

[研究報文]

ブドウ‘デラウェア’の果軸上の果柄の配列並びに光合成産物の果粒への分配に及ぼす葉位の影響

元村佳恵

弘前大学農学生命科学部 〒036-8561 弘前市文京町3

Arrangement of Peduncles on Rachis and Effect of Leaf Position on the Distribution of Photoassimilates into ‘Delaware’ Grape Berries.

Yoshie MOTOMURA

Faculty of Agriculture and Life Science,
Hirosaki University, Hirosaki, 036-8561 Japan

The arrangement of the peduncles on rachis of ‘Delaware’ vines was investigated, following a phyllotaxic model. The normal peduncle alternation sequence is either 90° and 180° or 270° and 180° , expressed as the angular divergence in the genetic spiral. Assuming the peduncle arrangement to be either in dextral or sinistral, the arrangement of peduncles on the rachis was investigated for an alternation of 90° and 180° . If the rachis is taken as the horizontal axis (the Z axis) and the first peduncle is considered to be above it (+ on the Y axis), most of the peduncles lay in one of four directions, namely above (+ on the Y axis), below (- on the Y axis), on the right (+ on the X axis), or on the left (- on the X axis). The numbers of berries and pedicels on the basal peduncles were more than those on the apical ones. After $^{14}\text{CO}_2$ was individually fed to the 1st to 6th leaves, the ^{14}C activity in each berry was measured, and the average ^{14}C activity of the berries on each peduncle was calculated. Incorporation of ^{14}C from the 1st leaf on the shoot was observed mainly in berries on the 1st, 4th, and 9th peduncles, and comparatively high activities were detected in berries on the 2nd, 7th, and 10th peduncles. These peduncles were in two neighboring directions on the rachis (above and right). From the 2nd leaf, ^{14}C was incorporated mainly into berries on the peduncles above and left. When the 4th, 5th or 6th leaf was fed, comparatively high ^{14}C activities were found in berries on peduncles in two neighboring directions, i.e., above and right, right and below, below and left, or left and above. Feeding of the 3rd leaf resulted in no marked differences among the peduncles. These results indicate that the grape inflorescence originates from two carpels, and that the distribution of photoassimilates into berries on peduncles is also affected by phyllotaxis.

Key words : peduncles on rachis, photoassimilates, translocation, phyllotaxis

緒言

ブドウの結果枝上で葉は互生し、左右2列に並び葉序列を形成している(8)。葉同士の位置関係を数値的に表わす場合、葉と葉の間の開度(例: 180°)、または 360° を1とした場合の割合(例:1/2)と表現されている。ブドウの結果枝では開花期前後までは結果枝上の果房はその果房の直下葉と直上葉から光合成産物を取り込むこと(9)、果

実肥大期には同列の葉から大部分の光合成産物を取り込み、反対列の葉からの取り込みは比較的小さいこと(3, 9)、結果枝を摘芯しても、結果枝上の半葉を切除してもその傾向は変わらないことが報告されている(10)。これらの報告は、結果枝内においては果房が強力な受容体であること、及びブドウの結果枝内の光合成産物の分配、特に果房への取り込みには葉序列の影響が大きいことを示している。

また、摘芯した結果枝の基部を環状剥皮すると

1998年4月10日受理

結果枝内の果房への光合成産物の分配には葉序列の影響がほとんど認められなくなることや、結果枝上の果房と反対列の葉は、別の結果枝の果房へもかなりの量の光合成産物を供給しているという報告は(11)、結果枝間における光合成産物の分配にも葉序列の影響があることを示している。

これらの報告は、ブドウにおける光合成産物の移行においては、結果枝内でも、結果枝間でも様々な場面で葉序列の影響が表れることを示している。これらの現象から、果房内の個々の果粒への光合成産物の分配にも葉序列の影響がある可能性が推定される。しかし、果軸 (rachis) 上の果柄 (peduncle) の配列は複雑で2列互生の形態を示していないばかりでなく、果柄から更に分岐した小果柄 (pedicel) や個々の果粒間の位置関係は必ずしも明かではない。本報では果房内における個々の果粒への光合成産物の分配において葉序列の影響の有無を調査することを目的として、果房内の果軸上の果柄の配列を調査し、果柄の着生位置と結果枝上の葉位の異なる葉から個々の果粒への光合成産物の取り込みとの関係を ^{14}C を用いて検討した。

