



神奈川県
農業総合研究所

ISSN 0388-8231

神奈川県農業総合研究所

研究報告

第146号

BULLETIN OF THE
KANAGAWA PREFECTURAL AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE
NO.146

平成16年12月

神奈川県農業総合研究所研究報告
第146号

所 長 伊 藤 正 宏
編 集 委 員 会
委 員 長 藤 原 俊 六 郎
委 員 吉 田 誠
北 宜 裕
柴 田 健 一 郎
植 草 秀 敏
浅 田 真 一
岡 本 保 涉
長 門 涉
事 務 局 三 好 理
(平成16年11月現在)

BULLETIN OF THE
KANAGAWA PREFECTURAL AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE
NO.146

Executive Director : Masahiro ITO

Editorial Committee

Chief Editor : Syunrokurou FUJIWARA

Editorial Board : Makoto YOSHIDA
Nobuhiro KITA
Ken-ichirou SHIBATA
Hidetoshi UEKUSA
Shin-ichi ASADA
Tamotsu OKAMOTO
Wataru NAGATO

Editorial Secretariat : Osamu MIYOSHI

略 号

神奈川県農総研報 第146号

Bull. Kanagawa. Agri. Res. Inst.
No. 146

高温ストレス耐性品種と温室密閉による
一時的な高温処理を組み合わせた施設雨よけキュウリの病害虫防除技術の開発

佐藤 達雄

75 - 124

第1章 緒言	75
第2章 高温ストレス耐性の評価法の開発	
1. はじめに	79
2. 多種類の野菜を用いた高温ストレス耐性の評価	80
3. 高温ストレス耐性の新しい評価法の提案	83
4. キュウリにおける高温ストレス耐性の測定条件	85
5. キュウリの高温ストレス耐性の品種間差	87
第3章 一時的な高温処理とキュウリの収量性	
1. はじめに	90
2. 高温ストレス耐性と収量性	90
3. 温室の密閉時間と収量性	92
第4章 一時的な高温処理と病害虫抑制効果	
1. はじめに	94
2. 早朝処理による病害虫の抑制効果	94
3. 処理時刻の検討	96
第5章 一時的な高温処理と病害抵抗性の付与	
1. はじめに	99
2. 一時的な高温処理によるサリチル酸濃度の上昇	100
3. 温湯浸漬処理による黒星病抵抗性の誘導	102
第6章 温室密閉による一時的な高温処理の実証栽培	
1. はじめに	105
2. 天候不順年における実証栽培(2001年)	105
3. 高温・強日照年における実証栽培(2002年)	107

第7章 総合考察	110
1. 高温ストレス耐性の新しい評価法の提案	
2. 高温ストレス耐性を持つキュウリの品種選定	
3. 温室密閉による一時的高温処理がキュウリの収量におよぼす影響	
4. 温室密閉による一時的高温処理が病害虫抑制効果におよぼす影響	
5. 一時的高温処理による病害抵抗性付与の発現	
6. 温室密閉による一時的高温処理の実用化	
摘要	114
謝辞	116
Summary	117
引用文献	119

**BULLETIN
OF THE
KANAGAWA PREFECTURAL
AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE**

**No. 146
Mar. 2004
Contents**

Studies on the Agricultural Use of Limed-Sewage Sludge Changes in Forms and Behavior of Some Heavy Metals as affected by Soil pH with Long-term Application of the Sludge

..... T. OKAMOTO 1

Establishment of Temporary Heat Treatment for Controlling Disease and Insect Damages by Non-ventilation in Combination with Heat Stress Tolerant Varieties in Summer Greenhouse Cucumber

..... T. SATO 75

高温ストレス耐性品種と温室密閉による一時的な高温処理を組み合わせた施設 雨よけキュウリの病害虫防除技術の開発

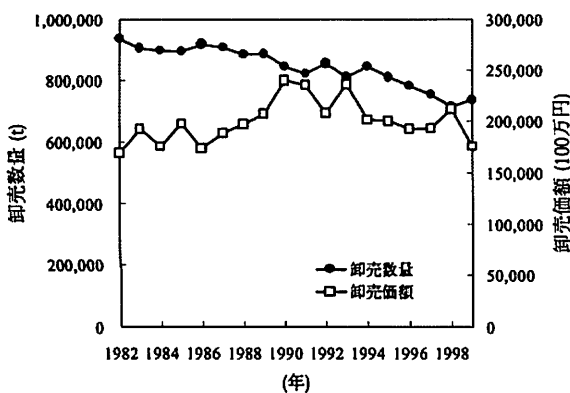
佐藤達雄

Establishment of Temporary Heat Treatment for Controlling Disease and Insect Damages by Non-ventilation in Combination with Heat Stress Tolerant Varieties in Summer Greenhouse Cucumber

Tatsuo SATO

第1章 緒言(本研究の背景と目的)

キュウリは農林水産省指定14野菜品目の一つで、我が国でもっともなじみが深い野菜である。東京中央卸売市場では長い間、年間取扱高第1位の座を占めてきたが、取扱高はこの20年間で減少傾向にあり、平成6年にトマトにその座を奪われ、以降、2位となっている(東京中央卸売市場月報 1982-2000)。卸売価額は1990年代初頭にやや上昇したものの、その後低下し、20年前と同じ水準である(第1図)(青果物卸売市場報告 1982-1999)。



第1図 主要市場におけるキュウリの卸売数量と卸売価額

入荷量の減少は、主にキュウリの作付面積が減少したためとみられる(農林水産統計月報

1968-1999)。しかし、この減少は近隣国からの輸入によって補完される傾向にあり、収量減や需要増による単価の高騰は期待できない。キュウリは果菜類の中でも特に作付面積の減少率が大きく、今後も価格低迷、作付面積減少が続くと予想される(工藤 2000)。

需要減少の原因について、近年、国内生産量、輸入量ともに増加が著しいアスパラガス为例として比較を試みた。東京青果株式会社が行った第7回青果物購買意向調査(1998)によると、キュウリ、アスパラガスはそれぞれ、「一番好きな野菜」果菜部門、葉茎菜部門の3位にランクされている。年齢別では、アスパラガスは20～40代の、比較的若年層世代で1位であるのに対し、キュウリは40～60代の高年齢層で1位であり、20代では「一番嫌いな野菜」5位となっている。アスパラガスは加熱調理が基本であるため、様々なレシピが考案されており、その用途は幅広い。これに対して、キュウリは30代以下の若年層世代に特に人気がない。我が国でのキュウリの消費形態は、漬け物としての利用がもっとも一般的と思われるが、若年層世代は、あまり漬け物を消費しない。この他の用途として、サラダや鮭の素材の利用があるものの、いずれも非加熱での利用であり、それほど多くの量を必要としない。キュウリの加熱調理は、中華料理

などにわずかにみられる程度で、我が国では一般的ではない。このように、用途が限られ、特に若い世代の支持が少ないことが、キュウリの需要減少の主因と考えられる。

次に、生産上の問題として、キュウリは典型的な労働集約型の作物であり、所得の低迷が生産意欲に直結していることが挙げられる。例として、神奈川県のカブ半促成栽培と長野県のアスパラガス半促成栽培の間で、経済性を比較した(第1表)。両者は施設の形態、栽培様式、植物としての特性が異なるため、単純な比較は困難であるが、アスパラガスに比べるとキュウリの生産コストは全ての項目にわたって高い。理由として、キュウリは1作期が短い割に種子代が高価であること、肥料、殺虫剤、殺菌剤、暖房コストが高いことが挙げられる。また、アスパラガスの施設は保温性よりも雨よけとしての役割が求められ、簡易なビニールハウスで十分利用に耐えるのに対し、キュウリの施設は冬季でも最低14~15℃の内気温を維持することが求められる。アスパラガスは収穫物の重量が少なく単価が高いため、出荷経費は比較的、安価であるが、キュウリは重量の割に単価が安い。また、出荷経費が生産コストを大きく上げている。また、キュウリの労働時間は約6ヶ月の作付けで10aあたり1,228時間と、アスパラガス1年間の労働時間の3倍以上となっており、野菜全体の中でももっとも高い部類に入る。この結果、労働時間あたり所得は低く、特に農業後継者に嫌われる傾向がある。

今後増加が予想される輸入についてみると、アスパラガスは収穫後の鮮度低下が早い。輸入品の品質は現在のところ明らかに国内生産品に劣り、販売面で、ある程度の棲み分けができていない。しかし、キュウリは近隣国からの輸入品が多く、これらは国内生産品との判別が困難である。特に、ブルームレス果の普及により店持ちが大幅に改善され(松尾ら 1996)、流通中の鮮度低下が小さくなった。これは海外や国内遠隔産地には有利に作用する一方、経営力や生

産技術の優劣によって都市近郊の小規模産地が淘汰されてきた。このような状況の中で今後、国内のキュウリ産地を維持、発展させていくためには、いっそうの低コスト化、省力化を図ることが必要である。さらに、安全な食料・居住環境を求める消費者や生産地近隣住民のニーズを満たし、地産地消を実現することが求められている。

第1表 半促成キュウリと半促成アスパラガスの経済性指標の比較

	単位	アスパラガス	キュウリ		
経営費	種子	円	8630	53600	
	肥料費	円	34480	72460	
	農薬費	円	32540	60805	
	光熱水費	円	6430	208570	
	諸材料費	円	20240	54683	
	農機具費	円	1000	56288	
	補修費	円	10280		
	施設費	円	62630	414636	
	共済掛金	円	3700		
	利子	円	2720		
	出荷費	円	319450	714871	
	合計	円	502100	1635913	
	収入	収量	kg	1500	15800
		単価	円	989	232.4
粗収入		円	1483500	3671920	
農業所得	円	981400	2036007		
投下労働時間	hr	376	1228		

こうした状況の中、化学合成農薬の使用量削減は、現在、生産者、生産地近隣住民、消費者のいずれからも強く望まれている生産技術の一つである。生産者にとっては、農薬コストの削減(神奈川農総研 2002)、農薬散布労力の低減(中村 1981)、作業員自身への安全性(疋田・垂井 1988、林ら 1989)の面から、また、生産地近隣住民にとっては、散布農薬の施設外への飛散等によるトラブル回避など、大きなメリットがある。一方、農薬は登録制度の範囲内で各自治体の定める使用基準に沿って使用すれば、安全性に問題はないはずである。しかし、消費者の安全な食料を求める要望はきわめて強く、現在では有機認証制度など、農薬使用量が少ないことを付加価値として商品力を高める販売戦略が推進されている(丸山 2000)。そこで筆者は、1997年より化学合成農薬に代わる病害虫防除技術の開発に着手し、施設を密閉することによ

て得られる熱エネルギーの利用が有望であることに注目した。

高温によって病害虫を抑制する試みは、土壤消毒では各種土壤伝染性病害虫や雑草を対象として、すでに多くの研究が進められ、蒸気消毒(加藤 1982), 熱水消毒(林・青野 1982, 國安・竹内 1986, 國安ら 1991, 竹内・福田 1993, 西ら 1990, 西 2001, 松沼ら 2002), 太陽熱消毒(福井ら 1981, 木村ら 1982, 小玉・福井 1982a, 小玉・宮本 1982, 芳岡・小玉 1982, 堀内 1982, 1983, 平野ら 1996), 施設密閉による熱消毒(福井ら 1981, 中沢ら 1982, 小玉・福井 1982b, 佐古ら 1991)などが報告されている。また、種子消毒(梅川・渡辺 1978, 國安 1982, 香川ら 1987, 塩見 1991, 塩見ら 1991, 早坂ら 2001), 苗木(酒井 1985)など、容積が小さく比較的高温に耐える器官では既に実用化されている。一方、作物を立毛したまま高温による処理を行い、実用的な病害虫の防除に成功した事例は東ら(1990), 北村(2000)などの例を除いて少ない。これは、病害虫を抑制可能な温度域と、作物の生育に影響を与える温度域の関係が明らかになっていなかったことによると思われる。現在、40℃以上の一時的な高温に対して生存期間が調査、報告されている害虫は、ミナミキイロアザミウマ(小山・田中 1990, 小山・松井 1991), ミカンキイロアザミウマ(小山 1999, 小山・松井 1999), タバココナジラミ(小山・松井 1994a, 1994b), オンシツコナジラミ(小山・松井 1995, 1996)などであり、キュウリ害虫の種数からして多いとは言えない。さらに作物の高温域での温度反応は品種レベルでも大きく異なる(森谷 1990, 今田ら 1993, 伊東・Nkansah 1994, 中野ら 2000, 西村ら 2000)。

ところで、作物の高温域への耐性を表現する言葉として、作物学分野ではしばしば、「耐暑性」という用語が用いられる。田嶋(1988)によれば、この用語は暖地の農業環境に対する作物の生態的反応のような意味合いを含む。広辞苑(1955)では「暑し・熱し」を「体温、気温、

熱が高い状態。また、そういう物に近づいたり触れたりした場合の感覚に言う」とし、新明解国語辞典(1972)では、「暑い」を「気温が高くて我慢が出来ない状態だ」としている。すなわち、「暑」という文字は、温度を人間の感覚的な尺度で表しており、温度反応が必ずしも人間と一致しない作物において使用するには疑問が残る。そこで、欧米の表現にならって、「耐熱性(heat tolerance)」や「高温ストレス耐性(high-temperature stress tolerance)」などと表記することが適当と思われる。そこで本論文では、「高温ストレス耐性」という表記で統一した。

高温ストレス耐性を測定する手段として、これまで多くの方法が開発されている。しかし、これらの方法は、もともと生理学的な研究の必要性から生み出されたものであり、一時に大量サンプルの処理が困難である、あるいは測定に時間を要する等、スクリーニング技術としては問題があった。また、葉や根など、作物の特定部位の温度反応が作物体全体の高温ストレス耐性や、収量性を必ずしも的確に反映し得ず、未だ品種育成や生産技術開発など農業分野での実用領域では十分普及していない。

筆者は、高温ストレスに耐性を持つ作物や品種の選抜方法として、非破壊で迅速な測定が可能なクロロフィル蛍光測定法に注目していた。従来、本法による光合成活性の測定は、暗適応した葉に一定強度の閃光を照射したときに葉から発生する蛍光量を基にして算出されていたが、Schreiber(1986)によって、パルス振幅変調方式と呼ばれる、パルス光源を用いてバックグラウンド光の影響を排除した測定方法が開発され、利便性が飛躍的に向上した(遠藤 2002a)。また、本法で測定するパラメータは、理論上、一定条件下の光合成速度を反映する(Pastenes・Horton 1996a, 1996b)ため、高温ストレス下での生育量をも評価できる可能性がある。ところが、遠藤(2002b)が、「クロロフィル蛍光による光合成活性の測定法は光合成研究の特殊な一分野として発達してきたマニアックな学問分野である」と

述べたように、我が国では、この手法を活用した研究事例に乏しかった。そこで、筆者らは、まずパルス振幅変調(以降PAMと略)クロロフィル蛍光測定法を、農業分野におけるスクリーニング技術として応用する方法を開発した。次に、PAMクロロフィル蛍光測定法により選定された、高温ストレス耐性を持つ品種を使い、温室を密閉することによって内気温を45℃まで引き上げ、病害虫の抑制におよぼす影響を検討した。すでに東ら(1990)は、ビニールハウスにおけるナス栽培において、同様の試験を行い、46～50℃の処理1回でミナミキイロアザミウマをはじめとする多種の害虫が死滅することを報告しているが、病害に与える影響は未検討であり、生産者の心理的抵抗感や、施設資材におよぼす影響からも、より低い温度域での効果的な処理方法の開発が望まれていた。

また、高温ストレスがキュウリの植物体自身にも作用し、病害に対する抵抗性反応を引き起こした可能性を検討した。植物の病傷害ストレスに対する応答機構は、これまでの膨大な研究が大橋(2000)によって概説されている。そのうちの一つである病害に対する防御機構は、病害感染や傷害だけではなく、高温(山本・谷 1987)や水、塩ストレス(田中 2000)によっても活性化される可能性が指摘されている。この応答機構を人為的に制御できれば、熱エネルギーによるだけでキュウリに病虫害抵抗性を誘導できる可能性がある。

以上、本論文は、化学合成農薬を削減した栽培技術を構築するため、温室の換気温度を40～45℃に設定することによって高温環境を創出し、キュウリの病害虫を抑制する技術の開発を目的としたものである。まずPAMクロロフィル蛍光測定法を用いた高温ストレス耐性の評価方法を開発、次に、この方法をキュウリに応用して高温ストレス耐性を持つ品種を選抜し、栽培試験で、実際に高温ストレスを付与したときの収量性を確認した。続いて温室密閉による一時的な高温処理が病害虫抑制に及ぼす効果を調査した上、

病害抵抗性付与の発現機作について言及し、最後に実用的な栽培技術として実証試験を行った。

第2章 高温ストレス耐性の評価法の開発

1. はじめに

効果的な一時的な高温処理技術を開発し、処理後に十分な収量が確保できる栽培技術の開発を進めるためには、高温ストレス耐性の迅速・簡便な評価法の確立が必要である。

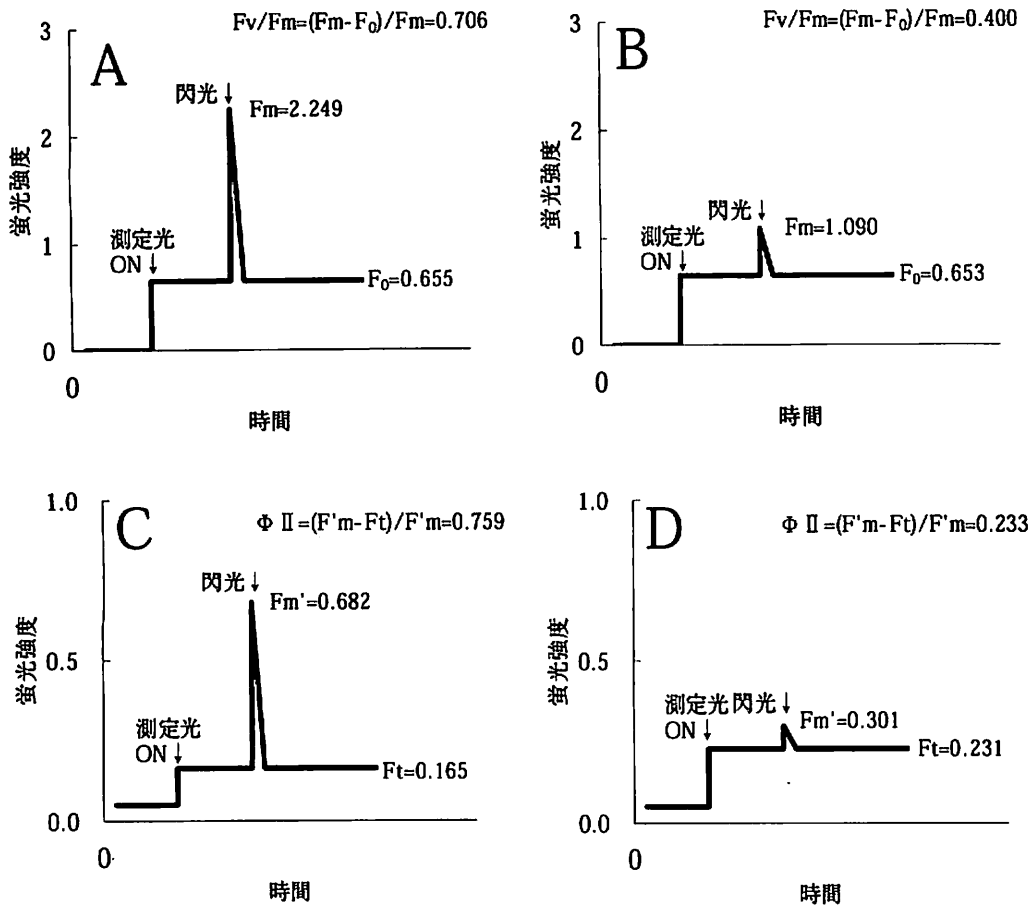
植物の高温ストレス耐性評価法として、実際に高温下で作物を栽培して生育や収量を比較する方法(岩堀ら 1963)、呼吸に関与するチトクロームCオキシダーゼ活性(Tajima 1965)、細胞からの電解質の漏出量(Martineauら 1979)、光合成速度(Even-Chenら 1981)、葉中のアセチルコリン含量(Momonoki and Momonoki 1991)やミトコンドリア中の2,3,5-トリフェニルテトラゾリウム(TTC)還元活性(Porterら 1994)を測定する方法などが利用されている。中でも、簡易法としては現在、ダイズにおいてMartineauら(1979)の開発した細胞膜熱安定性検定が広く使われ、ダイズの他、ナス科植物(Tal and Shannon 1983)、コムギ(Saadallaら 1990)、マメ類(Srinivasanら 1996)、オーチャードグラス(実岡ら 1998)など多くの作物に適用されている。この方法は電気伝導度計以外の分析装置を使用しないため、実験設備や経費面の制約が少ない。しかし、電解質を抽出液中へ漏出させるために十数時間から1日程度の長時間を要するので、正確な測定は可能だが、簡便さにおいてやや難がある。

光合成速度から高温ストレス耐性を評価する手法のひとつとして、クロロフィル蛍光測定法が最近、注目されている。これは、光化学系Ⅱに光エネルギーを与えると、光化学反応に利用されないエネルギーが熱ならびに蛍光エネルギーとして放出されることを利用したものである。すなわち、葉に強光を照射して光化学系Ⅱを電子で飽和させる前後の蛍光強度の比から、光化学系Ⅱにおいて光化学反応に利用された光エネルギーの量を求め、光合成速度を推定する。何らかの原因で光化学系Ⅱの活性が低下すると、利用されずに蛍光として放出されるエネルギー

が増加することから、活性低下の割合に基づいて、付与したストレスに対する耐性の強弱を推定することが可能である。測定や比較に用いるパラメータや算出方法は研究者により異なるものの、キュウリ(Aokiら 1988, 小田ら 1993)、牧草(Okawara・Kaneko 1995)など、多くの報告ではストレス処理前後のFv/Fmの比較を行い、高温ストレス耐性(耐暑性)の差を評価している(第2図A,B)。しかし、このパラメータを使用する場合、事前に葉を暗適応させ、暗黒下で測定を行う必要がある。暗適応にはサンプルを専用のリーフクリップで遮光するなどして20分程度を要することから、一時に多数の測定を行うことは困難であった。

測定を非暗黒化で迅速に行うために、Schreiber(1986)は、パルス振幅変調(PAM)法によるクロロフィル蛍光測定法を開発した。葉に照射する光源の電圧制御に本法を用いて、振幅がきわめて短い、特定周波数のパルス光を強い光強度で照射すると、同一の周波数の蛍光が葉から放散される。そこで、パルス光によって発生する蛍光とバックグラウンド光によって発生する蛍光を区別し、パルス光によって励起された蛍光のみを検出することが可能となった。このため、バックグラウンドの光条件が急激に変化するような屋外でもクロロフィル蛍光の測定が可能である。そこで、この方法を利用して高温、低温、水ストレスなどの環境ストレスに対する作物の耐性を正確に評価できることが明らかにされた(Havaux 1992)。また、暗適応操作が不要なパラメータΦⅡを用いた測定が可能であるため(Fracheboudら 1999)、測定に要する時間や作業が著しく簡便化、迅速化され、1試料あたの数秒で測定を完了することが可能となった(第2図C, D)。このことから、短時間に多回数の測定が容易に行えるという特徴を生かせば、一回の測定値だけではなく、測定値の継時的な低下をパターンで比較するなど、試料間差の検出方法には改善の余地があるように思われた。そこで本章では、PAMクロロフィル蛍光測定法の特徴を

第2図 高温ストレス耐性を評価するためのクロロフィル蛍光測定パラメータの違いを示す模式図



- A: 20分間暗適応させた無処理葉におけるFv/Fm
 - B: 20分間暗適応させた一時的な高温処理葉におけるFv/Fm
 - C: 非暗黒化での無処理葉における $\Phi II = (F'm - Ft) / F'm$
 - D: 非暗黒化でのヒートショック処理葉における $\Phi II = (F'm - Ft) / F'm$
- (一時的な高温処理: 45℃, 1時間, キュウリ 霧不知地連')

利用し、大量の試料を用いて高温ストレス耐性を評価することを試みた。まず、栽培前歴が異なる多種類の作物を用い、PAMクロロフィル蛍光測定法により ΦII 値を測定した。次に、異なる作物間の高温ストレス耐性の差異を、高温負荷をかけたときの ΦII 値低下パターンの違いから比較するためのパラメータ算出方法を考案し、簡易な評価手段としての妥当性を検討した。なお、キュウリは高温性の作物であるため、最初の試験の育成条件では低温に過ぎて生育困難であり、逆に測定時の高温負荷をより高くしないと、 ΦII 値が低下しなかった。そこで、本法を

キュウリに適用するにあたって、苗齢、測定時の高温処理温度、試料の育成条件を改めて検討して適切な測定条件を明らかにし、高温ストレス耐性の品種間差を評価した。

2. 多種類の野菜を用いた高温ストレス耐性の評価

本項では迅速、簡便に高温ストレス耐性を測定する手段として、PAMクロロフィル蛍光測定法の利用に着目し、まず最初に広範な植物種間の高温ストレス耐性の比較を行った。

(1) 材料および方法

原産地を異にする(西 1982)植物学的にさまざまな分類の野菜17種類25品種を供試した(第2表). 1998年6月19日にこれらを直径9cmポリ鉢に播種し, 発芽後, 1~2株/鉢に間引き, 6月26日に温度設定の異なる人工気象室(床面積10m², 人工光源)に搬入して高温馴化のための前処理を開始した. 前処理は, 高温に短時間または長時間遭遇させる高温馴化処理区ならびに高温に遭遇させない対照区の3水準とした(第3図). 加温および冷却処理はすべて5℃/hの温度勾配で行った. 短時間処理区は11時の20℃から35℃まで加温した後, 直ちに20℃まで冷却し, 長時間処理区は35℃まで加温してその温度を3時間維持した後, 20℃まで冷却した. 対照区は, 11時から0時まで20℃の定温とした. 3区とも0時から10℃まで冷却し, その温度を11時まで維持した. 照明はメタルハライドランプを用い, 160 μmol/m²/secの強度で午前11時から翌日午前1時までの14時間日長で行った. 週1回, かん水時に市販の液肥を施用した.

