

博士論文

ブロッコリーの側枝形成機構の解明と
2花蕾どり作型の開発

**(Elucidation of lateral shoot formation and
development of the two heads harvesting
system in broccoli)**

高橋 徳

目次

緒言	3
第1章 分枝特性と側枝発生様式の品種間差の解明	12
1. 緒言	
2. 材料及び方法	
3. 結果	
4. 考察	
5. 摘要	
第2章 腋芽発生様式の解明	31
1. 緒言	
2. 材料及び方法	
3. 結果	
4. 考察	
5. 摘要	
第3章 頂花蕾収穫後の側枝利用（L字仕立て）による4~5月期の収量の解析	44
1. 緒言	
2. 材料及び方法	
3. 結果	
4. 考察	
5. 摘要	
第4章 L字仕立て栽培の有効性と品種適性の解明	63
1. 緒言	
2. 材料及び方法	
3. 結果	
4. 考察	
5. 摘要	
第5章 摘心による側枝2花蕾どり（V字仕立て）による秋冬作の収量の解析	74
1. 緒言	
2. 材料及び方法	
3. 結果	
4. 考察	

5. 摘要

総合考察	95
摘要	102
英文摘要	105
謝辞	109
引用文献	110

【緒言】

1) ブロッコリーの起源と概要

ブロッコリー (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) はアブラナ科アブラナ属に分類される野菜で、紀元前 6 世紀頃にギリシャ人が地中海沿岸部で利用していた野生種のケールを起源としていると考えられている (Buck, 1956 ; Li ら, 2019 ; Thompson, 1976). この野生種のケールは自家不和合性を有していたため、互いに容易に交雑し、多数の雑种植物が形成された (藤目ら, 2004). 今日利用されるケール (*B. oleracea* L. var. *acephala*), カイラン (*B. oleracea* L. var. *alboglabra*), カリフラワー, ロマネスコ (*B. oleracea* L. var. *botrytis*), キャベツ (*B. oleracea* L. var. *capitata*), メキャベツ (*B. oleracea* L. var. *gemmifera*), コールラビ (*B. oleracea* L. var. *gongylodes*) 等もまたその野生種のケールから分化したと考えられており、いずれもブロッコリーと同種である (Cheng ら, 2014). 中でも、カリフラワーは花椰菜 (はなやさい), ブロッコリーは芽花椰菜 (めはなやさい), 緑花椰菜 (みどりはなやさい), 木立花椰菜 (きだちはなやさい) とも称され、可食部が発達した花芽や花茎であることを特徴としている (熊澤, 1956). このようなブロッコリー・カリフラワー型植物は 1490 年頃イタリアへ伝わり品種改良が進んだ (Thompson, 1976). そして 18 世紀にかけて広くヨーロッパに普及したと考えられている (山川, 2016). アメリカへは 1806 年に初めて数品種が紹介された記録があり、1923 年にイタリア系移民が本格的な栽培を始めたとされる. 現在ではカリフォルニア州を中心に世界有数の産地を形成している.

日本には明治時代の初めに導入されたが、当時は一般には普及しなかった (熊澤, 1956). 第二次世界大戦後、日本の気候にあった品種改良が進むとともに、食の洋風化と健康志向の高まりを受け急速に普及した (藤目ら, 2004). 1988 年以前の農林水産省の統計情報では、ブロッコリーとカリフラワーは合わせて「カリフラワー」という一品目として扱われていたため、両者の生産量の正確な推移は不明であるが、品目名が「カリフラワー」であったことから、当時国内ではカリフラワーの生産・流通が主体であり、カリフラワーが先行して普及したことが伺われる. 藤目ら (2004) によると、1960 年代初期、東京市場でのカリフラワー取扱量は約 5,000~6,000t であったものが、1970 年代初期には約 11,000~12,000t と倍増した. しかし、1980 年代になると緑黄色野菜の人気の高まりとともに、冷蔵設備の普及によりブロッコリーの生産が急速に拡大した. 統計上、両者が別の品目として扱われるようになった 1989 年では、国内のブロッコリー、カリフラワーの出荷量はそれぞれ 77,000t, 43,600t と、ブロッコリーが大きく上回っている. その後も両者の差は拡大し続け、2018 年時点ではブロッコリーの出荷量が 138,900t であるのに対し、カリフラワーは 16,600t と、その差は 8 倍以上に広がっている (農水省, 2020). ブロッコリー・カリフラワーの世界での生産量は、2008 年に約 1,995 万 t, 2018 年に約 2,650 万 t と、10 年間で 32.8% 増加している (FAOSTAT, 2020). 2018 年の生産量のうち、7 割以上は、1 位の中国 (1,067 万 t) と 2 位のインド (880 万 t) で占められており、3 位のアメリカ (120 万 t) を大きく引き離している. 日本の生産

量約 16 万 t は世界で 13 位となっている。生産量において日本は決して突出しているわけではないが、ブロッコリーの育種においては、日本は世界的に先導的な立場にある。1963 年、タキイ種苗（株）からブロッコリーとして世界初の F₁ 品種‘中晩生緑’が発表される（タキイ種苗（株），2020）。1970 年以前、アメリカでは固定品種の利用が主体であったが、1970 年代初め、（株）サカタのタネが発表した‘グリーンデューク’という F₁ 品種は従来の品種と比較して花蕾品質が良く、その後発表した‘ショウゲン’、‘マラソン’とともにブロッコリーのシェアを拡大し、一時的に世界シェア 80%、現在でも世界シェア 50%以上を誇ると推定されている（（株）サカタのタネ，2014）。アメリカの事例と同様に、国内でもかつては固定品種が利用されていたが、その後は F₁ 品種の利用が拡大していく。100 年以上前にイタリアで誕生し、日本でも使用されていた固定品種‘ドシコ’（藤目ら，2004），及び 1980 年に発表された F₁ 品種‘緑嶺’，2013 年に発表された F₁ 品種‘おはよう’を比較すると、花蕾のボリュームが増加し、丸みを帯びた形状（ドーム型と呼ばれる）に変化していることがわかる（図 1）。形態の変化は花蕾形状に留まらず、主茎が短縮し、側枝が抑制されている様子も伺える。「緑の革命」と呼ばれる 1940~1960 年代にかけて実現された穀物の生産性の飛躍的増加は、短稈性品種の開発によって茎へ供給されていた同化産物を子実生産へ向けることによって達成されたが（石井ら，2000），ブロッコリーでも同様に、花蕾の高収量品種が選抜される過程で短稈性かつ少分枝性の形質が伴ったと推測される。他にも、耐病性、耐暑・耐寒性、早晩性といった作物として一般的な形質から、ブロッコリーでは着色（濃緑色が好まれる）、アントシアン発生の有無（紫色に着色すると市場価値が低下する）といった形質も重要視される。現在も民間企業を中心に盛んに新品種開発がされており、最新の「蔬菜の新品種 20」には 129 品種掲載されている（伊藤，2019）。

2) ブロッコリーとカリフラワーの遺伝的差異

カリフラワーとブロッコリーが形態的に異なる野菜として区別・確立された正確な年代は不明だが、側花蕾型（Sprouting type）のブロッコリーに関する記録は 16 世紀にまで遡ることができる（Nieuwhof，1969）。1724 年の Miller's Gardeners' Dictionary には「スプラウト・カリフラワー」、「イタリアン・アスパラガス」という記述があり、この時には既に、カリフラワーに対して側花蕾型のブロッコリーが区別されていたといえる（Gray，1982）。ブロッコリーの可食部は花蕾（からい）と呼ばれ、花器官の分化が完了した花芽の集合体及びそれを支持する花茎である。それに対して、カリフラワーの花蕾は花器官が未分化な花序分裂組織（inflorescence meristem）の細胞塊で形成されている。花器官の分化が初期まで進んだ段階の花蕾を産出する、両者の中間的な性質を示す品種もあり、シシリアン・パープル・カリフラワー型（もしくはケープ・ブロッコリー型）として知られている（Kop ら，2003）。ブロッコリーの花蕾形態の方がより野生種に近いことから、ブロッコリーを起源としてカリフラワーが誕生したと考えられており（Nuez ら，1999），DNA 多型の解析からも、その説が支持されている（Branca，2008）。



図1 ブロッコリー品種の形態変化

固定品種‘ドシコ’，1980年に発表されたF₁品種‘緑嶺’及び2013年に発表されたF₁品種‘おはよう’の外観。見やすいように葉は全て取り除いてある。

シロイヌナズナでは、*APETALA1* (*API*) は *LEAFY* (*LFY*) 等とともに花芽分裂組織決定遺伝子 (floral meristem identity gene) として機能するとともに、*APETALA2* (*AP2*) とともに ABC モデルの A クラスに属し、がく片と花卉形成に関与している (Irish・Sussex, 1990 ; Irish, 2017 ; Mandel ら, 1992). そのため *API* 欠損変異体である *ap1* の花では、花卉は発生せず、本来がく片がある位置に葉様の器官が形成される等、花器官が正常に分化しない。*CAULIFLOWER* (*CAL*) は *API* と同様に *MADS*-box 遺伝子に分類されるが、単独の欠損変異体 *cal* は異常な表現型を示さないものの、*API* との 2 重変異体 *ap1/cal* では異常花の表現型が促進され、花芽分裂組織 (floral meristem) が花序分裂組織の構造体、すなわちカリフラワー状になることが報告されている (Kempin ら, 1995). さらに、Kempin ら (1995) はカリフラワーの有する *CAL* ホモログ遺伝子 (*BoCAL-a*) の第 5 エキソンに終止コドンが存在し、*BoCAL-a* が機能的でないことも示している。Smith・King (2000) は、野生型の *BoAPI-a* , *BoCAL-a* をホモ接合体で有するブロッコリー系統 (AACC) 及び両遺伝子の欠損型をホモ接合体で有するカリフラワー系統 (aacc) を用いた遺伝学的解析により、両遺伝子の野生型を有する個体 (AACC 及び AaCc) がブロッコリー型、両遺伝子とも欠損型 (aacc) である個体はカリフラワー型、いずれか一方の遺伝子が欠損型 (AAcc 及び aaCC) である個体は中間的な、すなわちシシリアン・パープル・カリフラワー型の表現型を示すことを報告した。これらの結果から、ブロッコリーとカリフラワーの花蕾を特徴付ける遺伝子は *BoAPI-a* 及び *BoCAL-a* であり、それぞれ野生型の系統がブロッコリー、2 重変異体がカリフラワーであると理解されている (Kop ら, 2003 ; Labate ら, 2006).

また、フラクタル構造の花蕾が特徴的なロマネスコはカリフラワーの一種である。生殖成長転換直後の茎頂分裂組織の直径が、ブロッコリーやカリフラワーが 390~430 μ m であるのに対し、ロマネスコは約 500 μ m と大きく、ある一定間隔に発生する花序分枝原基数もブロッコリーが 11~12、カリフラワーが 15~16 であるのに対し、ロマネスコは 20~21 と多く、このような原基発生率の高さが特有の幾何学的構造を生み出す要因と考えられている (Kieffer ら, 1998). ロマネスコが有する帯状の大きな茎頂分裂組織は、シロイヌナズナの *CLAVATA1* (*CLV*) 遺伝子欠損変異体 *clv1*, *clv4* の特徴と類似していることから、ロマネスコの有する *CLV* ホモログ遺伝子が機能的でない可能性が指摘されている。このように、シロイヌナズナで機能が特定されている遺伝子から、ブロッコリー類の表現形質の一部が説明されることもあるが、その詳細な遺伝的解析は十分に進んではいない。

3) ブロッコリーの国内での生産と作型

直近の 10 年間 (2008~2018 年) で、国内の野菜の作付面積が 500,700ha から 464,100ha と 7.3%減少している一方で、ブロッコリーの作付面積は 12,700ha から 15,400ha と 21.3%も増加しており、今後も堅調な需要推移が予想されている (農林水産省, 2020). 一方で、国内で消費されるブロッコリーのうち、外国産ブロッコリーの割合は 31.3% (2008 年) から 36.5% (2018 年) と増加しており、需要の増加に対して国内生産が追いついていない ((独) 農畜

産業振興機構, 2019). 特に, 冷凍ブロッコリーの輸入量は同 10 年間に 22,712t から 57,332t と 2.5 倍以上に増加している. これは, 冷凍野菜が, 調理の簡便さに加え, 季節によって価格と生産量の変動する生鮮野菜と違い, 年間を通じて安定した価格と品質で入手できるというメリットから, 特に加工業務用での利用が拡大しているためである ((独) 農畜産業振興機構, 2015). したがって, 国産ブロッコリーのさらなる増産が求められていると同時に, 周年的な安定生産を実現することが重要であるといえる.

ブロッコリーは比較的冷涼な気候を好む野菜で, 月間平均気温が 16~18℃となる時が最も生育が良いとされる (Le Strange ら, 1996). 正常な花芽の分化と発達のためには 23℃以下が良いとされ, 30℃以上で花蕾の発達が阻害される (Björkman・Pearson, 1998 ; Farnham・Björkman, 2011). 花成誘導のためには春化が必要であるが (Uptmoor ら, 2012 ; Wurr ら, 1995), 生育初期に 10℃以下の低温に遭遇すると早期抽苔を起こす危険があり (Grabowska ら, 2013 ; Miller ら, 1985), 氷点下では低温障害を生じる (Tan ら, 1999). そのため, 年間を通してブロッコリーの需要がある一方, 生産量の季節変動は大きい. 国内の主な作型は, ①高冷地春まき夏どり栽培 (収穫期 6 月~9 月頃), ②夏まき秋どり栽培 (収穫期 10 月~12 月頃), ③暖地夏まき冬春どり栽培 (収穫期 11 月~3 月頃), ④冬春まき初夏どり栽培 (収穫期 5 月~6 月頃) に大別できる (藤目ら, 2004). それぞれの産地で, 定植時期をずらしたり, 早晚性の異なる品種を組み合わせたりすることで, 数か月にわたって収穫・出荷が可能となる. ブロッコリーの収穫量が多い上位 5 都道府県 (2017 年) は, 北海道, 埼玉県, 愛知県, 香川県, 長野県であり, これら 5 道県で国内総収穫量の約半量を占めている (農林水産省, 2019). おおよそではあるが, 冷涼な北海道と長野県は①, 沿岸部で温暖な愛知県と香川県は③, 埼玉県は②の作型に分類でき, さらに埼玉県ではトンネル栽培によって④を前進させた冬まき春どり栽培 (収穫期 4~5 月) も盛んである. このような全国的な産地の切り換えによって年間を通して国産品が流通しているが, 夏季の高温と冬季の低温はブロッコリーの栽培適温からの乖離が大きく, 栽培できる産地が限られてくる. そのため, 8~9 月頃と 4~5 月頃がブロッコリーの端境期とされ (佐藤, 2015), 周年安定供給の観点から, これらの時期に増収できる技術の確立が求められている.

4) ブロッコリーの側枝利用

植物は資源獲得のための栄養成長と, 種子生産のための生殖成長を最適化するために, 外部環境に応じて各器官へ同化産物を分配する (Bazzaz ら, 1987 ; McCarthy・Enquist, 2007 ; McConnaughay・Coleman, 1999 ; Poorter・Nagel, 2000). 一個体が作り出せる同化産物には限りがあるため, その分配は適切に調整される必要がある. 頂芽が健全に成長している限り, 側枝は生活環を全うする上で必須の器官ではなく, 過剰な分枝は時として種子産生効率を低下させる (Dun ら, 2006). したがって, 茎頂存在下では腋芽の伸長が抑制される頂芽優勢という現象がみられる (Cline, 1991 ; Horvath ら, 2003 ; Phillips, 1975). さらに, 腋芽伸長の促進や抑制には, 植物の発達段階や葉齢, 植物ホルモンや遺伝子発現といった内生要因,

日長や気温などの環境要因が複雑に関与しており、現在も盛んに研究されている (Beveridge ら, 2003 ; Dun ら, 2006 ; Luo ら, 2019 ; Tanaka ら, 2006). 側枝の伸長は同化産物が余剰の場合には促進され、同化産物が不足した場合には停滞するという可変性を備えているが (Lafarge・Hammer, 2002), イネで過剰な側枝 (分げつ) が葉の窒素欠乏を誘発し収穫指数を低下させた例や (Schnier ら, 1990), 対照品種と比較して分げつが 40% 抑制されたコムギの系統では、その他の供試品種より収量が上回る等 (Duggan ら, 2005a, b ; Kebrom ら, 2012), 側枝の発生・伸長が減収を引き起こす例は多くみられる. 花き生産では、1 つの大輪に仕立てるために腋芽が取り除かれ (Adjei-Frimpong ら, 2011 ; Cockshull, 1982), トマトやナス等の果菜類でも品質と収量向上のために側枝数は制限される (De Swart ら, 2006 ; Georgiev, 1991 ; Maghfoer ら, 2015). このように、側枝の発生・伸長は生産物の収量や品質に与える影響が大きく、農業上関心の高いテーマである.

ブロッコリーでは、目的によって側枝の利用方法が異なる. まず、ブロッコリーの品種は頂花蕾型 (Heading type) と側花蕾型 (Sprouting type) の 2 種類に大きく分けられる (Gray, 1982 ; Martin・Sideman, 2012). 頂花蕾型品種は、頂芽由来の花蕾 (頂花蕾) が収穫・利用されるため、花蕾は大きくてボリュームがあるが、1 株から 1 つしか収穫することができない (Erdem ら, 2010 ; Jett ら, 1995 ; Tremblay, 1989) (図 2a). 日本で流通するブロッコリーの大部分はこの頂花蕾であり、側枝発生の少ない品種が好まれる傾向にある (Le Strange ら, 1996). 頂花蕾型品種の中には、頂・側花蕾兼用型のように称される品種もあり (伊藤, 2019), 市場出荷可能な大きさの頂花蕾を収穫した後で、引き続き側枝由来の花蕾 (側花蕾) を収穫することができる (Pornsuriya・Teeraskulchon, 1997 ; Yoldas ら, 2008) (図 3). 側花蕾の収穫によって総収量を増やすことができるが、花蕾径が数 cm 程度の小さな側花蕾は流通規格を満たさず、通常は市場出荷ができないために、国内で生産・利用されることは少ない. そこで、側花蕾を大きくして、1 株から市場出荷可能な大きさの花蕾を複数収穫することを試みた研究や技術も報告されている (小寺, 1988 ; Pornsuriya・Teeraskulchon, 1997 ; 佐藤, 2015). 一方で、側花蕾型品種では、頂花蕾は大きくなならないが側枝が旺盛に発生する. 特定のステージで頂花蕾は取り除かれ、その後、発生する小さな側花蕾をその茎ごと収穫・利用する (Martin・Sideman, 2012 ; Reilly ら, 2014). このように、ブロッコリー品種の分枝特性及び栽培・利用方法は多岐にわたっている.

植物の側枝は、その発生起源から、葉腋部の腋芽分裂組織 (Axillary meristem : AM) から発生する「腋芽 (axillary bud)」と、地際部の瘤状組織等から発生する「不定芽 (adventitious bud)」の 2 種類に分類できる (Anderson ら, 2001). ブロッコリーにおいても腋芽と不定芽がみられ (図 2a, b), 本稿での「側枝」という表現はこの両者を区別していない. ただし、本研究で不定芽を含む可能性がある試験結果は一部 (実験 1-1, 3 の 'グランドーム', 及び実験 5-2 第 5 葉齢 V 字区) に限られており、基本的に腋芽を調査、解析の対象としている. また、その品種が呈する側枝の個々の形質、すなわち、側枝発生本数の多少、伸長程度や形状等を総合して分枝特性と表現する.

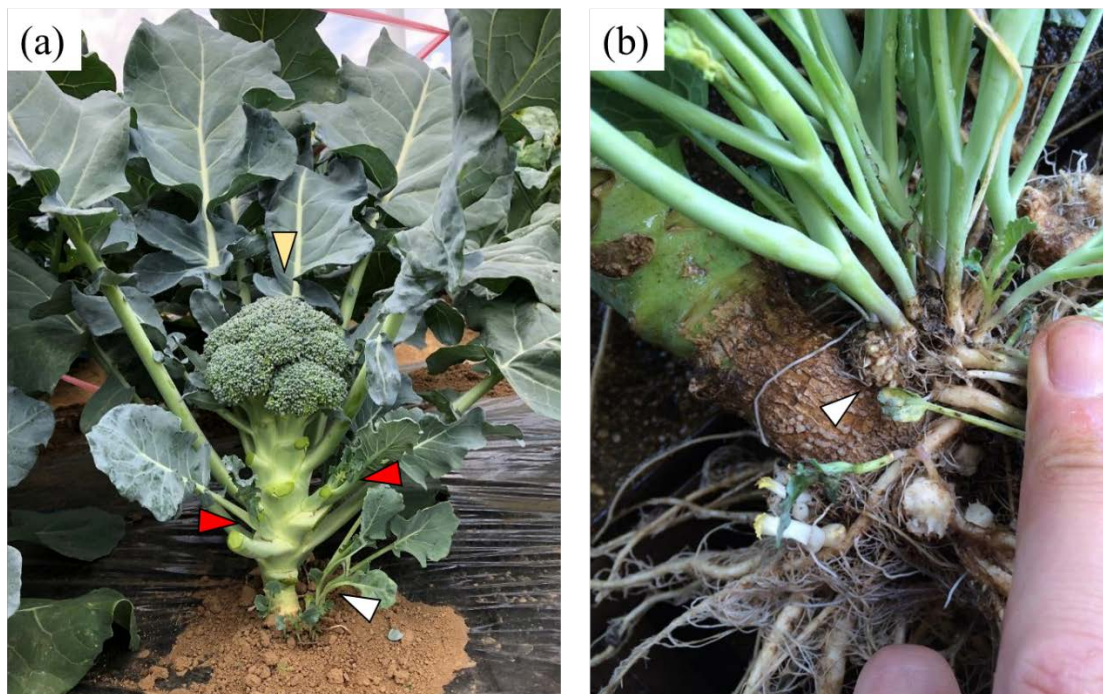


図2 ブロッコリーの頂花蕾と側枝の様子

(a) 側枝が発生している頂花蕾型ブロッコリーの外観. 頂花蕾 (黄矢頭), 葉腋から発生している腋芽 (赤矢頭) 及び地際から発生している不定芽 (白矢頭). 見やすいように一部の葉を取り除いてある. (b) 不定芽の発生起源となっている瘤状組織 (白矢頭).



図3 頂花蕾収穫後の株の外観
側枝（腋芽）が発達した，小さな側花蕾が複数みられる．

5) 本研究の目的

産地や用途によってブロッコリーの出荷規格は異なるが、一般的な青果品としての規格は、概ね、花蕾径 10~11cm では M サイズ、11~13cm では L サイズとされる。10cm 以下では S サイズか、産地によっては規格が存在しない、すなわち市場出荷できない可能性がある。その一方で、側花蕾であっても花蕾径が 10cm 以上あれば、頂花蕾同様に市場出荷が可能である。そこで本研究では、ブロッコリーの収量を増加させるために、ブロッコリー側枝発生様式を解明し、側花蕾を 10cm 径以上に肥大させて、1 株から市場出荷可能な花蕾を 2 個収穫する 2 花蕾どり技術を確立し、新しい作型を創出することを目的とした。

まず、ブロッコリー側枝の基本的な特性について理解するために、ブロッコリー地上部における主枝（側枝以外の器官、すなわち頂花蕾、主茎、主茎葉）と側枝の割合や両者の競合関係を明らかにし、側枝の形状や発生程度の品種間差を解明した（第 1 章）。続いて、葉腋部の光学顕微鏡観察を通して、ブロッコリーの腋芽発生様式について基礎的な理解を深めた（第 2 章）。そして、4~5 月端境期での増収を実現するために、頂花蕾収穫後に 10cm 径の側花蕾収穫を可能にする「L 字仕立て栽培」の確立に関する研究を行った（第 3, 4 章）。また、年間で最も収穫量の多い秋冬作期においては 12cm 径での出荷が理想的であるため、秋冬作において 12cm 径の 2 花蕾どりを可能にする「V 字仕立て栽培」の確立に関する研究を行った（第 5 章）。

第 1 章

分枝特性と側枝発生様式の 品種間差の解明

1. 緒言

ブロッコリーの分枝特性は品種によって大きく異なっており、頂花蕾が大きい品種ほど側枝発生が少ないということが経験的に知られている (Bouquet, 1950; Le Strange ら, 1996). ただし、実際にどの程度の品種間差があるのか、ブロッコリーの側枝の有無が主枝にどのような影響を与えるかは詳しく知られていない. ブロッコリーの側花蕾収穫技術を確立すること、すなわち、慣行栽培と同様に頂花蕾を収穫した上で、その後一定以上の大きさの側花蕾を収穫していくことは、競合関係にあると予想される頂花蕾と側花蕾との発達バランスを最適化することになる. そのために、主枝と側枝との競合関係を中心に、ブロッコリー地上部の各部位への同化産物分配について明らかにすることは極めて重要である. イネでは収量を評価する際にそれぞれの品種の収量構成要素 (単位面積当たり穂数×1 穂粒数 ×登熟歩合×玄米千粒重) に分解してその品種や栽培の特徴を解析する手法が行われている (黒田ら, 1999 ; 丸山, 2007) が、ブロッコリーにおいても、ある品種の個体が有する側枝の量をその構成要素に分解して比較することで、その品種の分枝特性を解析することが可能であると考えられる. 本章では、1 個体当たりの節数 (Number of nodes : NN), 1 つの節に腋芽が発生する確率 (Probability of axillary bud presence : PA), 側枝 1 本当たりの新鮮重 (Fresh weight of lateral branch : FB) の 3 つを、1 個体が有する側枝新鮮重の構成要素とみなし、品種の分枝特性について評価することを試みた. 加えて、品種間で側枝の形状を比較、整理し、ブロッコリーの側枝形成のメカニズムについて明らかにしようとした.

一方、ブロッコリーの収量を評価する上で最も重要な頂花蕾の新鮮重 (以下、頂花蕾重) については、栽植密度を増加させると頂花蕾重と頂花蕾茎部の直径 (以下、頂花蕾茎径) が減少する (Kahn ら, 1991) との報告があることから、頂花蕾重の品種間差も頂花蕾茎径の違いで説明できる可能性がある. Francescangeli ら (2006) もまた、栽植密度を増加させると頂花蕾重は減少するが頂花蕾径は変化しなかったことから、頂花蕾重の変化は頂花蕾茎径の変化に基づく可能性を指摘している. 頂花蕾重は収量に直接影響することから、頂花蕾重と頂花蕾茎径の関係を明らかにすることはブロッコリー栽培上有益な知見となり得る.

そこで本章では、主枝と側枝の競合関係を明らかにするために、分枝特性の異なる 6 品種の地上部に占める各部位の比率と、そのうち安定的な側枝発生がみられた 4 品種で側枝を除去した場合の各部位の比率の変化を調査した. 続いて、その 4 品種について側枝形状を比較するとともに、上述の側枝新鮮重構成要素 (NN, PA, FB) を明らかにした. 最後に、頂花蕾重と頂花蕾茎径の相関について、この 6 品種のデータを一般化線形モデル (GLM) によって解析した.

2. 材料及び方法

1) 実験 1-1. 地上部構成比率の解明

栽培試験は国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 (以下、農研機構) 野菜花き研究部門の茨城県つくば市観音台の圃場で行った. ブロッコリー品種、‘グランドーム’、‘ピクセル’、‘緑嶺 (りょくれい)’ (以上、(株)サカタのタネ)、‘まどか’ ((株)ブローリー

ド), ‘夢ひびき’ (ナント種苗 (株)), ‘スピードドーム’ (みかど協和 (株)), を用いた. ‘緑嶺’は頂・側花蕾兼用型品種, それ以外は頂花蕾型品種である. これらの品種の種子を 2017 年 1 月 4 日, セル成型苗専用土 (野菜養土 S タイプ, ヤンマー (株)) を充填した 128 穴セル成型トレイに播種した. 育苗期間中はガラス温室内で最低気温が 10°C を下回らないように加温し, 播種から 2~3 週間後にセル成型トレイ 1 枚につき液肥 (OK-F-9, OAT アグリオ (株)) の 1,000 倍液を合計 2L 与えた. 定植 3~5 日前から最低気温が 1°C を下回らないように加温したビニル温室に移し, 低温順化の後, 2 月 15 日に定植し, 農業用ビニル (以下, 農ビ) 製のトンネル (厚さ 0.075mm) で被覆した. 側枝の発生を促すために, 一般的な栽植密度 3,000~3,600 株/10a (Jett ら, 1995 ; Schellenberg ら, 2009) の約半分である 1600 株/10a (畝幅 160cm, そのうち黒マルチ被覆幅は 60cm, 株間 40cm の 1 条植え) で植え付けた. 施肥は化成肥料 (くみあい化成 7 号, 日東エフシー (株), くみあい CDU 複合燐加安タマゴ S555, ジェイカムアグリ (株)) を用い, N:P₂O₅:K₂O=40:40:30kg/10a とした. 頂花蕾径が 12cm に達した時点で地上部を地際から刈り取り, 頂花蕾, 主茎についていた葉 (主茎葉), 側枝, 以上を切り離し残った主茎部 (残りの主茎部) の 4 部位に分解した. それぞれの部位の新鮮重を計測し, 地上部全体に占める割合を算出した. 頂花蕾は先端から長さ 15cm に切りそろえ, 葉柄は花蕾の幅か, それよりよりやや短めに切り落とした状態に調製した (図 1-1). 側枝は, 腋芽, 不定芽に関わらず基部の太さが直径 5mm 以上のものを計測対象とし, その新鮮重の合計を側枝重とした. 葉面積は葉柄を含めて, 葉面積計 (LI-3100, メイワフォーシス (株)) で計測した. 各品種 6 個体を 1 反復とし, 3 反復設定した. 各品種, 3 個体を, 80°C に設定した乾燥機内で 1 週間乾燥させたあと乾物重を計測し, 部位毎に乾物率 (乾物重/新鮮重) を算出した.

2) 実験 1-2. 側枝除去効果の解明

供試品種は‘夢ひびき’, ‘ピクセル’, ‘スピードドーム’, ‘緑嶺’であり, 2018 年 2 月 14 日に播種し, 3 月 9 日に定植した. 栽植密度が 3,125 株/10a (畝幅 160cm, そのうち黒マルチ被覆幅は 100cm, 株間 40cm, 条間 60cm の 2 条植え) であることを除いて育苗・栽培条件は実験 1-1 と同様とした. 各品種 3 個体を 1 反復とし, 対照区と側枝除去区でそれぞれ 3 反復設定した. 側枝除去区では, 2~3 日に 1 度観察し, その時に発生していた側枝を全て取り除いた. 頂花蕾の花蕾径が 12cm に達した時点で地上部を地際から刈り取り, 実験 1 と同様に 4 部位に分解し, 各部位の新鮮重を計測した.

3) 実験 1-3. 側枝形状・発生様式の品種間比較

実験 1-1 の各個体について, 節数 (以下, NN) と, 肉眼で確認できる腋芽の本数を計測した. NN は, 子葉と本葉第 1 葉に挟まれた節を第 1 節とし, 頂花蕾を構成する花序を葉腋に持つ葉の 1 つ下の節までの数とした. 1 つの節に腋芽が発生する確率を腋芽発生確率 (以下, PA) とし, 1 個体についていた腋芽の本数を NN で除して算出した. 基部直径が 5mm 以上の個々の側枝について, 1 本当たりの側枝新鮮重 (以下, FB), 葉面積, 基部直径 (太さ), 基部から成長点もしくは側花蕾の先端までの長さ, 側花蕾径を計測した.

