果実収穫後から異なる温度および日長下で育成させた ポット植えサザンハイブッシュブルーベリー (*Vaccinium corymbosum* L. interspecific hybrid) の開花および新梢成長

高橋さくら¹・堀内尚美²・車 敬愛²・真弓優理香³・荻原 勲^{1,2,3*}

¹ 東京農工大学大学院連合農学研究科 183-8509 東京都府中市幸町

² 東京農工大学農学部 183-8509 東京都府中市幸町

³ 東京農工大学大学院農学府 183-8509 東京都府中市幸町

Flowering and Shoot Growth Responses of Potted Southern Highbush Blueberry (*Vaccinium corymbosum* L. interspecific hybrid) Grown under Different Temperatures and Day Lengths after Harvest

Sakura Takahashi¹, Naomi Horiuchi², Jingai Che², Yurika Mayumi³ and Isao Ogiwara^{1,2,3*}

¹United Graduate School of Agricultural Science, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183-8509

²Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183-8509

³Graduate School of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, Fuchu, Tokyo 183-8509

Abstract

The purpose of this study was to clarify flowering and shoot growth responses of plants to temperature and day length, which were observed in potted southern highbush blueberry grown under different environmental conditions after the end of harvest. Early flowering and new shoot growth were observed when plants were grown in a medium-temperature and short-day environment, but few fruits were harvested owing to few florets in the inflorescence, and new shoots were observed after harvest when plants were grown in a high-temperature and long-day environment. In contrast, new shoots began to grow prior to flowering in plants grown in a low-temperature and short-day environment. Thus, early harvesting was not expected. In comparison with semi-forcing culture, new shoots occurred prior to flowering, but earlier harvest was not obtained in plants moved from a high-temperature and short-day environment to a low-temperature and short-day environment, and finally to a medium-temperature and short-day environment. As new shoots were observed in plants grown in the low-temperature environment, the subsequent experiment was conducted to observe the responses of shoot growth to low-temperature using blueberry plants with yellow leaves. New shoots with green leaves emerged from plants grown in a low-temperature environment, and the iron content did not change; however, a higher manganese content was observed in new green leaves than in yellow leaves.

Key Words : high-temperature and long-day treatment, low-temperature and short-day treatment, manganese, promotion of flowering, yellow leaves

キーワード : 開花促進, 高温長日処理, マンガン, 黄色葉, 低温短日処理

緒 言

日本におけるブルーベリーの主な栽培種は、ノーザンハイブッシュ種 (Northern Highbush Blueberry, 以下 NHB 種とする), サザンハイブッシュ種 (Southern Highbush Blueberry, 以下 SHB 種とする), ラビットアイ種 (Rabbiteye Blueberry) で、これら3種の複数の品種を組み合わせると露地栽培の収穫期間は6月上旬から9月上旬までの約3か月間である (玉田, 2008). 収穫期の前進化は, Gilreath・

Buchanan (1981) がブルーベリーを他発休眠期間中に高温にさらすことにより、萌芽までの日数が短くなることを報告している. 近年では香川県や静岡県において東出ら (2006) および神谷 (2012) の研究成果を基礎に休眠後に加温する半促成栽培が行われ、3月からの果実の出荷が可能になった. しかし、オフシーズンは10月から翌年2月までと長く、このオフシーズン期間にはチリなど南半球諸外国からの輸入が行われており、出荷量の少ない端境期の国産果実の販売単価は高い状況である (東京都中央卸売市場, 2019). オフシーズンを含めた周年生産が可能となれば、収益の増加だけでなく、労働力の平準化、消費者へのより一層の普及、自給率の向上なども期待できる.

一方、イチゴ (*Fragaria* × *Ananassa* Duch.) では短日およ

2020年9月3日 受付. 2020年11月7日 受理.
本報告の一部は園芸学会平成25年春季大会で発表した.

* Corresponding author. E-mail: ogiwara@cc.tuat.ac.jp

び低温の条件で休眠が誘導される(木村, 1984)が, 休眠前に高温長日条件におき, 低温に全くもしくはほとんど遭遇せず, 休眠導入を回避させた場合や半休眠となった場合は開花が連続的に行われる性質があり(高井, 1983; 山崎ら, 1997), 休眠の浅い‘女峰’や‘とよのか’などの品種では連続的に開花する性質を利用した長期どり(11月から翌年4月)の促成栽培法が確立している(赤木ら, 1985). ブルーベリーの1年間のライフサイクルをみると, 春に萌芽とともに開花し, 夏に結実する. 花芽は夏至以後の短日条件下で分化するが, 晩秋のころから休眠に入り, 冬に落葉, 翌春に開花する(玉田, 1998). そこで, 堀内ら(2013)はポット植えのブルーベリー株を休眠前である11月にビニルハウスへ入庫させ, 高温長日処理を行った. その結果, 休眠が深いNHB種の‘Weymouth’, ‘Bluecrop’および‘Spartan’では開花が2か月遅れて6月となり, 果実が8月から9月に成熟した. 一方, 休眠が浅く常緑性のSHB種の‘Emerald’では12月から, ‘Sharpblue’では翌年2月から果実が成熟し, その後も新梢の先端から基部に向かって連続的な開花と結実が生じ, これらの収穫は7月まで続いたことを報告している. すなわち, ブルーベリーでも休眠の浅いSHB種の品種を休眠前に高温長日処理すると収穫期が前進し, さらに開花の連続性が認められている. また, 熊谷ら(2018)はハイブッシュブルーベリー78品種を用いて夏秋季開花性を調査し, NHB種の‘Bluetta’, ‘Puru’およびSHB種の‘Bluecrisp’は夏秋季に開花しやすい品種であると述べている. これらの研究結果から, SHB種の休眠が浅い品種や夏秋季開花性の品種を用いて夏秋季の環境条件を改善すれば大幅に収穫期の前進が図られることが期待される.