8月13日と14日に1作物あたり10株から各1枚の葉を採取し, 長辺が5cm, 短辺が3~4cm程度の葉切片を調製した. この葉切片を用い, PAMクロロフィル蛍光測定装置(Heinz Walz社PAM-2000)で, 光化学系IIが吸収した光量子あたりの電子伝達量 [$\Phi_{II} = (F_m' - F_t) / F_m'$] を, 切片の中央部で測定した. ここでは, 一定強度の光を照射した直後の暗適応していない状態における蛍光強度を F_t , さらに閃光を照射し, 光化学系IIの初期電子受容体 Q_A を瞬間的に全て還元したときの蛍光強度を F_m' と表す. Φ_{II} 値の測定後, 葉片を, 水4mlを含ませたる紙2枚を敷いた直径9cmのシャーレに直ちにに入れて45℃, 暗黒の恒温器内に静置した(高温処理). この際, シャーレの上下にアルミ板を密着させ, 速やかに温度が上昇するようにした. その後1時間ごとに葉片を取り出し, 高温処理開始後5時間目まで同様にして Φ_{II} 値を測定した. 10葉の測定には1分程度を要した. 測定室内はエアコンを使

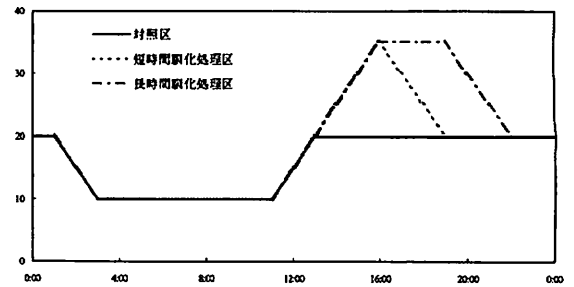
用して25℃に保ち, 直射日光が入らぬようブラインドで遮光した.

(2) 結果および考察

供試した多くの試料は, 5時間の高温処理により Φ_{II} 値の減少が認められ(第3表), その減少パターンは供試作物や高温馴化処理の程度により異なった. Φ_{II} 値減少程度の作物間差異ならびに同一作物における高温馴化処理による差異により, さまざまな減少パターンがみられた(第4図A, B, C). ササゲ'Climbing snake bean'(第4図A)は, 栽培時の変温管理による高温馴化処理の有無に関わらず, 測定時の高温処理による Φ_{II} 値の低下がわずかであった. このことは, 本種が, 高温に遭遇しない環境条件で生育した場合であっても, 高温ストレスに対する耐性を有することを示している. 一方, ホウレンソウ'アクティブ'(第4図B)では, 高温馴化処理の有無または程度に関わらず, Φ_{II} 値が著しく減少した. このことは本種が, 高温ストレスに弱い上, 高温馴化処理によっても高温馴化しなかったことを示している. また, インゲンマメ'ケンタッキー101'(第4図C)では, 高温馴化処理により Φ_{II} 値の減少程度が異なった. 対照区では高温ストレスによる Φ_{II} 値の減少は大きかったが, 高温馴化処理区では, 短時間処理区, 長時間処理区の順に減少程度は小さくなった. これは, 本種は, 高温馴化していない状況では高温ストレス耐性が極めて小さいが, 高温馴化によって耐性を獲得する能力, すなわち高温馴化能があることを示している. この3種以外の多くは, 高温馴化処理区の長時間処理区, 短時間処理区, 対照区の順に Φ_{II} 値の減少程度が大きくなった.

多くの作物では3種類の高温馴化前歴のうち, 高温遭遇時間が長いほど, 測定時高温処理による Φ_{II} 値の減少程度が小さかった(第3表). このことから, 高温馴化過程における高温遭遇量が長いほど, 高温ストレス耐性が大きくなるといえた. また, 作物の種類によって高温馴化能が著しく異なった. 鳥生ら(1982)は, キュウリ, トマト, メロンの高温下での光合成能力を調査

し、種間差を認めているが、高温馴化については触れていない。本試験の結果は、高温ストレス耐性を比較する場合には、高温馴化能も含めた調査をすべきであり、一つの温度水準で生育した個体を調査するだけでは不十分であることを示唆している。



第3図 高温馴化処理のタイムテーブル

第2表 供試した野菜とその起源²

No.	作物名	学名	品種名	起源
1	コマツナ	<i>Brassica campestris</i> L.	みずぎ	ヨーロッパ
2	カブ	<i>Brassica campestris</i> L.	耐病ひかり	温帯ヨーロッパ
3	ブロッコリ	<i>Brassica oleracea</i> L.	あつもり	ヨーロッパ
4	カリフラワー	<i>Brassica oleracea</i> L.	スノークラウン	ヨーロッパ
5	シュンギク	<i>Chrysanthemum coronarium</i> L.	中葉春菊	東洋
6	モロヘイヤ	<i>Corchorus olerarius</i> L.	-	アフリカ ¹
7	ダイズ	<i>Glycine max</i> Merr.	奥原早生	中国東北部
8	エンサイ	<i>Ipomoea aquatica</i> Forsk.	カンコン葉	熱帯アジア ¹
9	レタス	<i>Lactuca sativa</i> L.	オンタリオ	ヨーロッパ
10	リーフレタス	<i>Lactuca sativa</i> L.	レッドエース	ヨーロッパ
11	トマト	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	なつのこま	南アメリカ
12	オカノリ	<i>Malva verticillata</i> L.	-	中国 ¹
13	シソ	<i>Perilla ocyroides</i> L.	背ちりめんしそ	東洋
14	インゲンマメ	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	本金時	中央アメリカ
15	インゲンマメ	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	雪手亡	中央アメリカ
16	インゲンマメ	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	ケンタッキー101	中央アメリカ
17	インゲンマメ	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	黒種衣笠	中央アメリカ
18	インゲンマメ	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	山城黒三度	中央アメリカ
19	サヤエンドウ	<i>Pisum sativum</i> L.	Telephone	コーカサス〜バルシヤ
20	ダイコン	<i>Raphanus sativus</i> L.	耐病総太り	アジア
21	ハツカダイコン	<i>Raphanus sativus</i> L.	コメット	アジア
22	クレソン	<i>Rorripa masturtium-aquaticum</i> Hayek.	-	ヨーロッパ
23	ホウレンソウ	<i>Spinacia oleracea</i> L.	アクティブ	東アジア
24	ササゲ	<i>Vigna sinensis</i> Savi ex Hassk.	Climbing Snake Beans	アフリカ
25	スイートコーン	<i>Zea mays</i> L.	キティコーン	北アメリカ

² No. 6, 8, 12以外の学名ならびに起源は野菜園芸ハンドブック(1982)から引用した。

¹ 育成・販売者のデータによる

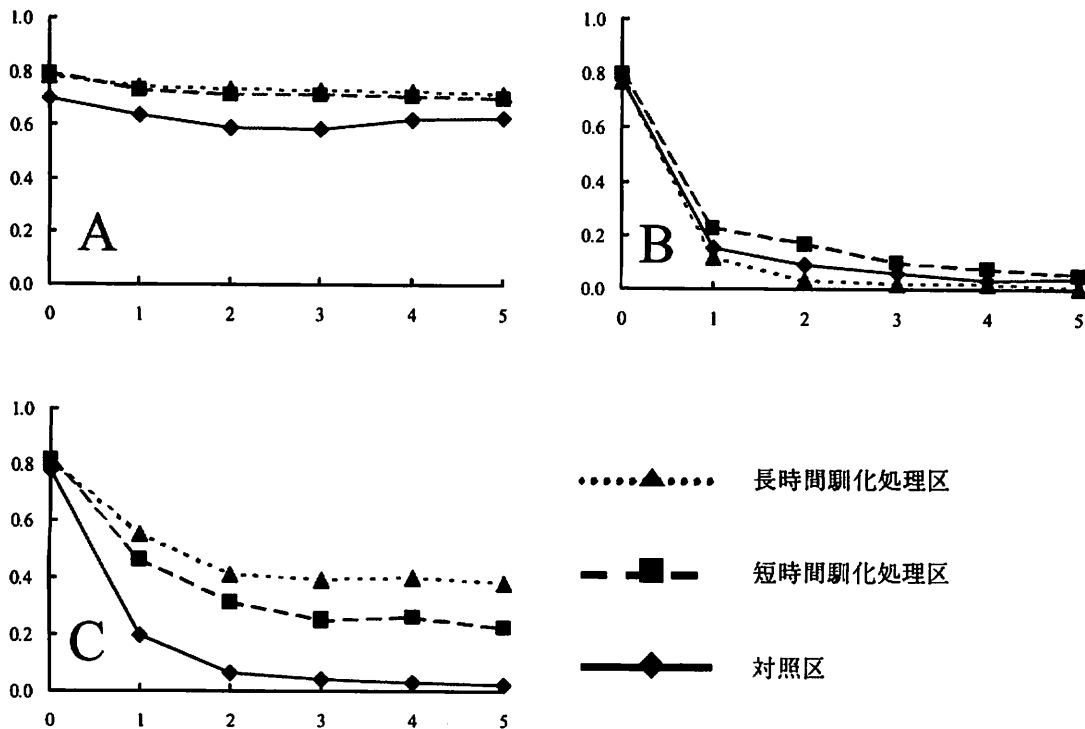
第3表 高温馴化処理が高温処理45°C、5時間後のΦII値におよぼす影響

野菜名	高温馴化処理 ²		
	無処理	短時間処理	長時間処理
1 コマツナ	0.186	0.468 (251) ¹	0.500 (269)
2 カブ	0.209	0.431 (207)	0.304 (146)
3 ブロッコリ	0.051	0.267 (527)	0.292 (577)
4 カリフラワー	0.182	0.337 (185)	0.105 (58)
5 シュンギク	0.002	0.125 (6235)	0.093 (4660)
6 モロヘイヤ	0.733	0.694 (95)	0.689 (94)
7 ダイズ	0.631	0.718 (114)	0.739 (117)
8 エンサイ	0.681	0.740 (109)	0.734 (108)
9 レタス	0.340	0.621 (183)	0.715 (210)
10 リーフレタス	0.488	0.451 (92)	0.409 (84)
11 トマト	0.089	0.380 (429)	0.332 (374)
12 オカノリ	0.151	0.224 (148)	0.343 (227)
13 シソ	0.647	0.720 (111)	0.710 (110)
14 インゲンマメ (本金時)	0.420	0.492 (117)	0.217 (52)
15 インゲンマメ (雪手亡)	0.230	0.343 (149)	0.487 (212)
16 インゲンマメ (ケンタッキー101)	0.021	0.222 (1042)	0.378 (1772)
17 インゲンマメ (黒種衣笠)	0.094	0.422 (451)	0.496 (530)
18 インゲンマメ (山城黒三度)	0.113	0.487 (432)	0.602 (534)
19 サヤエンドウ	0.028	0.071 (254)	0.038 (133)
20 ダイコン	0.011	0.120 (1088)	0.236 (2149)
21 ハツカダイコン	0.017	0.046 (279)	0.108 (657)
22 クレソン	0.004	0.036 (964)	0.050 (1334)
23 ホウレンソウ	0.039	0.050 (128)	0.003 (8)
24 ササゲ	0.627	0.702 (112)	0.721 (115)
25 スイートコーン	0.533	0.616 (116)	0.643 (121)

²高温馴化処理のパターンは第2図に示した。

¹無処理を100とした相対値

第4図 Φ II 値の減少パターンの3つの典型例



高温馴化処理の詳細は第2図に示した。
 高温ストレス処理葉は葉切片をシャーレに密封し、45℃で保温して1時間毎に5時間目までΦ II 値を測定した。
 A:ササゲ' Climbing nake bean' ; B:ホウレンソウ' アクティブ' ; C:インゲンマメ' ケンタッキー101'
 $\Phi II = (Fm' - Ft) / Fm'$
 Fm':強行により光化学系IIの初期電子受容体Q_Aをすべて還元したときの蛍光強度
 Ft:一定強度の光を照射した直後の暗適応していない状態の蛍光強度

3. 高温ストレス耐性の新しい評価法の提案

前項の結果，クロロフィル蛍光測定法によって高温ストレス耐性や高温馴化能の差異を検出することが明らかになったが，高温ストレスに対するΦ II 値の低下パターンはサンプルによって異なるため，ある時点のΦ II 値の比較だけでは高温ストレス耐性は正しく評価できない。そこで，本試験では，Φ II の積分値を用いる新しい評価法を考案し，供試した野菜の再分類を試みた。

(1) 材料および方法

本試験に用いたPAMクロロフィル蛍光測定装置(Heinz Walz社 PAM-2000)では，Φ II 値をクロロフィル蛍光量子収率(yield; Y値)と呼称しているため，Φ II 値をYと表し，高温馴化処理を行わなかった対照区の積分電子伝達量をSY_C，長時間高温馴化処理区の積分電子伝達量をSY_T

として，

$$SY_C = \int_0^5 Y_C dt \doteq \frac{1}{2} Y_{C0} + Y_{C1} + Y_{C2} + Y_{C3} + Y_{C4} + \frac{1}{2} Y_{C5}$$

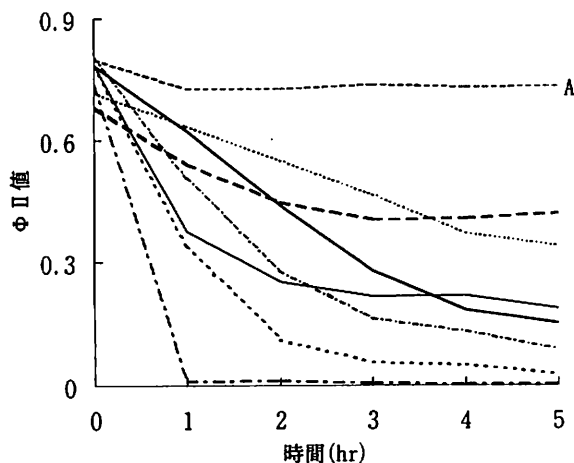
$$SY_T = \int_0^5 Y_T dt \doteq \frac{1}{2} Y_{T0} + Y_{T1} + Y_{T2} + Y_{T3} + Y_{T4} + \frac{1}{2} Y_{T5}$$

を求めた。ただしY_{Ct}，Y_{Tt}は対照区および長時間高温馴化処理区の処理開始後t時間目の電子伝達量を表す。

(2) 結果および考察

この試験では，高温馴化処理の有無がΦ II 値の減少パターンにおよぼす影響から，野菜の類別を試みた。作物間で電子伝達量の減少パターンが同傾向である場合は，高温処理一定時間後の1点のΦ II 値の大小に基づいて比較することができる。しかし，Φ II 減少パターンは必ずしも一様でない(第5図)。例えば，モロヘイヤ(A)，

インゲンマメ‘本金時’(B), レタス(C), コマツナ(D), オカノリ(E), トマト(F), サヤエンドウ(G), クレソン(H)の8種類の45℃下での高温ストレス耐性を比較する場合, 処理開始1, 3, 5時間後の Φ II値は, それぞれ ACEBFDGH, ACBEDFGH, ABCDEFGHの順となり, 測定タイミングによって順位が逆転するため相対的な強弱の判定は困難である. このため, Φ II値を継時的に測定してその低下パターンを比較した方が合理的に差を検出できるものと考えられる. そこで, 低下パターンを数値化する方法として, Φ IIの積分値で比較することにした(第6図). この方法では, Φ II値が直線的に低下する場合に比べて, 下に凸な曲線の湾曲の程度までを含めて比較可能である. 上記8種類の比較では, Φ IIの積分値の比較ではACBEDFGHの順となった.



第5図 8種類の野菜の45℃での Φ II値の減少パターンの比較

A: モロヘイヤ, B: 本金時, C: レタス, D: コマツナ
E: オカノリ, F: トマト, G: サヤエンドウ, H: クレソン

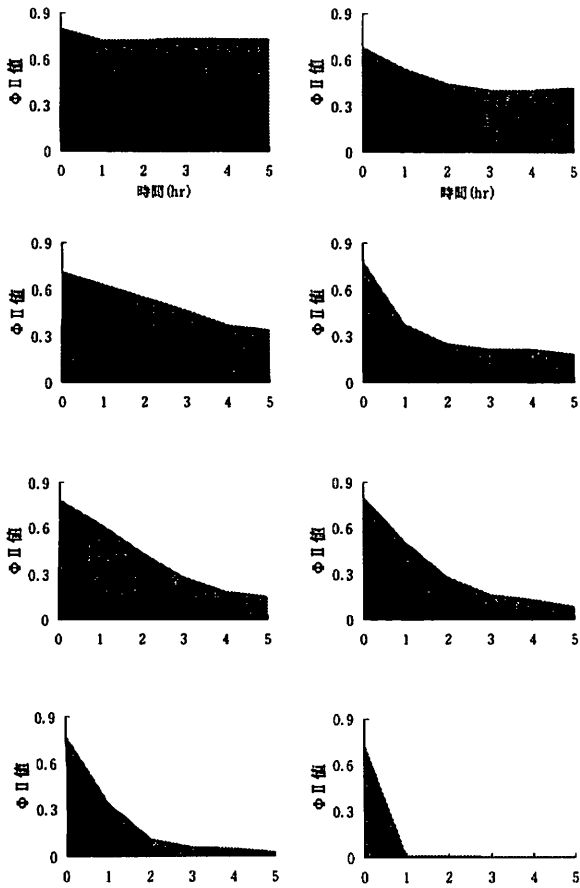
同様の方法で算出した積分値を用い, 作成した散布図の横軸を3.2, 縦軸を1.7と, それぞれの中心値で2分割して, 4つのブロックに分けたところ, 多くの作物はI, II, IIIの3つのブロックいずれかに属した(第7図). Iのブロックに含まれたものは, モロヘイヤ(6), エンサイ(8), シソ(13), ダイズ(7), ササゲ(24), トウモロコ

シ(25), レタス(9, 10)とインゲンマメ‘本金時’(14)で, 高温性の野菜が多くを占めた. これらの野菜は, 高温ストレスに対する耐性を有していると判断された.

IIのブロックには, オカノリ(15), インゲンマメ‘雪手亡’(15), トマト(11), カブ(2), カリフラワー(4), シュンギク(5), サヤエンドウ(19), ハツカダイコン(21), ホウレンソウ(23), クレソン(22)が含まれた. これらの多くは比較的冷涼な気候地帯に起源するものであり, トマト, インゲンマメを除いて多くは耐寒性が強く, 我が国の一般平坦地では露地で越冬できるが, 夏期の栽培は難しい種類である.

IIIのブロックはインゲンマメ(16, 17, 18)の多くの品種と, ブロッコリー(3), ダイコン(20)が含まれた. インゲンマメは中央アメリカ原産であるが, 温暖地のみならず, 我が国では寒冷地にも産地が形成されている. Iのブロックに含まれた‘本金時’は府県産地用の品種, IIのブロックに含まれた‘雪手亡’は, より寒冷な北海道東部で育成された品種である. コマツナ, ブロッコリー, ダイコンは, 通常はIIの作物と同様に高温ストレスに弱い, 高温馴化能を有し, 高温に遭遇することによって高温ストレス耐性を高める能力があるとみなすことができる.

レタスが高温性の野菜のグループIに含まれたことについて, 野口ら(1981)は, レタスの生育段階ごとの生育適温を検討し, 生育が進むにつれて乾物増加に関する適温域が著しく低下することを示した. レタスが実際栽培では高温期を避けて栽培されているのは, 高温期にはウイルス病や腐敗病などが多発する(家村 1984)ことも一因と思われるが, 生育が進んだ個体の高温障害を回避することが主な理由であろう. 本試験に供試した個体は, 播種後2ヶ月未満の幼植物であったことから, 生育が進んだ個体よりも高温ストレス耐性が高く評価されたものと考えられる.

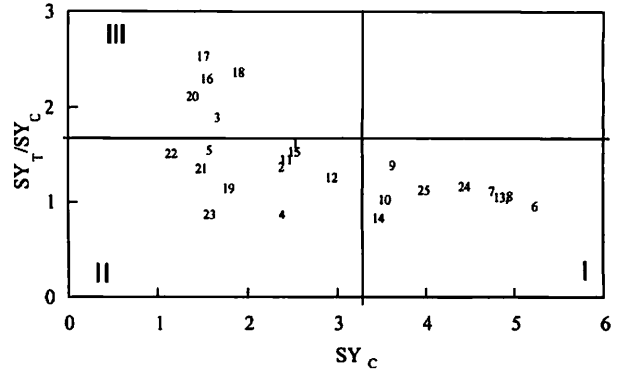


第6図 8種類の野菜における積分ΦII値(S)の比較

A: モロヘイヤ, B: 本金時, C: レタス, D: コマツナ
E: オカノリ, F: トマト, G: サヤエンドウ, H: クレソン

その他の作物の類別は、それぞれの野菜の温度特性とよく合致しており、以上のことから、高温馴化の程度が異なる個体間で高温ストレス遭遇時の電子伝達量ΦIIの低下曲線の積分値を比較することにより、生育適温域が異なる多くの作物間の高温ストレス耐性を簡便に比較できることが示された。

本評価法の一つの問題点は、高温馴化処理時の対照区の栽培温度(昼温20℃、夜温10℃)が、作物によっては生育適温より低い温度であったことである。低温ストレスによりヒートショックプロテインが合成される等、交差適応性の発現も知られている(Krishnaら 1995)ので、低温による高温ストレス馴化の可能性も否定できない。そのため、生育適温の差が大きい作物間で高温



第7図 高温ストレス耐性(SYc)ならびに高温馴化能(SYt)をもとにした25種類の野菜分類

(1-25の数字は第2表の野菜を示す)

$$SYc = \int_0^5 Y_{Ct} dt \doteq \frac{1}{2} Y_{C0} + Y_{C1} + Y_{C2} + Y_{C3} + Y_{C4} + \frac{1}{2} Y_{C5}$$

$$SYt = \int_0^5 Y_{Tt} dt \doteq \frac{1}{2} Y_{T0} + Y_{T1} + Y_{T2} + Y_{T3} + Y_{T4} + \frac{1}{2} Y_{T5}$$

ストレス耐性を比較する場合、高温ストレス以外の要素を含めて評価している可能性が考えられる。もう一つの問題点は、クロロフィル蛍光測定法は光化学系IIの高温ストレス耐性を示す指標であり、作物の総合的な特性を表すものではないことである。そのため、収量性のように、多くの要因が関与する特性の検定をするような場合は、栽培試験など、別の方法を組み合わせる必要がある。

4. キュウリにおける高温ストレス耐性の測定条件

本項では、前項で開発された手法をキュウリの高温ストレス耐性の品種比較に用いることにした。今回は、温室密閉による一時的な高温処理を病害虫抑制のために実用化することを前提にし、人工気象器を用いず、温室で栽培したキュウリを測定サンプルとして用いた。また、キュウリは比較的高温に強く(鳥生ら, 1982)、測定時の高温処理温度45℃ではΦII値の低下が起きない可能性がある。そこで、温室で生育中のキュウリの葉を用いて、適切な測定条件の検討を行った。

