

ブドウの果実の發育に関する生理学
的研究。特に果粒の成熟過程について

新 美 善 行

ブドウの果実の発育に関する生理学
的研究，特に果粒の成熟過程について

新美善行

名古屋大学図書	
和	767431

報告番号 甲 第 1220 号

目 次

序 論		1
第 1 章	ブドウ果粒中の内生ホルモンの季節的消長について	
1.	序論	8
2.	材料および方法	9
3.	結果	13
4.	考察	25
第 2 章	ブドウ果粒中の抑制物質およびサイトカイニン活性について	
1.	序論	34
2.	材料および方法	35
3.	結果	44
4.	考察	55
第 3 章	ブドウの樹液中の内生ホルモンおよびその季節的消長について	
1.	序論	61
2.	材料および方法	62

	3.	結果	67
	4.	考察	77
第4章		ブドウの花穂の発育に伴うサ イトカイニン, 光合成および 呼吸の変化について	
	1.	序論	82
	2.	材料および方法	83
	3.	結果	86
	4.	考察	97
第5章		ブドウの果粒の発育, 特に成 熟に伴う光合成および呼吸の 変化について	
	1.	序論	104
	2.	材料および方法	107
	3.	結果	109
	4.	考察	122
第6章		総合考察	129
第7章		摘要および結論	139
		謝辞	158
第8章		引用文献	159

序 論

Nitsch (90) によれば果実の一生は大きく4つの時期に分けられる。すなわち、(a)花芽分化および花芽原基の花器官への分化の時期、(b)開花前までの花器官の発育の時期、(c)開花期と果実の着果後の発育の時期、および(d)果実の成熟および老化の時期に分けることができる。着果とは通常受粉および受精が起こった後、子房が急激に発育することによって得られる。同時に花弁や雄ずいがおけるといふ急激な変化も引き起こされる。ブドウを含み多くの植物では着果が好ましくなければ花器官および果実の落下が引き起こされる。

単為結果 (Parthenocarpy) とは受精なしで果実の発育が起こる現象を意味しているが、自然界ではいくつかの型の単為結果が存在している。例えば栄養的単為結果 (Vegetative parthenocarpy) としては、パイナップル、ワシントン・ネーブルオレンジ、栽培種のバナナやある種のカキ、イチジク、ナシで見られるように全く受

粉なしでも果実が発育するものと、刺激的単為結果 (Stimulative parthenocarpy) のように受粉後の受精は全く必要とせず、ブドウの一種ブラック・コリンズでは花粉の刺激だけで着果がもたらされるようなものがある (139)。

Gustafson はオーキシシンによって単為結果がもたらされることを発見した後、有種子系統のブドウ、オレンジ、レモンとそれらの無種子系統の未開花の状態の子房のオーキシシン含量を比較し、開花期には無種子系統のもののオーキシシン含量が、有種子系統のものに比較し多いことを見つけ、受精が起こらなくてもそれ以後の発育が可能であると言っている (22)。

しかし、多くの果実の発育はその中の種子に大きく依存している。Nitsch (89) によるイチゴの実験ではどの発育時期でもソウ果 (achene) を取り除くと果実の発育が停止し、花托組織には遊離オーキシシンが存在しないことを示した。それとは逆に、ワシントン・ネーブルオレンジやブドウのブラック・コリンズでは受精や

種子が存在しなくても果実が発育するようなものもある(139)。ブドウのトムソン・シードレスの果粒の発育のために種子は初期の短期間だけ必要である。また、ブドウのある系統では種子が非常に未熟な時に退化してしまいうものもある(128)。一方、トムソン・シードレス、ブラック・コリンズやブラック・モヌツカのよ様なブドウの無核系統にジベレリン処理をすると果粒の肥大が促進される(113,132,133)が、有核の系統では一般にこのような効果は得られない。

花穂を開花前10日と開花後14日に100 ppmのジベレリン溶液で処理することによって、ブドウの有核品種のデラウェアの無核化をもたらし、かつ熟期を促進することは日本で最初に見つけられた技術である(31,41,42)。第1回目の処理は無核化を引き起こし、第2回目の処理は果粒の肥大を引き起こすことを目的としている。ジベレリン処理による無核果粒は有核果粒よりも少し小さいが、果皮の着色

や成熟は2〜3週間促進される(33,41)。日本ではデラウエアは最も大衆的な生食ブドウであり、ジベレリン処理によって生産者は収支を合せられるようになった。デラウエアの無核果粒の形成においてはジベレリンは胚珠への傷害的効果(33)ばかりでなく、花粉の発芽能力の抑制(130,134)をも引き起こしている。果実の着果、大きさ、熟期の調節に対する生長調節物質の利用は農業において非常に重要になって来ている。果実の大きさは商品としての重要な要因であり、熟期を促進したり、逆に抑制することによって生産者は果実の需要のピークに合せたり、ガツ販売期間をのばすことが可能になる。

一方、リンゴを用いた研究で Kidd & West (39) は成熟現象は呼吸活性の急激な変化と密接に関係していることを示した。呼吸の上昇は果実の一生における転換期であり、クライマクテリック (climacteric) と呼ばれている。その後の研究で彼らは亦に着いたままでもリンゴ

の果実の成熟過程で呼吸の上昇が同様に起こることを見つけ、それを“*on the tree climacteric respiration*”と命名した(40)。一方、Biale(5, 6)は成熟果実の呼吸パターンを *climacteric* 型のものと *nonclimacteric* 型に分類しているが、ブドウは収穫後に成熟果が呼吸の増加を示さないことから、*nonclimacteric* 果実として分類されている。ブドウの果粒は大きく3つのステージに分けられ、成熟の始りは明確な現象としてとらえられる。それは、*veraison* と呼ばれ、糖の蓄積の始り、酸含量の減少、果粒の軟化および果皮の着色などで特徴づけられる(12, 14, 24, 112)。この成熟過程は内的あるいは外的要因によって左右され、熟期、糖・有機酸含量などが影響を受けることが知られている。外的要因としては温度、光などの環境条件あるいは着果量の多少、摘葉、摘芯などの栽培条件などがあり、これらについては既に多くの研究が行われている。一方、果実が発育し、成熟に向う過程は葉で合成され

た同化物質の転流が必要であるが、この物質転流は植物ホルモンなどによっても左右される。しかし、果実の発育および成熟過程の内的要因については従来の研究も少く、存在不明な点が多い。本研究は果実の発育、特に *stage* II に至る成熟の過程を明確にするため、果実の発育に伴う内生ホルモン、光合成、呼吸の経時的変化を検討した。このことは優良品質の果実を生産するための基礎的資料を得ることであり、*stage* II に至る過程の栽培管理を検討する上にも極めて重要であると考えられる。その結果の概要は以下のとおりである。

(1). 開花前の子房および開花後の果粒ではオーキシンやサイトカイニンなどの生長促進物質の活性が高かった。一方、アブシジン酸様の抑制物質の含量は非常に低く、*stage* II にかけて徐々に増加した。しかし、開花期付近ではアブシジン酸様の抑制物質の濃度が高いことが特徴的であった。果粒の *stage* I の時期では果実および種子の呼吸活性が高く、非

常に代謝活性が高い時期であり，さらに果粒でもクロロフィル含量が高く，光合成を行っていた。

(2). Stage IIの時期に入るとオキシノヤサイトカイニンの活性が低下し，逆にアブシジン酸様の抑制物質が増加した。また，この時期までには果皮のクロロフィル含量は非常に少なくなった。一方，種子の発育はこの時期にピークに達していった。

(3). Veraisonの後 Stage III)にかけて，急激に糖の増加が始るが，この過程で果粒の呼吸活性が上昇することが観察され，かつ CO_2 の取り込みも行われていたことが明らかになった。

すなわち，ブドウの果粒の発育の過程で，植物ホルモンや光合成，呼吸などの生理的代謝を通して種子と果実の発育が密接に関係し合って発育していることが明らかになった。

第1章 ブドウ果粒中の内生ホルモンの季節的消長について

1. 序論

果実の発育には、植物ホルモンが密接に関係していることがよく知られている。未熟な種子にはオーキシシン、ジベレリン、サイトカイニンなどの植物ホルモンが含まれており(54,56,^{57,}64,69,72,89)、果実中の植物ホルモンの多くはこの種子に由来していると考えられる。Nitsch(89)はイチゴを用い、ソウ果を取り除いた部分は発育しないことを報告している。また、Luckwill(63)、Letham(58)はリンゴの果実が種子の未発達や退化によって果形が変わったり、発育が不良になり、落果が起きることを報告している。しかし、種子の退化した果実にオーキシシン、ジベレリン、サイトカイニンなどの生長促進物質を処理すると、発育が促進されることもよく知られている(10,15,113,136,137)。これらの事実は、種子が果実の発育に対し、生長促進物質の働きを介して重要な役割を果

してゐることゝ示してゐる。

本章では、デラウエアの果粒の発育と内生ホルモンの関係を明らかにするため、果粒および種子の発育にともなう内生ホルモンの消長を調査した。さらに、有核果粒に植物ホルモン（オーキシシン、ジベレリン、サイトカイニン、アブシジン酸）の処理を行い、果粒の成熟におよぼす効果をも調査した。

2. 材料および方法

実験1. 果粒および種子の発育と内生生長調節物質の経時的変化

名古屋大学農学部付属東郷農場栽植のデラウエアの成木を用い、ジベレリン処理による無核果粒と無処理による有核果粒を得た。ジベレリンの第1回処理は開花前10日に行い、第2回処理は開花後10日に行つた。この場合の開花とは約60%の花冠が落下した時期をさしてゐる。そして、第2および第3花(果)總を開花前14日から7日おきにサンプリングし、それぞれ果總の中央部から果粒を得た。

内生オーキシシンおよびアブシジン酸様物質の抽出は果肉50g, 種子5gを用い, 第11図に示すような手順で行い, 酢酸エチル酸酢分画を得た(開花前の材料は花穂から花梗を除き, 種子が分離しにくく, 時期のものは種子を含む果粒から抽出した)。この分画を東洋3紙 No. 50 (40 × 40 cm) を用い, イソプロパノール, アンモニア, 水 (10 : 1 : 1, V/V) の展開溶媒で約20 cm 展開した(下降法)。これを10等分し, 各切片を10 ml の蒸留水で再抽出し, バイオアッセイに供した。

オーキシシンのバイオアッセイにはアバナ子葉鞘切片の伸長テストを用い, Nitsch & Nitsch (91) の方法に従った(第12図)。アブシジン酸様物質の定量には定法により1 ppm のインドール酢酸 (IAA) を検液に添加し, 上記バイオアッセイを行った。内生オーキシシンの活性はペーパークロマトグラム上で IAA に相当する R_f 0.3 ~ 0.5 の分画から得, アブシジン酸様の活性はアブシジン酸 (ABA) に相当する R_f 0.6 ~ 0.9 の分

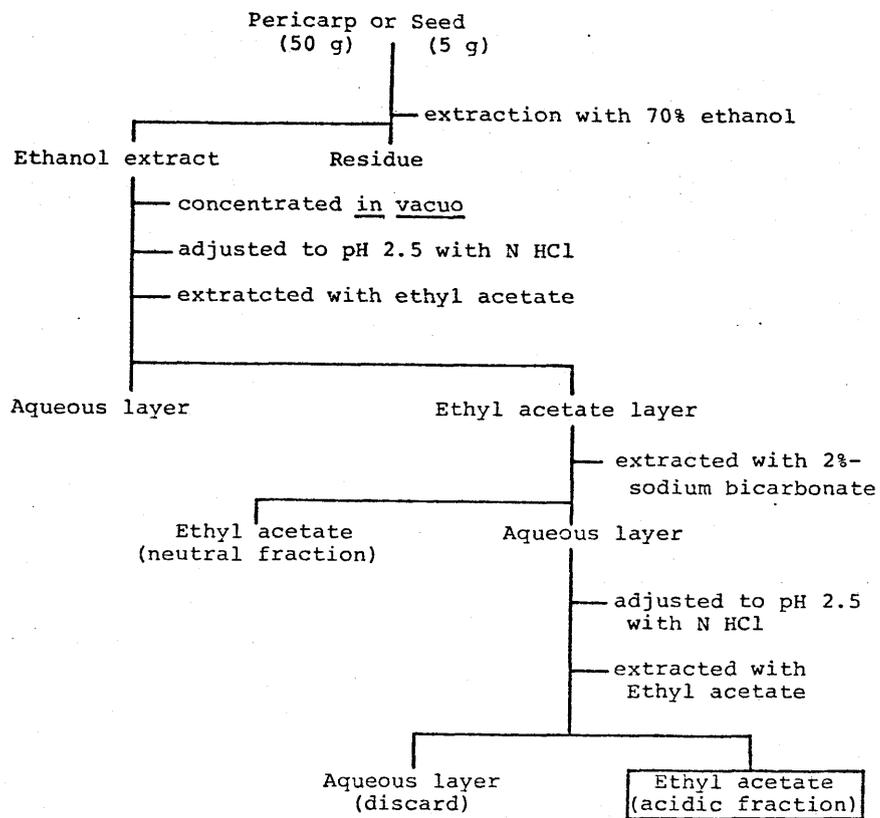


Fig. 1-1 Flow diagram showing procedures for extraction and separation of auxin and ABA-like substances from grape berries and seeds.

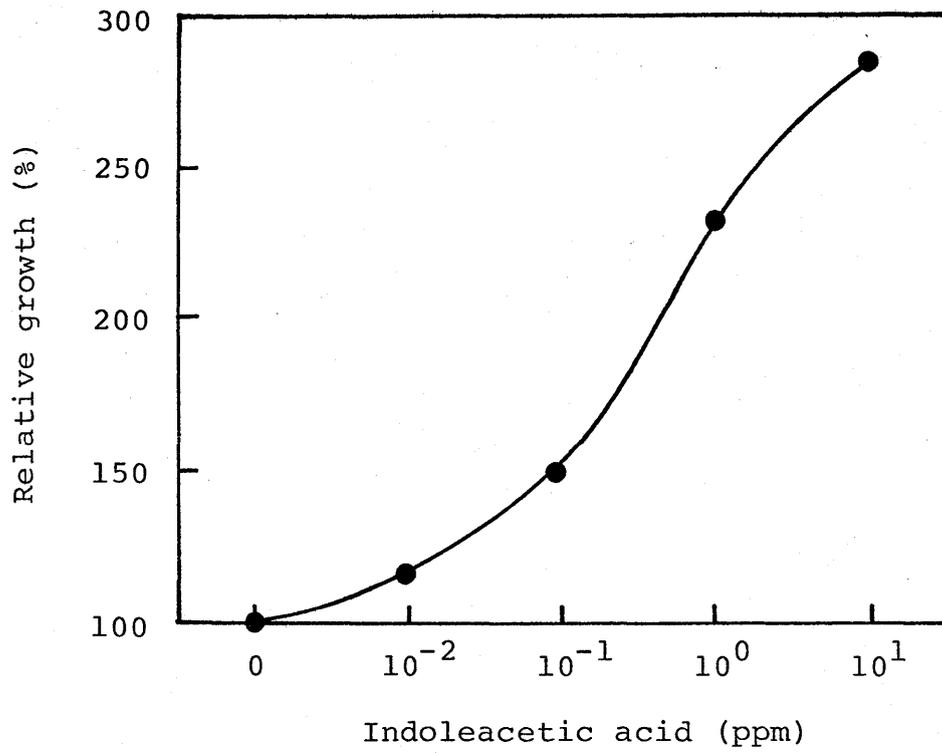


Fig. 1-2 Dose-response curve of indoleacetic acid in the Avena coleoptile straight growth test.

画を用いた。さらに、アブシジン酸様の抑制物質の含量は種々の濃度の標品 ABA の伸長阻害曲線(第1-3図) から ABA 含量に換算した。

実験2 植物ホルモンの処理

挿木4年生のテラウエアを用い、植物ホルモンの処理が有核果粒の成熟に与える効果を調べた。処理は1新梢1果穂に制限し、ナフタレン酢酸(NAA)、ABA、ジベレリン(GA₃)およびベンジルアデニン(BA)の各々100 ppmの水溶液(Tween 20を少量含む)をStage IIの7日前から、7日おきに4回処理をくり返した。そして、熟度の指標として果汁の糖度を測定した。

3. 結果

実験1. 果粒および種子の発育と内生生長調節物質の経時的変化

有核果粒およびジベレリン処理による無核果粒の発育曲線は第1-4図のとおりである。有核果粒はジベレリン処理による無核果粒よりも重量においてまさっており、ジベレリン1

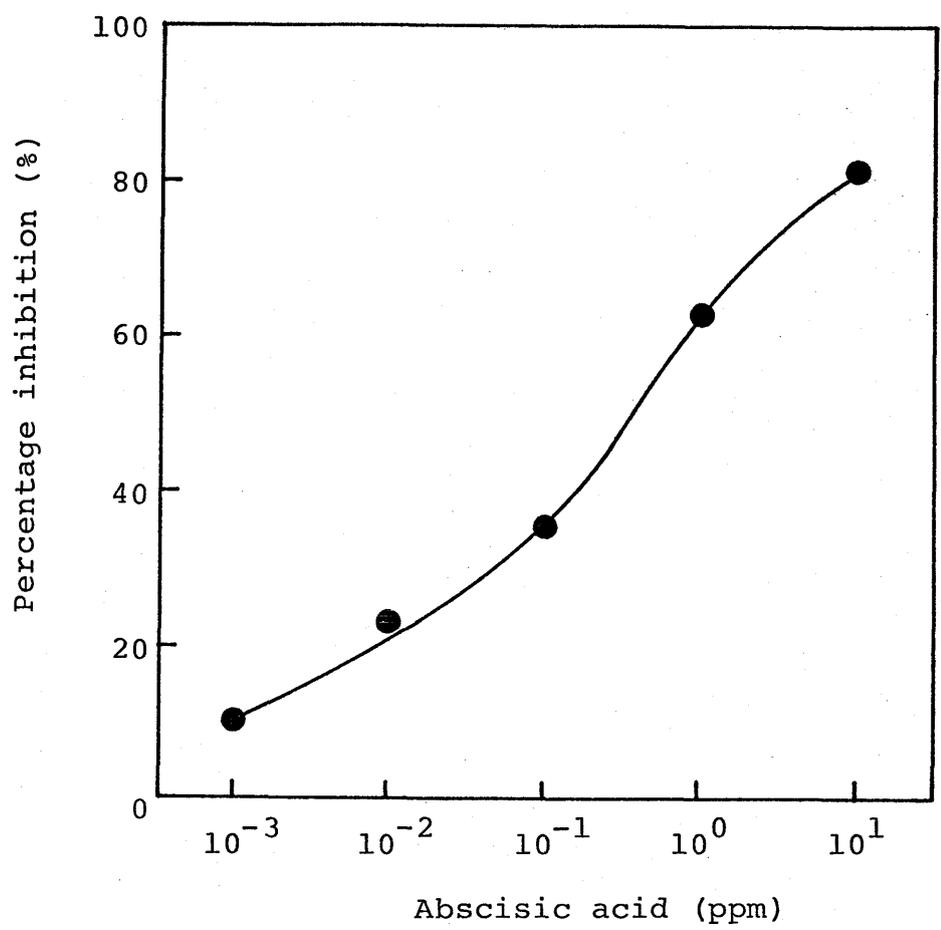


Fig. 1-3 Dose-response curve of abscisic acid in the Avena coleoptile straight growth test.