ブルーベリーの花芽分化は短日で促進される(Spannら, 2003, 2004)ことが知られている. また, 周ら(2011)は, 6月から7月に高冷地に山上げすることで花芽着生数が増加することを報告していることから, 花芽分化には短日だけでなく低温も関係していると考えられる. さらに, 夏秋季開花の実験を複数年次行った熊谷ら(2018)が夏秋季開花性と気象環境との関連を指摘していることから, さらに開花を早めて早期出荷を行うためには, 花芽形成および開花前後の温度, 日長などの環境条件を変えて検討する必要がある.

また, ブルーベリー以外の植物において環境制御によって花芽分化および開花を早めるための研究例をみると, 温度に関しては, リンゴ(*Malus domestica* Borkh.)では13°Cの低温処理を6週間行った後に20°Cまたは27°Cの高温処理に切り替えることで花芽形成が促進されること(Zhuら, 1997), ネーブルオレンジ(*Citrus sinensis* L. Osbeck)では8週間にわたり低温(15/10°C)におくと芽の84%が開花したこと(Tang・Lovatt, 2019), アンズ(*Prunus armeniaca* L.)では開花前の加温処理が花芽の発達および開花を早めること(Rodrigo・Herrero, 2002)を報告している. また,

日長に関しては, イチゴの四季成り性品種において長日処理は開花を早めること(Sonstebj・Heide, 2007), トルコギキョウ(*Eustoma grandiflorum* (Raf.) Shinn.)において4時間の暗期中断処理は開花を早めること(山田ら, 2008), ブドウ‘ピオーネ’(*Vitis vinifera* × *V. labruscana*)において2時間の暗期中断処理は花芽分化を早めること(久保田ら, 2001)などが報告されている. これらの結果から, 花芽分化および開花の前後の高温および低温処理, 日長制御などにより早期開花が期待できるが, ブルーベリーでは温度と日長などを組み合わせた制御下における植物体の応答をみた研究例は少ない.

そこで, サザンハイブッシュブルーベリー株の開花や新梢成長における温度および日長応答を理解することを目的に, ポット植え株を用いて収穫後から異なる温度および日長条件下で育成させたブルーベリー株の開花および新梢成長などの形態を検討した. 次いで, 低温処理によって誘導された葉芽が新梢として著しく成長することが推察されたため, 黄色葉が着生した個体を用いて低温処理を行い新梢成長の応答についても検討を行った.

材料および方法

1. 収穫後から異なる温度および日長条件下で育成させたブルーベリー‘Misty’の開花および新梢成長(実験1)

供試材料には直径30.5 cmのポリポットに植えた5~7年生のSHB種‘Misty’を用いた. 培養土にはピートモスと鹿沼土を1:1の割合で混合したものを用い, 2012年の7月末に収穫が終了した露地栽培株から実験株を選定した. 露地栽培時および実験中の灌水および施肥はOATハウス1号および2号(OATアグリオ(株))を用いて園試処方1/2単位培養液を作成し, ダウン剤(OATアグリオ(株))を用いてpHを約5.0に調整した養液を土壌含水率が40~50%になるようにドリップチューブで施与した. 実験を開始してから開花した個体は, 正常な果実を得るためにマルハナバチ(ナチュポール・ブラック, アリスタライフサイエンス(株))による訪花受粉を行った.

実験は東京農工大学先進植物工場研究施設(荻原・有江, 2010)を用いて行った. この施設には地上部にガラス温室が3部屋, 地下部に閉鎖系栽培室が3部屋設置されている. それぞれの部屋は温度や日長などの環境を制御することが可能で四季の環境を再現できるため, 地上部3部屋は春, 夏, 秋の環境に制御し, 地下部3部屋は晩秋, 冬, 早春の環境に制御している. 本実験では露地での収穫後にこれらの部屋にブルーベリー株を移動させて実験を行った.

実験は2012年8月27日から2013年3月18日までの29週間行い, 5処理区を設けた. 各処理区の環境条件を第1表に示した. すなわち, 処理区は露地の自然環境下で栽培した対照区(以下, 露地区とする), 8月27日から中温短日(昼/夜; 23/16°C, 日長8時間, 10月27日以降日長10時間)で制御した晩秋室で29週間栽培した晩秋区(中

第1表 実験1の処理区と各部屋の環境条件

処理区	栽培環境の条件						
露地区 ^z	期間 場所 気温 日長	2012年8月 露地 36/23°C 14時間	9月 34/18°C 12時間	10月 31/12°C 11時間	11月 22/4°C 11時間	12月 18/0°C 10時間	2013年3月 25/3°C 12時間
晩秋区 (中温短日)	期間 場所 温度 ^y 日長	2012年8月27日～2013年3月18日 晩秋室 (閉鎖系栽培室) 23/16°C 8時間, 10月27日から10時間					
夏区 (高温長日)	期間 場所 温度 日長	2012年8月27日～2013年3月18日 夏室 (ガラス温室) 38/15°C 12–14時間					
冬・晩秋区 (低温暗黒, 低温短日 後中温短日)	期間 場所 温度 日長	2012年8月27日～10月26日 冬室 (閉鎖系栽培室) 7/3°C, 暗黒, 9月7日から8時間		2012年10月27日～2013年3月18日 晩秋室 (閉鎖系栽培室) 23/16°C 10時間			
秋・冬・早春区 (高温短日, 低温短日 後中温短日)	期間 場所 温度 日長	2012年8月27日～9月26日 秋室 (ガラス温室) 38/17°C 8時間		2012年9月27日～11月11日 冬室 (閉鎖系栽培室) 7/3°C 8時間		2012年11月12日～2013年3月18日 早春室 (閉鎖系栽培室) 23/16°C 11時間	

^z 露地区は各月の日中の最高温度/夜間の最低温度および平均日長を記載した^y 温度はガラス温室では日中の最高温度/夜間の最低温度を, 閉鎖系栽培室では昼間の温度/夜間の温度を記載した

