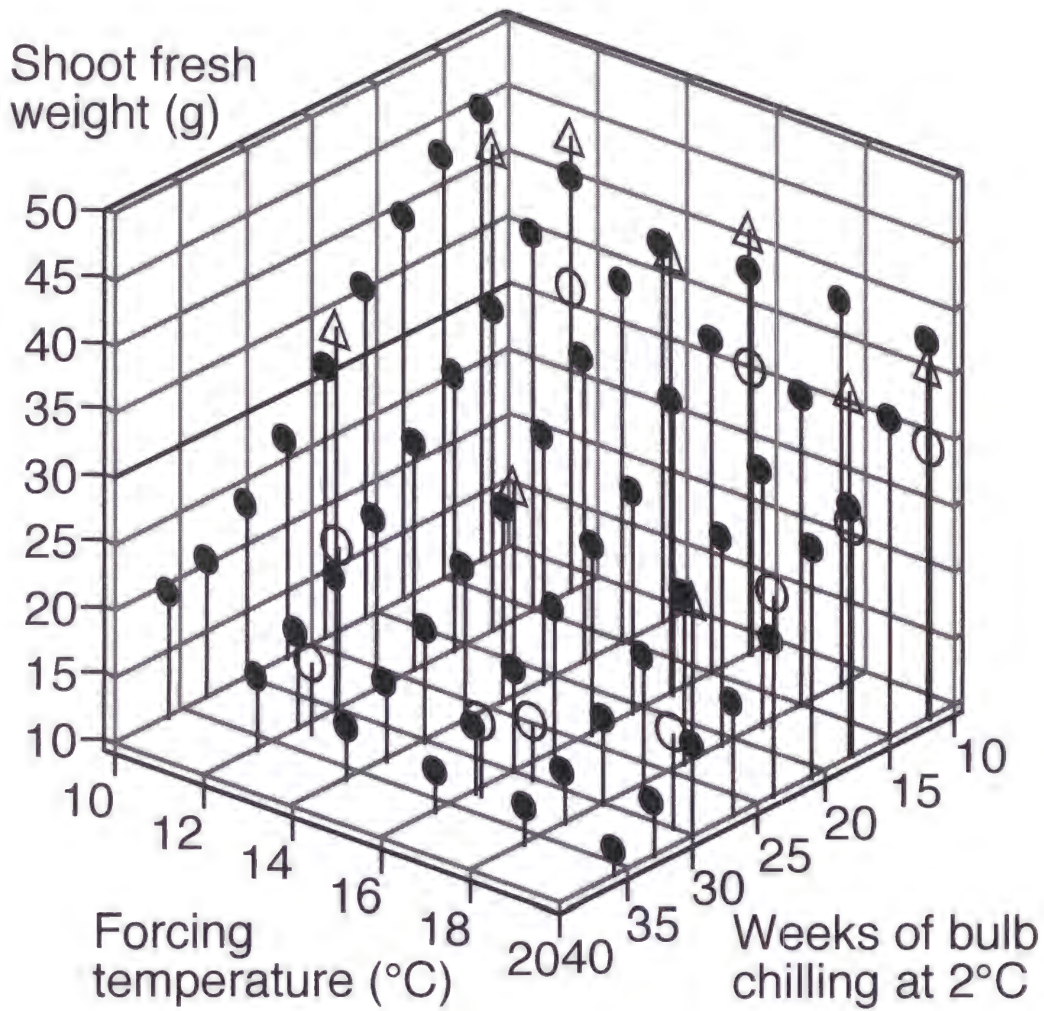




**Fig. 6-6.** Concept diagram of the simulation model B. Gray objects are added to simulation model A.

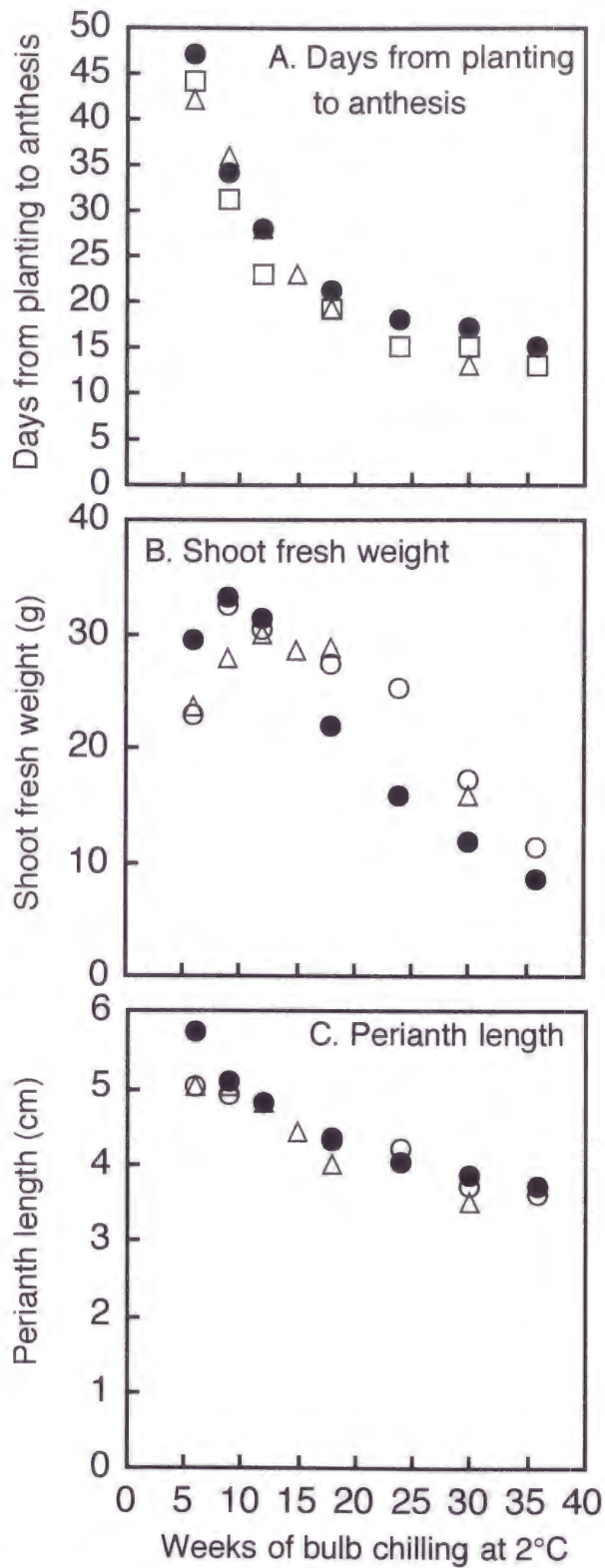


**Fig. 6-7.** The outline of procedure of dry matter partitioning from mother bulbs to new organs and respiration in the simulation model B on EX-TD software.



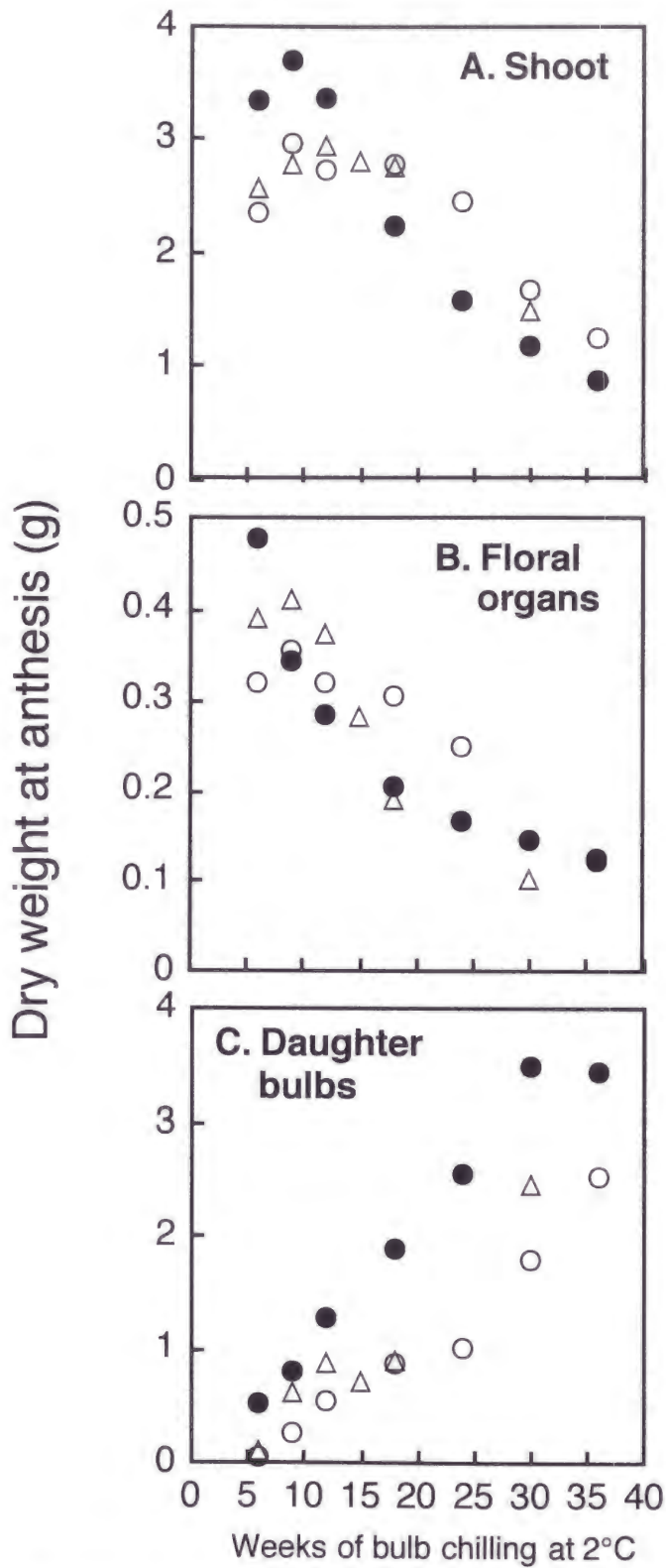
**Fig. 6-8.** The shoot fresh weight at anthesis observed in 1994 and 1996 and values simulated by the model B.

$\Delta$ , observed values in 1994; O, observed values in 1996;  $\bullet$ , simulated values.



**Fig. 6-9.** The days from planting to anthesis, shoot fresh weight at anthesis and perianth length at anthesis which are simulated by the simulation model B. Δ, observed values in 1994; ○, observed values in 1996; ●, simulated values by the model B. The forcing temperatures were kept at 20°C.