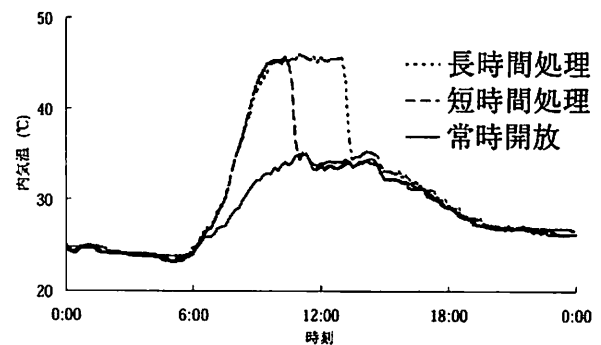
(1) 材料および方法

夏期の施設雨よけ栽培で実用的に栽培される品種‘大将’を供試品種とし、ガラス温室(施設面積165m²)3棟を用いて温室密閉による一時的な高温処理を行った。温室1は天窓、側窓を常時開放、温室2は午前4時30分から午前10時30分まで(短時間処理)、温室3は午前4時30分から午後13時まで(長時間処理)の換気温度を45℃に設定した。晴天日の場合、温室が45℃に保たれる時間は、短時間処理、長時間処理で、それぞれ約1時間、3時間であった。処理は栽培期間中、毎日行った。ただし、いずれの温室も、降雨があった際は天窓を閉めた。温室1棟あたり1区9株の2反復とした。播種を1997年6月20日に行い、ブルームレス台木‘ひかりパワー’に接ぎ木した後、7月19日に畦幅120cm×株間45cm(185株/a)に定植した。主枝20節、1~2次側枝を2節で摘心した。9月4日に処理を中断し、午前10時に各区から2次側枝の展開葉を15枚ずつ採取し、長辺5cm×短辺3~4cm程度の切片を作成した。この切片を用いてΦⅡ値を測定後、水5mlを含むろ紙2枚を敷いた直径9cmシャーレに切片の上面が上になるように入れて蓋をし、45、50、55℃の恒温器で保温して高温処理を行い、1時間ごとにΦⅡ値の測定を繰り返した。

(2) 結果および考察

晴天日の事例として1997年8月21日における内気温の日変化を第8図に示した。温室3ではセンチュウによると思われるしおれ症状が発生したため、発症した株は調査から除外した。他の温室での生育は順調であった。測定時、高温処理を行う前に温室、品種ごとの15葉の平均ΦⅡ値(初期値)を測定したところ、常時開放区や短時間温室密閉区のΦⅡ値は0.771から0.781の範囲ではほぼ一定であったに対し、長時間温室密閉区では0.750から0.768と有意に低かった(第4表)。品種間差や交互作用は認められなかった。このことから、長時間温室密閉区では、栽培中の温室密閉により、すでに光化学系Ⅱの機能低下が起こっていることが明らかになった。しかし、

今回は、測定時の高温処理が光化学系Ⅱへおよび影響を評価するのが目的であるため、ΦⅡの初期値が異なっている場合は処理間の比較が困難である。そこで、ここでは、高温処理開始後のΦⅡ値を測定前の値(初期値)に対する比率で表し、標準化ΦⅡ値とした。栽培時の温室密閉と測定時高温処理の組み合わせにより、標準化ΦⅡ値の減少程度が異なった(第9図)。測定時の高温処理が45℃処理のときは温室密閉の有無によらず標準化ΦⅡ値の低下はわずかであった。しかし、測定時の高温処理が50℃での短時間温室密閉区では、ほとんど減少が見られないのに対し、長時間温室密閉区ならびに常時解放区は大きく減少した。さらに55℃では、常時解放区の標準化ΦⅡ値が測定時処理1時間で0になったのに対し、短時間温室密閉区、長時間温室密閉区ではやや現象が穏やかであった。



第8図 キュウリ栽培温室における内気温の日変化(1997年8月21日)

第2、3節における、多種の作物の比較を行った試験では、測定時の高温処理を45℃とすることで高温ストレス耐性ならびに高温馴化能の種間差を検出可能であったが、キュウリの場合は、45℃では標準化ΦⅡ値の減少はほとんど見られず、また、55℃では、標準化ΦⅡ値の減少が急激に過ぎ、測定時高温処理の温度としては不適当と考えられた。50℃の場合、高温遭遇前歴の違いによる高温ストレス耐性の差をもっとも明瞭に検出することが可能であった。この結果は、あらかじめ温室密閉による一時的な高温処理を行った場合、45℃が1時間持続する程度であれば、

キュウリは高温に馴化し、測定時に50℃で処理しても、光化学系Ⅱの機能低下は少なかったことを示している。一方、45℃が3時間程度持続した場合は、キュウリの高熱馴化能を上回るストレス量であるため、すでに光化学系Ⅱの機能低下が起こっており、測定時の50℃の処理によって標準化ΦⅡが急激に減少したものと考えられた。以上のことから、キュウリでは、45℃が1時間程度持続する温室密閉によって高温馴化をさせることができ、また、測定時の高温処理は50℃とすることによって、ΦⅡ値減少程度の処理間差を効率的に検出することが可能であると判断された。

第4表 高温遭遇前歴を異にしたキュウリにおける高温ストレス処理前ΦⅡ値の差異

品種	温室密閉時間 ^z		
	常時開放	短時間処理	長時間処理
アンコール10	0.775	0.779	0.757
オナー	0.780	0.781	0.768
翠星節成	0.774	0.771	0.761
大将	0.776	0.773	0.759
南極1号	0.775	0.776	0.750
F検定			
温室密閉時間		**y	
品種		n.s.	
交互作用		n.s.	

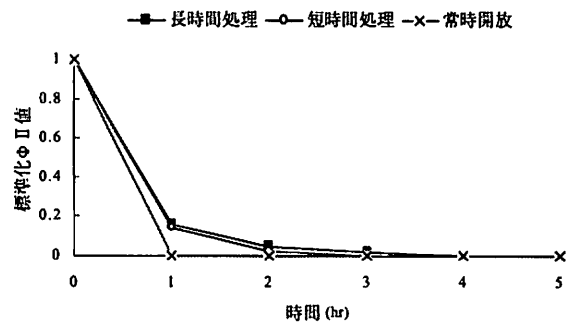
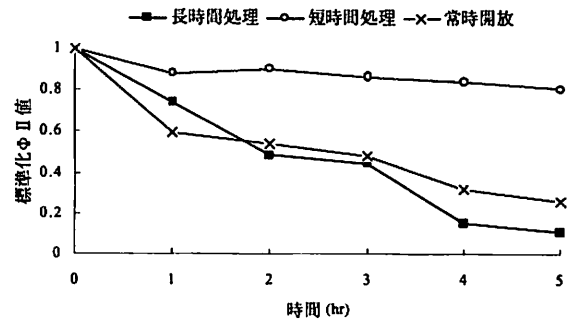
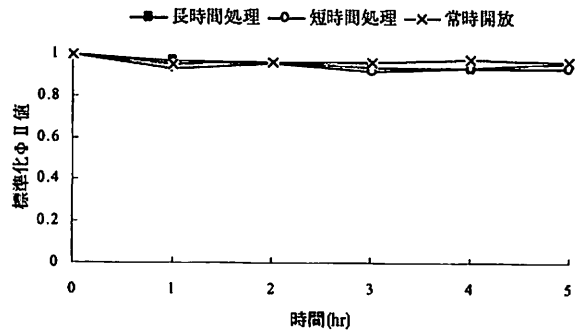
z 短時間処理は4:30-10:30、長時間処理は4:30-13:00の間、内気温45℃を上限として温室を密閉した。 y **: 1% レベルで有意, n.s.: 有意差なし

5. キュウリの高熱ストレス耐性の品種間差

キュウリは露地、施設促成、施設抑制、施設雨よけなど細分化された作型ごとに品種、品種群が存在する。このため、高温ストレス耐性の品種間差が存在している可能性が考えられる。そこでキュウリ22品種を用いて一時的な高温処理を行い、ΦⅡ値の積分値により比較を行った。

(1) 材料および方法

‘アルファ節成’、‘あさかぜ’、‘アンコール10’、‘ハミング’、‘北進’、‘黒さんご’、‘南極1号’、‘南進’、‘なおよし’、‘夏節成’、‘夏すずみ’、‘オナー’、‘ピックル’、‘プリッコ’、‘さちかぜ’、‘相模半白節成’、‘シャープ301’、‘霜不知地這’、



第9図 一時的な高温処理がキュウリ‘大将’の標準化ΦⅡ値の減少パターンにおよぼす影響

ΦⅡ値測定時の高温ストレス処理温度 A:45℃、B:50℃、C:55℃
 短時間処理は4:30-10:30、長時間処理は4:30-13:00の間、45℃を上限として温室を密閉した。
 標準化ΦⅡ値=ΦⅡ(t)/ΦⅡ(0); ΦⅡ(t)は時間tにおけるΦⅡ値を表す。

‘聖護院’、‘翠星節成’、‘大将’、‘つばさ’の22品種を供試した。2001年6月6日に播種し、7月6日にガラス温室(施設面積165m²)に畦間160×株間50cm (125株/a)の栽植密度で定植した。施肥は、基肥を与えず、N:P₂O₅:K₂O=1.4:0:1.4kg/aを5回に分けて施用した。主枝を15節、1次側枝を2節でそれぞれ摘心し、2次側枝以降は原則として放任した。晴天日に内気温45℃が1時間、持続するように午前11時30分から13時20分までの間、毎日、温室の換気設定温度を45℃とし、内気温がそれ以下のときは密閉されるようにした。他の

時間帯は、雨天、強風時を除き、天窓、側窓が全開となるようにした。窓の開閉は温室中央、高さ1.5mに設置された温度センサーの値によって自動的に制御された。窓を常時全開とする温室を別に用意し、対照区とした。

9月6日にクロロフィル蛍光の測定を行った。1品種あたり2次側枝の10葉を採取し、約3×3cmの切片とした後、クロロフィル蛍光測定装置(Heinz Walz社 PAM-2000)を用いてΦ II値を測定した。測定後直ちに、水4mlを含ませたる紙2枚を敷いた直径9cmのシャーレに葉切片を入れ、2枚のアルミニウム板で上下をはさみ、50℃の恒温器に入れた。処理開始後、1時間ごとに5時間目までΦ II値の測定を行った。

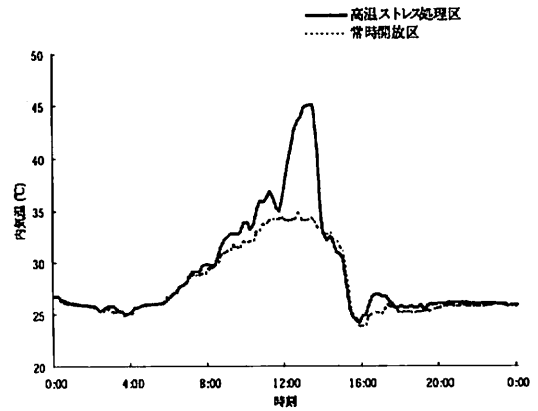
(2) 結果および考察

第10図に、晴天日の事例として7月25日の内気温の日変化を示した。測定された時刻tの電子伝達量Φ IIをYtとしたときの、Ytの減少パターンは品種によって異なった(第11図)。次に、前節で提案した方法に基づき、測定開始後5時間目までのYtの積分値を以下の式によって求めた。

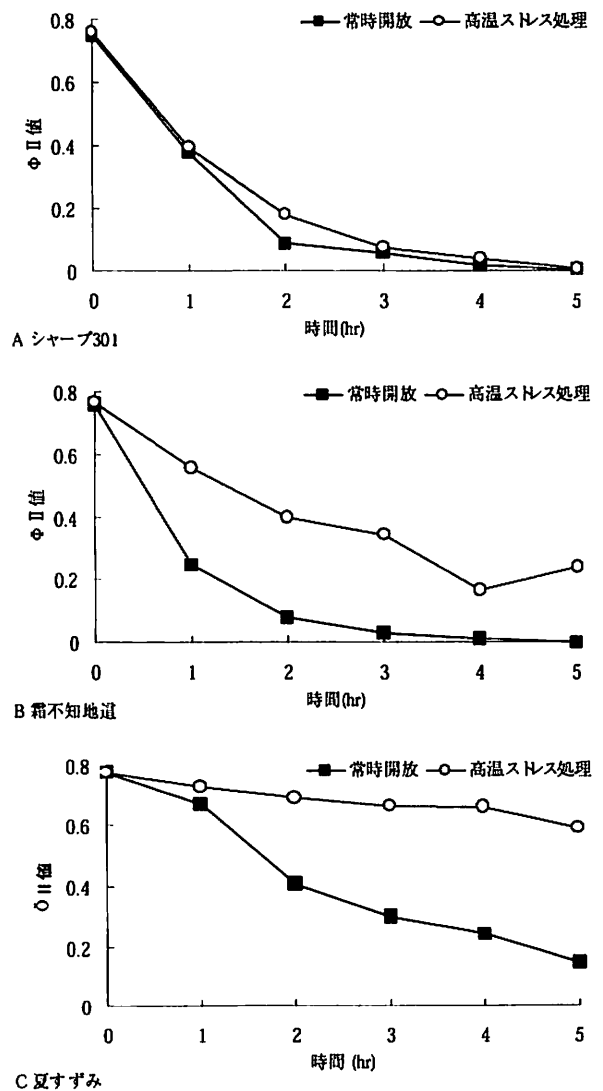
$$SY_C = \int_0^5 Y_{Cd}t \doteq \frac{1}{2} Y_{C0} + Y_{C1} + Y_{C2} + Y_{C3} + Y_{C4} + \frac{1}{2} Y_{C5}$$

$$SY_H = \int_0^5 Y_{Hd}t \doteq \frac{1}{2} Y_{H0} + Y_{H1} + Y_{H2} + Y_{H3} + Y_{H4} + \frac{1}{2} Y_{H5}$$

SYの品種間差は、照射光強度、葉表面の反射率、CO₂濃度が同条件である限りにおいては、光合成能力の差を反映している(Pastenes・Horton 1996a, 1996b)。今回の測定には恒温器とシャーレを使用し、均一条件下で測定を行ったため、22品種の高温ストレス耐性の比較は可能と考えられた。対照区、温室密閉区のSYをそれぞれ、SY_C、SY_Hとすると、SY_Cは通常の栽培条件における高温ストレス耐性、SY_CとSY_Hの比は高温馴化能の差として示すことができる。横軸にSY_Cを、縦軸にSY_H/SY_Cをとった散布図を作成したところ、この2つのパラメータには有意な相関が認められた(第12図)。供試された22品種は以下に示す3つのグループに大別できた。

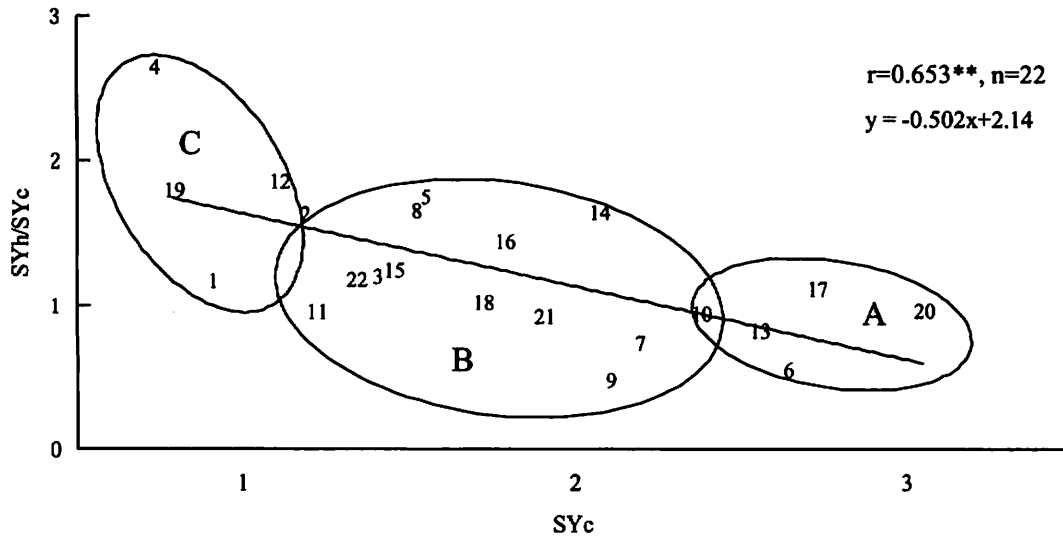


第10図 キュウリ栽培温室における内気温の日変化(2001年7月25日)



第11図 高温遭遇前歴がΦ II値の減少パターンにおよぼす品種間差

高温ストレス処理は栽培中、11:30-13:20の間、45℃を上限として温室で密閉した



第12図 高温ストレス耐性(SYc)ならびに高温馴化能(SYh)をもとにしたキュウリ22品種の分類

1:シャープ301,2:相模半白節成,3:夏節成り,4:霜不知地這,5:北進,6:大将,7:翠星節成,8:聖護院,9:あさかぜ,10:ピックル,11:オナー,12:プリッコ,13:南進,14:つばさ,15:アンコール,16:ハミング,17:黒さんご,18:なおよし,19:アルファ節成,20:夏すずみ,21:南極1号,22:さちかぜ

$$SY = \int_0^5 Y_t dt = \frac{1}{2} Y_0 + Y_1 + Y_2 + Y_3 + Y_4 + \frac{1}{2} Y_5$$

SYc: 対照区, SYh: ヒートショック処理区

A: 温室密閉による一時的な高温処理を施さなくても常に高温ストレス耐性を示す品種: '大将'(6), '黒さんご'(17), '南進'(13), '夏すずみ'(20), 'ピックル'(10).

B: AとCの中間的な品種

C: 温室密閉による一時的な高温処理を施すことによって高温ストレス耐性を発現する品種: '相模半白節成'(2), '霜不知地這'(4), 'アルファ節成'(19), 'プリッコ'(12), 'シャープ301'(1).

グループAは主に夏期に栽培されるキュウリを含んでおり, グループCは秋期や冬春期に栽培される品種が多い. また, グループBは露地や施設長期どり栽培で利用される多くの品種を含む. 以上のことから, PAMクロロフィル蛍光測定法により, 高温ストレス耐性と高温馴化能による品種類別が可能であることが明らかになった. ただし, 本法は葉緑体中の光化学反応系IIの活性を示すパラメータであるので, 雌花着花数や結実数, 可販果率など, 直接的に収量を構成する要素ではない. 器官によって高温ストレス耐性は異なることが考えられる. そこで, 実

際の品種選定にあたっては本法を第1段階のスクリーニング手段とし, 次に栽培試験により, 収量性などの諸特性を評価した上で適品種を選定することが必要と考えられた.

第3章 一時的な高温処理とキュウリの収量性

1. はじめに

前章では、PAMクロロフィル蛍光測定法により、キュウリの高温ストレス耐性ならびに高温馴化能の品種間差を評価できることを明らかにした。一方、一時的な高温処理を病害虫防除に利用するためには、キュウリの生育、収量に影響を与えない処理程度を明らかにする必要がある。本法はクロロフィルにおける光化学系Ⅱの高温ストレス耐性を評価しているが、これは、生産上もっとも重要である収量性の、ひとつの構成要素に過ぎない。収量性に直接的な影響をおよぼす作物側の要因として、他にも仕立て方や摘葉(田中・高尾 1982, 村上ら 1982), 葉面積や受光量, 温度, 着果数の相互作用(Marcelis, 1991, 1993a, 1993b, Marcelisら 1998, Marcelis・Gijzen 1998)が挙げられる。そこで、本章では実際に栽培試験を行って、PAMクロロフィル蛍光測定法による高温ストレス耐性の評価結果の妥当性を検討し、次に、収量性からみた温室密閉の適切な処理時間を検討した。

2. 高温ストレス耐性と収量性

本項では、実用品種を用いて一時的な高温処理を行ったときの高温ストレス耐性の評価と収量性の比較を行い、PAMクロロフィル蛍光測定法の、実用的な高温ストレス耐性のスクリーニング手段としての妥当性を検討した。

(1) 材料および方法

施設雨よけ栽培で実用的に栽培される‘アンコール10’, ‘オナー’, ‘翠星節成’, ‘大将’, ‘南極1号’の5品種を供試した。ガラス温室(施設面積82.5m²)を2棟使用し、収穫期間中、毎日、午前4時30分から換気設定温度を45℃とし、10時30分に天窓、側窓を開放する温室密閉区ならびに常時開放区を設けた。晴天日には内気温45℃が9時30分から開放までに1時間程度持続した。換気は、温室中央部の地上1.5mに設置した温度セ

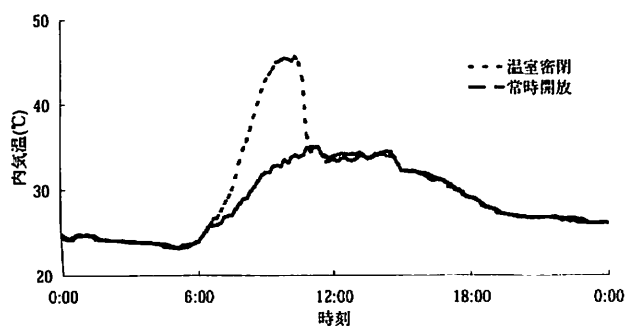
ンサーによって、天窓ならびに側窓の開度を自動制御しておこなった。各品種は1区9株2反復とした。1997年6月20日、28日、7月10日、19日にそれぞれ、播種、接ぎ木、鉢上げ、定植を行った。接ぎ木は、台木に‘ひかりパワー’を用い、断根片葉接ぎを行った。畦幅、株間は120×45cm(185株/a)とした。基肥はN:P₂O₅:K₂O=0.8:0.8:0.8kg/aを与え、追肥は2回に分けて計1.6:0:1.6kg/aを施用した。主枝を20節で、1次側枝を2節で摘心し、2次側枝以降は放任として8月6日から9月16日まで1日1回、70g以上の果実を収穫した。

6月28日に子葉を、7月27日に栽培試験中の各区から主枝展開葉を、8月18日に2次側枝の展開葉を、それぞれ10枚採取してクロロフィル蛍光の測定を行った。すなわち、採取した葉から1辺が3~5cm程度の切片を作成し、クロロフィル蛍光測定装置(Heinz Walz社 PAM-2000)を用いて、ΦⅡ値を測定した。測定後直ちに葉切片を、水4mlを含ませたる紙2枚を敷いた直径9cmのシャーレに入れた。保温のためアルミニウム板でシャーレの上下をはさみ、6月28日と7月27日は45℃、8月18日は50℃の恒温器で保温し(測定時高温処理)、1時間ごとに取り出して測定した。処理開始後5時間目まで、同様の測定を繰り返した。

(2) 結果および考察

第13図に、晴天日の事例として8月21日における内気温の日変化を示した。最低内気温は5時から5時30分までの23℃、最高内気温は、常時開放区では11時から11時20分の35℃、温室密閉区では9時30分から10時30分の45℃であった。温室密閉開始後、数日間で、主枝最上位葉から3~4枚を中心として、葉やけが発生した。しかし、側枝での葉やけの発生はごくわずかであり、側枝伸長は収穫後期まで旺盛であった。これは、キュウリが高温に対して馴化したことを示している。つぎに、測定された電子伝達量ΦⅡ値により、前章に準じて積分ΦⅡ値を算出した(第5表)。温室密閉による高温処理を行う前の6月28

日、7月27日の測定では、45℃の高温によりΦⅡ値の継時的な低下が観察されたが、品種間に有意な差は認められなかった。6月28日より7月27日の測定でSYが小さかった原因として、6月28日は子葉を、7月27日は本葉を測定したことが挙げられる。温室密閉開始後の8月18日の測定では、既に温室密閉が行われており、対照区に対して温室密閉区では明らかに積分ΦⅡ値が高く、高温馴化が認められた。また、対照区、温室密閉区ともに積分ΦⅡ値の品種間差が認められた。グラフの横軸にΦⅡ値、縦軸に収量をとった散布図を示した(第14図)。常時開放区の積分ΦⅡ値をSY_c、温室密閉区の積分ΦⅡ値をSY_Hとすると、順位はそれぞれ、‘オナー’(CO)>‘大将’(CT)>‘翠星節成’(CS)>‘アンコール10’(CE)>‘南極1号’(CN)、‘大将’(HT)>‘翠星節成’(HS)>‘アンコール10’(HE)>‘オナー’(HO)>‘南極1号’(HN)となった。なお、前節で22品種を比較したときの、供試5品種のSY_c値、SY_H値の順位はどちらも同じで、‘大将’>‘翠星節成’>‘南極1号’>‘アンコール10’>‘オナー’の順であった。収穫果数は、常時開放区では‘大将’(CT)>‘翠星節成’(CS)>‘アンコール10’(CE)となった。温室密閉区の収穫果数は‘アンコール10’(HE)>‘大将’(HT)>‘翠星節成’(HS)の順であった。‘オナー’、‘南極1号’はいずれの処理でもこれらより低収だった。



第13図 キュウリ栽培温室における内気温の日変化(1997年8月21日)

温室密閉区は常時開放区よりも明らかに多収であった。常時開放区5品種と温室密閉区5処

理、計10処理の株あたり収穫果数(y)とSY(x)の間には正の相関 $y=10.3x-3.61$ ($r=0.798$, 1%水準で有意)が認められた。今回の測定で‘オナー’のSY_cが高い値を示した理由は明らかではないが、全体的には‘大将’、‘翠星節成’の高温ストレス耐性が高いとみられた。これらのことから、幼苗の高温ストレス耐性は弱い、加齢や生育中の高温遭遇によって高温ストレス耐性が増すと判断された。すなわち、少なくとも光化学系Ⅱにみる限り、45℃が1時間継続する程度の高温処理では障害の発生は少なく、むしろ高温馴化をもたらし誘引として有効であった。