Percentage inhibition is derived from

$$\frac{\text{mean control increment} - \text{mean treatment increment}}{\text{mean control increment}} \times 100$$

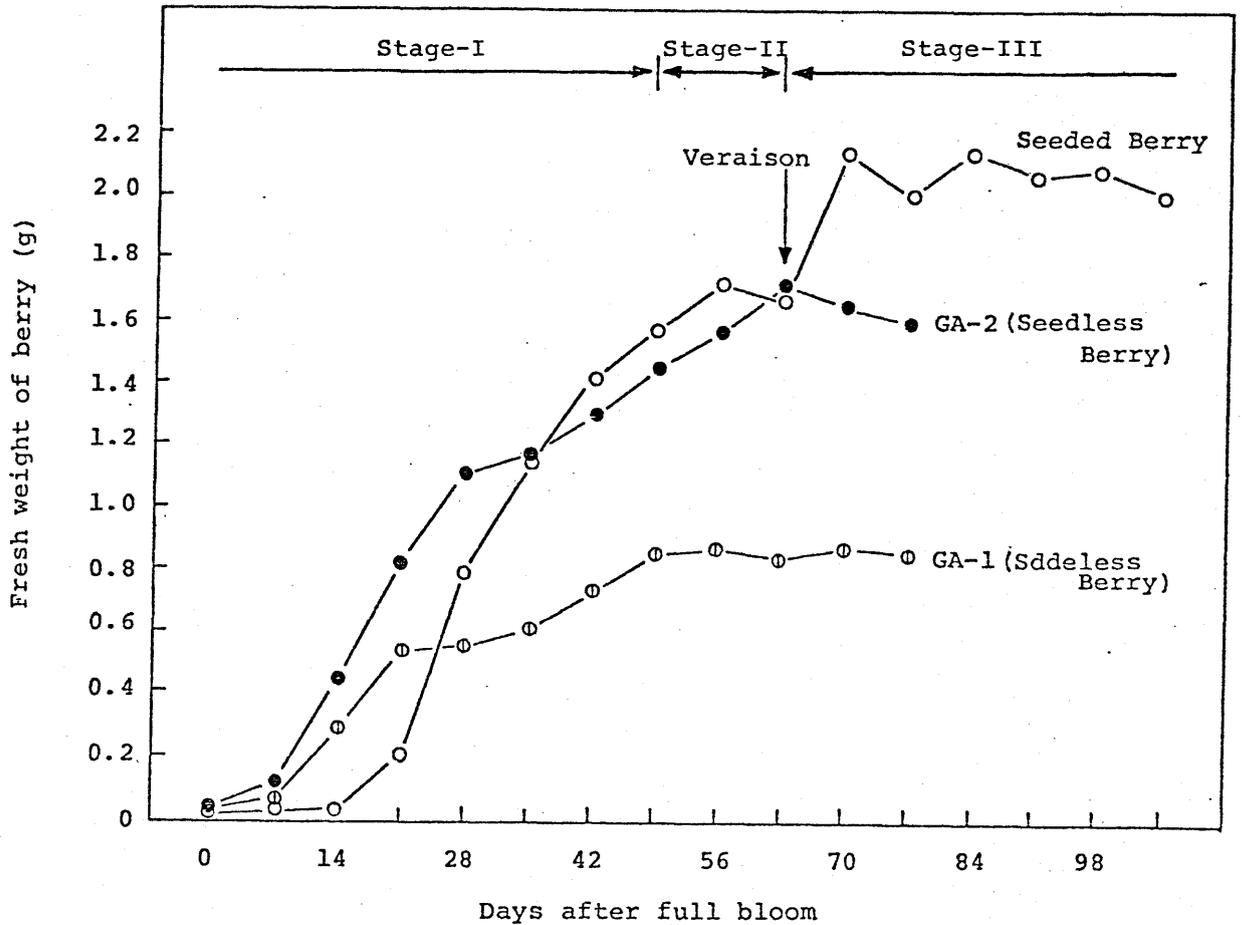


Fig. 1-4 Cumulative growth curves of seeded and GA_3 -induced seedless grape berries. GA-1: Applied GA_3 once at 10 days before full bloom. GA-2: GA_3 twice at 10 days before and 10 days after full bloom.

回処理区では有核果粒の約50%、ジベレリン2回処理区では有核果粒の約80%であった。しかし、果粒の成熟の時期はジベレリン処理による無核果粒で約3〜4週間促進された(第1-5回)。

有核果粒の種子の発育は第1-6回に示すとおりである。種子の発育は *simple sigmoid* 曲線を示し、新鮮重の増加は開花後49日にピークに達し、その後減少した(A)。また、乾物重の増加は開花後66日まで増加し、その後減少した(B)。果粒と種子の関係は第1-7回に示した。

果肉中の内生オーキシシンと有核果粒の生長速度との関係は第1-8回のとおりである。すなわち、開花期付近に高いオーキシシン活性があり、それ以後は果粒の生長速度の著しい時期に相当の活性が認められた。しかし、*Veraison*の時期以後はこの分画においても阻害的な活性が認められるようになった。

種子中の内生オーキシシンと種子の生長速度との関係は第1-9回のとおりである。すなわち、

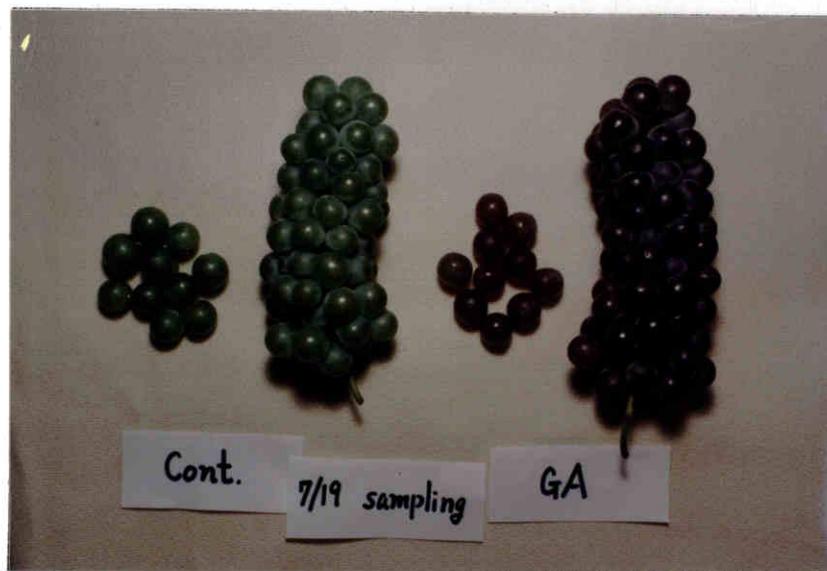
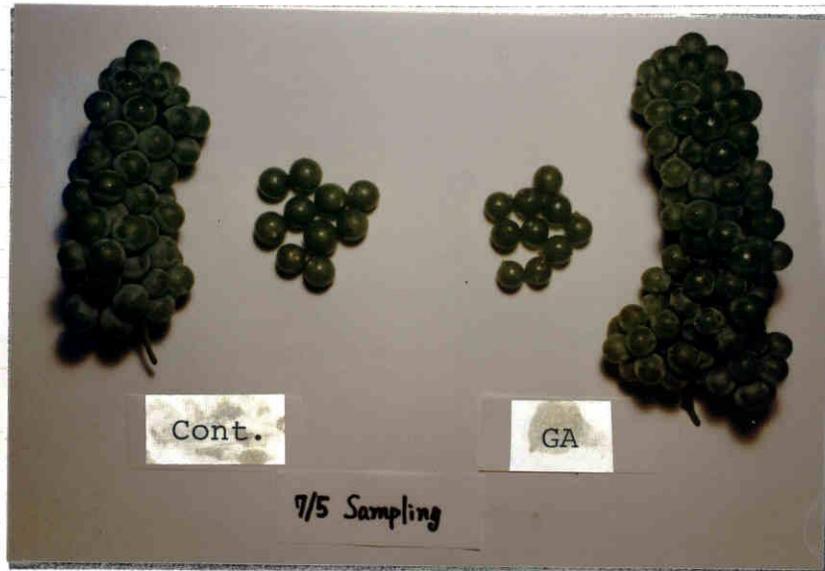


Fig. 1-5 Effects of gibberellin on growth and maturation of Delaware grape berries. The application of gibberellin was carried out 10 days before and 10 days after full bloom.

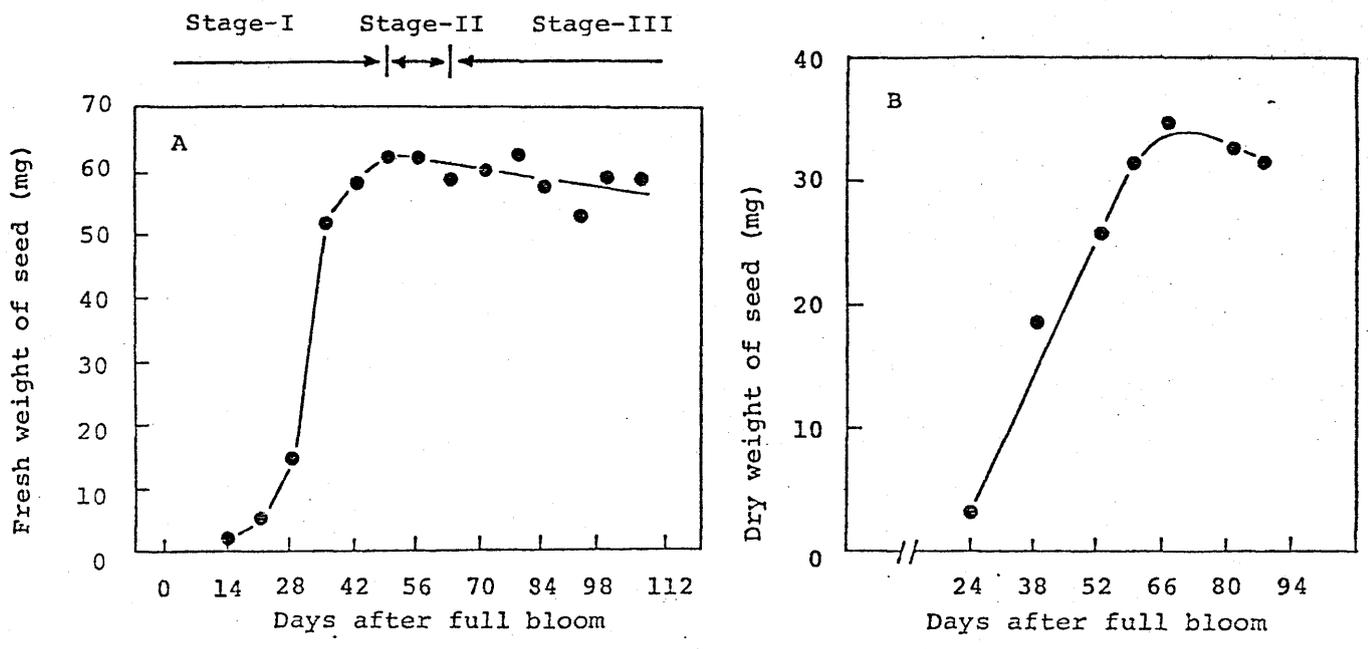


Fig. 1-6 Cumulative growth curve of grape seed. A: Fresh weight of seed. B: Dry weight of seed.

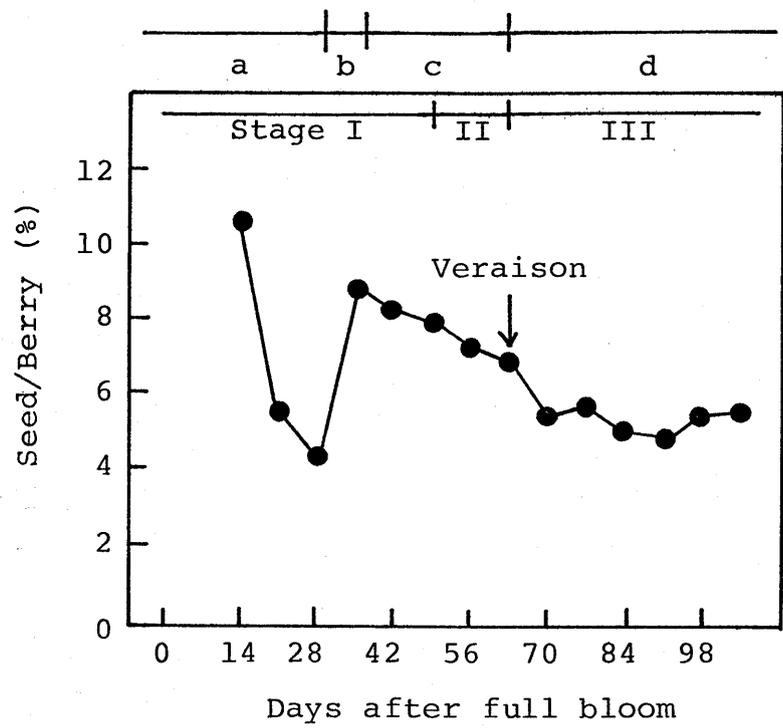


Fig. 1-7 Relationship between berry and seed growth of Delaware grape.

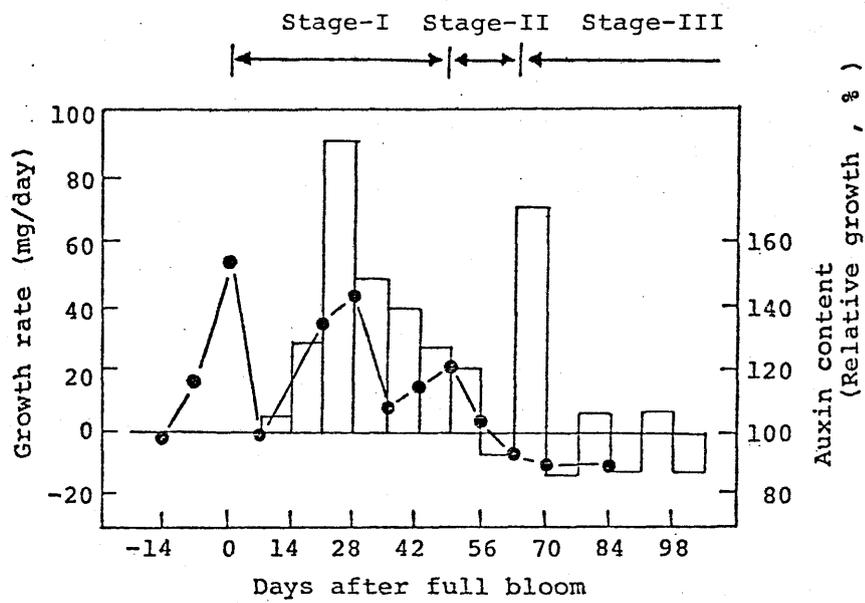


Fig. 1-8 Changes in endogenous auxin content and growth rate of grape berries during development. Auxin content was measured by Avena coleoptile test. Histograms: Growth rate of berry, ●—● : Auxin content

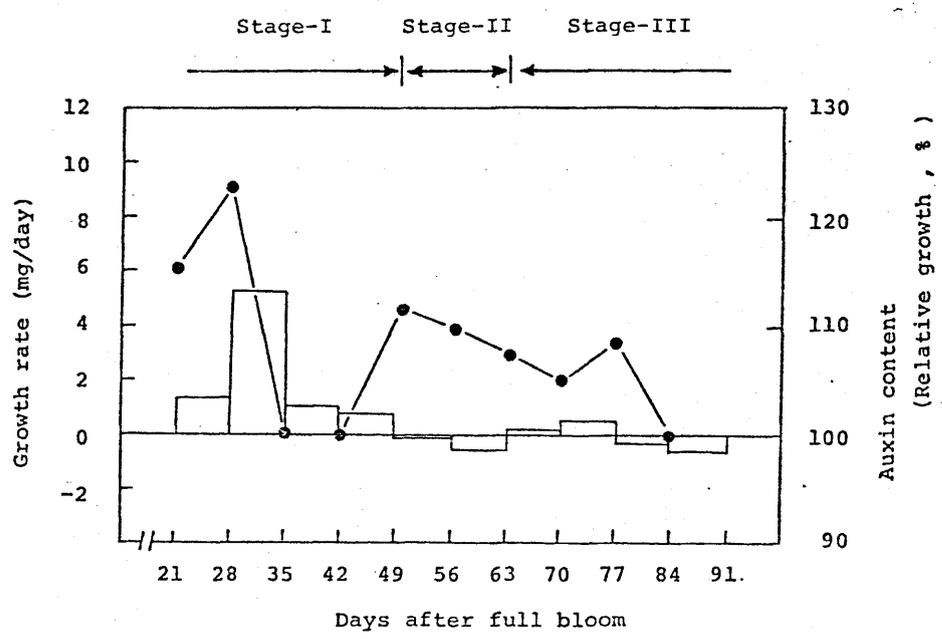


Fig. 1-9 Changes in endogenous auxin content and growth rate of grape seed during development. Auxin content was measured by Avena coleoptile test. Histogram: Growth rate of seed, ●—● : Auxin content

種子の生長速度の著しい時期にオーキシン活性が高かった。その後、一度減少し、再びオーキシン活性が見られるようになった。

果粒中の果肉および種子当りのアブシジン酸様の抑制物質の消長を経時的に調べた結果は第10図のとおりである。果肉中のABA様物質の含量は果粒の発育にともなって増加する傾向を示した。しかし、種子中の含量は種子の発育の停止期にその増加が停止した。

果肉および種子1g生体重当りのアブシジン酸様の抑制物質の濃度を経時的に調べた結果は第11図のとおりである。すなわち、開花期前後に高濃度の抑制物質が存在し、果粒の発育が著しい時期には、抑制物質の濃度は果肉においても種子においても低かった。しかし、Stage IIの時期に近づくにつれて抑制物質の濃度が増加した。そして、Veraison以後は果肉においてはあまり変化が見られなかったが、種子においては少し減少する傾向が見られた。

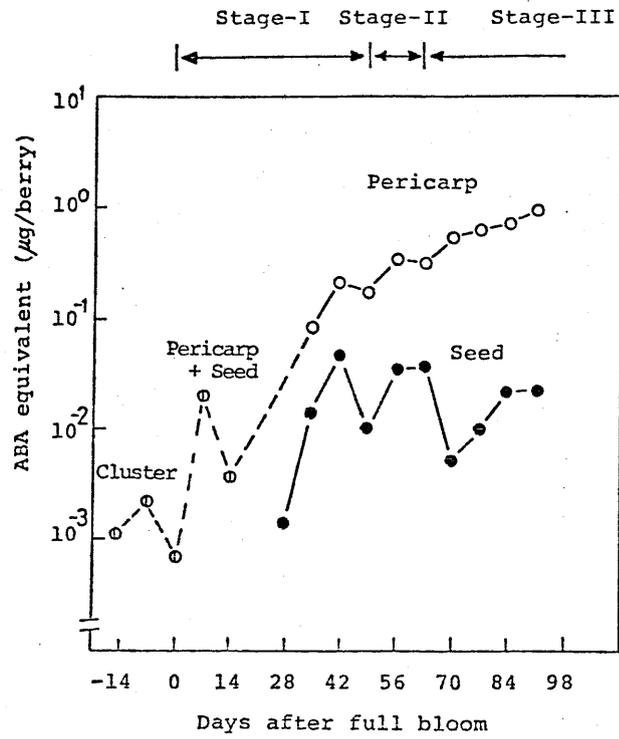


Fig. 1-10 Changes in endogenous inhibitor content ($\mu\text{g}/\text{berry}$) in developing grape berries. Inhibitor content was measured by Avena coleoptile test and expressed in ABA equivalent.

