

緒言

イチゴの施設栽培が普及し始めた昭和30年代後期、厳寒期に奇形果が多発した。二宮・鈴木¹⁾は、当時の7品種を用いて花粉稔性に品種間差異が存在することを示し、不稔花粉が奇形果発生の有力な原因であると報告した。その後、昭和40年代中頃から受粉促進にミツバチが導入され、さらに花粉稔性が高い品種に置き換わったことにより、受精の不良による奇形果発生の問題はほぼ解消したとされる²⁾。しかし、筆者らが育種の現場において複数の品種・系統を同一条件で栽培した結果、冬季に一部の品種・系統で不受精による奇形果が多発し、明らかに品種間差異が観察された。これら冬季の奇形果発生が花粉稔性の低下によるものとするれば、花粉稔性の高い品種を利用した育種展開が可能である。既にトマト及びピーマンの育種では、花粉稔性が高い系統を選抜し、交雑に利用している³⁾。

これまでに吉田・谷本⁴⁾は、厳寒期の「女峰」にみられる奇形果発生の原因を花粉稔性の低下によると報告した。また、稲葉⁵⁾は、「とちおとめ」が「女峰」より花粉・雌ずいの受精能力がやや低いことを指摘しており、両研究から近年の品種間にも花粉稔性について差異の存在が示唆される。二宮・鈴木¹⁾の報告から40年以上経過したが、現在栽培され、今後の育種素材となり得る品種で花粉稔性を比較した報告は見あたらない。

そこで本研究では、促成栽培における冬季の奇形果発生を花粉稔性の低下に起因するものと仮説を立て、北関東・東海・九州と異なる地域で育成され、現在普及している一季成り性の6品種を用いて花粉稔性及び奇形果発生程度を比較検討した。その結果、品種間差異が明らかになるとともに、両事象の関係について知見が得られたので報告する。

材料及び方法

供試品種として、愛知県内で広く普及している「ゆめのか」(愛知県農業総合試験場育成)、「とちおとめ」(栃木県農業試験場育成)及び「章姫」(静岡県にて民間育成)に加え、冬季にも果形が安定しやすい「さがほのか」(佐賀県農業試験研究センター育成)、冬季に不受精果が発生しやすい「熊研い548」(熊本県農業研究センター育成、以下「ひのしずく」とする)及び耐低温性を有する⁶⁾とされる「やよいひめ」(群馬県農業試験場育成)を用いた。これらの品種を2009年7月6日に培養土を詰めた2.5号鉢に採苗し、8月13日～9月11日に8時間日長・夜温15℃の条件下で短日夜冷処理した。試験場所は愛知県農業総合試験場内のビニルハウス(3連棟、300m²、地床)とし、9月11日に株間25cm×うね幅120cm×2条の栽植様式で定植した。1a当たり施肥量は、窒素：リン酸：カリ=2.0：2.5：1.4kg

とした。ミツバチ放飼は10月20日からとし、電照期間は12月1日～2月10日(毎晩17～19時)とした。温風暖房機を用いて加温し、最低室温5℃を確保した(以下、加温ハウスとする)。その他の栽培管理は慣行に準じた。試験規模は1品種当たり18株×2反復とした。

1 花粉稔性の品種間差異及び季節変化

花粉稔性の指標として花粉発芽率を調査した。調査期間は10月14日～3月27日とし、約10日ごとに調査した。花粉発芽培地の組成は既報⁴⁾⁷⁾に準じ、蒸留水にホウ酸(H₃BO₃)100mg/L、硝酸カルシウム(Ca(NO₃)₂・4H₂O)300mg/L、硫酸マグネシウム(MgSO₄・7H₂O)200mg/L、硝酸カリウム(KNO₃)100mg/L及びショ糖100g/Lを溶解後、1Nの水酸化ナトリウムまたは塩酸を用いてpH6.0に調整し、寒天10g/Lを添加して作成した。ミツバチの授粉活動による他品種の花粉混入を防止するため、開花1～2日前の蕾にパラフィン紙で袋がけした。晴天時または曇天時の午後1～2時に当日開花した花粉を品種別に複数の株から採取した。採取した花粉は、培地入りシャーレ(直径9cm、培地量15mL)を用いて、1品種当たりシャーレ3枚ずつに置床した。花粉を置床したシャーレは無照明・25℃の恒温条件下に24時間静置した後、実体顕微鏡下(40倍)で発芽状況を観察した。花粉管が花粉の直径の2倍以上に伸長したものを発芽花粉とみなした⁸⁾。調査は、1区3～5視野(計200～300花粉粒)×3反復とした。