4) 実験 1-4. 頂花蕾重と茎径の相関関係の解析



図 1-1 収穫，調製後の花蕾外観

頂花蕾重と頂花蕾茎径の解析は、一般化線形モデル (Generalized linear model : GLM) を用いて行った (Crawley, 2005). 頂花蕾重を応答変数 A とし、これが正規分布に従うと仮定した。頂花蕾茎径を説明変数 S , リンク関数を \log として以下のように立式した。

$$\ln(A) = \beta_0 + \beta_1 S + \beta_2 S^2.$$

係数 ($\beta_0, \beta_1, \beta_2$) 及び赤池情報量基準 (Akaike's information criterion : AIC) は、 S の一次項及び二次項を含む式 (Eq. #1), 一次項のみを含む式 (Eq. #2) 及び二次項のみを含む式 (Eq. #3) のそれぞれについて、R の glm 関数を用いて推定した。

$$\text{Eq. \#1: } A = \exp(\beta_0 + \beta_1 S + \beta_2 S^2)$$

$$\text{Eq. \#2: } A = \exp(\beta_0 + \beta_1 S)$$

$$\text{Eq. \#3: } A = \exp(\beta_0 + \beta_2 S^2).$$

係数の有意性, 決定係数 (R^2) 及び AIC の値から最適なモデルを選択した。

5) 統計解析

本研究で実施された各種統計検定, 相関分析, 回帰分析, 一般化線形モデル (GLM) には, 統計ソフト R を用いた (Crawley, 2005 ; R Core Team, 2015). 以降の第 2~5 章で行われた統計解析も同様に R を用いた。

3. 結果

1) 実験 1-1. 地上部構成比率の解明

各品種の収穫時の様子を図 1-2 に示した。各品種が収穫基準である花蕾径 12cm に達したのは、最も早い品種で定植後 68 日後、最も遅い品種で 76 日後であった (表 1-1)。頂花蕾重は‘まどか’で最大の 515.7g となり、‘緑嶺’で最小の 281.3g となった。地上部重に占める頂花蕾重の割合は‘まどか’で最大となり、31.4%であった (図 1-3a)。「グランドーム」、‘夢ひびき’、‘ピクセル’、‘スピードドーム’の頂花蕾重の割合は約 25%であり、最小は‘緑嶺’の 17.2%であった。

地上部重に占める主茎葉重の割合は‘まどか’ (62.2%) と‘グランドーム’ (66.6%) がそのほかの品種と比較して有意に大きかった。一方、主茎葉重の割合が最小となったのは‘緑嶺’で、26.6%であった。

側枝について、‘まどか’には側枝がみられなかった。‘グランドーム’の大部分 (77.8%) の個体には側枝がみられなかったが、一部の個体には図 1-2 のような太い側枝がみられた。その側枝は、地際または土中から発生していたという点では不定芽のようであったが、通常、軟弱で無数に発生する傾向がある不定芽に比べると頑強かつ本数が少なかった (図 2, 図 1-2)。土寄せによって埋没した低葉位節の腋芽である可能性も考えられたが、最終的に、‘グランドーム’の側枝は腋芽か不定芽かについては明確に断定はできなかった。いずれにしても、大部分の個体には側枝が発生していなかったことから、‘グランドーム’1 個体の地上部重における側枝重の割合は低く、2.9%となった。その他の 4 品種は安定的に側枝が発生し

表 1-1 各品種の定植から収穫までの日数と頂花蕾新鮮重

品種	定植後日数 (日)	頂花蕾新鮮重 (g)
まどか	75 ± 0.6 ^z	515.7 ± 3.7
グランドーム	76 ± 0.3	457.6 ± 3.1
夢ひびき	71 ± 0.5	381.0 ± 8.0
ピクセル	68 ± 0.7	342.1 ± 9.3
スピードドーム	70 ± 0.3	334.3 ± 3.5
緑嶺	73 ± 0.6	281.3 ± 6.0

^z 平均値 ± 標準誤差 (n = 3)

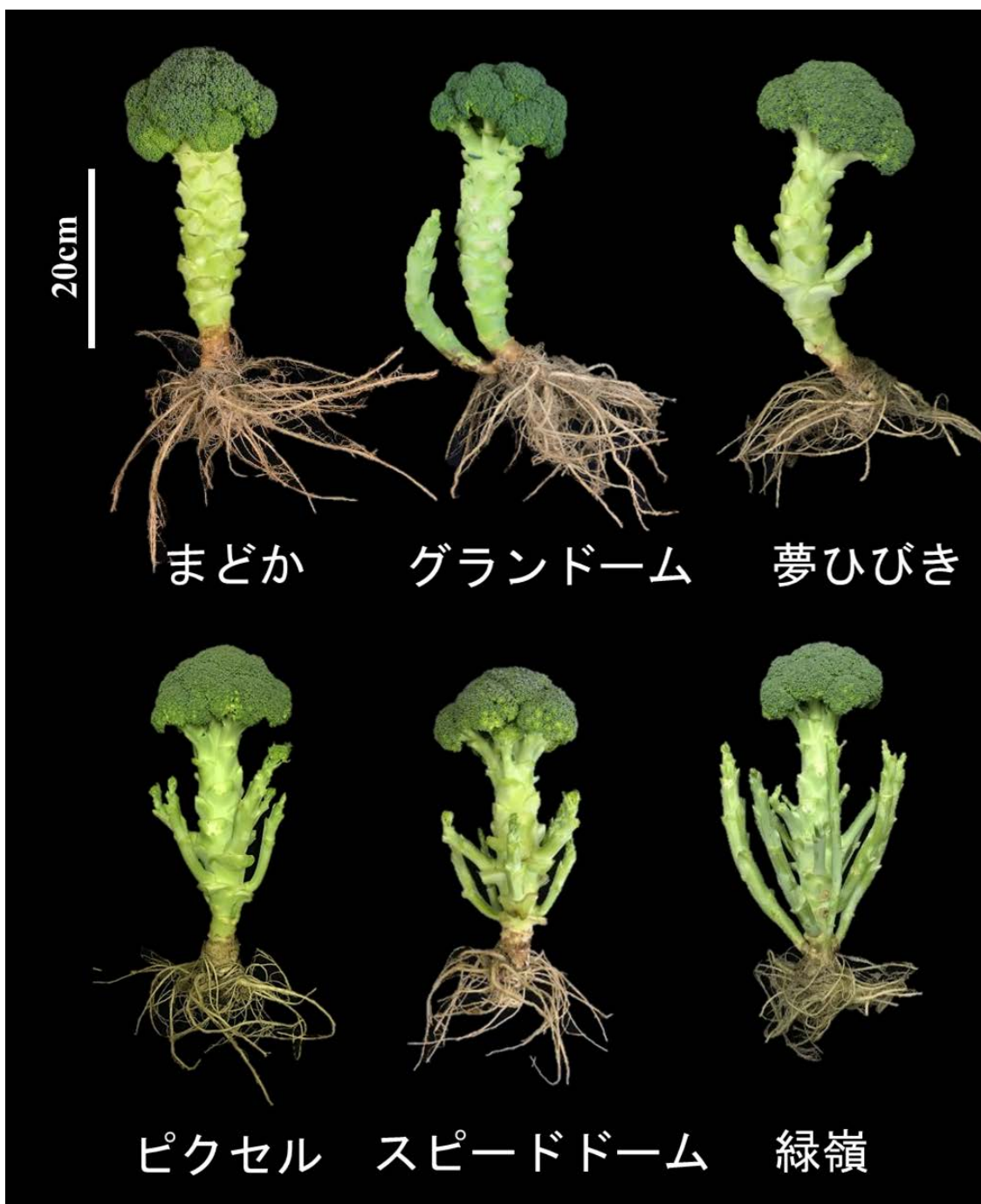


図 1-2 各品種の収穫時外観

側枝の様子が見やすいように葉は全て取り除いてある。

株をそのまま引き抜いたため、図中の根は根系全体を表しているわけではない。

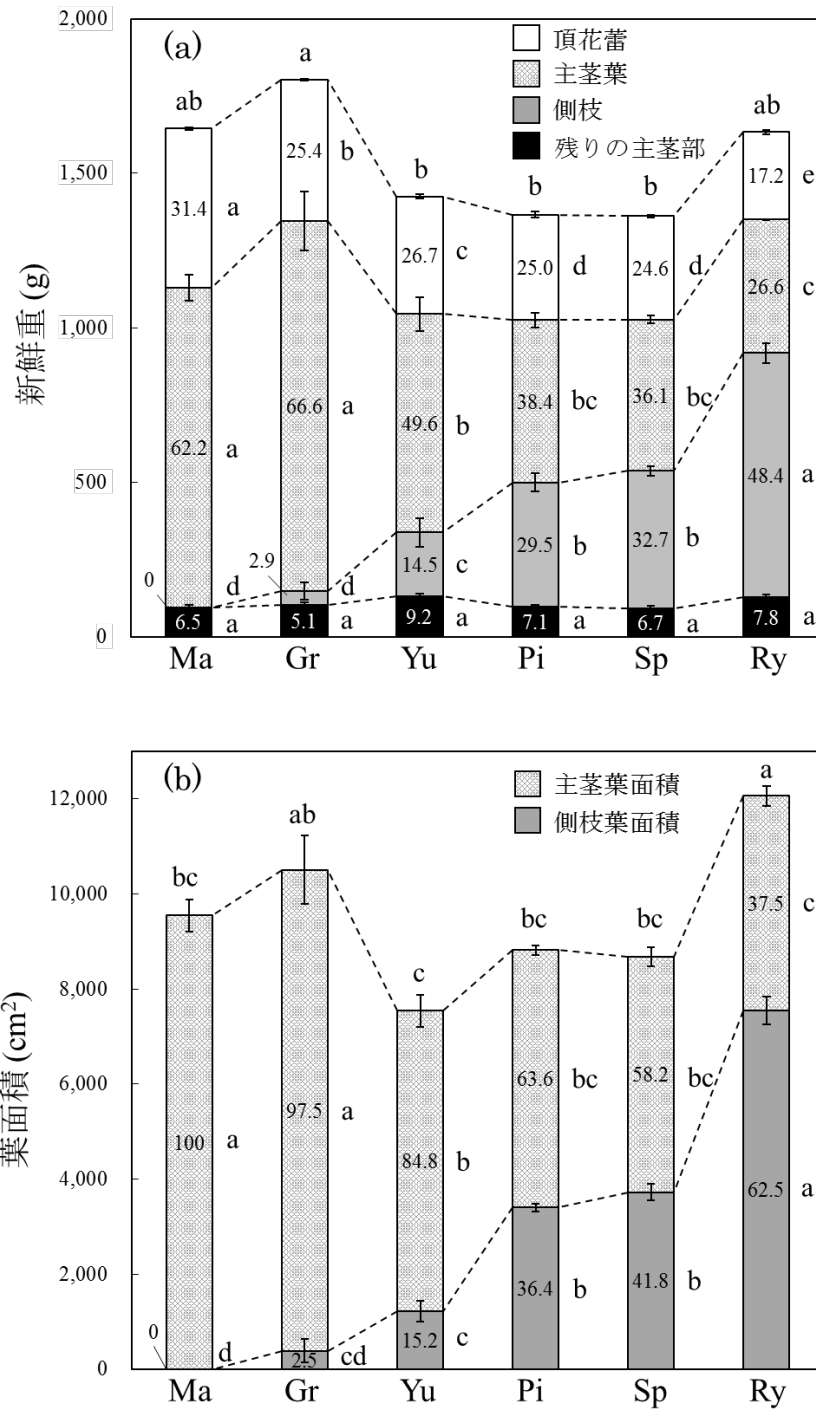


図 1-3 地上部の (a) 部位別新鮮重と (b) 葉面積の品種間比較

Ma, Gr, Yu, Pi, Sp, Ry はそれぞれ‘まどか’, ‘グランドーム’, ‘夢ひびき’, ‘ピクセル’, ‘スピードドーム’, ‘緑嶺’を示す. 棒グラフ中の数値は地上部全体 (もしくは総葉面積) に占めるその部位の割合 (%) を表している. Tukey-Kramer の多重検定は各品種の同一部位の新鮮重 (もしくは葉面積) で行われ, 同じアルファベットで表された値には有意差がない ($P < 0.05$). 図中の縦棒は標準誤差 ($n = 3$).

ており、基部の太さが 5mm 以上のものは全て腋芽由来であった (図 1-2)。側枝重の割合は‘夢ひびき’が 14.5%、‘ピクセル’が 29.5%、‘スピードドーム’が 32.7%、‘緑嶺’が 48.4%となった。

残りの主茎部について、いずれの品種も 5.1~9.2%の範囲に収まり、有意差はなかった。さらに、品種や部位によらず乾物率は約 9%であった (表 1-2)。

各品種の主茎葉面積と側枝葉面積の割合は図 1-3b のようになった。これら 6 品種を用いて各部位の新鮮重と葉面積との相関分析および回帰分析を行ったところ、地上部重は総葉面積と正の相関を示したが、頂花蕾重は主茎葉面積と正の相関を示す一方で側枝葉面積とは負の相関を示した (表 1-3)。側枝重は主茎葉面積と負の相関を示す一方、側枝葉面積とは正の相関、すなわち頂花蕾重とは逆の傾向を示した。それぞれ相関係数 $r > 0.7$ を示し、回帰係数は $P < 0.001$ 水準で有意と認められた。

2) 実験 1-2. 側枝除去効果の解明

いずれの品種でも、側枝除去によって地上部重は有意に変動しなかった (図 1-4)。「夢ひびき」と「ピクセル」では、側枝除去によって取り除かれた側枝以外に、新鮮重は有意に変化しなかった (図 1-4a, b)。「スピードドーム」では、側枝除去によって主茎葉重が有意に増加した (図 1-4c)、「緑嶺」では側枝除去によって頂花蕾重と主茎葉重が有意に増加した (図 1-4d)。

3) 実験 1-3. 側枝形状・発生様式の品種間比較

節数 NN の値は、「まどか」、「グランドーム」が 21.2~22.0 を示し、その他の品種が 15.4~17.0 であったのに対し有意に高かった (表 1-4)。腋芽発生確率 PA は品種によって大きく異なり、「まどか」は 0%であった。「グランドーム」の側枝が腋芽由来であるか、不定芽由来であるかは判然としないが、「グランドーム」の PA は全て腋芽由来としても 1.8%にとどまった。残りの 4 品種の PA は「夢ひびき」が 23.4%、「ピクセル」が 50.1%、「スピードドーム」が 55.6%、「緑嶺」は 85.3%と最も高かった。

「緑嶺」の側枝形状は特徴的で、他 3 品種と比べ、1 本当たりの側枝新鮮重 FB、葉面積が有意に大きく、太さは有意に小さかった。長さは「ピクセル」と「緑嶺」が他 2 品種より有意に長く、花蕾径は「ピクセル」が最大で、続いて「スピードドーム」が大きく、「夢ひびき」と「緑嶺」はこれら 2 品種と比較して有意に小さかった。なお、「グランドーム」の側枝は腋芽か不定芽か不明であること、サンプル数が少なく生育差も大きかったことから、表 1-4 中の「グランドーム」の「側枝の特徴」の各数値は参考値とした。

4) 実験 1-4. 頂花蕾重と茎径の相関関係の解析

実験 1-1 で得られた 6 品種の全ての反復のデータを用いて、頂花蕾重 (A) と頂花蕾茎径 (S) の回帰分析を一般化線形モデル (GLM) によって行った。候補式 Eq. #1~3 のうち、全ての係数 (β) が有意に 0 ではなく、AIC が最も低かった Eq. #3 を最良のモデルとして採

表 1-2 品種及び部位別の乾物率 (%)

部位	頂花蕾		主茎葉		側枝		残りの主茎部	
まどか	8.85 ± 0.55 ^z	a ^y	9.68 ± 0.27	a	-	-	9.07 ± 0.46	a
グランドーム	8.80 ± 0.31	a	9.70 ± 0.10	a	-	-	9.53 ± 0.65	a
夢ひびき	8.74 ± 0.50	a	9.82 ± 0.58	a	9.23 ± 0.14	a	9.71 ± 0.69	a
ピクセル	8.69 ± 0.16	a	9.97 ± 0.10	a	8.69 ± 0.16	a	9.65 ± 0.31	a
スピードドーム	8.37 ± 0.20	a	8.72 ± 0.17	a	8.53 ± 0.28	a	8.62 ± 0.19	a
緑嶺	9.95 ± 0.15	a	10.11 ± 0.09	a	9.65 ± 0.37	a	9.70 ± 0.05	a

^z 平均値 ± 標準誤差 (n = 3)

^y Tukey の多重検定を全品種及び全部位を対象に、乾物率の値をアークサイン変換後に行った。同じアルファベットで表された品種、部位の間に有意差はない ($P < 0.05$) (n = 3)

表 1-3 各部位の新鮮重と葉面積の相関関係（上段が回帰係数，下段が相関係数 r ）

	地上部重	頂花蕾重	主茎葉重	側枝重	残りの主茎部重
総葉面積	0.086 ^{***z}	-0.007 ^{NS}	0.021 ^{NS}	0.069 ^{NS}	0.002 ^{NS}
	$r = 0.73$	$r = -0.14$	$r = 0.11$	$r = 0.40$	$r = 0.15$
主茎葉面積	0.058 ^{**}	0.032 ^{***}	0.129 ^{***}	-0.102 ^{***}	-0.002 ^{NS}
	$r = 0.71$	$r = 0.92$	$r = 0.99$	$r = -0.85$	$r = -0.22$
側枝葉面積	-0.013 ^{NS}	-0.027 ^{***}	-0.091 ^{***}	0.104 ^{***}	0.002 ^{NS}
	$r = -0.18$	$r = -0.89$	$r = -0.80$	$r = 0.99$	$r = 0.28$

^z***, **, * はそれぞれ $P < 0.001$, $P < 0.01$, $P < 0.05$ 水準で有意差があり，NS は有意差がないことを表す

表 1-4 各品種の節数，腋芽発生確率及び側枝の特徴

品種	節数 (NN)	腋芽発生		側枝の特徴									
		確率 (PA) (%)		1 本あたり 側枝新鮮重 (FB) (g)	葉面積 (cm ²)	太さ (mm)	長さ (mm)	側花蕾径 (mm)					
まどか	22.0 ±0.5 ^z	a ^y	0 ±0	d	-	-	-	-	-	-	-	-	-
グラン ドーム ^x	21.2 ±0.5	a	<1.8 ±0.7	d	140.4 ±55.7	-	1196.0 ±408.7	-	10.5 ±1.9	-	132.5 ±17.1	-	-
夢ひびき	16.8 ±0.1	b	23.4 ±2.8	c	48.0 ±8.6	b	437.6 ±79.1	b	12.2 ±0.4	a	82.0 ±6.1	b	13.7 ±1.6
ピクセル	15.4 ±0.6	b	50.1 ±1.6	b	57.1 ±3.6	b	466.4 ±29.0	b	12.2 ±0.3	a	129.7 ±3.9	a	29.1 ±2.0
スピード ドーム	15.8 ±0.3	b	55.6 ±3.4	b	58.4 ±5.2	b	476.9 ±46.9	b	12.6 ±0.3	a	105.3 ±3.7	b	22.6 ±1.4
緑嶺	17.0 ±0.3	b	85.3 ±2.2	a	87.3 ±8.3	a	756.3 ±70.9	a	10.4 ±0.2	b	139.7 ±5.3	a	12.5 ±1.1

^z 平均値 ± 標準誤差 (n=3)

^y Tukey-Kramer の多重検定から，同じアルファベット表された品種間に有意差はない ($P<0.05$)。腋芽発生確率 PA の値はアークサイン変換後に多重検定を行った

^x ‘グラन्दーム’ について，側枝の特徴の各数値は参考値とし，多重検定には含めていない

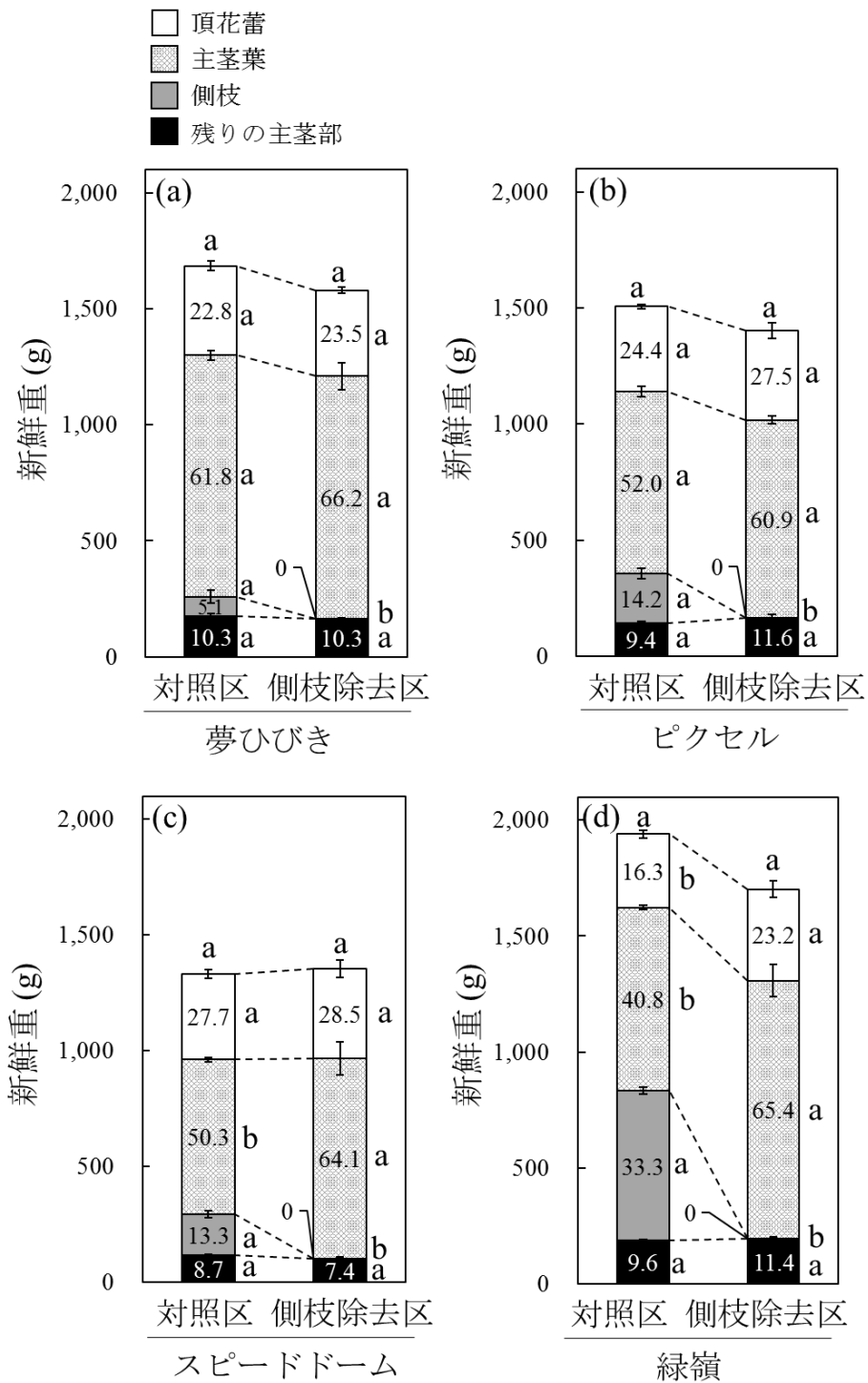


図 1-4 側枝除去処理による地上部各部位の新鮮重の変化

棒グラフ中の数値は地上部全体に占めるその部位の割合 (%) を表している. Tukey の多重検定は同一品種間の同一部位の新鮮重で行われ, 同じアルファベットで表された部位には有意差がない ($P < 0.05$). 図中の縦棒は標準誤差 ($n = 3$).

用した (表 1-5, 図 1-5). Eq. #3 の決定係数 ($R^2=0.95$) もまた他の 2 つの式より高かった.

4. 考察

1) 主枝と側枝間での同化産物分配

本試験結果は主として新鮮重による比較で示したが, 品種と部位による乾物率の有意差はなかったこと (表 1-2) から, 新鮮重の結果を以て同化産物分配について議論することは問題ないと考えた. 側枝の発達をはじめ, 同化産物分配は環境要因の影響を強く受けるため (Dun ら, 2006 ; McConnaughay・Coleman, 1999), 本試験で観察された各品種の地上部の割合は普遍的なものではない. 実際に, 実験 1-1, 2 は栽植密度と栽培時期が異なり, 同じ品種であっても地上部構成比はそれぞれの実験で異なっている (図 1-3, 1-4). 過去の報告と一致し, 実験 1-1 と比較して栽植密度が増加している実験 1-2 では側枝の割合は減少傾向にあった (Chung, 1982 ; Cutcliffe, 1975). しかし, 品種間の側枝発生程度の相対的な強弱は実験 1-1, 2 とともに同じ傾向を示し, ブロッコリーの側枝と主枝の同化産物分配について評価することが可能と考えられた.

実験 1-1 では, 地上部に占める側枝の割合が大きい品種ほど, 主枝の割合は減少する傾向があり, 主枝と側枝の競合関係が示唆された (図 1-3a). ソース能がシンク能を上回っている場合, 取り除いたシンク器官の分だけ地上部重は減少する (Egli・Bruening, 2001 ; Reynolds ら, 2005). 未発達の側枝はシンク器官と考えられるが (Barbier ら, 2015), ブロッコリーにおいて, 主枝のシンク能を上回った同化産物が側枝の発達に利用されているのであれば, 側枝を除去した場合, 側枝の分だけ地上部重は減少し, その他の各部位の重量は変化しないと考えられる. しかし, 実験 1-2 では側枝除去によって地上部重は有意に変動しない一方で, 頂花蕾, 主茎葉など, 主枝の重量が増加すること, そしてその傾向は‘緑嶺’のような側枝の割合が大きい品種ほど顕著であることが確認された (図 1-4). したがって, ブロッコリーの側枝は新たなシンク器官として主枝と競合し, 側枝が発達する分だけ主枝の成長が抑制されるという, 経験的に知られていた主枝と側枝の競合的關係 (Bouquet, 1950 ; Le Strange ら, 1996) が, 本研究によって定量的に示された. また, Pornsuriya・Teeraskulchon (1997) は側枝を全て取り除くことで収量が増加したと報告している. 収量が増加した理由については言及されていないが, 側枝を取り除くことで花蕾の収穫個数が増えることは考えられないことから, 頂花蕾重が増加したと推論される. その結果は本研究の結果と一致しており, 主枝と側枝が競合関係にあることを支持している.

受光量の観点から, 植物の成長と葉面積とは密接な相関がある (Charles-Edwards, 1982 ; Francescangeli ら, 2006). 実際に総葉面積が大きい品種ほど地上部重は大きい傾向があった (表 1-3, 図 1-3a, b). しかし, 頂花蕾重は総葉面積と相関がない一方で, 主茎葉面積と正, 側枝葉面積と負の相関を示した (表 1-3). さらに, 側枝重はその逆の傾向を示した (表 1-3). これは, 主茎葉は主に主枝に, 側枝葉は主に側枝に同化産物を供給していることを示唆している. つまり, 側枝が獲得した光エネルギーに応じて主枝に供給される同化産物量が減

表 1-5 一般化線形モデルによる頂花蕾重 (A) と頂花蕾茎径 (S) の関係式の係数 (β_0 , β_1 , β_2), AIC 及び決定係数 (R^2)

式	係数			AIC	R^2
	β_0	β_1	β_2		
#1: $A = \exp(\beta_0 + \beta_1 S + \beta_2 S^2)$	5.25 ^{***z}	-0.00855 ^{NS}	0.000628 ^{NS}	162.91	0.94
#2: $A = \exp(\beta_0 + \beta_1 S)$	4.21 ^{***}	0.0429 ^{***}	-	162.19	0.94
#3: $A = \exp(\beta_0 + \beta_2 S^2)$	5.07 ^{***}	-	0.000524 ^{***}	160.95	0.95

^z***, **, * はそれぞれ $P < 0.001$, $P < 0.01$, $P < 0.05$ 水準で有意に 0 と異なり, NS は有意に 0 と異なることを表す

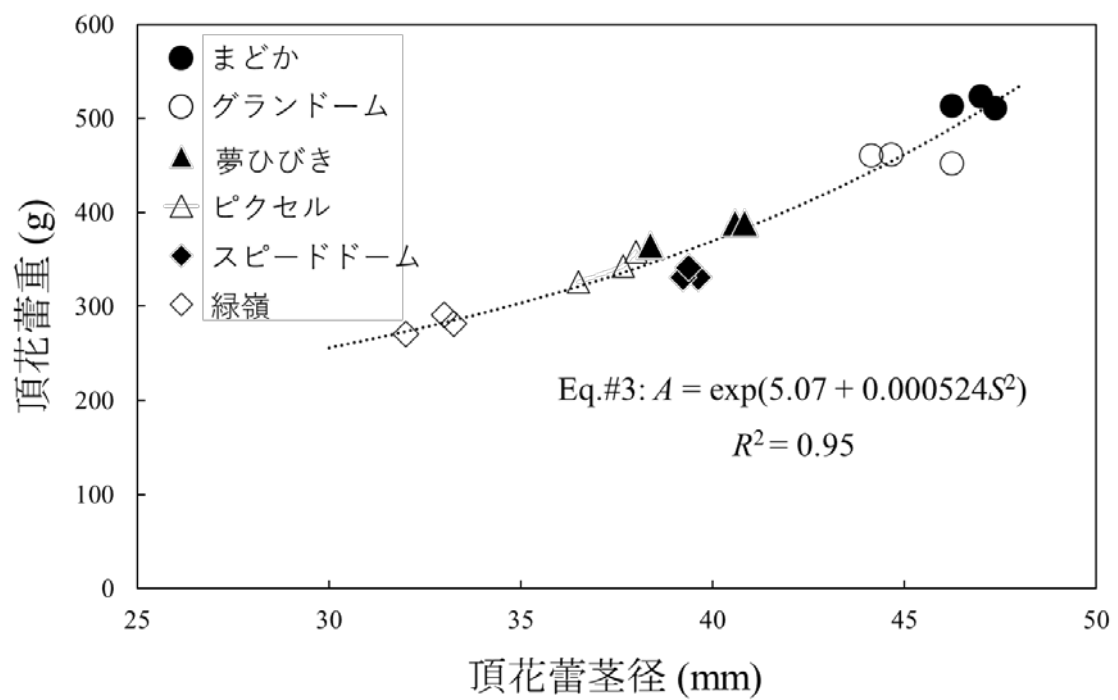


図 1-5 頂花蕾重 (A) と頂花蕾茎径 (S) の Eq. #3 による回帰曲線

少するということであり、光の獲得の観点からも主枝と側枝が競合しているといえる。光競合については、今後、吸光係数や光利用効率の変動を側枝の有無によって解析することで、さらに理解を深めることが可能となる。

2) 側枝の発生様式と側枝形状

側枝重は品種によって有意に異なっていた (図 1-3a)。側枝重は、側枝本数と 1 本当たりの側枝新鮮重 FB の積として表すことができる。基本的に、1 つの節につき腋芽分裂組織は 1 つ発生し得るため、側枝が腋芽由来である限り、側枝本数は節数 NN と節当たりの腋芽発生確率 PA の積で表すことができる。すなわち、側枝重は NN, PA, FB を構成要素とし、これらの積で表すことができる。

(cf. 側枝重 = 側枝本数 × FB = NN × PA × FB)

側枝重の多重検定の結果、側枝重が多い順に①‘緑嶺’、②‘ピクセル’と‘スピードドーム’、③‘夢ひびき’、④‘グランドーム’と‘まどか’という、有意差のある 4 つのグループに分かれた (図 1-3a)。当初、この 3 つのパラメータが品種によってそれぞれ異なり、側枝重の品種間差が生じると予想していたが、その予想に反し、本研究では PA のみが大きい変動幅 (0~85%) を示し、上記①~④の 4 グループと一致する、有意差のある 4 グループに分かれた (表 1-4)。一方、NN については NN = 21~22 (‘まどか’、‘グランドーム’) と NN = 15~17 (その他の 4 品種) の 2 グループにしか分かれず、腋芽を有した 4 品種は全て後者のグループに含まれる上に、この 4 品種の方が NN が小さかったことから、今回の 6 品種の側枝重品種間差に与えた NN の影響は極めて小さいということになる。FB については FB = 87g (‘緑嶺’) と FB = 48~58g (その他 3 品種) の 2 グループにしか分かれず、①に対して、②③との有意差を生じた要因にはなり得るが、②と③の有意差、また、①②③に対して④との有意差を生じる要因ではないといえる。今後、さらに多くの品種を用いた比較検討が期待されるが、ブロッコリーの側枝重品種間差を生じる主要因は、腋芽発生確率 (PA) である可能性が示唆された。

側枝の形状も品種ごとに大きく異なっていた。特に頂・側花蕾兼用型品種とされる‘緑嶺’の側枝は、本数が多いことに加えて、1 本当たりの新鮮重 (FB)、葉面積、長さも他品種を有意に上回っていた (表 1-4)。その一方で、太さに関しては 4 品種中最も細いことから、細長い形状をしているといえる。‘緑嶺’は頂花蕾茎径も 6 品種中で最も小さいことから (図 1-5)、主枝、側枝によらず、茎が細いという遺伝的形質を有している可能性がある。今回の供試品種中、頂花蕾重が最小の‘緑嶺’と、最大の‘まどか’では (表 1-1)、頂花蕾に限った収量は大きな差が生じることが予測されるが、‘まどか’は側枝が発生しないために側花蕾の収穫は期待できない。‘緑嶺’の地上部重が‘まどか’と同水準であることを考慮すると (図 1-3a)、側花蕾を収穫した場合の‘緑嶺’の総収量が‘まどか’の収量に匹敵する可能性も否定できない (Bouquet, 1950 ; Singh ら, 2011 ; Stephens, 1994 ; Yoldas ら, 2008)。さらに、側花蕾によって収穫期間を延長できるという点では、‘緑嶺’の利用価値は高い。このように、品種の分

枝特性を正しく理解し、栽培目的に合わせて品種を選定することが重要であると考えられる。

3) 頂花蕾重と茎径の相関関係

Francescangeli ら (2006) は、同一品種で栽植密度を増加させたとき、頂花蕾重は減少するもののフローレット (花房) 数や重量は変化しないことから、頂花蕾重の増減は頂花蕾茎部の太さが主要因であることを示唆した。本試験では頂花蕾重 A と茎径 S との間に非常に高い相関がみられ、Francescangeli ら (2006) の主張を支持する結果が得られた (表 1-5, 図 1-5)。1 次項を有する回帰曲線 (Eq. #1) や回帰直線 (Eq. #2) もまた R^2 の値が高く、それらを適した回帰線として採用することも考えられたが、本研究では、GLM によって項の有無ごとに有意性を検定し、AIC の値を比較することでより適した回帰式 (Eq. #3) を発見することができた。花蕾の形状は品種によって異なるが (図 1-2)、いずれも 12cm 径で収穫しているために、形状の違いが頂花蕾重に与える影響は限定的なようである。その一方で、茎の太さは品種ごとに異なっており、頂花蕾茎部を高さ一定 (本試験では出荷規格に合わせた 15cm) の円柱とみなすと、円柱の重量 (体積) は茎の断面積に比例、すなわち茎径の 2 乗に比例するため、茎径の 2 次式で回帰する Eq. #3 は妥当性が高いと思われる (表 1-5)。

また、実験 1-2 対照区の‘緑嶺’の頂花蕾重及び頂花蕾茎径はそれぞれ 315.7g, 35.9mm であるのに対し、側枝除去区では 394.8g, 42.2mm とそれぞれ増加した。Eq. #3 に基づくと、 $S=35.9\text{mm}$ (対照区), 42.2mm (側枝除去区) のときの A はそれぞれ 314.0g, 406.4g と推定される。これら推定値の実測値に対する相対誤差は

対照区 : $(315.7 - 314.0) / 315.7 = 0.54\%$

側枝除去区 : $(394.8 - 406.4) / 394.8 = -2.9\%$

のように、3%以下と小さく、極めて高い精度で推定できている。このことから、Eq. #3 は頂花蕾重の異なる品種群から導出された頂花蕾重と頂花蕾茎径の関係式であるが、同一品種でありながら栽培様式が異なるために生じた頂花蕾重と頂花蕾茎径の変化についても Eq. #3 が適用できる可能性がある。

5. 摘要

分枝特性の異なる 6 品種のブロッコリーについて、地上部の新鮮重を部位別に調査したところ、側枝重が大きい品種ほど頂花蕾重が小さい傾向にあった。さらに、頂花蕾重は主茎葉面積と正の相関を示す一方、側枝葉面積とは負の相関を示した。続いて、腋芽の発生がみられた 4 品種で側枝を除去しながら生育させたところ、地上部重は有意に変動しなかった一方で、側枝発生が旺盛であった品種では主茎葉や頂花蕾重の有意な増加がみられた。これらの結果から、主枝と側枝は同化産物分配において競合的關係にあることが明らかとなった。また、ブロッコリーの側枝重の構成要素 (節数 : NN, 腋芽発生確率 : PA, 1 本当たりの側枝新鮮重 : FB) のうち、PA は品種間で変動が大きかった一方、NN と FB

は変動が小さかったことから，側枝重品種間差を生じる主要因は腋芽発生確率 PA である可能性が示唆された．最後に，一般化線型モデルによって頂花蕾重と頂花蕾茎部の直径について解析したところ，頂花蕾重は頂花蕾茎部の直径の二乗と非常に高い相関 ($R^2 = 0.95$) があることが示された．

第 2 章

腋芽発生様式の解明

1. 緒言

種子植物は、茎の先端に茎頂分裂組織 (Shoot apical meristem : SAM) と呼ばれる細胞群が存在し、ここで新たな細胞が生じることで植物体が形成される (Long・Barton, 2000 ; Lyndon, 1998 ; Potten, 1990). 地上部において、茎頂分裂組織とは異なる、葉と茎が接続している葉腋部に生じる新たな分裂組織は、腋芽分裂組織 (Axillary meristem : AM) と呼ばれる (Bennett・Ottoline, 2006). 栄養成長中のシロイヌナズナにおいて、腋芽分裂組織はより低位の葉 (初期に発生した葉) の葉腋部から発生し、続いて次に低位の葉の葉腋部から発生するように、発生の順序は基部から茎頂に向う (Grbic・Bleecker, 1996). この腋芽分裂組織から腋芽が形成されるが、第1章の緒言で述べたように、腋芽は成長を続ける頂芽の下では伸長が抑制され、環境条件や植物の生育状況に応じて伸長を開始する

(McSteen・Ottoline, 2005 ; Müller・Ottoline, 2011 ; Shimizu-Sato・Mori, 2001). すなわち、腋芽形成には、腋芽の「発生」及び「伸長」の2つの段階が存在している (Müllerら, 2006). 実際に、シロイヌナズナ系統間で分枝特性の異なる原因として、腋芽の発生に起因する場合 (Grebら, 2003 ; Kellerら, 2006 ; Schmitzら, 2002) と、腋芽の伸長に起因する場合が報告されている (Aguilar-Martínezら, 2007 ; Ward・Ottoline, 2003)

ブロッコリーにおいても、第1章でみられた分枝特性の品種間差は腋芽の発生もしくは伸長に起因すると考えられるが、実験1-1, 3では、腋芽の有無を肉眼で観察して判断したため、腋芽がないと判断された葉腋部に、腋芽が発生していなかったのか、発生はしていたものの伸長していなかったのかは不明である。そこで、第1章で腋芽がない、または少ないと判断された品種において、腋芽発生の有無を明らかにする必要があると考えた。