温短日), 8月27日から高温長日 (日中最高/夜間最低; 38/15°C, 日長12~14時間) で管理した夏室で29週間栽培した夏区 (高温長日), 8月27日から低温短日 (昼/夜; 7/3°C, 暗黒, 9月7日以降は日長8時間) で制御した冬室で8週間栽培し, 10月27日に中温短日 (昼/夜; 23/16°C, 日長10時間) で制御した晩秋室に移動させて残りの21週間栽培した冬・晩秋区 (低温暗黒, 低温短日後中温短日) および8月27日から高温短日 (日中最高/夜間最低; 38/17°C, 日長8時間) で管理した秋室で4週間, 9月27日から低温短日 (昼/夜; 7/3°C, 日長8時間) で制御した冬室で6週間栽培した後, 11月12日に中温短日 (昼/夜; 23/16°C, 日長11時間) で制御した早春室に移動させて残りの19週間栽培した秋・冬・早春区 (高温短日, 低温短日後中温短日) とした. 夏室の補光および冬室の照明は高圧ナトリウムランプ (NH360FDL, 岩崎電気(株)) を用い, 冬室の光強度は $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 程度とした. 閉鎖系栽培室の晩秋室および早春室の照明は蛍光灯 (FHF32EX-N-H, パナソニック(株)) を用い, 光強度は $200 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ とした. なお, 実験には露地区, 晩秋区および秋・冬・早春区はそれぞれ3個体, 夏区および冬・晩秋区はそれぞれ2個体の計13個体用いた.

測定項目は, 花や新梢の発生時期, 樹や花の形態 (第1図), 結果母枝の形態 (第2図) および果数とした. なお, 本実験では, 結果母枝は2012年春~夏に発生し処理開始時の2012年8月時点で20 cm以上40 cm未満伸びていた枝とし, その結果母枝から発生した茎葉を新梢とした. 徒長枝は2012年春~夏に発生し2012年12月までに50 cm以上

伸びた枝とした. 花や新梢の発生時期は, 約10日ごとに樹全体を肉眼で観察し, 開花, 収穫および新梢成長が初めて確認された時期を開花開始時期, 収穫開始時期および新梢発生開始時期とした. 樹や花の形態は約10日ごとに肉眼で観察し, 2012年12月8日と2013年3月18日に樹全体, 結果母枝, 新梢, 花および果実を写真に記録した. 結果母枝の形態の測定は1樹当たり10枝を用い, 処理を開始してから約4か月後の2012年12月30日 (以下, 12月とする) と約7か月後の2013年3月18日 (以下, 3月とする) に行なった. 結果母枝の形態は第2図に示す8つに分類し, 未萌芽, 新梢, 花, 果実, 花と新梢, 果実と新梢, 新梢+開花および果実と新梢+開花とした. 第2図は, 例えば, 純正花芽のように結果母枝上の別の位置に花と新梢が同時期に着生している場合は花と新梢として分類し, 混合花芽のように結果母枝から伸長した新梢上に花が着生している場合は新梢+開花として分類した. それぞれの形態の割合は測定した結果母枝の総数から算出した. 果数は3月18日までの収穫果実数の積算と3月18日の未成熟の緑色果実数および成熟果実数を測定した.

2. 葉が黄化したブルーベリー ‘Sharpblue’ を低温処理したときの応答 (実験2)

供試材料には直径21 cmのポリポットに植えた5~6年生のSHB種 ‘Sharpblue’ を用いた. 培養土や養液の調整などの栽培条件は実験1と同様に行った.

実験2は2018年5月26日から9月26日までの16週間行った. 葉が黄化した露地栽培株 (SPAD値20以下) を2018年5月25日に7個体選定した. なお, ブルーベリー

では、高 pH で鉄やマンガンが吸収阻害されたことによる枝先端部の葉の黄化、梅雨期の長雨による葉の黄化、また着果負担が大きくなり樹勢が低下したことによる樹全体の葉の黄化がみられる。本実験ではこれらを要因別に分けることはできなかったが、上記の複合的な要因により葉が黄化したと考えられる株を供試した。黄化した個体の低温処理による新梢成長の応答をみるため、果実を除去した黄化個体を 6 月 1 日から低温短日（昼／夜；12／10℃，日長 8 時間）環境下で 8 週間栽培した。光源は高圧ナトリウムランプ（NH360FDL，岩崎電気（株））を用い，光強度は $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 程度とした。7 月 22 日から中温短日（昼／夜；24／15℃，日長 10 時間）環境下で 8 週間栽培した。光源は蛍光灯（FHF32EX-N-H，パナソニック（株））を用い，光強度は $350 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 程度とした。

測定項目は葉における葉色（明度および彩度），SPAD 値，クロロフィル a 含量，光合成速度，鉄含量およびマンガン含量とした。測定は低温処理前の 5 月 26 日と 8 週間の低温処理後に 8 週間中温短日で栽培した後の 9 月 26 日に行い，低温処理開始前の値と低温処理して育成させた後の値をそれぞれ比較した。葉色は色彩色差計（CR-200，コニカミノルタ（株））で測定した値（ $L^*a^*b^*$ ）から明度および彩度を算出し，SPAD 値は葉緑素計（SPAD-502，コニカミノルタ（株））を用いて測定した。光合成速度は光合成装置（LI-6400XT，LI-COR 社）を用い，測定条件は温度 24℃，光強度 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ， CO_2 濃度 $350 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ，流量 $350 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ ，相対湿度 60～65%とした。クロロフィル a 含量は紫外可視分光光度計（UV-1200，（株）島津製作所）を用いて測定した。まず，8 枚の葉から切り取ったリーフディスクに液体窒素をかけて乳鉢で粉碎した。次に，80% アセトンでクロロフィルを抽出し，2 mL チューブで遠心分離（13,000 rpm，5 分間）させた。その上清を測定に使用した。クロロフィル a 含量の推定は Porra ら（1989）を参考にクロロフィル a の 663.6 nm 程度の値から算出した。鉄およびマンガン含量は土壌・作物体総合分析計（SPCA-6210，（株）島津アクセス）を用いて測定した。まず，乾燥させた葉を粗い粉末にした後，湿式分解を行った。粉碎した試料にドラフト内で硝酸を加えて熱した後，さらに過塩

