

F	りんご枝葉の諸成分と耐凍性	26
G	考 察	27
V	MH-30の葉面散布がぶどうの耐凍性に及ぼす影響	30
A	新梢のコルク化促進	30
B	形成層活動	31
C	新梢内の成分	31
D	新梢の含水量	32
E	耐凍性増大の程度	33
VI	ぶどう枝の捩廻と、それが枝形及び耐凍性に及ぼす影響	34
A	放任枝(対照)の肥大と形	35
B	枝の90度捩廻の影響	36
VII	総括と摘要	38
A	凍害の実態	39
B	耐凍性	40
C	ぶどう樹の組織と耐凍性との関係	40
D	耐凍性に関する生理	41
E	ぶどう樹の耐凍性増大のための方法	41
	引用文献	42
	Summary	44

緒 言

果樹類の凍害についてはしばしば見聞するところである。とくに府県においては春期、発芽伸長後における降霜やこの時期の低温による凍結のためこうむる果樹類の被害は少なくない。近くは1958年3月下旬、本州中南部におこつた凍霜害のため、その防除対策の必要にせまられ、この種の研究に一段と関心が持たれてきたように思われる。

アメリカではすでに40~50年以前から作物の凍霜害については基礎応用の両面から研究が進められ、その成績は少なくない。わが国では最近に至つて気象物理学的基礎研究と、その実用化について一部の研究が進捗しているが、結論には今後幾年かを要するであろう。しかし、これらの研究はいずれも霜を中心にした防除対策が主体で燻煙、重油の燃焼、散水など防霜に対する常識論ともいうべき方法が先行し、作物自体の生理生態との関

係に触れたものは少ないようである。従つて作物の生理や凍害の機構から証明された栽培管理法などについては成績がない。わが国の霜についての研究は、1919年安藤¹⁾、1947年田沢²⁾、1952年鈴木³⁾、1954年朝比奈⁴⁾が、それぞれ霜害の機構に触れている。とくに田沢は結霜は単なる凍害でないに興味ある断定をしているが、生理学的実証がないのは遺憾である。植物の耐凍性については青木⁵⁾、朝比奈⁶⁾は凍結過程より検討して植物の耐凍性を判定する一方法として凍結曲線を利用したことは興味が深い。酒井^{7), 8)}はクワを供試して耐凍性の問題を究明し、高馬⁹⁾は果樹類の耐寒性を生理学上から分類している。しかし基礎試験と応用試験とを同時に結びつけた成績がないのが現状である。諸外国においては幾多の学者によつて耐凍性に関する基礎研究はもちろんのこと応用試験成績もある。とくに最近においてSCARTH, LEVITT¹⁰⁾などの耐凍性の機構に関する研究は裨益するところが多い。栽培面との関係については一層多くの成績はあるがGARDNER およびHOOKER¹¹⁾

らが、ごく最近に栽培成績を総括して述べているのが注目される。ともあれ凍霜害をこうむつた場合の実際圃場診断と同時に、これが実験的証明および防止法に対する応用試験が切実に望まれているが「低温凍結」という特殊立地条件と低温室の設備がなければこの種類の研究は困難であろう。北海道は気象条件からいつて果樹類の冬期凍害が発生しやすいことは、すでに過去において示され今後も予測されるところである。被害状況についても北海道の場合は府県のように発芽中の霜害よりむしろ晩秋より冬にかけての凍結による被害が大部分であつて、芽はもちろんのこと休眠中の枝梢、主枝や主幹が凍結枯死することさえある。このような凍害状況は北海道を除いては、わが国では類例がないといつても過言ではない。事実1952～1953年、北海道を襲つた寒波は果樹類中、耐寒性の強いといわれているりんごでさえ栽培面積の約70%、すなわち1,250ヘクタールのりんご園は凍害をこうむつたのである。局所的ではあるがりんご樹の主幹が縦に亀裂するという事例(写真1, 2)はわが国では過去においては全く報告されていない。筆者は同年すみやかに凍害の実態を調査して以来、今日まで北海道の重要果樹であるりんご、ぶどうについてこのような凍害の原因を追究してきた。また同時に筆者は凍害を最小限度に止めることは栽培管理によつてある程度可能であることを確認した。よつて樹体の耐凍性を支配する環境要素と、植物体の組織学および生理学的性質を検討し、耐凍性を増大させるための手段について試験を続けてきた。

凍害をひきおこす最大の要素は気温であることは誰しも疑う余地はないが、これに関連した物理化学的問題、あるいは植物体の生化学的問題など種々の要素が加味されてくるときわめて複雑である。要は樹体を健全にしかも耐凍性が高まるように生育させることが根本問題である。すなわち北海道の場合は冬期の耐凍性をうるためには栄養生長期間を短縮させて必要な貯蔵養分を蓄積せしめた後は1日でも早く冬の準備体制を整えさせることが管理上の要点であると考えたので、これを証明するための実用試験としてぶどうを供試した。

また生理学的実験には主としてりんごと一部ぶどうを供試し、組織試験はぶどうで行なつた。

本研究遂行に際して常に御恵篤な指導を賜つた北海道大学農学部沢田教授、東北大学理学部青木教授、北海道大学低温科学研究所朝比奈教授に深甚の謝意を表す。なお有益な助言と御便宜を与えられた化学部岡部勇氏、北大低温科学研究所西井昭氏、および援助をいただいた元種芸部匂坂昭吾、斎藤正人、伏見宏平の諸氏と種芸部山崎健、高橋絶夫、田辺秀男の諸氏に心から謝意を表明したい。また現地の実態調査には富良野町役場、富良野農協徳同組合、富良野地区農業改良普及所の関係者各位および吉田親夫、畑両氏ほか多くの現地生産者の方々に多大の御厚志と便宜をいただいたのでここに記して感謝の意を表したい。

I 凍害の実態

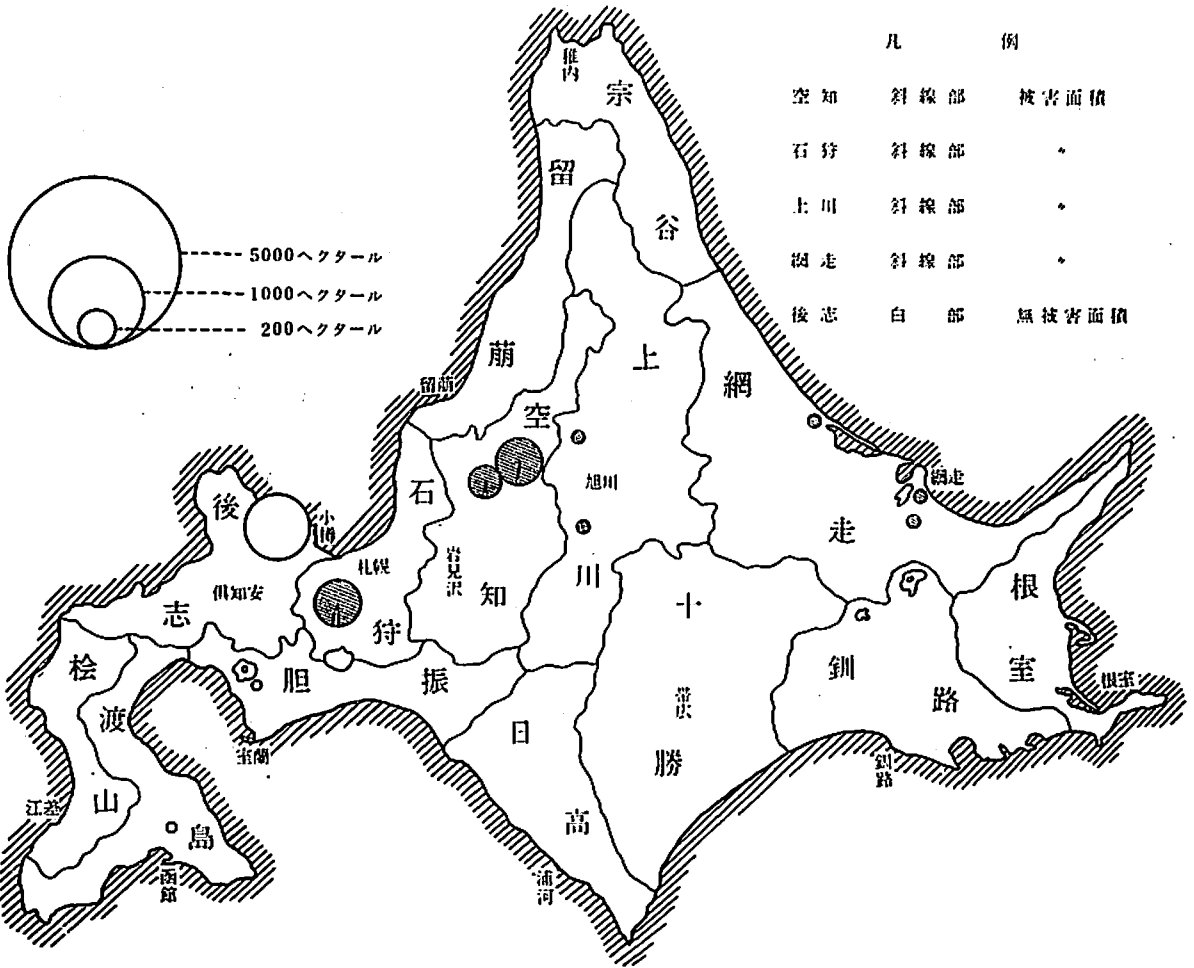
果樹類の冬季凍害とは一体どんな徴候をていするものであろうか。これを説明するために1952～1953年に発生した凍害中、最も耐寒性が強いといわれているりんご樹と耐寒性中等のぶどう樹の被害状況について概説することにした。

この年の寒波は60年来のものといわれ、ぶどう、なし、桜桃はいうまでもなく、りんごの被害面積は程度の差はあつたが、実に1,250haにおよび、全栽培面積の約70%に相当するものであつた。支庁別の被害は北海道農業改良課のとりまとめによると第1表および第1図のとおりであつた。

第1表 りんご凍害面積 (1953年)

支庁名	作付面積 (ha)	被害面積 (ha)	被害率 (%)
石 狩	578.6	75.2	13.0
空 知	945.4	899.3	94.0
上 川	190.4	185.4	97.3
網 走	103.8	99.2	95.5
計	1,818.2	1,249.1	68.7

第1表のように上川、空知地方の被害は、ほとんど100%に近いものであつたので、筆者はとくに上川支庁富良野町を選んで凍害の実態を調査した。以下この地方の状況について述べることに



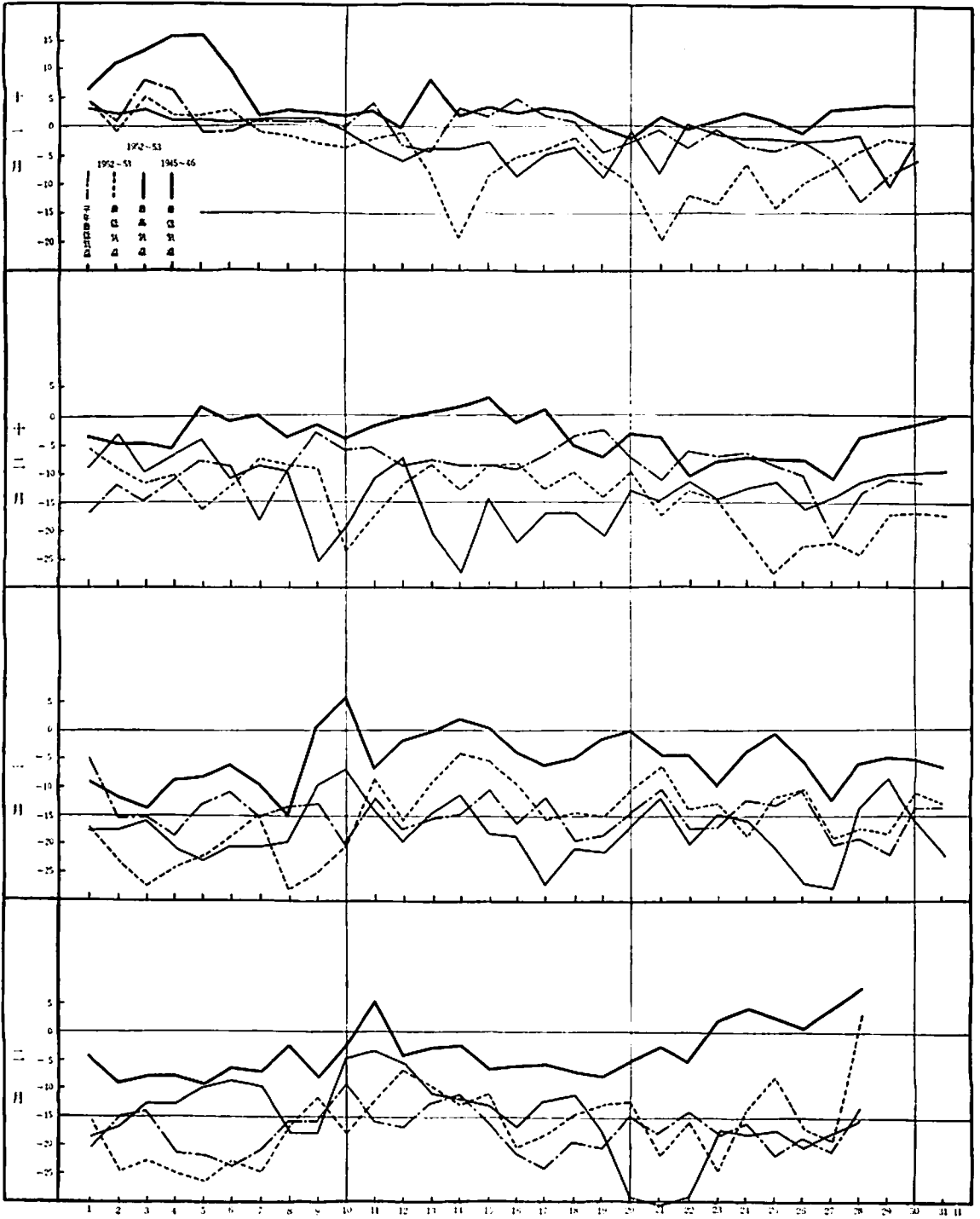
第1図 北海道のりんご栽培面積と1952~1953年における凍害面積

する。

A 凍害に関与した諸条件

1. 気温 . 1952年秋から1953年春期にわたり全道的にみて気温は特異な傾向がみられた。すなわち10月中の気温は平年にくらべ、各旬ともに高温であつたが、11月上旬以降は急激に低下し、平年気温との較差が大きく開き、1月上旬では約8°C近く低かつた。気温でとくにめだつことは11月下旬、12月下旬、1月上旬、2月上旬は平年よりはるかに低温であつたことである。この状況を旭川地方と札幌地方とで比較すれば第2表でとくに富良野町の気温表を示すと第2図のとおりである。

第1図によれば、10月下旬に引き続き11月上旬は高温が続き、最高気温は丁度10月中旬を思わせるようであつたが、11月中旬より急激に低下し、最低気温が-18.6°Cを示し、また-10°C前後の日が4日間あつた。11月下旬は平年にくらべ著しく低温に過ぎ、この間、最低気温が-20°Cの日が1日、-10°C以下の日が5日以上あり、最高気温はすべて0°Cより高かつた。すなわち昼間は樹体内の氷は溶けるが、夜間は極端に冷却されて凍結するという状態が繰り返されていたことが考えられる。12月下旬は各日ともに平年より低温の連続で、この間、上旬には最低気温-24°C、-28°Cを記録した日があつた。なお12月下旬には最低気温-28°Cという記録的の低温を示し、



第2図 1952~1953年 富良野町の気温 (最高, 最低および平均)

第2表 札幌、旭川地方の気温
(1952年10月~1953年3月)

地帯		旭川地方		札幌地方	
月	旬	気温 (°C)			
		昭和27年度平均	平年差	昭和27年度平均	平年差
10月	上	12.0	1.1	13.4	2.1
	中	9.7	0.8	10.7	0.2
	下	6.3	0.6	7.7	0
11月	上	3.0	⊖0.9	4.8	⊖1.2
	中	-3.3	⊖4.0	-0.8	⊖3.6
	下	-3.2	⊖2.0	0.6	⊖0.7
12月	上	-8.2	⊖4.2	-5.5	⊖1.5
	中	-7.2	⊖5.2	-3.8	⊖2.6
	下	-12.5	⊖5.7	-8.5	⊖4.7
1月	上	-15.7	⊖7.2	-9.4	⊖3.5
	中	-6.3	1.5	-3.9	0.6
	下	-10.7	⊖3.0	-6.5	⊖1.7
2月	上	-12.6	⊖5.2	-8.2	⊖3.4
	中	-9.2	⊖0.1	-6.6	⊖1.3
	下	-6.4	1.4	-2.8	1.8
3月	上	-3.3	2.5	-0.9	2.1
	中	-4.7	⊖0.7	-1.7	0.1
	下	0.8	2.7	2.5	2.5

(注) ⊖印は平年にくらべた低温差を示す。

-20°C以下の日が連日にわたり続いたことは特筆すべきことである。1月上旬も12月に続き最低気温-20°C以下の日が5日間連続し、中旬に至つてようやく平年に復した。2月以降は平年と大差なく過ぎた。以上の気温をみると、富良野地方の凍害の致命的要因をなしたものは後述する試験から推定して11月中旬の急激な温度低下と、11月下旬の低温の連続であつたろうと考えられる。すなわち後述の試験結果からいえることは、11月上旬は平年より5~10°C高温であつたことは樹体を選くまで unhardy な状態におき、その後、急激に-20°Cに近い低温に見舞われたため、耐凍性の強い果樹類でさえも大きな影響をうけて遂には致命傷をこうむつたことである。それに加えて連続低温に遭遇したことは、一層凍害に拍車をかけたように推定される。これに近い実例の1つを示すと CHANDLER¹²⁾ はアメリカ、ニューヨー

ク州で1917~1918年におこつた冬期凍害は、平均最低気温よりも、急激に氷襲した一夜の最低気温に影響されたことを報告している。また WINKLER¹³⁾ は-21.6°Cまで急激に冷却させると全く凍死するものが、10日かかつて徐々に約-29°Cまで冷却しても耐え得ることを指摘している。さらに凍害と気温の関係で、その重要性が認められていることは低温の連続と低温からの上昇速度である。これらの悪条件が、すでに述べたように1952~1953年は各月、各旬に見られているから、今回の凍害は本文に記した資料から考えると厳寒時の気温よりも秋から12月までの気温の方が樹体に悪い影響を及ぼしたと判断するのが妥当である。

2. 立地と栽培 富良野地方で最も被害の多かつた果樹園は、四方に山を背負い下層に粘土質土壤が横たわり排水が不良のいわゆる重粘土の盆地に位置していた。かような場所は気象上からみても凍害の危険地域であることは指摘されているところであるが、地下水が高く、降雨による水の滲透が不良な土壤は根群の発達がとくに悪く、樹体が秋遅くまで不登熟の状態にあることなどから考えても被害は当然大きくなつたものであろう。細部について観察すると次のようであつた。

(1) 結果量が過多の樹 同一品種であつてもその年に無摘果、あるいは摘果量が少なかつた場合は過重の負担によるため、樹の代謝関係が不適合になるためか被害が大きかつた。

(2) 早期に落葉した樹 病害虫の発生が多かつたり、薬剤散布の適正を欠いて早期に落葉した場合には被害が多かつた。りんごでは主にダニ類の防除が完全でなかつた園、またぶどうでは褐斑病のため8月~9月上旬に落葉した園はとくに被害が顕著であつた。この場合も結果量が過多であつた場合と同様に、葉面積の不足による代謝関係の不均衡が原因したものであろう。

(3) 樹勢がおう盛に過ぎた樹 施肥法に適正を欠いた園および幼木ぶどう園の間作に果菜類、馬鈴薯、夏甘藍などを栽植して収穫後に外葉や、切り株を同一園に埋没した場合、または肥料の配合量が適当でなかつたため、樹勢が著しくおう盛

であつて降霜時まで秋伸びを続けた樹は被害が大きかつた。これは樹体の不登熟によることが主な原因であらう。

(4) 中耕回数が多かつた園 年間の中耕回数が多く、清耕栽培をしていた園はクロバー類の草生栽培を実施していた園よりむしろ被害が大きかつた。これは秋における土壤水分と樹体の含水量とに関係があるものと思われる。

3. 品 種 同一果樹園で栽培条件もまた同じでありながら品種間の耐凍性にかなり大きな相違がみられた(写真3)。りんごについて認められた耐凍性をかりに3段階に分けてみると、若干の例外はあるが、早生型品種は耐凍性が高く、中生型は中間で、晩生型は低かつた。すなわち「花嫁」、「紅綬」、「早生旭」、「旭」、「コートランド」、「黄魁」、「甘露」は被害率が少なく、「祝」、「デリシャス」は中間で、「国光」、「紅玉」、「印度」、「倭錦」、「宝玉」、「ゴールデン」、「緋之衣」は被害率が大きかつた。なおクラブ系はとくに耐凍性が高く、例えば「ドルゴ」*は全く被害がなかつた。

HILDRETH and BEAUMONT²³⁾らが1924~1928年に調査したりんごの耐凍性の分類をみると、「ドルゴ」、「ダッチェス」、「イブラル」、「パテン」、「花嫁」、「旭」は高い部類に入り、「コートランド」、「デリシャス」は中間、「ワインザップ」、「紅玉」、「倭錦」、「キングデイビス」、「鳳凰卵」、「緋之衣」は低い部類にいれられている。この分類は筆者が1952年に行なつた実態調査の結果とほとんど軌を一にしているようである。同一条件で栽培されていながら早生種のものが耐凍性が高く、晩生種が低いということは光合成作用と代謝作用との関係によるというよりも、むしろ樹の負担力が早く軽減されて、その登熟が早められることが、一層重要であるといつた方が適當であると考え。ぶどうについては一般に米国種は耐凍性が高く欧州種は低かつた。またりんごと同様に熟期の早い品種は遅い品種より耐凍性が高い傾向があつた。すなわち「キャンベルスアーリー」、「グリーンマウ