2 加温ハウス及び無加温ハウスにおける花粉稔性

低温条件下では花粉稔性の品種間差異が拡大するものと予測し、無加温条件(以下、無加温ハウスとする)を併設した。無加温ハウス(単棟、150m²、地床)における供試品種、栽培管理、試験規模及び調査期間は加温ハウスと同様とし、花粉発芽率を加温ハウスと同様な方法で調査した。加温ハウス及び無加温ハウスの室温を測定するため、自記温度計「TR-71U」(株)ティアンドデイ)を畝面から高さ1mでハウス中央部に設置した。

3 奇形果発生の品種間差異及び季節変化

ミツバチにより受粉された果実(以下、ミツバチ受



図1 イチゴ健全果指数の評価基準

粉果とする)を1月24日、3月15日及び4月24日に各品種から収穫し、以下のように健全果指数を用いて果形を5段階評価した。健全果指数は、5：健全果、4：不稔程度少、3：不稔程度中、2：不稔程度多、1：花床未発達の不受精果とした(図1、稲葉⁵⁾の方法を一部改変)。それぞれの受粉時期は、11月下旬、1月下旬及び3月中旬と推定された。

4 奇形果発生に及ぼす花粉稔性の影響

奇形果発生に及ぼす花粉稔性の影響について検討するため、1月及び3月に自家受粉を行った。開花1~2日前の蕾にパラフィン紙で袋がけし、開花時に袋を開けて自家受粉後、再び袋がけした。自家受粉日は、1月22日(以下、1月下旬受粉果とする)及び3月14日(以下、3月中旬受粉果とする)とし、供試数は1品種当たり5花とした。同時に花粉発芽率を前述の方法で調査した。果実成熟後、それぞれ3月12日及び4月24日にミツバチ受粉果と同様な方法で果形を評価した。

試験結果

1 花粉稔性の品種間差異及び季節変化

各品種の花粉発芽率の変化を図2に示した。調査時期により花粉発芽率が大きく変動したため、3旬毎に移動平均を算出して平滑化した。10月中旬~11月中旬の花粉発芽率は、いずれの品種も30%前後で推移し、差異は認められなかった。12~2月には、すべての品種で花粉発芽率が低下した。花粉発芽率が最も低かった2月上旬には、「章姫」、「さがほのか」、「ひのしずく」及び「やよいひめ」で20%前後であったが、「ゆめのか」及び「とちおとめ」では10%以下であった。花粉発芽率が最も高かった3月中旬または下旬には、「とちおとめ」で40%、その他の品種では60%前後であった。冬季の花粉稔性は、高い順に「章姫」「さがほのか」「ひのしずく」「やよいひめ」>「ゆめのか」「とちおとめ」であった。

