

イチジク ‘柵井ドーフィン’ の葉が秋季に同化した ^{13}C の貯蔵と翌春における転流

松浦克彦¹・田辺賢二²・田村文男²・板井章浩²

¹ 兵庫県立北部農業技術センター 669-5254 兵庫県和田山町

² 鳥取大学農学部 680-0945 鳥取市湖山町

Storage and Translocation of ^{13}C -Photosynthates from ‘Masui Daufine’ Fig (*Ficus carica* L.) Leaves Administered $^{13}\text{CO}_2$ in Autumn

Katsuhiko Matsuura¹, Kenji Tanabe², Fumio Tamura² and Akihiro Itai²

¹ Hyogo Prefectural Hokubu Agricultural Institute, Wadayama-cho, Hyogo 669-5254

² Faculty of Agriculture, Tottori University, Koyama-cho, Tottori 680-0945

Summary

When leaves on two-year-old ‘Masui Daufine’ fig (*Ficus carica* L.) trees were exposed to $^{13}\text{CO}_2$ in mid-October, analysis showed that ^{13}C -photosynthates were stored during dormant season and remobilized in the following spring. The ^{13}C atom % excess during dormant season was highest in small roots and was followed in descending order by fine roots, middle-sized roots, large-sized roots, trunk, two-year-old branches, and one-year-old branches. However, new shoots and roots exhibited relatively higher ^{13}C atom % excess than did the old organs 25 days after bud burst. The new roots retained high levels of ^{13}C atom % excess more than 45 days after budbreak, but the ^{13}C atom % excess in the one- and two-year-old branches and large-sized roots dramatically decreased during 25 days after bud burst. Furthermore, a significant decrease in ^{13}C atom % excess levels in the trunk and middle-sized roots occurred between 25 and 45 days after budbreak; ^{13}C atom % excess in new shoots was lower in the upper parts than in the lower parts 45 days after bursting. Thus, it seems that the growth of new shoots and roots in the spring depends mainly on carbohydrate reserves in adjacent older branches and large-sized roots for at least 25 days after bud burst. Subsequently, for the next 20 days, new growths rely on the stored food in the trunk and middle-sized roots; eventually, parts of the elongating shoot apices import photosynthates from the lower new leaves.

Key Words: carbohydrate reserves, ^{13}C atom % excess, *Ficus carica* L., translocation of ^{13}C -photosynthates.

緒 言

秋季の光合成産物が翌春の生育や着果、果実肥大、収量に大きく影響することが、多くの落葉果樹で報告されている(平田・黒岡, 1974; Jackson・Palmer, 1977; Loescherら, 1990; Oliveira・Priestley, 1988; 遠山・林, 1957; Worley, 1979). 著者ら(松浦, 1995; 松浦・荒木, 1995, 1996)は、イチジクでも着果期以降の遮光処理により、貯蔵養分が減少し、翌年に下位節の着果不良や収量の減少が引き起こされることを明らかにした。しかしながら、秋季の光合成産物がイチジク樹のどの部位に貯蔵され、それが翌年の生育にどのように利用されるのかという点については、現在のところ十分に解明されてい

ない。

落葉果樹の貯蔵養分の役割については、 ^{14}C をトレーサーとして、ブドウ(岡本, 1979), リンゴ(Hansen・Grauslund, 1973; Kandiah, 1979; Quinlan, 1969), ペカン(Lockwood・Sparks, 1978a, 1978b)などで報告されている。この中で、岡本(1979)とLockwood・Sparks(1978a)は、幼穂(花)期にブドウやペカンの花器への貯蔵養分の旺盛な転流がみられるとしている。

イチジクの秋果は新梢の発育につれて、基部の1, 2節を除き下位節から順に着生、肥大する。この場合、新梢の初期生長と果実の分化・発育の双方に対して、貯蔵養分がどのように利用されているのかについてはまだ明らかにされていない。

