

トウビシの生育と収量成立に関する研究

第3報 果実の発育過程*

有馬 進・原田 二郎・田中 典幸

(佐賀大学農学部)

1992年1月31日受理

要 旨 : 水田に栽培したトウビシ (*Trapa bispinosa* Roxb.) の果実の発育過程を茎軸上の節位および開花時期の2つの側面から観察し、精果実重の決定機構に関する検討を行った。

いずれの分枝茎においても花芽の分化、開花、果実の生長などの諸過程は、茎軸上における節位の進行に同調しており、8月中に開花して順調な発育を示した果実はその発育程度に大きな変異が認められなかった。最終果実重と開花時期との関係をみた結果、精果実の得られる限界開花時期の存在が示され、開花開始期から9月中旬までの期間が精果実を得る有効な開花期間であることが明らかとなった。さらに、開花した花の精果実生産係数の推移に基づいて開花期間を細分すると、精果実生産係数が高く安定している8月中の開花前期、精果実生産係数が減少する9月上旬から中旬までの開花中期、および精果実生産係数が0となる限界開花時期をすぎた9月中旬以降の開花後期に分けることができた。また、果実の最終生長量は、開花前期内であれば、いずれの時期に開花したものであっても変異が小さく、分枝茎間の差異も小さかった。さらに、開花前期が同中期より長いために、開花前期に形成された精果実の数は総精果実数の大半を占めるものと考えられる。したがって、これらのことが、結果的に大多数の果実の生長量の変異を小さくし、平均精果実重を安定させている要因となっているものと考えられた。

キーワード : 開花、果実、結実率、精果実数歩合、精果実生産係数、トウビシ、ヒシ。

Growth and Yield Performance of the Water Chestnut (*Trapa bispinosa* Roxb.) III. Developmental process of fruit : Susumu ARIMA, Jiro HARADA and Noriyuki TANAKA (*Faculty of Agriculture, Saga University, Honjou, Saga 840, Japan*)

Abstract : Development of fruits of *Trapa bispinosa* Roxb. cultivated in paddy fields was investigated from the viewpoint of nodal succession along a stem and of flowering time, and variability of valuable fruit weight was analyzed.

Differentiation of flower buds, flowering, and growth of fruits proceeded together with increase in the number of leaves on the stem. The deviation in the phenomenon was small among the stems that flowered in August. By the comparison of the final weight of fruits whose flowering time differed, the existence of a time-limit in flowering for obtaining valuable fruits was noticed, and the effective flowering period was assumed to be from the first flowering time to mid-September. Furthermore, by the change of the ratio of valuable fruit number per flowers bloomed (RVNF), the period of flowering was classified into three stages : i. e. early (from first flowering time to late August), when the RVNF is high and stable ; middle (from beginning to mid-September), when the RVNF decreases ; and late flowering period (after mid-September), when the time of effective flowering reaches its limit and the RVNF becomes zero. In the early flowering stage, the variation in the final size and amount of fruits was small irrespective of the flowering time and the kind of stems. Also, a considerable percentage in total number of valuable fruits seemed to consist of the fruits whose formation had started at the early flowering stage, since the stage is much longer than the middle flowering stage. Consequently, the above-mentioned phenomenon is thought to be the factor contributing to the small variability in the size and amount of valuable fruits, stabilizing their average weight.

Key words : Flowering, Fruit, Percentage of fructification, Percentage of valuable fruits, *Trapa bispinosa* Roxb., Valuable fruit production efficiency, Water chestnut.

ヒシ科植物の果実は、堅果で大きさの著しく異なる2枚の子葉をもち、澱粉質¹²⁾の大型子葉が食用となる。ヒシの果実の発育に関しては、花器の構造^{6,13)}、授精と胚発生^{9,11)}、開花習性⁷⁾、果実の形態^{6,13)}などが植物学的に明らかにされている。しかし、果実の発

育を経済的な価値をもつ精果実の生産といった農学的な観点からみた研究は極めて少ない^{10,12)}。

著者らは、既報^{1,4,5)}において水田に栽培したトウビシの収量の成立過程を収量構成要素に基づいて解析した。その結果、収量は精果実数と密接な関係のもとに変動し、精果実数は初期生育の旺盛さと密接に関係して変動する最終葉冠数と1葉冠精果実数に

