

日本ナシの催芽・開花まで日数への温度の影響

誌名	農業気象
ISSN	00218588
著者	小野, 裕幸 金野, 隆光 奥野, 隆
巻/号	44巻3号
掲載ページ	p. 203-208
発行年月	1988年12月

日本ナシの催芽・開花まで日数への温度の影響

小野祐幸*・金野隆光*・奥野 隆**・浅野聖子**

(* 農業研究センター
** 埼玉県園芸試験場)

Effects of Temperature on the Number of Days for Budding
and Flowering of Japanese Pear

Sukeyuki ONO*, Takamitsu KONNO*, Takashi OKUNO**
and Seiko ASANO**

(* Project Research Team 5, National Agriculture Research Center)
(** Fruit Tree Division, Saitama Horticultural Experiment Station)

1. はじめに

果樹は永年作物であり、栽植した同じ場所で長年にわたって栽培されるため、果樹を導入するに際し、適地判定法の開発が望まれている。また、開花期の人工受粉、ホルモン処理等の準備を合理的に行うための開花予測法の開発も重要である。これらの判定法や予測法を開発するためには、果樹の感温特性を正確に把握する必要がある。

果樹の感温特性に関するこれまでの研究は、平均気温や有効積算温度などを用いた生育適地評価(吉野, 1952; 中川, 1968, 1969; 玉置, 1980; 小林, 1985)および生育期予測(坪井, 1976)、温量指数を用いた適地評価(小林, 1969)などが報告されている。これらの感温特性値を基準とした果樹適地判定は大～中気候レベル(吉野, 1986)の区分に有効であった。しかし、今後は小気候レベル(吉野, 1986)での、より精密な適地判定のための感温特性値を必要としている。

最近、アレニウスの法則から導かれる温度変換日数を用いて、生物活性と温度との関係を反応速度論的に解析することの重要性が金野・杉原(1986)によって提起され、土壌窒素の無機化予測に実用化されている(金野・杉原, 1987)。アレニウスの法則に基づいて、発育速度の対数と絶対温度の逆数との関係を作図し、いわゆるアレニウスプロットを行う。高等植物についてアレニウスプロットをした事例は、Lyons and Raison (1970),

Nishiyama (1972, 1975), Minchin and Simon (1973), 金野(1976), Levitt (1980), 椎木ら(1983)によって報告されている。また、微生物の増殖速度についてのアレニウスプロットも報告されている(Yamano and Takahashi, 1983; Itoh and Takahashi, 1984; Katarao *et al.*, 1987)。

アレニウスプロットをすることにより、2つの感温特性値(生理的な転換温度と発育速度の温度係数)が得られる。これらの特性値は従来の感温特性値よりも、植物の生理状態を正確に把握しているものとする。著者らは、アレニウスプロットから得られる感温特性値を用いた植物の生育期予測法の開発に着手した。本研究では、ナシの催芽および開花まで日数についてアレニウスプロットを行い、感温特性値を求めたので報告する。

2. 実験方法および解析法

1) 実験方法

材料として日本ナシ(*Pyrus serotina* REHDER var. *culta* REHDER)の幸水と豊水を用いた。幸水については1年枝の切り枝と鉢植え樹を供試し、豊水は1年枝の切り枝のみを用いて、それぞれTable 1に示す温度処理を行った。すなわち、切り枝については高品種とも1986年12月16日によく充実した1年枝を採取し、1℃の冷蔵庫に保存した後、自発休眠が完了したと思われる1987年1月21日～22日に温度処理を開始した。一方、鉢植え樹は3年生樹を各1樹ずつ用い、自発休眠が完了したと思われる1987年2月9日に9℃、12℃、の温度処理

を行った。

温度処理は 5℃, 9℃, 12℃, 15℃, 18℃, 20℃および 25℃とし, 5℃, 9℃は冷蔵室内で行い, 12℃~18℃は恒温器(木屋製作所, A-2型), 20℃, 25℃は自然光型人工気象室(小糸工業, S-152A型)をそれぞれ用いて行った。このときの光条件は, 自然光型人工気象室を用いた場合のみ直射光を遮断した自然光条件で行ったが, 他はすべて暗黒条件下で実施した。なお実験中, 処理設定温度に変化が認められたので, Table 1 の処理温度は実験期間中の平均で示した。