本章では、ブロッコリー腋芽の有無を光学顕微鏡で判定し、腋芽発生がおこるステージを特定すること、腋芽の初期形成過程の形態観察をすることを目的に、腋芽が多い品種として‘緑嶺’、腋芽が少ない品種として‘夢ひびき’、腋芽がない品種として‘まどか’を供試し、検鏡による葉腋部の切片観察を行った。また、側枝発生が旺盛であることが知られる固定品種‘ドシコ’も供試品種に加えた (藤目ら, 2004). ある特定の品種・葉位で、腋芽が発生している場合と発生していない場合の両方の個体が観察された場合、腋芽が発生していない葉位では、腋芽の発生が遅れているだけでその後発生する可能性と、腋芽が発生しないことが既に決定づけられておりその後も発生しない可能性が考えられる。それぞれの可能性の検証のために、そのような現象が観察された品種・葉位について、より生育ステージが進んだ個体を用いて実体顕微鏡による葉腋の観察を行った。

2. 材料及び方法

1) 実験2-1. ブロッコリー腋芽発生様式の解析

ブロッコリー品種、‘緑嶺’、‘まどか’、‘夢ひびき’、‘ドシコ’を供試した。これらの品種をセル成型苗専用土 (野菜養土Sタイプ, ヤンマー (株)) を充填した128穴セル成型トレイに2019年4月25日に播種した。育苗は雨よけハウス内で行い、播種から3週間後にセル成型トレイ1枚につきN:P₂O₅:K₂O = 300:300:300 mg/Lの液肥 (OK-F-9, OAT アグリオ (

株) を 2L 与えた。第 4 葉齢及び第 5 葉齢時に成長点付近をサンプリングし、いずれのサンプルも第 4 葉が最外葉となるように調製した。Formalin-Acetic acid-Alcohol (FAA) 固定液により固定したサンプルをエタノールシリーズにより脱水、t-ブチルアルコールに置換した後でパラフィン (Paraplast Plus, Leica Biosystems Inc.) のブロックに包埋し、厚さ 14 μ m の切片を作成した。切片をスライドガラスに伸展、貼り付け後、パラフィンを除去し、0.1% トルイジンブルー溶液で染色した。各品種、各葉齢で 6 個体ずつ観察した。

2) 実験 2-2. ‘夢ひびき’の腋芽発生時期の解析

実験 2-1 と同様に育苗した‘夢ひびき’を圃場に定植し、定植後 2~3 週目にかけて、第 8、9 葉齢の個体をそれぞれ 12 個体ずつサンプリングし、実体顕微鏡によって第 4~6 葉葉腋部の腋芽の有無を調査した。また、‘夢ひびき’と‘緑嶺’について、第 9 葉齢時の標準的な第 4 葉腋芽の切片観察を行った。

3. 結果

1) 実験 2-1. ブロッコリー腋芽発生様式の解析

いずれの品種でも、第 4 葉齢でサンプリングしたとき、第 4 葉より内側に 4 枚の葉 (葉原基) と茎頂分裂組織が観察され (図 2-1a), 第 5 葉齢でサンプリングしたときは第 4 葉より内側に 5 枚の葉 (葉原基) が観察された (図 2-1c)。頂芽分裂組織から発生した葉 (葉原基) を、ステージが若い順に P1, P2, P3, ..., Pn と呼ぶことから、第 4 葉は、第 4 葉齢時に P5 ステージ、第 5 葉齢時に P6 ステージであった。

第 4 葉齢でサンプリングした‘緑嶺’では、P1~4 ステージの葉原基の葉腋部には、腋芽と思われる構造体はなかった (図 2-1a, b)。P5 ステージでは、葉腋中央部に、腋芽原基と思われる濃く染色された高さ約 20~50 μ m の隆起がみられた (図 2-1b)。第 5 葉齢でサンプリングした‘緑嶺’でも P1~P4 ステージの葉腋部には腋芽原基はなく、P5 ステージで腋芽原基がみられた (図 2-1c, d)。P6 ステージでは更に発達した腋芽原基がみられた (図 2-1e)。P6 ステージの葉腋をいくつかの高さで観察すると、腋芽原基は葉側の組織から発生し、先端に行くにつれ、分化した葉と思われる独立した 2 つの部分に分離している様子が観察された (図 2-2)。

各品種の P3~P6 ステージそれぞれの葉腋部において、腋芽原基が確認された個体数の割合は表 2-1 のようになった。‘ドシコ’では、P4 ステージでもすでに腋芽原基がみられたサンプルもあったが、基本的に‘緑嶺’と同様に P5 ステージで隆起状の腋芽原基が、P6 ステージでより発達した腋芽原基がみられた (図 2-3)。「夢ひびき」では、P1~5 ステージでは腋芽原基はみられなかったが、一部の個体では P6 ステージで隆起状の腋芽原基がみられた。「まどか」の葉腋部では、ステージにかかわらず腋芽原基がみられなかった。

2) 実験 2-2. ‘夢ひびき’の腋芽発生時期の解析

第 8、9 葉齢の‘夢ひびき’の第 4~6 葉腋芽は、実体顕微鏡下で十分に腋芽の有無が判別できるほど発達していた (図 2-4)。観察の結果、第 8 葉齢時に第 4 葉、第 5 葉、第 6 葉に腋

表 2-1 葉の発生ステージ毎の腋芽原基が見られた個体の割合

品種	葉の発生ステージ別の割合 (%)			
	P3	P4	P5	P6
緑嶺	0 ^z	0	90.0 ^y	100.0
ドシコ	0	8.3	88.9 ^x	83.3
夢ひびき	0	0	0	33.3
まどか	0	0	0	0

^z P3～P5 ステージは、第4葉齢、第5葉齢でサンプリングした個体 (n = 12) から算出し、P6 ステージは第5葉齢でサンプリングした個体 (n = 6) から算出した

^y n = 10 から算出した

^x n = 9 から算出した

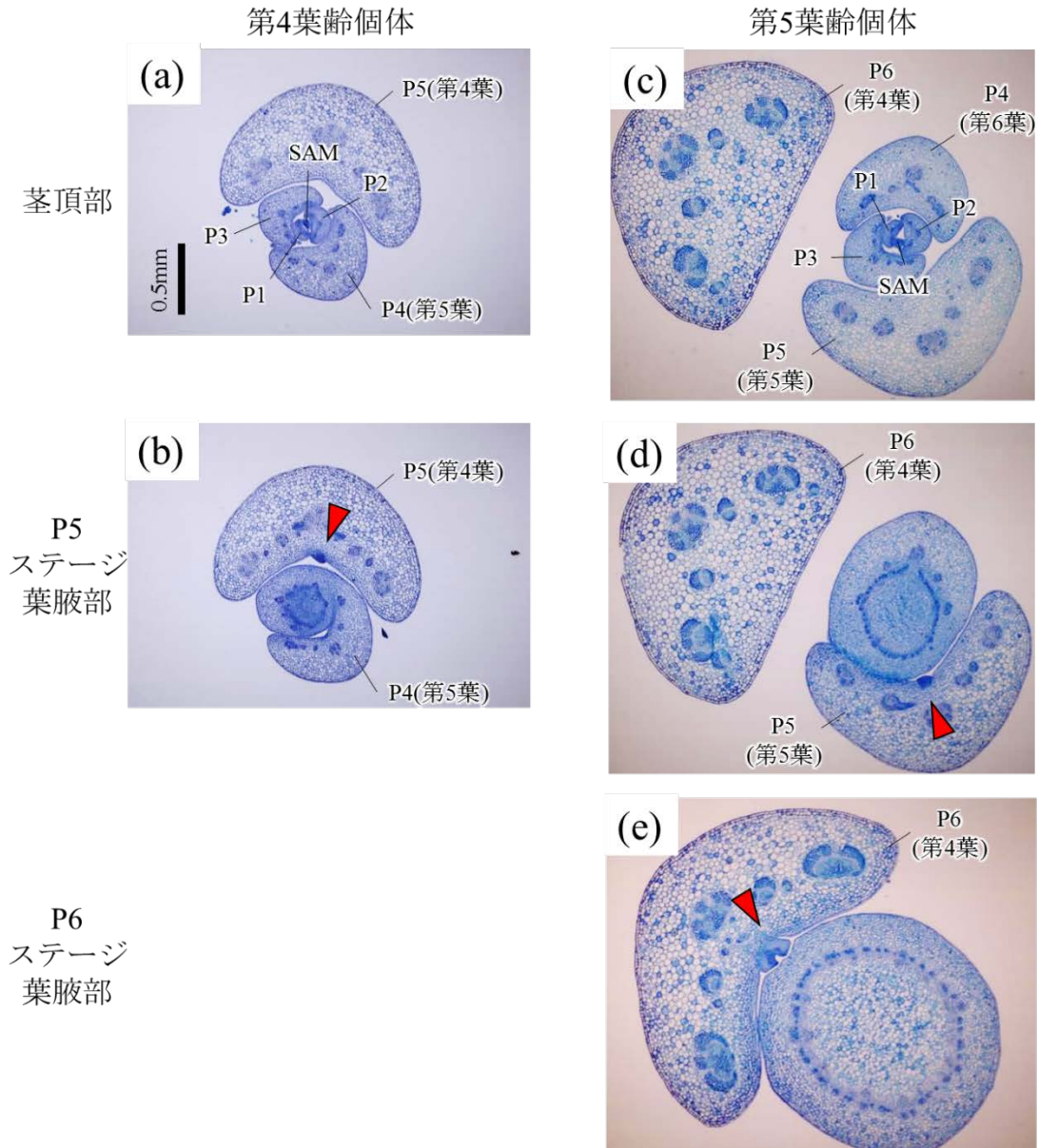


図 2-1 ‘緑嶺’の茎頂部と葉腋部の横断切片

(a), (b) は第 4 葉齢個体, (c), (d), (e) は第 5 葉齢個体. (a) から (b), (c) から (e) にかけて先端から基部に向かっている. 赤矢頭は腋芽の原基を示す. SAM : 茎頂分裂組織.

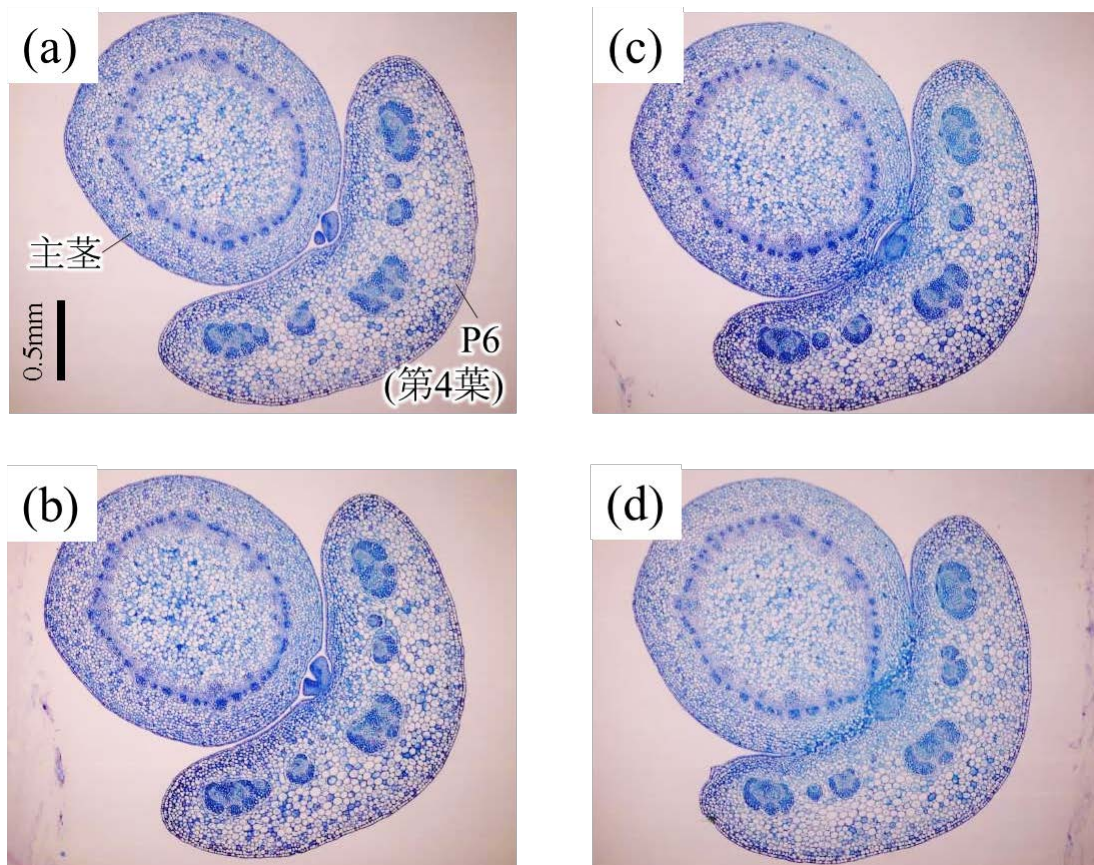


図 2-2 ‘緑嶺’第 4 葉葉腋 P6 ステージ腋芽の横断切片
 (a) から (d) にかけて先端から基部に向かっている.

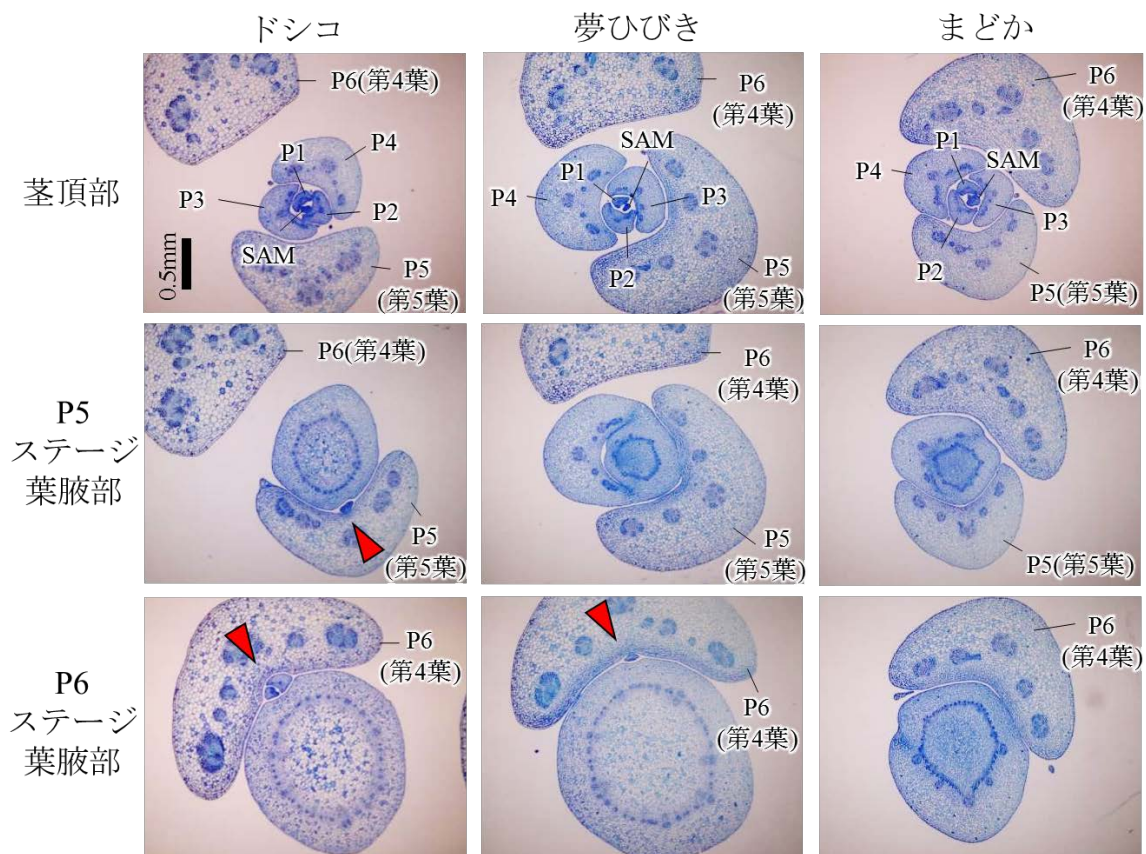


図 2-3 ‘ドシコ’，‘夢ひびき’，‘まどか’の第 5 葉齢個体の茎頂部と葉腋部の横断切片
 各品種とも上図から下図にかけて先端から基部に向かっている。
 赤矢頭は腋芽の原基を示す。 SAM：茎頂分裂組織。

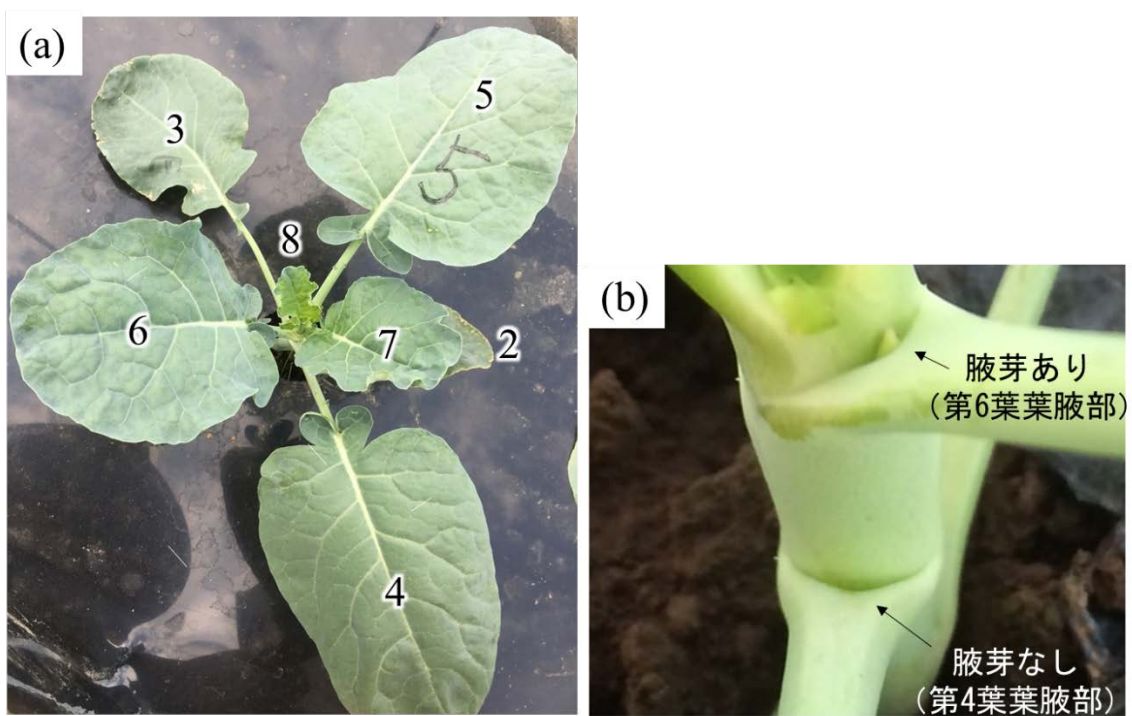


図 2-4 ‘夢ひびき’ (a) 第 8 葉齢個体の外観と (b) 葉腋部
(a) 数字は本葉の葉位を表す. (b) 腋芽がある葉腋部と, 腋芽がない葉腋部.

芽を有していた個体の割合はそれぞれ 41.7%, 83.3%, 91.7%であった (表 2-2). 第 9 葉齢では, それぞれ 33.0%, 91.7%, 83.3%であった. なお, 本実験の第 8 葉齢と第 9 葉齢の観察で用いた個体群は異なる集団であるため, 上記のように, 腋芽を有していた個体の割合が第 9 葉齢の個体群の方が低いという結果はあり得ることであり, この結果が, 葉齢の増加に伴って腋芽が減少するということを意味しているわけではない. また, ‘夢ひびき’と‘緑嶺’の第 9 葉齢時の第 4 葉腋芽を比較すると, ‘緑嶺’では葉がより伸長している様子が観察された (図 2-5).

4. 考察

1) 分枝特性と腋芽発生の関係

トルイジンブルー染色法は植物の細胞壁をはじめとした多糖類を青く染色する. トルイジンブルーは塩基性色素であり, 酸性である核酸もよく染めることから, 細胞内に占める核の割合が高い分裂組織は濃く染色され, 腋芽分裂組織の識別が可能である (Grbic・Bleecker, 2000 ; Shah・Patel, 1972). ‘緑嶺’と‘ドシコ’では, 第 4 葉腋部の腋芽発生が高確率で観察された (表 2-1, 図 2-1, 2-3). また, 種子植物の腋芽は葉の向軸側基部から発生することが知られているが (Wang ら, 2014), ブロッコリー腋芽でも同様であることが観察された (図 2-2). その一方で, ‘夢ひびき’の第 4 葉腋部で腋芽がみられた個体は第 5 葉齢の一部の個体に限られ, ‘まどか’では葉齢に関わらず腋芽の発生は一切観察されなかった (表 2-1, 図 2-3). ‘まどか’や‘夢ひびき’でも, ‘緑嶺’や‘ドシコ’と同程度の腋芽発生が観察されたならば, ‘まどか’や‘夢ひびき’は, 肉眼で確認できる大きさまで腋芽が伸長できない強い腋芽伸長抑制作用を持つ品種であるということになるが, 今回の観察結果から, これらの品種で側枝がない (少ない) 主な原因は, 腋芽の発生そのものがないことであることが明らかとなった. シロイヌナズナでは, 腋芽発生を制御する転写因子として *CUP-SHAPED COTYLEDON (CUC)*, *LATERAL SUPPRESSOR (LAS)*, *REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS (RAX)*, *REVOLUTA (REV)* 等が知られており (Wang・Jiao, 2018), 本試験で腋芽発生がない (少ない) 品種では, 上記の相同遺伝子の機能が低下, 欠損している可能性がある.

2) 腋芽発生ステージの特定

腋芽形成が起こるステージについて, Long・Barton (2000) は, 形態的变化及び分裂組織特異的に発現する *SHOOT MERISTEMLESS (STM)* 遺伝子の局在と消失から, シロイヌナズナの腋芽の発生過程を詳細に観察した. その結果, 腋芽原基の隆起が観察できた個体の割合は P9, P10 ステージではそれぞれ 12.5%, 25%と低いが, P11 ステージでは 100%であり, 腋芽が発生を開始するステージは P10 ステージ前後の狭い範囲に限られていることを示した. 本試験では, ‘緑嶺’において, P4 ステージではほとんど腋芽原基はみられなかったものの, P5 ステージではほとんど全ての個体で腋芽原基が観察された (図 2-1b, d). そして,

表 2-2 ‘夢ひびき’の第 8, 9 葉齢における第 4~6 葉位に腋芽を有していた個体の割合

葉齢 ^z	葉位別の割合 (%)		
	第 4 葉位	第 5 葉位	第 6 葉位
第 8 葉齢	41.7	83.3	91.7
第 9 葉齢	33.0	91.7	75.0
合算	37.5	87.5	83.3

^z 第 8 葉齢, 第 9 葉齢はそれぞれ n = 12, 合算は両者を合計して n = 24 として算出した場合の値

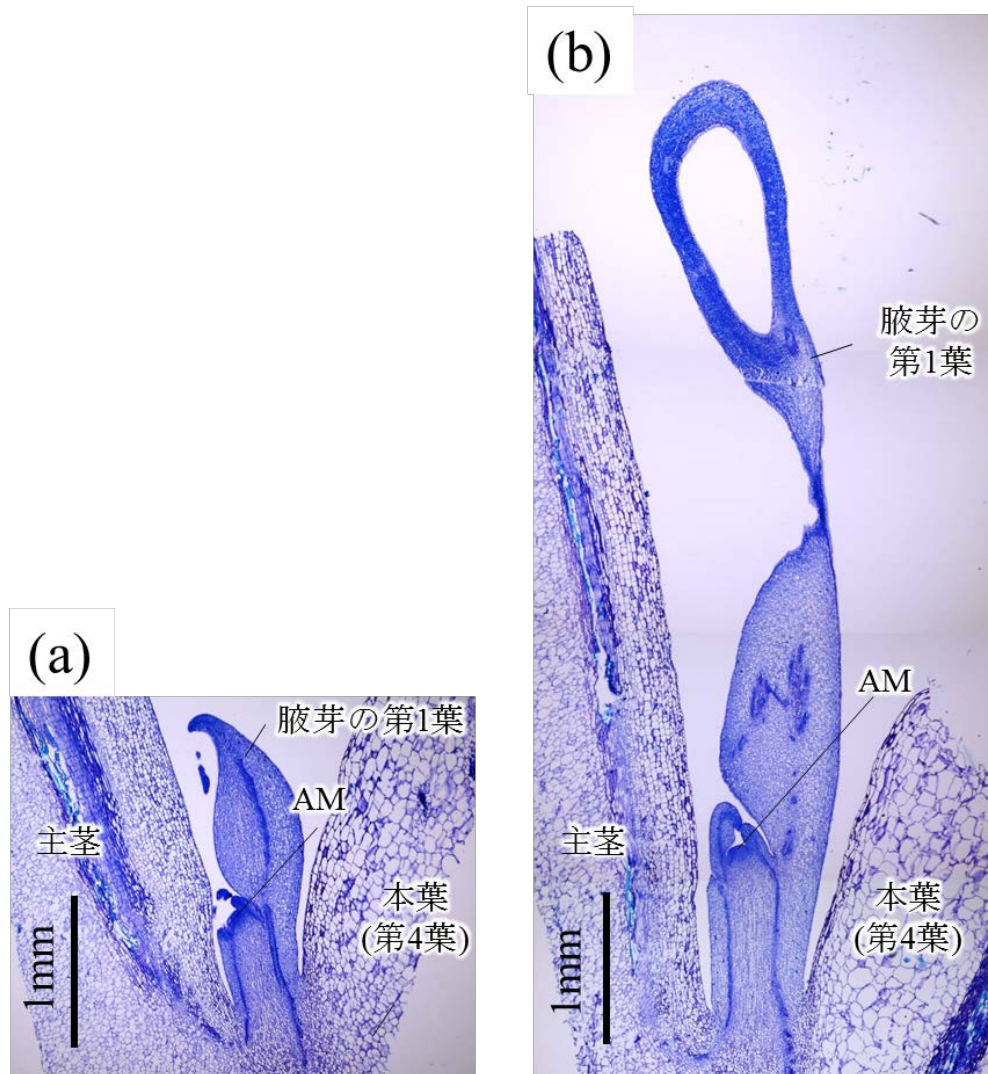


図 2-5 第 9 葉齡個体の第 4 葉腋芽の縦断切片
 (a) ‘夢ひびき’， (b) ‘緑嶺’. AM : 腋芽分裂組織.

‘ドシコ’でもほぼ同様の現象が観察された (図 2-3)。その一方で、‘夢ひびき’では P6 ステージになってはじめて、‘緑嶺’や‘ドシコ’の P5 ステージに相当する大きさの隆起が一部の個体 (33.3%) でみられた。このことから、‘夢ひびき’では腋芽発生のタイミングが遅れているといえる。さらに、この時点で腋芽発生がみられなかった 66.7% の個体については、①‘夢ひびき’の腋芽の発生は P6 ステージ以降も可能であり、この時点で腋芽がみられなかった個体の第 4 葉腋にも以後のステージでは腋芽が発生する可能性と、②‘夢ひびき’の腋芽の有無は P6 ステージには決定づけられており、この時点で腋芽がみられなかった個体の第 4 葉腋には以後のステージでも腋芽が発生しない可能性の 2 つが考えられる。その解明のためには、より葉齢が進んだ個体での観察が必要と考え、第 8, 9 葉齢で第 4 葉腋芽の検鏡観察を行った。

実体顕微鏡によって茎頂付近の葉原基を識別することは困難であることから、実験 2-2 で各葉位が P 何ステージに相当するか正確には不明である。しかし、実体顕微鏡下で識別可能な葉原基の数から、第 8, 9 葉齢での第 4 葉が少なくとも P10 ステージ以降であることを確認している。つまり、実験 2-1 を行った第 4~5 葉齢時点の P5~P6 ステージであった時期よりはステージが大きく進んでいる。さらに、より上位にある第 5, 6 葉腋で腋芽の発生がみられることから (表 2-2)、第 4 葉腋で腋芽発生があったとすれば十分に完了している時期だと考えられる。したがって、実験 2-2 で実験 2-1 よりも多くの個体で第 4 葉腋に腋芽が観察されれば①の仮説が、同程度の腋芽が観察されれば②の仮説が支持される。実験 2-1 から、第 5 葉齢で第 4 葉腋芽がみられた個体数の割合は 33.3% であったのに対し、実験 2-2 では、第 8, 9 葉齢で第 4 葉腋芽を有していた個体数は、それぞれ 41.7%, 33.0% であり、第 8, 9 葉齢になって腋芽の数が増加したとは考えにくい (表 2-1, 2-2)。統計的に結論付けるためには、さらに多くのサンプル数、反復試験が求められるが、現状の結果からは②の仮説が支持され、‘夢ひびき’の腋芽発生の有無は P6 ステージには決定づけられていることが示唆された。腋芽発生がおこるステージが‘緑嶺’と‘ドシコ’では P5 ステージ、‘夢ひびき’では P6 ステージであったように、品種によってわずかな差はあるが、ブロッコリーの腋芽発生がおこるステージは P5 ステージ前後であり、シロイヌナズナ同様に特定の狭いステージに限られていると考えられた (Long・Barton, 2000)。また、このような発生のタイミングの差は、その後の成長期間の差を生じさせる原因ともなり、表 1-4 でみられたような腋芽の生育差が生じる要因の 1 つになると考えられる。実際、‘夢ひびき’と‘緑嶺’の第 9 葉齢時点での第 4 葉腋芽の成長には既に差がみられていた (図 2-5)。

3) 腋芽発生確率の葉位間差異

‘夢ひびき’で、第 4 葉に加え第 5, 6 葉で実体顕微鏡観察を行った結果、葉位によって腋芽の発生確率は異なっていた (表 2-2)。葉位ごとの腋芽の発生が遺伝的に支配されているのか、腋芽発生時の環境要因の影響を受けて変動するのか、本試験からは断定はできない。ただし、第 5 章の実験 5-1 では、頂花蕾収穫時というさらにステージが進んだタイミング

で‘夢ひびき’の腋芽の有無を判別し、葉位毎に腋芽発生確率 PA_n を算出しているが、第 4～6 葉位ではそれぞれ 41.7%、95.8%、87.5%となっている（図 5-3）。実験 2-2 で観察した第 8, 9 葉齢のサンプルを合算した 24 個体から第 4～6 葉位の腋芽発生確率をそれぞれ算出すると 37.5%、87.5%、83.3%となる（表 2-2）。本章と第 5 章では、栽培時期（年及び季節）が異なり、必然的に栽培環境は異なるにも関わらず、非常に似た傾向を示していることから、‘夢ひびき’の各葉位での腋芽発生確率は遺伝的に決定されている可能性が示唆された。

5. 摘要

分枝特性の異なるブロッコリー4 品種の若齢個体の葉腋部を切片観察したところ、側枝がない、または少ない品種では、一部の葉位で腋芽原基の発生そのものがみられなかったことから、ブロッコリー分枝特性の品種間差は、腋芽の伸長ではなく発生に依存していることが明らかとなった。腋芽の発生が多いブロッコリー品種‘緑嶺’、‘ドシコ’では、P4 ステージから P5 ステージにかけて腋芽原基の形態的な発生が始まっていたが、腋芽の発生が少ない品種‘夢ひびき’では P6 ステージで発生がみられ、腋芽発生が遅れていることが観察された。いずれにしても P4～P6 ステージという限られたステージで腋芽発生の有無が決定づけられていると考えられた。また、第 4 葉位に腋芽が発生していた個体は全体の 33～42%であったが、第 5, 6 葉位には 80%以上の個体で腋芽が発生していたように、‘夢ひびき’では葉位によって腋芽発生確率が異なっていた。

第3章

頂花蕾収穫後の 側枝利用（L字仕立て）による 4～5月期の収量の解析

1. 緒言

年間を通してブロッコリーの需要がある一方で、端境期である 4~5 月と 8~9 月は、例年価格が上昇する傾向にあり、流通量に占める外国産の割合が高い傾向がある（総務省，2019）。露地栽培で夏季の高温を緩和することは技術的に難しく、8~9 月に収穫できる産地は冷涼な地域に限定される。一方、光熱費や資材費はかかるものの、育苗時のハウス内加温や、マルチやトンネル等の被覆資材による保温によって、冬季の低温は緩和することが可能である。ただし、栽培コストが高くなることから、そのような加温や保温を行っている産地もまた限られる。そこで、そのコストを相殺する増収栽培技術を確立することができれば、4~5 月端境期解消の一助になると考えられる。

ブロッコリーを増収させる方法として、側枝を利用する例が多く挙げられる。先述したように、頂花蕾を収穫した後で数 cm 径の側花蕾を数か月にわたって収穫し続けることも可能であるが（Bouquet, 1950 ; Yoldas ら, 2008），一般に市場出荷できない小さな側花蕾は、その収穫にかかる労働コストに見合わない場合が多い（小寺, 1988 ; Pornsuriya・Teeraskulchon, 1997）。しかし、側花蕾を頂花蕾並みに大型化させて収穫する試みも報告されている。佐藤（2015）は低温感応性が鈍い品種‘グランドーム’を 11 月に定植し、不織布による被覆によって厳寒期の低温から植物を保護した場合、早期抽苔を起こさず、頂花蕾及び頂花蕾並みに成長した側花蕾を 4~5 月に収穫する技術を提案した。ただし、この技術は温暖な徳島県で開発された技術であり、その他の地域で適用できるかは不明である。Pornsuriya・Teeraskulchon（1997）は側枝を 1 本に制限し側花蕾の肥大を試みたが、市場流通可能なサイズまで肥大させることはできなかつたと報告している。しかし、Pressman ら（1985）は側枝の数が少ないと 1 つ 1 つの側花蕾は大きくなる傾向があると報告しており、実験 1-2 においても、側枝除去によって残された花蕾が肥大する傾向が認められたことから、Pornsuriya・Teeraskulchon（1997）が行ったような側枝数の制限は、側花蕾肥大を促す方法として効果的であると考えられる。実験 1-1 で調査した 6 品種のうち、‘夢ひびき’で、一部の側枝が比較的大きな側花蕾をつける様子が観察された。そこで、本章では品種‘夢ひびき’について、側枝数を 1 本に制限した時の、側花蕾の肥大性、また、それによる 4~5 月期の収穫量について調査した。側枝を 1 本に制限した時の、縦方向に長い主茎と横方向に短く伸びる側枝の形状がアルファベットの‘L’の形状に似ることから、側枝数を制限する本技術を「L 字仕立て」と呼ぶこととした（図 3-1）。

ブロッコリーの定植から収穫までに必要な有効積算温度（Effective Heat Unit Summation : EHUS）を示すことにより、異なる産地でも栽培期間の推測が可能になることから（Dufault, 1997 ; Perry ら, 1993），温度に関する一般化された情報を提示することは新しい技術や品種を普及させる上で大変有益である。有効下限温度（Base Temperature : BT）はその品種が成長可能な最低気温であり、日平均気温から BT を差し引いた有効温度（Effective Temperature : ET）を特定の期間（Period : P）積算した値が EHUS である（江幡, 1990）。P を P の期間の積算温度（Temperature Summation : TS）で直線回帰した時、その回帰式の傾きが BT、切片

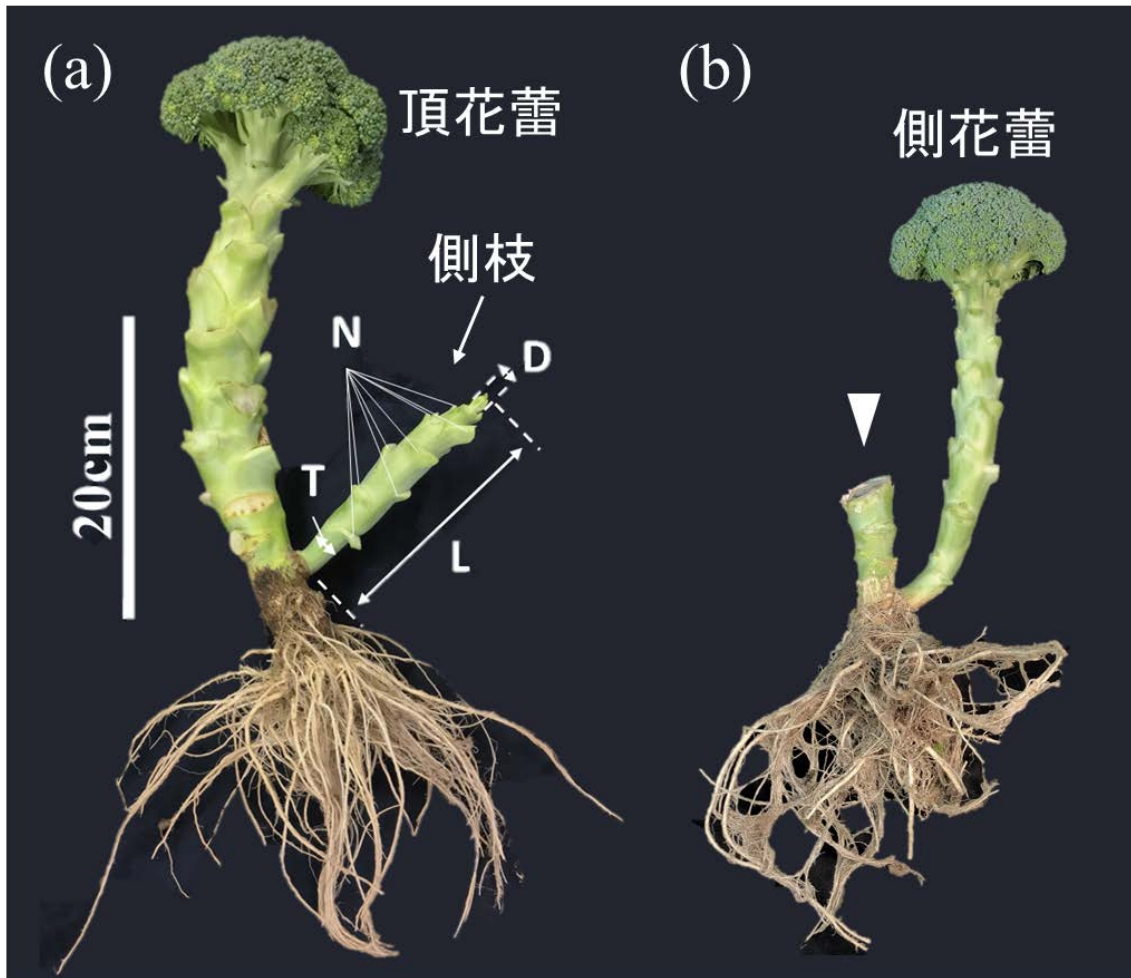


図 3-1 L字仕立て処理の様子

(a) L字仕立てした株の頂花蕾収穫時の外観. D, T, L, N, はそれぞれ実験 3-3 で計測した側花蕾径 (Diameter), 茎径 (Thickness), 茎長 (Length), 葉数 (Number of leaves) を表している. (b) 収穫期の側花蕾の外観. 矢頭は頂花蕾を収穫した時の切断面を示す. 全体像が見やすいように葉は全て取り除いてある.