素酸を加えて熱した。無色透明になった試料を冷ましてろ過し，試料に対して 100 倍で定量した。定量した試料を希釈し，原子吸光法で測定して各含量を算出した。

明度，彩度，SPAD 値などの有意差検定は，統計ソフト（エクセル統計 version 3.21，（株）社会情報サービス）を用いて行った。

結 果

1. 収穫後から異なる温度および日長条件下で育成させたブルーベリー ‘Misty’ の開花および新梢成長（実験 1）

収穫後に異なる温度および日長条件下で育成させたブルーベリー樹の開花および新梢成長を第 2 表，第 1 図および第 2 図に示した。果実収穫後からの温度および日長の制御によってその後のブルーベリー樹の形態が異なった。すなわち，露地区では 12 月には結果母枝の葉が紅葉し（第 1 図 A1，A2），3 月に新梢が発生した（第 2 表，第 1 図 A3，A4）。結果母枝の形態をみると，12 月にはすべての芽が未萌芽であったが，気温が上昇した 3 月には新梢が発生し，実験期間をとおして開花はなかった（第 2 図）。

晩秋区では結果母枝において 11 月下旬に開花，12 月下旬に新梢が発生し，翌年 2 月下旬に果実が収穫できた（第 2 表）。結果母枝の形態をみると，12 月では花，果実，新梢，次いで花と新梢の順で割合が多かった（第 1 図 B1，B2，第 2 図）。3 月には開花が終わり，果実と新梢が着生した結果母枝の割合が多かった（第 1 図 B3，B4，第 2 図）。

夏区では徒長枝が伸長し（第 1 図 C1，C2），徒長枝の先端から 10 月中旬に開花がみられた後，徐々に基部に向かって開花し，1 月上旬に収穫となった（第 2 表）。また，結果母枝では 12 月下旬から開花し，3 月上旬に収穫となった（第 2 表）。新梢の発生は遅く，2 月下旬から始まった（第 2 表）。結果母枝の形態をみると，12 月では未萌芽が 5 割以上であったが，花と果実が着生した結果母枝も観察された（第 1 図 C1，C2，第 2 図）。3 月には大部分の結果母枝で花または果実が着生した（第 1 図 C3，C4，第 2 図）。徒長枝に着生した花の形態は一般的な結果母枝（第 1 図 B2）とは異なり，花房中の小花の数が極めて少なく，かつ小花が小葉に変態する現象もみられた（第 1 図 C2，C4）。

第 2 表 収穫後から異なる温度および日長条件下²で栽培したブルーベリー株の結果母枝上の開花，収穫および新梢発生の開始時期

処理区	開花開始時期	収穫開始時期	新梢発生開始時期
露地区	—	—	3 月下旬
晩秋区	11 月下旬	2 月下旬	12 月下旬
夏区	徒長枝：10 月中旬 結果母枝：12 月下旬	徒長枝：1 月上旬 結果母枝：3 月上旬	2 月下旬
冬・晩秋区	1 月上旬	—	11 月上旬
秋・冬・早春区	12 月下旬	3 月上旬	11 月下旬

² 各処理区の温度および日長条件は第 1 表を参照；晩秋区（中温短日），夏区（高温長日），冬・晩秋区（低温暗黒，低温短日後中温短日），秋・冬・早春区（高温短日，低温短日後中温短日）

冬・晩秋区では11月上旬に結果母枝から新梢が発生し、1月上旬に新梢先端部の花芽が開花した(第2表)。結果母枝の形態をみると、12月では新梢のみ発生し(第1図D1, D2, 第2図)、3月にはこの新梢から開花がみられた(第1図D3, D4, 第2図)。すなわち、冬・晩秋区は結果母枝の花芽は花芽とならず、すべて新梢として発生し、これらの新梢の先端に花が着生した。

秋・冬・早春区では11月下旬から新梢が発生し、12月下旬に開花が認められ、3月上旬に果実の収穫が開始した(第2表)。12月には2種類の結果母枝の形態が認められた。すなわち、結果母枝の先端部が開花し、かつ基部の腋芽から新梢が発生した枝と、結果母枝の先端部では開花がみられず、基部の腋芽から新梢のみの発生がみられた枝が観察された(第1図E1, E2, 第2図)。3月は果実の収穫が行われている結果母枝と果実に加えて多くの新梢が発生した結果母枝がみられ、また、新しく発生した新梢から開花する結果母枝もあった(第1図E3, E4, 第2図)。なお、一部の花の形態は一般の結果母枝(第1図B2)と異なり、花柄が自然条件のそれに比べて長く、スズラン様に開花するものもあった(第3図)。

また、3月までの果実数を比較すると、露地区では果実は着生しなかったが、他の4処理区では果実が着生した。果実数は晩秋区が最も多く、次いで秋・冬・早春区、夏区、冬・晩秋区の順であった(第4図)。

2. 葉が黄化したブルーベリー ‘Sharpblue’ を低温処理したときの応答(実験2)

葉が黄化した個体に8週間の低温処理を行ったブルーベリー株の形態を第5図に示した。低温処理開始前の葉は黄色を呈し、新梢数は少なかった(第5図A)が、低温処理後には新梢が発生し、緑色を呈している葉が多く着生した(第5図B)。

次に、低温処理前後の葉における葉色(明度および彩度)、SPAD値、クロロフィルa含量および光合成速度を第3表に示した。処理後は処理前に比べて明度と彩度がともに有意に小さい値となり、緑色を呈し、SPAD値とクロロフィルa含量は処理後で処理前より有意に大きかった。しかし、葉の光合成速度は処理前後で有意な差はみられなかった。

さらに、葉における鉄とマンガンの含量を測定したところ(第6図)、鉄含量は処理前後で有意な差はみられなかった(第6図A)が、マンガン含量は処理後が処理前より有意に大きかった(第6図B)。

