

休眠の制御

— 落葉果樹の休眠モデル —

(独) 農業・食品産業技術総合研究機構
果樹研究所 果樹温暖化研究チーム

杉浦俊彦

1. はじめに

休眠制御に用いられている植物調節剤としては自発休眠覚醒を促す休眠打破剤がある。わが国では基本的には落葉果樹の施設栽培で使用されるが、海外では果樹栽培の南限が問題となる場合があり、そのため、露地生産にも休眠打破剤は使用される。今後予想される地球温暖化の進行は、露地生産での休眠打破剤の使用頻度を高めると考えられ、わが国における露地生産でも使用される可能性もある。

休眠打破剤は一般的には休眠期に処理される。休眠期における樹の状態は、外観上の変化こそ小さいが、生理的にはダイナミックな変動をしている。休眠打破剤を適期に処理するためには、樹の生理的な変化を何らかの方法で捕らえる必要がある。ここでは、休眠期の生理的なステージ変化に関する知見を紹介するとともに、休眠モデルを

使ったシミュレーションによりステージ変化を正確に把握する技術等について考察する。

2. 休眠ステージ

休眠に入る時期は樹の部位によって異なる。根や種子もそれぞれ休眠するが、果樹栽培あるいは果樹園芸学において特に断り無く「休眠」というと翌年の生長の核となる芽の休眠のことを指す。芽は、春または夏に分化した後、ある段階まで生長すると、落葉する前に一足早く休眠に入る。芽の休眠期は夏季から翌年の春季に発芽・開花するまでの長期に及ぶ。

休眠期は生長こそほぼ停止しているが、生理的には大きく変動しており、「前休眠」、「自発休眠」、「他発休眠」という温度反応が全く異なる3つのステージ(図-1)に分類される(Lang, et al., 1985)。

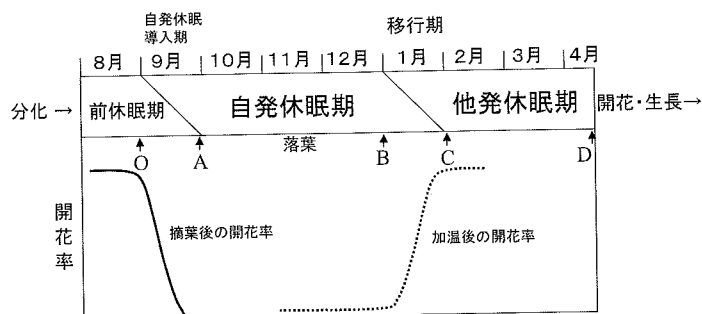
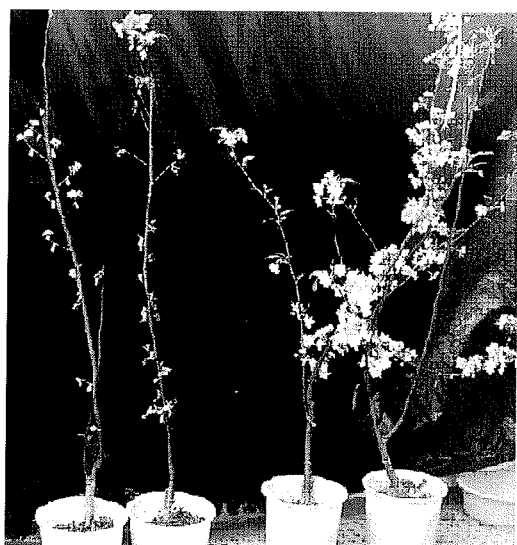


図-1 芽の休眠ステージの変化に関する模式図
(ニホンナシ ‘幸水’)



図－2 ニホンナシ‘幸水’の発芽・開花状況。
右2樹は800時間以上の低温処理した
あとに加温したもので、正常に開花・
出葉した。左2樹は低温不足のため加
温しても開花しなかった。