が EHUS となる (江幡, 1990).

‘夢ひびき’を用いた L 字仕立て栽培によって, 頂花蕾及び市場出荷可能な大きさの側花蕾を 4~5 月端境期に収穫する技術を確立するため, まずは, 定植時期と収量の関係を調査した. 続いて, そこで得られたデータに基づいて, BT と EHUS を導出した. 最後に, 可販品質の側花蕾をつける可能性が高い側枝の特徴を調査した.

2. 材料及び方法

1) 栽培概要

栽培試験は, 2016 年と 2017 年に農研機構野菜花き研究部門の茨城県つくば市観音台の圃場で行い, それぞれの試験を「2016 年試験」, 「2017 年試験」と表記する. ブロッコリー品種‘夢ひびき’を供試し, セル成型苗専用土 (野菜養土 S タイプ, ヤンマー (株)) を充填した 128 穴セル成型トレイに播種した. 育苗期間中はガラス温室内で最低気温が 10°C を下回らないように加温し, 播種から 2~3 週間後にセル成型トレイ 1 枚につき液肥 (OK-F-1, OAT アグリオ (株)) の 1,000 倍液を合計 1L 与えた. 定植 3~5 日前から最低気温が 1°C を下回らないように加温したビニル温室に移し, 低温順化の後, 栽植密度 3,125 株/10a (畝幅 80cm, そのうち黒色マルチ被覆幅 50cm, 株間 40cm の 1 条植え) で定植し, 農ビ製 (厚さ 0.075mm) のトンネルで被覆した. 施肥は化成肥料 (くみあい化成 7 号, 日東エフシー (株), くみあい CDU 複合燐加安タマゴ S555, ジェイカムアグリ (株)) 及び過りん酸石灰 (17.5 粒状過燐酸石灰, コウノシマ化成 (株)) を用い 2016 年試験は $N:P_2O_5:K_2O=30:35:24\text{kg}/10\text{a}$, 2017 年試験は $39:39:30\text{kg}/10\text{a}$ とした. 夜間の保温を図りつつ日中の高温を防ぐため, 必要に応じてトンネルを開閉した. ブロッコリーの生育適温は 16~18°C とされるため (Le Strange ら, 1996), 日平均気温が 16°C 付近に達した時点でトンネルを撤去した.

栽培期間中に側枝数を 1~2 本に制限する L 字仕立てを行った (図 3-1). 頂花蕾は 12cm 径に達した時点で収穫した. 当初, 側花蕾を頂花蕾と同じ 12cm 径で収穫することを想定していたが, 事前に行った予備試験では側花蕾の多くが 12cm 径に達する前に品質 (締まり) が低下し, 商品価値を失ってしまったため, 出荷規格は小さくなるものの, 品質が保たれる 10cm 径で側花蕾を収穫した. 収穫後, いずれも長さ 15cm に調製した (図 3-2). 側花蕾は主に外観品質 (花芽サイズの揃い, 花蕾全体の締まり, 形状等) に基づいて可販品質と不可販品質に分類した (図 3-2b, c). 収穫個数と収量は, 10a 当たりに換算した.

2) 実験 3-1. 定植日の違いが収量と収穫時期に及ぼす影響

2016 年試験では 10 日おきに 4 回 (2015 年 12 月 15 日, 25 日, 2016 年 1 月 4 日, 14 日) 播種した. 8 個体を 1 反復とし, それぞれの播種日につき 2 反復設定した. 苗はそれぞれ, 2016 年 1 月 26 日, 2 月 5 日, 15 日, 25 日に定植し, トンネルは 4 月 14 日に撤去した. 頂花蕾収穫時に L 字仕立てを行った. 1 つの株には大きさの異なる複数の側枝がついているが, 1 つの反復内で大小様々な大きさの側枝が残るように L 字仕立てを行った.

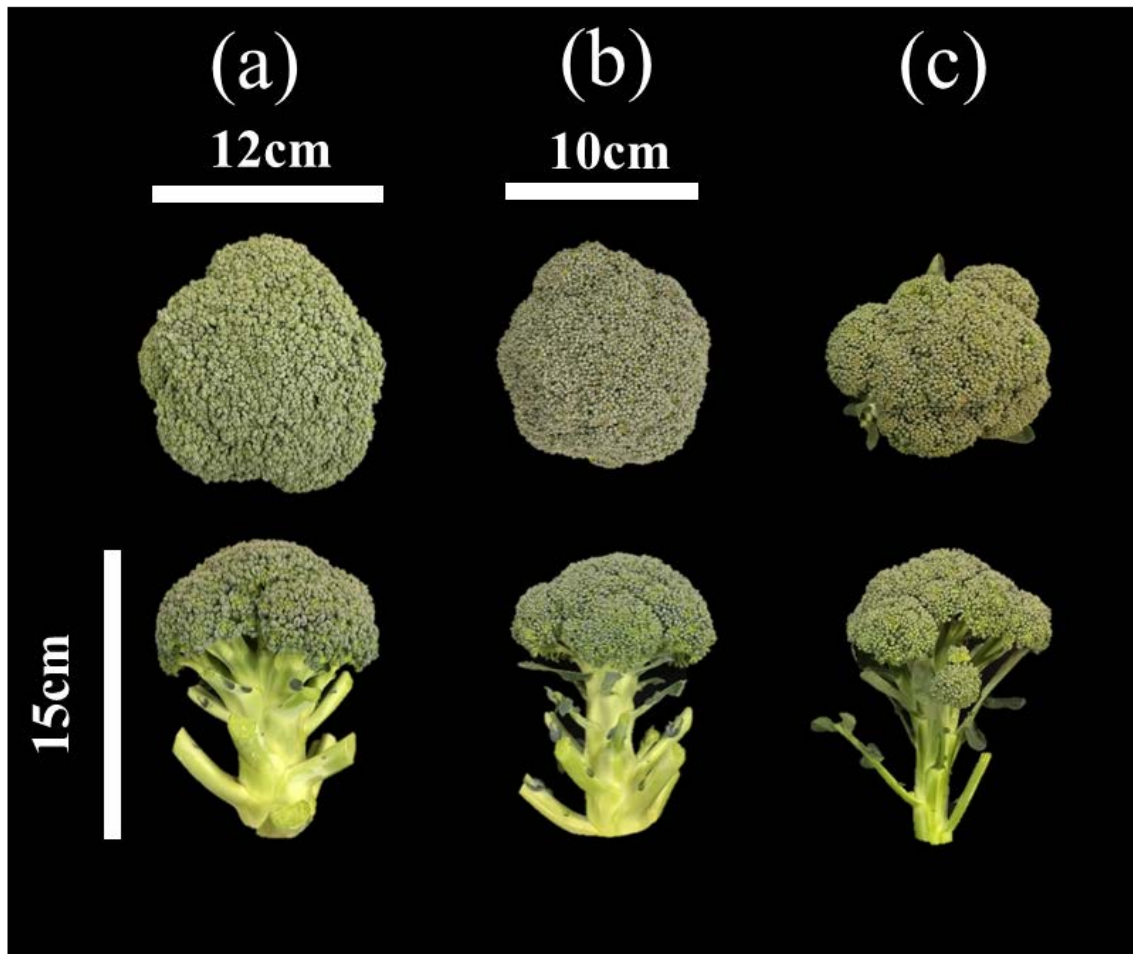


図 3-2 ‘夢ひびき’の頂花蕾及び品質別の側花蕾

(a) 可販品質の頂花蕾, (b) 可販品質の側花蕾, (c) 不可販品質の側花蕾.

2017年試験では10日おきに3回(2016年12月5日, 15日, 25日)播種した。12個体を1反復とし, それぞれの播種日につき3反復設定した。苗はそれぞれ, 2017年1月16日, 26日, 2月5日に定植し, トンネルは4月10日に撤去した。側枝に同化産物をより集中させるため, 2016年試験よりも早い時期, すなわち頂花蕾収穫の約10日前にL字仕立てを行った。残す側枝はそれぞれの株についている側枝のうち最大のものを選んだが, その側枝と反対方向に発生し十分に大きい側枝があった場合はその側枝も残した(図3-3)。そのように2本残しにした株は全体の26%であった。

3) 実験3-2. 有効下限温度 BT と収穫までの有効積算温度 EHUS の導出

‘夢ひびき’の有効下限温度 BT (°C) と収穫までに必要な有効積算温度 EHUS (°C・日) を, 積算温度 TS (°C・日) と栽培期間 P (日) の直線回帰により求めた。このとき, 導出される回帰式の傾きが BT を, 切片が EHUS を表している(江幡, 1990)。すなわち,

$$TS = BT \cdot P + EHUS$$

となる。ここで, P は定植から頂花蕾収穫(図3-1aの状態)までの日数を, TS はPの期間の日平均気温の積算を表している。トンネル被覆時の気温は, トンネル内の地表面から高さ20cmに設置された自然通風筒(CYG-41303, (株)クリマテック)内の温度計によって計測した(図3-4では「圃場観測」として実線で表記されている)。頂花蕾収穫後から側花蕾収穫までに要した有効積算温度を追加の有効積算温度 EHUS_A (Additional EHUS) とし, 上式から算出された有効下限温度 BT と, 頂花蕾収穫(図3-1aの状態)から側花蕾収穫(図3-1bの状態)までの追加期間(P_A)及びその時の追加積算温度(TS_A)を用いて算出した。すなわち

$$EHUS_A = TS_A - BT \cdot P_A$$

である。

4) 実験3-3. 側枝の形状と側花蕾品質

2016年試験の1月26日, 2月5日定植区において, L字仕立てした時点(頂花蕾が収穫基準に達した時)の側枝の側花蕾径, 茎径, 茎長, 葉数を計測した(図3-1aのD, T, L, Nで示された箇所)。側花蕾が肉眼で確認できなかった場合, 側花蕾径は0mmとした。茎径は主茎との接続部から約1cm離れた位置の長径とした。茎長は主茎との接続部から側花蕾頂点または成長点までの長さとした。葉数は幅1cm以上の葉を計測した。2017年試験では, 側花蕾の収穫時に側枝の葉面積を葉柄も含めて葉面積計(LI-3100, メイワフォーシス(株))で計測した。これらの項目を, 収穫された側花蕾の品質別に比較した。

3. 結果

1) 実験3-1. 定植日の違いが収量と収穫時期に及ぼす影響

2016年試験, 2017年試験ともに, トンネル被覆期間の気温は, 外気温より高く保たれ

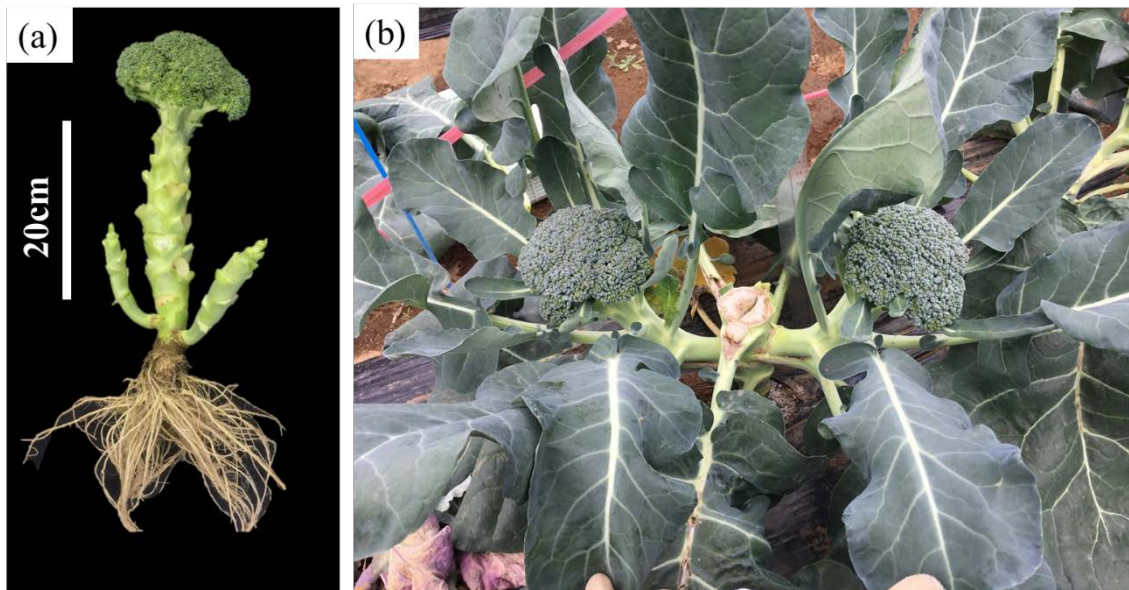


図 3-3 2本の側枝を残したL字仕立て栽培の様子

(a) 頂花蕾収穫時の外観. 全体像が見やすいように葉は全て取り除いてある.

(b) 側花蕾2個が同時に収穫期を迎えた個体の様子.

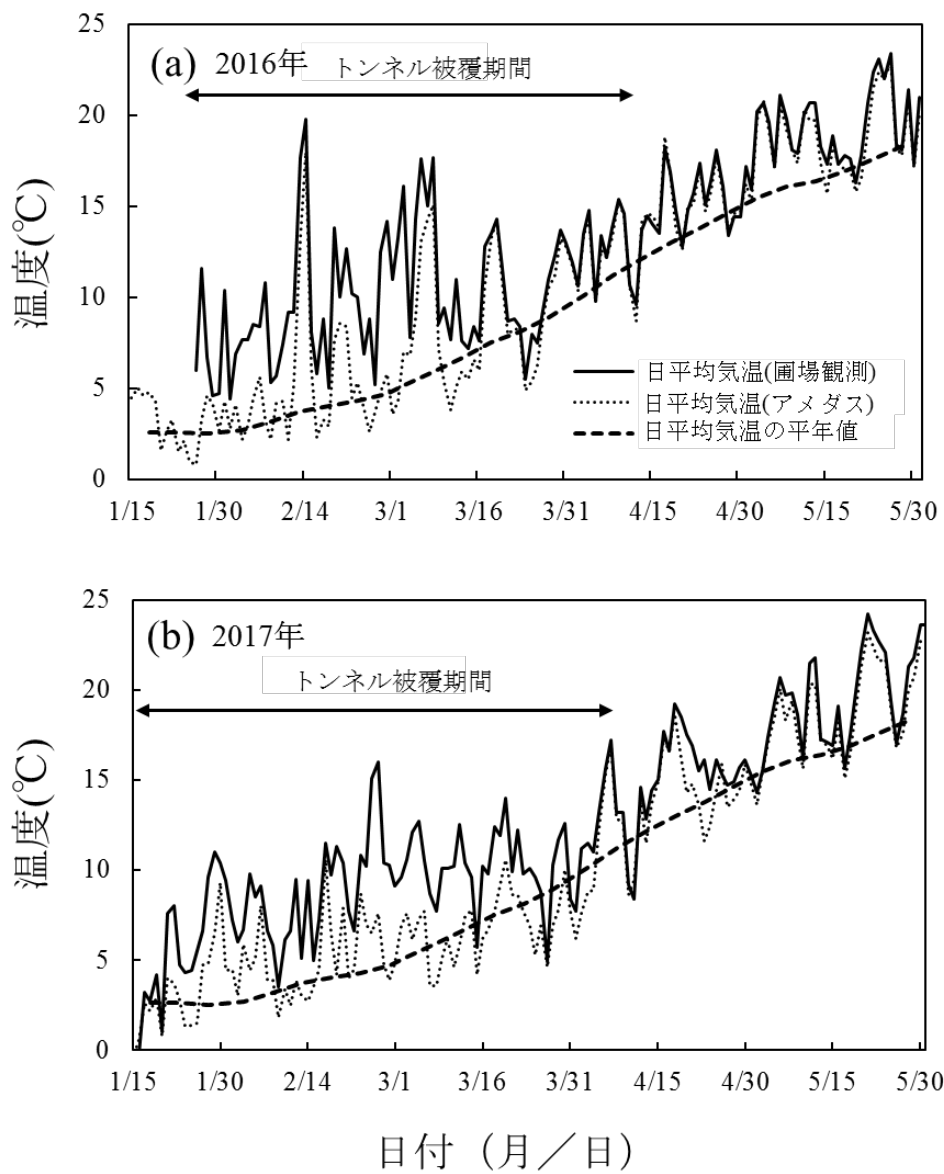


図 3-4 気温の推移

(a) 2016年試験及び (b) 2017年試験の日平均気温の推移。実線は圃場で観測した日平均気温、トンネル被覆期間中はトンネル内気温を示す。点線はつくば市の地域気象観測システム（アメダス）の日平均気温、破線は平年値（過去30年間）の日平均気温を示す。

た(図 3-4)。また、トンネル撤去後も、平年値より高温で推移する傾向にあった。試験期間中(1月から5月)の降水量は、平年値の420.8mmに対し、2016年は92.3%、2017年は66.1%となり、2017年は特に乾燥条件であった(気象庁, 2019)。

2016年試験の1月26日定植区では、頂花蕾は4月中旬から下旬にかけて収穫され、側花蕾は4月下旬から5月上旬にかけて収穫された(図 3-5a)。定植日が遅くなるにつれ、頂花蕾、側花蕾ともに収穫時期が遅くなった(図 3-5b, c, d)。さらに、側花蕾の可販品質花蕾の割合も低下する傾向にあった。

2017年試験では、1月16日定植区と1月26日定植区の収穫期間が重なった(図 3-5e, f)。この2つの区と比較して2月5日定植区では収穫時期が6~8日間遅れた(図 3-5g)。2017年試験の1月26日定植区と2月5日定植区では、2016年試験の同日の定植区と比較して、収穫日の平均値が2~3日早くなった(図 3-5a, b, f, g)。

収穫された頂花蕾はいずれも可販品質であった。頂花蕾の収穫個数は、年と定植日によらず2,667~3,000個/10aとなり、有意差はなかった(表 3-1)。側花蕾の総収穫個数は、側枝の1本残しを行った2016年試験では2,167~3,000個/10a、側枝を最大2本残した2017年試験では2,917~3,500個/10aとなった。側花蕾による増収効果、すなわち、頂花蕾収穫個数に対する側花蕾の可販品質収穫個数の割合は、2016年試験1月26日定植区で72%、2月5日定植区で29%となった(表 3-1)。その一方で、2月15日定植区と2月25日定植区では可販品質の側花蕾はほとんど収穫できなかった。2017年試験では、頂花蕾収穫個数に対して1月16日定植区と1月26日定植区で79~81%、2月5日定植区で51%の個数の可販品質の側花蕾が収穫できた。2016年試験の8区画(4播種日×2反復)と2017年試験の9区画(3播種日×3反復)の合計17区画で得られた、頂花蕾、可販品質側花蕾、不可販品質側花蕾の新鮮重の平均値(±標準誤差)はそれぞれ、407.4(±5.6)g、214.1(±5.7)g、187.0(±4.7)gであり、可販品質であっても側花蕾の新鮮重は頂花蕾の新鮮重の約半分であったため、新鮮重の増収量は最大で42%であった(表 3-2)。

2) 実験 3-2. 有効下限温度 BT と収穫までの有効積算温度 EHUS の導出

2016年試験、2017年試験ともに期間 P による積算温度 TS の回帰分析は、全ての係数が有意に0とは異なり($P < 0.05$)、回帰式の決定係数は比較的高い値を示した(2016年試験: $R^2 = 0.66$, 2017年試験: $R^2 = 0.52$)(図 3-6)。有効下限温度 BT と定植から頂花蕾収穫までの有効積算温度 EHUS (±標準誤差)はそれぞれ、2016年試験で1.76°Cと747(±2.7)°C・日、2017年試験で1.74°Cと675(±3.3)°C・日となった。続いて、頂花蕾収穫から側花蕾収穫までの追加的有効積算温度 EHUS_Aは、2016年試験で254(±13.9)°C・日、2017年試験で204(±4.5)°C・日となった。

3) 実験 3-3. 側枝の形状と側花蕾品質

2016年試験において、可販品質の側花蕾をつけた側枝は、不可販品質の側花蕾をつけた

表 3-1 L字仕立て栽培による頂花蕾と側花蕾の収穫個数

試験年	花蕾	収穫個数 (個/10a)				
		1/16 ^z	1/26	2/5	2/15	2/25
2016	頂花蕾	-	3,000 a ^x	2,833 a	2,667 a	2,667 a
	側花蕾	-	2,167 a	833 b	0 b	333 b
	(可販品質)	-	(72%) ^y	(29%)	(0%)	(12%)
	側花蕾	-	833 b	2,000 a	2,167 a	1,833 a
	(不可販品質)	-	(28%)	(71%)	(81%)	(69%)
2017	頂花蕾	2,833 a	3,000 a	2,917 a	-	-
	側花蕾	2,250 a	2,417 a	1,500 a	-	-
	(可販品質)	(79%)	(81%)	(51%)	-	-
	側花蕾	1,000 a	1,083 a	1,417 a	-	-
	(不可販品質)	(35%)	(36%)	(49%)	-	-

^z 定植日

^y 頂花蕾収穫個数に対する側花蕾収穫個数の割合

^x Tukey の多重検定から、同じ行内において同じアルファベットで表された値の間に有意差はない ($P < 0.05$)

表 3-2 L字仕立て栽培による頂花蕾と側花蕾の収量

試験年	花蕾	収量 (kg/10a)				
		1/16 ^z	1/26	2/5	2/15	2/25
2016	頂花蕾	-	1,156 a ^x	1,151 a	1,147 a	1,194 a
	側花蕾	-	433 a	197 b	-	82 b
	(可販品質)	-	(37%) ^y	(17%)	-	(7%)
	側花蕾	-	134 b	401 b	450 a	338 b
	(不可販品質)	-	(12%)	(35%)	(39%)	(28%)
2017	頂花蕾	1,101 a	1,208 a	1,180 a	-	-
	側花蕾	463 a	484 a	315 a	-	-
	(可販品質)	(42%)	(40%)	(27%)	-	-
	側花蕾	177 a	211 a	261 a	-	-
	(不可販品質)	(16%)	(17%)	(22%)	-	-

^z 定植日

^y 頂花蕾収量に対する側花蕾収量の割合

^x Tukey の多重検定から、同じ行内において同じアルファベットで表された値の間に有意差はない ($P < 0.05$)

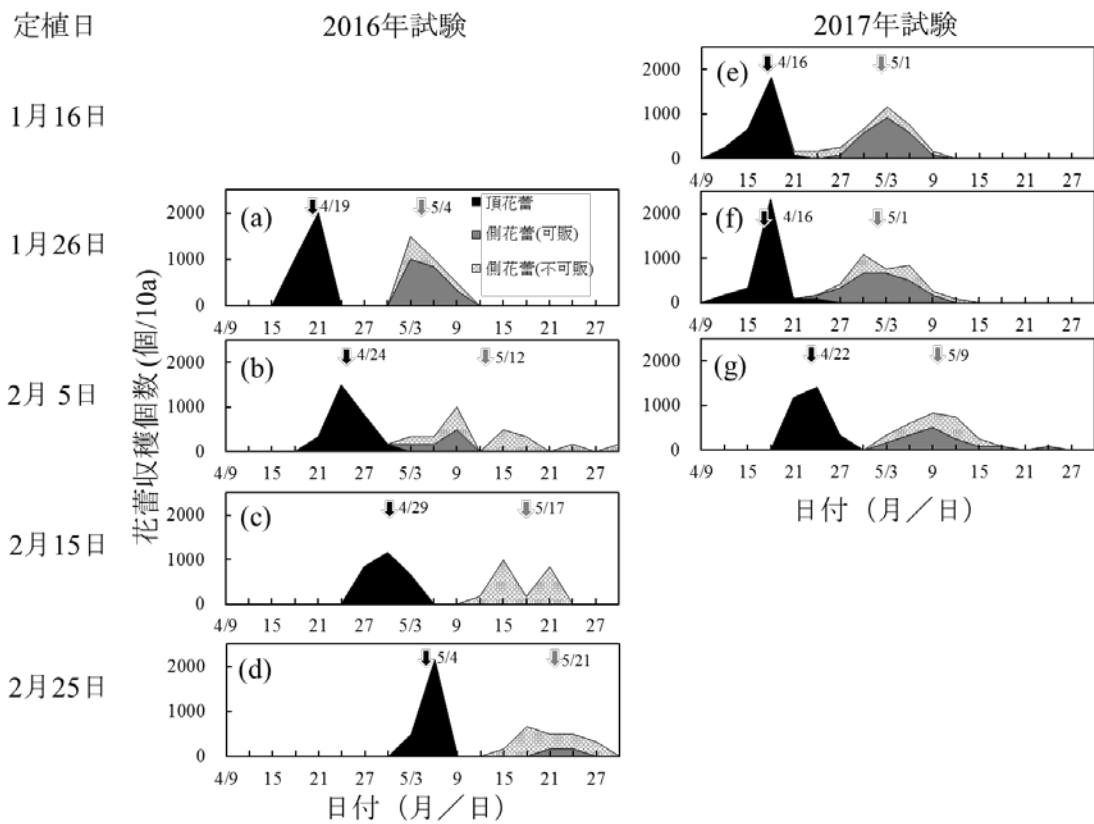


図 3-5 L字仕立て栽培の定植日に応じた花蕾の収穫個数と収穫時期
 (a) - (d) 2016年試験は2反復の平均値, (e) - (g) 2017年試験は3反復の平均値.
 黒色矢印は頂花蕾収穫日の平均値, 灰色矢印は可販品質の側花蕾収穫日の平均値を示す.

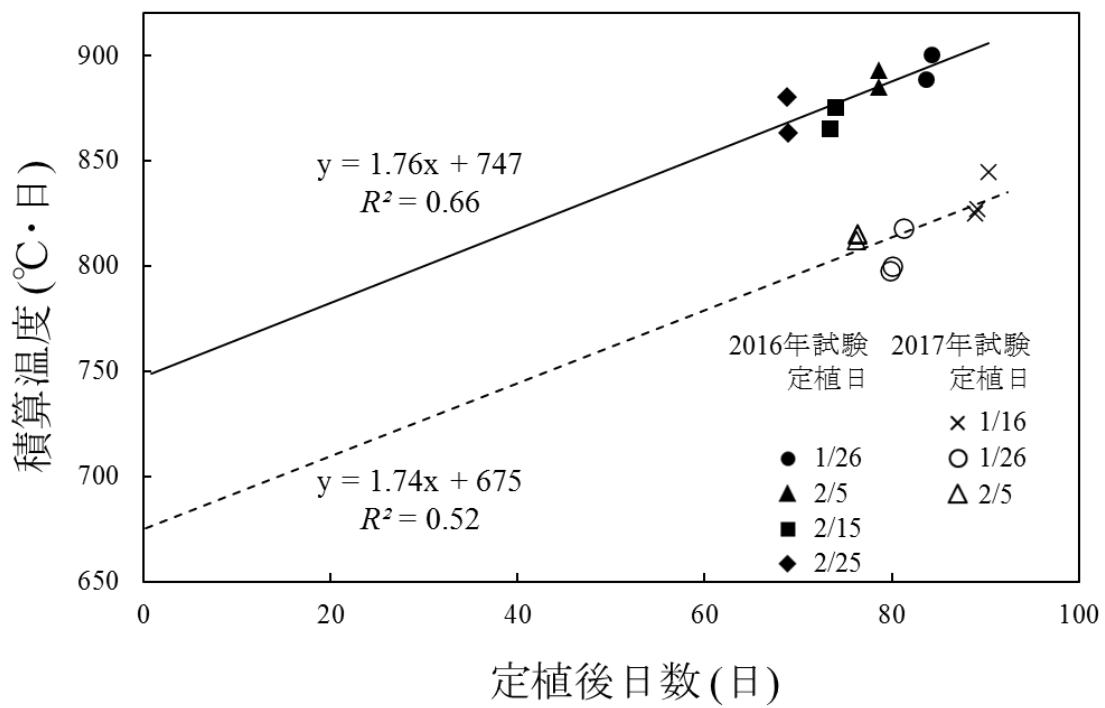


図 3-6 定植から頂花蕾収穫日までの積算温度 (°C・日) と定植後日数 (日) の回帰直線

側枝と比較して、茎径、茎長、葉数の値が有意に大きかったが、側花蕾径に有意差はみられなかった（表 3-3）。また、2017 年試験において、可販品質の側花蕾をつけた側枝の葉面積は、不可販品質の側花蕾をつけた側枝の葉面積と比較して有意に大きかった（表 3-4）。

4. 考察

1) L 字仕立てによる収穫個数と収量の増加

ブロッコリー品種‘夢ひびき’を L 字仕立てすることで、4 月から 5 月にかけて市場出荷可能なサイズの側花蕾が収穫できることが明らかとなった（図 3-1）。特に、2017 年試験では側花蕾の収穫個数が 1 月 16 日、26 日定植区で頂花蕾収穫個数の 79～81% に到達した（表 3-1）。ただし、側花蕾の 1 個当たりの新鮮重は頂花蕾の約半分であったために、収量は 40～42% の増加に留まった（表 3-2）。それでも、可販品質花蕾の最高収量を記録した 2017 年試験 1 月 26 日定植区の収量は 1,692kg/10a（頂花蕾 1,208kg/10a + 側花蕾 484kg/10a）となり、直近の 3 年間（2016～2018 年）の全国平均単収 981kg/10a を大きく上回っている（農林水産省、2019）。ブロッコリーを出荷する際、花蕾径の大きさに応じて 1 箱に梱包する個数が決まっているが、その基準は産地によって異なるために、本試験での側花蕾の増収量がどれだけの出荷量の増加に相当するのか正確に見積もるのは難しい。一例として、JA 全農広島の出荷基準では、12cm 径の花蕾は 1 箱に 12 個、10cm 径の花蕾は 1 箱に 16 個梱包することになっている（JA 全農、2019）。それに基づくと、10cm 径である側花蕾の 81% の増加は、12cm 径である頂花蕾の出荷箱数の 61%（ $81\% \times 12 / 16$ ）増加に相当すると試算することができる。

2) 有効下限温度 BT と有効積算温度 EHUS

収穫時期は、定植日が遅れるにつれて遅れていった（図 3-5）。これらの試験区から算出された有効下限温度 BT と、定植から頂花蕾収穫までに必要な有効積算温度 EHUS はそれぞれ、2016 年試験では 1.76°C と 747°C・日、2017 年試験では 1.74°C と 675°C・日となった（図 3-6）。定植日や施肥量等の諸条件が異なる中で、両年の BT の値が極めて近い値を示したことから、BT の値の信頼性の高さが推察される。また、冬季（2 月 16 日）に定植し、収穫開始から完了までに要した EHUS が 699～769°C・日であったとする先行研究があり、本研究で見積もられた EHUS も妥当性が高い（Dufault, 1997）。2016 年試験と 2017 年試験の EHUS の差（ $747 - 675 = 72^\circ\text{C} \cdot \text{日}$ ）が生じた理由として、施肥量を増やしたことで生育が前進し生育期間が短くなった可能性が挙げられる。ただし、その検証には施肥量を変えた試験が必要である。

頂花蕾収穫から側花蕾収穫までの追加的有効積算温度 EHUS_A は、2016 年試験は 254°C・日、2017 年は 204°C・日と算出された。頂花蕾収穫時には既に側枝はある程度の成長段階に達しているため（図 3-1a）、 EHUS_A の値は側枝の成長（発生から側花蕾収穫まで）に必要な全ての値を表しているわけではない点に注意が必要である。しかしながら、 EHUS_A は、EHUS

表 3-3 側花蕾の品質ごとの L 字仕立て時の側枝形状

側花蕾の品質	側花蕾径 (mm)	茎径 (mm)	茎長 (mm)	葉数 (枚)
可販品質	17.3 ± 1.8 ^z	15.7 ± 0.6	91.9 ± 4.9	9.2 ± 0.4
不可販品質	11.6 ± 2.6	12.6 ± 1.1	72.4 ± 7.4	7.1 ± 0.5
<i>t</i> -test ^y	NS	*	*	**

^z 平均値 ± 標準誤差 (n = 16-17)

^y** , * , NS はそれぞれ, $P < 0.01$, $P < 0.05$ で有意差があること及び有意差がないことを表している (n = 16-17)

表 3-4 側花蕾の品質ごとの側花蕾収穫時の側枝葉面積

側花蕾の品質	側枝葉面積 (cm ²)
可販品質	2,214.3 ± 120.8 ^z
不可販品質	1,856.0 ± 86.4
<i>t</i> -test ^y	*

^z 平均値 ± 標準誤差 (n = 9)

