

博士論文

タマネギの耐雪性とフルクタンに関する研究

Studies on the Relationship between Snow Tolerance and Fructan in Onion

石川県立大学大学院

生物資源環境学研究科

浅井 雅美

目 次

緒言	1
第1章 タマネギの雪害実態とその症状	4
第2章 栽培条件が生育と雪害に及ぼす影響	10
第1節 移植日の違いが生育・収量および雪害に及ぼす影響	10
第2節 基肥窒素の施用量が生育および雪害に及ぼす影響	14
第3章 積雪前と融雪後の可溶性炭水化物蓄積	22
第4章 フルクタンと耐雪性の関係	35
第1節 移植日がフルクタン蓄積と耐雪性に及ぼす影響	35
第2節 温度がフルクタン蓄積と耐雪性に及ぼす影響	39
第5章 耐雪性の品種間差	47
第6章 フルクタン合成と温度の関係	57
第1節 自然環境下でのフルクタン合成	57
第2節 温度がフルクタン合成酵素遺伝子の発現に及ぼす影響	60
第3節 葉身と葉鞘におけるフルクタン合成	62
総括	71
謝辞	77
引用文献	78

緒言

タマネギ (*Allium cepa* L.) はネギ属 (*Allium*) の野菜で、ニンニクなどと同じように、りん茎を形成し、そのりん茎を食用とする。厚生労働省が 2015 年 8 月に発表した日本人における野菜の摂取量ランキングでは、ダイコンに次ぐ第 2 位となっており、消費量が多い重要な野菜である。

我が国のタマネギの作型は、春まき栽培と秋まき栽培に大別される。春まき栽培は、梅雨がなく夏が涼しく、夏越し栽培が可能な北海道で行われている。秋まき栽培は、冬が温暖で越冬栽培が可能な本州、四国、九州の暖地および温暖地で行われている (執行, 2007)。

秋まき栽培では、移植後は気温が低下する時期となる。本州の積雪地帯では、秋に移植したタマネギが積雪により衰弱し、しばしば枯死する。枯死を避けるため、積雪前に生育量を確保する目的で移植時期を早期化すると、抽苔が発生する危険性が高まり、抽苔の発生を避けるために移植を遅らせると収量が確保できないとされてきた。また、移植作業は圃場での作業が可能な降雪前までに終える必要があり、移植時期は限定される。そのため本州積雪地帯におけるタマネギの栽培面積は少なく、ほとんど産地が形成されていない。実際、2017 年の国内の栽培面積は 25,600 ha、収穫量は 121,400 t であるが (農林水産省大臣官房統計部, 2018)、この栽培面積の 57% は北海道の春まき栽培で、次いで冬季の積雪がない佐賀県と兵庫県秋まき栽培となっており、3 つの産地で国内の栽培面積の 72% を占め、産地は固定化している。

近年は、北海道への台風上陸や秋まきの主産地で病害が多発するなど、国内におけるタマネギの生産量の年次変動が大きくなっている。その影響もあり、2017 年の生鮮野菜の品目別輸入量の最も多い品目はタマネギで、303,000 t が輸入されており、生鮮野菜輸入量全体の約 4 割を占めている (農林水産省, 2018)。これらのことから、国産タマネギの安定的な供給体制への需要は高く、生産の拡大が期待されている。

北海道では栽培の機械化が確立されて普及しており、北海道以外でも播種から収穫までの栽培に必要な農機の導入が進みつつある。富山県においても、米価低迷による園芸作物の導入機運の高まりを背景に、水田を活用した機械化一貫体系によるタマネギ栽培が 2009 年から開始された。

富山県ではタマネギは秋まき栽培が行われているが、積雪地帯であることから、融雪後に株が枯死して消失し、減収となる圃場が毎年認められている。そのため、タマネギの生産現

場では、融雪後の株消失被害の把握のため、栽培全圃場で毎年実態調査が行われている。それによると、2011年から2015年の融雪後4月時点での株消失割合は2～31%の範囲で変動しており、その年の気象条件、特に降雪量の多少が株消失割合の高低に大きく影響する可能性が示唆された。タマネギは低温に対しては強く、自然のハードニングにより氷点下10℃まで耐えるとされるので(山川, 2003), 融雪後にみられる株消失は低温によるものでなく、積雪の影響が大きいと考えられる。しかし、積雪によるタマネギの枯死についての研究はなく、原因は不明で対応策がないのが現状である。本研究では、タマネギが積雪によって枯死する現象を雪害と考え、それに対する耐性を耐雪性とした。

植物は越冬中に様々な気象的悪条件に遭遇すると、生理的な衰弱が起こり枯死する。低温で枯死する現象としては寒害や凍害があり、積雪で枯死する現象は雪害とされている。これらに対する耐性は広義には耐冬性とされるが、狭義には耐寒性、耐凍性、耐雪性としてそれぞれ研究されてきた(桑原・湯川, 2000)。

耐雪性についての研究は、特に秋まき麦類や牧草類で多く報告されている。雪害研究の報告では、オオムギとコムギで、糖質、特にフルクタン含量が耐雪性と関係があるとされている(湯川・渡辺, 1995)。フルクタンはスクロースにフルクトースが重合した三糖以上の多糖の総称で、積雪前に植物体内に蓄積されたフルクタンは積雪下および融雪直後の代謝基質として用いられる(吉田ら, 2003)。雪下の環境は0℃前後で多湿となり、日照量が極端に少ない。積雪下のコムギでは、フルクタン含量は徐々に減少するが、これは積雪下で不足する代謝エネルギーをフルクタンによって補っているものと考えられている(吉田ら, 2003)。コムギでは低温によるハードニング中に、耐雪型品種では高分子の多糖類が、耐凍型品種では少糖類の含量が高まることが報告されている(Yoshida ら, 1998)。耐凍型品種では、積雪下で糖類が急速に消費されるが、耐雪型品種は融雪後の糖類の残存量が多いことから積雪下での糖類の生理的消耗が少ないとされる(桑原, 1998)。また、オオムギではフルクタンは分解酵素により分解され、フルクトースの供給源となり、積雪下においては植物体を維持し、融雪後には雪害からの植物体の回復のために機能しているとされる(湯川・渡辺, 1995)。

タマネギもフルクタンを蓄積することが知られている。ネギ属(*Allium*)でフルクタンを蓄積する種は、乾燥または低温といった季節的変化がある地域で多く、熱帯地方にはほとんど存在しない(Brewster, 2008)。そのため、ネギ属に内在するフルクタンは乾燥耐性や耐凍性の付与に関わる可能性がある(Vijin・Smeekens, 1999)。タマネギはデンプンを貯蔵せず、

糖類が主要な貯蔵炭水化物で、りん茎内に重合度 12 までのフルクタンの蓄積が報告されている (Noureddine et al, 2005). これらのことから、タマネギにおいても、フルクタンが耐雪性の付与に関係する可能性が考えられる. しかし、タマネギにおける貯蔵炭水化物については、りん茎内の炭水化物やフルクタンに関する報告 (Noureddine ら, 2005 ; Shiomi ら, 2005 ; Suzuki ら, 1989) はあるが、生育途中の葉身や葉鞘に含まれる炭水化物についての詳細な報告や、積雪の影響と炭水化物を結びつけた報告はない. 秋まきタマネギでは、越冬時はまだりん茎は肥大しておらず、葉身 3 枚前後の幼苗の形態で積雪下となる. このりん茎肥大前の栄養生長期の植物体内に、炭水化物がどのように蓄積されているかについては、今まで調査されていなかった.

本研究では、積雪地帯におけるタマネギの生産安定を目指し、雪害回避・軽減技術の開発に向けて、タマネギの耐雪性とフルクタンに関係に着目して検討を行った. 第 1 章では、積雪によるタマネギの被害について、雪害の症状を明らかとするとともに、富山県内のタマネギ産地における雪害実態と要因に関して調査を行った. 第 2 章では、第 1 章で雪害の要因と考えられた栽培条件がタマネギの生育、収量、耐雪性に及ぼす影響について検討した. 第 3 章ではりん茎肥大前、生育初期の植物体内の可溶性炭水化物の蓄積について積雪前と融雪後に調査し、フルクタン蓄積に栽培条件が及ぼす影響を検討した. 第 4 章ではタマネギの耐雪性と可溶性炭水化物の関係を明らかとするため、移植日、温度が越冬前の可溶性炭水化物含量と組成に及ぼす影響を調査し、耐雪性との関係を検討した. 第 5 章では、異なる品種を用いて積雪期間の生育と可溶性炭水化物蓄積を調査し、耐雪性の品種間差を検討した. 第 6 章では、フルクタンの合成に関する温度の影響を明らかにするために、フルクタン合成酵素遺伝子の発現について調査するとともに、葉身と葉鞘での発現の違いを調査した. 総括で、本研究で得られた知見を基に、積雪地帯におけるタマネギの栽培での雪害対策技術について総合的に論じた.

第1章 タマネギの雪害実態とその症状

タマネギの作型は、北海道の春まき作型と本州以南の秋まき作型に大別される。タマネギは生育後半の高温に弱く、暖地・温暖地は初夏までに収穫を終える必要がある(山川, 2003)。そのため、秋まき作型ではりん茎形成前の栄養生長段階で越冬させ、春に肥大させる越冬栽培が主体となり、冬季の気象条件の影響を受ける。タマネギはグリーンバーナリ型植物で、大苗を定植した後に低温に遭遇すると抽苔の発生が危惧されるが、小苗の定植であれば抽苔の発生が回避できる(山川, 2003)。積雪地帯では、冬季の低温に加えて雪による影響も受けることから、越冬のためには積雪前に十分に生育量を確保すること必要とされている(大西・田中, 2012)。しかし、生育量が大きいと翌春に抽苔の危険性があることから作柄が不安定で、産地はほとんど存在しなかった。

積雪地帯である富山県の秋まきタマネギ栽培では、産地育成当初から、融雪後に株が枯死する被害が発生しており、安定した生産上の障壁となっている。タマネギの雪による被害の実態やその症状についての調査報告はこれまでなかったことから、本章では雪害と耐雪性を研究するにあたり、富山県内の産地における雪害の年次間差と積雪期間との関係を調査した。また、雪害の実態とその症状について明らかとするために、雪害の多い年において、雪害症状の観察と産地の耕種概要調査を行い、雪害が起りやすい要因について考察した。

材料および方法

調査は、2010年移植から2015年移植の6か年において、富山県のタマネギ産地である砺波市、南砺市に設置されている7カ所の生育観測圃で行った。栽培された品種は2010年移植では‘ターボ’(タキイ種苗(株))が1圃場、‘ネオアース’(タキイ種苗(株))が6圃場、2011年移植ではすべて‘ネオアース’、2012年移植では‘ネオアース’が5圃場、‘ターザン’((株)七宝)が2圃場、2013年移植では、‘ターザン’が6圃場、‘ネオアース’が1圃場、2014年移植と2015年移植はすべて‘ターザン’であった。各生育観測圃における越冬前後の枯死の状況をみるため、1畝に長さ1mの調査区を、1圃場につき2カ所設置して、一定区画における苗の生存数を調べた。調査は積雪前と融雪後に行い、積雪前と融雪後の株数を用いて枯死率を求めた。調査日は第1表に示した。葉身に緑色部が認められない、またはすでに葉身が褐色枯死して地上部が認められない株を枯死株とした。また、上記の観測圃における定点調査とは別に、雪による被害の大きかった2014年移植について、砺

波市と南砺市で行われた融雪後の全栽培圃場の雪害状況調査結果のデータを基に枯死面積を算出した。加えて、雪害圃場の栽培概要の実態調査を行い、移植日、施肥量、連作の有無などと雪害面積との関係を検討した。また、雪害と病害との関係を見るために、雪害の症状を示した株を採取し、葉身部の褐色壊死部の病原菌を調査した。検出された菌の同定は、市販のグラム陰性非発酵菌用の細菌同定キット（API 20NE（シメックス・ビオリユー））と 16SrDNA の相同性検索の両方を行った。試験年は移植年次で表し、各年次における積雪に関する気象データは富山県砺波市に設置されているアメダス砺波観測所のデータを使用した。

結 果

2010 年移植～2015 年移植の 6 年間の積雪の状況と現地生育観測圃における枯死率との関係を第 1 表に示した。いずれの年も積雪期間は 12 月中に始まり、3 月上旬頃には終了した。積雪日数と降雪合計は年次変動が大きかった。6 年間を比較すると、積雪日数と降雪の合計によって観測圃の枯死率に違いが認められた。積雪日数が 70 日を超え、降雪の合計が 460cm 以上となった 2010 年移植、2011 年移植、2014 年移植における観測圃の枯死率は約 12% と多かった。これに対し、積雪日数 26 日、降雪の合計 151cm と暖冬で雪が少なかった 2015 年の枯死率は 0.3% と少なかった。

2014 年移植の砺波市と南砺市の全域におけるタマネギの雪害状況を第 2 表に示した。タマネギを栽培していた経営体数は 105 で、合計栽培面積は 7526 a であったが、その 17.9% に当たる 1345 a で融雪後の枯死が認められた。雪害が甚大で栽培面積の 5 割以上で株が枯死した経営体が 10 経営体あった、その内 4 経営体ではほぼすべての株が枯死していた（データ略）。

雪害圃場の耕種概要を調査した結果、雪害圃場の大部分で早期移植または基肥窒素の過剰施用のどちらかが行われていた（第 1 図）。早期移植とは、富山県での移植の開始基準日である 10 月 15 日以前の移植を示し、雪害圃場の約 40% にあたる 535 a で早期移植が行われていた。基肥窒素の過剰施用（基肥窒素過多）とは富山県の栽培基準（10 a 当たり 4.5 kg）の 1.5 倍以上の窒素施用を示し、施肥基準の 3 倍以上の窒素が施用されている圃場も認められた。雪害圃場の約半分の 660 a が基肥窒素過多であった。なお、早期移植と基肥窒素過多の両方が当てはまる圃場はなかった。次に連作と雪害発生との関係を見ると、タマネギ連作圃場での雪害面積は 90 a であった。早期移植された圃場で雪害が認められた面積は 46% に達した（第 2 図）。また、移植遅れの圃場では雪害は認められなかった。

融雪直後の植物体における雪害の様子を第3図に示す。融雪直後は、植物体は倒伏し、畝上の地表面に接触しており、ほとんど全ての葉身の先端が褐色または黒色となって壊死し、軟化症状を呈した。しかし、地上部は壊死症状を示していても、掘り上げると地下の葉鞘部や根部には壊死症状は認められず、融雪後に成長を再開する植物体が多かった。葉の褐変壊死部位からは、細菌の *Pseudomonas marginalis* pv. *Marginalis* と *Erwinia.sp* が検出された。

考 察

積雪により枯死株が多いと収穫されるりん茎の数が減少して単収が低下するため、積雪地域では、雪による枯死の回避が生産性の向上に直結する。2010年から2015年の6年間で積雪の状況と融雪後の枯死率をみると、積雪日数が長く、降雪の合計が多い2010年移植、2011年移植、2014年移植で生育観測圃の枯死率が高く、積雪日数、降雪の合計が少ない2015年移植でほとんど枯死がなかった。このことは、積雪の多さがタマネギの融雪後の枯死率の増加の原因となることを示唆した。北陸の平野部は、真冬でも平均気温が氷点下とならず、雪が湿っているため、重い(若狭, 1986)。札幌の雪の密度が $0.3 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 程度に対し、北陸は $0.45 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ を超える(若狭, 1986)。また、湿った雪であることから、雪温が $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ほど一定である(前田, 1998)。このことから、積雪下のタマネギが氷点下にさらされることは少ないと示唆され、枯死は凍結害ではないと考えられた。一方で、雪が重いことから積雪は植物体への物理的な圧力となる。また、積雪下は光の透過が少なく、光合成に必要な光強度が低いことから、積雪下の植物は積雪前に体内に蓄積した養分を生体維持のために消費するものと想定される。これらのことから、積雪日数が長く降雪が多いほど、植物体内に蓄積していた養分の消費量が増大するとともに、連続した物理的な圧力も加わって、枯死率の増加につながると考えられた。

枯死までに至らなくとも、融雪後はほとんどの葉身が損傷しており、葉身の先端部では軟化や、黒褐色に変色する壊死症状が認められた。融雪後の生存株の葉の褐変壊死部位からは *Pseudomonas marginalis* pv. *Marginalis* と *Erwinia.sp* が検出された。検出された細菌は2種ともタマネギ腐敗病の病原菌で(大内ら, 1983)、土壤中に生息する細菌であることが知られている(大内, 1998)。積雪下で、物理的に損傷し、生理的に消耗した葉身は、雪の重みによって土壌と接していることから、細菌が侵入するのに好適な状態であると考えられた。そのため、雪害における枯死の要因の1つとして、積雪により消耗した植物体への細菌の侵入が関与する可能性があるとし唆された。しかしながら、すべての植物体の葉身に軟化あるい

は変色壊死症状が認められるが、葉鞘部や根部には症状がみられず、融雪後に成長を再開する植物体の方が多かった。このことは雪害によるタマネギの枯死が土壤に生息する *Pseudomonas marginalis* pv. *Marginalis* と *Erwinia*.sp が主因ではないことを示すと考えられた。

雪害の大きかった 2014 年移植では、産地の栽培面積の約 18% で融雪後に株が枯死し、雪害により圃場全体の株が枯死した経営体が存在するなど、産地に与える雪害の影響は大きかった。雪害圃場における耕種概要の調査結果から、早期移植または基肥窒素過多の圃場で雪害による枯死が多く発生していることが示された。移植時期が早いことや施肥窒素量が多いことは、越冬前の生育量や体内養分の蓄積に影響すると考えられ、そのことが融雪後の枯死率に影響する可能性が示唆された。これらを明らかにするためには、同一圃場条件で詳細に調査する必要があると考えられた。

第1表 年次別の積雪条件および生育観測圃における枯死率

移植年-収穫年	積雪期間 ^z (月/日)	積雪日数 ^y (日)	降雪合計 (cm)	株数調査日(月日)		観測圃の枯死率 (%)
				積雪前	融雪後	
2010-2011	12/24~3/9	82	537	12月15日	4月5日	11.9
2011-2012	12/15~3/5	80	477	12月15日	4月2日	12.1
2012-2013	12/8~3/1	65	400	12月2日	4月2日	9.8
2013-2014	12/13~3/11	46	313	12月2日	4月2日	6.9
2014-2015	12/5~3/13	71	462	12月1日	4月2日	12.1
2015-2016	12/27~3/2	26	151	12月14日	4月2日	0.3

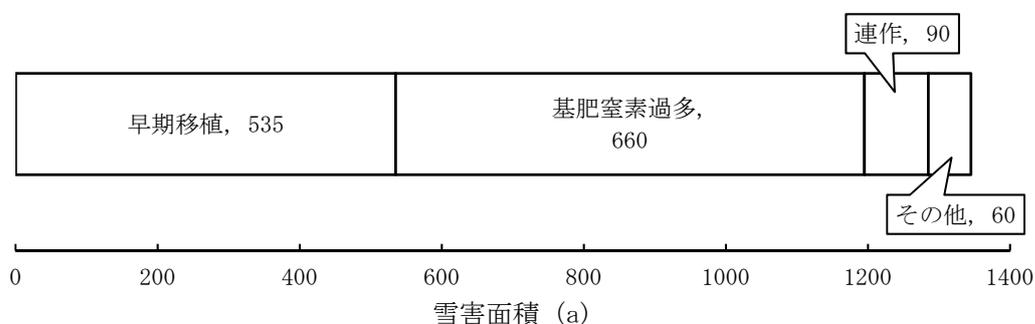
^z: 3cm以上の積雪が初めて観測された日から最後に観測された日までの期間

^y: 3cm以上の積雪があった日数

第2表 2014年移植/2015年収穫における産地栽培面積と雪害状況

経営体数	栽培面積 (a)	雪害面積 (a)	雪害割合 (%)	雪害甚の経営体数 ^z
105	7526	1345	17.9	10

^z: 栽培面積の内、5割以上の面積で雪害が認められた経営体の数

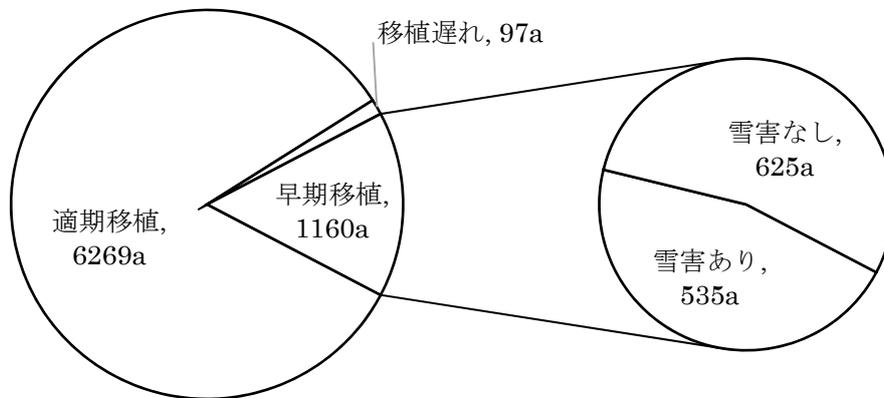


第1図 雪害圃場の耕種概要別面積 (2014年移植)

早期移植は10月10~12日に移植された圃場

基肥窒素過多は基肥窒素の施用量が栽培基準の1.5倍以上の圃場

その他は除草剤の薬害と考えられた圃場



第2図 産地における移植時期別面積と早期移植圃場の雪害面積（2014年移植）

早期移植：10月10～12日，適期移植：10月15日～11月5日，移植遅れ：11月6日～7日



第3図 融雪直後の株の様子と葉の壊死症状

矢印で示した部分は壊死を表す

第2章 栽培条件が生育と雪害に及ぼす影響

第1章の調査の結果から、タマネギの雪害を引き起こす耕種的な要因として、早期移植と窒素の過剰施用が考えられた。しかし、現地の圃場ごとに土壌条件は異なり、品種が異なる場合もあったことから、これらの関係を明らかとするには、均一な圃場条件下で同一品種を用いて、移植時期や窒素施肥が雪害に及ぼす影響を検討する必要がある。国内の積雪地帯でタマネギが秋まき栽培された事例は少なく、生育や収量、および雪害についての調査報告もない。したがって、異なる品種や栽培条件が積雪下での植物体の生育や雪害発生に及ぼす影響を調査することは、雪害の発生機構とその対策を考える上で重要と考えられた。そこで本章では、移植日、基肥窒素の施肥量の違いが越冬前後の生育に及ぼす影響について調査し、それら植物体の生育量の差と雪害発生との関連性を検討した。

第1節 移植日の違いが生育と雪害に及ぼす影響

温暖地のタマネギの秋まき普通栽培では、移植日は11月中下旬が適切とされている（大西・田中，2012）。野菜の種類別作型一覧（農林水産省野菜・茶業試験場，1998）によると、最も早い移植開始時期は新潟県の10月6半旬である。富山県は温暖地に区分されることから、これまでは11月上中旬に移植することが一般的であった。しかし、近年富山県に導入されたタマネギ移植機は448穴セルトレーを使用するもので、このセルトレーで育苗すると、慣行の地床育苗に比べて移植時の苗が小さいものとなる。また、富山県のタマネギ産地は水田転換畑で、11月中旬以降は天候不順による圃場条件の悪化から機械移植が困難となる。これらのことから10月中旬から11月上旬までの移植が推奨され、移植時期が早くなっている。オオムギでは適期に播種することが最も重要な雪害軽減技術とされ、播種期が遅く、生育量が小さいと雪害が多くなることが報告されている（種田ら，1985；渡辺ら，1988）。そこで本節では、タマネギの移植日と雪害の関係を明らかとするため、移植日の早晚が生育や雪害の発生に及ぼす影響を検討した。

材料および方法

品種‘ターザン’（（株）七宝）を供試し、栽培は富山県農林水産総合技術センター園芸研究所の育苗ハウスならびに実験圃場で行った。2011年8月25日、9月1日、9月8日の1週間おきに448穴セルトレーに播種し、育苗日数はいずれも50日として、それぞれの苗を10

月 14 日, 21 日, 28 日に露地圃場に設置した畝の長さ 2.5 m の区画に 3 反復となるように移植した。栽植密度は畝幅 160 cm, 条間 24 cm, 株間 10 cm, 4 条植えとした。基肥は BB やさい 5 号 ((株) JA ライフ富山, N-P₂O₅-K₂O% : 15-15-15) を用い, 10 a 当たり N, P₂O₅, K₂O をそれぞれ 12, 32, 12 kg 施肥した。追肥は移植の 4 週間後 (11 月 4 日, 11 日, 18 日) および融雪後の 2012 年 3 月 19 日, 30 日, 4 月 13 日の計 4 回行い, 10a あたり N, P₂O₅, K₂O をそれぞれ合計で 15.2, 5.8, 14.2kg 施用した。2 回目追肥は, やさい燐加安 S540 (サンアグロ (株), N-P₂O₅-K₂O% : 15-14-10) を, 1, 3, 4 回目の追肥は NK 化成 2 号 (ジェイカムアグリ (株), N-P₂O₅-K₂O% : 16-0-16) を用いた。

生育調査は, 2011 年 11 月 15 日, 12 月 13 日, 2012 年 3 月 14 日, 4 月 1 日, 15 日, 5 月 1 日, 15 日の 7 回行った。移植日ごとに, 1 区 12 本を採取し草丈, 葉鞘径, 生葉数を調査した。葉鞘径は最下の葉身の着生位置の短径を計測して求めた。生存率は 2012 年 3 月 14 日, 4 月 12 日, 5 月 1 日に計測した株数をそれぞれの基準とする 2011 年 12 月 13 日に計測した株数で除することで求めた。地上部にわずかでも緑部が認められた株を生存株として数え, 地上部のすべてが茶色く変色し壊死した株, または地上部が消失した株を枯死株と数えた。収穫調査は各区の 80% の株が倒伏した日より 1 週間後に行い, 10 月 14 日移植と 10 月 21 日移植では 6 月 4 日, 10 月 28 日移植では 6 月 6 日が調査日となった。収穫時の調査個体は 1 区 40 株とし, りん茎重と品質を調査した。りん茎の品質調査では健全と障害とに分けた。雪に関する気象データについては富山県農林水産総合技術センター園芸研究所内に観測地点があるアメダス砺波観測所のデータを使用した。

結 果

実験期間中の積雪は, 降雪の合計値が 477 cm (平年比 1.1), 最深積雪が 87 cm (平年比 1.4), 5 cm 以上の積雪日が 77 日 (平年比 1.5) となり, 積雪期間は 12 月 15 日から 3 月 6 日までと, 平年より積雪日が 27 日多かった。

積雪前 11 月 15 日, および 12 月 13 日の生育量をみると, 草丈, 葉鞘径, 生葉数いずれも移植日が早いほど生育量が大きかった (第 4 図)。

草丈は, 融雪後の 3 月 14 日には積雪前に比べて大きく低下し, 移植日によらず同等となった (第 4 図 A)。そのため, 低下の程度は移植日が早いほど大きかった。その後 4 月 1 日まで移植日による草丈の差はみられなかったが, 4 月 15 日以降は, 10 月 14 日移植と 10 月 21 日移植で 10 月 28 日移植より大きかった (第 4 図 A)。なお草丈が積雪前と同程度または

それ以上になったのは5月1日であった。

葉鞘径は、いずれの移植日においても積雪直前の12月13日までの増加量が大きく、移植日が早いほどその傾向が顕著であった(第4図B)。積雪期間中や融雪後4月1日まではいずれの移植日においても葉鞘の生育は停滞したが、4月1日以降は再び増加傾向に転じた(第4図B)。全体として、10月28日移植が10月14日および21日移植に比べて葉鞘径の増加量は小さかった(第4図B)。

生葉数は、草丈と同様の傾向で、融雪後の3月14日には越冬前に比べて減少し、減少の程度は移植日が早いほど大きかった(第4図C)。越冬前と同程度またはそれ以上になったのは、10月14日移植で5月1日、10月14日および28日移植では4月1日であった(第4図C)。5月1日以降は生葉数に移植日の影響は認められなかった(第4図C)。

株の生存率を第5図に示した。10月14日移植では3月21日調査時で99%の生存率であったが、その後低下し4月12日調査時では92%、5月1日調査時では91%となった。一方、10月21日移植と10月28日移植では3月21日調査時で100%の生存率で、5月1日調査時でも生存率は10月21日移植でほぼ100%、10月28日移植で98%と高かった。

