

# 恒温性地域における植物の温度反応性形質の潜在化

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	小枝, 壮太
発行元	養賢堂
巻/号	86巻12号
掲載ページ	p. 1172-1176
発行年月	2011年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



# 恒温性地域における植物の温度反応性形質の潜在化

小枝 壮太\*

〔キーワード〕：温度，恒温性地域，常温域，トウガラシ

## はじめに

温度は植物の発育に大きく影響する環境要因の一つであることから、多くの研究がなされている。その多くは低温や高温に対する植物の反応を取り上げており、分子機構を含めた多くの知見が蓄積されてきている。特に、日本のような温帯性地域においては冬季に気温が摂氏 0°C 以下まで低下するため、越冬性作物の低温に対する反応を理解することは農業生産の面からも非常に重要である。一方、低温でも高温でもない温度域における植物の生理・生態的反応については十分に研究がなされているとは言い難く、そのような温度域を示す用語さえも日本語においては定義されていない。その温度域を常温域として以下の論を進めてゆく。Jian and Hua (2004) は低温でも高温でもない温度域を Ambient temperatures と定義しており、本論文の常温に最も近い概念を示す用語であろう。常温域には多くの温帯性あるいは熱帯性・亜熱帯性植物の生育適温域が含まれる。

四季の明確な日本では、年間を通じて気温変動が非常に大きい。夏季には気温が 35°C 前後まで上昇するが、冬季には気温は 0°C 前後まで低下する(図 1)。日本で生活していると私たちは四季の変化を当然のように感じているが、世界にはまったく異なる気候を有する地域がある。恒温性地域はその一つであり、本報では特に年間を通じて気温変動がほとんどない、温暖な恒温性地域について取り上げる。赤道付近に点在する標高の低い海洋性の恒温性地域(図 2)では、年間を通じて平均気温が 25°C 前後で、最低気温は 20°C 以上、最高気温は 35°C 以下の範囲内にある。そのような環境では温度反応性に関して特徴的な遺伝資源が潜在する可能性がある。筆者はこれまでに、温暖な恒温性地域であるセーシェル諸島にて収集したトウガラシの中に常温域で興味深い反応を示すものを発見し、研究を行ってきた。その

内容をここに紹介し、今までほとんど手つかずの問題であるこれらの恒温性地域の遺伝資源の活用に関する注意点について考察する。

## 1. セーシェル在来のトウガラシ ‘Sy-2’

セーシェル諸島はインド洋上の島国であり(図 2)、マダガスカル、アフリカ大陸のケニアやソマリア沖(400~1,600km)に点在する約 100 の島々により構成される。セーシェル諸島は温暖な恒温性地域であり、年間を通じて平均気温は 25°C 程度、最低気温および最高気温はそれぞれ 24°C および 32°C 程度である(図 1)。図 1 の京都の気温変動と比較すると、セーシェル諸島の気温は年間を通じて京都の夏季(7月、8月)に相当する。

‘Sy-2’ は、セーシェル諸島において食用として栽培されている在来トウガラシ(*Capsicum chinense* Jacq.) 品種である。現地の耕地で栽培されていた果実から種子を採取し、日本で実生を栽培したところ、ウイルスに罹病したような縮葉発生を伴う季節依存的な発育異常を示すことを見出した。春に播種すると縮葉が発生し、成育も遅延する。夏期には発育が正常に回復するが、秋期から縮葉が再び生じる。縮葉の生じる時期には落花するため、着果しない。また、‘Sy-2’ の縮葉が認められる時期には、他のトウガラシ品種に縮葉発生は認められない。よって、‘Sy-2’ の縮葉発生はウイルス等に対する罹病によるものではなく、環境の変化により引き起こされると推察した。

## 2. 常温域での ‘Sy-2’ の温度反応

4 月から 7 月の異なる時期に ‘Sy-2’ を播種し、縮葉発生の有無を調査した。7 月以前に播種した ‘Sy-2’ の本葉はすべて縮葉であったが、7 月以降に播種した場合にはすべて正常葉が展開した(図 3)。調査を行ったハウス内の日最低気温は、4 月は 10°C 前後、5 月は 15°C 前後、6 月は 20°C 前後、7 月と 8 月は 25°C 前後であった。よって、‘Sy-2’ の縮葉発生が季節依存的であり、気温が低い時期に播種する

\*京都大学大学院農学研究科 (Sota Koeda)

