

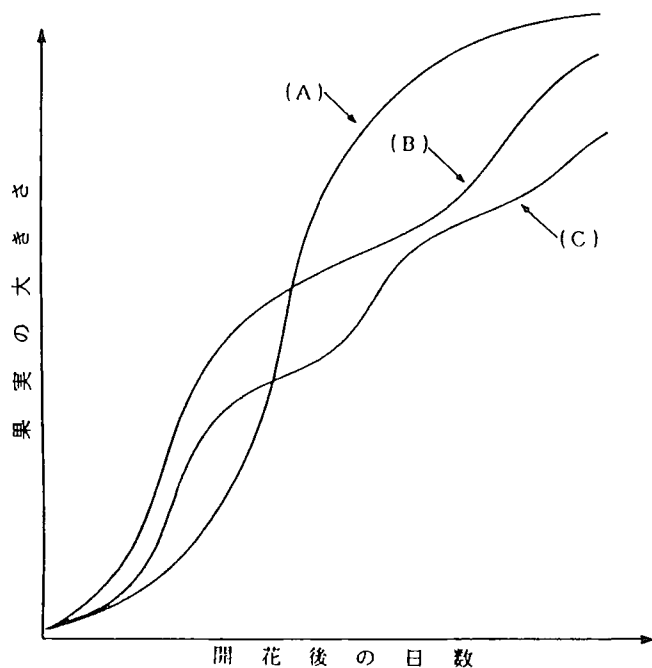
[連載講座]

ブドウ栽培における諸問題 III.

千葉大学園芸学部 松井弘之

1. 果粒の生長と植物ホルモン

一般に、果実は正常に受粉・受精が行なわれた後に生長を開始する。この生長周期を果径（横径、縦径）、果重、容積などで表わし、時間の経過に対比して得た曲線を生長曲線という。生長曲線の型は果実の種類や品種によっても異なるが、一般的にはS字型生長曲線 (single sigmoid growth curve) と2重S字型生長曲線 (double sigmoid growth curve) の二つに大別される。前者は果実の生長初期に肥大が緩慢で、生長中期になると著しく肥大し、生長後期になると再び肥大が緩慢となる。この型に属する代表的な果実にはリンゴ、ナシ、ビワ、カンキツなどがある。後者は生長周期を3期に区別でき、第1期（迅速