第5表 異なる条件で測定したキュウリのΦⅡ積分値の差

	6月28日	7月28日	8月18日	
	45℃ ^y	45℃	50℃	
	無処理 ^x	無処理	無処理	一時的高温処理
アンコール10	4.88	2.02	1.62	3.03
オナー	4.44	1.94	2.59	2.94
翠星節成	4.29	1.73	1.78	3.10
大将	4.26	2.14	2.27	3.20
南極1号	4.27	1.85	1.47	2.35
F検定	n. s.	n. s.	*	*

^z測定日

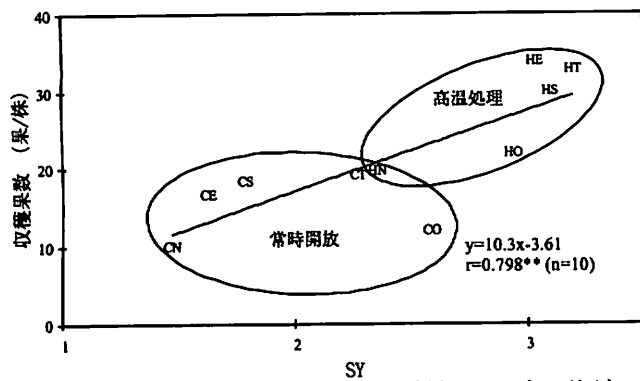
^y測定時の高温ストレス処理温度

^x4:30-10:30の間、上限を45℃として温室を密閉した。

^v処理5時間目までの積分ΦⅡ値

n. s., *, **はF検定により、それぞれ有意差なし、5%レベルで有意、1%レベルで有意であることを示す。

崎山ら(2000)は、「蒸し込み」の時間帯を35℃としたキュウリ栽培では、湿度が高いほうが乾物生産力は高いとしている。本試験では崎山らよりも高温の45℃で処理を行ったが、盛夏期であっても処理中は温室が密閉されている時間が長かった。この間、高湿度が維持されたことが生育促進につながった原因のひとつとして挙げられる。一方、王・橘(1996)は、施設内気温を45℃とすると地温が上昇し、生育が抑制されたと報告している。本試験では地温の測定を行っていないが、45℃の持続時間が1時間程度と短かったために、キュウリの生育を抑制するほど地温が上昇しなかったものと考えられた。なお、精度上の問題により、本栽培条件下で炭酸ガス濃度の正確な測定を行うことは困難であったが、密閉を開始した4時30分以降、8時ころまでは炭



第14図 キュウリ高温ストレス耐性ならびに栽培前歴が収量におよぼす影響

$$SY = \int_0^5 Y dt = \left(\frac{1}{2} Y_0 + Y_1 + Y_2 + Y_3 + Y_4 + \frac{1}{2} Y_5 \right) / Y_0$$

プロット最初の文字Cは常時解放区, Hは高温処理区を, 二文字目は, T:大将, E:アンコール, S:翠星節成, O:オナー, N:南極1号を示す。

酸ガス濃度は上昇し続け、その後、日射が強くなるにしたがって、処理が終了する10時30分までの間に急激に低下した。このことから、より密閉性の高いビニールハウスなどでは、炭酸ガス濃度の低下が問題となる可能性が示唆された。

キュウリの光合成速度が最大となる葉温は29~33℃とされており(平野ら 1991), 35~40℃を越す施設内気温は明らかに生育適温を超えている(藤井・板木 1961, 神谷 1967, 板木 1971)。このため、温度自体が生育促進作用を持つとは考えにくい。平間ら(2000)の最近の試験結果もこれを裏付けている。一方、崎山ら(2000)は、施設密閉時の生育促進には、高温よりも、むしろ湿度が重要であることを示唆している。すなわち、高湿度による気孔コンダクタンスの拡大や、蒸散による葉肉細胞内での水ストレスの減少が、高温による光合成速度の低下を上回ったものと考えられる。また、キュウリでは、収穫果のサイズが一定であるため、収量は収穫果の数により決定される。これには着花習性ならびに落花数や肥大停止した果実数の差に大きく左右されると考えられる。後者にはΦⅡ値が関連する光合成速度や、その影響を受けるソースシンクのバランスが大きい影響力を持つものと思われる(村上ら 1982)。また、着果を制御する

エチレン(斎藤・高橋 1987)やジベレリン(斎藤ら 1988, 小川ら 1989)などのホルモンが一時的な高温処理によって影響を受けた可能性も考えられるが、今のところ関係は明らかではない。しかし、本試験の処理範囲では、PAMクロロフィル蛍光測定法によるΦⅡ値と収量性には高い相関があったことから、光合成系の高温ストレス耐性の強い品種は、高温でも雌花着花ならびに着果が安定して行われることが示唆された。このことから、本法は、品種選定や系統選抜における高温ストレス耐性のスクリーニング手法として実用的であることが明らかになった。また、これまでの試験を総合的に判断すると、温室密閉による一時的な高温処理を行うには、高温馴化処理を行わなくても高温ストレス耐性が安定して強く、収量性も高い品種‘大将’がもっとも適していると考えられた。

3. 温室の密閉時間と収量性

前項の試験では、目標温度45℃の持続時間は晴天日で1時間程度であった。ここでは適切な処理時間を知るため、さらに長時間の高温処理を行い、収量性におよぼす影響を検討した。

(1) 材料および方法

‘アンコール10’、‘オナー’、‘翠星節成’、‘大将’、‘南極1号’の5品種を供試した。ガラス温室(施設面積82.5m²)を3棟使用し、収穫期間中、午前4時30分から10時30分まで換気設定温度を45℃とし、他の時間帯を開放する短時間温室密閉区と、早朝4時30分から13時まで温室密閉による高温処理を続ける長時間温室密閉区、ならびに常時開放区を設けた。晴天日の場合、短時間温室密閉区、長時間温室密閉区の45℃の持続時間はそれぞれ1, 3時間程度であった。換気は、温室中央部の地上1.5mに設置した温度センサーによって、天窓ならびに側窓の開度を自動制御しておこなった。各品種は1区9株2反復とした。試験は1997, 1998年に行った。1997年は6月20日, 28日, 7月10日, 19日にそれぞれ、播種、接ぎ木、鉢上げ、定植を行った。接ぎ木は、台

木に‘ひかりパワー’を用い、断根片葉接ぎを行った。畦幅、株間は120×45 cm (185株/a)とした。基肥はN:P₂O₅:K₂O=0.8:0.8:0.8kg/aを与え、追肥は2回に分けて計1.6:0:1.6kg/aを施用した。病虫害防除は定植前の土壌消毒にクロルピクリン、定植時にアセフェート粒剤を2g/株施用したほか、オキサジキシル・TPN水和剤、ジェットフェンカルブ・チオファネートメチル水和剤、TPN水和剤、ジチアノン・銅水和剤、メバリピリム水和剤、イミノクタジナルベシル酸塩水和剤、ポリオキシシン乳剤、銅・メタラキシル水和剤、ペルメトリン乳剤、ブプロフェジン水和剤、ケルセン乳剤、プロシミドン水和剤、フェンピロキシメート水和剤、マラソン乳剤を用い、約10日に1回の割合で、1回あたり2~3剤を20リットル/aの水量で散布した。主枝を20節で、1次側枝を2節で摘心し、2次側枝以降は放任として8月6日から9月16日まで1日1回、70g以上の果実を収穫した。1998年も1997年と同様に5月27日、6月8日、18日、7月1日にそれぞれ、播種、接ぎ木、鉢上げ、定植を行った。基肥はN:P₂O₅:K₂O=1.4:1.4:1.4kg/aとし、追肥は1回、0.3:0.3:0.3kg/aを施用した。病虫害防除、整枝は1997年と同様に行った。7月23日から8月22日まで収穫した。

(2) 結果および考察

晴天日における内気温の日変化は第2章第4節と同傾向であった(第8図)。内気温の上昇は晴天日に著しく、短時間温室密閉区で内気温が40℃を超えた日は23日、45℃を超えた日は6日、長時間温室密閉区ではそれぞれ25日、14日であった。1998年は、短時間温室密閉区で内気温が40℃を超えた日は28日、45℃を超えた日は4日、長時間温室密閉区ではそれぞれ37日、24日であった。両年とも、温室密閉開始後の数日間で、主枝最上位葉から3~4枚を中心として、葉やけが発生した。葉やけによる被害は長時間温室密閉区で著しかった。しかし、側枝での葉やけの発生はごくわずかであり、側枝伸長は収穫後期まで旺盛であった。1997年の収穫果数は、常時

開放区では‘大将’>‘翠星節成’>‘アンコール10’となった(第6表)。短時間温室密閉区の収穫果数は‘アンコール10’>‘大将’>‘翠星節成’、長時間温室密閉区は‘大将’>‘翠星節成’>‘アンコール10’の順であった。‘オナー’、‘南極1号’はいずれの処理でもこれらより低収だった。短時間温室密閉区や長時間温室密閉区は常時開放区よりも明らかに多収となった。1998年の収穫果数は常時開放区で‘大将’>‘アンコール10’>‘オナー’、短時間温室密閉区で‘アンコール10’>‘大将’>‘翠星節成’、長時間温室密閉区で‘アンコール10’>‘翠星節成’>‘大将’の順であった。

第6表 温室密閉による一時的な高温処理がキュウリの収量におよぼす影響

品種	収穫果数(果/株)					
	1997			1998		
	常時開放	温室密閉時間 ^z		常時開放	温室密閉時間	
アンコール10	16.7	34.0	35.7	20.5	29.6	25.2
オナー	12.2	22.1	31.3	19.3	22.1	18.6
翠星節成	18.4	30.2	38.0	18.2	27.7	22.8
大将	19.3	33.0	59.4	25.4	29.0	22.0
南極1号	10.1	19.8	16.5	12.0	20.3	17.6
F検定 ^y						
一時的な高温処理		**			*	
品種		*			*	
交互作用		n.s.			n.s.	

z 測定日

y 測定時の高温ストレス処理温度

x 4:30-10:30の間、上限を45℃として温室を密閉した。

w 処理5時間目までの積分Φ II値

v n.s., *, **はF検定により、それぞれ有意差なし、5%レベルで有意、1%レベルで有意であることを示す。

両年とも、温室密閉区間、品種間には収量に有意な差が認められた。1997年には短時間温室密閉区よりも長時間温室密閉区で多収となったが、翌1998年には、逆の結果となった。処理経過をみると、短時間温室密閉区では、最高気温が40℃、45℃を超えた日はそれぞれ、1997年は23日、6日、1998年は28日、4日と、ほぼ同じであったにも関わらず、長時間密閉区では、40℃、45℃を超えた日はそれぞれ、1997年は25日、14日、1998年は37日、24日であった。このことから、1998年は高温に遭遇する頻度が高く、光化学系IIの機能低下や落果などが発生して生育が抑制されたものと思われる。以上のことから、

気象条件によらず安定的に生育促進効果を得るには、午前4時30分から13時の処理よりも午前4時30分から10時30分の処理が適していると考えられるが、何らかの原因によって処理時間が若干、長くなっても致命的な悪影響は発生しないことが明らかになった。

第4章 一時的な高温処理と病害虫抑制効果

1. はじめに

前章までの研究により、施設雨よけ栽培の実用品種である‘大将’は、午前4時30分から10時30分までの換気温度を45℃に設定し、晴天日には内気温45℃が1時間程度持続する環境下でも光合成速度の低下が少なく、むしろ生育旺盛となって果実収量も増加することが判明した。そこで、次にこの一時的な高温処理が病害虫抑制に与える効果について調査した。東ら(1990)はナスについて、ビニールハウスを閉め切ることによって得る46～50℃の瞬間的な処理1回で、多くの害虫が防除できることを示したが、病害については調査を行っておらず、キュウリでの他の調査事例はない。施設雨よけキュウリでは、梅雨期から盛夏期を経て初秋に至るまでの高温多湿環境下で栽培を行うため、うどんこ病、べと病、褐斑病、アブラムシ類、コナジラミ類、アザミウマ類、ハモグリバエ類、鱗翅目幼虫など、多種多様な病虫害が発生する。このため、最低10日に1回(神奈川農総研 2002)、あるいはそれ以上の農薬散布が必要となり、農薬使用量、散布労力の低減が急務となっている。また、第3章では、早朝から午前中にかけて温室密閉を行ったが、収穫ピーク時には、1日あたりの収穫・管理時間が8.5時間にも達する(神奈川農総研 2002)ため、この時間帯の作業は不可欠である。本技術を実用化するためには、作業の支障とならない時間帯に温室密閉を行う必要がある。そこで、本章では温室密閉の病害虫抑制効果を確認するとともに最適な時間帯を検討した。

2. 早朝処理による病害虫の抑制効果

東ら(1990)は、ナスでは46～50℃の瞬間的な処理1回で害虫を実用的に防除しうることを報告した。そこで本項では、一時的な高温処理による害虫防除のキュウリへの適応性を検討した。

(1) 材料および方法

1999年に、ガラス温室(施設面積82.5m²)を2棟

使用して、午前4時30分から10時30分までの換気設定温度を45℃とした温室密閉区ならびに常時開放区とし、それぞれに慣行防除区と無防除区を設け、1区18株、計4処理2反復とした。晴天日の温室密閉区における45℃の持続時間は1時間程度であった。品種は‘大将’、台木品種は‘ひかりパワー’を用いて、6月1日、8日、15日、25日にそれぞれ、播種、接ぎ木、鉢上げ、定植を行った。育苗期間中、殺虫剤、殺菌剤による防除を1回行った。基肥はN:P₂O₅:K₂O=1.0:1.0:1.0kg/aとし、追肥は定植と同時にかん水同時施肥でN:K₂Oを1日あたり0.03:0.03kg/a、60日間で合計1.8:1.8kg/aを施用した。主枝を24節で、1次側枝を2節で摘心し、2次側枝以降は混んだ部分のみを摘除した。収穫開始と同時に温室密閉による一時的な高温処理を開始した。慣行防除区は、神奈川県病害虫雑草防除基準(1999)に掲載されているオキサジキシル・TPN水和剤、ジェットフェンカルブ・チオファネートメチル水和剤、TPN水和剤、ジチアノン・銅水和剤、メパリピリム水和剤、イミノクタジンアルベシル酸塩水和剤、ポリオキシン乳剤、銅・メタラキシル水和剤、ペルメトリン乳剤、プロフェジン水和剤、ケルセン乳剤、プロシミドン水和剤、フェンピロキシメート水和剤、馬拉ソン乳剤を用い、約10日に1回の割合で、1回あたり2~3剤を20リットル/aの水量で計7回散布した。8月19日から9月16日にかけて、受光体勢改善のためにアルミ蒸着マルチフィルムを畦間に敷いた。7月19日から9月16日まで1日1回、70g以上の果実を収穫し、本数、収量を調査した。8月10日に、地上高120から160cmの葉100枚における発病葉数、寄生葉数を調査した。

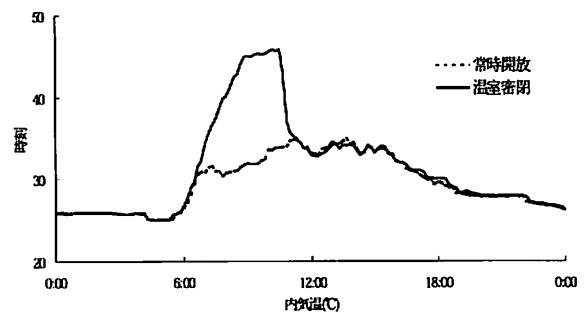
(2) 結果および考察

第15図に、晴天日の事例として8月12日における内気温の日変化を示した。一時的な高温処理を行った60日間のうち、最高内気温が40℃、45℃を超えた日はそれぞれ38日、16日であった。

晴天日の場合、4時30分の密閉開始後、内気温が45℃に達するのは、おおむね9時30分前後で

あり、内気温45℃以上の持続時間は約1時間であった。処理を開始した7月19日から数日の間に、主枝上位葉3~4枚を中心に葉やけが発生したが、その後に伸長、展開した側枝には葉やけの発生は少なかった。果実収量についてみると、常時開放・無防除区では、8月上旬から病害虫の発生が著しく、果実収量は激減した(第7表)。また、常時開放・防除区でも草勢が低下し、後半の収量は低下した。これに対して温室密閉・防除区と温室密閉・無防除区は病害虫の発生が少なかった。一方でこの2区は2次側枝の伸長が著しいため過繁茂傾向となり、上物果が減少した。これは、アルミ蒸着マルチフィルムを敷くことによって、一時的に改善された。温室密閉区が多収となった原因としては、前章と同様、着花節数の増加によるものと考えられた。

8月10日の病害虫発生状況についてみると、アザミウマ類、オンシツコナジラミ、アブラムシ類は温室密閉によって効果的に抑制された(第8表)。また、べと病、うどんこ病も病徴が観察されない程度にまで抑制された。この状態は収穫打ち切りまで続いた。



第15図 キュウリ栽培温室における内気温の日変化(1999年8月12日)

害虫の生態調査のための温度反応に関する報告は多数あるが、一時的な高温処理のような短時間の高温に対する反応は知見に乏しい。アザミウマ類、オンシツコナジラミ、アブラムシ類に対して、東ら(1990)は、46~50℃での1回処理を推奨しているが、本試験の結果から、内気温45℃が最低1時間持続する処理を反復すれば十分

第7表 温室密閉による一時的な高温処理がキュウリの収量におよぼす影響

処理	化学的防除 ^z	総収穫果数 (果/株)	可販果数 ^y (果/株)	可販果重 (kg/株)	可販果数割合 (%)
一時的な高温処理 ^x	+	62.8	27.3	2.2	43.5
	-	67.6	29.2	2.4	43.2
常時開放	+	45.8	24.5	2.1	53.5
	-	18.2	13.1	1.2	72.0

^zオキサジキシル・TPN水和剤, ジェトフェンカルブ・チオファネートメチル水和剤, TPN水和剤, ジチアノン・銅水和剤, メバリピリム水和剤, イミノクタジナルベンシル酸塩水和剤, ポリオキシシン乳剤, 銅・メタラキシル水和剤, ベルメトリン乳剤, プロフェジン水和剤, ケルセン乳剤, プロシミドン水和剤, フェンピロキシメート水和剤, マラソン乳剤を用い, 約10日に1回の割合で, 200リットル/10aの水量で計7回散布した。

^y可販果の基準:1果重70g以上で曲がり4cm以内

^x4:30-10:30の間, 45℃を上限として温室を密閉した。

第8表 温室密閉による一時的な高温処理が病害虫抑制におよぼす影響

処理	化学的防除 ^z	病害虫発生状況 ^y				
		アザミウマ類 ^v	オンシツコナジラミ ^x	アブラムシ類 ^x	べと病 ^w	うどんこ病 ^w
一時的な高温処理 ^v	+	0	8	2	0	0
	-	0	18	20	0	0
常時開放	+	4	74	0	8	49
	-	2	92	100	62	88

^z 化学的防除内容については第7表参照

^y 調査日:1999年8月10日

^x 100葉あたり寄生葉数

^w 100葉あたり発生葉数

^v 4:30-10:30の間, 45℃を上限として温室を密閉した。

な抑制効果が得られることが明らかになり, 必要最小限の処理反復数について改善の余地があるように思われた。

病害についてみると, うどんこ病について我孫子・岸(1979)が15~35℃の温度範囲で行った試験では, 35℃ではうどんこ病の分生胞子は発芽せず, 菌そうの分生胞子形成量も極めてわずかであり, さらに葉を濡らすことによって発生を抑制できたとしている。本試験でも, うどんこ病菌が高温・高湿環境に暴露されたことにより, 増殖が抑えられた可能性が高い。また, 森下ら(2002)は, 20℃ではうどんこ病に罹病性であったキュウリの栽培温度を26℃にすると, いくつかの品種では抵抗性が発現することを明らかにし, うどんこ病抵抗性が温度依存性であることを示唆している。一方, べと病は, 少なくとも半促成栽培で行われる上限35℃程度の蒸し込み処理ではよく発生し, 本処理でも感染の痕跡を示す小斑が散見されることから, 一時的な高温処理による発生抑制は, 高温による菌の感染力低下だけではなく, 作物側の感染阻害作用の変化が関与している可能性も考えられる。温室密閉による高温だけが原因とは考えにくい。

うどんこ病を含め, なんらかの人為的な処理

によって植物体に病害抵抗性を誘導した事例をみると, Okunoら(1991)は, キュウリに対してエセフォンを茎葉散布することにより, べと病抵抗性が誘導されたことを確認した。また, Narusakaら(1999)はキュウリにアシベンゾラルSメチルを処理したところ, 黒星病抵抗性が速やかに誘導され, 抵抗性関連遺伝子であるパーオキシダーゼ, キチナーゼおよび β -1,3-グルカナーゼ遺伝子が発現したことを確認した。Reuveniら(1992)は, メロンにおいて, パーオキシダーゼ活性とべと病抵抗性の品種間差に相関があることを報告している。小倉ら(1985)は, ホウレンソウ培養細胞に高温処理を施したところ, パーオキシダーゼ活性の顕著な上昇を観察した。また, Liら(1996)はキュウリにおいて, ストレスにより蓄積される内生アブシジン酸と高温耐性の関係を示し, 各種ストレスとストレス耐性誘導因子, 病害抵抗性の間には密接な関係があることを示唆している。

3. 処理時刻の検討

一時的な高温処理を実用的な病害虫防除技術とするためには, 作業の支障とならない時間帯に温室密閉を行わなければならないが, 早朝から

午前中にかけての時間帯はキュウリの収穫、管理作業を行う上でもっとも重要な時間帯である。そこで、施設内での作業が中断する昼食前後の時間帯に温室密閉を行い、病害虫抑制効果ならびにキュウリの収量を調査して、実用性を検討した。

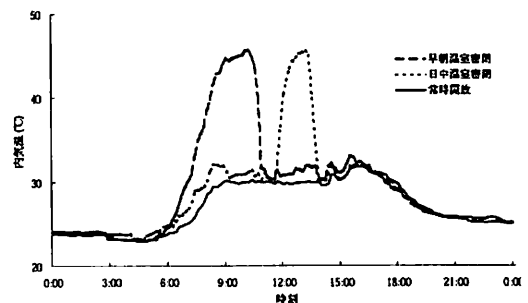
(1) 材料および方法

2000年にガラス温室(施設面積82.5m²)を3棟使用し、4時30分から10時30分までの換気設定温度を45℃とする早朝温室密閉区と、11時30分から13時20分まで同様に密閉する日中温室密閉区ならびに常時開放区を設け、それぞれに慣行防除区と無防除区を組み合わせて計6区とした。晴天日における早朝温室密閉区ならびに日中温室密閉区の45℃の持続時間は1時間程度であった。供試品種に‘大将’、台木品種に‘ひかりパワー’を用いた。温室密閉を行うと、初期に葉やけが発生するのは、キュウリの高温馴化が不足していることが原因と考えられたため、7月1日から10日まで処理時間帯の換気温度を40℃としてキュウリの高温馴化を図り、11日の収穫開始とともに45℃に設定した。防除の有無については、各温室内で1区9株、3反復とした。5月19日、26日、6月5日、16日にそれぞれ、播種、接ぎ木、鉢上げ、定植を行った。育苗期間中、トリフルミゾール水和剤ならびにエトフェンプロックス乳剤による防除を1回行った。基肥を省略し、定植と同時にかん水同時施肥でN:K₂Oを1日あたり0.025:0.025kg/a、77日間で計1.93:1.93kg/aを施用した。主枝は16節で、1次側枝は1節で摘心した後、2次側枝以降は原則として放任し、混んだ部分のみを摘除した。7月11日から9月6日まで収量調査を行った。防除区は神奈川県病害虫雑草防除基準(1999)に採録されているマンゼブ水和剤、ジチアノン・銅水和剤、TPN水和剤、オキサジキシル・TPN水和剤、銅・メタラキシル水和剤、スルフェン酸系水和剤、イプロジオン水和剤、ジェットフェンカルブ・チオファネートメチル水和剤、プロシミドン水和剤、イミノクタジナルベシル酸塩水和剤、ポリオキシシ

乳剤、トリフルミゾール水和剤、キノキサリン系水和剤、エトフェンプロックス乳剤、アセタミプリド水溶剤、ピメトロジン水和剤、イミダクロプリド水和剤、ベルメトリン乳剤、エマメクチン安息香酸塩を用い、10日に1回程度の頻度で、1回あたり2~3剤を20リットル/aの水量で計8回、農薬散布を行った。8月25日に地上高120から160cmの葉100枚における発病葉数、寄生葉数を調査した。

(2) 結果および考察

晴天日の事例として7月29日における内気温の推移を第16図に示した。日中温室密閉区では11時30分の処理開始後、晴天日では12時20分に45℃に達し、45℃が約1時間継続した。処理時の最高内気温についてみると、40℃に達した日は29日、45℃に達した日は18日あり、処理終了時刻における平均相対湿度は67.3%であった。また、あらかじめ40℃での馴化を行ったため、45℃の処理を開始した後も葉やけの発生はごく少なかった。処理時の最高内気温が40℃に達した日は29日、45℃に達した日は23日あり、処理終了時刻の平均相対湿度は57.9%であった。