そこで本実験では、 ^{13}C を用いて秋季に光合成された養分の貯蔵部位と翌春における転流と分配について検討した。

1999年6月28日 受付, 2000年5月12日 受理。
本報告の一部は園芸学会平成11年度春季大会で発表した。

材料および方法

1. 供試樹および ^{13}C の施与

容量 20 l のポットに植えた 2 年生イチジク ‘樹井ドーフィン’ 6 樹を供試した。 ^{13}C の施与は 1996 年 10 月 17 日の午前 9 時 30 分～11 時 30 分に行った。 ^{13}C を 98% 含む $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ を 7.5 g 入れたプラスチック瓶および、 BaCO_3 を 10 g 入れたプラスチック瓶を各個体に固定し、地上部（新梢は各樹 3 本、平均新梢長約 85 cm、節数約 22 節）を 100×160 cm のポリエチレンフィルム製の袋で包んだ。 $\text{Ba}^{13}\text{CO}_3$ の入った瓶に 80% 乳酸 15 ml を滴下し、 ^{13}C を発生させた。施与開始約 1 時間後に ^{13}C の吸収を確実なものとするために BaCO_3 の入った瓶に 80% 乳酸 20 ml を滴下した。 ^{13}C 施与中は、袋内に取り付けた小型扇風機を作動させて、空気を攪拌した。施与翌年の 3 月 15 日に 1 年枝を先端から 1/2 程度切り返した。発芽時に芽かきを行い、1 樹につき 6 本の新梢を発生させ、開心形に仕立てた。

2. 試料の採取および ^{13}C の測定

施与翌年の 2 月 8 日（休眠期）、5 月 9 日（発芽 25 日後）、5 月 29 日（発芽 45 日後）にそれぞれ 2 樹ずつ掘上げて解体し、1 年枝、2 年枝、挿し穂、大根（直径 10～20 mm）、中根（直径 5～10 mm）、小根（直径 2～5 mm）、細根（直径 2 mm 未満）および新根（5 月 9 日、5 月 29 日の場合）に分けた。なお、根の直径が 20 mm 以上のものはみられなかった。

5 月 9 日には新梢を上部和下部に分け、それぞれから葉と茎を採取した。5 月 29 日には新梢を先端部、上部（基部から第 5～6 節位）、中部（基部から第 3～4 節位）、および下部（基部から第 1～2 節位）に分け、各々から葉、茎、腋芽部（腋芽と花序）を採取した。腋芽部については花序の発達程度を調査した。なお、 ^{13}C を施与しなかった個体を対照樹として、各サンプリング時に同様に採取した。

得られた試料はいずれも、凍結乾燥後粉砕し、 ^{13}C アナライザー（日本分光、EX-130S）により ^{13}C atom % を測定した。さらに、対照樹で測定された ^{13}C atom % を差し引いて、各試料の ^{13}C atom % excess とした。

3. ^{13}C 施与の均一性の確認

施与終了直後に、各樹の新梢中央部の 5 葉から、各々の葉の 1/5 程度を採取した。また、3 月 15 日のせん定時にはせん定枝を採取して、上述の方法で ^{13}C atom % excess を求め、 ^{13}C 同化の個体差をみた。各樹の葉における ^{13}C atom % excess は、1.298～1.605 であり、せん定枝の ^{13}C atom % excess も樹体間による差はみられず、どの供試樹にもほぼ同じように ^{13}C が同化されたことが確認された（第 1 表）。

結 果

1. 休眠期における ^{13}C の樹体内分布

2 月 8 日における各部位の ^{13}C atom % excess を第 2 表に示した。 ^{13}C atom % excess は、地下部が地上部よりも高かった。部位別では細根が小根よりやや低いものの、1 年枝が最も低く、2 年枝、挿し穂、大根、中根、細根、小根の順に高くなった。

