

ニホンナシにおける 9-hydroxy-10-oxo-12(Z), 15(Z)-octadecadienoic acid (KODA)が与える影響 ～花芽形成促進および休眠打破効果について～

(独)農研機構 果樹研究所 栽培・流通利用研究領域 阪本大輔

1. はじめに

ニホンナシをはじめ果樹のような永年生作物において、果実の安定生産のためには、毎年充分量の花芽が形成され、形成された花芽が確実に開花して結実するように維持管理する必要がある。ニホンナシの花芽は開花前年の6、7月に分化を開始し、その後約3ヶ月の間に分化・発達が進み、休眠に入る。花芽は通常、短果枝や長果枝の頂部に形成されるとともに、長果枝の腋芽の一部にも形成される。腋芽では、環境条件や樹体栄養条件により花芽形成の割合が変化するが、ここで生じる花芽の多寡が翌年の生産量に影響する。一般的に、果樹の花芽形成には気象条件や、樹体内の炭水化合物と窒素の量的関係を含む樹体栄養条件といった環境要因により影響を受けるとされている(伴野ら, 1984)。ニホンナシ「幸水」は果実品質が優れることから、現在、我が国のニホンナシ栽培面積の4割程度を占めている主力品種であるが、腋花芽の着生不良、短果枝の維持が難しいことなど栽培面での課題が多く(吉岡・松波, 2000)、安定した花芽着生促進技術が求められている。また、近年、九州各県におけるニホンナシの施設栽培では、発芽や開花が不良となる「眠り症」と呼ばれる発芽障害が発生し、大きな問題となっている。現

在のところ、本障害の原因は特定されていないが、暖冬年に多発すること等から自発休眠の覚醒遅延が関与しているものと考えられている。今後温暖化に伴い秋冬期の高温化が進むと、ニホンナシ等落葉果樹では自発休眠覚醒に必要な低温に十分な時間遭遇することができず、発芽障害が頻発することが予想される。現在、低温遭遇時間不足を補い発芽を促進するための休眠打破剤としてシアナミド剤が利用されているが、シアナミドは肝臓のエタノール代謝を抑制する等人体に対する影響があり、より安全性の高い自発休眠打破剤の開発が望まれている。

9-hydroxy-10-oxo-12(Z), 15(Z)-octadecadienoic acid (KODA)は、オキシリピンと呼ばれる一群の代謝物質に属し、アオウキクサの花芽形成に関係する物質として発見された(Yokoyama et al., 2000)。KODAの生合成経路を図-1に示したが、KODAは、リノレン酸(C18:3)が9-リボキシゲナーゼにより酸化され、その後幾つかのステップを経て合成される。同じオキシリピンに属する化合物としては、植物ホルモンの一種であるジャスモン酸が知られており、KODAについても生理活性物質としての利用が期待される。アサガオは、一回の暗処理(16時間)を与えることにより連続照明下においても花芽誘導が可能で