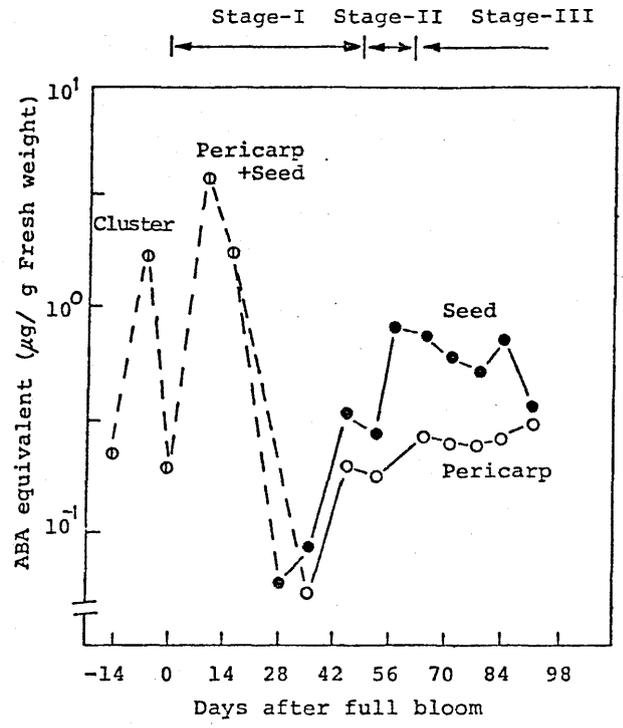


Fig. 1-11 Changes in endogenous inhibitor content (μg/g Fresh weight) in developing grape seed and pericarp. Inhibitor content was measured by Avena coleoptile test and expressed in ABA equivalent.

実験2. 植物ホルモンの処理

有核果粒の Stage II 期開始の 7 日前から 7 日置きに 4 回生長調節物質を処理し、成熟に与える効果を調べた結果は第 1-12, 113 図のとおりである。すなわち、NAA 処理は顕著な成熟遅延効果を示し、約 3 週間果粒の成熟を遅らせた。しかし、ABA, GA₃, BA 処理は対照区のものと同変りなかった。

4. 考察

デラウエアの果粒の発育は他品種のブドウ (140), 核果類 (131), ブルー・ベリー (141) と同じように double sigmoid 曲線を示す。有核果粒の場合には、Stage I (開花後 0 ~ 49 日): 細胞分裂および肥大の時期, Stage II (49 ~ 63 日): 一時的な発育の停止の時期, および Stage III (63 ~ 成熟期): に分けられる (第 1-4 図)。中川と南条 (81) によると、デラウエアの果粒は大きく子房壁、胎座および胚珠にわかれ、さらに子房壁は内壁および外壁に分けられる。そして、果粒の内壁の細胞分裂の停止期は開花後 9 日

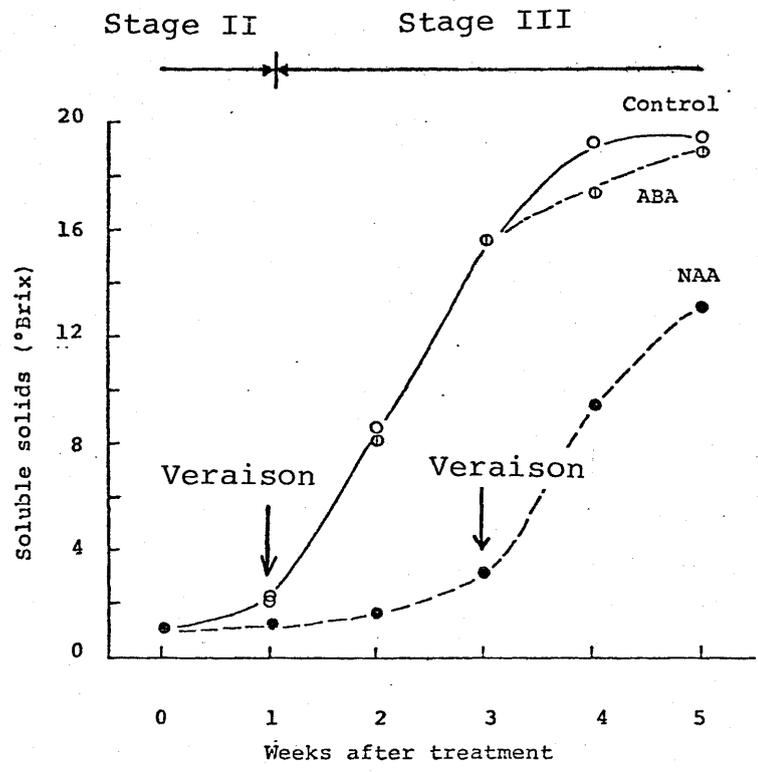


Fig. 1-12 Effects of ABA and NAA on the maturation of seeded grape berries.

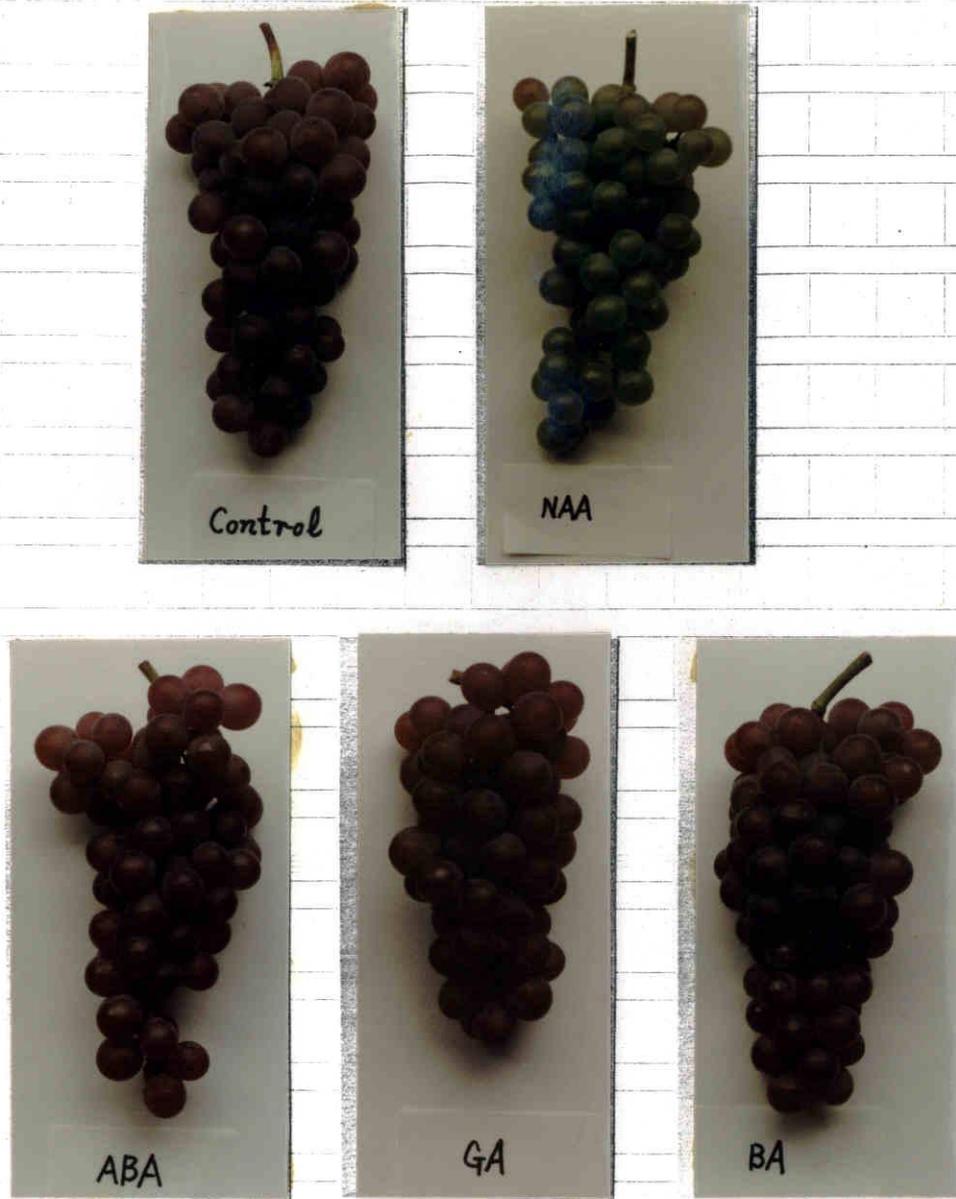


Fig. 1-13 Effects of plant hormones (NAA, ABA, GA, and BA) on the maturation of seeded grape berries.

で、外壁の最外層および表皮の分裂停止期は開花後32日である。

一方、Nitsch (92) はコンコードとコンコード・シードレスでは生長曲線が異なり、有核のコンコードでは典型的な double sigmoid 曲線を示すが、コンコード・シードレスではその特徴を失うことを報告している。デラウェアの場合にも同様なことが見られ、この果粒の発育の差異に種子の有無が関与していると考えられる。

種子の発育曲線は果粒のものとは異なり、simple sigmoid 曲線を示し、この傾向は生体重および乾物重においてほぼ同様であった(第1-6図)。Winkler & Williams (140) は Stage II の終りに採取した品種リビヤーの種子は果粒が成熟した後には採取した種子と同様な発芽をすることと報告している。また同様の結果はマスカット・オブ・アレキサンドリアでも得られている。デラウェアの場合でも同様とすると、種子は Veraison の時期までに成熟しており、

これは種子の乾物重の増加が停止する時期と一致している。

一方、果粒中の内生生長調節物質は果粒の発育と密接に関係しており、常に一定ではなく幅広く変動している。デラウエアの有核果粒の場合、内生のオーキシン活性は開花期付近および果粒の発育が著しい時期（Stage I）に高い活性が見られた（第1-7図）。この場合、開花期付近の高いオーキシン活性はある程度花粉に由来するものと考えられるが、一般にオーキシン濃度は花粉粒中よりも子房中の方が圧倒的に高い（75）ので、花粉からの刺激によって子房中でオーキシンが合成されたものと考えられる。次に、開花後のオーキシン活性は果粒の発育と密接に関係している。また、Stage Iには種子の発育も著しく（第1-6図）、種子のオーキシン活性も高く（第1-9図）、濃度も高いので、種子がまわりの果肉に内生オーキシンを供給しているものと考えられる。Gustafson (21) もトマトの果実で内生のオーキシン含量

を調べ、種子、胎座、子房壁の順に内生のオーキシン濃度が低下してゐることより、種子で合成されたオーキシンがまわりに供給されると考察してゐる。

Hale ら (25) は *Vitis vinifera* L. 品種ドラジロを用い、合成オーキシンのベンゾチアゾール-2-オキシ酢酸 (BTOA) を Stage II の始まりにさきだつて処理すると、*Veraison* の時期が遅延することを報告してゐる。本実験においても、デラウエアの有核果粒に合成オーキシン (NAA) を Stage II の開始にさきだつて処理し、熟期を遅延させることができた (第1-12, 1-13図)。また、果肉中の内生オーキシンは Stage II 以後は減少し、Stage III の開始までにはほとんど活性が見られなくなるため、このことが果粒の成熟と関係してゐると考えられる。同様の結果はユンコード (22) およびマスカット・オブ・アレキサンドリアなどの品種でも得られてゐる (13)。

次に、*Veraison* 以後に現われてくる内生オ

一キシンの分画における抑制物質（第1-8図）は10%程度の阻害であり，生理作用は不確かであるが，果粒の成熟現象に関係しているものと考えられる。

果肉中のアブシジン酸様の抑制物質は果粒の発育にともなって増加，特に *Veraison* の時期にかけて著しく増加した（第1-10，1-11図）。果実の発育後期にアブシジン酸様物質が増加するということはかなり一般的であって，ワタの果実（2），洋ナシ（106），イチゴ（107）でも同様な結果が得られている。一方，アブシジン酸様の抑制物質の濃度が開花期前後に非常に高いのが特徴的であるが，またオーキシンの含量も非常に高く，これらの Inhibitor や Promoter が花器形成期から開花に至る過程で一定のバランスを保ちながら，花冠の落下，花振り，果実の着果に重要な働きをしているものと考えられる。

一方，Coombe & Hale (13) は *Vitis vinifera* L. 品種ドラジロを用い，Stage II の初期に ABA を

処理すると果粒の成熟が促進されることを報告し、かつ処理時期の重要性を指摘している。デラウェアの無核果粒でも ABA を処理することにより同様の結果が得られている (29)。しかし、デラウェアの有核果粒においては、ABA 処理が果粒の成熟を促進するという結果は得られなかった (第 1-12, 1-13 図)。この相異は、第 1 に ABA の処理濃度の相異 (1000 あるいは 500 ppm という高濃度処理)、第 2 に ABA が効果を示すためには果肉中のオーキシン濃度がある一定レベル以下にあることが必要であり、種子中には遅くまでオーキシン活性が存在し、まわりの果肉にオーキシンを供給しているために ABA の効果が現われてこなかったものと考えられる。

種子中のアブシジン酸様の抑制物質の含量の経時的変化は果肉の場合とよく似ており、発育にももなつて増加するが、Veraison の時期に量的増加が停止した。この時期は種子の発育停止の時期と一致していた。Rudunicki

(108) はリンゴの種子は低温処理をしないとうち芽しないが、この低温処理の期間を長くするほど発芽率がよくなり、かつ ABA の含量が低下すると報告している。これらのことより、アブシジン酸様の抑制物質は発育中に種子に蓄積し、種子の活性を低下させているものと考えられる。さらに、種子は種子の発育停止期以降は余分のアブシジン酸様の抑制物質を果肉に供給することによって果肉中のアブシジン酸様物質の含量が高まるということも考えられる。

第2章 ブドウ果粒中の抑制物質およびサイトカイニン活性について

1. 序論

果実が発育する過程には、種々の内生生長調節物質が重要な役割をしていることはよく知られている。ブドウの場合にも、果粒中の内生オーキシシン(10,84,92)、内生ジベレリン(10,33)、および内生アブシジン酸(13,29,84)などの季節的消長を調べた報告はいろいろ見られる。しかし、果粒中の内生サイトカイニンについての報告はほとんどない(93)。

サイトカイニンは細胞分裂の促進(71)、細胞の拡大(49,60)や葉の老化の抑制(19,104)などという多様な生理作用を持っており、果実については未熟種子(38,66,67)や細胞分裂が盛んな未熟果実中で高い活性を示す(54)ことが報告されている。

本章ではブドウのデラウエアの果粒および種子の発育と内生サイトカイニン活性の消長を経時的に調べ、果粒の発育と内生サイトカ

イニンとの関係を検討したものである。さらに、ブドウの種子には一般に遊離サイトカイニンと言われているゼアチン、ゼアチンリボサイドなどの分画以外にも強い活性が見られるのでこれらの分離および精製を試みた。一方、前章で内生オーキシンの分画に ABA 以外の抑制物質が Veraison 以後に現われることを確認したので本章でこの抑制物質についての検討を行った。

2. 材料および方法

本実験には名古屋大学農学部付属東郷農場に栽植されているデラウエアの成本を用いた。

サンプリングは第2あるいは第3果(花)房とし、調査果粒は試料の均一性を得るために果房の中央部から採取し、新鮮量は50果粒あるいは50種子についての平均値を求めた。

内生サイトカイニンの抽出は第23図に示す手順で行った。このブタノール層のアソモニア溶出分画を遊離サイトカイニンの分画とし、

この分画を東洋3紙 (No. 50) を用い、 n -ブタノール・酢酸・水 (12:3:5 v/v) の展開溶媒で 20 cm まで上昇法で展開させた。これを乾燥後 10 等分し、各切片を 10 ml の水で再抽出し、バイオアッセイに供した。

サイトカイニンのバイオアッセイにはダイコンコチレドンアッセイ (大蔵大根) およびタバコ茎髄カルスアッセイ (*Nicotiana tabacum* cv. Wisconsin No. 38) を用いた。

(1). ダイコンコチレドンアッセイ

ダイコンの種子を 27°C, 暗黒条件下で発芽させる。2 日後に下胚軸を除去し、大ききの等しい子葉を選び、シャーレに 10 枚浮かべる。このシャーレを 25°C 明条件下 (3000 ~ 5000 lux) で 2 日間培養した後、~~新鮮重~~ を測定した。この方法ではベンジルアデニン (BA) の検出限界は 0.01 ppm であり、10 ppm まで著しい生長促進効果を示した。以上の方法は基本的には Letham (60) の方法に従った (第 2-1 図)。

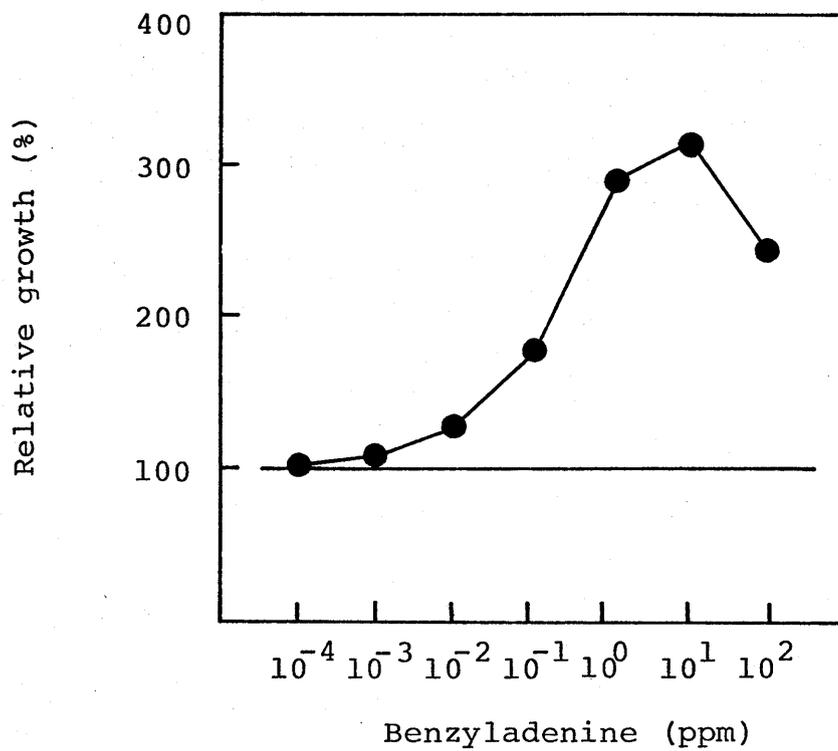


Fig. 2-1 Dose-response curve of Benzyladenine in the Radish cotyledon assay. Relative growth is derived from

$$\frac{\text{mean treatment increment}}{\text{mean control increment}} \times 100 (\%)$$

(2). タバコ茎髓カルスアッセイ

タバコの茎から誘導し、継代培養したカルスをを用いた。カルスの継代培養は RM-1962 (78) の基本培地にカイネチン 0.01 ppm およびインドール酢酸 (IAA) 2 ppm を加え、50 ml の三角フラスコ中 27°C, 暗黒条件下で 6 週間ごとに新しい培地に移植した。アッセイにはカイネチンの代わりに検液をミリポアフィルターで注入した培地に、フラスコ当り約 40 mg 生体重のカルスを 3 個移植した。新鮮重の測定は移植後 25 日に行った。この方法でのカイネチンの検出限界は 0.001 ppm で、至適濃度は 0.1 ppm であった (第 2-2 回)。

実験 1. 果粒および種子に含まれる内生サイトカイニンの分離および精製

供試材料は採取後、凍結乾燥させた開花後 35 日 (Stage I の後期) のブドウの未熟果粒あるいは凍結させた未熟種子を用いた。

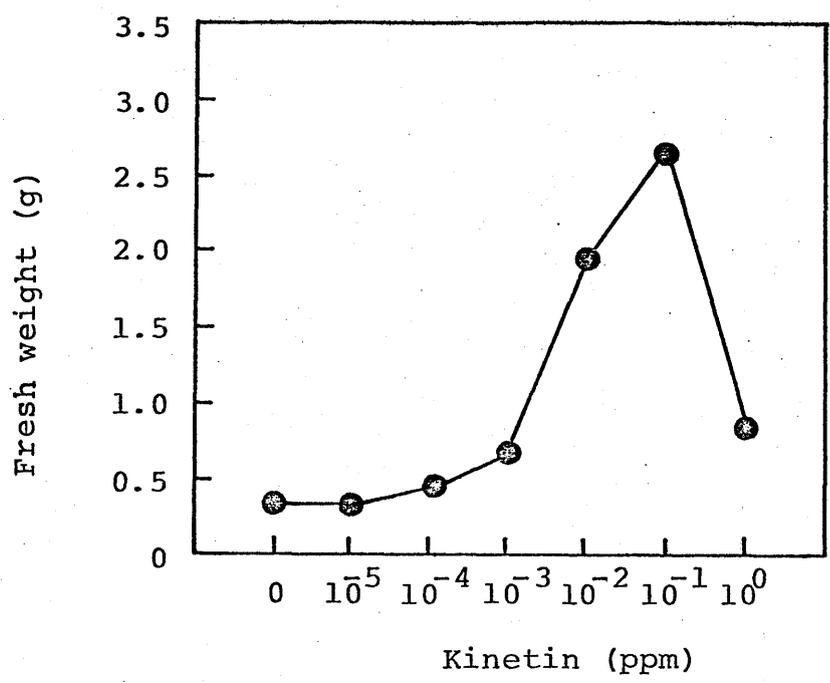


Fig. 2-2 Dose-response curve of kinetin in the tobacco callus assay.