2. 新梢生長に伴う ^{13}C の転流

5 月 9 日（萌芽 25 日後）における新梢の長さや節数はそれぞれ 2～4 cm、2～4 節であった（データ省略）。各部位の ^{13}C atom % excess は、2 月 8 日と同様に 1 年枝で最も低く、2 年枝、挿し穂、大根、中根、細根、小根の順に高くなった（第 2 表）。また、新梢や新根の ^{13}C atom % excess は、0.2 前後と高かったが、新梢の上部、下部による大きな差は認められなかった（第 2 表、第 1 図）。

5 月 29 日（萌芽 45 日後）における新梢の長さや節数はそれぞれ 15～20 cm、6～8 節であった（データ省略）。なお、この時点での花序の発達程度は、新梢の基部第 1～2 節位では花序の分化がみられなかったが、第 3～4 節位では花序が肉眼で確認できる大きさ（幅約 2 mm）から果実の形（果実横径 3～5 mm）を呈するものまでであった（データ省略）。各部位の ^{13}C atom % excess は、大根が中根よりやや高いものの、5 月 9 日と同様の傾向であった（第 2 表）。新梢の茎、葉、腋芽部のいずれにおいても、先端に近いほど値が低かった。また、比較的值の高かった新梢下部でも、いずれの部位とも 5 月 9 日に比べると低かった。新梢の基部第 1～2 節位では、葉でやや低く、茎や腋芽部で

Table 1. ^{13}C atom % excess in leaves immediately after ^{13}C feeding^z and in one-year-old branches at dormant pruning time (March 15, 1997).

Organ	Tree No. ^y					
	1	2	3	4	5	6
Leaves ^x	1.387 n. s. ^w	1.421	1.605	1.560	1.318	1.298
One-year-old branches ^x	—	—	0.062 n. s. ^w	0.060	0.064	0.062

^z ^{13}C was fed on October 17, 1996.

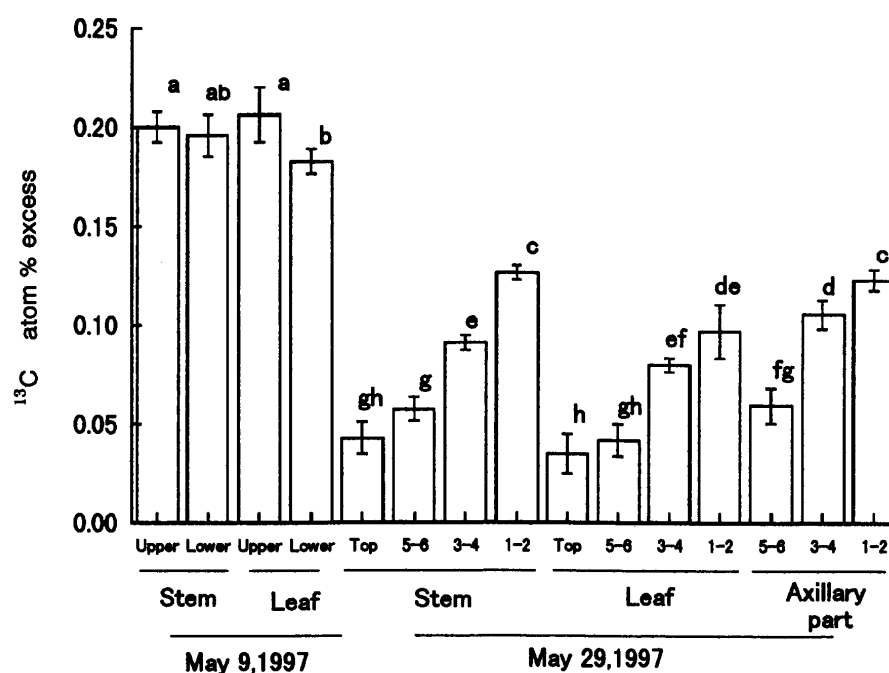
^y No. 1 and 2 trees were allocated for analysis on February 8; No. 3 and 4 were on May 9; and No. 5 and 6 were on May 29, 1997.