10~3月の旬別及び品種別に調査した花粉発芽率を分散分析した結果、時期、品種及び時期×品種(交互作用)の間に有意差が認められた(表1)。

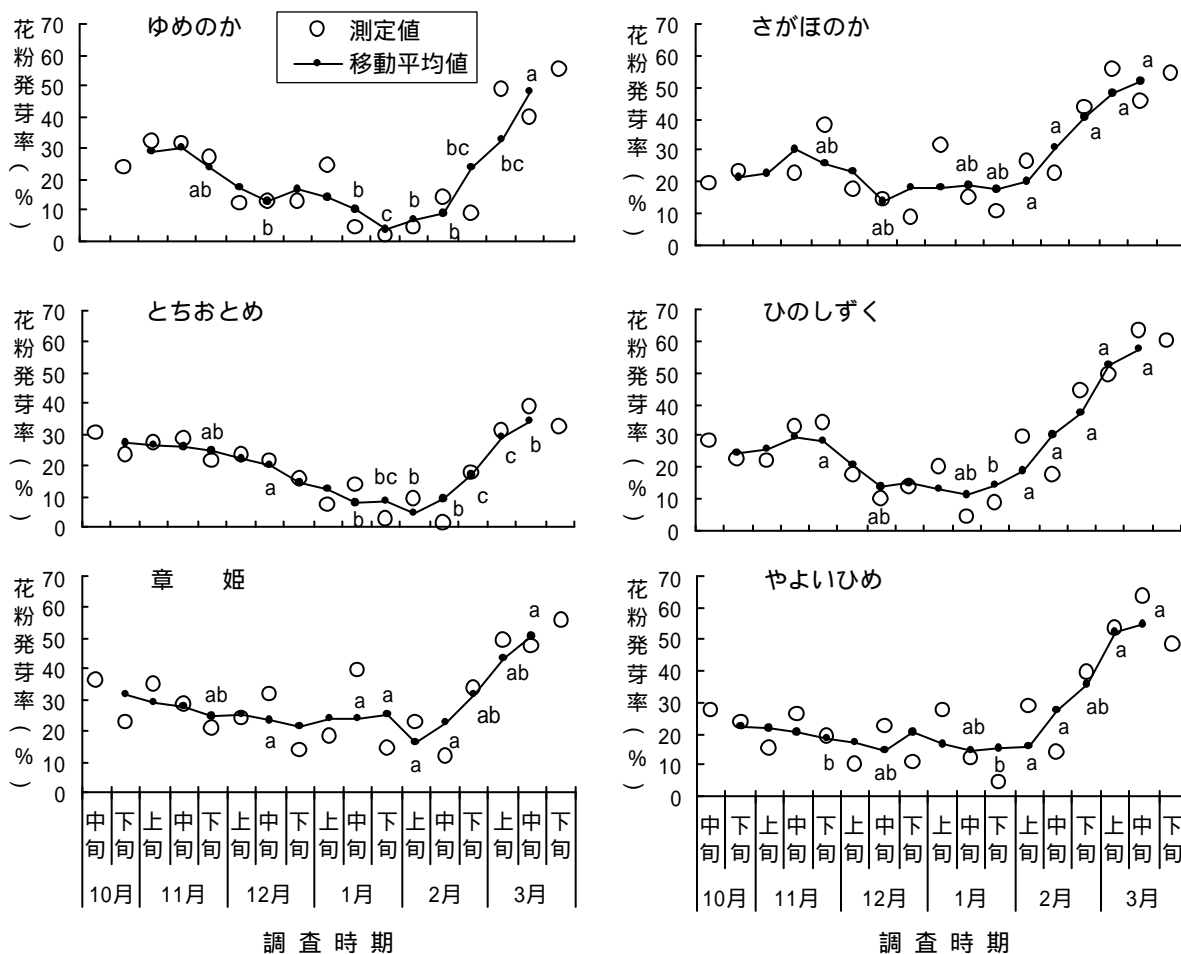


図2 イチゴ促成栽培における品種別の花粉発芽率^{A)}(折れ線は3旬ごとの移動平均を示す)

A) Tukey 多重検定により同時期の品種間比較において異なる英字間に5%水準で有意差あり

表1 イチゴ促成栽培における花粉発芽率調査の分散分析

要因	偏差平方和	自由度	分散	分散比
全体	74438.72	269		
時期	48815.01	14	3486.79	67.71 ^{***A)}
品種	3873.29	5	774.66	15.04 ^{**}
時期×品種	12480.58	70	178.29	3.46 ^{**}
誤差	9269.83	180	51.50	