**Fig. 6-10.** The dry weights at anthesis of shoot, floral organs and daughter bulbs which were simulated by the simulation model B,  $\Delta$ , observed value in 1994;  $\circ$ , observed value in 1996;  $\bullet$ , simulated values by the model B. The forcing temperatures were kept 20°C .

### 第3節 シミュレーションモデルの検証と年次・品種による補正

モデルの検証 (verify) には、モデルの作成に用いたキャリブレーションデータと異なるデータセットを用いる必要がある (ジェファーズ, 1982)。そこで、モデルの資料データとしては使用していない1993年度ならびに1998年度に行った実験において得られたデータと、シミュレーションモデルで得られたシミュレート値との比較を行った。

#### 第1項 検証データ

##### 1. 1993年の栽培実験

1993年6月15日に 'Gander' の11cm球を入手し、30°Cに1週間、20°Cに8週間置き、花芽が雌ざい形成期に達したことを確認した後、2°Cの低温貯蔵を6~30週間行った。所定の2°C貯蔵後のりん茎を20°C一定として水耕により栽培した。

##### 2. 1998年の栽培実験

1998年6月下旬に 'Gander' ならびに 'Ben van Zanten' の11cm球を入手した。7月8日よりりん茎を20°C下に6週間置き、花芽が雌ざい形成期に達したことを確認した後、2°Cの低温貯蔵を行った。2°C貯蔵期間は8~28週間の2週間間隔とした。所定の2°C貯蔵後のりん茎を水耕により栽培した。

栽培温度は、モデル内の到花日数算出のための計算式

$$T_{pa} = (2.4046 \cdot 10^2 t_c + 8.5035 \cdot 10^3) / (t_{pa} \cdot t_c + 5.1473 t_c + 1.8203 \cdot 10^2) \quad [6-17]$$

ただし、 $T_{pa}$ 、栽培温度； $t_c$ 、りん茎の2°C貯蔵期間； $t_{pa}$ 、到花日数。

をもとに、植付けから開花まで一定に保つこととして、'Gander' における到花日数が35日となるよう算出し、それぞれの植付けごとに変えて設定した (第6-11図)。

なお、本栽培実験は、(株)関西テック植物研究所 (兵庫県宍粟郡山崎町) の氷蓄熱併用型環境制御室において行った。

#### 第2項 シミュレーション結果との比較

##### 1. 1993年の実験

実測値においてみられる、2°C貯蔵期間の延長に伴って、1) 到花日数が小さくなる、2) シュート新鮮重が増加から減少に転じる、3) 花被片長が減少する、などの現象が、シミュレーションの結果でも同様に再現された (第6-12図)。

第6-13図に同じく開花時における部位別乾物重の実測値とシミュレート値を示した。実測でみられた、りん茎の2°C貯蔵期間の延長に伴って、1) シュートの乾物重が初め増加、ついで減少に転じる、

2) 内子球の乾物重が増加し、2°C貯蔵期間が30週間と長い場合には著しく大きくなる、3) 花器の乾物重が減少する、などの傾向が、シミュレーションにより再現された。

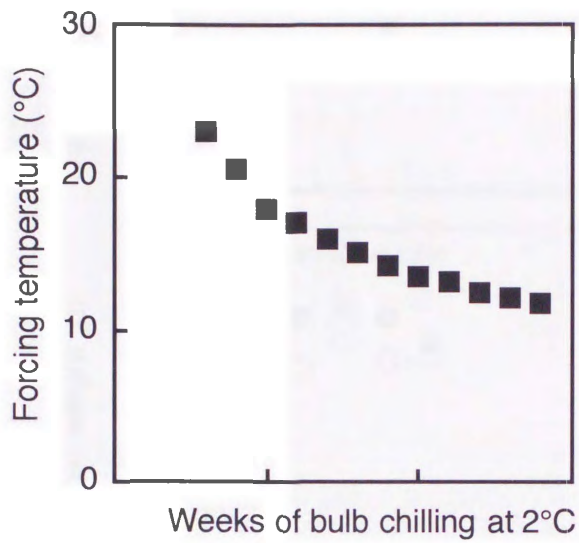
## 2. 1998年の実験

温度制御装置の精度がやや粗く、温度の設定値と実測値の間には若干の差が生じたため、以後シミュレーションによる結果はこの実測値を入力した結果に基づいて論じることとする。

‘Gander’における到花日数の実測値は、2°C貯蔵期間が10週間以下と短い場合には、シミュレート値と比較して最大6日の差があった(第6-14図A)。しかし、2°C貯蔵期間が12週間以上ではその差が3日以下と小さくなった。

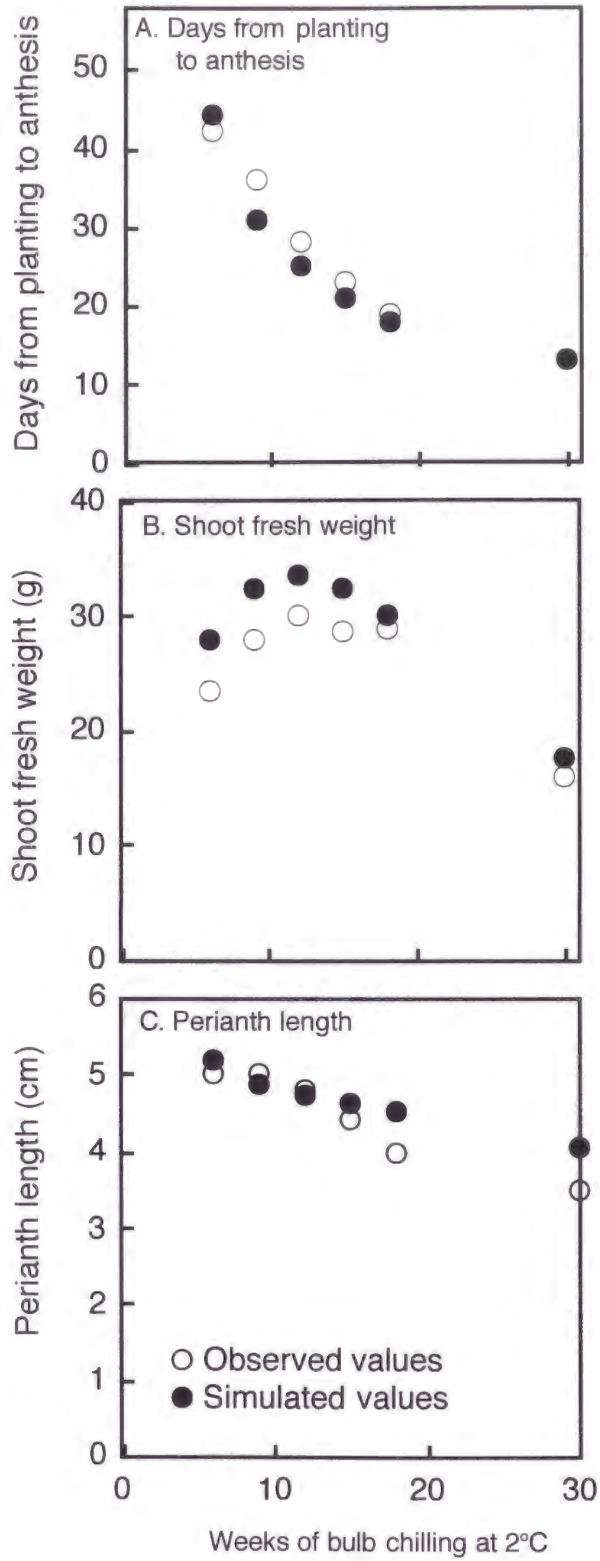
‘Gander’において、りん茎の2°C貯蔵期間と栽培温度の設定によりモデルを動かした場合、りん茎の2°C貯蔵期間が24週間以上で開花時におけるシュート新鮮重と花被片長が過小に予測された(第6-14図B, CのMethod I)。これは、開花時における内子球への乾物の分配が過大に、一方でシュートへの分配が過小に予測されたことに起因すると考えられた(第6-15図B)。植付け時に遡って内子球の乾物重についてみたところ、例えば2°C貯蔵が28週間の場合で比較すると、シミュレーションにより得られた値は0.11gであったのに対し、1998年の実測データでは0.028gに過ぎなかった。そこで、植付け時における母球ならびに内子球の乾物重を補正值として入力したところ、りん茎の2°C貯蔵期間が24週間以上の場合でも、開花時における部位別乾物分配(第6-15図C)、シュート新鮮重(第6-14図BのMethod II)、花被片長(第6-14図CのMethod II)のシミュレート値は実測値に近い値となった。

次に、‘Gander’と同じ貯蔵ならびに栽培条件とした‘Ben van Zanten’における到花日数、シュート新鮮重ならびに花被片長の実測値と、植付け時における母球ならびに内子球の乾物重を入力してモデルを動かして得られたシミュレート値との比較を行ったところ(第6-16図のObserved valuesとMethod II)、到花日数は過大に、シュート新鮮重と花被片長は過小に予測される傾向が認められた。また、開花時における乾物重についてみても、シュートならびに花被片の乾物重が過小、内子球の乾物重が過大である傾向が認められた(第6-17図A, B)。これは、モデル作成の資料データを得た‘Gander’と、‘Ben van Zanten’の品種間の特性の差、すなわち‘Ben van Zanten’では、同じりん茎の2°C貯蔵を経た‘Gander’と比較して、1) 到花日数(tpa)が小さくなる、2) 母球から新器官への物質移動速度(M\_DWd)が大きくなる、2) 内子球の相対生長率(D\_Rd)が小さく、花器では(F\_Rd)が大きくなるといった点に起因すると考えられた。そこで、モデル中のtpaに0.82, M\_DWdに1.2, D\_Rdに0.8, F\_Rdに1.1といった定数を乗じてシミュレーションを行ったところ、開花時における乾物分布が実測値に近づき(第6-17図A, C)、到花日数、シュート新鮮重、花被片長のシミュレート値も実測値に近い値となった(第6-16図のMethod III)。