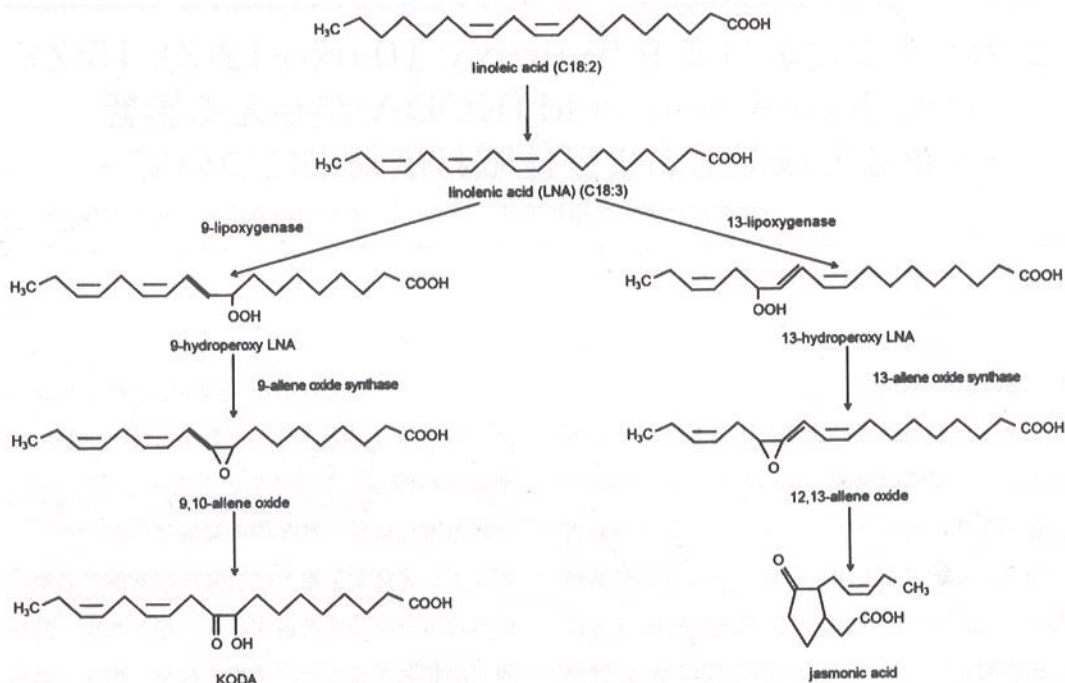


図-1 KODA およびジャスモン酸の生合成経路

あるが、この暗処理中に子葉中のKODA含量が急増し、照明下に戻されると1時間以内に元の低レベルまで減少することから、KODAの花芽形成への関与が推測されている(Suzuki et al., 2003; Yokoyama et al., 2005)。また、リングにおいても花芽分化開始時期にKODAを処理することにより、花芽着生率の向上が認められ、草本植物だけでなく木本植物に対しても花芽形成促進作用を示すことが報告されている(Kittikorn et al., 2010)。さらには、イチゴにおいて、前休眠(夏季休眠)期にKODA(10および100 μ M)を処理すると、休眠率は75%(100 μ M)および20%(10 μ M)まで低下し、休眠しない個体では開花も確認されたことから、KODAは休眠抑制に関与すると推定されている(横山, 2005)。

これらのことから、筆者らは、前述したニホ

ンナシの花芽不足や発芽障害の問題にKODAが役立つのではと考え、ニホンナシに対するKODAの休眠打破効果および花芽形成促進効果について試験を実施したので、その概要について紹介する。

2. KODAの花芽形成促進効果

ニホンナシにおける花芽分化開始期は、短果枝頂芽は6月中旬、長果枝腋芽は7月上旬以降であることが明らかになっている(Banno et al., 1986)。そこで、花芽分化開始期前後のKODA処理が、ニホンナシの花芽形成に及ぼす影響について短果枝および長果枝で検討した。

(1) 短果枝

ニホンナシの花芽には、12枚のりん片の内側に、1個の主芽と0~2個の副芽が含まれている

混合花芽で、芽によって副芽の数が異なる。花芽の主芽は花原基（後に花穂を形成する）であり、副芽は成長点または成長点から分化した花原基（後に花穂を形成し、子花となる）である（伴野ら, 1985）。副芽は主芽が花原基に分化した後にその基部に形成されることから、副芽の数が多いほど花芽の発達が進んでいると考えられる。また、花原基は成長点から分化す

ることから、成長点の副芽よりは花原基の副芽を持つ方が花芽としての発達の程度が進んでいると考えられる(図-2)。今回、筆者らは、花芽着生が良好で短果枝維持が容易な「新星」および花芽着生が不良で短果枝維持が難しい「幸水」を用いてKODAの散布が短果枝頂花芽に含まれる副芽の数と種類（成長点であるか花原基であるか）に及ぼす影響について試験を実施した。