* 一部は、第189回(1990年4月)講演会において発表。本研究は文部省科学研究費によるものである。

伴って増減することを指摘した。また、その場合、平均精果実重は種々の条件下においても比較の変異が小さく安定した形質であることを示したが、その決定機構に関しては、ほとんど解析するに至らなかった。

そこで、本報ではトウビシの果実の発育過程を明らかにし、あわせて、収量の成り立ちを解析する際に必要な精果実重の決定機構に関する基礎的な検討を行った。これとともに、8月上旬から9月下旬の約2カ月間におよぼ開花期間中の開花時期が結実率および成熟した個々の果実の諸量に及ぼす影響について検討し、精果実の得られる限界の開花時期を明らかにした。

材料と方法

材料にはトウビシ (*T. bispinosa* Roxb.) を用い、1989年および1990年に佐賀大学農学部本庄水田にて前報⁹⁾と同様の露地・施肥条件を設けて移植栽培を行った。水田には湛水後、波板を用いて2.25 m² (1.5 m×1.5 m) の調査区画を、1989年には30区画、1990年には25区画設けた。施肥は元肥として N:P:K=4:4.6:4 gm⁻² 相当量を施した。苗は、4月5日からガラス室内の水槽において生育させた個体より1989年には5月17日、1990年には5月20日に採苗し、茎長を60 cmに切り揃えて各区画の中心部に1本ずつ (栽植密度:0.44 本/m²) 移植した。水深は、栽培期間を通じて、15 cmに保った。

1. 節位別の花芽および果実の発育過程の観察

花芽および果実の発育過程の観察には、1989年に上記の30区画に生育した個体を用いた。

1) 花芽の発育過程の観察には、8月30日に上記の区画のうち4区画から採取した約260個の葉冠を材料とし、花芽を実体顕微鏡下で各葉冠の茎軸から節位別に花柄最下部で切り離し、花蕾部および花柄を含む全縦長と花柄長を測定した。

2) 果実の発育過程の観察は、残りの26区画に生育した各葉冠において8月27日から8月30日の4日間に開花し、その後結実した果実について行った。すなわち、開花中の花の花柄にビニール紐でマーキングすると共にその花を着けた葉冠にも目印をした。目印をした葉冠は、8月31日から10月9日まで5日毎に各回約30個ずつ無作為に採取し、当該の花が順調に生育した果実の着生節位と生長量を測定した。果実は生重ならびに果実の高さ (果柄と果実の境界から頂冠までの長さ)、横幅 (両角端間の長さ)

および厚さ (果実の背腹両面で最も隆起している部分間の長さ)⁹⁾について測定した。また、太子葉については生重と乾物重ならびに果実の形状に対応した高さ、横幅および厚さについて測定した。

なお、花芽および果実の着生節位は葉の着生節位を基準として表示した。すなわち、葉身が展開中の葉の着生節位を第0節位とし、第0節位からの葉の節位数にそれぞれ展開後の節位 (基部方向) では正の、未展開葉の節位 (茎頂端方向) では負の符号を付して表した。

2. 結実率および開花時期と果実発育の関係の観察

開花時期と果実の生長過程ならびに最終生長量の関係をみるために、1990年に設けた25区画を用いて、6期の開花時期 (8月14日～16日、8月21日～23日、8月28日～30日、9月4日～6日、9月11日～13日、9月18日～20日、以下、便宜上それぞれの開花時期を、8月15日、8月22日、8月29日、9月5日、9月12日および9月19日と表す) の各時期に開花した約300個の花の花柄にビニール紐を捲いてマーキングし、その花を着けた葉冠にも目印をした。その後、それぞれの開花日から6週間目まで1週間毎に目印をつけた約50個ずつの葉冠において、マーキングした果実のうち生存果実数を調査して落果率 (100-生存果実数/マーキング花数×100, %) を算出した。また、結実率は4週目以降の着果率 (100-落果率, %) をもって示した。そのさい、採取した果実について生重、乾物重ならびに高さ、横幅、厚さを測定した。また、精果実数歩合は、5、6週目に採取した果実のうち、10 g以上の果実数の割合とした。さらに、開花花数のうち最終的に精果実になったものの割合を知るために、精果実数歩合と結実率を乗じて、精果実生産係数を算出した。一方、精果実が得られる限界の開花日を知るために、9月8日から9月28日までの毎日、開花中の約30個の花とその葉冠にマーキングしておき、収穫期の10月25日における開花時期別の果実生重を測定した。