収穫時のりん茎重は移植日が早いほど大きい傾向ではあったが統計的な有意差はなかった(第6図)。収穫したりん茎の障害発生率は、移植日が早いほど高かった(第7図)。特に分球の発生率は移植日が早いほど高く、抽苔の発生は移植の早い10月14日移植のみで認められた(第3表)。出荷基準に満たない直径60mm未満のりん茎は、移植の遅い10月28日移植のみで認められた(第3表)。奇形球の発生はいずれの移植時期でも認められたが、その原因はおもに萎黄病によるものであった。収量は、10月14日移植と10月21日移植で同程度となったが、A品収量は、10月21日移植と28日移植が同程度となり、10月14日移植では少なかった(第8図)。

考 察

秋まきタマネギの積雪前の生育は移植日が早いほど大きく、1週間の移植日の違いでも、草丈、葉鞘径、生葉数に差が認められた。積雪期間中はいずれの移植日においても、草丈や生葉数が積雪前より低下し、葉鞘径の増大も認められなかった。融雪後3月14日の葉鞘径は移植日が早いほど大きかったが、この生育量の差は積雪前の生育量の差に起因していた。以上の結果より、積雪はタマネギの生育を悪化または停滞させると考えられた。

本実験では融雪直後の3月下旬より5月上旬にかけ生存率の推移を調査した。3月21日では移植日による差がなかったが、10月14日移植はその後生存率が90%まで低下した。

これに対し、10月21日移植、10月28日移植は融雪後の日数経過によっても生存率は98%程度と高く維持された。この結果は雪害による株の枯死、消失は積雪期間中だけに起こるのではなく、融雪後に進展すること示している。株の生存率の低かった10月14日移植は生存率の高かった他の移植日のものと比べて、特に積雪前の生育量（草丈、葉鞘径、生葉数）が大きかった。このことは、積雪前の過度な生育量の確保が融雪後の雪害発生に関与する可能性を示唆する。

融雪後もしばらくは降雪があり、寡照、低温条件で生育環境としては良好ではない。積雪期間の前後も含めると生育停滞期間は約4か月と長期間におよぶ。植物はハードニングの過程で、越冬中の代謝や越冬後の再成長に必要な養分を蓄積する（Nakajima・Abe,1994）。ハードニングとは、秋からの気温の低下を認識して、その後に訪れる厳しい環境に耐えうる生理的・形態的变化が起きることで、越冬性作物には必要不可欠である（川上・吉田,2006）。オオムギ、コムギ、エンバクでは積雪前に蓄積された貯蔵炭水化物、特にフルクタンが耐雪性と関係があることが報告されている（田村,1986；湯川・渡辺,1991）。タマネギにおいても積雪前に体内に蓄積される貯蔵養分の多少が、融雪後の枯死と関係する可能性がある。タマネギはデンプンを貯蔵せず、糖類を貯蔵する植物であり、フルクタンも蓄積することが知られている。今後は、積雪前の糖類蓄積について調査する必要がある。

移植日が早いほど、収穫したりん茎に分球や抽苔、奇形といった障害が明らかに多かった。タマネギは苗が大きいほど、花芽分化に必要な低温遭遇期間が短く（宍戸ら,1976）、苗が大きいほど、抽苔と分球が多い（伊藤,1956）ことが知られており、本実験でも同様の結果となった。奇形をもたらした萎黄病の感染は主に育苗期間であることが知られ、病原菌のファイトプラズマを媒介するヒメフタテンヨコバイの発生ピークを避けて播種を遅くすることで萎黄病は抑えられる（浅井ら,2016）。収穫したりん茎重には有意差はなかったが、移植が早いほど大きくなる傾向であった。総収量は10月14日移植が最も多かったが、青果として出荷され単価の高いA品収量は10月21日移植と28日移植が10月14日移植より多かった。以上より、富山県におけるタマネギの移植日は経営的な観点から10月21日以降が適切であろう。りん茎の大きさは葉数に比例し（青葉,1955）、りん茎肥大開始頃の葉数がりん茎重に影響するため、移植日が遅いほどりん茎重は小さくなる傾向であった。したがって、移植日が遅くなると収量の減少につながる可能性があり、また、富山県では11月以降の降雨が多く、機械による移植作業が困難となる問題があり、移植の限界は11月上旬までと考えられた。

移植日が越冬前の植物体の大きさに影響していたこと、融雪後の生存率は移植日により異なったことから、耐雪性には移植日が関係していることが示されたが、その要因についての説明が今後必要である。

第2節 基肥窒素の施用量が生育および雪害に及ぼす影響

富山県において、タマネギ栽培機械が導入され、産地化に向けた栽培を開始するにあたり、積雪がある地域での越冬作型であることから、積雪前に十分な生育量を確保しておく必要がある（大西・田中，2012）、基肥窒素施肥量は多く施用される傾向であった。しかし、第1章の結果より基肥窒素の過剰が雪害要因の1つとして考えられた。また、第2章第1節より、積雪前の過剰な生育量の確保が雪害に影響すると示唆された。基肥窒素量が多い場合も移植日が早い場合と同様に積雪前の生育は大きくなる可能性がある。そこで本節では、基肥窒素の施用量が生育・雪害に及ぼす影響を検討した。

材料および方法

品種‘ターザン’と‘もみじ3号’（株）七宝）を供試し、栽培は富山県農林水産総合技術センター園芸研究所の育苗ハウスならびに実験圃場で行った。実験圃場の土壌化学性は第4表に示した。2014年9月2日に448穴セルトレーに播種し、10月10日に畝幅160cm、条間24cm、株間10cm、4条植えで移植した。基肥はBBやさい5号（株）JAライフ富山、N-P₂O₅-K₂O%：15-15-15）を用い、実験区として10aあたり窒素を4.5kgならびに9kg施用する2区を設けた（以下、N4.5kg区、N9kg区と記す）。基肥のP₂O₅は過石を用いて10aあたり32kg施用し、K₂Oはを塩化カリを用いて10aあたり12kg施肥した。追肥は2015年2月26日、3月13日、3月30日の計3回行い、10aあたりN、P₂O₅、K₂Oをそれぞれ合計で15.2、5.8、14.2kg施用した。1回目の追肥は、やさい燐加安S540（サンアグロ（株）、N-P₂O₅-K₂O%：15-14-10）を、2、3回目の追肥はNK化成2号（ジェイカムアグリ（株）、N-P₂O₅-K₂O%：16-0-16）を用いた。

生育調査は、2014年12月12日と2015年3月16日に行った。1区8本を採取し草丈、葉鞘径、生葉数、地上部重を調査した。葉鞘径は最下の葉身の着生位置の短径を計測して求めた。生存率は2015年3月16日に計測した株数をそれぞれの基準とする2014年12月12日に計測した株数で除することで求めた。りん茎の品質調査では健全と障害とに分けた。雪に関する気象データについては富山県農林水産総合技術センター園芸研究所内に観測地点

があるアメダス砺波観測所のデータを使用した。

結果

本実験期間の積雪の状況は、実験期間中の積雪は、降雪の合計値が 462 cm (平年比 1.1)、最深積雪が 52 cm (平年比 0.8)、5 cm 以上の積雪日が 70 日 (平年比 1.4) となり、積雪期間は 12 月 5 日から 3 月 13 日までと、平年より積雪日が 20 日多かった。

基肥窒素量が積雪前の生育に及ぼす影響を第 5 表に示す。‘ターザン’では、窒素 4.5 kg 区に比べて、窒素 9 kg 区の草丈、生葉数、葉鞘径、地上部重が大きかった。‘もみじ 3 号’では、窒素 4.5 kg 区に比べて、窒素 9 kg 区の草丈、葉鞘径、地上部重が大きかった。

融雪後の植物体の大きさに基肥窒素量の影響は認められなかった (第 6 表)。

積雪前と融雪後の生育量を比較したところ、両品種とも基肥窒素量に関わらず、草丈、生葉数、葉鞘径、地上部重のすべてが積雪前から融雪後に低下した (第 5 表、第 6 表)。

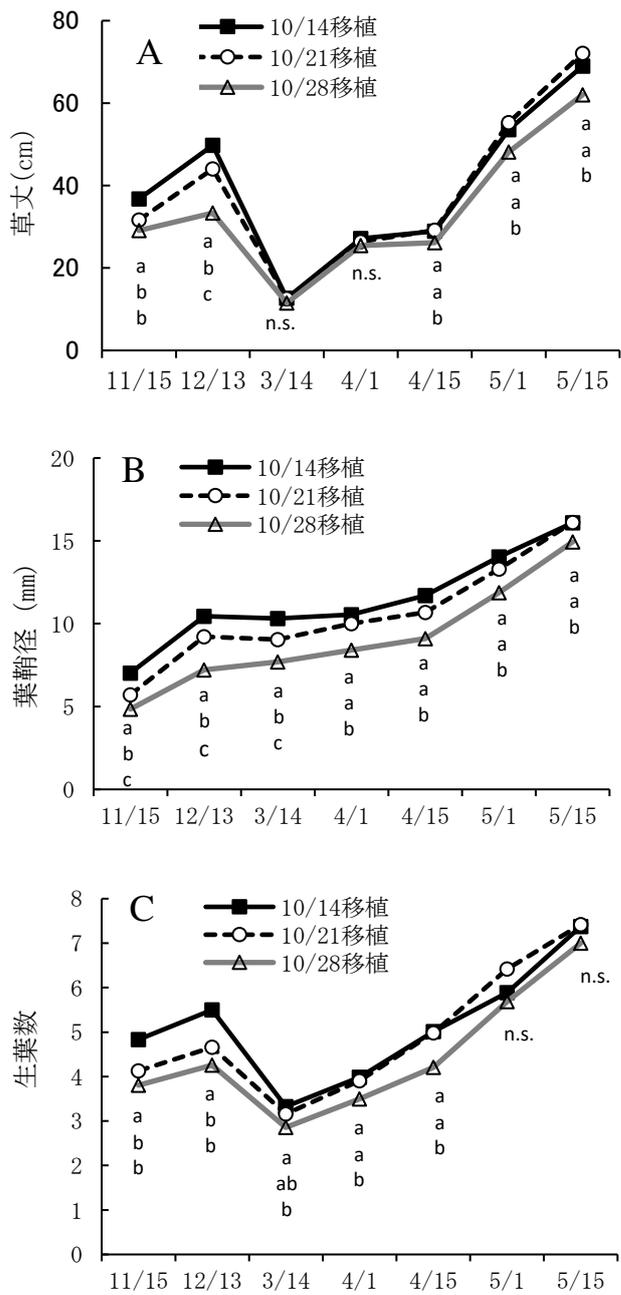
融雪後の‘ターザン’の生存率を第 9 図に、‘もみじ 3 号’の生存率を第 10 図に示す。‘ターザン’では窒素 4.5 kg 区の生存率が 82.5%に対し、窒素 9 kg 区の生存率は 46.3%となり、窒素 9 kg 区の生存率が低かった。‘もみじ 3 号’では窒素 4.5 kg 区の生存率が 76.3%に対し、窒素 9 kg 区の生存率は 28.8%となり、窒素 9 kg 区の生存率が低かった。

考察

積雪前の生育は、‘ターザン’と‘もみじ 3 号’の両品種とも基肥窒素量の影響が認められ、基肥窒素量が多いほど草丈、葉鞘径、地上部重が大きかった。融雪後には、両品種とも生育量に基肥窒素量の影響は認められなかった。積雪前の生育量に基肥窒素量の認められなくても、融雪後には基肥窒素量の影響が認められなくなるといった結果は、第 1 節の実験の移植日の結果と同様で、積雪によって生育が停滞、又は悪化することによるものと考えられた。融雪後の生存率は‘ターザン’と‘もみじ 3 号’の両品種とも基肥窒素量の影響が認められ、基肥窒素量が多いほど生存率は低かった。以上の結果より、基肥窒素量が多いほど積雪前の生育量は大きいですが、融雪後の生存率は低いことが明らかとなった。このことは、積雪前の過度な生育量の確保は、雪害発生に影響をすることを示し、第 1 節の移植日の結果を支持するものと考えられた。

本実験は第 1 章で述べたように雪の多い年で、富山県内のタマネギ産地においても雪害が多かった。本実験でも積雪期間中に株は枯死しており、融雪直後から生存率が低かった。

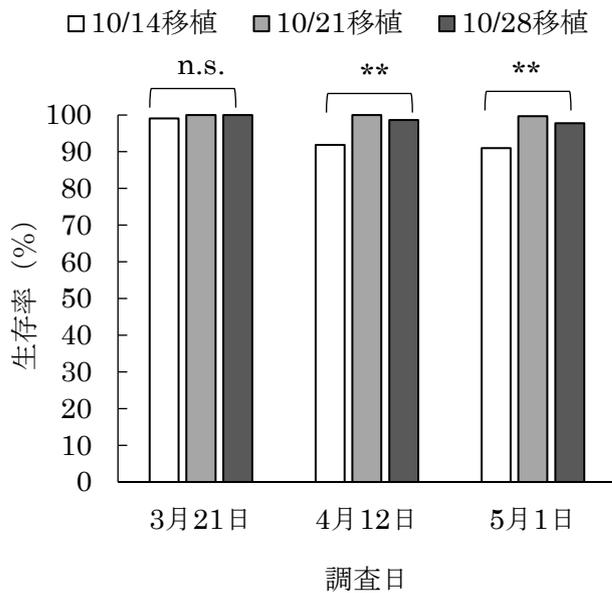
特に基肥窒素量が多いと、融雪後の生存率は‘ターザン’で半分以下、‘もみじ3号’で30%以下となるなど、基肥窒素量が生存率に及ぼす影響は大きかった。しかし、基肥窒素量が多く、積雪前の生育が旺盛であることと生存率が低いことの因果関係は本実験では不明であった。積雪下で植物体が枯死していたことから、多雪条件の積雪下で貯蔵養分が不足し生体維持が行えなかったことを示唆している。以上の事から、積雪前に蓄積される養分量が基肥窒素量によって影響を受けている可能性が考えられた。今後は積雪前の養分蓄積量に基肥窒素が及ぼす影響を検討する必要がある。



第4図 移植日の違いがタマネギ生育に及ぼす影響 (2011年移植)

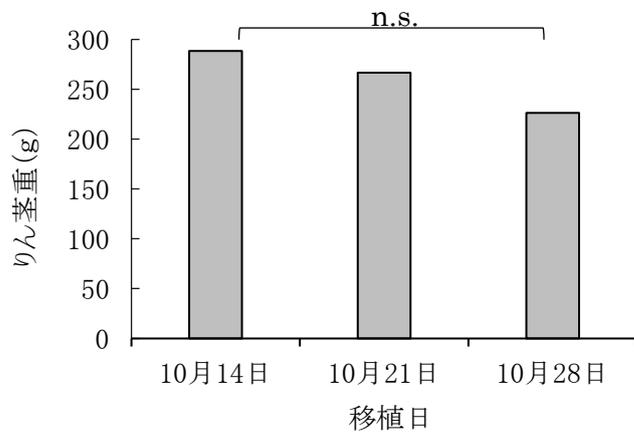
A: 草丈, B: 葉鞘径, C: 生葉数

Tukeyの多重検定で、図中の異なる英文字間には、調査日ごとに5%水準で有意差があることを、n.s.は有意差がないことを示す (n=3)



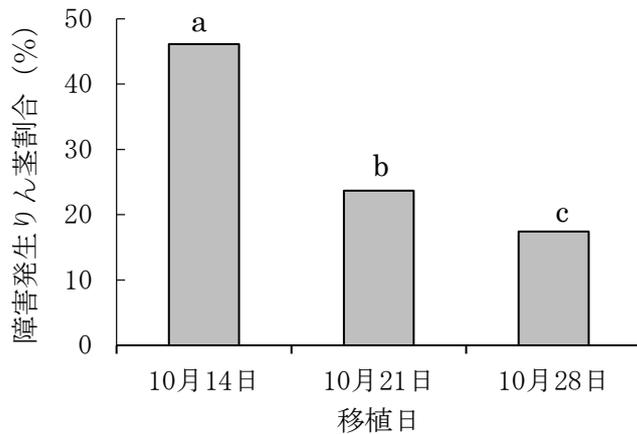
第5図 移植日の違いが融雪後の生存率に及ぼす影響 (2011年移植)

**は χ^2 検定により1%水準の有意差があることを, n.s.は有意差がないことを示す



第6図 移植日の違いがりん茎重に及ぼす影響 (2011年移植)

分散分析により n.s.は有意差がないことを示す (n=3)



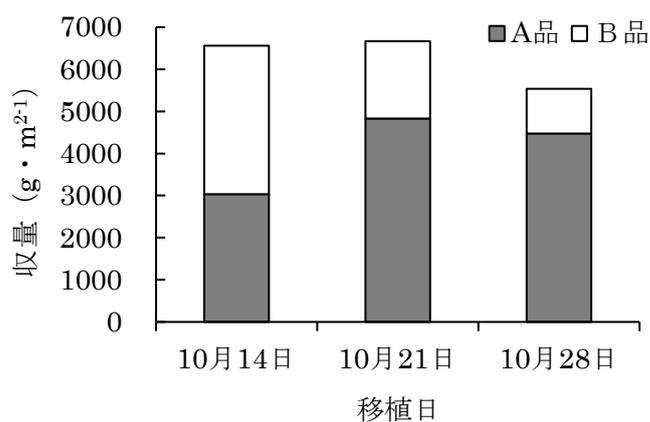
第7図 移植日の違いが品質に及ぼす影響 (2011年移植)

Tukey の多重検定で異なる英文字間に 1%水準で有意差あり (n=3)
 分球, 抽苔, 小球, 奇形, 腐敗のいずれかが認められたものを障害発生りん茎とした

第3表 移植日の違いが収穫時のりん茎の各種障害発生率に及ぼす影響 (2011年移植)

移植日	分球率 (%)	抽苔率 (%)	小球率 (%)	奇形率 (%)	腐敗率 (%)
10月14日	36.1	0.9	0.0	3.7	5.5
10月21日	22.5	0.0	0.0	1.2	0.0
10月28日	5.3	0.0	5.8	1.2	5.1

小球は直径 60 mm 未満のりん茎を示す



第8図 移植日の違いが収量に及ぼす影響 (2011年移植)

障害発生りん茎の内, 程度が軽く出荷可能と判断されたものを B 品と数えた

第4表 試験圃場土壌の化学性 (2014年移植)

アンモニア態窒素 (mg・100g ⁻¹)	硝酸態窒素 (mg・100g ⁻¹)	全窒素 (%)	有効態リン酸 (mg・100g ⁻¹)
0.44	1.48	0.129	19.5

第5表 積雪前生育に基肥窒素量が及ぼす影響 (2014年移植)

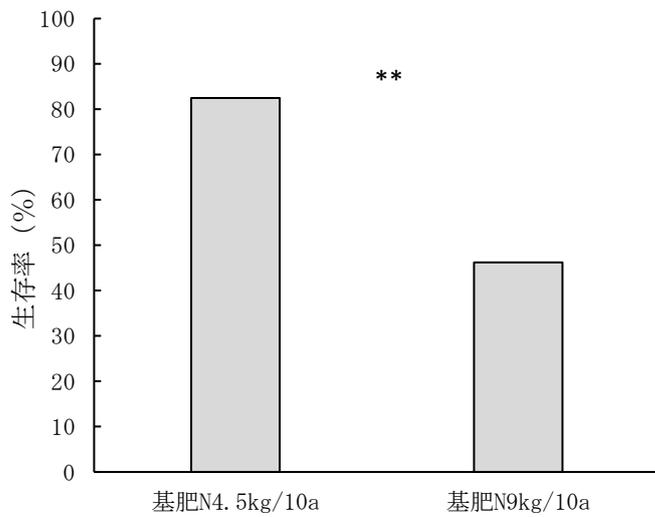
品種	基肥窒素量 (kg・10a ⁻¹)	草丈 (cm)	生葉数	葉鞘径 (mm)	地上部重 (gFW)
ターザン	4.5	38.4	4.7	7.0	13.6
	9	47.1	5.5	9.4	26.8
	t-test	**	**	**	**
もみじ3号	4.5	38.6	4.8	7.6	14.0
	9	45.0	5.0	8.9	22.3
	t-test	**	n.s.	**	**

t-testにより**には1%水準で有意差があることを, n.s.は有意差がないことを示す (n=8)
2014年12月12日調査

第6表 融雪後生育に基肥窒素量が及ぼす影響 (2014年移植)

品種	基肥窒素量 (kg・10a ⁻¹)	草丈 (cm)	生葉数	葉鞘径 (mm)	地上部重 (gFW)
ターザン	4.5	14.9	2.6	6.3	3.2
	9	14.4	2.8	6.2	3.8
	t-test	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
もみじ3号	4.5	15.2	2.5	6.3	3.3
	9	14.8	2.5	6.6	3.9
	t-test	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

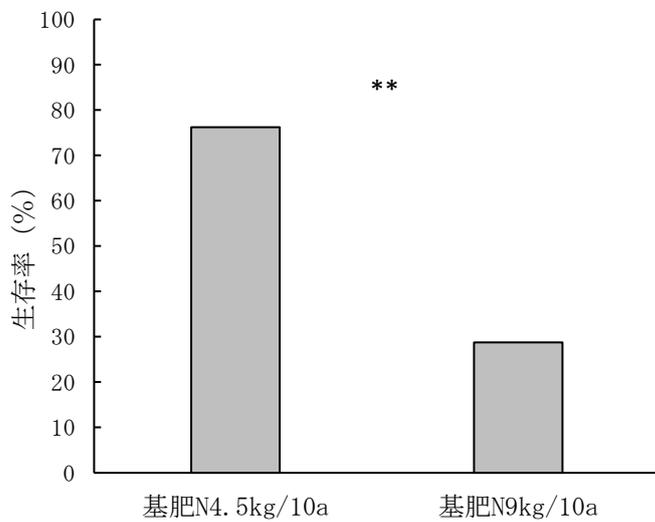
t-testにより n.s.は有意差がないことを示す (n=8)
2015年3月16日調査



第9図 基肥窒素施肥量が融雪後の生存率に及ぼす影響 (2014年移植, 品種:ターザン)

2015年3月16日調査

**は χ^2 検定で1%の有意差があることを示す (n=80)



第10図 基肥窒素施肥量が融雪後の生存率に及ぼす影響 (2014年移植, 品種:もみじ3号)

2015年3月16日調査

**は χ^2 検定で1%の有意差があることを示す (n=80)

第3章 積雪前と融雪後の可溶性炭水化物蓄積

フルクタンは、フルクトース多糖の総称で、タマネギはデンプンを貯蔵しないため、糖類を貯蔵し、貯蔵炭水化物としてフルクタンを蓄積することが知られている。タマネギに蓄積されるフルクタンの構造について、第11図に示す(Fujishimaら(2005), Maedaら(2017)を基に改変)。タマネギに蓄積されるフルクタンは β (2→1)結合でフルクトースが重合するイヌリン型フルクタンである。イヌリン型フルクタンにはネオケストースなどスクロースを構成するグルコースの6位炭素の水酸基にもフルクトースまたは、 β (2→1)結合フルクトース鎖をもつものがあり、イヌリンネオシリーズとして分類される(吉田ら, 2003)。耐雪性とフルクタンとの関係については、オオムギ、コムギ、ライグラス類で報告があり、積雪下での植物体の生命維持と融雪後の植物体の再成長に、フルクタンを分解して得られるフルクトースが使用されると考えられている(久保ら, 2008; 湯川・渡辺, 1995)。そのため、タマネギにおいても耐雪性とフルクタンが関係する可能性がある。タマネギのフルクタンに蓄積に関しては、りん茎内に重合度12までのフルクタンの蓄積が確認されている(Noureddineら, 2005)。しかし、タマネギに含まれるフルクタンの研究は収穫されたりん茎内の分析に限られ(Shiomiら, 2005; Suzuki・Cutcliffe, 1989)、生育期間中やそれらの含量と耐雪性との関係をみた研究はない。

また、オオムギとライムギにおいて、貯蔵炭水化物である非構造的炭水化物含有率は窒素施用量の増加とともに顕著に低下し、耐雪性が劣る品種ほど窒素施用量の影響が大きいことが報告されている(Tamuraら, 1986)。第2章で積雪前の生育量が融雪後の雪害発生と関係すると考えられたが、どのように関係するかは判明しなかった。低温で寡日照といった積雪環境を考えると、積雪前に蓄積された貯蔵養分が積雪下の生体維持と融雪後の再成長に使用すると推察され、積雪前の生育と積雪前の養分蓄積の関係について検討する必要があると考えられた。タマネギの貯蔵養分は糖質であり、本章では、播種日、移植日、基肥窒素施用量の組み合わせで積雪前の生育を変え、積雪前と融雪後の植物体の可溶性炭水化物、特にフルクタンの蓄積の有無について調査し、栽培条件の違いによる可溶性炭水化物含量への影響を検討した。

材料および方法

1. 供試品種と栽培方法

品種は‘ターザン’((株)七宝)を供試した。栽培は富山県農林水産総合技術センター園芸研究所に育苗ハウスならびに実験圃場で行った。試験圃場の土壌の化学性については第7表に示した。2013年8月27日と9月3日に448穴セルトレーに播種し、ハウス内で育苗した。8月27日播種については移植日を2013年10月10日と10月21日とし、9月3日播種については移植日を10月21日と11月1日として、幅幅170 cm, 条間24 cm, 株間10 cm, 4条植えて移植した。基肥としてBBやさい5号((株)JAライフ富山, N-P₂O₅-K₂O% : 15-15-15)を用いて、10 a 当たりN施用量を0, 3, 6 および9 kg の4水準(以下, 各々N0, N3, N6, N9 kg 区と記す。)を設け, P₂O₅は10 a 当たり30 kg となるように, 過石を用いて調整し, K₂Oは10 a あたり9 kg となるように塩化カリを用いて調整した。追肥は融雪後から定期的に行うため, すべての区で同日に3回施用し, 2014年2月25日, 3月12日, 3月18日に, 10a あたりN, P₂O₅, K₂Oはそれぞれ合計で9.4, 2.8 および8.4 kg 施用した。1回目追肥には, やさい燐加安 S540 (サンアグロ(株), N-P₂O₅-K₂O% : 15-14-10)を用い, 2回目と3回目の追肥はNK化成2号 (ジェイカムアグリ(株), N-P₂O₅-K₂O% : 16-0-16)を用いた。雪に関する気象データは研究所内に観測地点があるアメダス砺波観測所のデータを使用した。

2. 分析材料と分析方法

分析材料は積雪前の2013年12月2日および融雪後の2014年3月3日に, 播種日, 移植日が異なる窒素処理区あたり16株を採取し, それを3反復で行った。採取した植物の草丈, 本葉数, 生葉数, 葉鞘径, 乾物重, 乾物率を調査した。葉鞘径は最下葉位の下部の短径を計測した。また, 2013年12月2日の株数と2014年3月3日の株数で越冬による消失株率を計算した。分析は糖, フルクトタン含量, 総炭素, 総窒素含量について行った。

可溶性炭水化物含量の分析は, Downes・Terry (2010) の方法を一部改変して分析した。採取した個体を水洗後, 根を切除し凍結乾燥させた。粉碎した凍結乾燥粉末20 mg を95℃のウオーターバスで20分温浴した後, 95℃の熱水1 mL を加え1時間熱水抽出した。抽出液を室温で放冷した後, 4℃で遠心分離し, 上清をアセトニトリルで2倍希釈し分析用試料とした。分析はHPLCで, フルクトース, グルコース, スクロース, 1-kestros (重合度3), ニストース (重合度4) について, 市販の標準品溶液 (0, 125, 500, 1000 ppm in 50%アセトニトリル) を用いて定量した。重合度5以上のフルクトタンについてはニストースの検量線を用いてニストース当量 (mg Nys eq · g⁻¹) で換算した。標準品はフルクトース (関東化学(株)), グルコース, 1-kestros, ニストース (和光純薬工業(株)), スクロース (ナカ

ライテスク (株)) を使用した. HPLC 条件は以下のとおりである. システム: LC10A ((株) 島津製作所), カラム: Shodex NH2P-50-4E (昭和電工 (株)), 移動相: アセトニトリル (A) /水 (B) のグラジエント (0 min, A : B=78 : 22, 25 min, A : B=0 : 100, ポストランニン グタイム 15 min), 検出器: Model 300S ELSD 検出器 (MS 機器 (株)), 流速: 1 mL · min⁻¹. 本研究で用いた HPLC の条件では, 重合度 3 以上のフルクタンについては, 重合度が同一で構造の異なる異性体 (イヌリンネオシリーズ) を細かく分離できないため, ケストースより重合度の高いフルクタンは, 重合度ごとに総量として定量を行った.