(1). アンモニア溶出分画に含まれるサイトカイニンの精製

未熟果粒を用い、第2-3図のような抽出方法におけるアンモニア溶出分画を Sephadex LH-20 でカラムクロマトグラフィーを行い、35% エタノールで5g (約6ml) ずつ分画した。これらの分画を凍結乾燥させたのち、氷で溶出し、ダイコンコチレドンアッセイによってサイトカイニン活性を検討した。

一方；未熟種子の場合にも同様の操作で分離・精製を試みた。

(2). 水層分画に含まれるサイトカイニンの分離

未熟種子を材料とし、第2-3図のような抽出方法による水層分画をポリビニルピロリドン (PVP) のポリクラーラ-ATカラムを通し、フェノール物質を除去(52)したのち、イオン交換樹脂の IR-120 および IRA-410 カラムを用いて3つの分画に分けた(第2-4図)。そして、それぞれの分画をダイコンコチレドンアッセ

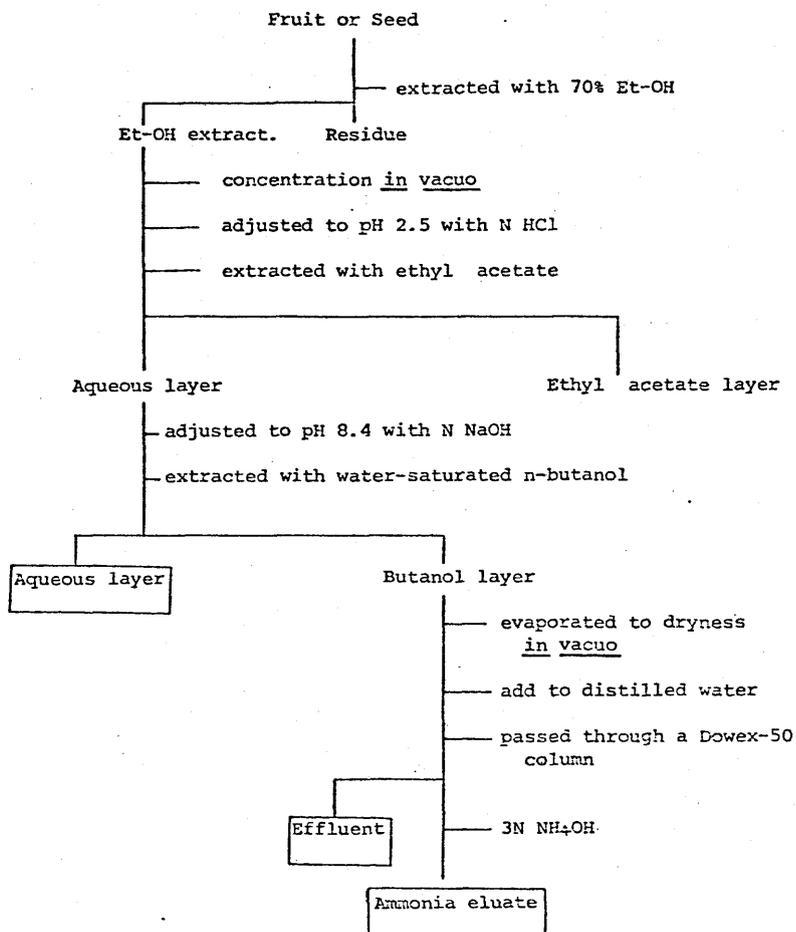


Fig. 2-3 Flow diagram showing procedures for extraction and separation of cytokinins from grape berries and seeds.

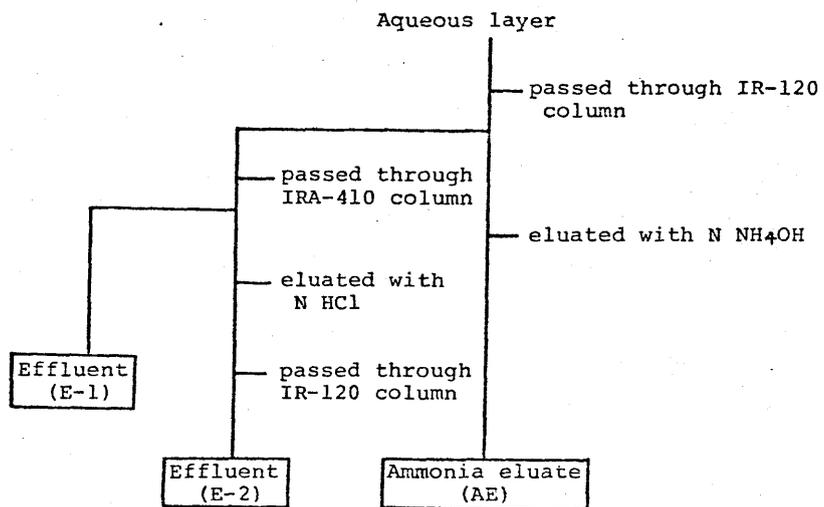


Fig. 2- 4 Flow diagram showing procedures for separation of cytokinins in the aqueous layer fraction.

イによってサイトカイニン活性を検定した。

実験2. 果肉および種子中の内生サイトカイニンの経時的変化

果肉 50g および種子 5g (開花前のものは花穂 5g) を経時的に採取し, 第2-3図に示す手順で行ったアンモニア溶出分画を遊離サイトカイニン (ゼアチン, ゼアチンリボサイドなど) の分画とし, サイトカイニン活性を経時的に検定した。

実験3. 果粒中の抑制物質の分離

Veraison 以後の stage III 期に入っている凍結果粒を材料として用いた。第2-3図の抽出方法で酢酸エチル分画を得, この分画を Sephadex LH-20 カラムでクロマトグラフィーを行い, 35% エタノールで約 6 ml ずつ分画した。これらの各分画を凍結乾燥させたのち, 氷で溶出し, アバナ子葉鞘切片の伸長テスト (1 ppm の IAA を含む) で抑制物質の検定を行った。

3. 結果

実験 1. 果粒および種子に含まれる内生サイトカイニンの分離および精製

(1). アンモニア溶出分画に含まれるサイトカイニンの精製

第2-3図の抽出方法による未熟果粒のアンモニア溶出分画を Sephadex LH-20 カラムクロマトグラフィーで分離し、各々の分画をダイコンコチレドンアッセイでサイトカイニン活性を検定した結果は第2-5図に示すとおりである。すなわち、この分画のサイトカイニン活性は大きく2つの物質に分離され、Aの物質はゼアチンリボサイド、Bの物質はゼアチンの位置に一致していた。また、このA、B両物質は紫外部の吸収極大を $260 \sim 270 \text{ m}\mu$ 、吸収極小を $230 \sim 240 \text{ m}\mu$ に持っていた。さらにBの物質は硝酸銀-ブロムフェノール-ブルーの呈色反応を示した。

一方、未熟種子のアンモニア溶出分画を同様に Sephadex LH-20 カラムクロマトグラフィー

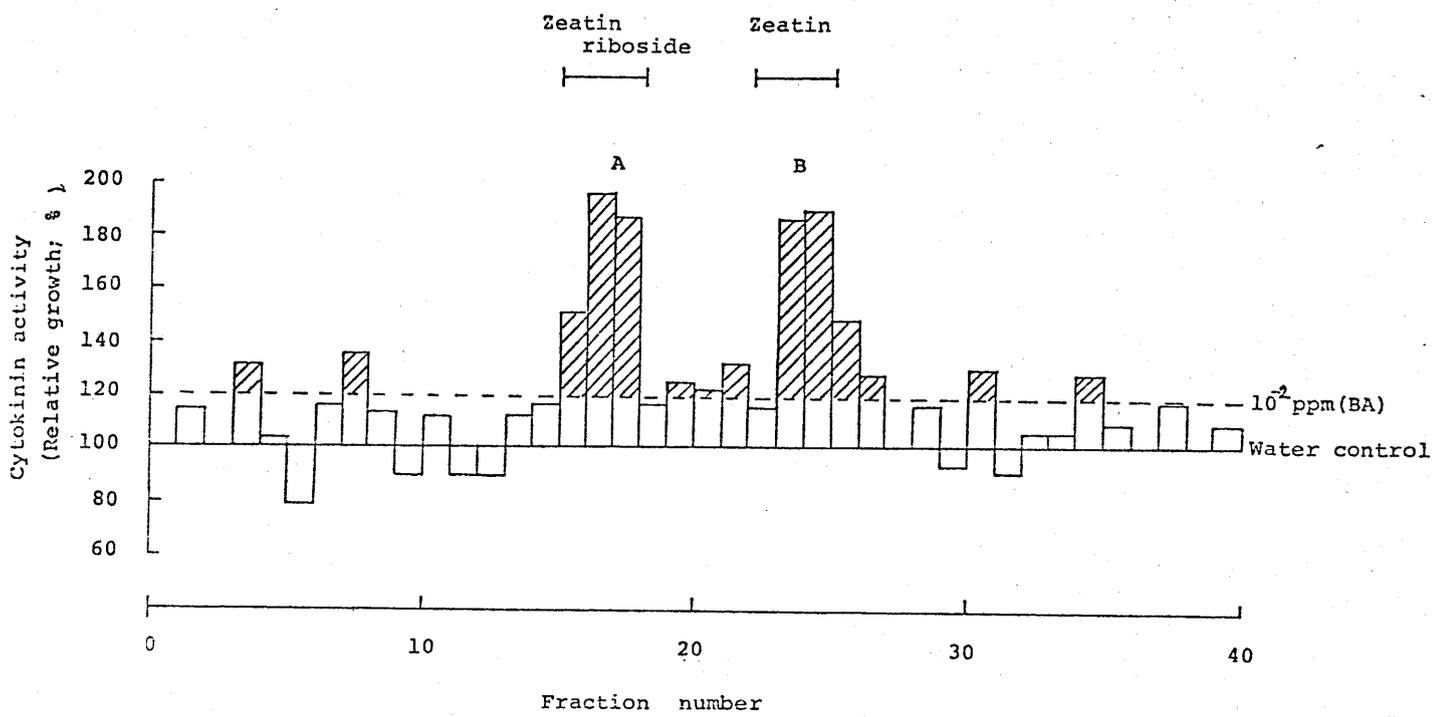


Fig. 2- 5 The distribution of cytokinin activity of Ammonia eluated fraction after fractionated through Sephadex LH-20 in grape berries.

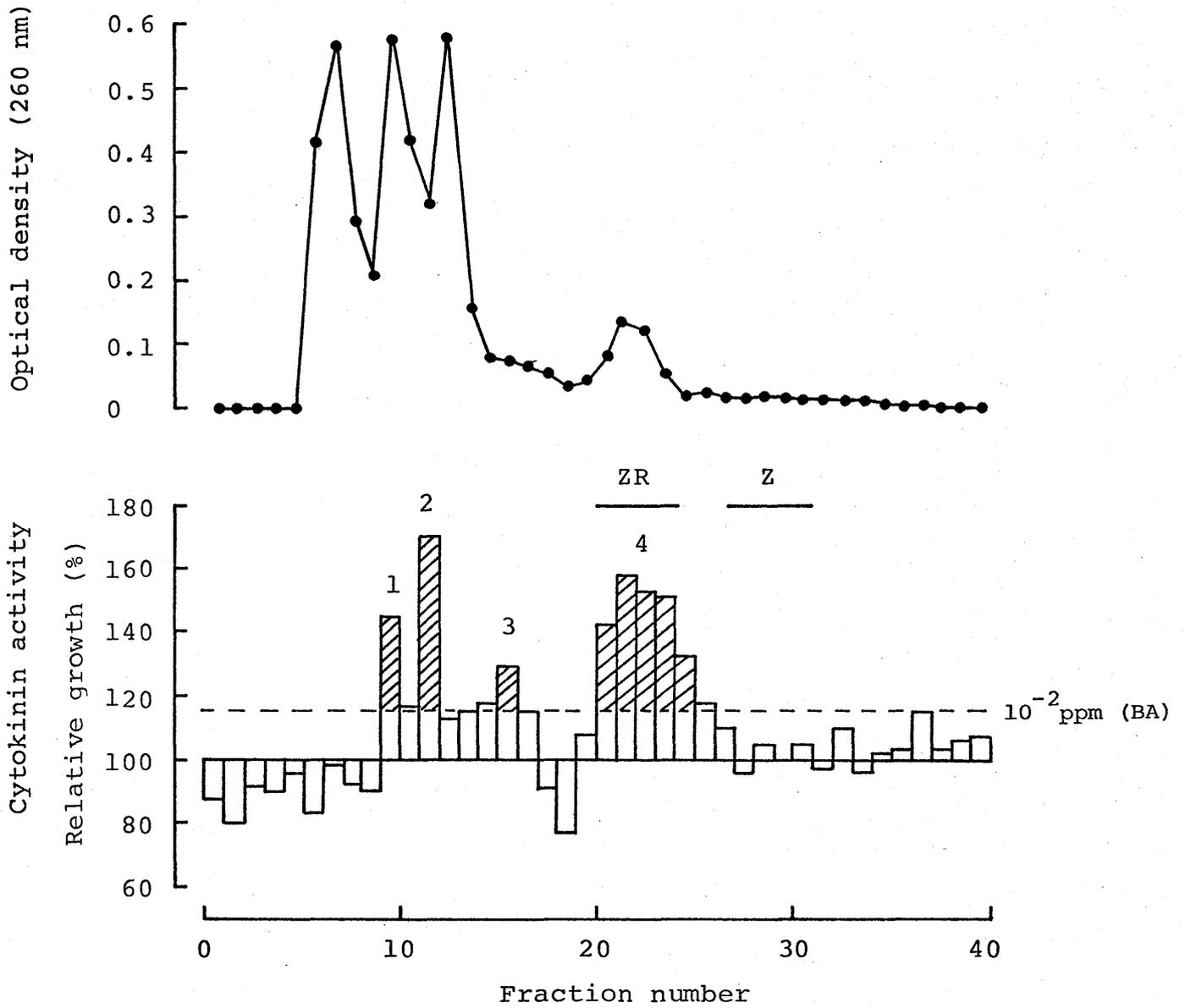


Fig. 2-6 The distribution of cytokinin activities of Ammonia eluted fraction after fractionated through Sephadex LH-20 column in grape immature seeds.

で分離した結果は第2-6図に示すとおりである。種子の場合にはゼアチンリボサイドと3つの未知の物質がサイトカイニン活性を持っており、ゼアチンは存在しなかった。

(2). 氷層分画に含まれるサイトカイニンの分離

凍結乾燥させた種子を第2-3図に示す方法で、氷層分画・流出分画・アンモニア溶出分画の3つの分画に分け、サイトカイニンの活性を上記2種のバイオアッセイで検定すると両者とも同じ傾向を示し、氷層分画およびアンモニア溶出分画に強いサイトカイニン活性が見られた。この氷層分画をn-ブタノール・酢酸・氷(12:3:5 v/v)の溶媒系を用い、上昇法でペーパークロマトグラフィーを行い、各Rf値をダイコンコチレドンアッセイで検定した結果は第2-7図に示すとおりである。サイトカイニン活性はRf 0~0.4の部分に見られ、明らかにゼアチン、ゼアチンリボサイドのRf値とは異なっていた。

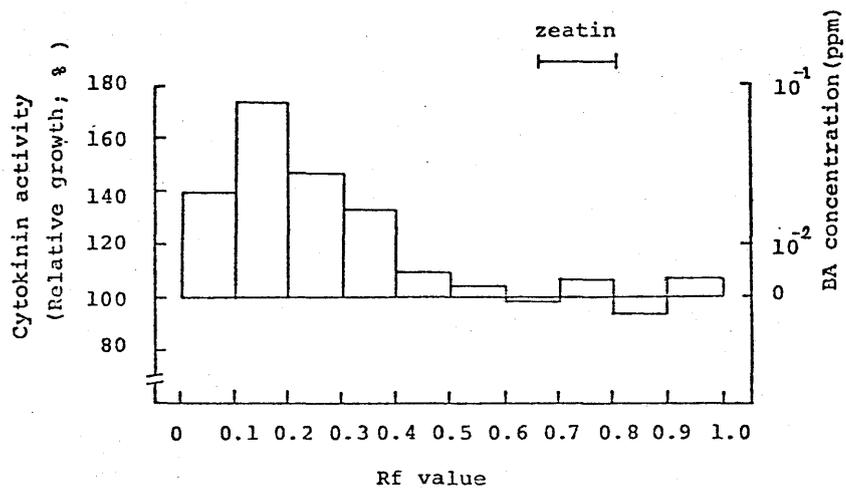


Fig. 2-7 Histogram showing the distribution of cytokinin activities on paper chromatogram of the aqueous layer fraction of grape seeds. Cytokinin activity was determined by radish cotyledon assay.

