

n-Propyl dihydrojasmonate (PDJ) による果樹の凍霜害防止

国立大学法人 筑波大学大学院生命環境科学研究科 瀬古澤由彦

1. はじめに

昨今の熱波や冷夏、洪水や干ばつ等の異常気象は、われわれの生活に甚大な被害を与えている。このような地球規模での異常気象が、温暖化による影響かどうか、現在のところ科学的にははっきりと示されたわけではない。しかし、植物の中でも永年性作物である果樹は、人為的に作期を移動することが難しく、温度変化等の気象変動に対し、非常に影響を受けやすい。実際に我が国においても、果実の着色不良や果肉の軟化など温暖化の影響の可能性が推定される現象が、全国規模で確認されつつある。また、2040年代には東南北部、2060年代には東北中部の平野部まで年平均気温が14℃以上になり、現在のリンゴの主生産地のほとんどが栽培適地から外れるとのシミュレーション結果も出ている¹⁾。さらに農研機構果樹研究所が2003年に全国の関連研究機関を対象に行ったアンケート調査によると、「影響がみられない」という回答は皆無であり、温暖化に起因すると推定される現象が、すでに全国で何らかのかたちで現れていると思われる²⁾。

このように果樹生産現場においても温暖化の影響が現れつつある状況のなかで、果樹の生育期の変動がすでに起きつつあり、ニホンナシを含む落葉果樹においても早期の開花現象が観察されている³⁾。また、他の果樹においてもこの

まま温暖化が進むことにより、発芽・開花期の前進が予測されている。そのような将来の予測状況から懸念されている問題の一つとして、低温による被害、すなわち凍害（寒害）、霜害（凍霜害）の発生が今後増加すると考えられる。果樹をふくむ植物は季節やその生育段階において低温耐性が変化するとされており、秋から冬にかけて低温耐性を著しく高めていくが、それに対応して代謝系や細胞の構造、および成分が著しく変化する⁴⁾。秋から冬にかけての低温耐性増大を伴う一連の変化を低温順化（ハードニング）と総称し、反対に冬から春にかけての低温耐性減少の過程を脱順化（デハードニング）としている。将来、温暖化によってハードニング（低温順化）が充足しない果樹では低温耐性が劣ることが予測される。ひいては霜による被害をより受け易くなると考えられ、また、休眠打破の不良や不時開花などを招くことも予想される。

温帯落葉果樹における凍霜害のメカニズムとしては、おもに低温時の細胞凍結が考えられている。凍結障害の要因には、脱水による障害、機械的な細胞の障害、高濃度の塩溶液やpHの変化による障害、活性酸素による酸化的ストレスなどが挙げられている。この中でもっとも広く受け入れられている説は、細胞外の氷晶形成、細胞外凍結(extracellular freezing)による水

分ストレスによる障害である。細胞外での氷晶形成は水ポテンシャルを下げ、細胞は脱水ストレスをうける。細胞外凍結による脱水の程度は、凍結温度と細胞内の浸透圧に依存し、温度が低いほど細胞はより大きな脱水ストレスを受ける⁵⁾。一方、細胞外凍結による脱水があまり進まないうちに細胞が急速に冷却されると、細胞内が凍結する。この現象を細胞内凍結 (intracellular freezing) といい、細胞内凍結を起こした細胞は生存できない。しかし自然条件下においては、そのような速い速度で植物組織が冷却することはあまり起こらないと考えられている。

凍霜害の発生機構はきわめて複雑であり、凍霜害を効果的に防止するためにはその発生機構を解明することが欠かせないが、未解明な部分が数多く残っている。

2. 果樹の凍霜害防止対策の現状

果樹栽培における凍霜害を回避するには、発生の可能性がある危険地帯での栽培を避けることや、低温耐性が強く、開花期が降霜時期と重ならず晩霜の被害にあいにくい果樹や品種を栽培するなどの栽培的対策がまず挙げられる。また、最近では気象予報技術の進歩や局地的冷却現象の解析法の発達⁶⁾により、数日前から霜害発生の予報ができるようになってきている。その情報をもとに気象的防除技術として寒冷紗による被覆、ファンによる送風やスプリンクラーによる散水 (氷結法)、また燃料を燃焼させることなどの微気象の調節による防止法が一般的に行われている。被覆法は経営面積の大きい諸外国に比べ、被覆労力に難点はあるが、我が国の果樹栽培において非常に有効であるとされている。送風法は上層の暖気を攪拌混合し、樹冠付近の温度を暖める方法である。しかし、ファン