炭素含有率, 窒素含有率については, 播種日, 移植日が異なる窒素処理区あたり 8 株採取し, 3 反復について風乾後粉碎した粉末を元素分析装置 (varioMAX CNS, Elementar Analytical) を用いて燃焼法で計測した. 定量は L - グルタミン酸 (メルク社) を用いて検量線を作成した.

結 果

2013 年から 2014 年の栽培期間の圃場の積雪日は, 2013 年 12 月 13 日から 15 日, 27 日から 30 日, 2014 年 1 月 9 日から 25 日, 2 月 4 日から 22 日, 3 月 7 日から 11 日で, 積雪と融雪を繰り返していた. 3 月 12 日以降, 降雪はあったが積雪はなかった. 降雪合計 313 cm (平年比 0.7), 最深積雪 30 cm (平年比 0.5), 積雪日数 43 日 (平年比 0.9) であった.

積雪前 12 月 2 日の生育は, 両播種日とも, 草丈, 本葉数, 生葉数, 葉鞘径, 乾物重で移植日と基肥窒素施肥量の影響が認められ, 移植日が早く基肥窒素施肥量が多いほど大きくなる傾向であった (第 8 表). 一方, 乾物率, 炭素含有率, 窒素含有率では, 両播種日とも基肥窒素施肥量の影響は認められなかった. 移植日の影響は, 9 月 3 日播種の炭素含有率を除いて認められ, 移植日が早いほど乾物率は低く, 窒素含有率が高かった (第 8 表). すべての処理区間で生育を比べると, 本葉数, 葉鞘径, 乾物重では, 移植日が早く基肥窒素施肥量が多い 10 月 10 日移植, 基肥 N9 kg 区が最大で, 移植日が遅く, 基肥窒素を施用しなかった 11 月 1 日移植, 基肥 N0 kg 区が最小となった (第 8 表). 乾物率, 炭素含有率, 窒素含有率, C/N 比では反対に, 10 月 10 日移植, 基肥 N9 kg 区が最小で, 11 月 1 日移植, 基肥 N0 kg 区が最大となった (第 8 表).

融雪後 3 月 3 日の生育において, 本葉数, 葉鞘径では移植日と基肥窒素施肥量の影響が認められたが, 乾物重は移植日の影響のみ認められた (第 9 表). 乾物率, 炭素含有率, 窒素含有率に栽培方法の影響は認められなかった. 積雪前と融雪後の株数を調査した結果, 株

の消失は非常に少なかった（第9表）。積雪前の生育と比べて、すべての試験区で本葉数と葉鞘径が大きく、乾物率が高くなっていた。炭素含有率は同等であったが、窒素含有率が高くなっていたため、C/N比は低くなった。

第12図に可溶性炭水化物のクロマトグラムを示す。標準品があるニストースより保持時間の長いピークが認められ、重合度の5以上のフルクタンが確認された。

積雪前の植物体にはフルクタンを含む可溶性炭水化物が蓄積されていた（第13図）。積雪前の可溶性炭水化物含量とフルクタンの重合度は移植日と基肥窒素量によって異なった。移植日が遅いほど可溶性炭水化物含量が高かった。可溶性炭水化物含量が10月10日移植では $15\text{mg} \cdot \text{gFW}^{-1}$ 前後であるのに対し、11月11日移植では $25\sim 30\text{mg} \cdot \text{gFW}^{-1}$ と約2倍の含量の違いがあった。フルクトース、グルコース、スクロースの含量には移植日の影響はほとんど認められず、可溶性炭水化物含量の違いはフルクタン含量の違いによるものが大きかった。移植日が遅いほどフルクタン含量と重合度は高かった（第13図B）。また、播種日と移植日が同じ処理区間では、すべてにおいて $\text{N}0\text{kg}$ 区のフルクタン含量が高く、蓄積されたフルクタンの重合度が最も高かった。

融雪後の植物体の可溶性炭水化物含量には、栽培条件による明らかな影響は認められなかった（第14図）。可溶性炭水化物含量の内84~90%をフルクトース、グルコース、スクロースが占めており、すべての区でフルクトース含量が最も高く、次いでスクロースであった。フルクタン含量は少なく、重合度5までのフルクタンが検出された。

積雪前のフルクタンを含めた可溶性炭水化物含量と乾物率との間に高い正の相関がみられた（第15図）。一方、積雪前のフルクタンを含めた可溶性炭水化物含量と窒素含有率の間には高い負の相関がみられ（第16図A）、フルクタン含量と窒素含有率の間にも高い負の相関がみられた（第16図B）。

考 察

播種日、移植日、基肥窒素量を組み合わせて積雪前の生育を変えた秋まきタマネギについて、積雪前の可溶性炭水化物含量に栽培条件が及ぼす影響、特に窒素との関係を検討した。すべての調査区において、積雪前の植物体および融雪後の植物体にフルクタンが蓄積されており、りん茎形成前の生育初期の植物体にフルクタンが蓄積されることが判明した。

積雪前の可溶性炭水化物総含量とフルクタン含量は移植日や基肥窒素量で異なっていたが、融雪後の可溶性炭水化物含量には栽培条件の影響は認められなかった。

積雪前の可溶性炭水化物含量と乾物率との間には高い正の相関認められ、積雪前の可溶性炭水化物含量およびフルクタン含量と窒素含有率との間には高い負の相関が認められた。一方、積雪前の乾物率と窒素含有率に、基肥窒素施肥量の影響は認められず、移植日の影響が認められた。永井（1967）はタマネギ苗が移植されると株全体の乾物率が一旦高くなり、その後根系が再生されると株全体の乾物率が低くなると報告しており、本実験でも移植日が早いほど根が発達し、窒素を吸収して窒素含有率が高くなり、乾物率が低くなったと考えられた。

可溶性炭水化物含量と乾物率の高い正の相関については、乾物中の糖類以外が占める割合を求めると75%前後でほぼ一定であったことから、可溶性炭水化物の増加が直接的に乾物重の増加をもたらしたと考えられた。この結果は、可溶性炭水化物は乾物の構成要素であり、栄養生長期の植物体ではその蓄積量の変動が乾物率の変動に寄与する影響が大きい（田村、1986）とした報告と同様である。可溶性炭水化物含量の違いは、含まれるフルクタン含量の差の影響が大きく、タマネギにとってフルクタンはりん茎肥大前の生育中においても主要な貯蔵性物質であると示唆された。

積雪前の可溶性炭水化物含量およびフルクタン含量と窒素含有率との間には高い負の相関が認められ、植物体の窒素含有率は高いほど、積雪前の可溶性炭水化物含量とフルクタン含量は低くなった。Tamuraら（1986）はオオムギとライムギにおいて窒素施肥量と非構造性炭水化物含量の間に負の相関があると報告しているが、このことは植物体内に吸収される窒素量が多くなるほど、窒素代謝に多くの炭水化物が利用されるためである（田村、1986）。しかし、積雪前すなわち生育初期において基肥窒素施肥量はタマネギの窒素含有率に影響がなかったことから、基肥窒素施肥量より窒素含有率と可溶性炭水化物含量およびフルクタン含量に負の相関があったと考えられた。

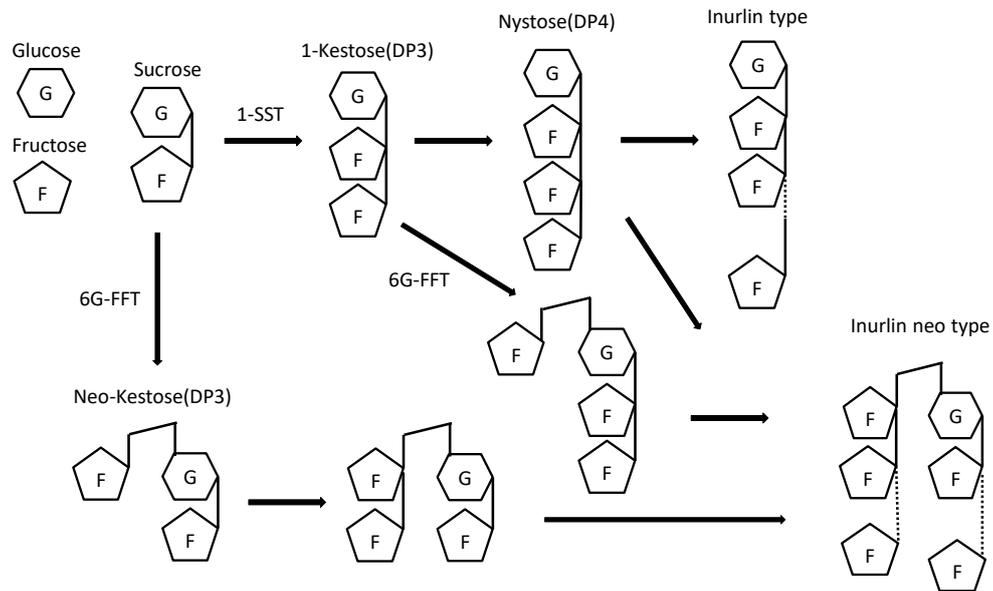
一方で、同一播種日での窒素施肥の影響をみると、蓄積されたフルクタンの含量と重合度には基肥窒素の影響が認められた。基肥窒素量は $9\text{kg} \cdot 10\text{a}^{-1}$ までであれば、同一播種日では窒素量が多いほど越冬前の生育が大きくなっていたため、同化産物が貯蔵より成長に使用され、フルクタンの含量や重合度が低くなったと考えられた。また、播種、移植日が遅く、移植後の生育環境が厳しい条件で、可溶性炭水化物含量に及ぼす窒素施肥量の影響が顕著になると考えられた。

播種日、移植日、基肥窒素量を組み合わせて積雪前の生育を変えた場合の、積雪前と融雪後の植物体の大きさを比べると、すべての処理区で積雪前より融雪後の生葉数が多く、葉鞘

径が大きく、窒素含有率が高かった。このことから、降雪、積雪期間においても、本実験のように小雪状況であれば、植物体は窒素を吸収し、葉が展開して生育が進むと考えられた。しかし積雪下は低日射量条件であることから、植物体は積雪前に蓄えた養分を消費して生存し、わずかずつ成長していると考えられる。本試験において、積雪前と融雪後を比較すると、フルクタン含量が低下していたことから、積雪下の代謝と成長にフルクタンが使用されたと考えられた。また、積雪前には重合度 11 までのフルクタンが認められたが、融雪後は単糖・二糖と重合度 5 までのフルクタンしか含まれていなかったことから、積雪下では高次のフルクタンを順次分解して消費していたと考えられた。

本実験では降雪、積雪によって株の消失はほとんど認められなかった。気象庁のアメダスデータによると栽培期間の雪は、降雪の深さ合計 313 cm、最深積雪 30 cm で、平年の 425 cm, 62 cm に比べて少なかったため株の消失が少なかったと考えられた。実際、この年は富山県内の産地において、2011 年から 2015 年の 5 年間の中で越冬後の株の消失率は最も低く 2 % であった（富山県農業技術課，2015）。そのためタマネギの耐雪性と可溶性炭水化物の関係について検討は困難であった。本実験で、可溶性炭水化物含量やフルクタン含量、および蓄積されたフルクタンの重合度は積雪前においては栽培条件によって異なったが、融雪後では栽培条件による違いがなくなったことから、フルクタン含量、重合度、積雪下での消費量と耐雪性との関係については更なる検討が必要である。

以上の結果から、積雪前の植物体および融雪後の植物体にフルクタンが蓄積されており、その蓄積量と重合度は移植日と基肥窒素量により異なった。積雪前の総糖類含量と乾物率との間には高い正の相関、積雪前の可溶性炭水化物含量およびフルクタン含量と窒素含有率との間には高い負の相関があったことから、積雪前の乾物率と窒素含有率は積雪前のフルクタン含量の目安となると考えられた。積雪前に比べて、融雪後で蓄積されているフルクタンの重合度が低くなったことから、越冬中に重合度の高いフルクタンが順次分解され、消費されていると推察された。



第 11 図 タマネギに蓄積されるフルクタン^①の結合様式
 Fujishima ら (2005), Maeda ら (2017) を基に改変

第 7 表 試験圃場土壌の化学性 (2013 年移植)

硝酸態窒素 ($\text{mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$)	全窒素 (%)	腐植 (%)	有効態リン酸 ($\text{mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$)	リン酸吸収係数	置換性カリ ($\text{mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$)	pH
0.07	0.13	2.52	22.9	440	25.1	5.95

第8表 播種・移植日と基肥窒素量が越冬前生育に及ぼす影響 (2013年12月2日)

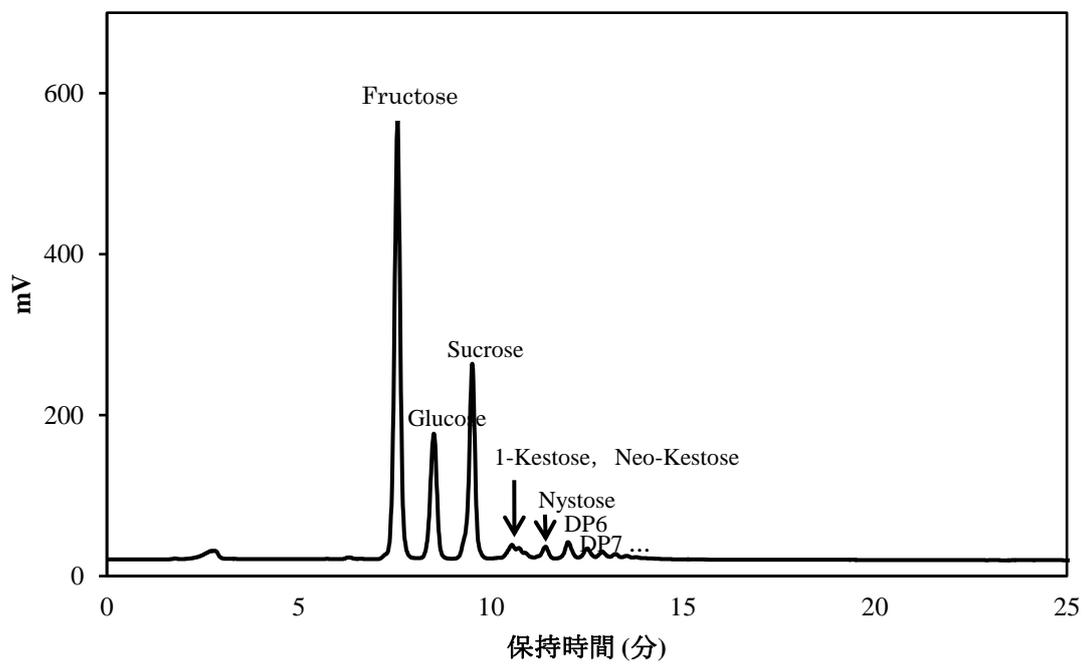
播種日	移植日	基肥N量	草丈	本葉数	生葉数	葉鞘径	乾物重	乾物率	炭素含有率	窒素含有率	C/N比
(月日)	(月日)	(kg・10a-1)	(cm)	(枚)	(枚)	(mm)	(g/株)	(%)	(%)	(%)	
8月27日	10月10日	0	33.2	6.5	4.6	6.5	0.56	7.9	39.9	4.0	10.0
		3	32.7	6.4	4.5	6.4	0.58	8.1	40.0	4.0	10.0
		6	36.4	6.8	4.8	7.1	0.81	8.00	40.8	3.7	11.0
		9	38.6	7.1	4.8	7.4	0.94	7.8	40.6	3.8	10.7
	10月21日	0	29.8	5.8	3.5	5.1	0.39	9	41.3	2.9	14.2
		3	29.8	5.9	3.3	4.8	0.32	8.6	41.1	3.0	13.7
		6	31.5	5.9	3.5	5.4	0.43	8.8	41.2	2.9	14.2
		9	33.3	6.2	3.6	5.7	0.49	8.6	41.6	3.3	12.6
	移植日		**	**	**	**	**	**	*	**	
	基肥N量		**	**	**	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	
	交互作用		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
	9月3日	10月21日	0	27.3	5.2	3.3	4.9	0.29	8.6	41.1	3.4
3			28.3	5.3	3.4	5.1	0.36	8.7	40.9	3.2	12.8
6			28.6	5.4	3.7	5.7	0.44	8.4	40.7	3.1	13.1
9			31.2	5.6	3.6	5.9	0.43	8.4	41.2	3.7	11.1
11月1日		0	26	4.6	2.6	3.7	0.25	10.2	41.4	2.3	18.0
		3	27.2	4.5	2.9	4	0.29	10.2	41.0	2.2	18.6
		6	28.1	4.7	3.0	4.2	0.30	9.6	41.6	2.5	16.6
		9	29.8	5.1	3.2	4.5	0.34	9.5	41.3	2.7	15.3
移植日		n.s.	**	**	**	**	**	n.s.	**		
基肥N量		**	**	**	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		
交互作用		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		

分散分析で, **は 1%水準, *は 5%水準で有意であることを, n.s.は有意性がないことを示す.

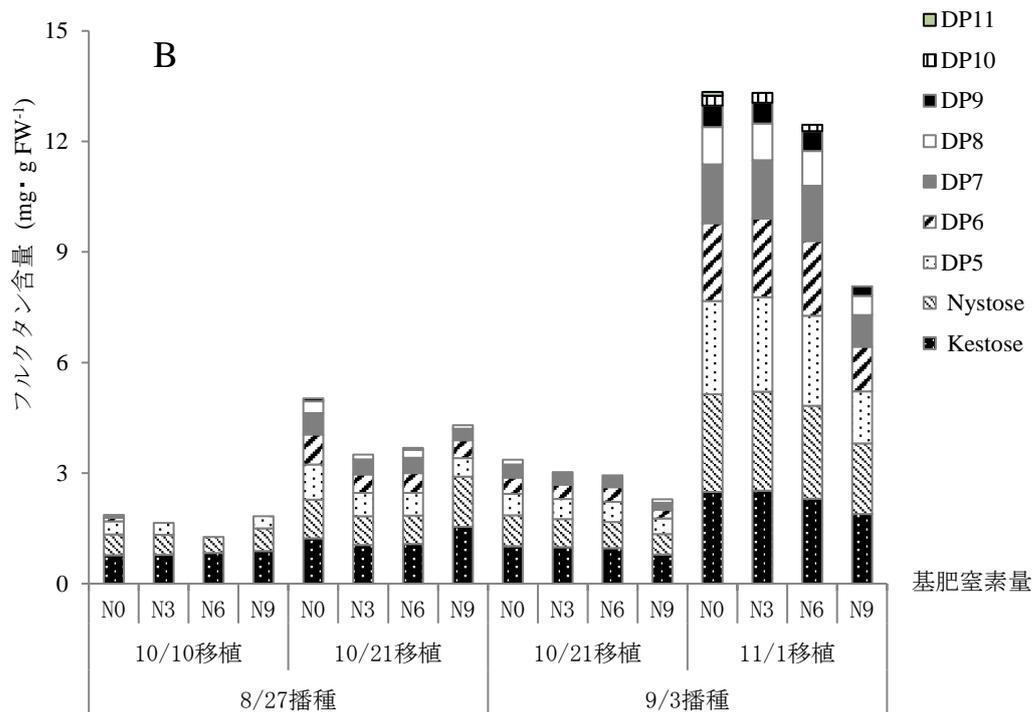
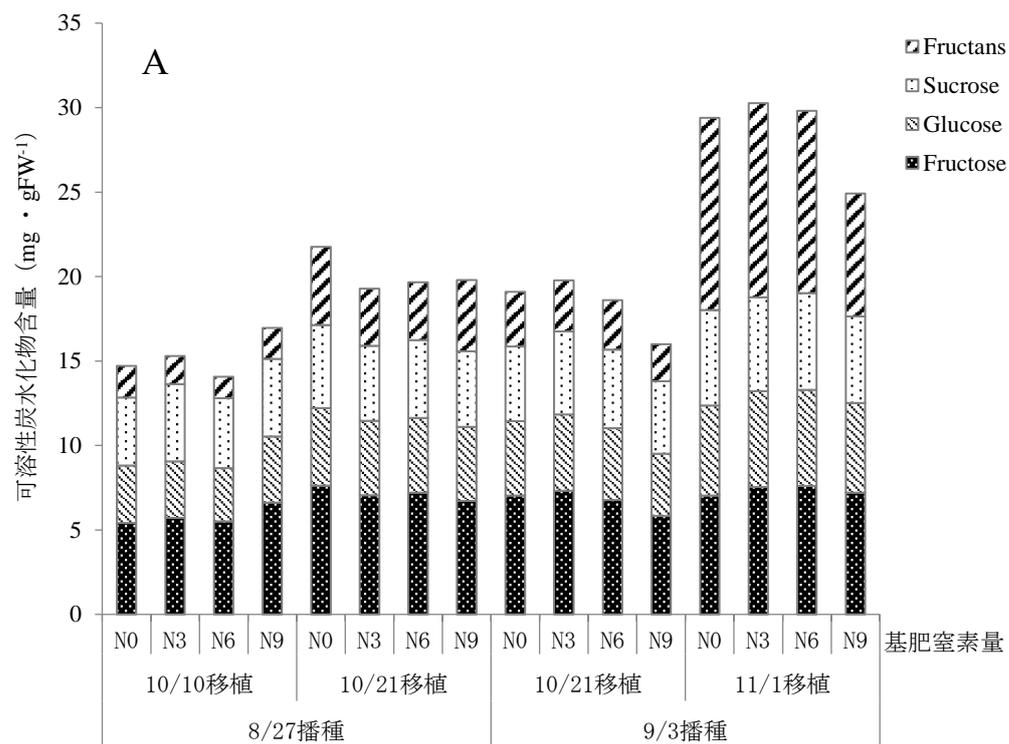
第9表 播種・移植日と基肥窒素量が融雪後生育に及ぼす影響 (2014年3月3日)

播種日 (月日)	移植日 (月日)	基肥N量 (kg・10a ⁻¹)	草丈 (cm)	本葉数 (枚)	葉鞘径 (mm)	乾物重 (g/株)	乾物率 (%)	炭素含有率 (%)	窒素含有率 (%)	C/N比	消失株率 (%)	
8月27日	10月10日	0	37.0	8.1	9.2	0.96	11.1	41.6	5.0	8.3	0.0	
		3	36.3	8.1	8.8	0.75	11.5	41.4	4.9	8.4	0.2	
		6	39.3	8.3	9.1	0.84	10.5	41.5	4.7	8.8	0.0	
		9	41.5	8.6	9.9	1.05	10.5	41.7	4.7	8.9	0.7	
	10月21日	0	29.7	7.5	7.2	0.55	10.8	41.8	4.9	8.5	0.2	
		3	27.4	7.5	6.7	0.39	11.2	42.0	4.8	8.8	0.0	
		6	30.4	7.5	7.4	0.54	11.3	41.9	4.7	8.9	0.0	
		9	33.9	7.8	8.3	0.7	10.8	41.8	4.6	9.1	0.0	
	移植日		**	**	**	**	n.s.	n.s.	n.s.			
	基肥N量		**	**	**	**	n.s.	n.s.	n.s.			
	交互作用		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.			
	9月3日	10月21日	0	30.2	6.8	7.2	0.53	10.9	41.8	5.0	8.4	2.3
3			28.3	6.9	6.6	0.42	11.3	42.0	5.1	8.2	0.0	
6			30.2	6.9	7.3	0.53	11	41.7	4.9	8.5	0.0	
9			33.2	7.2	7.9	0.64	11	41.8	4.8	8.7	0.2	
11月1日		0	23.7	6.3	5.9	0.28	10.7	42.2	4.7	9.0	0.4	
		3	22.4	6.4	5.8	0.27	11.2	42.3	4.3	9.8	0.4	
		6	25.00	6.4	6.1	0.30	11.2	42.3	4.4	9.6	0.0	
		9	26.1	6.6	6.2	0.33	11	42.2	4.4	9.6	0.2	
移植日		**	**	**	**	n.s.	n.s.	**				
基肥N量		**	**	**	**	n.s.	n.s.	n.s.				
交互作用		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				

分散分析で, **は1%水準で有意であることを, n.s.は有意性がないことを示す.



第 12 図 タマネギの可溶性炭水化物の HPLC クロマトグラム



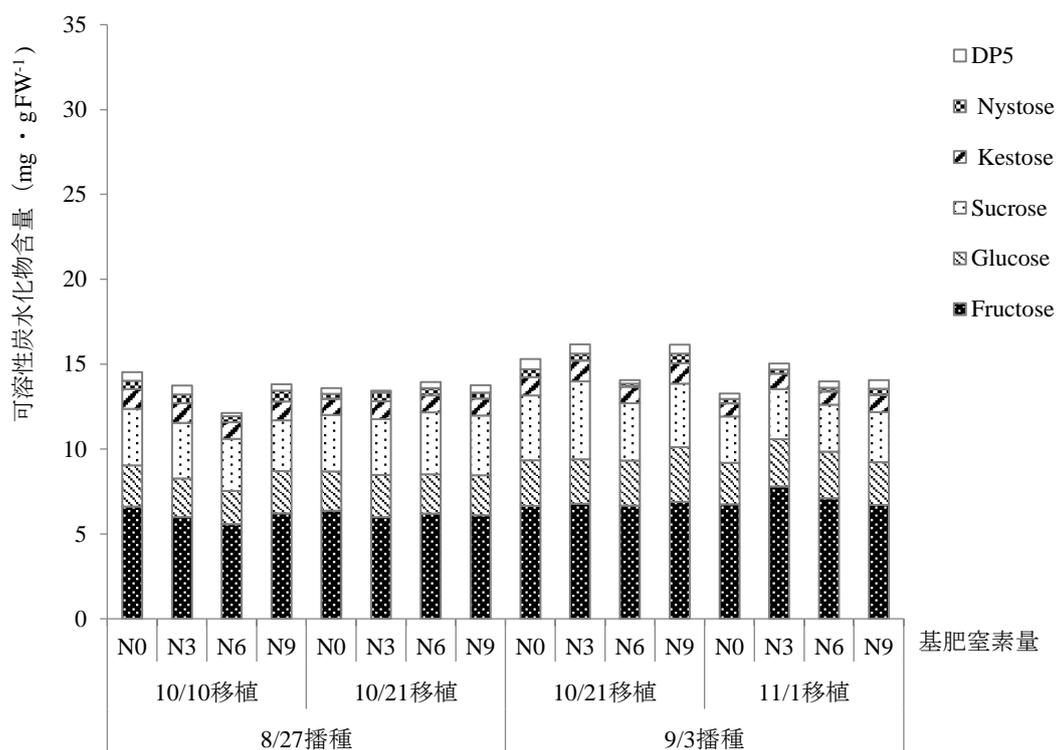
第 13 図 播種日，移植日，基肥窒素量が積雪前の可溶性炭水化物含量に及ぼす影響
(A:可溶性炭水化物含量，B：フルクタン含量)

調査は 2013 年 12 月 2 日に行った

N0, N3, N6, N9 はそれぞれ基肥窒素量 0, 3, 6, 9kg/10a を表す

DP は重合度を表す

DP5 以上のフルクタンはニストース当量とした



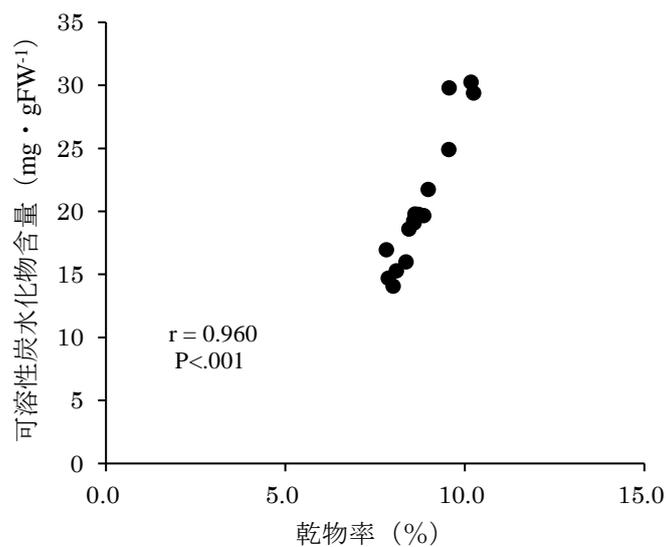
第 14 図 播種日，移植日，基肥窒素量が融雪後の可溶性炭水化物含量に及ぼす影響