材料及び方法

1. 材料及び果房内の果柄の配列調査

樹齢25年の'Delaware'の樹から、果(花)房が着生している結果枝を採取し、結果枝上の果房の着生状況を観察した。次に果房上の岐肩を第1果柄(分枝)とし、果軸上の果柄に基部から先端部に向かって順に番号を付け、第1果柄(岐肩)を基準として各果柄の位置関係を調査した。次に各果柄上の小果柄に着生している果粒の数を調査した。

2. $^{14}\text{CO}_2$ 施与用植物材料の調製

満開後約5週間の結果枝の切枝を採取し、枝の基部から第3節目の果房を残して他の果房を摘除し、基部から10葉を残して摘心した。このように調製した結果枝を放射性同位元素実験室内に設置されている自然光型の空調器内に搬入した。この

空調器内の温度を昼25℃、夜20℃に調節した。上記のように調製した結果枝18本を6区に分け、1区3本づつとした。

3. $^{14}\text{CO}_2$ の施与

透明なポリエチレンの袋内に予め ^{14}C で標識した炭酸ナトリウム水溶液を1袋につき0.37MBq入れたものを用意し、1結果枝当り1枚の葉をこの袋に封入した。すなわち、1区目の3本の枝については第1葉を、2区目の3本の枝では第2葉を、以下同様にして6区目では第6葉を封入した。合計18本の枝を用いた。葉を袋に封入した後、それぞれの袋の中に注射器で20%乳酸約2mlを注入して袋内で $^{14}\text{CO}_2$ を発生させた。乳酸の注入から約2時間後にポリ袋を除去し、結果枝をそのまま自然光型の空調器中に48時間静置した。この操作は晴天の日の午前10時から12時の間に行い、その間の光強度は少なくとも $730\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であり、光合成を行うのに十分な光強度であった。

4. 試料の採取と ^{14}C 活性の測定

結果枝を $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉、その他の葉、枝、及び果房に分け、果軸上の第1~10果柄に着生する果粒を果柄上の位置を調査しながら採取した。個々の果粒を70℃で通風乾燥した後、乾物重を測定した。乾燥した個々の果粒をSample Oxidizer (Aloka社製、Model ASC-113)で乾式酸化し、 ^{14}C 活性をLiquid scintillation spectrometer (Aloka社製、Model LSC-900)で測定した。果柄ごとの ^{14}C 活性の平均値を算出し、第1果柄から第10果柄までの値の合計値に対する果柄毎の ^{14}C の相対値(%)を次の式によって算出した。

$$^{14}\text{Cの各果柄ごとの相対値} = (\text{各果柄上の果粒の}^{14}\text{C活性の平均値} / \text{第1~第10果柄の各果柄上の果粒の}^{14}\text{C活性の平均値の合計}) \times 100$$

結果及び考察

1. 結果枝上の果房の着生状況

結果枝上の葉と果房の位置関係を見ると (Fig. 1)、葉は2列に互生し、果房は葉と対生し、果房

同士も互生していた。また、結果枝の基部から第1葉と同節には果房の着生は見られず、第2節または第3節以降に果房の着生が見られた。多くの結果枝では第2及び3葉と同節に果房が着生していたが、第4節目には果房の着生は見られなかった。

植物形態学的には果房と巻ひげは同一の起源であるが、生殖期に巻ひげの代わりに生じたのが果房であり、巻ひげの分岐点には鱗片葉があることから、両者とも茎と相同器官であるとされている(8)。*'Delaware'*について果房と巻ひげの着生を見ると、果房または巻ひげが2節続いて着生し、次の節には着生しないという3節を単位とした繰り返すと考えられた。これらの結果は植物形態学的報告(7, 8)とよく一致していた。しかし、ブドウの果房及び巻ひげに関しては形態学的には茎的器官の分枝系と考えられているが、これらが葉と対生することについて仮軸説と単軸説とがあり(8)、それらについて多くの仮説が出されているが、今だに定説とはなっていないため今後の解明が待たれる。しかし、いずれの説を取っても果房内の果

