

[研究報文]

ブドウの結果枝間の光合成産物の転流

元村佳恵

弘前大学農学部 〒036 弘前市文京町3

Translocation of Photoassimilates between Grapevine Shoots.

Yoshie MOTOMURA

Faculty of Agriculture, Hirosaki University

Hirosaki 036, Japan

The effects of leaf position and defoliation on the translocation of photoassimilates were elucidated. Canes with two shoots were cut from a 'Delaware' vine and subjected to the following treatments: both shoots were pinched above the 10th leaf, clusters were thinned to leave only one at the third node of each shoot, and the base of the cane was girdled (Treatment A). Five of the canes were further subjected to apical or basal shoot defoliation by removal of the following leaves: five basal shoot leaves on the same side as the cluster (Treatment B); five basal shoot leaves on the opposite side of the cluster (Treatment C); all the leaves on the basal shoot (Treatment D); five apical shoot leaves on the same side as the cluster (Treatment E); five apical shoot leaves on the opposite side of the cluster (Treatment F). $^{14}\text{CO}_2$ was individually fed to the 2nd (L2), 3rd (L3), 4th (L4), or 5th (L5) leaf on the apical shoot. In Treatments A ~ D, the cluster on the apical shoot took up ^{14}C -assimilates mainly from the leaves on the same side of the shoot (L2 and L4). In Treatments E and F, the cluster on the apical shoot took up ^{14}C from the leaves on its own shoot (L3 and L5 in Treatment E, and L2 and L4 in Treatment F), regardless of the side. In Treatment D, however, the leaves on opposite side to the cluster on the apical shoot (L3 and L5) supplied ^{14}C to the cluster on the basal shoot rather than to the one on apical shoot, as did L3 in Treatment B. With regard to the apical shoot leaves on the opposite side to the cluster (L3 and L5 in Treatment D), the percentage of ^{14}C distributed to the cluster on the basal shoot was higher from the leaf nearer the base (L3) than from the leaf above it (L5). These results show that assimilates produced in leaves on the opposite side of a shoot to a cluster can translocate to a strong sink on another shoot rather than to one on their own shoot.

Key words : grape shoot, photoassimilates, translocation, defoliation.

1997年5月27日受理

緒論

一般に果樹においては、果実自身の光合成量はごくわずかで、果実の発育に必要な養分は葉から供給される(1)。果房や果実の大きさ、糖の蓄積量などは、葉から果実への光合成産物の転流量に大きく影響され、さらに転流物質の果実内における代謝が果実品質を左右する結果となる。一方、ブドウなどの果樹は永年作物であることから、果実生産ばかりでなく、樹体の維持と翌年の再生産のためには幹や根における貯蔵養分の蓄積が不可欠である。従って葉で生産された光合成産物の果実及び樹体各部位への分配についての基礎的な研究が必要と考えられる。

ブドウの結果枝では、先端部と果(花)房が光合成産物の受容体(sink)としての活性が高く、枝や果房の発育の段階によって受容体としての活性の強さが異なり、その影響で結果枝の葉から果房への光合成産物の転流には時期ごとに方向性が異なることが報告されている(2,12)。また、結果枝内での分配には葉序列の影響が大きい、結果枝の基部を環状剥皮した場合には葉序列の影響は認められなくなる(10)、結果枝上の葉を摘除しても果房は肥大することから、葉で生産された光合成産物は当該結果枝の外へも転流すると考えられる。

光合成産物の転流方向や量、樹体各部位への分配には、供給体(source)である葉と受容体(sink)である果房との相対的な活性の強さばかりでなく、複数の受容体との相対的な活性の強さも大きく関与し、複雑な系を形成していると考えられる。このような sink-source の関係を研究するにあたっては、できるだけ実験系を単純化する必要がある。

本報では葉で生産された光合成産物が、その葉が着生している結果枝以外の結果枝への転流の可能性と、葉の位置との関係を明らかにすることを目的として、摘心及び摘葉処理を行った2本の結果枝間において、果房付近の4枚の葉からの¹⁴C-光合成産物の分配について検討を行った。

材料及び方法

1. 植物材料の調製

東北大学農学部の実験圃場で栽培している25年生の'Delaware'を用い、8月6日から8日の間に結果枝(当年枝)2本が互生している2年枝(結果母枝)の切り枝を採取した。この時期は果粒の肥大はほぼ終了し、veraison前の時期である。採取した切り枝の、2年枝上の2本の結果枝のうち先端の枝を先端枝、基部の枝を基部枝とした。両結果枝とも葉に基部から1~10の番号を付け、基部か