A) 二元配置分散分析により ^{**} は1%水準で有意差あり

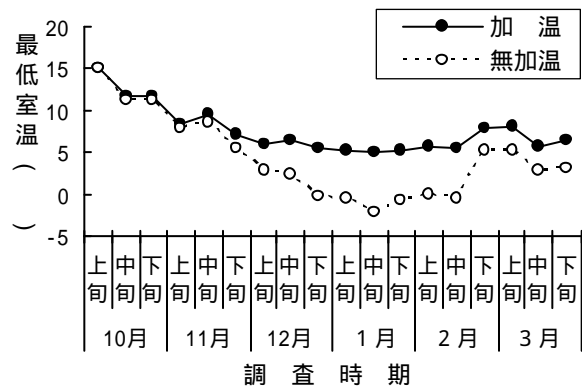


図3 加温ハウス及び無加温ハウス内における最低室温の推移

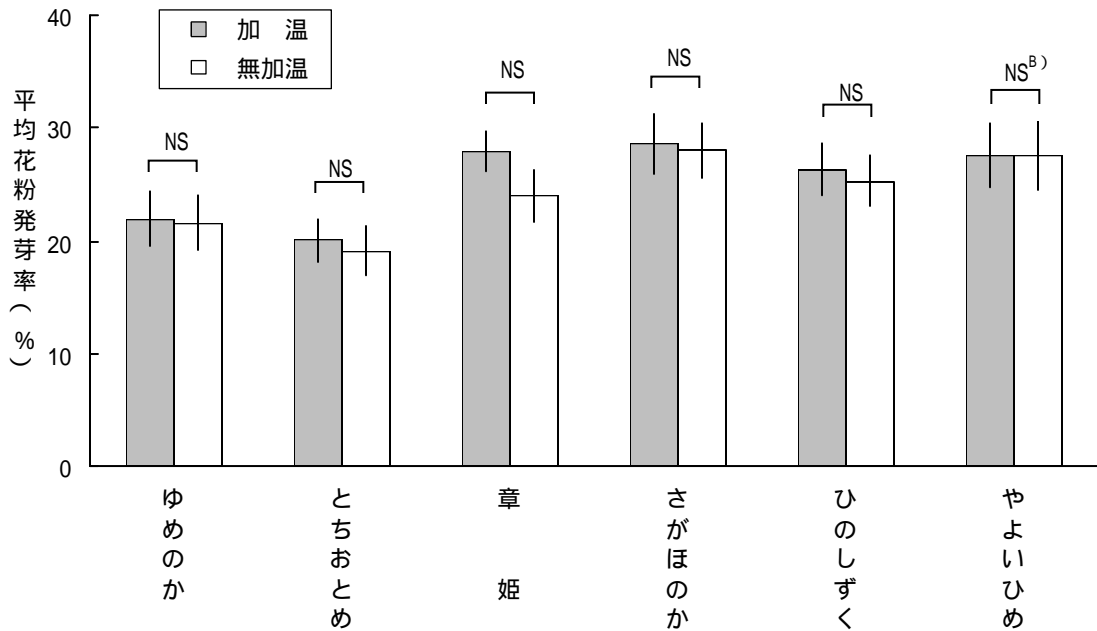


図4 イチゴ促成栽培において加温の有無が花粉発芽率に及ぼす影響^{A)}

(棒グラフは10月中旬～3月下旬の平均値、縦棒は標準誤差を示す)

A) 加温区は最低5℃確保

B) t-検定により NS は有意差なし

表2 加温ハウス及び無加温ハウスにおけるイチゴ花粉発芽率調査の分散分析

要因	偏差平方和	自由度	分散	分散比
全体	41224.44	153		
加温の有無 ^{A)}	92.96	1	92.96	0.35 NS ^{B)}
品種	3069.82	5	613.96	2.29 *
加温×品種	20.98	5	4.20	0.02 NS
誤差	38041.37	142	267.90	