調査は 2014 年 3 月 3 日に行った

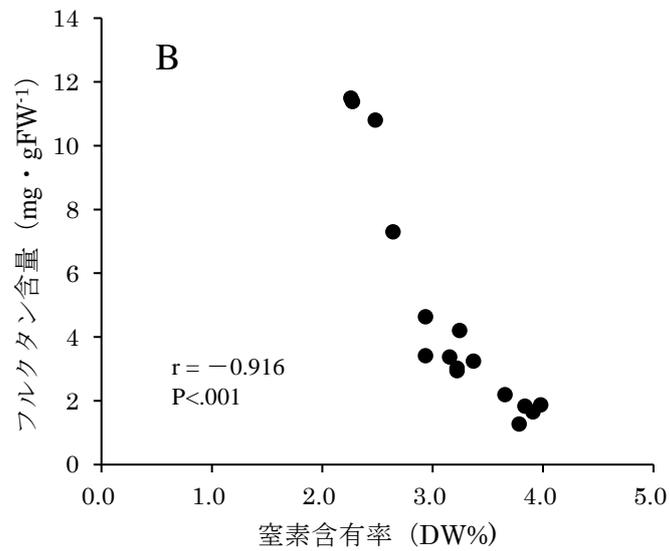
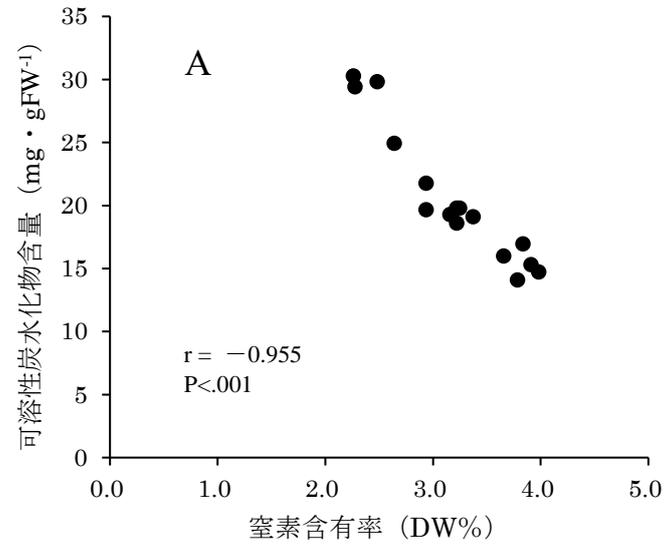
N0, N3, N6, N9 はそれぞれ基肥窒素量 0, 3, 6, 9kg/10a を表す

DP は重合度を表す

DP5 以上のフルクタンはニストース当量とした



第 15 図 積雪前(12 月 2 日)の可溶性炭水化物含量と乾物率の関係 (2013 年移植)



第 16 図 積雪前(12 月 2 日)の可溶性炭水化物含量と窒素含有率の関係 (2013 年移植)
 (A : 可溶性炭水化物含量と窒素含有率, B : フルクタン含量と窒素含有率)

第4章 フルクタンと耐雪性の関係

第3章において、積雪前後の生育初期のタマネギにフルクタンが蓄積されていることが判明した。また、積雪前の可溶性炭水化物含量や重合度は、移植時期や基肥窒素量により異なることが示された。しかしながら、フルクタンと耐雪性の関係は不明であった。積雪下は低温、多湿で光の透過が少ない環境である。このことから、積雪下の植物は、体内貯蔵養分を生体維持に必要なエネルギー源として活用するため、積雪前に体内に貯蔵養分を十分に蓄積する必要があると考えられた。フルクタンは分解酵素の働きでフルクトースに分解され、代謝エネルギーとなる単糖が供給されることから、ムギ類やライグラス類では、越冬前の糖含量が耐雪性に影響し、特にフルクタン含量が高いと耐雪性が高まることが報告されている (Tamura ら, 1985 ; 湯川・渡辺, 1995b)。フルクタンはスクロースを基質としてフルクトース転移によって合成されるが、その酵素反応にリン酸化合物等のエネルギー物質を必要とせず、フルクタンを重合しながらグルコースを供給する。そのため、合成反応においても単糖が供給される。また、フルクタンは液胞で合成されるため、重合することで浸透圧に大きな影響を及ぼさずに大量に蓄積できる。これらのことから、高重合度のフルクタンが蓄積されているほど、コムギでは耐雪性が高いと報告されている (湯川・渡辺, 1995a)。タマネギにおいても、越冬性イネ科作物と同様に積雪前の可溶性炭水化物蓄積量と重合度が耐雪性と関係している可能性がある。本章では、積雪前のフルクタン含量と融雪後の生存率を調査して、耐雪性とフルクタンの関係を検討した。

第1節 移植日がフルクタン蓄積と耐雪性に及ぼす影響

第2章において、移植日が早いと積雪前の生育が大きくなり、融雪後の生存率が低くなることが示されたが、その因果関係については判明しなかった。第3章において、積雪前の植物体内にフルクタンが蓄積されており、フルクタンの蓄積は栽培条件によって異なることが示唆され、蓄積されたフルクタンが積雪期間中に分解されて、生体維持などに使用されていると考えられた。しかしながら、積雪の少ない年の実験でフルクタン蓄積と耐雪性の関係は未解明であったことから、積雪前の植物体に蓄積されるフルクタンと耐雪性について移植日による影響を検討する必要がある。そこで本節では移植日を変えて栽培した植物体の生育と積雪前の可溶性炭水化物蓄積を調査し、耐雪性との関係を検討した。

材料および方法

栽培は富山県農林水産総合技術センター園芸研究所内の育苗ハウスおよび実験圃場で行った。品種は‘ターザン’((株)七宝)を供試し、2014年9月2日に448穴セルトレーに播種し、ハウス内で育苗した。栽植密度は畝幅166 cm、条間25 cm、株間10 cm、4条植えとした。移植時期は地域の慣行的な栽培より早い10月10日と、富山県の機械移植の目安としている10月20日とした。基肥はBBやさい5号((株)JAライフ富山, N-P₂O₅-K₂O% : 15-15-15)を用いて、10 a 当たり N, P₂O₅, K₂O をそれぞれ4.5, 19.8, 4.5 kg 施用した。追肥は融雪後から3回施用し、1回目は2015年2月26日に10 a 当たり N, P₂O₅, K₂O をそれぞれ3.0, 2.8, 2.0 kg 施用した。2回目と3回目は3月13日と30日に、10 a 当たり N, K₂O をそれぞれ3.0 kg 合計で6.0 kg 施用した。1回目追肥には、やさい燐加安 S540 (サンアグロ(株), N-P₂O₅-K₂O% : 15-14-10)を用い、2回目と3回目の追肥はNK化成2号(ジェイカムアグリ(株), N-P₂O₅-K₂O% : 16-0-16)を用いた。

生育調査は移植時、積雪前の2014年11月14日および12月1日と融雪後の2015年3月16日に、移植日ごとに1反復から8個体を採取し3反復で行った。採取した個体は生葉数、葉鞘径、地上部重、窒素含量を測定した。葉鞘径は最下葉位の下部の短径を計測した。窒素含量については採取した8株の内4株を風乾後粉碎して元素分析装置(varioMAX CNS, Elementar Analytical)を用いて計測した。生存率は融雪後の2015年3月16日および収穫日の6月14日に計測した株数から2014年12月1日に計測した株数を除して求めた。

可溶性炭水化物含量は第3章と同様の方法を用いた。

雪および気温に関する気象データについては富山県農林水産総合技術センター園芸研究所内に観測地点があるアメダス砺波観測所のデータを使用した。畝上面より地下5 cmの地温をおんどとり Jr. ((株)ティアンドデイ)を用いて計測した。

結 果

本実験期間の積雪の状況は、実験期間中の積雪は、降雪の合計値が462 cm(平年比1.1)、最深積雪が52 cm(平年比0.8)、5 cm以上の積雪日が70日(平年比1.4)となり、積雪期間は12月5日から3月13日までと、平年より積雪日が20日多かった。

地下5 cmの地温を第17図に示す。地温は移植後から初積雪まで低下した。10月10日移植では移植日の平均地温は20℃を超えていたが、10月20日移植では平均地温は約15℃まで低下し、以降10月末まで15℃前後で推移した。11月中の平均地温は約11℃で推移した

が12月に入ると急速に低下し、12月15日～1月25日の積雪期間は平均地温、最低地温とも約0℃で一定であった。積雪と融雪を繰り返すと、地温は大きく変動した。期間中地温が氷点下の日は1日で、その値は-0.1℃であった。

積雪前11月14日と12月1日および融雪後3月16日の生育を第18図に示す。11月14日の生育には移植日による差が認められ、10月10日移植が10月20日移植に比べて生葉数、葉鞘径、地上部重が大きかった。11月14日から12月1日にかけて両移植日とも生葉数、葉鞘径、地上部重は増加したが、10月10日移植は10月20日移植に比べ旺盛に生育しており、10月10日移植が10月20日移植に比べて12月1日の生葉数、葉鞘径、地上部重が大きかった。一方、積雪前11月14日と12月1日の乾物率は10月20日移植が10月10日移植に比べて大きかった（第18図D）。

融雪後3月16日の生育に移植日の差は認められなかった（第18図）。両移植日とも生葉数、葉鞘径、地上部生重は積雪前の12月1日に比べて低下し、乾物率は積雪前の12月1日に比べて上昇した。

移植後12月1日までの体内窒素含有率は移植日により差が認められ10月10日移植が10月20日移植に比べて高かった（第19図）。融雪後3月16日の体内窒素含有率は両移植日とも積雪前の12月1日より増加し、移植日による差は認められなかった。

積雪前12月1日の可溶性炭水化物含量に移植日の影響が認められ、10月10日移植に比べて10月20日移植のフルクトース、グルコース、スクロースおよび可溶性炭水化物総含量が高かった（第10表）。10月10日移植に蓄積された可溶性炭水化物はフルクトース、グルコース、スクロースが主で、フルクタンはケストースが微量に含まれていた。10月20日移植ではフルクトース、グルコース、スクロースおよびフルクタンが含まれており、フルクタンにはケストースから重合度8まで認められた。フルクトース含量、スクロース含量および可溶性炭水化物総含量は、10月20日移植が10月10日移植より高かった。

融雪後と収穫時の生存率を第20図に示す。融雪後の生存率に移植日による差が認められた。融雪後の生存率は10月20日移植が99.3%とほぼすべてが生存したのに対し、10月10日移植は85.3%と積雪下で約15%が枯死した。融雪後から収穫までの期間に成長を再開せず枯死する株が認められ、枯死率は増加した。収穫時の生存率に移植日による差が認められた。収穫時の生存率は10月20日移植が融雪後から1.5%低下し97.8%であったが、10月10日移植では融雪後から8.7%低下し、76.6%となった。

考 察

秋まきタマネギの耐雪性と越冬前の可溶性炭水化物蓄積の関係について検討するため、移植日を変えた栽培試験を行って融雪後の生存率を調査した。移植日が早いと、積雪前の生育は大きいですが、乾物率は低く、フルクタンはほとんど蓄積されず、フルクトース、グルコース、スクロースの蓄積も少なかった。慣行的な移植日では、生育は小さいが乾物率は高く、フルクタンは重合度 8 まで蓄積され、フルクトース、グルコース、スクロースを含めた可溶性炭水化物総含量も多かった。融雪後の生育、乾物率に移植日の差は認められないが、融雪後の生存率では、慣行的な移植日ではほぼ全株が生存したのに対し、移植日が早いと積雪下で約 15%が枯死し生存率は 85%と低かった。移植日が早いと、積雪前の生育は大きいですが、乾物率は低く、可溶性炭水化物含量とフルクタン含量は少なく、融雪後の生存率が低いことが明らかとなった。越冬性イネ科植物では、越冬前の乾物率が高いと耐雪性が高いとされ（桑原ら；1997；桑原・湯川，2000；湯川・渡辺，1995b）タマネギも同様に乾物率が高いほど、耐雪性が向上すると考えられた。

可溶性炭水化物含量と耐雪性に関しても、フルクタンは積雪下で呼吸や生理機能の維持に使用されるため、積雪前のフルクタン蓄積量が多いほど耐雪性が高いと越冬性イネ科植物で報告されている（桑原ら；1997；桑原・湯川，2000；Yoahida ら，1998；湯川・渡辺，1995b；湯川，1998）。本実験においても、フルクタンの含量の多かった慣行的な移植日で生存率が高くなっており、積雪前のフルクタンの蓄積と耐雪性に関係があると推察された。一方、積雪前の生育については、越冬性イネ科植物で生育量が大きいほど耐雪性が高いとされているが（桑原ら；1997；桑原・湯川，2000；湯川・渡辺，1995b）、本実験では反対の結果となった。

生育と耐雪性について、ムギ類で播種期の影響があるとされ（桑原・湯川，2000；湯川ら，1994；湯川・渡辺，1995b）、コムギでは播種期が早い場合（湯川ら，1994）、オオムギでは葉齢が進んだ場合に耐雪性が高い（渡辺，2010）。その理由としてコムギでは播種期が早く葉齢が進むほど、ハードニング中のフルクタン蓄積量とその重合度が高いためと報告されている（Gaudet ら，2001）。また、オオムギでは雪腐病抵抗性と長期の低温、湿潤、暗黒条件に対する抵抗性が葉齢の増加によって高まるためと報告されている（湯川ら，1994）。しかし本実験の結果では、定植が早い場合、可溶性炭水化物含量は少なく、フルクタンの重合度も低くなっていた。青木ら（1997）はハウレンソウでは低温伸長性が低い品種ほど寒締め処理前の糖含量が高いと報告している。湯川ら（1994）はオオムギでフルクタン含量を高め

するためには、秋期の発育が遅く、同化産物が発育に使われないことが必要と述べている。タマネギの地上部の生育適温は 15～20℃（山川，2003），根の生育適温は 12～20℃とされている（勝又，1988）。移植期が早いと地温は適温で（第 17 図）活着が良好となり，窒素を吸収し（第 19 図），生育が進むため（第 18 図），低温期においても同化産物は貯蔵されず，生育に使用されたと推察された。このことから生育が停滞するような条件の場合に，成長に使う同化産物が少なく，可溶性炭水化物含量が高まると考えられた。また，タマネギは低温に強いとされており，生育が進んだ植物体ほど低温下でも成長を続ける可能性が示唆された。そのため移植日が異なっても積雪前の低温遭遇条件は同一であるにもかかわらず，移植日の違いによって可溶性炭水化物含量が異なると考えられた。したがって，早期移植で株の枯死が多いのは，同化産物を成長に使用することで，結果的に積雪前の可溶性炭水化物含量が少なくなることが要因の一つと示唆され，移植時期をある程度まで遅らせ，生育を進めすぎないことが必要と考えられた。

圃場試験で，融雪後，葉身にわずかでも緑部を確認し，生存株に数えた個体の中には，生育が回復せず枯死する株がみられた。そのため生存率は融雪後から収穫まで徐々に低下し，収穫時の生存率においては移植日による差が大きくなった。融雪後と収穫時の生存率を比較すると，慣行的な移植日では 1.5%の低下にとどまったが，移植が早いと生存率が 8.7%低下した。オオムギとコムギでは，蓄積されたフルクタンは積雪下では低分子糖に分解されて生体を維持し，融雪後には植物体の回復と再生に使用されると論じられている（桑原・湯川，2000；Yoshida ら，1998）。本実験においても融雪後から収穫までに枯死した株の割合についても移植日の差が認められたことから，今後は，融雪後の可溶性炭水化物含量についても調査が必要と考えられた。

第 2 節 温度がフルクタン蓄積に及ぼす影響と生存率の関係

第 1 節において，移植日は越冬前の可溶性炭水化物蓄積に影響を及ぼし，移植日が早い場合に，可溶性炭水化物含量とフルクタンの重合度が低く，融雪後の生存率が低下していた。移植日の違いは，在圃期間の違いであると同時に，移植後は秋から冬へと気温が低下する時期であることから，温度条件の違いでもある。富山県農林水産総合技術センター園芸研究所のある富山県砺波市の 10 月中旬の平均気温は 16℃であるが，10 月下旬では 13℃となる。タマネギの生育適温は 15～20℃（山川，2003）とされ，移植後の気温はタマネギにとっての適温から低温と変化し，温度条件が悪くなっていく。本節では人工気象器を用いてタマネ

ギの生育適温の 15°C および、富山県砺波市において積雪が観測され始める 12 月の平均気温である 5°C の 2 処理を設定し、温度条件の違いがタマネギの生育と可溶性炭水化物蓄積に及ぼす影響を調査した。また、可溶性炭水化物含量と耐雪性の関係を解明するために、15°C と 5°C で生育したタマネギを、積雪下を想定した 0.5°C の暗黒条件で生育させ、低温暗黒条件下の生育、植物体の枯死状況、および可溶性炭水化物含量の推移を調査した。

材料および方法

栽培は富山県農林水産総合技術センター園芸研究所で行った。前処理として 5°C と 15°C の 2 処理の温度を設定した。品種は‘ターザン’((株)七宝)を用いて、2017 年 1 月 30 日に 448 穴セルトレイに播種し、ハウス内で育苗した。2017 年 4 月 27 日に 90 mm 径のポットに培土(ニッピ園芸培土)を 300 g 充填し、1 ポットに 1 本移植した。移植後、前処理として 5°C または 15°C に設定したインキュベーター(LP-400P, (株)日本医科機械製作所)にそれぞれ 40 ポットずつ入れて 4 週間生育させた。期間中は昼白色の 15W の蛍光灯を 1 日 8 時間点灯した。前処理後、本処理としてインキュベーターの設定を 0.5°C・1 日中暗黒とした。調査は、前処理後と、本処理 5, 7, 9 週間後に 10 ポットずつについて行った。草丈、葉鞘径、地上部重、根重、生葉数、葉枯率、可溶性炭水化物含量を調査した。萎れや枯れがあっても葉身の 1 割以上が健全な葉を生葉と数えた。葉枯数は生葉数の内、葉身の半分以上に萎れや枯れが認められた葉を数えた。葉枯率は生葉数と葉枯数から求めた。可溶性炭水化物の分析は第 3 章と同様の方法を用いた。

結 果

前処理 15°C と 5°C の植物体を比べると、葉鞘径には有意差がなかったが、草丈、生葉数、地上部重、根重については 15°C が大きかった(第 11 表)。乾物率は 5°C の方が高かった。15°C で 4 週間生育させると、処理前と比べて草丈、生葉数、地上部重、根重が大きくなったが、乾物率は低下した(第 11 表)。5°C で 4 週間生育させると、処理前と比べて葉鞘径、生葉数および乾物率が低下した(第 11 表)。

本処理 9 週間後には、前処理 15°C ではすべての株の地上部が枯死し、根部も茶色に変色したが、前処理 5°C はすべての株で地上部、根部とも健全であった(第 21 図)。

0.5°C 暗黒条件(本処理)が前処理 15°C および 5°C の植物体に与える影響を第 12 表と第 22 図に示す。第 12 表に示した前処理 15°C の本処理での生育をみると、草丈は変わらなかった

が、葉鞘径は7週目から、生葉数と地上部重は5週目から低下し、9週目には生葉がなくなり枯死した。また、5週目から葉身の半分以上で葉先から枯れており、葉枯率は90%を超えた(第22図)。前処理5℃の生育は、本処理で9週間経過しても変化が小さく(第12表)、生葉数はほとんど変化せず、7週目から葉身の葉先からの枯れが認められ始め、葉枯率は50%程度であった(第22図)。

前処理15℃または5℃の植物体の1株当たりの可溶性炭水化物含量とそれらの本処理における可溶性炭水化物含量の推移について第23図に示した。前処理15℃と5℃の両区とも前処理終了後にフルクトース、グルコース、スクロースは含まれていたが、フルクタンは含まれていなかった。その可溶性炭水化物含量は前処理15℃で株あたり1.34mgに対し、前処理5℃で7.54mgと5.6倍の差であった。0.5℃暗黒とした本処理での前処理15℃の可溶性炭水化物含量は、5週目で49%低下し、7週目からは可溶性炭水化物含量は変化しなかったが含まれる可溶性炭水化物の種類が変化し、9週目からkestoseとnystoseが認められた。前処理5℃の可溶性炭水化物量は、本処理後の減少量は少なかったが、蓄積されている可溶性炭水化物の種類が変化し、5週目ではフルクトース、グルコースが低下し、スクロースが増えて、kestoseが認められ、nystoseもわずかながら含まれるなど、本処理期間が長くなるほど重合度が高い糖質の占める割合が増えていった。

考 察

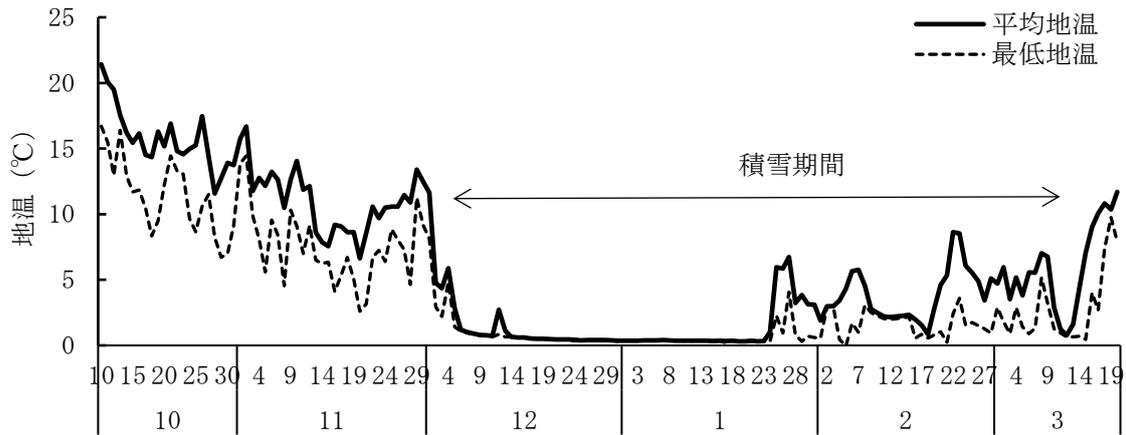
積雪前の低温順化による耐雪性の獲得とフルクタン蓄積との関連性を検討するため、人工気象器を用いて温度処理実験を行った。15℃、5℃と異なる温度で生育させると、15℃では生育が進んだが、5℃では生育が停滞した(第11表)。15℃、5℃ともに、植物体内にフルクタンは含まれていなかったが、可溶性炭水化物含量は明らかに15℃で少なく、5℃で多かった(第23図)。このことから、適温で生育が促進される条件下では可溶性炭水化物の蓄積は少ないが、低温により生育が停滞するような条件下では可溶性炭水化物の蓄積は多くなると考えられた。15℃または5℃で生育させた植物体を積雪下を想定した0.5℃の低温・暗黒条件へ移すと、9週間後には、15℃で生育した株はすべて枯死したが、5℃で生育した株に枯死は認められなかった。生育が大きく可溶性炭水化物含量の低いものは、低温で活性が低い状態であっても、暗黒で光合成が不可能な場合には呼吸等の代謝エネルギー源が不足し枯死したと考えられた。生育が小さい植物体は、生命維持に必要なエネルギーも生育が大きい植物体に比べて少ないと推察されることから、低温・暗黒条件下での糖類の減少量も少

なかったと考えられた。

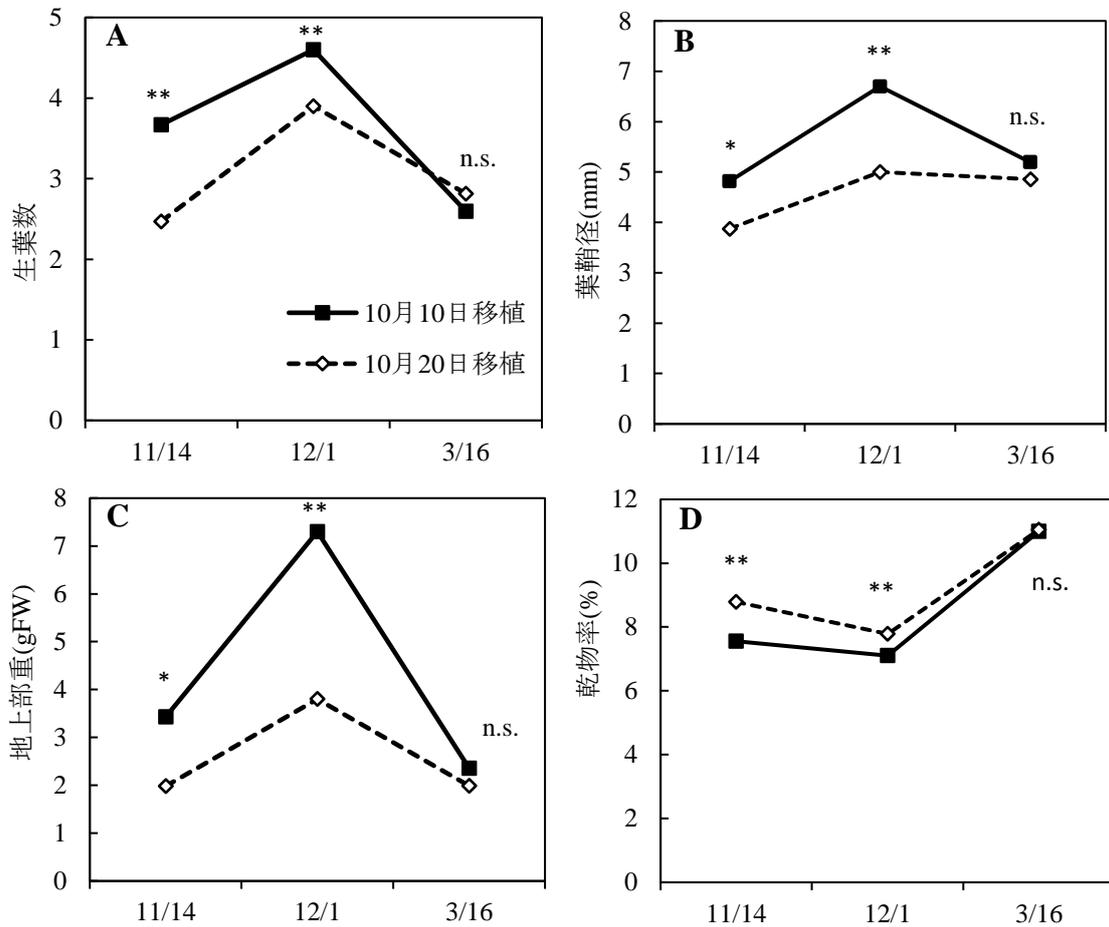
また、0.5℃・暗黒条件前の生育温度に関わらず、0.5℃・暗黒条件でフルクトースとグルコースが減少し、スクロースが増加し、フルクタン蓄積が認められるなど、糖質が高分子化されていた（第 23 図）。0.5℃・暗黒条件下でも糖質が高分子化して、糖からフルクタンへ変化したことから、暗黒でもフルクタン合成が行われることが示された。

低温に応答して生理的または形態的な変化により耐性を獲得する低温順化は、越冬する植物には不可欠である。低温により植物の成長は停止または鈍化するが光合成は低温下でも行われ、同化産物である可溶性炭水化物が蓄積される（藤川，1996）。また、低温順化によってハウレンソウではスクロース合成酵素活性の増加（Guy ら，1992）、コムギではフルクタン合成酵素の発現が報告されている（Kawakami・Yoshida，2002）。アリウム属でフルクタンを蓄積する種は、乾燥または低温といった季節的変化がある地域で多い（Brewster，2008）。そのため、フルクタンは乾燥耐性や耐凍性に関わるとされている（Vijin・Smeekens，1999）。タマネギはデンプンを蓄積せず糖質を蓄積する植物であり、本実験において、15℃より 5℃で生育した植物体の可溶性炭水化物含量が高くなっていたことから、低温順化により可溶性炭水化物を蓄積すると考えられた。また、0.5℃でスクロースとフルクタンが蓄積されたことから、低温で糖質が高分子化し、フルクタンの合成・蓄積が起こると考えられた。

オオムギとコムギでは、フルクタン含量と耐雪性に高い正の相関があり、耐雪性が高い品種ほど重合度の高いフルクタンを蓄積すると報告されている（桑原ら，1997；湯川・渡辺 1995b）。本研究においても、積雪下を想定した 0.5℃暗黒条件に 9 週間置くと、可溶性炭水化物含量の低い 15℃処理区はすべての株が枯死し、可溶性炭水化物含量の高い 5℃処理区はすべての株が生存していた。この結果から可溶性炭水化物含量は、積雪下の生存に関係すると推察された。タマネギにおいても低温で生育が鈍化し、同化産物が成長に使用される量より貯蔵される量が多くなって糖類蓄積が多いと、低温・暗黒条件下でも生存が可能で、適温で同化産物が成長に使用され糖類蓄積が少ないと、一定期間以上の低温・暗黒条件におかれると、生命維持のエネルギーが不足し枯死につながると考えられた。以上のことから低温順化により蓄積される積雪前の可溶性炭水化物含量は、タマネギの積雪下の生存率すなわち耐雪性に関係し、可溶性炭水化物蓄積が多いほど株の消失が少なく、耐雪性が向上する可能性が高いと示唆された。