1) 前休眠期

ニホンナシやリンゴでは8, 9月ごろの台風によって落葉するとしばしば激しく開花し問題となる。この現象は不時開花とか狂い咲きと呼ばれる。このことは夏季にはすでに花芽が開花する能力を持っていることを示している。しかし通常、夏季に開花しないのは葉が芽の萌芽を抑制しているためと考えられており、この状態を前休眠(夏季休眠)という。前休眠は自発休眠より前の休眠で、他の部位の存在が芽を休眠させていることから「競合休眠」ともいわれる。この時期に摘葉すると休眠が打破され、発芽や開花する(図－1)。不時開花は前休眠に入っていた花芽が強風や乾燥で落葉することによって競合部位がなくなり、開花するものと考えられる。海外ではこの時期にマシン油等の散布により落葉させ、休眠打破させる事例もある。

2) 自発休眠期

落葉期の少し前になると、葉などの競合部位を取り去ってもあるいは樹を加温施設等で加温しても発芽・開花をしない(図－1, 図－2)。このように気温などの環境条件が生育に適していようがいまいが、芽が動かない状態が自発休眠である。自発休眠は内生的な抑制によって生長を停止しているので、「内生休眠」あるいは「生理休眠」とも呼ばれる。自発休眠期は低温に反応し、ある一定量の低温に遭遇すると自発休眠状態は終了(自発休眠覚醒)し、他発休眠休眠期へと移行する。自発休眠は低温要求性があり休眠期の中核をなすステージであるため、『休眠』というと自発休眠のことのみに指す場合もある。

3) 他発休眠期

他発休眠は生理的には生長可能な態勢にあるが、気温が低いことにより生長が停止させられている状態であるため、「強制休眠」とか、「環境休眠」ともいわれる。自発休眠覚醒直後は一般に厳冬期にあたり、すぐには発芽しない。しかし暖かい日などを中心にわずかながら芽は大きくなってゆく。他発休眠期に加温すれば、高温に反応し数日後には開花や発芽する(図－1, 図－2)。他発休眠期では高い温度ほど早く発芽・開花に至る(表－1)。

表－1 他発休眠期に加温したときの開花期までの所要時間(杉浦ら, 1991)

処理温度 ℃	開花までの時間(hour)	
	‘幸水’	‘豊水’
6.8	2976	2520
10	1680	1464
13	1056	888
16	732	624
18	552	480
22	372	312
26	348	288

3. 休眠ステージのオーバーラップ

前休眠から自発休眠へ、また自発休眠から他発休眠へはかなり時間をかけて移行する。3つの性質の異なる休眠ははっきり区分できるものではなく、2つの休眠の性質がオーバーラップする中間的なステージ（導入期と移行期）が存在する(Saure, 1985)ことも認識する必要がある(図-1)。休眠打破剤を処理した場合、完全な自発休眠期(図-1のA点からB点)よりもその前後に相当するこの時期の方が効果が現れやすい。

1) 自発休眠導入期

夏季に前休眠に入った芽はそのまま自発休眠へと徐々に移行する(O点からA点)。一般的に移行の時期は夏の終わりから秋季にかけてで、落葉期より前である。前休眠から自発休眠には、どのような条件で移行するのかは明確でないが、短日条件(Kawase, 1961)あるいは夜間の低温が自発休眠を誘導していると考えられている。そのため日長時間が短くならず、かつ気温の高い熱帯では、落葉果樹を栽培すると自発休眠に入らず、摘葉すればいつでも発芽させることができる場合もある。

ブドウの二期作栽培では夏季に収穫・剪定を行った後、休眠打破剤としてシアナミド剤を使用するが、これは自発休眠導入期の休眠打破と考えられる。時期が遅れるにつれて自発休眠性が高まるため、休眠打破剤の効果も低下してゆくと考えられる。

2) 自発休眠から他発休眠への移行期

自発休眠から覚醒すると他発休眠に入るが実際には自発休眠していた芽が突然ある日、他発休眠に完全に移行するわけではない。加温後の

開花率は開花前の低温時間が長くなるにしたがい、徐々に上昇して行く。また十分に開花するようになってもしばらくは低温が有効に作用するため、加温してから開花するまでの所要時間は加温前の低温期間が短いと長くなるし、低温時間が長いと短時間で開花する。以上のように高温だけでなく低温も有効に機能する期間が存在し、自発休眠から他発休眠への移行期(B点からC点)と考えられる。

ニホンナシ‘幸水’の場合、関東では加温して開花させられるのは12月下旬ごろからであるが、この頃は加温してから開花までにかかなりの日数が必要となる。1月末になると加温によってスムーズに開花させることができる。この頃までは低温が有効に働くためであり、移行期は1か月程度あることになる。

