

レタスの生態に関する研究

(第5報) レタスの凍害について

渋谷 茂, 木下 恵介

Studies on the Ecological Adaptation of Lettuce

V. On the Frost Injury in Winter

S. SHIBUTANI and K. KINOSHITA

1. We have observed the frost injury on lettuce (Great Lake 54) grown in the field over winter and investigated the low temperature range in which fatal injury occurs, using the low temperature-thermostat, from 1967 to 1970.

2. From the result, it was found that 3 patterns exist in the mode of frost injury on lettuce as follows.

1st pattern; It is in the early winter that the freezing under the epidermal layer is observed, accompanying the separation of the epidermis, but the freezing in the assimilation tissue is not yet observed.

2nd pattern; It is in the low temperature range between -2°C and -12°C during the severe winter, that the freezing in the assimilation tissue observed. But it seems to be an intercellular freezing without causing fatal injury.

3rd pattern; It can be seen in the low temperature range below -12°C that such a low temperature causes fatal injury. But we have not experienced such a low temperature in Okayama district.

3. Young plants sown in the period, from late September to early October, can grow over winter and complete the head formation with new leaves-development in Spring without becoming weak, in spite of repeated freezings under the epidermis and the assimilation tissue over winter. So growing of lettuce through winter comes into existence in this district.

4. Young lettuce has a higher cold resistance and higher sugar content and osmotic pressure than matured one with complete head.

5. Hardened plant that has been exposed to a low temperature is hardier than that has not been exposed.

6. Concentric lines in the value of sugar content were found within a leaf. Then it is interesting to notice that the freezing under the epidermis occur in relation to the zone of these lines.

7. Covering with plastic film favours the completeness of lettuce-head formation and protects it from winter injury, and the acceleration of lettuce growing has been observed by half a month, even when the sides of the cover were lifted up.

I 緒 言

レタスの幼苗時代は案外凍害に対する抵抗性が強く、海岸暖地は勿論関東以西の大抵の都市近郊において、よく越冬し結球するので、晩秋播越冬栽培が成立するが、完全結球したもので

は、数回の霜によっても可成の凍害を蒙る。

本研究報告はこれら凍害の状況や越冬の状況につきその実態を把握することを目的とし、圃場における葉齢別凍害状況を詳細に観察するとともに、幼苗については低温恒温器内における致死温度につき調査した実験結果をとりあつたものであるが、考察にあたっては1955年に行なつた越冬栽培のデータをも併せ引用した。

なお本研究はレタス凍害問題研究における第1段階としての圃場における観察や低温恒温器による凍結致死温度の調査などに重点をおき詳細な生理学的観察が行なわれていないが、この問題については将来の研究に待ちたい。

II 実験材料 および 方法

A 圃場における生育ならびに凍害の観察

グレートレーク 54 を材料として1967年より1969年にいたる3カ年、毎年8月20日、9月5日、9月20日、10月5日の4回播種し、11月降霜期より翌春3月下旬結球開始期迄、度々圃場における生育ならびに凍害の実態調査を行なうと同時に凍害被害葉につき検鏡観察を行なつた。

B 幼植物を材料とした低温恒温器内における耐凍調査

1967年度冬においては次のような材料を用い低温恒温器により耐凍温度調査を行なつた。

1. ガラス室内で素焼鉢（径15cm）栽培を行ない本葉10~12枚に生育したもの。
2. ガラス室内で素焼鉢（径15cm）栽培を行ない結球中期の生育状況のもの。
3. ガラス室内で素焼鉢（径15cm）栽培を行ない本葉6~7枚のもの。
4. 圃場で素焼鉢（径15cm）栽培を行ない本葉15枚程度に生育し数回の霜にあったもの。

以上の材料により1967年12月下旬~1968年1月上旬の間第1表の試験区により実施した。すなわち処理温度は主として -10°C 、処理時間は2h、として、処理前後における温度降下、上昇の条件を変え試験区とした。処理温度を -10°C としたのは圃場におけるお凍害状況観察経験よりの推定によるものであり、処理時間を2hとしたのは自然界における午前中の最低温度の状況に近いものとしたことによる。