ンテン」は耐凍性がとくに高く、「デラウエア」は前二者よりやや低く、「ナイヤガラ」は低い方であつた。府県で醸造用品種として栽培されている「ブラッククイン」、「マスカットハンプルグ」、「グローセミヨン」など晩生種に属するものは最も耐凍性が低く、北海道では道南の一部でなければ経済栽培は困難であることが暗示された。しかし中~晩生種に属する「ベリーアlicant A」、「川上2号」などは醸造品種中でも比較的耐凍性が高い方であつた。なお自根によるものより接木によるものの方が一般に耐凍性が高くなる傾向を認めた。筆者が1952~1959年までの調査と試験結果からみて、砧木と穂木の組み合わせのうち、耐凍性増大のために有望と思われるものをあげれば「キャンベルスアーリー」に対しては砧木420 A、「グローアルモンベリー」、「セントジョージ」、「ガンセン1号」、「ナイヤガラ」に対しては砧木3309、「グローアルモンベリー」、「101-14」、「デラウエア」に対しては砧木3309, 5Cであつて、どの組み合わせでも各自根よりも耐凍性が高くなることを認めた。穂の耐凍性と重要な関係を有するものの1つとして果房の熟期の問題があるが、上記の組み合わせはそれぞれ自根の熟期より2~7日間早くなるのが普通であつた。

B 凍害の様相

(A) りんご

1. 樹体の部位別における被害 同一樹であつても日照面と日陰面では凍害の程度に相違のあることが知られているので、1本の樹で南西面と北面をそれぞれ主幹、主枝、亜主枝、側枝、新梢の5つの部分に分けて調べてみると、いずれの樹体面においても樹の上部ほど被害が軽微になる傾向があつた。いい換えると主幹や主枝の被害が大きく富良野地方の場合は日照日陰面の区別がなく、一様に被害をうけていた。このことは気温の冷却が凍死の限度をはるかに越して、樹体の部分別の凍死を起こさすようなゆるやかなものでなかつたことを示している。

* 「ドルゴ」はクラブりんごである。

第3表 主枝横断における Blackheart の程度 (1953年)

表 面 積	個 体 No.											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
全表面積 (太さ) cm^2	63.59	56.72	50.24	75.39	40.69	41.83	102.92	82.47	36.83	17.34	46.54	37.92
木質部健全部 cm^2	39.50	28.46	33.99	54.57	15.84	26.63	50.14	36.53	21.63	9.31	22.79	19.07
木質部被害部 cm^2	21.95	9.41	14.37	13.55	22.58	12.80	48.07	44.51	13.20	6.49	19.60	17.90
髓部被害部 cm^2	2.14	18.85	1.88	2.27	2.27	2.40	4.71	1.43	2.00	1.54	4.15	0.95
$\frac{B}{T} \times 100$	37.89	51.59	32.35	24.73	58.62	36.34	51.29	53.71	43.98	46.32	51.04	49.71
$\arcsin \sqrt{100 \text{分率}}$	38.00	45.92	34.70	29.80	49.95	37.05	45.75	47.12	41.55	42.88	45.57	44.83

(注) 品種「国光」 被害面積率の平均値 = 45.21 ± 9.69 (%)

2. 材部の被害 りんごでは材部の凍害は一般に Blackheart といわれているが、大枝を横断して切口を観察すると、木質部や髓部が褐色ないしは黒褐色に変色している (写真4) いわゆる Blackheart が見られた。褐変している木質部および髓部の切口被害部面積と全切口面積の比率について1例をあげると、第3表のように「国光」は平均 $45.2\% \pm 9.7\%$ 、「紅玉」は $35.5\% \pm 11.6\%$ の被害率を示していた。品種間あるいは同一品種の個体間にこの被害割合の相違は大きかったが、Blackheart の程度によつて被害程度を推定することができるとともに、将来果たして樹勢が回復する見込みがあるか否かを判定することができた。すなわち切口の面積に対して50%以上に Blackheart の部が進んでいるときは、もはや回復は困難であり、50~30%の場合には管理が適正であれば樹勢はやがて回復する可能性があつた。この場合でも形成層の生死を見極めることが大初であつて、たとえ Blackheart の部分が少なくても形成層が死んでいれば全く回復の見込みがない。

3. 主枝や大枝又部の被害 主枝や亜主枝などの切口に一見して明瞭な凍害状況を示していた。靱皮部は褐色ないしは黒褐色をていし、常に材部と皮部との境界には過剰の水分が充満しているのが特徴であつて、ことに大枝の又部には過剰の水分が顕著に見られた。このような時は小刀などで皮部が容易に剝離でき、その部分が悪臭を放つていた。又部の中でも角度が狭いほど被害が大きか

つた (写真5)。これらは又部の登熟度が遅れているのが原因するものと考えられる。

4. 主幹の地際の被害 寒冷地では根雪の遅れた年に、低温と暖気とが交互に来襲すると樹木の地際が凍害を受けることがある。とくに地下水が高い場所に発現し易い傾向がある。1952年は根雪が遅れた上に秋に温暖な気温が続いたので樹木の活動が遅くまで続いていたことが想像される。事実りんごにおいても活動終止が最も遅いといわれている²⁾主幹の地際が凍害がめだつていた。被害部は黒褐色ないしは黒色をていして陥没し、著しいものは主幹の地際がリング状に剝離したようにくぼみ、材部が腐敗したように脆くなつていた。かような場合は当然樹勢は弱まり、遂に枯死することもある。この現象は幼樹に多く見られるが、老木でも発現して大被害を与えていた。

5. 主幹や大枝の亀裂被害 この障害は冬期の凍害中、最もめだつ被害であるばかりでなく、おそらく樹木にとつては致命的の障害である。1952年の凍害にはこの現象がかなり多く見られた。主幹や主枝の皮部が縦に2~3本の亀裂を生じ、最初のうちは亀裂部は水分に富み、日時の経過とともに乾燥してくるが、もし亀裂箇所を手をかけて引きさけば、容易に皮部と材部が切り離されてしまう (写真2)。これはすでに形成層、靱皮組織が凍死している証左で、材部の表面は黒褐色をていし、不快な悪臭を放つていた。このような障害についてはアメリカ Maine 試験場の報告はあるが、

わが国では果樹類における過去の報告は全くない。主幹が著しく亀裂を起こすような大凍害では新梢や芽はすべて凍死していた。しかしこの亀裂障害であつても軽微なものか、あるいはわずかに部分的である場合、乾燥させないうちに速かに糶などで結束するか、被害部をけづり取つて、接蠟などで応急処置をとれば、多少樹勢は弱まるが全く枯死させることは免かれる。いずれにしても常態な樹勢にもどさせることはできない。以上の状態を実験的に証明するために2年生苗のりんご樹を2千分の1アールのポットに栽培して、ポットのまま11月1日、 -25°C の低温室へ24時間放置した*。個体によつて被害状況は種々の場合が現われた。すなわち芽が凍死したもの、あるいは樹皮の一部が局部的に黒く陥没したもの(写真6)、あるいは樹皮がうすく剥けたもの、上記の亀裂をおこしたもの(写真7)があつた。これらの被害様相は樹体内の種々の要素が関与して現われたものであろう。従つて圃場においては同一環境下にあつても肥培管理が適正をうるならば、樹体内の栄養生理を好変させることができ、凍害を最小限度に止めることの可能性を暗示するものである。

(B) ぶどう

ぶどうはりんごにくらべて耐凍性の弱いことは実態調査からも明らかである。1952年秋から冬にかけての低温時にはりんご樹の被害をうけた地帯では、ぶどうはほとんど枯死したことによつて示された。しかし北海道のぶどうは冬期前に棚から地上におろされるので、雪に埋められることが早い年には予想外に凍害を受けずにすむことが多い。従つてりんごは被害をこうむるが、ぶどうは助かることがありうるのである。1952年は低温に加えて根雪が遅れたことがぶどうの被害を一層大きくしたものとみえる。

1. 結果母枝と芽の被害 結果母枝や芽が凍害を受けた場合には、春先の萌芽は全くおこらないか、または萌芽しても著しく不揃いになる。たとえば発芽伸長してもやがて新梢が萎凋枯死してしまうことがある。芽が凍害を受けたときは、これを

縦断すれば、芽の生長点が褐変している。ぶどうは複芽であるが小さな方の芽が大きい方より常に凍死率が多い。結果母枝が凍死しているとき、それを縦断あるいは横断すれば韌皮部と木質部は容易に剥離しやすいことはりんごと全く同様である。この時すみやかに組織を観察すれば韌皮部のみが褐色ないし黒褐色に変色しているが、木質部は変色しないのがりんごの場合と異なる点である(写真8)。なおぶどうの結果母枝は局部的に凍死を免かれることが多いが、このような時には新梢の活動期には生き残つた部分の形成層が活発に活動して新組織を形成し、あたかも結果母枝が縦に陥没部分を生じたかのような形をていすることが見られる(写真9)。

2. 主幹地際の被害 先にりんごで記したようにぶどうも地際の凍害が寒冷地では毎年見られる。この症状はいわゆる根首焼病のそれと似ているので、凍害による被害と根首焼病の被害とを混同させていることが多い。しかし根首焼病は第2次的に発生するものようで、最初は主幹や地際が機械的傷害を受けて、ここに病菌が附着すれば根首焼病の原因となる。もつとも機械的傷害の中には凍害のほかに鉄傷、日焼け、虫害などが含まれるが、北海道では府県にくらべて凍害による傷害がとくにめだつている。府県ではあまり見られない根首焼病が北海道では著しく発生率が多いのは凍害によることが多いからであると考え(写真10)。また果樹類中、とくにぶどうの主幹地際の凍害が多いのは、その部分の形成層活動が他部分より秋遅くまで続いているためである。しかしこの場合でも主幹の周囲が同時に全部被害を受けることが少なく局部的である。もし地際が凍害を受けると韌皮部が枯死して早晚陥没がおこり、病菌の侵入が加われば遂に材部が露出してくる。ぶどうはほかの果樹のように傷害の跡が癒合することがなく、樹勢が著しく衰弱してしまう。主幹地際が最も凍害にかかりやすい土壌は砂質土壌あるいは地下水の高い粘質土壌であつて、これらの土壌は地際の温度較差を樹体に大きく影響させるば

* ポットの中の根が凍結しないようにポットはあらかじめ充分保護しておいた。

かりでなく、樹体の登熟度にも影響させることが多いことから考えて、凍害発生率の高いことが推察できる。

II 耐凍性に関する概論

一般に永年作物は秋から冬にかけて、その生長が停止するころより寒気に対する抵抗性が次第に増加して、厳寒時には最高の抵抗性を保持するようになることは既に認められている。この過程において、植物体内には種々の変化が現われてくる。これらの生理的な問題についてはIVで触れることにするが、植物が凍結したときでも、凍死を免かれて生存できるような生物の性質、すなわち耐凍性についていささかのべる。細胞内の凍結は致命傷であるから⁶⁾、このような時はまず細胞内が凍結しにくくなる必要がある。いい換えると耐凍性とは細胞外凍結に耐える抵抗性の度合いを意味するものである。細胞外凍結をした場合でも、凍結の持続時間や凍結温度によつて遂には障害を受けることがあるが、細胞内凍結のように即時致命的な障害をこうむることは少ない。一方、広義で耐凍性とは0°C以下になつて必ずしも凍結がおこらなくともよいので、植物に対して適合した温度以下に冷却された時に受ける障害に対する抵抗性をいうのである。

秋から冬にかけて、その耐凍性が増大してくる際の最も効果的な要因は外圍温度の変化であると

いわれ、その証明も多い¹⁰⁾。果樹類では種類品種によつて程度は違ふが、りんごでは冬期の耐凍性は予想以上に高いものである。

それでは実際問題として芽や枝はどれほどの低温に耐えられるものであろうか。この場合でも冷却または加温速度、低温の持続時間、樹体の登熟度などに影響されるが、時期別によつて耐凍性に大きな相違がある。さらに植物の組織によつてはそれを形成している個々の細胞中に耐凍性の高い細胞と低い細胞が存在する。従つて最も低い細胞を基準にして植物全体の耐凍性を評価することが適当である。以下順を追つて説明する。

A 組織別による耐凍性の相違

枝や芽の組織はその生育段階において耐凍性に相違のあることは明らかである。一般に果樹類では活動中の形成層が最も耐凍性が低く、冬期間には逆に形成層が最も耐凍性が高くなり、皮部、材部、髓部の順で低くなることが知られている。CULLINAN¹⁰⁾は花芽の耐凍性は、その分化の段階や枝の栄養状態で異なると述べている。いまりんご枝条の皮層組織を4グループに大別してみた。すなわち、(a)表皮直下の皮層で赤紫色の細胞液を有する数層の細胞群、(b)その下にある葉緑素を多量に含んでいる比較的厚い層をなす柔細胞群、(c)さらにその下に位する細胞間隙の多い柔細胞群、(d)形成層、以上の4グループで秋における耐凍性をくらべれば第4表のようである。

第4表 組織による耐凍性の相違 (10月22日)

組織別	-5°C				-10°C				-15°C			
	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d
生死別	+	+	+	+	+	±	±	+	+	±	±	±

(注) 品種「紅玉」24時間処理

a, b, c, dは本文中の分類による。

+ …… 全細胞が生 ± …… 全細胞中に生と死が混入 - …… 全細胞が死

第4表によれば10月下旬では表皮直下の皮層(aグループ)が最も耐凍性が高く、形成層(dグループ)がこれにつき、内部皮層(b, cグループ)が最も低いことを示していた。これはCULLINAN¹⁰⁾などが述べているように樹体の栄養や生育状態に関係

するであろうと思われるので、生育中の葉面積や環境状況を時期的に調節して耐凍性に及ぼす影響を調べてみた。すなわちりんご「紅玉」の2年生苗木を春から全く同一の条件で2千分の1アールのポットに栽植してあつたものを、1区は9月中旬

第5表 環境による組織の耐凍性 (10月24日)

温 度	-5°C				-10°C				-15°C			
	組				織				別			
区	a	b	c	d	a	b	c	d	a	b	c	d
1	+	+	+	+	+	-	-	±	±	-	-	-
2	+	+	+	+	+	±	±	+	±	-	-	-
3	+	+	+	+	+	+	+	+	±	-	-	-
4 (対 照)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	±

(注) 品種「紅玉」24時間処理

a, b, c, dは文中の分類による。

+ …… 全細胞が生 ± …… 全細胞中に生と死が混入 - …… 全細胞が死

に戸外からビニールハウスに移し、温度と水分を附与して活動をおう盛に保持し10月4日に全葉を摘除した。2区は最初から最後まで戸外に放置して1区と同様に10月4日に全葉を摘除した。3区は1区と同様に9月中旬に戸外からビニールハウスに移したが全く摘葉しなかつた。4区は全く戸外で放置して対照区とした。これら各区の耐凍性を10月24日に調査したものが第5表である。

第5表によれば、どの区においても10月下旬では前述のb, cグループの細胞群が最も耐凍性が低いことを示していた。各區別についてみれば1区が最も耐凍性の低いことを示していたが、このことは光合成作用の点からみれば葉は確かに重要な役割りをするが、秋の高温多湿による生育促進はそれだけ樹体における耐凍性の増大、すなわちhardeningを遅らせ、耐凍性増大のためには不利であつたと考えられる。かような場合には、むし

ろ3区のように最後まで着葉させておいて貯蔵養分を多量に生成させた方がよいであろう。もし秋に早く落葉するのであれば、2区のように自然の温度低下によつて樹体をして、早く冬への体制を整えさせた方が、高温のもとでいつまでも着葉しているよりも耐凍性がより多く得られるものと考ええる。結局以上4つの区のうち、自然状態で放置しておいた4区が最も耐凍性増大のために効果があつたことが示された。さらに皮層と形成層の間にある柔細胞群は環境のいかんにかかわらず、この時期では耐凍性が最も低いことが認められた。

次にぶどうについて組織の耐凍性を示したのが第6表である。第6表によれば9月10日(新梢の基部にコルク層が発現し始める頃)においては形成層木質部が最も耐凍性が高く、内鞘、内皮の部分を除けば韌皮部とくに韌皮射出髓が耐凍性が低い。内鞘部、内皮はコルク形成層ができれば皮部とな

第6表 ぶどう組織別耐凍性 (9月10日採取枝, 1957~1958年)

品 種	融水後	組				織				木 質 部		髓周辺
		表 皮	内 皮	内 鞘 柔組織	コルク 形成層	韌 皮 部		形成層	射 出 髓	柔組織		
						射 出 髓	柔組織		射 出 髓	柔組織		
デラウニア	5時間	±	-	-	+	±	+	+	+	±	+	
	5日	-	-	-	+	±	+	+	±	±	-	
キャンベルス アーリー	5時間		-	±	+	+	+	+	+	+	+	
	5日		-	-	-	±	+	+	+	±	±	
ナイヤガラ	5時間		-	-	+	+	+	+	+	+	+	
	5日		-	-	+	±	±	+	±	±	±	

(注) -5°C 24時間低温処理

+ …… 全細胞生 ± …… 全細胞中一部が死 - …… 全細胞死

つて死滅して自然に剝離する部分であるから、ここでは問題外とする。なお凍結融氷後の時間が経過するとともに死滅組織が増加しているのがうかがわれる。すなわち凍結融氷後1日を経過すれば生死細胞の区別が判然としてくる。従つてぶどう組織の凍害は凍結融氷後1日以上を経過すれば容易に検討できる。またぶどう組織は韌皮射出髓、

りんごの組織は内部皮層を供試することが耐凍性の判定上最も適当である。

B 芽と新梢の耐凍性

りんごの芽および新梢を材料とし、Aの方法にもとづいて耐凍性を検した結果を表示したものが第7表である。

第7表 りんごの芽と1年枝の耐凍性

処理温度		-20°C~-25°C					-35°C~-40°C								
融氷後	区別	処 理 日 数													
		1日	2日	3日	6日	7日	1日	2日	3日						
1時間	葉芽	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	(+)	-	(+)	-	(-)	-	(-)
	花芽	±	(+)	±	(+)	+	(+)	-	(+)	-	(+)	-	(-)	-	(-)
	枝	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	(+)	±	(-)	±	(-)	-	(-)
24時間 (1日)	葉芽	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	(+)	-	(-)	-	(-)	-	(-)
	花芽	-	(+)	-	(+)	-	(+)	-	(+)	-	(-)	-	(-)	-	(-)
	枝	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	(+)	-	(-)	-	(-)	-	(-)
144時間 (6日)	葉芽	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	(+)	-	(-)	-	(-)	-	(-)
	花芽	-	(+)	-	(+)	-	(+)	-	(+)	-	(-)	-	(-)	-	(-)
	枝	+	(+)	+	(+)	+	(+)	+	(+)	-	(-)	-	(-)	-	(-)

(注) 品種「紅玉」、「国光」

記号は組織の生死をあらわす。

()は2月22日採取, ()のないものは1月20日採取

+……生 ±……一部生一部死 -……死

第7表のように、りんごの葉芽や新梢は2月22日では-25°Cで7日間処理しても全く凍害は見られなかったが、花芽は-25°C、24時間処理が凍害の限界であつた。なおこの試験結果によると凍結融氷後の時間が経過するにつれて死細胞が増加していた。一方、1月20日採取枝では-25°C7日間処理で葉芽や新梢は全く無被害であつたが、花芽は-25°C、1日間の処理が凍死の限界であつた。このことはりんご花芽の耐凍性は葉芽や新梢の耐凍性よりいくぶん低いこと、さらに花芽の分化過程にも関係のあることが暗示される。北海道においてさえおこり得ない-35°C~-40°Cの低温に24時間処理すると芽や枝は明らかに凍死する。りんご「紅玉」、「国光」では厳寒時の葉芽や新梢の耐凍性は-30°C附近が一応凍死の限界と考えられる。北海道のりんご産地では冬の最低気温は大体-20°C~-25°C程度であるが、この気

温に遭遇した芽の萌芽力と、すでに述べた組織の耐凍性の判定法とが一致するかどうかを確かめるため、第7表と同一枝を供試して萌芽試験を行なつたものが第8表である。

第8表によれば低温処理時間が長くなるほど萌芽が不良となり、萌芽始めまでの日数が長くなる

第8表 りんご枝条の低温処理による萌芽の影響

低温処理日数	萌芽始めまでの所要日数(H)	展葉始めまでの所要日数(H)	萌芽率(%)	展葉および伸長程度の良否
1	10	12	83.3	良
2	15	17	44.4	不良
3	16	18	25.5	〃
7	16	15	16.6	〃
無処理	7	10	85.7	良

(注) 品種「紅玉」

2月22日採取枝

-20°C~-25°C処理後25°Cで水挿

つていた。しかし24時間の低温処理では、無処理のものとの間に萌芽率にはほとんど相違を認めないが、48時間になると急激に萌芽率の低下しているのがめだつていた。これは低温の持続時間が障害の一要素であることを示すものであろう。なお低温処理をしなくても85%しか萌芽率を示さなかつたことは枝を水挿して高温乾燥の室に放置したため、自然状態とはかなり異なつた環境に置かれたことによると考える。しかし萌芽率の傾向から見れば、低温(-20°C~-25°C)の影響は明らかに認められた。葉芽や枝は第7表で見ると、-20°C~-25°Cで7日間処理しても組織上には障害が認められないのに、第8表のように同一温度処理下で、同一の萌芽試験では萌芽率が16%まで低下している。すなわち芽や新梢は生きているが萌芽不能のものが多かつた。これは単に人工的の萌芽試験という不適当な環境下に置かれたために起きた結果であるばかりでなく、最初に低温処理をしたので、その時に既におきたなんらかの障害が関係しているためと考えられる。従つて冬期間の萌芽試験の成績のみをもつて春の萌芽状況を想定したり、あるいは冬期に圃場で直接芽の生死を診断して、その年の豊凶を論ずることは傾向の判定にはよいが適正でないとする。