第16図 キュウリ栽培温室における内気温の日変化(2000年7月29日)

すべての区で定植後の初期生育は良好であった。8月9日までは晴天日が多く、収穫開始後は温室密閉区の落果がやや目立った。収穫期後半になると、常時開放区の草勢は急速に衰えたが、早朝温室密閉区、日中温室密閉区の草勢は強いまま維持された。収穫開始20日目以降、常時開放・無防除区では病害虫が目立ちはじめた。また、日中温室密閉・無防除区ではカンザワハダ

ニを主とするダニ類の発生が多く、温室密閉による一時的な高温処理だけでは防除できなかった。しかし他の区ではダニ類は認められないか、認められても軽微であった。ただし、8月10日以降は曇天日が多くなり、密閉時に45℃を超えた日は、収穫打ち切りまでの間におよそ10日に1日の割合となった。常時開放・無防除区では病害虫が蔓延したため収量は激減し、常時開放・防除区も草勢が低下し、収量は減少した。これに対して早朝温室密閉・慣行防除区、早朝温室密閉・無防除区、日中温室密閉・慣行防除区は病害虫が少なく、収量も常時開放・慣行防除区より多かった(第9, 10表)。

施設内の作業は早朝から日没後まで続くこと(神奈川農総研 2002)、また、作業者にとっては、できるだけ涼しい時間帯に収穫作業を行いたいことから、夏期の収穫ピーク時の早朝に温室の密閉を行うことは実際上、困難である。これに対して、昼食時をはさんだ日中の温室密閉は収穫、管理作業の支障とはならず、利便性は高い

と考えられたが、ダニ類の対策を考慮する必要が認められた。カンザワハダニの発育最大温度は40℃とされており(刑部 1967)、45℃、1時間程度の高温下では十分生存、増殖できる可能性がある。また、具体的な種は不明だが、この処理温度では天敵が先に死滅することも発生を助長する原因の一つと考えられた。特に日中温室密閉では密閉開始後、すみやかに温度が上昇し、内気温が換気設定温度である45℃に達するため、天窓、側窓が開き、湿度が低下したことも処理の効果を減じる一因と思われた。また、日中温室密閉・無防除区の収量は、常時開放・慣行防除区とほぼ同等となったが、早朝温室密閉・無防除区ならびに同慣行防除区よりも劣った。これもダニ類の影響と考えられる。

以上のことから、日中温室密閉は、早朝温室密閉よりもダニ類に対する抑制効果は劣るものの、他の病害虫に対する効果は遜色なく、抑制することができた。そこで、ダニ類に対する最小限の農薬散布を日中温室密閉に併用すれば、

第9表 温室密閉による一時的な高温処理の時間帯がキュウリの収量におよぼす影響

処理時間帯 ^z	化学的防除 ^y	総収量		可販果収量		上半期収量割合 (%)	上物果率 (%)
		果数 (果/株)	果重 (kg/株)	果数 (果/株)	果重 (kg/株)		
常時開放	+	35.7	3.0	25.7	2.2	41.6	72.0
	-	19.9	1.6	16.1	1.3	64.0	81.2
日中処理	+	52.4	4.6	35.6	3.1	34.6	67.9
	-	38.8	3.1	28.7	2.3	41.7	74.1
早朝処理	+	49.1	4.0	34.9	3.0	33.1	71.0
	-	50.1	4.3	37.8	3.2	36.4	75.5

^z 日中処理は11:30-13:20、早朝処理は4:30-10:30の間、45℃を上限として温室を密閉した。

^y マンゼブ水和剤、ジチアノン・銅水和剤、TPN水和剤、オキサジキシル・TPN水和剤、銅・メタラキシル水和剤、スルフェン酸系水和剤、イプロジオン水和剤、ジェットフェンカルブ・チオファネートメチル水和剤、プロシモドン水和剤、イミノクタジンアルベンシル酸塩水和剤、ポリオキシシン乳剤、トリフルミゾール水和剤、キノキサリン系水和剤、エトフェンプロックス乳剤、アセタミプリド水溶液、ピメトロジン水和剤、イミダクロプリド水和剤、ベルメトリン乳剤、エマメクチン安息香酸塩を用い、10日に1回程度の頻度で、計8回の農薬散布を行った。

第10表 温室密閉による一時的な高温処理の時間帯が病害虫抑制におよぼす影響

処理時間帯 ^z	化学的防除 ^y	病害虫発生状況 ^x					
		アザミウマ類 ^w	オンシツコナジラミ ^w	アブラムシ類 ^w	ダニ類 ^w	べと病 ^v	うどんこ病 ^v
常時開放	+	0	0	0	0	0	82
	-	0	45	0	100	0	100
日中処理	+	0	1	0	0	0	0
	-	0	0	0	100	0	15
早朝処理	+	0	0	0	0	0	0
	-	0	0	0	11	0	5

^z 日中処理は11:30-13:20、早朝処理は4:30-10:30の間、45℃を上限として温室を密閉した。

^y 化学的防除内容については第9表参照

^x 調査日:2000年8月25日

^w 100葉あたり寄生葉数

^v 100葉あたり発生葉数

農薬使用量を大幅に低減した栽培は可能と考えられた。

第5章 一時的な高温処理と病害抵抗性の付与

1. はじめに

第4章の栽培試験の結果から、温室密閉による一時的な高温処理でうどんこ病やべと病が抑制されるのは、病原菌の生存や増殖が高温で直接的に抑制されることに加えて、キュウリの植物体自身に抵抗性反応が誘導された可能性が示唆された。うどんこ病抵抗性が温度依存的であることを示唆した森下ら(2002)の報告に比較すると、今回の試験は、より高温域での試験であり、また植物体が高温に遭遇する時間はごく短いため、機作が同一であるかは不明である。ホウレンソウでは高温下でパーオキシダーゼ活性の上昇が見られること(小倉ら 1985)、パーオキシダーゼは植物細胞壁の木化に関連する病害抵抗性関連因子であること、メロンではパーオキシダーゼ活性とべと病抵抗性に相関があること(Reuveni 1992)などの知見から、パーオキシダーゼ活性の上昇を含む防御反応が関与した可能性が考えられる。また、サリチル酸類似構造を持つ病害抵抗性シグナル伝達物質であるアシベンゾラルSメチルを処理したキュウリではパーオキシダーゼ遺伝子の発現が誘導され、黒星病に対して全身獲得抵抗性(Systemic Acquired resistance: SAR)を発現したこと(Narusakaら 1999)は、パーオキシダーゼを含む pathogenesis-related (PR)タンパク質がサリチル酸合成を行うフェニルプロパノイド経路の介在によって誘導されたことを示唆している。植物が病原菌に感染することによって引き起こされる全身的な抵抗性反応はSARと呼ばれる(Ross 1961)。これは、活性酸素の発生からフェニルプロパノイド経路によるサリチル酸の生成を経て感染シグナルが全身に伝達され、各種PRタンパク質やファイトアレキシンの誘導に至る一連の反応である。また、この反応はサリチル酸の他、アスピリン(White 1979)、benzothiadiazole-7-carbothioic acid S-methyl (BTH) (Gorlachら

1996), 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA) (Metrauxら 1990) などのサリチル酸類似物質の処理によっても引き起こされることから、サリチル酸が植物抵抗性活性化物質 (Plant Resistance Activator) として関与していることが示唆される。そこで本節では、一時的高温処理を施したキュウリのサリチル酸濃度を測定することによってこの仮説を検証し、次に、黒星病菌接種試験により、一時的高温処理の抵抗性誘導効果を確認した。

2. 一時的高温処理によるサリチル酸濃度の上昇

病害抵抗性の誘導シグナルとしてサリチル酸はもっとも一般的なものであるが、高温ストレスとサリチル酸生成の関係は明らかになっていない。そこで本項では、一時的高温処理が葉中サリチル酸濃度におよぼす影響を分析によって検討した。

(1) 材料および方法

ア 温室密閉による一時的高温処理が葉中サリチル酸濃度におよぼす影響

ガラス温室(施設面積165m²)を2棟用意し、1棟を温室密閉による一時的高温処理、他の1棟を常時開放として‘アルファ節成’、‘あさかぜ’、‘アンコール10’、‘ハミング’、‘北進’、‘黒さんご’、‘南極1号’、‘南進’、‘なおよし’、‘夏節成’、‘夏すずみ’、‘オナー’、‘ピックル’、‘プリッコ’、‘さちかぜ’、‘相模半白節成’、‘シャープ301’、‘霜不知地這’、‘聖護院’、‘翠星節成’、‘大将’、‘つばさ’の22品種を栽植した。2001年6月6日に播種し、7月6日にガラス温室に畦間160×株間50 cm (125株/a)の栽植密度で定植した。施肥は、基肥を与えず、N:P₂O₅:K₂O= 1.4:0:1.4kg/aを5回に分けて施用した。主枝は15節、1次側枝は2節でそれぞれ摘心し、2次側枝以降は原則として放任した。午前11時30分から13時20分までの間、毎日、温室の換気設定温度を45℃とし、内気温がそれ以下のときは密閉されるようにした。他の時間帯は、雨天、強風時を除き、天窓、側窓が

全開となるようにした。窓の開閉は温室中央、高さ1.5mに設置された温度センサーの値によって自動的に制御した。

サリチル酸の分析にはキャピラリー電気泳動法を用いた。9月6日に1品種あたり2次側枝の10葉を採取し、直ちに凍結した。次に10倍量のイオン交換水を加えて磨砕後、遠心上清を採取した。続けて0.45 μmのメンブレンフィルターでろ過した後、分子量10,000の限外ろ過を行って、以下の条件で分析し、抽出液あたりの含有量(μg/ml)として表した。

システム：Agilent Technologies CE G1600A

泳動バッファ：10mMホウ酸緩衝液, pH9.0

キャピラリー：fused silica, l=72cm, L=80.5cm,
id=75mm

泳動条件：injection: 50mb, 2 s, temp.: 25℃,

voltage: 30KV,

detection: sig. 200/4nm,

ref.: 450/100nm.

イ 温湯浸漬後の葉中サリチル酸濃度の経時的推移

品種‘霜不知地這’を1穴5×5 cm, 25穴連結プラスチックセルトレイに播種し、25℃, 12時間日長の人工気象室(床面積10m²)で育成し、本葉1枚が展開した苗を準備した。熱帯魚飼育用のガラス製水槽(60×36×30 cm, 容量56リットル)とヒーター(500W×2本)を用い、上面まで水を入れてサーモスタットで45℃に保った。温湯浸漬処理は、セルトレイを鋏で切り離し、上下を逆にしてキュウリの地上部のみを2分間、浸した。処理前ならびに処理直後、1.5, 3, 6, 12, 24, 48時間後に各10個体の本葉第1葉を採取し凍結粉碎した。葉5gに対し90%メタノール20mlの割合で磨砕し、3000rpmで30分間の遠心分離後、上清を採取した。次に沈殿物に対し100%メタノール20mlを用いて同様の操作を行い、両者を合わせて90%メタノールで40mlにメスアップし抽出液とした。この抽出液1mlを40℃で乾固させた後、水4mlで80℃, 10分間懸濁し、0.45 μmのフィルターでろ過した。ろ液1mlに酢酸緩衝液

(pH5.0)1mlと酢酸エチル:シクロヘキサン=1: 1からなる抽出溶媒2.5mlを加えて1000rpm, 10分間の遠心分離後, 上層を採取して乾固し, 20%メタノール1mlに溶解した(遊離サリチル酸). また, ろ液1mlにアーモンド製β-グルコシダーゼ3単位を含む酢酸緩衝液1mlを添加し, 37℃, 6時間後に塩酸50μlと抽出溶媒2.5mlを加えて同様の操作を行った(総サリチル酸).

分析はHPLC (カラム: ODS, 移動相: 20%メタノール/20mM酢酸ナトリウム緩衝液, pH5.0)を用い, 励起波長295nm, 検出波長370nmの蛍光検出器を用い, 生葉重あたりの含有量(μg/g)で表した. 各試料の分析は3回の反復を行った.

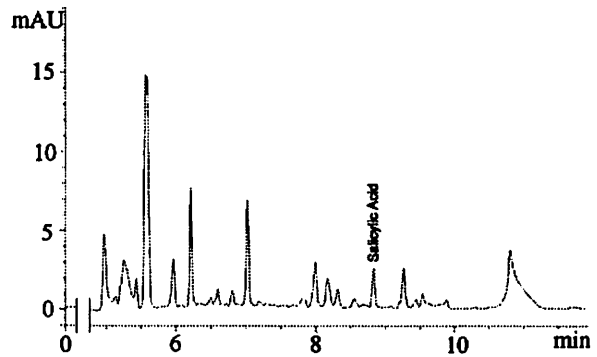
(2) 結果および考察

ア 温室密閉による一時的な高温処理が葉中サリチル酸濃度におよぼす影響

キャピラリー電気泳動において, 試料注入後, 約8.8分の位置にサリチル酸と思われるピークが認められ, 添加回収試験により, サリチル酸と確認した(第17図). 22品種中, 18品種において, 一時的な高温処理によるサリチル酸の増加が認められたが, 増加レベルは品種により異なった(第18図). 全品種合計では, 平均±S.E.が, 常時開放では11.16±3.96μg/mlに対して一時的な高温処理14.98±5.55μg/mlとなり, t検定で1%レベルの有意差が認められた. もっともサリチル酸含量の増加がみられた品種は, ‘夏節成’の4.28倍であり, 次いで‘霜不知地這’, ‘聖護院’, ‘さちかぜ’の順であった. しかし, サリチル酸含量と品種群や生態型との関係は判然としなかった.

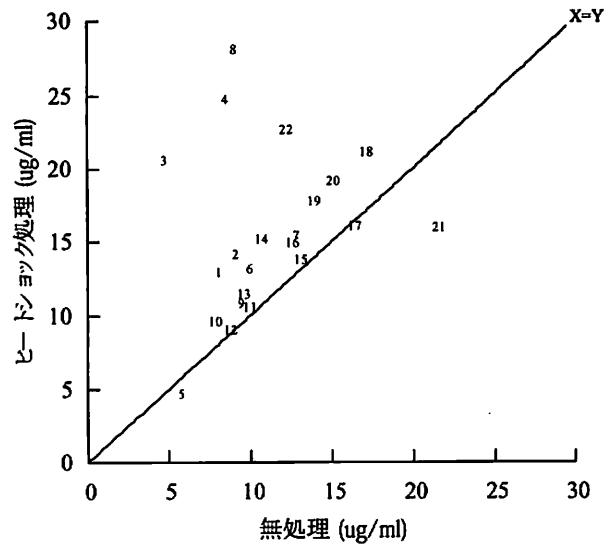
イ 温湯浸漬後の葉中サリチル酸濃度の経時的推移

温湯浸漬処理後3時間目までは遊離サリチル酸, 総サリチル酸はそれぞれ20μg/g, 30μg/g以下であったが, その後上昇し, 遊離サリチル酸は12時間後, 総サリチル酸は24時間後にピークに達した(第19図). 処理前の濃度に対するピーク時の増加倍率はそれぞれ2.8倍, 21.4倍であった.



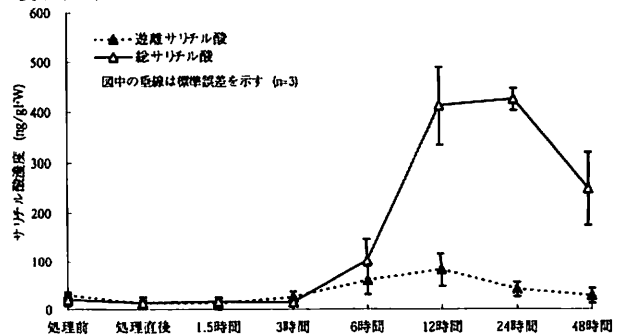
第17図 キュウリ‘南極1号’の葉搾汁液を用いたキャピラリー電気泳道のクロマトグラム

System‘Agilent Technologies CEG1600A’, buffer: 10mM tetraborate, pH9.0, capillary: fused silica, l=72cm, L=80.5cm, id=75mm
Injection: 50mb, 2s, temp: 25℃, voltage: 30KV, detection: sig.200/4nm, ref: 450/100nm



第18図 無処理葉と一時的な高温処理葉で葉中サリチル酸(SA)含量の比較

1:シャープ301,2:相模半白節成,3:夏節成,4:霜不知地這,5:北進,6:大将,7:翠星節成,8:聖護院,9:あさかぜ,10:ピックル,11:オナー,12:プリック,13:南進,14:つばさ,15:アンコール,16:ハミング,17:黒さんご,18:なおよし,19:アルファ節成,20夏すずみ,21:南極1号,22:さちかぜ



第19図 温湯浸漬処理後のキュウリ葉中サリチル酸濃度の経時的推移

Ishiiら(1962)は、イネ葉中にサリチル酸が含まれていることを発見し、ニカメイガ幼虫の成育阻害、イネいもち病菌、イネごま葉枯病菌の胞子発芽阻害への関与を報告し、サリチル酸が直接、病害虫に作用しているものと考えた。その後、Dempseyら(1999)が数多くの研究を総括しているように、植物体中に含まれるサリチル酸についての研究が進められ、そのシグナル伝達物質としての役割が明らかにされてきた。すなわち、植物体が病原性微生物に感染すると数分以内に細胞内で活性酸素が増加し、細胞壁の結合やリグニン化を促進することによって細胞壁が強化され、感染の拡大を制限する。また、Gプロテイン、プロテインキナーゼ、フェニルプロパノイド経路などの関連遺伝子も活性化する。サリチル酸はフェニルプロパノイド経路で最初に働く酵素であるフェニルアラニンアンモニアリアーゼ(PAL)と同時に合成され、PALはさらにサリチル酸を合成する。続いてサリチル酸はシグナル伝達物質としてパーオキシダーゼ、キチナーゼなどのPRタンパク質を誘導し、SARの発現に至る(Brogieら 1991, Alexanderら 1993, Liuら 1994, Logemannら 1994, Jachら 1995, Delaneyら 1995, Lawtonら 1996)。逆に、サリチル酸の合成能力を失ったタバコやシロイヌナズナの突然変異体は、病原性微生物に感染してもSARを発現できない(Gaffneyら 1993, Vernooijら 1994)。

病害に感染したタバコのサリチル酸濃度は、健全個体に比べて感染葉で20倍、同一個体内の非感染葉でも5倍に上昇することが知られている(Malamyら 1990)。病原菌を接種したキュウリでは、接種した微生物や時間経過とともにサリチル酸濃度の推移は異なるが、無接種個体に対して数倍に増加することが報告されている(Metrauxら 1990)。本試験で一時的な高温処理によりサリチル酸濃度が上昇した事実は、フェニルプロパノイド経路の防御反応が活性化されたことを強く示唆している。Kubo・Sato (2002)は、サリチル酸誘導性のPRタンパク質 *Cucumis*

sativus pathogen-induced protein 1 (*CuPIL*)(Marroら unpublished)が、高温ストレスにより誘導されることを、また、久保ら(2002)は、45℃の温湯浸漬処理をしたキュウリの葉で、パーオキシダーゼ遺伝子が黒星病菌を接種した葉と同等の量、速度で発現することを報告している。森下ら(2002)は、‘夏節成’をはじめとするいくつかの品種は、うどんこ病に対して20℃では罹病性だが、26℃では抵抗性となることを示しており、抵抗性反応が温度依存的に発生することは明らかである。

試験aで観察されたサリチル酸濃度の増加は最大で4.28倍であり、上記の報告等と比較してやや低く感じられるが、サリチル酸は単体では植物体に有害であるため、生成後速やかにグルコシドトランスフェラーゼによってβ-グルコシド態となり、無毒化される(Enyedi・Raskin 1993)。このため、施設に植栽された植物体に対して数十日単位の反復で一時的な高温処理を施した場合、グルコシドトランスフェラーゼやその後の分解系が活性化され、遊離体での濃度は低下した可能性が考えられる。試験bでは、遊離サリチル酸の増加倍率が最大2.8倍に過ぎなかったのに対して総サリチル酸の増加量は21.4倍に達したことも、この推察を支持している。この結果から、キュウリが高温に遭遇した後3~24時間の間に葉中サリチル酸濃度が高まり、SARのシグナルとして作用するものと考えられた。

3. 温湯浸漬処理による黒星病抵抗性の誘導

前項で、高温ストレスはサリチル酸を介して病害抵抗性を誘導する可能性が示唆された。そこで、本項では、温湯浸漬法を用い、処理を行った個体に対して接種試験を実施し、高温処理の効果を確認した。

(1) 材料および方法

ア 試験1. 温湯浸漬時間の検討

品種ならびに温湯浸漬の方法、手順は前章の試験bと同様とした。浸漬時間は1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128分ならびに無処理とし、1処理

あたり5株を供試した。処理を終えた株は、再び人工気象器で栽培し、7日後に処理の影響を観察した。

イ 試験2. 温湯浸漬処理による病害抵抗性の誘導に要する時間

黒星病菌接種の前日ならびに2, 3, 4, 5, 6, 7, 8日前に1回、温湯浸漬処理を行う計8処理と無処理、無処理かつ病原菌無接種の計10処理を設け、試験1. に準じて温湯浸漬処理を行った。品種は‘霜不知地這’、温湯浸漬時間は2分間とした。接種に使用したキュウリ黒星病菌 (*Cladosporium cucumerinum*) は、(独)農業生物資源研究所ジーンバンクから分譲を受けた菌株 (ID: 365055) を用いた。菌株をポテトデキストロース培地で培養して得た分生胞子を採取し、400倍の光学顕微鏡で1視野あたり140個となるように脱イオン水で希釈して孢子けん濁液を作成した。接種は、株から初生葉を切除して、水3mlを含ませたる紙2枚を敷いた直径9cmのシャーレに葉裏を上にして置き、1処理あたり4個体、1葉につき孢子けん濁液50 μ lを葉裏の中央部にピペットで滴下した。接種後、シャーレをテープで密封し、25 $^{\circ}$ C、暗所で培養し、7日後に病斑部の縦径 \times 横径(mm)を測定した。

ウ 試験3. 温湯浸漬処理の回数が病害抵抗性の誘導におよぼす影響

温湯浸漬処理の回数を8水準とし、回数が病害抵抗性の誘導におよぼす影響を検討した。8回処理は接種9日前から前日まで1日1回計8回の温湯浸漬処理を行い、7回処理、6回処理、5回処理、4回処理、3回処理、2回処理、1回処理も同様に温湯浸漬処理を行った。試験材料ならびに方法、調査方法は試験2. に準じた。

エ 試験4. 温湯浸漬処理により誘導される黒星病抵抗性の品種間差

‘南進’、‘あさかぜ’、‘さちかぜ’、‘つばさ’、‘霜不知地這’、‘Vロード’、‘ピックル’、‘大将’、‘夏すずみ’、‘ハミング’、‘南極1号’、‘シャープ301’、‘北進’の13品種を用いて、温湯浸漬法により誘導される黒星病抵抗性の品種間差を比較

した。調査個体数を10個体とした他は試験2. に準じ、育苗後、温湯浸漬処理を行った翌日に黒星病菌を接種した。調査は、全葉面積における病斑部の大きさを肉眼で0(無)、1(微)、2(少)、3(中)、4(多)、5(甚)の6段階で評価した。

(2) 結果および考察

ア 試験1. 温湯浸漬時間の検討

温湯浸漬時間がキュウリの葉におよぼす影響についてみると、浸漬時間1分、2分では葉やけ等、外観上の障害は認められず、無処理と変わらなかった(第11表)。4分では、温湯浸漬処理翌日から徐々に葉縁部が白化し、数日後には明瞭なチップバーンとなった。8分では、葉の1/3以上に葉やけ、萎縮が発生した。16分以上では、傷害は葉だけにとどまらず、株全体が枯死した。以上のことから、温湯浸漬処理の時間は、2分間が適当であると判明した。

第11表 45 $^{\circ}$ Cの温湯への浸漬時間がキュウリの葉におよぼす影響

浸漬時間(分)	葉の障害程度 ²⁾ y
0	-
1	-
2	-
4	+
8	++
16	+++
32	+++
64	+++
128	+++

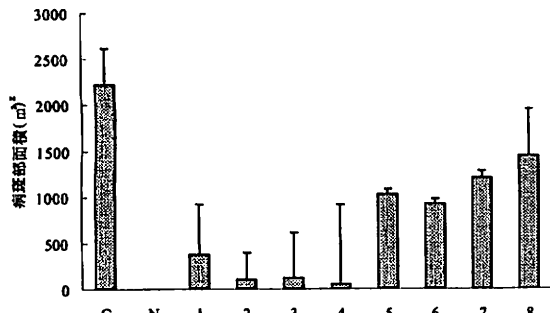
²⁾処理7日後に調査

y: 外観上の変化無し, +: 全体の1/3未満の葉やけ症状,
++: 全体の1/3以上の葉やけ症状, +++: 枯死

イ 試験2. 温湯浸漬処理による病害抵抗性の誘導に要する時間

温湯浸漬後、接種までの日数によってF検定で有意な差が認められた(第20図)、無接種では発病はなく、無処理は病斑部面積が最大となったのに対し、温湯浸漬後1~4日の葉では病斑部面積が小さく、5~8日ではやや多く、無処理と無接種の中間となった。この結果、温湯浸漬処