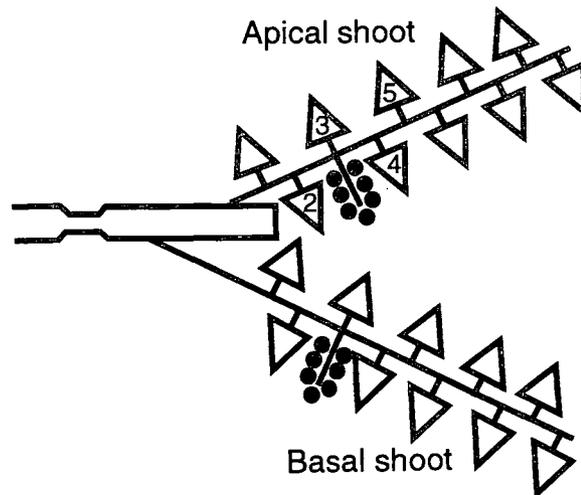


Fig. 1. Illustration of basic shoot-treatment pattern. Numbers on leaves indicate positions of ¹⁴C₂-fed leaves.

Table 1. Outline of defoliation.

Treatment	Leaves removed
A	No defoliation (basic pattern; see Fig.1).
B	Basal shoot leaves on the same side as the cluster.
C	Basal shoot leaves on the opposite side of the cluster.
D	All basal shoot leaves.
E	Apical shoot leaves on the same side as the cluster.
F	Apical shoot leaves on the opposite side of the cluster.

ら10葉を残して摘心した(第1図)。結果枝の第3葉と同節位に着生している果房のみを残してその他の果房を切除した。また、個々の果房の新鮮重が約20-25gとなるように摘粒を行った。基部枝が着生している部位より基部に近い2年枝に環状剥皮を行った(第1図)。このように調製を行った切り枝を、放射性同位元素実験棟内に搬入した。8月6, 7, 8日に各24本、合計72本の切り枝を用いた。

摘葉処理は材料を搬入した当日に葉序列単位で行い、第1表に示すようにAからFまでの6区を設けた。すなわち、摘葉処理を行わない区(A区)、基部枝の果房と同列の葉を摘除した区(B区)、基部枝の果房と反対列の葉を摘除した区(C区)、基部枝の全葉を摘除した区(D区)、先端枝の果房と同列の葉を摘除した区(E区)、及び先端枝の果房と反対列の葉を摘除した区(F区)の6区である。搬入した24本の切り枝を4本ずつ6区に分け、AからF区とした。

2. $^{14}\text{CO}_2$ の施与

前記のように調製した切り枝を放射性同位元素実験棟のガラス室内に設置されている自然光型の空調器に搬入した。空調器内の温度を昼温25℃、夜温20℃に調節した。 $^{14}\text{CO}_2$ の施与は空調器内で以下のようにして行った。

各区4本の材料を1本ずつとし、1本目については先端枝の第2葉を、2本目では第3葉を、3本目は第4葉を、4本目は第5葉を、それぞれポリエチレンの袋に別々に封入した。これらの袋には

予め ^{14}C で標識された炭酸ナトリウム水溶液(0.37MBq相当量)をいれておき、葉を封入した後、その中に20%の乳酸水溶液を注射器で注入して、袋内で $^{14}\text{CO}_2$ を発生させ、約2時間後にポリエチレン袋を除去した。この操作を行っている間の光強度は少なくとも2.5KW/m²であり、光合成を行うのに十分な光強度であった。この材料を自然日長下で上記の空調器内に24時間静置した。8月6日から8日までの間、毎日24本の枝を用いて同様の操作を行い、1処理区3反復とした。

3. 部位の分割と ^{14}C 活性の測定

$^{14}\text{CO}_2$ 施与開始から24時間後に空調器から枝を取り出し、結果枝と2年枝に分け、次に各結果枝を $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉(葉身+葉柄)、その他の葉、茎、果房の4部位に分けて採取した。採取した各部位を通風乾燥し、粉碎した後、粉末をAloca社製のAutomatic Sample Combustion System Model ASC-

Table 2. Dry weights(g) of $^{14}\text{CO}_2$ -fed leaves.