A) 加温ハウスは最低5℃確保

B) 二元配置分散分析により

* は5%水準で有意差あり、NS は有意差なし

2 加温ハウス及び無加温ハウスにおける花粉稔性

加温ハウス及び無加温ハウスにおける日最低室温の旬別平均値を図3に示した。加温の有無による温度差は11月下旬から生じ、無加温ハウスでは1～2月に0℃を下回る期間が認められた。無加温ハウスにおいても加温ハウスと同時期に花粉発芽率を調査した結果、加温ハウスと同様な値及び変化が観察された(データ略)。10月中旬～3月下旬のデータから算出した平均花粉発芽率を図4に示した。品種別に加温区と無加温区との間でt-検定した結果、いずれの品種も有意差は認められなかった。分散分析においても品種間に有意差

は認められたが、加温の有無及び加温×品種（交互作用）の間に有意差は認められなかった（表2）。つまり、無加温条件による低温付与では、花粉稔性の品種間差異を大きくすることはできなかった。

3 奇形果発生の品種間差異及び季節変化

ミツバチ受粉果を用い、奇形果の発生程度を5段階の健全果指数により評価した。1月24日収穫果及び3月15日収穫果については、健全果指数に品種間差異が認められた（表3）。「ひのしずく」及び「やよいひめ」の健全果指数は低く、不受精部分を有する果実が多く観察された。4月24日収穫果については、品種間差異が認められなかった。

また、同データを品種別に統計処理し、収穫時期による健全果指数の変化の有無を検討した（分析表略）。その結果、「ひのしずく」及び「やよいひめ」にのみ有意差が認められたことから（Kruskal-Wallis 検定、 $p = 0.025$ 及び 0.017 ）、両品種の果形は冬～春季に季節変化するものと確認された。

4 奇形果発生に及ぼす花粉稔性の影響

1月下旬受粉及び3月中旬受粉時の花粉発芽率と健全果指数との関係を図5に示した。いずれの品種も1月下旬受粉果は3月中旬受粉果に比べて花粉発芽率が

低かったにもかかわらず、それぞれ健全果指数の平均値は同程度の値を示した（Kruskal-Wallis 検定、 $p = 0.474$ ）。品種間に差異が認められないことから（同、 $p = 0.170$ ）、全調査果実を用いて相関分析した結果、花粉発芽率と健全果指数との間に相関は認められなかった。ただし、1月下旬受粉果では、いずれの品種も3月中旬受粉果に比べて健全果指数のばらつきが大きかった。

考 察

イチゴ促成栽培では、冬季に一部の品種で奇形果発生が増加する。そこで、この要因を花粉稔性の低下によるものと仮説を立て、花粉稔性と奇形果発生との関係について検証した。本研究では、国内で普及している「ゆめのか」、「とちおとめ」、「章姫」、「さがほのか」、「ひのしずく」及び「やよいひめ」の6品種を用いた。

花粉稔性は、いずれの品種も一様に季節変化が認められ、秋季から冬季にかけて徐々に低下し、春季に再上昇する傾向を示した。冬季の稔性低下をもたらす要因には、温度の低下に加えて、日射量の減少及び着果負担の増加による同化産物の不足が挙げられる^{4, 9, 10}。施山¹⁰は、植物体の良好な栄養状態のもとで花粉稔性が向上すると総説しており、花粉稔性と栄養状態との関連を示唆した。このことから、花粉稔性が冬季に低