切り枝への給水方法は挿し木法で行った。すなわち, 各温度処理ともプラスチック製容器に山土を入れ, 枝の基部が 10 cm 程度土中に入るように挿し十分かん水してから温度処理を開始した。なお, 実験中は週 1~2 回のかん水を行った。

生育調査は 1 日おきに行い, 催芽期(芽に緑色が見え始める時期)と開花始めの判定は慣行の調査基準にしたがって行った。

2) アレニウスの法則を用いた植物の感温特性値

温度と発育速度との関係は(1)式によって与えられるアレニウスの式によって定量的に表すことができる。

$$k = A \exp(-E_a/RT) \quad (1)$$

ただし

E_a ; 見かけの活性化エネルギー [J mol⁻¹]

R ; 気体定数 [8.314 J K⁻¹ mol⁻¹]

k ; 速度定数 [day⁻¹]

T ; 絶対温度 [K]

A ; 定数

(1) の対数をとることにより(2)式が得られる。

$$\ln k = -E_a/RT + \ln A \quad (2)$$

速度定数 k の温度変化は(3)式で表される。

$$dk/dT = k \cdot E_a/RT^2 \quad (3)$$

ここで, K を(4)式で表すと, (3)式は(3')式となる。

$$dk/dT = k \cdot K \quad (3')$$

$$K = E_a/RT^2 \quad (4)$$

K は発育速度の温度係数である。 K は発育速度が温度 1℃ の変化によって受ける影響の強さを表す係数で, 5~25℃ の温度範囲内ではほぼ一定の値で, 植物固有の特性値である。 E_a の値は 20~100 kJ mol⁻¹ の範囲にあるから, K は 1 より小さい正の数値で, 単位は [K⁻¹] である。 K は, 植物の温度に対する敏感さ(または鈍感さ)を数量化したものである。 K が大きいほど温度変化に敏感であり, 逆に K が小さいほど鈍感であることを意味している(金野, 1976; 金野・杉原, 1986, 1987)。

(4)式から K は E_a に比例する。従って, E_a の数値は K の数値と共に植物の温度に対する感受性を数量化した

特性値である。本報告では E_a を温度特性値と略して用いる。

(2)式に基づいて, 発育速度の対数と絶対温度の逆数との関係を作図したのが, アレニウスプロットと呼ばれる。植物発育速度のアレニウスプロットの形状は, ある温度(転換温度)で折れ曲がる 2 直線, あるいは 2 つの転換温度で折れ曲がる 3 直線になる例が報告されている(Nishiyama, 1975, 1978; 金野, 1976; 椛木ら, 1983)。

従って, アレニウスプロットから次の感温特性値が得られる。すなわち, アレニウスプロットが折れ曲がる転換温度(なんらかの生理的転換温度)と直線部分の勾配から求められる温度特性値 E_a , あるいは E_a から計算される発育速度の温度係数 K である。

K は実用的には非常に便利な数値であるが, K の値は温度によって変わるので, 一般論議をする場合には E_a の方が適している。そこで, 本報告では実験から得られた温度特性値 E_a について報告する。

3) 催芽期日数および開花日数についてのアレニウスプロットの解析法

(2)式の関係を生ナシの催芽と開花について, アレニウスプロットを行って調べた。すなわち, 催芽日数(G_1), 開花日数(G_2)の逆数をとると, 1日当たりの相対速度が得られる。縦軸に相対速度の対数を取り, 横軸に絶対温度の逆数をとって作図する。このアレニウスプロットの形状から, 折れ曲がる 2 直線になる場合には転換温度を求め, 次に直線部分の勾配からみかけの活性化エネルギー(E_a)を求めた。

3. 実験結果

1) 催芽日数および開花日数

日本ナシの幸水と豊水に対する温度処理を行い, 催芽および開花始めまでの生育日数の実験結果について Table 1 に示した。切り枝における催芽日数は, 豊水の 25℃ 処理で幸水より 1 日早かった他は両品種とも同じであった。幸水の鉢植え樹の催芽日数は切り枝に比較して 5~9 日遅かった。開花についてみると, 幸水および豊水とも 5℃ 以下では生きていたものの開花には至らなかった。両品種を切り枝で比較すると, 幸水は豊水に比べて 12℃ 処理で 7 日, これ以上の温度処理で 2~5 日遅く開花した。鉢植えの幸水は切り枝に比べて 12℃ 処理で 7 日早かった。これらの結果から, 催芽期までは両品種間に違いは認められなかったが, 開花期は晩生の豊水の方が中生の幸水に比べて早く, 実際栽培とよく符合していた。鉢植え樹と切り枝では, 催芽期では鉢植えが遅かったが, 開花期は鉢植えの方が早かった。これらについても一般に知ら

Table 1 Numbers of days for budding and flowering, and development rate of Japanese pear as affected by temperature treatment.