^y*は $P < 0.05$ で有意差があることを表している (n = 9)

に加算するだけで、定植から側花蕾収穫までに必要な有効積算温度を算出できるという点で実用的である。すなわち、定植から側花蕾収穫までに必要な有効積算温度は、2016年試験では $1001^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ ($747+254^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$)、2017年試験では $879^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ ($675+204^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$)である。EHUS_Aについても、2017年の方が $50^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ ($254-204^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$)少なく算出されているが、これもまた施肥量の違いに基づく可能性が考えられる。また、2017年試験ではL字仕立てを実施したタイミングが2016年試験よりも10日前後早かったために、同化産物が早い段階から側枝に集中し、収穫に要した期間を短縮させた可能性も考えられる。本研究では4月中旬にトンネル被覆を撤去してしまい、以後の温度調節ができなくなってしまったが、温度が成長を大きく左右する要因であるとする、トンネルを撤去せず夜間の保温を継続して、EHUS、EHUS_Aを満たす期間を短縮させることで、収穫期を調整することも可能になるかもしれない。積算温度以外にも、施肥量、日射量、日長、土壌含水率など、ブロッコリーの生育に影響する要因は複数考えられ(藤目ら, 1988; 中野ら, 2017)、成長と環境要因とを関連付けた解析は今後の重要な課題である。

3) トンネル内気温を基準とした定植に適したタイミング

‘夢ひびき’を1月から2月にかけて定植することで、頂花蕾及び側花蕾を4月から5月の端境期にかけて収穫し続けることができた(図3-5)。5月に入り不可販品質の側花蕾の数が増加したが、その原因の1つとして肥料切れによる樹勢の低下が考えられる。2花蕾どりを目的とする場合、施肥量は窒素量で $25\sim 30\text{kg}/10\text{a}$ (小寺, 1988)や $40\text{kg}/10\text{a}$ (佐藤, 2015)が推奨されている。2016年試験は前者を参考に $\text{N:P}_2\text{O}_5:\text{K}_2\text{O}=30:35:24\text{kg}/10\text{a}$ とした。ただし、側枝葉の葉色が主茎葉に比べて薄くなる等、肥料切れの兆候がみられた。2016年2月15日、25日定植区で側花蕾品質が著しく低下した原因の一つとして考えられる(図3-5c, d)。そこで2017年試験は後者の施肥設計を参考に施肥量を $39:39:30\text{kg}/10\text{a}$ とした。結果として、2017年では2月5日定植区の収量もある程度維持された。その他の原因として、5月以降の高温が花蕾の発達を阻害した可能性も考えられる(Farnham・Bjorkman, 2011)。その結果を踏まえ、2017年試験では2月中旬以降の定植区に代わり、より早い定植区(1月16日定植区)を設定した。1月16日定植区では1月26日定植区より収穫期が早まることが予測されたが、収穫日の平均値は両者で一致した(図3-5e, f)。2017年1月中旬の平均最低気温は -5°C であり、これはブロッコリーの生育を抑制し得る温度である(Tanら, 1999)。したがって、1月16日定植区の定植直後の生育が抑制された結果、1月26日定植区と生育差が生じなかったと考えられる。ただし、そのような低温遭遇にも関わらず早期抽苔はみられず、1月16日定植区の可販品質花蕾の収穫個数は1月26日定植区と有意差がなかったため(表3-1)、1月16日から26日にかけての期間が収量を最大化するために適した定植時期であったと考えられる。この期間(2017年1月中～下旬)のトンネル被覆内の平均気温は 4.0°C であった。さらに、2月上旬(2016年及び2017年)は 7.1°C 、2月中旬(2016年)は 10.7°C であった。以上のことから、本作型に適した定植のタイミングは、トンネル内温度が $4.0\sim$

7.1℃付近であると考えられる。ただし、実際の栽培現場ではトンネル内平均気温が4℃前後であっても一時的な低温に遭遇し枯死する危険性も高く、そのような可能性も考慮した上で定植の時期を見極める必要がある。

4) 側枝の特徴と側花蕾品質の関係

L字仕立てをすること、すなわち側枝を1~2本に制限することで、側枝間の同化産物や養水分の競合を回避することができると考えられる。その一方で、将来的に可販品質の側花蕾をつける側枝をL字仕立てするタイミングで見極める必要がある。そのため、2016年試験では、1つの試験区内に残す側枝の大きさにバリエーションを持たせた上で、L字仕立てしたタイミング（頂花蕾収穫時）での側枝形状と、その後に収穫された側花蕾の品質を比較した。ただし、2月15日、25日定植区では、肥料切れもしくは高温の影響で側枝形状に関わらず側花蕾品質が低下したため、解析には1月26日定植区と2月5日定植区のサンプルを用いた。

図3-1に示すように側花蕾径、側枝の茎径、茎長、葉数を計測した結果、可販品質の側花蕾をつけた側枝では、茎径、茎長、葉数が有意に高い値を示した（表3-3）。まず、茎径が大きいということは養水分や同化産物の輸送能力が高く（De Schepper・Steppe, 2010）、葉面積も高い傾向がある（Vertessyら, 1995）。続いて、側枝の茎が長いということは、それだけ栄養成長期間が長いということである（Pressmanら, 1985）。最後に、葉数が多いということは、葉面積拡大の余地が大きいということを示しているとともに、節が多く栄養成長期間が長いことも意味している。実際に、2017年試験では、可販品質の側花蕾をつけた側枝の葉面積が有意に高くなっていた（表3-4）。以上のように、栄養成長期間の長さや、光合成能力の高さと関係するこれらの要素は、側花蕾の品質を推定する指標として合理的だと考えられる。その一方で、この時点での側花蕾径は側花蕾品質とは関係性が低いことが示された（表3-3）。

2017年試験では、可販品質の側花蕾収穫個数は2016年試験を上回っている（表3-1）。これは、施肥量を増加させたこと、一部の株でL字仕立て時に2本の側枝を残したことも影響していると考えられるが、2016年試験の結果に基づき、茎径、茎長が大きく、葉数の多い側枝を優先的に残した影響も大きいと考えられる。個々の側枝の葉面積を圃場で非破壊的に計測、比較することは困難であるが、茎径、茎長、葉数の比較は容易であり、側枝選定の実用的な基準として有効であると考えられる。ただし、これらの要素で高い値を示す側枝であっても、必ずしも可販品質側花蕾をつけるわけではないため、それぞれの要素について明確な基準を設けることは難しい。さらに、頂花蕾収穫時に株へ与えたダメージや主茎葉の残存量、その株の根量など、本試験で計測されていない要素が、側花蕾品質に影響する可能性があると考えられる。

5. 摘要

4～5月端境期に側花蕾による増収を目的として、冬まき春どり栽培において品種‘夢ひびき’を用い、側枝を1～2本に制限するL字仕立て栽培を行った。その結果、4月から5月にかけて、12cm径の頂花蕾及び10cm径の側花蕾が収穫できた。最大で、側花蕾の収穫個数は頂花蕾収穫個数の約80%増加し、出荷箱数が約60%増加すると試算された。また、定植から側花蕾収穫までに必要な有効積算温度は約900～1,000℃・日程度と推定された。さらに、可販品質の側花蕾をつける側枝は、茎径、茎長、葉数、葉面積が高い傾向にあった。一方で、L字仕立て時の側花蕾径は側花蕾品質とは関係性が低いことが示された。

第4章

L字仕立て栽培の有効性と 品種適性の解明

1. 緒言

夏まき秋どり栽培では、高温期から低温期にかけての栽培となるため、生育初期に茎葉を十分に発達させた後で低温感応・花芽分化が起こり、スムーズかつ緩慢に花蕾が肥大する。したがって、植物生理学的な観点から安定した作型といえる（藤目ら，2004）。一方で、冬まき春どり栽培では、低温期から高温期にかけての栽培となるため、生育初期は早期抽苔の危険性が、生育後期は高温障害の危険性が伴う栽培がやや難しい作型である。そのような中で、第3章では、品種‘夢ひびき’を用いた冬まき春どり栽培が可能であることが示され、さらにL字仕立てにすることで、側花蕾による増収が可能であることが明らかとなった。慣行栽培では側花蕾が市場出荷可能な大きさになることは少ないことは経験的に知られている。しかしながら、側花蕾の肥大性が大きい‘夢ひびき’はL字仕立てをしない場合も側花蕾が10cm径に達する場合があるため、L字仕立ての有効性を明らかにするためには、‘夢ひびき’を用いた慣行栽培（L字仕立て無処理）とL字仕立て栽培での側花蕾を含めた収量の比較が必要である。また、L字仕立て栽培は‘夢ひびき’に限定されず、他の品種にも応用できる可能性がある。そこで本章では、‘夢ひびき’を用いたL字仕立ての有無による収量の比較及び‘夢ひびき’以外の品種でL字仕立てをした場合の収量を調査し、L字仕立ての増収効果及び品種適性を解明することとした。

温度条件が難しい冬まき春どり栽培では、品種選定にあたって、ブロッコリーの早晩性と低温感応について正しく理解しておく必要がある。ブロッコリーの花成誘導には一定期間の低温遭遇が必要であり、一定の葉齢に達した後に初めて低温に感応する植物体春化型である（藤目，1983；Uptmoorら，2012）。この低温感応性は品種によって異なり、早晩性の違いとして認識される。一般に、早生品種ほど低温に敏感といわれ、生育ステージの早い段階かつ比較的高温でも花芽分化するが、晩生品種は低温に鈍感といわれ、花芽分化するためには、より生育ステージが進んだ段階で、より低温を要求する。さらに、長日条件下で花芽分化は促進される傾向が知られているため（藤目ら，1988）、どの生育段階でどの程度の低温に遭遇すると花芽分化が誘発されるかは、品種と栽培時期によって異なっているといえる。いくつか例を挙げると、早生品種の‘ドシコ’は展開葉数が5～6枚の時に18～20℃に20日遭遇することで花芽分化し（香川，1965）、中早生品種の‘緑嶺’では本葉が6～7枚の時に平均気温16.5℃の環境下に置かれると5週目で花芽分化したが19℃以上では花芽分化せず（藤目ら，1988）、中晩生品種の‘中晩生緑’は、展開葉が15枚になったとき15℃に8週間置いたが花芽分化がみられなかったという報告がある（藤目，1983）。冬まき春どりの作型を考えたとき、晩生品種は早期抽苔のリスクが低い点では望ましいが、生育後期が高温となる本作型では正常な花芽分化が行われないと考えられる。したがって、早期抽苔を予防するため生育初期の保温に努めつつ、高温期でも花芽分化ができる早生系統の品種を用いる方法が有効であると考えられる。実際に、当作型の栽培では‘ハイツ’や‘緑嶺’といった中早生品種が使用され（藤目ら，2004）、‘夢ひびき’も極早生品種であった。そこで、本試験では側枝の発達が旺盛と思われる性質に加え、早生系統の品種である‘おはよう’、‘ピクセル’、‘スピ

ードーム’、‘緑嶺’、‘マグナム’、‘ファイター’を供試品種とし、L字仕立て栽培の適用性を検証した。

2. 材料及び方法

1) 実験 4-1. L字仕立ての増収効果と品種適性の解明

栽培試験は、農研機構野菜花き研究部門の茨城県つくば市観音台の圃場で行った。供試品種‘おはよう’((株)サカタのタネ)、『ピクセル’、‘緑嶺’、‘マグナム’((株)トーホク)、『ファイター’((株)プロリード)、『スピードドーム’、‘夢ひびき’を用い、セル成型苗専用土(野菜養土Sタイプ、ヤンマー(株))を充填した128穴セル成型トレイに2019年1月4日に播種した。育苗期間中はガラス温室内で最低気温が10℃を下回らないように加温し、播種から2~3週間後にセル成型トレイ1枚につき液肥(OK-F-1, OAT アグリオ(株))の1000倍液を合計1L与えた。定植3~5日前から最低気温が1℃を下回らないように加温したビニル温室に移し、低温順化の後、栽植密度3,125株/10a(畝幅160cm, そのうち黒色マルチ被覆幅は100cm, 株間40cm, 条間60cmの2条植え)で2月20日に定植し、農ビ製のトンネル(厚さ0.075mm)で被覆した。第3章では1月下旬に定植した区で高収量を記録したため、2018年も同様の時期に定植を行ったが、2月4日~18日の期間に同圃場で最低気温-7℃以下を9回、そのうち3回は-10℃を下回る強い寒波の影響で、1月~2月上旬に定植を行った株が枯死し、実験を中断せざる得なかった。2019年はそのリスクを回避するために、2月20日定植とした。定植が遅くなる代わりに播種を早め、実験3-1よりも育苗期間を5日間長くした。施肥は化成肥料(くみあい化成7号, 日東エフシー(株))、くみあいCDU複合燐加安タマゴS555, ジェイカムアグリ(株))を用い、N:P₂O₅:K₂O=40:40:33kg/10aとした。夜間の保温を図りつつ日中の高温を防ぐため、必要に応じてトンネルを開閉し、5月7日にトンネルを撤去した。

頂花蕾収穫の約10日前に側枝数を1~2本に制限するL字仕立てを行った(L字区)。「夢ひびき」については、L字仕立てをしない区も設定した(無処理区)。収穫基準、調製方法、品質評価基準は実験3-1と同様とした。すなわち、頂花蕾を花蕾径12cm, 側花蕾を花蕾径10cmで収穫した。各品種1反復8個体とし、3反復設定した。

3. 結果

1) 実験 4-1. L字仕立ての増収効果と品種適性の解明

‘夢ひびき’の無処理区で収穫された頂花蕾個数は3,038個/10aであった(表4-1)。側花蕾個数は6,684個/10aであったが、そのほとんどが不可販品質であり(図4-1a)、可販品質個数は1,128個/10aであった(表4-2)。「夢ひびき’のL字区で収穫された頂花蕾個数は3,038個/10aであった。側花蕾個数は3,212個/10aであったが、その多くが可販品質であり(図4-1b)、可販品質側花蕾数は2,604個/10aとなった。側花蕾収穫個数及び側花蕾収量では、反復間でのばらつきが大きく有意差は検出されなかったが、頂花蕾と合わせた総収量

表 4-1 L 字仕立て栽培による頂花蕾の収穫までの日数, 収穫個数, 収穫率, 花蕾重及び収量

品種 ^z	頂花蕾 (可販品質のみ)					収量 (kg/10a)		
	定植後日数 (日)	収穫個数 (個/10a)	収穫率 ^y (%)	頂花蕾重 (g)				
夢ひびき (無処理)	78.2 ± 0.4	3,038 ± 87	a ^x	97.2	367 ± 5.5	ab	1,114 ± 16	a
夢ひびき	78.7 ± 0.5	3,038 ± 87	a	97.2	384 ± 6.4	ab	1,166 ± 51	a
おはよう	74.6 ± 1.9	2,865 ± 130	a	91.7	408 ± 20.6	a	1,169 ± 67	a
ピクセル	73.5 ± 0.5	3,125 ± 0	a	100	347 ± 1.6	bc	1,083 ± 5	a
スピードドーム	71.7 ± 0.4	3,125 ± 0	a	100	353 ± 8.4	bc	1,105 ± 26	a
緑嶺	77.4 ± 0.2	2,995 ± 130	a	95.8	321 ± 6.6	c	962 ± 53	ab
マグナム	76.2 ± 0.4	2,474 ± 344	a	79.2	317 ± 9.9	c	778 ± 83	b
ファイター	76.7 ± 0.4	2,995 ± 130	a	95.8	390 ± 8.0	ab	1,166 ± 31	a

^z ‘夢ひびき’は L 字仕立て無処理区・処理区を設定, 他の品種は L 字仕立て処理区のみ設定

^y 定植個体数に対する収穫個数の割合

^x Tukey の多重検定により, 同列内の同じアルファベット間では $P < 0.05$ 水準で有意差がない (n = 3)

表 4-2 L 字仕立て栽培による側花蕾の収穫までの日数, 収穫個数, 収穫率, 花蕾重及び収量

品種 ^z	側花蕾 (可販品質のみ)						収量 (kg/10a)	
	定植後日数 (日)	収穫個数 (個/10a)	収穫率 ^y (%)	側花蕾重 (g)				
夢ひびき (無処理)	95.6 ± 2.7	1,128 ± 174	a ^x	36.1	190 ± 8.5	cd	197 ± 30	a
夢ひびき	94.8 ± 0.1	2,604 ± 521	a	83.3	212 ± 3.6	ad	549 ± 101	a
おはよう	97.2 ± 1.8	1,302 ± 260	a	41.7	241 ± 9.8	ab	317 ± 69	a
ピクセル	87.9 ± 1.6	1,172 ± 226	a	37.5	201 ± 6.8	cd	238 ± 54	a
スピードドーム	83.7 ± 0.4	1,042 ± 260	a	33.3	173 ± 13.3	d	187 ± 62	a
緑嶺	87.3 ± 0.9	1,953 ± 226	a	62.5	215 ± 3.7	ac	418 ± 44	a
マグナム	85.8 ± 0.1	1,953 ± 451	a	62.5	203 ± 5.3	bcd	402 ± 102	a
ファイター	98.3 ± 0.7	2,344 ± 597	a	75	248 ± 8.3	a	572 ± 125	a

^z '夢ひびき'はL字仕立て無処理区・処理区を設定, 他の品種はL字仕立て処理区のみ設定

^y 定植個体数に対する収穫個数の割合

^x Tukey の多重検定により, 同列内の同じアルファベット間では $P < 0.05$ 水準で有意差がない (n = 3)

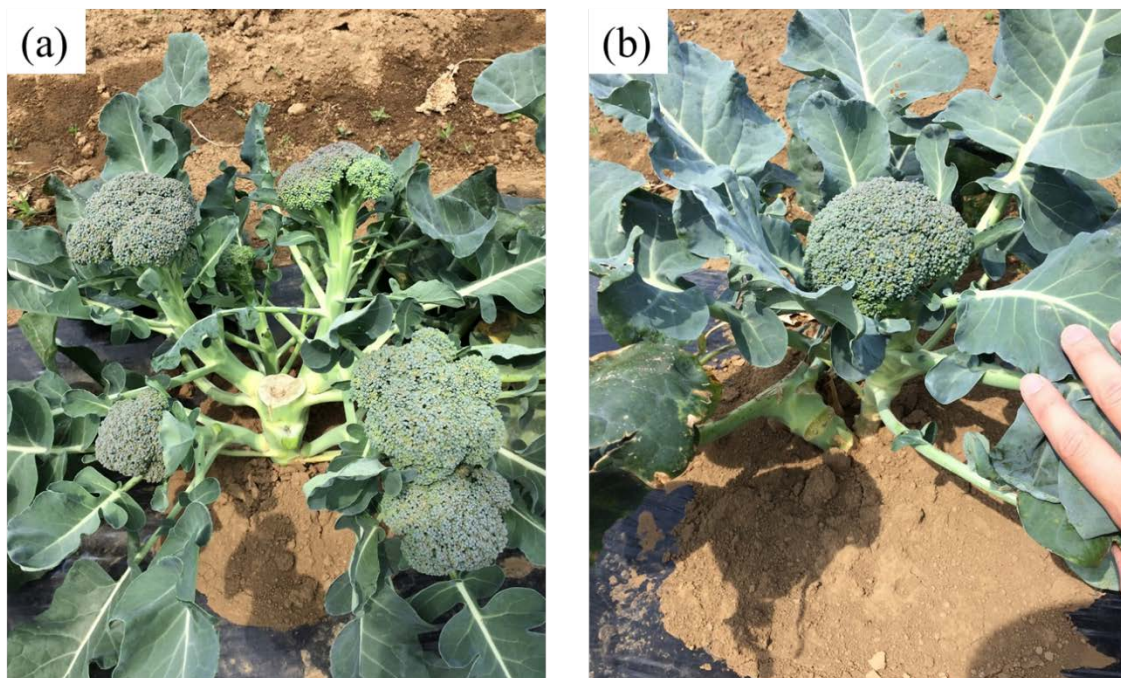


図 4-1 ‘夢ひびき’側花蕾の収穫期の様子

(a) L字仕立て無処理区の株, (b) L字仕立て処理区の株. 見やすいように一部の葉を取り除いた.

では、L字区が有意に高くなった（表 4-3）。

‘夢ひびき’以外のいずれの品種でも、早期抽苔はみられず、L字仕立てによって4月下旬から6月上旬にかけて頂花蕾及び側花蕾が収穫できた（図 4-2）。頂花蕾について、可販品質花蕾の収穫個数は品種間で有意差はなかったが、‘マグナム’のみ 2,474 個/10a と、定植数に対して 80%を下回った（表 4-1）。頂花蕾 1 個当たりの新鮮重は‘おはよう’、‘ファイター’、‘夢ひびき’で高く、10a 当たり収量もこの3品種が最も高くなった。

L字仕立てをした場合の可販品質の側花蕾について、収穫個数は‘夢ひびき’で最も多くなったが、いずれの品種も反復間でのばらつきが大きく、品種間で有意差は検出されなかった（表 4-2）。側花蕾重は‘ファイター’、‘おはよう’、‘緑嶺’が‘夢ひびき’より高い値を示したが、この4品種間に有意差はなかった。収量も、収穫個数同様に反復間でのばらつきが大きく有意差は検出されなかった。

頂花蕾と側花蕾の収量を合計した総収量では、‘ファイター’、‘夢ひびき’が 1,700kg/10a を超える高収量となった（表 4-3）。

4. 考察

1) ‘夢ひびき’におけるL字仕立ての増収効果

‘夢ひびき’は側花蕾の肥大性が高いため、側枝数を制限しない慣行栽培でも比較的大きい側花蕾をつけることは観察されていたが、それが定量的に示されたことはなかった。‘夢ひびき’の無処理区では、不可販品質も含めて 6,684 個/10a と非常に多くの 10cm 径側花蕾が収穫された。定植個体数が 3,125 株/10a であることを考慮すると、1 株から 2 個以上の側花蕾が 10cm 径に達したといえる。ただし、その多くの花蕾は、別の側枝の葉と接触、または遮光によって、変形や着色むらが生じていた（図 4-1a）。それに加えて、側枝間の同化産物競合が原因と思われるが、1 つ 1 つの花蕾がボリュームに欠け、10cm 径に達する頃には締まりが失われていた。最終的に、可販品質を維持したまま収穫できた側花蕾の個数は全体の約 17%（1,128/6,684 個）に留まった。一方で、L字区では、側花蕾の収穫総数は少ないものの、可販品質花蕾の割合が 81%（2,604/3,212 個）と高く、総収量で有意に高くなった。可販品質の側花蕾新鮮重も、L字区では 1 割程度増加していることから（表 4-2）、L字区ではより充実した側花蕾が収穫できたといえる（図 4-1b）。このように、L字仕立ては、他の側枝との物理的接触・干渉による品質低下の防止と、同化産物競合の回避による側花蕾の肥大促進効果があり、可販品質花蕾の増収をもたらすということが示された。

2) L字仕立ての品種適性

冬まき春どり栽培で最も危惧されていた早期抽苔はいずれの品種でもみられなかった。生育後期も樹勢が維持され、長期にわたって側花蕾が収穫できたが、これは施肥のうち半量を緩効性肥料としたため肥効が長期にわたって持続した可能性がある。‘マグナム’では一部の頂花蕾に不整形（粒の不揃い）がみられ収穫率が低くなった（表 4-1）。これが、生育初期

表 4-3 L 字仕立て栽培による頂花蕾と側花蕾の可販品質総収量

品種 ^z	可販品質総収量 (kg/10a)	
夢ひびき (無処理)	1,311 ± 23	c ^y
夢ひびき	1,716 ± 129	ab
おはよう	1,486 ± 135	ac
ピクセル	1,322 ± 50	bc
スピードドーム	1,292 ± 41	c
緑嶺	1,380 ± 60	ac
マグナム	1,180 ± 26	c
ファイター	1,738 ± 100	a

^z‘夢ひびき’は L 字仕立て無処理区・処理区を設定, 他の品種は L 字仕立て処理区のみ設定

^yTukey の多重検定により, 同列内の同じアルファベット間では $P < 0.05$ 水準で有意差がない ($n = 3$)

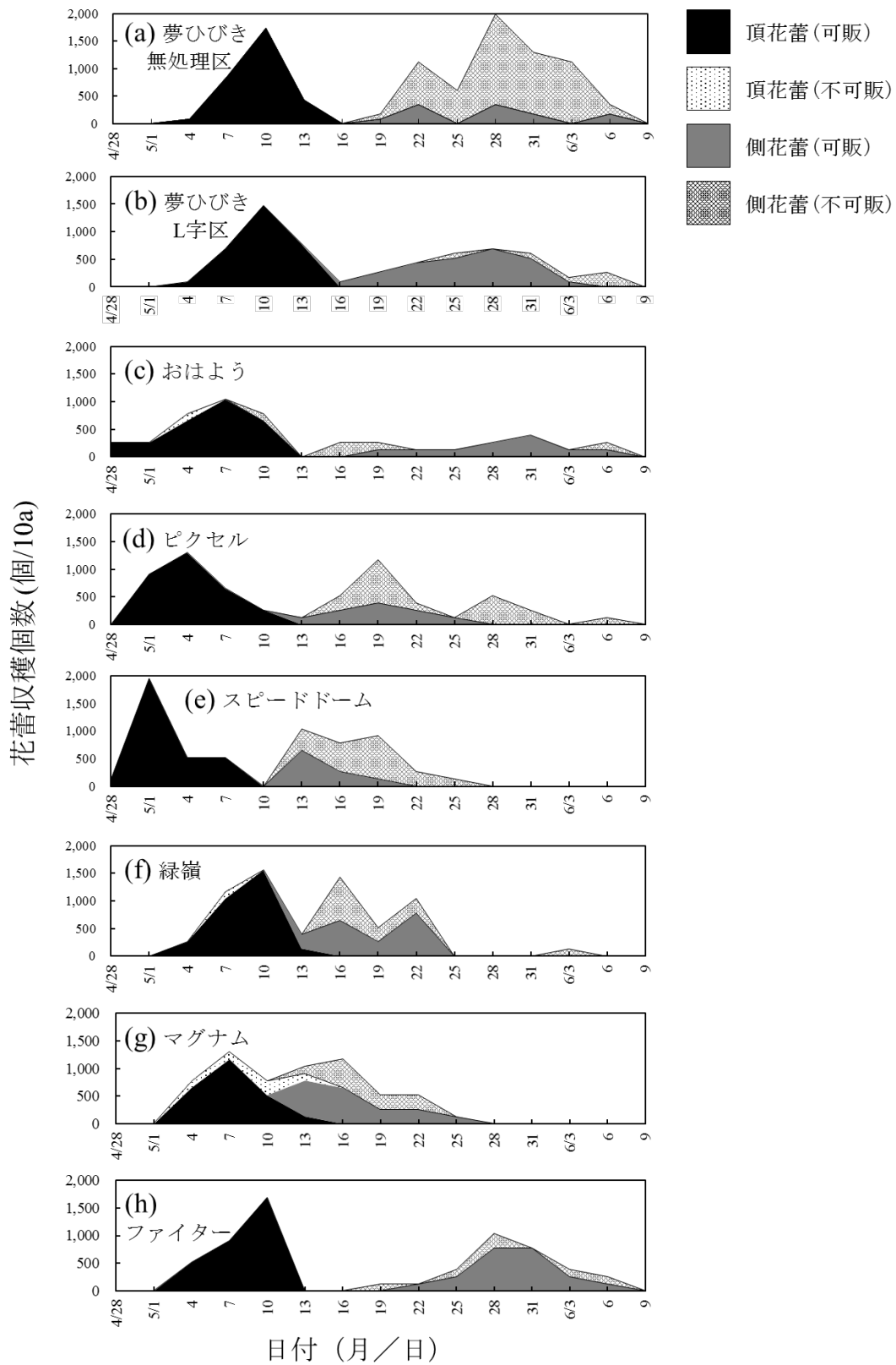


図 4-2 L字仕立て栽培による花蕾の収穫個数と収穫時期

(a) のみ‘夢ひびき’無処理区, (b) - (h) はL字仕立て処理区. 全て3反復の平均値.

の低温の影響であるか、収穫期の高温の影響であるかは不明であるが、‘マグナム’はこの作型に不向きである可能性がある。一方で、直近の3年間（2016～2018年）の全国平均単収が981kg/10aであるのに対し（農林水産省，2019），本試験で用いた‘マグナム’以外の品種では頂花蕾収量のみでその値を超えたことから，これらの品種は冬まき春どりの作型にも適用できると考えられる。

側花蕾の収量について，反復間のばらつきが大きかったために有意差は検出されなかったが，いくつかの重要な知見を含んでいる。まず，‘夢ひびき’は収穫個数と収穫率が最も高く，側花蕾収穫の安定性が高いことが明らかとなった（表4-2）。また，収穫率83.3%という値は実験3-1（2017年試験）の水準と一致し，‘夢ひびき’によるL字仕立て栽培技術の再現性の高さが確認された。収穫個数では‘夢ひびき’を若干下回るものの，‘ファイター’は側花蕾重が248gと大きく，側花蕾の収量は最も高くなった。‘おはよう’の側花蕾重も241gと‘ファイター’と同等に高水準であったが，収穫個数が低かったために収量はあまり伸びなかった。‘緑嶺’，‘マグナム’の側花蕾収量も400kg/10aを超え，側花蕾単独で見れば高水準であったが，頂花蕾収量が低水準であったために，総収量はあまり伸びなかった（表4-3）。第1章でも述べたように，側枝発生が旺盛な品種ほど頂花蕾収量は低い傾向にあり，頂花蕾収量も確保できた上で，側花蕾の肥大性も兼ね備えている品種は限られるようであった。‘ピクセル’，‘スピードドーム’の側花蕾重は最も低い水準で，収穫率も30%台と低く，本作型のL字仕立て栽培には不向きであると考えられた。

以上の品種比較結果から，‘夢ひびき’の側枝収穫適性は高いということが確認された。また，総収量で‘夢ひびき’と同等になった‘ファイター’もまた側花蕾収穫適性が高く，L字仕立てが適応可能であると考えられた。Pornsuriya・Teeraskulchon（1997）は‘Mascot’という品種を用いて側花蕾の収穫を試みたが，側花蕾が十分に肥大せず増収しなかったとしている。しかし，今回の実験からも側花蕾の肥大性の品種間差は大きく，慎重に品種を選定しなければ市場出荷可能なサイズの側花蕾は収穫できないといえる。側枝が発生する品種であっても必ずしもL字仕立てが効果的であるわけではないが，今回試験した7品種中，‘夢ひびき’と‘ファイター’という2品種の適性が確認できたことから，L字仕立てが適用できる品種は他にも存在すると考えられる。

3) 側花蕾肥大性に関する考察

‘夢ひびき’，‘おはよう’，‘ファイター’の3品種は側花蕾収穫までの定植後日数が長く（表4-2），可販品質側花蕾の収穫時期も5月中下旬から6月上旬にわたっているが，他の品種は主に5月中旬であった（図4-2）。さらに，‘おはよう’と‘ファイター’の2品種は側花蕾重も高い（表4-2）。したがって，これらの品種の側枝は，成長に長い日数を要するが，ボリュームのある側花蕾に成長する性質を備えていると考えられる。成長に長い日数を要する理由の一つとして，L字仕立てをする時点での側枝サイズの違いが挙げられる。第1章で示された通り，‘夢ひびき’の側枝（新鮮重，長さ，花蕾径）は他品種と比較して小さかった（表1-

4). 特に側花蕾径については、頂花蕾収穫時に‘ピクセル’や‘スピードドーム’では、すでに花芽分化が完了した小さい側花蕾が確認できるが(図 1-2), ‘夢ひびき’の側花蕾径は有意に小さく、確認されない場合も多かった(表 1-4, 図 1-2, 3-1a)そして、‘おはよう’(図 1), ‘ファイター’ではさらに側枝が小さい様子が観察された。このように、側枝の発達ステージが遅く、頂花蕾と側花蕾の生育差が大きい品種では、頂花蕾が除去(収穫)されて同化産物が側枝に集中するようになった時点で、側枝に葉面積の拡大や花芽分化の余地があるため、側花蕾の肥大性が大きいのではないかと推測される。側枝の発達が緩慢な理由としては、頂芽優勢が強く側枝の伸長が強く抑制されているか、第 2 章の‘夢ひびき’のように、腋芽発生時期そのものが遅い可能性が考えられる。これら側枝発達が緩慢な性質は、頂花蕾との競合が回避できるという点で L 字仕立て栽培には有利に働くと考えられるが、それらの性質が強すぎると、側枝の草勢が弱く側花蕾が収穫に至らないという問題が生じる。実際に、‘おはよう’では側花蕾の収穫率が 41.7%と低いですが、これは、L 字仕立て後も側枝の草勢が弱く、多くが収穫に至らなかったためである。一方、‘夢ひびき’や‘ファイター’は適度に側枝の発達が緩慢であり、側花蕾収穫が可能になる品種であると推察される。

5. 摘要

L 字仕立ては、残された側枝に同化産物を集中させる効果と、他の側枝の葉との物理的な接触を回避する効果によって、可販品質の側花蕾収量を増加させることが示された。側枝発生がみられる早生系統 7 品種を用いて L 字仕立て適性を比較したところ、‘夢ひびき’と‘ファイター’が総収量で 1,700kg/10a を上回り、L 字仕立て栽培の適性が高いことが示された。

第5章

摘心による側枝2花蕾どり
(V字仕立て)による
秋冬作の収量の解析

1. 緒言

第3, 4章では, ‘夢ひびき’を用いたL字仕立てによって, 冬まき春どり栽培で側枝から市場出荷可能な大きさの側花蕾を収穫できることを明らかにした. このときの側花蕾の花蕾は10cm径であり, 市場で中心的な規格である12cm径花蕾と比較すると市場価値は低下するが, 国内生産量が低下する4~5月端境期であれば10cm径花蕾であっても一定の価値が認められる. ただし, 国内生産量が潤沢かつ高品質な花蕾が流通する秋冬作期では(東京都中央卸売市場, 2019), 10cm径花蕾の市場価値は相対的に低くなると考えられ, この時期での2花蕾どり技術では, 2花蕾目も12cm径花蕾であることが望ましい. しかし, 主枝に同化産物を集中させる頂芽優勢が機能する限り, 側枝に分配される同化産物は限られてしまい, 側花蕾が頂花蕾並みに肥大するのは難しいと思われる(Cline, 1991; Doebly ら, 1997; Dun ら, 2006; Tanaka ら, 2006).

小寺(1988)はブロッコリーを摘心し, 側枝のみによる2本または3本仕立てにすることで, 頂花蕾に匹敵する大きさの花蕾が1株から複数個収穫できる技術を紹介した. 日本の一般的な栽植密度(3,000~4,000株/10a)よりやや疎植(2,800株/10a)で栽培しながら, 必ずしも花蕾径12cmには達していなかったが, 頂芽と腋芽という植物にとって優先順位の異なる2つの成長点にそれぞれ同程度の花蕾を期待するより, 同等に生育しやすい腋芽同士で仕立てるこの方法は, 12cm径の2花蕾どり実現に効果的であると考えられる. さらに, ‘夢ひびき’を用いることで, 安定性の高い実用技術として確立できるかもしれない. 摘心及び側枝2本に仕立てる一連の工程を, その2本の側枝が成す二又の形状から「V字仕立て」と呼ぶこととした(図5-1).