一般に木本類の耐凍性は樹体の登熟度と深い関係のあることはKNOWLTON²⁹⁾およびHORSFALL²⁴⁾らが強調しているところである。ぶどうの場合は新梢の登熟度は一見して肉眼で明らかに判定できる。いうまでもなく新梢が完全に褐色化しているものは完熟しており、緑色の残つているものは未熟枝である。芽においても同様に褐色枝についているものは熟度が進み、緑色枝のものは未熟である。そこで登熟度によつて耐凍性にどの程度の相違があるかについて10月上中旬(収穫直後)の新梢について行なつた実験結果は第9表に示したとおりである。

第9表によれば10月上旬で、「デラウェア」、「キャンベルスアーリー」の新梢中、最も登熟度の進んでいる部分の凍死限界温度は-4°C4時間であるが、「ナイヤガラ」ではこの温度では50~30%が既に凍害を現わした。「デラウェア」、「キ

第9表 ぶどうにおける熟度別新梢の耐凍性
(10月5日枝)

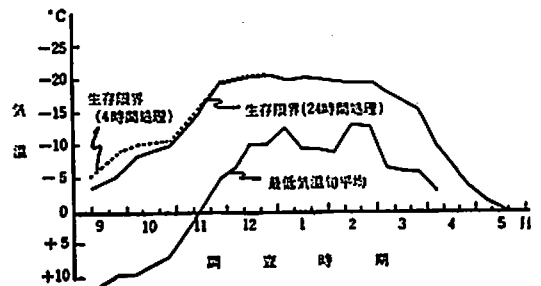
部 分	品 種		
	ナイヤガラ (%)	デラウェア (%)	キャンベル スアーリー (%)
褐色部	70~50	100~90	100~95
半褐色部	60~40	80~60	90~70
緑色部	10~0	30~10	30~10

(注) -4°C, 4時間処理
数字は細胞の生存率を示す。

ャンベルスアーリー」では同一枝の芽は基部より数えて5~6芽までは生きている(褐色枝の芽でも上部の芽は凍死する)。なおぶどうの副芽は主芽より常に耐凍性が低く、10月上中旬においては枝は芽よりも耐凍性が高い。

C 環境温度と耐凍性の変化

既に述べたように果樹類では生育過程によつて耐凍性に大きな相違のあることは明らかである。とくに冬期間の寒気に耐えるために、秋から冬にかけて耐凍性が著しく増加する。この原因は環境温度であつて、温度の変化にともなつて体内に種々の変化がおこり、hardening されていくのである。今、この季節別の耐凍性の変化をぶどうについて示せば第3図のようになる。北海道における



第3図 ぶどう枝の季節別耐凍性 (1956年)

最低気温の旬平均をみると0°C以下になるのは11月中旬であるが、この時期までに樹体の耐凍性は厳寒時の約1/2にまで増大されてくる。例えば第3図のように10月下旬では-10°C24時間が生存の限界であつたものが11月下旬になれば-20°C24時間に耐えるようになつて、厳寒時の最

高の耐凍性にまで引き上げられていた。急激に耐凍性が増大される時期は北海道では10月下旬ないし11月上旬である。これは樹体の発熟度にもよるが、樹木の耐凍性が外圍の気温に大きく支配されている証左である。10月中旬以降は最低気温が 0°C に近い日が続くが、この時期までに樹体が完全に休眠に入る準備ができている場合は、このような低温がつづくことは耐凍性増大のためきわめて好都合である。しかし昼間の最高気温が高く、夜間の気温との較差が大き過ぎるときは、たとえ 0°C 附近の最低温度が続いても耐凍性増大のためには好ましい結果とはならない。

さて気温の低下にともなうて進行していく自然のhardeningは必ずしも季節的気温の変化と一致しないことがある。PISEK³⁷⁾によれば四季を通じて、各時期における樹体の耐凍性を決定づけるものは単なる気温の低下のみでなく、1日のうちの気温の高低によるものであるという。ぶどうでは気温の低下に伴うhardeningの進行は第3図で示すように、最低平均気温が -10°C に達しない12月中旬までは認められる。しかし、これより以後には気温はさらに低下しても耐凍性の増加はもはや伴わない。実際に第3図および第7表に示すように12月から2月下旬までは耐凍性にはほとんど変化がなく、気温の高低や、その持続時間などの影響はあまり認められなかった。従つて環境気温が冬期間の耐凍性に大きく影響を及ぼすのは9月下旬から12月上旬中頃までといえる。

III ぶどう枝の組織と耐凍性

1. 試験目標 近年、北海道の果樹栽培中、その増加の最も目ざましいものの1つにぶどうがあげられる。その理由には種々あろうが、ぶどうは確かに北海道では府県にくらべて生産費が少なくても優秀品質のものが生産できるという立地条件を備えている。このように北海道ではりんごとともにぶどうは重要果樹の1つである。しかし北海道一円にわたつて栽培が有利であるというわけではない。現在の産地でさえも、年によつては冬期間の凍害は避けられない。ぶどうはりんご、な

しよりも耐凍性の低いことは事実であるが、ぶどうの耐凍性に関する記載はGLADWIN²⁹⁾のほか2~3人以外にはほとんど見当たらない。ことに樹の組織上から耐凍性を検討した成績は全くないといつても過言でない。そこで筆者は組織学的にぶどうの凍害ないし耐凍性を明らかにせんとした。ぶどうの組織はほかの果樹類と著しく趣きを異にしていて、射出髓の発達と韌皮組織の特異性は樹体の耐凍性を支配する重要な要素となるものと考えられる。

北海道において1956年の初夏、ぶどうの新梢がかなり伸長して、既に果粒が小豆大に達したころ、わずか一夜のうちに葉が萎凋し、やがて枯死する現象が頻発した(写真12-A, 12-B)。この現象は毎年多少は見られる。またある場合には、春の萌芽が不揃いになるか、全く不萌芽に終わることは各地で経験するところである。以上の原因は従来俗に“ねむり病”などといわれ、生理病の1種であるとか、病害虫の影響あるいは日焼けなどのためであると説明されてきた。もつともこの種の障害を起こす間接の原因としては密植、強剪定、結果過多、新梢の秋伸びなどが指摘されているが、直接の原因については実証するに足るものがなかつた。筆者は上記の萎凋枯死した新梢の出ている前年枝の各部分を切断して観察したところ、組織の一部がbrowningしているばかりでなく(写真11)その年に発生した新生組織が著しく不良であるか、部分によつては全く発生していないことを発見した。かような枝条の横断面は円形をていすることなく例外なく不整形な出張りがある(写真13, 14)。このことは既に春の活動開始期から形成層活動が局部的であつたか、あるいは全く活動が停止していた証左である。すなわち春の活動開始以前に何らかの障害があつて、形成層は衰弱していたか、あるいは死んでいたと判断された。1本の結果母枝または芽が部分的に死んでいれば当然萌芽は不揃いになるし、たとえ萌芽伸長がある程度行なわれたとしても、養水分の流通が不十分であつて、新梢伸長に対して均衡が破れれば途中で萎凋枯死することは考えられる。この直接の原因が一部凍害に関係があるとすれば、従来いわ

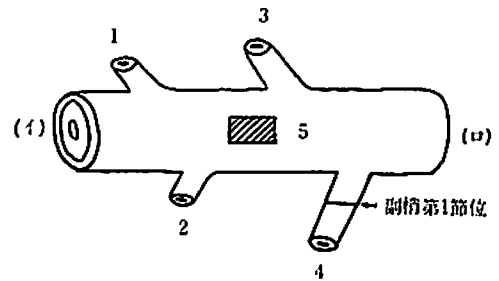
れてきた生理病の直接の原因には凍害が重要な役割りをしているに違いない。この点を組織学的に解析せんとした。

2. 材料および試験方法 供試材料は垣根仕立ての生育良好な4年生樹の新梢または結果母枝を必要に応じて採取した。耐凍性試験に供用した部分はこれら枝条の7~8節目の充実した部位であつた。凍結処理の場合は2cmに切断した枝条の切口の両側に水湿の綿をつけて、シャーレーに入れて一定時間低温室に放置して凍らせた。水にぬらした綿をつけた理由は、ここにできた氷によつて組織内に凍結を開始させる。つまり植氷させるためである。一定時間が経過してからシャーレーを取り出して普通の室温(20~25°C)で融氷してから鏡検した。鏡検に際しては縦横断の切片を各部分から少なくとも10片以上とつて、生細胞と死細胞の数を読みとつて比率を求めた。生死の判定は中性赤の生体染色により、一部は原形質の状況*も考慮に入れて決定した。ぶどうは細胞内の貯蔵物質が多くて原形質分離による生死の判定がやや困難であるので、必要と認められたときにのみ物皮柔細胞の原形質分離も判定法の一助とした。さらに、

(1) 圃場における枝条の形成層活動を判定する場合は鋭利な刃物にて木質部に達する傷をいれ肉眼観察により次の5つの段階を設けて判別した。さらに同一枝を採取して切片をとり、形成層の配列状況を鏡検して圃場観察と併用した。さらに形成層活動の程度を現わすために仮りに上記の5段階を0, 25, 50, 75, 100に当たるものとした。

- 0; 皮部が堅くしまつて全く剝離できない。(形成層の配列が整一で2~3層をして一定である)。
- 25; 皮部がかりうじて剝離できる。(形成層は整一であるが6~7層のものがある)。
- 50; 皮部が容易に剝離できるが、切口に水分が見られない。(形成層は7~9層でやや整一である)。
- 75; 皮部が容易に剝離され、切口に湿りが見られる。(形成層は10層以上で不規則な配列をしている)。
- 100; 皮部は容易に剝離され、切口から水が滴り落ちる。(形成層は全く不規則で大小様々の形をしている)。

(2) 組織の凍結が枝の切口、あるいは枝の外側から中心に向かつて進められるか否かを調べるために耐凍性の低い醸造用品種「カールマンアlicant」の結果母枝を3月1日に採取して、次のような方法で凍結試験がなされた。



第4図 結果母枝の模型

イ、ロは結果母枝の切口を、1, 2, 3, 4は副梢の切口を示す。

処理法としては次の5つの場合を試みた。

- 1; 切口を水湿の綿で包む(過冷却を防いで凍結を開始させる)。
- 2; 切口にワセリンを塗布(直接の植氷を避けて、長く過冷却を保持させるため)。
- 3; 無処理のまま放置。
- 4; 副梢の第1節を残す(切口からの凍結を節位で防止させるため)。
- 5; 皮部の一部を形成層の部分から剝離。

以上のように処理した結果母枝をビニールで包んで-25°Cの低温室で24時間放置した。

(3) 細胞が凍結している時の状態を調べるために凍結固定を行なつた。その方法はWOLMAN⁵⁰の法に従い、あらかじめ無水アルコール19, 氷醋酸1の割合に混合した溶液を-10°Cに冷却し、この中へ圃場で凍結している枝を1cmの長さに切断して凍結しているまま投入し、4時間-10°Cに保つた。その後10°Cの室温で無水アルコールに枝を移し替え、のち徐々に低濃度のアルコールに移し替えて切片の鏡検を行なつた。一方ではあらかじめ無凍結の切片をとり、全細胞が生きていることを確認してから切片のまま上記と同じ方法で凍結固定した。対照は無凍結枝または無凍結切片を直接-10°Cの上記固定液で固定した。

3. 実験結果と考察

A 組織の新生過程

* III, D 組織の凍死の項参照。

第10表 コルク層の有無と耐凍性

品 種	デラウエア		キャンベルスプーリー		ナイヤガラ	
	コルク層					
採 取 日	有 (%)	無 (%)	有 (%)	無 (%)	有 (%)	無 (%)
9月24日	85~80	30~26	92~80	35~23	65~60	10~7
10月5日	95~90	30~10	98~92	30~10	70~52	30~10

(注) -10°C , 4時間処理

数字は細胞の生存率を示す。

組織の新生過程を季節的に追跡することは樹木の耐凍性を判定する重要な方法である。とくにぶどうではコルク層の発現は各組織が完成されたのちに行なわれ、しかもコルク層の有無はその枝の耐凍性に大きく影響することは第9表からも推定できる。まずコルク層の有無と耐凍性の関係を9月と10月について示したものが第10表である。

第10表によれば生存している細胞の歩合は、コルク層のない場合は然らざる場合の1/3程度しかない。従つて秋に早くコルク層が形成されることが、耐凍性増強の点から必要であるが、この有意義なコルク層の新生までに、新梢の各組織が時期的にいかにして、どのような順序で現われてくるかを検討してみた。

北海道では新梢伸長が6月上旬より始まる。6月下旬では新梢の最基部でさえ、韌皮と木質部の区別が見られないが、導管や射出髄は内外に向かつて盛んに増殖されている(写真15)。7月上旬になると木質部と韌皮部の境界がやや明らかとなり、韌皮部に硬組織が一部現われ始める。7月下旬ないし8月上旬には射出髄の外側(髓の反対側)はやや木化した組織が現われ始めてくる(写真16)。この組織が将来の内鞘繊維となる。木化した内鞘繊維が完成すると木質部から韌皮部を貫いている射出髄は次生コルク形成層の発現によつて完全に遮断される。ここで韌皮部と木質部が明確に区別され、直ちに表皮直下に暗褐色の内鞘厚膜組織が区別される(写真17)。この時期が8月上旬ないし中旬である。コルク形成層はその直上にコルク層、その直下にコルク皮層を新生させてくる。その結果皮層部で遮断された射出髄は、いわゆる内鞘柔

組織といわれる楕円形をした比較的大きな細胞群として、とり残されて死滅する。このころになるとコルク層が明確に現われる(写真18)。やがて内鞘部は、いわゆる粗皮となつて剝離する。この時期が8月中旬ないし下旬である。またコルク層の発生する前にコルク形成層の直上に韌皮部の組織と同様に、柔組織と硬組織が交互に2層程度できてから、コルク層が出現する場合がある。この場合は新梢のコルク化がその期間だけおくれる。耐凍性の低い醸造用品種(「グローセミオン」, 「ブラッククイン」など)はもちろんのこと、「デラウエア」, 「ナイヤガラ」にもこの状態が見られることがある。

次に2年生以上の枝条における季節的組織新生をみると、活動開始は5月上中旬の萌芽期より始まる。すなわち形成層は組織の内外に新生組織を分裂増殖し、5月下旬の花房抽出期より急速に活発度を加え、旧木質部と韌皮部の間に未木化の木質組織を増殖している(写真19)。6月下旬では新生木質部の幅は実長で250 μ に達し、8月下旬で最も幅が広くなつて遂に1,000 μ 程度に達する。この時期では既に新旧木質部の区別が全くつかなくなる。もつとも未木化木質部の増殖は一様に放射状に行なわれるものでなく、部分的におう盛な増殖としからざる場合がある。元来、ぶどうの枝条は円筒形のものがあるがはなはだ少なく、多くの場合楕円形をていしている。今この枝の側面で楕円の長径端に当たる部分を長径側面、その間にはさまれるやや平坦な側面を短径側面と呼ぼう。一般に枝条の横断面が楕円形をしているときは、長径側面は短径側面にくらべて新生木質部の幅が広いの

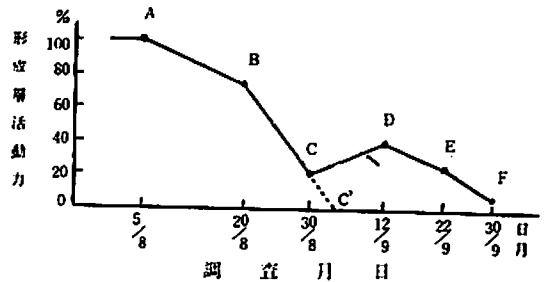
が普通であるが、これは形成層活動が長径側面では相違のあることを示すものであろう。このことはカサの発生状況(写真20)を見ても知ることができる。すなわち長径側面のカサの発現は時間的に早く、かつその量は多いのである。

B 形成層活動と新梢伸長との関係

枝條の伸長および肥大の状況と形成層活動との関係を知るため、夏から秋までの新梢における形成層活動を示すと第5図のようになる。

第5図のように「デラウェア」、「キャンベルスプーリー」は8月中旬までは形成層活動の最もお

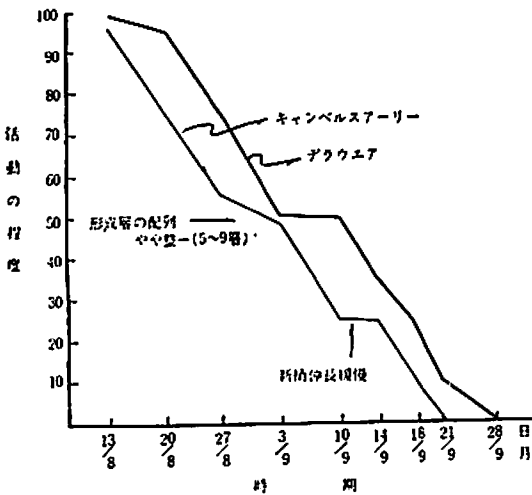
う盛なときであるが、形成層細胞は不整形をていし、10数層の細胞が並んでいる。「キャンベルスプーリー」は「デラウェア」にくらべ、約10日間ほど早く活動緩慢期に入るのが見られる。9月上旬では形成層は4~9層程度の細胞よりなり、1週間ほど同一の状態を続けるか、または再び活動がやや盛んになることがしばしば見られた。1例を示



第6図 秋におけるぶどう新梢の形成層活動の例

せば第6図のように、8月下旬で活動停止に近づいたものが9月上旬から再び活動を盛りかえして、9月下旬に至つて停止する。この原因は主として8月下旬から9月上旬にかけての降水量と関係するようである。北海道では遅くとも9月中旬までに形成層の活動を全く停止させることが、耐凍性増大の点からみて必要である。できることなら8月下旬で一時活動が衰えた時に、そのまま停止の状態に持ち込むことが望ましいので、ここに栽培技術を適用する意味があると考え(Ⅴ, Ⅵ参照)。

形成層活動と新梢伸長をみると、8月中旬から



第5図 ぶどう新梢における季節的の形成層活動 (1956年)

(注) 活動程度の数字は本文の方法による。

第II表 (A) ぶどうにおける新梢伸長と耐凍性の関係の1例

個体別	1日の平均新梢伸長量 (cm)					10月4日の新梢長 (cm)	平均節間長 (cm)
	7月11日~7月25日	7月25日~8月13日	8月13日~8月31日	8月31日~9月14日	9月14日~10月4日		
1	(18.2) 0.52	(11.9) 0.31	(32.8) 1.01	(13.3) 0.38	(5.0) 0.10	40.0	1.8
2	(16.8) 1.20	(16.8) 1.20	(26.0) 2.00	(1.8) 0.13	(2.0) 0.10	100.0	4.3
3	(5.4) 0.20	(9.2) 0.31	(29.5) 1.18	(17.5) 0.65	(7.5) 0.20	52	3.7
4	(0.6) 0.01	(15.8) 0.26	(21.5) 0.38	(8.5) 0.14	(13.0) 0.15	23	1.5

第11表 (B) 新梢長と耐凍性の関係の1例

個体別	節数	下部直径 (cm)	芽			枝 (新梢)		
			生存数	死数	生存率	生存数	死数	生存率
1	14	0.40	5	9	35.9	5	9	35.7
2	23	0.58	15	8	65.2	23	0	100.0
3	14	0.50	9	5	64.3	11	3	78.5
4	15	0.40	3	12	20.0	3	12	20.0

(注) 芽や枝の耐凍性の数字は10月4日、 -5°C 、24時間処理した場合で示す。

() 内数字は全伸長量に対する各期間伸長量比率(%)を示す。

(A), (B) 表の個体番号の同じものは同一個体を示す。

品種「デラウエア」

下旬の約2週間は形成層活動が衰えてきて、最盛期の約50~60%に過ぎないころであるが、この時期に新梢の日平均伸長量が最も増加するのが常態である。かような場合は9月上旬以降の新梢の伸長は急激におとろえて9月末で全く停止する。形成層活動もこれと同一の傾向をとるが、もし9月上旬以後急に衰えて、そのまま9月上中旬で停止する時は耐凍性がほかの場合にくらべて、一般に強くなる。しかし8月中下旬において新梢伸長が盛んであるべきときに緩慢である場合には、その他の時期における伸長も不良であることが多く、形成層活動もまた常態でなく、その結果耐凍性が非常に低くなる。今これを示す1例として、枝の時期別伸長量と耐凍性の関係を第11表(A, B)に示す。

従来節間のつまつた枝条は充実しているとか、あるいは伸長力のおう盛な枝条は不充実な徒長枝であるといわれていたが、これは程度の問題であり、第11表によればやはり伸長すべき時期において充分伸長したものが耐凍性が高いことを示している。

C 組織の耐凍性

III, Aで述べたように、新梢の組織は季節の経過とともに次々と新生されていくが、これらの組織の中で耐凍性の高い部分と低い部分がある。筆者はII, Aでりんご「紅玉」の組織では表皮直下の皮層が低いことを示し、ぶどうでは9月上旬で韌皮射出髄および髄周辺細胞、コルク層直下の柔細胞が耐凍性が最も低いことを記載した。韌皮射

出髄の一部がbrowningしてくると、韌皮柔組織もまた早晚死滅してくるし、形成層もやがて死に至る場合が多い。しかしこの場合でも樹体がhardeningされているときは、たとえ射出髄の一部がbrowningしても形成層は死を免かれる。形成層が部分的に生存しているとき、いい換えれば韌皮部の一部と形成層さらに木質部が一連の関連をもつて生存している場合は、春季の活動期において、生き残つた形成層は新生組織を増殖して肥大していくのである。圃場において枝の片側だけが異状な肥大をして他方の側が死んでいるのが時折見られる(写真21)が、この原因の1つは凍害である。枝条の短径側面は長径側面より耐凍性が常に高い原因の1つを組織上から観察すると次のようである。すなわち長径側面は新生組織の活動がおう盛で、かつ秋遅くまで続けられているのに対し、短径側面は新生組織の形成が少なく、秋季にはその活動を早期に停止するので、秋季における両組織の熟度の間に大きな相違がある。その結果として同一の枝においても、部分により耐凍性に高低の相違が現われるものと考えられる。