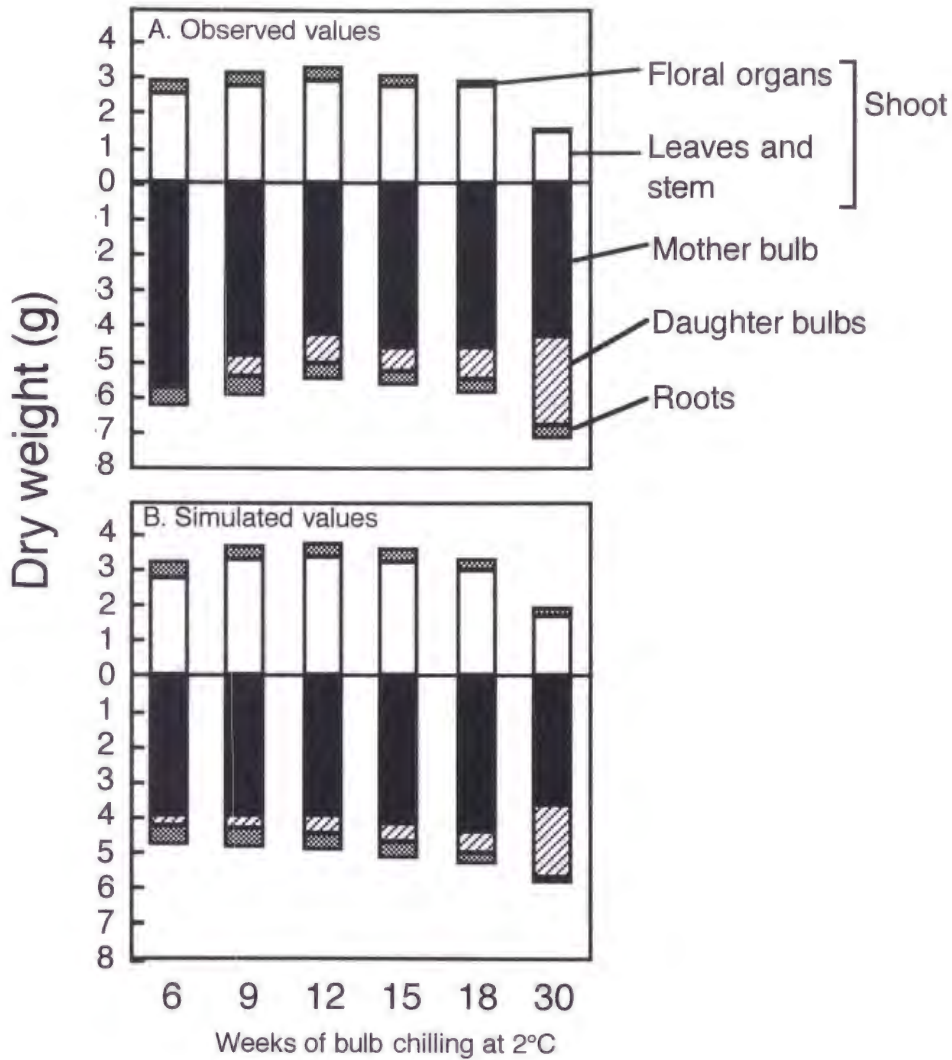


**Fig. 6-11.** The set forcing temperatures in the experiment in 1998. These temperatures were figured out so as to make days from planting to anthesis 35 days.

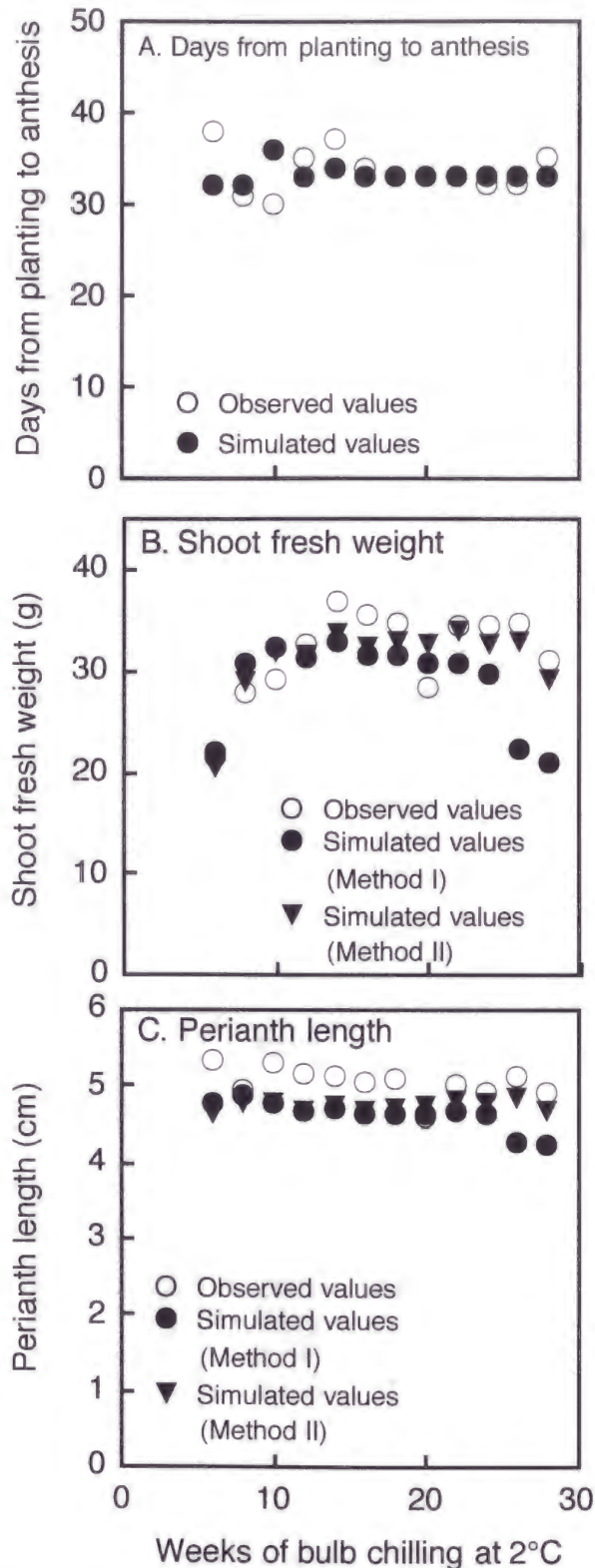




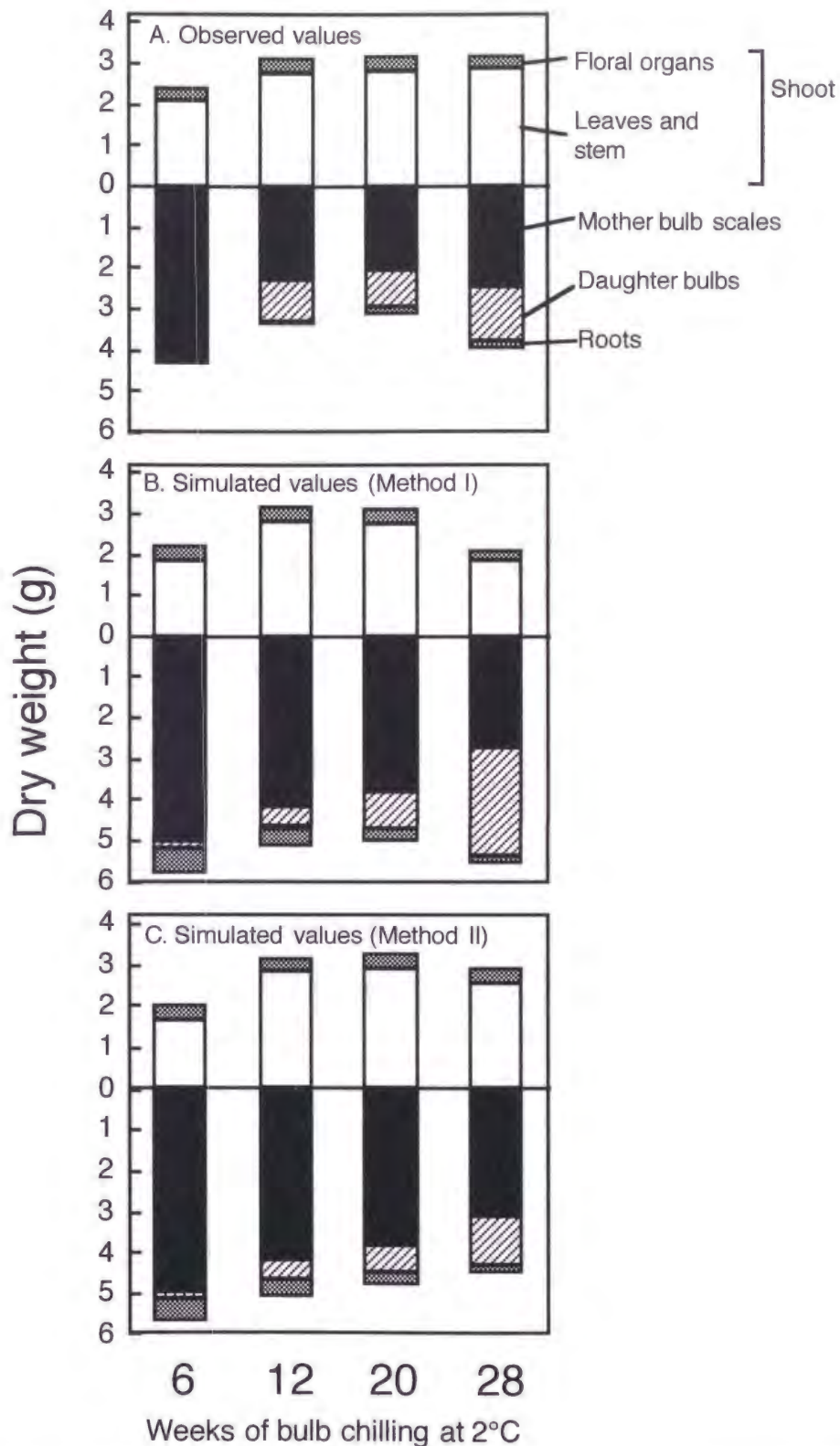
**Fig. 6-12.** Observed values in 1993 and simulated values of days from planting to anthesis, shoot fresh weight and perianth length of 'Gander' tulips. The duration of bulb chilling at 2°C were changed from 6 to 30 weeks and the forcing temperatures were set at 20°C.



**Fig. 6-13.** Observed values in 1993 and simulated values of dry weight of component parts at anthesis of 'Gander' tulips. The duration of bulb chilling at 2°C were changed from 6 to 28 weeks and the forcing temperatures were set at 20°C.