本研究では, 品種‘夢ひびき’を用い, 慣行的な栽植密度(>3,000株/10a)を保ちながら, 秋冬作で12cm径花蕾を1株から2個収穫するV字仕立て栽培方法を確立することを目的とした. まず, V字仕立てをする適切な時期を推定するために, 各節の葉腋毎に腋芽が発生する確率(Probability of axillary bud presence per node: PA_n)を調査し, それを積算した値 IPA_n (Integration of PA_n)を算出した. 第1章で解析した腋芽発生確率PAは, 葉位によらず1つの節に腋芽が発生する確率であったが, PA_n は, ある特定の葉位の節について腋芽が発生する確率である. 続いて, 実際に様々な葉齢で摘心した際の収穫時期と収量を調査した. さらに, 本研究圃場以外に, 西日本を含む3つの異なる試験地でV字仕立て栽培の適用性を検討した.

2. 材料及び方法

1) 実験5-1. 葉位毎の腋芽発生確率の解明

栽培試験は農研機構野菜花き研究部門の茨城県つくば市観音台の圃場(圃場1)で行った. 供試品種に‘夢ひびき’を用い, セル成型苗専用土(野菜養土Sタイプ, ヤンマー(株))を充填した128穴セル成型トレイに播種した. 育苗は雨よけハウス内で行った. 播種から2~3週間後にセル成型トレイ1枚につき液肥(OK-F-9, OATアグリオ(株))の1000倍液を

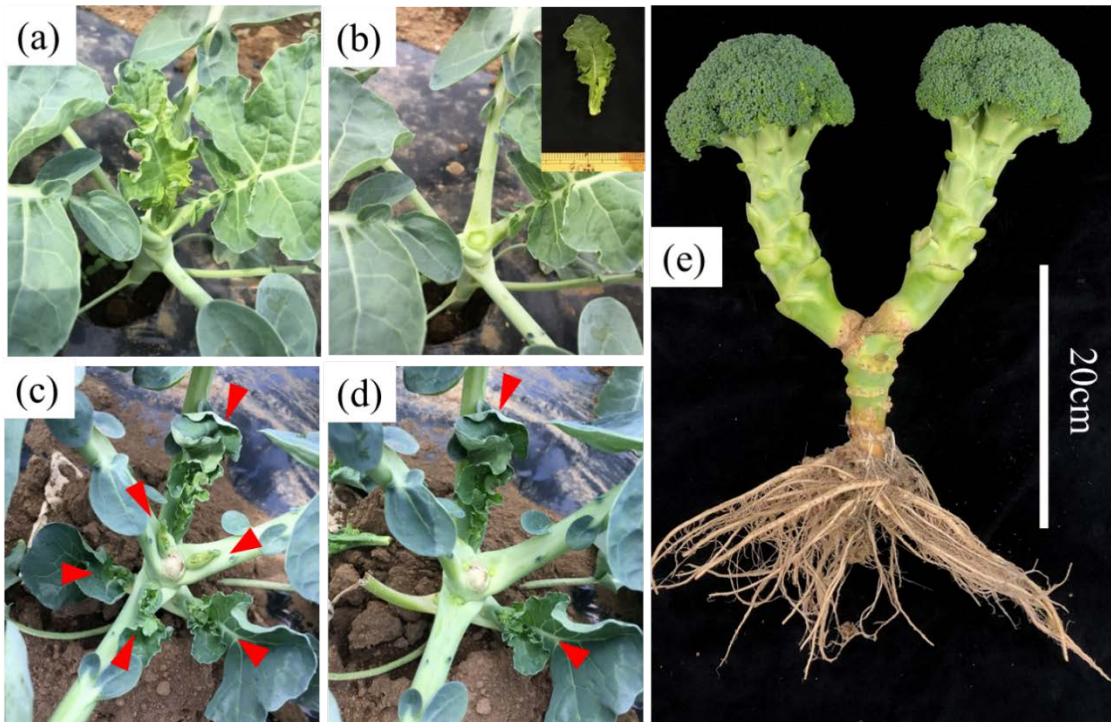


図 5-1 V字仕立ての工程

(a) 第9葉齢のブロッコリー摘心前，(b) 摘心後の様子．右上小枠は第9葉とともに摘心した頂芽．(c) 摘心から10日後の様子．矢頭は伸長してきた腋芽を示している．(d) 草勢が強く，逆方向に伸長している2本の側枝を残して側枝除去をした状態．(e) 2個同時に収穫期を迎えた株の外観．見やすいように葉は全て取り除いた．

合計 2L 与えた。栽植密度 3,125 株/10a (畝幅 160cm, そのうち黒色マルチ被覆幅は 100cm, 株間 40cm, 条間 60cm の 2 条植え) で定植した。播種, 定植の日付, 土壌の条件, 施肥量は表 5-1 中の圃場 1 に記載の通りに栽培した。施肥は化成肥料 (くみあい化成 7 号, 日東エフシー (株), くみあい CDU 複合燐加安タマゴ S555, ジェイカムアグリ (株)) を用いた。頂花蕾径が 12cm に達した時に地上部をサンプリングし, 各葉位の葉腋部の腋芽の有無を肉眼で観察した。1 反復内の全ての個体について, 特定の葉位に発生していた腋芽の数を合計し, それを個体数で除して, その葉位の腋芽発生確率 PA_n とした。子葉から上位の節に向かって PA_n を積算していった値を腋芽発生確率積算値 IPA_n とした。すなわち, IPA_n は 1 個体の腋芽数の期待値を表す。1 反復を 8 個体とし, 3 反復設定した。

2) 実験 5-2. V 字仕立て摘心に適した葉齢の解明

栽培条件は実験 5-1 に同じである。本試験では第 x 葉の幅が 2cm に達し, 次の葉 (第 $x+1$ 葉) が 2cm 幅に達するまでの期間を「第 x 葉齢」と定義する。第 x 葉齢時に第 x 葉とともに摘心をした試験区を「第 x 葉齢 V 字区」と表現する。対照区 (無処理) と, $x = 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15$ の 7 つの V 字区を設定した。それぞれの V 字区では, 2017 年 8 月 31 日, 9 月 6 日, 11 日, 15 日, 20 日, 25 日, 29 日に摘心を行った。各試験区 10 個体を 1 反復とし, 3 反復設定した。摘心によって頂芽優勢が解除され (図 5-1a, b), 腋芽が伸長を開始し, ある程度成長した時 (図 5-1c), 最大の側枝及びその側枝と逆方向に伸長する側枝の 2 本を残し (図 5-1d), それ以外を取り除いた。必要に応じて, 残した側枝の伸長を妨げる位置にある葉も取り除いた。花蕾は 12cm 径に達した時点で収穫し (図 5-1e), 長さ 15cm に調製した (図 1-1)。収量, 収穫個数は 10a 当たりに換算した。外観や障害の有無によって可販品質と不可販品質に分類した。花蕾の表面が滑らかなドーム状で固く締まっており, 蕾 1 つ 1 つの大きさが均一な, 出荷可能とみなせるものを可販品質とした (Dufault, 1996 ; Farnham・Bjorkman, 2011)。不可販品質のものは, 不整形 (病気や生理障害はないが外観が悪いもの, 具体的には乱形, 扁平, 緩み, 表面が粗い, キャッツアイ症状等), 低温障害 (白化, アントシアニン発生), その他 (病害, 枯花 (ブラウンビーズ), リーフイー等, 上記 2 つに当てはまらないもの) の大きく 3 つの原因に分類した。ある株から最初に収穫された花蕾を「第 1 花蕾」, 2 個目の花蕾を「第 2 花蕾」と表現する。同時に 2 個とも収穫できた場合は, より新鮮重が大きい方を第 1 花蕾とした。

3) 実験 5-3. 地域適応性の解明

栽培試験は以下の圃場 2~4 において, 品種「夢ひびき」を用いて行った。各試験地の耕種概要は表 5-1 に示した通りであり, 基本的に, その試験地での慣行栽培様式に則っている。それぞれ対照区 (無処理) 及び V 字区 (第 9~11 葉齢摘心) を設定した。収量, 収穫個数は 10a 当たりに換算した。各圃場の月間降水量, 日照時間, 日最低気温はそれぞれの最寄りの気象観測地点のデータを参照した (表 5-2, 図 5-2) (気象庁, 2019)。

表 5-1 各試験圃場の耕種概要

圃場	播種日 ^z	定植日	育苗日数(日)	栽植密度(個/10a)	被覆資材	土質	土壌の粒径組成 (%)			
							粗砂	細砂	シルト	粘土
1	8/1	8/25	24	3,125	黒色マルチ	淡色 黒ボク土	19.4	21.3	37.5	21.7
2	8/1	8/24	23	3,125	なし	淡色 黒ボク土	16.5	21.3	39.4	22.8
3	8/2	8/22	20	4,082	白色マルチ	砂壤土	57.1	19.6	8.1	15.2
4	8/4	8/31	27	4,762	なし	非火山性 黒ボク土	16.3	16.4	33.3	34.0

^z 全て 2017 年

(表 5-1 つづき)

圃場	施肥前に土壌中に含まれていた 肥料分 (mg/100 g 乾土)			化成肥料の 総量 (kg/10a)			堆肥 (/10a)
	硝酸態窒素	有効態リン酸	交換性カリ	N	P ₂ O ₅	K ₂ O	
1	2.0	2.9	37.1	30	30	25	なし
2	1.0	2.7	48.5	30	30	25	牛糞堆肥 2t
3	1.5	62.0	33.9	10	6	7	牛糞堆肥 8t
4	0.8	49.9	69.0	30	10	30	なし

表 5-2 2017 年の各試験圃場の月別の降水量と日照時間

月	圃場 1, 2		圃場 3		圃場 4	
	降水量 (mm)	日照時間 (h)	降水量 (mm)	日照時間 (h)	降水量 (mm)	日照時間 (h)
8 月	116 (88.8) ^z	95 (53.2)	255 (186.7)	184.4 (92.6)	250.5 (182.8)	139.5 (64.9)
9 月	177 (96.6)	134.7 (108.7)	173.5 (94.9)	119.4 (85.8)	164.5 (60.2)	149.2 (88.5)
10 月	415.5 (250.5)	104.9 (76.8)	523.5 (392.7)	78.4 (56.7)	600.5 (398.5)	93.3 (56.6)
11 月	44.5 (56.5)	162.8 (111.1)	81 (92.9)	156 (123.6)	54 (64.7)	179.5 (109.9)
12 月	8.5 (19.5)	217.4 (181.3)	34 (59.1)	116 (105.8)	28.5 (74.0)	173.4 (96.4)
合計	761.5 (126.5)	714.8 (93.2)	1067 (178.6)	654.2 (91.8)	1098 (160.8)	734.9 (82.4)

^z 平年値（1981-2010 年平均）に対する割合（％）

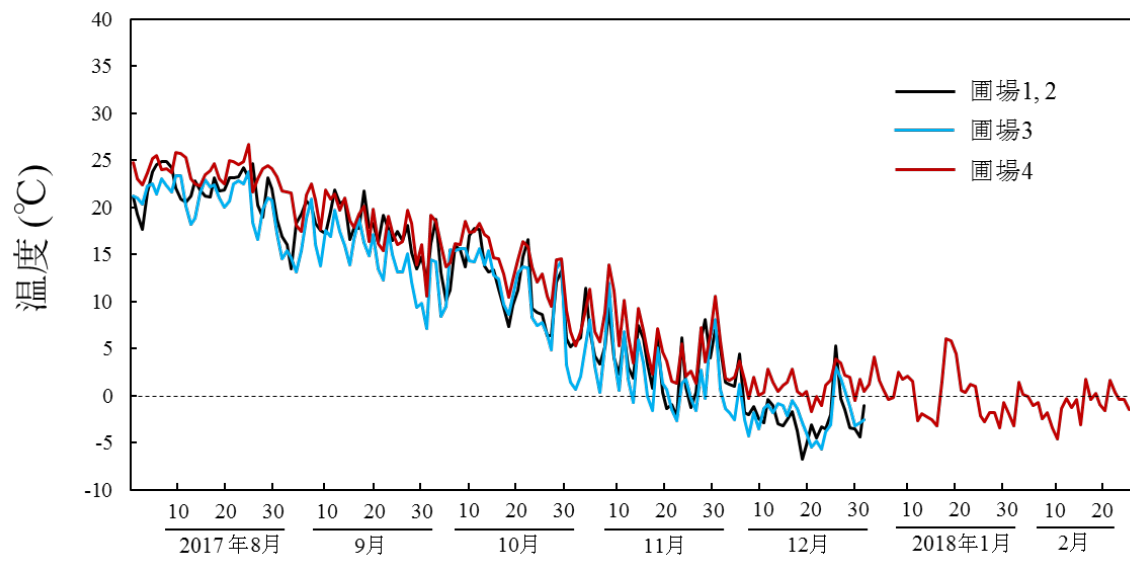


図 5-2 2017年8月～2018年2月の各試験圃場の日最低気温の推移

(1) 圃場 2 での栽培試験

栽培試験は農研機構野菜花き研究部門の茨城県つくばみらい市の谷和原圃場で行った。播種、育苗、定植の条件は黒色マルチ被覆がない点を除いて圃場 1 (実験 5-1, 2) と同様である。施肥は化成肥料 (くみあい化成 7 号, 日東エフシー (株), くみあい CDU 複合燐加安タマゴ S555, ジェイカムアグリ (株)) のほかに牛糞堆肥 2t/10a を投入した (表 5-1)。V 字区では 2017 年 9 月 20 日に摘心を実施した。各試験区 20 個体を 1 反復とし, 2 反復設定した。花蕾は 12cm 径に達した時点で収穫し, 長さ 15cm に調製した。

(2) 圃場 3 での栽培試験

栽培試験は奈良県宇陀市の圃場で行った。育苗用養土 (TM-1, タキイ種苗 (株)) を充填した 200 穴セル成型トレイに播種し, ガラス温室内で育苗した。栽植密度 4082 株/10a (畝幅 140cm, そのうち白色マルチ被覆幅は 80cm, 株間 35cm, 条間 40cm の 2 条植え) で定植した。施肥は化成肥料のほかに牛糞堆肥 8t/10a を投入した (表 5-1)。V 字区では 2017 年 9 月 20 日に摘心を実施した。各試験 6 個体を 1 反復とし, 2 反復設定した。花蕾は 12cm 径で収穫し, 長さ 15cm に調製後, 葉柄は全て切り落とした。

(3) 圃場 4 での栽培試験

栽培試験は農研機構野菜花き研究部門の三重県津市の安濃拠点圃場で行った。播種の条件は圃場 1 (実験 5-1, 2) と同様である。育苗はガラス温室内で行い, 1 日 1 回液肥 (N:P₂O₅:K₂O = 33:15:51mg/L) を含む水で灌水した。栽植密度 4762 株/10a (畝幅 60cm, 株間 35cm の 1 条植え) で定植した。施肥は元肥として化成肥料 (くみあい CDU 複合燐加安タマゴ S555, ジェイカムアグリ (株)) を用い N:P₂O₅:K₂O = 10:10:10kg/10a, 2017 年 9 月 29 日に追肥として化成肥料 (NK 化成 2 号) を用い N:P₂O₅:K₂O = 20:0:20kg/10a とした (表 5-1)。V 字区では 2017 年 9 月 28 日に摘心を実施した。各試験区 20 個体を 1 反復とし, 2 反復設定した。花蕾は 12cm 径で収穫し, 長さ 15cm に調製した。

(4) 有効積算温度の解析及び V 字仕立て処理の効果の検定

第 3 章の結果より有効下限温度を 1.75°C とし, 定植日から収穫日までの有効積算温度 EHUS を算出した。可販品質花蕾の収穫個数, 収量, EHUS について, V 字仕立て処理と試験地の 2 元配置分散分析を行った。

3. 結果

1) 実験 5-1. 葉位毎の腋芽発生確率の解明

腋芽は第 2 葉から第 11 葉の葉腋に観察されたが, 子葉, 第 1 葉, そして第 12 葉以降の葉腋には観察されなかった (図 5-3)。葉位毎の腋芽発生確率 PA_n は特に第 5 葉から第 8 葉にかけて高かった。また, 腋芽発生確率積算値 IPA_n は最終的に 4.7 となった。

2) 実験 5-2. V 字仕立て摘心に適した葉齢の解明

対照区では, 可販品質の頂花蕾が 10 月中旬から 11 月上旬にかけて収穫されたが, V 字区

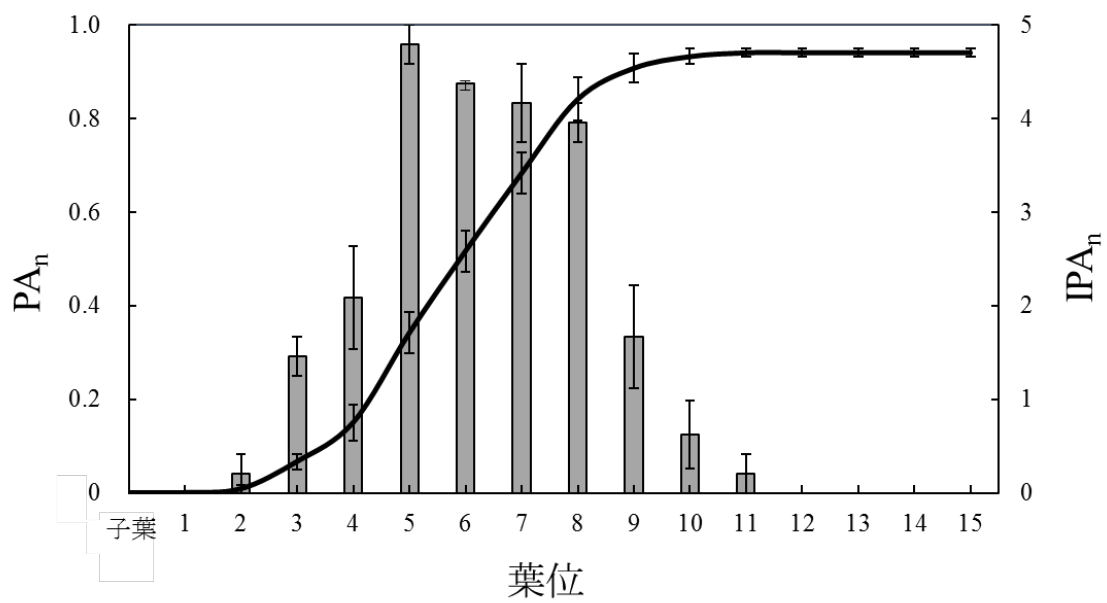


図 5-3 ‘夢ひびき’の各葉位の腋芽発生確率 (PA_n) 及びその積算値 (IPA_n)
 図中の縦棒は標準誤差 (n = 3).

では摘心をする葉齢が遅れるほど収穫時期も遅くなった（図 5-4）。第 3 葉齢 V 字区を除いて、V 字区の花蕾新鮮重は対照区と比較して有意に減少した（表 5-3）。第 3 葉齢 V 字区での花蕾収穫個数は対照区の 12%に過ぎず、十分なサンプル数が確保できなかったために統計解析からは除外した。第 5 葉齢以降の V 字区では、多くの株から 2 個の花蕾が収穫できた。2 つの花蕾に生育差がある場合が多かったが、同時に収穫できる例もみられた（図 5-1e）。先に収穫できた花蕾（第 1 花蕾）と後に収穫できた花蕾（第 2 花蕾）では、第 1 花蕾の方が可販品率は高い傾向にあったが、両者に有意差はなかった（データ略）。対照区と比較して第 5 葉齢以降の V 字区では収穫個数は有意に増加したが、全ての側枝が健全に成長するわけではないため、いずれの区でも定植個体数の 2 倍には達しなかった（表 5-3）。第 7 葉齢から第 11 葉齢 V 字区では、可販品質花蕾の収穫個数が対照区と比較して有意に増加し、第 11 葉齢 V 字区で最大 61%の増加となった（表 5-3）。第 5 葉齢から第 11 葉齢 V 字区での品質低下の最大の原因は不整形であった（表 5-3）。一方、第 13 葉齢、第 15 葉齢 V 字区では低温障害によって可販品質花蕾数は減少する傾向にあった（表 5-3, 図 5-5）。

3) 実験 5-3. 地域適応性の解明

(1) 圃場 2 での栽培試験

対照区では、頂花蕾が 10 月中旬から 11 月上旬にかけて収穫された（図 5-6a）。V 字区では、花蕾は 11 月上旬から 12 月中旬にかけて収穫され、可販品率も高かったことから、可販品質花蕾数は 69%増加した（表 5-4, 図 5-6b）。

(2) 圃場 3 での栽培試験

対照区では、頂花蕾が 10 月上旬から 10 月中旬にかけて収穫された（図 5-6c）。V 字区では、花蕾は 10 月下旬から 12 月上旬にかけて収穫され、可販品質花蕾数は 62%増加した（表 5-4, 図 5-6d）。花蕾の新鮮重が他の試験地と比較して小さいが、これは、本試験地では花蕾についている葉柄を全て切り落とすという、他の試験地とは調製方法が異なったためである。

(3) 圃場 4 での栽培試験

対照区では、頂花蕾が 10 月下旬から 11 月中旬にかけて収穫された（図 5-6e）。V 字区では、花蕾は 11 月下旬から 2 月中旬にかけて収穫されたが、低温障害のため可販品質花蕾数は 18%の増加にとどまった（表 5-4, 図 5-6f）。

(4) 有効積算温度の解析及び V 字仕立て処理の効果の検定

定植日から収穫日までの平均日数は、対照区で 59~70 日、V 字区（圃場 1 では第 11 葉齢 V 字区）では 79~130 日であった（表 5-5）。その期間の EHUS は、対照区で 930~1,223°C・日、V 字区で 1,234~1,546°C・日であった。EHUS に対する交互作用効果を除いて、V 字

表 5-3 V 字仕立て摘心葉齢が収穫花蕾に与える影響

試験区	花蕾新鮮重 (g)		収穫個数 (個/10a)		可販品質花蕾数 (個/10a)	
対照区	362	a ^y	3,125	d	3,125	bc
第 3 葉齢	374 (103) ^z	—	379 (12)	—	284 (9)	—
第 5 葉齢	281 (78)	b	4,546 (145)	c	3,977 (127)	ab
第 7 葉齢	267 (74)	b	5,682 (182)	ac	4,546 (145)	a
V 字区 第 9 葉齢	270 (75)	b	6,156 (197)	a	4,830 (155)	a
第 11 葉齢	263 (73)	b	6,061 (194)	ab	5,019 (161)	a
第 13 葉齢	277 (77)	b	5,587 (179)	ac	3,693 (118)	ac
第 15 葉齢	271 (75)	b	4,924 (158)	bc	2,368 (76)	c

^z 対照区の値に対する割合 (%)

^y Tukey の多重検定により，同列内の同じアルファベット間では $P < 0.05$ 水準で有意差がない ($n = 3$)。また，第 3 葉齢 V 字区はサンプル数の不足により統計検定からは除外している

^x データをアークサイン変換後に統計検定を行った

(表 5-3 つづき)

試験区	可販品質収量 (kg/10a)		花蕾の品質別割合 (%)				
			可販品質		不可販品質		
					不整形	低温障害	その他
対照区	1,132	a	100	a ^x	0	0	0
第 3 葉齢	106 (9)	—	75.0	—	0	25.0	0
第 5 葉齢	1,120 (99)	a	87.5	ab	10.5	0	2.0
第 7 葉齢	1,215 (107)	a	80.0	bc	16.7	0	3.3
V 字区 第 9 葉齢	1,306 (115)	a	78.5	bc	15.4	0	6.1
第 11 葉齢	1,320 (117)	a	82.8	bc	9.4	3.1	4.7
第 13 葉齢	1,029 (91)	ab	66.1	bc	8.5	18.6	6.8
第 15 葉齢	653 (58)	b	48.1	c	11.5	34.6	5.8

表 5-4 圃場 2~4 における V 字仕立て栽培が収穫花蕾に与える影響

圃場	試験区	花蕾新鮮重 (g)	収穫個数 (個/10a)	可販品質花蕾数 (個/10a)
2	対照区	364	3,125	3,047
	V 字区	284 (78) ^z	5,313 (170)	5,156 (169)
3	対照区	229	4,082	4,082
	V 字区	203 (89)	8,164 (200)	6,594 (162)
4	対照区	283	2,734	2,656
	V 字区	248 (88)	3,984 (146)	3,125 (118)

^z 対照区の値に対する割合 (%)

(表 5-4 つづき)

圃場	試験区	可販品質収量 (kg/10a)	花蕾の品質別割合 (%)			
			可販品質	不可販品質		
				不整形	低温障害	その他
2	対照区	1,108	97.5	0	0	2.5
	V 字区	1,463 (132)	97.0	1.5	0	1.5
3	対照区	934	100.0	0	0	0
	V 字区	1,394 (149)	80.8	14.4	0	4.8
4	対照区	751	97.1	2.9	0	0
	V 字区	778 (104)	78.4	4.3	17.3	0

表 5-5 V 字仕立て栽培が定植から収穫日までの平均日数（定植後日数）と有効積算温度（EHUS）に与える影響

圃場	対照区		V 字区		B-A: V 字仕立てによる EHUS 増加量 (°C・日)
	定植後日数 (日)	A: EHUS (°C・日)	定植後日数 (日)	B: EHUS (°C・日)	
1 ^z	63	1,125	92	1,376	251
2	59	1,097	93	1,402	305
3	50	930	79	1,234	304
4	70	1,223	130	1,546	323
平均値 ^y	61 ± 4	1,094 ± 61	99 ± 11	1,390 ± 64	296 ± 16

^z 圃場 1 は実験 5-2 の第 11 葉齢 V 字区のデータである（圃場 1 は n = 3, 圃場 2~4 は n = 2）

^y 全圃場の値の平均値 ± 標準誤差（n = 4）

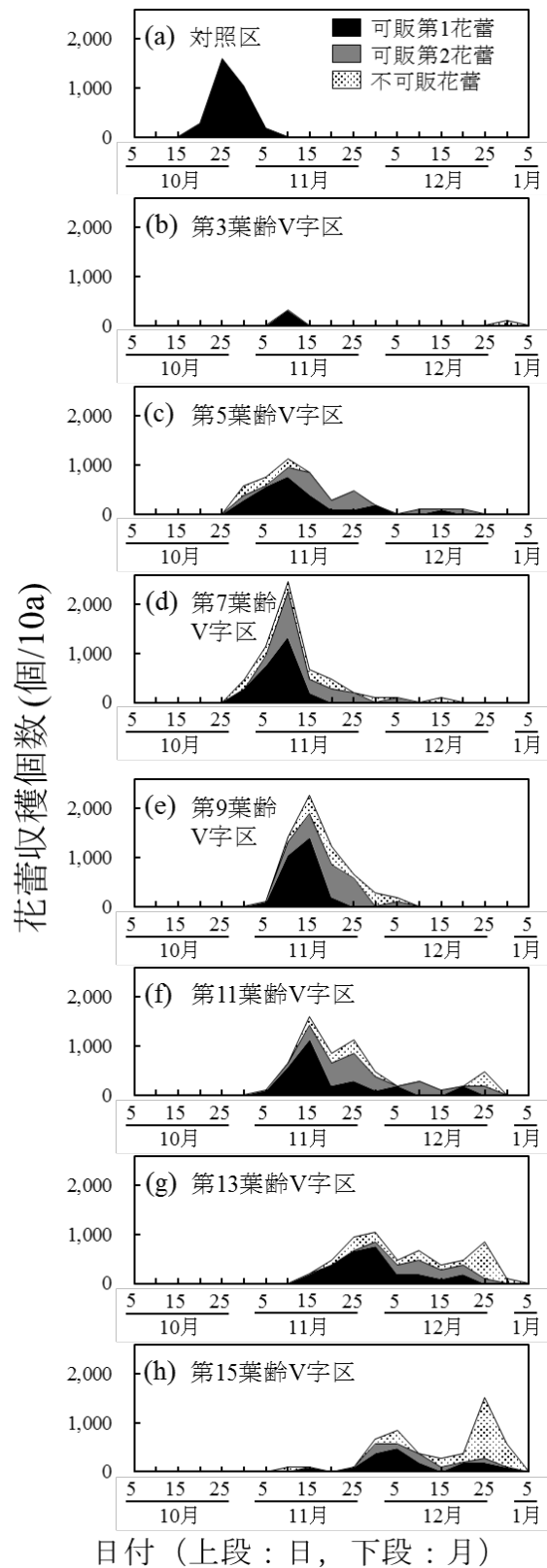


図 5-4 V 字仕立て摘心葉齢に応じた収穫個数と収穫時期

(a) 対照区 (V 字仕立てなし), (b) - (h) それぞれ第 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15 葉齢 V 字区. 第 1, 2 花蕾に関わらず不可販品質花蕾をドット柄で示す. 全て 3 反復の平均値.

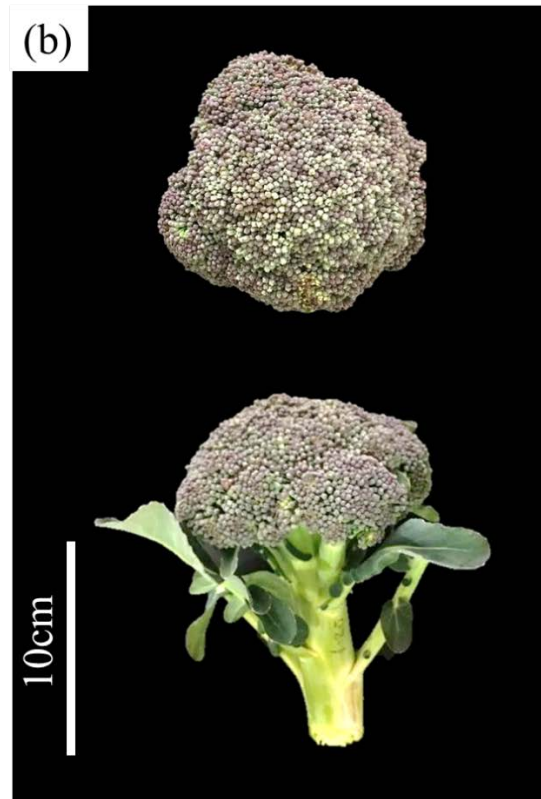


図 5-5 低温障害発生時の様子

(a) 収穫前に降霜のあった第 15 葉齢 V 字区圃場の株.

(b) アントシアニンの発生および白化が見られた花蕾.

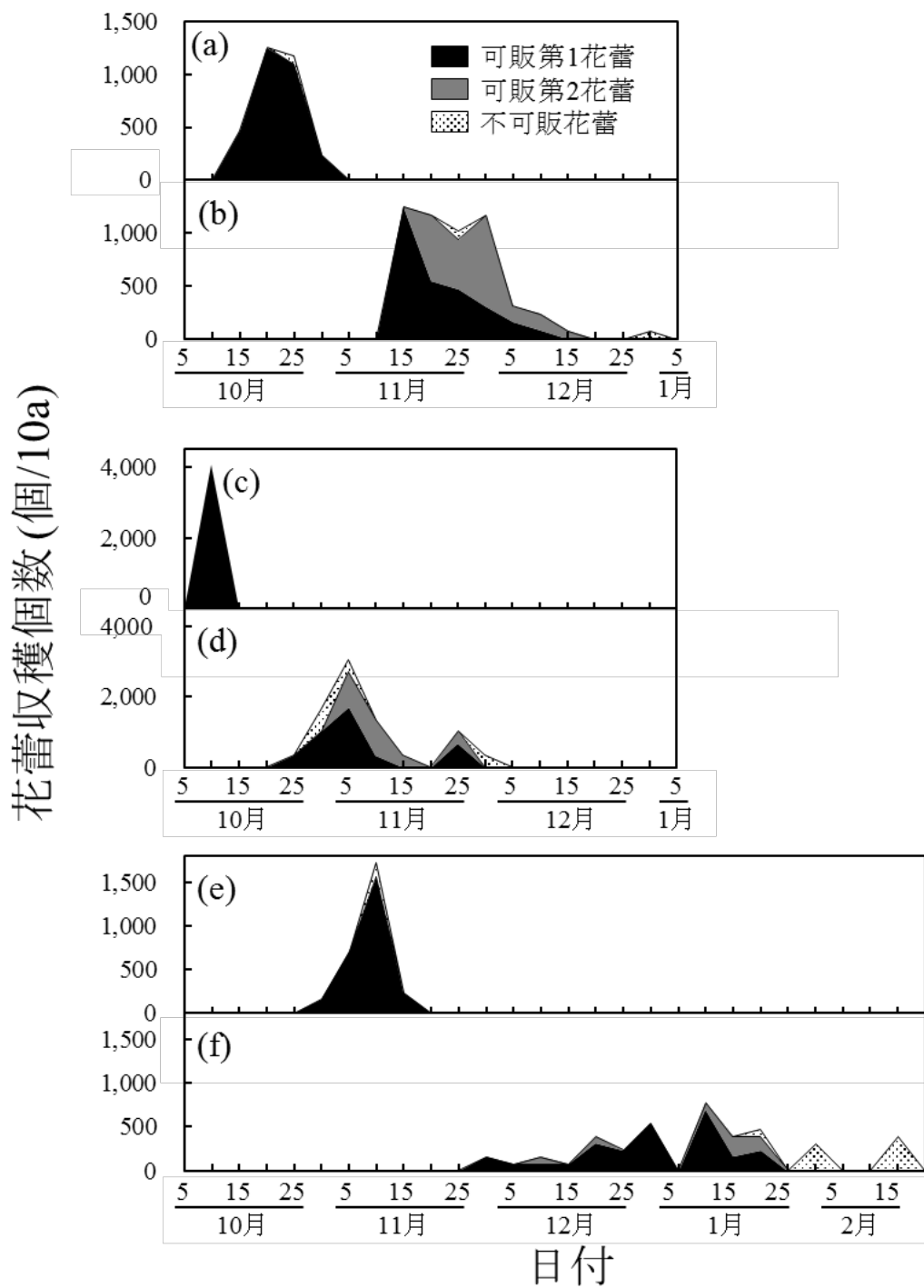


図 5-6 圃場 2~4 での V 字仕立て栽培による収穫個数と収穫時期

圃場 2 の (a) 対照区, (b) V 字区, 圃場 3 の (c) 対照区, (d) V 字区, 圃場 4 の (e) 対照区, (f) V 字区. 第 1, 第 2 花蕾に関わらず不可販品質花蕾をドット柄で示している. 全て 2 反復の平均値.