柄は果軸からの分枝と考えられる(8)。

果房は、単軸分枝の形態をとっているが、果柄の配列や起源についての研究は非常に少ない(7)。*'Delaware'*の果房では、果房の主軸が結果枝と90°の角度になるように置くと、第1果柄(岐肩)は常に結果枝の基部側にあり、結果枝と果房の主軸とで構成する平面上にあった(Fig. 1)。また、果房の主軸からは第1果柄に続いて多数の分枝があったが、第2果柄以下について見ると、各果柄は果軸の先端に進むにつれて次第に分枝数が減少して長さが短くなり、先端部では小果柄が果軸から直接出ている。各小果柄はそれぞれ1個の果粒をもっており、主軸も各果柄も先端は1個の果粒で終わっていた。

2. 各分枝上の果粒の数

果房の基部では個々の果柄内でさらに分枝(2次分枝)があり、2次分枝の数は基部の果柄ほど多かった。各果柄とも花蕾及び小花の段階では3個1組で構成されていた。果房の収穫期には3個

Table 1. Number of berries on the each peduncle².

Peduncle No.	No. of berries	Peduncle No.	No. of berries
1	13.1 ± 3.1	11	1.8 ± 0.2
2	6.8 ± 1.8	12	1.5 ± 0.2
3	4.5 ± 1.6	13	1.8 ± 0.2
4	3.4 ± 0.8	14	1.6 ± 0.2
5	2.9 ± 0.5	15	1.8 ± 0.2
6	2.4 ± 0.4	16	1.0 ± 0.1
7	2.5 ± 0.4	17	1.3 ± 0.1
8	2.4 ± 0.4	18	1.1 ± 0.1
9	2.5 ± 0.4	19	1.3 ± 0.1
10	2.1 ± 0.3	20	1.3 ± 0.1

² Means ± S.E.; 10 clusters were examined.

1組の形態がほとんど見られなかったのは、開花後の落花や落果によるものと考えられる。各果柄上の果粒の数は、第1果柄で最も多く、先端へ行くに従って数が減少する傾向が見られた(Table 1)。

3. 果軸上における各果柄の着生方向

果粒が着生している果房(Fig. 2)、及び果房に着生している果粒を除去した果軸について、果軸の

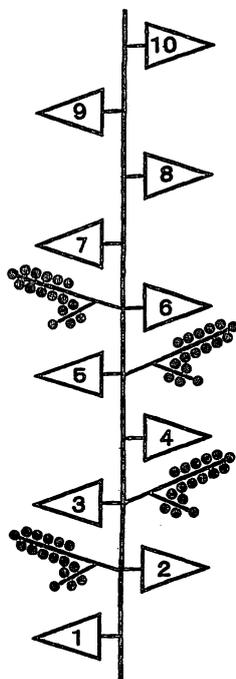


Fig. 1. Arrangement of leaves and clusters on a *'Delaware'* grape shoot.

基部から先端部に向かって各果柄の着生位置と方向を調査した。第1果柄(岐肩)は、果軸に着生している果柄の中で最も大きく、果房が大きく2つに別れているように見えた。次に、果軸がZ軸方向に水平に、第1果柄がY軸の上(+)方向に