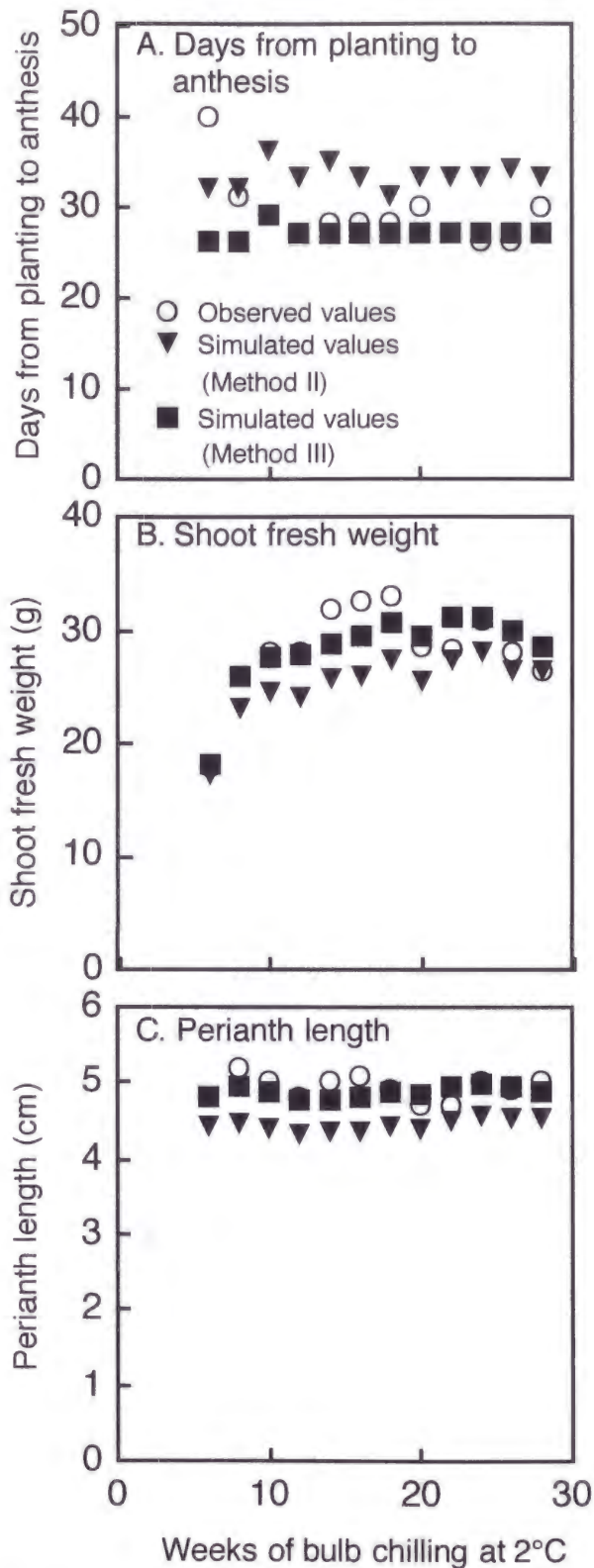


**Fig. 6-14.** Observed values in 1998 and simulated values of days from planting to anthesis, shoot fresh weight and perianth length of ‘Gander’ tulips. The duration of bulb chilling at 2°C were changed from 6 to 28 weeks and the forcing temperatures were set as shown in Fig. 6-11. Simulated values were obtained by inputting no measured values (Method I) or inputting measured values of dry weight of daughter bulbs at planting (Method II).



**Fig. 6-15.** Observed values in 1998 and simulated values of dry weight of component parts at anthesis of 'Gander' tulips. The duration of bulb chilling at 2°C were changed from 6 to 28 weeks and the forcing temperatures were set as shown in Fig. 6-11. Simulated values were obtained by inputting no measured values (Method I) or inputting measured values of dry weight of daughter bulbs at planting (Method II).





**Fig. 6-16.** Observed days from planting to anthesis, shoot fresh weight and perianth length in 'Ben van Zanten' tulips in forcing experiment in 1998 and those simulated by the models. The duration of bulb chilling at 2°C were changed from 6 to 28 weeks and the forcing temperatures were set as shown in Fig. 6-11. Simulated values were obtained with no correction of variables in the model (Method II) or multiplying some variables by constants (Method III).

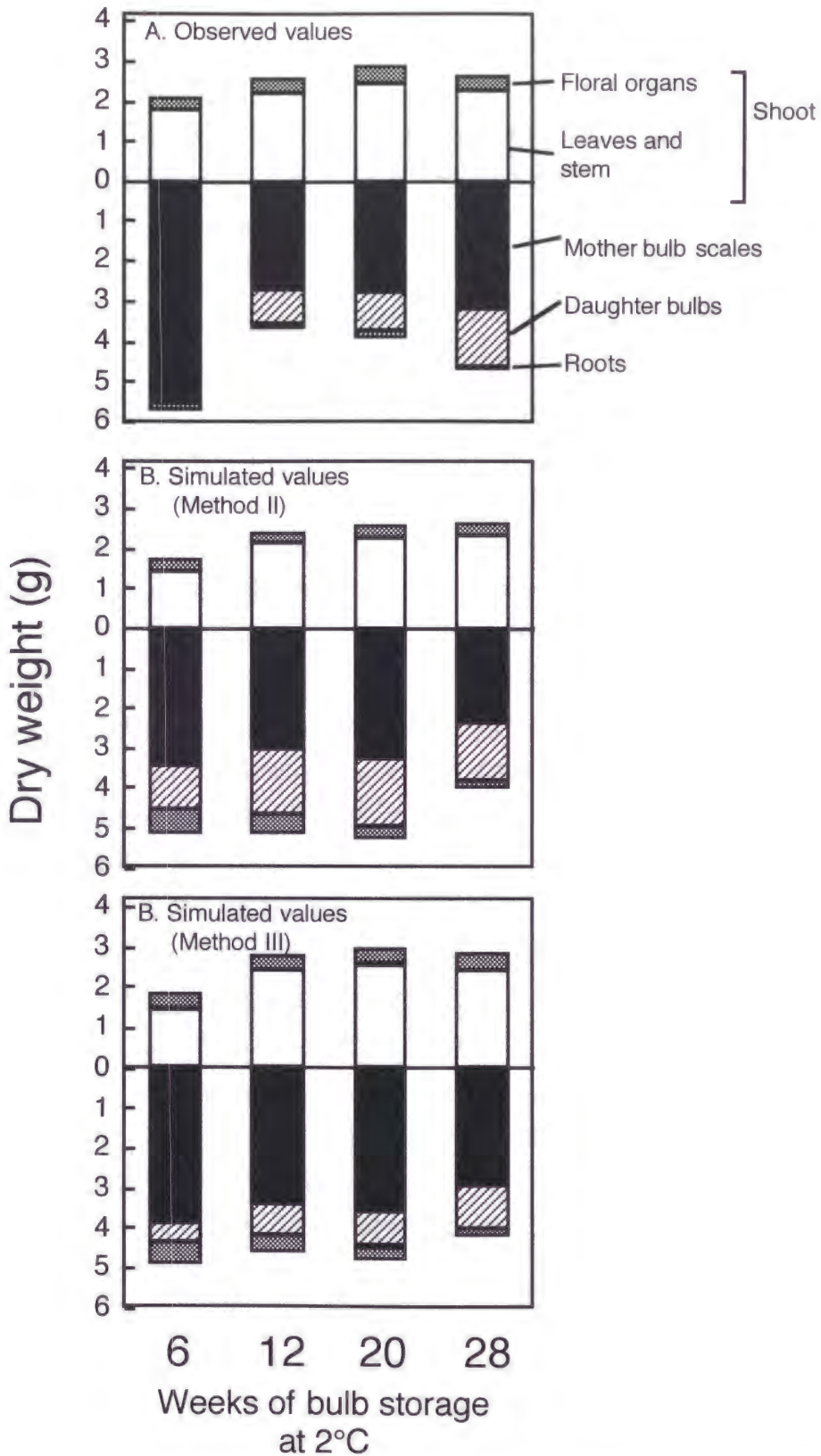


Fig. 6-17. Observed values in 1998 and simulated values of dry weight of component parts at anthesis of 'Ben van Zanten' tulips. The duration of bulb chilling at 2°C were changed from 6 to 28 weeks and the forcing temperatures were set as shown in Fig. 6-11. Simulated values were obtained with no correction of variables in the model (Method II) or multiplying some variables by constants (Method III).

## 第4節 考察

園芸生産において、環境要因が植物の生育に及ぼす影響に関する、実用を目的としたモデル作成は統計的モデルである重回帰分析による例が散見されるに過ぎない (Jennisら, 1996 ; Privéら, 1993 ; Sparks, 1996 ; 1997) . 統計的モデルの特性として、資料データの範囲では、実測値と予測値とを一致させることが機構的モデルより容易である反面、データの統計学的要約に過ぎず、生長プロセスの因果関係を表したものではないので、結果の解釈やモデル式の数学的扱いは慎重に行う必要がある (岡田, 1998b) . また、データの要約にとどまり、外挿的予測が困難であること、現象の記載にとどまって発見的・発展的手段となり得ないことといった限界を有することが指摘されている (高見, 1994) .