次に、この水層分画を第2-4図の方法で3つの分画に分け、ダイコンコチレドンアッセイによってサイトカイニン活性を検定した結果は第2-8図に示すとおりである。すなわち、サイトカイニン活性はAE分画およびE-1分画の2つの分画に見られた。

実験2. 果肉および種子中の内生サイトカイニンの経時的変化

遊離のサイトカイニンは第2-3のアンモニア溶出分画に含まれ、ペーパークロマトグラフイーで分離すると2つの分画、すなわち、Rf 0.2~0.4 および 0.6~0.8の部分に活性が見られ、この傾向はダイコンコチレドンアッセイにおいて顕著であった(第2-9図)。また、この場合に抑制物質の存在が見られなかつたので、それ以上の分離・精製は行わずに活性を比較した。

果穂および果肉中の内生サイトカイニンの経時的消長をダイコンコチレドンアッセイによって調べた結果は第2-10図に示すとおりであ

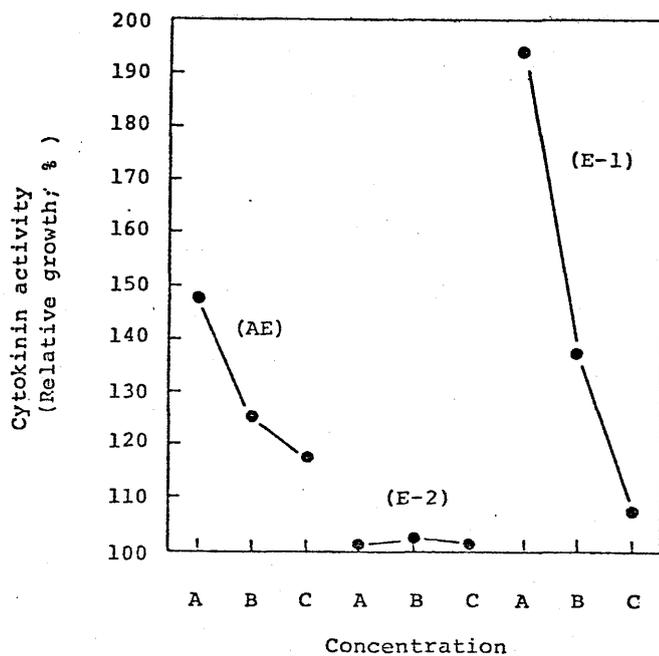


Fig. 2-8 Cytokinin activities of E-1, E-2, and AE fractions separated from the aqueous layer of seed. A: 2×10^{-2} g Dry weight of seed/ml, B: 4×10^{-3} g Dry weight of seed/ml, C: 8×10^{-4} g Dry weight of seed/ml. Cytokinin activity was determined by radish cotyledon assay.

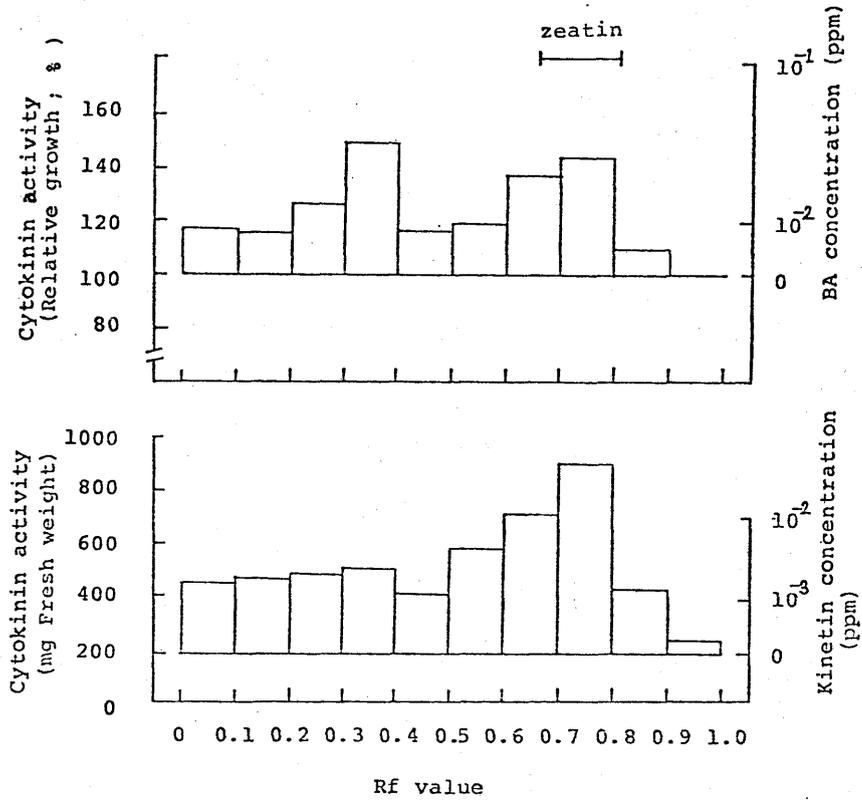


Fig. 2-9 Histogram showing the distribution of cytokinin activities on paper chromatograms of the ammonia eluated (AE) fraction of seeded grape berries. A: Radish cotyledon assay, B: Tobacco pith callus assay.

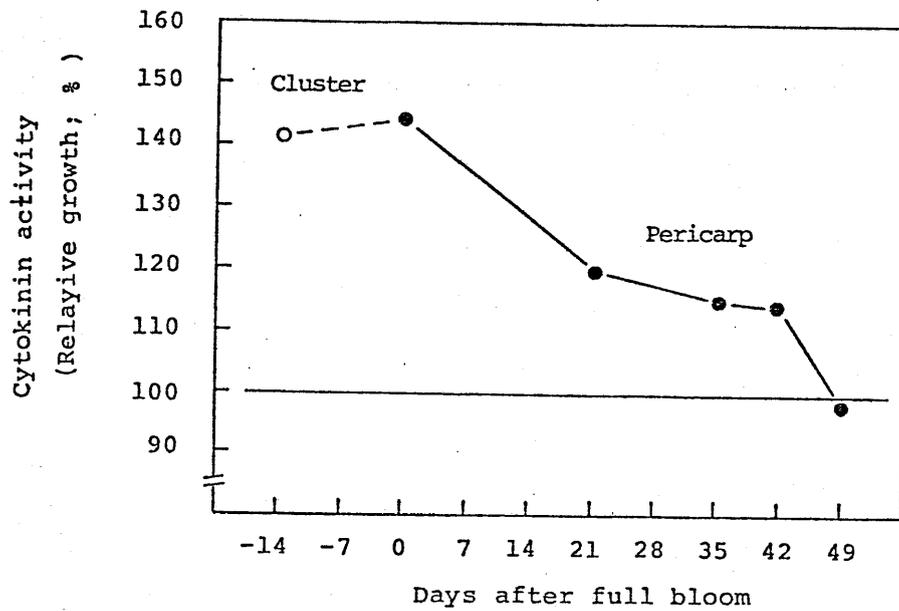


Fig. 2-10 Changes in endogenous cytokinin activities in the developing culster and pericarp of grapes. Relative growth is derived from

$$\frac{\text{mean treatment increment}}{\text{mean control increment}} \times 100 (\%)$$

る。すなわち，果穂中のサイトカイニン活性は開花前14日から開花期にかけて高い活性を示した。そのうち，果肉中のサイトカイニン活性は減少の傾向を示し，開花後50日（Stage Iの終期）ほどで活性は見られなくなった。

種子中の内生サイトカイニンの経時的消長をダイコンコチレドンアッセイによって調べた結果は第211図に示すとおりである。すなわち，種子中のサイトカイニン活性は開花後21日ごろから増加し始め，種子の生長が著しい時期にピークが存在し，その後減少した。しかし，サイトカイニン活性が消失してしまうことはなかった。

開花後35日目の未熟果粒の種子および果肉中の遊離サイトカイニン活性を比較すると，乾物重0.01gの種子中の活性と乾物重0.05gの果肉中の活性はタバコ茎髓カルスアッセイおよびダイコンコチレドンアッセイでほぼ同じ結果を示し，濃度的には種子の方が果肉中よりも高いことがわかった。

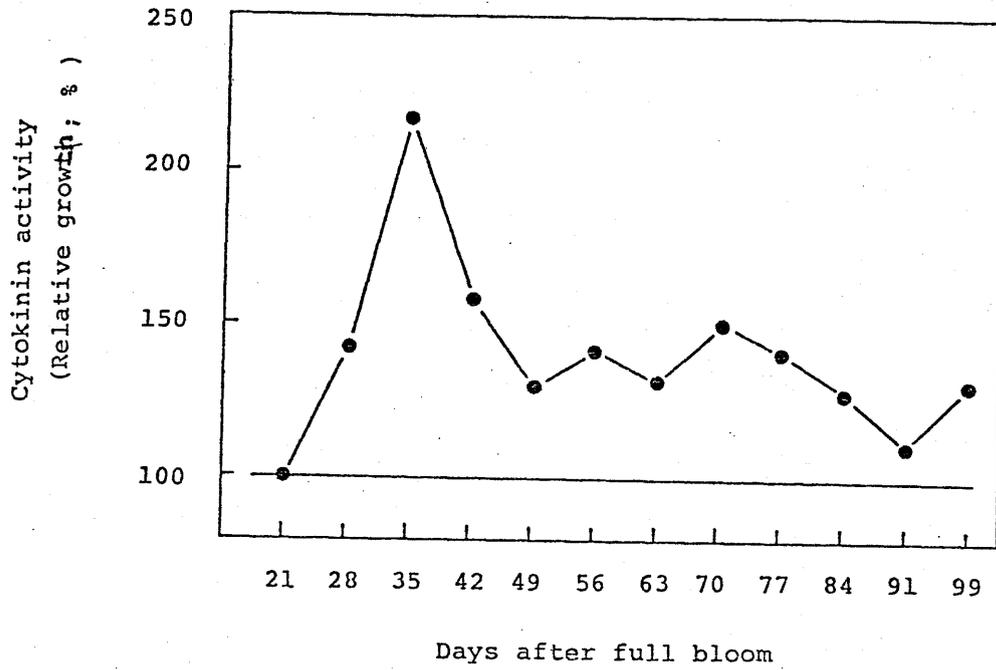


Fig. 2-11 Changes in endogenous cytokinin activities in the developing seed. Relative growth is derived from

$$\frac{\text{mean treatment increment}}{\text{mean control increment}} \times 100 (\%)$$

実験3. 果粒中の抑制物質の分離

Veraison 以後の Stage III 期の果粒の酢酸エチル分画を Sephadex LH-20 カラムで分離し、バイオアッセイを行った結果は第2-12図に示すとおりである。抑制物質の活性は大きく2つに分けられ、ABA様物質と ABA 以外の未知の抑制物質が確認された。

4. 考察

発育中の果実や未熟種子には多くの内生サイトカイニンが含まれていることが、リンゴ (52, 59, 142), モモ (51, 54), エンドウ (105), レモン (38), ルーピン (67), スイカ (66, 100) およびトウモロコシ (71) などで報告されている。

デラウェアの場合、果穂中の遊離サイトカイニン活性は開花2週間前から開花期にかけて高い活性が認められた。この時期は子房の細胞分裂が活発な時期と一致している。そして、この時期には内生オーキシンも高い活性を示しており (84), 子房における細胞分裂に

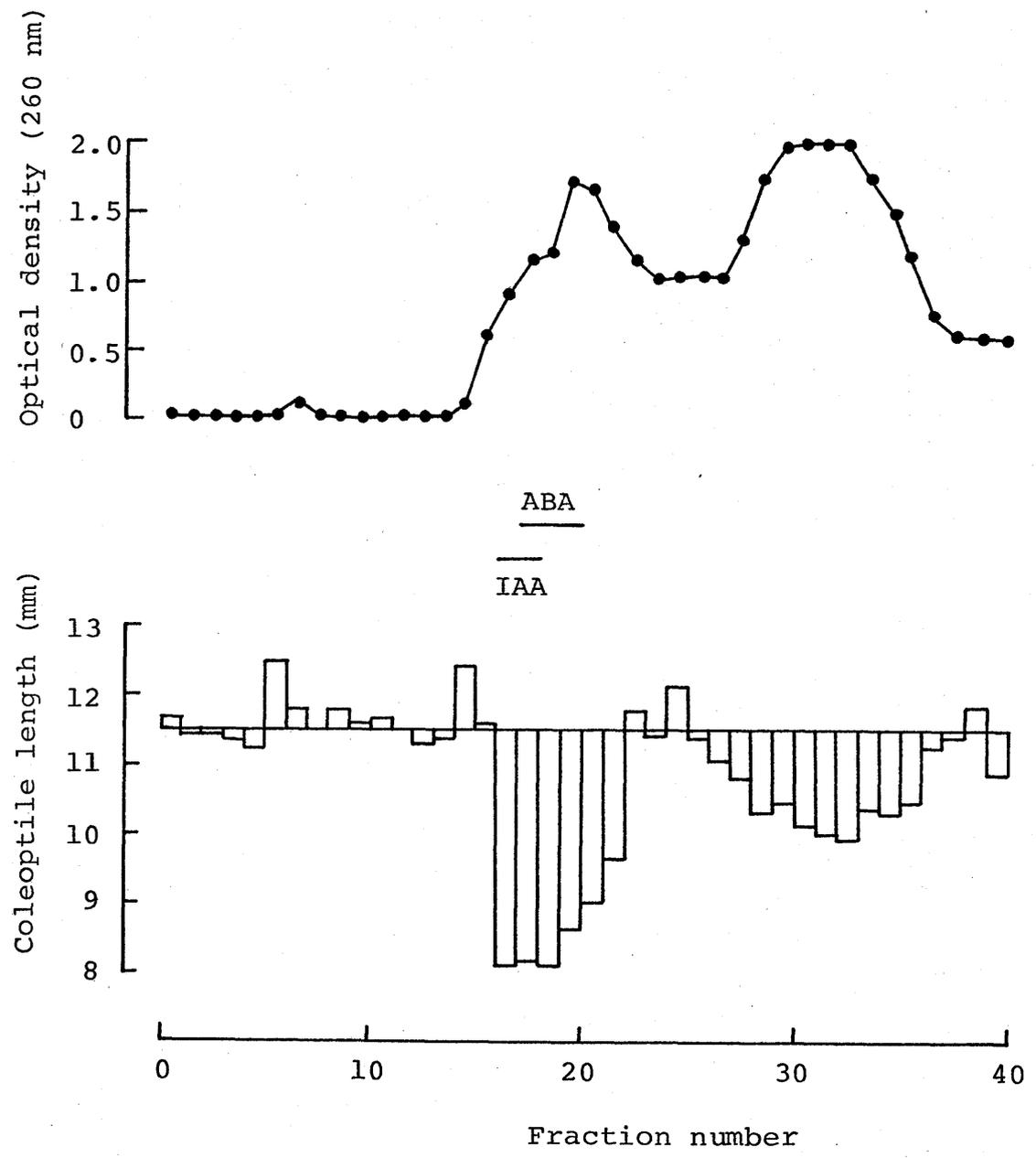


Fig. 2-12 The distribution of inhibitors in Acid ethyl acetate fraction after fractionated through a Sephadex LH-20. The grape berries at Stage III (after Veraison) were used.

内生サイトカイニンや内生オーキシンが関与していることが考えられる。同様のことがリンゴやモモでも報告されている(54)。

種子中の遊離サイトカイニン活性は発育初期には低いが、種子の発育が著しい時期に高い活性を示し、種子の発育と密接に関係していると考えられる。Prakash & Maheshwari (100) はスイカの種子中のサイトカイニン活性を調べ同様の結果を得ている。

Miller (73) によると、トウモロコシの胚珠では受粉の日またはその3日後のものでも、サイトカイニン活性を検出できないが、6日目には遊離のゼアチンが増加し、それにともなつてゼアチンリボサイドも現われる。そして、11日目にはゼアチンリボタイドの量が最も多くなり、21日目にはサイトカイニン量は減少し、成熟種子ではほとんど検出されなくなると報告している。ブドウの種子の場合にも、遊離サイトカイニンとしてゼアチンリボサイドと3つの未知の活性物質、さらにこの分画

以外にサイトカイニン活性を持つ未知物質が第2-1図の氷層分画にも見られた。

Mullins (76, 77) はブドウの花穂の発育にはサイトカイニンが必要であり、挿し木で発根が良好でない場合には花穂が退化するが、この花穂にサイトカイニンを外から処理すると発育を促すことを報告している。さらに、合成サイトカイニンあるいは天然のサイトカイニンをブドウ属の雄花個体に処理すると雌性生殖器官を誘発するという報告があり (26, 28, 82), 内生サイトカイニンは花器形成から開花期にかけて重要な役割を果たしているものと考えられる。

一方、ブドウの未熟果粒のアンモニア溶出分画のペーパークロマトグラフィー、Sephadex LH-20 カラムクロマトグラフィーでの分離、および紫外部吸収の結果よりサイトカイニン活性を持つ物質を吟味したところ、この分画には少くとも2つの活性物質があり、ゼアチンおよびゼアチンリボサイドの存在が推定さ

れた。種子の場合にはゼアチンリボサイドの存在は推定されたが、ゼアチンは存在しなかった。しかし、他の3つのサイトカイニン様活性物質の存在が認められた。

この点に関して、Latham (59) はリンゴでゼアチンおよびゼアチンリボサイドの存在を報告しており、大川 (94) はニホンナシでゼアチンの存在を認めジハイドロゼアチンの存在をも推定している。また、傍島ら (125) はカキ富有でゼアチンの存在を推定している。

ブドウの種子の場合には、一般に遊離サイトカイニンと言われているゼアチンやゼアチンリボサイドなどが含まれる分画の他にも強い活性を示す分画が認められた。これらのサイトカイニン様活性物質はトウモロコシ (72, 73) やスイカ (66) の種子などで知られているゼアチンリボタイドやグルコースなどの結合した配糖体で、いわゆる結合型のサイトカイニンではないかと考えられるが、今後の検討を必要とする問題である。

一方、果粒の *Veraison* 以後の *Stage III* に存ると酢酸エチル酸性分画のオキシシンに位置する部分にも抑制物質の活性が見られようになることは第1章(第1-8図)で示した。これらの抑制物質を *Sephadex LH-20* カラムクロマトグラフィーで分離すると、明らかに ABA とは異なる部分に抑制的な活性が見られた。この抑制物質はオキシシンの活性を抑えるので、ABA と共に *Veraison* 以後に果粒の成熟現象に何らかの関与をしていると考えられた。

第3章 ブドウの樹液中の内生ホルモンおよびその季節的消長について

1. 序論

一般に種子は果肉への内生ホルモンの供給源と考えられているが、第1章および第2章で種子形成以前の開花期前後でオーキシン、サイトカイニン活性やアブシジン酸様物質の活性が高いので、種子以外に根部もまた内生ホルモンの合成部位と考えられる。

水本および草本植物の樹液中には多くの種類の植物ホルモンの存在が確認されている(9, 16, 17, 32, 36, 37, 102, 119)。ブドウ樹の樹液ではサイトカイニンおよびジベレリン様物質の存在が明らかにされている(62, 120, 122, 123, 124)。これは根で合成されたサイトカイニンやジベレリンが地上部の発育に対して重要な役割をしていることを示唆している。

ブドウ樹は樹液が大量にできるので樹液の分析には非常に好都合な材料である。本章では樹液中の内生ホルモンの検索と樹の地上部の

發育と内生ホルモンの變動との關係を明らかにする目的で実験を行った。

2. 材料および方法

自然条件下で育成された鉢植え（直径 30 cm）の挿木3年生のデラウエア樹の 60 個体を使用した。毎月樹液の採取のためにブドウ樹を温室に搬入し，前年度の新梢の基部で切り口をし，直ちに滅菌したビニール管をその切り口に接続し，48 時間樹液を採取した（第 3-1 図）。毎月 3 個体のブドウ樹から採取した樹液は樹液量を測定したのち，樹液の分析を行う時まで凍結保存（ -20°C ）した。樹液の採取後，3 個体の樹体および根の平均の乾物重を測定した。一方，新梢の伸長は特定の 10 個体のブドウ樹の新梢を経時的に測定し，その平均値を求めた。