ぶどうはコルク層の有無によつて、枝条の耐凍性に著しい相違のあることを述べたが、猪野²⁵⁾によればコルク層細胞は空気、ことに炭酸ガスを透過させるが、水を通させない性質があり、さらにまた熱に対しても不良導体であると述べている。少なくともコルク層はその内部の冷却度を緩和する保護的意義を有すると考えられる。従つて秋から冬にかけて、低温が来襲する前に、逸早くコル

ク層が出現することが望ましい。北海道では10月になると最低気温が氷点下になることがあるので、9月中旬から10月上旬までに、コルク層が現われなかつたときは、そのまま緑枝となつて残る。緑枝は冬期間には例外なく凍死してしまう。すなわち未熟枝(緑枝)は先枯れをおこして死滅するのである。

さて植物が耐凍性を増大するためには、寒害を受けない程度の低温によつて hardening されることが必要であることに關しては既に多くの試験成績がある。酒井³⁹⁾がクワで実証しているように hardening にも自ずと適当な時期がある。すなわち植物体がまだ光合成作用を盛んに行なつてゐる夏期では hardening の効果が現われない。ぶどうでは8月下旬に0°Cで7日間 hardening して後-5°C 24時間処理した場合と、全く hardening しないで、直接-5°C 24時間処理した場合とでは、組織の死滅は同一程度であつた。(樹皮部は100%、形成層、木質部は40~50%の凍死)。しかし9月25

日においては、第12表のように、少なくとも「ナイヤガラ」では明らかに hardening の効果を認めることができた。なお細胞液の滲透濃度をみると8月21日の場合は hardening の有無にかかわらず KNO₃ で0.25~0.30 Mであつたが、9月25日において0°C 7日の hardening した場合は0.55 Mと増加し、hardening しない枝条では8月の滲透濃度とほとんど変化がなく0.25~0.35 Mであつた。さらに11月1日行なつた hardening の効果を示せば第13表のようである。

第12表 人工的 hardening による耐凍性増大

品 種	処 理	
	0°C 7日間 hardening -10°C, 24時間 (%)	hardening せず -10°C, 24時間 (%)
ナイヤガラ	100	70~55
デラウエア	95~90	90~80
キャンベルス アーリー	100~95	90~80

(注) 9月25日採取枝
数字は細胞の生存率を示す。

第13表 人工的 hardening による耐凍性の増大

品 種	測 定 部 位	0°C, 7日間 hardening -14°C, 24時間			hardening せず -14°C, 24時間	
		融 氷 後 の 日 数				
		1 日 (%)	3 日 (%)	7 日 (%)	1 日 (%)	3 日 (%)
デラウエア	短径側面	85~60	80~60	80~60	95~80	60~40
	長径側面	40~20	40~20	20~5	40~20	40~20
ナイヤガラ	短径側面	95~85	20~5	20~5	95~80	20~5
	長径側面	80~50	40~20	40~20	60~40	20~5
キャンベルス アーリー	短径側面	95~80	85~80	40~20	95~80	95~80
	長径側面	95~90	80~70	40~20	85~70	80~60

(注) 11月1日採取枝
数字は細胞の生存率を示す。

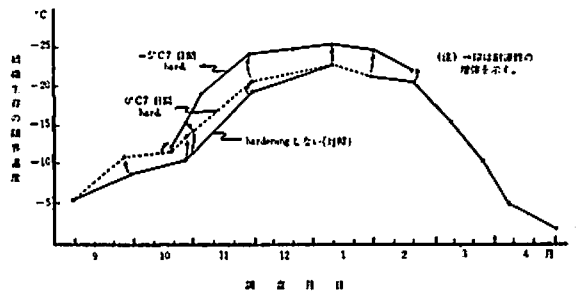
第13表によれば0°C, 7日間の hardening の場合としない場合では耐凍性に大差がなかつた。品種間では「キャンベルスアーリー」が最も耐凍性が高く、とくに凍結融氷後3日に至つては hardening の有無に關せず、「デラウエア」、「ナイヤガラ」では、生存細胞が著しく少なくなつていた。これは「デラウエア」、「ナイヤガラ」両品種の樹

体が「キャンベルスアーリー」のそれにくらべ、unhardy であつたことと、さらに0°Cにおける hardening の効果がなかつたことを示すものと考えられる。11月上旬では0°Cで hardening しても耐凍性に対する効果が認められなかつたことは、環境気温と密接な關係がある。すなわち11月では気温が低下し、最低気温は0°C以下の日が続

くので、樹体は自然の状態でも相当に **hardening** されていると解釈してもよいであろう。従つて樹体は 0°C よりやや低い温度で **hardening** した場合と同じ影響を受けているわけである。酒井⁴⁰⁾ は木本類の耐凍性を維持するためには、 0°C より低い温度すなわち -5°C 程度で **hardening** した方が 0°C で **hardening** した場合より有効であることをクワ、ヤナギ、ポプラで認めている。もちろんこの場合はいずれも 11 月中旬以降に行なつた試験成績である。しかし 9 月および 10 月上旬ころは、まだ樹体は組織上にも生理上*にも完全でない時であるから、むしろ 0°C ないし 0°C よりやや高い温度で **hardening** されなければ効果があがらなばかりでなく、生理的障害を起こすことが考えられる。

LEVITT³²⁾ は炭水化物と耐凍性の関係が深いことを指摘し、糖の量が多いものほど耐凍性が高いことは穀粒など若干の例外を除けば一応肯定できるといつている。SIMINOVITCH and BRIGGS⁴⁵⁾ らおよび PISEK³⁷⁾ は **hardening** による糖の増加は、とりもなおさず低温による澱粉から糖への転換量の多いことを意味するが、これは秋から冬に向かつてのことで、春では耐凍性の変化と糖の転換量とは平行に変化していかないと指摘している。また HILDRETH³³⁾ は夏においては、いかに低温で **hardening** しても耐凍性は増加しないが、糖の量だけは冬の最大量にまで引き上げることができるという、馬鈴薯で実験している。すなわち馬鈴薯では澱粉から糖への転換が耐凍性の高いりんご枝より多いにもかかわらず、耐凍性はりんごより著しく低いことを認めている。これら生化学的問題と耐凍性に関しては、今日まで解明されていないことが多い。筆者は 9 月上旬では、ぶどう枝条は前記のように **hardening** の有無に関せず、細胞の滲透濃度に変化のないことを認めた。これは 9 月上旬では、ぶどう枝条の澱粉の絶対量が少なかった(写真 22) ので、低温に遭遇しても糖への転換量が少なかったことが主な原因であろうと考える。9 月上旬では木質部の射出髄の下部と髄周

辺細胞には澱粉が少なからず見られたが、韌皮部には著しく少なかった(写真 23)。新梢の韌皮部にまで多量に澱粉が蓄積されるのは、ぶどうでは 9 月中旬以後であつた(写真 25)。従つて **hardening** の効果が現われるのも大体 9 月中下旬からである(第 7 図参照)。



第 7 図 **hardening** による耐凍性の増大
(4 時間の凍結処理による生存限界を示す)

第 7 図によれば、9 月中下旬から 10 月下旬までは 0°C で **hardening** し、11 月上旬以後は -5°C 附近で **hardening** することが耐凍性増大のために効果のあることがわかる。

D 組織の凍死

細胞が凍害を受けて死に至る場合には、細胞内凍結と細胞外凍結の 2 つの段階のあることは広く知られている。そこで、りんごやぶどうの組織が凍結する過程をみると、その細胞内凍結は、いわゆる **flashing** 型で、細胞の 1 つ 1 つが突然暗化する⁶⁾。凍結前は透明であつた細胞が瞬間にして密集した小氷晶と濃縮された細胞液滴に滴されて暗く濁る(写真 24)。細胞内凍結をした細胞を融氷すると、その内部構造は完全にこわされて、凝固した原形質の残骸が見える(写真 26)。一方比較的徐々に冷却して組織を凍らせた場合には核がこわされないで、そのまま一見して原形質分離のような形をした細胞が、凝固して死んでいるもの(写真 27)、あるいは細胞の外壁が **browning** してから原形質も **browning** し、最初のうちは貯蔵物質が粒状に見分けがつくが、次第に原形質が凝固してくるにつれて、ほとんど区別がつかなくなるものなどがあつた。これらのものは細胞外凍結によつて

* 光合成作用による貯蔵澱粉などを意味する。

死滅したものと思われる。

一般に植物の細胞については、凍結過程が詳しく報告されているが⁽¹⁾⁽²⁾組織全体からみた場合、とくにぶどうについてはほとんど記載がない。ぶどうはほかの果樹とくらべ組織の点でも著しく異なることは既に述べたが、写真 28, 29 で、りんごとぶどうの相違を示した。筆者はぶどう組織が細胞外凍結をして死に至るときはいかなる経過をたどっていくかを観察した。すなわち細胞外凍結による死は、全細胞あるいは全組織へ同時に及ぶとは限らない。最も耐凍性の低い細胞が最初に害を受ける。この場合、組織の一部が死滅すれば、代謝作用の不均衡などがおこり、次第に死細胞が増加していくことが当然考えられる。ぶどう枝条の組織凍結過程を示せば、まず外部の温度が低下してくると過冷却状態(写真 30)が続き、遂に過冷却が破れて凍結が始まる。その結果、外部に最も近い内鞘柔組織が凍結して多くの氷を生じ(写真 31)、韌皮射出髓、韌皮柔組織が綻いて影響を受け、いわゆる flashing をおこして細胞内凍結するもの、あるいは細胞外凍結を始めるものが見られた。内鞘柔組織はコルク層にて中断されて、直接コルク形成層に接し、コルク形成層の一部は、その直下に漏斗状に開いた韌皮射出髓と連絡している。韌皮射出髓がとくに最初に凍死しやすいのは、韌皮射出髓の頂部の細胞が、最初に細胞内凍結を引きおこしやすいためであろう。次にコルク形成層直下の柔組織および韌皮射出髓の両側の細胞が凍死する(写真 32)。やがて時間の経過とともに韌皮射出髓の全部と韌皮柔組織の全部が死んでくる。これら凍死の順序には例外は見出されなかつた。今回の実験方法では、枝条は最初から植氷されているので、これらの障害は細胞外凍結による凍死であることは明らかであるが、凍死の順序は組織構造からみて、避けられないものであろうか、あるいは組織各部分の生理的性質の違いに基づくものであろうか。もし生理的のものであるとすれば、細胞外凍結によつて引きおこされる凍死

の早晚は、いわゆる脱水抵抗の強弱によることが一応考えられるので、次のような実験を行なつた。すなわち 2 月 20 日に枝条を採取して、韌皮部と木質部を分離して、韌皮部のみを -20°C で 4 時間および 24 時間凍結させた。いい換えると韌皮部の外側と同時に内側から植氷して凍結させた。この場合でも木質部をそのままつけて凍結させた場合と、全く同様の順序で凍死が増大していった(写真 33)。このことは内鞘柔組織が最初に凍結するために、これと直結している韌皮射出髓の頂部に最初に凍結が起こるとか、あるいはこの部分がほかの部分より脱水量がとくに多いという考え方を否定することができる。また IV, C における脱水抵抗性の成績から推定しても、韌皮射出髓およびコルク形成層直下の柔組織は、元來脱水抵抗が弱い。さらに同じ韌皮射出髓でも、時期的に遅くまでその形成の活動を続けている細胞ほど不登熟であることから*みて、耐凍性が低いのであろう。故に上記の組織からみた細胞外凍結による凍死の順序は脱水抵抗性の弱い部分より進行するものであると考えるのが妥当である。次に木質部と韌皮部の耐凍性を比較するために、2 月上旬に枝条を採取して韌皮部を除き、木質部だけを -10°C で 1 時間、細胞外凍結を起こさせてから、 -34°C で 4 時間凍結させても全細胞はほとんど 100% 生存していた(写真 34)。これに対し、韌皮部をつけたまま同様な処理をしたときは、木質部は無被害であるのに、韌皮部は約 80% の細胞が死滅していた。このことは木質部は韌皮部に比べて著しく耐凍性が高いことを証明している。ぶどうの木質部はなぜ耐凍性がかくも高いのであろうか、この部分は外部温度の伝達が鈍く、冷却度がほかの組織より少ないとも考えられるので、全組織を具備した枝条に特製の小寒暖計を縦に約 1 cm、木質部に接して挿し込んだまま 5°C の室温から -10°C の低温室へ急激に入れてみた。この場合は 3 分内外で過冷却が破れて凍結が始まり**約 20~30 分て外部温度の -10°C と同一となつ

* 韌皮射出髓の両側の細胞は秋遅くまで増殖が行なわれている。

** 過冷却が破れて凍結が始まる時は、温度が一度上昇して再び徐々に低下するのでこの瞬間をもつて凍結始めとした。

た。このことは木質部に対して外温の伝達が韌皮部より遅いので、韌皮部の方が早く凍結が始まると考えられるが、実際圃場で枝条が長時間の低温に曝されている場合は、問題にならないほどの短かい時間差である。従つて長時間の低温では両組織が同一時間に凍結して、そのまま続いていると考えてもよいであろう。それにもかかわらず前記のように木質部が著しく耐凍性が高いということは脱水抵抗がとくに強いためであると考えたい。LEVITT³⁵⁾は皮部においては澱粉から糖へ転換することが容易であるが、木質部では行なわれないという説明に、木質部は代謝作用がきわめて不活発のためであると述べているが、かような生化学的な相違が耐凍性にも違いを生ぜしめていると考えられる。

さて実際圃場における場合を再現してみるため試験方法(2)で述べたような処理法で新梢を凍結させた。その結果は1, 2, 3, 4, 5いずれの場合でも外側から髄に向かつて凍死が進んでいた。そして韌皮部が凍死していても木質部は全く被害がなかった。この事実は、既に述べてきたように木質部がとくに耐凍性が高いということ、韌皮部の凍死はその外側から内側へ向かつて進行するということを実験によつて示したものである。おそらく圃場で凍害が起きるとすれば、上記の状態が再現されていると見なしてよい。そこで、ぶどうの凍害が起こつたとすれば、それは韌皮部の凍害であつて、木質部の凍害ではない。逆に木質部が凍害を受けたのに、韌皮部が無被害であつたということは、ぶどうではあり得ない。しかし、りんごではI, Bで述べたように韌皮部同様に木質部の凍害(blackheart)が見られる。

ぶどうは髄や木質部が死んでいて、次第に外側へ向かつて死滅部分が拡大していく状況がみられるが、これは枝条の傷口から、とくに髄部から侵入した雨水や病菌、あるいは乾燥によるいわゆる枯れ込みである(写真35, 36)。ぶどうは太い枝を剪除したときはもちろんのこと、細い副梢を基部で剪除した場合でも、しばしば切口における髄部ないし木質部から枯れ込むのが経験される(写真37)。かような場合には新梢伸長は全く見られない

か、たとえ伸長したとしても、その生育は決して正常でない。しかるに凍害による場合は上記のように最初は木質部は正常であるから、たとえ韌皮部が一部死んでいても、根からの水分供給が常態に行なわれ、新梢は普通の伸長を続けていることが多い。しかし、やがて韌皮部の死滅が拡大していく結果、形成層、木質部と相関連して死滅していけば(ただしこの間には日数の経過がかなりある)、やがて新梢伸長と根からの水分吸収のバランスが破れて遂に萎凋枯死となる。従つて外部から観察してみるか、あるいは枝条の縦横断面を観察すれば、外傷からの枯れ込みであるか、凍害による死滅であるかを判定することができる。新梢伸長後樹体の一部、あるいは全部が枯死する場合は根の障害を除けば、必ず2年枝以上の枝条のどこかに組織死がある証左で、その第1次的原因は凍害である。従来からいわれてきた「ねむり病」あるいは「三年病」なるものは新梢伸長後、急激に萎凋枯死する現象であるが、既に述べたように萌芽前は枝条の一部の韌皮部のみが死んでいて、木質部、形成層は生存しているが、やがてこれら組織も死滅するため、新梢が萎凋枯死するいわゆる凍害による被害と全く過程が一致するものである。故に「ねむり病」あるいは「三年病」なるものは従来いわれてきたような生理病ではなく、冬期の機械的障害、すなわち凍害が直接の原因であると判断される。

IV 耐凍性に関する生理

IIIで触れたように植物体の耐凍性は、その細胞の脱水抵抗、あるいは糖の含量などと密接な関係がある。もし、果樹においてこのような耐凍性と関連性のある各種の生理学的性質が判明すれば間接的ではあるが耐凍性のある程度判定する指標となるであろう。以下果樹におけるいくつかの生理的問題について耐凍性との関係を検討してみよう。

1. 試験方法

細胞の滲透濃度を検討するため、10月から3月まで、各一定時期に圃場で生育中等のりんご新

梢〔国光〕〔紅玉〕を任意に採取して、直ちに皮層の切片を作つた。これを中性赤にて染色し、各種濃度のブドウ糖液に入れ、原形質分離の限界濃度を決めた。この場合、少なくとも各時期別に1本の枝条より10切片を作つて鏡検した。

細胞の水に対する透過性を決めるには、最初原形質分離の限界濃度を定めておき、上記切片をその濃度の2倍の高調液に入れて完全に原形質分離をさせてから、鏡検しながらスライドガラスとカバーガラスの間に水を横から注入して、細胞が完全に原形質復帰するまでの時間を測定した。この場合、注水の量によつて差違を生ずるので一定量の水を注入した。

細胞の脱水抵抗を検定するために、ぶどうの新梢を冬季に雪中より掘り出して室内で融氷してから、横断切片をとつて使用した。これを中性赤で染色してから1~2滴のカルシウム塩を加えたKCl, KNO₃で原形質分離の限界濃度を定め、次にその2倍の高調液に投入して、さらに同一切片を水に戻し、次はまた上記高調液に入れることを一定回数繰り返した後、死細胞の出現する比率を測定してきめた。もちろん高調液に投入されている時間や水に投入されている時間は一定にした。

枝条の含水量測定には、一定時期毎に採取したりんご〔国光〕〔ドルゴ〕の1年枝について乾燥秤量を行なつた。

枝条のCO₂排出量を測定するには、りんごの生育中等な1年枝〔国光〕〔旭〕〔紅玉〕〔ドルゴ〕で、長さ30~40cm、直径0.6~0.9cmの充実したものを採取し、その中央2gを使用した。まずあらかじめ秤量瓶にN/10NaOH 10cc、フェノールフタレン1~2滴を加えて微赤色として密閉した。前記枝条のサンプルを3つに切断し、傷害呼吸をなるべく少なくするため、水道水に15分間浸漬してから、手早く上記秤量瓶中に投入して密閉した。この時脱色に要する時間を測定して呼吸量の比較値とした。すなわち早く脱色するものはCO₂排出量が多いとみなした。一方CO₂排出量を決めるためN/22Ba(OH)₂ 10cc中に前と同

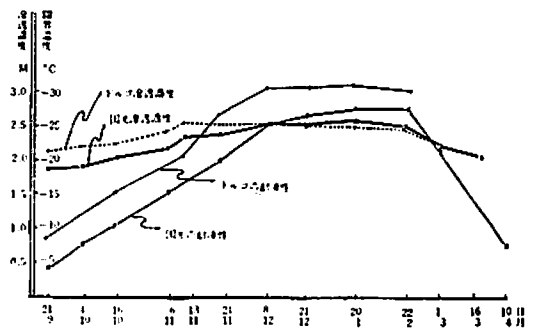
様な方法でサンプルを投入し、一定時間後N/22HClで滴定して排出CO₂量を算出した。

りんご枝条の成分は常法によつた。すなわち粗蛋白はKJELDAHL法、粗脂肪、灰分はA, O, A, C法である。

2. 試験結果

A 細胞の透過濃度と耐凍性

秋から冬にかけて気温が低下するとともに樹体が耐凍性を増大してくることは既に述べた。そこで細胞の1つ1つがhardyになつてきたことを現わす指標として、細胞の原形質分離限界濃度が使いうるか否かをりんご枝条で示したものが第8図である。



第8図 りんご枝条の透過濃度および耐凍性の変化
(透過濃度は細胞の原形質分離限界濃度で示し、耐凍性は生存の限界を示す。24時間処理)

第8図はりんご〔国光〕〔ドルゴ〕の1年枝について時期別の耐凍性の変化と細胞の透過濃度の関係を示したものである。透過濃度はブドウ糖のMolで表わした。耐凍性は皮層細胞について、生死を判定することによつて判断したのであるが、耐凍性の高い「ドルゴ」は低い「国光」にくらべて12月上旬までは各期を通じ透過濃度が高く、耐凍性は全期間を通じて高かつた。すなわち耐凍性は「国光」と「ドルゴ」の間には、常に約5°Cの開きがあつた。透過濃度と耐凍性は秋から冬に向かつて、並行関係を保ちながら高まつていくが12月~2月の間には必ずしも並行関係は明らかでなかつた。なお12月以降2月までは最高の透過濃度(約2.5Mol)を保つとともに耐凍性も最高*で

* 「国光」は凍死に耐えうる最大限界が-25°Cで24時間であり、「ドルゴ」はその限界が-35°Cで24時間であつた。

あつた。これらの関係はぶどうにおいても同様のことがいえた。3月以降は浸透濃度および耐凍性は急激に減少したが、両者には必ずしも並行関係は見出せなかつた。以上の結果から、りんご、ぶどうでは少なくとも秋から冬にかけて、細胞の浸透濃度は耐凍性を判定する指標となるであろう。