チューリップの生育は、りん茎内で花芽が雌ずい形成段階に達した後の低温遭遇量に対して、量的に反応する。前章まで、チューリップのシュートや内子球などの新器官のりん茎植付け後から開花までの生育が、母球養分の転流により左右されることに着目しながら、チューリップの生育に対する貯蔵方法や栽培温度といった環境の影響を生長解析法により解析してきた。その結果、シュート、花器、内子球といった新器官の生育は植付け時における新器官の大きさ、生長の活性 (相対生長率)、転流の期間 (到花日数) の3要因に還元されること、環境はこれら要因それぞれに影響を及ぼし、さらに3要因が複合的に最終的な乾物分配に影響することが明らかとなった。本章においては、システムダイナミクスの手法を用い、これらの要因を包括して、機構的動的モデルに再構成することを目指した。

機構的モデルにおいても、モデルを構成しているモジュールにおけるパラメータならびに関数の選択や係数の決定は経験的手法に拠らざるを得ない (岡田, 1998b) . また、実測値と予測値との一致の精度が純粋な統計的モデルと比較して低くなりがちであり、この点は関与する要因の増加に伴って顕著となる。したがって、システムを階層化し、1~2段階のレベルを通して現象を予測、説明するのが实际的であり (高見, 1994) , 換言すれば、システムの適切なスケールリングが必要となる。本モデルの場合、開花時におけるシュート新鮮重と花被片長を予測することを目的として設定しており、その1段下のレベルの下部構造としてシュートの乾物重、さらにその1段下の下部構造である各部位の植付け時の乾物重、相対生長率、到花日数までをモデルを構築するためのモジュールとして組み込むこととした。さらにそれらの下部構造として、代謝や水分関係などが想定されるが、これらを組み込むことは、かえってシミュレーションの精度を落とすことになりかねず、ここのでの採用は实际的ではないと考えられる。

最初のモデルAを構築した際の考え方に、ソースである母球からの物質移動速度が2つの大きなシンク部位であるシュートならびに内子球の大きさによって決定されるという点がある。これは、例えば第3章第1節の実験でみられたように、シュートや内子球が大きくなる生育後期に、より母球乾物重の減少速度が大きくなったことから導かれた考え方である。このモデルAに対して、さらに母球の物質転流速度に制限を加え、シンク活性の比率による分配比という考え方を加味したモデルBに改良することにより、実測の結果示された到花日数や乾物分配の傾向は、より良好に再現することができ



た。実際のチューリップでは、母球のりん片に蓄積された貯蔵物質は主にデンプンであり、これが移動する際には、可溶性糖に加水分解されることが必要である (Lambrechtsら, 1994)。また、この物質移動は、その移動先がシュート、子球、根のいずれの場合であっても、短縮茎である底盤部を通過する。りん茎における、このような母球りん片内の代謝速度、りん片や短縮茎内の物質移動速度などの要因のうちいずれかが、母球からの貯蔵物質の移動を制限していると考えられ、シミュレーションモデルAからBへの修正は、この制限というプロセスの存在を反映させたものである。このように、機構的モデルの特長として、モデル構築の過程において、実測値とシミュレート値との乖離が生じたとき、欠けている要因やプロセスについて検討し、追加するという発展的アプローチをとることが可能であることが挙げられる。

1998年のモデル有効性の検証実験は、到花日数を35日とすることを目標に栽培温度を設定して行った。これは、実際の植物工場生産システムにおいては、あらかじめ設定された生産所要日数で施設を回転させることが想定されると同時に、経験的にこの程度の到花日数を確保すれば品質的に問題の少ない切り花を得られることから設定したものである。その結果、りん茎の2°C貯蔵期間が長期に及んだ場合、切り花品質や部位別乾物重のシミュレート値と実測値との間のずれが大きくなった。植付け時におけるりん茎内各部位の乾物重について、資料データを採取した1996年と、検証に用いた1998年の実測データを比較すると、りん茎の2°C貯蔵期間が長い場合でも、1998年では内子球の肥大が1996年ほど顕著ではなかった(データ省略)。そこで、栽培温度の設定に際し、実用上、入力データの実測による補正が可能と思われる最後の機会と考えられる植付け時において観察された各部位の乾物重を補正值として入力し、モデルを動作させて結果をみたところ、内子球の乾物重を補正值として用いた場合に、開花時における部位別乾物分配、切り花品質がより良好に予測された。チューリップりん茎の促成能力は、養成時の温度条件(村井, 1995)あるいは肥培管理条件(嘉部, 1979; Muggeら, 1987)により大きく左右される。1996年産りん茎の肥大・収穫時期は例年と比較して高温で推移しており、このことが植付け前のりん茎内におけるシュートや内子球の発達に影響している可能性がある。このような、りん茎の促成能力の年次変動の原因の探索ならびに評価と、モデルへの組み込みについては、残された大きな問題点といえよう。

また、チューリップにおいて、生育が環境から受ける影響には大きな品種間差が存在する(伊藤, 1983, 筒井, 1994)。本実験においても、'Gander'から資料データを得たモデルによるシミュレート値は、'Ben van Zanten'における実測値との間にかなり大きな差が生じた。ブロック内の数式に対して定数を乗じてシミュレートすることにより、'Ben van Zanten'の実測値にかなり近いシミュレート値を得ることが可能となった。このような年次による生育特性の変動や、品種間差異の補正について、要因を特定して行うことが可能な点も、機構的モデルの優れた点である。'Gander'とは特性がより大きく異なる品種群について、このような方法で補正が可能なのか、あるいはブロック内に設定した数式あるいはモデルの構成のレベルまでさかのぼって修正が必要なのかを明らかにするためには、さらなる大規模な実験が必要となろう。



## 第5節 摘要

栽培実験による資料データをもとに、チューリップの制御環境条件下における栽培を想定した機構的生長モデルの構築について検討した。

1. ‘Gander’を対象として、植付けから開花までの生長の過程を、母球から各部位への乾物移動過程として捉えたモデルをシミュレーションソフトウェア「エクステイディ」上に展開した。収集した資料データ項目ならびに実際にモデルを動かした際の挙動をもとにモデルの構成ならびに数式の修正を行った。

2. 母球からの物質転流速度に制限を加えず、物質転流量の決定を新器官の物質取り込みの活性に任せたモデルでは、切り花品質や開花時の部位ごとの乾物重のシミュレート値と実測値の間に大きな違いが認められる場合があった。そこで、母球からの物質転流速度に制限を加え、新器官の潜在的生長活性に基づく転流物質の分配過程を分離したモデルに改良することにより、より良好なシミュレーション結果が得られた。

3. 2で改良したモデルによる、到花日数、切り花品質、開花時の部位ごとの乾物重のシミュレート値は、資料データを得た1996年度の実測値に対しては良好に一致した。しかし、検証実験を行った1998年度の実測値との間には相違が認められた。これに対する修正値として、植付け時内子球乾物重を入力することにより、シミュレート値と実測値の差を小さくすることができた。

4. さらに、品種‘Ben van Zanten’に対しても、モデルの中の変数に一定の定数を乗じて修正を加えることにより、到花日数、切り花品質、開花時の部位別乾物重が良好に予測された。

## 総 括

チューリップは、りん茎の植付けから開花までのシュートの生長が母球りん片内に貯蔵された養分によりまかなわれ、その間の光合成への依存が小さいことから、花卉の中でも完全制御環境、いわゆる植物工場における生産に適していると考えられる。本研究は、高度環境制御下におけるチューリップ切り花の生産を考え、そのシステム構築のための基礎として、‘Gander’を用い、第1章に示した水耕栽培により、第2～5章で示した種々の実験を行った上で、第6章においてチューリップの動的生長モデルの作成を行った。以下に得られた結果について概括し、結びとする。

チューリップの切り花生産において、生産に要する日数すなわち植付けから収穫までの日数（到花日数）と、切り花品質は、考慮すべき最も重要な要素である。このうち、切り花品質については、本研究で採り上げた切り花新鮮重や花被片長以外にも多くの評価点があると考えられるが、花器、葉、茎を合わせた切り花部分であるシュートに、開花時において十分量の乾物が蓄積されていることが、高品質切り花を得るための大前提となり、本質的に重要な要素である。したがって、本研究では、まずこの点に着目して結果を解析することとした。

第2章は、栽培にあたっての光条件の設定に関しての知見を得ようとしたものである。設定した実験条件の範囲内において、生育期間を通して連続的に暗黒下に置いた場合のように極端な条件設定を行った場合をしない限り、光条件がチューリップの生育ならびに切り花品質に及ぼす影響はそれほど顕著なものではないと判断された。よって、以下の実験においては、品質的にもほとんど問題が生じない条件として、3波長域型蛍光灯と白熱灯組み合わせ（入力ワット比3：1）、植付け面における光合成有効放射束密度を $100 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 、日長を明期暗期をそれぞれ12時間とすることを共通の光条件として用いることとした。また、設定した光強度の範囲では、チューリップのりん茎植付けから開花までの生育において、光合成が積極的に新器官の乾物蓄積に貢献しているとはみられないことが改めて示された。すなわち、チューリップの植付けから開花までの生長過程は母球に蓄積された物質が新器官に転流・蓄積していく過程であると捉えられることが示された。

第3章においては、いわゆる促成栽培に用いられるりん茎の貯蔵法における貯蔵温度とその期間が、チューリップの生育開花に及ぼす影響について解析を行った。まず、第1節においてりん茎の $2^{\circ}\text{C}$ での低温貯蔵期間を変え、解析についての基本的な方法論を提示しようとした。チューリップの開花時における生育に関する諸形質すなわち、植物体を構成する部位ごとの長さ、幅、新鮮重、乾物重のデータを収集し、これを主成分分析に供した結果、チューリップの生育はシュートと内子球の2つの新たな生長部位の間で乾物を競合していることが第1主成分として表れた。また、花器、葉、茎を含むシュートならびに内子球といった新生長部位の乾物重は、植付け後の日数経過に対して指数関数的に増加することが観察されたことから、生長解析法により、これら部位の相対生長率を求めることが可能と考えられた。そして、生長解析法における指標である到花日数、各部位の植付け時ならびに開花時の乾物重ならびに植付けから開花までの相対生長率についてのデータを、再度主成分分析に供した。



その結果得られた第1主成分から、低温貯蔵期間を長くした場合、到花日数の短縮が各部位の開花時乾物重を減少させる働きが大きいこと、また、第2主成分からシュートにおいては相対生長率の増大が開花時乾物重を増大させる働きがあることが示された。すなわち、第1節においては、シュートと内子球との養分競合がチューリップの生育様相を左右する大きな要因であるとともに、開花時に蓄積されたシュートや内子球の乾物の量が生長解析法における生長指標、すなわち、各部位の大きさの初期値である植付け時乾物重、生長のために確保される期間である到花日数、ならびに生長の活性の指標である相対生長率の3つに還元して解析することが可能であるという考え方が提示され、以後の実験ならびに生長モデルの構築においてもこの考え方に沿って研究を進める方針を立てることができた。

続いて、この観点よりりん茎の低温貯蔵温度と期間を変えた第2節における解析を行った。低温貯蔵が6週間の短期間の場合、2°C以下の低い貯蔵温度では、5°C以上のより高い貯蔵温度と比較して到花日数が小さく、シュートや内子球の相対生長率が大きくなった。このことから、低温は後作用としてシュートや子球の植付け後の生長の活性を高める働きは、より低い温度域で大きいことと推察された。低温貯蔵期間を12週間以上に延長すると、いずれの温度区においても開花時においてシュートとの養分の競合部位である内子球に分配された乾物が増加し、シュートへの乾物分配が減少した。開花時の内子球への乾物分配増大の理由は、低温貯蔵温度が2°C~9°Cでは植付け時までの内子球の肥大（初期値の増大）と内子球の低温感応による生長の活性の高まり（相対生長率の増大）の双方であるのに対し、-2°C区においては、内子球の低温感応による生長の活性の高まりのみによるものと考えられた。