による送風は著しい低温の際に周囲の空気温度以上には植物の温度を上げることはできない。散水氷結法は理論的にはきわめて優れているがスプリンクラーの設置はコストが非常にかかり、また散水する水の量も莫大となり実用例はあまり多くない⁷⁾。燃焼法として、昔から果樹農家において一般的に行われていた古タイヤの燃焼は、環境問題や経済性から今後は難しいとされる。

晩霜による被害を回避するために、このように以前から数々の施策が為されてきた。また興味深い霜害の防止法として Lindow⁸⁾ はセイヨウナシにおいて霜害や火傷病を制御するため、氷核活性細菌と拮抗する微生物を処理することにより、霜害の発生を抑えることができる⁹⁾と報告しており、様々な系統の細菌が商業的に使用できるかどうか試験が進められている。しかし、現在のところ晩霜の発生を完全に防ぐことは困難な場合が多い。また、植物成長調節物質による研究の例としては、晩霜害により受精が不全であった花器に対し、ジベレリン処理によって単為結果をさせ、収穫物を得る試みも行われている⁹⁾。しかし、この方法により生産される果実は品質が悪く、一部には生理障害も発生してしまう。

植物成長調節物質の一つであるジャスモン酸とその化合物は、発見当初、成長阻害物質として単離されたが、その後植物のストレス応答をはじめとする、様々な生理作用に関与していることが明らかになっている。例えば、植物における老化促進、成長阻害作用およびジャガイモの塊茎誘導作用などである。また、これらの物質は傷害や細胞への病原菌エリシター処理によって増加し、傷害や病害感染等のストレス応答に深く関与していることも報告されている。

ジャスモン酸は上述したように様々な環境ストレスに対する応答に関わっており、低温によるストレスに対する植物の防御反応にも何らかの関与をしている可能性がある。ズッキーニ、マンゴーやト

マト果実へのジャスモン酸メチル処理は低温障害を緩和し¹⁰⁾、また*n*-Propyl dihydrojasmonate (PDJ) 処理したカンキツでも、低温による落葉や果実の落下が緩和されたとの報告がある¹¹⁾。

3. ニホンナシ‘幸水’の花器および幼果におけるジャスモン酸関連物質PDJ処理による晩霜害回避の可能性

以下に筆者らが行ったニホンナシの晩霜害回避を目的としたPDJ処理の研究事例を紹介する。

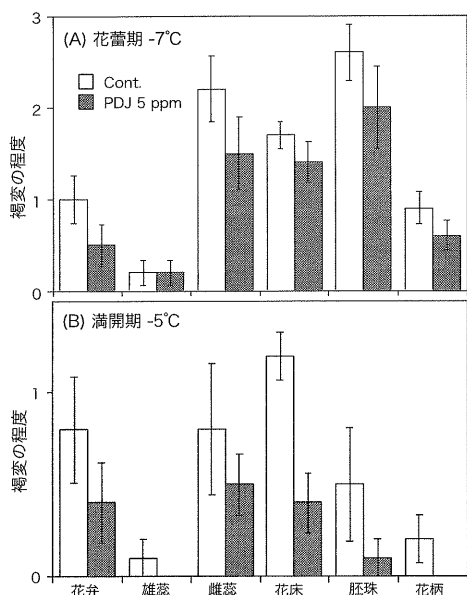


図-1 PDJ処理がニホンナシ‘幸水’の花器において低温耐性に与える影響 (平均±標準誤差, n=10) 低温試験後の障害の程度で示した, 0=障害なし, 3=全体が褐変

表-1 ニホンナシ‘幸水’花器におけるPDJ処理が低温処理後の障害の程度に及ぼす影響 (平均±標準誤差, n=3)