内生ホルモンの抽出（第 3-2 図）

(1). オーキシン，アブシジン酸，ジベレリンの抽出

採取した樹液を減圧下で濃縮し，1 規定の

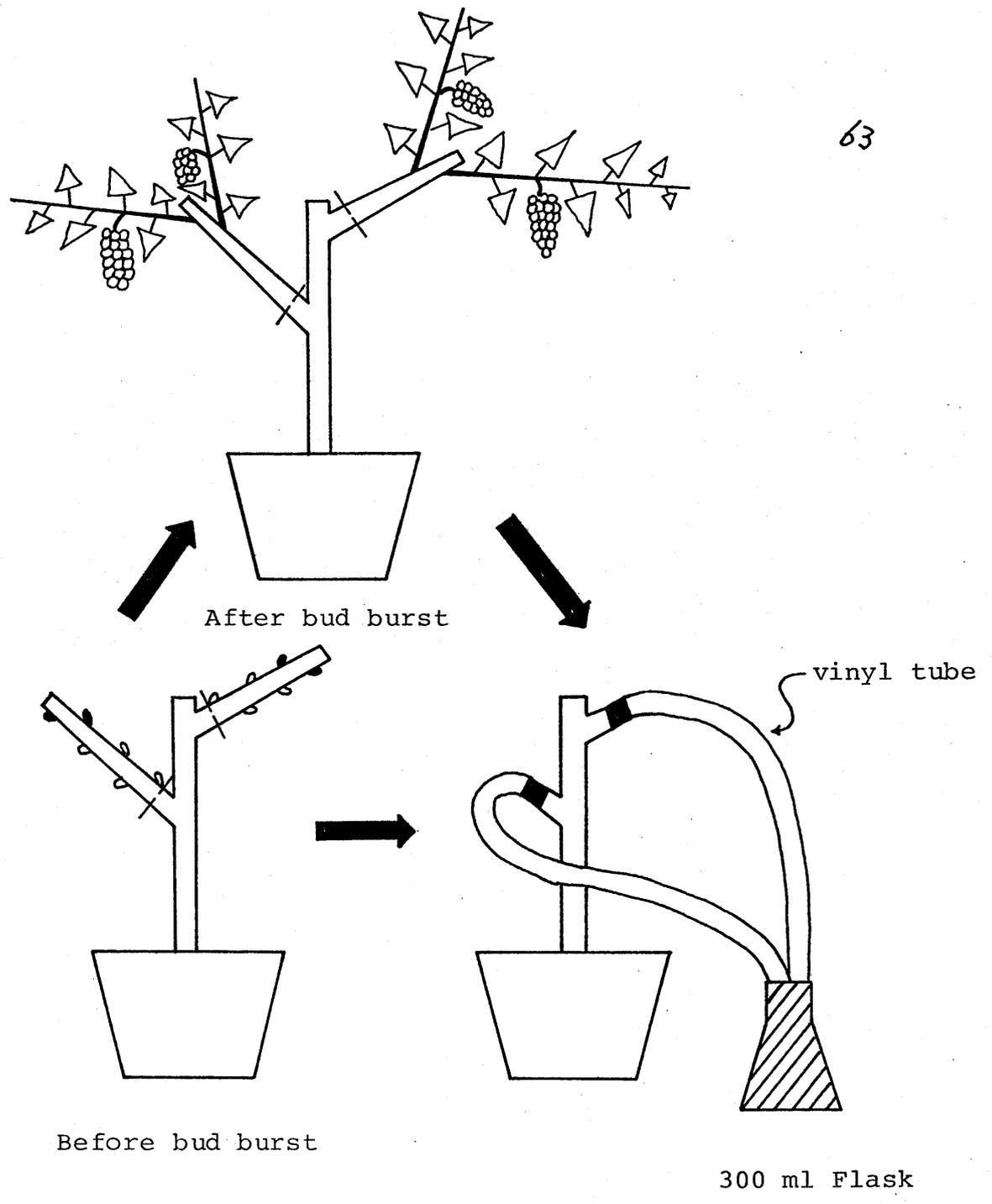


Fig. 3-1 The method of collection of xylem sap. Three-year-old cuttings of Delaware grapes were used .

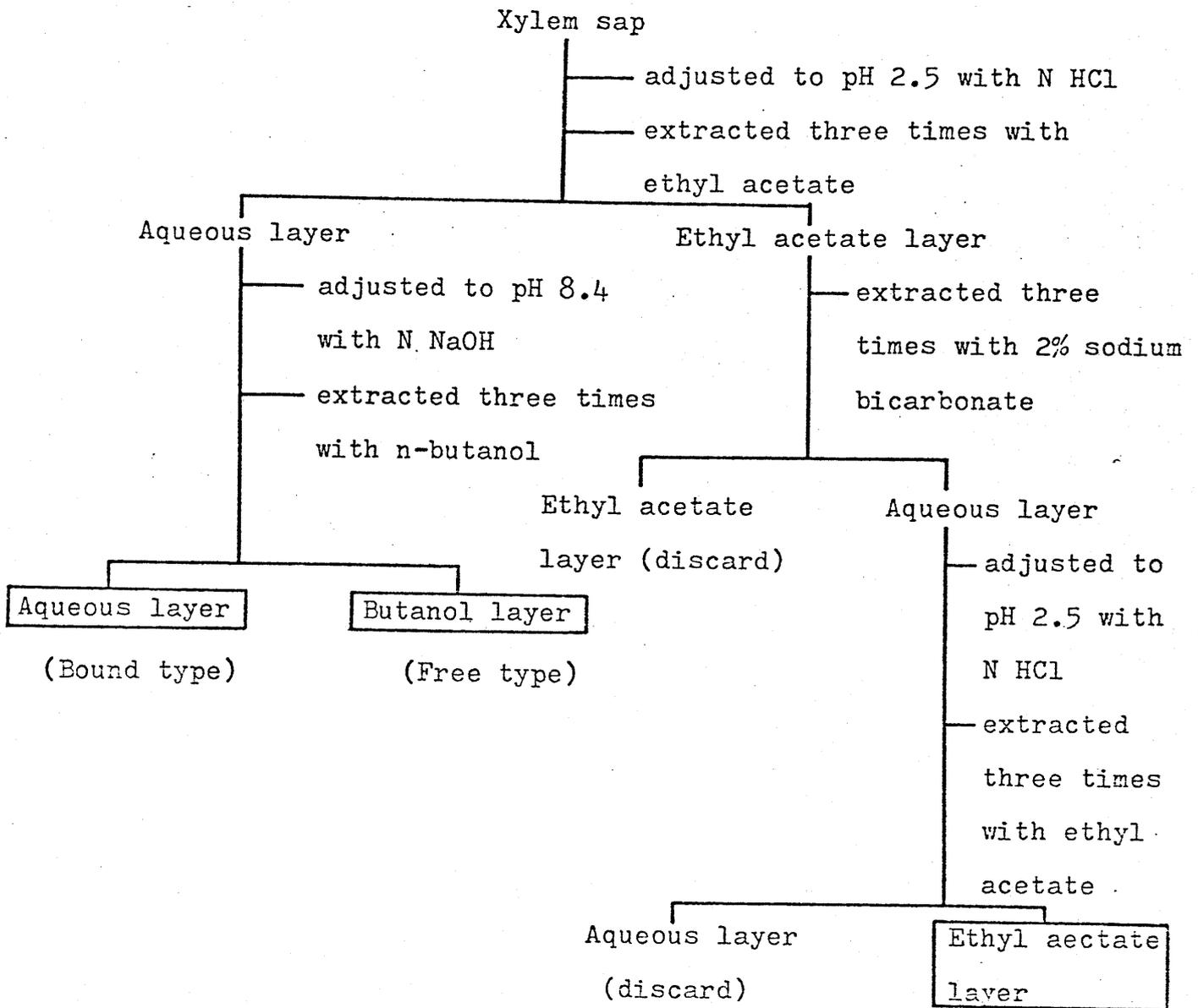


Fig. 3-2 Flow diagram showing procedures for extraction and separation of endogenous plant hormones in the xylem sap of the grape vine.

塩酸で pH を 2.5 に調整したのち酢酸エチルで 3 回抽出した。この酢酸エチル層を濃縮し、2% の炭酸水素ナトリウムで 3 回抽出した。さらにこの塩基性水溶液の分画を 1 規定の塩酸で再び pH を 2.5 に調整し、再度酢酸エチルで 3 回抽出した分画が酢酸エチル酸性分画である。この酢酸エチル酸性分画はペーパークロマトグラフィーで分離したのちバイオアッセイを行った。

(2). サイトカイニンの抽出

酢酸エチルで酸性オーキシニン、アブシジン酸、ジベレリンを抽出した残りの水層分画を 1 規定の可溶性ソーダで pH 8.4 に調整し、水飽和の *n*-ブタノールで *n*-ブタノール層（遊離型）と水層分画（結合型）に分けた。*n*-ブタノール層は減圧下で乾固し、少量の 70% エタノールで溶かした。一方、水層分画も同様に減圧下で乾固し、今度は少量の 35% エタノールで溶かした。

内生ホルモンの分離

(1). ペーパークロマトグラフィー

各々の抽出物の一部は東洋口紙 No. 5/A を用い、上昇法で14時間展開させた。溶媒系として、酸性オーキシン、ABA、ジベレリンの分離にはイソプロパノール・アンモニア・水 (10 : 1 : 1 v/v) が使われた。サイトカイニンの分離には *n*-ブタノール・酢酸・水 (12 : 3 : 5 v/v) の溶媒系が使われた。展開後、乾燥させた口紙を10等分し、この10等分した口紙から水で内生ホルモンを溶出し、バイオアッセイに供した。

(2). カラムクロマトグラフィー

樹液の水層分画 (結合型) を 1.5 ml に濃縮したのち、Sephadex LH-20 カラム (1.8 × 45 cm) を通し分離した。サイトカイニン様物質は 35% エタノールで毎時 13 ml の速さで溶出された (5)。それぞれに分画 (6 ml) を乾固し、バイオアッセイのためには水で溶かした。

内生ホルモンのバイオアッセイ

オーキシンおよび ABA-様物質の活性は少し
 変更したアベナ子葉鞘の伸長テストを用いた
 (84, 91)。サイトカイニン (60) およびジベ
 レリン (11) の活性は、それぞれダイコンコ
 チレドンアッセイおよび大麦胚乳テストで調
 べた。

3. 結果

サイトカイニンの分離

第3-3図に示されているようにブドウの樹液
 中のサイトカイニン様物質は *n*-ブタノール分
 画および氷層分画の両分画に存在していた。
 それぞれの分画はそれぞれ主要な2つのピー
 クを持ち、*n*-ブタノール分画には *R_f* 0 - 0.4 (A)
 と 0.6 - 0.9 (B) に存在し、また後者の *R_f*
 値はゼアチンおよびゼアチンリボサイドの *R_f*
 値と一致していた。一方、氷層分画にはゼア
 チンやゼアチンリボサイドの *R_f* 値と異なる *R_f*
 0 - 0.2 (a) と 0.2 - 0.5 (b) にサイトカイニ
 ン活性のピークが見られた。

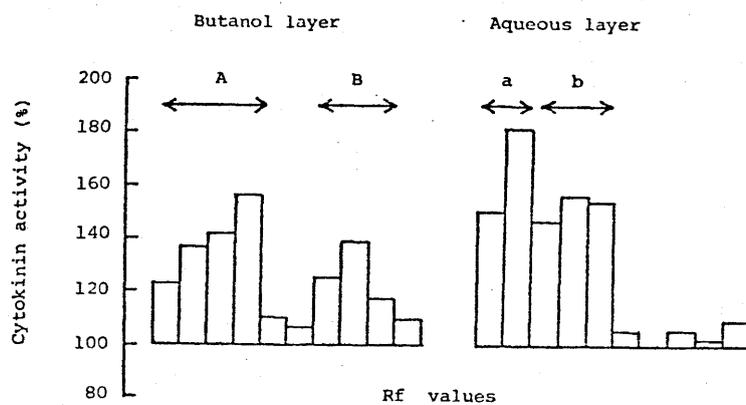


Fig. 3-3 Histogram showing the distribution of cytokinin activities on a paper chromatogram of both aqueous (bound type) and butanol (free type) layer fractions. Cytokinin activities was determined by radish cotyledon assay.

水層分画のサイトカイニン様物質を Sephadex LH-20 カラムクロマトグラフィーで分離すると明らかにゼアチン，ゼアチンリボサイドとは異なる 9~16 の分画に強い活性が見られた（第3-4図）。

樹体の発育および発育に伴う樹液の量的変化

ブドウ樹の発育と発育に伴う樹液の量的変化との関係は第3-5図に示すとおりである。樹液は芽が萌芽する直前の4月に動き出し，樹液の流出量は5月から8月まで急激に増加した。その後，樹液量は8月の終りから11月の落葉期にかけて急激に減少した。一方，樹体の総乾物重は萌芽後の5月から8月にかけて急激に増加し，この現象は樹液量の変化と同様の傾向を示した。しかし，根の乾物重は新梢の発育（伸長生長）がすでに止まってしまっている7月以降に急激に増加した。

ブドウ樹の新梢の伸長は典型的な double sigmoid 曲線を示す（第3-6図）。萌芽したの

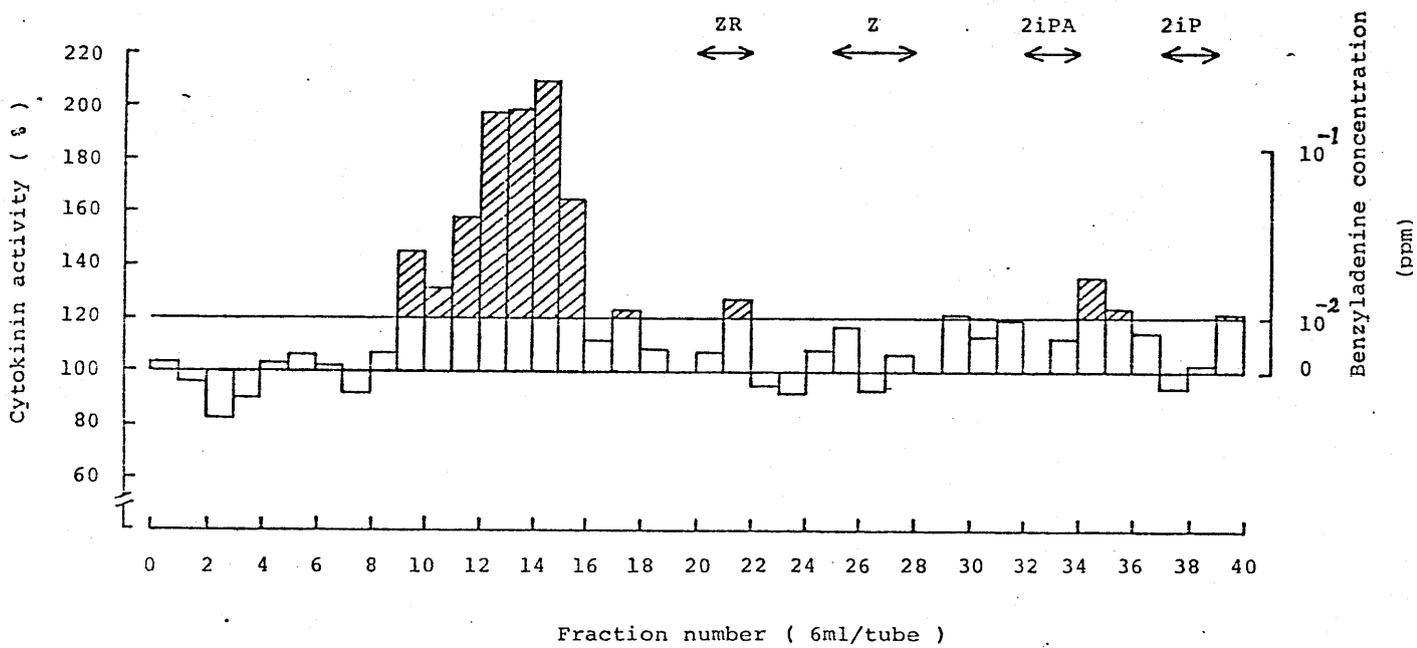


Fig. 3-4 The distribution of cytokinin activities on a Sephadex LH-20 column fractionation of aqueous layer of xylem sap . The column was eluted with 35% ethanol. Cytokinin activity was determined by radish cotyledon assay.

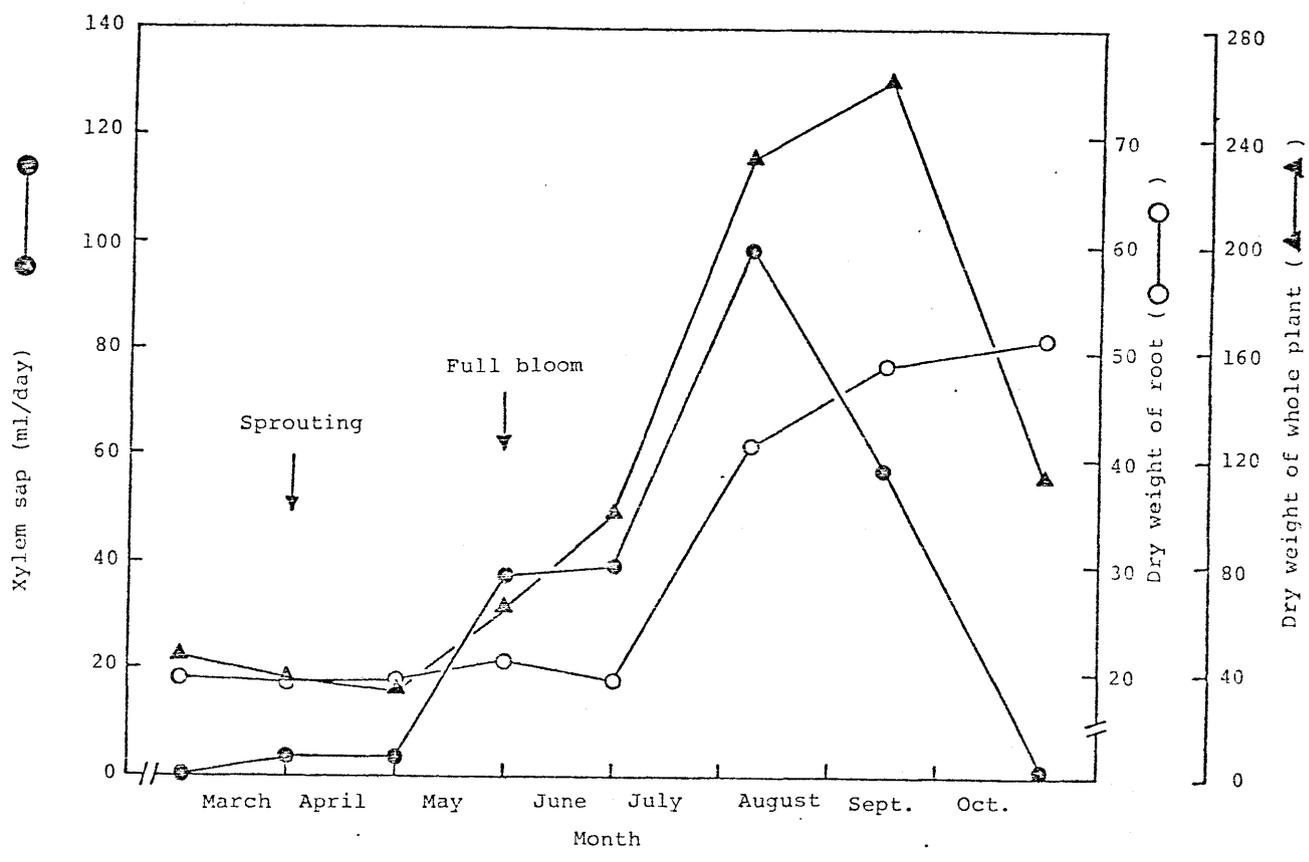


Fig. 3-5 Changes in the growth (Total and Root) and the amount of xylem sap of the grape vine during development.