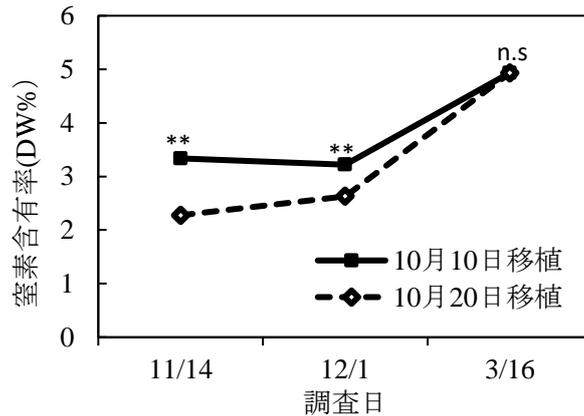


第 17 図 タマネギ生育期間における地温の推移 (2014 年移植, 地下 5 cm を測定)



第 18 図 移植日が生育に及ぼす影響 (2014 年移植, A: 生葉数, B: 葉鞘径, C: 地上部重, D: 乾物率)

t-test により, **は 1%水準, *は 5%水準で有意差があることを, n.s.は有意差がないことを示す (n=3)



第 19 図 移植日が積雪前後の体内窒素含有率に及ぼす影響 (2014 年移植)

t-test により, **は 1%水準で有意差があることを, n.s.は有意差がないことを示す (n=3)

第 10 表 移植日が積雪前の可溶性炭水化物含量に及ぼす影響 (2014 年 12 月 1 日調査)

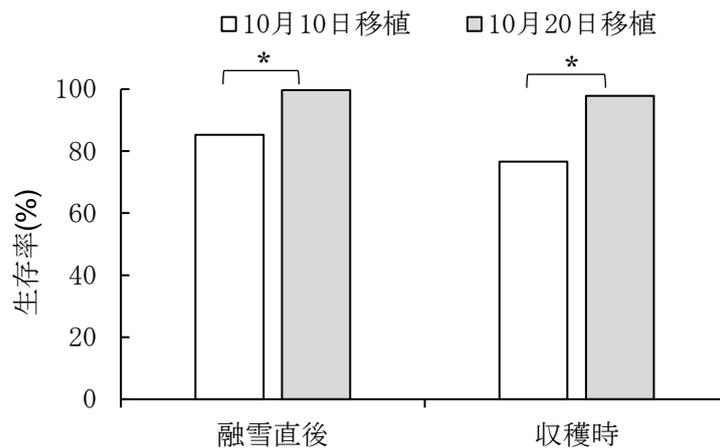
移植日	単糖・二糖 (mg・gFW ⁻¹)			フルクタン (mg・gFW ⁻¹)		フルクタン (mg Nystose eq・g FW ⁻¹) ^y					合計
	Fructose	Glucose	Sucrose	DP ^z 3(Kestose)	DP4(Nystose)	DP5	DP6	DP7	DP8	DP9	
10/10	5.84	2.63	1.04	Tr ^x	-	-	-	-	-	-	9.51
10/20	7.04	2.93	1.49	0.26	0.32	0.22	0.14	0.07	0.05	Tr ^x	12.52
t-test ^w	**	*	**								**

^z: DP: Degree of polymerization の略で重合度を表す

^y: DP 5 以上のフルクタンはニストース当量で示す

^x: Tr: Trace の略

^w: t-test により, **は 1%水準, *は 5%水準で有意差があることを, n.s. は有意差がないことを示す (n=3)



第 20 図 移植日が生存率に及ぼす影響 (2014 年移植)

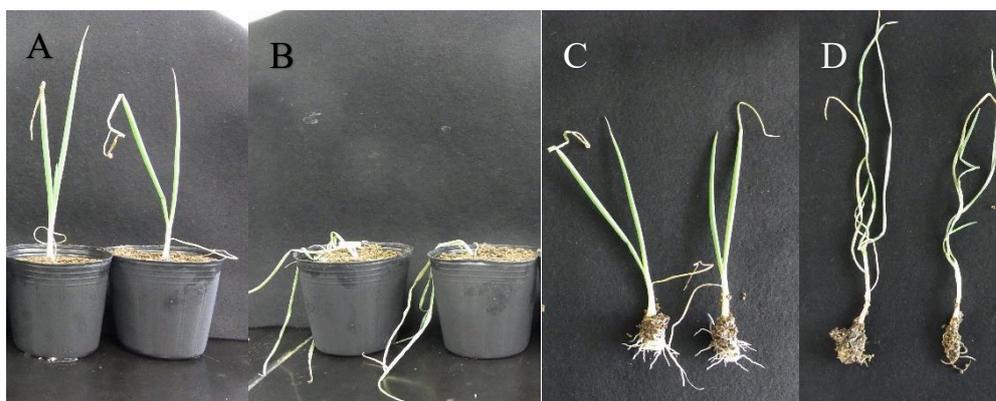
t-test により*は 5%水準で有意差があることを示す (n=3)

融雪直後: 3月16日 収穫時: 6月14日

第 11 表 処理温度が 4 週間後の生育に及ぼす影響

温度処理	草丈 (cm)	葉鞘径 (mm)	生葉数	地上部重 (g FW)	根重 (g FW)	乾物率 (%)
処理前	22.3 b	3.6 a	2.7 b	1.7 b	0.72 b	10.3 a
15°C	27.7 a	3.4 ab	3.4 a	2.6 a	0.86 a	7.0 b
5°C	23.9 b	3.1 b	1.9 c	1.7 b	0.50 b	8.9 c

Tukey の多重検定により, 異なる英字間には 5%水準で有意差あり (n=10)



第 21 図 0.5°C暗黒条件で 9 週間経過した植物体

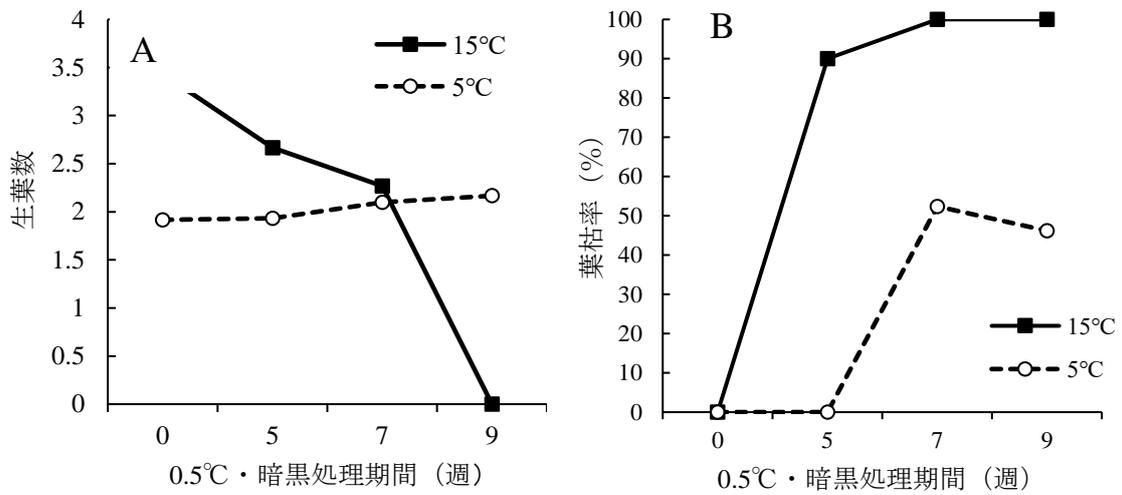
(A,C : 前処理 5°Cで 4 週間後 0.5°C暗黒条件へ移した植物体, B,D : 前処理 15°Cで 4 週間後 0.5°C暗黒条件へ移した植物体)

第 12 表 0.5°C・暗黒条件下での生育の推移に前処理温度が及ぼす影響

前処理温度	0.5°C暗黒期間 (週)	草丈 (cm)	葉鞘径 (mm)	地上部重 (g FW)	根重 (g FW)
15°C	0	27.7	3.4 a	2.6 a	0.86 a
	5	27.4	2.7 ab	1.4 b	0.60 ab
	7	26.5	2.0 bc	1.1 bc	0.50 ab
	9	25.5	1.4 c	0.5 c	0.17 b
			n.s.	**	*
5°C	0	23.9	3.1	1.7	0.50
	5	21.4	3.2	1.3	0.73
	7	22.8	3.3	1.3	0.68
	9	21.5	3.4	1.6	0.70
			n.s.	n.s.	n.s.

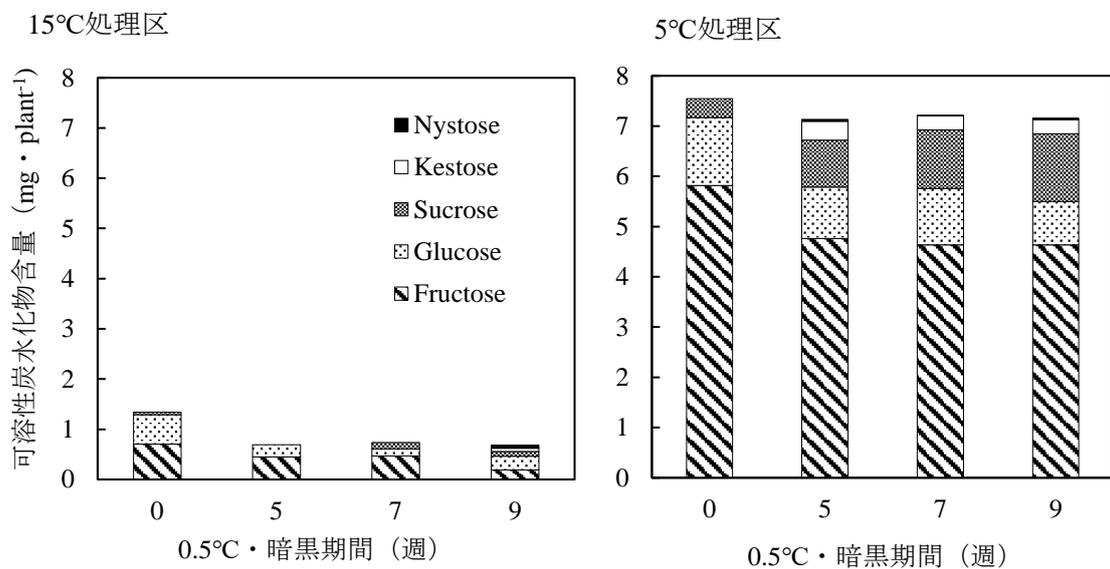
二元配置分散分析により, **は 1%水準, *は 5%水準で有意, n.s.は有意性がないことを示す (n=10)

Tukey の多重検定で異なる英字間には 5%水準で有意差あり (n=10)



第 22 図 前処理温度が、0.5°C・暗黒条件下の生葉数 (A) と葉枯率 (B) の推移に及ぼす影響

葉身の半分以上が枯れた葉の数を葉枯数とし、葉枯率 = 葉枯数 / 生葉数 × 100 で求めた



第 23 図 前処理温度が 0.5°C・暗黒条件下の可溶性炭水化物含量の変化に及ぼす影響

第5章 耐雪性の品種間差

タマネギは低温に強い植物で、氷点下に耐えるとされているが、冬の気象条件が厳しい北海道では雪解け後に移植する春まき作型で栽培される。北海道以外は秋まき作型となるが、積雪地帯にはタマネギ産地はほとんどないことから、積雪はタマネギの生産性を低下させる要因と考えられる。積雪地帯のタマネギの生産性向上のため、雪害を軽減、回避する技術の確立は必要であるが、それと同時に耐雪性の高い品種を用いることは雪害対策として有効である。イネ科植物のオオムギ、コムギ、ライムギやソラマメといったタマネギと同じ越冬作型の植物において、耐雪性に品種間差があることが報告されている(福田・湯川, 1998; Yoshida ら, 1998; 湯川・渡辺, 1991)。また、第4章の結果より、積雪前のフルクタン蓄積が耐雪性と関係すると考えられた。品種によっても積雪前のフルクタン含量や重合度が異なり、耐雪性に影響を与えている可能性が考えられる。オオムギ、コムギ、イネ科牧草において、耐雪性の品種間差と積雪前のフルクタン含量の関連性が報告されている(Kawakami・Yoshida, 2002; 小林ら, 1992; 湯川・渡辺, 1995b)。また、オオムギとコムギでは積雪下のフルクタン消費量や消費速度が耐雪性に影響することが報告されている(Kawakami・Yoshida, 2002; Yukawa ら, 1995b)。そこで本章では異なる品種を用いて、積雪始期から積雪下、融雪後までの生育を調査するとともに、雪害に品種間差が認められるかについて調査した。また、積雪前、積雪下、融雪後のフルクタン含量と重合度を調査し、耐雪性の品種間差とフルクタン蓄積との関連性を明らかにすることを目的とした。

材料および方法

品種は‘アドバンス’‘アンサー’‘ターザン’‘七宝早生7号’(すべて(株)七宝)を供試した。栽培は富山県農林水産総合技術センター園芸研究所の育苗ハウスならびに実験圃場で行った。2017年9月1日に48穴セルトレーに播種し、ハウスで育苗し、2017年10月20日に畝幅160 cm, 条間25 cm, 株間10 cm, 4条で1区当たり120株を3反復となるよう移植した。基肥はBBやさい5号((株)JAライフ富山)を用いて、N, P₂O₅, K₂Oを10 a当たりそれぞれ3 kg 施肥した。

調査は、積雪始期として2017年12月13日、積雪下を2018年2月2日、融雪後を2018年3月6日の3回実施した。それぞれ1反復につき12株を3反復採取して、生育(草丈, 葉鞘径, 生葉数, 地上部重)と可溶性炭水化物含量を調査した。可溶性炭水化物含量は植物

体を下から 2 cm で切断して葉鞘部とし、それより上を葉身部として葉身と葉鞘に分けて調査した。生存率は融雪後 2018 年 3 月 26 日に計測した株数から積雪前 2017 年 12 月 1 日に計測した株数を除することで求めた。可溶性炭水化物含量の分析については第 3 章と同様の方法で行った。雪に関する気象データについては富山県農林水産総合技術センター園芸研究所内に観測地点があるアメダス砺波観測所のデータを使用した。

結 果

本実験期間の積雪は 12 月 11 日から 3 月 3 日まで観測された (第 24 図)。期間中一時的に積雪が 0 cm になった日が合計 5 日間あった。最深積雪は 99 cm (平年比 1.6) で、2 月の積雪としては過去 4 番目の多さとなり、降雪合計は 500 cm (平年比 1.2) で過去 9 番目となるなど雪が多い年であった。

積雪始期から融雪後までの‘アドバンス’植物体の外観の変化を第 25 図に示す。積雪始期と積雪下では、葉身が立っており、葉鞘と根部も健全であった (第 25 図 A, B)。融雪直後の植物体は倒伏して葉身は畝上の地表面に接触し、葉身の先端が褐色または黒色となって壊死し、軟化症状を呈した (第 25 図 C)。しかし、葉鞘と根部には壊死症状は認められなかった (第 25 図 C)。融雪から 10 日後では、葉身が立ち上がり成長を再開した株、成長が停滞している株、葉身のすべてが壊死した株が混在していた。葉身が生存した株は、葉鞘と根部が健全であった (第 25 図 D)。これら植物体外観の変化はいずれの品種も同様であった。

積雪始期、積雪下および融雪後の生育を第 26 図に示す。積雪始期の生育は、草丈、葉鞘径、生葉数および地上部重のいずれにおいても品種間に統計的な差は認められなかった。積雪下では、生葉数と地上部重において品種間差が認められた。生葉数では‘七宝早生 7 号’が多く、‘アンサー’で少なく、‘アドバンス’と‘ターザン’はそれらの中間であった。積雪下の地上部重では‘七宝早生 7 号’が大きく、‘アンサー’と‘アドバンス’で小さく、‘ターザン’はそれらの中間であった。融雪後の生育では、‘七宝早生 7 号’がすべての項目で最も値が大きかった。すべての品種で、草丈と生葉数は積雪始期から融雪後にかけて低下した。葉鞘径と地上部重は、積雪始期から積雪下にかけて増加し、積雪下から融雪後にかけて低下した。

積雪始期、積雪下および融雪後の葉身の可溶性炭水化物含量を第 13 表に示す。積雪始期および積雪下の葉身で検出された可溶性炭水化物は、すべての品種でフルクトース、グルコース、スクロースおよびkestoseであった。積雪始期の葉身におけるフルクトース、グル

コース, および単糖・二糖含量は‘七宝早生7号’が多かった. 積雪下の葉身における可溶性炭水化物含量は, ‘アンサー’がいずれの含量でも最も少なく, ‘ターザン’はグルコースを除くいずれの含量でも最も多かった. 融雪後の葉身からは, すべての品種で単糖および二糖のみが検出され, 含量に品種間差は認められなかった.

葉身の可溶性炭水化物含量の推移をみると, 積雪始期から積雪下, 融雪後にかけて, フルクトース, グルコース, スクロース, 単糖・二糖含量および可溶性炭水化物総量は低下した. ケストースは積雪始期から積雪下にかけて含量が増加したが, 融雪後は検出されなかった. これらの傾向はいずれの品種でも同様であった.

積雪始期, 積雪下および融雪後の葉鞘の可溶性炭水化物含量を第14表に示す. 積雪始期の葉鞘では, 単糖・二糖, ケストース, ニストースおよびDP5~6のフルクタンが検出された. ‘アドバンス’以外の品種ではDP7のフルクタンも検出された. 積雪始期の可溶性炭水化物含量における品種間差は, スクロースとケストース以外で認められた. フルクトースとグルコース含量の多い‘七宝早生7号’は単糖・二糖含量および可溶性炭水化物含量が最も多かった. ‘アドバンス’と‘七宝早生7号’では, 可溶性炭水化物に占める単糖・二糖の割合が高く, それに対して‘アンサー’と‘ターザン’はフルクタンの割合が高かった. 積雪下および融雪後の葉鞘からは, 単糖, 二糖およびケストースが検出された. 積雪下の葉鞘の可溶性炭水化物含量における品種間差は, グルコースとケストースで認められた. グルコース含量は‘アンサー’や‘ターザン’に比べて‘七宝早生7号’が多く, ケストース含量は‘ターザン’が‘七宝早生7号’に比べて多かった. 融雪後の葉鞘の可溶性炭水化物含量における品種間差は, グルコース, スクロースおよびケストースに認められた. グルコース含量は‘七宝早生7号’が‘アンサー’に比べて多かった. スクロース含量は‘ターザン’が‘アドバンス’と‘アンサー’に比べて多かった. ケストース含量は‘ターザン’がその他の3品種に比べて多かった.

葉鞘の可溶性炭水化物含量の推移をみると, 積雪始期から積雪下, 融雪後にかけて, フルクトース, グルコース, スクロース, 単糖・二糖含量, フルクタン含量および可溶性炭水化物総量が低下した. 積雪始期に認められたニストース以上の重合度の高いフルクタンは積雪下と融雪後には検出されなかった. これらの傾向はいずれの品種でも同様であった.

融雪直後の畝上に葉身が確認できた植物体の中には, 日数の経過とともに, 成長が再開せず葉身が褐色に枯死して消失する株が認められ, 融雪後3週間経過すると成長が再開した生存株と枯死株の区別が明確となった. 融雪後3月26日の生存率には品種間差が認められ

た(第27図). 生存率は‘ターザン’が94.0%と最も高く, ‘アンサー’が85.0%, ‘アドバンス’が86.7%, ‘七宝早生7号’が88.7%であった.

考 察

供試した品種すべてにおいて, 積雪始期から積雪下にかけて, 草丈と生葉数は減少し, 葉鞘径と地上部重は大きくなったが, 積雪下から融雪後にかけてはいずれの値も低下した. また, 積雪下や融雪後でも旺盛な生育を示した‘七宝早生7号’はそれより植物体が小さかった‘ターザン’よりも生存率が低かった. 従って, 耐雪性の品種間差と積雪期間中の植物体の大きさやその変化には関連がないと考えられる.

可溶性炭水化物蓄積について葉身と葉鞘を比べると, すべての品種で, 積雪始期の葉鞘の可溶性炭水化物含量は葉身の約2倍であった. また, 重合度4以上のフルクタンは, 葉鞘にのみ蓄積していた. これらのことから, 十分な光合成が可能な環境下では, 葉鞘は葉身より貯蔵器官的な役割を持つと考えられる. このことは, コムギでは葉身と比較して茎基部での糖・フルクタン蓄積量が多いという報告(湯川・渡辺, 1995)と同様である.

本実験において, 栽培条件と低温遭遇を同一としても, 蓄積される可溶性炭水化物の種類と含量には品種間差があった. 特に同化産物を貯蔵する役割を持つと考えられた葉鞘で品種間差が大きかった. Maedaら(2017)は, タマネギのりん茎における可溶性炭水化物蓄積の品種間差に関して, 可溶性炭水化物含量が全体的に高く重合度の高いフルクタンを蓄積する品種, 単糖・二糖を主に蓄積しフルクタン含量が少ない品種, その中間の品種と, 3種類に分けられることを報告している. 本実験結果は, りん茎形成前から可溶性炭水化物蓄積に品種間差があることを示すとともに, 品種によって可溶性炭水化物を蓄積する低温順化に必要な温度や低温遭遇時間が異なる可能性を示唆している. 低分子量の単糖や二糖は浸透圧上昇効果に優れ耐凍性に大きく寄与するのに対し, 高分子のフルクタンは長期の貯蔵用の物質に適するとされ, コムギの耐雪型品種は, 低温順化においてフルクタンを蓄積する(阿部, 1996). この点を踏まえ, 低温順化で蓄積した可溶性炭水化物の種類と耐雪性の品種間差との関連について考察する.

積雪始期の単糖・二糖含量では, 葉身, 葉鞘とも‘七宝早生7号’が‘ターザン’より高かったが, 融雪後の生存率は‘ターザン’より低かった. このことから積雪前の単糖・二糖の蓄積量が多いことと耐雪性に関連は見出せなかった. コムギでは耐凍型品種は単糖・二糖を多く蓄積するが多糖類の蓄積が少なく, 耐雪型品種は多糖類の蓄積が多いことが報告

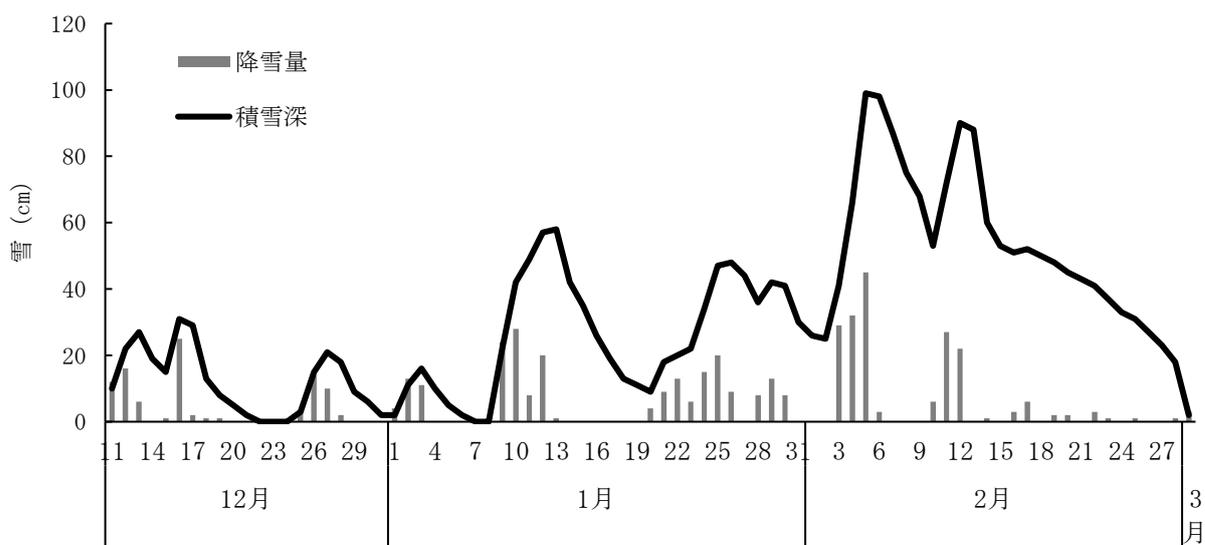
されており (Yoshida ら, 1998), この点は本実験結果と一致している. また, 積雪始期の葉鞘のフルクタン含量が ‘ターザン’ と同様に高かった ‘アンサー’ は融雪後の生存率が低かった. 従って, 積雪始期にフルクタンを多く蓄積している品種が, 高い耐雪性を示すとは限らないことが明らかである.

タマネギは積雪条件においても葉が展葉して生育が進むことが報告されている (浅井ら, 2018). 本実験でも積雪始期から積雪下にかけてすべての品種で葉鞘と地上部重が大きくなっており, 積雪期間中でも生育が進んでいた. 可溶性炭水化物総量はすべての品種の葉身・葉鞘とも, 積雪始期から積雪下, 融雪後にかけて低下していたことから, 積雪前に蓄積された可溶性炭水化物は, 低温かつ暗黒または寡照条件である積雪下での植物体の生存と成長のエネルギー源として消費されていたと考えられる. また, 融雪後では, 単糖・二糖はすべての品種の葉身と葉鞘に含まれていたのに対し, フルクタンは, 葉鞘部にわずかに認められたケストース以外に検出されなかったことは, 重合度 4 以上のフルクタンが分解, 消費された可能性を示唆しており, このことは既報と一致している (浅井ら, 2016). 融雪後において, 葉身は先端が消失し小さくなったことから, 積雪前に比べて光合成能力は低下しており, 融雪後 (3 月) の低温条件下で生存し成長を再開するため, 積雪前に蓄積した同化産物を利用していると示唆される. 従って, 耐雪性の品種間差は, 積雪前に主にフルクタンとして葉鞘部に蓄積された同化産物量に影響を受けると考えられ, 融雪時まで同化産物を一定量保持できる品種ほど耐雪性が高いと推察される.