		電解質漏出率(%)				
		花弁	雄蕊	雌蕊	花床	花柄
花蕾期 -7°C	対 照	35.7±1.7	31.7±4.0	62.3±14.9	87.1±11.8	0.2±3.3
	PDJ 5ppm	19.1±3.9 * ²	18.8±2.1	43.8± 7.5 **	74.5±14.7	6.5±9.9
満開期 -5°C	対 照	22.4±3.7	40.8±8.13	1.9± 3.4	52.6±10.4	0.0±6.1
	PDJ 5ppm	21.1±1.7	28.2±6.12	6.8± 5.9	22.3±6.8 **	19.6±3.2 *

²t検定により, *は5%水準, **は1%水準で有意差あり

ニホンナシ‘幸水’に対し、2000年の花蕾期にPDJ溶液(5ppm)を散布処理し、3日後、結果枝ごと花器を採取し、凍結試験を行った。採取した組織を5℃、0℃でそれぞれ30分ずつ予冷した後、2℃/hの冷却速度で-3、-5、-7℃まで冷却した。設定温度に達した時点で取り出し、それぞれ氷中で1時間、ゆっくりと融解し、5℃で一週間おいた後、障害の程度を測定した。PDJ処理は褐変の程度、電解質漏出率の両方の結果から、開花期の花器における低温耐性を高める傾向が認められた(図-1、表-1)。花器の各部位ごとに調査したが、全体的にどの部位においても低温傷害を緩和する傾向であったが、最も効果のあった部位は花器のステージにより一定でなかった。したがって同一の器官であっても生育ステージの違いにより、PDJに対する感受性が異なることが考えられた。また、2003年にはポット植え樹を用いて試験を行った。花蕾期にPDJ溶液(5、50、200ppm)を樹全体に散布処理し、6日後、凍結試験を行った。樹全体を予冷後、-5℃の低温庫に搬入し、人工的に霜害を再現することで花器に低温障害を与えた。花器の凍結を確認したあと花器を採取し、花器の成長ステージで花蕾期と開花期に分類し、それぞれ同様に障害の程度を測定した(表-2)。PDJ処理によって開花期のステージより、花蕾期において凍霜

表-2 PDJ処理がニホンナシ‘幸水’花器のステージ別、部位別の障害の程度に及ぼす影響(平均±標準偏差)

ステージ・部位	PDJ 5ppm	PDJ 50ppm	PDJ 200ppm	対 照
花蕾期 花弁	0.6±0.3	0.3±0.3 ^z	0.2±0.2 [*]	0.6±0.3
胚珠	0.2±0.3	0 [*]	0.0±0.1 [*]	0.3±0.1
開花期 花弁	1.1±0.5	1.1±0.2 [*]	1.1±0.4	1.0±0.1
胚珠	0.3±0.3	0.3±0.3 [*]	0.4±0.3	0.5±0.3
結実期 幼果	0.4±0.1	0.1±0.1	0.4±0.1	0.6±0.4
果柄	0.3±0.2	0.1±0.1	0.3±0.2	0.3±0.2

障害程度：花弁では0＝障害なし、1＝褐変部分が1～3枚、2＝同4枚以上
胚珠・幼果・果柄では0＝障害なし、1＝黒変部分が1/3程度、
2＝同1/3以上

^z*対照区との間に有意差あり(P<0.05 Wilcoxonの検定)

表-3 ニホンナシ‘幸水’花器において糖含量におよぼすPDJ処理の影響(平均±標準誤差, n=6)

糖含量 (mg/g fresh wt)						
		スクロース	グルコース	フルクトース	ソルビトール	Total
花弁	対 照	1.9±0.3	10.3±0.6	21.3±0.41	10.3±0.4	45.3±1.2
	PDJ 5 ppm	5.1±1.9	16.3±3.5	24.5±1.41	10.7±0.9	57.0±6.6
* ^Z						
雄蕊	対 照	6.7±0.6	8.9±1.2	27.5±0.5	3.0±0.4	27.5±1.1
	PDJ 5 ppm	5.4±1.0	13.2±3.5	10.4±1.6	4.4±0.3	34.7±6.1
*						
雌蕊	対 照	1.6±0.2	9.3±1.1	6.8±1.0	3.3±0.5	21.1±2.4
	PDJ 5 ppm	3.6±0.5	12.7±1.7	8.5±1.0	4.0±0.7	31.4±3.2
*						
がく	対 照	2.5±0.7	12.1±0.7	11.6±0.6	12.0±0.5	38.7±1.8
	PDJ 5 ppm	2.9±0.4	15.2±2.0	11.4±0.6	11.0±0.8	42.3±3.1
*						
花床	対 照	3.3±0.4	7.1±0.4	6.4±0.8	5.2±0.3	22.5±1.2
	PDJ 5 ppm	4.8±0.7	14.2±1.7	8.5±1.0	6.3±0.3	33.5±2.4
**						
花柄	対 照	1.3±0.3	5.8±0.4	3.9±0.3	17.±1.3	29.6±1.4
	PDJ 5 ppm	2.5±0.1	9.5±1.8	4.8±0.5	17.±1.0	36.5±2.2
*						
*						