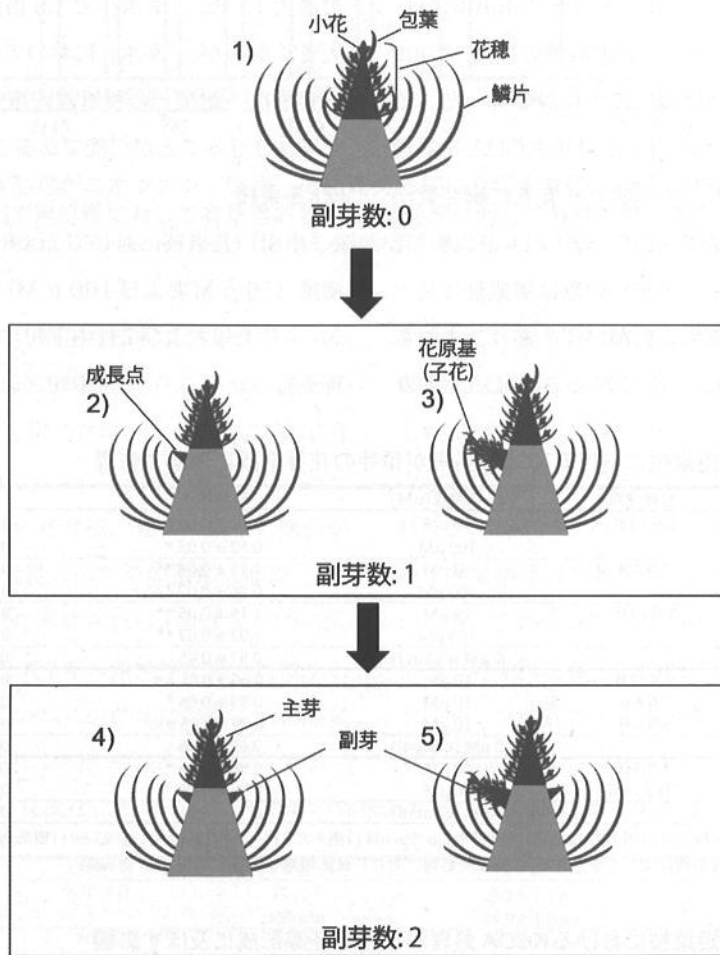


図-2 ニホンナシ花芽の分化発達段階別の模式図。ニホンナシの花芽は12枚のりん片の内部に主芽と0-2個の副芽を含む混合花芽である。主芽が花芽分化（後に花穂形成）すると、主芽基部に副芽（成長点）が0-2個形成される。副芽の成長点がさらに花芽分化する場合もあり（後に花穂を形成し、子花となる）、花芽の中に含まれる副芽の数と種類（成長点であるか花原基であるか）から次の5パターンに分類できる；1)副芽0、2)副芽1（成長点1）、3)副芽1（花原基1）、4)副芽2（成長点2）、5)副芽2（成長点1、花原基1）。

2007年に、ニホンナシ「新星」の短果枝に対し、KODAの濃度(10 μ Mおよび100 μ M)と時期(6月中旬, 7月上旬, 7月中下旬)を変えて散布処理を実施し、次年度の開花時に短果枝頂花芽に含まれる副芽数と種類について調査した。その結果、いずれの処理においても無処理に比べて副芽数が増大したが、特に7月上旬および7月中下旬に10 μ MのKODAを散布した場合に、副芽数の増加が顕著であった。2008年には、10 μ Mの濃度を用いて処理時期の拡大、2009年度には2回処理についての検討を行った。その結果、7月上中旬に10 μ MのKODAを処理することによって、3年間とも有意に副芽数が増加することが確認された(表-1)。一方、花原基となった副芽(子花)の数は無処理に比べて有意な増加が認められない年もあり、これらのことから、ニホンナシに対してKODAは花芽

形成促進というよりも芽の発達促進に働き、結果として副芽が増加しているものと推定された。これらの結果を受けて、短果枝頂芽の盲芽率が高く、短果枝の維持が困難な「幸水」について、同様の検討を行った。2008および2009年の2年間の検討の結果、「幸水」においても副芽数が増加する傾向が認められた(表-2)。

副芽数の増加程度は、無処理に対して「新星」で最大1.7倍、「幸水」で1.6倍程度とそれほど大きくないが、「幸水」においては、短果枝維持の容易な「新星」の無処理程度までには副芽数を増加させることが可能であることが判明した。

(2) 長果枝

「幸水」長果枝に対して2006年にKODAの濃度(10 μ Mおよび100 μ M)と時期(6月中旬, 7月上旬および7月中下旬)を変えて散布処理を行ったところ、6月中旬と7月上旬の100 μ

表-1 「新星」短果枝におけるKODA処理が頂芽の花芽形成に及ぼす影響²

年次	処理時期	処理濃度(μ M)	副芽数	子花数
2007	6月13日	10 μ M	0.88 \pm 0.06 * ^y	0.40 \pm 0.05 ** ^y
		100 μ M	0.82 \pm 0.05 *	0.29 \pm 0.05 *
	7月3日	10 μ M	1.15 \pm 0.06 **	0.36 \pm 0.05 **
		100 μ M	0.86 \pm 0.07 *	0.41 \pm 0.05 **
	7月19日	10 μ M	1.15 \pm 0.05 **	0.31 \pm 0.05 *
		100 μ M	1.02 \pm 0.07 **	0.33 \pm 0.05 *
-	0 μ M (Control)	0.67 \pm 0.05	0.14 \pm 0.03	
2008	5月27日	10 μ M	0.60 \pm 0.05 n.s.	0.26 \pm 0.04 n.s.
	7月4日	10 μ M	0.89 \pm 0.06 *	0.19 \pm 0.04 n.s.
	8月4日	10 μ M	0.79 \pm 0.05 n.s.	0.21 \pm 0.04 n.s.
	-	0 μ M (Control)	0.69 \pm 0.06	0.16 \pm 0.04
2009	7月3日	10 μ M	0.90 \pm 0.06 *	0.30 \pm 0.05 *
	7月3,13日	10 μ M	0.99 \pm 0.06 **	0.28 \pm 0.05 n.s.
	-	0 μ M (Control)	0.73 \pm 0.06	0.17 \pm 0.04

² 平均値 \pm 標準誤差 (n=78-120 (1樹あたり8-20芽) (2007年), n=99-108 (1樹あたり14-20芽) (2008年), n=95-99 (1樹あたり12-19芽) (2009年)).
^y**は、1%で*は5%で無処理に対して有意差あり。nsは無処理に対して有意差無しを示す (Dunnett's Test).