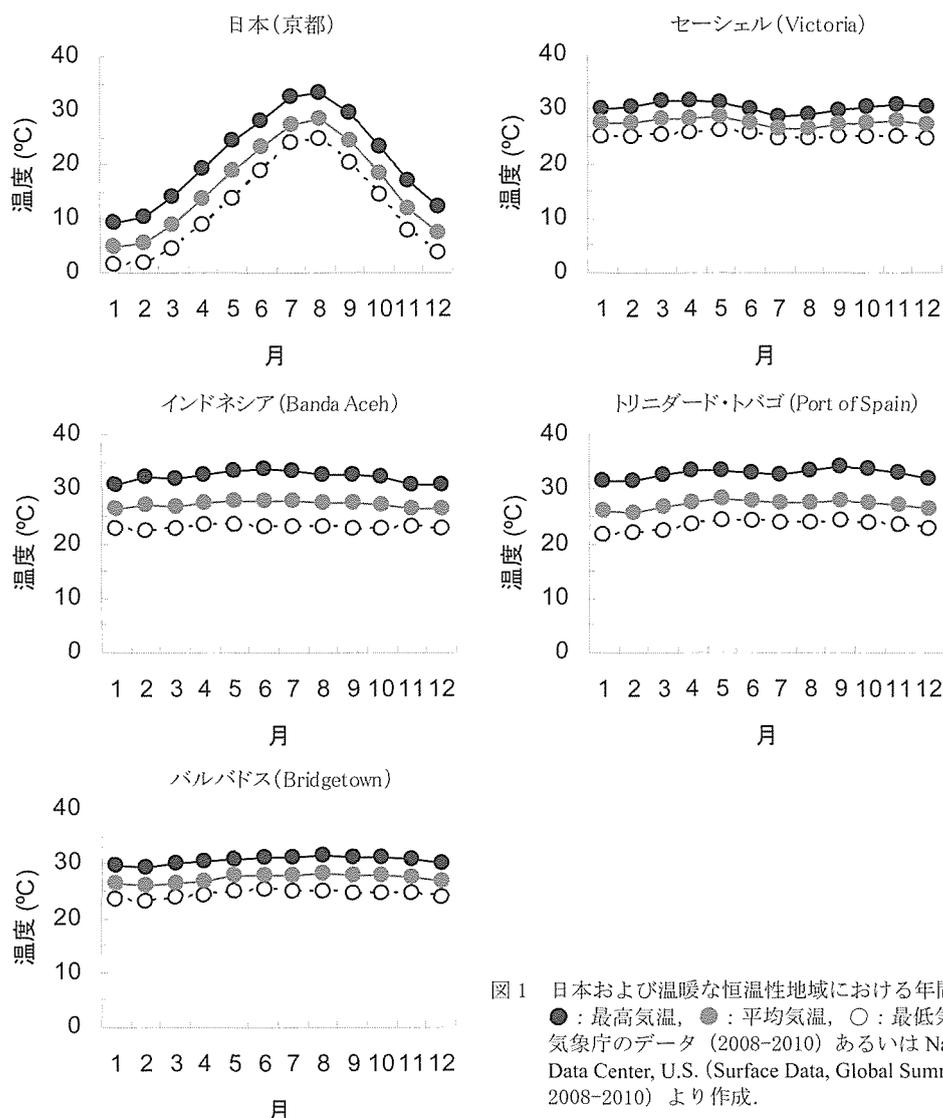


図1 日本および温暖な恒温性地域における年間の気温変動  
 ●：最高気温，●：平均気温，○：最低気温。  
 気象庁のデータ（2008-2010）あるいは National Climatic Data Center, U.S. (Surface Data, Global Summary of the Day 2008-2010) より作成。

と、縮葉が生じると考えられた。また、6月は京都において最も日長が長いにも関わらず、縮葉が発生したことから、日長が縮葉発生の原因ではないと考えられた。

そこで、温度が縮葉発生に及ぼす影響をより詳細に検討するために、温度を変えて恒温器で‘Sy-2’を育成した。生育温度が24°Cあるいは26°Cの場合には正常な本葉が展開した(図4)。一方、生育温度が20°Cあるいは22°Cの場合には縮葉が発生した(図4)。22°C処理区では21.8°C~23.6°Cの範囲で、24°C処理区では23.5°C~25.5°Cの範囲で温度が変動した。このことから、‘Sy-2’の縮葉は24°C以下で発

生すると考えられた。

日長が縮葉発生に与える影響を確認したところ、28°Cでは8時間、12時間あるいは16時間日長のいずれにおいても縮葉発生が認められなかったが、22°Cにおいてはすべての日長処理区で縮葉発生が認められた(表1)。このことから、‘Sy-2’の縮葉発生に日長は影響せず、生育温度が24°Cを下回ると生じる反応であることが明らかになった(Koedaら2009)。