B 細胞の水に対する透過性と耐凍性

細胞が hardy なときには細胞外面での凍結に際し、細胞内の水が速かに外へ出されて、細胞内の凍結が防がれることは既に知られている⁹⁾。そこで細胞の水に対する透過性が耐凍性の高低によつて、どの程度変化するかを検討するため、高い耐凍性を具備している厳寒時の枝条を種々の時間加温処理を行ない、耐凍性を人工的に低め、すなわち dehardening して⁸⁾比較した。その方法として dehardening の時間別に処理されたサンプルをそれぞれ一定濃度の媒液中で原形質分離をさせてから、水に戻して原形質復帰をさせた時に要する時間を測定して水の透過性の尺度とした。その結果は第14表に示した。

第14表 りんご新梢の細胞浸透濃度と透過性

25°C で dehardening 日数	浸透濃度 (ブドウ糖) (Mol)	原形質復帰に要する時間 (秒)
対 照	2.3~2.4	10~13
1	2.2~2.3	19~36
2	2.0~2.1	30~45
3	1.8~1.9	44~67
4	1.6~1.7	46~50
5	1.6~1.7	—
6	1.5~1.6	55~70

(注) 供試材料は2月10日採取のもの。

第14表の材料はりんご1年枝であるが、2月中の最も耐凍性の増大している時は2.3~2.4 Mol の原形質分離限界濃度を持ち、与えられた実験条件では10秒で原形質復帰に必要な水を透過し終わっていた。しかしこの枝を25°Cで dehardening すれば、日数の経過とともに原形質の分離限界濃度

は低下してきて、遂に6日後には1.5~1.6 Mol にまで下り、原形質復帰には55~70秒を要するようになった。1.5 Mol 程度の濃度は自然圃場における10月上旬ころの分離濃度とはほぼ一致している。水の透過性の変化する速さが dehardening の日数経過とともに緩慢になることは細胞の浸透濃度の低下のそれと、ほぼ併行関係にあつた。従つて前述のような細胞の耐凍性と浸透濃度との平行関係を認める限り細胞が耐凍性を失うほど水の透過性が遅くなることがわかる。なお細胞が unhardy になると原形質の分離型は hardy の場合(写真38)にくらべて、凹型のものが多くなつた(写真39)。

C 細胞の脱水抵抗と耐凍性

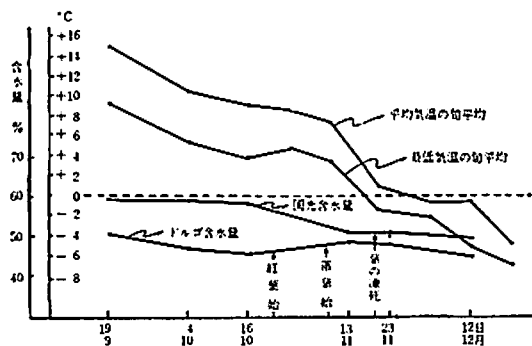
細胞の凍結には細胞内凍結と細胞外凍結の2種類があつて、前者は凍結と同時に死に至るが、後者は凍結条件によつては、融氷後も生存を続けることは既に述べたとおりである。この生死については、細胞の脱水抵抗と直接に関係があるといわれているので、脱水抵抗と耐凍性との関係を検討した。ぶどうの1年枝を用い、カルシウム塩の1~2滴を加えた各種濃度の KCl, KNO₃ 液中に切片を投入した後、水にもどして、さらに同切片を高濃度の前記 KCl, KNO₃ に入れたときの生存細胞の比率を調べた。供試した組織は韌皮柔組織および射出髄であつた。2月20日に採取した場合は最高の耐凍性をもつておりときで、原形質分離限界濃度は、KCl で1.0~1.1 Mol であつた。これを1.5 Mol 液に5分間入れると、ほとんど原形質分離(写真40)をするが、同一切片を水で原形質復帰させて再び1.5 Mol 液の中に入れると、わずかに分離したのみであつて、韌皮射出髄の細胞は半数が死滅した(写真41)。またコルク形成層直下の細胞は原形質分離限界濃度の約2倍の高濃液、すなわち2.5 Mol 液中に10分入れただけで死に至る細胞が約20%あり(写真42)、さらに同一切片を水にもどして10分間後には、約50%の細胞が生存しているに過ぎなかつた(写真43)。一方、りんごでは最も耐凍性の低い皮層柔細胞は、厳寒時の

* 枝条を水挿して25°Cの恒温器中へ放置した。

浸透濃度が2.5 Mol (ブドー糖)である。この場合、3.0 Molの高濃液と水へ交互に3回繰り返して投入しても、全細胞は依然として分離を行なつた。もつとも次第に分離型が変化をきたし、5回目の繰り返して遂に分離しなくなつた。これらの点からみて、最も耐凍性が増大されている時期でも、ぶどうはりんごにくらべ著しく脱水抵抗性が弱いことがわかる。なお耐凍性の高いりんごでも、上記と全く同一条件のものを完全に deharden してから同一操作を行なうときは、高濃液から水に1回原形質復帰させただけで全細胞は死滅してしまつた。

D 枝条の含水量と耐凍性

枝条内の含水量の時期別変化と耐凍性との関係を知るため、最も耐凍性の低いりんご「国光」と最も高い「ドルゴ」について比較すると第9図のようであつた。



第9図 気温とりんご新梢含水量の変化

第9図によれば初秋より冬にかけて、新梢の含水量は「ドルゴ」が「国光」より常に少なかつた。その差は秋において10%内外であつたが、11月上中旬になると相接近して、その差がわずか3%前後となつた。細部についてみると、「国光」は11月中旬に至り既に最低の含水量を示し、以後50%前後ではほとんど一定状態となつて以後変化を示さなかつた。すなわち両品種間の含水量に約1カ月の開きがあつた。また1本の新梢では上半分は下半分より2~5%含水量が多い。圃場では「ドルゴ」の含水量が減少し始めるころが、紅葉初期で10月下旬には新梢の先端部2~3葉を残して自然落葉が完了していたが、「国光」は紅葉す

ることなく最後まで着葉して、10月下旬の含水量が減少始めるころまでには既に2~3回の霜に遭遇していた。葉は結霜によつて肉眼的の被害はなかつたが、低温によつて葉の機能が減少していることは当然考えられる。しかし樹自体としては hardening されていることは明らかであつて、これは含水量の減少によつてうかがえる。このことを原形質分離濃度と照合すれば第15表のようになる。

第15表 新梢の含水量と原形質分離限界濃度

調査月日 (月・日)	品 光		種		両品種間の含水量差 (%)
	分離濃度 (Mol)	含水量 (%)	分離濃度 (Mol)	含水量 (%)	
9. 19		59.3		50.0	9.3
10. 4	1.7~1.8	59.2	2.1	46.7	12.5
10. 16	2.0	58.3	2.2	45.9	12.4
11. 13	2.2~2.3	51.8	2.4~2.5	48.9	2.9
11. 24	2.2~2.3	51.7	2.4~2.5	48.9	2.8
12. 21	2.4	50.5	2.4~2.5	45.4	5.1

(注) 分離液はブドー糖

第15表によれば、「国光」では含水量の減少とともに細胞の原形質分離濃度は高まつているが、「ドルゴ」ではこの関係が明瞭でなかつた。ぶどう枝条では10月上旬(収穫直後)より各品種ともに含水量が減少し、11月上旬で44~50%となつて一定量に近づいてきたが、とくに収穫期の遅い「ナイヤガラ」では55%前後を示していた。すなわちぶどうも含水量の消長の点では、りんごとほぼ同一の傾向を示していた。

E CO₂ 排出量と耐凍性

枝条の CO₂ 排出量と耐凍性との関係を示すと第16表、第17表のようになる。

第16表 CO₂ 排出強度

調査月日 (月・日)	品 種				備 考
	ドルゴ (分)	国 光 (分)	旭 (分)	紅 玉 (分)	
11. 6	245	128	162	193	水温 16°C 室温 15°C 水温 12.5°C 室温 16°C
12. 23	295	265	274	265	

(注) フェノールフタレンの微赤色が靨色に要する時間で示した。

第16表によると、11月、12月においては「ドルゴ」は「旭」、「国光」、「紅玉」より脱色に要する時間が長いかかった。すなわち「ドルゴ」は「旭」、「国光」、「紅玉」にくらべて、呼吸量が少ないことが示されている。「国光」、「旭」、「紅玉」の間には大差は認められなかつたが、一般に耐凍性の高い品種は低い品種にくらべて、呼吸量が少ないことが予備試験で認められたので、これを確認するためにCO₂の排出量を測定した。その結果は第17表、第18表である。

第17表 りんご新梢のCO₂排出量 (mg/kg/h)

品 種	経 過 時 間				
	0.5時間	1.5時間	3時間	5時間	7時間
国 光	66.3	40.9	32.1	24.3	20.9
旭	62.9	33.6	28.1	23.3	21.2
ドルゴ	58.0	30.8	20.2	20.7	21.2

(注) 室温12°C, 1月28日採取枝, 枝の切口8つ。

第18表 切口数を異にした場合のCO₂排出量 (mg/kg/h)

経過時間	品 種			
	1 時 間		2 時 間	
	国 光	ドルゴ	国 光	ドルゴ
4 (2つ切)	19.5 (100)	20.8 (100)		10.7 (100)
8 (4つ切)	29.2 (149)	33.6 (161)	28.6	25.5 (238)
16 (8つ切)	76.7 (392)		52.1	53.2 (498)

(注) ()内は切口数4の場合を100とした指数, 調査2月9日採取枝, 室温10°C。

第19表 りんご凍害枝の諸成分 (風乾物中百分率, 1953年)

樹の年齢	被害程度	水 分	粗 蛋 白	粗 脂 肪	粗 纖 維	粗 灰 分	炭水化物
1 年 枝	健 全	6.12	7.74	3.40	26.81	2.65	53.28
	被 害	5.20	7.11	1.18	27.30	2.57	56.64
3 年 枝	健 全	5.27	4.86	4.28	30.34	2.52	52.73
	被 害	5.89	3.51	1.66	36.76	2.65	49.53
5 年 枝	健 全	6.00	3.42	3.60	39.46	2.33	45.19
	被 害	6.79	3.11	0.70	36.50	2.86	50.04

(注) 品種「国光」19年生

いずれの品種においても、最初の30分はCO₂排出量が大きく、1.5時間後で急激に減少して、以後は漸減の傾向を示していた。品種間については「ドルゴ」が「旭」、「国光」よりCO₂排出量が常に少なく、とくに3時間後からはほとんど一定量を示していたが、「国光」、「旭」は5時間以後において大体一定量となり、7時間後では品種間の相違は認められなかつた。

F りんご枝條の諸成分と耐寒性

樹体内の諸成分含量によつて、耐寒性が当然異なるであろうから、今回はこれを検討する手始めとしてまず1952~1953年、富良野町の実験圃場で凍害を受けたりんご樹について、同年3月下旬における諸成分を分析した結果が第19表である。なお凍害激甚地(富良野町)と無被害地(札幌市)の果樹園より、同じく3月下旬採取したものについて比較分析したものが第20表である。

第20表によれば、粗脂肪、粗蛋白を除いては一定の傾向は認められなかつた。すなわち粗脂肪、粗蛋白は無被害枝に含量が多く、被害枝に少ないことを認めたが、炭水化物含量にはこの時期では一定の傾向は見出せなかつた。粗繊維、粗灰分も同様であつた。りんご樹の粗蛋白、粗脂肪などについて、1954年秋から早春における成分変化を示したものが第21表である。

第21表によれば粗脂肪は秋から次第に増加し、3月下旬で最高を示し、粗蛋白の消長については明らかな傾向は見られなかつたが、1~2月が最高であつて3月には減少し始めていた。

第20表 採取地帯を異にしたりんご枝の成分 (無水物中百分率, 1953年)

成 分		粗 脂 肪		粗 蛋 白		炭 水 化 物	
採 取 地	枝 の 年 齢	被 害 の 有 無					
		健 全 枝	被 害 枝	健 全 枝	被 害 枝	健 全 枝	被 害 枝
被 害 地 (富良野町)	1 年 枝	3.62	1.24	8.21	7.51	56.75	59.74
	3 年 枝	4.52	1.76	5.13	3.73	65.66	56.79
	5 年 枝	3.82	0.75	3.64	3.32	48.07	53.63
無 被 害 地 (札幌市)	1 年 枝	—		7.96			
	3 年 枝	3.44		4.37		56.05	
	5 年 枝	3.55		5.41		51.50	

(注) 品 種 「国 光」

第21表 冬期間におけるりんご枝の成分変化 (無水物中百分率, 1951年)

成 分	粗 脂 肪				粗 蛋 白				灰 分			
	紅 玉		国 光		紅 玉		国 光		紅 玉		国 光	
	1年枝	3~5年枝	1年枝	3~5年枝	1年枝	3~5年枝	1年枝	3~5年枝	1年枝	3~5年枝	1年枝	3~5年枝
11. 20	0.8120	2.8373	2.0751	1.6797	6.2090	3.3143	6.1757	3.4821	4.2849	2.1280	3.8927	6.1140
12. 21	0.4240	1.6159	2.0957	1.0775	5.2403	3.0170	5.4073	3.3600	3.3772	1.8681	3.6598	2.6937
1. 20	1.6305	2.3047	—	2.3212	7.5567	3.8876	5.9455	4.3303	4.1928	1.9206	3.9336	2.6484
2. 22	2.9369	2.1488	4.9574	3.1897	6.9975	4.6966	6.1998	3.8571	4.0293	2.7353	3.9711	2.0498
3. 16	3.3273	4.1157	3.7751	2.6127	6.6831	3.9656	5.6656	4.2993	4.2735	2.9135	4.1634	2.3776

(注) 供試材料は生育良好な健全樹(成木)より採取

G 考 察

冬を越す植物、とくに木本類は秋から冬に向かつて、その耐凍性が次第に増加し、厳寒時でも余程の悪条件がない限りは凍死しない。この原因の中には種々の条件が含まれているから、一方的に裏付けしても完全な証明にはならないであろう。しかし実際問題としては原因や機構を知るよりも果樹類の耐凍性の高低を予知したい場合が多い。その時、間接的ではあるが耐凍性の高低が容易にかつ正確に示される方法が望ましいのである。そこで筆者は細胞の滲透濃度、水の透過性、脱水抵抗性、含水量、CO₂排出量などについて検討したところ、いずれも程度は異なるが耐凍性との関係があることを知った。逆にいえば、これらの生理的諸性質を検討すれば、耐凍性の程度を知ることができるということになる。以下既の実験によつて示してきたりんご、ぶどうの耐凍性の変化を概

述して考察してみよう。

8月中の果樹類は活動がおう盛な時期で、最も耐凍性が低く、氷点下の温度に冷却すれば細胞は短時間で死滅してしまう。9月上中旬は、りんごで -5°C 、4時間で1年枝の大部分は死んでしまう。10月中、下旬になると -5°C 、24時間では耐凍性の低い「国光」、「紅玉」でさえも細胞外凍結をして被害をこうむらない。 -10°C 、24時間では「国光」、「紅玉」の一部弱い組織が被害を受けたが、「旭」、「ドルゴ」などは全く無被害であつた。ぶどうもりんごと同様な傾向をとるが、新梢がコルク化してくる9月下旬以後はコルク化した部分はこの時期のりんご新梢とほとんど同一の耐凍性を保っていた。10月下旬の凍害の限界は -10°C 、4時間であり、以後は急に耐凍性が増大し、11月には -18°C 、24時間の凍結に耐え、耐凍性はその後いくらか増大されて2月下旬まで続いた。

これらの傾向は木本類には共通するようで、酒井³⁰⁾はクワ、ポプラ、ヤナギなどでも同様な報告をしている。耐凍性の限度は種類、品種によつて異なることはもちろんであるが、ここに到達する過程、および春になつて耐凍性が減少していく過程、いい換えると耐凍性の時間的消長と、その程度が問題である。すなわち北海道の場合は秋から冬に至る間の耐凍性向上の速度が凍害問題の要点になるので、この期間を重点的にとりあげ、自然圃場で起こる上記のような耐凍性の変化と生理との関係について、検討すれば次のようである。

LEVITT and SCARTH³¹⁾は1936年、耐凍性の高いりんごの多くの品種について、1年間を通して細胞の滲透圧を測定した結果、耐凍性の高い「Hibernal」および「Hyslop」はこれより低い「デリシャス」にくらべて、常に滲透圧が高かつたことを認めているが、筆者の成績と傾向は全く一致していた。なお耐凍性と細胞液濃度とは併行関係があると認めている研究者が多く、中でも落葉果樹についての発表を見れば CHANDLER¹¹⁾ (1911)、CARRICK⁹⁾ (1920) は根について調べ、JOHNSTON²⁷⁾ は桃の芽で報告している。CHANDLER¹⁰⁾ (1913) は耐凍性と細胞液濃度の関係を確かめるため、高濃度液中で凍結させた細胞は著しく耐凍性が増大されたことを認めている。細胞液濃度が高まれば、なぜ耐凍性が増大されるかということについては種々の生化学的要素が加味されるであろう。酒井⁴⁾はクワについては、蔗糖の濃度と滲透濃度および耐凍性は比例することを実証しているが、果樹においてもこのことは当然考えられる。すなわち澱粉を含んだ細胞がある程度の低温にさらされると、この澱粉が糖に変化していき、含水量の減少に伴つていよいよ細胞液濃度が高まることが一応考えられる。しかし早春より糖は消費されて次第に減少していき、これに併行して耐凍性もまた減少していくと考えられる。

気温の低下とともに耐凍性が増大しても、0°C以下のある温度に下ると植物組織中に凍結が始まり、細胞内の水は細胞の外に引き出されて氷は次第に大きくなり、細胞は収縮して細胞内の濃度はいよいよ高まるとともに細胞内は凍結し難くな

る⁹⁾。この状態は細胞が hardy なほど顕著である。従つて水の透過性が高いことは耐凍性を高めるに好都合である。すなわち WIEGAND⁵²⁾ が水の透過性の早いときは細胞外凍結をおこしやすいということを報じているのと一致している。もしこの場合、凍結によつて極端に脱水されれば細胞は逆に被害をこうむつてしまう場合が多い⁶⁾。従つて原形質が脱水に耐え、しかも融氷後には再び細胞が水を吸収することができて、前の状態に全く復帰しうるものが hardy な細胞であるといえる⁹⁾。筆者は hardy になつた細胞は unhardy の細胞にくらべて、水の出入が幾度か繰り返されても長く耐える力を保つていること、水の出入速度もまた早いことを示したのであるが、かかる細胞こそ脱水に対する抵抗性が著しく大きいと見なすことができよう。照本⁵⁰⁾は一般に細胞を NaCl, KNO₃ など Na, K を含む1 価の塩溶液に入れた場合は耐凍性が見られないが、2 価の Ca を含む溶液に入れたときには耐凍性が得られたと述べているがこのことは原形質膜の状態変化が一方においては脱水抵抗と大きく関係していることを暗示するものである。

植物の耐凍性と水分との関係について MAXIMOV³²⁾ は植物体の水分を自由水と結合水に分け、低温で hardening すれば自由水は減少して結合水が増加し、これが氷結を防ぐ膠質物質の集積を意味すると述べている。STARK⁴⁷⁾ はりんご枝条で検討し、冬期間の hardening と水が不凍結のままに残つている量とは密接な関係があることを認めている。結局、耐凍性とは凍結するとき水の奪取にさからつて植物が保水している力に関係するものであると結論づけている。いい換えれば保水力とは、氷点下の温度で細胞が氷に接しても、細胞原形質が不凍結のままで、ある程度の水を保持している能力であるということになる。STARK⁴⁷⁾ の不凍結水は熱量計で測定したある植物組織中の氷の量より逆算したもので -20°C でも凍結しない水を一応結合水としている。このことには多くの批判が出ている。筆者は単に一般にいわれている含水量としての水分の消長を検討したのに止まつたので、結合水については論じ得ないが、樹体の

hardening と含水量の間には一応の関係は認められた。額額¹⁶⁾は含水量の減少によつて耐寒性が高くなるということの説明として、含水量が減少すると氷結が起こり難いばかりでなく水分奪取が急に起こらないためであろうと推論している。しかし筆者が実験 B で示したように hardy な細胞ほど凍結に際して、細胞外へ水を出す速度が早いのであるから、含水量が減少してくると、額額が述べているように水分奪取が急激に行なわれないうよりも、むしろ細胞液の濃度が高くなると同時に水溶性物質が原形質内に多くなり、このことが脱水抵抗性を強くすると解釈した方が妥当であると考え。第 15 表のように、最も耐凍性の高い「ドルゴ」と、低い「国光」との間には含水量には差があつたが、hardening が進むにつれて両品種間の差が少なくなつたことを示した。すなわち冬期においては耐凍性の高低を問はず含水量は大体に一定となるから、耐凍性の相違を含水量の点から検討するには秋が最も適當である。

植物の耐凍性は、その含有する炭水化物とこれが消費過程にある呼吸量とに關係があることは既に多くの報告がある。とくに麦類においては、含水量および乾物率の高いものほど耐凍性が高いといわれている。志佐¹⁷⁾は粟類において、耐凍性の高い品種群は低い品種群に比較して、単位表面積当りの乾物率および還元糖の量が多く、さらに同化能力が大で CO₂ 排出量が少なかつたと指摘している。しかしわが国では果樹における耐凍性と含糖量、呼吸量などの關係についての成績がほとんどない。ただ沢野¹⁸⁾らが 1957 年栗樹について筆者と同一傾向の成績を報告しているにすぎない。BEAUMONT, WILLAMAN, LONG¹⁹⁾一派の者はりんご截枝の呼吸量について、耐凍性の高い品種は低い品種に比較して CO₂ 排出量は少なく、耐凍性の高低にかかわらず CO₂ 排出量は時間の経過とともに減少し、7 時間後には品種間の差違は認められなかつたと報告した。LONG らは経過時間とともに単位時間当り CO₂ 排出量が増加して、20 時間になつて漸減したと述べている。この点は筆者の成績と一致しなかつた。これは恐らく実験操作の相違であろうが、冬季の耐凍性と呼吸量とは