^zt検定により, *は5%水準, **は1%水準で有意差あり

表-4 PDJ処理が凍結試験後の花器・幼果内全糖含量に及ぼす影響(平均±標準偏差)

		糖含量 (mg/g fresh wt)			
		PDJ 5ppm	PDJ 50ppm	PDJ 200ppm	対 照
花蕾期	花器	41±5	50±15	50±5	39±6
開花期	花器	32±2	37±2	38±5	27±5
結実期	幼果	35±14	35±7	36±9	34±6

害を軽減できる効果を認められた。処理濃度は50～200ppmで良好であり、5ppmではあまり効果が認められなかった。また幼果についても、同

様のPDJ処理を行い、2日後凍結試験を行った。幼果においても、PDJ処理区において障害の程度が小さく、効果が認められた(表-2)。その後、ポット植え樹において、処理樹に結実した成熟果実の品質について調査を行ったが、対照区と比べて果形・品質に特段の相違は認められなかった。

2000年の試験においてニホンナシ花器中の各器官の糖の種類と含量を測定したところ、障害を受け易かった雌ずい、花床(胚珠を含む)において、ソルビトール、グルコース含量が他の部位に比べ低い傾向であった(表-3)。また、2003年の試験においてもPDJ処理により主要な溶質であった糖が増加したことから(表-4)、PDJ処

理は花器における溶質集積を促進することが分かった。冬季のハードニング・デハードニングにおいて、糖が低温耐性に大きく関与していることは以前より示されており、開花期の花器においても糖は低温による障害に対する植物

の防御反応に関与していると考えられる。したがって、ニホンナシの花器においてPDJ処理は糖の蓄積を促進させ、そのことにより生体膜の

安定化および浸透圧を調節し、低温によって細胞にかかる脱水ストレスを緩和させていると考えられた。また、遊離アミノ酸ではプロリンがPDJ処理により増加し、糖と同様、ニホンナシ花器において、プロリンが他の植物での報告であるように適合溶質として働いた可能性もある。

ABAと低温耐性との関連性については数多くの報告が行われており、低温耐性獲得においてABAは重要な役割を果たしていると考えられている。PDJ同様ジャスモン酸関連物質であるメチルジャスモン酸処理したズッキーニ果実の外果皮では、対照果実よりも高いABA含量であった¹²⁾。ニホンナシ花器でも内生ABA含量を測定したところ、同一器官同士の比較では、PDJ処理区でABA含量が増加しており、ニホンナシの花器においてもABAが低温耐性の強さに関与す

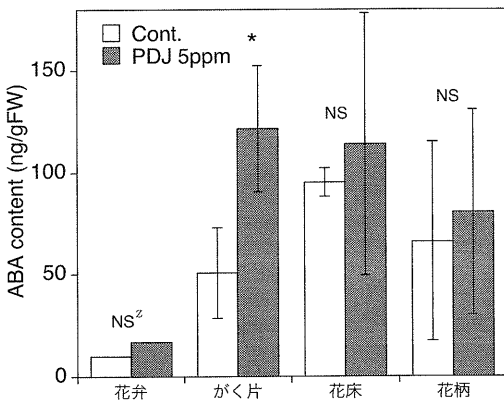


図-2 ‘幸水’の花器においてPDJ処理が内生ABA含量に及ぼす影響(平均±標準偏差)²⁾t検定により,*は5%水準で有意差あり, NSは有意差なし

ることが示唆された(図-2)。しかし、花柄に比べ絶対的にABA含量の高かった花床では、花柄よりも障害を受けやすかった。このことから、同一個体中でも植物の部位やその生育ステージおよび季節により、ABAの作用機構や作用箇所、また感受性や応答が異なっていることが考えられた。したがって、低温耐性とABAとの関係も