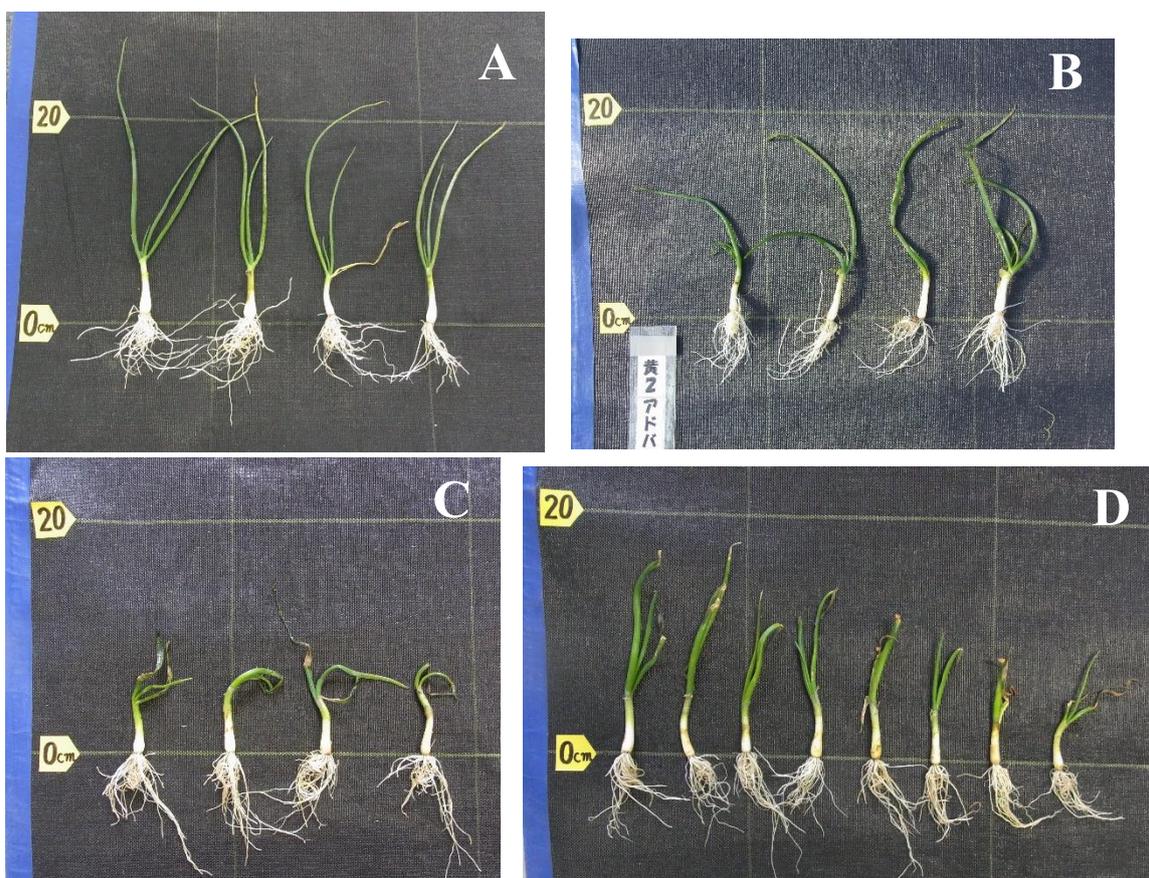
以上のことから, 葉鞘部の可溶性炭水化物と耐雪性との関連について考察する. 融雪後の生存率が高く (第 27 図), 供試品種の中で最も耐雪性が高いと判断された ‘ターザン’ は, 他品種と比べ融雪後の葉鞘部における可溶性炭水化物含量は同等かそれ以上であり, 特に重合度 3 のフルクタンであるケストース含量は, $0.5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$ と他品種より有意に多かった (第 14 表). 加えて, 積雪始期の可溶性炭水化物総量を 100 とした場合の融雪後の各品種における可溶性炭水化物総量は ‘アドバンス’ が 20.4, ‘アンサー’ が 19.6, ‘ターザン’ が 27.7, ‘七宝早生 7 号’ が 19.8 の値をそれぞれ示し, 積雪期間中の可溶性炭水化物消費率が最も低い品種は ‘ターザン’ であることが判明した. コムギでは耐雪性の高い品種では積雪下で糖類の消費が少なく, 融雪後の糖類含量が高いことが報告されている (阿部, 1996; Kawakami・Yoshida, 2012; 桑原ら, 1995; Yoshida ら, 1998). また, オオムギでは融雪後の生存のためにはフルクタンが $1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$ 以上あることが必要とされ, 積雪下でのフルクタン含量の減少速度にも品種間差があると報告されている (湯川・渡辺, 1995). ライグ

ラス類では、積雪前のフルクタン含有率に差がなくても耐雪性が異なり、その理由として積雪下のフルクタン代謝速度が異なることが報告されている（久保田ら，2008）．本実験においても，‘ターザン’と‘アンサー’の積雪始期のフルクタン含量には差がなかったが，融雪後の葉鞘のフルクタン含量は‘ターザン’が最も多かった．上記の知見は，積雪下で越冬する作物において，高い耐雪性を有する品種ほど積雪下での可溶性炭水化物の消費量が少ないことを示唆しており，この点は越冬タマネギにおいても当てはまることを本実験結果は示している．

本実験で供試した4品種のうち，積雪期間中の可溶性炭水化物消費量が最も少なく，融雪後にフルクタンが最も多く残存した‘ターザン’は，融雪後の生存率が最も高く，耐雪性に優れる品種と判断されることから，積雪地帯におけるタマネギの越冬栽培に適する品種と言える．

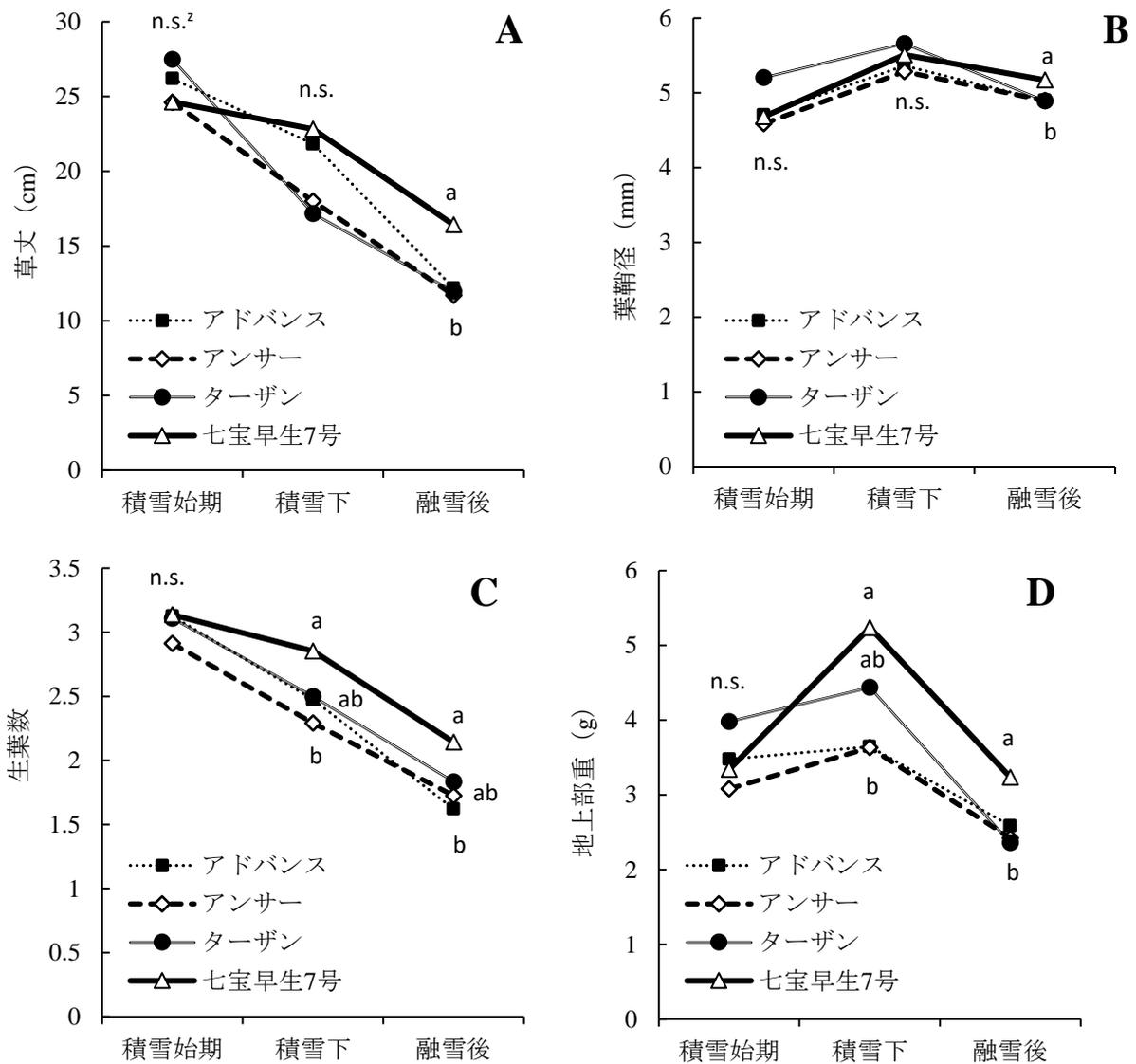


第 24 図 積雪期間中（2017 年 12 月 11 日～2018 年 3 月 3 日）の降雪量と積雪深



第 25 図 積雪始期から融雪後までの植物体外観の変化（品種‘アドバンス’）

A：積雪始期 2017 年 12 月 13 日，B：積雪下 2018 年 2 月 2 日，C：融雪後 2018 年 3 月 6 日，
D：2018 年 3 月 16 日



第26図 タマネギの生育に対する積雪の影響 (A: 草丈, B: 葉鞘径, C: 生葉数, D: 地上部重)
 積雪始期は2017年12月13日, 積雪下は2018年2月2日, 融雪後は2018年3月6日とした
 *Tukeyの多重検定で, 調査時期ごとの異なる英字間に5%水準で有意差があることを, n.s.は有意差がないことを示す (n=3)

第 13 表 各品種の葉身における積雪始期から融雪後にかけての可溶性炭水化物含量の変化

調査時期	品種	Fructose	Glucose	Sucrose	Kestose	単糖・二糖 含量	可溶性炭水 化物総量
		(mg · gFW ⁻¹)					
積雪始期	アドバンス	15.0 ab	5.5 b	5.8 a	0.3 a	26.2 b	26.5 a
	アンサー	14.0 b	4.8 b	6.1 a	0.3 a	25.0 b	25.2 a
	ターザン	15.7 ab	5.0 b	6.4 a	0.3 a	27.0 b	27.4 a
	七宝早生 7 号	17.7 a	7.7 a	6.6 a	0.4 a	32.0 a	32.4 a
積雪下	アドバンス	6.9 ab	1.7 bc	1.8 b	0.7 b	10.4 bc	11.1 bc
	アンサー	6.6 b	1.3 c	1.7 b	0.7 b	9.6 c	10.3 c
	ターザン	9.3 a	2.3 b	2.9 a	1.1 a	14.6 a	15.7 a
	七宝早生 7 号	9.3 a	3.1 a	2.1 ab	0.8 ab	14.5 ab	15.4 ab
融雪後	アドバンス	6.7 a	1.2 a	0.8 a		8.7 a	8.7 a
	アンサー	6.3 a	0.8 a	1.0 a		8.1 a	8.1 a
	ターザン	9.4 a	1.4 a	1.9 a		12.7 a	12.7 a
	七宝早生 7 号	9.9 a	2.6 a	1.4 a		13.9 a	13.9 a

積雪始期は 2017 年 12 月 13 日，積雪下は 2018 年 2 月 2 日，融雪後は 2018 年 3 月 6 日とした調査時期ごとの異なる英字間に Tukey の多重検定で 5%水準の有意差があることを示す (n=3)

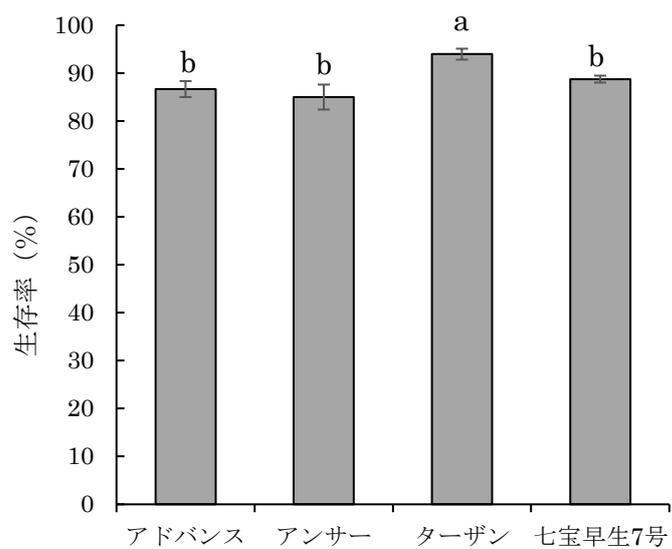
第 14 表 各品種の葉鞘における積雪始期から融雪後にかけての可溶性炭水化物含量の変化

調査時期	品種	Fructose	Glucose	Sucrose	Kestose	Nystose	DP ⁵	DP ⁶	DP ⁷	単糖・二糖 含量	フルクタン 含量	可溶性炭水 化物総量
		(mg · gFW ⁻¹)					(mg Nys Eq ^y · gFW ⁻¹)					
積雪始期	アドバンス	29.9 b	12.1 b	10.0 a	1.8 a	0.8 b	0.4 b	0.3 b		52.0 b	3.2 b	55.3 b
	アンサー	25.1 b	7.8 b	10.6 a	4.1 a	2.9 ab	3.0 a	2.6 a	2.1 a	43.4 b	14.8 a	58.2 b
	ターザン	25.0 b	8.0 b	10.5 a	3.3 a	3.2 a	3.0 a	2.5 a	1.9 a	43.5 b	13.9 a	57.4 b
	七宝早生 7 号	43.7 a	19.5 a	11.5 a	2.9 a	1.5 ab	1.2 ab	0.8 ab	0.4 a	74.6 a	6.9 b	81.5 a
積雪下	アドバンス	12.2 a	2.4 ab	5.0 a	2.2 ab					19.6 a	2.2 ab	21.7 a
	アンサー	11.9 a	1.4 b	4.5 a	2.3 ab					17.8 a	2.3 ab	20.1 a
	ターザン	14.1 a	1.7 b	6.0 a	3.1 a					21.9 a	3.1 a	25.0 a
	七宝早生 7 号	15.6 a	3.2 a	4.9 a	1.6 b					23.7 a	1.6 b	25.3 a
融雪後	アドバンス	7.6 a	1.3 ab	2.3 b	0.1 b					11.2 a	0.1 b	11.3 a
	アンサー	7.9 a	0.7 b	2.7 b	0.1 b					11.3 a	0.1 b	11.4 a
	ターザン	9.3 a	1.5 ab	4.6 a	0.5 a					15.3 a	0.5 a	15.9 a
	七宝早生 7 号	11.1 a	1.9 a	3.0 ab	0.1 b					16.0 a	0.1 b	16.1 a

^xDP は Degree of polymerization の略で重合度を表す

^yDP5 以上のフルクタンについてはニストース当量 (mg · Nys Eq gFW⁻¹) で定量を行った

積雪始期は 2017 年 12 月 13 日，積雪下は 2018 年 2 月 2 日，融雪後は 2018 年 3 月 6 日とした調査時期ごとの異なる英字間に Tukey の多重検定で 5%水準の有意差があることを示す (n=3)



第 27 図 各品種における融雪後の生存率

異なる英字間に Tukey の多重検定により 1%水準で有意差があることを示す (n=3)

図中の縦線は標準誤差を示す

第6章 フルクタン合成と温度の関係

植物は低温ストレスを受けると、低温に耐えるための生理的・形態的な変化が起きる。多くの越冬植物は秋から冬にかけての気温の変化により低温耐性を獲得する。これは一般に低温順化と呼ばれる。低温順化により植物は越冬中の代謝や融雪後の再成長に必要な養分を蓄積する (Nakajima・Abe, 1994)。秋まきコムギは越冬前の低温順化する過程でフルクタンを植物体内に高濃度に蓄積することで耐凍性を高めることが報告されている (Yoshidaら, 1998)。また、コムギではフルクタン蓄積量とフルクタン合成酵素遺伝子発現量がパラレルな関係となっており (Kawakami・Yoshida, 2002)、フルクタン合成酵素遺伝子を過剰発現あるいは低温誘導的に発現させることで低温耐性を得るとされる (Kawakamiら, 2008)。

タマネギに含まれるフルクタンはイヌリン型とイヌリンネオ型が存在している。フルクタン合成遺伝子は、スクロース 1-フルクトシルトランスフェラーゼ (以下, 1-SST) およびフルクタン 6-フルクトシルトランスフェラーゼ (以下, 6G-FFT) 遺伝子の2種が同定されている (Shiomi, 2008)。1-フルクトシルトランスフェラーゼ (以下, 1-FFT) はタマネギで未同定のため、本研究では論じない。1-SST はケストースの合成に関わり、6G-FFT はイヌリンネオシリーズの合成に関わるとされる (Shiomi, 2008)。これらのことから、フルクタンの蓄積とフルクタン合成酵素遺伝子の発現との関係を解析することは、タマネギの耐雪性を向上させる技術の確立に貢献できると考えた。

第3, 4章において、移植日、窒素、温度、品種が越冬前の可溶性炭水化物含量に影響し、耐雪性に関与していることが確認された。タマネギにおいても積雪前のフルクタンの蓄積は低温順化によるものと考えられることから、本章ではフルクタンの合成に温度が及ぼす影響を調査し、フルクタン合成酵素遺伝子の発現量との関係を検討した。

第1節 自然環境下でのフルクタン合成

第4章で移植日が越冬前の可溶性炭水化物蓄積に影響することが確認された。越冬作物は、気温の低下を認識して低温順化とよばれる生理的・形態的な変化が起き、越冬に備える。越冬植物であるコムギでは低温順化過程でフルクタン合成酵素遺伝子が低温誘導的に発現することが明らかとされている (Kawakamiら, 2008)。また、フルクタン蓄積量とフルクタン合成酵素遺伝子発現量がパラレルな関係であることが報告されている (Kawakami・Yoshida, 2002)。タマネギにおいても、第3章, 4章, 5章において積雪前の植物体にフル

クタンが蓄積されていること、栽培条件や品種によって可溶性炭水化物含量が異なることが示された。積雪前のフルクタン蓄積は低温順化によるものと考えられることから、本節では、自然条件下で移植日を変えた植物体のフルクタン含量とフルクタン合成酵素の発現を積雪前に定期的に調査する実験を行って、フルクタン合成と温度の関係について検討した。

材料および方法

試験は富山県農林水産総合技術センター園芸研究所で行った。品種は‘ターザン’((株)七宝)を用いた。播種は2016年9月1日に行い、育苗は448穴セルトレーを用いてパイプハウス内で行った。移植日は2016年10月10日、10月20日、11月1日の3回に分けて、畝幅160cm、条間25cm、株間10cm、4条植えて3反復となるように移植した。基肥はBBやさい5号((株)JAライフ富山)を用いて、N、P₂O₅、K₂Oを10a当たり3kg施用した。調査は、2016年11月25日、12月2日、12月9日の3回実施し、それぞれ1反復につき12株を採取して、可溶性炭水化物含量を調査した。可溶性炭水化物分析は第3章と同様の方法で行った。フルクタン合成遺伝子の発現解析は以下に示す方法でおこなった。フルクタン合成酵素遺伝子である1-SSTおよび6G-FFT遺伝子については、公開されている塩基配列情報を参考にプライマーセットを作成した。タマネギ *β-tubulin* を内部標準として用い、既報(Leeら, 2013)に基づいてプライマーを設計した。試料には液体窒素で摩砕したタマネギ葉0.1gを用い、Trizol Plant RNA reagent(Life Technologies)のマニュアルに従って、RNAを抽出した。抽出液を水200 uLに溶かし、RNA溶液2.5 uLを用いて、SuperScript IV VILO Master Mix with ezDNase enzymeのプロトコールに従ってRT反応を行った。反応生成物2uLを用い、リアルタイムPCR(Applied Biosystems StepOnePlus, アプライドバイオシステムズジャパン(株))で解析した。合成酵素遺伝子の発現量は *β-tubulin* に対する相対発現量で表した。気象データについては富山県農林水産総合技術センター園芸研究所内に観測地点があるアメダス砺波観測所のデータを使用した。

結果

圃場の気温の推移を第28図に示した。植物サンプルを採取した日の気温をみると、11月25日では最低気温、平均気温、最高気温すべてが12月の2回の調査日より低かった。サンプル採取は調査日の午前9時ころに行ったことから、採取前日の気温も影響していると考え、それぞれの採取前日の気温をみると、採取日12月2日の前日の12月1日は気温が高

く、富山県砺波市の10月中旬並みの気温であった。

可溶性炭水化物含量に移植日の影響が認められた(第29図A)。すべての調査日で11月1日移植の可溶性炭水化物含量が最も高かった。フルクタン含量においても移植日の影響が認められた(第29図B)。すべての調査日で11月1日移植のフルクタン含量が最も高かった。フルクタンの重合度にも移植日の影響が認められた(第29図B)。すべての調査日で移植日が早いと蓄積されているフルクタンの重合度が低く、移植日が遅いと蓄積されているフルクタンの重合度が高かった。調査日間で比較すると、11月25日より12月2日の糖・フルクタン含量が低下し、12月9日にはまた可溶性炭水化物含量が高くなった(第29図A, B)。

フルクタン合成酵素遺伝子の発現量を第29図に示す。1-SSTの発現量は、11月25日調査において、移植日が早いと発現量が多く、12月2日調査において、11月1日移植の発現量が多かったが、12月9日においては移植日の影響が認められなかった(第30図A)。11月25日と12月2日で1-SSTの発現量を比べると、10月10日移植と10月20日移植では、11月25日での発現量が多く、12月2日では発現量が少なかった。11月1日移植では、12月2日が多く11月25日の発現量が少なく逆の傾向であった。6G-FFTの発現量には移植日の影響が認められなかった(第30図B)。6G-FFTの発現量はすべての移植日で11月25日が最も少なく、12月9日が最も多かった。

考 察

移植日が早いと可溶性炭水化物含量とフルクタン含量は低く、移植日が遅いと可溶性炭水化物含量とフルクタン含量が高くなった。このことは第3章と同様の結果であった。一方で、フルクタン合成酵素遺伝子である1-SSTの発現量では、11月25日時点において移植日が早いものほど多く、移植日が遅いものほど少なくなっており、フルクタン含量とは逆の結果となった。12月2日時点では、1-SSTの発現量とフルクタン含量は同じ傾向で11月1日移植の発現量が多く、フルクタン含量が高かったが、12月9日時点では、1-SSTの発現量に移植日の影響は認められず、フルクタン含量とも関連が認められなかった。6G-FFTの発現量についても移植日の影響は認められなかった。

以上の結果より、越冬前のタマネギの可溶性炭水化物含量やフルクタン含量とフルクタン合成酵素遺伝子の発現量には、直接的な関係が認められなかった。本実験では、フルクタン分解酵素については調査しておらず、フルクタン含量はフルクタンの合成だけでなく、分

解も蓄積量に影響していると考えられる。タマネギのフルクタン分解酵素遺伝子については近年研究が進められている（奥ら，2018）。フルクタン合成酵素とフルクタン分解酵素の両方とフルクタン含量について今後検討する必要があると考えられた。

可溶性炭水化物含量とフルクタン含量は，3回の調査日の中で最も気温が高かった12月2日において最も低かった。蓄積されたフルクタンの重合度についても12月2日において重合度が低かった。また，フルクタン合成酵素遺伝子の1-SSTの発現量も，11月1日移植を除いて，12月2日での発現量が最も低かった。気温が高く生育が旺盛になると，フルクタンは重合度が高いものから順次分解して成長に使用されることが示唆された。

本実験では1週間ごとに調査したが，調査日ごとの可溶性炭水化物含量の変動が大きかったことから，タマネギ植物体の可溶性炭水化物含量は気温の影響を受けて日単位でも変動すると考えられた。また，1-SSTの発現量も同様に気温が高いと発現量が低くなる傾向が認められたことから，1-SSTの発現は日単位で気温の影響を受ける可能性が考えられた。越冬植物であるコムギでは低温順化過程でフルクタン合成酵素遺伝子が低温誘導的に発現することが報告されており（Kawakamiら，2008），タマネギでもフルクタン合成酵素遺伝子の1-SSTの発現と温度の関係について今後検討する必要がある。一方で，11月1日移植は可溶性炭水化物含量，フルクタン含量が高かったが，フルクタン合成酵素遺伝子の発現量と明確な関係は認められず，気温に対するフルクタン含量と合成酵素遺伝子の発現の変化もその他の移植日と比べて小さかった。11月1日移植の植物体は最も小さかったことから，移植日の早いものと比べて環境に対する反応が遅い可能性が示唆された。

以上の結果より，フルクタン合成酵素遺伝子の発現は植物体の大きさや温度によって影響を受ける可能性が考えられた。低温であれば成長が遅くなり1-SSTの発現量が増えてフルクタンの蓄積が増え，適温であれば成長が早くなり同化産物が使用されるとともに1-SSTの発現量が減ってフルクタンの蓄積が少なくなることが示唆された。

第2節 温度がフルクタン合成酵素遺伝子の発現に及ぼす影響

第1節の結果より，可溶性炭水化物含量は環境により大きく変動すると考えられ，特に温度変化に対応して経目的に可溶性炭水化物含量が変化することが示唆された。しかし第1節は自然条件での実験で，気温以外のその他の環境条件の影響も考えられることから，人工的な環境で温度管理を行って実験し，フルクタン合成酵素遺伝子発現に及ぼす温度の影響を調査する必要があると考えられた。そこで本節では，タマネギ生育とフルクタン合成酵素

遺伝子発現の経日変化をみた。

材料および方法

品種‘ターザン’を供試して、2018年1月29日に播種しハウスで育苗した。2018年4月24日にくれは園芸培土70gを充填した径60mmのジーフィーポットへ、1ポットに1本移植した。移植後、0.5℃および15℃に設定したインキュベーター（LP-400P、(株)日本医科機械製作所）に入れた。期間中は暗黒とした。処理区は、0.5℃または15℃処理を24時間行う区と、24時間0.5℃処理後に24時間15℃処理した区を設けた。各処理区12ポットずつについて、フルクタン合成酵素遺伝子の発現について調査した。フルクタン合成遺伝子の発現解析は第1節と同様の方法で行った。

結果

短時間での温度変化がフルクタン蓄積に与える影響を調査するため、植物体の地上部重と乾物率およびフルクタン合成酵素遺伝子の発現について、低温の0.5℃と適温の15℃での24時間の変化を暗黒条件で検討した。

フルクタン合成酵素遺伝子の発現量は、1-SSTが6G-FFTより多くなっていた（第31図）。6G-FFTに関しては発現量が少なく変化も小さかった（第31図）。1-SSTの発現量は、処理前に比べて0.5℃条件とした24時間後に発現量は増加したが、15℃条件とした24時間後に発現量は低下した（第30図）。0.5℃から15℃に温度を変化させると、24時間後に1-SSTの発現量は低下したが6G-FFTの発現量は変化がなかった（第32図）。

考察

フルクタン合成酵素遺伝子の1-SSTの発現量は24時間で変化し、0.5℃の低温では発現量が増加し、15℃の適温では発現量が低下すると考えられた。これらの変化は24時間という短い時間で確認されたことから、1-SSTの発現量は温度の変化に敏感に反応し、適温下では発現量が低下し、低温下では発現量が増加すると考えられた。一方で、6G-FFTの発現量は1-SSTに比べて少なく、変化もほとんどなかったことから、6G-FFTの発現量は温度とあまり関係しないと考えられた。また、1-SSTが6G-FFTに比べて温度変化に敏感で低温での発現量が多かったことから、供試品種の‘ターザン’において、低温によって最初に合成されるフルクタンはイヌリン型の1-ケストースである可能性が示唆された。

本実験の結果から、タマネギは温度によく反応し、24時間といった短期間の温度変化で

あっても、フルクタン合成酵素遺伝子の 1-SST の発現量が変化し、適温下では減少し、低温下では増加すると考えられた。しかし、フルクタン合成酵素遺伝子の 1-SST の温度反応は確認できたものの、6G-FFT については明確なことが分からなかった。また、フルクタン分解酵素についてもタマネギで同定されていないことから、調査できていない。フルクタン蓄積は合成と分解の両方が関係していると考えられ、今後の検討が必要である。

第3節 葉身と葉鞘におけるフルクタン合成

第2章で述べたように、積雪地帯において、タマネギの草丈を越冬前に大きくしても、融雪後には葉身は葉先からなくなり、草丈が積雪前後で半分以下となることもある。タマネギは植物体のほとんどが葉で、茎は短縮茎となっている。葉は葉身部と葉鞘部に分かれ、葉鞘部は下位節の葉を同心円状に包み肥厚して茎状に見えるので偽茎と呼ばれることもある（執行，2007）。融雪後に残る植物体は、第1章第1図に示すように、葉身と葉鞘がおおよそ半分ずつとなっていることから、葉身部と葉鞘部を分けて可溶性炭水化物含量を調査することは、タマネギ耐雪性を検討する上で必要と考えられる。また、葉身が積雪で葉先から消失することから、積雪下での可溶性炭水化物含量の変化を調査すること、ならびにフルクタン合成酵素遺伝子の発現量を調査することで、葉身部と葉鞘部の役割をより明確にすると考えられる。本節では、自然条件下の積雪始期と積雪下の可溶性炭水化物含量を葉身部と葉鞘部に分けて調査するとともに、人工気象条件下で葉身部と葉鞘部のフルクタン合成酵素遺伝子の発現を調査した。

材料および方法

実験1. 積雪下における葉身および葉鞘の糖・フルクタン蓄積の差異

第5章の試験に用いたもののうち、‘ターザン’を供試材料とした。1反復につき12株を3反復採取して、葉身と葉鞘に分けて可溶性炭水化物含量を調査した。採取した植物体の根部を除いて、下から2cmでカットして下部を葉鞘、上部を葉身とした。可溶性炭水化物含量は、第3章と同様の方法を用いた。

実験2. 人工気象下における葉身および葉鞘のフルクタン合成酵素遺伝子発現量の差異

品種‘ターザン’を用いて、2017年9月1日に448穴セルトレーへ播種し、ビニルハウスで育苗した。草丈15cmにカットした苗を11月9日に、くれば園芸培土70gを充填した径60mmのジーフィーポットへ1ポットに1本移植した。移植したタマネギは積雪下を想定した暗黒・0.5℃設定のインキュベーターに入れ生育させた。低温暗黒処理開始時および処

理開始から 1, 3, 7, 9 週間経過後に, 10 ポットずつの植物体を葉身と葉鞘を分けてフルクタン合成関連遺伝子の発現量を調査した. 採取した植物体の根部を除いて, 下から 2 cm でカットして下部を葉鞘, 上部を葉身とした. フルクタン合成酵素遺伝子の発現量解析は第 1 節と同様の方法を用いた.