Treatment	Leaf position on apical shoot			
	2	3	4	5
A	0.400	0.464	0.428	0.466
B	0.402	0.420	0.470	0.430
C	0.452	0.468	0.496	0.458
D	0.412	0.412	0.480	0.440
E	0.420	—	0.440	—
F	—	0.478	—	0.470
Significance ^z	ns	ns	ns	ns

^zns: Not significant at 5% level using t-test in each column.

Table 3. Dry weights(g) of clusters on apical and basal shoots.

Treatment	Shoot	Leaf position on apical shoot			
		2	3	4	5
A	Apical	4.14	4.43	4.19	4.18
	Basal	4.30	4.12	4.13	4.81
B	Apical	4.43	4.08	4.15	3.88
	Basal	4.21	4.40	4.36	4.64
C	Apical	3.75	3.62	4.54	3.90
	Basal	4.92	4.41	3.80	4.56
D	Apical	3.69	4.18	4.04	4.09
	Basal	4.24	3.97	4.71	4.14
E	Apical	4.61	—	4.78	—
	Basal	4.70	—	4.80	—
F	Apical	—	4.12	—	4.31
	Basal	—	4.46	—	4.23
Significance ²		ns	ns	ns	ns

²ns: Not significant at 5% level using T-test in each column.

113 (自動試料燃焼装置) で乾式酸化を行った。各試料の ¹⁴C 活性を Aloca 社製の Liquid Scintillation Spectrometer Model LSC-900 で測定した。

¹⁴C 施与葉以外の部位で検出された ¹⁴C の合計値に対する、各部位で検出された ¹⁴C 活性の割合(%) を分配率として表わした。

結果

1. ¹⁴CO₂ 施与葉の乾物重及び果房の乾物重

¹⁴CO₂ 施与葉の乾物重(第2表)及び果房の乾物重(果軸を含む)(第3表)には、処理区間で統計的な有意差は認められなかった。

2. 先端枝と基部枝の間の分配(第4表)

先端枝(果房を含む)への ¹⁴C の分配率は、A～D区では第2, 4葉(果房と同列葉)施与区で高く、第3, 5葉(果房と反対列)施与区では低く、葉序列の影響が明らかに認められた。A～C区の先端枝への分配率の平均値は約76～79%で、基部枝の摘葉部位による影響は認められなかった。

基部枝の全葉を摘除したD区では、先端枝への分配率の平均値はA～C区より約20%低かった。特に果房と反対列の第3, 5葉施与区での低下が著しかった。

先端枝の葉を摘除すると(E, F区)、先端枝

Table 4. Percentage distribution of ¹⁴C to the apical shoot from individual leaves fed with ¹⁴CO₂.

Treatment	Leaf position on apical shoot				Average
	2	3	4	5	
A	81.2a	61.0a	87.6a	71.0b	75.2a
B	81.6a	64.5a	90.6a	77.1b	78.5a
C	79.2a	67.7a	91.3a	76.2b	78.6a
D	77.5a	28.1d	81.7a	38.4d	56.4c
E	—	74.6a	—	92.6a	83.6a
F	79.7a	—	94.0a	—	86.9a

Within a column, percentages followed by a different letter are significantly different ($p < 0.05$, LSD test).