表-2 「幸水」短果枝におけるKODA処理が頂芽の花芽形成に及ぼす影響²

年次	処理時期	処理濃度(μ M)	副芽数	子花数
2008	7月4日	10 μ M	0.70 \pm 0.08 ** ^y	0.32 \pm 0.05 ** ^y
	-	0 μ M (Control)	0.43 \pm 0.06	0.17 \pm 0.04
2009	7月3日	10 μ M	0.72 \pm 0.06 **	0.43 \pm 0.05 n.s.
	7月3,13日	10 μ M	0.72 \pm 0.06 **	0.38 \pm 0.04 n.s.
	-	0 μ M (Control)	0.50 \pm 0.05	0.34 \pm 0.04

² 平均値 \pm 標準誤差 (n=82-84 (1樹あたり18-26芽) (2008年), n=118-121 (1樹あたり15-28芽) (2009年)).
^y**は、1%で*は5%で無処理に対して有意差あり。nsは無処理に対して有意差無しを示す (Dunnett's Test).

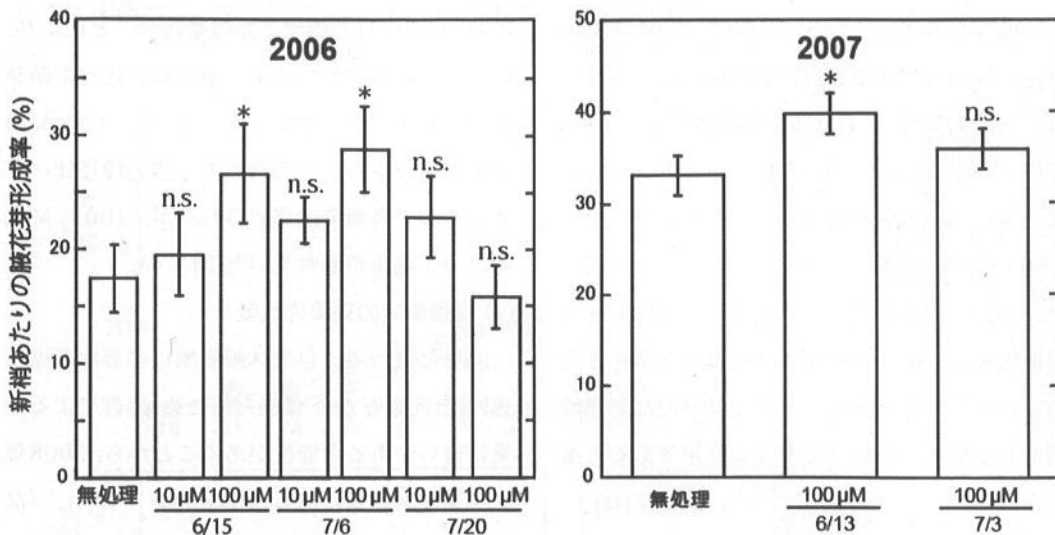


図-3 KODA 処理がニホンナシ ‘幸水’ の腋花芽形成に及ぼす影響(2006, 2007 年). *は5%で無処理に対して有意差あり. nsは無処理に対して有意差無しを示す (Fisher’s Least Significant Difference Test). (図中の縦線は標準誤差を示す n=5-10)

M 処理において、腋花芽形成率が有意に増加した (図-3)。2007 年には、100 μM の濃度で 6 月中旬と 7 月上旬に処理を行ったところ、6 月中旬の処理で腋花芽形成率が増加した (図-3)。ニホンナシの花芽は、通常、新梢の成長が停止した後、引き続きいてその頂部に形成され、その後、葉腋部に形成される (伴野ら, 1982)。2006 年および 2007 年の新梢停止期を比較すると、2006 年に比べて 2007 年は早期に新梢成長

が停止しており、2006 年の無処理区の平均新梢長は 132 cm であるのに対し 2007 年は 119 cm と短くなっている (表-3)。それゆえに、腋花芽の分化は 2007 年の方が早く開始したと推定され、このことが 2007 年の 7 月上旬の KODA 散布に効果が認められなかった原因である可能性がある。これらのことは、KODA 処理の最も効果的な時期は花芽分化開始直前であり、処理のタイミングが遅れると十分な効果をもたらさな