考 察

1. 中温短日処理が開花と新梢成長に及ぼす影響

中温短日(昼/夜; 23/16°C, 日長8~10時間)環境下で栽培を続けた晩秋区では11月下旬に結果母枝上で直接開花し(第1図B1, B2)、結果母枝上の開花としては夏区の徒長枝上での開花を除いて最も早かった(第2表)。

SHB種において温度21°Cや日長8時間で花芽分化が盛んになること(Spannら, 2003, 2004)、NHB種において3月下旬から温度22°Cおよび日長8時間での成育では2~3週間後に新梢成長が停止して花芽が確認されたこと(Bañados・Strik, 2006)およびローブッシュブルーベリーにおいて、花芽成育期間中の21~26°Cの温度帯は花芽を肥大させること(Hall・Ludwig, 1961; Hallら, 1970)が報告されている。本実験においても中温短日処理した個体は花芽の形成および開花が促進されることが確かめられた。また、自然条件下で成育させた株を本実験の晩秋区より約1か月半早い7月上旬から晩秋区と同様の環境下で成育させた場合、9月下旬に結果母枝上で開花し、12月下旬に収穫できることが確認できている(データ略)ため、より早期に中温短日環境下で栽培することで収穫開始時期が早まることも考えられた。

結果母枝上の開花は先端部から始まり、基部に向かって開花が進んだ(第1図B1)。晩秋区ではこの形態によって12月下旬には果実が着生し、2月下旬に収穫が開始された(第2表)。3月までの累積果数は中温短日処理した晩秋区で最も多く(第4図)、また3月でも果実が着生した結果母枝の割合は大きく(第2図)、さらに開花している枝もみられた(第1図B3)。ブルーベリーの収穫期間は1品種でみると3週間程度(車ら, 2009)と報告されているが、収穫後の中温短日処理によって収量性が高く、収穫期間が長期化する傾向がみられた。従って、収穫後に中温短日環境下で栽培した個体は結果母枝上の開花が促進されたため収穫開始も早く、収穫期間が長期化する傾向が認められた。

2. 高温長日処理が開花と新梢成長に及ぼす影響

高温長日(日中最高/夜間最低; 38/15°C, 日長12~14時間)環境下で栽培した夏区では10月中旬に徒長枝のみに開花がみられ、12月下旬に結果母枝でも開花した(第2表, 第1図C1, C3)ことから、休眠前の高温長日条件下では結果母枝より徒長枝で早く開花すること、また、休眠をさせなくても結果母枝の開花が進むことが示された。イチゴは休眠前の高温長日条件によって低温に全くとくはほとんど遭遇せず、休眠に入らない場合や半休眠となった場合でも開花が行われる性質がある(木村, 1984; 高井, 1983; 山崎ら, 1997)ことが知られているが、ブルーベリー(SHB種)でも休眠を経ずに開花が誘導されることが明らかとなった。本実験で用いた‘Misty’は休眠時間が比較的短いため、イチゴや堀内ら(2013)のブルーベリーの報告と同様に休眠前の高温長日条件で徒長枝のみ開花が誘導された。処理を開始した8月時点では7月上旬から8月上旬に伸長する夏枝(新梢)が停止していた。一方、‘Misty’の新梢の花芽分化についてみると、8月中旬から10月下旬と報告されている(Yeら, 2005)。従って、本実験では新梢における花芽分化が開始した後に高温長日条件にしたため開花が行われたと推察されるが、今後、徒長枝の花芽分化時期については詳細に調査する必要がある。

第1図 収穫後から異なる温度および日長条件下^zで栽培したブルーベリー株の12月および3月の開花および新梢成長

A: 露地区, B: 晩秋区, C: 夏区, D: 冬・晩秋区, E: 秋・冬・早春区, 1: 12月の株全体, 2: 12月の結果母枝, 3: 3月の株全体, 4: 3月の結果母枝

^z 各処理区の温度および日長条件は第1表を参照; 晩秋区 (中温短日), 夏区 (高温長日), 冬・晩秋区 (低温暗黒, 低温短日後中温短日), 秋・冬・早春区 (高温短日, 低温短日後中温短日)

第2図 収穫後から異なる温度および日長条件下^zで栽培したブルーベリー株の12月と3月における結果母枝の形態の割合^y

^z 各処理区の温度および日長条件は第1表参照; 晩秋区 (中温短日), 夏区 (高温長日), 冬・晩秋区 (低温暗黒, 低温短日後中温短日), 秋・冬・早春区 (高温短日, 低温短日後中温短日)

^y 結果母枝の形態は上図に示す8つに分類し, それぞれの形態の割合を測定結果母枝の総数から算出した

花の形態をみると, 一般的に結果母枝に着生した花房は7~10個の小花を形成する (第1図 B2) が, 夏区の徒長枝では花房中の小花数が極めて少なく, かつ小花が小葉に変

第3図 秋・冬・早春区 (高温短日, 低温短日後中温短日) でみられたスズラン様の開花状況

第4図 収穫後から異なる温度および日長条件下^zで栽培したブルーベリー株の3月までに収穫した果数および3月時点で着生していた緑色果数と成熟果数

^z 各処理区の温度および日長条件は第1表参照; 晩秋区 (中温短日), 夏区 (高温長日), 冬・晩秋区 (低温暗黒, 低温短日後中温短日), 秋・冬・早春区 (高温短日, 低温短日後中温短日)

第5図 葉が黄化したブルーベリー株を8週間低温 (昼/夜; 12/10°C) 処理し, その後, 中温 (昼/夜; 24/15°C) 下で8週間栽培したときの処理前 (A) および処理後 (B) の株の形態

写真Bは写真Aの16週間後の状態で, スケールバーは30 cmを示す

態する現象もみられた (第1図 C4). この徒長枝における花の形態は堀内ら (2013) および熊谷ら (2018) と同様であった. 上述のように 'Misty' の花芽分化は8月中旬から