### 3. ‘Sy-2’の温度反応性は遺伝的変異による

温度依存的な‘Sy-2’の縮葉発生が、茎葉部に起

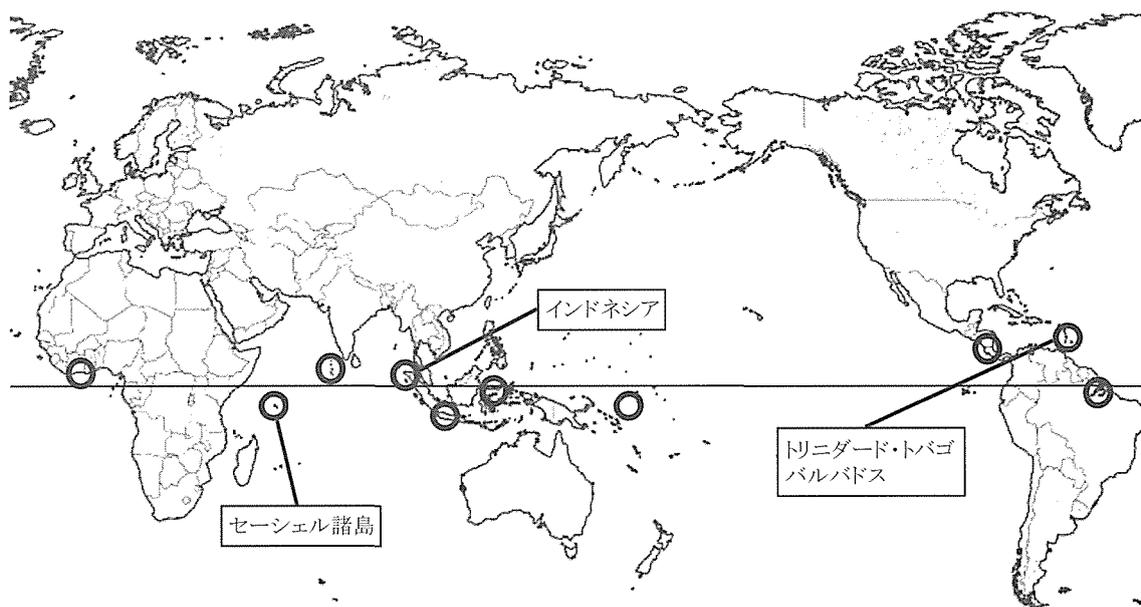


図2 世界に点在する温暖な恒温性地域  
○は温暖な恒温性地域を示す。□は筆者が調査を行っている地域。

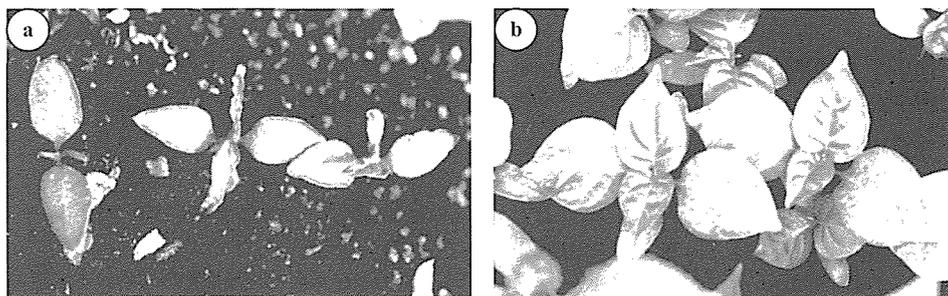


図3 異なる時期に播種した 'Sy-2'  
a: 5月10日に播種, 31日に撮影 (異常)  
b: 7月1日に播種, 26日に撮影 (正常).

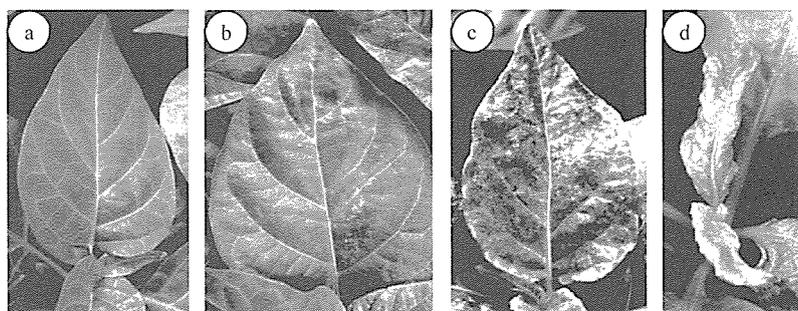


図4 異なる温度で展開した 'Sy-2' の本葉  
a: 26°C (正常), b: 24°C (正常), c: 22°C (異常), d: 20°C (異常).