表-3 ‘幸水’ 長果枝における KODA 処理が新梢あたりの腋芽数(花芽+葉芽)および新梢長に及ぼす影響²

年次	処理時期	処理濃度(μM)	腋芽数	新梢長 (cm)
2006	6月15日	10 μM	23.7 ± 1.1 n.s. ^y	130 ± 6 n.s. ^y
		100 μM	24.0 ± 1.0 n.s.	124 ± 5 n.s.
	7月6日	10 μM	25.7 ± 1.0 n.s.	126 ± 4 n.s.
		100 μM	25.0 ± 0.8 n.s.	133 ± 5 n.s.
	7月20日	10 μM	25.4 ± 0.7 n.s.	142 ± 4 n.s.
		100 μM	26.7 ± 0.5 n.s.	140 ± 3 n.s.
	-	0 μM (Control)	25.0 ± 0.7	132 ± 4
2007	6月13日	100 μM	18.7 ± 0.3 n.s.	119 ± 2 n.s.
	7月3日	100 μM	19.9 ± 0.3 n.s.	118 ± 2 n.s.
	-	0 μM (Control)	19.9 ± 0.3	119 ± 2

² 平均値±標準誤差 (n=28-30 (1樹あたり4-6新梢)) (2006), n=140-149 (1樹あたり11-15新梢)) (2007).

^y nsは無処理に対して有意差無しを示す (Dunnett’s Test).

い可能性を示唆している。さらに、2007年の腋花芽形成率の増加割合は、2006年より小さくなった。無処理区における腋花芽形成率が2006年の17%に対して、2007年は33%と高かったことから腋花芽の着生が良好な場合には、KODAの処理効果が小さくなることが判明した。つまり、KODAによる長果枝の腋花芽形成促進効果は、腋芽に形成された葉芽が条件さえ良ければ花芽に分化するような境界的な発達段階にある場合にそれを促進する作用であると推定される。

3. KODAの自発休眠打破効果

(1) 「幸水」花芽における処理濃度の違いが休眠打破に及ぼす影響

茨城県つくば市の自然条件下において、ニホンナシ「幸水」の自発休眠は、10月中旬に最も深くなり、その後、徐々に覚醒し12月下旬には完了する。筆者らは、2006年12月初旬に圃場から採取した自発休眠覚醒前の「幸水」1年生枝を用いて、KODA処理による休眠打破効果を調査した。その結果、100 μ Mおよび1000 μ Mの濃度で、無処理に対し有意に萌芽率が上昇し、KODA処理による休眠打破効果が確認された(表-4)。さらに、2007年には休眠の深さが異なる時期に採取した枝にKODA処理を行ったと

ころ、100 μ Mの濃度で処理を行うことにより、いずれの時期においても、無処理に比べて萌芽率が上昇することが明らかになった。10 μ Mの濃度で処理を行った場合にも、無処理に比べて萌芽率の上昇傾向は認められたが、100 μ M処理の方が効果が優れていた(図-4)。

(2) 品種間での効果の比較

品種によって、自発休眠覚醒に必要な低温遭遇時間(低温要求量)は異なるため、処理による効果に違いがある可能性があることから、2008年に自発休眠状態にあるニホンナシ「幸水」、「なつしずく」および「豊水」の3品種を用いて、圃場から採取してきた1年生枝にKODA 100 μ Mを処理した。その結果、「幸水」では、2007年同様、無処理に先行して萌芽率が上昇した。また、「なつしずく」においても、「幸水」と同様な傾向を示し、休眠打破効果が認められた。一方、「豊水」においては、無処理に比べて最終的な萌芽率は高くなったものの、前述の2品種と比べるとその効果は小さい傾向であった(図-5)。「幸水」および「なつしずく」の低温要求量はほぼ同様であるのに対し、「豊水」はこの2品種より少ないことから(須藤ら、2009; 浅野・奥野、1990)、品種による効果の差は自発休眠覚醒程度の差に起因する可能性がある。

(3) シアナミドとの効果の比較

表-4 KODA処理がニホンナシ「幸水」花芽の自発休眠打破に及ぼす影響

処理区	萌芽率(%) ^z
KODA 10 μ M	78.9 \pm 10.0 ab ^y
KODA 100 μ M	98.0 \pm 2.0 a
KODA 1000 μ M	100.0 a
無処理	30.4 \pm 18.1 b