理は黒星病抵抗性を誘導し、その持続期間は4日程度であることが明らかになった。

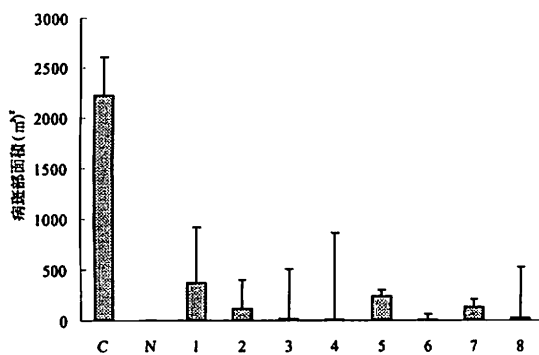


第20図 温湯浸漬後、キュウリ黒星病菌接種までの日数が発病程度におよぼす影響

C:無処理, N:無処理・無接種, 1-8:温湯浸漬処理から黒星病菌接種までの日数
 ²病斑部の縦径×横径 (m²)
 図中の垂線は標準誤差(n=4)を示す
 温湯浸漬の回数, 時間および温度:1回, 2分間, 45℃

ウ 試験3. 温湯浸漬処理の回数が病害抵抗性の誘導におよぼす影響

温湯浸漬の回数によってF検定で有意な差が認められた(第21図)。無接種では発病はなく、無処理は病斑部面積が最大となったのに対し、温湯浸漬処理を行ったものはいずれも病斑部面積が低く、最大でも無処理の5分の1程度であり、処理間の差は認められなかった。この結果、黒星病抵抗性は1回の温湯浸漬処理で十分誘導され、反復処理は不要と考えられた。

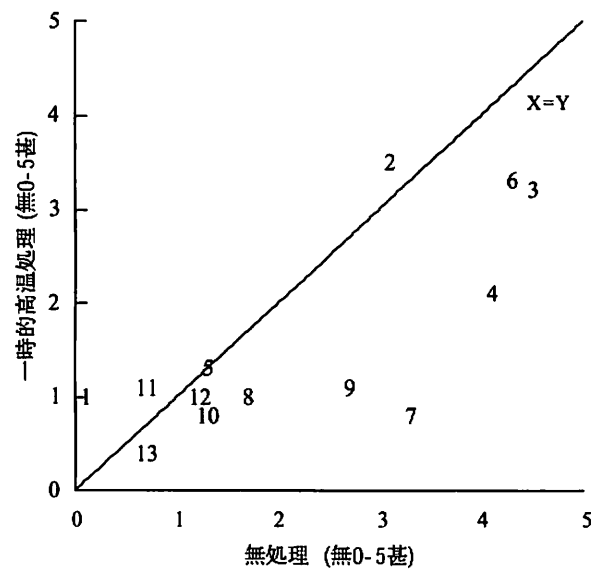


第21図 温湯浸漬の回数がキュウリ黒星病の発病程度におよぼす影響

C: 無処理, N: 無処理・無接種, 1-8: 温湯浸漬処理の回数
 ²病斑部の縦径×横径 (m²)
 図中の垂線は標準誤差(n=4)を示す
 温湯浸漬の回数, 時間および温度:1回, 2分間, 45℃

エ 試験4. 温湯浸漬処理により誘導される黒星病抵抗性の品種間差

供試した13品種中、9品種で温湯浸漬処理により黒星病の病斑が小さくなり、抵抗性が誘導されたことが示された(第22図)。中でも、'夏すずみ'(9)、'霜不知地這'(7)、'つばさ'(4)では、温湯浸漬処理の効果が大きかった。このことから、温湯浸漬処理で誘導可能な抵抗性には品種間差が存在することが示唆された。



第22図 無処理葉と一時的な高温処理葉での黒星病発病程度の比較

1:南進,2:あさかぜ,3:さちかぜ,4:つばさ,5:Vロード6:ピックル,7:霜不知地這,8:大將,9:夏すずみ,10:ハミング,11:南極1号,12:シャープ301,13:北進

これまでに行った栽培試験において、温室密閉による一時的な高温処理の病害虫抑制効果を検討してきたが、同一温室内で処理の強度や頻度を変えて処理をすることはできないため、処理水準を多くとることができない。また、栽培前歴もSARの発現に影響する可能性があるため、1回の栽培につき1回しか接種試験を行うことができない。そこで、ここでは、幼苗を材料にし、処理が確実で、処理水準を設けやすい温湯浸漬法による接種試験法を用い、培養、接種が容易な黒星病菌(Narusakaら 1999)を使った一時的な高温処理の病害抵抗性誘導効果を評価した。前節

では、一時的な高温処理を施したキュウリの葉中でサリチル酸濃度が上昇したことから、フェニルプロパノイド経路の病害抵抗性反応が発現した可能性が示唆された。そこで、温湯浸漬法による一時的な高温処理技術を採用し、接種試験を行ったところ、キュウリの葉に病害抵抗性が発現したことが確認された。Wagenbreth (1968)はポプラで50℃、90秒、Yarwoodら(1969)はトウモロコシで55℃、5秒、また、山本・谷(1987)は、エンバクで35℃、数時間の温湯浸漬処理を行うと数日間、罹病性個体が抵抗性になる現象をすでに報告している。一方、Chamberlain・Gerdmann (1966)はダイズで44℃、60分、Ouchiら(1976)はオオムギで45℃、45分、Ikegamiら(1981)はイネで55℃、10～15秒の温湯浸漬処理により罹病性がより増進し、罹病性の変化は表皮の物理的、化学的変化が原因であると考察している。逆に吉田・大口(1988)は、ダイコンの根に熱処理することで組織構造が変化し、べと病菌が寄主を認識できなくなるため吸器形成が抑制されたと報告しており、熱による植物体構造の物理的、化学的変化が病害感染の成否に深く関わっていることが示唆される。キュウリでは、培養液の浸透圧ストレスがべと病抵抗性を誘導する(田中 2000)など、高温以外の環境ストレスと病害抵抗性反応が重複したものであることを示す報告もある。本試験においても、温湯浸漬処理による高温ストレスが、擬似的に病原菌感染の刺激として働き、その結果、病害抵抗性反応が誘導された可能性が考えられる。以上のことから、45℃、2分の温湯浸漬処理だけで高温ストレスによる病害抵抗性の誘導は可能であることが明らかになった。

第6章 温室密閉による一時的な高温処理の実証栽培

1. はじめに

第2～5章の結果から、高温ストレス耐性に優れた品種‘大将’を用い、管理作業が中断する正午前後に内気温45℃が1時間、持続するような換気設定を行うことで、収量を確保しながら病害虫抑制効果と労働作業性を両立しうることが可能と判明したが、ダニ類に関しては抑制効果が低く、問題が残った。また、病害虫の抑制ができれば、必ずしも温室密閉を毎日、行う必要はなく、収穫盛期以降、むしろ処理回数を少なくした方が、温室密閉作業を行う労力を節減できる上、着果数を確保できると思われた。逆に、天候不順時の対応も必要と考えられた。そこで、本章では、天候や病害虫の発生状況をみながら温室密閉の回数を調整するとともに農業散布を組み合わせ、温室密閉だけでは防除が困難なダニ類を抑制する実証栽培を行い、実用技術の確立を目指した。また、品種‘大将’は、温室密閉による一時的な高温処理にもっとも適した品種であると思われるが、この品種は高温下でも生育が良好であることから、主に天窓のないビニールハウスの主力品種として選択され、ガラス温室や硬質プラスチックフィルムハウスが主体の神奈川県の促成トマト裏作では、あまり栽培されていない。そこで、当作型の代表的な品種である‘アンコール10’を使用した場合の収量を調査する目的から、2001年に‘アンコール10’を比較品種として用いた。

2. 天候不順年における実証栽培(2001年)

2001年は8月以降、天候がきわめて不順に経過し、本研究を遂行するには厳しい条件となったが、一時的な高温処理の頻度や化学合成農薬の併用などを状況に応じて対応し、実用性の検証を行った。

(1) 材料および方法

ガラス温室(施設面積165m²)1棟を使用し、‘大

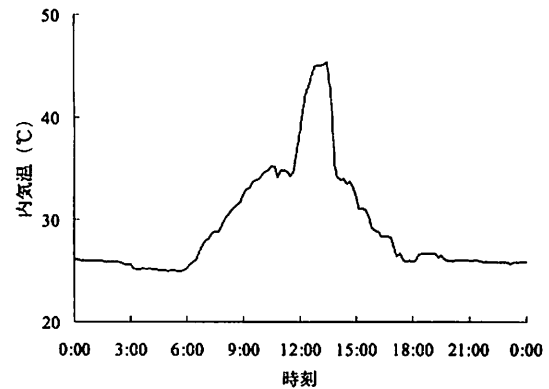
将', 'アンコール10'の2品種に, 慣行防除区ならびに無防除区を設け, 計4区とした。

2001年6月6日にポリ鉢に播種し, 発芽後, 台木'ひかりパワー'に呼び接ぎした後, 7月6日にガラス温室に定植した。栽植密度は畦幅160×株間50cm(125株/a)とした。基肥は与えず, 追肥のみをN:P₂O₅:K₂Oが合計1.4:0:1.4kg/aとなるように5回に分けて施用した。仕立て方は, 摘心栽培法とし, 主枝を15節, 第1次側枝を2節で摘心し, 第2次側枝以降は原則として放任した。定植日から7月16日までは温室を常時開放し, 翌17日以降は, 温室中央部, 高さ1.5mに設置した温度センサーの値を基準として, 窓の開閉を自動的に制御した。温室密閉は11時30分から13時30分までの換気温度を40℃または45℃に設定することによって行った。晴天日における45℃の持続時間は1時間程度であった。7月17日から22日まで毎日, 処理時間帯の換気温度を40℃としてキュウリの高温馴化を図り, 23日の収穫開始とともに45℃での温室密閉を開始した。前年までの栽培と異なる点として, 当日午前中の天候が曇雨天の場合は側窓を開放し, 温室密閉を行わないこととした。収穫調査は1日1回行い, 1果重70g以上の果実の収量を調査した。防除区は8月21日, 31日の計2回, アゾキシストロビン水和剤, トリフルミゾール水和剤, クロルフエナピル水和剤, テブフェンピラド乳剤を用い, 20リットル/aの水量で農薬散布を行った。9月10日に病害虫の発生状況を調査した。調査は, 地上高120から160cmの葉100枚における発病葉数, 寄生葉数を調査した。

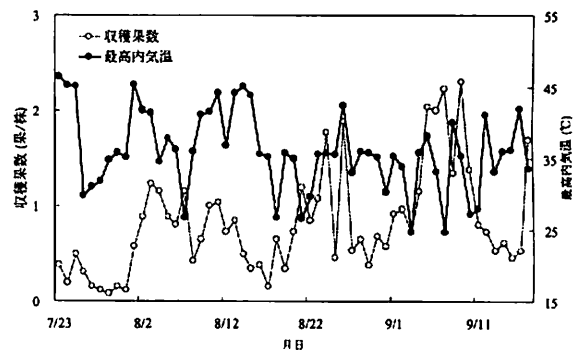
(2) 結果および考察

第23図に, 晴天日の事例として8月1日の内気温の推移を示した。11時30分に天窓, 側窓を密閉後, 内気温は急速に約10℃上昇し, 12時30分頃から約1時間, 45℃が持続した。この間, 高温, 強日照に経過すると, 密閉中に内気温が45℃を超え, 天窓, 側窓が自動的に開いた結果, 湿度が急激に低下し, 上位2~3葉に葉やけが発生することがあった。その後, 13時20分に窓を

開放すると内気温は急激に低下した。収穫期間中の最高内気温の推移をみると, 8月15日までは好天が続き, 最高内気温が45℃, 40℃を超えた日は24日間で, それぞれ5日, 12日あった。これに対して8月16日以降は曇雨天が多く, 33日間で, それぞれ0日, 4日であった(第24図)。



第23図 キュウリ栽培温室における内気温の日変化(2001年8月1日)



第24図 キュウリ栽培温室における収量と内気温の推移(2001年)

病害虫についてみると, 8月上旬までは病害虫はほとんど見られなかったが, 以降, うどんこ病, べと病, ダニ類, オンシツコナジラミ, ワタヘリクロノメイガ, アブラムシ類がスポット的に発生した。このうち, オンシツコナジラミ, ワタヘリクロノメイガ, アブラムシ類は温室密閉中に最高内気温が40℃以上に達した処理に2~3回, 遭遇すれば抑制できた。しかし, 8月中旬以降, ほとんど晴天がなく, 温室密閉ができなかったため, うどんこ病, ダニ類が発生し始めた(第12表)。このため, 農薬散布による防除を10日おきに2度行い, これらを防除した。

40℃の生存率は、有用昆虫のチリカブリダニで2時間(真梶ら 1978), ミナミキイロアザミウマでは1時間以内(小山・田中 1990, 小山・松井 1991), ミカンキイロアザミウマでは2時間以内(小山 1999, 小山・松井 1999), タバココナジラミは5時間以内(小山・松井 1994a, 1994b), オンシツコナジラミは3時間以内(小山・松井 1995, 1996)と報告されている。本試験の場合でも、多くの害虫は、高温で死ぬか繁殖行動が抑制されたことが密度抑制の主因と考えられるが、植物体内に集積したサリチル酸のような有毒物質を摂食することによる効果も考えられる(Ishiiら 1962)。2001年は8月中旬以降、温室密閉の効果が上がらず、農薬散布に頼ったが、慣行栽培では、夏期は、10日に1回以上の農薬散布作業が必要である(神奈川農総研 2002)ことに比べると、温室密閉は、防除回数を顕著に削減する技術として有効と考えられた。収量は、収穫期前半は少なく、収穫期後半に増加する傾向があった。高温、多湿条件下では、キュウリの開花後、7~8日程度で収穫となる(阿部 2000)。キュウリの収穫本数は、収穫日3~7日前の最高内気温と負の相関が認められたことから(第13表)、収穫期前半に低収となった大きな原因として、高温による幼果の落果や発育抑制が考えられた。収穫期前半は天候が良く、密閉中に内気温が換気設定温度に達して天窓、側窓が開いて湿度が低下し、著しい蒸散が行われた結果、葉内に水ストレスが発生して光合成速度が低下したことが原因と考えられた。また、収穫期後半、天候不順のため温室密閉が行えず、病害虫は発生したが、高温による落花が少なかったことが、後期

収量が多かった原因と考えられた。合計収量をみると、'アンコール10'は防除区、無防除区ともに'大将'より低収であった(第14表)。トマト裏作の収穫期間50日の施設雨よけキュウリの、当地域での平均収量は480kg/aである(神奈川農総研 2002)。これに比べて、本年度の'大将'では無防除でも上物収量434kg/aを得ており、ほぼ実用レベルに達していると判断された。以上のことから、キュウリの着果が少ない収穫初期は、天候をみながら連日の処理を行って病虫害を軽減するとともに側枝の発生を促し、収穫盛期以降は少なくとも8日以上の間隔をあけて処理することで収量を確保することが、実用的には適切な頻度であることが示された。また、天候不順で一時的な高温処理が行えない場合は、早めに薬剤防除を行うことが化学合成農薬使用量を減らす上で重要と考えられた。

3. 高温・強日照年における実証栽培(2002年)

これまでの栽培試験により、日中温室密閉の問題点として、密閉時に換気設定温度45℃に達して天窓が開いて湿度の急激な低下を招き、ダニ類に対する抑制効果の低下や葉やけ、側枝伸張の不良による低収があると考えられた。また逆に、曇雨天が続き温室密閉ができないこともあった。そこで2002年は対策として、正午前後の時間帯に限らず、午前中の収穫管理作業が終わり次第、処理を開始することとし、強日射時には45℃に達した時点で不織布製の上部保温カーテンを用いて遮光することにより温度上昇を抑えた。また、収穫盛期に好天が続いた場合であっても温室密閉の頻度を10日に1~2回程度に

第12表 温室密閉による一時的な高温処理が病害虫抑制におよぼす影響

化学的防除 ²	病害虫発生状況 ³						
	アザミウマ類 ⁴	オンシツコナジラミ	ダニ類 ⁵	アブラムシ類 ⁶	べと病 ⁷	うどんこ病 ⁸	
+	0	0	0	0	0	0	
-	0	0	11	0	0	5	

² 化学的防除(+)区は防除区は8月21日、31日の計2回、アゾキシストロピン水和剤、トリフルミゾール水和剤、クロルフェナビル水和剤、テブフェンピラド乳剤を用い200リットル/10aの水量で農薬散布を行った。

³ 調査日:2001年8月10日

⁴ 100葉あたり寄生葉数

⁵ 100葉あたり発生葉数

第13表 キュウリ果実の肥大中に遭遇した最高内気温が収穫本数におよぼす影響

収穫までの日数	収穫果数と過去の最高内気温の相関関係	
	2001年 ^z	2002年
0	-0.148	0.054
1	-0.031	0.038
2	-0.256	-0.019
3	-0.360 ** ^y	-0.088
4	-0.349 *	-0.103
5	-0.343 *	-0.114
6	-0.477 **	-0.021
7	-0.359 **	0.232
8	-0.252	0.324 **
9	-0.053	0.227
10	-0.024	0.127

^z 2001年: n=57, 2002年: n=61

^y **, *はそれぞれ, 1%レベル, 5% レベルで有意であることを示す

第14表 温室密閉による一時的な高温処理がキュウリの収量におよぼす影響

品種	化学的防除	総収穫果数 ^{z,y} (果/a)	上物果数 ^x (果/a)	上物果重 (kg/a)	上物果割合 (%)
大将	+	5909	5144	496	87.1
	-	5115	4548	434	88.9
アンコール10	+	4514	3779	391	83.7
	-	4865	4125	421	84.8

^z 収穫期間: 2001年7月23日~9月17日

^y 収穫果の基準: 80g以上

^x 上物果の基準: 曲がり4cm以内

抑え, この条件で病害虫が抑制できない場合は, 早期に農薬散布を行うこととし, 実用的な処理法を再度確認した。

(1) 材料および方法

品種‘大将’, 台木品種‘ひかりパワー’を2002年6月1日に連結ポットに播種し, 接ぎ木後, 6月19日にガラス温室(施設面積165m²)に定植した。栽植密度は畦幅160cm×株間45cm(139株/a)とし, 施肥ならびに仕立て方は前年同様とした。定植日から7月20日までは温室を常時開放し, 21日の収穫開始とともに一時的な高温処理を開始した。窓の開閉は, 温室中央部, 高さ1.5mに設置した温度センサーにより自動的に制御した。7月21日から27日まで毎日, 処理時間帯の換気温度を40℃としてキュウリの高温馴化を図り, 28日の収穫開始とともに45℃での高温処理を開始した。

処理開始時刻はあらかじめ決めず, 午前中の収穫・管理作業終了後から2時間を高温処理にあてた。高温処理の実施は, 8月10日までは毎日, それ以降は概ね10日に1~2回程度を目安とし, 当日午前中の天候ならびに収量, 病害虫の発生状況を勘案して決定した。8月27日に全試験区にトリフルミゾール水和剤, ミルベメクチン乳剤の散布を20リットル/aの水量で行った。7月23日から約10日おきに計7回, 地上高120から160cmの葉100枚における発病葉数, 寄生葉数を調査した。

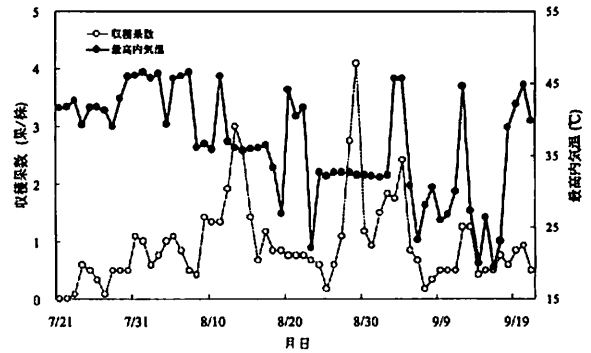
(2) 結果および考察

午前の収穫管理作業の終了は10~11時であり, その直後から温室密閉を開始した。また, 密閉中に内気温が45℃に達した時点で不織布製の上部保温カーテンを閉めて遮光することによって

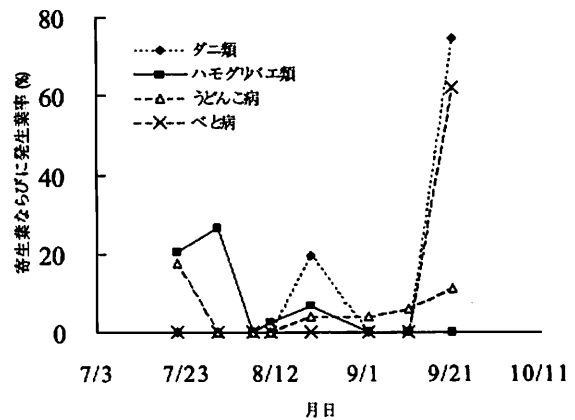
温度上昇が抑制され、天窗、側窓の密閉状態が維持された。処理の経過についてみると、収穫開始から7日間、40℃で高温馴化処理を行った後、内気温が45℃に達しなかった日を含めて15日間連続して、その後は8月20、21、22日、9月3、4、14、19、20日に温室密閉を行った。全収穫期間63日中、最高内気温が45℃、40℃を超えた日は、それぞれ11日、24日であった。8月中旬および下旬に一時、天候不順があったが、前年に比べて晴天日が多かった(第25図)。収穫初期にはトマトハモグリバエの寄生が目立ち、被害葉数は急速に拡大した。このため、7月下旬から8月上旬にかけて温室密閉を連日行ったところ、葉中の幼虫ならびに、葉上で蛹化した個体の死亡が多数確認され、8月12日の調査では生存個体はほとんど観察されなかった。一方、カンザワハダニを主とするダニ類は8月中旬からスポット的な発生が認められ、高さ120~160cmでの寄生葉率は約20%に達した。また、うどんこ病の発生も認められた。このため、8月27日に殺ダニ剤ならびに殺菌剤の散布を行ったところ、9月1日にはダニ類の被害葉数は減少した。それ以外の病害虫はほとんど認められなかった(第26図)。収量についてみると、上物果収量は578kg/aに達し、目標を超えた(第15表)。キュウリの収穫本数は、収穫8日前の最高内気温と正の相関があり、前年と異なった。このため、高温障害による落果が収量に影響したとは考えられなかった(第13表)。この原因は明らかでないが、一時的な高温処理が8~14日に1回程度の頻度となったため、前年とは逆に、処理を行った時点で着生していた蕾や、開花直後の幼果が落果し、着果負担が一時的に減った結果、その後の温室密閉を行わない期間の落果が少なくなったこと、遮光により湿度が高く維持された結果、高温ストレスの影響自体が小さかったことが影響として考えられる。

以上のことから、温室密閉による一時的な高温処理は、広範囲の病虫害の抑制に有効であり、慣行の化学合成農薬使用量を大幅に削減するこ

とが可能である。ただし‘大将’のような耐暑性の強い品種を用いても、落果などの悪影響が認められるため、収穫盛期以降の処理頻度は、開花から収穫までに要する7~8日程度よりも長いインターバルで処理をすることが適当と考えられた。



第25図 キュウリ栽培温室における収量と内気温の推移(2001年)



第26図 キュウリ栽培温室における病害虫の推移(2002年)

薬剤処理:8月27日にトリフルミゾール水和剤、ミルベメクテン乳剤を200リットル/10aの水量で散布した

第15表 温室密閉による一時的な高温処理がキュウリの収量におよぼす影響

総収穫果数 ^{a,y} (果/a)	上物果数 ^a (果/a)	上物果重 (kg/a)	上物果割合 (%)
6643	5844	578	88.0

第7章 総合考察

国内のキュウリ生産量は減少、価格は横ばいの状況にあり、生産者の作付け意欲も低下している。原因として、不作時の輸入が定着し、価格高騰が期待できなくなっていること、単位面積あたりの投下労働時間が多いこと、高温多湿に維持された施設内での収穫作業や農薬散布作業が、農業後継者世代に敬遠されていることなどが挙げられる。また、都市近郊産地においては、頻繁な農薬散布作業が周辺住民とのトラブルを引き起こしていることも栽培面積の減少につながっている。今後、神奈川県のような都市近郊、中小規模の農家がキュウリの生産を継続していくためには、生産コストの削減、省力化技術の開発はもちろん、地元消費者に安全、新鮮をアピールし、地場消費を維持、振興することが必要と考えられる。そこで、本研究では、生産者、消費者双方から要望の高い、キュウリの減農薬栽培技術について、一時的に温室を密閉することによる高温処理(一時的な高温処理)による病害虫防除の実用化を検討した。