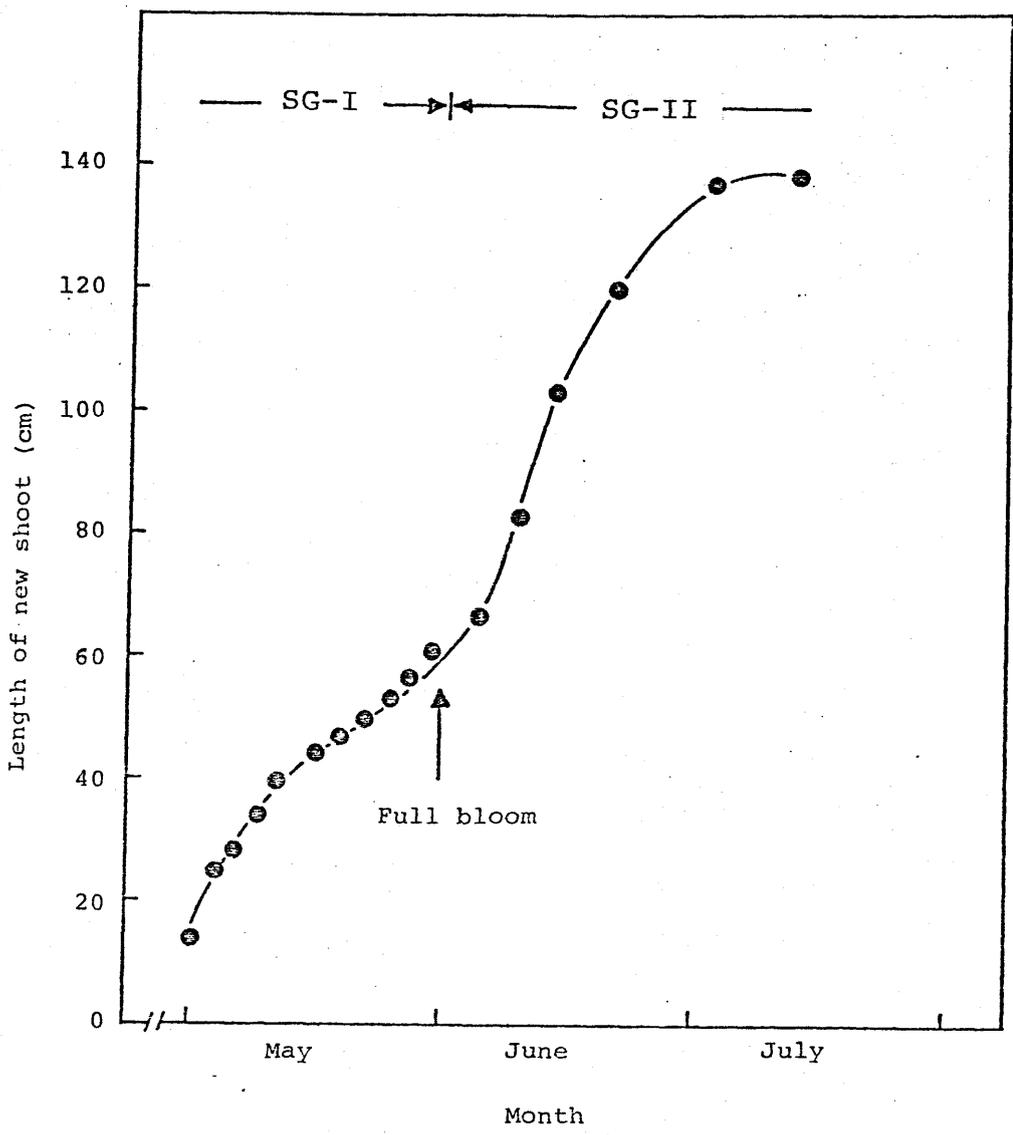


Fig. 3-6 Cumulative growth curve of grape shoot during development.

ち、開花期を境にして2つに分けられ、第1の生長 (shoot growth I: SG-I) と第2の生長 (SG-II) とに分けることができる。

ブドウ樹の樹液中の内生ホルモンの変化

酢酸エチル酸性分画のオーキシンおよび ABA 様物質の活性は樹体の発育の期間を通じて非常に低い活性を示し変動が見られなかった。一方、この分画のジベレリン活性は5月に最初に認められ、ブドウの花が開花し、果実が発育し始める6月に増加した。その後、活性は急激に減少した (第37図)。

n-ブタノール分画の遊離サイトカイニンの活性は第38図に示すとおりである。Rf 0.3 - 0.5 (A) および 0.6 - 0.9 (B) のサイトカイニン活性は4月から7月まで増加し、その後急激に低下した。一方、水層分画の結合型サイトカイニンの活性の変化は第39図に示されているように、Rf 0 ~ 0.2 (a) および 0.2 ~ 0.5 (b) のサイトカイニン活性は満開期にかけて急激に増加し、一時7月の始めに減少するが、そ

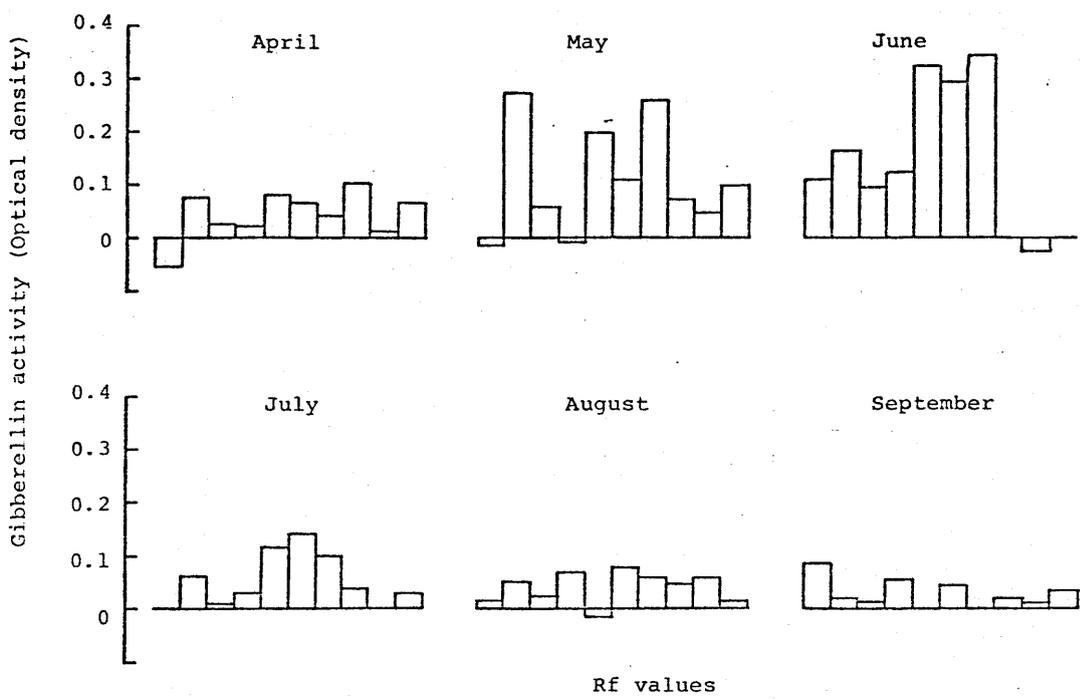


Fig. 3-7. Changes in gibberellin activity in the xylem sap of the grape vine during development . Gibberellin activity was determined by barley endosperm bioassay.

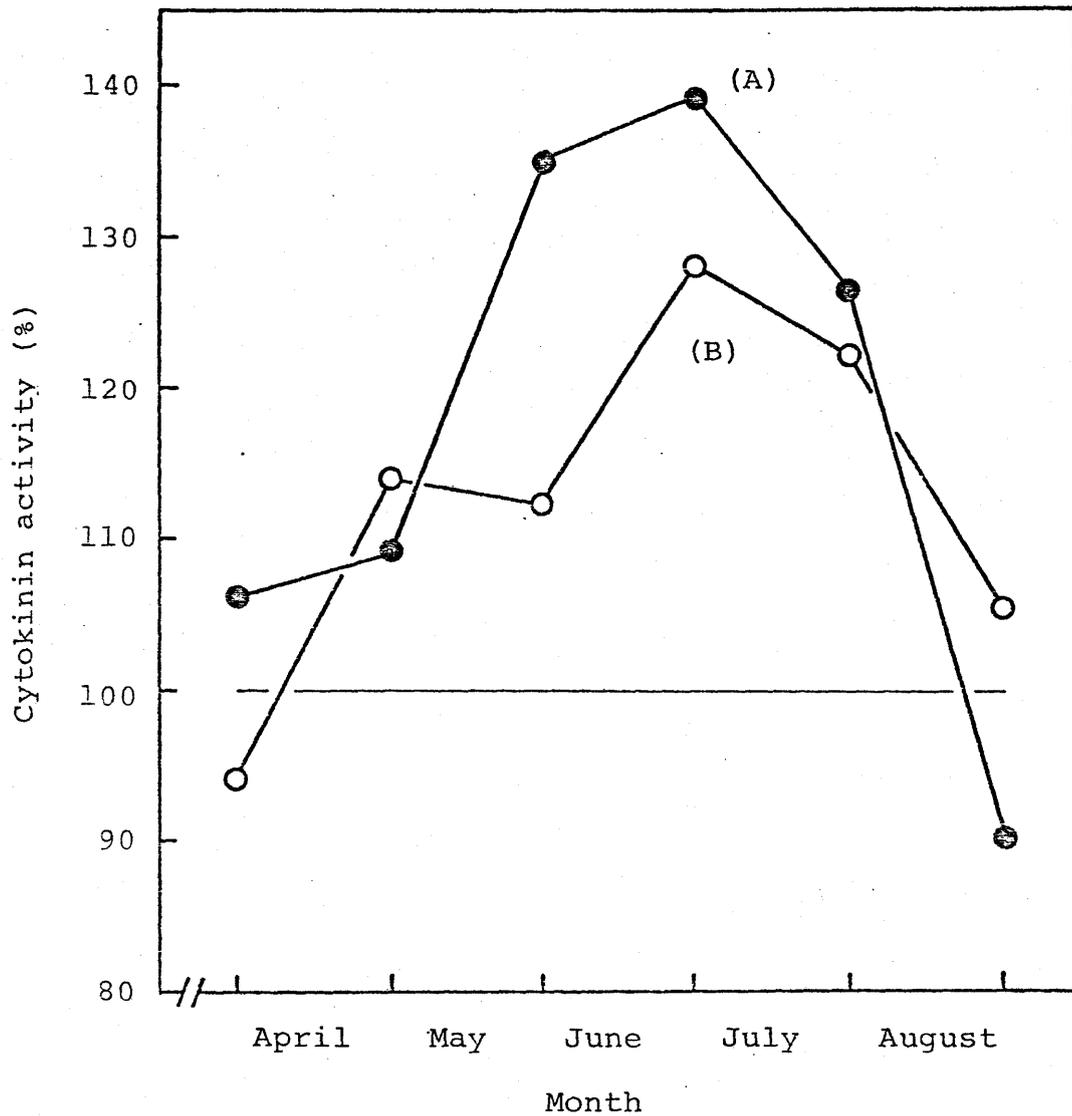


Fig. 3-8 Changes in cytokinin activity (free type) in the xylem sap of the grape vine during development.

●—● Rf 0.2-0.5 (A), ○—○ Rf 0.6-0.8 (B)

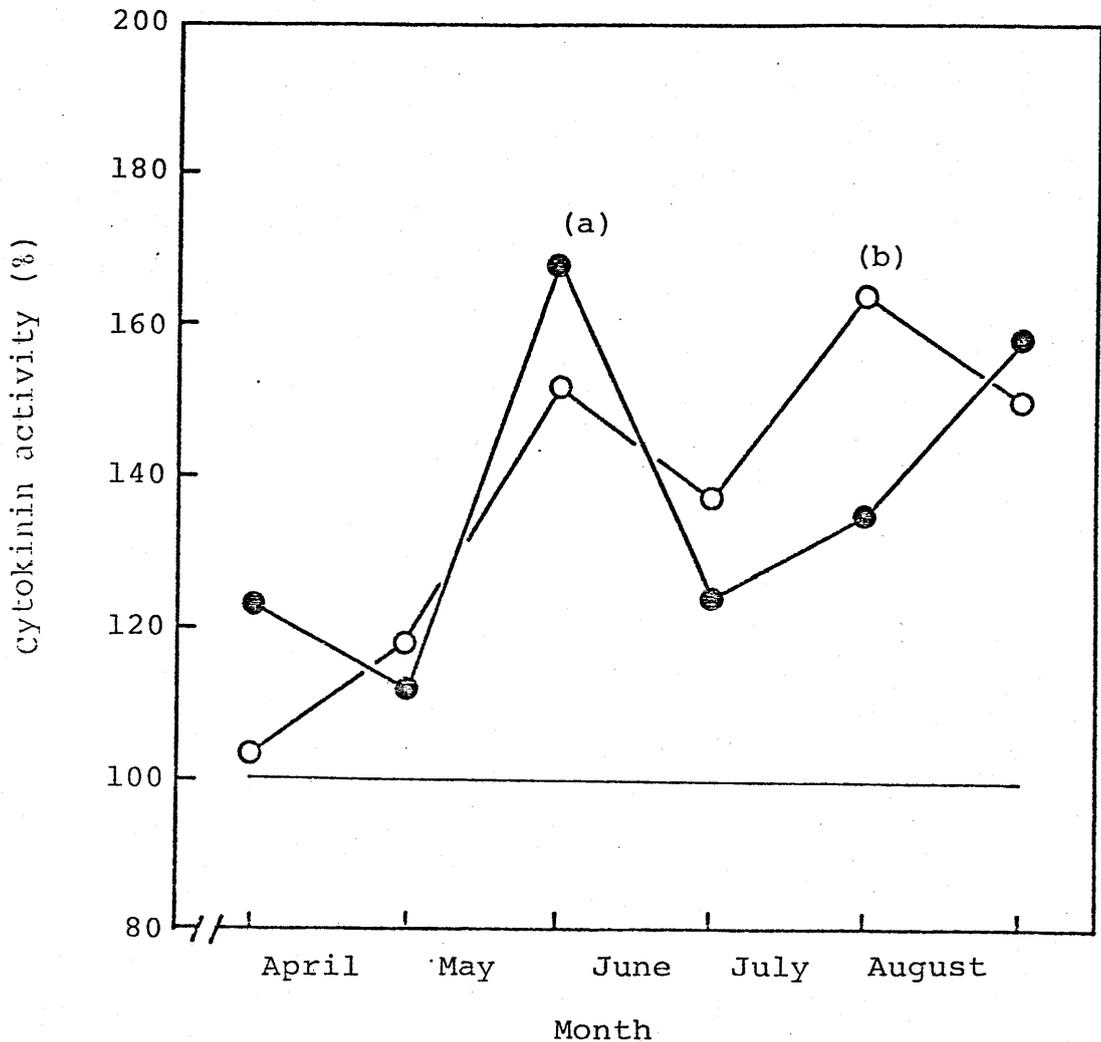


Fig. 3-9 Changes in cytokinin activity (bound type) in the xylem sap of the grape vine during development.

●—● Rf 0-0.3 (a), ○—○ Rf 0.3-0.5 (b)

の後もかなり高い活性を維持してゐた。

4. 考察

Skene (120) は2種の無核系統のブドウの樹液中のジベレリン活性を大麦胚乳テストによつて調べ、 GA_4 と GA_7 の存在を確認してゐる。さらに、他の器官(主として根と葉)とのジベレリン活性を比較してゐる。テラウエアの樹液の中のジベレリン活性は5月に検出され、新梢の発育が著しい6月に増加した。新梢の伸長は典型的な double sigmoid 曲線を示し、2つの相に分けられる(SG-I, SG-II)。このような現象は、SG-Iの発育が昨年度からの炭水化物の貯蔵物質に依存しており、SG-IIの発育は主として新しく展開した葉の光合成に依存してゐるのではないかと考えられる。また、SG-IIの新梢の発育と樹液中の高いジベレリン活性は密接に関係してゐるので、根で合成されたジベレリンもまた貯蔵物質や新しく展葉した葉の光合成に付け加えて新梢の発育を制御するのに重要な役割をしてゐると考えられる。

る。

一方、開花前に一度だけジベレリンを処理することによって得られた無核果粒の発育はその後好ましい発育を示さないことはよく知られている。さらに、ブドウ(10, 34)や他の果実(35, 64, 80)の未熟種子にジベレリンが多く存在することは種子で合成されたジベレリンが受精後の果粒の初期発育をも制御していることを示している。

ヒマワリ(32)やブドウ(62, 121)の樹液中にはサイトカイニン様物質が存在することはすでに報告されている。ブドウ樹の樹液中のサイトカイニン様活性は開花期から果粒の初期生長が著しい時期にかけて高かった。Mullins(76, 77)はブドウの挿し木実験を行い、発根が良好でない時には花穂が発育しないことを報告している。一方、発根が良好な場合には花穂の発育が維持されるが、根が存在しない時にも合成サイトカイニンをこの発根していない基部あるいは直接花穂に処理すると花穂の

発育が促進されることも観察している。Negi & Olmo (82,83) や他の研究者ら (26,28) はブドウの一種の雄個体に着生した雄性花に合成サイトカイニンを処理し、雄性花の代りに両全花を着生させている。Pool (98) もまた両全花の雌ずいの発育にはサイトカイニンが必要であることを試験管培養の手法を用い明らかにした。これらの事実は根で合成されたサイトカイニンが花穂の発育および花器官の発育に重要な役割を果たしていると考えられる。

ブドウ樹の樹液には *n*-ブタノール可溶性 (遊離型) と *n*-ブタノール不溶性 (結合型) のサイトカイニンが存在している。Davey & van Staden (16) はトマトの樹液中のサイトカイニンを調べ、*n*-ブタノール可溶性のサイトカイニンの主要な転流型態はゼアチンリボサイドであると報告している。しかし、ブドウの場合には、主要な転流型態のサイトカイニンは水溶性であるので結合型のものであろうと考えられる。しかし、結合サイトカイニ

ンと遊離サイトカイニンとの関係については不明であり、今後の研究が必要である。

Pool & Powell (99) は樹体から切除されたブドウの新梢の発育を無菌培養で調べた。そして、培地にサイトカイニンが存在する時に限り新梢の発育が持続することを示した。一方、本実験においても、SG-II の新梢の発育と樹液中のサイトカイニン活性との間に相関が認められた。これらの事実はジベレリンに付け加え、根で合成されたサイトカイニンもまたブドウの新梢の発育に重要な役割を果していると考えられる。

リンゴの樹液中のサイトカイニンやオーキシン活性は一般に開花期に最高に達し、新梢の発育が停止する時期に消失してしまう(65)。しかし、ブドウの樹液中のオーキシンの活性は全発育時期を通じて非常に低かった。一方、樹液中のABA活性についてはサトウカエデ(69) やヤナギ(53) でガスクロマトグラフィーによって存在が確認されている。しかし、

ブドウの樹液中の ABA 様活性は発育期間を通じて低く、ほとんど無視できる程度であった。

。

第4章 ブドウの花穂の発育に伴うサイトカイニン，光合成および呼吸活性の変化について

1. 序論

第2章と第3章ですでに花穂の開花期付近でサイトカイニン活性が高く，ガク樹液中のサイトカイニン様物質の供給量が多いことを観察している。さらに，Mullins (76) は花穂の発育には根で合成されたサイトカイニンが重要であると言っている。Negi & Olmo (82, 83) はブドウ属の雄性個体の雄性花を両全花，雌性花に合成サイトカイニンあるいはゼアチンなどの天然サイトカイニンを処理することにより性転換を引き起こすことができると報告している。Pool (98) はまた雌ずいの発育のためにはサイトカイニンが重要であり，特にゼアチンリボサイドが効果があることを確認している。