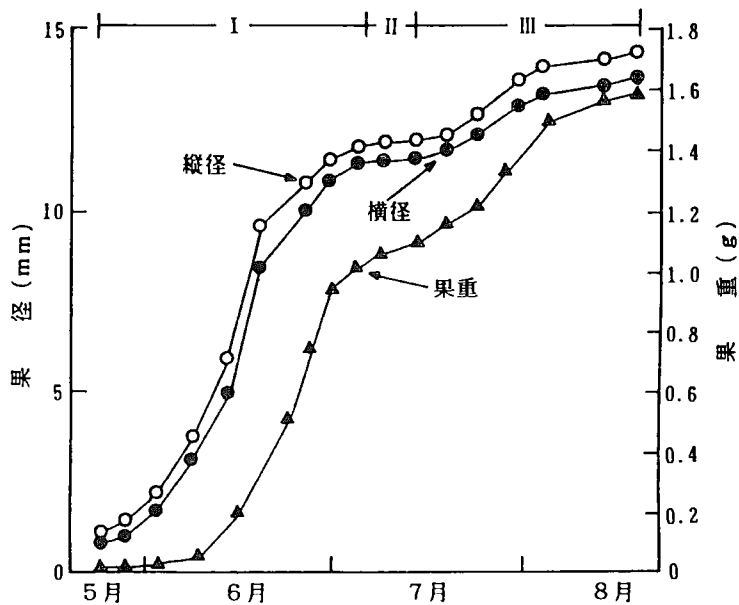
第1図 果実の生長曲線

(A): S字型生長曲線

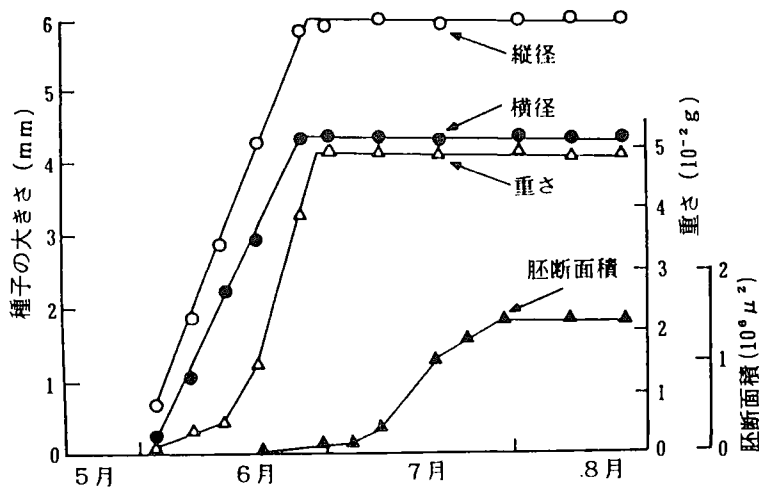
(B): 2重S字型生長曲線

(C): 3重S字型生長曲線

生長期)は急激な肥大を示し、第2期(硬核期または一時生長停滞期)は肥大が一時停止するかまたは緩慢となり、第3期(第2迅速肥大期)は成熟にともない再び肥大を示す。この型にはブドウを始めとして、核果類、カキ、イチジクなどが属する。なお、キウイフルーツを容積変化で示した場合、3重S字型生長曲線(triple sigmoid growth curve)を示すことが報告されているが、これはニュージーランドで測定されたものであり、わが国で調査された結果では不明確である(第1図)。ただし、果実の生長は環境条件、特に発育中の温度



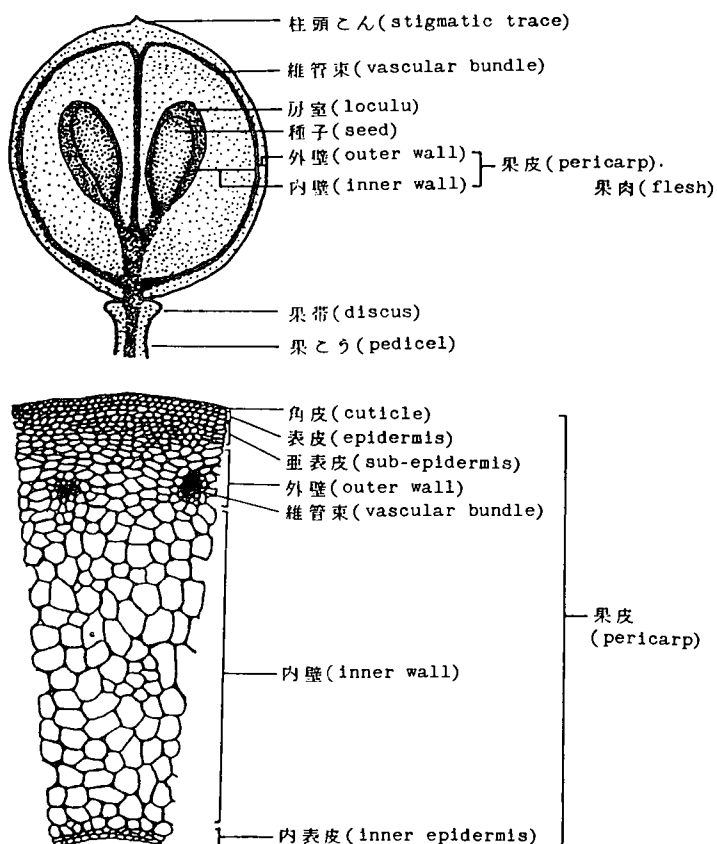
第2図 ブドウ 'デラウェア' 果粒の果径及び果重の経時の変化 (松井 1976)



第3図 ブドウ 'デラウェア' 種子の縦径、横径、重量及び胚断面積の経時の変化 (松井 1976)

に影響されるため、年や栽培地によって生長周期にしばしば変化が生じる。例えば、12～1月の冬季に開花するビワでは、開花後低温が続くため温度上昇の早晚によって急速生長期の立ち上がりの時期が異なり、また北方系の果樹を高温地域で栽培すると第2期が長くなるものがある。クウイフルーツの場合もニュージーランドの特殊な気候条件によって生じるのかもしれない。