Variety	Numbers of days for budding		Numbers of days for flowering		Development rate (1/G)	
	t (°C)	(G ₁ , day)	t (°C)	(G ₂ , day)	Budding (day ⁻¹)	Flowering (day ⁻¹)
'Kousui'	5.2	37	— ^y	— ^y	0.027	— ^y
	5.2 ^z	46 ^z	— ^y	— ^y	0.022 ^z	— ^y
	7.6 ^z	34 ^z	8.8 ^z	70 ^z	0.029 ^z	0.014 ^z
	12.9	14	11.9	51	0.071	0.020
	10.9 ^z	19 ^z	11.9 ^z	44 ^z	0.053 ^z	0.023 ^z
	15.6	14	15.6	31	0.071	0.032
	18.5	10	18.1	26	0.100	0.038
	21.0	9	20.2	21	0.111	0.048
24.5	7	24.6	19	0.143	0.053	
'Housui'	5.2	37	— ^y	— ^y	0.027	— ^y
	12.9	14	11.7	44	0.071	0.023
	15.6	14	15.5	29	0.071	0.034
	18.5	10	18.1	23	0.100	0.043
	20.1	9	20.1	18	0.111	0.056
	24.6	6	24.6	14	0.167	0.071

t : Mean temperature in the period of treatment
 z : Potted tree
 y : Not observed

れている結果と一致している。

2) 催芽日数のアレニウスプロット

催芽日数のアレニウスプロットをFig.1に示した。両品種とも5~25℃の温度範囲で直線関係が認められ、幸水および豊水の相関係数はそれぞれ-0.979および-0.989であった。催芽に関しての温度特性値E_aは幸水が66.55 kJ mol⁻¹、豊水が63.11 kJ mol⁻¹であり、両品種とも類似していた。

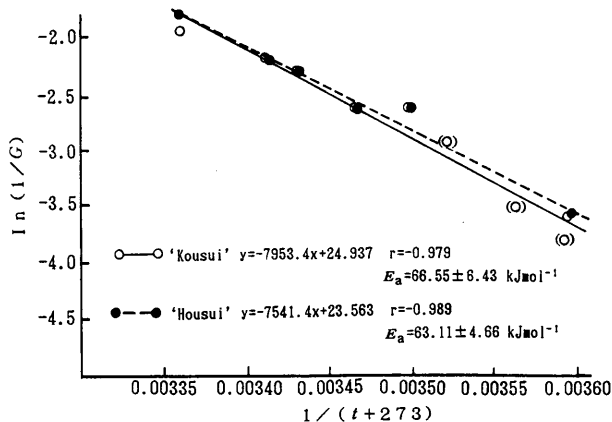


Fig. 1. Arrhenius plots of budding in Japanese pear. G: the number of days from the initiation of temperature treatment to the budding, t: temperature (°C). The slope of the straight line is $-E_a/R$, where E_a and R are the apparent activation energy and the gas constant, respectively. r: correlation coefficient, (): Potted tree

3) 開花日数のアレニウスプロット

開花日数のアレニウスプロットをFig.2に示した。幸水では5~20℃、豊水では12~20℃の温度範囲でそれぞれ直線関係が認められた。幸水および豊水の相関係数はそれぞれ-0.992、-0.999で高い負の相関関係が得られた。しかし、25℃処理では両品種ともこの直線からずれることが認められ、20℃付近に転換点があることが示唆された。温度特性値E_aは幸水が71.88 kJ mol⁻¹で、

豊水は73.16 kJ mol⁻¹であり、両品種間の温度特性に大差はなかった。しかし、発育の相対速度でみると豊水が幸水より大きく、豊水の開花が早いことを示している。