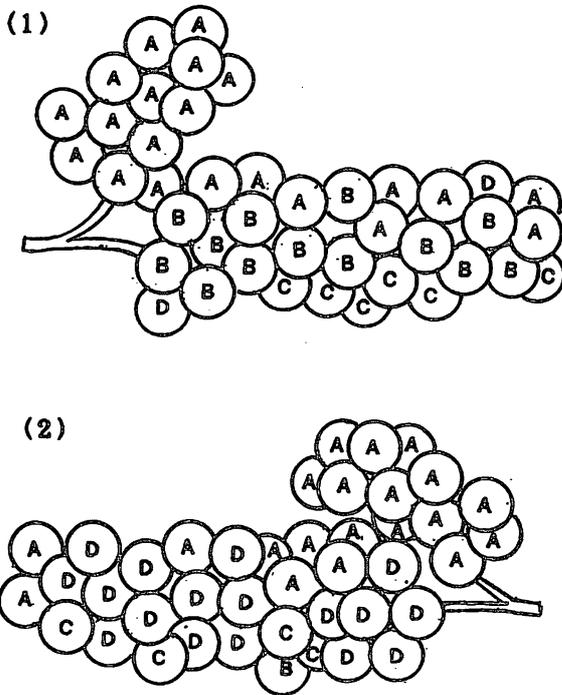


Fig. 2. Side views of 'Delaware' clusters.
 (1) Right side of the cluster.
 (2) Left side of the cluster

なるように置いた場合、第2、3果柄は主軸と第1果柄で構成する面とは垂直な面(X軸面)上にあり、それぞれ右(X軸の+方向)及び左(X軸の-方向)へ向かって着生していた。第4、5果柄は第2、3果柄の面とは垂直な面(Y軸面)上にあり、それぞれ上(Y軸の+)及び下(Y軸の-)方向にあった。これらの結果から、'Delaware'の果軸上の分枝はY軸の+及び-方向、及びX軸の+及び-方向の4方向、4列に着生していると考えられる。そこで、第1果柄と同列(Y軸+方向)の果柄をA列、第1果柄の右側(X軸の+方向)をB列、第1果柄の反対側(Y軸の-方向)をC列、第1果柄の左側(X軸の-方向)をD列とした(Fig. 2)。

4. 果軸上の各果柄の着生角度

個々の果柄の相対的な着生角度を調査したところ(Fig. 3)、第1果柄と第2果柄は約90°または約270°の角度にあり、第2果柄と第3果柄は約180°の角度にあった。第3果柄と第4果柄とは約90°または約270°、第4果柄と第5果柄とは約180°の角度にあった。第6果柄以降第20果柄までについて同様に調査した結果、果軸上での果柄の配列は基本的には90°と180°、または270°と180°の繰り返しと考えられた。しかし、随所に欠落や配列の乱れがみられたが、配列に規則性があることが示唆された。

茎の上での葉の配列については序列があることは多くの植物で古くから知られており、それを数値的に表わす方法として2つの方法がとられている(1, 2, 13)。一つは上記のように連続した2枚の葉の間の相対的な角度で表わす方法であり、他は360°を1として180°を1/2、90°を1/4のように前円に対する比率で表わす方法である。この表わし方では上記の結果は1/4と1/2 または3/4と1/2の繰り返しとなる。

また、植物の茎上の葉の分化の順序には右廻りと左廻りがあることも知られている(4, 5, 6, 12)。植物の左右性を考慮してこの結果を整理すると、ブドウの果軸上の果柄の配列は基本的には90°(1/4)と180°(1/2)の繰り返しであるが、果房によって右廻りと左廻りがあると考えられた。これらの結果から、'Delaware'の果軸上の果柄の配列を、葉序列と同じように基部から先端部に向かってらせん状に果柄同士の開度で表わすことができる(Fig. 3 (1), (2))。

植物の葉の分化における右廻りと左廻りは個体によって異なること(5)、同一個体上でも主枝と側枝によって異なる場合があること(6)が報告されているが、ブドウについては報告がない。本研究では一本の樹から枝を採取しているが、特定の側枝から発生した結果枝を採取したものではないので、ブドウ樹の主幹、一次側枝、二次側枝などから発生した結果枝によって、果軸上の果柄の廻り方が異なるのかどうかについては考察はできな