^x Leaves and one-year-old branches were taken on October 17, 1996 and on March 15, 1997, respectively.

^w n. s. indicates no significance among trees at $p = 0.05$.

Table 2. ^{13}C atom % excess of organs on different sampling dates.

Organ	February 8 (Dormant season)	May 9 (25 days after bursting)	May 29 (45 days after bursting)
Whole current shoots ^z	—	0.191 B ^y a ^y	0.068 C b
One-year-old branches	0.072 C a	0.033 G b	0.033 E b
Two-year-old branches	0.078 C a	0.054 F b	0.033 E b
Trunk	0.088 BC a	0.065 E b	0.045 DE c
Large roots (10–20mm)	0.106 ABC a	0.066 E b	0.068 C b
Middle roots (5–10mm)	0.119 AB a	0.083 D a	0.058 D b
Small roots (2–5mm)	0.145 A n. s.	0.107 C	0.110 B
Fine roots (2mm >)	0.123 AB n. s.	0.105 C	0.105 B
New roots	—	0.213 A b	0.274 A a

^z Mixed sample of each part of current shoot.^y Means followed with upper and lower case letters are significantly different among organs and sampling dates, respectively at $p < 0.05$ by Tukey's test.**Fig. 1.** ^{13}C atom % excess in various parts of current shoots sampled on May 9 and May 29, 1997.

Upper; upper part, Lower; lower part of current shoots, Top; top, 5–6; 5th to 6th node, 3–4; 3rd to 4th node, 1–2; 1st to 2nd node from the base.

Different letters represent significant difference by Tukey's test ($p < 0.05$).Vertical bars represent standard error ($n = 12$).

は同程度であったが、第3–4節位では腋芽部が茎や葉よりも有意に高かった(第1図)。

2月8日における各部位の ^{13}C atom % excess の値を100とした場合の5月9日と5月29日における割合を第3表に示した。5月9日において ^{13}C atom % excess の低下率が大きく、かつ ^{13}C atom % excess が有意に低下していたのは、地上部では1年枝と2年枝であり、それぞれ2月8日の約46、69%であった。地下部では大根の低下率が大きく、2月8日の約62%であった。低下率の最も小さい部位は細根で、2月8日の約85%であった。

5月9日において低下率の大きかった1年枝や大根で

は、5月29日にはほとんど低下がみられなかった。5月29日において低下率が大きく、かつ ^{13}C atom % excess が有意に低下した部位は、挿し穂と中根であった。2年枝では低下率が大きかったものの、 ^{13}C atom % excess は5月9日と比べ有意差がみられなかった。また、新根は5月9日と同様、高い値を維持していた。

考 察

本実験において、休眠期には ^{13}C atom % excess が地上部よりも地下部で高く、また、部位別では細根で比較的高かった。岡本(1979)のブドウを用いた研究によると、

Table 3. Percentage of ^{13}C atom % excess of each organ on May 9 and on May 29 compared with that on Feb. 8.

Organ	May 9/Feb. 8 (%)	May 29/Feb. 8 (%)
One-year-old branches	45.8	45.8
Two-year-old branches	69.2	42.3
Trunk	73.9	51.1
Large roots (10–20mm)	62.3	64.1
Middle roots (5–10mm)	69.7	48.7
Small roots (2–5mm)	73.8	75.9
Fine roots (2mm >)	85.4	85.4

休眠期の ^{14}C 濃度は母枝(1年枝)で最も高く、細根で最も低いとしており、今回の実験結果は逆の結果となった。これは、施与時期や樹種の違いによって生じたと考えられるが、この点については今後の検討課題である。