逆の關係にあることは一致している。従つて呼吸量も耐凍性を決める 1 つの目安になる。また第 18 表のように枝の切断面が多くなるほど呼吸量が増加していることからみて、剪定法や剪定期間によつて樹体の耐凍性にも影響してくることが暗示される。呼吸は外的要因、とくに気温に支配されることが多いが²⁰⁾、北海道における気温は冬期間が氷点下であり、自然状態では樹体はほとんど細胞外凍結を継続しているのが常であるので、呼吸はほとんど停止状態に近いと考えてよいであろう。従つて耐凍性が呼吸量に關係してくるのは、氷点以上の気温の高い秋から冬に向かうときと、早春の時期であつて、むしろ早春の方が呼吸による消耗が大きいと考えられる。EDGERTON and SHAULIS¹⁷⁾がぶどうの剪定期間と耐凍性の關係を検討した結果、無剪定枝が最も耐凍性が高いといひ、剪定するなら秋の落葉直後が時期としては適當であつて、遅くなるほど不利であることを実証している。このことから見ても呼吸量が耐凍性にある程度影響していると考えられる。

樹体内の成分の時期的消長と耐凍性ととの關係についての成績は著しく多いが、最後のきめ手がないように思われる。筆者は将来の研究課題にする所存であつたので、今回は深くは検討しなかつた。ただ 1952~1953 年の大凍害に際して、被害樹の成分を調べ、さらに翌年度健全樹について秋から早春に至る間の成分の消長について分析を行なつた。その結果、1953 年の成績でいえることは被害樹には著しく粗脂肪が少なかつたことである。この調査期は 3 月下旬であつて、この時期までに凍害のあつたことは明らかであるので、粗脂肪は凍害をこうむつたために少なくなつたか、あるいは粗脂肪の少なかつたことが凍害の一原因であつたかは不明である。しかし全く凍害のなかつた年、すなわち 1954 年における粗脂肪の消長(第 21 表)を見ると、2~3 月が最も多くなる時期であることはりんごにおいていえる。従つて第 20 表、第 21 表を照合すれば、凍害によつて粗脂肪が減少したとも考えられる。粗脂肪が多いと耐凍性が高くなるという説は FISCHER¹⁹⁾ ほか非常に多い。すなわち北部地帯の樹木、例えばカバ、

ポプラには粗脂肪が多く、乾物量の9~10%を含み、しかも澱粉から脂肪に変化することができるという、これが原形質の耐凍性にきわめて有効であるといっている。一方、全く反対説も多く、例えば DORSEY and STRAUSBAUGH¹⁶⁾ は脂肪の動きは時期的のものであつて、気温とは関係がない。脂肪は寒気の保護というよりも一定した転換物と考えるべきであるという。石部²⁵⁾ は脂肪は1~3月が最高で、7月が最も少ないと述べている。以上のように脂肪と耐凍性との関係については異論が非常に多いので、今後の研究によらねば結論はいえない。また HILDRETH, THOMAS²¹⁾ らは有酸素素の含有量は耐凍性と関係があり、これが多いものほど耐凍性が高いという。第19表において粗蛋白(窒素を含む)は無凍害樹には凍害樹より含有量が多かつたことから HILDRETH の説と一致するようにも考えられるが、むしろ凍害によつて蛋白が減少したと解釈した方が適當であろう。

V MH-30の葉面散布がぶどうの耐凍性におよぼす影響

すでに述べてきたように、ぶどうは枝条の内外部の活動状態、すなわち枝条の伸長および肥大、形成層その他組織の活動状態などによつて耐凍性にかなり大きな影響がある。そこで、實際圃場においてなんらかの管理方法によつて、この活動状

態を適當に変化させて、耐凍性を増大させることができないものであろうか。この観点から、ぶどう樹の生育途上において生長抑制剤 MH-30 の葉面散布を行なつて、耐凍性に及ぼす影響を検討した。

1. 試験方法

日本農薬 MH-30 を使用し、1955 年は「デラウエア」4年生を供試した。MH-30 の濃度は 0.1%、0.05% として散布期は第1回8月23日(収穫前35日、果粒の肥大最盛期)、第2回9月5日(収穫前23日、着色始期)、第3回9月14日(収穫前14日)の都合3回の散布とし、各回ともに散布量は10アール当り180ℓの割合とした。1956年は「デラウエア」、「ナイヤガラ」、「キャンベルスアーリー」の成木を供試し、濃度は0.01%、0.03%、0.05%、0.1%とした。8月27日の1回散布区、8月27日と9月7日の計2回散布区、9月7日の1回散布区の3種類とし、10アール当り180ℓの割合いで散布した。なお散布後は少なくとも48時間は降雨がなかつた。

2. 試験結果と考察

A 新梢のコルク化促進

MH-30 が新梢のコルク化に及ぼす影響を示したものが第22表、第23表である。

第22表によれば、各品種を通じていえることは MH-30 を処理することによつて新梢の完全コルク化が促進されたことである。とくに MH の浸

第22表 MH-30がぶどう新梢コルク化に対する影響(1953年)

品 種	調 査 項 目					葉に対する害
	処理濃度 (%)	処理時の新梢節数	完全にコルク化した部分率 (%)	半分コルク化した部分率 (%)	非コルク化の部分(緑色)部分率 (%)	
キャンベルスアーリー	0.25	24	50.0	25.0	25.0	+
	無処理	22	15.6	21.9	62.5	-
キャンベルスアーリー	0.50	21	80.6	0	19.1	++
	無処理	30	33.3	13.3	53.4	-
デラウニア	0.25	26	61.6	11.5	26.9	++
	無処理	26	15.2	23.1	62.9	-

(注) 7月26日処理、9月12日調査(新梢先端附近だけの処理)
 + …… やや葉害 ++ …… 葉害大きい - …… 葉害なし
 コルク化部分率とは全長に対する褐色化した部分の比率をいう。

第23表 MH-30のぶどう新梢のコルク化におよぼす影響 (1956年)

処理濃度 (%)	9月7日 1回			8月24日および9月7日の2回		
	完全コルク化した部分 (%)	半コルク化した部分 (%)	非コルク化の部分 (%)	完全コルク化した部分 (%)	半コルク化した部分 (%)	非コルク化の部分 (%)
0.01	47.16	18.05	34.79	32.79	8.69	58.83
0.03	46.45	16.97	36.58	29.79	12.12	58.09
0.05	42.59	22.31	35.10	39.66	9.58	50.76
0.10	46.89	4.38	48.73	35.15	16.22	48.63
無散布 (対照)	20.58	36.98	42.44	11.96	32.21	54.83

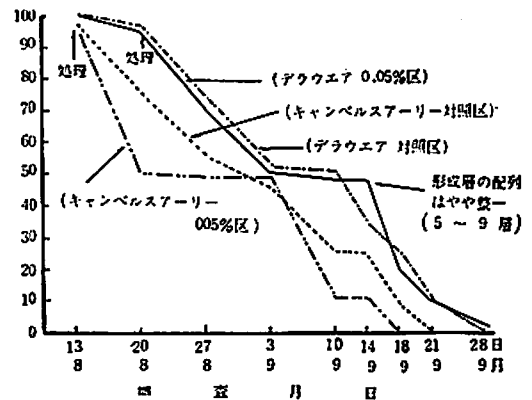
(注) 10月3日調査

度が高いほど、この傾向が大きかった。一般に北海道では新梢のコルク化が始まるのは8月下旬以降で、9月上旬の果粒完全着色後、急に促進されるが、もし9月以降に秋伸びがおう盛なときはコルク化が遅れる。しかしこの場合、MHを散布することによつて、新梢伸長を抑制すれば、コルク化がそれだけ促進される。この事実からMHの散布期は8月下旬を一応限度とすべきであろう。第22表は新梢の先端附近にMHを散布して生長点を抑制した場合の成績であるが、かかる処理だけで著しくコルク化促進の効果が認められた。散布時期と濃度別による全葉面散布の影響を示したものが第23表である。

第23表は第22表と同様にMHの濃度、散布時期に関せず、対照と比較して20%以上のコルク化の促進を起こさせたが、濃度や散布時期の間には明瞭な差は認められなかつた。この主因については1956年が異常天候であつたこと、調査日が遅過ぎたことにあると考えられる。ただ非常に特徴のあつたことは、MH処理によつて各新梢中の褐色部と緑色部が相接近して、中間色の部分、すなわち半コルク部(全部が完全に褐色していない部分)が少なかつたことである。

B 形成層活動

形成層活動の時期別の消長についてはIII, Bで述べたが、この活動状態がMHによつて、どのように変化をきたしたかを示したものが第10図である。



第10図 形成層活動の消長 (1956年)

第10図によれば、「キャンベルスアーリー」ではMH処理が対照にくらべ、形成層活動を3日間早く停止させている。なお処理区の特徴として「キャンベルスアーリー」では、8月20日ころまで急激に形成層活動が衰え、この状態が約2週間続いている。「デラウエア」も同様に9月上旬から約10日間は同一状態が続き、その後は両品種ともに急に衰えているのがみられた。これらの傾向は年により多少の相違はあるが、活動の停止期を少しでも早めることは耐凍性に大きく影響するから上記の事実はMHの効果として認められる。

C 新梢内の成分

MHの処理によつて新梢内の成分が、いかなる影響を受けるかを検討するため、収穫直後(10月10日)に新梢内成分を調査したものが第24表である。

* 形成層活動の測定はIIIの試験方法に準じた。

第24表 MH-30 がぶどう新梢内成分におよぼす影響 (無水物中百分率, 1955年)

成分		可溶性糖				全窒素				粗灰分			
濃度 (%)	樹別	節位											
		1~10	11~20	21~30	31~40	1~10	11~20	21~30	31~40	1~10	11~20	21~30	31~40
0.05	1	3.80	3.81	4.23	6.26	0.62	0.61	0.66	0.73	2.42	2.25	2.25	2.13
	2	3.75	3.99	4.08	4.64	0.62	0.60	0.58	0.72	2.35	2.21	2.17	2.36
0.10	1	3.40	4.22	4.30	—	0.65	0.73	0.99	—	2.35	2.82	3.36	—
	2	3.53	3.69	4.27	5.12	0.63	0.59	0.63	0.74	2.11	2.34	2.33	2.47
対照	1	3.29	3.35	3.41	3.30	0.57	0.60	0.61	0.74	2.12	2.25	1.97	3.01
	2	3.46	3.47	4.21	—	0.70	0.72	1.12	—	2.25	2.39	4.40	—

(注) 採取日 10月10日 品種「デラウエア」
数字は10節ずつの平均値

その方法は生育条件を同じくした新梢を1樹から5本を選び、各10節ずつに切断して、各節の成分を常法により分析して平均値を求めたものである。

第24表によれば処理区は対照区にくらべ、可溶性糖が多いばかりでなく、処理区は節位が先端ほど可溶性糖が増加しているのが認められた。なお全窒素、粗灰分には差違がなかった。秋において可溶性糖が多いということは、その前過程において澱粉量がそれだけ多量に蓄積されていたと一応考えてもよいであろう。しかも枝条の先端部に糖が多かつたということは先端部の先枯れ防止のためには都合がよい。なぜならば糖が多いことは

耐凍性増大に有効であることはすでに知られているからである。例えば石部⁴⁵⁾は樹体内の含有物質と耐凍性について指摘し、最近 SIMINOVITCH and BRIGGS⁴⁶⁾は樹の皮部組織の成分を分析して、耐凍性と含糖量が関係のあることを認め、高馬³¹⁾は落葉果樹の数種について、全糖量は耐凍性の増加とともに増していることを認めている。筆者もすでにりんごで糖と耐凍性の関係を原形質分離濃度の変化から示した。要するにMH-30を処理することによって糖を増加させることは、耐凍性を増大させるための有効な方法と見てよいであろう。

D 新梢の含水量

MH処理により枝条内含水量の変化を単位容積

第25表 ぶどう新梢の単位容積当り含水量 (mg/cm³)

コルク化程度		完全コルク化した部分		半コルク化した部分		非コルク化の部分	
濃度	樹別	節位	含水量 (mg)	節位	含水量 (mg)	節位	含水量 (mg)
対照 (無処理)	1	1~15	63.4	16~24	70.4	25~45	115.0
	2	1~15	58.7	16~19	65.7	20~31	127.0
MH 0.05%	1	1~19	62.0	20~26	75.4	27~44	66.6
	2	1~19	61.5	20~23	79.4	24~40	58.1
MH 0.10%	1	1~11	51.0	12~13	76.5	14~29	41.6
	2	1~16	67.4	17~20	81.5	21~32	55.6

(注) 10月10日採取 含水量は $\frac{\text{生物重}-\text{乾物重}}{r^2 \times \pi \times \text{長さ}}$ をもって表わした。

品種「デラウエア」

当りに換算して示すと第25表のとおりである。

第25表によれば、処理区は無処理区にくらべ先端部の含水量が減少しているのが特徴で対照区とは全く逆の傾向を示していた。

E 耐凍性増大の度

MHの処理時期と濃度さえ適正をうれば、MH

処理は外部形質に対してはもちろんのこと、耐凍性増大のための有効成分もまた増加することが認められた。そこでどの程度耐凍性が影響されるかを検討することにした。その方法はIIですでに述べたとおりである。供試組織は最も耐凍性の低い靱皮射出髓で、その結果は第26表である。

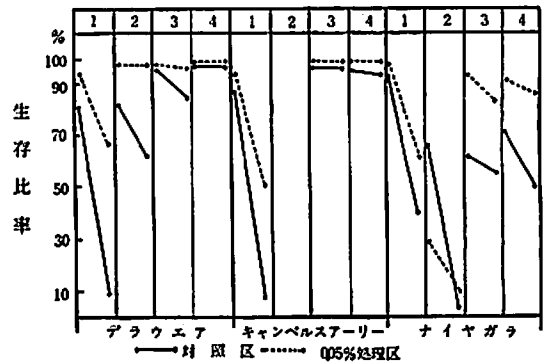
第26表 MH-30がぶどう枝の耐凍性に及ぼす影響 (-5°C, 24時間) (1956年, 1958年)

品 種	デラウエア		キャンベルスアーリー		ナイヤガラ	
	融 氷 後 の 経 過 時 間					
濃 度 (%)	直後~5時間 (%)	72時間 (%)	直後~5時間 (%)	72時間 (%)	直後~5時間 (%)	72時間 (%)
0.05	100~90	70~50	100~95	55~45	100~90	70~50
0.10	100~92	75~65	100~92	70~50	100~85	65~50
対 照	90~80	10~0	90~75	10~0	100~90	50~30

(注) MH処理は8月30日 9月10日採取枝
数字は生存細胞率を示す

第26表によれば、一般にMH処理区よりも常に耐凍性が増大されていた。とくに凍結融氷後、時間が経過するほどその相違が明らかになっている。1例を示せば「デラウエア」、「キャンベルスアーリー」は無処理区においては、凍結融氷後72時間を経過すると、ほとんど全組織(靱皮射出髓)が死に至るが、MH処理区は30~55%が死滅しているに過ぎなかつた。凍結処理後においてまだ多くの細胞が生存しているのに、時間の経過とともに死滅細胞が著しく多くなってくることは、凍結はほとんど細胞外凍結であつて、即時の凍死はまぬがれたが、組織中のある細胞が細胞外凍結によつていくぶん被害を受けたか、あるいは著しく被害を受けやすい状態になつたので、細胞内の生化学的不均衡などがおこつて、関連性のある細胞が次々と続いて死滅していつたからであると考えられる。しかしMHを処理した場合、細胞の死が移行するのが遅く、かつそれが少ないということは、細胞自体が内的に被害を受け難い状態におかれている証左である。そこで第11図は時期別の耐凍性とMHの関係を検討するため、凍結融氷後の日数を経過させた場合、死滅細胞の増加する状況を示した。

第11図によれば、9月10日では-5°C, 4時間



第11図 MH-30処理によるぶどう組織の耐凍性増大(8月30日処理)

1. 9月10日採取 -5°C 4時間処理
処理後5時間および3日目の状態
2. 9月24日採取 -10°C 4時間処理
処理後1日および7日目の状態
3. 10月5日採取 -10°C 4時間処理
処理後1日および7日目の状態
4. 10月15日採取 -10°C 4時間処理
処理後1日および2日目の状態

で「キャンベルスアーリー」、「デラウエア」は耐凍性に大きな相違がない。「ナイヤガラ」ではこの時間では未登熟であるので耐凍性が低い。ただ処理区が少しく耐凍性が高い傾向が認められた。しかし9月10日採取枝は凍結融氷後、日数が経過すると前記のようにMH処理区は無処理区に

くらべ、死滅細胞の増加がはるかに少ない。9月下旬、10月上旬と次第に自然環境下で低下してくるにつれて、MH区と無処理区との差が少なくなつていつた。すなわち hardening の不十分なきほどMHの効果明らかに現われていた。いい換えると、秋の早いうちにMHを使用すれば、体内の登熟を早め、速やかに耐凍性が得られると見てよい。その1例をさらに第11図の中から拾つてみれば、「キャンベルスア—リー」、「デラウエア」は10月上旬になれば、樹体の内的条件が完成に近いばかりでなく、0°C附近の低温で相当 hardening されているので、-10°C、4時間で無処理区でさえも生存率は90%以上であり、凍結融氷後1週間経過させても死細胞の増加は非常に少なかった。一方MH区では、このような程度の耐凍性がさらに増大されていた。これらの関係を細胞の滲透濃度からみても、9月20日「デラウエア」、「キャンベルスア—リー」はいずれも0.25~0.30 Mol、(KNO₃)であつたものが10月中下旬で、無処理区0.50 Molに対し処理区は0.60~0.70 Molであつた。以上の事実は第11図と照合して、MHが耐凍性に及ぼす効果を裏付けするものと考えられる。11月以降になると、MH処理区と無処理区との間に差がほとんど認められなくなつた。従つてMHが耐凍性増大のため、顕著な効果をもたらすのは9月中旬後から10月下旬までで、11月から12月は多少の効果を認める程度であつた。

北海道で最も凍害の危険のあるのは11月から12月である。ぶどう枝條が積雪下に埋没されるまでの間、とくに高い耐凍性が望ましいのである。従つて最も凍害を受けやすい時期、すなわち11月~12月までMHの効果が続くのでなければ、ぶどうに対する完全な目的は達せられない。しかし10月下旬までは少なくとも較差5°C*の耐凍性が増大されることは特筆してよいと考える。

VI ぶどう枝の捩廻とそれが枝形** および耐凍性に及ぼす影響

既にIIIで示したように、ぶどうは同一箇所であつても耐凍性に著しい相違がある。すなわち枝を横断したとき、短径側面は長径側面より常に耐凍性が高いことを指摘した。従来の慣行法として剪定に際しては、結果母枝の枝形は丸味のあるものは楕円形のものより熟度が進んでいて、これから伸長する新梢に結実するものが良好であるといわれてきた。そこで枝の熟度を確かめる1指標として、冬季における耐凍性を検討したとき、もし丸味の帯びた枝形がほかの形をした枝より一般に耐凍性が高いことが実証されて、従来の説が正しいとするならば、簡便な管理法によつて枝形に丸味を帯びさせることができないものであろうか。元来、ぶどうの枝はほかの果樹と異なり、水平に誘引されるので、その頂部優性が乱れやすいことはもちろんのこと、組織活動の偏在性も加わつて水平に誘引された新梢は常に上下に長い楕円形になるのが普通である。この活動の偏在性はいかなる場合でも決定的なものでなく、重力の働きを利用して変えることができるように考えられる。故に新梢の伸長および肥大活動中に、その基部で90度捩廻させて誘引することによつて、枝形の変化を形態と組織の上から検討することにした。

従来、耐凍性と植物形態との関係については、1年作物、とくに麦類については、葉色、葉形、根群などと耐凍性の関係について報告がある。果樹類については BEACH and ALLEN²⁷ は1915年、りんごの組織と成分の関係から耐凍性を論じ、GLADWIN²⁸ は1917年、ぶどう枝の細胞の形態から検討し、細胞壁の厚いものが耐凍性が高いと述べ、Anonymous²⁹ は1935年りんごで、LEVITT and SCARTH³⁰ は1936年に一般樹木で細胞の小さな形をしたものが耐凍性が大であると指摘している。しかし最近 BOWDEN³¹ は1940年、花卉で100種の diploid のものについて耐凍性との関係を検

* 例えば -13°C が凍死の限界とすれば -18°C まで凍死しないということで、その差が5°Cであるという意味。

** 枝形とは結果母枝を横断したとき、その切口の形を意味する。

討し、GRANHALL²⁵⁾は1950年、りんごの品種改良で diploid のものでは細胞学的特性と耐凍性の関係がないという否定説を出している。筆者はVと同様に耐凍性増強の一手段として、枝形を変化させることが意義のあることを知つたので、既に実施されている前記の慣行法の正否をも同時に確かめる目的で本試験をとりあげた。

1. 試験方法

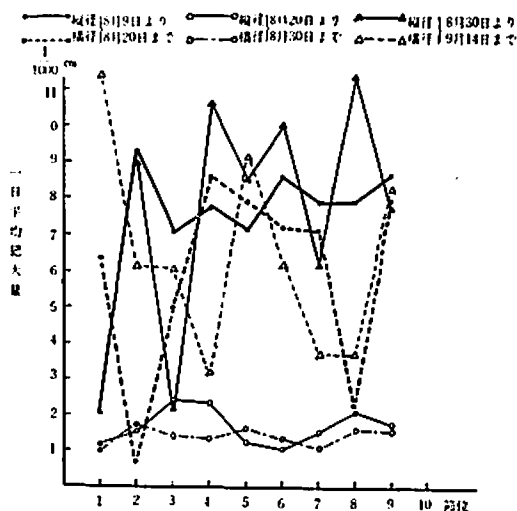
品種は主として、「デラウエア」、「ナイヤガラ」各5年生樹の新梢を供試した。できるだけ生育状態の同一な新梢5本ずつ、1樹から任意に選定し、8月9日にその第3節目の中央部で90度振廻させて、針金にそのまま誘引した。従つて振廻部から先端部までの葉柄は完全に上下に向かつている(葉序は1/2)。この時期の新梢は13~15節の節数を保持していた。各節ごとに節間の中央をあらかじめ指標をつけ、一定の期間ごとに指標部の直径を上下左右の両面から測定した。その後、測定した部分で横断して切片をとり、髓径、木質部径、韌皮部径を鏡検して実長を算出した。なお枝形を表現するための便法として、縦径対横径の比率で一応表わした。切断枝の一部は1.5cmの長さに分けて、切口に湿綿をあててシャーレーに入れて所要の低温で凍結させ、生死の判定法はIIIに準じた。なお形成層活動の判定は形成層の厚さと配列を考慮に入れて決定した。