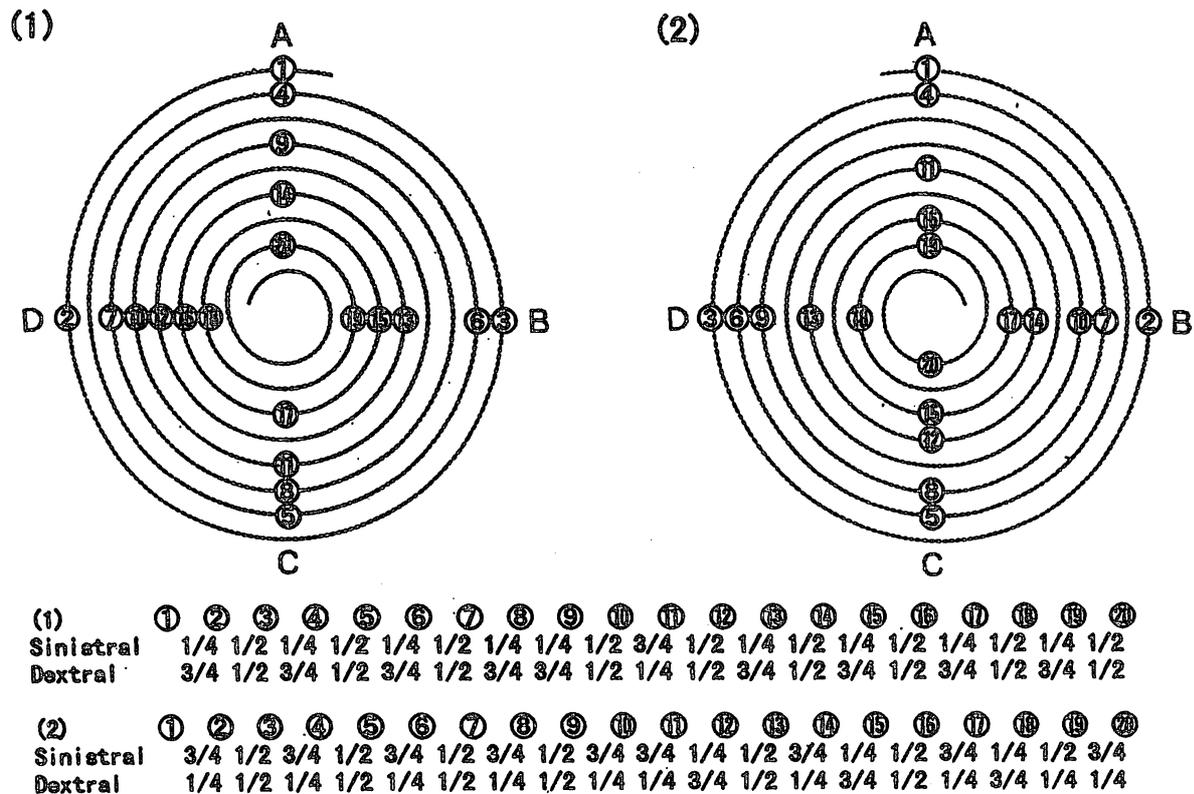


Fig. 3. Patterns of peduncle arrangement on rachis. (1) An example of sinistral arrangement. (2) An example of dextral arrangement. A: The same orthostichy as the first peduncle. B: 90° to the right of the first peduncle. C: 180° to the right of the first peduncle. D: 270° to the right (90° to the left) of the first peduncle

かった。

本実験に用いた果房では、第10果柄まではほとんどすべての果房で果柄の配列が規則的であったが、それより先端では規則性が明確さを失う傾向が認められた。果房の先端部では基部の果柄のようにお互いに反対の位置や垂直面についているのではなく、らせん状に着いているように見えた。また、果柄間の角度は大体90°または180°に近い角度であったが、果軸の先端部では僅かずつのずれが重なって4列が全体的にねじれたためにらせん状に見えるのか、あるいは着生角度が必ずしも90°や180°ではないのか、などについてはさらに詳細な調査が必要である。