1. 高温ストレス耐性の新しい評価法の提案

従来、高温ストレスに対する作物の反応は、「耐暑性」という言葉に代表されるように、暖地の暑い環境の中で、生産性を確保しうるかどうかにかんして主眼が置かれてきた。「暑さ」は、人間の体感による感覚的な表現であるから、本研究のように作物が生育適温を上回る環境条件に耐える能力を指す場合は、「高温ストレス耐性」と表現した方が、より適切と考えられた。また、既往の研究も、長時間にわたって高温が継続した状態での生態的反応を評価したものが多かった。評価法は、細胞膜熱安定性検定をはじめとして、いくつかの方法があるが、操作の煩雑さ、所要時間などに問題があった。Schreiber(1986)が開発したPAMクロロフィル蛍光測定装置を用いて測定された、いわゆる ΦII 値(光化学系IIが

吸収した光量子あたりの電子伝達量 [$\Phi II = (Fm' - Ft)/Fm'$]; Ft は光化学系IIが定常状態のときに一定強度の光を照射した場合の蛍光強度、 Fm' は、さらに閃光を照射し、光化学系IIの初期電子受容体 Q_A を瞬間的に全て還元したときの蛍光強度)は、暗適応などの前処理が不要な、簡便かつ正確な評価が可能とされる。しかし、我が国では使用事例が少なく、ストレス耐性の選抜技術としての利用法が確立していなかった。そこでまず、高温性作物から低温性作物までを包含した多種の野菜を用いて、高温ストレス耐性の評価方法を開発した。開発するにあたって、標準的な好適温度環境で栽培した個体に高温処理を施して測定した場合と、毎日1回、一時的な一時的な高温処理を施して栽培した個体に高温処理を施して測定した場合では、 ΦII 値の継時的な低下傾向に大きく差が表れることを見いだした。そこで、測定開始時から1時間ごとに5時間目まで測定した ΦII 値を積分値として算出すると、高温ストレス耐性の差を的確に示すことができた。高温遭遇歴のない環境で栽培した個体の積分 ΦII 値を作物本来の高温ストレス耐性、一時的な高温処理を与えた個体の ΦII 値に対する好適温度環境で栽培した個体の ΦII 値の比率を作物の高温馴化能として、分けて考えることで、一般的に知られている作物の温度特性をよく反映した分類が可能であった。二次元に展開した座標を用いて高温に対する反応の強弱を判定することは困難であるが、高温環境にもっとも適応した形態は、生育環境にかかわらず常に高温ストレス耐性を有することであろう。同じ作物でも、高温遭遇歴が異なると、高温ストレス耐性に大きな差が生じることがわかった。これは作物の高温馴化能によるものであり、作物の高温ストレスに対する反応を何らかの方法で評価する場合は、測定サンプルは、すべて同じ条件で育成されたものを使用しなければならないことが示唆された。また、この手法は、一点あたりの測定時間が数秒と、きわめて短く、1日あたり、のべ数千回の測定を問題なく行うことがで

きる。これは他の測定法にはない、特筆すべき点である。

2. 高温ストレス耐性を持つキュウリの品種選定

一時的な高温処理を施した条件と、無処理の条件でキュウリを栽培し、PAMクロロフィル蛍光測定装置により得た積分 Φ II値を比較することにより、キュウリの高温ストレス耐性ならびに高温馴化能の品種間差を明らかにした。我が国のキュウリは、かつては華北系、華南系などの品種群に大別できたが、今では雑種化が進み、非常に多様な品種が育成されている。特に、施設栽培においては、栽培期間が厳冬期を経過する促成、半促成栽培や、施設内気温が40℃を超える施設雨よけ栽培のように作型が分化し、それぞれに適した品種が開発された結果、高温に対する反応も品種によって大きく異なることが経験的に知られ、品種選定のポイントの一つになっている。そこで、PAMクロロフィル蛍光測定法を用いてキュウリ22品種の Φ II値を測定したところ、品種レベルであっても、これらの高温ストレス耐性や高温馴化能を評価することが可能であった。中でも‘大将’、‘夏すずみ’のような夏期の栽培に用いられる品種では、高温ストレス耐性が相対的に高く、反対に環境適応性が高く、盛夏期から晩秋にかけての余まき栽培に利用されてきた‘霜不知地這’のような品種では、高温遭遇歴がないと高温ストレス耐性が弱い反面、高温馴化能が高かった。

ところで、PAMクロロフィル蛍光測定装置で測定しているのは、クロロフィルの光化学系IIの高温ストレス耐性であり、高温ストレス下での光合成能力を反映する値ではあるが、収量性とは直接、結びつかない。なぜならば、収量は雌花着花数、結実数など、他の要因も多く影響するからである。そこで、‘大将’を含んだ実用5品種の栽培試験を行い、収量性の比較を行った。その結果、収量とPAMクロロフィル蛍光測定で得た積分 Φ II値の間には高い相関が見られた。

以上のことから、キュウリの場合は、積分 Φ II値を測定することで高温ストレス耐性の実用的な品種検索が可能であることが示され、年次を重ねた試験の結果、もっとも高温ストレス耐性が高いと判断された‘大将’を今後の試験材料として選定した。

3. 温室密閉による一時的な高温処理がキュウリの収量におよぼす影響

早朝4時30分から10時半まで、施設の換気温度を45℃に設定することによって、品種‘大将’をはじめとするキュウリ5品種は、生育が促進されて収量が増加することを明らかにした。温室密閉中、光合成は、高温による速度低下と、高湿度による速度増大という相反する要因のバランスの上に成り立つが、収量が増加したことは、高湿度条件がより強く作用したものと考えられた。冬春期の施設キュウリでは、従来、「蒸し込み」と称して午前中の内気温を30～35℃に保つ管理が行われている。果実伸長は積算気温に比例して早くなる(阿部 2000)が、側枝の発生数は変わらないとの否定的な見方もある(平間ら 2000)。本試験における、午前中45℃、1時間を目安にした処理では、明らかな増収効果が認められた。本研究では、生育調査は実施しなかったが、明らかに側枝の発生、伸長が良く、草勢も長期間維持された。光合成速度とは別の見方として、高温馴化の過程にアブシジン酸などのホルモンが関与していることを示唆する報告もある(Liら 1996)。アブシジン酸は、ジベレリンやオーキシンの作用を抑え、老化や休眠に関与すると考えられてきた。一方、それらの知見は合成ラセミ体を使用した実験に基づくものであり、近年の天然型アブシジン酸を用いた研究では、ジベレリンとの相互作用により生育促進、花芽分化促進、落果抑制など、相反する作用が報告されている(禿 1994)。本研究の範囲内では、一時的な高温処理が生育促進におよぼす機作までは明らかにできなかったが、今後、様々な角度から総合的に検討する必要があると思わ

れる。

4. 温室密閉による一時的な高温処理が病害虫抑制効果におよぼす影響

早朝4時30分から10時半まで、施設の換気温度を45℃に設定することによって、アザミウマ類、オンシツコナジラミ、アブラムシ類、ダニ類、べと病、うどんこ病など、常時開放区で観察される全ての病害虫を抑制することが可能であった。しかし、処理時刻を日中11時30分から13時30分とした場合は、ダニ類に対して効果が劣り、ダニ類の寄生葉が増えた結果、収量減となった。しかし、実用技術としてみると、早朝から昼までの時間帯は収穫・管理作業に必要であり、温室密閉を行うことは困難である。もとより、本研究は、農薬使用量、散布回数の削減によりキュウリ生産の省力化や低コスト化、地場消費の促進などを目的としたものであり、無農薬キュウリの特殊な栽培技術を開発しているのではない。ダニ類の発生初期に1~2回、殺ダニ剤を散布すれば、ダニ類抑制は容易であり、所期の目的は十分達成することができる。

高温による病害虫の直接的な抑制作用に関する今後の課題として、一時的な高温処理のような一時的で極端な高温高湿環境では、数種のダニ類、害虫では生存率に関する報告があるものの、多くの害虫や、特に病原菌の温度反応が明らかになっていないことである。上記の多くの例では40℃、数時間の処理で害虫の死滅が報告されているが、常に蒸散が行われている葉の表面温度は、内気温よりも低い。そこで本研究では、PAMクロロフィル蛍光測定法による高温馴化能ならびに高温ストレス耐性の測定結果を勘案して生育上、上限と思われる45℃を処理温度としたが、もし、より低い温度でも抑制される病害虫があれば、病害虫の発生状況に合わせて処理温度を下げるのが可能となり、栽培可能なキュウリの品種も広がると思われる。次に問題となるのが、キュウリが高温ストレスに対して馴化するように、処理回数を重ねるにしたがって

病害虫も高温に馴化する可能性があることである。今のところこうした報告は見あたらないが、本技術を、減農薬栽培技術のひとつと位置づけ、化学合成農薬を組み合わせた効果的、総合的な防除体系を確立することが重要と考えられる。

5. 一時的な高温処理による病害抵抗性付与の発現

一時的な高温処理が病害抵抗性を誘導した可能性を検討するため、温湯浸漬法によって45℃、2分間の処理を施したキュウリの葉は、黒星病抵抗性が誘導されたことを接種試験によって確認した。また、一時的な高温に遭遇した植物体ではサリチル酸濃度が上昇し、SARが誘導されている可能性を明らかにした。植物の病傷害ストレス応答機構は現在、解明が進められている分野であり(大橋 2000)、数々の実験(小倉ら 1985, Reuveniら 1992, Narusakaら 1999)から、サリチル酸応答系を介した病害抵抗性関連タンパク質の活性化が高温ストレスにより誘導され得ることが示唆されていた(久保ら 2002)。しかしパーオキシダーゼのアイソザイムのうち、リグニン生成パーオキシダーゼはサリチル酸によって誘導されないことも明らかにされている(宮沢 2000)ことから、SAR以外の他の抵抗性反応が存在する可能性も示唆された。詳細なメカニズム解明は、今後の課題であるが、おそらくは高温ストレスが、乾燥ストレスや水ストレスなどと同様、植物の病害に対する防御反応活性化因子のひとつとして位置づけられていくものと思われる。

作物の生体防御機構の活性化技術は、今日まで使用されてきた殺菌剤とは作用機作がまったく異なり、環境負荷軽減、耐性菌の出現リスク回避などの点で、今後、非常に有望視されている(石井 1999)。また、実際に病害抵抗性を誘導する化合物として、Miyazawaら(1998)は、4-ヒドロキシ安息香酸ヒドラジドなど数種類がパーオキシダーゼを活性化することを明らかにした。また、アシベンゾラル-S-メチルは既に実用化さ

れている(Ishiiら 1999)。しかし、これらの物質も農薬であることには変わりなく、使用労力、コスト、人体に対する安全性などの面においては、従来の農薬と特に変わりはない。一時的高温処理による病害抵抗性誘導は、これらに比較して、気象条件や施設の特性など、適用条件の制約は大きいものの、施設の窓の開閉だけにより目的を達成できることは大きなメリットである。

6. 温室密閉による一時的高温処理の実用化

2001、2002年の実証栽培の結果、実用的な一時的高温処理を行う場合の要点として、(1)午前の収穫管理作業終了後、換気温度を45℃に設定し、45℃の内気温が1時間程度持続するように施設を密閉する。(2)収穫初期までは回数を多くして病害虫を抑制するとともに側枝の伸長を促し、収量が増加してからは少なくとも8日以上の間隔をあけて処理を行う。(3)一時的高温処理中に内気温が換気温度に達した後、保温カーテン等で遮光して温度上昇を抑え、天窓、側窓が開かないように管理する。(4)天候その他の影響により病害虫の抑制が十分でないときは早期の薬剤防除を心がける等、に注意する必要がある。

残された問題点について言及すると、最初に、本処理は晴天の日にしか効果を得ることができないため、天候の影響を受けやすいことである。特に2001年は収穫中期から打ち切りまで、1ヶ月以上にわたって曇雨天が続き、最高内気温が45℃に達しなかった。補助的に暖房を行うことも考えられるが、実用上は、躊躇なく農薬散布による防除を行うことが肝要と考えられる。次に、研究所の温室に比べて、生産者の施設は面積、容積ともはるかに大きく、施設を密閉したときの温度上昇特性や温度むらが未解明であることである。神奈川県では、キュウリの施設雨よけ作型は、促成トマトの裏作として導入されることが多く、硬質プラスチックフィルムやガラス温室での栽培が標準的であるが、一部ではビニールハウスや高軒高ガラス温室も使用され

ている。天窓のないビニールハウスや軒高の低いダッチライト式ガラス温室は開口部が少ないため、換気窓を全開にしても盛夏期には40℃を超えることがあり、逆に、高軒高のフェンロー式温室では、温室を密閉しても短時間で温度を上昇させることは難しい。この問題に対しては、実際に栽培を行いながら適切な処理方法を検討していくことが必要であろう。

摘 要

1. 農薬使用頻度の高い施設雨よけキュウリの化学合成農薬代替技術として、高温ストレスに耐性を持つ品種と温室密閉による一時的な高温処理を組み合わせ、施設雨よけキュウリにおける病害虫抑制技術の開発を図った。
2. 各種野菜17種25品種を人工気象器内で栽培し、採取した葉に45℃の高温ストレスを付与して、パルス振幅変調(PAM)クロロフィル蛍光測定装置で、光化学系Ⅱから発生する蛍光を測定した。 $\Phi_{II}=(F'_m-F_t)/F'_m$ を処理直前から処理後5時間目まで測定したところ、供試作物の高温遭遇前歴によって、 Φ_{II} の減少程度が異なった。
3. 上記25種類の野菜について、採取した葉に45℃の高温ストレスを付与して、処理直前から処理後5時間目までの積分値を求めた。高温遭遇前歴のない試料から求めた積分 Φ_{II} 値を真の高温ストレス耐性、高温遭遇前歴のある試料とない試料の積分 Φ_{II} 値の比を高温馴化能と、両者を縦軸、横軸にした散布図を作成することによって、作物の高温に対する反応をグループ分けすることが可能となった。
4. キュウリ5品種を温室で栽培し、採取した葉にさまざまな温度の高温ストレスを付与して、PAMクロロフィル蛍光測定装置で、 Φ_{II} 値を測定したところ、高温ストレス耐性と高温馴化能の品種間差をもっとも明確に検出できた測定温度は50℃であった。
5. キュウリ22品種を温室で栽培し、採取した葉に50℃の高温ストレス耐性を付与してPAMクロロフィル蛍光測定装置で、 Φ_{II} 値を測定し、高温ストレス耐性と高温馴化能の品種間差を表す散布図を作成し、高温ストレスに対する反応の違いを認めた。
6. 高温ストレス耐性を測定した品種の中から夏期の施設雨よけ栽培で実用的に栽培される5品種を栽培して温室密閉による一時的な高温処理を施し、高温ストレス耐性と収量性の関係を求

- めた。その結果、両者の間には高い相関が見られ、キュウリの高温ストレス耐性の強い品種の検索にはPAMクロロフィル蛍光測定法が利用可能であることが示された。また、この処理にもっとも適した品種は‘大将’であり、温室を常時開放した場合よりも収量が向上した。
7. 適切な処理時間を決定するため、常時開放、換気温度を45℃に設定して施設を密閉する時間4:30～10:30(晴天時の45℃の持続時間約1時間)、4:30～13:00(晴天時の45℃の持続時間約3時間)の3処理の比較を行ったところ、4:30～10:30の密閉で十分な増収効果が確認された。4:30～13:00の密閉ではむしろ減収した年があった。
 8. 品種‘大将’を用い、4:30～10:30の換気温度を45℃とする、温室密閉による一時的な高温処理を毎日行ったところ、病害虫は強く抑制され、農薬散布を行わなくても、農薬散布区と同等の収量が得られた。一方、常時開放区では、農薬散布を行わないと、病害虫が多発し、栽培の継続は困難な状況となった。
 9. 早朝から午前中にかけての時間帯は収穫、管理作業を行う重要な時間帯であるため、11時30分～13時20分の換気温度を45℃とする一時的な高温処理を毎日行ったところ、多くの病害虫は強く抑制されたが、ダニ類を抑制することができず、収量は農薬散布区よりも少なかった。ダニ類に対しては農薬散布が有効かつ必要と判断された。
 10. キュウリ22品種を、一時的な高温処理を行った温室と、常時開放の温室で栽培し、採取した葉のサリチル酸濃度を、キャピラリー電気泳動法で定量した。一時的な高温処理を行ったキュウリの葉では、供試した22品種のうち、18品種で、常時開放で栽培したキュウリよりもサリチル酸濃度が高く、サリチル酸をシグナル伝達物質とした病害抵抗性反応が誘導されている可能性が示唆された。
 11. キュウリ‘霜不知地這’を45℃の温湯に2分間浸漬したところ、葉中の遊離サリチル酸、総サリチル酸濃度はそれぞれ12時間後に2.8倍、24時

間後に21.4倍に達し、病害抵抗性反応が処理後1日以内に誘導されることが示唆された。

12. 温室密閉による一時的な高温処理が病害抵抗性を誘導した可能性を調査するため、45℃の温湯浸漬による一時的な高温処理後の葉を用いて黒星病接種試験を行った。温湯浸漬の場合、キュウリの茎葉に障害を与えない処理時間は2分が限度と考えられた。接種試験の結果、2分間の温湯浸漬を行った葉は、1回の処理だけで翌日から4日程度、黒星病に対して感染阻害を示した。13品種の比較を行ったところ、‘つばさ’、‘夏すずみ’、‘霜不知地這’では、温湯浸漬処理により病害抵抗性が強く誘導された。

13. 日射が強く、内気温が換気設定温度に達しそうなときは、保温カーテンを展張して遮光したところ、天窗、側窓を閉めたまま内気温を45℃に保つことができ、葉やけ発生の防止に効果的であった。

14. 効果的な一時的な高温処理の方法として、キュウリの着果が少ない収穫初期は連日の処理を行って病害虫密度を低下させながら植物体に病害抵抗性を誘導し、また側枝の発生を促進させる。収穫盛期以降は8～14日以上の間隔をあけて処理することで収量を確保することが適切な処理頻度と考えられた。

15. 天候が不順で、一時的な高温処理の温度が得られない場合は、病害虫発生初期に化学合成農薬を散布することが有効と考えられた。

謝 辞

北海道大学大学院農学研究科教授 大澤勝次博士には本論文の作成の機会とともに親切なご指導、ご鞭撻を賜った。同教授、内藤繁男博士、幸田泰則博士、同助教授、増田 清博士に貴重なご校閲とご助言を賜った。ここに謹んで深甚なる謝意を表する。

本研究の遂行にあたり、新潟大学農学部フィールド科学教育センター助教授 荒木 肇博士には終始ご親切なご指導、ご助言を賜った。ご厚意に対して心から深く感謝の意を表する。

(社)農林水産技術情報協会 岸 國平博士ならびに神奈川県企画部科学技術振興課の各位には、重点基礎研究事業を通して本研究をご支援頂いた。

理化学研究所中央研究所 仲下英雄博士には実験のご指導ならびに分析のご協力を頂いた。福島県農業試験場 園田高広氏、長野県野菜花き試験場 元木 悟氏ならびに園芸学会アスパラガス研究小集会の皆様には研究遂行上、多くの励ましとご指導を頂いた。

神奈川県農業総合研究所前所長 棚橋圀成氏、所長 伊藤正宏氏には研究遂行上のご配慮と激励を賜った。同企画調整部 元部長 林 英明氏、同部長 真子正史博士には多くのご助言とご指導を賜った。同生産技術部 元部長 林 勇氏には、本研究を実施するきっかけを与えて頂いた。同元部長 中村 宏氏、菱谷政富氏、大貫 明氏には常に親切なご指導とご配慮を賜った。同部長 土屋恭一氏には耐えざるご指導と激励ならびに本論文を作成する上で格別のご配慮を賜った。また、同元専門研究員 成松次郎氏、水野信義氏には常にご指導、ご鞭撻を賜った。同主任研究員 吉田誠氏、高柳りか氏、技師 渡邊清二氏、久保深雪氏、元技師 瀧口 武氏、大矢武志氏、松浦京子氏には研究を遂行する上で多くのご指導、ご協力を賜った。同元技能技師 岩田久夫氏、市川幸夫氏、技師

熊沢良文氏、農芸技能員 斎藤ナヲ氏には栽培試験遂行上、多くのご協力を頂いた。特に同技能員 和田秀克氏には、栽培管理をはじめとする大半の作業について、格段のご努力と多大なご協力を賜った。心より感謝の意を表する。

Summary

1) Cucumber plants require the use of multiple chemicals to protect them against disease and insects. In order to reduce the amounts of chemicals, temporary heat treatment using heat stress tolerant varieties was developed as a substitute for chemical spraying of summer greenhouse cucumbers.

2) The chlorophyll fluorescence generated from photosystem II was measured in 25 varieties of 17 vegetables using a pulse amplitude modulation (PAM) chlorophyll fluorescence meter before and after high-temperature treatment at 45°C. The decrease in $\Phi II = (F'm-Ft)/F'm$ with high-temperature treatment depended on whether the vegetables were treated with heat treatment.

3) The integrated ΦII values for five hours after the start of the 45°C treatment were calculated in 25 vegetable varieties. The scatter plot of the integrated ΦII of non-heat-treated varieties (natural high-temperature stress tolerance) and the ratio of the integrated ΦII in heat-treated / non-heat-treated samples (high-temperature acclimation ability) explained the responses of the vegetables to high temperature.

4) Five cucumber varieties were cultivated under different temperature conditions by altering window operations. The measured ΦII suggested that the best temperature for estimating high-temperature stress tolerance and acclimation ability was 50°C.

5) Twenty-two cucumber varieties were cultivated under heat treatment or control conditions. The ΦII values were measured at 50°C. High-temperature stress tolerance and acclimation ability were estimated on a scatter plot using the integrated ΦII values.

6) High-temperature stress tolerance was highly correlated with fruit yield in five varieties of summer cucumber. This suggests that the integrated ΦII value measured with a PAM chlorophyll fluorescence meter is useful for screening high-tolerance varieties. 'Taisho' was the most suitable variety for heat treatment. In this variety, heat treatment increased the yield remarkably.

7) Three heat treatments were compared: fully open, setting the ventilation temperature to 45°C from 4:30 until 10:30 (short treatment: 1 hour at 45°C on a fine day), and setting the ventilation temperature at 45°C from 4:30 until 13:00 (long treatment: 3 hours at 45°C on a fine day). The yield was sufficient with the short treatment. The results of the long treatment depended on the time of the year.

8) Daily heat treatment from 4:30 until 10:30 strongly suppressed diseases and insects without chemical spraying. The yield was the same as with chemical protection. By contrast, chemical protection was absolutely necessary for continuous growth in the fully open control.

9) To avoid disrupting labor in the morning, the effect of heat treatment at lunchtime (11:30-13:20) was estimated. This suggests that pesticides should be used against mites.

10) The salicylic acid (SA) content was analyzed by capillary electrophoresis using the leaves of 22 varieties treated with heat treatment and controls. The SA levels were higher in heat-treated leaves than in controls in 18 varieties. The increased SA levels suggested that SA acts as a signal transducer for inducing disease resistance.

11) The time course of SA content was estimated in leaves after being soaked into hot water at 45°C for two minutes. Free SA increased 2.8 times after 12 hours and total SA did 21.4 times after 24 hours. This result suggested plant resistance activation was induced in one day after high temperature stress treatment.

12) To examine whether heat treatment induced disease resistance, an inoculation test was conducted using *Cladosporium cucumerinum*. Infection was suppressed in leaves soaked in water at 45°C for two minutes from 1 to 4 days after treatment. This effect was especially marked in 'Tsubasa', 'Natusuzumi', and 'Shimoshirazu-jibai'.

13) If the greenhouse air temperature was close to the ventilation temperature (45°C) when the solar irradiation was strong, shading eliminated the need to keep the windows closed. Thermal sheets could be used to provide shade.

13) An effective heat treatment for cucumber was as follows. A. Daily heat treatment suppressed disease and insects; furthermore, it induced shoot growth and disease resistance at the beginning of the harvest. B. Heat treatment should be repeated at 8- to 14-day intervals to maintain yield.

14) Chemical protection should be used as soon as possible when the weather is not suitable for heat treatment.