第3表 葉が黄化したブルーベリー株を8週間低温（昼／夜；12／10℃）処理し、その後、中温（昼／夜；24／15℃）下で8週間栽培したときの処理前および処理後の葉の明度、彩度、SPAD、クロロフィルa含量および光合成速度

	明度 L*	彩度 C*	SPAD	クロロフィルa 含量 (nmol・cm ⁻²)	光合成速度 (μmol CO ₂ ・m ⁻² ・s ⁻¹)
処理前	52.68±0.94 ^z	40.84±0.50	18.18±1.16	5.21±0.66	1.83±0.52
処理後	43.34±1.28	29.15±2.24	32.65±2.12	10.68±0.90	2.90±0.21
有意性 ^y	**	**	**	**	NS

^z 平均値±標準誤差

^y t検定により ** は1%の有意水準で有意差があり、NSは5%の有意水準で有意差がない

第6図 葉が黄化したブルーベリー株を8週間低温（昼／夜；12／10℃）処理し、その後、中温（昼／夜；24／15℃）下で8週間栽培したときの処理前および処理後における葉の鉄含量（A）およびマンガン含量（B）
図中の縦線は標準誤差を表し、t検定により ** は1%の有意水準で有意差があり、NSは5%の有意水準で有意差がない

(Ye ら, 2005), あるいは9月中旬から(真弓ら, 2012)開始されたとする報告があり、花芽・花房の形成過程における高温により花房が充実する前に開花が誘導され、その結果花房内の小花数が著しく少なくなったと推察された。従って、徒長枝と結果母枝を合わせると長期間の収穫が可能となったが、徒長枝の結実数は極めて少なかった(第4図)ことから、出荷に適するような早期の収穫は見込めないことがわかった。

3. 低温短日処理が開花と新梢成長に及ぼす影響

一般に落葉果樹類は低温条件で花芽分化が促進される(江角, 2015)といわれ、リンゴでは13℃の低温処理後に20℃の中温または27℃の高温処理に切り替えることで花芽形成が促進されている(Zhu ら, 1997)。本実験においては低温短日（昼／夜；7／3℃, 10日間の暗黒後から日長8時間）環境下で8週間栽培した後、中温短日（昼／夜；23／16℃, 日長10時間）環境下に移動させた冬・晩秋区では1月上旬から開花し始めた(第2表)。冬・晩秋区では3月に果実は着生した(第1図D3, D4)ものの収穫することはできなかった(第4図)。一方、新梢発生は1月上旬からみられ、他の処理区に比べて最も早く(第2表)、また多く発生したことから、3月における樹体は最も大きく樹勢が旺盛だった(第1図D3)。従って、低温短日処理によって多数の新梢が発生してバイオマスが増大し、その後、新梢の先端から開花することで収量増加することが期待できたが、早期収穫は見込めないことがわかった。な

お、低温短日処理の初め10日間は暗黒だったが、著者らの他の調査において暗黒処理していない個体でも同様の成育がみられたため、本実験では暗黒による影響は少ないと考えている。

4. 高温短日、低温短日および中温短日への移動が開花と新梢成長に及ぼす影響

ブルーベリーの露地栽培では花芽分化が9月中旬から始まり11月上旬から休眠することが知られている(玉田, 2008)。秋・冬・早春区では、8月下旬から高温短日（日中最高／夜間最低；38／17℃, 日長8時間）処理を行い、休眠前の9月下旬から低温短日（昼／夜；7／3℃, 日長8時間）処理で休眠を誘導し、11月中旬から中温短日（昼／夜；23／16℃, 日長11時間）の環境においた(第1表)。露地区では新梢が3月下旬に発生し(第2表)、一般的には4月頃に開花し6月頃から収穫が可能となるが、環境制御下で休眠を誘導したところ、新梢は11月下旬に発生し、その後12月下旬に開花し3月上旬に収穫できた(第2表)。東出ら(2006)および神谷(2012)の研究から、休眠後に加温する半促成栽培によってブルーベリーは3月から収穫可能なことが明らかである。本実験で行った処理（高温短日、低温短日および中温短日への移動）でも3月上旬から収穫できたが、既報の成果より収穫開始時期が大幅には前進化しなかった。しかし、3月時点で新梢に開花がみられた(第1図E3, E4, 第2図)ことから収量増加が期待できる。なお、一般的には花房内の花および果実は密着している状況である(第1図B2)が、秋・冬・早春区の一部の枝には花柄が自然条件のそれに比べて長くスズラン様に開花する花が観察され(第3図)、果実の密着による変形がなく収穫も容易であった。ブドウの無核栽培では花房のジベレリンの浸漬によって果軸が伸長することが知られているが、ブルーベリーの花柄の伸長もジベレリンとの関係があるものと考えられる。この点については今後検討する必要がある。

また、低温短日処理を行った冬・晩秋区と同様に秋・冬・早春区でも新梢の発生が多く、3月における樹体は大きく、樹勢も旺盛だった(第1図E3)。一般に、露地栽培されているブルーベリーは紅葉または落葉後に休眠に入り、気温が上昇すると花芽が葉芽にやや先行して開花および萌芽する。しかし、冬・晩秋区および秋・冬・早春区で

は低温処理後に新梢が花よりも先行して多く発生した（第2図）。従って、葉が緑色の状態で低温処理することで新梢の発生を多くさせることができると推察された。

5. 低温（昼／夜；12／10℃）処理が新梢成長に及ぼす影響

実験1で供試したポット植えSHB種では全処理区において新梢は発生した（第2図）が、処理区によって発生量に相違がみられ、特に冬・晩秋区および秋・冬・早春区で新梢発生が多く（第2図）、ポット植えブルーベリー株を低温処理すれば新梢が多く発生することが示唆された。