表3 品種別のイチゴ奇形果発生程度比較（ミツバチ受粉）

収穫日 (受粉時期)	品 種	調査果数	健全果指数別果数 ^{A)}					同左指数 平均値
			5	4	3	2	1	
1月24日 (11月下旬)	ゆめのか	40	21	14	3	2	0	4.4 a ^{B)}
	とちおとめ	18	12	5	1	0	0	4.6 a
	章 姫	50	36	13	1	0	0	4.7 a
	さがほのか	10	6	1	3	0	0	4.3 ab
	ひのしずく	27	4	9	7	7	0	3.4 b
	やよいひめ	8	5	1	1	1	0	4.3 ab
3月15日 (1月下旬)	ゆめのか	16	11	5	0	0	0	4.7 ab
	とちおとめ	12	6	5	1	0	0	4.4 abc
	章 姫	31	28	3	0	0	0	4.9 a
	さがほのか	20	14	6	0	0	0	4.7 ab
	ひのしずく	13	4	4	3	2	0	3.8 bc
	やよいひめ	29	7	9	7	6	0	3.6 c
4月24日 (3月中旬)	ゆめのか	24	14	10	0	0	0	4.6 a
	とちおとめ	12	5	6	1	0	0	4.3 a
	章 姫	17	12	5	0	0	0	4.7 a
	さがほのか	16	12	4	0	0	0	4.8 a
	ひのしずく	10	4	6	0	0	0	4.4 a
	やよいひめ	13	8	4	1	0	0	4.5 a

A) 健全果指数：5（健全果）～1（不受精果）

B) Kruskal-Wallis 検定により同一収穫日の異なる英字間に5%水準で有意差あり

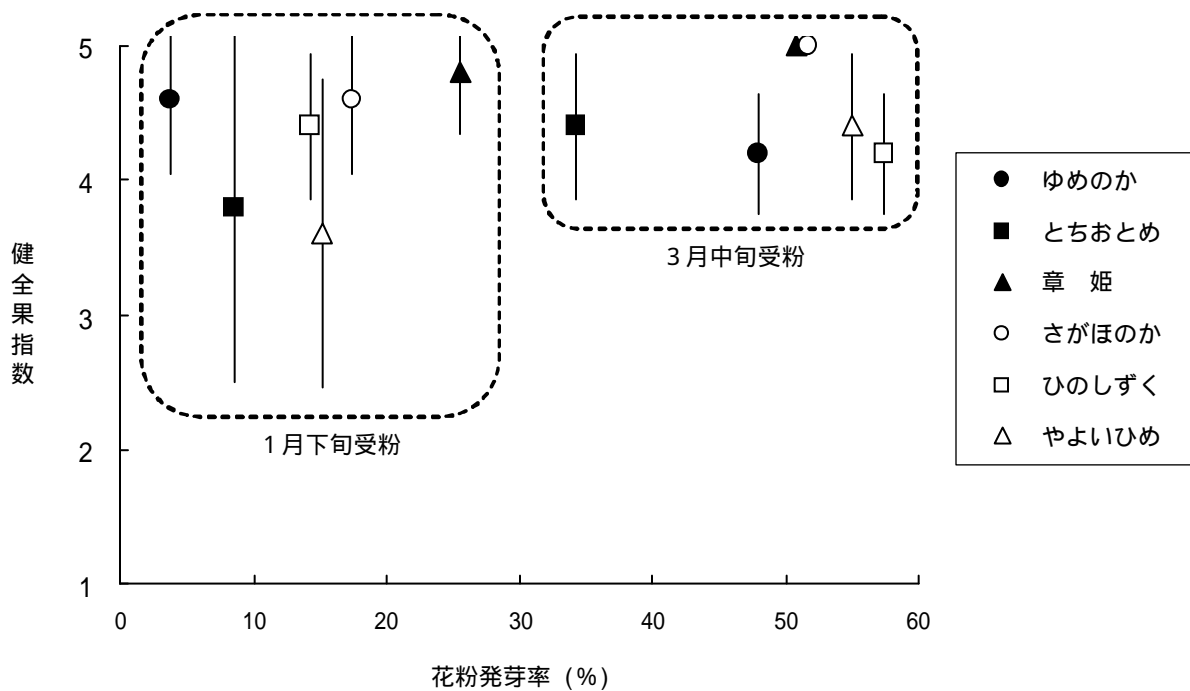


図5 自家受粉したイチゴ果実にみる花粉発芽率と果形との関係（縦棒は標準偏差を示す）
Spearman の順位相関 $r_s = 0.112$ NS, $n = 60$