5. 個々の果粒への光合成産物の分配

各葉位の葉から果房内の個々の果粒への光合成産物の分配を測定するためには、実験系をできる

だけ単純化する必要がある。そのため、1本の結果枝に1果房だけとし、さらに結果枝の先端部も光合成産物のsink活性をもっている(10)ので、10葉目までを残して摘心した結果枝を用いて実験を行った(Fig. 4)。結果枝上の第1~6葉から個々の果粒に取り込まれた¹⁴Cの、果柄ごとの平均値を見ると(Fig. 5)、第1葉に¹⁴CO₂を施与した場合、第1,4及び第9果柄で¹⁴C活性が高く、第2,7及び第10果柄でも比較的高い活性が検出された(Fig. 5(1))。これらの果柄はいずれも前述の上(Y軸の+)方向及び右(X軸の+)方向にあった。第2葉に施与した場合(Fig. 5(2))、第1,6及び第9果柄で¹⁴C活性が著しく高く、第2及び4果柄でも比較的高かった。これらの果柄は上(Y軸の+)方向及び左(X軸の-)方向にあった。第4葉施与では第3,7,5及び第6果柄で、第5葉施与では第2,4,7及び第10果柄で、第6葉施与では第5,7,8,10及び

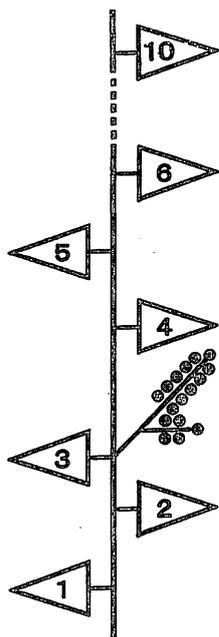


Fig. 4. Arrangement of cluster and leaves fed with $^{14}\text{CO}_2$. Leaves numbered 1 to 6 were fed with $^{14}\text{CO}_2$ individually

第3果柄で高い活性が検出された (Fig. 5 (4), (5), (6))。しかし、第3葉施与では果柄間で ^{14}C 活性には大きな差異は認められなかった (Fig. 5 (3))。

前項で述べたように果軸上の果柄の配列は上下左右の4列と考えると、第3葉施与以外ではそれぞれの葉から ^{14}C を比較的多く取り込んだ果柄はいずれも隣接した2列上にあった。すなわち、上向き (A列) と右向き (B列)、右向き (B列) と下向き (C列)、下向き (C列) と左向き (D列)、または左向き (D列) と上向き (A列) のいずれかであった。

各葉位の葉から各果柄上の果粒への ^{14}C の取り込みを果柄別に見ると、第1果柄 (岐肩) 上の果粒への取り込みは、第1、2葉からは多かったが、第3-6葉からは少なかった。第2果柄以降について見ると、A、B列の果柄上の果粒は第1葉からの取り込みが多く、A、D列の果柄上の果粒は第2葉からの取り込みが多かった。第3葉からの各果柄への取り込みには果柄の位置にかかわらず差がほとんど見られなかった。B、C列の果柄上の果粒は第4葉から、A、D列の果柄上の果粒は第5葉から、B、C列の果柄上の果粒は第6葉からの取り込みが多かった。すなわち、各葉位の葉は果軸上の隣接する

2列の果柄上の果粒への供給が多いことが見出された。

これらの結果から、第3葉以外ではどの葉からも果軸上の隣接する2列の果柄への取り込みが多く、果房内においても光合成産物の果粒への取り込みには葉序列の影響があることが明らかにされた。本実験の結果から、実験に用いる果房は右廻りまたは左廻りのどちらか一方に揃えた方がよいと思われるが、果房が枝に着生している状態で、果軸上の果柄の着生様式が左廻りか右廻りかを見わけることは非常に困難であった。そのため、本実験の結果から、右回りと左回りについては光合成産物の取り込みに違いがあるかどうかを判定することができなかった。今後は実験材料を揃えるためにも、予め右廻りか左廻りかを見分ける方法の検討が必要であろう。

これらの結果及びブドウの枝における光合成産物の分配には葉序列の影響が大きいこと、葉が左右2列の互生であることを総合して見ると、果軸上の果柄は4列に並んでいるが、実は2枚の心皮から分化したものであることを示唆していると考えられる。

光合成産物の葉から果実への取り込みにおいて、葉序列の影響があるのと同様に、果房内の果柄上の果粒への取り込みについても葉序列の影響があることが見出されたが、各葉位の葉と果柄との間に維管束連絡があるのか、茎や果軸内で並列する維管束間で転流物質の移行があるのかどうかについては、今後の検討が必要である。しかし、果房と対生する第3葉施与において、果柄間で光合成産物の各果柄上の果粒への取り込みにはほとんど差異が見られなかったことは、茎または果軸内で維管束間で物質の乗り換えがあることを示唆しているのかもしれない。いずれにしても植物の形態と機能は密接に関連していることを裏付けるものと考えられる。