結 果

1. 節位別の花芽および果実の発育過程

1) 花芽の発育過程

花芽は、茎軸上の未展葉節位において分化後まもなく花蕾部分が肥大生長するために、実体顕微鏡下では第一25節位前後から腋芽と区別された。1葉冠においては、花芽は数節間隔で1節に1つずつ着生

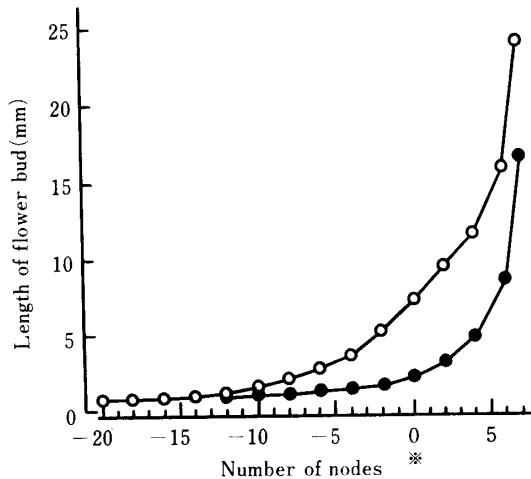


Fig. 1. Changes in length of flower bud by node.

*: The node where lamina opens.

○: Total length of flower bud.

●: Length of flower stalk.

Comparison among a number of flower buds belonging to different stems because of the separate distribution by node in each stem.

したため、以下の節位別の花芽および果実の発育過程の観察には多数の葉冠の各節に着生したものを一括して、順次、節位別に比較することにより観察を進めた。その場合、用いた葉冠は主茎、分枝あるいは分枝次数の区別は行わなかった。

花芽の縦長 (第1図) は、第一20節位で約0.1 mm、展葉節位 (第0節位) で6~7 mm、開花節位である第7節位では約25 mmとなった。花芽の生長を花蕾と花柄に分けてみると、花蕾は第一10節位前後から生長が顕著となり、展葉節位においては約5 mmで開花直前の約8割の大きさにまで達していた。一方、花柄は末展葉節位においてはほとんど伸長せず、展葉後第6節位から第7節位において著しく伸長した。なお、いずれの葉冠に形成されたものであっても、同節位の花芽の量的変異は小さかった。

花芽は第6節位まで水中にあったが、第6節から第7節位にかけて花柄が伸長することによって花蕾部が抽水し、第7節位で開花した。花は数時間後に閉花し、花柄の湾曲に伴って再び沈水した。

2) 果実の生長

花は沈水したのち、1対の宿がくを残し、果実として発育を開始した。果実と果実柄の生長を節位をおって観察した結果 (第2図)、果実柄は柄径を増しながらわずかに伸長し、ほぼ第18節位前後で生長を止めた。果実は第17節位前後から、その高さ、横幅および厚さを増し始めて、第28節位までに顕著な生長

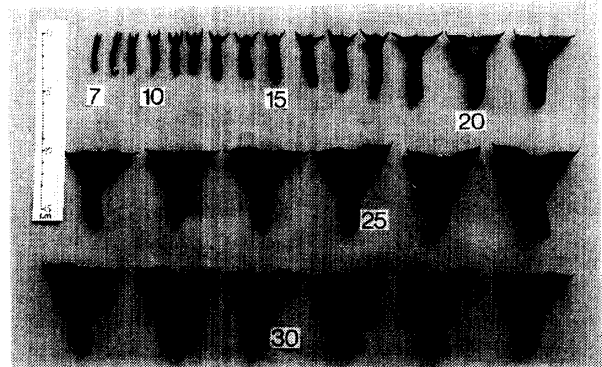


Fig. 2. Growth of fruit and fruit stalk by node. Numerals represent the number of nodes after the opening of lamina. The method of comparison is the same as Fig. 1.