^z 調査は加温21日後に行った。

^y 平均値 \pm 標準誤差(n=3-5)。異なるアルファベットは5%の危険率で有意差有り(Sheffe's test)。

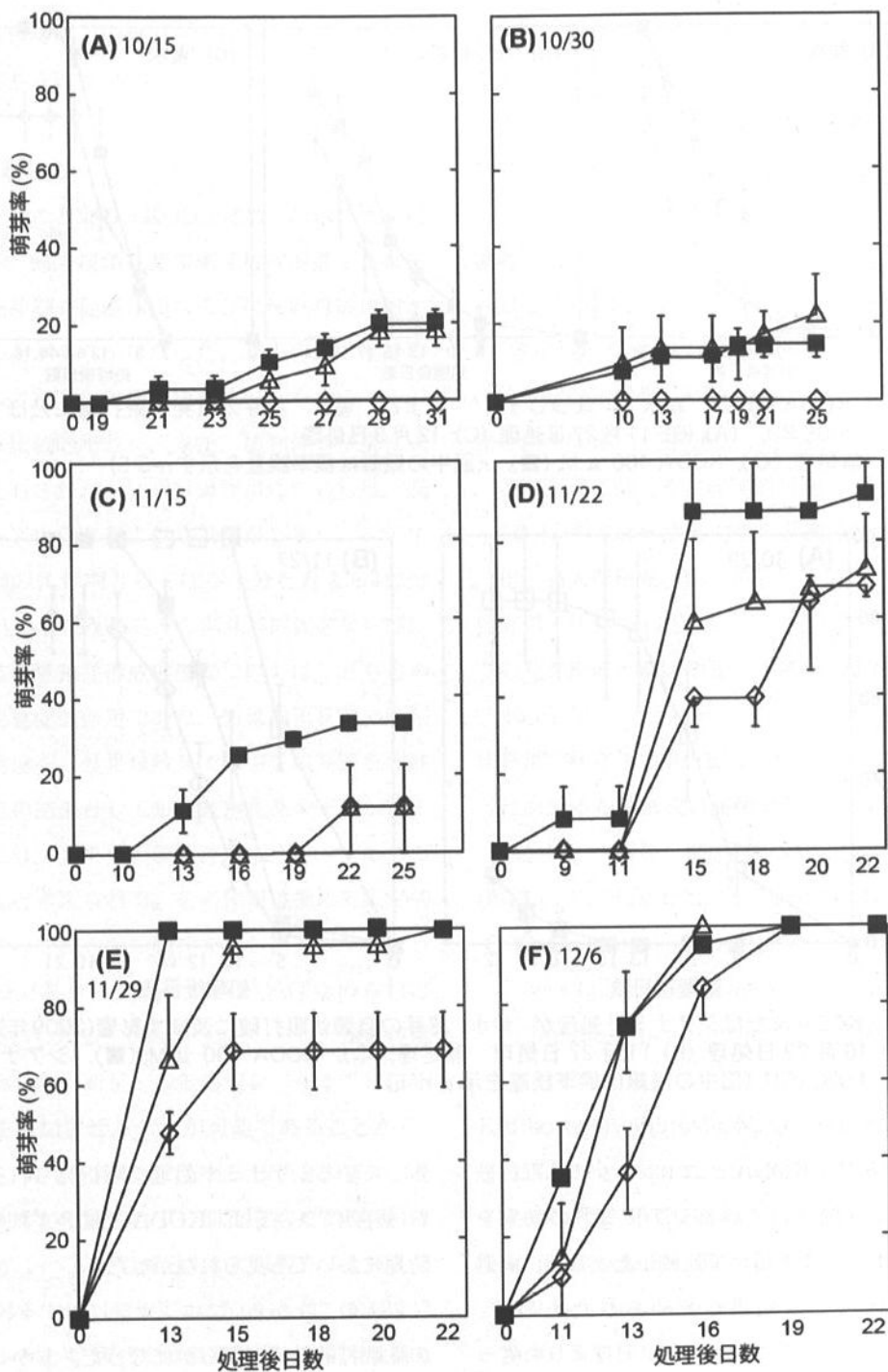


図-4 処理濃度の違いが‘幸水’花芽の自発休眠打破に及ぼす影響(2007年)。処理日；(A)10月15日，(B)10月30日，(C)11月15日，(D)11月22日，(E)11月29日，(F)12月6日。無処理；(◇)，KODA 10 μM；(△)，KODA 100 μM；(■)。(図中の縦線は標準誤差を示すn=3)