4) 温度特性値E_aの標準誤差

実験結果について本間・春日屋(1981)の方法を用いて、温度特性値E_aの標準誤差を計算した結果をFig.1, Fig.2に示した。標準誤差は、両品種とも催芽期が開花期に比べてやや大きかった。これらの標準誤差の数値から、催芽期および開花期における活性化エネルギーE_aの値は両品種間に差がないと判断した。

4. 考 察

1) アレニウスプロットの形状とその解釈
 鍵谷(1970)はアレニウスプロットの形状を5タイプに区分して、その解釈を論じている。一般に生物反応では、ある温度(転換温度)で折れ曲がる2直線、あるいは2つの転換温度

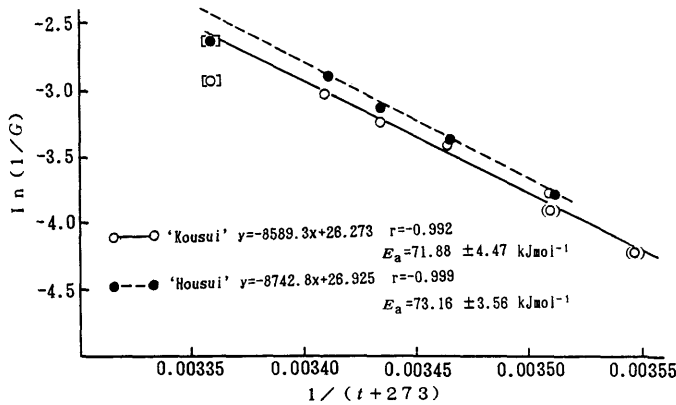


Fig. 2. Arrhenius plots of flowering in Japanese pear. G : the number of days from the initiation of temperature treatment to the flowering, t : temperature ($^{\circ}\text{C}$). The slope of the straight line is $-E_a/R$, where E_a and R are the apparent activation energy and the gas constant, respectively. r : correlation coefficient, (): Potted tree, []: omitted for the calculation.

で折れ曲がる3直線になる場合などが報告されている。例えばイネの幼根や幼芽の生長のアレニウスプロットでは三直線になり(椛木ら, 1983), 種子の発芽では二直線になることが認められており(Nishiyama, 1975, 1978; 金野, 1976), いずれも生理的な転換点が明らかにされている。同様の事例は他にもLyons and Raison(1970), Nishiyama(1972), Minchin and Simon(1973), Levitt(1980), 本條ら(1988)によって報告されている。

アレニウスプロットの直線部分の勾配から、温度特性値 E_a が求まる。この E_a は植物固有の温度特性値である。そして E_a の数値から発育速度の温度係数が得られる(金野, 1976)。

本実験で、催芽日数の場合は5~25 $^{\circ}\text{C}$ の範囲で転換温度は認められなかったが、開花日数については20 $^{\circ}\text{C}$ 付近で折れ曲がった。一般にアレニウスプロットが折れ曲がる場合の解釈には二つがあり、一つは、律速している代謝過程がAから他のBへ変わった場合で、もう一つは律速している代謝過程が同じでもメカニズムが変わった場合とされている。

ナシの開花は4月中・下旬に多くみられ、この時期の温度は平均20 $^{\circ}\text{C}$ 以下であり、本実験から得られた温度特性値を用いて、ナシの開花予測を実施することが十分可能であると推定できる。

2) アレニウスプロットの方法と有効積算温度法

従来から用いられている植物の感温特性値としては、有効積算温度法における生育零点がある。この方法では

発育速度と温度との関係が直線関係にあることを前提としている。しかし、生物発育速度は温度上昇につれて指数関数的に増加することは広く知られている。また、発育速度と温度との関係には転換温度があることも知られている。さらに、有効積算温度法で得られる生育零点は、生物が発育する温度範囲によって大きく変わる性質があり、また生育零点は計算のための基準温度であって、生理的零点(生物の生活活動が低温のために停止する限界の温度)とは異なり、その数値だけでは生理的意味はない。アレニウスの法則との関連をつけることにより、生育零点を生理的に意味づけることができる(金野, 1980)。

アレニウスの法則は発育速度と温度との関係が指数関数であるとし、実測値をアレニウスプロットすることにより、感

温特性値として転換温度と、温度に対する感受性を数量化した温度特性値 E_a (あるいは発育速度の温度係数 K) とが求められるのが特徴である。これらの感温特性値を用いることによって、有効積算温度法よりも精度の高い生育予測や適地判定が可能になると考えられる。