4. 低温要求性と自発休眠覚醒

1) 低温要求性の意義

上述のように自発休眠から覚醒し、移行期を経て完全な他発休眠に入るまでには一定量の低温を必要とし、自然状態では低温に遭遇しないと発芽、開花することができない。この性質は低温要求性と呼ばれている。低温要求性は秋冬季に発芽を防止する機構である。もし秋季の高温等で、翌年の生長のために大切な芽が発芽してしまうと、著しく低温耐性が低下し、その後の低温によって芽が枯れてしまう。

低温要求性の強弱は原産地や栽培地の違いが影響している。熱帯のものは低温を全く必要としなかったり、わずかな低温で自発休眠から覚醒する。逆に寒冷地、高冷地原産のものも必要な低温時間は短いとされる。中緯度の温暖地原産の樹木は長い低温が必要という傾向がある。これは温暖地の秋は高温と低温が交互に現れ秋

季の発芽の危険が高いので、低温に長期さらされて初めて自発休眠から覚醒するよう植物が自衛していると説明されている。

2) 内生ホルモンの働き

低温要求性に関し、多くの生理的基礎を確立するため研究がなされているにもかかわらず、まだその目的には到達していない。導入、覚醒など休眠の制御は、生長の抑制物質や促成物質すなわちホルモンのバランスで調節されているようにも見える。休眠はふつう低温などの環境によって制御されているが、環境の代わりにインドール酢酸、ジベレリン、ABA、エチレンのような植物ホルモン処理によって制御できる場合がある。だからといって内生ホルモンが休眠制御の主要因とはいえない。ホルモンは休眠制御の二次的な役割しか果たさず基本的な要因ではないという意見が多い(Frank, 1994)。

多くの生長を抑制する内生合成物の中で、ABAは、休眠誘導に最も関係が深いと古くから考えられてきた。しかし、内生ABAの含有量が芽の休眠を誘導するはずの短日条件とはリンクしないという報告もある。

休眠覚醒に関しては、ジベレリンが欠乏すると発芽しないため、ABAよりジベレリンが重要であり、ジベレリンの合成や感受性が発芽力を制御するという報告もある。ジベレリン濃度が、低温を受けるにつれて休眠覚醒に達するまで増大したり、低温がジベレリン合成を刺激する、あるいは休眠覚醒を導く他の過程を誘導すると予測されている。

ホルモンの含有量よりもホルモンの代謝速度が重要と考える立場もある。いずれにしても非常に複雑な休眠生理を単一の物質で制御されていると考えるのは無理があり、休眠生理の全体

が分かるまでに今後も長い研究が必要である。

3) 自発休眠覚醒に有効な温度

従来、自発休眠覚醒に有効な温度は7.2℃以下を基準とすることが多かった。この7.2℃という低温の基準温度は、1930年代に米国で発表された初期の論文の中で、華氏45°Fすなわち摂氏約7.2℃が休眠覚醒に有効であったという記述に始まる(Weinberger, 1950)。7.2℃ということかなり精密な実験の結果のようであるが、実は華氏を摂氏に直しただけで、もともとはかなりおおまかな実験報告である。

実際には7.2℃以下が一律に有効というよりも、自発休眠覚醒に対する効力は温度によりかなり違う。ニホンナシとモモのポット栽培樹を冷蔵庫等で低温処理した場合の自発休眠覚醒までの時間を表-2に示した。ニホンナシ‘幸水’では0~6℃を与えた場合に短時間で開花するので、この温度帯がニホンナシの自発休眠覚醒に最も有効な温度といえる。6℃よりも高い温度や0℃より低い温度は開花させるためにより長い低温を必要とすることから、自発休眠覚醒に対する有効性はやや劣るといえる。12℃以上の高温、-6℃以下の低温では自発休眠覚醒しないことが実験的にわかっている。自発休眠覚醒も生理的にみれば一種の酵素反応である。極端に低い温度が自発休眠覚醒に無効なのは、酵素の溶媒である水が凍結するような温度では酵素反応起きないためと説明されている。