イチジクの場合、春季の新梢や新根などの生長に利用される同化養分が、どの部位に貯蔵されていたものかは明らかでない。本実験において、各サンプリング時期の ^{13}C atom % excessを比較したところ、細根は萌芽期以降、他の器官と比べて値の低下が比較的小さかった。これは ^{13}C 施与を行った10月中旬は秋根の生長期であり(平井, 1966; 平田, 1993)、葉で同化された ^{13}C が主に秋根の形成に利用されたためと推察されるが、他の部位からの ^{13}C の供給により、細根中の ^{13}C atom % excessの低下が小さかった可能性も考えられる。細根以外の ^{13}C atom % excessは、5月9日においては地上部では1年枝と2年枝、地下部では大根、5月9日から29日にかけては地上部では挿し穂、地下部では中根で大きく低下した。したがって、萌芽25日後では1、2年枝と大根、萌芽25日後から45日後では挿し穂と中根に貯蔵されていた養分が新生器官の生長に利用されたと考えられた。しかしながら、本実験では、各部位の全炭素含量を測定していないので、明言はできないが、新たに同化された炭素がこれらの部位に転流してきたために、 ^{13}C 濃度が低下した可能性もある。

ブドウでは翌春の萌芽、展葉開始期には母枝中の貯蔵養分が利用され、その後は幹中の養分が利用されるとの報告(岡本, 1979)がある。また、林ら(1985, 1986)は17年生‘二十世紀’ナシについて、年齢の若い枝ほど春季における貯蔵デンプンの利用率が高いと報告している。一方、地下部に関して、ブドウでは2年生以上の根の貯蔵養分が発育初期に用いられること(Winkler・Williams, 1945)、また、‘二十世紀’ナシでは直径10mm以上(林ら, 1985, 1986)、あるいは直径5mm以上(Tengら, 1999)の根が貯蔵養分の蓄積部位として重要であるとされている。本実験の結果は、これらの報告と同様の傾向を示し、地上部では若い器官から貯蔵養分が利用され、地下部では大根、次いで中根の貯蔵養分が用いられると推察された。

イチジクでは果実の収穫が8月中旬から10月末まで続

き、霜が降りる11月中下旬に落葉する。このため、光合成産物が果実の肥大と根の生育の両方に利用される期間が長く、貯蔵だけに向けられる期間が短い。従って、イチジク栽培では、いかに樹体内の貯蔵養分を高めるかが重要である。篤農家では、収穫末期の10月上中旬に速効性の肥料を施用することにより、翌年の果実肥大や新梢の初期生育が向上することが経験的に知られている。本実験の結果から、10月中旬に葉で光合成された養分のうち、翌春の新生器官の生長に利用されるのは、地下部では大根や中根に蓄えられた養分であると推察された。‘耕井ドーフィン’の秋果生産では、冬季のせん定で1年枝の基部2芽程度を残してせん除するため、1年枝の貯蔵養分はほとんど除去され、1年枝以外の部分での貯蔵養分が利用されることになる。このため、貯蔵養分の蓄積部位である大根や中根などを、冬季の土壌管理の際にできるだけ切除しないことが、翌年の初期生育にとって重要であると考えられる。

萌芽後25日には新梢や新根などの ^{13}C atom % excessが極めて高かったのに対し、萌芽後45日には、新梢では先端部ほど値が低くなった。これと同様の傾向が、ブドウ(岡本, 1979)、リンゴ(Hansen, 1967, 1971; Kandiah, 1979; Quinlan, 1969)、ペカン(Lockwood・Sparks, 1978a, 1978b)、ニホンナシ(Tengら, 1999)で認められている。萌芽後25日頃には、新梢や新根のシンク力が高く、貯蔵養分が盛んにこれらの部位に転流したのに対し、萌芽後45日頃には春に展開した葉の光合成生産が増加し、その養分が新梢先端部に供給されたと考えられる。新梢伸長期における基部から新梢先端部への同化産物の転流については、キウイフルーツ(天野ら, 1998)、レモン(Kriedemann, 1969)、リンゴ(Hansen, 1967)でも報告されている。