結果

積雪始期と積雪下においてタマネギに蓄積された可溶性炭水化物含量は, 葉鞘と葉身で異なった (第 33 図). 積雪始期, 積雪下の両方で, 可溶性炭水化物含量ならびにフルクタン含量は葉鞘で高く, 葉身で低かった. 積雪始期では葉鞘の可溶性炭水化物含量は葉身の 2 倍以上の含量で (第 33 図 A), 葉鞘のフルクタン含量は葉身の 40 倍以上の含量であった (第 33 図 B). 積雪始期では, 蓄積されたフルクタンの重合度も異なり, 葉身ではフルクタンはケストースだけが蓄積されていたが, 葉鞘では重合度 7 のフルクタンまでが蓄積されていた (第 33 図 B). 積雪下では葉鞘は葉身に比べて可溶性炭水化物含量およびフルクタン含量は高かったが, その差は積雪始期に比べて小さくなった. 積雪下に蓄積されたフルクタンの重合度についても, 重合度の高いフルクタンは認められず, 葉身と葉鞘の両方で重合度 3 のケストースだけであった (第 33 図 B). 積雪始期と積雪下を比べると, フルクタン含量は葉鞘では低下したが, 葉身では増加した (第 33 図 B).

人工気象器内で生育させた植物体のフルクタン合成酵素遺伝子の発現量の推移を第 34 図に示した. フルクタン合成酵素遺伝子の 1-SST と 6G-FFT の発現量は異なり, 6G-FFT の発現量は期間を通して葉身部, 葉鞘部ともに低かった. 1-SST の発現量は, 0.5°C 暗黒処理前は葉鞘で多く, 葉身で少なかったが, 0.5°C 暗黒処理 1 週間後では, 葉身部と葉鞘部の 1-SST 発現量は同レベルとなった. 0.5°C 暗黒処理 3 週間後から以降は徐々に 1-SST の発現量は低下し, 葉鞘と葉身の差も小さかった.

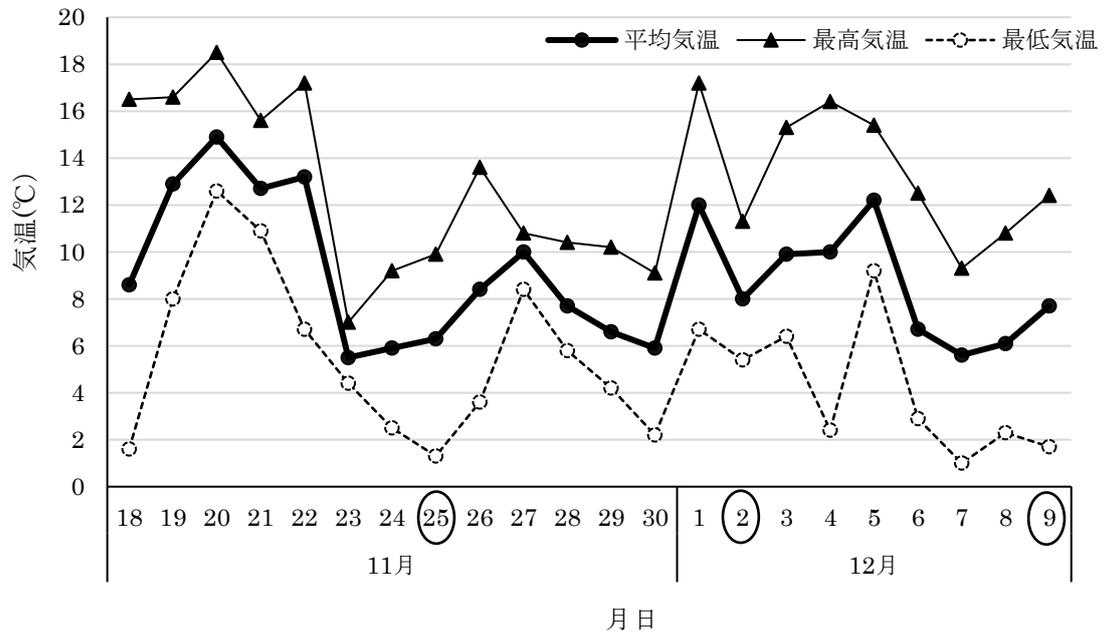
考察

自然条件下で栽培した植物体を葉身と葉鞘に分けて積雪始期に, 可溶性炭水化物含量を調査したところ, 可溶性炭水化物含量とフルクタン含量とも, 葉鞘は葉身に比べて含量が高かった. このことから, 葉鞘は貯蔵器官的役割があると考えられた. 積雪となる前は, 光合成が可能であったことから, 葉身で光合成により得られた同化産物が葉鞘で貯蔵されるといったシンク・ソースの関係があると示唆された.

積雪下においても、葉鞘が葉身に比べて可溶性炭水化物含量とフルクタン含量が高かったが、積雪始期に比べるとその差は小さかった。また、葉身では、フルクタン含量は積雪始期に比べて積雪下が高かった。積雪下は暗黒、または寡日照条件で光合成を行うことが困難な環境である。葉身においてケストース含量が増えていたことから、光合成に不適な条件下では葉身もフルクタンを蓄積する貯蔵的な役割へ変化して、ケストースが葉身で合成された可能性が考えられた。また、積雪下ではフルクタンは葉身、葉鞘ともケストースのみが検出された。光合成でエネルギーが得られない積雪下で、葉鞘では重合度の高いフルクタンが順次分解されて生命維持などに使用されていると考えられ、第3章および第4章の結果と同様であった。

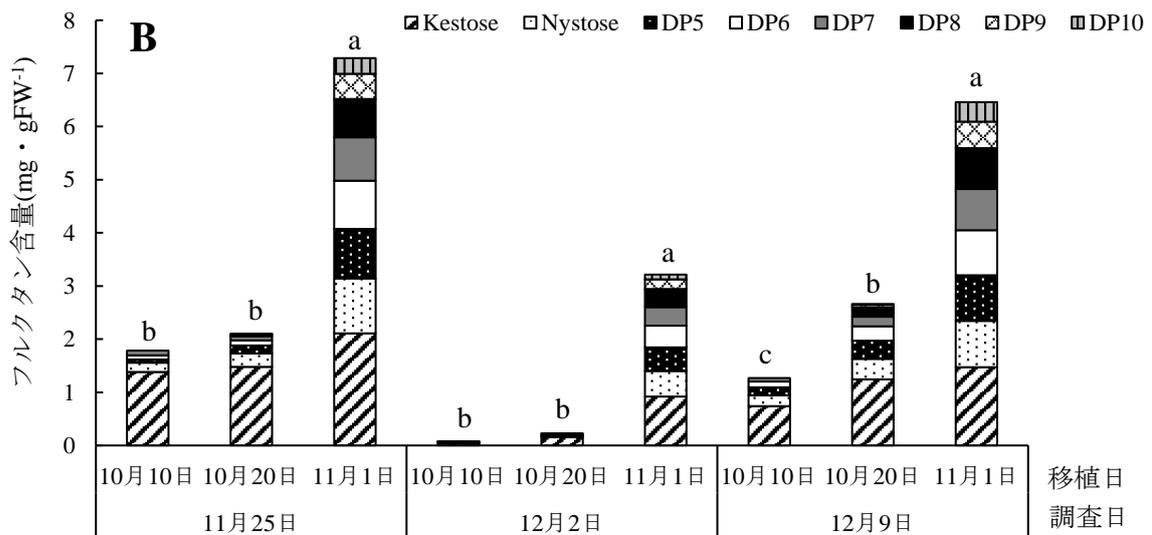
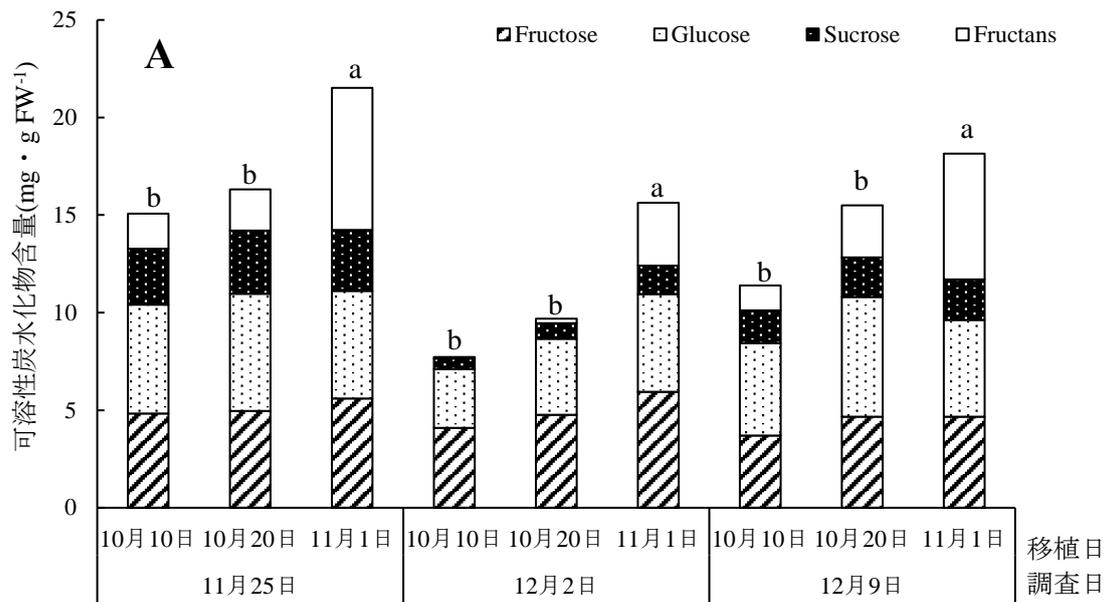
人工気象器内でフルクタン合成酵素遺伝子の発現量を調査したところ、6G-FFTの発現量は1-SSTに比べて少なく、変化も小さかった。6G-FFTはこの実験のような条件では発現量が少なく、変化しないと考えられた。1-SSTの発現量は人工気象器に入れる前では、葉鞘で発現量が多く、葉身では発現量が少なかった。このことは、実験1の葉鞘でフルクタン含量が高く、葉身でフルクタン含量が低いという結果を支持し、光合成が可能な条件下では葉身で光合成によって得られた同化産物が葉鞘でフルクタンへ合成されて蓄積されると考えられた。0.5℃暗黒処理1週間後において、1-SSTの発現量は葉身において処理前と比べて大幅に増加し、葉鞘と同程度となった。このことは、暗黒条件においてもフルクタンの合成が行われていること、葉身が暗黒条件で貯蔵的役割に変化したことを示唆している。1-SSTはスクロースから1-ケストースを合成する酵素であり、実験1において葉身のケストース含量が積雪条件下で増加していることと、第3章第2節において0.5℃暗黒条件下で糖からケストースへ変化したことを支持する結果であった。0.5℃暗黒条件で、1-SSTは葉鞘、葉身で発現し、1-ケストースを合成して蓄積すると考えられた。

本実験により、越冬前のタマネギは葉身で光合成によって得られた同化産物を葉鞘でフルクタンへ合成し、蓄積することが明らかとなった。積雪下の暗黒または寡日照条件では、葉身でもフルクタンが合成され蓄積すると考えられた。葉身は積雪によって被害の大きい部位で、越冬前に展開していた葉身はほぼすべてが葉先より傷む。第2章に示したように、植物体が大きいほど雪により草丈の減少程度が大きい。越冬前の植物体を大きくすることはフルクタン蓄積が少なくなるだけでなく、葉身を軟弱にすると示唆される。葉身も積雪下で貯蔵的な役割を示すことから、積雪前に植物体を過剰に大きくすることは耐雪性を低下させると考えられた。



第28図 2016年11月18日～12月9日の気温の推移

グラフ横軸の丸を付けた日はサンプル採取日を表す

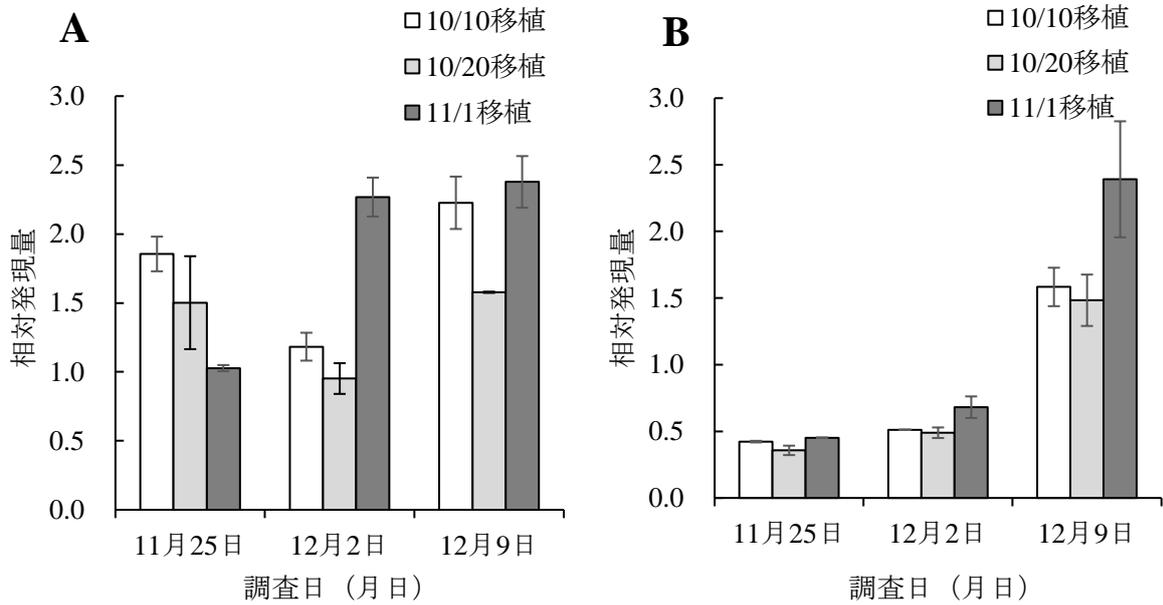


第 29 図 可溶性炭水化物含量に移植日が及ぼす影響と
(A:可溶性炭水化物含量, B:フルクタン含量)

DP は重合度を表す

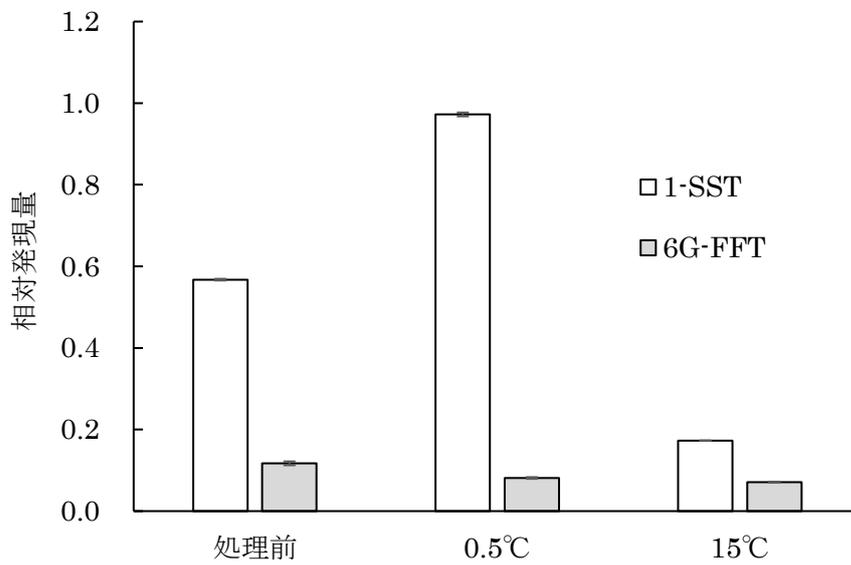
DP5 以上はニストース当量で示した

同一調査日内の異なる英字間に Tukey の多重検定により 5%水準で有意差があることを示す (n=3)



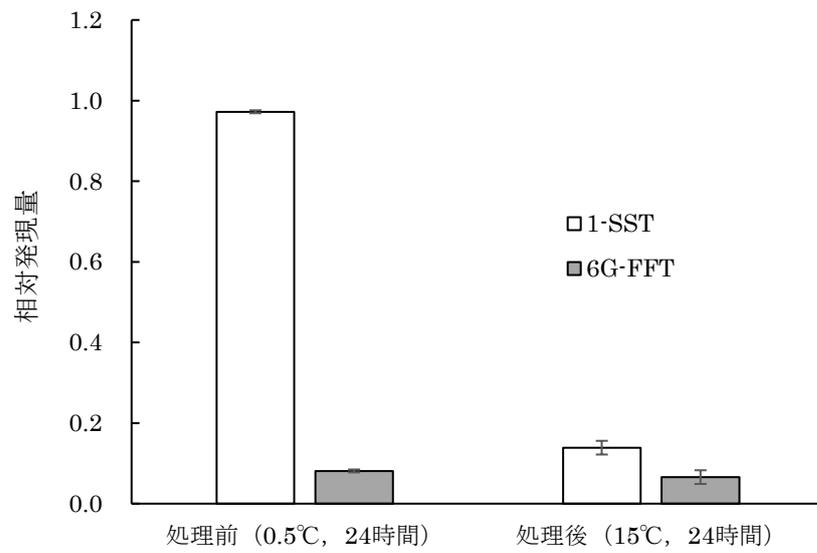
第 30 図 移植日がフルクタン合成酵素遺伝子の発現に及ぼす影響(A:1-SST , B:6G-FFT).

図中の縦線は±SE を表す (n=3).



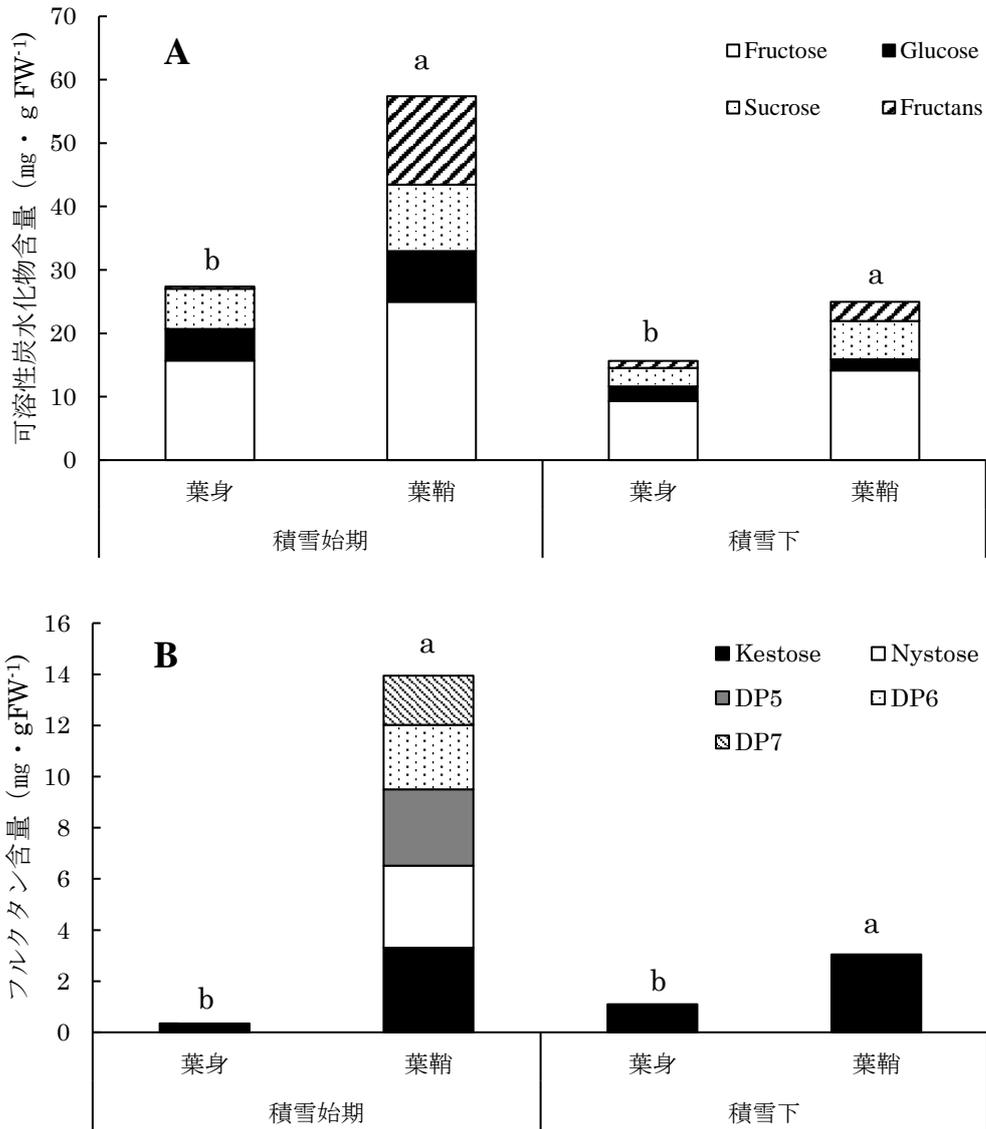
第 31 図 暗黒下での温度の違いが 24 時間後のフルクタン合成酵素遺伝子の発現に及ぼす影響

図中の縦線は±SE を示す(n=3).



第 32 図 暗黒下で 0.5°C24 時間処理した後、15°C24 時間処理した植物体のフルクタン合成酵素遺伝子の発現量

図中の縦線は±SE を示す(n=3).



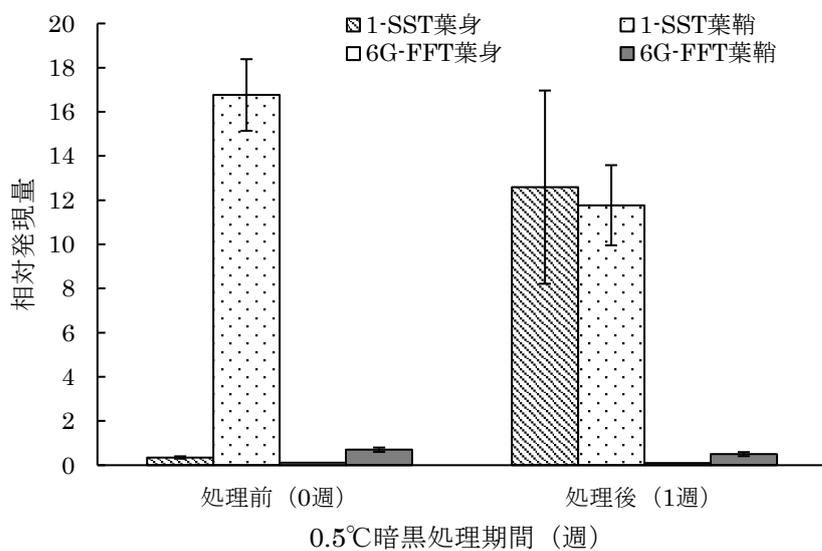
第 33 図 積雪下での葉身と葉鞘における可溶性炭水化物含量の差異
(A : 可溶性炭水化物含量, B : フルクタン含量)

積雪始期 : 2017 年 12 月 13 日 積雪下 : 2018 年 2 月 2 日

DP は重合度を表す

DP5 以上はニストース当量とした

同一調査時期の異なる英字間には t-検定で 1%水準の有意差あり (n=3)



第 34 図 低温暗黒処理における葉身と葉鞘におけるフルクタン合成酵素遺伝子の発現量

図中の縦線は±SE を表す (n=3)

総括

タマネギは日本における重要な野菜の1つであり、安定した需要がある。しかし、国内産地の固定化により生産が拡大せず、近年は気象変動などによって生産量が不安定となっている。このことから、需要に応えるために輸入が多くなり、2017年の鮮野菜輸入量の第1位の品目となっている。こうした中で、国産タマネギの需要が高まってきており、新たな産地の育成などによる生産の拡大が求められている。富山県においても、実需者からのタマネギ生産の要望と米価の低迷を受けた水稲に代わる新たな作物の導入機運の高まりによって、水田転換畑でのタマネギ栽培の取り組みが2008年に始まった。

タマネギ栽培には秋まき栽培と春まき栽培の2つの作型があるが、北海道以外では秋まき栽培が主要な作型となる。富山県においても秋まき栽培が主に行われるが、積雪の多い地域であることから、越冬中にしばしば枯死することがあり、安定生産上の問題となっていた。枯死は融雪後に認められ、雪の影響と考えられたが、積雪の多い地域には秋まき作型の産地がほとんどなかったことから、タマネギの雪害に関する研究はこれまで行われていなかった。タマネギの産地拡大と安定生産に向けて雪害回避技術の確立が必要とされており、生産現場からの強い要望を受け本研究に取り組んだ。

本研究では、まず富山県の産地における雪害の実態とその要因を調査し、産地調査の結果を基に、実験的に栽培条件と品種が雪害の発生に及ぼす影響を検討した。また、耐雪性の高まる生理学的要因として越冬性イネ科作物で多く報告されている可溶性炭水化物蓄積に着目し、可溶性炭水化物、特にフルクタンと耐雪性の関係を検討した。それらの知見を基にタマネギの雪害回避のための栽培技術の確立とその理論の構築を行った。

富山県の産地の融雪後の枯死率の年次変動をみると、積雪日数が多く、降雪の合計が多い年で枯死率が高く、積雪の多さがタマネギの融雪後の枯死に影響すると示唆された。積雪下は光合成が行えず、積雪前に蓄積した養分を生命維持に使用すると考えられ、また積雪は物理的な圧力となる。そのため積雪が多いと、蓄積していた養分の消耗が多く、枯死につながると考えられた。融雪後の植物体の葉の褐変壊死部位からは、細菌の *Pseudomonas marginalis* pv. *Marginalis* と *Erwinia*.sp が検出されたが、発病株のほとんどが成長を再開して生存したことから、融雪後の枯死の主要因ではないと考えられた。産地において雪害の大きかった2014年移植で雪害圃場の耕種概要を調査した結果、移植時期が早いまたは基肥窒素施肥量が多い圃場で、雪害による枯死が多く発生していた。このことから、同一圃場で同一品種を用いて移植日と基肥窒素量

を変えた実験を行い、タマネギの積雪前後の生育の様相について調査し、雪害との関係を検討した。

積雪前の生育は移植日が早いほど大きかったが、融雪後の生存率においても移植日が早いほど低かった。そのため、積雪前の過度な生育が融雪後の雪害発生に関係すると考えられた。積雪前と同程度までに植物体の大きさが回復するには積雪期間を含めると約4ヶ月となり、積雪環境での生育停滞期間は長期に及んだ。積雪はタマネギの生育を悪化・停滞させるが、積雪に備えるために、植物体を過度に大きくすることは、融雪後の生存率を低下させると示唆された。

基肥窒素量の影響を調査すると、積雪前の生育は10a当たりの基肥窒素量4.5kgに比べて9.0kgの方が大きかった。融雪後の生育には基肥窒素量の影響は認められなかったが、融雪後の生存率は基肥窒素量4.5kgに比べて9.0kgの方が低かった。移植日を変えた実験結果と同様に、基肥窒素量の増施による積雪前の過度な生育が融雪後の雪害発生に関係すると考えられた。

一方で、積雪前の生育量と融雪後の雪害発生とがなぜ関係するかは判明しなかった。低温で寡日照とった積雪環境を考えると、積雪前に蓄積された貯蔵養分が積雪下の生体維持と融雪後の再成長に使用すると推察されることから、積雪前の生育と積雪前の養分蓄積の関係について検討する必要があると考えられた。

越冬性イネ科作物では、越冬前の糖質、特にフルクタン蓄積と耐雪性に関する報告が多い。オオムギ、コムギ、ライグラス類は積雪下での植物体の生命維持と融雪後の植物体の再成長に、フルクタンを分解して得られるフルクトースが使用されると考えられている(久保ら, 2008; 湯川・渡辺, 1995)。タマネギは貯蔵性炭水化物としてデンプンでなく糖質を蓄積し、フルクタンも蓄積することが知られている。タマネギのフルクタンに関する研究は休眠や再萌芽に関連したりん茎について多く行われているが、りん茎形成前の生育初期については今まで研究されていなかった。また、オオムギとライムギにおいて、貯蔵炭水化物である非構造的炭水化物含有率は窒素施用量の増加とともに顕著に低下し、耐雪性が劣る品種ほど窒素施用量の影響が大きいことが報告されている(Tamuraら, 1986)。栽培条件がフルクタンの蓄積に影響を及ぼす可能性が考えられることから、播種日、移植日、基肥窒素施肥量の違いが積雪前および融雪後の可溶性炭水化物蓄積を検討した。