そこで、実験2では葉が黄化し樹勢が低下した株（第5図A）を選び、低温（昼／夜；12／10℃）環境下で8週間栽培し、中温（昼／夜；24／15℃）環境下に移動させたところ、多くの新梢が発生し、発生した新梢の葉は緑色を呈していた（第5図B、第3表）。低温処理前後のSPAD値とクロロフィルa含量を比較すると、処理後の方が有意に大きくなっていった（第3表）ことから、クロロフィルa含量が増加したことで新葉が緑色を呈したことが示された。しかし、葉の光合成速度に有意な差はみられなかった（第3表）。本実験では低温処理後に光強度が弱い（ $350 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 程度）栽培室でブルーベリー株を栽培した。Aungら（2014）はブルーベリーにおいて弱光条件では強光条件より光合成速度が小さいことを報告しているため、弱光条件が原因で葉の光合成速度が増大しなかったとも推察され、今後は低温処理後に光強度を強くした環境下で育成させる検討が必要である。

また、ブルーベリーは高pH土壌による微量元素の吸収阻害（藤本ら，2004）、梅雨期の長雨、着果負担による樹勢低下などの複合的な要因により葉が黄化するが、本実験ではpH約5.0の養液を与え、ポット栽培のため長雨による影響は小さいことを考えると、着果負担による樹勢低下が本実験で用いた株の黄色葉の原因だと推察できるが、断定はできない。一方、ブルーベリー葉の黄化の原因として鉄欠乏（井山ら，2009；杉山ら，1989）やマンガン欠乏（藤本ら，2004）が報告され、トマト（*Solanum lycopersicum* Mill.）やモモ（*Prunus persica* (L.) Batsch.）では鉄やマンガンの欠乏によって黄化した葉が鉄やマンガンの葉面散布や土壌施用によって正常な葉と同程度の緑色を呈することはなかったことが報告されている（Carrasco-Gilら，2016；Eichertら，2010）。また、NHB種においてブルーベリー樹内の鉄の適正含量は61～200 ppm、マンガンの適正含量は30～350 ppmと報告されている（Hartら，2006）。本実験で葉の鉄含量とマンガン含量を測定した結果、低温処理による葉中鉄含量に変化はなく（処理前で $0.065 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ （65 ppm）、処理後で $0.061 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ （61 ppm））（第6図A）、マンガン含量は低温処理前（ $0.050 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ （50 ppm））より低温処理後（ $0.072 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ （72 ppm））で増加した（第6図B）。本実験で供試したポット植えブルーベリー株では鉄含量とマンガン含量がともに適正含量範囲内であった。しかし、低温処理によって新葉は緑色を呈し、鉄含量に変化

はなくマンガン含量が増加したことから、葉の黄化の要因として鉄よりマンガンが関わっていると推察された。

従って、葉の黄化症状が認められるポット植えブルーベリーでは、植物体に葉が着生している状態で8週間の低温処理を行うことで新梢の発生を多くし、さらにマンガンの吸収を促進させることで新しく発生した新梢が緑色を呈する可能性が示唆された。しかし、本実験で用いた株の葉の黄化原因は断定できないため、今後は黄化原因が断定でき、かつ原因が異なる株を用いることで、黄化原因が低温処理による緑色葉の発生に及ぼす影響について検証する必要がある。

摘 要

本研究では、サザンハイブッシュブルーベリーの開花や新梢成長における温度および日長応答を理解することを目的に、収穫後から異なる温度および日長条件下で栽培したブルーベリー株の開花および新梢成長などの形態を検討した。その結果、収穫後に中温短日環境下で栽培した個体は結果母枝から早期開花と新梢の発生が観察されたことにより収穫開始も早く、収穫期間が長期化する傾向が認められた。一方、収穫後に高温長日環境下で栽培した個体は徒長枝から早期に開花したが、花房内の小花数が少なかったことから早期の収穫果数は少なく、実験期間中に結実した果実の収穫後に新梢が発生した。また、収穫後に低温短日環境下で栽培した個体は初めに新梢の成長が始まり、バイオマスが増大した後にそれら新梢の先端から開花するため早期収穫は見込めなかった。さらに、収穫後に高温短日、低温短日および中温短日に移動して栽培した個体も初めに新梢が発生したが、半促成栽培より早期に収穫することはできなかった。しかし、低温処理した2処理区では新梢が多く発生したことから、次に黄色葉が着生した個体を用いて低温処理を行い、新梢成長の応答についても検討を行った。黄色葉が着生した個体を低温処理したところ、発生した新葉は緑色を呈し、鉄含量は変わらなかったがマンガン含量が多かった。

引用文献

- 赤木 博・大和田常晴・川里 宏・野尻光一・安川俊彦・長 修・加藤 昭. 1985. イチゴ新品種「女峰」について. 栃木農試研報. 31: 29–41.
- Aung, T., Y. Muramatsu, N. Horiuchi, J. Che, Y. Mochizuki and I. Ogiwara. 2014. Plant growth and fruit quality of blueberry in a controlled room under artificial light. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 83: 273–281.
- Bañados, M. P. and B. Strik. 2006. Manipulation of the annual growth cycle of blueberry using photoperiod. Acta Hort. 715: 65–72.
- Carrasco-Gil, S., J. J. Rios, A. Álvarez-Fernández, A. Abadía, J. M. García-Mina and J. Abadía. 2016. Effects of individual and combined metal foliar fertilisers on iron- and manganese-