また、第3節の20°C貯蔵期間を変えたりん茎において、各部位の植付け後の相対生長率が変化しなかったのは、この温度域が後作用としてシュートや内子球の生長の活性に与える影響が小さいことを示している。この貯蔵温度が器官の生長の活性に与える影響については、第4節で論じたように、形態的、生化学的な見地からの検討が今後進められる必要がある。

チューリップの切り花生産のためのりん茎は、北半球では養成圃場から6月~7月の一時期に限って収穫される。したがって、切り花を長期にわたって生産しようとするれば、りん茎の長期貯蔵の技術開発が必要となる。第3章の第3節において、花芽分化適温である20°Cに置いた場合、その期間が26週間以上となるとシュートがりん茎から伸びだし、その後の低温貯蔵の段階で枯死した。したがって、低温貯蔵に移動する時期を遅らせるためには、シュートの伸長や花芽分化を抑制する必要があると考えられた。第4章の第1節では、30°Cの高温での貯蔵により、20°Cでの貯蔵と比較して花芽の分化とシュートの発達を抑制しうることを示され、30°Cの貯蔵期間を20週間まで延長しても、開花率、切り花品質が高く保たれた。この実験では30°C貯蔵の後さらに20°Cに8週間貯蔵しており、これと第3章の第2節の結果との比較から、りん茎入手後ただちに30°Cの高温で貯蔵すると、20°Cに貯蔵する方法と比較して、総貯蔵期間の8週間程度の延長が可能となろう。

一方、シュートの伸長、花芽の分化・発達を抑制する温度として低温を用いることも考えられる。第4章第2節では、花芽未分化の段階から-2°Cに貯蔵し、その後花芽発達適温とシュート伸長のための低温を与えて栽培した。しかし、花芽未分化段階での-2°C貯蔵により、内外子球がこの低温に感応して後の生長が促進され、このことが養分を競合する部位であるシュートの発達を抑制する結果となることが示された。第3節では、この低温による子球の生長促進作用が、直後の30°C高温処理により



消去されることが示された。さらに第4節では、花芽分化前の-2°C低温貯蔵が20週間までは、4週間の30°C高温処理を組み合わせることにより、開花能力を保持した状態でりん茎の貯蔵が可能であることが示された。

第5節では花芽分化前の段階から30°Cの高温あるいは-2°C低温+30°C高温処理の2つの方法で貯蔵して花芽形成を抑制し、その後20°Cで花芽を発達させた後の-2°C貯蔵期間を延長して植付け、開花を比較した。その結果、この2つの方法で貯蔵したものの中には、シュート新鮮重や花被片長などの切り花品質に大きな差異が認められず、植付け前の-2°C貯蔵期間が30週間（7月上旬）までは比較的良好な品質の切り花が得られたが、ともに植付け前の-2°C貯蔵期間が36週間（8月下旬植付け）まで長くなると、切り花品質が著しく低下した。

第6節で示されたように、花芽分化前のりん茎の-2°Cでの低温貯蔵時に低酸素・高二酸化炭素濃度の気相条件で保持することにより、子球の低温感応を抑制することができた。CA環境を利用した長期貯蔵法については、さらに詳細な検討の余地が残されているよう。

本章で検討した長期貯蔵法と、従来から行われている促成栽培向けの貯蔵法との組合せによって、りん茎の養成圃場からの掘上げのおおよそ半年後から1年後の間は、十分な切り花生産能力を保持した状態のりん茎を供給することが可能と考えられる。今後ニュージーランド、南米などの南半球でのりん茎生産が広まれば、これらの貯蔵法の適用により、りん茎の周年供給を十分カバーしうるものと考えられる。

栽培温度もまた、チューリップの到花日数と切り花品質に大きな影響を及ぼす要因である。第5章では、栽培温度がチューリップの生長に及ぼす影響について、第3章と同様の生長指標（到花日数、部位別相対生長率）に着目した生長解析を行った。第1節において、栽培温度を一定とした場合、温度が低いほど到花日数は大きくなり、開花時のシュートや内子球に蓄積した乾物の量も大きくなった。一方で、各部位の相対生長率は小さくなった。アレニウスの法則により算出された活性化エネルギーの比較から、到花日数の温度に対する反応は各部位の相対生長率の温度に対する反応と比較して大きいことが示され、このことが栽培温度を変えた場合の開花時における乾物蓄積の差異に反映すると考えられた。第2節では植付けから開花までの期間を大きく3分割した時期ごとに変化させた温度が、第3節では明暗周期と同調させた温度周期が生長と開花に及ぼす影響をみた。両実験において、実験区間で生長指標の若干の差異が認められた。しかし、これらのデータを基に生長指標と栽培温度との関係の定量化について検討した第4節で得られた重要な知見は、植付けから開花までの植物の経過温度を平均化したものと、生長指標との間に、高度に有意な直線あるいは曲線関係が得られたという点である。さらに、これらの直線あるいは曲線の式を、20°Cで栽培した場合の生長指標の値を1として相対化した関数式は、りん茎の低温貯蔵期間を変えた場合でも、きわめて類似したものとなった。このことは、りん茎の低温貯蔵期間の影響を除去して生長指標の温度に対する影響を数値化し、温度係数として取り扱いうることを示している。この結果は、第6章における動的シミュレーションモデルの構築の際に取り入れられた。

第3章においてりん茎の低温貯蔵期間と生長指標との関係が、第5章で栽培温度と生長指標との関係が関数式として表されることが明らかになった。この結果を利用して、第6章では先に示した「生



長過程は母球に蓄積された物質が新器官に転流・蓄積していく過程である」という考え方にに基づき、これまで還元してきた生長指標を改めて再構成した機構的動的モデルを構築した。その構築の過程でいくつかの試行錯誤（例えば、第2節のシミュレーションモデルAから第3節のシミュレーションモデルBへの改良）が必要であった。ただし、このような試行錯誤が可能なことが、第2節で作成したような完全な統計的モデルと比較した際の、機構的モデルの特長であることは、強調しておかなければならない。また、りん茎の品質の年次変動や品種間差異への対応が可能であることも示された。もちろん、より実用性の高いモデルへの改良には、資料となる情報をより多く収集し蓄積することは言うまでもない。

なお、第6章第4節の1998年における実験は、氷蓄熱システムを利用した制御環境下におけるシステムティックなチューリップ切り花生産を目指した、（株）関西テックとの共同研究の中で行ったものであり、11月から3月までの植付けにおいて、35日前後の栽培期間を保ち、かつほぼ同品質の切り花を2週間ごとに収穫することができた。

すでにオランダのチューリップ切り花生産において、りん茎の貯蔵から植付け、栽培管理、収穫までをオートメーション化した栽培システムが稼働していることが伝えられている。我が国のチューリップ生産においても、今後はシステム化を目指した技術の開発が一層求められ、それに際して本研究で開発したようなシミュレーション技術は大きな役割を果たすことになるだろう。また、開花までの生長に光環境の影響が小さい特性を持つチューリップでは、冬季に限れば慣行の自然光利用型の簡易な施設における切り花栽培においても、生長に大きな影響を及ぼす栽培温度に関しては制御が十分可能であることから、本研究におけるシミュレーションモデルを修正あるいは拡張することにより利用することも可能であろう。

## 引用文献

- Algera, L. 1968. Topples disease of tulips. *Phytopath. Z.* 62:251-261.
- 雨木若橘・萩屋 薫. 1960. チューリップの施肥に関する研究. (第2報) 肥料要素の施肥量を異にして生産された球根の促成結果および増殖能力の差異. *園学雑.* 29:239-246.
- 雨木若橘・萩屋 薫. 1978. 秋植え球根類の生育に対する植え付け期の温度反応. *園学要旨.* 昭53春:368-369.
- 青葉 高. 1976. 球根作物の球根形成に及ぼす温度の影響. (第9報) チューリップの鱗茎形成について. *山形大紀要 (農).* 7:387-399.
- 青葉 高・渋谷幸男. 1976. チューリップ球の温度処理が茎葉の生長と球根形成に及ぼす影響. *山形農林学会報.* 33:51-54.
- 青木宣明・吉野蕃人. 1978. 花芽のageが促成チューリップの生育・開花におよぼす影響. *園学要旨.* 昭53秋:290-291.
- 青木宣明・吉野蕃人. 1979. 花芽のageが促成チューリップの生育・開花に及ぼす影響. (第1報) 冷蔵開始時の花芽のageが開花および切花形質に及ぼす影響. *島根大農研報.* 13:6-11.
- 青木宣明・吉野蕃人. 1983. 花芽のステージと冷蔵温度及び植え付け後の生育初期温度が促成チューリップの生育と開花に及ぼす影響. *園学雑.* 52:35-44.
- 青木宣明・吉野蕃人・沢田 謙・井上威久雄. 1976. コンピュータ制御システムによる球根切花に関する研究. (第2報) 栽培位置による温度が促成チューリップの生育・開花におよぼす影響. *島根大農研報.* 10:9-13.
- 青木宣明・吉野蕃人・沢田 謙・井上威久男. 1978. コンピュータ制御システムによる球根切花に関する研究. (第4報) 開花期を異にする促成チューリップの温度環境が生育品質におよぼす影響. *島根大農研報.* 12:12-19.
- 青野靖之・小元敬男. 1990. チルユニットを用いた温度変換日数によるソメイヨシノの開花日の推定. *農業気象.* 45:243-249.
- Aung, L. H., F. Tognoni and A. A. De Hertogh. 1973. Changes in the carbohydrates of tulip bulbs during development. *HortScience* 8:207-208.
- 吾妻浅男・犬伏貞明. 1986. スターチス・シヌアータの種子春化苗が高温を受けるときの苗齢と脱春化の関係. *園学雑.* 55:221-227.
- Benschop, M. 1980. Photosynthesis and respiration of *Tulipa* sp. cultivar 'Apeldoorn'. *Scientia Hort.* 12:361-375.
- Blackman, V. H. 1919. The compound interest law and plant growth. *Ann. Bot.* 33:353-360.
- Challa, H. 1985. Report of the working party "crop growth models". *Acta Hort.* 174:169-175.