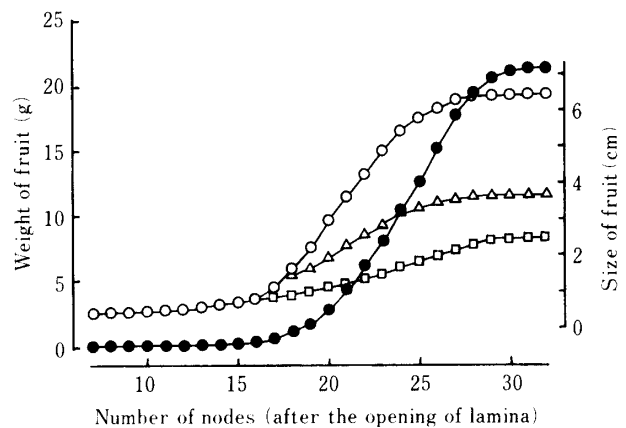


Fig. 3. Changes in weight and sizes of a fruit by node along a stem.

●: Fresh weight, ○: Width, △: Height, □: Thickness. The method of comparison is the same as Fig. 1.

を示し、第30節前後で大きさがほぼ一定となった (第3図)。果実の生重は、果実の大きさ (高さ、横幅および厚さ)、とくに果実の厚さと一致したS字曲線を示して増加し、第30節前後で約20 gに達し、それより下位節位ではほとんど一定となった (第3図)。なお、開花後、生重が約20 gに達するまでには、約35日を要した。

子房は2室で、各室に1個ずつの胚珠を持ち、いずれか一方の胚珠が大子葉として生長した。大子葉は、7ないし8節目から生長を開始し、第12節前後において隣室を押しつぶした状態にまで達した (第4図)。大子葉の生長過程を詳細にみると、果実とはほぼ同様な生長経過を示し、横幅と高さが第27節前後までに決まり、厚さがそれより2ないし3節下位の第30節前後まで増加した (第5図)。また、大子葉の生重は第27節前後まで顕著に増加し、乾物重は、

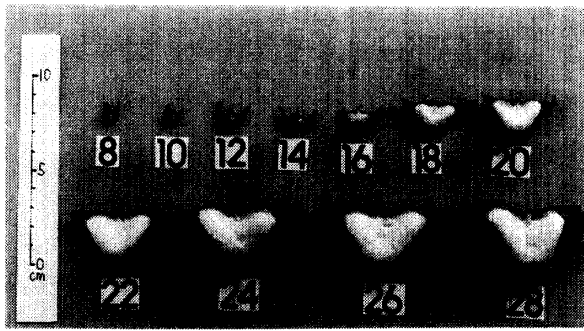


Fig. 4. Growth of large cotyledon by node. Numerals represent the number of nodes after the opening of lamina. The method of comparison is the same as Fig. 1.

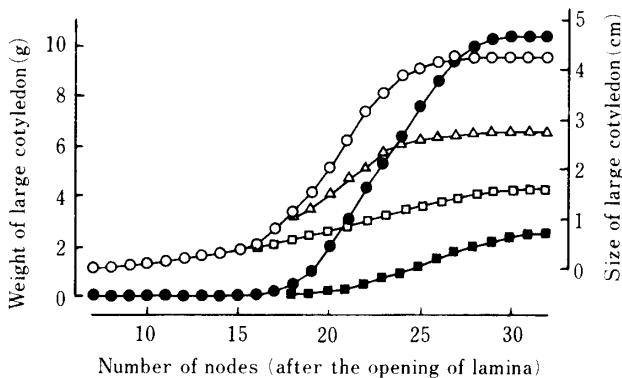


Fig. 5. Changes in weight and sizes of large cotyledon by node along a stem. ●: Fresh weight, ■: Dry weight, ○: Width, △: Height, □: Thickness. The method of comparison is the same as Fig. 1.