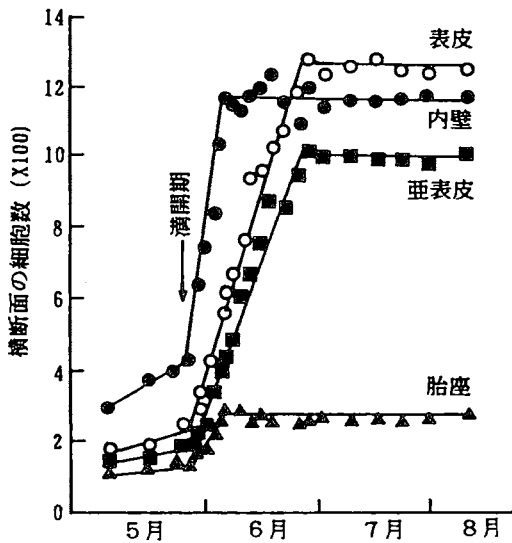
ブドウ‘デラウェア’の果粒と種子の生長曲線を第2図と第3図に示した。ブドウは2重S字型生長曲線を示すが、品種により多少周期が異なり、早生品種より晩生品種の方が典型的な曲線を示す。中川ら(1966)は‘キャンベル・アーリー’(早生)‘マスカット・ベリーA’(中生)及び‘甲州’(晩生)の3品種の肥大周期を比較したところ、第1期の長さは32～38日で品種間に大差はなかったが、第2期は早生種で5日、中生種で32日、晩生種で31日と著しい差異が見られ、さらに第3期の長さはそれぞれ34日、28日、51日で晩生種の‘甲州’が最も長く、品種による特徴が見られると述べている。ところが、種



第4図 ブドウ果粒の断面図

子の生長周期は3品種間で大差なく、外部生長はいずれの品種とも第2期までに終了し、その後胚の急速な生長が起こり、種皮の硬化が始まる。なお、'トムソン・シードレス'のように遺伝的に無種子果粒となる品種の中には、第2期が明瞭でないものもある。

果実の肥大生長、すなわち容積の増大は基本的には果実を形成している個々の細胞の分裂による増加と容積の増大によっている。ただし、イチジクやリンゴなどのように細胞間隙が生長に伴って増加し、それが容積の増大に関係している果実も多くある。ブドウ'デラウェア'の果粒の細胞分裂停止期は、各組織によって異なっている(第4図、第5図)。すなわち、胎座組織及び内壁組織



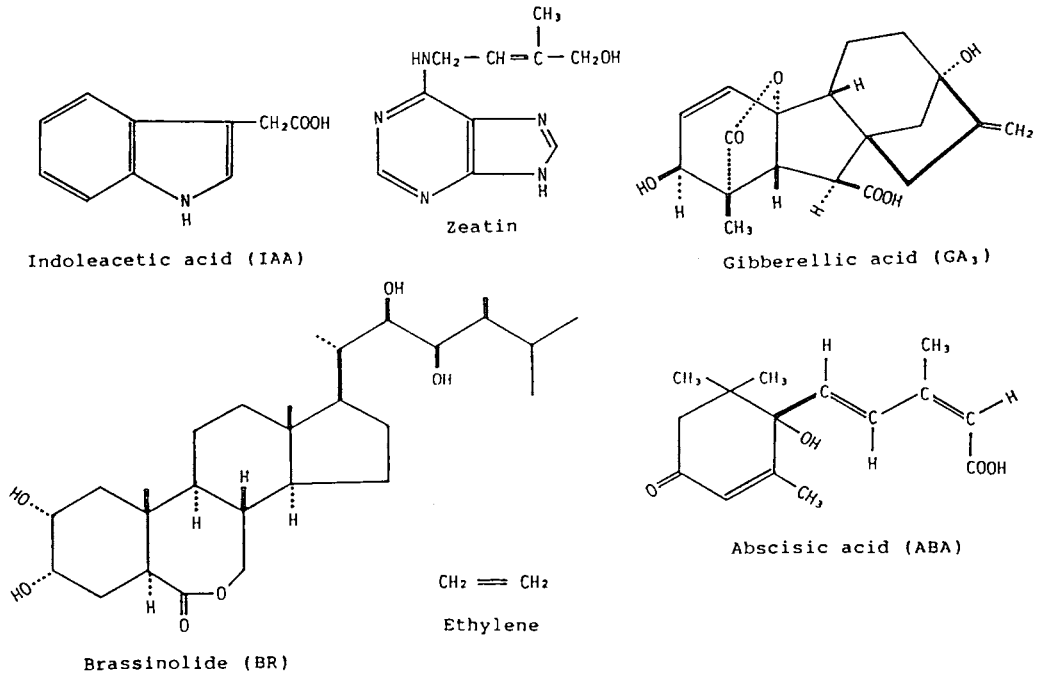
第5図 ブドウ'デラウェア'果粒の断面における各組織の細胞数の経時変化(各組織の横断面積を平均細胞面積で除した数)
(中川 1965)