全体でみるよりも、その器官ごと、成長ステージごとに詳細に調査する必要がある。またPDJ処理によって花器の内生ABA含量が増加したことを併せて考えると、溶質、とくに糖の蓄積促進のPDJ処理の効果はABAを介して行われた可能性はある。しかしながら、種の違い、生育ステージの違いがPDJ処理と低温耐性との関係にどのように影響するかは今後の課題であり、PDJ処理効果がABAを介した低温耐性の賦与効果なのか、それとも他の経路によるものなのかについても、詳細に検討する必要がある。

低温障害の発生には生体膜の相転移温度が重要であり、膜脂質中の脂肪酸の不飽和度により規定されている。不飽和度が高いと、より低い温度まで膜の流動性が保持され生体膜の機能が維持される。Liao ら¹³⁾はニホンナシの花器における生体膜脂質中の不飽和度が低下するにつれて、低温耐性が低下すると報告しており、リノレン酸を含む脂肪酸の不飽和度が低温耐性に大きく影響すると考えられる。ジャスモン酸は膜脂質の構成脂肪酸である α -リノレン酸を出発物質とし、これはC₁₈の二重結合を複数持つ、不飽和脂肪酸であるため、生体膜との関連が深く、ストレス条件下での生体膜の安定化に関与している可能性も考えられる。

低温耐性のない熱帯性果実のバナナは強度の低温条件に遭遇させると低温障害が明らかに発生し、果皮組織の糖脂質分画の脂肪酸組成中、不飽和脂肪酸のリノレン酸が著しく減少することが認められた。そこでニホンナシと同様に、PDJ散布処理(1.0mM)を試みたところ、果皮組織の脂質各分画(ホスファチジン酸、ホスファチジルエタノールアミン、ホスファチジルグリセロール、モノガラクトシルジアシルグリセロール、ジガラクトシルジアシルグリセロール)の

構成不飽和脂肪酸比が高まり、低温障害の発生を約1週間遅延させることができた¹⁴⁾。この例のように、ニホンナシにおけるPDJ処理の効果も膜脂質構成脂肪酸の動態およびそれに伴う生体膜の安定化に影響した可能性が考えられ、低温耐性獲得におけるジャスモン酸の関与については、さらなる研究が必要とされる。

植物はストレス条件下で光を利用することによって不可避免的に活性酸素を生成する。また、0℃以上の低温による障害の要因としても活性酸素が注目されており、Kocsy ら¹⁵⁾は植物の低温順化において、細胞のレドックス状態に大きく関与する活性酸素消去系のグルタチオンの役割について述べ、レドックスが低温感受性遺伝子発現のシグナルであることを示唆している。PDJ処理により増加した糖などの適合溶質は浸透圧を調節する以外にも、膜の安定化やヒドロキシラジカル消去の機能をもつことも考えられている¹⁶⁾。この点においてもPDJが細胞のレドックス状態を良好に保ち、障害の程度を緩和している可能性も考えられる。

4. おわりに

PDJは植物体内でジャスモン酸と同様の生理作用を持ち、化学的に安定であるため圃場での処理に適しており、多くの場合ABAよりも低濃度でより高い効果を示すと考えられている¹⁷⁾。ニホンナシ‘幸水’の花器および幼果に対する低温遭遇前のPDJ処理によって、低温障害が緩和されることも認められた。しかし、継続して行ったニホンナシ、カキを使用しての2004年の試験結果では、PDJ処理によって耐凍性賦与が得られる傾向は見られたものの、有意な効果は確認できなかった。したがって、開花期におけるPDJ処理による凍霜害防止対策法は、年度や

処理時の植物体および環境状況によって大きく効果が変動することがある。今後もより安定的、効果的な処理濃度、回数、散布時期等について、更なる検討が必要であり、実用的な面も考慮に入れた調査が継続して必要であると考ええる。さらに、PDJの作用機構については遺伝子レベルへの影響も視野に入れることが必要であろう。