生重の増加が緩慢となった後も数節の間増加が続いた (第5図)。

成熟した果実は、外果皮、内果皮および大子葉からなった。果実中に占める大子葉の割合を節位別にみた結果 (第6図)、大子葉重の割合は第20節位前後まで急激に増加して約50%に達し、それより下位の節ではほとんど変化しなかった。なお、果実は、第40節位前後に至って茎軸より落果した。その後、淡赤色を呈した外果皮は、数週間で黒変して腐敗脱落した。

2. 結実率および開花時期と果実の発育の関係

観察した6時期のいずれの時期に開花した花も、その花から発育した果実のうち一部は、初期段階で生長を停止して落果した。落果率は開花後から3週目までの間に高く、4週目以降では極めて低くなった (第7図)。そこで、開花後4週目から6週目までの3時期の結実率の平均値を開花時期別に比較した

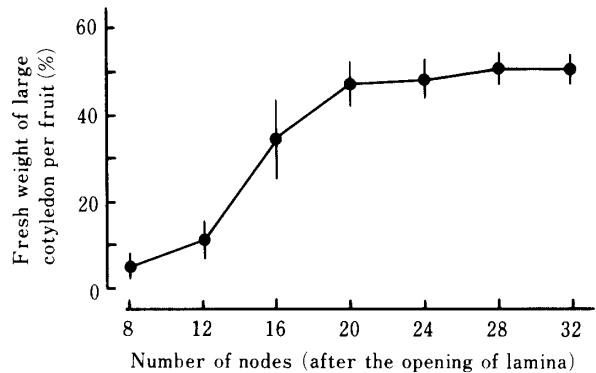


Fig. 6. Changes in the ratio of large cotyledon per fruit in fresh weight. Vertical bars indicate S.E.

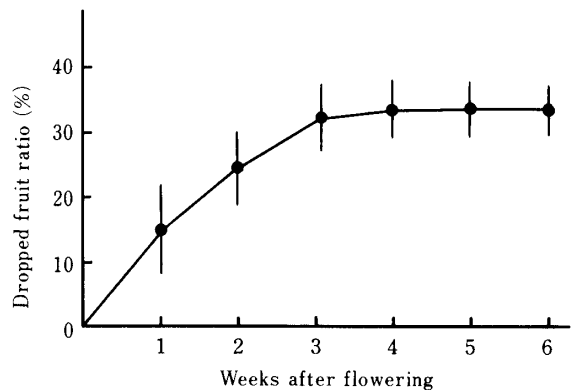


Fig. 7. Changes in the ratio* of fruits that had dropped. *: $(1 - \text{No. of viable fruits} \div \text{No. of marked flowers}) \times 100$. vertical bars indicate S.E.

結果 (第1表)、8月29日以前に開花した花の結実率は約74%でほぼ一定していたが、9月に入って開花した花では開花日が遅れるほど結実率が低下し、9月19日に開花したものでは50%を下回った。

また、開花後4週目以降の落果をまねがれた果実であっても、そのあるものは10g以上の精果実に達しないものが生じた。そこで、最終的な開花後5、6週目における精果実数歩合 (第1表) を開花時期別にみると、8月15日から8月29日までに開花し、順調に結実した果実は、その95%以上が精果実となったが、9月に入って開花した果実は開花日の遅れにともなって精果実と規定した10gに達するものが減少し、9月19日に開花したものは全果実が屑果実となった。そこで、精果実生産係数 (第1表) によって、各時期に開花した花が最終的に精果実になる割合を比較したところ、開花日が8月中の場合には係数が0.71~0.72でほぼ一定しており、花数の約7割が精果実となったが、開花日が9月に入ると係数

Table 1. Percentage of fructification and valuable fruits and valuable fruit production efficiency at various dates of flowering day.

Flowering day	15 Aug.	22 Aug.	29 Aug.	5 Sep.	12 Sep.	19 Sep.
Percentage of fructification (%)*	74.2	73.0	74.0	65.3	57.2	48.5
Percentage of valuable fruits number in whole fruits (%)**	95.0	98.5	98.0	83.5	70.3	0
Valuable fruit production factor***	0.71	0.71	0.72	0.54	0.39	0

*: (No. of viably fruits/No. of marked flowers $\times 100$; %), Average ratio among 4, 5 and 6 weeks after flowering.