両方法の相違点と相互関係および精度の比較については、次報で具体的な事例をあげて詳細に論議する予定である。

3) 開花(催芽)日数の測定誤差

Table 1の5.2 $^{\circ}\text{C}$ における切り枝と鉢植えの催芽日数に大きな違い(9日)があった。その原因として、1つには根で作られるホルモンが関連している(Scott, 1988)と考えられるが、これについては今後の課題である。2つ目として、実験に使用した恒温器の温度制御精度が発育速度に反映したと考えられるので、ここでは測定誤差について考察する。発育速度と温度との関係は指数関数であり、アレニウスの法則によれば、発育速度の温度変化は前出の(3')式で表される。発育速度の温度係数 K は5~25 $^{\circ}\text{C}$ の温度範囲で、ほぼ一定であるから、温度が低く発育速度 k が小さいほど発育速度の誤差は小さい。

一方、開花(催芽)日数 G は発育速度 k の逆数で、(5)式で表され、温度変動による開花(催芽)日数の誤差は(6)、(7)式で表される。

$$G = 1/k \tag{5}$$

$$dG/dT = -1/k^2 \cdot dk/dT \tag{6}$$

(3')と(6)式から

$$dG/dT = -K/k \tag{7}$$

(7)式から、同一の温度制御精度をもつ恒温器を使用したとしても、温度が低く発育速度 k が小さいほど、開花(催芽)日数の誤差は見かけ上大きいことになる。

Table 1の5.2℃における幸水の催芽日数が切り枝で37日、鉢植えで46日で、その差は9日で測定誤差が大きかったのは次のように説明できる。

5.2℃の催芽速度は0.022と0.027に対し、20.2℃では0.111であるから、(7)式を用いて5.2℃の測定誤差を20.2℃における誤差に直すと2日に相当し、見かけ上大きかったものと判断された。

すなわち、低温領域では開花(催芽)日数の測定誤差は、発育速度が非常に小さいために、見かけ上非常に大きくなると考えられる。このように、温度処理の測定誤差が開花日数にも大きく影響するので、今後実験を行う場合は、この点についても注意を要すると考えられた。

4) E_a の単位について

E_a の単位に mol^{-1} が含まれており、高分子や生物の反応において、それが何を意味するのかしばしば疑問を持たれることがある。この点について留意すべきことを次に述べる。

一般の化学反応や酵素反応においても、活性化エネルギー E_a の単位に含まれる mol が、反応物質あるいは反応中間体の分子に、対応する mol に等しいという保証はまったくない。この場合の mol は、アレニウスの式に含まれる気体定数 R (単位： $\text{JK}^{-1}\text{mol}^{-1}$)が導入されたもので、反応を支配している熱力学的反応挙動単位を示すものであるが、それが必ずしも反応分子の mol に対応するとは限らないのである。例えば、分子量100万daltonの分子において、その分子内に反応挙動単位が5個ある場合には、反応挙動単位すなわち E_a の mol は20万daltonとなる。

このように、 E_a の mol は反応分子の mol に対応するものではないが、その実体が不明であっても、 E_a そのものは化学反応の温度特性をしめすものとして、重要な意味を持っている(山辺, 1968; 鍵谷, 1970; 小野, 1975)。生物現象についても、多くのものがアレニウス式に従うことが知られており、 E_a の単位の mol が何を意味するかを問わないで、これが生物活性の温度特性値としてしばしば報告されている(Yamano and Takahashi, 1983; Itoh and Takahashi, 1984; Katarao *et al.*, 1987)。

5. ま と め

アレニウスの法則を用いると感温特性値として生理的転換温度と、温度に対する感受性を数量化した温度特性値 E_a (あるいは発育速度の温度係数 K)が得られる。

日本ナシ(幸水、豊水)の切り枝、鉢植え樹を供試し、5℃, 9℃, 12℃, 15℃, 18℃, 20℃, 25℃に温度処理を行い、催芽日数と開花日数を調べ、アレニウスプロットを行って、感温特性値を求めた。

ナシの催芽日数に関するアレニウスプロットの温度特性値 E_a は幸水が 66.55 kJ mol^{-1} 、豊水が 63.11 kJ mol^{-1} で転換温度は5~25℃の温度範囲では認められなかった。開花の温度特性値 E_a は幸水で 71.88 kJ mol^{-1} 、豊水は 73.16 kJ mol^{-1} で、本実験における転換温度は20℃付近に考えられた。