5. 休眠ステージの変化と休眠モデル

1) 自発休眠覚醒モデル

休眠期は、花芽をいくら観察しても覚醒程度(休眠ステージ)はわからない。またこれまで内生ホルモンや体内水分状態などから花芽の休眠

表-2 恒温処理したときの自発休眠覚醒までに必要な時間(杉浦ら, 1997, 2000)

温度 (°C)	必要な時間 (hour)	
	ナシ‘幸水’	モモ‘白鳳’
-6	(無効)	(無効)
-3	1500	2400
0	750	1600
3	750	1300
6	750	1200
9	1160	1300
12	(無効)	1600
15	(無効)	(無効)

ステージを推定する試みが多数なされているが、いずれも実用レベルには遠く及ばない。そこで以下では気温の経過から自発休眠覚醒期を推定する方法について述べる。

前述の表-2は恒温処理による実験結果であるが、自然状態では刻々と変温するため、この結果を直接、露地での自発休眠覚醒期の推定に使うことはできない。そこでモデル化して露地でもシミュレーションできるようにする必要がある。自発休眠覚醒の推定に使用される主なモデルとしては低温遭遇時間、発育速度モデル、チルユニットがある。

2) 低温遭遇時間

自発休眠覚醒期を推定する最も伝統的な方法は低温遭遇時間の計測である。これは毎時の気温を計測し、基準の温度より低い温度出現時間数をカウントする方法である。基準温度は7.2°Cが使われることが多い。自発休眠覚醒までに必要な低温遭遇時間のことを低温要求時間(低温

表-3 低温要求時間(7.2°C以下積算時間) 上下100時間程度の誤差は見込む必要がある。

	品種	低温要求時間(hour)
オウトウ	佐藤錦	1450
モモ	白鳳	900
ニホンナシ	幸水	750
カキ	刀根早生	700
ブドウ	巨峰	400

要求量)という。これは実測した低温遭遇時間があらかじめわかっている低温要求時間に到達したときに自発休眠から覚醒したと判定するモデルである。現時点で最も妥当な低温要求時間と考えられる数字を表-3に示した。表-3ではあえて要求時間に幅を持たせていないが、表の数値はあくまで目安であり、最低でも上下100時間程度の地域差・年次差を見込むべきである。また同じ樹種でも品種間差は非常に大きい。

3) 低温遭遇時間の限界

同一品種を用いて調査しても、低温要求時間には年次による振れがかなりある。また地域による差異も非常に大きい。この問題は上述したように自発休眠覚醒に有効な温度は7.2°C以下だけではなく、有効性は劣るがそれ以上の温度でも有効な温度があるということに起因する。表-2の冷蔵庫での実験例では、例えば9°C処理区は7.2°C以下の温度に1時間も遭遇していないにも関わらず、自発休眠から覚醒する。また逆に7.2°C以下の温度でも-6°Cでは自発休眠覚醒に無効である。以上のことを考えると低温要求時間から推定した自発休眠覚醒期と実際の自発休眠覚醒期が一致しない場合があっても不思議はない。

4) チルユニット

自発休眠覚醒を低温遭遇時間から推定する方

法は比較的単純でよいが、作期が前進し加温開始期を極限まで早めようという場合には、精度の点で使いづらい。そこでこの問題を解決するために、自発休眠覚醒に対する効力の差を考慮したものがDVR（発育速度）モデルやチルユニット（chill unit）モデルである。

Erez, A. and S. Lavee (1971) や Richardson et al. (1974) が提唱したチルユニットは低温遭遇時間を発展させたもので、自発休眠覚醒に対する効力に応じて温度に重みづけしたものである。すなわち低温にさらされた時間を単純に合計するのではなく、複数の温度域を設定し、最も効果が高い温度の係数を1とし、温度域ごとに係数を与える。この係数を毎時間積算してゆき、ある値に到達したときが、チルユニットで推定した自発休眠覚醒期である。

表-4は表-2から得たニホンナシ‘幸水’のチルユニット係数である。最速温度域（0～6℃付近）の係数は1であり、他の温度域の係数は、最速温度域の時間数との比から求められる。例えば9℃付近は750/1160から0.64が得られる。自発休眠覚醒（図-1のB点）は最も有効性の高い温度域における自発休眠覚醒までの時間数に等しく、この場合はチルユニット係数の積算値が750に到達したときが自発休眠覚醒である。チルユニット係数は、発育速度モデルのDVRの値を直線ではなく階段状に補間したものと考えてよい。チルユニットのような階段状モデルは実際に予測に使用する際、計算しやすいという長所がある。