また1968年度においては前年度の調査結果を参考として、 -10°C 前後の温度区を設け第5表のような試験区により実施した。

本年度における供試材料は1967年度と同様ガラス室内素焼鉢（15cm）で本葉6~7枚（10月5日播）及び本葉7~8枚（9月20日播）のもので夫々5個体あてを供試した。なお調査実施期間は12月下旬~1月上旬の間である。

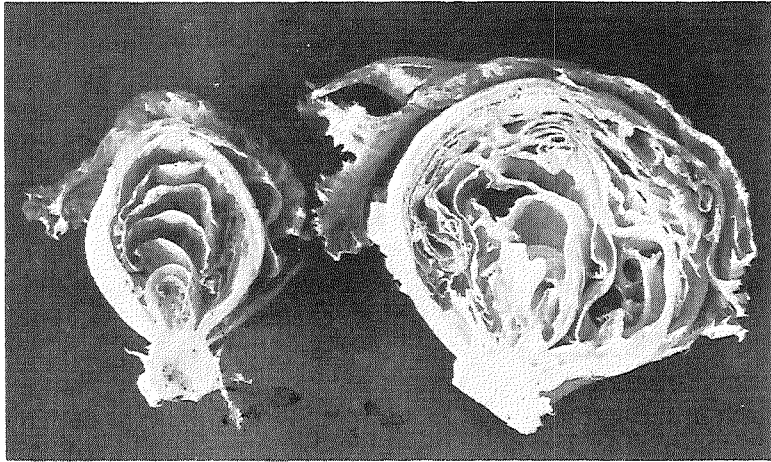
III 実 験 結 果

A 圃場における観察

1 成熟した結球株の凍害

成熟して完全結球したものでは1~2回の降霜によっても球葉及び外葉において外気に触れやすい部分から凍害の兆候が現われ始める。降霜のあつた午前9時頃観察すると、外気に触れやすい葉において主脈を中心とした小部分の表皮組織と同化組織の間に径1mm位の円形氷晶が数多く白く光って見えるが、時を径て日中温度が上昇すると、これらの氷結水は溶けていて表皮が離脱しているのが観察される。しかしこの時期においては氷結は表皮組織と同化組織との

間においてのみ起り、未だ同化組織内に及んでいない。かかる現象は2～3回の霜では軽微で葉全体として黄化、萎凋などの現象はなく商品価値としての植傷も少ない。しかし時期が進み -2°C ～ -3°C 位の低温になった頃(12月下旬～1月上旬)になると球葉外側3～4枚の部分迄氷結固着し、球を切断してみると葉と葉の間は勿論同化組織の部分も氷結固着していて、切断面から白い氷晶が吹き出たように見える。



第1図 グレートレーク 54 の氷結状況

注；1969.1.15 午前中撮影 当日最低温度 -3°C

かかる状態になっても当初は気温が上昇すると氷が溶けて植物体はもとの状態に恢復し未だ致死現象を来さない。しかしかかる現象を経過した球葉の部分の表皮は離脱しており常態ではない。さらに低温を繰り返すと球葉内の凍結を繰り返す、ついには油浸状態になり死滅してしまう。かくして1月下旬～2月上旬の酷寒時には圃場における全株は死滅してしまう。

2 幼植物の凍害

レタスの幼苗は岡山地方ではよく越冬して翌春4～5月頃結球する。しかし幼苗の場合も結球葉と同様に葉柄、葉脈部を中心とした表皮下の部分的凍結と表皮離脱が見られる。この場合降霜1～2回位では完全結球したもののよう容易に氷結しないが、降霜回を重ねると、外側葉の裏面の葉柄、葉脈部より次第に氷結による表皮離脱が広がってくる。この氷結は時期が進むとともに外葉より内葉に及び、厳寒時には殆んど全部の葉は部分的表皮離脱が行なわれている。そしてこの頃になると同化組織の部分も氷結し、葉は硬直状態になるが午後温度上昇とともに氷結水は溶けて常態に復する。かくして厳寒時を経て3月中旬位になると結球開始した上位の葉迄殆んど全部表皮は部分的離脱しているが、そのままの状態でも4月頃温度の上昇とともに一旦結球し始めた葉は展葉し、新しい結球葉が内部え内部えと生れ、かくして完全結球する。なお1970年3月18日の調査によれば、1、2月の最低気温 -7.2°C 、地表最低気温 -12°C 迄低下したのにも拘らず、9月25日播のものは殆んど完全な越冬率を示し、完全結球態勢の株72/80を示した。