引用文献

- 1) 杉浦俊彦・横沢正幸 (2004) 年平均気温の変動から推定したリンゴおよびウンシュウミカンの栽培環境に対する地球温暖化の影響. 園学雑. 73. 72-78.
- 2) 杉浦俊彦 (2005) 地球温暖化の現状と果樹栽培環境の変動予測について. 園学雑. 74 (別2). 58-59.
- 3) 本條 均 (2005) 寒候期の気候温暖化が落葉果樹の休眠、開花現象に及ぼす影響. 園学雑. 74 (別2). 64-65.
- 4) 酒井 昭 (1982) 「植物の耐凍性と寒冷適応」, 学術出版センター, 東京
- 5) 吉田静夫 (1999) 「植物の環境応答—生存戦略とその分子機構」, 渡邊 昭・篠崎一雄・寺島一郎監修, pp.24-35, 秀潤社, 東京.
- 6) 高山 成・早川誠而・川村宏明 (1999) 霜害発生予察のための50mメッシュ地形情報を用いた局地的冷却現象の解析. 農業気象. 55. 235-246.
- 7) Nesbitt ML, McDaniel, NR, Ebel, RC, Dozier, WA and Himelricks, DG (2000) Performance of satsuma mandarin protected from freezing temperatures by microsprinkler irrigation. HortScience 35. 856-859.
- 8) Lindow, SE, McGourty, G and Elkins, R (1996) Interactions of antibiotics with

- Pseudomonas fluorescens* strain A506 in the control of fire blight and frost injury to pear. *Phytopathology* 86. 841-848
- 9) 猪俣雄司・八重垣英明・鈴木邦彦 (1993) ジベレリン処理によるニホンナシの晩霜害軽減対策. *農業気象*. 49. 105-109.
- 10) Ding, CK, Wang, CY, Gross, KC and Smith, eDL (2002) Jasmonate and salicylate induce the expression of pathogenesis-related-protein genes and increase resistance to chilling injury in tomato fruit. *Plant* 214. 895-901.
- 11) Fujisawa, H, Koshiyama, M, Seto, H, Yoshida, S and Kamuro, Y (1997) Effect of jasmonic acid compound on fruit setting, fruit growth, ripening and cold-resistance. *Acta Hort* 463. 261-266.
- 12) Wang, CY and Buta, JG (1994) Methyl jasmonate reduces chilling injury in cucurbita pepo through its regulation of abscisic acid and polyamine levels. *Environ Exp Bot* 34. 427-432.
- 13) Liao, R., Tanabe, K, Tamura, F and Itai, A (1997) Changes of lipid metabolism and their effects on cold hardness of Japanese pear during flowering and fruit setting periods. *Environ Control in Biol* 35. 21-28.
- 14) ピラサック チャイパサート, 弦間 洋, 岩堀修一 (2002) 低温貯蔵バナナ果実の膜脂質に及ぼすジャスモン酸, ABAの影響. *熱帯農業*. 46(別1).47
- 15) Kocsy, G, Galiba, G and Brunold, C (2001) Role of glutathione in adaptation and signalling during chilling and cold acclimation in plants. *Physiol Plant* 113 :158-164.
- 16) 中村敏英・高部鉄子 (1999) 「環境応答・適応の分子機構」, 蛋白質・核酸・酵素1999年11月号増刊, pp.2214-2220, 共立出版, 東京.
- 17) 竹内安智・禿 泰雄 (1997) ブラシノステロイド及びジャスモン酸の生理作用と実用化研究の現状. *植物の化学調節*. 32. 74-86.

日本帰化植物写真図鑑

清水矩宏・森田弘彦・廣田伸七／編著 B6判 548頁 本体価格 4,300円

●帰化植物630余種を1,700余点のカラー写真で紹介。飼料作物畑の雑草害と対策も解説

ヒエという植物

本書は、ヒエの植物としての側面、農耕地の雑草としての側面、食料としての側面など、多面的にヒエを解説した。15人の専門家が分担執筆。

藪野友三郎／監修
山口 裕文／編集
A5判 208ページ
本体 3,500円

全国農村教育協会
<http://www.zennokyo.co.jp>

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL03-3833-1821 FAX03-3833-1665