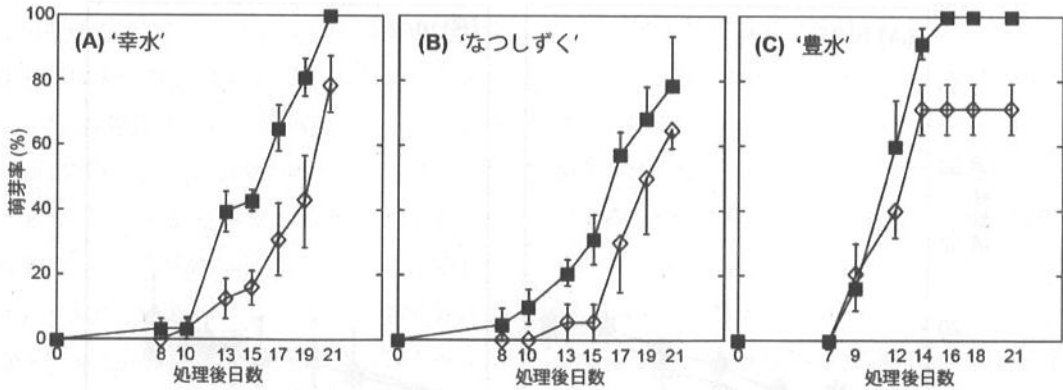


図-5 KODA処理が「幸水」, 「なつしずく」および「豊水」花芽の自発休眠打破に及ぼす影響(2008年). (A), (B); 11月27日処理, (C); 12月3日処理. 無処理; (◇), KODA 100 μ M; (■). (図中の縦線は標準誤差を示す n=3-5)

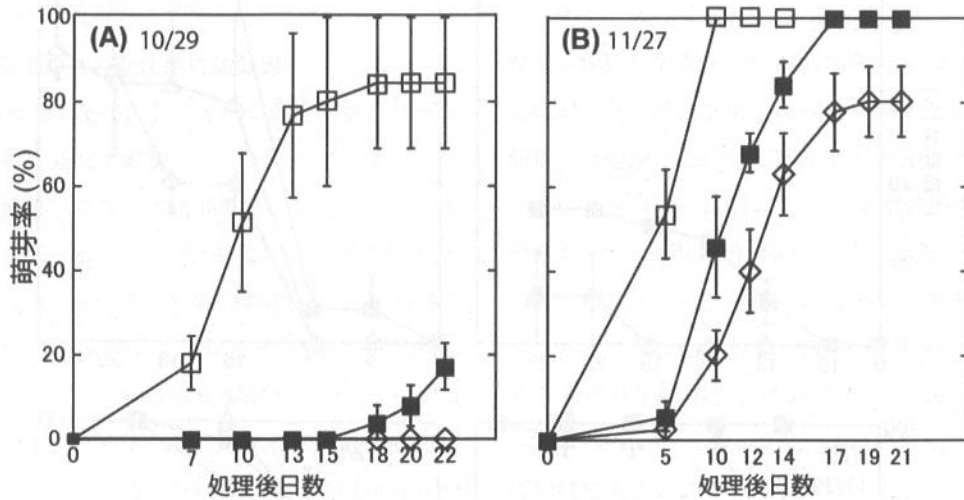


図-6 KODAまたはシアナミド処理が「幸水」花芽の自発休眠打破に及ぼす影響(2009年). (A) 10月29日処理, (B) 11月27日処理. 無処理; (◇), KODA 100 μ M; (■), シアナミド 1.0%; (□). (図中の縦線は標準誤差を示す n=5)

2009年に、KODAとニホンナシの休眠打破剤として登録されているシアナミドの効果を「幸水」1年生枝を用いて比較したところ、両処理とも休眠打破効果が認められたものの、KODA処理の効果はシアナミド処理よりも劣っていた(図-6)。しかしながら、10月下旬の処理に比べ、11月下旬の処理では両薬剤による効果の差は小さくなった。また、黒田ら(2002)が報

告しているシアナミド処理で時折見られる芽枯れ(薬害)については、KODAではいずれの処理時期においても見られなかった。

以上のことから、ニホンナシに対するKODAの休眠打破効果が明らかになった。しかし、その効果はシアナミド剤には及ばなかった。また、今回得られた結果は切り枝条件であり、今後ポットおよび圃場植栽樹における品種、処理濃

度、処理時期、効果の安定性や葉害の有無等についてさらに検討する必要がある。

4. おわりに

以上のことより、KODAには、ニホンナシにおいて、短果枝頂花芽の副芽形成促進、長果枝の腋花芽形成促進作用ならびに休眠打破作用があることが明らかになった。どの作用も無処理に比べて有意な効果が認められるものの、その効果は比較的小さく、また、植物体の状態に大きく左右された。休眠打破作用については、既存のシアナミド剤よりも効果が小さく、シアナミド剤の代替剤としては不十分と考えられた。KODAの短果枝頂花芽の副芽形成促進ならびに長果枝の腋花芽形成促進については、どちらも芽の発達促進作用であり、短果枝頂花芽では副芽の発達を、長果枝腋芽では主芽の発達を促進し、その結果として短果枝頂花芽の子花が若干増えたり、長果枝の腋花芽が増えたりするものであると考えられる。その作用は極めて限定的で、それぞれの芽の発達を少し後押しするようなものであり、大幅な改善効果は認められなかった。しかし、「幸水」においては、短果枝維持の容易な「新星」の無処理レベルまでには副芽数を増加させることが可能であることから、「幸水」等で多くみられる短果枝頂芽の盲芽（花芽に副芽が形成されずに開花後枯死する芽）を「新星」レベルまで減らすには役立つと考えられる。なお、今回使用したKODAは、常温では分解しやすく、現状では農業現場への利用は難しい。現在、KODAより安定性の高い類縁化合物が発見されていることから、今後、KODAよりも生理活性が高くかつ安定なKODA類縁体が開