積雪前と融雪後のりん茎形成前の植物体にフルクタンが蓄積されていることが確認された。積雪前の植物体における可溶性炭水化物総含量やフルクタン含量は移植日と基肥窒素量によって異なったが、融雪後の植物体における可溶性炭水化物総含量にそれらの影響は認められなかった。基肥窒素量が少ないと積雪前のフルクタン含量は高い傾向で、蓄積されたフルクタン

の重合度が高かった。積雪前と融雪後を比べると、融雪後の可溶性炭水化物含量が低下する傾向で、積雪前に認められた高重合度のフルクタンが融雪後には認められなかったことから、積雪環境下で高次のフルクタンが分解されて消費されることが示唆された。また、積雪前の可溶性炭水化物含量と乾物率には高い正の相関関係が認められ、積雪前の可溶性炭水化物含量と窒素含有率、ならびにフルクタン含量と窒素含有率に高い負の相関関係が認められた。

移植日が積雪前のフルクタン含量と耐雪性に及ぼす影響を検討したところ、積雪前の可溶性炭水化物含量に移植日の影響が認められた。移植日が早いと生育量は大きいですが、フルクタンはほとんど蓄積されず、フルクトース、グルコース、スクロースの蓄積も少なかった。慣行的な移植日では移植日が早いものに比べて生育量は小さいが、フルクタンは重合度 8 まで蓄積され、フルクトース、グルコース、スクロースを含めた可溶性炭水化物含量も多くなっていた。重合度の高いフルクタンが蓄積され、可溶性炭水化物含量が高い慣行的な移植日で生存率が高くなっていたことから、積雪前に蓄積されたフルクタンを含む可溶性炭水化物は積雪下での代謝エネルギーとなり、フルクタンが蓄積されると耐雪性が向上する可能性が示唆された。

移植日の違いは、積雪前までの温度条件の違いと考えられることから、可溶性炭水化物蓄積に対する温度の影響を調査するため、人工気象器を用いてタマネギを 15°C および 5°C で生育させる実験を行った。15°C 処理は 5°C 処理に比べて可溶性炭水化物蓄積が少なかった。また、温度処理後に積雪環境を想定した 0.5°C の低温暗黒条件へ移すと、15°C 処理のものは 9 週間後にすべて枯死したが、5°C 処理のものには枯死は認められなかったことから、可溶性炭水化物含量は低温暗黒条件下の生存と関係すると考えられた。0.5°C の暗黒条件下に置いたタマネギ体内において糖からフルクタンへの変化が認められたことから、フルクタン蓄積は 5°C で行われず、0.5°C 下では暗黒でも合成されることが示唆された。

低温で生育が鈍化し、同化産物が成長に使用されず蓄積されると低温暗黒条件で生存するが、適温で同化産物が成長に使用されることで蓄積量が低いと低温暗黒条件で生命維持のエネルギーが不足し枯死すると考えられた。よって低温順化によって蓄積される積雪前の可溶性炭水化物が耐雪性と関係する可能性が示唆された。

異なる品種を用いて、積雪前後の生育の様相と積雪前後の可溶性炭水化物含量および融雪後の生存率を調査したところ、融雪後の生存率に品種間差が認められ、‘ターザン’の生存率が高く、耐雪性の高い品種があることが確認された。一方で融雪後の生存率と積雪始期から融雪後にかけての植物体の大きさに関係は認められなかった。このことから、積雪前の植物体の大きさ以外の要素が耐雪性と関係すると考えられた。

すべての品種の葉身・葉鞘では、積雪始期から積雪下、融雪後にかけて可溶性炭水化物含量が低下していた。融雪後の葉鞘のケストース含量には品種間差が認められ、‘ターザン’が高かった。可溶性炭水化物含量と融雪後の生存率の品種間差をみると、積雪始期のフルクタン含量が高く、融雪後のフルクタン含量が高かった‘ターザン’の融雪後の生存率が高くなっていた。積雪始期の単糖・二糖含量は高いが、フルクタン含量が低かった‘アドバンス’と‘七宝早生7号’の融雪後の生存率が低かったことから、積雪始期の単糖・二糖含量が高いことは、耐雪性に関与しないと考えられた。一方で、積雪始期のフルクタン含量が高い‘アンサー’で融雪後の生存率が低かったことから、積雪始期のフルクタン含量では耐雪性を説明できなかった。

可溶性炭水化物含量において融雪後の生存率と同じ品種間差を示したものは、融雪後の葉鞘のケストース含量であった。フルクタンは融雪後の植物体の生存と成長に使用されることが示唆され、融雪後の葉鞘にフルクタンが残存していることが融雪後の生存に重要と考えられる。また、積雪条件下で可溶性炭水化物の消費が少ないことが、融雪後のフルクタン残存量に影響しており、耐雪性と関係すると示唆される。今後は積雪下におけるフルクタンの代謝速度など積雪前のフルクタン含量以外の要素について検討が必要である。以上より、積雪期間中の可溶性炭水化物消費が少なく、融雪後にフルクタンが残存する‘ターザン’は耐雪性が高く、積雪地帯の秋まき作型に適した品種であると判断できた。

フルクタン合成と温度の関係を検討するために、フルクタン合成酵素遺伝子の発現を調査した。積雪前の植物体内のフルクタン含量は調査日によって異なっており、気温の変化と関係し、気温が高い調査日ではフルクタン含量は低く、気温が低い調査日ではフルクタン含量が高いと示唆された。タマネギは温度反応が高く、適温では可溶性炭水化物を成長に使用するが、低温では消費量が少なく蓄積されることで変動すると考えられた。そのため、タマネギのフルクタン合成酵素遺伝子の発現量を15℃と0.5℃を設定した24時間の温度処理を行って調査した。フルクタン合成酵素遺伝子の1-SSTの発現量は24時間という短期間でも異なり、15℃で発現量は低く、0.5℃で発現量は高かった。フルクタン合成酵素遺伝子の1-SSTの発現量は低温で高くなり、温度に対して敏感に反応すると示唆された。また、葉鞘と葉身に分けてフルクタン合成をみたところ、積雪始期では葉鞘が葉身に比べてフルクタン含量は非常に高かったが、積雪下では葉鞘のフルクタン含量が高いもののその差は小さくなった。また積雪始期から積雪下にかけて葉身のフルクタン含量は増えていた。そこで葉身と葉鞘におけるフルクタン合成酵素遺伝子1-SSTの発現量について、積雪環境を想定した0.5℃暗黒処理を行って調査したところ、処理前の自然条件下での1-SSTの発現量は葉身に比べ葉鞘が多かったが、0.5℃暗

黒処理 1 週間後には葉身と葉鞘で 1-SST の発現量は同程度となった。光のある環境下では同化産物の生産を担う葉身においても、暗黒下では葉鞘と同程度の 1-SST が発現し、蓄積へと役割が転換されると推察された。

タマネギの積雪前生育と耐雪性の関係をみると、積雪前に過度な生育であると融雪後の枯死が多かった。タマネギは積雪下で重合度の高いフルクタンから順次分解して成長と代謝に利用する。そのため積雪前に蓄積されるフルクタン含量とフルクタンの重合度は耐雪性と関係すると考えられ、耐雪性が低い品種では積雪前のフルクタン含量が低かった。積雪前の可溶性炭水化物含量は体内窒素含量と負の相関があり、乾物率と正の相関が認められる。可溶性炭水化物含量の差は光合成による同化産物の消費と貯蔵のバランスの違いと考えられ、生育を進める早期移植や窒素多肥は積雪前の可溶性炭水化物含量やフルクタン重合度を低下させると考えられた。一方で積雪前にフルクタン含量が高くても融雪後の生存率が低い品種があったことから、積雪前のフルクタン含量では耐雪性は説明できず、積雪下での可溶性炭水化物の消費について検討することが今後の課題として残った。

フルクタン合成酵素遺伝子の 1-SST は低温により発現し、温度に敏感に反応することが明らかとなった。積雪前のフルクタン含量は、低温順化によって蓄積されると考えられるが、その含量の変動は大きかった。タマネギは積雪下でも葉鞘径や地上部重が増加するほど、低温に強い植物である。同じ気象条件下でも、栽培条件や品種によって積雪前のフルクタン含量や重合度が異なっていたことから、フルクタンの蓄積は合成酵素遺伝子だけでなく、分解酵素遺伝子についての調査や、合成と分解の両方をみたフルクタン代謝について検討が必要である。また、積雪前の可溶性炭水化物含量は年次変動も大きかったことから、耐雪性を向上させるためには、積雪前に一定量以上のフルクタン含量が必要であるといった一律の基準は存在しないと考えられた。

しかしながら、積雪前のフルクタン含量や重合度が低い場合、および融雪後のフルクタン含量が低い場合に融雪後の生存率が低かったことから、フルクタンは積雪環境で植物体の生存に有用な貯蔵養分と考えられた。そのため、積雪前のフルクタン蓄積があること、フルクタンの重合度が高いことは、低温順化過程で成長が鈍化して、光合成産物を貯蔵へシフトさせ、耐雪性が高くなっていることの 1 つの目安となると示唆された。

タマネギの耐雪性を高めるためには、耐雪性が高い品種を選定するとともに、積雪前生育を旺盛とし、可溶性炭水化物含量とフルクタンの重合度が低下する早期移植を避け、窒素多肥を行わないことが重要であると考えられた。

本研究において、移植時期、基肥窒素量、品種と雪害との関係が明らかとなったことから、耕種的な対策が可能となった。また、細菌性病害に対する防除を越冬前後に行うことが定期防除体系に組み込まれるなど、本研究の成果は、富山県内のタマネギ栽培技術マニュアルに取り入れられた。その結果、富山県で大雪（積雪合計 500 cm, 積雪深 99 cm, 積雪日数 73）となった 2017 年移植において、栽培面積に占める雪害面積は 1%以下となり、雪害発生軽減に繋がっており、生産安定に貢献している。

謝 辞

本論文のとりまとめに際し、終始懇切なご指導を賜りました石川県立大学生物資源環境学部村上賢治博士に対して、心より感謝の意を表します。本論文に対し、有意義なご指導いただきました石川県立大学生物資源環境学部福岡信之博士に心よりお礼を申し上げます。また、本論文に対し、貴重なご助言とご校閲を頂きました石川県立大学生物資源環境学部塚口直史博士、片山礼子博士に心より感謝いたします。

また、本研究を行うに当たり、多大なるご協力を頂きました、弘前大学農学生命科学部教授前田智雄博士、富山県農林水産総合技術センター園芸研究所西畑秀次課長（現砺波農林振興センター）、奥野善久課長には厚くお礼申し上げます。

さらに、本研究の遂行に対し、砺波農林振興センター宮元史登氏（現広域普及指導センター）、向井和正氏、富山県農林水産総合技術センター農業研究所守川俊幸課長、三室元気氏、富山県農林水産総合技術センター園芸研究所野原茂樹氏（現広域普及指導センター）、桃井千巳氏（現富山県農産食品課）、上杉知佳氏、有馬秀和氏には惜しみないご協力を頂きましたことに感謝申し上げます。

本論文執筆の機会を与えてくださった富山県農林水産総合技術センター鶴山元紀所長に感謝いたします。富山県農林水産総合技術センター園芸研究所高田茂雄所長、山口清和副所長には、日々激励を頂きましたことに感謝いたします。

最後に、研究について貴重なご助言、ご協力を頂きました、弘前大学農学生命科学部の皆様、石川県立大学生物資源環境学部の皆様、富山県農林水産総合技術センター園芸研究所の皆様に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 阿部二郎. 1996. 作物の耐凍性の季節的变化. 低温生物工学会誌. 42: 2-5.
- 青葉 高. 1955. 玉葱の肥大および休眠に関する研究 (第2報) タマネギ球の構成並びに肥大過程に就いて. 園學雜. 23: 249-258.
- 青木和彦・小沢聖・吉田光二. 1997. ホウレンソウの低温伸長性と品質関連成分の変動との関係. 東北農研セ研報. 50: 191-192.
- 浅井雅美・西畑秀次・前田智雄. 2016a. タマネギの積雪前と融雪後の糖およびフルクトオリゴ糖含量. 植物環境工学. 28: 182-188.
- 浅井雅美・西畑秀次・前田智雄・村上賢治. 2018. タマネギの耐雪性と糖およびフルクトサンの関係. 植物環境工学. 30: 222-230.
- 浅井雅美・桃井千巳・宮元史登・西畑秀次. 2016b. 富山県におけるタマネギ萎黄病の発生と対策. 富山園研報. 6: 1-6.
- Benkeblia, N., S. Onodera, N. Shiomi. 2003. Effect of temperature and storage time on fructosyltransferase activities (1-FFT and 6G-FFT) in onion bulb tissues. Act Agric. Scand. 53: 211-214.
- Brewster, J. L. 2008. Onions and other vegetable alliums, 2nd edition. CAB International, Wallingford, U. K. 356-360. Downes, K. and L. A. Terry. 2010. A new acetonitrile-free mobile phase method for LC-ELSD quantification of fructooligosaccharides in onion (*Allium cepa* L.). Talanta. 82: 118-124.
- Downes, K. and L. A. Terry. 2010. A new acetonitrile-free mobile phase method for LC-ELSD quantification of fructooligosaccharides in onion (*Allium cepa* L.). Talanta 82: 118-124.
- 藤川清三. 1996. 凍結に植物細胞はどのように適応するか. 化学と生物. 34: 656-666.
- Fujishima, M., H. Sasaki, K. Ueno, N. Takahashi, S. Onodera, N. Benkeblia, N. Shiomi. 2005. Purification and characterization of a fructosyltransferase from onion bulbs and its key role in the synthesis of fructo-oligosaccharides *in vivo*. New Phytol. 165: 513-524.
- 藤根 統. 2008. タマネギ乾腐病の多発要因と土壌・肥培管理による防除対策. 植物防疫. 62: 374-378.
- Gaudet, D. A., A. Laroche, B. Puchalski. 2001. Seeding date alters carbohydrate accumulation in winter wheat. Crop Sci. 41: 728-738.

- Guy, C. L., J. L. A. Huber, S. C. Huber. 1992. Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature. *Plant Physiol.* 100: 502-508.
- 伊藤 潔. 1956. 玉葱の抽苔に関する研究 (第1報) 分球と花芽分化の関連性について. *園学雑.* 25: 187-193.
- 岩田正利・森田 勇・本多藤雄. 1959. 窒素供給期間の差異がタマネギの生育・収量に及ぼす影響. *園学雑.* 28: 97-108.
- 福田直子・湯川智行. 1998. ソラマメ (*Vicia faba* L.) における耐雪性の品種間差異と生育特性. *日作紀.* 67: 505-509.
- 加藤忠司・山県真人・塚原貞夫. 1987. タマネギの窒素栄養とその診断法および貯蔵腐敗要因の解析. *四國農試報.* 48: 26-49.
- 勝又広太郎. 1988. ネギ類 *Allium Crops*. p. 1367-1387. 野菜園芸大辞典編集委員会編, 野菜園芸大辞典. 養賢堂, 東京.
- Kawakami, A. and M. Yoshida. 2002. Molecular characterization of sucrose:sucrose 1-fructosyltransferase and sucrose:fructan 6-fructosyltransferase associated with fructan accumulation in winter wheat during cold hardening. *Biosci. Biotech. Biochem.* 66: 2297-2305.
- Kawakami, A., Y. Sato, M. Yoshida. 2008. Genetic engineering of rice capable of synthesizing fructans and enhancing chilling tolerance. *J. Exp. Bot.* 59: 793-802.
- 川上顕・吉田みどり. 2006. 越冬作物はなぜ糖を蓄えるのか? -秋播コムギの雪腐病抵抗性とフルクタンとの関係-. *植物防疫.* 60: 76-80.
- Kawakami, A. and M. Yoshida. 2012. Graminan breakdown by fructan exohydrolase induced in winter wheat inoculated with snow mold. *J. Plant. Physiol.* 169: 249-302.
- 厚生労働省健康局がん対策・健康増進課栄養指導室. 2015. 日本人における野菜の摂取量サンキング.
- 小林一男. 1980. 農業雪害について. *農業気象.* 36: 207-216.
- 小林真, 湯川智行, 田瀬和浩. 1992. ライグラス類耐雪性の機構解明 1. 自然条件におけるフルクタン含有量の品種・部位間差. *日本草地学会誌.* 38 別: 143-144.
- 久保田明人・米丸淳一・上山泰史. 2008. ハイブリッドライグラスにおける耐雪性と融雪後のフルクタン含有率の関係. *東北農業研究.* 61: 83-84.
- 桑原達雄・阿部二郎・吉田みどり・入来規雄・高田兼則. 1995. 積雪下におけるコムギの糖含量と耐冬性との関係. *日本育種学会・日本作物学会北海道談話会会報.* 36: 8-9.

- 桑原達雄・阿部二郎・森山真久・入来規雄・吉田みどり，高田兼則．1997．秋播コムギ品種の生理・生態的形質と雪腐病被害との関係．育学雑．47: 271-277．
- 桑原達雄・湯川智行．2000．麦-高品質化に向けた技術開発-第4章諸障害耐性育種・回避技術 2 雪害・凍害・寒害．農林水産技術会議事務局編．農林水産研究文献解題 No.23，東京．282-304．
- Lee, R., S. Baldwin, F. Kenel, J. McCallum, R. Macknight. 2013. *FLOWERING LOCUS T* genes control onion bulb formation and flowering. *Nature Communications*. 4:2884.DOI:10.1038/ncomms3884.
- 前田博司．1998．北陸の雪．日本雪工学会誌．14: 51-54．
- Maeda, T., A. Watanabe, D. Z. Wambrauw, S. Osanai, K. Honda, S. Oku, H. Shimura, T. Suzuki, A. Yamasaki, Y. Okabe, K. Ueno and S. Onodera. 2017. Analysis of varietal difference in the fructooligosaccharide accumulation profile among onion (*Allium cepa* L.) cultivars grown by spring-sown cultivation. *Hort. J.* 86: 501-510.
- 松尾孝嶺．1941．積雪下の環境と冬作物の生育．雪氷．3: 60-65．
- 三室元気・守川俊幸．2016．タマネギ収穫調製法が細菌性の鱗茎腐敗症の発生に及ぼす影響．植物防疫．70: 582-588．
- 守川俊幸・西畑秀次・田村美佳・中田 均・浅井雅美・宮元史登．2013．追肥がタマネギ乾腐病の発生と収量に及ぼす影響．北陸病虫研報．62: 23-27．
- 永井 信．1967．春まきタマネギの生態ならびに生育相に関する研究（第2報）葉の重量および乾物率の変化．園学雑．36: 299-305．
- Nakajima, T. and J. Abe. 1994. Development of resistance to *Microdochium nivale* in winter wheat during autumn and decline of the resistance under snow. *Can. J. Bot.* 72: 1211-1215.
- Noureddine, B., K. Ueno, S. Onodera, N. Shiomi. 2005. Variation of fructooligosaccharides and their metabolizing enzymes in onion bulb (*Allium cepa* L. cv. Tenshin) during long-term storage. *J. Food Sci.* 70: 209-214.
- 農林水産省大臣官房国際部国際経済課．2018．農林水産物輸出入概況（2017年）．
- 農林水産省大臣官房統計部．2018．平成28年産野菜生産出荷統計．
- 農林水産省野菜・茶業試験場．1998．野菜の種類別作型一覧．野菜・茶業試験場研究資料．
- 8．
- 奥 聡志，鶴田 遊，上野敬司，小野寺秀一，前田智雄，実山 豊，鈴木 卓，志村華子．

2018. タバコプロトプラストを用いたタマネギ由来フルクタン代謝遺伝子の機能解析. 園学研. 17 別 2: 229.
- 大内 昭・大沢高志・西村十郎. 1983. タマネギ乾腐病を起こす 2 種の病原細菌, *Erwinia rhapsontici* (Millard 1924) Burkholder 1948 および *Pseudomonas marginaldis* pv. *marginalis* (Brown 1918) Stevens 1925. 日植病報. 49: 619-629.
- 大内 昭. 1998. タマネギ腐敗病. p. 504. 岸 國平編. 日本植物病害大辞典. 全国農村教育協会. 東京.
- 大西忠男・田中静幸. 2012. タマネギの作業便利帳. p. 47-51. 農山漁村文化協会. 東京.
- 佐々木淳・長濱 恵・青田盾彦. 1997. タマネギりん片腐敗病の発生実態と発生生態. 北日本病害虫研報. 48.
- 酒井 昭. 1982. 植物の耐凍性と寒冷適応. p.277-321. 学会出版センター. 東京.
- 執行正義. 2007. 第 6 章鱗茎類. p. 123-147. 金浜耕基編. 野菜園芸学. 文永堂出版. 東京.
- Shiomi, N., N. Benkeblia, S. Onodera. 2005. The metabolism of the fructooligosaccharides in onion bulbs: a comprehensive review. J. Appl. Glycosci. 52: 121-127.
- Shiomi, N. 2008. Food biochemical study on fructan and related synthesis enzymes. J. Appl. Glycosci. 55: 25-33.
- 宍戸良洋・斎藤隆. 1976. タマネギの花芽形成に関する研究 (第 2 報) 花芽形成における低温感応に対する苗の性状の影響. 園學雑. 45: 160-167.
- Suzuki, M., J. A. Cutcliffe. 1989. Fructans in onion bulbs in relation to storage life. Can. J. Plant Sci. 69:1327-1333.
- Tamura, Y., S. Aota, Y. Watanabe. 1986. Accumulation of nonstructural carbohydrate and snow endurance in winter annual forage crops. III. Influence of fertilizer nitrogen on accumulation of nonstructural carbohydrate and snow damage. J. Japan. Grasl. Sci. 32: 243-250.
- 田村良文. 1986. 飼料用麦類における非構造化炭水化物の蓄積と耐雪性. I. 秋季における非構造化炭水化物の蓄積様相. 日草誌. 32: 1-6.
- 田村良文. 1987. 越冬性イネ科牧草における非構造化炭水化物の蓄積. 農業技術. 42: 349-354.
- 富山県農業技術課. 2015. 富山の農業技術. 8: 6-7.
- Vijn, I., S. Smeekens. 1999. Fructan: more than a reserve carbohydrate? Plant Physiol. 120: 351-359.
- 若狭五郎. 1986. 北陸の雪の特性. 雪氷. 48: 14-20.

- 渡邊好昭. 2010. オオムギの耐雪性機構, 特に褐色雪腐病に対する抵抗性機構の解明. 東北農研セ研報. 112: 41-83.
- 山川邦夫. 2003. 野菜の生態と作型. p. 253-258. 農文協. 東京.
- Yoshida, M., J. Abe, M. Moriyama, T. Kuwabara. 1998. Carbohydrate levels among winter wheat cultivars varying in freezing tolerance and snow mold resistance during autumn and winter. *Physiol. Plant.* 103: 8-16.
- 吉田みどり・上野敬司・川上顕・塩見徳夫. 2003. 植物フルクタン研究とその代謝遺伝子. *化学と生物.* 41: 787-795.
- 吉村修一. 1965. タマネギ貯蔵中の腐敗におよぼす施肥の影響 (1) 3 要素の施肥法が腐敗におよぼす影響. 大阪農技セ研報. 2: 17-30.
- 湯川智行. 1998. フルクタンと植物の耐雪性. *化学と生物.* 38: 78-80.
- 湯川智行・渡辺好昭. 1991. コムギのフルクタン蓄積に関する研究 第1報 系譜上からみたフルクタン含有率と越冬性. *日作紀.* 60: 385-391.
- 湯川智行・渡辺好昭. 1995a. コムギのフルクタン蓄積に関する研究 第3報 品種のフルクタン重合度とクラスター分析による分類. *日作紀.* 64: 692-697.
- 湯川智行・渡辺好昭. 1995b. オオムギ, コムギのフルクタン蓄積と耐雪性に関する研究. *北陸農試報.* 37: 1-66.
- 湯川智行・渡辺好昭・山本紳郎. 1994. コムギのフルクタン蓄積に関する研究 第2報 越冬時におけるフルクタン重合度の変化. *日作紀.* 63: 430-435.
- Yukawa, T., Y. Watanabe, S. Yamamoto. 1995a. Effect of cold-dark treatment on fructan metabolism in barley. *Jpn. J. Crop Sci.* 64: 317-322.
- Yukawa, T., M. Kobayashi, Y. Watanabe, S. Yamamoto. 1995b. Fructan accumulation under cold treatments and its varietal difference in relation to the activities of sucrose-sucrose fructosyl transferase and fructan exohydrolase. *Jpn. J. Crop Sci.* 64: 801-806.

Summary

Onion is one of the most important vegetables in Japan, and as a result, demand for onions is always stable. However, in recent years, onion production has become unstable due to climate change. In Toyama prefecture, onion is sown in the fall, overwintered after transplanting, and harvested in early summer. However, Toyama is in a region that receives a large amount of snow, and damage from snow during overwintering can be a huge problem. Fructan accumulation is related to the overwintering ability of grass crops such as barley and wheat that are grown in snowy areas. The plants obtain fructose by decomposing fructan and this aids survival under snow cover and during regrowth following snow melt. A similar relationship between snow resistance and fructan accumulation has therefore been suggested in onion, which accumulates sugar and fructan as storage carbohydrates. This paper examined the effects of onion cultivation method and variety on fructan accumulation and survival after snow melt and is organized as follows.

In Part I, the causes and effects of snow damage on onion production were investigated in Toyama. An early transplantation date and high base rate of nitrogen fertilization were found to decrease survival rate following snow damage.

In Part II, cultivation tests were conducted to examine the effects of transplantation date and the amount of nitrogen during base fertilization on growth and survival after snow melt. Plants transplanted early or given a large base amount of nitrogen showed an increase in growth prior to snow cover, but had a decreased rate of the survival after snow melt.

In Part III, the relationship between growth and the accumulation of sugars and fructan were investigated in fall-planted onions in the snowfall zone under different cultivation conditions. Growth before snow cover was then compared with that after snow melt. Accumulation of sugars and fructan in the leaf blades and leaf sheaths was observed both before snow cover and after snow melt. Seedling and planting time were found to affect the sugar and fructan content of the leaf blades and sheaths before snow cover but not after snow melt. The amount of sugars and fructan were lower after snow melt than before snow cover, and the degree of polymerization of fructan in plants before snow cover was 11, whereas that in plants after snow melt was 5. These findings suggest that sugars and fructan are consumed by overwintering onions for metabolic activities and growth, and fructan, which has a higher degree of polymerization, was sequentially degraded. A positive correlation was also observed between the total sugar content, including fructan, and the dry matter content before snow cover, while a negative correlation with nitrogen content was revealed.

In Part IV, the effect of fructan accumulation before snow cover on the survival rate after snow melt was investigated. Under optimal transplantation conditions, in which fructans were able to accumulate immediately before snowfall, a 100% survival rate after snow melt was observed. In

contrast, the survival rate decreased to 80% following early transplantation, which resulted in a barely detectable amount of fructan before snow cover. These findings suggest a relationship between fructan accumulation before snow cover and survival rate after snow melt.

In Part V, the relationship between growth during snow cover and varietal differences in soluble carbohydrate accumulation and survival rates after snow melt was investigated. The survival rate after snow melt differed among varieties and was highest in the 'Tarzan' varietal, suggesting that overwintering ability under snow differs according to varietal. Meanwhile, no relationship was observed between the survival rate after snow melt and plant size from snow cover to after snow melt. A decrease in soluble carbohydrate accumulation was also observed from the start of snow cover until snow melt. The kestose content (1-kestose plus neokestose) of the leaf sheath after melting was also determined; here too it was highest in the 'Tarzan' varietal. These findings suggest that fructan is important for survival and growth following snow melt. In line with this, consumption of soluble carbohydrates under snow cover is also low, thereby affecting the amount of residual fructan after melting. These results suggest that the metabolism of soluble carbohydrates during snow cover is related to the overwintering ability of onions under snow.

In Part VI, the effects of temperature on the expression of fructan synthetase genes 1-SST and 6G-FFT were investigated. Expression of 1-SST increased rapidly when plants were grown at the low temperature of 0.5°C, but a rapid decrease was observed at 15°C, which is considered the optimal temperature for growth.

Overall, the above findings suggest that snow resistance in onions increases if excessive growth before snow accumulation is prevented. Moreover, fructan accumulation is associated with an increase in the overwintering ability of onions grown in snowy areas.