表-4
ニホンナシ‘幸水’のチルユニット係数。積算値が750になれば自発休眠覚醒

温度域	CU係数
～-4.5	0
-4.5～-1.5	0.5
-1.5～7.5	1
7.5～10.5	0.65
10.5～	0

Tamura et al. (2001) はニホンナシの葉芽について、チルユニット（CU）の品種間差を調査した。これによると、低温要求性の小さい‘豊水’は800から1000CU、‘幸水’や‘長十郎’は1000から1200CU、‘二十世紀’や‘新高’は1200から1400CU、‘新水’や‘晩三吉’では1600から1800CUであり、‘豊水’は‘新水’の半分程度の低温時間で自発休眠覚醒すると考えられる。

5) 発育速度モデル

発育速度モデルは、果樹に限らず作物の生育ステージの変化を推定する場合によく用いられるモデルであり、実際の生物現象に対しフレキシブルに対応できる。

表-2のニホンナシ‘幸水’の場合を例にとると、6℃では自発休眠覚醒までに必要な所要時間は750時間である。自発休眠導入から自発休眠覚醒まで（図-1のA点からB点）に必要な低温量を1とすると、6℃に1時間遭遇すればその750分の1だけ満たされたことになる。同様に9℃では1160時間必要なので、9℃に1時間遭遇すれば自発休眠覚醒までに1160分の1近づいたことになる。このように特定の温度に1時間遭遇したときの自発休眠覚醒に向かって進む量をDVR（発育速度）と呼ぶ。恒温処理試験をした場合は所要時間（自発休眠覚醒までに必要な時間）の逆数を計算することにより実験的にDVRが計測できる。図-3にがニホンナシ‘幸水’とモモ‘白鳳’のDVRを図示した。理由はわからないがニホンナシよりもモモの方が有効な温度域が広いことがわかる。

このDVRの積算値（ $=\sum DVR$ ）をDVI（発育指数）という。そして毎時間ごとのDVRを求め、DVIが1になった時が自発休眠覚醒期（B

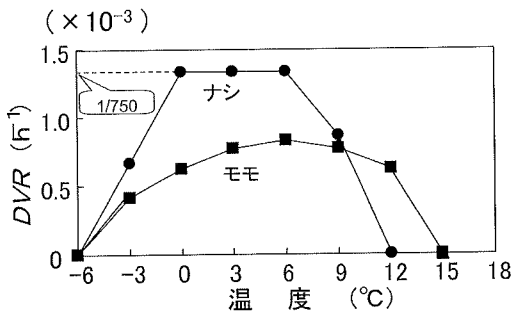


図-3 ニホンナシ '幸水' とモモ '白鳳' の DVR と温度の関係(杉浦ら, 1997, 2000)

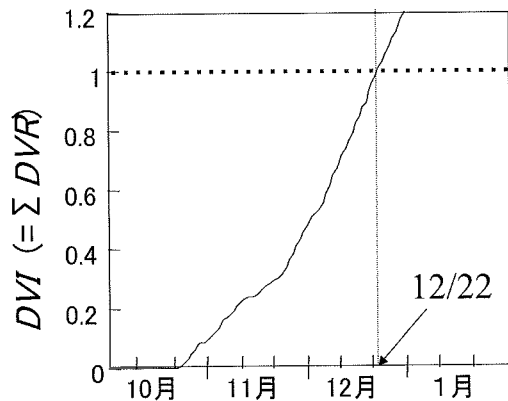


図-4 つくば市(1993/1994)におけるニホンナシ '幸水' の 自発休眠期の DVR の変動(杉浦ら, 1997)

点)である。図-4はつくば市において毎時の気温を実測し、図-3からDVRに換算して求めたニホンナシのDVRの変動である。12月22日にDVIが1となったため自発休眠覚醒と推定できる。

6) 移行期のDVRモデル

上述のように自発休眠と他発休眠はオーバーラップし、自発休眠していた芽が突然ある日、他発休眠に完全に移行するのではなく移行期(図-1のB点からC点)がある。自発休眠覚醒後もしばらくは低温が有効に作用するため、加温してから開花するまでの時間は加温前の低温期間が短いと長くなるし、低温時間が長いと短