要約

1. ブドウの果軸上の果柄の配列を第1果柄 (岐肩) を基準として調査したところ、隣接する果

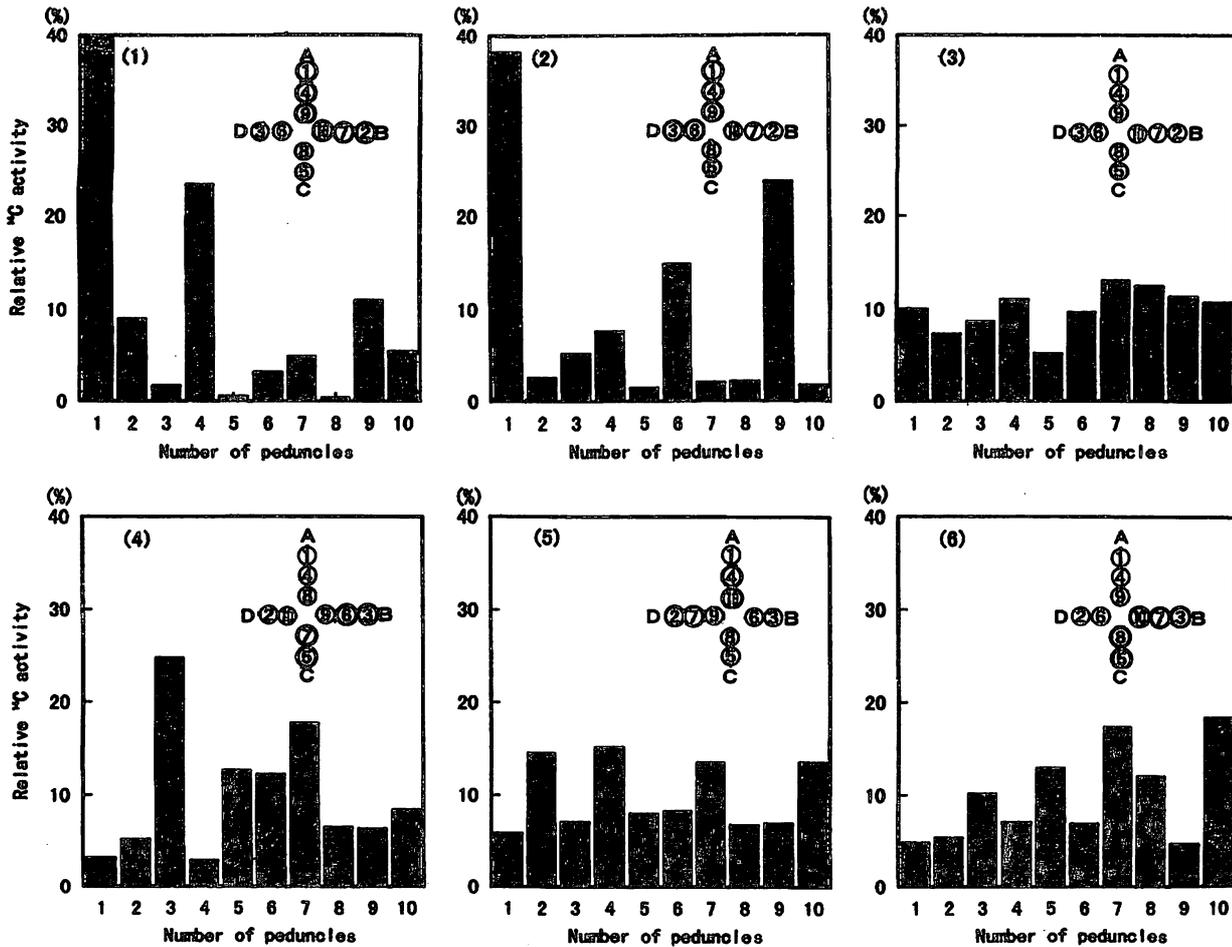


Fig. 5. Effect of leaf position on incorporation of ¹⁴C into berries on each peduncle on the rachis. (1): 1st leaf feeding, (2): 2nd leaf feeding, (3): 3rd leaf feeding, (4): 4th leaf feeding, (5): 5th leaf feeding, and (6): 6th leaf feeding. See text for the feeding of ¹⁴CO₂. The pattern in each panel shows the arrangement on peduncles on the rachis of the cluster used for the determination of ¹⁴C.