3 トンネル栽培における凍害

トンネル被覆をすれば開閉や夜間の防寒を適切に行なうことにより、凍害を防止することが可能であるが、本実験ではトンネル開閉の煩を避けるため両側を10cm位あけたままの状態で栽

培したのでトンネル効果は大分減殺されたが、それでも無被覆のものに比べ約半月以上の効果が認められた。

この程度のトンネル被覆により数回の薄霜(0℃~1℃)は防止出来るが-2℃~-3℃の低温になると次第に低温の害を受け枯死する株が増えてくる。しかしこのような状態でも若干越冬株の存在が認められた。

B 低温恒温器による低温致死限界の検定

1967~1968年においては葉齢別、栽培環境別材料により低温致死限界を-10℃前後との推定のもとに、その最低極温に達する迄の降下状況、また極温になって後の温度上昇条件の相違が植物体に如何なる影響を及ぼすかについて実験したが、その結果は第1~4表の通である。

第1表 ガラス室栽培で本葉6~7枚に生育した苗を材料とした低温処理試験(1967~1978)

試験区	処理温度と処理時間	温度降下条件	処理後温度上昇条件	生存株数	枯死株数	備考
1	-10℃, 2h	急に-10℃迄降下させる	-10℃器内よりすぐ外に出しガラス室に移す	3	0	葉の先端, 大きい葉の脈中央部が褐変する程度で生存
2	-9℃, 2h	急に-9℃迄降下させる	-9℃器内よりすぐ外に出しガラス室に移す	3	1	

第2表 ガラス室栽培で本葉12~13枚に生育した苗を材料とした低温処理試験(1967~1968)

試験区	処理温度と処理時間	温度降下条件	処理後温度上昇条件	生存株数	枯死株数	備考
1	-10℃, 2h	室温より1h 2℃の割合で降下	1hで5℃まで上昇させ2h放置の後ガラス室に移す	3	1	3/4は下葉が枯れこみ, その他の葉は先端に少し枯損が出た程度で生存 1/4は芯付近より腐敗枯死
2	-10℃, 2h	同上	30mで0℃迄上昇させ後ガラス室に移す	1	3	1/4は葉色やや退化して葉先端部の枯れこみが少し見られたが生存 3/4は葉の外側より障害あり芯付近より腐敗枯死
3	-10℃, 2h	30分で-10℃迄降下	同上	1	3	1/4は葉色やや退化し葉先端部の枯れこみも少し見られたが生存 3/4は葉の外側より障害あり芯付近より腐敗枯死
4	-10℃, 2h	同上	-10℃よりすぐに外に出しガラス室に移す	1	3	1/4は生存 3/4は葉の外側より障害をうけ更に葉柄基部または芯付近より腐敗枯死

第3表 ガラス室栽培で結球中期迄生育した株を材料とした低温処理試験(1967~1968)

試験区	処理温度と処理時間	温度降下条件	処理後温度上昇条件	生存株数	枯死株数	備考
1	-10℃, 2h	室温より1h 2℃の割合で降下	約1hで5℃迄上昇させ2h, 5℃に放置の後ガラス室に移す	4	0	異常なし
2	-10℃, 2h	室温より30m 5℃の割合で降下	約30mで0℃迄上昇させた後ガラス室に移す	4	0	内側の葉の先端に少し障害が出た程度で他に異常なし
3	-10℃, 2h	急に-10℃迄降下させる	-10℃器内よりガラス室に移す	2	2	2個体は芯の付近より腐敗し枯死, 2個体は先端部枯損したが枯死しない

第4表 圃場でポット (15cm) 栽培した本葉15枚位に生育し数回霜害をうけた株を材料とした低温処理試験 (1967~1968)

試験区	処理温度と処理時間	温度降下条件	処理後温度上昇条件	生存株数	枯死株数	備 考
1	-5°C, 2h	急に所定温度迄降下	処理後恒温器のスイッチを切り一夜放置圃場に移す	4	0	表皮の難脱をのぞき他に異常を認めず
2	-5°C, 3h	同上	同上	4	0	同上
3	-10°C, 2h	同上	同上	4	0	同上
4	-10°C, 3h	同上	同上	4	0	同上