時間で開花する。

ニホンナシ '幸水' の例では、移行期間が終了するC点は図-3のDVRの積算値(DVI)が2.2となったときである(Sugiura and Honjo, 1997)。図-5、図-6は久喜(埼玉県)、魚津(富山県)、出雲(島根県)のアメダス特別値(気温)とこのモデルからこれらの地域のB、C点をシミュレートした結果である。自発休眠覚醒期は魚津、久喜、出雲の順で早く、年格差は約20日であることがわかる。

一般に休眠打破剤が効果があるのは自発休眠覚醒直前から移行期であり、DVIが1前後の時である。移行期が終了した後は休眠打破剤で低温の肩代わりをさせることはできない。

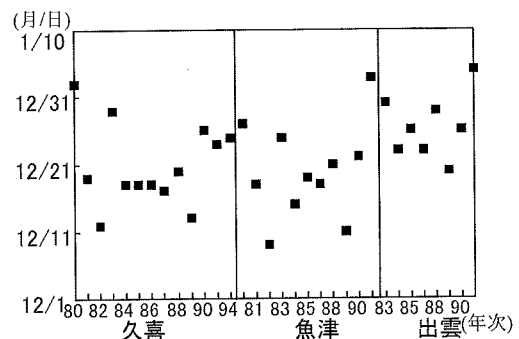


図-5 ニホンナシ '幸水' についてDVI=1となる日

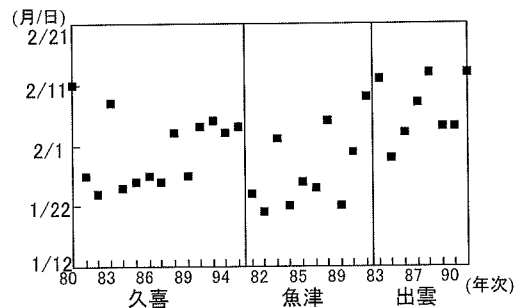


図-6 ニホンナシ '幸水' について DVI=2.2 となる日

引用文献

- Erez, A. and Lavee, S. 1971. The effect of climatic conditions on dormancy development of peach buds. I. Temperature. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96 : 711-714.
- Frank G. Dennis, jr. 1994. Dormancy-What We Know (and Don't Know). HortScience. 29:1249-1255.
- Kawase, M. 1961. Growth substances related to dormancy in Betula. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 78 : 532-544.
- Lang, G.A., Early, J.D., Arroyave, N.J., Darnell, R.L., Martin, G.C. and Stutte, G.W. 1985. Dormancy. HortScience. 20:809-811.
- Saure, M. C. 1985. Dormancy release in deciduous fruit trees. Hort. Rev. 7 : 239-300.
- Sugiura, T. and Honjo, H. 1997. A dynamic model for predicting the flowering date developed using an endodormancy break model and a flower bud development model in Japanese pear. J. Agr. Met. 52 : 897-900.
- 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.
- 杉浦俊彦ら. 2000. モモ花芽の自発休眠期における感温特性. 園学雑, 69 別 2, 317.
- Tamura, F., Tanabe, K., Itai, A. and Morimoto, M. 2001. Variations in the chilling requirements for breaking leaf bud endodormancy in wild pear species and pear cultivars. J. Japan Soc. Hort. Sci. 70. 596-598
- Richardson, E. A., Seeley, S. D. and Walker, D. R. 1974. A model for estimating the completion of rest for 'Redhaven' and 'Elberta' peach trees. HortScience. 9 : 331-332.
- Weinberger, J. H. 1950. Chilling requirements of peach varieties. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 56 : 122-128.

2007年版

〈最新〉除草剤・生育調節剤解説

企画・編集／(財)日本植物調節剤研究協会

B5判 203頁 本体5,000円(税別)

最近の水田除草剤25剤、畑地除草剤3剤を集め、最新情報に基づいて、特長、使い方、性質などを解説するほか、登録における試験の成績も紹介。使用基準についてもできるだけ、最新情報を収録。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6

Tel.03-3833-1821 Fax.03-3883-1665

(出版部直通Tel.03-3839-9160 Fax.03-3839-9172)

<http://www.zennokyo.co.jp>