萌芽後45日頃に新梢先端部の生長が貯蔵養分から新生養分に切り替わると考えられたのに対し、新根の ^{13}C atom % excessは萌芽45日後でも著しく高かった。これは、新根の生長がこの時期でも依然として貯蔵養分に依存していることを示しており、新梢と新根では貯蔵養分に対する依存期間に差のあることが示唆された。これと同様の結果がリンゴ(Kandiah, 1979)やナシ(Tengら, 1999)でも報告されている。

萌芽45日後において新梢の基部から第3–4節位では、腋芽部の ^{13}C atom % excessが茎よりも有意に高く、第1–2節位では差がみられなかった。この時期には、新梢基部の第1–2節位では花序の分化が肉眼ではみられず、いわゆる不着果の状態であったのに対し、第3–4節位では腋芽部の花序が、肉眼で確認できる大きさ(幅約2mm)から果実の形(果実横径3–5mm)を呈するものまでであった。これらのことから、花序の分化が進んだ新梢の基部第3–4節位では、花序への貯蔵養分の転流量が多いと考えられ、 ^{14}C が花穂に多く転流するとしたブドウでの報告(岡本,

1979)と同様の傾向を示した。

筆者らは前報(松浦・荒木, 1995, 1996)で、遮光処理の当年と翌年にみられる不着果は、花序が肉眼で確認できる程度の大きさにまで分化・発達しない場合と、肉眼で確認できる大きさに発達しても果実の形を呈するまでの間に発育が停止し、脱落する場合に分かれ、遮光した当年では後者が多いことを明らかにした。花序が肉眼で確認できる大きさから果実の形を呈するまでに脱落するのは、貯蔵養分や新生養分など生育に必要な養分が不足し、花序の発育が停止するためと推察される。しかし、花序の分化や発達にはサイトカイニンやオーキシンなどの植物ホルモンも密接にかかわっていると考えられるので、今後この点についての検討が必要であろう。

摘 要

2年生イチジク‘樹井ドーフィン’を用い、 ^{13}C をトレーサーとして、10月中旬に同化された光合成産物の休眠期の貯蔵部位と翌春における転流について調査した。休眠期の部位別 ^{13}C atom % excessは、1年枝が最も低く、2年枝、挿し穂、大根、中根、細根、小根の順に高くなった。萌芽25日後の ^{13}C atom % excessは、新梢や新根などで高かった。また、休眠期と比べて ^{13}C atom % excessの低下率の大きい部位は、1年枝、2年枝と大根であった。

萌芽45日後における、 ^{13}C atom % excessの低下率の大きい部位は、挿し穂と中根であった。新根は萌芽25日後と同様に高い値を維持していた。新梢の茎、葉、腋芽部とも、先端に近いほど ^{13}C atom % excessが低かった。これらのことから、萌芽後25日までの新梢と新根の生長は、それぞれ1、2年枝と大根に貯蔵されていた養分に依存していると推察された。一方、萌芽25日後から45日後の新梢あるいは新根の生長は、挿し穂や中根に貯蔵されていた養分に依存するが、萌芽後45日頃には新梢先端部の生長については、貯蔵養分から新しく展開した葉で生産された養分に切り替わっていると考えられた。