すなわち大体において-10°Cではその前後の温度変化が急激でなければ直接凍害の影響は少ないが、急激な変化のあった場合は凍害の影響が大きいという結果になっている。しかし第1表のように葉齡の若いものを材料とした場合や第4表のように圃場で度々低温に逢わせたものを材料とした場合は急激な温度変化の条件下でも殆んど枯死株はなかった。

1968年~1969年においては前年度の実験よりレタス凍害による致死温度限界はその温度経過の時間が2hの場合は-10°Cより更に低いところにあるものと推定したので、それより更に低い-12°C, -14°C区を設けるとともに比較のため-8°C, -9°C区を設け実験した。

その結果-9°Cでは処理後内葉の葉縁に若干の障害があらわれたが3月28日調査において60%の生存率を示した。-10°C, -12°C区においては処理後葉縁に枯こみの兆候を示し、その後圃場の寒冷環境下において次第に衰弱し1カ月以内に殆んど致死現象を示した。-14°C区では凍害の状況は急激で処理後水浸状の状態となり、その状況は回復しないままで数日で致死し前者の場合とは全然異なった様相を示した。

第5表 9月25日播, 10月5日播ポット栽培のものを材料とした低温試験 (1968~1969)

試験区	処理後の状況
-8°C	処理後異常なし
-9°C	処理後内葉の葉縁に枯こみのある株多し
-10°C	葉縁に枯込の株多く1カ月以内に次第に致死
-12°C	1カ月以内に次第に致死
-14°C	凍結後水浸状の状態が回復せず全株数日で致死

注：処理後次第に致死するものの中には茎の部分、葉の基部の付近が腐敗したように枯損するものが多く、葉全体の枯こみには相当の日数を要した。
但し-14°C区のみは急速に凍結致死が見られた。

IV 考 察

照木⁹⁾¹⁰⁾ (1960, 1961) は耐冬性のある植物では最初細胞間隙の水分が凍結して、その永の生長につれ細胞内から水がとられますます間隙の永は大きく生長するが、この際原形質表層部に氷の浸入を阻止する能力があるため細胞内への凍結は阻止されるとし、細胞外凍結した氷晶は互に融合して大塊の氷晶に生長し、肉眼でも容易に認められるような大きな氷片に達することがあると述べている。氷晶の大きさについて TRESSLER²⁾ (1947) は苺を1 lb. containerで double contact method で凍結させた場合に出来た氷片の大きさは200×400×800 micronで

あったが immersion method で急速冷凍を行なった場合 $10 \times 15 \times 20$ micron になったと報告している。

われわれはレタスに於て最初低温の程度が著しくない間 ($0^{\circ}\text{C} \sim -2^{\circ}\text{C}$) は表皮下の凍結を繰返すのみで凍結は同化組織内に及ばないことを観察した。この場合表皮下の凍結により表皮が離脱するのは大きく発達膨脹した氷片の圧力によるものと思われる。生態的に見た場合レタスの凍害に対する防衛態勢とも考えられる。

さらに時期が進み低温の程度が著しくなると (約 -2°C 以下) 表皮下のみならず凍結は同化組織にも及び、この場合葉は固結した状態に凍結するが午後気温が上昇すると、組織の中の氷が溶け固結状態は恢復する。この場合若い苗はかかる状態を繰り返しても凍死することなく越冬して3月下旬頃外気の上昇とともに結球し4月下旬～5月上旬収穫季にいる。しかるに完全結球したものでは厳寒時には結球内部迄凍結を繰返しついには全株凍死してしまう。

この相違は結局葉齢の相違による葉内成分の越冬態勢の相違によるものであろう。

第6表は葉齢の若いもの程葉内の糖分濃度や滲透圧が高く越冬態勢にあることを示している。このことは渋谷⁹⁾ら (1953) の実験においても同様な事実を示している。第6表のデータは収穫時期が異なるので、その影響も加わっていると思われるが、大体において葉齢による相違の影響が大きいと考えてよい。

また表皮下の凍結が最初葉柄や葉脈を中心としておこり、葉縁や同化細胞の密な緑の部分においては少ない。葉における糖分濃度分布状況は第1報 (1967) の通りであるが、その状況は上の事実を説明することにもなる。