2. 試験結果および考察

A 放任枝(対照)の肥大と形

放任されている枝の肥大時期と、枝形を示したものが第12図である。

第12図では8月上旬より9月中旬まで、肥大力が最もおう盛な時期をとりあげ、平均1日の肥大量を示した。枝形の変化は左右上下がおう盛であるが、8月下旬になると一時衰えてくる。しかし9月中旬には再び活動がやや盛んになつて、とくに縦径が増加してくる。このことは形成層の偏在的活動と密接な関係のあることを暗示するものである。以上の外観的肥大状況は、形成層活動と当然一致せねばならぬことであるから、これを第



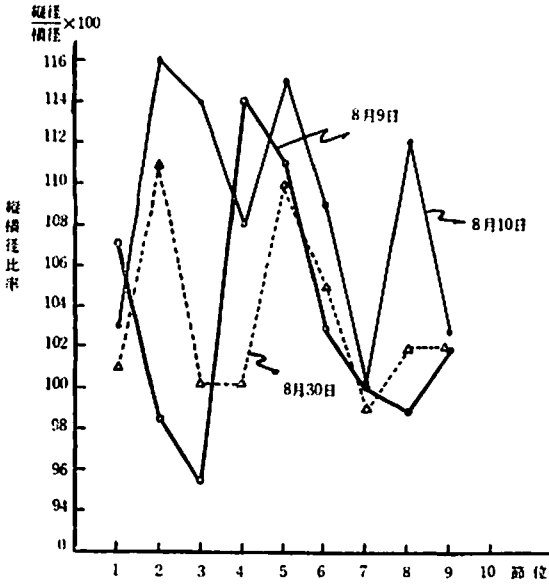
第12図 新梢の1日平均肥大最大径 (対照)

6図と照合すれば、8月上中旬の形成層は100%に近い活動力を有しているが、8月中旬以降は急に衰えている(B-C)。しかし9月中旬には活動を盛り返して(C-D)、9月末で全く停止の状態に入っている(D-E-F)ことと一致している。

一般に北海道ではぶどう枝の肥大は9月末まで続くのであるが、品種によつて(例えば「ナイヤガラ」)は9月中旬の活動がおう盛に過ぎて、停止期が非常に遅れることがある。これは気象条件、とくに8月、9月の降雨や耕種肥培に伴う栄養関係によることが多く、かかる場合は果実の熟期が遅れるばかりでなく、既にIIIで述べたように枝のコルク層の発現が遅延する結果となる。これが耐凍性を著しく低める原因となる。BEACH and ALLEN²⁷⁾ もりんごにおいて全く同一の事実を認めている。そこで北海道では枝の肥大、いい換えると形成層活動を8月末で停止させるか(第6図, C-C)、または9月の再活動を最小限に抑える方法を実施することが耐凍性増大のため有効であるといわねばならない。枝形については第13図のように放任枝では8月下旬ないし9月中旬に至つても、枝の左右*より上下**におう盛な活動をしているため、上下に長い楕円形をていしている。この理由の説明として、猪野²⁸⁾は形成層の活動中は

* 枝の左右とは水平に誘引した枝の横断面の横径を指す。

** 枝の上下とは同上の縦径を指す。



第13図 放任枝(対照)の枝形
(注) 品種「ナイヤガラ」

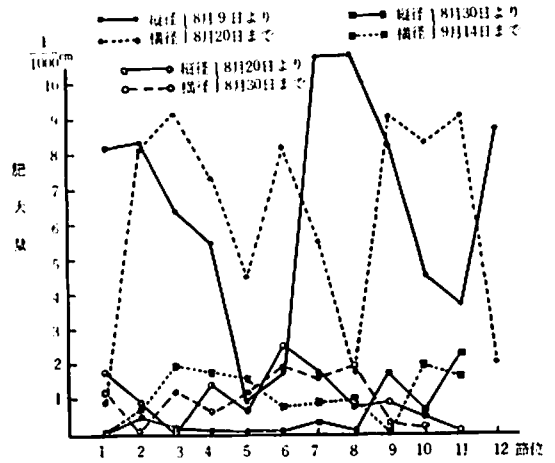
葉序と重力の関係によるものであろうと述べている。この説明からすれば、ぶどうの葉序は1/2であるから、水平に誘引され枝の肥大力のおう盛な方向は葉柄のつけねと直角である。すなわち上下の方向が肥大しやすいということには肯定できる。しかし直立した枝の場合は葉序とは無関係に丸味を帯びた枝が多いことからみて、葉序の関係よりも重力と形成層活動の偏在性が相関連して枝形が丸味を欠くと考えた方が適当であろう。

以上ぶどう枝が放任されている場合に現われる一般的特徴を示したが、これを管理法によって変化させる場合について、以下検討することにした。

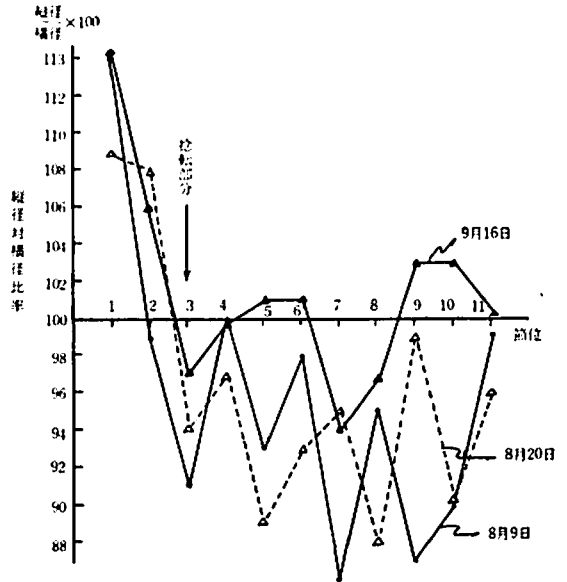
B 枝の90度捩廻しの影響

90度の捩廻しによつて、枝の肥大がいかに変化するかを検討するため、8月9日に新梢を第3節目で90度ねじり、時期別に縦径と横径の平均1日の肥大量を示したものが第14図である。

第14図によれば、処理当初は縦径、横径ともに著しい変動があり、活動もまたおう盛であつたが、8月中下旬はほとんど活動が衰えてしまった。この状態が9月中旬に至つても続いていた。いい換えれば8月中下旬から9月中旬までの形成層活



第14図 90度捻転による新梢1日平均肥大量
(注) 品種「ナイヤガラ」

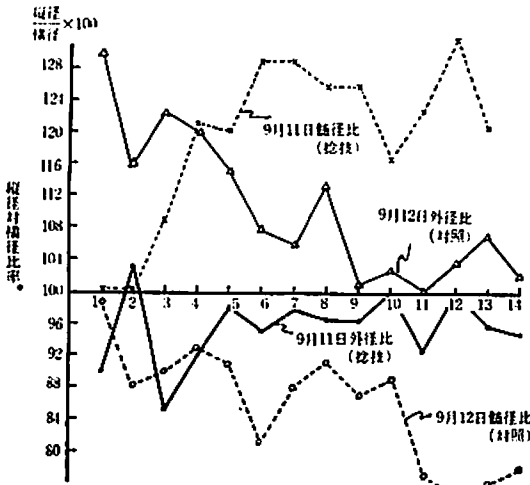


第15図 90度捻転が枝形に及ぼす影響
(注) 品種「ナイヤガラ」

動が相当抑制されていることがわかる。第13図の放任枝(対照)とくらべれば著しい相違である。そこで枝を捩廻した場合に、枝形に及ぼす影響を示すと第15図のとおりである。

第15図によれば、捩廻直後(8月9日)は枝の各節間において、縦径対横径比率が非常に大きかつた。すなわち左右に長い楕円形をしていたが、8月20日(捩廻し後10日)に至ると、捩廻した部

分から先端部はかなり丸味を帯びてきたが、各節間には一定の傾向は見出せなかつた。しかし9月16日(捩廻し後38日)に至ると、各節間ともに縦径対横径比率が100の線に近づいてきている。すなわち枝形は著しく丸味を帯びてきたことを示している。第13図の対照の場合は、9月中旬においても、依然として楕円形を示しているのにくらべると大きな相違である。おそらく捩廻しは1種の抑制力となつて、形成層活動の偏在性を変えさせることと猪野²⁹⁾が指摘したように重力とが関係して、新たに上下になつた部分がおう盛な活動を開始するためであると考えられる。



第16図 90度捩廻による枝形と髓形との関係
(注) 品種「デラウエア」

枝形とその髓の形^{*}との関係について示したものが第16図である。第16図によれば、捩廻しの枝形は対照の枝形にくらべて、100の線に近づいているが、髓形はこれと逆で、捩廻した場合の方が100の線より遠ざかっている。かつその方向は常に枝形のおう盛な活動方向と直角であることを示している。すなわち写真45のように、髓形は常に枝全体の長径側面の方へ短く、短径側面の方へ長い形をとるのが普通である。さらに髓の大きさは捩廻しすることによつて、小さくなる傾向を示している。既にIIIで述べたように形成

層は絶えず活動を続け、外側に篩管、繊維、柔組織を生成し、内側には木部組織や導管などの永存細胞を構成しているが、これらの分裂増殖は上下の方向におう盛で、左右の方向に劣ることは、枝形の肥大状況からも知ることができる。そして形成層を境界として、内部に向かう新組織の増殖力は、これと正反対である外部に向かう増殖力とは相約合っていることがわかる。いい換えると形成層が外側に向かつて篩部組織を増殖していく力がおう盛になるほど、髓に向かつて木部組織を分裂増殖していく力もまた大きいということである(写真46)。従つて元来、初生的である髓部は中心に向かう木部射出髓や髓周辺細胞の分裂によつて(写真47)、髓の占める面積が狭められると同時に、髓形はおう盛な射出髓などの分裂方向に対して平な形をとるものと考えられる。

次に枝の捩廻と耐凍性増大との関係について述べてみよう。既に述べたように、ぶどうの枝形は丸味を帯びたものはきわめて少ないが、90度捩廻しすることにより丸味を帯びやすことができた。このことが冬期の耐凍性増大に効果をもたらすか否かを検討するため、まず放任枝の長径側面と短径側面について耐凍性を比較したものが第27表および第28表である。

第27表、第28表によれば、長径側面は短径側面より常に耐凍性が低い。

この原因については形成層活動終了期の早晚が重要な要素であると考えられる。すなわち長径側面は形成層活動終期が遅れていることは明らかであつて、それだけ登熟が遅れることが耐凍性を低める

第27表 枝の局部における耐凍性

品 種	局 部	
	長径部分 (%)	短径部分 (%)
ナイヤガラ	70~50	100
デラウエア	80~72	100

(注) 0°C 7日間 hardening 後 -10°C 24時間処理
10月5日 採取枝
数字は靱皮射出髓の細胞生存率を示す。

* 髓の形とは枝の横断面における髓の形を指す。

第28表 枝の局部における耐凍性

品 種	長 径 部 分			短 径 部 分		
	融 氷 後 の 経 過					
	1 日 (%)	3 日 (%)	7 日 (%)	1 日 (%)	3 日 (%)	7 日 (%)
デラウエア	40~20	40~20	20~5	80~60	80~60	60~35
ナイヤガラ	80~60	40~20	40~20	95~85	20~5	20~5
キャンベルス アーリー	95~90	60~40	40~20	95~80	60~40	40~20

(注) 0°C 7日間 hardening 後 -14°C 24時間処理
11月1日 採取枝
数字は韌皮射出髓の細胞生存率を示す。

ことになろう。

CHANDLER²³⁾ はりんごで、耐凍性と関係する要素は休眠に到達するまでの組織の登熟度によることが大きいと指摘している。このことを確認するため、8月9日に捩廻した枝について10月18日に耐凍性を検討したものが第29表である。

第29表 ぶどう枝の捩廻しによる耐凍性

処 理 温 度	- 10 °C		- 20 °C	
	対 照 枝 (%)	90 度 捩 廻 枝 (%)	対 照 枝 (%)	90 度 捩 廻 枝 (%)
デラウエア	100	100	72~50	95~85
ナイヤガラ	95~90	100	30~17	70~55

(注) 21時間処理
10月18日 採取枝
数字は長径部、短径部の細胞生存率の平均とする。

第29表によれば90度捩廻した場合は、明らかに耐凍性が増大されていた。この傾向は処理温度が低いほど明らかに現われ、-20°Cでは対照よりも20~30%の増大が認められた。この成績は長径側面と短径側面の平均値であるから、おのずから長径、短径の両側面に耐凍性に差違のあることは当然であるが、捩廻枝の場合は枝形に丸味を帯びるから、その耐凍性の差は小さくなっていた。

以上のことから捩廻しによつて枝形を委えることは耐凍性増大の一手段であるし、従来剪定に際して行なわれてきた枝の選択法は、北海道のような寒冷地では最も重要な条件の1つであると考え

枝の捩廻しは形成層活動に対する一種の抑制であつて、その活動を早く停止させるが、休眠後、翌年の枝の活動開始は長径側面は短径側面に比較して常に早くかつおう盛である(写真48)。

このことから考えられることは、長径側面が冬季の凍害を受けることなく越冬できた場合には、前年に長く活動を続けていた長径側面は栄養的にも、かつ組織上にも充実度合が高かつたということである。一方枝形に丸味のあるものは長短径側面の別なく、一様に平均して各部分より同時に活動を開始している。従つて枝の抑制にもおのずと限度があらねばならない。極端に早期に、かつ無理に形成層活動を抑制することは翌年の活動に悪影響を及ぼすことは当然である。そこで枝の捩廻しの時期は早期に過ぎてはいけなしい、捩廻し度合は180度、200度、360度と程度を増加させていくと生理的障害が考えられるばかりでなく、枝が折損して實際上、作業はできない。また180度の捩廻しができたとしても枝の上下、左右が逆になつただけで、枝の方向は放任の場合と変わりなく、単に抑制を加えただけの結果となる。この場合は強い抑制の結果、捩廻部より先端は急に細まる傾向を認めた。以上の点より勘案すれば、捩廻し時期は枝の活動おう盛な8月上旬が適当で、その程度は90度が最もよいということになる。

VII 総括と摘要

寒冷地の重要果樹となつているりんご、ぶどう

の冬季凍害は北海道および東北地方の一部では、重要視されねばならない問題である。なぜならばなんらの対策を講ぜぬ場合、1952年のような大寒波が来襲すれば、1年間の被害に止まることなく樹全部を枯死させる結果となつて、再起不能となるからである。一方、暖地では晩霜対策として、春の発芽遅延法などが考えられているが、北海道の果樹では、もし発芽を遅らせ得たとしても、それだけ生育期間が後へ遅延する結果となつて、秋の短い寒冷地では、樹体が未登熟のうちに低温に見舞われる回数が多くなる。従つて凍害をこうむる危険にさらされやすくなる。

春の晩霜による凍害と、秋から冬にわたる冬期凍害とは樹に対する凍害機構は全く同一であると考えられるから^{19,20)}、凍害防除対策をたてる場合にはいずれの場合も同一基礎に立つて行なわれることが必要である。

樹体をして耐凍性を増大させる前に、まず耐凍性の高い品種の改良が先決であることはいふをまたない。例えばソ連のように寒気の厳しい所では果樹類の改良法として²¹⁾、シベリア地方の野生種との交雑による耐凍性品種の育成、あるいは南部の優良品種を北部で栽培して、次第に北部の気候に馴化させる方法である。しかし育種には長年月を必要とするし、さらにすべての条件を満足するような優良品種を作出することはきわめて困難である。また寒冷地の気候に馴化させる栽培法は完全かつ安全なものとはいえない。従つて寒冷地では育種によつて満足な品種が育成できないときは勢い栽培法によつて少しでも寒地に適合した生育状態にもつていかねばならない。なぜなら、本文でも述べたように樹の登熟度、とくに秋から冬にかけての樹体の形態および生理的条件を管理によつてかなり変えることができ、このことが耐凍性増大に大きく影響してくるからである。筆者はまず耐凍性の程度に直接関係する環境要素、とくに気温の高低、その変化速度、持続時間などによる耐凍性の変化およびこの間の関係を検討した。さらに実際問題として、耐凍性の高低を診断する方法を知るため、間接的ではあるが、組織や細胞の生理から判断を下すことが正確かつ便法であ

ると考え、細胞の生理的性質と耐凍性との関係を明らかにした。さらにぶどう組織の特異性に基づく耐凍性を説明し、従来混同されていた栽培上の2~3の問題を実験によつて証明した。この種類の研究報告としては KESSLER and RUHLAND²²⁾ および LEVITT²³⁾、SCARTH²⁴⁾、SIMINOVITCH²⁵⁾ などの植物生理学的研究があるが、これを直ちに果樹類に適用して、その凍害に対する適当な対策を案出することはほとんど困難である。筆者が細胞の生理と耐凍性の関係を改めて検討して、実際圃場における樹体の形態および栽培法と結びつけたゆえんもここにあつた。既に本文で示したように、ぶどうはりんごより耐凍性が低い上に、北海道では府県にはほとんど見られない通称「根首やけ病」なるものが凍害と関係をもつて発現しやすいので組織学的にぶどうの耐凍性が低い理由を証明し、実際栽培上の技術を確立せんとして2~3の応用試験を試みた。もとより栽培法としては土壌水分や肥料関係など各種の問題がある。とくに重要なことは耐凍性と体内栄養生理との関係であろうが、今後の研究にまたねばならない。以下遂行した調査および試験結果の摘要を述べる。

A 凍害の実態

1952~53年の凍害は全道を平均すれば全栽培面積の約70%で、上川、網走、空知支庁管内は最も被害が大きく、90%以上に達したので、最も甚大な被害を受けた富良野町について実態を調査した。

(1) 気温 凍害に直接関係した気温を見ると、8月下旬以来各旬ともに平年より高温に過ぎとくに10月は平年より平均1~2°C高温であつた上に、降水量は8月下旬で平年の3倍、10月下旬で約2倍であつたことにより、秋において平年には見られないほど生育が促進されていた。11月、12月は急激な低温に見舞われ、11月中旬は最低気温-18.6°Cを示し、最低-10°C以下の日が4日間あつた。さらに11月下旬は低温の日が多く、最低-20°Cの日は1日、-10°C以下の日は5日以上あり、最高気温は各日とも0°C以上であつた。かような急激な凍結、融氷の繰り返しが続いたとき12月上旬は最低気温-24°C、下旬には-28°C

の目があつた。おそらくこの時期までに致命的障害を与えられたものと考えられる。

(2) 栽培 栽培関係の問題としては施肥の適正を欠き、樹勢がおう盛に過ぎて、秋になつても伸長を続けているもの、その年に結果過多であつたもの、その他栽培管理が適当でなかつたと考えられる樹ほど被害が多かつた。

(3) 品種 りんご品種の被害は一般に早生型に少なく、晩生型に多い傾向があつた。例えば「陽光」、「印度」、「宝玉」、「ゴールデンデリシャス」、「緋之衣」は被害が大きく、「花嫁」、「紅紋」、「早生旭」、「コートランド」、「黄魁」などは被害が少なく、「祝」、「デリシャス」系は中間であつた。ぶどう品種では「キャンベルスアーリー」はやや強く、「ナイヤガラ」、「デラウェア」は弱かつた。

(4) 被害程度 被害の程度は様々の様相をていつていた。すなわちりんごでは新梢の被害(芽を含む)、材部の被害、主枝や主枝又部の被害、主幹地際の被害、主幹や大枝の亀裂被害などあり、ことに主幹や主枝の亀裂は未だかつてわが国では例がないほど激しい凍害であつた。なおぶどうでは主幹地際の被害、主枝、亜主枝、結果母枝を問わず一様に凍死が起きた。

B 耐凍性

(1) りんごでは秋より冬に向かつては皮層と形成層の中間にある柔組織が最も耐凍性が低く、表皮直下の皮層が最高であつた。このことは環境のいかにかわからず、常に一定の傾向を示していた。

(2) ぶどうでは韌皮部とくに韌皮射出髓が最も耐凍性が低く、木質部は最高であつた。以上のことから耐凍性検定には最も耐凍性の低い韌皮組織を供試し、供試時期は11月末までに調査するのが適當である。

(3) りんごでは耐凍性の低い「陽光」、「紅玉」において常態に生育した新梢の耐凍性は常に花芽のそれよりも高く、葉芽のそれとはほぼ同一程度であつた。すなわち新梢は厳寒時において -30°C 、24時間に耐え、花芽は $-25^{\circ}\text{C}\sim 27^{\circ}\text{C}$ 、24時間が限度であつた。

(4) 時期別の耐凍性の消長をぶどうについて見

ると、9月下旬(-5°C 、24時間)より徐々に耐凍性が増加し、10月下旬(-10°C 、24時間)より急激に増大し、12月上旬(-18°C 、24時間)で最高の耐凍性に達し、以後3月上旬までこの状態が続いて後漸降し、4月下旬(0°C 、24時間)で耐凍性が全くなつた。