- Charles-Edwards, D. A. and A. R. Rees. 1975a. An analysis of the growth of forced tulips. 2. Effects of low-temperature treatments during development on plant structure at anthesis. *Scientia Hort.* 3:373-381.
- Charles-Edwards, D. A. and A. R. Rees. 1975b. Tulip forcing: model and reality. *Acta Hort.* 47:365-370.
- De Jong, K. Y., F. T. De Greef, A. J. Dop and N. A. A. Hof. 1990. Year-round culture of tulips. *Acta Hort.* 266:109-113.
- De Hertogh, A. A. 1996. Wholesale fresh cut tulips (*Tulipa*) - "standard forcing". p.25-40. In: A. A. De Hertogh. *Holland Bulb Forcers Guide*, 5th edition. The International Flower Bulb Centre and The Dutch Bulb Exporters Association. Hillegom, The Netherlands.
- De Hertogh, A. A. and L. H. Aung. 1983. The tulip: botany, usage, growth and development. *Horticultural Review* 5:45-125.
- De Hertogh, A. A., N. Blakley and J. Barrett. 1978a. Fertilization on special precooled (5°C) tulips for cut-flowering forcing. *Scientia Hort.* 9:167-174.
- De Hertogh, A. A., J. E. Barrett, N. Blakely and D. R. Dilley. 1978b. Low pressure storage of tulip, hyacinth, and daffodil prior to planting. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103:260-265.
- De Koning, A. N. M. 1998. Potential fruit growth on tomato after limiting assimilate supply. *Acta Hort.* 174:169-175.
- De Wit, C. T., R. Brouwer and F. W. T. P. De Vries. 1970. The simulation of photosynthetic systems. Proc. of the IBP/PP, Technical Meeting, PUDOC, Trebon. 47-70.
- 土井元章・稲本勝彦・今西英雄. 1999. ヒラドツツジの開花期を予測する簡易モデルの作成. *園学雑.* 68 (別2) : 375.
- Dosser, A. L. and R. A. Larson. 1981. Influence of various growth chamber environments on growth, flowering and senescence of *Tulipa gesneriana* L. cv. Paul Richter. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106:247-250.
- Downs, R. J., H. A. Borthwick, and A. A. Piringer. 1957. Comparison of incandescent and fluorescent lamps for lengthening photoperiod. *Proc. of Amer. Soc. Hort. Sci.* 71:568-578.
- Erez, A. and S. Lavee. 1971. The effect of climatic conditions on dormancy development of peach buds. I. temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96:711-714.
- Erwin, J. E., P. Velguth and R. Heins. 1994. Day/night temperature environment affects cell elongation but not division in *Lilium longiflorum* Thunb. *J. Exp. Bot.* 45:1019-1025.
- Fisher, R. A. 1920. Some remarks on the methods formulated in a recent article on "the quantitative analysis of plant growth". *Ann. Appl. Biol.* 7:367-372.
- Fisher, P. R. and R. D. Heins. 1996. A graphical control chart for monitoring leaf count of Easter lily to support crop timing decisions. *HortTechnology* 6:68-70.
- Fisher, P. R., J. H. Lieth and R. D. Heins. 1996. Modeling flower bud elongation in Easter lily (*Lilium longiflorum* Thunb.) in response to temperature. *HortScience* 31:349-352.



- Gijzen, H., E. Heuvelink, H. Challa, L. F. M. Marcelis, E. Dayan, S. Cohen and M. Fochs. 1998. HORTISIM: a model for greenhouse crops and greenhouse climate. *Acta Hort.* 456:441-450.
- Gilford, J. M. and A. R. Rees. 1973. Growth of the tulip shoot. *Scientia Hort.* 1:143-156.
- Greenhouse Grower. 1992. p.17. 大川清・古在豊樹 監訳. DIFで花の草丈調節. 農文協. 東京.
- 萩屋 薫・雨木若橘. 1957. チューリップの垂下球 (dropper) 形成に関する研究. (第1報) dropper型の分類とその発現の品種間差異. *園学雑.* 26:205-208.
- Hanks, G. R. and A. R. Rees. 1979. Photoperiod and tulip growth. *J. Hortic. Sci.* 54:39-46.
- Hartsema, A. M. 1961. Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. p.123-167. In: W. Ruhland (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology.* XVI. Springer-Verlag. Berlin, West Germany.
- Heuvelink, E. 1996. Dry matter partitioning in tomato: Validation of a dynamic simulation model. *Ann. Bot.* 77:71-80.
- Heuvelink, E. and R. P. M. Buiskool. 1995. Influence of sink-source interaction on dry matter production in tomato. *Ann Bot.* 75:381-389.
- 平田良樹・浦島 修. 1982. チューリップの促成水栽培に関する研究. 品種間差異並びに冷蔵後の据置き, N施用の影響. *園学要旨.* 昭57春:352-353.
- Ho, L. C. and A. R. Rees. 1975. Aspects of translocation of carbon in the tulip. *New Phytol.* 74:421-428.
- Ho, L. C. and A. R. Rees. 1977. The contribution of current photosynthesis to growth and development in the tulip during flowering. *New Phytol.* 78:65-70.
- Hobson, G. E. and J. N. Davies. 1978. Influence of the extent and duration of cold treatment on the flowering behavior, composition and metabolic activity of tulip bulbs. *Scientia Hort.* 8:279-287.
- Hopper, D. A. 1996. ROSESIM: an interactive tool for plant growth modeling. *HortTechnology* 6:76-79.
- 堀江 武・中川博視. 1990. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究. 第1報. モデルの基本構造とパラメータの推定法および出穂予測への適用. *日作紀.* 64:33-42.
- 日向弘吉. 1995. 流通からみた植物工場への期待. 「植物工場の経営は成り立つか」第5回SHITAシンポジウム講演予稿集.
- 池田幸弘. 1969. チューリップ促成栽培の温度管理に関する研究. (第1報). *新潟園試研報.* 4:190-206.
- 今西英雄. 1988. オランダにおけるチューリップの切花生産. *農と園.* 43(8):126-127.
- 今西英雄. 1989. チューリップ. p.185-196. 小西国義・今西英雄・五井正憲 著. 花卉の開花調節. 養賢堂. 東京.
- 今西英雄. 1994. オランダでの栽培法. p.125-130. 国重正昭 編. 花専科 育種と栽培 チューリップ. 誠文堂新光社. 東京.



- 今西英雄・上原知見・小池安比古・浜谷修一・稲本勝彦. 1993. チューリップ球根の-2°C長期乾燥貯蔵による秋季開花. 園学雑. 62 (別2) : 558-559.
- 今西英雄・植野直恵・稲本勝彦. 1997. チューリップの促成栽培における開花と低温処理開始時の花芽発達段階との関係. 園学雑. 66: 587-595.
- 稲葉久仁雄・浅野 昭・桑島武志・小西国義. 1967. チューリップ使用球根の花器の発達状態と促成効果. (続報) 予備冷蔵前の貯蔵および予備冷蔵の温度の影響. 茨城園試研報. 2:47-52.
- 稲葉久仁雄・松本真吾・淡路聡旨. 1988. 花芽分化前に開始する冷蔵によるチューリップの開花高温処理及びエチレン処理の効果について. 園学要旨. 昭63春:456-457.
- 稲田勝美. 1984. 人工光源の種類と一般的特性. p.238-240. 稲田勝美 編. 光と植物生育. 一光選択利用の基礎と応用一. 養賢堂. 東京.
- 稲村博子. 1995. チューリップ切り花の11月出し栽培法. 農と園. 50(6) : 190-193.
- 伊藤 健. 1983. チューリップの切花促成栽培における生産技術上の諸問題. 第1報. 品種と球根の低温処理法について. 京都農研研報. 11:1-14.
- ジョン・ジェファーズ. 1982. モデル化のプロセス. p.170-185. 古在豊樹・高倉 直・仁科弘重 訳. 生態学のためのシステム分析入門. 朝倉書店. 東京.
- Jennings, N. T. and A. A. De Hertogh. 1977. The influence of preplanting dips and postplanting temperatures on root growth and development of nonprecooled tulips, daffodils and hyacinths. Scientia Hort. 6:157-166.
- Jennis, S., D. C. Cloutier, G. Bourgeois and K. A. Stewart. 1996. A heat unit model to predict growth and development of muskmelon to anthesis of perfect flowers. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 121:274-280.
- Jensen, H. E. K. and H. Andersen. 1992. Effects of high temperature and DIF on potted foliage plants. Acta Hort. 305:27-36.
- Jones, J. W. 1998. Model integration and simulation tools. Acta Hort. 456:411-417.
- Jones, J. W. and M. Ruijs. 1998. Advances and bottlenecks in models for farm management and decision support systems: summary of a groups discussion. Acta Hort. 456:531-532.
- 嘉部博康. 1976. チューリップ球根のCA貯蔵に関する研究. (第5報) 促成栽培におよぼす球質, 高温処理, CA貯蔵およびGA処理の影響. 園学要旨. 昭51春 : 302-303.
- 嘉部博康. 1977. チューリップ球根のCA貯蔵に関する研究. (第6報) 促成栽培におよぼす冷蔵期間と密閉貯蔵の影響. 園学要旨. 昭55春 : 454-455.
- 嘉部博康・田辺昭作・桜井 博・和田新吾. 1979. チューリップ球根の促成能力におよぼす球根含有窒素に関する研究. (第1報) 球根の窒素含量と促成能力におよぼす窒素追肥および尿素葉面散布の影響. 園学要旨. 昭54春:334-335.
- 川田穰一・歌田明子・阿部定夫. 1970. チューリップの促成栽培における冷蔵適温について. 園学要旨. 昭45春:244-245.