また凍結致死の問題に関連し、照木⁹⁾ (1960) は脱水と細胞内凍結との関係を考察し、組織の20%の含水量が細胞外の氷晶を作っているが、細胞の含水量が73%迄脱水されると細胞内凍結が起きその時凍死するものとしている。

完全結球したものが厳寒時に枯死するのは同化組織内細胞外凍結が繰返され、以上のような脱水現象が度々繰返され次第に衰弱して枯死する場合と細胞内凍結が起き急速に枯死する場合があると考えられる。

われわれは低温恒温器を用いた幼植物の低温処理試験において -10°C 迄の温度では2h位なら急速な凍死が起らないが -12°C 、 -14°C では急速な凍死が起ることを認めた。この場合前者では細胞外凍結であるが後者では細胞内凍結が起つていると考えられる。

勿論後者のパターンが何度から始まるかは実験材料の苗齢や hardening の条件により相当異なるものと考えられるが本葉7～8枚の幼苗では大体において -12°C 以下になると始まるとして大過ないと考える。

照木⁹⁾ (1958) はアカビートの耐冬性について実験し、アカビートの搾汁濃度は耐冬性の増大とともに平行して増加し密接な関係ありとし、還元糖の消長は発育期から成熟期迄搾汁の氷点並びにフォスファターゼの活性度と平行関係を示すものとしている。

また本実験において最低温度を成可く自然条件に近いものとするよう2時間とし、その前後

第6表 播種期を異にした場合のレタス葉内の糖分及び滲透圧 (1964～1965)

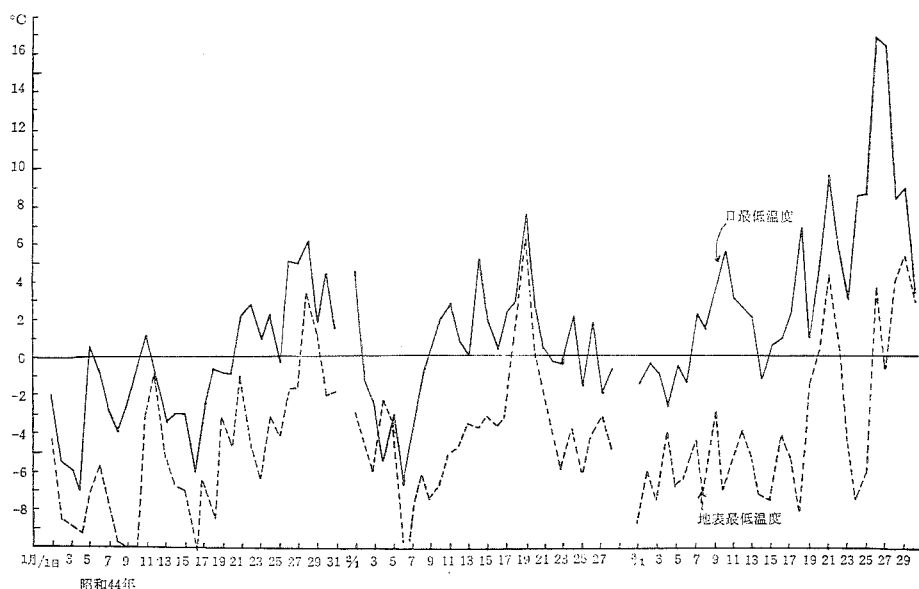
播種期 月 日	収穫期	外 葉		内 葉	
		糖 度	滲透圧	糖 度	滲透圧
8 1	11 下	4.7	7.75	3.6	4.91
8 15	12 上	5.0	7.88	3.7	5.68
9 1	1 中	7.0	9.75	3.4	6.39
9 15	2 上	8.2	11.00	4.5	7.94
10 1	3 下	7.9	11.37	4.8	8.26

の温度上昇、降下条件を変え実験したが、その結果急速な変化を与えたものは凍害が多くなる傾向を示した。このことは **hardening** の問題と関連している。

結局レタスの凍害は最低温度の継続時間や前後の温度変化の状況の相違により一概にいえないが大体において次の3つのパターンがあると考えられる。

1. 1st pattern : 表皮下のみの凍結 ($0^{\circ}\text{C} \sim -2^{\circ}\text{C}$ 位)
2. 2nd pattern : 同化組織細胞外凍結 ($-2^{\circ}\text{C} \sim -12^{\circ}\text{C}$ 位)
3. 3rd pattern : 同化組織細胞内凍結 (-12°C 以下)