**: (No. of valuable fruits/No. of viably fruits $\times 100$; %).

***: $* \times ** \times 10^{-4}$.

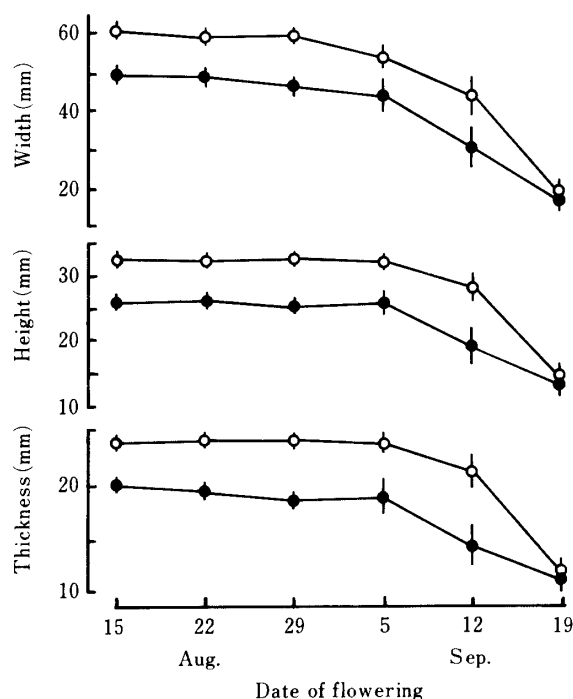


Fig. 8. Relationship between the date of flowering and sizes of fruits.

●: 3 weeks after flowering, ○: 6 weeks after flowering. Vertical bars indicate S.E.

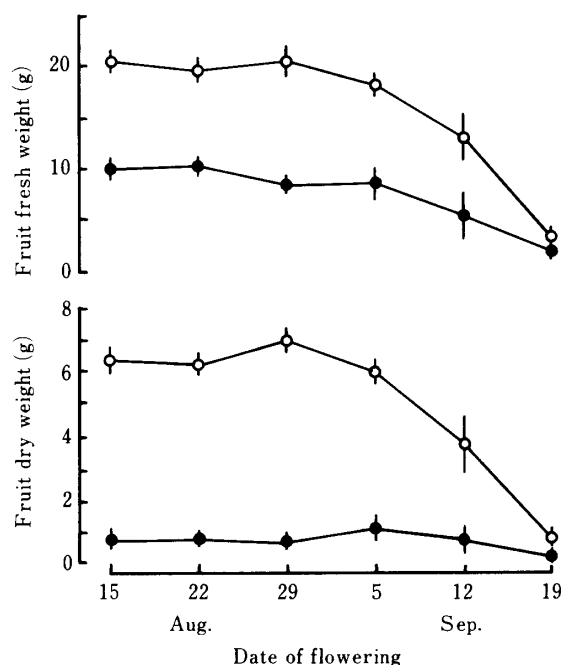


Fig. 9. Relationship between the date of flowering and fruit weight. See Fig. 8. for the symbols.

が急速に低下し、精果実になる花の割合が減少した。

開花日が果実の生長過程に及ぼす影響を詳細に検討するため、開花後3週および6週目の果実の生長量を開花時期別に比較した結果、高さ（第8図）は、8月15日から9月5日までに開花した果実間には、ほとんど変異が見られなかったが、それ以降に開花した果実では開花時期が遅くなるにしたがって小さくなった。また、果実の横幅は高さより開花時期の影響を早期に受け、9月5日に開花したものから小さくなる傾向を示した。開花後6週目の果実生重は、8月29日までに開花した果実は

約20gであったが、それ以降では次第に減少し、9月19日に開花したものでは10gを超えることはなかった（第9図）。果実の生重、乾物重に対する開花時期の影響は、3週目よりも6週目の果実において顕著であり、果実の发育の後半の過程が開花日の遅延の影響を大きく受けた。また、開花後6週目の大子葉生重が果実生重に占める割合（第10図）は、開花時期が遅くなるほど高まり、果皮の生長が相対的に劣ることを示した。

精果実を得ることができる最終的な開花日を詳細に調査した結果（第11図）、果実重は開花日が9月

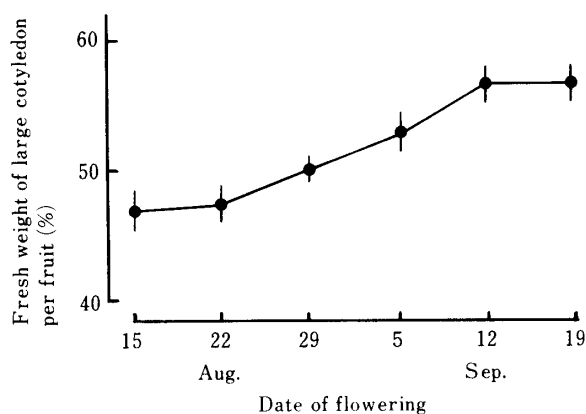


Fig. 10. Relationship between the date of flowering and the ratio of large cotyledon per fruit. Vertical bars indicate S.E.