引用文献

- 阿部晴夫. 2000. 群馬園試におけるキュウリの省力・快適化生産技術開発. P49-57. 農林水産省野菜・茶業試験場編. 平成12年度課題別研究会資料 キュウリ生産の現状と技術開発の方向.
- 我孫子和雄・岸 國平. 1979. キュウリうどんこ病の発病におよぼす温度並びに湿度の影響. 野菜試報 A 5: 167-176.
- Alexander, D., R. Goodman, M. Gut-Rella, C. Glascock, K. Weymann, L. Friedrich, D. Maddox, P. Ahlgoy, T. Luntz, E. Ward, and J. Ryals. 1993. Increased tolerance to two oomycete pathogens in transgenic tobacco expressing pathogenesis-related protein 1a. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 90: 7327-7331.
- Aoki, S., M. Oda. and M. Nagaoka. 1988. Chilling and heat sensitivities in cucumber seedlings measured by chlorophyll fluorescence. Bull. Natl. Inst. Veg. Ornam. Plants & Tea, Japan A2: 81-92.
- 東勝千代. 森下正彦. 矢野貞彦. 1990. 施設栽培ナスにおけるハウスの密閉高温処理によるミナミキイロアザミウマの防除. 和歌山農試研報. 14:35-44.
- Brogie, K., I. Chet, M. Holliday, R. Cressman, P. Biddle, S. Knowlton, J. C. Mauvais, and R. Broglie. 1991. Transgenic plants with enhanced resistance to the fungal pathogen *Rhizoctoniasolani*. Science 254: 1194-1197.
- Chamberlain, D. W. and Gerdemann, J. W. 1966. Heat-induced susceptibility of soybeans to *Phytophthora megasperma* var. *sojae*, *Phytophthora cactorum*, and *Helminthosporium sativum*, Phytopathology 56: 70-73.
- 第7回青果物購買意向調査. 1998. P1-24. 東京青果株式会社. 東京.
- Delaney, T. P., L. Friedrich, and J. Ryals. 1995. Arabidopsis signal transduction mutant defective in chemically and biologically induced disease resistance. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92: 6602-6606.
- Dempsey, D'Maris Amick, Shah, J., and Klessig, D. 1999. Salicylic acid and disease resistance in plants. Critic. Rev. in Plant Sci. 18: 547-575.
- 遠藤 剛. 2002a. PAMクロロフィル蛍光計による光合成測定の原理と応用. 植物の生長調節. 37:69-75.
- 遠藤 剛. 2002b. クロロフィル蛍光による光合成阻害剤の阻害部位の決定. 農業学誌. 27: 307-309.
- Enyedi, A. J., and I. Raskin. 1993. Induction of UDP-glucose: salicylic acid glucosyltransferase activity in tobacco mosaic virus-inoculated tobacco (*Nicotiana tabacum*) leaves. Plant Physiol. 101: 1375-1380.
- Even-Chen, Z., S. A. Weinbaum and E. W. Pearcy. 1981. High temperature effects on leaf resistance, leaf water potential, and photosynthesis of non-bearing prune trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106: 216-219.
- Fracheboud, Y., P. Haldimann, J. Leipner, and P. Stamp. 1999. Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.) J. Exp. Bot. 50: 1533-1540.
- 藤井健雄・板木利隆. 1961. キュウリ. P225. 誠文堂新光社. 東京.
- 福井俊男・小玉孝司・中西喜徳. 1981. 太陽熱とハウス密閉処理による土壌消毒法について露地型被覆処理による土壌伝染性病害虫に対する適用拡大. 奈良農試研報. 12:109-119.
- Gaffney, T., L. Friedrich, B. Vernooij, D. Negrotto, G. Nye, S. Uknes, E. Ward, H. Kessmann, and J. Ryals. 1993. Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. Science 261:754-756.
- Gorlach, J., Volrath, S., Knauf-Beiter, G., Hengy, G., Beckhove, U., Kogel, K.-H., Oosterdorp, M., Staub, T., Ward, E., Kessmann, H., and Ryals, J. 1996. Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. Plant Cell. 8:629-643
- Havaux, M. 1992. Stress tolerance of photosystem II in vivo. Plant Physiol. 100: 424-432.
- 早坂 剛・石黒清秀・渋谷圭治・生井恒雄. 2001. 数種のイネ種子伝染性病害を対象とした温湯種子消毒. 日植病報. 67:26-32.
- 林 勇・青野信男. 1982. 施設園芸における温湯土壌消毒法の開発. 神奈川県園試研報. 29:62-70.
- 林 捷夫・井内 晃・須藤真平. 1989. ドリフトレス・スプレーによる農薬の被曝軽減と防除効果. 徳島農試研報. 26:38-44.

- 疋田慶夫・垂井不二男. 1986. 施設栽培従事者の農薬暴露について キュウリの場合. 農作業研究. 21:40-53.
- 平間信夫・水澤秀雄・松浦誠司. 2000. 高温・多湿条件がキュウリの生育におよぼす影響(2)ハウス抑制栽培の場合. 園学雑. 69(別1): 288.
- 平野高司・清田 信・相賀一郎. 1991. 粉じんによる気孔閉塞作用と葉温上昇効果が植物葉の光合成速度に与える影響. 農業気象. 46: 215-222.
- 平野哲司・中込暉雄・滝本雅章. 1996. 太陽熱消毒による湿地性カラー疫病の防除. 愛知農総試研報. 28:241-246.
- 堀内誠三. 1982. アブラナ科野菜根こぶ病に対する太陽熱利用土壌消毒法の効果とその要因. 中国農試研報E. 20:25-48.
- 堀内誠三. 1983. 太陽熱利用による根こぶ病の土壌消毒. 植物防疫. 37:323-326.
- 家村浩海. 1984. レタスの病害と防除対策. 農および園. 59:77-81.
- Ikegami, H., Y. Kanaiso, and M. Otake 1981. Effects of physical factors upon the plant diseases. 7. Changes in rice susceptibility with time in high temperature-stressed rice leaves. Res. Bull. Fac. Agr. Gifu Univ. 45: 1-7.
- 今田貴之・平野純子・K. Razmjoo. 1993. ペレニアルライグラス(*Lolium perenne* L.)の品種の高温ストレスに対する反応. 草学誌. 39:225-235.
- 石井英夫. 1999. 農薬が誘導する植物の全身抵抗性. 今月の農業. 1999年6月号:22-27.
- Ishii, H., Y. Tomita, T. Horio, Y. Narusaka, Y. Nakazawa, K. Nishimura and S. Iwamoto. 1999. Induced resistance of acibenzolar-S-methyl (CGA 245704) to cucumber and Japanese pear diseases. Europ. J. Pl. Path. 105: 77-85.
- Ishii, S., C. Hirano, and Y. Iwata. 1962. Isolation of benzoic and salicylic acids from the rice plant as growth-inhibiting factors for the rice stem borer (*Chilo suppressalis* Walker) and some rice plant fungus pathogens. Japan. J. Applied Entom. Zool. 6:281-288.
- 板木利隆. 1971. 理想的な温度管理. P184-185. 東京近郊野菜技術研究会・農耕と園芸編集部編. キュウリのハウス栽培. 誠文堂新光社. 東京.
- 伊東 正. Nkansah, G.O.. 1994. 高温条件下で生育した耐暑性, 非耐暑性ならびに熱帯性トマト品種の生理的特性と収量. 園学雑. 62:781-788.
- 岩堀修一, 崎山亮三, 高橋和彦. 1963. トマトの高温障害に関する研究. 第1報. 苗齢と障害の程度. 園学雑. 32:197-204.
- Jach, G. B., Gornhard, J. Mundy, J. Logemann, E. Pinsdorf, R. Leah, J. Schell and C. Mass. 1995. Enhanced quantitative resistance against fungal disease by combinatorial expression of different barley antifungal proteins in transgenic tobacco. Plant J. 8:97-109.
- 香川晴彦・深見正信・村田明夫. 1987. ショウガ根茎腐敗病に対する湯湯および薬剤による種茎消毒. 関東東山病害虫研年報. 34:88-89.
- 神谷圓一. 1967. キュウリの施設栽培における温湿度管理のポイント. P.126-131. キュウリ栽培の新技术. 農耕と園芸. 誠文堂新光社. 東京.
- 禿 泰雄. 1994. アブシジン酸の実用化研究の現状と課題. 植物の化学調節. 29: 155-165.
- 神奈川県農業総合研究所. 2002. 作物別・作型別経済性標準指標一覧. P19-26.
- 神奈川県環境農政部. 神奈川県病害虫雑草防除基準平成11年度. 1999. P23-34.
- 加藤喜重郎. 1982. 施設における土壌の蒸気消毒. 植物防疫. 36:452-456.
- 新明解国語辞典. 1972. 見坊豪紀・金田一春彦・柴田武・山田忠雄・金田一京助編. P21. 三省堂. 東京.
- 木村 栄・高野邦治・大村裕顕. 1982. トマトの褐色根腐病に対する太陽熱利用土壌消毒の防除効果について. 栃木農試研報. 28:55-64.
- 北村登史雄. 2000. ミカンキイロアザミウマの高温耐性. 今月の農業. 2000(6):92-95.
- 小玉孝司・福井俊男. 1982a. イチゴ萎黄病に対する露地型太陽熱土壌消毒法の適用. 日植病報. 48:699-701.
- 小玉孝司・福井俊男. 1982b. ハウス密閉処理による太陽熱土壌消毒法について. イチゴ萎黄病防除に対する適用. 日植病報. 48:570-577.
- 小玉孝司・宮本重信. 1982. 太陽熱利用による土壌消毒法. 農業技術. 37:353-357.

- 小山健二・田中 清. 1990. ミナミキイロアザミウマの栄養生理 各種温度条件下での絶食耐性. 関西病害虫研報. 32:62.
- 小山健二・松井千春. 1991. ミナミキイロアザミウマの栄養生理 各種温度条件下で蒸留水を摂食させた場合の生存期間. 関西病害虫研報. 33:119-120.
- 小山健二・松井千春. 1994a. タバココナジラミ新系統の栄養生理: 各種温度条件下での雌成虫の絶食耐性. 関西病害虫研報. 36:39-40.
- 小山健二・松井千春. 1994b. タバココナジラミ新系統の栄養生理: 各種温度条件下で蒸留水だけを摂取させた場合の生存期間. 関東東山病害虫研報. 41:211-211.
- 小山健二・松井千春. 1995. オンシツコナジラミの栄養生理 各種温度条件下での絶食耐性. 関西病害虫研報. 37:17-18.
- 小山健二・松井千春. 1996. オンシツコナジラミの栄養生理: 各種温度条件下で雌成虫に蒸留水だけを摂取させた場合の生存期間. 関西病害虫研報. 38:29-30.
- 小山健二. 1999. ミカンキイロアザミウマの栄養生理 各種温度条件下での絶食耐性. 関西病害虫研報. 41:53-54.
- 小山健二・松井千春. 1999. ミカンキイロアザミウマの栄養生理 各種温度条件下で蒸留水だけを摂取させた場合の生存期間. 関東東山病害虫研報. 46:113-114.
- Krishna, P. M. Sacco, J. F. Cherutti, and S. Hill, 1995. Cold-induced accumulation of hsp90 transcripts in *Brassica napus*. *Plant Physiol.* 107: 915-923.
- Kubo, M. and T. Sato. 2002. Utilization of high temperature stress as plant resistance activators for control summer greenhouse cucumber diseases. *Acta Hort.* 588:171-174.
- 久保深雪・佐藤達雄・和田拓治. 2002. ヒートショック処理によるキュウリの病害抵抗性関連遺伝子発現の誘導. 園学雑. 71別2: 256.
- 工藤徹男. 2000. キュウリの流通・消費の現状と今後の課題. P1-10. 農林水産省 野菜・茶業試験場編. 平成12年度課題別研究会資料 キュウリ生産の現状と技術開発の方向.
- 國安克人. 1982. 熱による野菜の種子消毒. 植物防疫. 36:447-451.
- 國安克人・西 和文・百田洋二. 1991. 熱水注入による土壌消毒. 植物防疫. 45:247-251.
- 國安克人・竹内昭士郎. 1986. 熱水注入による土壌消毒のトマト萎ちょう病に対する防除効果. 野菜試報A. 14: 141-148.
- 真梶徳純・浜村徹三・芦原 巨. 1978. チリカブリダニが生物的防除効果を發揮する高温側の限界温度. 果樹試報E. 2: 71-82.
- Lawton, K., L. Friedrich, M. Hunt, K. Weymann, T. Delaney, H. Kessmann, T. Staub, and J. Ryals. 1996. Benzothiadiazole induces disease resistance in *Arabidopsis* by activation of the systemic acquired resistance signal transduction pathway. *Plant J.* 10: 71-82.
- Li, Z., M. Oda, K. Okada and H. Sasaki. 1996. Changes in thermotolerance of photosynthetic apparatus in cucumber leaves in response to water stress and exogenous ABA treatments. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 65: 587-594.
- Liu, D., K. Raghothama, P. M. Hasegawa, and R. A. Bressan. 1994. Osmotin overexpression in potato delays development of disease symptoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 1888-1892.
- Logemann, J., L. S. Melchers, H. Tigelaar, M. B. Sela-Buurlage, A. S. Ponstein, J. S. Van Roekel, S. A. Bres-Vloemans, I. Dekker, B. J. C. Cornelissen, P. J. M. Van Den Elzen and E. Jongedijx. 1994. Synergistic activity of chitinase and b-1,3-glucanase enhances *Fusarium* resistance in transgenic tomato plants. *J. Cell Biochem.* 18A:88.
- Malamy, J., J. P. Carr, D. F. Klessig and I. Raskin. 1990. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science* 250:1002-1004.
- Marcelis, L.F.M. 1991. Effects of sink demand on photosynthesis in cucumber. *J. Exp. Bot.* 42: 1387-1392.
- Marcelis, L.F.M. 1993a. Fruit growth and biomass allocation to the fruits in cucumber. 1. Effect of fruit load and temperature. *Sci. Hort.* 54:107-121.
- Marcelis, L.F.M. 1993b. Fruit growth and biomass allocation to the fruits in cucumber. 2. Effect of irradiance. *Sci. Hort.* 54: 123-130.

- Marcelis, L.F.M., E. Heuvelink, J. Goudriaan. 1998. Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Sci. Hort.* 74: 83-111.
- Marcelis, L.F.M., H. Gijzen. 1998. Evaluation under commercial conditions of a model of prediction of the yield and quality of cucumber fruits. *Sci. Hort.* 76: 171-181.
- Martineau, J. R., J. E. Specht, J.H. Williams and C. Y. Sullivan. 1979. Temperature tolerance in soybeans. I. Evaluation of a technique for assessing cellular membrane thermostability. *Crop Sci.* 19: 75-78.
- 丸山 豊. 2000. 有機認証制度の導入と食品産業の課題. *食品と開発.* 35:18-20.
- 松沼俊文・川島正俊・阿部晴夫. 2002. 施設キュウリの根域制限ベッド栽培システムにおける太陽熱併用熱水土壤消毒. *群馬園試研報.* 7:11-18.
- 松尾尚典・桑原紀之・丸山靖志. 1996. ブルームレス台木利用促成キュウリの良品多収栽培管理技術(整枝法, 環境改善). *岐阜農総研セ研報.* 9:40-44.
- Metraux, J. P., H. Signer, J. Ryals, E. Ward, M. Wyssbenz, J. Gaudin, K. Raschdorf, E. Schmid, W. Blum, and B. Inverardi. 1990. Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. *Science.* 250:1004-1006.
- Miyazawa, J., K. Abe and H. Hasegawa. 1998. Allosteric regulation of cell wall-bound peroxidase and induction of acquired resistance to tomato wilt disease by 4-hydroxybenzoic hydrazide. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 64:16-23.
- 宮沢 淳. 2000. 植物の導管病に対する抵抗性誘導物質の開発とその作用機作に関する研究. 新潟大学学位論文.
- Momonoki, S. Y. and T. Momonoki. 1991. Changes in acetylcholine levels following leaf wilting and leaf recovery by heat stress in plant cultivars. *Japan. Jour. Crop. Sci.* 60: 283-290.
- 森下昌三・杉山慶太・齋藤猛雄・坂田好輝. 2002. キュウリのうどんこ病抵抗性検定法の改良と抵抗性素材の検索. *園学雑.* 71: 94-100.
- 森谷國男. 1990. 稲の耐暑性. *農業技術.* 45:328-331.
- 村上 高・稲山光男・小林宏信. 1982. キュウリにおける光合成産物の移行・分配と着果の関係. *農技研報D.* 33:235-275.
- 中村 宏. 1981. 野菜作作業のエネルギー代謝率一覽. *農作業研究.* 43:31-74
- 中野 寛・小林 真・寺内方克. 2000. インゲンマメ (*Phaseolus vulgaris* L.)の耐暑性品種の結莢性における高温馴化と脱馴化. *熱帯農業.* 44:123-129.
- 中沢 斉・原田敏男・斎藤栄成. 1982. 夏季ハウス密閉による土壤消毒効果 短期処理によるキュウリのネコブセンチュウ防除効果. *関東東山病害虫研年報.* 29:169.
- Narusaka, Y., M. Narusaka, T. Horio, and H. Ishii. 1999. Induction of disease resistance in cucumber by acibenzolar-S-methyl and expression of resistance-related genes. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 65: 116-122.
- 西 和文. 2001. 熱水を利用した最新の土壤消毒技術. *農および園.* 76:485-489.
- 西 和文・国安克人・高橋廣治. 1990. 熱水土壤消毒によるダイズ黒根腐病の防除. *菌草研報.* 28:293-305.
- 西 貞夫. 1982. 野菜園芸ハンドブック. P.58-77. 養賢堂. 東京.
- 西村 実・梶 亮太・小川紹文. 2000. 水稻の玄米品質に関する登熟期高温ストレス耐性の品種間差異. *育種学研究.* 2:17-22.
- 野口正樹・星野和生・吉川雅夫. 1981. 野菜の収量成立要因に関する研究. III. レタスの異なる生育段階における生育及び乾物生産に及ぼす温度の影響. *野菜試報A.* 9:47-62.
- 農林水産省統計情報部. 1968-1999. 農林水産統計月報. 東京.
- 農林水産省. 主要市場における卸売数量・価額・価格. 1982-1999. 青果物卸売市場報告. 東京.
- 王 玉海・橘 昌司. 1996. キュウリの初期成長と無機栄養に及ぼす高気温と高地温の影響. *園学雑.* 64: 845-852.
- 小田雅行・李 智軍・辻 顕光・市村一雄・佐々木英和. 1993. 高温時の空気湿度と土壤水分がキュウリの葉緑素蛍光発生に及ぼす影響. *園学雑.* 62: 399-405.
- 小川幸持・井上 昇・青木勝平. 1989. キュウリ果実の発育における外与及び内生ジベレリンの促進作用. *園学雑.* 58:327-331.

- 小倉長雄・小林恭一・佐藤隆英・中川弘毅. 1985. ホウレンソウ液体培養細胞のパーオキシダーゼ活性に及ぼす高温処理の影響. 千葉大園学報. 35: 15-18.
- 大橋祐子. 2000. 植物の病傷害ストレス応答機構—病虫害抵抗性作物作出に向けて—. 農業学誌. 25: 58-62.
- Okawara, R. and S. Kaneko. 1995. Comparison of chlorophyll fluorescence of cool and warm season grasses at chilling and high temperatures. Grass. Sci.41: 26-30.
- Okuno, T., M. Nakayama, N. Okajima, I. and Furusawa. 1991. Systemic resistance to downy mildew and appearance of acid soluble proteins in cucumber leaves treated with biotic and abiotic inducers. Ann. Phytopath. Soc. 57: 203-211.
- 刑部 勝. 1967. カンザワハダニの生態学的研究. 茶試験報. 4: 35-156.
- Ouchi, S., H. Oku, H. Nakabayashi and K. Oka. 1976. Biphasic heat-induced susceptibility demonstrated in powdery mildew of barley. Ann. Phytopath. Soc. 42: 131-137.
- Pastenes, C. and P. Horton. 1996a. Effect of high temperature on photosynthesis in beans. I. Oxygen evolution and chlorophyll fluorescence. Plant Physiol. 112: 1245-1251.
- Pastenes, C. and P. Horton. 1996b. Effect of high temperature on photosynthesis in beans. II. CO₂ assimilation and metabolite contents. Plant Physiol. 112: 1253-1260.
- Porter, D. R., H. T. Nguyen and J. J. Burke. 1994. Quantifying acquired thermal tolerance in winter wheat. Crop Sci. 34: 1686-1689.
- Reuveni, R., M. Shimoni, Z. Karchi, and J. Kuc. 1992. Peroxidase activity as a biochemical marker for resistance of muskmelon (*Cucumis melo*) to *Pseudoperonospora cubensis*. Phytopathology. 82: 749-753.
- Ross, A. F. 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infection in plants. Virology 14:340-358.
- Saadalla, M. M., J. F. Shanahan and J. S. Quick. 1990. Heat tolerance in winter wheat. 1. hardening and genetic effects on membrane thermostability. Crop. Sci. 30: 1243-1247.
- 斎藤 隆・高橋秀幸. 1987. キュウリの花の性表現におけるエチレンの作用と葉の役割. 園学雑. 55:445-454.
- 斎藤 隆・高橋秀幸・菅 洋. 1988. キュウリの花の性発現における品種間差異の生理的解析. 山形大紀農. 10:621-636.
- 酒井浩史. 1985. ブドウネアブラムシの付着したブドウ苗木の臭化メチルくん蒸及び温湯消毒試験. 植物防疫所調査研報. 21:67-69.
- 崎山 一・壇 和弘・今田成雄. 2000. 高温条件下の空気湿度がキュウリの生育, 蒸散, 養分吸収, 乾物生産に及ぼす影響. 園学雑. 69(別1): 289.
- 佐古 勇・新田 晃・油本武義. 1991. 中山間地夏どりホウレンソウの萎ちょう病防除に対する早期のハウス密閉処理による太陽熱土壌消毒法の適用について. 鳥取園試報. 1:59-73.
- 実岡寛文・平塚健一・Premachandra, G.S.. 1998. オーチャードグラス葉身の細胞膜安定性と溶質の集積に及ぼす温度の影響. 草地誌. 43:385-390.
- Schreiber, U. 1986. Detection of rapid induction kinetics with a new type of high-frequency modulated chlorophyll fluorometer. Photosynth. Res. 9: 261-272.
- 新村 出. 1955. 広辞苑. P45. 岩波書店. 東京.
- 塩見敏樹. 1991. キャベツ黒腐病汚染種子の乾熱処理による消毒. 農および園. 66:1177-1180.
- 塩見敏樹・竹内昭士郎・手塚信夫. 1991. 腐敗病菌汚染キャベツ種子の乾熱による消毒. 野茶試研報 A. 4:9-14.
- Srinivasan, A., H. Takeda and T. Senboku. 1996. Heat tolerance in food legumes as evaluated by cell membrane thermostability and chlorophyll fluorescence techniques. Euphytica. 88: 35-45.
- Tajima, K. 1965. Studies on the physiology of crop plants in response to the effect of high temperature. II. Inhibition by high temperature of cytochrome c oxidase activity and its restoration by phospholipid. Proc. Crop Sci. Soc. Japan 33: 375-378.
- 田島公一. 1988. 作物の環境ストレス耐性の生理・生化学[3]. 農および園. 63:11-16.

- 竹内妙子・福田 寛. 1993. 熱水土壤消毒によるトマト青枯病, 褐色根腐病およびサツマイモネコブセンチュウの防除. 千葉農試研報. 34:85-90.
- Tal, M. and M. C. Shannon. 1983. Effects of dehydration and high temperature on the stability of leaf membranes of *Lycopersicon esculentum*, *L. peruvianum* and *Solanum pennellii*. *Z. Pflanzenphysiol.* 112:411-416.
- 田中晶子. 2000. 培養液の浸透圧ならびに無機成分がキュウリべと病の発病と拡大におよぼす影響. 千葉大学位論文.
- 田中幸孝・高尾宗明. 1982. 施設キュウリの増収と形状・品質の向上に関する研究 第6報親づるの摘心節位ならびに葉面積, 日射量, かん水量が生育におよぼす影響. 九農研. 44:227.
- 東京都中央卸売市場. 東京中央卸売市場月報. 1982-2000. 東京
- 鳥生誠二・高橋和彦・金 文秀. 1982. 果菜の光合成作用に及ぼす高温の影響. 愛媛農試研報. 22:17-22.
- 梅川 学・渡辺康正. 1978. キュウリ斑点細菌病に対する乾熱及び温湯による種子消毒について. 野菜試報告B. 2:55-61.
- Vermooij, B., L. Friedrich, A. Morse, R. Reist, R. Kolditz-Jawhar, E. Ward., S. Uknes, H. Kessmann, and J. Ryals. 1994. Salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic acquired resistance but is required in signal transduction. *Plant Cell* 6:959-965.
- Wagenbreth, D. 1968. Die Wirkung von Hitzeschocks auf die Rostanfälligkeit von Pappelblättern. *Phytopath.* Z. 61: 87-97.
- White, R. F. 1979. Acetylsalicylic acid (aspirin) induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco. *Virology* 99:410-412
- Yarwood, C. E., H. Ikegami, and K. K. Batra. 1969. Heat-induced anthocyanin, polysaccharide, and transpiration. *Phytopathology.* 59: 596-598.
- 山本弘幸・谷 利一. 1987. 高温ストレスによるエンバクの冠さび病抵抗性誘導. 日植病報. 53: 616-621.
- 芳岡昭夫・小玉孝司. 1982. 太陽熱利用による土壤消毒. 植物防疫36: 443-446.
- 吉田克志・大口富三. 1988. 熱処理ダイコン根組織におけるべと病菌吸器形成の抑制. 日植病報. 64: 307-314.