細胞分裂停止期は、満開後10日目で、外壁組織では12日目、外壁組織の中央円周上における細胞数の増加は満開後19日まで続き、外壁組織の最外層である下皮層の細胞分裂は満開後33日目まで続く。このことは、果粒における細胞分裂の停止は内部組織から順次起こり、その後の果粒肥大は細胞肥大によることを示している。果粒の大きさは'デラウェア'のように小粒系品種ではさほど問題とならないが、'巨峰'群のような大粒系品種では、果粒の

大きさが商品価値を決定する重要な因子となるため、これらの品種が持っている肥大にかかわる遺伝形質を、栽培的手段により最大限に発揮させねばならない。それではこの能力を発揮させるものは何であろうか。

1928年に Went が「植物の生長は生長素なしには起こらない」と提言した。当時は生長素=オーキシンを意味していたが、現在では生長素=植物ホルモンと言い換えることができる。植物ホルモンが植物のライフサイクルにおける生理的・形態的变化、すなわち量的・質的变化に重要な役割を果たしていることは疑う余地もなく、ブドウ果粒の生長においても当然植物ホルモンが関与していると考えられる。今日までに多種類の植物から分離・同定されている植物ホ

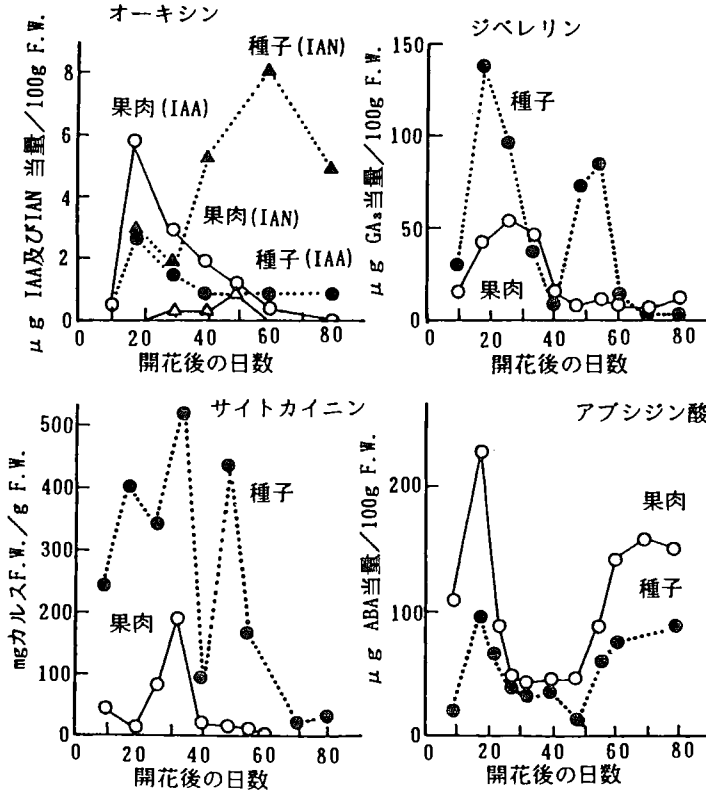
ルモンはジベレリン、オーキシシン、サイトカイニン、アブシジン酸、ブラシノステロイド及びエチレンを加え6グループである（第6図）。



第6図 植物ホルモンの構造

ブドウの果粒中に植物ホルモンが存在することは古くから知られている。例えば、ブドウ‘デラウェア’の果肉及び種子中にはオーキシシン（インドール酢酸、インドールアセトニトリル）、ジベレリン、サイトカイニン及びアブシジン酸の存在が報告されている。これらの時期的変化を見ると、果肉中ではいずれも開花後10~30日、すなわちこの時期は果粒の生長第1期に当たり、細胞分裂や肥大が盛んな時期に一致する。ただし、アブシジン酸以外はその後減少している。一方、種子中ではオーキシシンを除いて2つのピークを示し、最初のピークは果肉の場合と一致し、第2のピークは開花後50日前後で果粒の生長第3期始めに当たり、この時期は胚の完成期で種子形成にもホルモンが必要であることを示している。また、成熟が開始されると種子中のインドールアセトニトリルが減少し、果肉及び種子中のアブシジン酸が急増することから、少なくともいくつかのホルモンが成熟も制御していると推察される。なお、多くの果実で成熟に伴って発生するエチレンは、ブドウでは極めて少なく、ただ果粒が過熟状態になると若干発生が見られるにすぎない（第7図）。