C ぶどう樹の組織と耐凍性との関係

(1) コルク層の出現の時期は耐凍性増大の指標としてきわめて重要である。すなわち秋に早くコルク層ができるほど新梢の耐凍性が早く高まる。なぜならばコルク層は各組織が新生されてから最後に形成されるものであつて、組織登熟の目度と見なしうるからである。

(2) 組織の登熟度は形成層活動と関係がある。形成層の活動は8月上旬から徐々に衰え、8月下旬に終止に近づくのが普通である。しかし環境によつては9月上旬で再び活動がやや盛り返し、9月下旬で全く停止する場合もある。形成層活動が停止すれば、樹体内の熟度が急に進むから形成層活動の早期停止は耐凍性増大のために望ましいことである。

(3) 新梢の伸長度合は耐凍性と関係がある。すなわち8月中、下旬に最高の伸長量を示し、それ以後は減少して、9月中旬ころまでに伸長がほとんど停止するような生育状態を示すものが耐凍性を最も高める事実を認めた。

(4) 一般に hardening すれば(この場合は低温貯蔵)耐凍性が 5°C 程度増大するが、これにもおのずと限度があり、9月下旬以降でなければ hardening の効果は少ない。また11月中旬以降では 0°C で hardening するよりも -5°C で hardening した方が耐凍性を増大するのにより一層有効であつた。

(5) ぶどう組織が細胞外凍結により死に至る過程についてみると、最初は韌皮射出髓が外部に接した部分ないしはコルク形成層直下の柔細胞が被害を受け、次第に韌皮射出髓全体が死に至るが、木質部は最後でなければ被害を受けない。細胞死の進行状況からみて組織の内、細胞死の発現は脱水抵抗性の弱いものから順に進行していくものようである。木質部と韌皮部を比較すると耐凍性

に著しい差異がある。すなわち前者は厳寒時においては -35°C でも凍害を受けないが、後者ではこれより遙かに高い温度(-20°C)でも凍害がおきる。この原因については脱水抵抗性のほかに各種の生理機能が関係することが推察できる。もしぶどうが自然圃場で凍害を受けたとすれば、それは韌皮部の被害であつて、木質部の被害ではない。すなわちぶどうが凍害を受けると、枝条の外部組織(韌皮部)から髓部に向かつて、それが進行していくものである。これに対して髓部から韌皮部へ向かつて組織が死滅していくのは、髓部から侵入した単なる枯れ込みであつて、凍害とは区別されなければならない。

(6) ぶどうの新梢がかなり伸長し、時には着粒後、急激に萎凋枯死することがあるが、この原因は、従来生理病であるといわれてきたが、直接の原因は主として凍害に帰因するものと考えられる。

(7) できるだけ自然に近い状態で枝条のまま組織を凍らせた場合、どのような細胞の凍りかたがおきるかを知るため、細胞の凍結固定を行なつた。細胞外凍結の場合は、原形質が細胞の周辺にありその状態ではなんらの異状が見出されず、核もまた明瞭に観察できた。細胞内凍結の場合は、原形質がばらばらに破壊されて凝固し、核の見分けも困難であつた。

D 耐凍性に関する生理

(1) 細胞の浸透濃度と耐凍性との関係についてりんごの新梢でみると、品種間の相違はあるが、浸透濃度は9月下旬より次第に高くなり、11月下旬で最高を示し(「国光」はブドウ糖で2.5Mol, 2月下旬までこの状態が続き、3月下旬から漸減する。この傾向は組織の耐凍性の消長と全く平行の関係にあることが見られた。

(2) りんご新梢における細胞への水の透過性は細胞の耐凍性が高まるにつれて速になり、それが低下するにつれて遅くなつた。細胞の原形質分離の型は、細胞の耐凍性が高い場合と、しからざる場合では明らかに違つていた。

(3) ぶどうとりんごの脱水抵抗性と耐凍性との関係を比較すると、耐凍性の低いぶどうの方が、

りんごよりも脱水抵抗性が弱いことが認められた。

(4) 枝条の含水量と耐凍性の関係は、樹体がhardyになるにつれて含水量も減少する傾向があつた。

(5) りんごにおいて耐凍性の高い品種は、低い品種にくらべて単位時間当り CO_2 排出量が少なかつた。

(5) りんご枝条における粗蛋白と粗脂肪とは、3月下旬において無被害枝の方が被害枝より常に多かつた。これらの成分は被害、無被害を問わず1~2月において最高量を示した。おそらく凍害によつて粗脂肪は減少するものと考えられる。

E ぶどう樹の耐凍性増大のための方法

(1) ぶどうの生育中にMH-30を葉面散布して外部および内部形質におよぼす影響を調べ、同時に耐凍性増大におよぼす効果を検討した。供試濃度は各種の状態を考慮して0.05%、使用時期は果粒肥大完了期(8月下旬)が適当であつた。

(2) MH-30は新梢のコルク層の発現促進に対し、各品種(「デラウェア」、「キャンベルスアーリー」、「ナイヤガラ」)ともに顕著な効果を示した。

(3) MH-30の使用期が適正であれば、形成層活動を抑制し収穫後の新梢内可溶性糖分を増加させた。10月における耐凍性増大に対する効果については、MH処理区の方が無処理区よりも凍結に耐える温度を約 5°C 強めた。11月以降ではその相違がほとんど見られなかつた。

(4) ぶどう枝条の切口が円筒形あるいは丸味を欠いたものは、円形をていしているものより耐凍性が低い事実があつたので、枝条の形を円筒形に近くさせることが耐凍性増大のための一手段と考えた。

(5) 新梢の活動おう盛な8月上旬に新梢の基部で90度捩廻させると、枝形を円筒形にさせるばかりでなく、秋期における形成層活動を抑制して、その結果、放任の場合にくらべて20~30%の耐凍性を増大させることができた。

(6) 上記の新梢の90度捩廻は髓形を前と逆の形にさせるばかりでなく、髓全体を小さくさせる傾向があつた。

(7) 髓形は木質部射出髓および髓周辺細胞の分裂の強弱の程度と密接な関係がある。

引用文献

- 1) 安藤広太郎, 1919: 植物の凍死及び耐寒性, 農事試験場報告 44, 1-99.
- 2) Anonymous. 1953: Winter injury to fruit and varieties in New York State. New York Agr. Expt. Sta. Circ., 156, 1-18.
- 3) 青木 藤, 1955: クワの人工的 hardening, 低温科学生物篇 13: 13-20.
- 4) ———, 朝比奈英三, 照本 勳, 1953: 生物の凍結過程の分析 IX, 低温科学生物篇 10: 69-78.
- 5) 朝比奈英三, 1954: 植物霜害の一機構, 低温科学生物篇 11, 13-21.
- 6) ———, 1956: The freezing process of plant cell. Contr. from the Institute of Low Temp. Sci., 10, 83-126.
- 7) BEACH, S. A. and ALLEN, F. W. 1915: Hardiness in the apple as correlated with structure and composition. Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull., 21.
- 8) BOWDEN, W. M. 1940: Diploid, polyploidy, and winter hardiness relationships in the flowering plants. Am. J. Botany, 27, 357-371.
- 9) CARRICK, D. B. 1920: Resistance of the roots of some fruit species to low temperature. Cornell Mem., 36, 613-661.
- 10) CHANDLER, W. H. 1913: The killing of plant tissue by low temperature. Missouri Agr. Expt. Sta., Research Bull., 8.
- 11) ———, 1914: Sap studies with horticultural plant. Missouri Agr. Expt. Sta. Research Bull., 14, 491-552.
- 12) ———, 1919: Winter injury in New York state during 1917-1918. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 15, 18-24.
- 13) ——— and HILDRETH, A. C. 1936: Evidence as to how freezing kills plant tissue. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 33, 27-35.
- 14) CULLINAN, F. P. and WEINBERGER, J. H. 1935: Studies on peach buds to injury at low temperature. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 32, 224-251.
- 15) DE LONG, W. A., BEAUMONT, J. H. and WILLAMAN, J. J. 1930: Respiration of apple twig in relation to winter hardiness. Plant. Physiol., 5, 509-534.
- 16) DORSEY, M. J. and STRAUSBAUGH, P. D. 1923: Winter injury to plum during dormancy. Botan. Gaz., 76, 113-142.
- 17) EDGERTON, L. J. and SHAULIS, N. T. 1953: The effect of time of pruning on cold hardiness of Concord grape canes. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 62, 209-213.
- 18) FISCHER, A. 1891: Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. wiss. Botan., 22, 73-160.
- 19) GARDNER, V. R. and HOOKER, F. D. 1952: Fundamentals of fruit production, 3, 333-484.
- 20) GLADWIN, F. E. 1917: Winter injury of grapes. N.Y. (Geneva) Agr. Expt. Sta. Bull., 433.
- 21) GOURLEY, J. H. and HOWLETT, F. S. 1947: Winter injury. Modern Fruit Production, New York. The Macmillan Co. 1947.
- 22) GRANHALL, I. 1950: Frost resistance problem in fruit tree breeding. Proc. 7th Intern. Botan. Congr. Stockholm, 201-202.
- 23) HILDRETH, A. C. 1926: Determination of hardiness in apple varieties and the relation of some factors to cold resistance. Minnesota Agr. Expt. Tech. Bull., 42.
- 24) HORSFALL, F. JR. and VINSON, C. G. 1938: Hardiness investigations with the apple. Missouri Agr. Expt. Sta. Research Bull., 289, 3-24.
- 25) 猪野俊平, 1956: 植物組織学. 内田老鶴園, 378-386.
- 26) 石部 修, 1935: The seasonal changes in starch and fat reserves of some woody plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B., 11, no. 1, 1-53.
- 27) JOHNSTON, E. S. 1922: Under cooling of peach buds. Am. J. Botany, 9, 93-98.
- 28) KESSLER, W. and RUHLAND, W. 1942: Über die inneren Ursachen der Kalteresistenz der Pflanzen. Forschungsdienst. Sonderheft, 16, 345-351.
- 29) KNOWLTON, H. E., DORSEY, M. J. 1927: A study of hardiness of the fruit buds of peach. West Virginia Expt. Sta. Bull., 211, 1-28.
- 30) 榎嶺理一郎, 1932: 植物水分生理.
- 31) 高馬 進, 宮崎義光, 北沢昌明, 1955: 果樹の耐寒性に関する研究 (第1報). 園芸研究集録, 7, 54-58.
- 32) LEVITT, J. 1941: Frost killing and hardiness of plant. Burgess. Minneapolis.
- 33) ———, 1951: Frost, drought and heat resistance. Ann. Rev. Plant Physiol., 2, 245-268.
- 34) ———, and SCARTH, G. W. 1936: Frost hardening studies with living cells. Canadian Jour. Res. Sect. C., 14, 267-305.
- 35) MAXIMOV: 植物と水. 大賀一郎訳, 内田老鶴園.
- 36) MICHURIN, I. V. 1950: Selected works. Foreign

- Languages Publishing House, Moscow.
- 37) PISEK, A. 1950: Frosthärte und Zusammensetzung des Zellsaftes bei *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus cembra* und *Picea excelsa*. *Protoplasma.*, 39, 129-146.
- 38) ROSA, T. J. 1921: Investigation on the hardening process in vegetable plants. *Missouri Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 48.
- 39) 酒井 昭, 1956: 植物における耐凍性と外圍温度. 低温科学生物篇 14, 7-15.
- 40) ———, 1956: 耐凍性の持続及びそれに及ぼす温度の影響. 低温科学生物篇 14, 1-16.
- 41) ———, 1957: 木本類の耐凍性増大と糖類及び水溶性蛋白質との関係. 低温科学生物篇 15, 17-29.
- 42) 坂村 敬, 1952: 植物生理学 (上). 裳華房.
- 43) 沢野 稔, 一井隆夫, 1957: 栗樹の耐寒性に関する研究 1. 兵庫大研究報告 31, 30-32.
- 44) 志佐 誠, 万豆剛一, 1951: 菜類の耐雪性に関する研究 (第1報). 園芸雑 20 (2), 98-104.
- 45) SIMINOVITCI, D. and BRIGGS, D. R. 1949: The chemistry of living bark of black locust variation in protein content. *Arch. Biochem.*, 23, 8-17.
- 46) 傍島善次, 1949: 落葉果樹の形成層の季節的活動, 園芸研究集録 4, 37-41.
- 47) STARK, A. L. 1936: Unfrozen water in apple shoot in relation to their winter hardiness. *Plant Physiol.*, 11, 689-711.
- 48) 鈴木清太郎, 荒木哲男, 1952: 霜害の可能性 (予報第2). 農業気象 7, 127-131.
- 49) 田沢 博, 1947: 霜と霜害. 寒地農業 1, 213, 325.
- 50) 照本 勳, 1957: タマネギの耐凍性について. 低温科学生物篇 15, 39-44.
- 51) THOMAS, W. 1927: Nitrogenous metabolism of *Pyrus malus*. III. *Plant Physiol.*, 2, 109-137.
- 52) WIEGAND, K. M. 1906: Some studies regarding the biology of buds and twigs in winter. *Bot. Gaz.*, 41, 373-424.
- 53) WINKLER, A. 1913: Über den Einfluss der Aussehenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernden der Gewächse. *Jahrb. wiss. Botan.*, 52, 467-506.
- 54) WOLMAN, M. and BEHAR, A. 1952: A method of fixation for enzyme-cytochemistry and cytology. *Expt. Cell Res.*, 3, 619-621.

Summary

STUDIES ON FROST INJURY IN APPLE TREES AND GRAPE VINES

Norio AKABANE

In the winter of 1952-1953, the severest cold in the past sixty years occurred in Hokkaido, by which more than two-thirds of the apple orchards were injured. Orchards at Furano-chō, a basin in central Hokkaido, may probably have suffered most from the cold. The author visited there in March of 1953, and observed various modes of frost damage in fruit trees (cf. AKABANE 1955). Since that time he has been carrying out an investigation on the relation between winter killing and frost-hardiness in fruit trees. The conclusions arrived at are summarized as follows:

I. Cold Injury in Fruit Trees at Furano-chō in the Winter of 1952-1953.

(1) **Climate.** The autumn of 1952 was unusually warm; the mean monthly temperature of October was 1°-2°C, higher than usual. Besides, the rainfall was three times as much as usual in late August, and about twice in late October. Under these conditions fruit trees did not cease to grow even in late autumn when a severe cold spell suddenly occurred. A minimum atmospheric temperature of -18.6°C, was recorded even in the middle of November. In the last ten days of this month temperature frequently fell to -10°C, or lower, and sometimes even to -20°C. In these days, however, daily maximum temperatures always reached above the freezing point. In addition extremely cold temperatures of -24°C, and -28°C occurred in the beginning and the end of December respectively. Under these unsuitable circumstances the fatal injury in fruit trees may probably have taken place within the year 1952.

(2) **Culture conditions in fruit trees.** The trees having lost early their leaves owing to disease or insect pests were much injured by cold. This was also the case of those which were cultured with unsuitable manuring or which had borne too much fruit.

(3) **Variety of trees.** In general, varieties of early ripening proved more cold-hardy than those of late ripening; among apple varieties, Wealthy, Fameuse, Early McIntosh, McIntosh Red, Cortland and Yellow Transparent were hardier than Ralls Janet, Jonathan, Indo, Hubbardston, Golden Delicious and King. Varieties of intermediate ripening such as American Summer Pearmain and Delicious families showed moderate hardiness. In grape vines, Campbell Early was hardier than Niagara and Delaware.

(4) **Type of cold injury.** An apparent frost-killing of plant tissue was observed in various parts of fruit trees. The types of injury in apple trees can be classified to the next five;

- A) Twig (inclusive of bud) injury.
- B) Wood injury.
- C) Main branch (inclusive of its crotch) injury.
- D) Crown injury.
- E) Splitting injury in trunk.

In Japan the last type of cold injury was reported at first. On the other hand, grape vines were damaged by freezing throughout all their tissues above the ground.

II. Frost-Hardiness in Apple Trees.

(1) From autumn to winter, the capacity of resistance to freezing is highest in cortical tissue just beneath the epidermis and is lowest in parenchym between cortical layer and cambium, regardless of the environmental conditions in the trees examined.

(2) In some late varieties, such as Ralls Janet and Jonathan, one-year-twigs as well as their leaf buds were hardier than flower buds at least in normal culture conditions. For instance, one-year-twigs survived freezing at -30°C , for a full day but their flower buds did not at a temperature lower than -25°C , to -27°C , for the same period of freezing in mid-winter.

III. Frost-Hardiness in Grape Vines.

(1) Frost-hardiness in grape vines gradually increases from the end of September, reaches its maximum in the beginning of December and keeps the same degree of hardiness till the beginning of March. It gradually decreases till the end of April when the vines may be easily killed by a slight freezing. Among various vine tissues, phloem especially its pith-ray, is the most susceptible one to frost injury, while xylem is the most hardy one throughout the winter. In order to examine the frost-resistance of vines, it is therefore reasonable to test their phloem in autumn especially until the end of November.

(2) Formation of cork layer around vine shoots is the last process in the maturation of various tissues in vines, and also indicates the well prepared state of a whole cane to be hardened. In autumn, the earlier the cork layer on a shoot forms the faster the increase of its frost-resistance becomes, because only well matured plant tissue can effectively be hardened.

(3) The rate of maturation in vine tissues is remarkably affected by the state of the cambium. From the beginning of August the active formation of young tissue in cambium gradually slows down till the end of this month, but sometimes it is yet active even in September. After the tissue formation ceases the maturation of shoot tissue promptly proceeds. Control of the cambium activity in autumn is therefore necessary for early securing of good frost-resistance in vine tissue.

(4) The seasonal rate of growth in shoot has some correlation with the efficiency in frost-hardening in the shoot. The shoot which showed the largest growth during the last half of August and ceased to grow by the middle of September was remarkably hardened.

(5) Under normal climatic conditions hardening in vine is effective only after the end of September. By chilling at 0°C , as a treatment for hardening, canes generally become resistant to freezing at a temperature five degrees lower than the freezing temperature at which untreated canes can hardly survive. After the middle of November, -5°C becomes more effective than 0°C , as a chilling temperature for hardening canes.

(6) According to an experiment on the freezing of canes, frost-killing occurs at first in the outmost pith-ray of phloem or in parenchym just under the cork layer, then the whole pith-ray is gradually damaged, while xylem is the last part to be injured. The tissue of lowest resistance to dehydration injury seems to be also the lowest in frost-resistance. Xylem is far more frost-hardy than phloem. For an example, in mid-winter the former can survive freezing at a temperature as low as -35°C , but the latter can not even at the far higher temperature of about -20°C . This is perhaps because of the difference between them in dehydration resistance, besides

some unbalances in their metabolic process may play a part in frost-injury in these tissues.

In nature grape vines are usually injured by freezing only in their phloem but not in their xylem. Frost-killing always occurs from the outmost layer in cane and proceeds towards the pith. On the other hand, a killing in vine tissue which originates from the pith and then enlarges to the outer layer is not due to frost injury but to "the killing back of canes".

(7) In spring or early summer after shoots have grown to considerable length even with clusters on them, sometimes all the leaves on a shoot suddenly wilt followed by the death of the whole shoot. The reason of such injury has been reported to be some physiological decrease in the vine, but it is perhaps because of some mechanical injury; at least in Hokkaido it is mainly due to frost-injury.

(8) In order to determine the mode of cell freezing in a cane under near natural condition, fixation of frozen tissue was done by WOLMAN'S method. When the cells froze extracellularly, cytoplasm with nucleus was found to be normal under cell wall, while in the cells frozen intracellularly the structure in both cytoplasm and nucleus was entirely destroyed and coagulated.

IV. Some Physiological Properties Related with the Frost-Hardiness in the Apple and the Grape.

(1) In one-year-twig of apple tree the osmotic concentration of cell sap is closely correlated with its frost-resistance. Both properties gradually are enhanced from the end of September, keep their maximum from the end of November till the end of February and then are lowered.

(2) In the apple twig there is also found good correlation between the permeability to water in the tissue cells and their frost-resistance. The form of plasmolysed cells in a hardy twig is clearly different from that in an unhardy one.

(3) As a rule, the apple tree is more frost-hardy than the grape vine. Similarly tissue cells from an apple twig are more resistant to dehydration than those from cane.

(4) As the trees become frost-hardy, their water contents decrease.

(5) In apple twigs the carbon dioxide elimination per hour is higher in a less frost-hardy variety than in a hardy one.

(6) Some components of apple twigs were analysed in both healthy and frost-injured trees. In the end of May the content of both crude protein and crude fat in healthy tissue was always larger than that in injured one, although these components were abundantly found similarly in both tissues in mid-winter.

V. Some Practical Methods to increase the Frost-Hardiness of the Grape.

(1) By means of spraying malic hydrazid solution on leaf surface, studies were made on the effects of artificial control of shoot growth on some morphological and physiological properties including frost-hardiness. The best result for increasing frost-resistance was obtained by spraying 0.05% solution of this chemical in the end of August when the grapes become full grown in size. The spraying treatment is very effective in developing the formation of cork layer in shoot in three varieties, i.e., Delaware, Campbell Early and Niagara. By spraying the solution in suitable season the cambial activity in vine shoot was effectively arrested in autumn and after harvest increased sugar content in shoot tissue resulted. The lowest temperature at which vine shoots could survive freezing was about five degrees lower in the sprayed shoots than in control

unsprayed ones in October, but after November there was no difference between them.

(2) As to the type of cross section of a cane, cylindrical canes were found to be usually more frost-hardy than flattened or any other non-cylindrical ones. In a flattened cane the tissue cells in the flat side were more frost-hardy than those in the ridge side. It follows, therefore, that some treatment to make canes cylindrical may also increase the frost-hardiness in cane tissue. Some shoots were concentrically twisted at their base to about right angle in the beginning of August when their cambial activity was very high; they became cylindrical. This fact resulted in arresting the cambial activity followed by a clear increase in the frost-hardiness of the shoot tissue. By this treatment not only the form of the pith was changed but also the diameter of the pith became small. It must be noted that the pith form is remarkably influenced by meristem activity around the pith or xylem pith-ray.