- deficient *Solanum lycopersicum* plants. Plant Soil 402: 27–45.
- 車 敬愛・鈴木 栄・石川駿二・小池洋男・荻原 勲. 2009. ブルーベリー 3 種 64 品種の東京における果実の成熟と品質特性. 園学研. 8: 257–265.
- Eichert, T., J. J. Peguero-Pina, E. Gil-Pelegrín, A. Heredia and V. Fernández. 2010. Effects of iron chlorosis and iron resupply on leaf xylem architecture, water relations, gas exchange and stomatal performance of field-grown peach (*Prunus persica*). Physiol. Plant. 138: 48–59.
- 江角智也. 2015. 花芽形成と結果習性. p.92–105. 米森敬三編著. 果樹園芸学. 朝倉書店. 東京.
- 藤本順子・梶野康行・伊藤憲弘. 2004. ブルーベリーにおける新梢先端葉クロロシスの発生原因と対策. 農業生産技術管理学会誌. 11: 27–31.
- Gilreath, P. R. and D. W. Buchanan. 1981. Temperature and cultivar influences on the chilling period of rabbiteye blueberry. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106: 625–628.
- Hall, I. V., F. R. Forsyth and R. J. Newbery. 1970. Effect of temperature on flower bud and leaf anthocyanin formation in the lowbush blueberry. Hort. Sci. 5: 272–273.
- Hall, I. V. and R. A. Ludwig. 1961. The effects of photoperiod, temperature, and light intensity on the growth of the lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium* Ait.). Can. J. Bot. 39: 1733–1739.
- Hart, J., B. Strik, L. White and W. Yang. 2006. Nutrient management for blueberries in Oregon. Oregon State Univ. Nutrient Management Guide, EM 8918.
- 東出忠桐・青木宜明・伊吹俊彦・笠原賢明・木下貴文. 2006. 傾斜ハウス及び傾斜地養液栽培システムを用いた夏秋トマト・促成ブルーベリーの栽培体系. 園学雑. 75 (別2) : 231.
- 堀内尚美・車 敬愛・星野裕昭・荻原 勲. 2013. 休眠前の高温・長日処理がブルーベリー 3 種の形態および生態に及ぼす影響. 園学研. 12: 281–288.
- 井山佳代子・丸田里江・亀有直子・菊池知古・荻原 勲. 2009. 着果負担を大きくしたブルーベリー樹に発生した黄色葉の光合成および栄養特性. 園学研. 8 (別1): 334.
- 神谷健太. 2012. 果樹研究最前線 (No. 216) ブルーベリー 3 品種の加温施設栽培下における特性. 果実日本. 67(1): 115–118.
- 木村雅行. 1984. 休眠現象. p. 55–71. 農業技術大系野菜編. 第3巻. イチゴ. 農文協. 東京.
- 久保田尚浩・大野 淳・福田文夫. 2001. 異なる時間帯での長日処理および暗期中断処理がブドウ‘ピオーネ’の新梢生長と花芽分化に及ぼす影響. 園学雑. 70: 89–94.
- 熊谷初美・村上政伸・小森貞男・壽松木 章・渡邊 学. 2018. ハイブッシュブルーベリーにおける夏秋季開花性の品種間差. 園学研. 17: 33–40.
- 真弓優理香・車 敬愛・堀内尚美・村松幸成・渡邊美帆・荻原 勲. 2012. ブルーベリー果実連続生産法の開発 (1) 1 年生枝の開花誘導条件および果実品質. 園学研. 11 (別2): 381.
- 荻原 勲・有江 力. 2010. p.40–46. 日経 BP クリーントック研究所, 日経ものづくり編著. 植物工場大全. 日経 BP 社. 東京.
- Porra, R. J., W. A. Thompson and P. E. Kriedemann. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. Biochim. Biophys. Acta. 975: 384–394.
- Rodrigo, J. and M. Herrero. 2002. Effects of pre-blossom temperatures on flower development and fruit set in apricot. Sci. Hortic. 92: 125–135.
- Sønsteby, A. and O. M. Heide. 2007. Long-day control of flowering in everbearing strawberries. J. Hort. Sci. Biotech. 82: 875–884.
- Spann, T. M., J. G. Williamson and R. L. Darnell. 2003. Photoperiodic effects on vegetative and reproductive growth of *Vaccinium darrowi* and *V. corymbosum* interspecific hybrids. HortScience 38: 192–195.
- Spann, T. M., J. G. Williamson and R. L. Darnell. 2004. Photoperiod and temperature effects on growth and carbohydrate storage in southern highbush blueberry interspecific hybrid. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 129: 294–298.
- 杉山信男・田中 勲・高溝 正. 1989. ブルーベリーのクロロシス発生に及ぼす培養液 pH 並びに窒素形態の影響. 園学雑. 58: 63–67.
- 高井隆次. 1983. 盛岡 16 号の生理・生態と栽培技術. p.465–478. 農文協編著. 野菜全書 イチゴ: 基礎生理と応用技術. 農文協. 東京.
- 玉田孝人. 1998. ブルーベリー生産の基礎 [19]. 農業および園芸. 73: 77–84.
- 玉田孝人. 2008. 日本におけるブルーベリー生産の特徴と課題. 農耕と園藝. 63(6): 26–29.
- Tang, L. and C. J. Lovatt. 2019. Effects of low temperature and gibberellic acid on floral gene expression and floral determinacy in ‘Washington’ navel orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck). Sci. Hortic. 243: 92–100.
- 東京都中央卸売市場. 2019. 令和元年市場統計情報 (月報・年報). <<http://www.shijou-tokei.metro.tokyo.lg.jp>>.
- 山田明日香・谷川孝弘・巢山拓郎・松野孝敏・國武利浩. 2008. トルコギキョウの冬春出し栽培における開花促進のための長日処理方法. 園学研. 7: 407–412.
- 山崎 篤・田中和夫・中島規子. 1997. イチゴ中間型品種の生育および開花特性と休眠性との関連. 園学雑. 66 (別1): 42–43.
- Ye, Y. H., N. Aoki, N. Konishi and N. Patel. 2005. Patterns of flower-bud differentiation, development, and growth habits of several blueberry (*Vaccinium* spp.) cultivar types grown in Japan and New Zealand. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 74: 1–10.
- 周 雪賓・青木宜明・東出忠桐. 2011. ブルーベリーの花芽着生に及ぼす山上げ処理の効果および山上げ樹の促成栽培. 農業生産技術管理学会誌. 18: 1–9.
- Zhu, L. H., O. Borsboom and J. Tromp. 1997. The effect of temperature on flower-bud formation in apple including some morphological aspects. Sci. Hortic. 70: 1–8.