以上の観察からレタス越冬栽培の場合健全な若苗ならば -12°C 位迄は温度が降下しても、それが短時間ならば越冬し得るがそれ以下になると急激に凍死するおそれが多分にあると考えてよいだろう。勿論 -12°C という限界は苗の **hardening** の条件により若干の移動があると考



第2図 日々最低温度及び地表最低温度 (1969)

えられる。なお1969年1月には最低気温 -6.9°C 地表最低 -11°C 、1970年1月には最低気温 -7.2°C 、地表最低 -8.8°C 迄降下したが、両年ともよく越冬し、4～5月に完全結球していることから併せ考え、レタスの凍結致死温度が前述のように案外低いことが裏書きされる。

V 摘 要

1) 1967年秋—1970年春にわたりレタス Great Lake 54 を材料として越冬栽培における凍害状況につき圃場観察を行なうと同時に低温恒温器を用いレタス幼植物の低温による致死温度の検定を行なった。

2) 圃場観察や実験の結果レタス凍害の状況には次の3つの pattern が存在することが認められた。

(1) 1st pattern : 冬季の初期 $0^{\circ}\text{C} \sim -2^{\circ}\text{C}$ 位低温の頃起るもので、この pattern では葉表皮下の凍結が認められ、表皮は離脱するが、未だ凍結は同化組織には及ばない。

(2) 2nd pattern : 厳冬季になると同化組織も凍結するが $-2^{\circ}\text{C} \sim -12^{\circ}\text{C}$ 位では細胞外結

凍で温度が上昇すると氷晶は溶け幼植物は元の状態に恢復する。

(3) 3rd pattern : 約 -12°C 以下の低温になると同化組織は細胞内凍結を起すようであり急速に致死する。

3) 9月下旬~10月上旬播の幼植物は表皮下や同化組織内の細胞外凍結を繰り返すが、幼植物は衰弱することなく越冬して翌春新葉が生まれ完全結球するので、当地では越冬栽培が成立するが、完全結球した成熟株は厳寒時凍結を繰返すうち次第に衰弱して枯死する。

4) 葉齡の若い幼苗は成熟して結球したものに比べ葉内の糖分や滲透圧が高く越冬態勢をそなえている。

5) 度々低温に遭遇して **hardening** の行なわれた苗は、そうでないものに比べ耐冬性が高い。

6) 1枚の葉について見るに糖分等濃度曲線が引かれるが、表皮下の凍結部分はこの曲線のゾーンと関係している。

7) トンネル被覆は生育の遅れた場合の結球進促や、結球株の凍害防止に効果が大きく、トンネルの両側面を開いた状態においても凍害防止に約半ヶ月以上の効果が認められる。

参 考 文 献

- 1) 朝比奈英三 (1954) : 植物霜害の一機構, 低温科学生物篇 11輯 : 13—21, 北大低温科学研究所.
- 2) TRESSLER, D. K. (1947) : "The Freezing preservation of foods" The Avir pub, company, gnc
- 3) 加藤舜郎 (1938) : 冷凍食品上巻 生活社.
- 4) 松本徳市, 中村怜之輔, 長坂啓助 (1957) : 果実そ菜の凍結による貯蔵適応性の研究 京大食研報告19 別刷.
- 5) 渋谷 茂, 木下恵介 (1967) : レタスの生態に関する研究 (第1報) 園学雑35 (4) 387—394.
- 6) 杉山直儀, 渡辺 諭 (1945) : 根菜類の凍結温度について 農及園20 (7) : 257—258.
- 7) 照本 勲 (1957) : タマネギの耐冬性について 低温科学生物篇 15 : 39—44 北大低温科学研究所.
- 8) 照本 勲 (1958) : 植物の耐冬性と滲透濃度 低温科学生物篇 16 : 7—22 北大低温科学研究所.
- 9) 照本 勲 (1960) : 植物組織内に出来る氷塊について 低温科学生物篇18 北大低温科学研究所.
- 10) 照本 勲 (1961) : 植物細胞間隙にできる氷晶について 低温科学生物篇19 北大低温科学研究所.
- 11) CHANDLER W. H. (1954) : Cold Resistance in Horticultural Plant. Proc. Amer. Soc. Hort. Sei 64552—572.