困しているのか、根部に起因しているのかを接木を行うことにより検討した。接木には 'Sy-2' と温度

依存的な発育異常を示さない 'No.3341' (*C. chinense*) および 'Super' (*C. baccatum* L.) を用

表1 日長と‘Sy-2’の縮葉発生

生育温度 (°C)	Lt-Ht <sup>z</sup> (°C)	日長 (h)	縮葉発生個体率 (%) <sup>y</sup>
28	28.0-29.0	8	0
		12	0
		16	0
22	21.8-23.6	8	100
		12	100
		16	100

z: Ltは最低温度, Htは最高温度を示す.

y: (縮葉発生が認められる個体/全個体数) × 100  
すべての処理区に20個体を供試した.

いた。28°Cでは、全組み合わせで縮葉は認められなかったが、20°Cでは穂木が‘Sy-2’の場合に縮葉が認められた。よって、根部が原因ではなく、茎葉部の遺伝的特性が縮葉発生の原因であると考えられた。また、台木が‘Sy-2’の場合には、‘Sy-2’以外のいずれの穂木においても縮葉発生は認められなかった。以上より、‘Sy-2’の縮葉発生は茎葉部の遺伝的特性に起因すると考えられた。また、‘Sy-2’を台木として接木をしても‘Sy-2’以外の穂木で縮葉が認められなかったことから、‘Sy-2’の縮葉には植物に縮葉を引き起こすことが知られているウイルスなどの関与はないと考えられた(小枝ら 2010)。

‘Sy-2’の温度依存的に発育異常を生じる形質は、茎葉部の遺伝的特性によっていると考えられた。そこで、発育異常が起こらない‘No. 3341’との交雑後代を作成し、本形質の遺伝様式を調査した。

‘No. 3341’と‘Sy-2’の交雑後代F<sub>1</sub>は発育異常を示さず、F<sub>2</sub>では発育異常を示す個体と示さない個体に分離した。このことから、温度依存的に発育異常を示す形質は少数の主働遺伝子によって決定されると考えられた。発育異常を示さない個体と示す個体の分離比は3:1( $\chi^2=0.093$ , P値=0.76)であった。また、F<sub>1</sub>に‘Sy-2’あるいは‘No. 3341’を戻し交雑すると、温度依存的に発育異常を示す個体が1:1および1:0に分離したことから、本形質を決定する主働遺伝子は単一の劣性遺伝子であると考えられた(Koedaら 2009)。

セーシェル諸島から持ち帰った‘Sy-2’の種子から得られた実生すべてが日本で発育異常を示したことから、セーシェル諸島において既に温度依存的

な発育異常を引き起こす遺伝的変異はホモ接合化していたと考えられる。セーシェル諸島における果実採取時には‘Sy-2’の発育異常は認められなかった。その要因として、年間を通じて気温変動が非常に小さく、最低気温を含めて24°Cを下回ることがほとんどないセーシェル諸島の温暖な気候が考えられた(図1)。一方、日本では年間を通じて気温変動が大きいため(図1)、気温が24°Cを下回る春および秋には‘Sy-2’の発育異常が顕在化した。トウガラシの生育適温域は一般的に21°C~29°Cである(Nonnecke 1989)。そのため、生育適温域内であっても24°Cを下回ると発育異常を示すトウガラシが、日本のような温帯地域で栽培品種として残ることは考え難い。以上より、日本のような気温変動の大きな地域では農業生産上の問題となるような遺伝的変異を持つ‘Sy-2’は、セーシェル諸島が温暖な恒温性地域であるが故に栽培品種として保存されていたと考えられる。

#### 4. 温度により発動する‘Sy-2’の防御応答

温度変化に伴う‘Sy-2’の生理的変化を推測することを目的として、遺伝子発現を調査した。調査にはマイクロアレイを用いて、29,580遺伝子の網羅的発現解析を行った。調査より、20°Cで発達した‘Sy-2’の葉において445の遺伝子の発現が誘導され、16が抑制されていることが明らかになった。発現上昇が認められた遺伝子をその推定される機能により分類したところ、約1/4の遺伝子が防御応答あるいは同機能が推定される遺伝子であった。そこで、数種の防御応答遺伝子を選抜し、より詳細な発現解析を行ったところ、いずれの防御応答遺伝子も24°C以下で‘Sy-2’においてのみ発現することが明らかになった(表2)。また、防御応答を誘導する植物ホルモンであるサリチル酸の生体内濃度が上昇していたことから(表2)、24°C以下では病原体の非感染下で防御応答が誘導されていると考えられた(Koedaら 2011)。