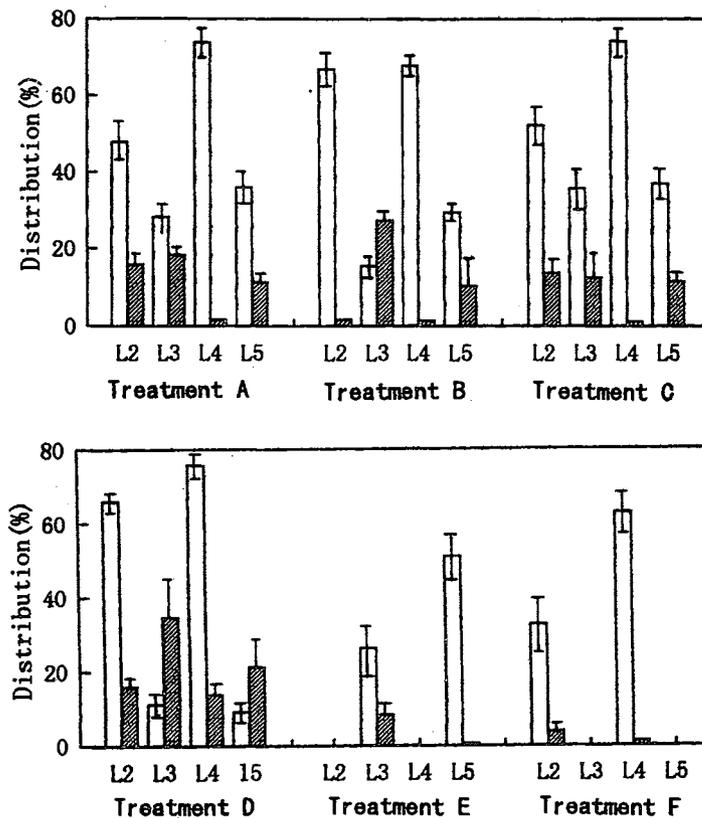


Fig. 2. Percentage distribution of ¹⁴C into clusters on apical and basal shoots. Treatments A ~ F: see Table 1; L2 ~ L5: Leaves fed with ¹⁴CO₂.
 □ Percentage distribution of ¹⁴C into apical shoot cluster.
 ▨ Percentage distribution of ¹⁴C into basal shoot cluster.

への分配率がA～C区に比べて増加したが、その増加量の平均値は約5～10%であった。葉位の影響を見ると、上位葉ほど先端枝への分配率が高い傾向が認められた。

これらの結果は、基部枝への移行は主として先端枝上の果房と反対列の葉から行われること、下位葉ほど他の枝への移行が多いことを示している。

3. 先端枝の各葉位の葉から先端枝及び基部枝上の果房への分配率(第2図)

A～D区の先端枝の果房への分配率を見ると、第3, 5葉施与区では低く、第2, 4葉施与区では比較的高かった。また、各施与区ごとに先端枝と基部枝の果房への分配率を比較すると、大部分の区で先端枝の果房への分配率が基部枝の果房へのそれより明らかに高かった。しかし、B区の第3

葉及びD区の第3, 5葉施与区では、基部枝の果房への分配率が先端枝の果房へのそれより高かった。

これらの結果は、先端枝の果房と反対列の葉は、先端枝の果房よりも基部枝の果房へより多くの光合成産物を供給していること、結果枝上の葉が摘除された時、隣接する結果枝からの光合成産物の移行は主として果房と反対列の葉から行われ、それらの葉の間では下位葉からの移行が多いことを示している。

考 察

ブドウの葉から果房への光合成産物の転流については、Haleら(2), Quinlanら(12), 及びHunterら(4～6)の報告があり、結果枝上の果房付近の葉は果房へ、結果枝の先端付近の数枚の葉は枝の先

端部へ光合成産物を供給していることが明らかにされているが、葉序列の影響についての研究は少ない。

著者らは前報(8-10)においてブドウの葉から果房への光合成産物の転流には葉序列の影響が強く、結果枝に1果房が着生している場合には、満開期までは果房は主としてその直下葉と直上葉から取り込み(8,9)、果房の肥大が進むにつれてさらに上位の葉や反対列の葉からも取り込むようになるが(4)、果房と同列葉からの取り込みが多いこと、開花期前後の果房は約80%程度を同列葉から取り込み、反対列の葉からの取り込みは20%程度であることを報告した。また、結果枝を摘心した場合や結果枝上の葉を半葉切除した場合にも葉序列の影響は明らかに認められるが、結果枝の基部を環状剥皮することによって葉序列の影響が消去できることを報告した。

一方、ブドウの葉における光合成活性は、果房と同列の葉と反対列の葉では若干の違いは見られるが、大きな差ではないことが'巨峰'で報告されている(3)。この報告は果房への供給が少ない葉においても、光合成活性が低下することなく、供給の多い葉とほぼ同様の光合成産物を生産していることを示し、これらの葉が樹のどの部位へ供給しているかに興味もたれる。

結果枝の基部を環状剥皮すると葉序列の影響が消去されるという結果は、結果枝で生産された光合成産物の一部は当該結果枝以外の部位へも転流していることを示すものと考えられる。第4表及び第2図の結果は、果房が着生している結果枝上の葉のうち、果房と反対列の葉は他の枝へ光合成産物を供給でき、及びそれらの葉の中でも下位葉ほど他の枝への供給が多いことを示している。

本報では2年枝上の結果枝間の転流を測定したが、2年枝は前年には結果枝であり、結果枝は前年の葉の付け根に分化した芽が発達したものであるから、結果枝間においても同列の枝間で転流がおこりやすいと推察される。光合成産物の転流に