しかしながら、単にこれらの植物ホルモンのみがブドウ果粒の発育を制御し



第7図 ブドウ‘デラウェア’の果肉及び種子中の植物ホルモンの経時的变化 (松井 1976)

ているのであろうか。植物と動物とでは大きな違いがあるものの、動物では既に極めて多種類のホルモンが発見されていて、ある生理的变化に促進的な働きをするホルモンがあると、かならず抑制的に働くホルモンも存在している。例えば、アドレナリンとインシュリンのように全く逆の作用をするホルモンが存在する。一方、植物ではジベレリン、オーキシシン、サイトカイニンに対してアブシジン酸やエチレンが拮抗的に作用することが一部で証明されているが、動物に劣らず複雑な生理变化を起こす植物も動物と同様にもっと多くの植物ホルモンが存在するの考えるのが妥当であり、それらをもっと早く発見することが植物生理学や農業上急務と言える。

ブドウの実際栽培の場で、植物ホルモンが利用されている例としては、‘デラウェア’の無核化はあまりにも有名であり、この品種に種子が入っていると不思議がられる現状である。ジベレリン A_3 に無核化作用のあることが発見されたのは1958年頃である。当初は、ジベレリン A_3 に細胞を伸長させる作用があることに注目し、密着して果粒が着く‘デラウェア’の果穂を長くし、粗着状態にして整房や摘粒の労力軽減の目的でジベレリン A_3 を使用したところ、一部の

果粒で無核化することが偶然に発見された。以来ジベレリンA₃の処理回数、濃度、時期が詳細に調査され今日の技術が確立された。ジベレリンA₃の利用メリットは無核化だけでなく、やや果粒が小さくなるもののがかなり早熟となる。このジベレリンA₃の効果は、第1回目の処理により花粉の発芽能力をなくし、胚珠の発育異常を起こさせ、第2回目の処理により果粒肥大を促進させる。最近では多くの品種で無核化が試みられている。‘巨峰’では花振るい防止のため低濃度のジベレリンA₃ (5~20ppm)が利用されているが、濃度が高くなるにつれて穂梗、穂軸、果梗が硬化し、成熟時の脱粒の原因となる。この硬化はリグニン生合成経路をジベレリンが促進するためと考えられている。また、アメリカでは生食用‘トムソン・シードレス’の果粒肥大を促すため古くから開花期にジベレリンA₃が散布されている。ただし、ジベレリンによる果粒肥大効果は無核品種にのみ有効で有核品種では効果が少ないかほとんどない。

現在ジベレリンは85種類発見されていて、全ての種類が確かめられたわけではないが、ブドウで無核化効果を示すのはジベレリンA₃のみである。ただし、ジベレリンA₃がブドウの果肉や種子中の主要ジベレリンであるかどうかについては今だ証明されていないし、ジベレリンの同定が試みられた結果やブドウに対する処理効果を見ると、ブドウの主要ジベレリンはA₃であると考え難い。なぜなら、もしジベレリンA₃がブドウの主要ジベレリンであるなら、他の多くの品種においても容易に無核化が可能であり、また有核果においても何らかの処理効果を示すはずである。筆者らが核果類の種子から抽出精製したジベレリンA₃₂ (核果類の主要ジベレリン) は、ジベレリンA₃の1000 ppmで数パーセントしか単為結果 (無核化) を誘起できなかつたオウトウやウメで、わずか2 ppmの低濃度で50%以上の割合で単為結果が誘起された。また、モモ‘倉方早生’や‘高陽白桃’ではジベレリンA₃によって全く単為結果が誘起できなかったが、ジベレリンA₃₂では容易に誘起された。これらの例からもブドウの主要ジベレリンはA₃でないと考えるのが妥当であり、もしブドウの主要ジベレリンが明らかにされれば、低濃度でライフサイクルにかかわる種々な生理作用を人為的に起こさせることができ、極めて利用価値が高いと考えられる。

その他ブドウの発育生理において注目されている植物ホルモンは、合成サイトカイニンの一つであるKT-30 (フルメット) で開花直後に果房処理すると果粒肥大が著しく促進される。この作用機作については明らかにされていないが、キウイフルーツで示されているように、細胞分裂と細胞肥大の促進によると考えられる。また、アブシジン酸はアントシアニンの生合成に関係していることが知られており、第2期頃に果房処理すると着色が著しく促進される。今後これらの植物ホルモンが有効利用される日も間近い。