10日以降になると急激に減少し始め、9月15日を境として生重が10gを下回った。したがって、精果実数歩合が0になる時期は9月15日頃であり、第1表の結果とほぼ一致した。

考 察

本報では水田に栽培したトウビシの果実の発育過程を茎軸上の節位および開花時期の2つの側面から観察した。

まず、開花期の影響についてみると、本研究の結果、限界開花時期の存在が示され、8月中旬から9月中旬までの期間が精果実を得る有効な開花期間であることが明らかとなった。さらに、開花した花の精果実生産係数の推移に基づいて開花期間を細分すると、精果実生産係数が安定している8月中旬から下旬までの開花前期、精果実生産係数が減少する9月上旬から中旬までの開花中期、および精果実生産係数が0となる限界開花時期をすぎた9月中旬以降の開花後期に分けることができた。

そこで、これら3つの開花時期に開花し、結実した各果実の発育条件に着目し、果実の発育経過と収量成立の関係について考察する。その場合、結果の1で明らかにしたように、開花前期に開花した花は、展葉後第30~35節で成熟果実となった。一方、開花は展葉後第7節において起ることを考慮すると、通常の条件下における果実の成熟には展葉後節位数にして約23~28節位だけ進行する期間を要すると考えられる。もちろん、展葉速度は生育時期によって異なるが早い場合で約1.5枚/日、遅い場合で約0.8枚/日であったこと²⁾、を考慮すると個々の果実の開花から成熟までには約20~30日の日数が必要とな

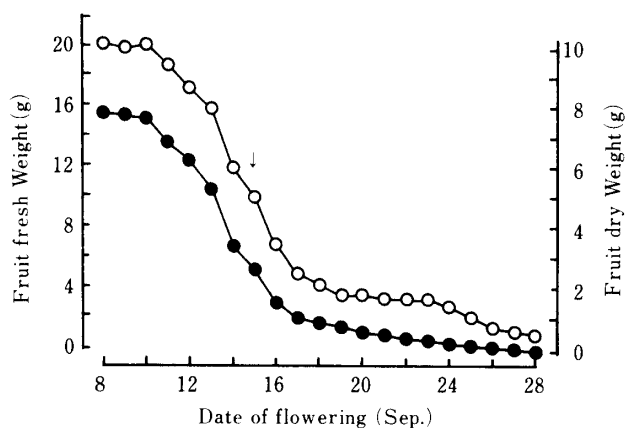


Fig. 11. Detailed relationship between the date of flowering and fruit weight in September.

↓: The limit of flowering for obtaining valuable fruits.

○: fresh weight, ●: dry weight.

ると考えられる。したがって、上記の点を考察するに当たっては開花からこの期間内の果実の発育条件を検討することになる。

まず、開花前期に開花した花は結実率、精果実数歩合がともに高かった。その理由は、開花前期の果実が発育する9月下旬までの期間が当地域においては日平均気温が20℃を超える高温期であることに加えて、日較差が徐々に大きくなるという温度条件に恵まれているためであろうと考えられる。また、同期間内には、立葉の群落が形成されており^{2,3)}、群落の生産力が高く維持されていることも重要な要因の1つであると考えられる。開花前期は、精果実生産係数が高いために、この時期に多くの開花数を確保すれば結果的に多収となることが予想される。既報⁵⁾において開花開始期の早晩が収量と密接な関係にあることを指摘したが、このことは開花開始期の早晩に伴って開花前期の長さが変化し、開花数の増減を通じて精果実数に影響を及ぼしたものと推察される。

次いで、開花中期に開花して結実した果実は、9月中旬から10月中旬にかけて温度条件⁵⁾が悪化し、茎葉の生育が次第に衰える条件下で生長するために小粒化すると考えられる。したがって、開花中期期間の長短は小粒精果実数の増減を通じて平均精果実重に影響を及ぼすであろう。しかし、これまでの種々の試験栽培において平均精果実重が必ずしも大きくは変動しなかったことを考慮すると^{4,6)}、開花中期期間が栽培条件あるいは茎葉の生育の程度にかかわらず、長さとしては大きく変動するものではなくほぼ