引用文献

- 天野勝司・由井智子・山田 寿・水谷房雄・門屋一臣. 1998. キウイフルーツにおける結果枝の生長習性が ^{13}C 光合成産物の分配に及ぼす影響. 園学雑. 67: 875-879.
- Hansen, P. 1967. ^{14}C -studies on apple trees. II. Distribution of photosynthates from top and base leaves from extension shoots. *Physiol. Plant.* 20: 720-725.
- Hansen, P. 1971. ^{14}C -studies on apple trees. VII. The early seasonal growth in leaves, flowers and shoots as dependent upon current photosynthates and existing reserves. *Physiol. Plant.* 25: 469-473.
- Hansen, P. and J. Grauslund. 1973. ^{14}C -studies on apple trees. VIII. The seasonal variation and nature of reserves. *Physiol. Plant.* 28: 24-32.
- 林 真二・田辺賢二・伴野 潔. 1986. 日本ナシの樹体内貯蔵養分の動向に関する研究. 鳥取大学農学部日本梨開発実験室報告 3: 33-58.
- 林 真二・田辺賢二・伴野 潔・米山 馨. 1985. 秋期から春期に至る間のナシ樹体中の炭水化物の動き. 園学要旨. 昭63春: 138-139.
- 平井重三. 1966. イチジク果実の発育に関する研究. 大阪府大紀要. 農学・生物学 18: 169-218.
- 平田尚美. 1993. 根の形態と生理. 基礎編 p. 48-51. 農業技術大系果樹編. 5. イチジク. 農文協. 東京.
- 平田尚美・黒岡 浩. 1974. カキ果実の発育ならびに成熟に関する生理学的研究(第1報). 鳥取大農研報. 26: 1-14.
- Jackson, J. E. and J. W. Palmer. 1977. Effects of shade on the growth and cropping of apple trees. *J. Hort. Sci.* 52: 253-266.
- Kandiah, S. 1979. Turnover of carbohydrates in relation to growth in apple trees. II. Distribution of ^{14}C assimilates labelled in autumn, spring and summer. *Ann. Bot.* 44: 185-195.
- Kriedemann, P. E. 1969. ^{14}C distribution in lemon plants. *J. Hort. Sci.* 44: 273-279.
- Lockwood, D. W. and D. Sparks. 1978a. Translocation of ^{14}C in ‘Stuart’ pecan in the spring following assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ during the previous growing season. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103: 38-45.
- Lockwood, D. W. and D. Sparks. 1978b. Translocation of ^{14}C from tops and roots of pecan in the spring following assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ during the previous growing season. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103: 45-49.
- Loescher, W. H., T. McCamant and J. D. Keller. 1990. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. *HortScience* 25: 274-281.
- 松浦克彦. 1995. イチジク‘樹井ドーフィン’に対する遮光が処理年と翌年の着果、収量および果実品質に及ぼす影響. 園学雑. 64(別2): 224-225.
- 松浦克彦・荒木 斉. 1995. 遮光がイチジク‘樹井ドーフィン’の樹体生長、収量および果実品質に及ぼす影響. 兵庫農技研報(農業). 43: 21-26.
- 松浦克彦・荒木 斉. 1996. イチジク‘樹井ドーフィン’に対する前年の遮光が本年の生育、着果、果実品質および収量に及ぼす影響. 兵庫農技研報(農業). 44: 61-64.
- 岡本五郎. 1979. ブドウ樹が秋に同化した ^{14}C -物質の翌春における体内分布と移行. 園芸学研究集録. 9: 6-12.
- Oliveira, C. M. and C. A. Priestley. 1988. Carbohydrate reserves in deciduous fruit trees. *Hort. Rev.* 10: 403-430.
- Quinlan, J. D. 1969. Mobilization of ^{14}C in the spring following autumn assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ by an apple

rootstock. J. Hort. Sci. 44: 107-110.

Teng, Y., K. Tanabe, F. Tamura and A. Itai. 1999. Translocation of ^{13}C -assimilates in the spring following fall assimilation of $^{13}\text{CO}_2$ by 'Nijisseiki' pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai). J. Japan. Soc. Hort. Sci. 68: 248-255.

遠山正瑛・林 真二. 1957. 和梨果実の發育に関する研究, 第2報, 摘葉処理と果肉細胞の分裂及び肥大について. 園学

雑. 25: 279-282.

Winkler, A. J. and W. O. Williams. 1945. Starch and sugars of *Vitis vinifera*. Plant Physiol. 20: 412-432.

Worley, R. E. 1979. Pecan yield, quality, nutlet set, and spring growth as a response to time of fall defoliation. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104: 192-194.