引用文献

- 本間 仁・春日屋伸昌, 1981: 次元解析・最小自乗法と実験式. 応用数学講座 第5巻, コロナ社, 144-169.
- 本條 均・鴨田福也・朝倉利員, 1988: カンキツ葉の暗呼吸及び光合成速度に対する温度環境の影響. 農業気象, **44**, 23-26.
- Itoh, S. and Takahashi, K., 1984: Calorimetric study of microbial growth. Analysis of growth thermograms observed for bakery yeast at various temperatures. *Agric. Biol. Chem.*, **48**, 271-275.
- 柗木信行・田嶋公一・雨宮 昭, 1983: 低温によるイネの生育阻害の生理的研究(第1報), 冷温下の生長と代謝および苗の活着阻害生理. 農技研報, **D3** 4, 1-68.
- 鍵谷 勤, 1970: 化学反応の速度論的研究法 上巻. 化学同人, 430 p.
- Katarao, A., Yamano, H. and Takahashi, K., 1987: Calorimetric study of *Escherichia coli* growth on bouillon medium. *Agric. Biol. Chem.*, **51**, 2437-2442.
- 小林 章, 1969: 果樹園芸総論. 養賢堂, 486 p.
- 小林 章, 1985: 果樹風土論. 養賢堂, 302 p.
- 金野隆光, 1976: 種子発芽速度と地温. 北海道農試研究資料, **8**, 43-58.
- 金野隆光, 1980: 土壌中の生物活性と温度. 土壌の物理性, **41**, 7-16.
- 金野隆光・杉原 進, 1986: 土壌生物活性への温度影響の指標化と土壌有機物分解への応用. 農環研報, **1**, 51-68.
- 金野隆光・杉原 進, 1987: 温度指標と土壌有機物分解予測. 微生物の生態15, 日本微生物生態学会編. 学会出版センター, 53-70 p.
- Levitt, J., 1980: Chilling, freezing, and high temperature stresses. In *Responses of plants to environmental stresses (Vol. 1)*. Academic Press, 37-41p.
- Lyons, J. M. and Raison, J. K., 1970: Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues and resistant to chilling injury. *Plant Physiol.*, **45**, 386-389.

- Minchin, A. and Simon, E. W., 1973: Chilling injury in cucumber leaves in relation to temperature. *J. Exp. Bot.*, **24**, 1231-1235.
- 中川行夫, 1968: 果樹の気象適地条件に関する研究(5), 世界のブドウ, リンゴ産地の気象解析. 園試報, **A7**, 111-144.
- 中川行夫, 1969: 果樹の気象適地条件に関する研究(6), 世界のカンキツ産地の気象解析. 園試報, **A8**, 73-94.
- Nishiyama, I., 1972: Physiological kinks around 15, 30 and 45°C in plants. *Res. Bull. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn.*, **102**, 125-168.
- Nishiyama, I., 1975: A break on the Arrhenius plot of germination activity in rice seeds. *Plant Cell Physiol.*, **16**, 533-536.
- Nishiyama, I., 1978: Further evidence for the break on the Arrhenius plot of germination activity in rice seeds. *Japan. Jour. Crop Sci.*, **47**, 557-562.
- Scott, T. K., 1984: Hormonal regulation of development II. In *Encyclopedia of plant physiology (Vol 10)*. Springer-Verlag, 1-259p.
- 小野宗三郎編著, 1975: 入門酵素反応速度論. 共立出版, 33 p.
- 玉置馨彦, 1980: 気温からみたウンシュウミカン栽培の好適・限界基準に関する研究. 四国農試報, **35**, 109-132.
- 坪井八十二, 1986: 気象と農業生産. 養賢堂, 55-61 p.
- 山辺 茂, 1968: 入門生体熱力学. 南江堂, 81 p.
- Yamano, H. and Takahashi, K., 1983: Temperature effect on the activity of soil microbes measured from heat evolution during the degradation of several carbon sources. *Agric. Biol. Chem.*, **47**, 1493-1499.
- 吉野正敏, 1952: 密柑の花の季節及びそれによる北伊豆附近の小気候調査(2). 農業気象, **7**, 71-73.
- 吉野正敏, 1986: 新版小気候. 地人書館, 298 p.