仕立ての主効果，試験地の主効果，両者の交互作用効果が，可販品質花蕾数，可販品質収量，EHUSにおいて検出された（表 5-6）。

4. 考察

1) V字仕立て摘心に適した葉齢

摘心によって，ブロッコリーの腋芽を頂芽優勢による休眠から解放し，腋芽の伸長を促進することができる（図 5-1a, b, c）（小寺，1988；Pressman ら，1985）。V字仕立ての場合，少なくとも2本の腋芽について，発生が完了しており，休眠が解除される必要がある。摘心後，必ずしも全ての腋芽が健全に伸長を開始するとは限らない上に，物理的な接触を回避するには異なる方向に伸長している必要があるため，複数の腋芽が存在している状態から理想的な2本を残すことが望ましい。

実験 5-1 によって，‘夢ひびき’の PA_n は葉位によって異なっており，第 5～8 葉にかけて高いことが分かった（図 5-3）。 IPA_n の値は第 6 葉で 2 を超えることから，V字仕立ては第 7 葉齢以降に摘心する必要がある。実際に，腋芽がほとんど存在しなかったために，実験 5-2 において第 3 葉齢 V 字区では花蕾数が大幅に減少した（表 5-3）。 IPA_n の値が 2 を下回る第 5 葉齢においても，必ずしも 2 本の腋芽が得られるわけではなかったが，そのような個体の中で不定芽が伸長してきた場合には，不定芽を 2 本目の枝として仕立てた。第 5 葉齢という比較的若齢で発生・伸長してきた不定芽は，腋芽と大きな遜色がなく成長し，収穫に至る場合があった。その結果，第 5 葉齢 V 字区では IPA_n から想定される収量を上回る結果となった（表 5-3）。ただし，不定芽の発生は腋芽と比較して発生が不確実であることから，第 5 葉齢での V 字仕立ては望ましいとはいえない。

第 7 葉齢以降の収穫個数は， IPA_n が増加する程度には増加しなかった（表 5-3，図 5-3）。これは，側枝数が何本になっても，V字仕立てによって 2 本に制限されてしまうためである。しかしながら， IPA_n の増加は，伸長方向が逆向き，生育が旺盛という，より理想的な 2 本の側枝の選定を可能にしたため，第 7～11 葉齢 V 字区にかけて可販品質収量が増加する傾向がみられた（表 5-3）。その一方で，摘心の時期が遅くなるにつれて収穫時期も遅くなり（図 5-4），第 11～15 葉齢 V 字区では低温遭遇による品質低下がみられた（表 5-3，図 5-5）。つまり，遅い時期での V 字仕立ては，理想的な 2 本の側枝を残しやすい一方で，収穫期遅延による低温遭遇と品質低下のリスクを高めるといえる。以上の結果から，‘夢ひびき’を用いた秋冬作で摘心をする理想的な葉齢は，第 7～11 葉齢であると明らかとなった。地域適応性を調査する実験 5-3 では，特に IPA_n の値の高さを重視して，第 9～11 葉齢で摘心を行った。

2) V字仕立て栽培の特徴

V字仕立て栽培では，収穫時期が慣行栽培より遅くなるものの，慣行的な栽植密度を保ちながら 1 株から 2 個の花蕾を収穫することを可能にし，可販品質収穫個数を最大で 61%増

表 5-6 可販品質収穫本数, 可販品質収量, 有効積算温度 EHUS に対する V 字仕立て (V) および圃場 (F) による 2 元配置分散分析

要因	可販品質収穫個数 (個/10a)	可販品質収量 (kg/10a)	EHUS (°C・日)
V	*** ^z	***	***
F	***	***	***
V × F	***	**	NS ($P = 0.89$)

^z***, **, * はそれぞれ $P < 0.001$, $P < 0.01$, $P < 0.05$ 水準で有意に効果が検出され, NS は有意に効果がないことを表す

加させることができた(表 5-3)。収穫時期の遅延は低温遭遇のリスクを高める一方で、品種の使い分けや定植時期の分散を伴わずに、収穫時期の分散や出荷期間の延長が可能である。V 字区の可販品質花蕾の新鮮重は、対照区と比較して 11~27%減少したが(表 5-3, 5-4)、花蕾径の収穫基準は 12cm と同一であるため、これは主に茎径の減少によると考えられる(Francescangeli ら, 2006)。国産ブロッコリーの出荷基準は、多くの場合、重量ではなく花蕾径によって定められているため、花蕾径 12cm が確保されている限り、この程度の新鮮重の減少は出荷する上で問題がないと考えられる。また、花蕾重 260~280g という水準は、'緑嶺'のような頂花蕾重が軽い品種の頂花蕾と同等であることから、十分出荷可能であると思われる(表 1-1)。

低温障害に続く品質低下の原因は、花蕾の不整形であった(表 5-3)。不整形の多くは、葉が花蕾へ接触・圧迫したことによる変形が原因であった。V 字仕立てによって地上部の栽植密度は実質的に増加しているため、不要な葉を取り除いたり、栽植密度を検討する必要があるかもしれない。他の不整形として、扁平や緩みが挙げられる。花芽の数が少ないと、花蕾にボリュームが出ずに扁平となったり、表面の緻密さを保てずに緩みが生じてしまう。佐藤(2015)は、2 花蕾どりには $N = 40\text{kg}/10\text{a}$ の施肥を推奨しており、L 字仕立てによる 2 花蕾どりの際にも $N = 40\text{kg}/10\text{a}$ で効果を上げているが(実験 3-1, 2017 試験)、実験 5-2 では全量元肥で $N = 30\text{kg}/10\text{a}$ の化成肥料しか使用しておらず、堆肥も投入していなかった。元肥が少なく追肥もしなかったために、特に生育後半で肥料切れとなり、十分な花芽数が確保できず扁平や緩みを生じてしまった可能性がある。圃場 2, 3 には堆肥が投入されており、実際に、V 字区の可販品質収量は圃場 1, 4 と比較して高かった(表 5-3, 5-4)。圃場 3 では $N = 10\text{kg}/10\text{a}$ しか化成肥料は使用されていないが、牛糞堆肥が $8\text{t}/10\text{a}$ も投入されており(表 5-1)、肥効が長かったと推測される。V 字仕立て栽培では栽培期間が長く収穫量も多いため、施肥量を多くしたり、堆肥や追肥によって肥効を持続させることの重要性が高いと考えられる。このように、V 字仕立て栽培に適した栽植密度と施肥量に関しては、今後詳細に検討する必要があると考えられる。

3) V 字仕立ての地域適応性

圃場 1 とそれ以外の試験地の結果を議論するにあたって、以降、特に断りがない限り、「圃場 1 の V 字区」とは実験 5-2 の第 11 葉齢 V 字区を指すものとする。圃場 2 と圃場 1 の距離は約 7km であり、土壌物理条件、気象条件はほとんど同じであり、圃場 1 の結果の再現性を検証するのに適している。圃場 3 と圃場 4 は西日本の試験地として選択し、それぞれ圃場 1 から南西に約 400km と、約 350km 離れている。この実験 5-3 のように複数試験地で栽培を行うことによって、V 字仕立てにおける重要な要素が以下に論述するように明らかとなった。

可販品質収穫個数は圃場 4 ではわずかな増加に留まったが、圃場 1~3 においては 60%以上増加した(表 5-3, 5-4)。圃場 1, 2 と圃場 3 では、栽植密度、被覆資材の有無、土壌物理

性等の様々な栽培条件が異なるが、どちらも増収できたことから V 字仕立て栽培の地域適応性は高いと考えられる。

定植日について、圃場 4 では 8 月 31 日と、他の試験地と比較して 6~9 日遅れていた (表 5-1)。有効積算温度の観点から考察すると、高温期の 1 日は低温期の数日分の成長が期待される (江幡, 1990)。つまり、夏季の数日の定植の遅れは冬季の収穫時期の大きな遅れの原因となる。実際に、圃場 4 に対してその他の試験地での収穫までの定植後日数の差は、対照区で 7~20 日であったのが、V 字区では 37~51 日に拡大している (表 5-5)。その結果、圃場 4 の V 字区の花蕾は生育適温以下の低温に遭遇し、収穫基準に達する前に成長が止まり、低温障害によって品質が低下した。さらに、この年は例年より降水量が多かったが (表 5-2)、圃場 4 は粘土の割合が高かったために排水性が悪く (表 5-1)、降雨後にたびたび湛水状態となった。過剰な土壌水分はブロッコリーの生育を抑制することが知られており (Gutezeit, 2004 ; 中野ら, 2017)、湛水によって生育が停滞し、その分だけ EHUS が増加してしまった可能性がある (表 5-5)。このように、圃場 4 の V 字区で大きな増収がみられなかった原因は、定植の遅れと湛水による生育停滞によって収穫時期が厳寒期に差し掛かってしまったためであり、EHUS の値が高くなった理由も、湛水による生育停滞の影響と推察される。

土壌物理性、施肥量、被覆資材、日照時間等、4 つの圃場間で栽培条件が異なっているため (表 5-1, 5-2)、圃場によって EHUS は異なって算出されたと思われる (表 5-5)。しかし、EHUS に関しては V 字仕立て栽培と圃場で交互作用が検出されなかった (表 5-6)。このことは、V 字仕立て栽培によって EHUS は増加するが、その増加程度は圃場による影響を受けないということを意味している。実際に、V 字区の EHUS 増加量は圃場によらず 300°C・日前後であった (表 5-5)。したがって、V 字仕立て栽培する場合には EHUS で 300°C・日分の収穫期の遅れを予め想定しておくことが重要であり、必要に応じて定植時期を早めることも有効であると考えられる。

低温障害による花蕾品質の低下は (図 5-5)、圃場 1 の第 11~15 葉齢 V 字区で 12 月下旬に発生したものと (表 5-3, 図 5-4)、圃場 4 で 1 月下旬以降に発生したものがあつた (表 5-4, 図 5-6f)。氷点下になると低温障害によってブロッコリーの品質が低下するという報告があり (Tan ら, 1999)、これらの時期は日最低気温が -3~-7°C と、氷点を大きく下回っていた (図 5-2)。「夢ひびき」に低温障害が発生する温度について、本試験から明確に述べることはできないが、日最低気温 0°C を栽培下限目安とすることで低温障害を回避することができると思われる。したがって、冬季にここまで気温が低下しない暖地であれば、V 字仕立てによる低温遭遇の危険性が低い、すなわち V 字仕立ての適応が可能だと考えられるとともに、冷涼地であったとしても、栽培を早期に開始して低温を回避することで V 字仕立て栽培は可能であると考えられる。

4) V 字仕立ての応用と課題

今回、V字仕立て栽培は夏まき秋どり栽培で行ったが、他の作型に適用することも考えられる。実験2-2と実験5-1から、‘夢ひびき’のPA_nは栽培時期に依らないと推定され、側枝の確保という点でV字仕立てするタイミングは第7~11葉齢が適当だと考えられる。ただし、長日条件下で花芽分化が促進されることを考慮すると（藤目ら、1988）、収穫時期がどのように変動するかは、実際に栽培試験をする必要がある。どのような作型であるにしろ、栽培期間が慣行と比較して延長すると予想されるため、収穫時期の移行を予め想定しておくことが重要である。また、品種として‘夢ひびき’のみを用いたが、第4章でL字仕立て適性品種を調査する試験で、L字仕立て栽培について理解が深まったように、他品種のV字仕立て適性を検証することで、V字仕立てに対する理解が一層深まると考えられる。

5. 摘要

品種‘夢ひびき’を用いて第7~11葉齢にV字仕立てを行い、日最低気温が0℃を下回る前に有効積算温度約300℃・日を確保することで、慣行的な栽植密度(>3,000株/10a)を保ちながら、広い地域で花蕾径12cmの可販品質花蕾の収穫個数を60%程度増加させることができた。V字仕立て栽培では収穫時期が遅れることから、低温障害を回避するためには定植時期を遅らせないことが重要であり、必要に応じて早める必要がある。さらに、花蕾の品質向上と収量増加のために、圃場の排水性向上や、堆肥の投入や追肥によって、施肥量を多く、かつ肥効を長期的に保つことが推奨される。V字仕立て栽培を実用化していくためには、最適な施肥量、栽植密度、V字仕立て栽培にかかる労力の評価等、今後明らかにすべき事柄はいくつかあるが、本試験からV字仕立て栽培によって12cm径花蕾が1株から2個収穫できることが示された。

【総合考察】

1) ブロッコリー側花蕾形成メカニズムの解明と2花蕾どり栽培技術の確立

ブロッコリーはキャベツ、メキャベツ、コールラビ等と同様に野生種のケールを起源としている。それぞれ、利用部位に応じて特定の器官が極端に発達するように人為的に選抜されていった結果、同種の野菜でありながら形態を大きく分化させていった。すなわち、キャベツは葉が結球、肥大し、メキャベツは腋芽が結球し、コールラビは主茎が球状に肥大する植物であるのに対して、ブロッコリーは頂花が肥大する性質を有する。ただし、我々がイメージするようなドーム型の花蕾が主流となったのは、F₁品種が登場する1970年代以降であり、それ以前の品種は花蕾が現在よりも扁平であった(図1)。外観の良さを求める消費者志向を反映して、近年はさらに、茎が太く花蕾に重量感とボリュームのある品種が増えている(伊藤, 2019)。

側枝が多い品種ほど頂花蕾重は少なく、側枝を除去することで頂花蕾重が増加すること、すなわち頂花蕾と側枝が競合関係にあることが、第1章で定量的に明らかにされた。一定期間内に一個体が生産できる同化産物量が限られているため、ある部位の重量増加に伴って別の部位の重量は減少する。頂花蕾のボリュームを増加させようと意図した場合、光合成や植物体の支持に葉や茎の発達は欠かせないが、側枝については、主枝の成長において必須ではなく(Dunら, 2006)、主枝と競合するという点で抑制されることが望ましい。ブロッコリーの側枝の大部分は腋芽由来であり、腋芽形成には腋芽の「発生」及び「伸長」の2つの段階が存在していることから、いずれかの段階を抑制することが、側枝重の減少、すなわち頂花蕾重の増加につながる。「伸長」段階の抑制は、腋芽そのものは発生しているため、環境条件や生育ステージの変化によって頂芽優勢が弱まった場合に伸長を開始する可能性がある(Cline, 1991; Horvathら, 2003; Phillips, 1975)。すなわち主枝と競合する潜在性を有していることから、側枝抑制の効果は相対的に低い。一方、「発生」段階の抑制は、腋芽そのものが存在しないため、主枝との競合が起こり得ず、側枝抑制効果が高い。第1章では、側枝重の品種間差は、側枝重を構成するPA, NN, FBのうち、PA、すなわち腋芽の発生確率に依存していることが示唆されたが(表1-4)、それが、腋芽の「発生」そのものに起因するのか、発生はするものの「伸長」が抑制されているのか、断定はできなかった。しかし、第2章において、側枝の発生がみられない品種‘まどか’や、側枝の発生が少ない品種‘夢ひびき’では腋芽原基が形成されないこと(図2-3)、すなわち、ブロッコリーの側枝発生程度の差は、腋芽の「伸長」ではなく、腋芽の「発生」に依存していることが明らかとなった。さらに、腋芽原基が発生するタイミングは品種によらずP5ステージ前後であり、その時点で腋芽が発生しなかった場合、その後の腋芽発生はみられないことも示された(表2-2)。「夢ひびき」のように、葉位によって腋芽の発生確率が異なっている事例も発見された(図5-3)。ブロッコリーの腋芽発生メカニズムに関するこれらの知見は先行報告がなく、本研究によって初めて明らかにされたといえる。

側枝の「発生」が強く抑制された‘まどか’のような品種では、その強い側枝抑制作用によって頂花蕾の肥大が実現しており、ボリュームがあり重量感のある花蕾を産生するという目的では成功した品種改良といえる。しかし、ブロッコリーの出荷は、一定サイズの出荷用箱に、一定個数を梱包するのが一般的であり、極端な軽重がない限り花蕾重が問題となることは少ない。ある出荷基準に基づくと、11~13cm 径の花蕾を L サイズとし、12 個入りを標準重量 3kg 箱としている (JA 全農, 2019)。第 1 章で明らかにされたように、花蕾重の差は花蕾茎径に依存していたことから (図 1-5)、花蕾径が同じでありながら花蕾重が異なっていることはあり得る。すなわち、‘まどか’は 1 個 500g を超えるようなボリュームのある花蕾であり、‘緑嶺’は 1 個 300g に満たない花蕾であるが (表 1-1)、それは主に茎の太さの違いに依存するものであって、いずれも花蕾径は 12cm であることから、同じ L サイズ規格として扱われ、1 箱に 12 個入りとして出荷される可能性がある。このように、実質的に数量出荷となっている生産現場をふまえると、ボリュームのある花蕾を生産したとしても、収穫個数が増加していないため、生産者の収益は増加しない。むしろ、頂花蕾のボリュームと引き換えに側枝発生が抑制されている場合、側枝利用の可能性が失われているという点で不利益にもなり得る。アメリカでは、日本の青果規格のようなブロッコリー (Single head broccoli) に加え、小型の頂花蕾もしくは側花蕾を複数束ねて出荷する束状ブロッコリー (Bunching broccoli) の規格もあるように (Chung, 1982 ; Jett ら, 1995 ; Ward ら, 2015)、側花蕾は日本と比較して積極的に利用される。国内でも、直売所のように規格が寛容な販売形態では束状ブロッコリーの販売も可能であることが多いと考えられ、頂花蕾のボリュームが重視され側枝発生が抑制された品種は、生産者の立場からすると必ずしも望ましくはない。異常気象による被害軽減対策の一つとして、収穫期幅の広い頂・側花蕾兼用型が見直されている動きもある (伊藤, 2019)。ただし、束状ブロッコリーの販売によって得られる利益は、側花蕾を収穫する労働コストに見合わない場合が多いのも事実であり (小寺, 1988)、実際に利用されている事例は少ない。1989 年から 2018 年の 30 年間における国内のブロッコリーの平均単収は、932~1,090kg/10a の間で変動し、直近 (2018 年) では 999kg/10a である (農水省, 2020)。つまり、1980 年代から現在にかけて、‘緑嶺’のような品種を用いて 1 株から 200~300g の頂花蕾及び小さな側花蕾を必要に応じて複数本収穫していた栽培方法から、‘まどか’のような品種を用いて 1 株から 400~500g の頂花蕾を 1 個だけ収穫する、側枝を利用しない栽培方法に変化してきたといえるが、その変遷の中で、ブロッコリーの平均単収は 1,000kg/10a 前後のまま変化していない。作付面積の拡大によってブロッコリーの国内生産量は増加しているが、ここで側枝を有効に活用し単収の増加を可能にする新しい技術が加わることで、国内生産量の増加は一層加速すると思われる。

実質的に数量出荷である現在の青果用ブロッコリーの出荷形態に基づけば、1 株からボリュームのある 12cm 径花蕾を 1 個だけ収穫するより、ボリュームは中程度であっても 12cm 径花蕾を 2 個収穫する方が収益性は高いといえる。そこで、1 個 400~500g の花蕾を生産できるだけの高いソース・シンク能を有している現代の品種であれば、植物体に何かしらの処

理をして同化産物の分配様式を調整し、200~300gの花蕾を2個生産することができるかもしれないという発想が生まれ、2花蕾どり技術の確立を試みた。1株から2花蕾収穫する場合、頂芽は1株につき1つしかないことから、必然的に2個目は腋芽を利用することになる。そこで、まず確立された技術が品種‘夢ひびき’を用いたL字仕立て2花蕾どり技術である。

第1章において、‘夢ひびき’は側枝を有するが、側枝を有するその他の品種と比較すると腋芽発生確率PAが低いこと、すなわち側枝の本数が少ないことが明らかとなった。そのため、側枝を有する品種の中では頂花蕾重が大きく(表1-1)、側枝重も小さい(図1-3a)。第2章の観察結果から、‘夢ひびき’では、特定の葉位で腋芽の発生が起こりにくいことが明らかとなった。このように、もともと側枝数が少ない‘夢ひびき’は、側枝1本当たり同化産物が集中する性質を備えており、側花蕾利用には理想的な品種であると考え、‘夢ひびき’を供試品種とした技術確立を行った。第3章で実施されたL字仕立て栽培では、頂花蕾が12cm径400g前後で収穫され、側花蕾は10cm径200g前後のものが収穫された。12cm径の2花蕾どりは実現できなかったものの、端境期に市場出荷可能な2個目の花蕾が収穫できる技術を確認し、収穫期の延長と単収の増加を実現した。‘夢ひびき’は、側枝本数が少ないために充実した頂花蕾が収穫できると同時に、安定的に発生、発達する側枝によって側花蕾収穫も可能であるような適度な分枝特性を有した品種であると結論付けた。第4章では‘夢ひびき’同様に側花蕾収穫が可能であった品種‘ファイター’を特定したものの、それ以外の品種ではL字仕立てによる効果は小さかった。このことを考慮すると、側花蕾の肥大には、L字仕立てによって少数の側枝に同化産物を集中させるだけでは不十分であり、それ以外の要因が関わっていると考えられる。すなわち、側枝の花芽分化や根系の発達、光合成能力の差異、もしくは、腋芽の発達や頂芽優勢に関わる植物ホルモンや遺伝子発現といった内生レベルの品種間差に基づくと推測される。

第5章では、12cm径での2花蕾どりを目的としてV字仕立て2花蕾どり技術の確立を行った。第2章で、‘夢ひびき’は葉位によって腋芽発生確率が異なることが示唆されていたが、第5章では‘夢ひびき’の葉位毎の腋芽発生確率PA_nは異なっており、特に第5~8葉にかけて高いことが明らかとなった(図5-3)。その積算値IPA_nが最低2以上になり、収穫期が遅くなりすぎないタイミングでの摘心、すなわち第7~11葉齢で摘心することで、約250~280gの12cm径花蕾の2花蕾どりが実現した。1株から得られる収穫物の重量は約500~560g(250~280g×2)と、‘まどか’並の頂花蕾1個分と同等である。しかし、実質的に数量出荷となっているブロッコリー出荷形態において、1つの頂芽に集中する同化産物を2つの腋芽に分配し、慣行的な栽植密度を保ちながら12cm径花蕾の収穫個数を増加させたという点に、V字仕立て栽培技術の新規性がある。側枝本数が少ない品種‘夢ひびき’を特定したのち、側枝本数の少ない理由が腋芽発生の有無に起因すること、葉位毎に腋芽発生確率PA_nが異なっていることを解明し、摘心適期がIPA_nに基づいて説明できることを明らかにし、最終的にV字仕立て2花蕾どり技術が確立された。2花蕾どり実現に向けて、単に栽培試験を

行っただけではなく、ブロッコリーの腋芽発生メカニズムを解明し、その知見に基づいて技術確立をしている点に、本研究の独自性があるといえる。PA_nの値については品種に固有であると思われ、‘夢ひびき’以外の品種でV字仕立て栽培を実践する場合、最適な摘心のタイミングは品種毎に検討する必要があると思われる。ただし、ある品種についてPA_nの値を調査することで、摘心すべきタイミングをIPA_nの値（2以上になる時期）から簡易的に決定することが可能であり、応用のきく知見が得られたといえる。

2) L字仕立て、V字仕立て2花蕾どり技術の特徴と新造型としての提案

L字仕立て栽培とV字仕立て栽培の特徴と経済性について比較、考察する。L字仕立て栽培では、10cm径サイズの花蕾収穫個数が4~5月端境期に約80%増加することが示され、V字仕立て栽培では12cm径サイズの花蕾収穫個数が秋冬作期に約60%増加することが示された。第3章の考察で試算したように、10cm径サイズでの花蕾個数80%増加は、12cm径サイズの出荷箱数の60%増加と換算することができ、出荷箱数ではL字仕立て栽培とV字仕立て栽培に差がないといえる。売上について考えると、同じ1箱であっても、一般的に10cm径規格の市場価格は12cm径規格より劣るというマイナス要因があるが、4~5月端境期は市場価格が上昇するというプラス要因もあり、さらに市場価格は例年変動することから、両者を一概に比較することは難しい。労力の観点では、V字仕立て栽培では摘心及び側枝数制限の2段階の作業が要求されるが、L字仕立て栽培では側枝数制限のみでよい。本研究をもとにして、L字仕立て栽培、V字仕立て栽培の現地実証栽培を行い、実際に増加した人件費と売上から、それぞれの収益性を評価することが、普及に向けた課題であるといえる。また、4~5月端境期にV字仕立て栽培による2花蕾どりが適用できると効果的である。予備的に行った試験では、春作でもV字仕立て栽培は可能であったが、収穫時期が遅くなった。その結果、2花蕾どりはできたものの、収穫期が5月下旬以降になり、4~5月端境期解消という課題に対して有効とは言い難かった。さらに、L字仕立て栽培は、少なくとも頂花蕾を慣行通り収穫できるため、減収のリスクはないが、それに対して、摘心をするV字仕立て栽培では、側枝の発生・発達の状態によっては、大幅な減収になるというリスクが伴っている。このように、それぞれの栽培技術の特徴を理解して、作期と目的に合った方法を選択することが大切である。

年間を通じて需要がある中で長期的な生鮮貯蔵の難しい野菜類は、その都度生産する必要があり、周年生産が重要な課題となる。四季の気候変化が大きい日本では、年間を通じて特定の作物の栽培適温を維持する地域はない。したがって、1地点での周年生産は無理であるが、南北に長く標高差も大きい日本全体を活用し、それぞれにあった作型が分化することで、多くの野菜で周年生産が確立している（山川，2003）。作型とは、熊沢三郎氏（1956）によって提言され、山川邦夫氏によって「栽培期間中の環境推移に適應する生産技術体系であり、その柱は品種選択と環境調節である。」と要約されている（山川，2016）。また、野菜の種類別作型一覧（（独）農業・食品産業技術総合研究機構，2010）では「作型とは地域や

季節に応じて異なる自然環境において、作物の経済栽培を行うための類型的技術体系であり、技術体系の主たる構成要素は、品種選定、環境調節および栽培管理技術である。」と定義されている。本研究で確立された L 字仕立て、V 字仕立て 2 花蕾どり技術は、側花蕾肥大性に着目した品種選定と、マルチやトンネルを用いた環境制御、そして、側枝を仕立てるという栽培管理技術に基づいており、新しい作型として提案に値すると考えられる。すなわち、L 字仕立て 2 花蕾どり技術は、品種‘夢ひびき’を用いた温暖地における「冬まき春どり L 字仕立て 2 花蕾どり栽培」であり、播種～育苗期の加温や定植後のトンネルを活用した埼玉県での冬まき春どり作型を基本に、側花蕾利用によって 4～5 月端境期の収穫期の延長と増収を可能にする作型である。また、V 字仕立て 2 花蕾どり技術は、品種‘夢ひびき’を用いた温暖地～暖地における「夏まき秋冬どり V 字仕立て 2 花蕾どり栽培」であり、11～2 月頃の収穫期の延長と増収を可能にする。ブロッコリーの収穫物は成長中の花蕾であるため、呼吸が盛んで鮮度が非常に劣化しやすく（山川，2016）、周年生産の必要性がとりわけ高い野菜といえる。したがって、このような端境期解消や収穫期延長を可能にするブロッコリー新作型の有用性は高いと考えられる。

3) 国内ブロッコリー生産の今後の展望

総務省が発表している「1 世帯当たり年間の品目別支出金額，購入数量及び平均価格（二人以上の世帯）」によると，1998 年から 2008 年，2018 年にかけて，二人以上世帯での生鮮野菜全体の年間購入数量は 191.7kg から，178.7kg，165.3kg と減少傾向にあり，キャベツ（17.0kg → 17.8kg → 17.0kg）とトマト（11.9kg → 11.4kg → 11.9kg），ピーマン（2.6kg → 2.5kg → 2.9kg）の購入数量は維持されているが，それ以外のほとんどの品目は葉菜類，根菜類，果菜類に関わらず減少している（総務省，2020）。そのような状況の中で，顕著に増加している 2 品目がブロッコリー（2.8kg → 3.7kg → 4.1kg）とレタス（4.9kg → 5.6kg → 6.3kg）である。ブロッコリーの購入数量そのものはレタスを下回るが，20 年間の増加率は 46%と，レタスの 29%を大きく上回っている。食の洋風化に加え，彩りが良く，栄養価の高い緑黄色野菜として人気が高まっているが，近年はブロッコリーが含有する機能性成分スルフォラファンに発がん抑制効果があるとされ脚光を浴びている（（独）農畜産業振興機構，2016；Zhang ら，1992）

農林水産省の報告では，加工業務用需要が年々増加し，2015 年時点の加工業務用の割合は 57%と，家計消費 43%を上回っている（農林水産省，2019）。特に，世帯構成の変化や女性の社会進出に伴い，調理が簡便なカット野菜，キット野菜といった中食市場が急拡大している。単身世帯の割合や女性の就業率は増加傾向にあり，食の外部化，簡便化のニーズは今後も続くと見込まれている。主要品目の家計消費野菜の国産割合が 98%であるのに対し，加工業務用野菜の国産割合は 70%前後と，加工業務用では輸入品の使用割合が相対的に高い。加工業者や食品卸売業者等の実需者の半数以上が国産原料の導入を増やしていきたいと回答しており，加工業務用野菜の国内生産増加が期待される。

国内で生産されるブロッコリーはほぼ全量青果用（家計消費用）として出荷され、加工業務用として使用される例はごく一部に限られる。したがって、本研究でも青果用のブロッコリーを前提として市場出荷規格を重要視していた。しかし、近年の冷凍ブロッコリー輸入量の急増によって、加工業務用ブロッコリーの国産化の動きが今後拡大すると予想される。加工業務用では、花蕾を切り分けたフローレット状で利用されることが多いため、従来の規格にとらわれる必要性は低下すると考えられる。すなわち、今まで出荷規格未満であった小型の花蕾、出荷規格を超えてしまった大型の花蕾、形状品質がやや劣る花蕾も出荷できるようになり、規格外品・廃棄品の低下につながると考えられる。むしろ、積極的に大型化させて、フローレット状の増収が図られることも考えられる。従来の規格に準拠すると、適切なサイズの花蕾を選択的に収穫しなければならず、同じ圃場に複数回収穫に入る必要がある。しかし、フローレット状利用が前提の加工業務用では花蕾のサイズは寛容である可能性が高いことを考えると、現在の均一サイズでの数量取引から、大小の花蕾が混在した形での重量取引が可能になると思われる。それによって、一斉収穫も可能になり、収穫後の梱包作業も簡略化できることから、大幅な省力化が実現されると思われる。さらに、2017年にキャベツ収穫機、2019年にハクサイ収穫機が発売されたが（ヤンマーアグリ（株）、2019）、労働力不足を背景にブロッコリーでも機械収穫の要望は強く、キャベツ収穫機、ハクサイ収穫機をベースにしたブロッコリー収穫機の実用化が間もなく実現されようとしている。これらは一斉収穫機であるため、収穫物には必然的に大小の花蕾が混在することになり、サイズのばらつきが許容され得る加工業務用ブロッコリーとしての出荷が想定される。ブロッコリーは水田転換作物としての期待も高く（中野ら、2017）、機械化一貫体系が構築された場合、ブロッコリーの生産はさらに拡大する可能性を秘めている。

現在ではもっぱら選択収穫が行われているため、個々の生育差がそこまで問題となっていないが、上記のような加工業務用及び一斉収穫の動向をふまえると、収穫時期の斉一性を高める栽培技術の重要性が増すであろうと思われる。一斉収穫にあたり、最適な収穫のタイミングを推定する生育予測技術や、ドローン等を活用した観測技術も有用である。収穫機を使用するにあたって、植物体が畝上に整列していることが望ましいが、円筒形で据わりの良い形状をしているハクサイと比較して倒伏しやすいキャベツでは、必ずしも畝上に整列しているとは限らない。そこで、深植えによって倒伏を軽減する技術も開発されている（Yamamotoら、2016）。キャベツ以上に倒伏しやすいブロッコリーでは、倒伏軽減技術がより一層重要になると思われる。品種改良の方針として、収穫期の斉一性が高い品種や、機械収穫に耐えうる形状と強度、すなわち適切な長さや太さの茎と、固く傷つきにくい花蕾を有する品種が求められると思われる。加工適性という観点から、現在のようないく型ではなく、フローレット化しやすい扁平花蕾が見直される可能性もある。水田転換畑という湿害が起りやすい圃場や、近年の異常気象下での安定生産を実現するような、耐湿性の高い品種、各種病害に強い品種もますます重要になってくるであろう。

今後、このような加工業務需要の情勢がブロッコリーの生産現場に変革をもたらす可能

性があるが、青果用の需要が依然として高いのも事実であり、本研究で得られた、ブロッコリーの側枝に関する形態的・発生的な新規知見と、収穫期の延長や端境期の解消を可能にする側枝利用技術が、ブロッコリーの生産増加に寄与し、国内の農業が発展する一助となれば幸いである。

【摘要】

堅調な需要を背景に、ブロッコリー (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) の国内の作付面積は直近の 10 年間 (2008~2018 年) で 21.3%増加している。一方で、国内で消費されるブロッコリーのうち、外国産ブロッコリーの割合は 31.3% (2008 年) から 36.5% (2018 年) と増加しており、需要の増加に対して国内生産が追いついていない。したがって、国産ブロッコリーのさらなる増産が求められていると同時に、端境期の解消による周年的な安定生産が重要である。日本で市場流通しているブロッコリーは頂芽由来の花芽の集合体 (頂花蕾) であるため、通常 1 株から 1 個しか収穫することができない。頂花蕾の他に側枝由来の花蕾 (側花蕾) も発生するが、頂花蕾ほどには肥大せず、市場出荷規格を満たすことが難しいため、国内で市場出荷用に生産・利用されることは少ない。しかし、側花蕾を市場出荷可能な大きさまで肥大させることができれば、ブロッコリー生産量を飛躍的に高めることが可能であると考えられる。そこで、本研究では、ブロッコリーの側枝を利用し、1 株から 2 個の花蕾収穫を可能にする栽培技術開発を目的とし、ブロッコリーの側枝に関する基礎的知見の解明及び 2 花蕾どり収穫技術の確立を行った。

ブロッコリーの分枝特性は品種によって大きく異なっており、頂花蕾が大きい品種ほど側枝発生が少ない、もしくは発達が弱いということが経験的に知られているが、実際にどの程度の品種間差があるか、ブロッコリーの側枝の有無が主枝にどのような影響を与えるかは詳しく知られていない。第 1 章では、主枝と側枝の競合関係を明らかにするために、分枝特性の異なる 6 品種 (‘まどか’, ‘グランドーム’, ‘夢ひびき’, ‘ピクセル’, ‘スピードドーム’, ‘緑嶺’) の地上部に占める各部位の比率と、そのうち安定的な側枝発生がみられた 4 品種で側枝を除去した場合の主枝の各部位の比率の変化を調査した。また、1 個体当たりの側枝の新鮮重 (側枝重) を 3 つの構成要素 (1 個体当たりの節数 NN, 1 つの節に腋芽が発生する確率 PA, 側枝 1 本当たりの新鮮重 FB) に分解し、品種の分枝特性を決定する要因について調査した。その結果、側枝重が大きい品種ほど頂花蕾の新鮮重 (頂花蕾重) が小さい傾向にあり、側枝重は、大きい順に①‘緑嶺’, ②‘ピクセル’と‘スピードドーム’, ③‘夢ひびき’, ④‘まどか’と‘グランドーム’の 4 つのグループに有意に分かれた。これらの頂花蕾重は主茎葉面積と正の相関を示す一方、側枝葉面積とは負の相関を示した。続いて、側枝を除去しながら生育させたところ、地上部重は有意に変動しない一方で、側枝発生が旺盛であった品種では主茎葉重や頂花蕾重の有意な増加がみられた。これらの結果から、主枝と側枝は同化産物分配において競合的關係にあると結論付けた。また、ブロッコリーの側枝重の構成要素のうち、PA は品種間で変動が大きく、PA の品種間の有意差は上記の側枝重の 4 グループと一致した。その一方で、NN と FB は変動が小さかったことから、側枝重品種間差を生じる主要因は PA である可能性が示唆された。さらに、一般化線型モデル (GLM) によって頂花蕾重と頂花蕾茎部の直径について解析したところ、頂花蕾重は頂花蕾茎部の直径の二乗と非常に高い相関 ($R^2 = 0.95$) があることが示された。

植物の腋芽形成には、腋芽の発生及び伸長の2つの段階が存在している。第1章でみられたブロッコリーの分枝特性の品種間差は腋芽の発生もしくは伸長に起因すると考えられる。そこで、第2章では、腋芽の初期形成過程の観察から、分枝特性の品種間差が生じる原因の解明と腋芽発生がおこるステージの特定を目的とし、腋芽が多い品種として‘緑嶺’、‘ドシコ’、腋芽が少ない品種として‘夢ひびき’、腋芽がない品種として‘まどか’を供試し、P1~6ステージの葉原基葉腋部の形態観察を行った。その結果、‘緑嶺’と‘ドシコ’ではP4ステージからP5ステージにかけて腋芽発生が始まる様子が観察されたが、‘夢ひびき’ではP5ステージまでに腋芽発生はみられず、P6ステージになると一部の個体に腋芽が観察された。‘まどか’ではステージに関わらず腋芽の発生がみられなかった。したがって、ブロッコリーではP4~6ステージという限られたステージで腋芽発生の有無が決定づけられており、腋芽の発生が少ない品種では腋芽発生ステージが遅れる可能性があるとともに、分枝特性の品種間差は腋芽の伸長ではなく主に発生に依存していると結論付けた。また、‘夢ひびき’では葉位によって腋芽の発生確率が異なっており、第4葉に腋芽が発生していた個体は全体の30~50%であったが、第5、6葉では80%以上の個体で腋芽が発生していた。