24°Cを下回ると、‘Sy-2’の防御応答が誘導されることにより病害抵抗性が上昇している可能性を検討するために、病原体の接種を行った。20°Cで成育した‘Sy-2’はトウガラシ斑点細菌病の病原体である*Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* に対して、24°Cで成育した個体と比較して高い抵抗性を

表2 温度と‘Sy-2’の防御応答反応

	24°C	20°C
防御応答遺伝子の発現	なし	あり
サリチル酸の蓄積量	通常量	増加
<i>X. campestris</i> 抵抗性	通常	上昇
<i>C. capsici</i> 抵抗性	通常	低下

示した(表2)。一方、20°Cで育成した‘Sy-2’はトウガラシ斑点病の病原体である *Cercospora capsici* に対しては罹病性が増していた(表2)。細菌である *X. campestris* pv. *vesicatoria* と糸状菌である *C. capsici* はまったく異なる病原体であり、植物の抵抗性経路も異なることから、‘Sy-2’において特定の抵抗性経路のみが20°Cで活性化されていることが示唆された。

病原体の非感染下において恒常的に防御応答を誘導し続けることは、防御応答へのエネルギーの浪費により成長が抑制されるため、個体の生態的適応度を低下させると考えられている(Heilら2001)。よって、24°Cを下回る地域においては恒常的に防御応答が誘導される‘Sy-2’の形質は負の選択を受ける可能性がある。しかし、セーシェル諸島の気候が温暖であるが故に恒常的な防御応答の誘導は起きないことから、防御応答の観点から見ると‘Sy-2’の持つ遺伝的変異は負の選択を受ける変異ではなく、少なくとも中立的な変異であったと推測される。

#### おわりに

これまであまり注目されてこなかった常温域においても植物は能動的に適正な発育を維持する機構を有していることが、その機構を喪失してしまっているトウガラシ‘Sy-2’を調査することにより明らかになった。温帯地域において温度は日長と並び、植物のフェノロジーに影響する最も重要な環境要因である。温暖な恒温性地域において温度は年間を通じて変動が少なく、日長の季節変化も赤道に近いために日本などと比較して少ない。このことから、恒温性地域においては本来持っているフェノロジーを調節するための環境応答機構を失ってしまった植物が多数存在する可能性があり、‘Sy-2’

はその一例であると考えられる。筆者はセーシェル諸島以外の温暖な恒温性地域であるインドネシアやカリブ海においてもトウガラシの調査を行っている(図1, 2)。カリブ海の島国で栽培されているトウガラシの中に‘Sy-2’と非常に類似した反応を示す在来品種を発見しており、現在詳細な調査を行っている。このことから、やはり温暖な恒温性地域には、常温域において植物の温度反応性に変化をもたらす中立的な遺伝的変異が蓄積していると考えられる。

本研究は、温度をはじめとする環境要因の変動が少ない地域で栽培されている品種を、日本のように環境要因の季節変動が大きい地域で栽培することにより、在来地では潜在している形質が顕在化することを示しており、導入にあたっては注意を要することを提示するものである。

#### 謝辞

本論文を執筆するにあたり、京都大学の矢澤進名誉教授、土井元章教授および細川孝准教授にはご校閲を賜った、ここに感謝の意を表す。また、本研究の一部は日本学術振興会の科学研究費補助金基盤研究(B)海外学術調査(22405017)および特別研究員奨励費(09J03230)により行ったものである。

#### 引用文献

- Yang, S., J. Hua 2004. A haplotype specific Resistance gene regulated by *BONZAI1* mediates temperature dependent growth control in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 16: 1060-1071.
- Koeda, S., M. Hosokawa, B. C. Kang and S. Yazawa 2009. Dramatic changes in leaf development of the native *Capsicum chinense* from the Seychelles at temperatures below 24°C. *J. Plant Res.* 122: 623-631.
- 小枝壮太・竹崎あかね・磯村由紀・矢澤進 2010. 24°C以下で生じるセーシェル在来トウガラシ(*Capsicum chinense*)の生育異常. 京大農場報告 19: 15-20.
- Koeda, S., M. Hosokawa, B. C. Kang, C. Tanaka, D. Choi, S. Sano, T. Shiina, M. Doi, S. Yazawa 2011. Defense response of a pepper cultivar cv. Sy-2 is induced at temperatures below 24°C. *J. Plant Res.* In press.
- Heil, M. 2001. The ecological concept of costs of induced systemic resistance (ISR). *Eur J Plant Pathol* 107: 137-146.
- Nonnecke, L. L. 1989. *Vegetable Production*. New York, Van Nostrand Reinhold.