下しにくい品種・系統では、冬季に栄養状態が低下しにくいものと推測される。近年の研究事例によると、吉田・谷本⁴⁾は生産者のビニルハウス15棟（温度管理不詳）で「女峰」の花粉発芽率を調査した結果、10～11月に平均36%、2月に平均13%、5月に30%以上と報告した。稲葉⁵⁾は試験場内のビニルハウス（最低8確保）で「とちおとめ」の花粉発芽率を調査した結果、1月に19.2%（開花2日後）、3月に26.7%と報告した。いずれも栽培期間を通じて40%を下回り、1～2月の花粉発芽率は低い値を示した。これら花粉発芽率の値及びその季節変化の様相は、本研究で得られた結果と概ね合致した。

奇形果発生に及ぼす花粉稔性の影響について検討した。ミツバチによる受粉果を1～4月に調査した結果、「ひのしずく」及び「やよいひめ」で果形に季節変化が認められ、前者は1及び3月に、後者は3月に不受精による奇形果が多発した。しかし、これら果実の受粉時期と推定される11～1月の花粉発芽率調査結果と照合しても、同品種に著しい稔性低下は認められなかった。このことから、「ひのしずく」及び「やよいひめ」の奇形果は、花粉稔性以外の要因が大きく影響していると考えられた。次に自家受粉を1及び3月に行って果形調査した結果、低い花粉稔性下では健全果指数に大きなばらつきを生じるものの、花粉稔性と奇形果発生程度との間に相関は認められなかった。また、冬季に花粉稔性が著しく低下する品種群（「ゆめのか」・「とちおとめ」）は、冬季に奇形果発生が増加する品種群（「ひのしずく」・「やよいひめ」）と一致しなかった。従って、筆者らの仮説に反し、自家受粉及びミツバチ受粉を通

じて花粉稔性と奇形果発生程度との間に明瞭な因果関係を見出せなかった。

二宮・鈴木¹⁾は、40年以上前に花粉稔性と奇形果発生程度との間に関係性を認め、冬季の花粉発芽率は、奇形果発生が多い「紅鶴」・「堀田ワンダー」でいずれも0%、奇形果発生が少ない「福羽」・「久留米103号」で9.4%・8.5%と報告した。当時とは研究環境が異なるものの、本研究で花粉稔性が低かった品種群（「ゆめのか」・「とちおとめ」）は、1960年代頃に花粉稔性が高かった品種群（「福羽」・「久留米103号」）と同程度の花粉発芽率を示しており、40年に及ぶ品種変遷の中で花粉稔性が高い品種の導入が進んだ結果とみられる。

低い花粉稔性において、健全果が結実するには、多量の花粉が雌ずに付着しなければならない。本研究を進める中で花粉採取時に得た私見であるが、花粉の生産・放出量にも品種間差異が存在すると感じた。また、花粉には、一定数以上の花粉粒が密集して受粉されることで花粉の発芽・花粉管の伸長が促進される「密度効果（密集効果）」が知られる^{8,11)}。この現象は、本研究でも発芽調査時に観察された。花粉発芽率の調査では、花粉粒数を計数するため単離された花粉のみを対象としたが、これに比べて塊状に密集する花粉の発芽は良好であった。また、花粉以外の要因として、高温下の研究事例ではあるが、雌ずいの機能低下による胚（そう果）の発育停止が奇形果発生を誘導するとの報告もある¹²⁾。これらの要因が複合的に関与することで花粉稔性と奇形果発生との因果関係を複雑にし、解釈を困難にするものと推察される。