冬まき春どり栽培（1~2月定植，4~5月収穫）では、栽培初期の低温が厳しく、育苗時のハウス内加温や、圃場でマルチやトンネル等の被覆資材を使用する必要があるため、栽培コストが高くなる。そのため、4~5月期はブロッコリーの生産量が減少する端境期の1つであり、増収技術の期待が高い。第3章では、比較的大きな側花蕾をつける品種‘夢ひびき’を用い、側枝数を1~2本に制限する「L字仕立て」によって、4~5月期に、直径12cmの頂花蕾を収穫後、直径10cmの側花蕾収穫を可能にする栽培技術の確立を目的とした。その結果、4月から5月にかけて、最大で、側花蕾の収穫個数は頂花蕾収穫個数の約80%増加することが明らかとなった。また、定植から側花蕾収穫までに必要な有効積算温度は約900~1,000℃・日程度と推定された。さらに、可販品質の側花蕾をつけた側枝は、不可販品質の側花蕾をつけた側枝と比較して、茎径、茎長、葉数、葉面積が有意に高い一方で、L字仕立て実施時の側花蕾径に有意差はなかった。

第3章では、頂花蕾のみを収穫する慣行的な栽培方法に対してL字仕立てによる増収効果を解明したが、側花蕾の肥大性が強い品種である‘夢ひびき’は、L字仕立てを施さなくても側花蕾が10cm径に達する場合があるため、L字仕立ての有効性を主張するためには、L字仕立て処理を施す場合と施さない場合での側花蕾を含めた収量を比較する必要がある。そこで第4章では、‘夢ひびき’を供試し、L字仕立て無処理区と処理区で側花蕾を含めた収量を比較した。また、‘夢ひびき’以外の品種でのL字仕立ての適用性を解明するために、‘おはよう’、‘ピクセル’、‘スピードドーム’、‘緑嶺’、‘マグナム’、‘ファイター’の6品種を供試し、L字仕立て栽培時の収量を調査した。その結果、‘夢ひびき’のL字仕立て無処理区では、頂花蕾に加え、定植個体数に対して2倍以上の個数の10cm径側花蕾が収穫できたが、その多くは、別の側枝の葉との接触または遮光によって変形や着色むらが生じ、可販品質側花蕾

数はL字仕立て処理区と比較して少なかった。可販品質側花蕾を含めた総収量は、L字仕立て無処理区では1,311kg/10aに留まった一方、処理区では1,716kg/10aになったことから、L字仕立ての有効性が示された。また、‘夢ひびき’以外の6品種では‘ファイター’が総収量で1,738kg/10aに達し、‘夢ひびき’と同水準になったことから、L字仕立て栽培が効果的な品種は限られるものの、‘夢ひびき’以外にも適用できる品種は存在すると考えられた。

L字仕立て栽培によって得られる10cm径花蕾は、国内生産量が少ない4~5月端境期であれば一定の価値が認められるが、国内生産量が潤沢な秋冬作期では、2花蕾目も12cm径であることが望ましい。そこで第5章では、秋冬作期での12cm径の2花蕾どり実現のため、品種‘夢ひびき’を用いて、摘心及び側枝2本に仕立てる「V字仕立て」栽培技術の確立を目的とした。まず、V字仕立てをする適切な時期を推定するために、‘夢ひびき’の各節の葉腋毎に腋芽が発生する確率 PA_n を調査した。その結果、 PA_n は第5葉位から第8葉位にかけて80%前後と高かった。続いて、第3, 5, 7, 9, 11, 13, 15葉齢で摘心を行ったところ、第7~11葉齢で摘心を行った区では、可販品質の12cm径花蕾の収穫個数が慣行栽培より60%程度増加することが明らかとなった。V字仕立てによって収穫期は遅れる傾向があり、慣行栽培より約300°C・日だけ多くの有効積算温度が必要であった。

本研究では、ブロッコリーの側枝は主枝と競合関係にあり、分枝特性の品種間差は主に腋芽の発生確率に基づいていることが示された。品種‘夢ひびき’は、主枝と競合する側枝の本数が少ないため、側枝を有する品種の中では頂花蕾が大きいとともに、同化産物が少数の側枝に集中することから、側花蕾もまた肥大性が強く、2花蕾どりに適している品種であると考えられた。その‘夢ひびき’を用いて、4~5月端境期に10cm径花蕾の収穫個数が約80%増加するL字仕立て2花蕾どり栽培、秋冬作期に12cm径花蕾の収穫個数が約60%増加するV字仕立て2花蕾どり栽培を確立し、新作型として提唱した。今後、実用化のためには、L字仕立て、V字仕立てに伴う作業労働時間も含めた経営試算や、生産者による現地実証試験が必要であるが、本研究で得られた知見と確立された栽培技術は、国内需要の高いブロッコリーの増収を可能にするものとして期待される。

【英文摘要】

Because of the increasing demand for broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*), the cultivation area for broccoli has increased by 21.3% in the past 10 years (from 2008 to 2018) in Japan. However, the ratio of imported broccoli to the total amount of broccoli consumed in Japan has increased from 31.3% in 2008 to 36.5% in 2018, which indicates that the increase in broccoli production in Japan is below that of the demand. Therefore, a greater increase in broccoli production is required, especially when domestic broccoli production is low. As the apical head originating from the apical bud of broccoli is usually traded in the domestic market, only one head is harvested from one plant. In addition to the apical head, lateral heads originating from lateral buds (also called axillary buds, lateral branches, or lateral shoots) also grow. Lateral heads do not grow as large as apical heads and are less likely to satisfy marketability; they are hardly harvested for commercial use in Japan. However, domestic broccoli production can be greatly increased if lateral heads grow large enough to satisfy the standard of shipment. Therefore, the purpose of this study was to elucidate the basic mechanisms underlying lateral shoot formation in broccoli and to develop new systems that enable the harvesting of two heads of broccoli from one plant.

Shoot branching properties are widely different among broccoli cultivars. It is known empirically that a cultivar with a large apical head tends to have fewer lateral heads, whereas one with a small apical head tends to have more lateral heads. However, the differences in shoot branching property among cultivars and the biomass tradeoff between the main shoot and lateral shoots have not yet been investigated. Chapter 1 describes investigations on growth characteristics of several broccoli cultivars. The proportional weights of the apical head, leaves on the main stem, lateral branches, and stem part of six cultivars ('Madoka', 'Grandome', 'Yumehibiki', 'Pixel', 'Speed Dome', and 'Ryokurei') were measured, and the effect of nipping lateral branches on the growth of other parts was investigated with four cultivars stably producing lateral branches. In addition, in order to reveal the main factor regulating the fresh weight of lateral branches in a plant, three candidate factors (number of nodes: NN, probability of axillary bud presence: PA, and fresh weight of lateral branches: FB) were measured. The results indicated that the cultivars with heavier weights of lateral branches tended to have a smaller apical head. Based on the significant differences in weights of lateral branches in a single plant, these cultivars were segregated into four groups, group 1 included 'Ryokurei', group 2 included 'Pixel' and 'Speed dome', group 3 included 'Yumehibiki', and group 4 included 'Madoka' and 'Grandome', in decreasing order of weight. Fresh weights of apical heads of these cultivars showed a positive correlation to the leaf area of the leaves on the main stem, although there was a negative correlation with the leaf area of the leaves on lateral branches. Nipping lateral branches did not change the total shoot weight in any cultivar, but enabled a significant increase in the weight of the apical head and leaves on the main stem in the highly branching cultivar. These results led to the conclusion that the

lateral shoots and the main shoot were in a competitive relationship in the distribution of photoassimilates. Among the factors of NN, PA, and FB, only PA showed a wide range in variation according to cultivars, and the significant differences in PA among cultivars corresponded to the above four groups, whereas NN and FB showed narrow ranges in variation. This result suggested that the main factor regulating the fresh weight of lateral branches on a plant was PA. Furthermore, the analysis between the fresh weight of an apical head and the stem diameter of the head using generalized linear models showed a high correlation between them ($R^2 = 0.95$).

There are two developmental stages in the process of lateral branch outgrowth: the initiation of axillary meristem in a leaf axil and the growth of the axillary bud. The variation in shoot branching property among broccoli cultivars observed in Chapter 1 could be caused by either the initiation or the growth of axillary buds. Therefore, Chapter 2 describes investigations on the axillary bud initiation of broccoli. In order to elucidate the cause of the difference in shoot branching property among cultivars and to identify the stage of axillary meristem initiation, the early stage of axillary buds was observed. Leaf axils from P1 to P6 leaf primordia of the following cultivars were observed: 'Ryokurei' and 'DeCicco' as the cultivars with many axillary buds, 'Yumehibiki' as the cultivar with a few axillary buds, and 'Madoka' as the cultivar without axillary buds. Axillary meristem initiation was observed at leaf axils from the P4 to P5 stages in 'Ryokurei' and 'DeCicco'. However, it was not observed at the P5 stage in 'Yumehibiki' and was observed at the P6 stage in some samples. Axillary meristem initiation was not observed in 'Madoka' at any stage. Therefore, it was concluded that axillary meristem initiation was determined at the narrow window from the P4 to P6 stages, that the initiation could be delayed in the cultivar having a few axillary buds like 'Yumehibiki', and that the difference in shoot branching property among cultivars was mainly dependent on the axillary meristem initiation. Furthermore, it was found that the possibility of axillary meristem initiation in 'Yumehibiki' differed according to the position of axils; it was only 30%–50% of all samples at the axil of the 4th true leaf, although, more than 80% at the axils of the 5th and 6th true leaves.

In mid-winter, it is so cold that heating of greenhouses during nursing seedlings and using covering materials, such as plastic mulch or tunnels, on fields are necessary, making the cost of producing broccoli high in the cropping system of transplanting from January to February and harvesting from April to May. Therefore, the amount of domestic broccoli production is relatively low in April and May, and a new system for increasing the yield is very much desired. Chapter 3 describes studies of establishing the lateral head harvesting system in spring cropping. In order to establish the new system of growing one or two marketable lateral heads of 10 cm in diameter in addition to the apical head of 12 cm in diameter, excess lateral branches were removed (dubbed the "L-shaping" process) in the cultivar 'Yumehibiki'. The number of marketable lateral heads reached a maximum of approximately 80% that of the apical heads from April to May. The effective heat unit summation from transplanting to lateral head harvest was estimated to be approximately 900 to 1,000 °C·day. The lateral branches

that produced marketable heads showed significantly higher values for branch thickness, branch length, number of leaves, and leaf area on the branch than those that produced nonmarketable heads, although the diameters of the developing heads on the lateral branches were not significantly higher at the time of L-shaping.

Although it was demonstrated in Chapter 3 that the L-shaping method enabled an increase in yield compared to the standard method of broccoli production, in which only the apical head was harvested, lateral heads of 10 cm in diameter of ‘Yumehibiki’ can be harvested without L-shaping as lateral heads are likely to become large naturally in this cultivar. Therefore, Chapter 4 shows the validation of the effect of L-shaping. The total amount of the apical and lateral heads with or without the L-shaping process using ‘Yumehibiki’ were compared. More than twice the number of lateral heads of 10 cm in diameter compared to the transplanted plants were harvested in the plot without L-shaping; however, most of these were degraded, deformed, or not uniformly colored because of contact or shading by leaves of other branches. The total yield of marketable apical and lateral heads in the plot without L-shaping resulted in 1,311 kg/10a, whereas that in the plot with L-shaping was 1,716 kg/10a, supporting the efficacy of L-shaping. In addition, the other six cultivars, ‘Ohayo’, ‘Pixel’, ‘Speed dome’, ‘Ryokurei’, ‘Magnum’, and ‘Fighter’ were grown and L-shaped to study the applicability of L-shaping. Among them, the total yield of ‘Fighter’ was 1,738 kg/10a, reaching the same level as that of ‘Yumehibiki’. This means that the L-shaping system is not effective for all cultivars, although it seemed to be applicable to some cultivars besides ‘Yumehibiki’.

Lateral heads of 10 cm in diameter produced by L-shaping are valuable in April to May because domestic broccoli production is low in this season; however, it is uncertain whether they are also valuable in autumn to winter, when domestic broccoli production is most abundant. It is desirable for the second head to be 12 cm in diameter. Chapter 5 describes investigations on establishing a new system to harvest two heads of 12 cm in diameter from a plant. In the new system, the apical bud was pinched, and two axillary buds were grown (dubbed the “V-shaping” process) in the autumn cropping using the cultivar ‘Yumehibiki’. First, the probability of axillary bud presence per node (PA_n) was measured at the leaf axil of each node. The PA_n from the 5th to 8th true leaves was especially high, at approximately 80%. Next, we investigated the period of harvest and yield of heads at different times (3rd, 5th, 7th, 9th, 11th, 13th, and 15th leaf stage) of V-shaping. In V-shaped plots from the 7th to 11th leaf stages, the number of marketable heads increased significantly in comparison to that of the control. It increased by 61% that of the control at the 11th leaf stage. However, the period of harvest was delayed, and an approximately 300 °C·day increase in effective heat unit summation was required.

In this study, it was shown that the lateral shoots and the main shoot are in a competitive relationship in the distribution of photoassimilates, and the difference in shoot branching property among cultivars is caused mainly by the initiation of axillary buds. As the cultivar ‘Yumehibiki’ has a very small number of axillary buds, it can produce a relatively large head for a cultivar producing lateral heads.

As the number of lateral branches is low, the amount of photoassimilates transferred to each lateral branch is naturally high compared to that in other cultivars, which might be one of the reasons for the lateral heads of 'Yumehibiki' being large. Using the cultivar 'Yumehibiki', the L-shaping method, which enables an increase in the number of heads of 10 cm in diameter by 80% in April to May, and a V-shaping system, which enables an increase in the number of heads of 12 cm in diameter, was established and proposed as a new cropping system for broccoli. While applying these systems practically, the profitability, including the increase in labor cost for L- and V-shaping, should be estimated, and demonstration at an actual farming field is still necessary. However, the knowledge gained and the systems developed in this study are expected to promote broccoli production in Japan.

【謝辞】

本研究をとりまとめるにあたり，東京大学大学院農学生命科学研究科教授，柴田道夫博士より深甚なるご指導と適切なお助言をいただきました．ここに心より感謝申し上げます．

研究を進めるにあたり，農研機構野菜花き研究部門野菜生産システム研究領域露地生産ユニット長の佐々木英和博士より懇切なご指導を仰ぎました．厚くお礼申し上げます．

これらの実験を実施するにあたり，野菜花き研究部門の多くの皆様にもご協力いただきました．感謝の意を表します．

【引用文献】

- Adjei-Frimpong, P., J. Ofori-Anim and J. C. Norman. 2011. Disbudding effects on growth analysis of *Celosia* (*Celosia cristata*). *Adv. Hort. Sci.* 25: 223-231.
- Aguilar-Martínez, J. A., Poza-Carrión, C. and Cubas, P. 2007. Arabidopsis BRANCHED1 acts as an integrator of branching signals within axillary buds. *Plant Cell* 19: 458-472.
- Anderson, J. V., Chao, W. S. and Horvath, D. P. 2001. A current review on the regulation of dormancy in vegetative buds. *Weed Sci.* 49: 581-589.
- Barbier, F. F., J. E. Lunn and C. A. Beveridge. 2015. Ready, steady, go! A sugar hit starts the race to shoot branching. *Curr. Opin. Plant Biol.* 25: 39-45.
- Bazzaz, F. A., N. R. Chiariello, P. D. Coley and L. F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37: 58-67.
- Bennett, T. and Leyser, O. 2006. Something on the side: axillary meristems and plant development. *Plant Mol. Biol.* 60: 843-854.
- Beveridge, C. A., J. L. Weller, S. R. Singer and J. M. I. Hofer. 2003. Axillary meristem development. Budding relationships between networks controlling flowering, branching, and photoperiod responsiveness. *Plant Physiol.* 131: 927-934.
- Björkman, T. and K. J. Pearson. 1998. High temperature arrest of inflorescence development in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica* L.). *J. Exp. Bot.* 49: 101-106.
- Bouquet, A. G. B. 1950. Sprouting broccoli. *Or. Agr. Exp. Sta. Bull.* 704.
- Branca, F. 2008. Cauliflower and broccoli. In *Vegetables I*: 151-186. Springer, New York, NY.
- Buck, P. A. 1956. Origin and taxonomy of broccoli. *Econ. Bot.*, 10: 250-253.
- Charles-Edwards, D. A. 1982. *Physiological determinants of crop growth*. Academic Press, Sydney.
- Cheng, F., Wu, J. and Wang, X. 2014. Genome triplication drove the diversification of Brassica plants.

Hort. Res., 1; 1-8.

Chung, B. 1982. Effects of plant density on the maturity and once-over harvest yields of broccoli. J. Hortic. Sci. 57: 365-372.

Cline, M. G. 1991. Apical dominance. Bot. Rev. 57: 318-358.

Cockshull, K. E. 1982. Disbudding and its effect on dry matter distribution in *Chrysanthemum morifolium*. J. Hortic. Sci. 57: 205-207.

Crawley, M. J. 2005. Statistics: an introduction using R, 2005. Wiley, Hoboken, NJ.

Cutcliffe, J. A. 1975. Effect of plant spacing on single-harvest yields of several broccoli cultivars. HortScience 10: 417-419.

De Schepper, V. and K. Steppe. 2010. Development and verification of a water and sugar transport model using measured stem diameter variations. J. Exp. Bot. 61: 2083-2099.

De Swart, E. A. M., L. F. M. Marcelis and R. E. Voorrips. 2006. Variation in relative growth rate and growth traits in wild and cultivated capsicum accessions grown under different temperatures. J. Hortic. Sci. Biotech. 81: 1029-1037.

Doebley, J., A. Stec and L. Hubbard. 1997. The evolution of apical dominance in maize. Nature 386: 485-488.

独立行政法人 農畜産業振興機構. 2015. 平成 26 年度冷凍野菜小売販売動向調査. <<https://www.alic.go.jp/content/000114006.pdf>>.

独立行政法人 農畜産業振興機構. 2016. ブロッコリーの需給動向. <<https://www.alic.go.jp/content/000128107.pdf>>

独立行政法人 農畜産業振興機構. 2019. 輸出入情報. <<https://www.alic.go.jp/vegetable/index.html>>.

独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構 野菜茶行研究所. 2010. 野菜の種類別作型一覧 (2009 年度版). 機構野菜茶行研究所. 津.

Dufault, R. J. 1997. Determining heat unit requirements for broccoli harvest in coastal South Carolina. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 122: 169-174.

Duggan, B. L., R. A. Richards and A. F. Van Herwaarden. 2005a. Agronomic evaluation of a tiller inhibition gene (*tin*) in wheat. II. Growth and partitioning of assimilate. *Aust. J. Agr. Res.* 56: 179-186.

Duggan, B. L., R. A. Richards, A. F. Van Herwaarden and N. A. Fettell. 2005b. Agronomic evaluation of a tiller inhibition gene (*tin*) in wheat. I. Effect on yield, yield components, and grain protein. *Aust. J. Agr. Res.* 56: 169-178.

Dun, E. A., B. J. Ferguson and C. A. Beveridge. 2006. Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms? *Plant Physiol.* 142: 812-819.

Egli, D. B. and W. P. Bruening. 2001. Source-sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rates in soybean. *Ann. Bot.* 88: 235-242.

江幡守衛. 1990. 有効積算温度とイネの生長 第 1 報 有効下限温度の実験的算出法とイネの栄養生長への応用. *日作紀.* 59: 225-232.

Erdem, T., L. Arin, Y. Erdem, S. Polat, M. Deveci, H. Okursoy and H. T. Gültaş. 2010. Yield and quality response of drip irrigated broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) under different irrigation regimes, nitrogen applications and cultivation periods. *Agr. Water Manage.* 97: 681-688.

FAOSTAT. 2020. <http://www.fao.org/faostat/en/#home>

Farnham, M. W. and T. Björkman. 2011. Evaluation of experimental broccoli hybrids developed for summer production in the Eastern United States. *HortScience* 46: 858-863.

Francescangeli, N., M. A. Sangiacomo and H. Martí. 2006. Effects of plant density in broccoli on yield and radiation use efficiency. *Sci. Hortic.* 110: 135-143.

藤目幸擴. 1983. ハナヤサイ類の花らい形成並びに発育の温度条件に関する研究--特に異常花らいについて--. *香川大学農学部紀要.* 40: 1-123.

藤目幸擴・斎藤良光・中山恭伸. 1988. ブロッコリーの花らい形成における温度と日長の相乗作用. 園芸学会雑誌. 57: 70-77.

藤目幸擴・河野信・松山幸雄・田中喜一・林英明. 2004. 野菜園芸大百科 16 キャベツ・ハナヤサイ・ブロッコリー. p195-448. 農文協. 東京.

Georgiev, H. 1991. Heterosis in Tomato Breeding. p. 83-98. In: Kalloo G. (eds.). Genetic Improvement of Tomato. Springer, Berlin.

Grabowska, A., A. Sekara, M. Bieniasz, E. Kunicki and A. Kalisz. 2013. Dark-chilling of seedlings affects initiation and morphology of broccoli inflorescence. Not. Bot. Horti. Agrobi. 41: 213-218.

Gray, A. R. 1982. Taxonomy and evolution of broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*). Econ. Bot. 36: 397-410.

Grbic, B. and Bleecker, A. B. 1996. An altered body plan is conferred on Arabidopsis plants carrying dominant alleles of two genes. Development 122: 2395-2403.

Grbic, V. and Bleecker, A. B. 2000. Axillary meristem development in Arabidopsis thaliana. Plant J. 21: 215-223.

Greb, T., Clarenz, O., Schäfer, E., Müller, D., Herrero, R., Schmitz, G. and Theres, K. 2003. Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESSOR gene in Arabidopsis reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. Gene. Dev. 17: 1175-1187.

Gutezeit, B. 2004. Yield and nitrogen balance of broccoli at different soil moisture levels. Irrig. Sci. 23: 21-27.

Horvath, D. P., J. V. Anderson, W. S. Chao and M. E. Foley. 2003. Knowing when to grow: signals regulating bud dormancy. Trends Plant Sci. 8: 534-540.

Irish, V. F. and Sussex, I. M. 1990. Function of the apetala-1 gene during Arabidopsis floral development. Plant Cell. 2; 741-753.

Irish, V. 2017. The ABC model of floral development. Curr. Biol. 27; R887-R890.

石井龍一・秋田重誠・吉田智彦・窪田文武・俣野敏子・国分牧衛・今井勝・岩間和人・巽二郎・堀江武・稲永忍・伊東睦泰・石井康之・藤本文弘. 2000. 作物学 I (食用作物編). 文永堂出版. 東京.

伊藤正. 2019. 蔬菜の新品種 20. 誠文堂新光社. 東京.

JA 全農広島. 2019. 出荷規格表. <<http://www.jazhr.jp/syukkakikaku/index.html>>.

Jett, L. W., R. D. Morse and C. R. O'Dell. 1995. Plant density effects on single-head broccoli production. *HortScience* 30: 50-52.

株式会社サカタのタネ. 2014. <<http://www.sakata100th.jp/episode/05/>>

香川彰. 1965. イタリアンブロッコリの低温感応性に関する研究. 岐阜大農学報. 21: 21-34.

Kahn, B. A., P. G. Shilling, G. H. Brusewitz and R. W. McNew. 1991. Force to shear the stalk, stalk diameter, and yield of broccoli in response to nitrogen fertilization and within-row spacing. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 116: 222-227.

Kebrom, T. H., Chandler, P. M., Swain, S. M., King, R. W., Richards, R. A. and Spielmeier, W. 2012. Inhibition of tiller bud outgrowth in the tin mutant of wheat is associated with precocious internode development. *Plant Physiol.* 160: 308-318.

Keller, T., Abbott, J., Moritz, T. and Doerner, P. 2006. Arabidopsis REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1 controls a leaf axil stem cell niche and modulates vegetative development. *Plant Cell* 18: 598-611.

Kempin, S. A., Savidge, B. and Yanofsky, M. F. 1995. Molecular basis of the cauliflower phenotype in Arabidopsis. *Science*. 267; 522-525.

Kieffer, M., Fuller, M. P. and Jellings, A. J. 1998. Explaining curd and spear geometry in broccoli, cauliflower and 'romanesco': quantitative variation in activity of primary meristems. *Planta*. 206; 34-43.

気象庁. 2019. <<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>>.

小寺孝治. 1988. ブロッコリーの摘心による 2 花蕾どり栽培技術に関する研究. 東京都農業試験場研究報告. 21: 1-14.

Kop, E. P., Teakle, G. R., McClenaghan, E. R., Lynn, J. R. and King, G. J. 2003. Genetic analysis of the bracting trait in cauliflower and broccoli. *Plant Sci.* 164; 803-808.

熊澤三郎. 1956. 総合蔬菜園芸各論. 養賢堂. 東京.

黒田栄喜・東直邦・岡田貴・阿部進・平野貢・村田孝雄. 1999. 寒冷地を対象とした新規育成品種における収量性, 各収量構成要素および収穫指数の比較. *日作紀.* 68: 235-244.

Labate, J. A., Robertson, L. D., Baldo, A. M. and Björkman, T. 2006. Inflorescence identity gene alleles are poor predictors of inflorescence type in broccoli and cauliflower. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 131; 667-673.

Lafarge, T. A. and G. L. Hammer. 2002. Predicting plant leaf area production: shoot assimilate accumulation and partitioning, and leaf area ratio, are stable for a wide range of sorghum population densities. *Field Crops Res.* 77: 137-151.

Le Strange, M. E., M. Cahn, S. Koike and R. Smith. 1996. Broccoli production in California. UCANR Publ. California.

Li, Z., Mei, Y., Liu, Y., Fang, Z., Yang, L., Zhuang, M., Zhang, Y. and Lv, H. 2019. The evolution of genetic diversity of broccoli cultivars in China since 1980. *Sci. Hortic-Amsterdam.* 250; 69-80.

Long, J. and Barton, M. K. 2000. Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis*. *Dev. Biol.* 218: 341-353.

Luo, L., M. Takahashi, H. Kameoka, R. Qin, T. Shiga, Y. Kanno, M. Seo, M. Itoh, G. Xu and J. Kyojuka. 2019. Developmental analysis of the early steps in strigolactone—mediated axillary bud dormancy in rice. *Plant J.* 97: 1006-1021.

Lyndon, R. F. 1998. The shoot apical meristem: its growth and development. Cambridge University Press.

Maghfoer, M. D., R. Soelistyono and N. Herlina. 2015. Growth and yield of eggplant (*Solanum*

melongena L.) on various combinations of N-source and number of main branch. *Agrivita* 36: 285-294.

Mandel, M. A., Gustafson-Brown, C., Savidge, B. and Yanofsky, M. F. 1992. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene *APETALA1*. *Nature*. 360; 273-277.

Martin, C. A. and R. G. Sideman. 2012. Survival and yields of fall-planted winter sprouting broccoli grown in high tunnels for spring harvest in the Northeastern United States. *HortTechnology* 22: 345-352.

丸山幸夫. 2007. 収量および収量構成要素. *日作紀*. 76: 601-603.

McCarthy, M. C. and B. J. Enquist. 2007. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Funct. Ecol.* 21: 713-720.

McConnaughay, K. D. M. and J. S. Coleman. 1999. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecol.* 80: 2581-2593.

McSteen, P. and Leyser, O. 2005. Shoot branching. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56: 353-374.

Miller, C. H., T. R. Konsler and W. J. Lamont. 1985. Cold stress influence on premature flowering of broccoli. *HortScience* 20: 193-195.

Müller, D., Schmitz, G. and Theres, K. 2006. Blind homologous R2R3 Myb genes control the pattern of lateral meristem initiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 18: 586-597.

Müller, D. and Leyser, O. 2011. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. *Ann. Bot.* 107: 1203-1212.

中野有加・岡田邦彦・佐々木英和. 2017. ポット試験における生育時期ごとの地下灌漑処理が夏播き秋どりブロッコリーの生育に及ぼす影響. *園芸学研究*. 16: 7-18.

Nieuwhof, M. 1969. *Cole Crops*. Leonard Hill, London.

農林水産省. 2019. 農林水産統計. <<http://www.maff.go.jp/j/tokei/>>.

農林水産省 . 2019. 加工・業務用野菜をめぐる状況 .
<https://www.maff.go.jp/j/seisan/kakou/yasai_kazitu/attach/pdf/kakouyasai-all-R1.12.pdf>

Nuez, F., Gomez Campo, C., Fernandez de Cordova, P., Soler, S. and Valcarcel, J. V. 1999. Collection of cauliflower and broccoli seeds. *Monografias INIA. Agricola (Espana)*.

Perry, K. B., Sanders, D. C., Granberry, D. M., Garrett, J. T., Decoteau, D. R., Nagata, R. T., Dufault, R. J., Batal, K. D. and McLaurin, W. J. 1993. Heat units, solar radiation and daylength as pepper harvest predictors. *Agr. Forest meteorol.* 65: 197-205.

Phillips, I. 1975. Apical dominance. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 26: 341-367.

Poorter, H. and O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Funct. Plant Biol.* 27: 1191-1191.

Pornsuriya, P. and S. Teeraskulchon. 1997. Studies on broccoli production in Chonburi Province, Thailand. *Kasetsart J. Nat. Sci.* 32: 81-85.

Potten, C. S. and Loeffler, M. 1990. Stem cells: attributes, cycles, spirals, pitfalls and uncertainties. Lessons for and from the crypt. *Development* 110: 1001-1020.

Pressman, E., R. Shaked and H. Aviram. 1985. Lateral shoot development in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*): the effect of pinching date. *Sci. Hortic. Amsterdam* 26: 1-7.

R Core Team. 2015. <<http://www.R-project.org>>.

Reilly, K., J. Valverde, L. Finn, D. K. Rai, N. Brunton, J. C. Sorensen, H. Sorensen and M. Gaffney. 2014. Potential of cultivar and crop management to affect phytochemical content in winter—grown sprouting broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*). *J. Sci. Food Agr.* 94: 322-330.

Reynolds, M. P., A. Pellegrineschi and B. Skovmand. 2005. Sink—limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. *Ann. Appl. Biol.* 146: 39-49.

佐藤佳宏. 2015. 2 花蕾収穫によるブロッコリー増収技術. 徳島県立農林水産総合技術支援センター研究報告. 2: 13-19.

Schellenberg, D. L., A. D. Bratsch and Z. Shen. 2009. Large single-head broccoli yield as affected by plant density, nitrogen, and cultivar in a plasticulture system. *HortTechnology* 19: 792-795.

Schmitz, G., Tillmann, E., Carriero, F., Fiore, C., Cellini, F. and Theres, K. 2002. The tomato Blind gene encodes a MYB transcription factor that controls the formation of lateral meristems. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 1064-1069.

Schnier, H. F., M. Dingkuhn, S. K. De Datta, K. Mengel and J. E. Faronilo. 1990. Nitrogen fertilization of direct-seeded flooded vs. transplanted rice: I. Nitrogen uptake, photosynthesis, growth, and yield. *Crop Sci.* 30: 1276-1284.

Shah, J. J. and Patel, J. D. 1972. The shell zone: its differentiation and probable function in some dicotyledons. *Am. J. Bot.* 59: 683-690.

Shimizu-Sato, S. and Mori, H. 2001. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiol.* 127: 1405-1413.

Singh, M., D. K. Rana, J. M. S. Rawat and S. S. Rawat. 2011. Effect of GA₃ and kinetin on growth, yield and quality of sprouting broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*). *J. Hortic. Forest.* 3: 282-285.

Smith, L. B. and King, G. J. 2000. The distribution of BoCAL-a alleles in *Brassica oleracea* is consistent with a genetic model for curd development and domestication of the cauliflower. *Mol. Breeding.* 6: 603-613.

総務省統計局. 2005. 小売物価統計調査. <<http://www.stat.go.jp/data/kouri/>>.

総務省統計局. 2020. <品目分類>1 世帯当たり年間の品目別支出金額, 購入数量及び平均価格. <<http://www.stat.go.jp/data/kakei/5.html>>.

Stephens, J. M. 1994. Broccoli—*brassica oleracea* L. (Italica Group) University of Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agriculture Sciences, EDIS.

タキイ種苗株式会社. 2020. <https://www.takii.co.jp/tsk/hinmoku/abr/p2_bdy.html>

Tan, D. K. Y., D. C. Joyce, A. H. Wearing, K. G. Rickert and C. J. Birch. 1999. Freeze-induced

reduction of broccoli yield and quality. *Aust. J. Exp. Agr.* 39: 771-780.

Tanaka, M., K. Takei, M. Kojima, H. Sakakibara and H. Mori. 2006. Auxin controls local cytokinin biosynthesis in the nodal stem in apical dominance. *Plant J.* 45: 1028-1036.

Thompson, P. A. and D. J. C. Fox. 1976. The germination responses of vegetable seeds in relation to their history of cultivation by man. *Sci. Hortic. Amsterdam* 4: 1-14.

東京都中央卸売市場. 2019. 市場統計情報. <<http://www.shijou-tokei.metro.tokyo.jp/>>.

Tremblay, N. 1989. Effect of nitrogen sources and rates on yield and hollow stem development in broccoli. *Can. J. Plant Sci.* 69: 1049-1053.

Uptmoor, R., J. Li, T. Schrag and H. Stützel. 2012. Prediction of flowering time in *Brassica oleracea* using a quantitative trait loci-based phenology model. *Plant Biol.* 14: 179-189.

Vertessy, R. A., R. G. Benyon, S. K. O'sullivan and P. R. Gribben. 1995. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest. *Tree Physiol.* 15: 559-567.

Wang, Y. and Jiao, Y. 2018. Axillary meristem initiation—a way to branch out. *Curr. Opin. Plant Biol.* 41: 61-66.

Wang, Y., Wang, J., Shi, B., Yu, T., Qi, J., Meyerowitz, E. M. and Jiao, Y. 2014. The stem cell niche in leaf axils is established by auxin and cytokinin in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26: 2055-2067.

Ward, B., Smith, P., James, S., Stansell, Z. and Farnham, M. 2015. Increasing plant density in eastern United States broccoli production systems to maximize marketable head yields. *HortTechnology*. 25; 330-334.

Ward, S. P. and Leyser, O. 2004. Shoot branching. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7: 73-78.

Wurr, D. C. E., J. R. Fellows, K. Phelps and R. J. Reader. 1995. Vernalization in calabrese (*Brassica oleracea* var. *italica*)—a model for apex development. *J. Exp. Bot.* 46: 1487-1496.

山川邦夫. 2003. 野菜の生態と作型. 農山漁村文化協会. 東京

山川邦夫. 2016. 野菜の作型と品種生態. 農山漁村文化協会. 東京

Yamamoto, T., Matsuo, K. and Yamasaki, A. 2016. Transplant depth of cabbage plug seedlings affects root distribution and anchorage resistance. *Scientia Horticulturae*, 213; 144-151.

ヤンマーアグリ株式会社. 2019. ヤンマー機械化システム総合カタログ畑作編 2019. ヤンマーアグリ株式会社. 大阪.

Yoldas, F., S. Ceylan, B. Yagmur and N. Mordogan. 2008. Effects of nitrogen fertilizer on yield quality and nutrient content in broccoli. *J. Plant Nutr.* 31: 1333-1343.

Zhang, Y., Talalay, P., Cho, C. G. and Posner, G. H. 1992. A major inducer of anticarcinogenic protective enzymes from broccoli: isolation and elucidation of structure. *P. Natl. Acad. Sci.* 89; 2399-2403.