発され、農業現場で活用されることを期待する。

謝辞

本研究は生研センター「生物系産業創出のための異分野融合研究支援事業」によって実施した。

参考文献

- 浅野聖子・奥野 隆. 1990. ニホンナシ「幸水」、「豊水」の自発休眠覚醒期時期と低温要求量. 埼玉園試試験報. 17: 41-47.
- 伴野潔・林真二・田辺賢二. 1982. 日本ナシの花芽形成に関する生理学的研究. '新水' 及び '豊水' の花芽形成と内生生長調節物質との変化. 鳥大農研報. 34: 1-7.
- 伴野潔・林真二・田辺賢二. 1984. ニホンナシの花芽形成と窒素栄養との関係. 園学雑. 53: 265-270.
- 伴野潔・林真二・田辺賢二. 1985. ニホンナシにおける花芽形成の品種間差異と内生生長調節物質との関係. 園学雑. 54: 15-25.
- Banno, S., Hayashi, S., Tanabe, K., 1986. Morphological and histological studies on flower bud differentiation and development in Japanese pear. J. Jpn. Soc. Hort.Sci. 55: 258-265.
- Kittikorn, M., Shiraishi, N., Okawa, K., Ohara, H., Yokoyama, M., Ifuku, O., Yoshida, S., Kondo, S., 2010. Effect of fruit load on 9, 10-ketol-octadecadienoic acid (KODA), GA and jasmonic acid concentrations in apple buds. Sci. Hort. 124: 225-230.
- Kuroda, H., Sugiura, T., Ito, D., 2002. Changes in hydrogen peroxide content in flower buds of Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) in

- relation to breaking of endodormancy. J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 71: 610-616.
- Sakamoto, D., Nakamura, Y., Sugiura, H., Sugiura, T., Asakura, T., Yokoyama, M., Moriguchi, T., 2010. Effect of 9-hydroxy-10-oxo-12(Z), 15(Z)-octadecadienoic acid (KODA) on endodormancy breaking in flower buds of Japanese pear. HortScience 45: 1470-1474.
- Sakamoto, D., Nakamura, Y., Ifuku, O., Yokoyama, M., Moriguchi, T., 2012. Effects of 9-hydroxy-10-oxo-12(Z), 15(Z)-octadecadienoic acid (KODA) on lateral primordial formation in the apical flower buds of Japanese pear [*Pyrus pyrifolia* (Burm.f.) Nakai]. Sci. Hort. 140: 33-38.
- 須藤幸子・池田隆政・竹村圭弘・福田真史・黒木克翁・田村文男. 2009. ニホンナシ葉芽の自発休眠打破に要する低温要求量の品種間差異園芸学研究 7(別 2): 144.
- Suzuki, M., Yamaguchi, S., Iida, T., Hashimoto, I., Teranishi, H., Mizoguchi, M., Yano, F., Todoroki, Y., Watanabe, N., Yokoyama, M., 2003. Endogenous α -ketol linolenic acid levels in short day-induced cotyledons are closely related to flower induction in *Pharbitis nil*. Plant Cell Physiol. 44: 35-43.
- 横山峰幸. 2005. 9位型オキシリピン, 9, 10- α ケトールリノレン酸の植物生長調節における役割. 植物の生長調節. 40: 90-100.
- Yokoyama, M., Yamaguchi, S., Inomata, S., Komatsu, K., Yoshida, S., Iida, T., Yokokawa, Y., Yamaguchi, M., Kaihara, S., Takimoto A., 2000. Stress-induced factor involved in flower formation of *Lemna is* and α -ketol derivative of linolenic acid. Plant Cell Physiol. 41: 110-113.
- Yokoyama, M., Yamaguchi, S., Iida, T., Suda, A., Saeda, T., Miwa, T., Ujihara, K., Nishio, J., 2005. Transient accumulation of α -ketol linolenic acid (KODA) in immature flower buds of some ornamental plants. Plant Biotechnol. 22: 201-205.
- 吉岡正明・松波達也. 2000. 摘心処理によるニホンナシ '幸水' の短果枝着生効果. 群馬園試研報. 5: 65-75.