一定の日数であったものと推測される。このように考えると、開花中期は、栽培条件よりもむしろ栽培地の9月中旬以降における気候条件、すなわち、温度等の登熟条件の推移によってその時期と長短が決まってくるのではないかと考えられる。

続いて、開花後期は限界開花時期以降であり、収量を問題にする場合には解析の対象とはならない。ただし、限界開花時期前後に開花した果実の最終生重(第11図)をみると、9月10日から17日にかけて開花したもので急激に減少することが認められた。この事実は9月中旬に開花した果実の生長が10月中旬における温度条件の低下とこれに伴う茎葉の生育の劣悪化に伴って急速に停止したことを示唆するものである。

一方、本報で節位別にみた花芽および果実発育過程の観察は、上記の開花期の視点からみるとすべて開花前期のものを対象としており、その観察結果は大多数の正常に発育する精果実の発育経過を示しているものと考えられる。そこで、開花前期に開花した果実の発育過程に着目し、平均精果実重が安定する機構について以下に検討したい。本報における果実の節位別発育過程の調査は、主茎を含めて異なる発生次位、発生節位の分枝茎について調査したものであった。しかし、いずれの分枝茎においても花芽の分化、開花、果実の生長などの諸過程は、茎軸上における節位の進行に同調したものであり、同じ時期に発育を開始した果実はその発育程度に大きな差異が認められなかった。また、果実は開花前期内であれば、いずれの時期に開花したものであっても最終生長量の変異が小さく、分枝茎間の差異も小さかった。さらに、開花前期は約1カ月であるのに対し同中期は約半月と短いために、開花前期に形成された精果実の数は総精果実数の大半を占めるものと考えられる。したがって、これらのことが、結果的に大多数の果実の生長量の変異を小さくし、平均精果実重を安定させる要因になっているものと考えられた。

引用文献

1. 有馬 進・田中典幸・松本和大 1989. ヒシの発育形態と生産に関する研究 第7報 窒素施肥がトウビシの生育収量に及ぼす影響. 日作九支報 56: 92—96.
2. Arima, S., N. Tanaka and F. Kubota 1990. Growth of vegetative organs in water chestnut (*Trapa bispinosa* Roxb.). Bull. Fac. Agric. Saga Univ. 68: 49—64.
3. 有馬 進・田中典幸・原田二郎 1990. ヒシの発育形態と生産に関する研究 8. 抽水葉(立葉)群落の形成と構造. 日作紀 59 (別1): 138—1391.
4. 有馬 進・田中典幸・原田二郎・松本和大・窪田文武 1992. トウビシの生育と収量成立に関する研究. 第1報 収量および収量構成要素と葉冠数の変化関係. 日作紀 61: 223—228.
5. 有馬 進・原田二郎・田中典幸 1992. トウビシの生育と収量成立に関する研究. 第2報 立葉群落の形成、開花および精果実数の関係. 日作紀 61: 229—234.
6. Gibelli, G. and F. Ferrero 1891. Ricerche di anatomia e morfologia allo sviluppo dell' ovolo e del seme della *Trapa natans* L. Malpighia 5: 1—64.
7. Kadono, Y. and E.L. Schneider 1986. Floral biology of *Trapa natans* var. *japonica*. Bot. Mag. Tokyo 99: 435—439.
8. Kadono, Y. 1987. A preliminary study on the variation of *Trapa* in Japan. Acta Phytotaxon. Geobot. 38: 199—210.
9. 岸川英利・百島敏男 1980. ヒシの種実の発育について. 日作九支報 47: 29—32.
10. Kusum Bharadwaj and V. Chandra 1980. Water chestnut (*Trapa*): A supplement to cereals and a conserver of riverine waste lands. Biol. Mem. 5: 5—12.
11. Manasi Ram 1954. Floral morphology and embryology of *Trapa bispinosa* Roxb., with a discussion on the systematic position of the genus. Phytomorphology 6: 312—323.
12. 百島敏男・中村大四郎 1979. ヒシに関する研究. 佐賀県農業試験場研究報告 19: 83—111.
13. 内田萬二 1974. ヒシ. 佐賀女子短大研究紀要 8: 13—23.