- 小西国義・稲葉久仁雄. 1964. チューリップ使用球根の花器の発達状態と促成効果. 茨城園試研報. 1:47-52.
- 金野隆光・杉原 進. 1986. 土壤生物活性への温度影響の指標化と土壤有機物分解への応用. 農環研報. 1:51-68.
- Lambrechts, H. and C. Kollöffel. 1993. Soluble and insoluble invertase activity in elongation *Tulipagesneriana* flower stalks. *Physiol. Plant.* 89:830-834.
- Lambrechts, H., F. Rook and C. Kollöffel. 1994. Carbohydrate status of tulip bulbs during cold-induced flower stalk elongation and flowering. *Plant Physiol.* 104:515-520.
- Le Nard, M. and De Hertogh, A. A. 1993. *Tulipa*. p.617-682. In: A. A. De Hertogh and Le Nard (eds.). *Physiology of flower bulbs*. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
- Lieth, J. H. and C. C. Pasian. 1991. A simulation model for the growth and development of flowering rose shoots. *Scientia Hort.* 46:109-128.
- Liu, B. and R. H. Heins. 1998. Modeling poinsettia vegetative growth and development: the response to the ratio of radiant to thermal energy. *Acta Hort.* 456:133-142.
- Moe, R. and L. M. Mortensen. 1992. Thermomorphogenesis in pot plants. *Acta Hort.* 305:19-25.
- Moe, R. and A. Wickstrøm. 1973. The effect of storage temperature on shoot growth, flowering, and carbohydrate metabolism in tulip bulbs. *Physiol. Plant.* 28:81-87.
- 本岡竹司. 1999. チューリップ. 技術の基本と実際. 養液栽培. p.390, 6-9. 農文協 編. 農業技術体系花卉編 10 シクラメン 球根類. 追録第1号. 農文協. 東京.
- Mugge, A., H. Benkenstein, P. Richter and H. Alex. 1987. Zum Einfluss steigender Stickstoffgaben im Tulpenanbau auf den Schnittblumenenertrag und die Zwiebelreproduktion in der Treiberei (in German with English abstract). *Archiv für Gartenbau.* 35:249-253.
- 村井千里. 1970. チューリップ促成栽培における低温処理法について. 園学要旨. 昭45春:242-243.
- 村井千里. 1972. チューリップ 温度管理で決まる品質. 農と園. 27(7):116-118.
- 村井千里. 1977. チューリップの開花調節. 農と園. 32(5):140-145.
- 村井千里. 1995. チューリップ. 技術の基本と実際. 切り花生産. p.385-390. 農文協 編. 農業技術体系花卉編 10 シクラメン 球根類. 農文協. 東京.
- 村井千里・浅子誠一. 1977. チューリップ促成栽培における球根の貯蔵と草丈について. 園学要旨. 昭52秋:318-319.
- 村上克介・洞口公俊・森田政明・相賀一郎. 1991. 遠赤色光付加照射によるヒマワリ幼植物の伸長生長制御. 生物環境調節. 29:73-79.
- 村上克介・洞口公俊・森田政明・相賀一郎. 1992. 遠赤色光 (FR) 付加照射によって生じるレタス生育の促進. 生物環境調節. 30:23-28.

- 中川博視・堀江 武. 1995. イネの発育過程のモデル化と予測に関する研究. 第2報. 幼穂の分化・発達過程の気象的予測モデル. 日作紀. 64:33-42.
- 中村貞二・唐澤 明. 1995. 光学顕微鏡による観察. p.15-26. 日向康吉・羽柴輝良 編. 植物生産農学実験マニュアル. ソフトサイエンス社. 東京.
- Nishiyama, I. 1975. A break on the Arrhenius plot of germination activity in rice seeds. *Plant and Cell Physiol.* 16:533-536.
- Nobel, P. S. Activation energy and Arrhenius plots. p.145-148. In: P. S. Nobel. *Physiochemical and environmental plant physiology.* Academic Press. San Diego, CA.
- 大山克己・古在豊樹. 1998. 人工光型植物苗工場における消費電力量と電力料金の試算例. 植物工場学会誌. 10:96-107.
- 岡田邦彦. 1998a. 生長モデル研究の現状と課題—野菜を中心として—. 園学雑67 (別2) :79.
- 岡田邦彦. 1998b. 理解のためのツールとしての生長モデル—生長モデル概論—. 園学雑67 (別2) :80-81.
- Okubo, H. and S. Uemoto. 1984a. Effects of darkness on stem elongation in tulip. *Scientia Hort.* 23:391-397.
- Okubo, H. and S. Uemoto. 1984b. The application of dark treatment to cut-tulip production. *Scientia Hort.* 24:75-81.
- Okubo, H. and S. Uemoto. 1985. Changes in endogenous gibberellin and auxin activities during first internode elongation in tulip flower stalk. *Plant Cell Physiol.* 26:709-719.
- Okubo, H. and S. Uemoto. 1986a. Changes in endogenous gibberellins during internode elongation of tulip flower stalk as affected by light conditions. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 55:215-220.
- Okubo, H. and S. Uemoto. 1986b. Factors controlling elongation of the last internode in tulip flower stalk. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 55:320-325.
- 小元敬男・青野靖之. 1989. 速度論的手法によるソメイヨシノの開花日の推定. 農業気象. 45:25-31.
- 小野祐幸・金野隆光・奥野 隆・浅野聖子. 1988. 日本ナシの催芽・開花までの日数への温度の影響. 農業気象. 44:203-208.
- Perry, K. B. and T. C. Wehner. 1996. A heatunit accumulation method for predicting cucumber harvest date. *HortTechnology* 6:27-30.
- Prince, T. A., R. C. Herner and A. A. De Hertogh. 1981. Low oxygen storage of special precooled 'Kees Nelis' and 'Prominence' tulip bulbs. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106:747-751.
- Prince, T. A., R. C. Herner and A. A. De Hertogh. 1982. Increases in ethylene and carbon dioxide production by *Tulipa gesneriana* L. 'Prominence' after completion of the cold-requirement. *Scientia Hort.* 16:77-83.
- Prince, T. A., R. C. Herner and J. Lee. 1986. Bulb organ changes and influence of temperature on gaseous levels in a modified atmosphere package of precooled tulip bulbs. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111:900-904.



- Privé, J. P., J. A. Sullivan J. T. A. Procter, and O. B. Allen. 1993. Climate influences vegetative and reproductive components of primocane-fruiting red raspberry cultivars. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 118:393-399.
- Purvis, O. N. and F. G. Gregory. 1952. Studies on vernalization. The reversibility by high temperature of the vernalised condition in petkus winter rye. *Ann. Bot.* 16:1-21.
- Rees, A. R. 1966. Dry matter production by field-grown tulips. *J. Hort. Sci.* 41:19-30.
- Rees, A. R. 1968. The initiation and growth of tulip bulbs. *Ann. Bot.* 32:39-77.
- Rees, A. R. 1971. Factors affecting the growth of daughter bulbs in the tulip. *Ann. Bot.* 35:43-55.
- Rees, A. R. and J. N. Briggs. 1976. High-temperature treatment (blindstoken) of bulbs of tulip cv. Rose Copland for flower killing and yield improvement. *J. Hort. Sci.* 51:379-387.
- Rees, A. R. and D. A. Charles-Edwards 1975. An analysis of the growth of forced tulips. 1. Changes in plant fresh weights during growth at two temperatures. *Scientia Hortic.* 3:309-316.
- Richardson, E. A., S. D. Seeley and D. R. Walker. 1974. A model for estimating the completion of rest for 'Redhaven' and 'Elberta' peach trees. *HortScience* 9:331-332.
- Salisbury, F. B. 1963. The low temperature promotion of flowering. p.46-71. In: F. B. Salisbury. *The Flowering Process*. Pergamon Press. Oxford, UK.
- 島田俊郎・山口 昭. 1995. システムダイナミクスとは何か. p.3-52. 島田俊郎 編. システムダイナミクス入門. 日科技連. 東京.
- 島地英夫. 1998. 生体重を取り扱った野菜の生長モデル. *園学雑*67 (別2) :82-83.
- Shoub, J. and A. A. De Hertogh. 1975. Growth and development of shoot, roots, and central bulblet of *Tulipa gesneriana* L. cv. Paul Richter during standard forcing. *Scinetia Hortic.* 2:55-67.
- Sparks, D. 1996. A climatic model for pecan production under humid conditions. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121:908-914.
- Sparks, D. 1997. A model for predicting pecan production under arid conditions at high elevations. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122:648-652.
- 菅原修一. 1995. 白河フーズの植物工場. *SHITA REPORT.* 9:56-62.
- 杉原 進・金野隆光・石井和夫. 1986. 土壌中における有機態窒素無機化の反応速度論的解析法. *農環研報.* 1:127-166.
- 杉浦俊彦・本條 均. 1997. ニホンナシの自発休眠覚醒と温度の関係解明およびそのモデル化. *農業気象.* 53:285-290.
- 杉浦俊彦・小野祐幸・鴨田福也・朝倉利員・奥野 隆・浅野聖子. 1991. ニホンナシの自発休眠覚醒期から開花期までの発育速度モデルについて. *農業気象.* 46:197-203.
- 鈴木基夫・川田穰一. 1970. チューリップの開花促進に関する研究球根の花芽分化までの貯蔵温度・



- 冷蔵期間に関する試験. 園試そ菜花き年報. 昭44:101-103.
- 高見晋一. 1994. 植物生育シミュレーション. p.174-189. 日本農業気象学会 編. 新しい農業気象・環境の科学. 養賢堂. 東京.
- 高辻正基. 1996. 植物工場とは. p.1-34. 高辻正基 著. 植物工場の基礎と実際. 裳華房. 東京.
- 豊田篤治・西井謙治. 1958a. チューリップの「花飛ばし」高温処理に関する研究. (第2報) 花芽阻害の経過及びその程度と球根収量の関係について. 園学雑. 27:63-67.
- 豊田篤治・西井謙治. 1958b. チューリップの「花飛ばし」高温処理に関する研究. (第4報) 球根の内的条件と処理効果の関係について. 園学雑. 27:213-220.
- 筒井 澄. 1974. チューリップ品種の促成能力と新球肥大の関係. 富山農試砺波園研報. 13:31-37.
- 筒井 澄. 1994. 生育・開花生理. p.35-54. 花専科. 育種と栽培. チューリップ. 誠文堂新光社. 東京.
- Tsutsui, K. 1980. Effect of storage conditions of seed bulbs on the dropper formation in tulips. Acta. Hort. 109:183-188.
- 筒井 澄・西井謙治. 1967. チューリップの促成における冷蔵開始時期および期間の影響. 富山農試砺波園研報. 7:33-43.
- 筒井 澄・豊田篤治. 1970. チューリップ球根の抑制冷蔵開始および打切り時期について. 園学要旨. 昭45春:240-241.
- 浦島 修. 1988. アイスチューリップの栽培法. 農と園. 43(8):134-135.
- Van den Bosch, J. 1998. Opportunity and bottlenecks for model applications in practice. Acta Hort. 456:505-507.
- Van den Valk, G. G. M. and J. B. H. M. Van Gils. 1990. Structure and applications of a production model in tulip bulb culture. Acta. Hort. 266:391-396.
- 吉野蕃人・青木宣明. 1977. コンピュータ制御システムによる球根切花に関する研究. (第3報) 生育期を異にするチューリップの温度環境と生育との関係. 園学要旨. 昭52秋:320-321.

Inches 1 2 3 4 5 6 7 8  
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

# Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue	Cyan	Green	Yellow	Red	Magenta	White	3/Color	Black

# Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