冬季でも花粉稔性が低下しにくい品種を効率よくス

クリーニングするため、より強い低温ストレスを付与できる無加温条件を設けて調査した。その結果、いずれの品種も無加温処理による稔性の著しい低下は認められなかった。イチゴの花粉が損傷・枯死する低温域は0以下とされるが、低温遭遇時間または順化条件により-2~-3にも耐え得るとの報告もある¹³⁾。一方、品種によって多少の相違はあるが、-1以下に数時間以上放置されると不稔花粉が増加するとの報告もある¹⁴⁾。本研究の無加温ハウスでは、1月13~18日の連日、-1以下に6~8時間遭遇したと思われる。しかし予測と異なり、いずれの供試品種も花粉形成は損なわれず、無加温ハウスにおいても加温ハウスと同程度の発芽能力を維持した。従って、これら品種では、さらに低い温度または長い低温遭遇時間に花粉稔性を著しく低下させる閾値が存在するのであろう。

本研究で供試した6品種は、それぞれ温度・日照条件等が異なる地域で育成されたものである。そこで育種の視点から、花粉稔性の高低または奇形果発生程度の多少を遺伝的に決定づける親品種・系統の特定を試みて3世代前まで系譜を遡ったが、特異的な品種・系統は見あたらなかった。むしろ共通の育種素材が散見され、いずれの品種も「女峰」及び「とよのか」の一方または両方をそれぞれ育成過程で1~3回ずつ交雑に用いていた(系譜略)。これらから、イチゴにおいて高い花粉稔性系統を利用する育種展開の糸口は見出せなかった。

以上の結果から、現在の促成栽培用品種でも冬季の花粉稔性及び奇形果発生程度にそれぞれ品種間差異が認められた。その一方、両事象の間に明瞭な因果関係は成立しなかった。

引用文献

1. 二宮敬治, 鈴木当次. イチゴの奇形果に関する研究. とくに不稔花粉の発生と高低温の影響について. 静岡農試研報. 10, 61-70(1965)
2. 施山紀男. 生理生態特性からみたイチゴ栽培の現状と課題〔9〕. 農業および園芸. 84(1), 118-122(2009)
3. 石川恵子. 植物バイオの実験室. 花粉発芽の育種への利用と最近のアプローチ. 農業電化. 62(4), 16-17(2009)
4. 吉田裕一, 谷本圭一郎. イチゴ「女峰」花粉稔性の変化と日射量、気温並びに体内炭水化物、無機養分濃度との関係. 岡山大学農学部学術報告. 88, 39-45(1999)
5. 稲葉幸雄. イチゴ「とちおとめ」の花粉と雌ずいの受精能力. 栃木農試研報. 50, 51-61(2001)
6. 武井幸雄. 蔬菜の新品種16(2006年版). 誠文堂新光社. 東京. p.59(2006)
7. 石川恵子. 植物バイオの実験室. 冬のピーマンと花粉の良し悪し. 農業電化. 62(2), 20-21(2009)
8. 藤下典之. 園芸学実験・実習.(大阪府立大学農学部園芸学教室編). 養賢堂. 東京. p.78-82(1990)
9. 並木隆和, 藤本幸平, 大林直鉦, 木村雅行. イチゴの花粉生成並びに花粉発芽に関する研究(第2報)花粉生成におよぼす光量と窒素の影響. 園学要旨. 昭44年秋. 160-161(1969)
10. 施山紀男. 日本のイチゴ. 養賢堂. 東京. p.89-96(2010)
11. 生井兵治. 花粉学事典(日本花粉学会編、新装版). 朝倉書店. 東京. p.316(2008)
12. Pipattanawong, R., Yamane, K., Fujishige, N., Bang, S. and Yamaki, Y. Effects of high temperature on pollen quality, ovule fertilization and development of embryo and achene in 'Tochiotome' strawberry. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 78(3), 300-306(2009)
13. 木村雅行. 野菜園芸大百科〔第2版〕3イチゴ. 農山漁村文化協会. 東京. p.97-112(2004)
14. 川里宏, 大和田常晴, 大橋敢. イチゴの奇形果発生に関する研究(第5報)保温開始前の低温による雄ずい不完全花の発生. 栃木農試研報. 17, 70-75(1973)