おける葉序列の影響には維管束同士の形態的連絡が関与していると推定されるが(7,11)、2年枝の中で同列枝の維管束が連絡しているかどうかは明らかではない。また、結果枝上の同列葉の間や葉と果房間においても維管束間の連絡があるかどうか、平行している維管束間で物質の移動があるかどうかとも明らかではない。

本報で用いた2本の結果枝は2年枝上では反対列にあるにもかかわらず先端枝から基部枝へ光合成産物の転流が見られたのは、2年枝の環状剥皮の影響があると考えられるが、環状剥皮を行った茎や2年枝内部における光合成産物の転流経路は明らかではない。また、本実験では切り枝を用いたが、この結果を幹や根を持った植物体における枝間の光合成産物の転流にそのまま適用できるかどうかについては今後検討する必要があると考えられる。

要約

結果枝上の葉から隣接する枝へ光合成産物を供給するかどうか、また、どの葉から供給するかを明らかにすることを目的として、'Delaware'の2本の結果枝が着生している2年枝の切り枝を用いて検討した。2年枝上の先端の枝及び基部の枝の葉10枚を残して摘心した区を無摘葉区(基本型)とし、先端の枝または基部の枝の5枚の葉を葉序列ごとに摘葉した区(計4区)、基部枝上のすべての葉を摘除した区の合計6区を設けた。先端枝上の第2葉から第5葉に別々に ^{14}C で標識された二酸化炭素を施与して光合成させ、各枝、果房及び各部位への ^{14}C の分配を測定した。その結果、結果枝上に果房と同列に5枚の葉が着生している場合には、果房は主として同列の葉から ^{14}C を取り込むが、結果枝上の全葉を摘除した場合には、隣接する結果枝上の果房と反対列の葉から取り込むことが認められた。また、果房と反対列の葉の間では、枝の基部に近い葉から隣接枝の果房への ^{14}C の取り込みが多いことが明らかにされた。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、終始ご助言を戴いた東北大学の故堀 裕教授に深く感謝の意を表す。また、本研究の一部は文部省科学研究費によって実施された。

引 用 文 献

1. Geiger, D. R., Effects of translocation and assimilate demand on photosynthesis. *Can. J. Bot.* 53:2337-2345 (1976)
 2. Hale, C. R. and R. J. Weaver, The effects of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia* 33:89-131 (1962)
 3. Honjyo, H., F. Kamota and T. Asakura, Photosynthetic characteristics of leaves of the grapevine cultivar 'Kyoho' grown in glasshouse. *Bull. Fruit Tree Res. Sta. A.* (No.16):65-82 (1989)
 4. Hunter, J. J., Differences in the mobilization of assimilates of *Vitis vinifera* L. grapevines as influenced by increased source strength. *Am. J. Enol. Vitic.*, 33:207-213 (1982)
 5. Hunter, J. J. and J. H. Visser, Distribution of ^{14}C -photosynthate in the shoots of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon I. The effect of leaf position and developmental stages of the vine. *S. Afr. J. Enol. Vitic.*, 9:3-9 (1988)
 6. Hunter, J. J. and J. H. Visser, Distribution of ^{14}C -photosynthate in the shoots of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon II. The effect of partial defoliation. *S. Afr. J. Enol. Vitic.*, 9:10-15 (1988)
 7. Moorby, J., *Transport System in Plants.* pp.33-75. Longman (1981)
 8. Motomura, Y., Incorporation of ^{14}C -assimilates into GA-treated and untreated inflorescences following assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ by individual leaves in grape shoot. *Tohoku J. Agr. Res.* 33:1-13 (1982)
 9. Motomura, Y., Distribution of ^{14}C -assimilates from individual leaves on clusters in grape shoots. *Am. J. Enol. Vitic.*, 41:306-312 (1990)
 10. Motomura, Y., ^{14}C -Assimilate partitioning in grapevine shoots: Effects of shoot pinching, girdling of shoot, and leaf-halving on assimilates partitioning from leaves into clusters. *Am. J. Enol. Vitic.* 44:1-7 (1993)
 11. Peel, J., *Transport of Nutrients in Plants.* pp.86-87. Butterworths (1974)
 12. Quinlan, J. D. and R. J. Weaver, Modification of pattern of the photosynthate movement within and between shoots of *Vitis vinifera* L. *Plant Physiol.* 46:527-530 (1970)
-