柄間の開度は基本的には90度 (1/4) と180度 (1/2) の繰り返しであるが、右廻りと左廻りがあると考えられた。果軸を水平 (Z軸上) とし第1果柄 (岐肩) が上向き (Y軸の+方向) になるように置くと、大部分の果柄はそれぞれ上 (Y軸の+方向)、下 (Y軸の-方向)、右 (X軸の+方向)、または左 (X軸の-方向) の4方向を向いていた。これらの果柄はさらに枝分れし、果軸の基部の果柄ほど枝分れが多く、果柄あたりの着粒数は基部の果柄ほど多かった。

2. 結果枝上の第1葉から第6葉の個々の葉に ¹⁴CO₂ を施与し、個々の果粒の ¹⁴C活性を測定し、各果柄毎に果粒の ¹⁴Cの平均値を算出した。第1葉に ¹⁴CO₂ を施与した場合、主に第1、4、9果柄上の

果粒に高い ¹⁴C活性が検出され、第2、7及び第10果柄上の果粒に比較的高い活性が見出された。これらの果柄は果軸上の上または右方向にあり、隣合った2方向を向いていた。第2葉施与では、¹⁴C活性は主として上方向と左方向の果柄上の果粒に取り込まれ、これらも隣接した2方向にあった。第4、5及び6葉施与でも、比較的高い ¹⁴C活性が隣合った2方向の果柄上の果粒で見出された。しかし、第3葉施与では、果柄間でほとんど違いは見られなかった。

3. これらの結果から、ブドウの果房の果軸上の果柄の配列は4列であるが、2枚の心皮から分化したものであることが示唆された。また、果柄上の果粒への光合成産物の分配にも葉序列の影響が

あることが明らかにされた。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、終始ご助言をいただいた東北大学名誉教授(農学部) 故堀 裕先生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(平成2年度、一般C)によって実施された。

引用文献

1. Esau, K., Phyllotaxis, In: Plant Anatomy, 2nd Ed., p.355-358. John Wiley & Sons, Toppan Co., Ltd., Tokyo (1965).
2. Fahh, A., Ontogenetic development of the stem. In: Plant Anatomy. 4th Ed., p.187. Pergamon Press Exeter, U. K. (1990).
3. Hale, C. R. and R. J. Weaver., The effects of developmental stage on direction of translocation of photoassimilate in *Vitis vinifera* Hilgardia 33: 89-131 (1962).
4. 濱 健夫, 葉序, 植物形態学, p.202-209. コロナ社 (1969).
5. 金濱耕基, 齋藤 隆, キュウリにおける器官配列の左右性と子房の曲がる方向との関係 園学雑, 55 (3): 290-295 (1986).
6. 木原 均, 植物の左右性, 現代生物学の諸問題. 中村健児編. p.11-30. 増進堂 (1950).
7. Kozma, P.著, 糸 栄美子訳, 第3章 ブドウの形態概論 ③花穂, ブドウ栽培の基礎理論. p.105-108. 誠文堂新光社 (1970).
8. 熊沢 正夫, 異説ある分枝型, 植物器官学. p.107-109. 裳華房 (1979).
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. 元村佳恵, ブドウの結果枝間の光合成産物の転流. J. ASEV Jpn. 8 (2): 75-81 (1997).
12. 小野 一, 左右性, 植物遺伝学, 形態形成と突然変異. 木原 均, 山口彦之編. p.54-79. 裳華房 (1977).
13. Peel, J., Transport of nutrients in plants. p.86-87. Butterworths (1974).