一方，光合成は他の植物と同様にブドウ樹において炭水化物の合成に最も重要な役割

をしている。葉は糖の合成の主要部位であり、その合成物は他の器官、特にブドウの場合には果粒（果実）や根に転流される（101, 116, 117, 138）。しかし、未熟果粒などはクロロフィルを持っており、葉よりは少ないが炭水化物を合成することができるとし、 CO_2 ガス交換のための気孔の存在も確認されている（20, 47, 88, 96, 103）。ブドウの花穂もクロロフィルを持っており CO_2 を固定することができるといわれる。ブドウの発育については以前から行われていた（44, 61, 129, 135）が、発育パターンや呼吸活性、光合成活性、サイトカニン活性の変化などについてはさらに詳細に検討する必要がある。

そこでこの章では、デラウエアの花穂の発育に伴う光合成活性、呼吸活性およびサイトカニン活性の変化について検討した。

2. 材料および方法

挿し木4年生の鉢植えのデラウエア樹を温室で栽培し、実験に供した。この樹の花穂を経時的に採取し以下の実験に使用した。

糖・アミノ酸・有機酸の抽出および分離

第4-1図に示すように花穂の中の糖・アミノ酸・有機酸は80%エタノールで抽出し、イオン交換樹脂 IR-120 (1×12 cm) と IR-45 (1×12 cm) を用いて各々、糖分画、アミノ酸分画、有機酸の分画に分けた。

還元糖の定量は Somogyi (27) の方法に基づき、アミノ酸の定量はニンビドリソンの比色法によって行った (74)。有機酸の定量は0.01規定の可溶性ソーダによる滴定によって行った。

サイトカイニソの抽出および分離

花穂中のサイトカイニソの抽出および分離は新美ら (85) によって述べられた方法によって行い、サイトカイニン活性はダイコンコチレドンアッセイによって検定した (60, 85)。

クロロフィルの抽出および定量

花穂のクロロフィル含量は80%アセトン抽出液を調整後、分光光度計を用いて定量した。5

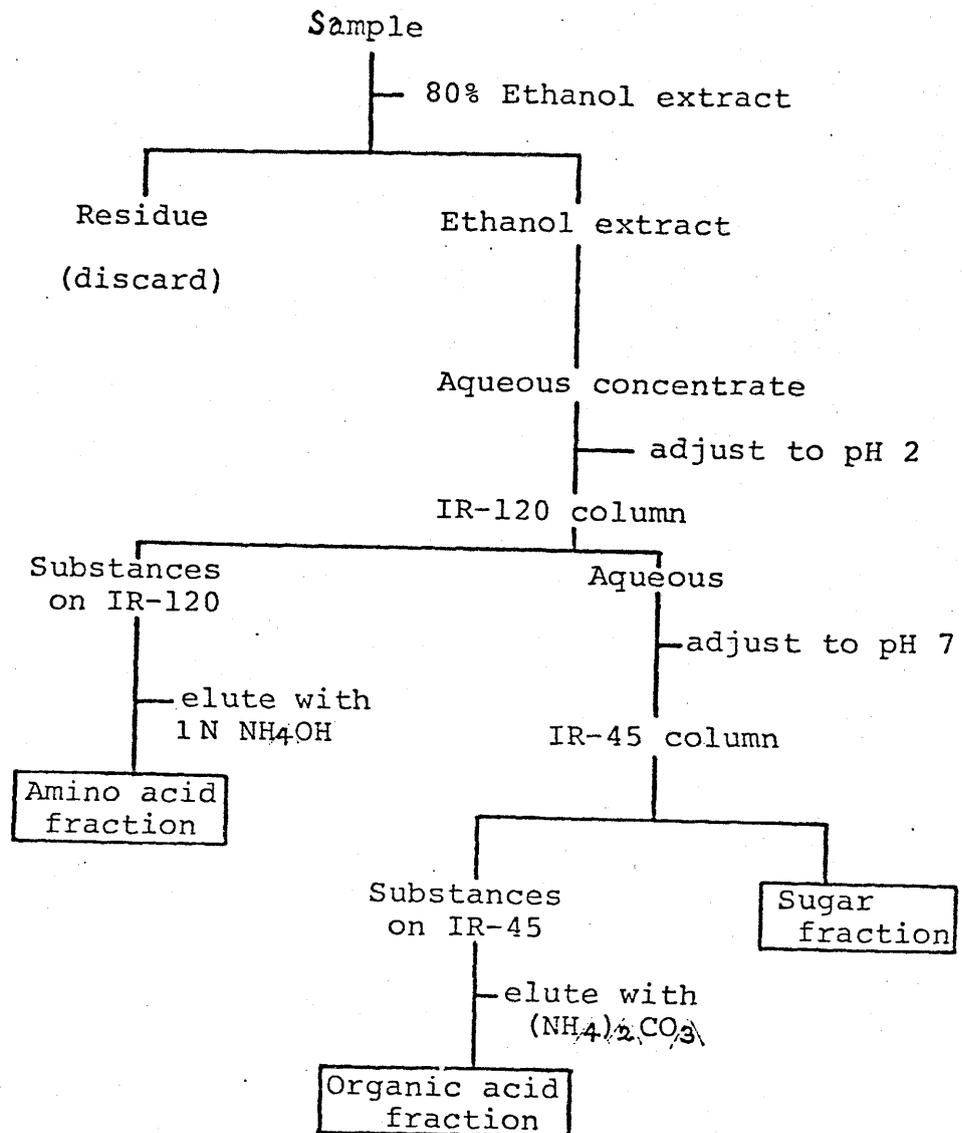


Fig. 4-1 Flow diagram showing procedures for extraction and separation of sugars, amino acid and organic acids of the grape flower cluster.

ml の 80% アセトンを使い、花穂をガラス・ホモゲナイザーでホモゲナイズしたのを遠心分離 (3000 rpm) し、上澄を 10 ml に定溶した。クロロフィル a 、および総クロロフィル含量は Arnon (4) の方法により、645 と 663 nm の吸光度を測定することによって定量した。

花穂の光合成および呼吸の測定法

花穂の光合成および呼吸は赤外線 CO_2 ガス分析装置 (URAS-1; Hartman & Brawn) を使用し、通気法によって測定した。10 から 25 個の花穂はガラス管で作った吸水管に花梗を浸漬したあとで同化箱に入れた。光合成の測定には同化箱の温度 $20^\circ C$ 、光条件は 30 klux で行った。一方、暗呼吸は $20^\circ C$ 、暗黒のもとで測定した。また、空気の流速は 0.5 l/min に維持した。

3. 結果

花穂の発育

第 4-2 図に示されているように、花穂の新鮮重は発育期初期から開花期まで急激に増加し

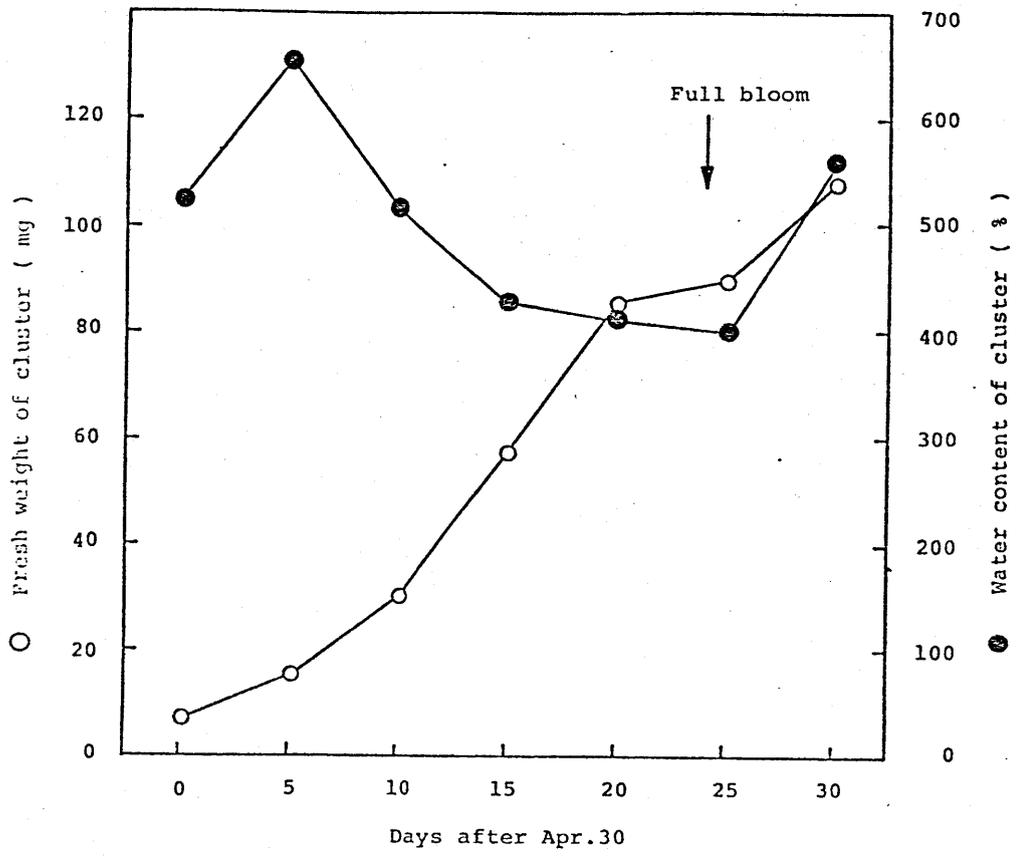


Fig. 4-2 Cumulative growth curve and changes in the water content during the development of the grape flower.

た。しかし、開花期には新鮮重の増加が一時的に停止した。一方、花穂の含水量は発育初期の時期に高く、以後開花期までゆっくりと減少した。しかし、着果後には再び含水量は急激に増加した。

糖・アミノ酸・有機酸の変化

花穂の中の還元糖は開花期まで徐々に増加するが、その後急激に減少した。一方、花穂のアミノ酸および有機酸の含量は発育初期に非常に高く、その後、開花期にかけて急激に減少した。しかし、着果が起こるとアミノ酸含量は再び急激に増加した。有機酸含量は着果したのちも余り変化がなく低レベルに維持されていた(第4-3図)。

花穂のサイトカイニン活性の変化

サイトカイニン活性はn-ブタノール分画および水層分画の両分画に存在していた。ブタノール分画のRf 0.6~0.8(ゼアチン, ゼアチンリボサイドの位置)のサイトカイニン活性は発育初期の5月11日ごろから増加し始め、開

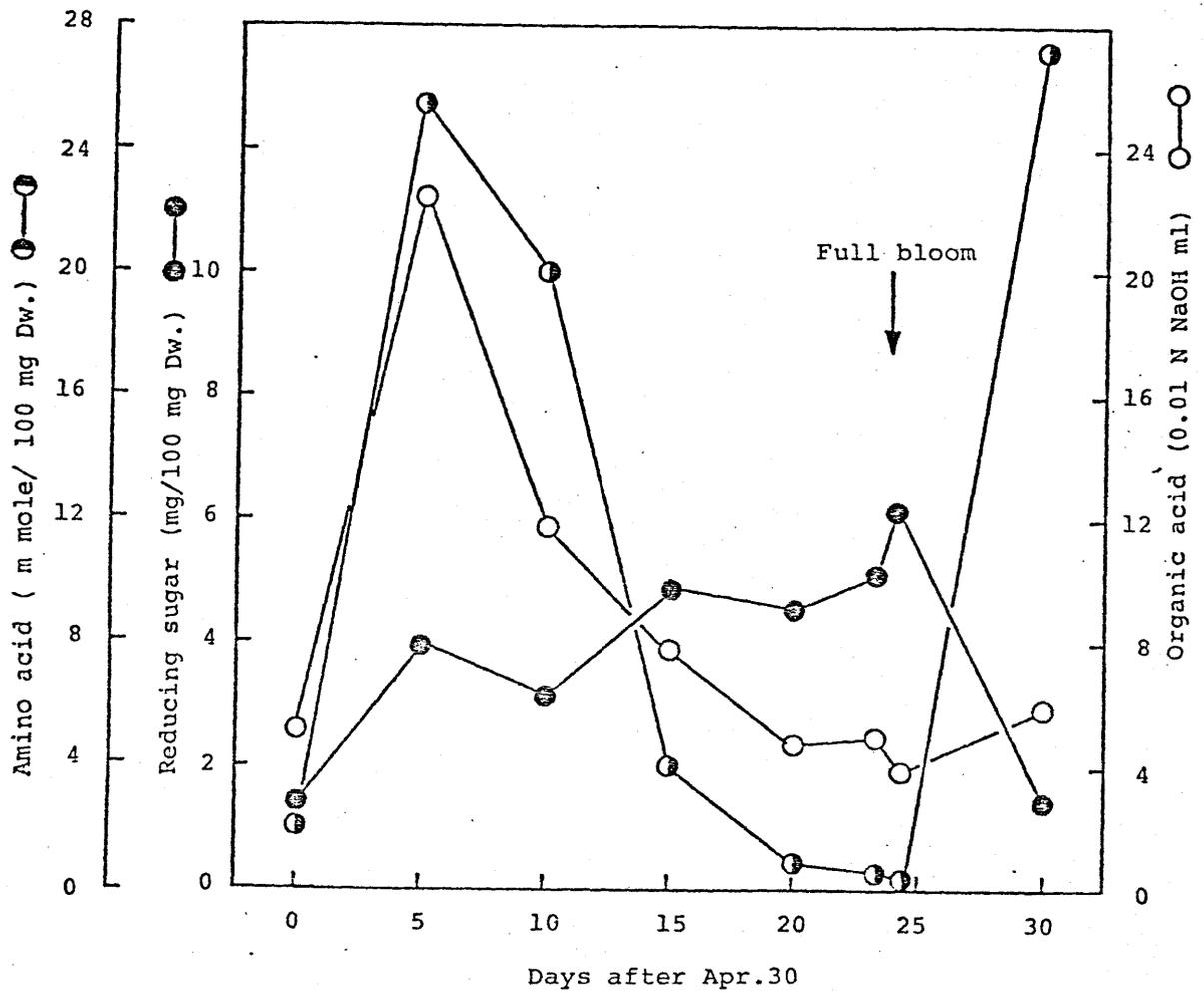


Fig. 4-3 Changes in sugars, amino acids and organic acids during the development of the grape flower cluster.

花期（5月24日）にかけて急激に増加した（第4-4図）。一方、水層分画のサイトカイニン活性（Rf 0 ~ 0.3）は発育初期に非常に高いが、一時減少し、5月16日ごろから開花期にかけて再び急激に増加することが認められた（第4-5図）。

花穂のクロロフィル含量の変化

100 mg新鮮重当りの花穂のクロロフィル含量は発育初期には非常に高く、葉のクロロフィル含量の2分の1あるいは3分の1程度も存在しているが、開花期まで減少し続けた（第4-6図）。花穂当りのクロロフィル含量は開花期の直前まで徐々に増加し続けるが、開花期に含量が突然減少した。したがって、果粒が着果すると再び増加する傾向を示した。花穂のクロロフィルaとクロロフィルbの比は花穂の発育期間を通じてほぼ一定で2 ~ 2.5であった。

花穂の光合成および呼吸

花穂の見かけの光合成速度と光強度との関

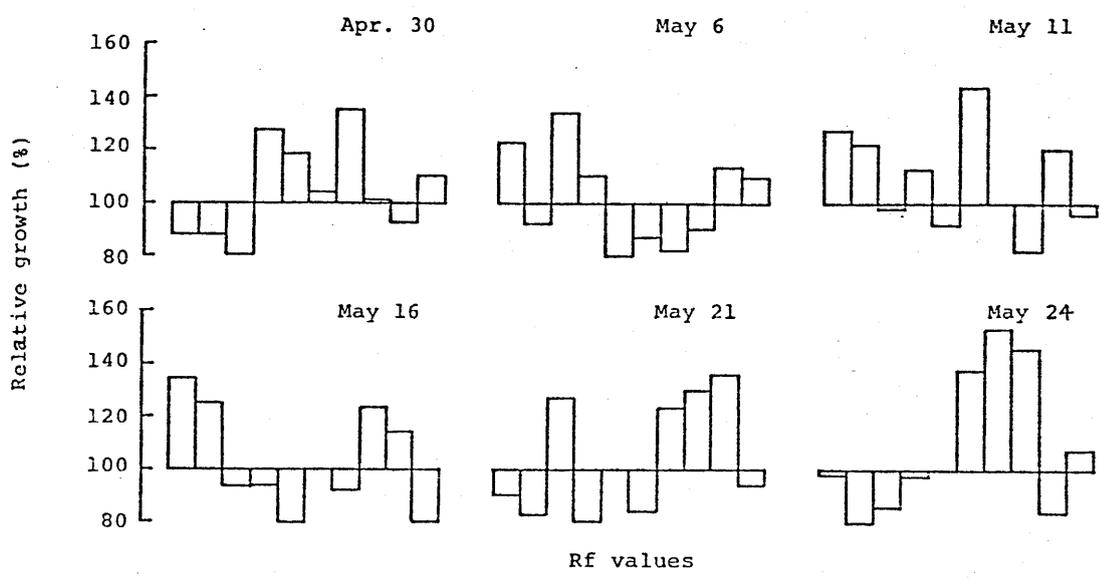


Fig. 4-4 Changes in cytokinin activities (Butanol layer) during the development of the grape flower cluster.

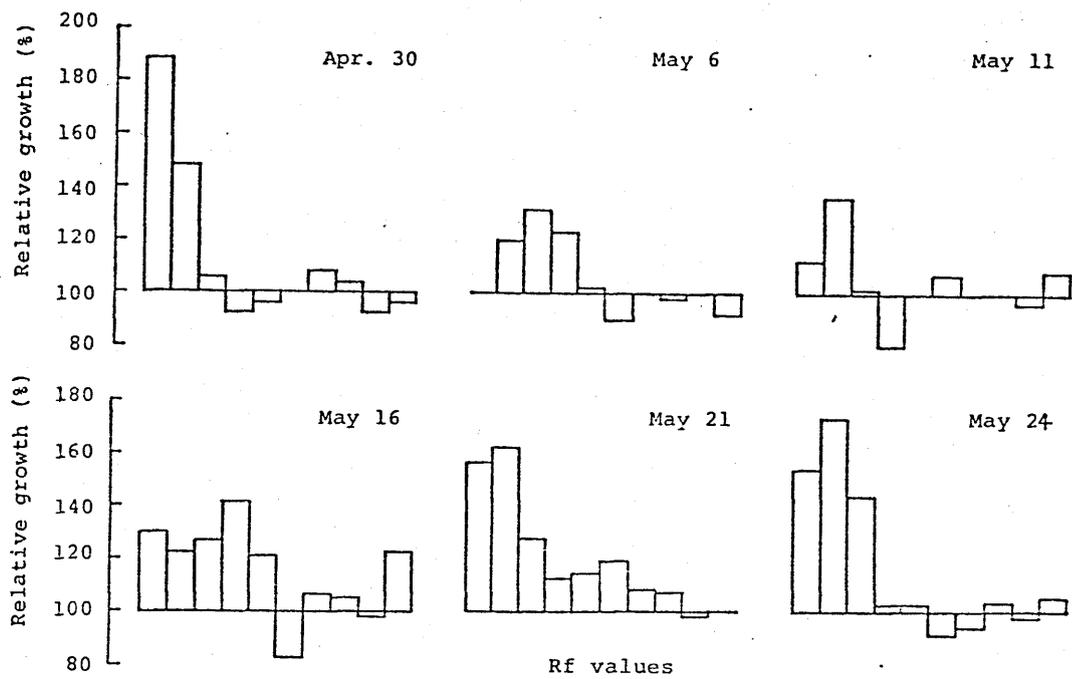


Fig. 4-5 Changes in cytokinin activities (Aqueous layer) during the development of the grape flower cluster.

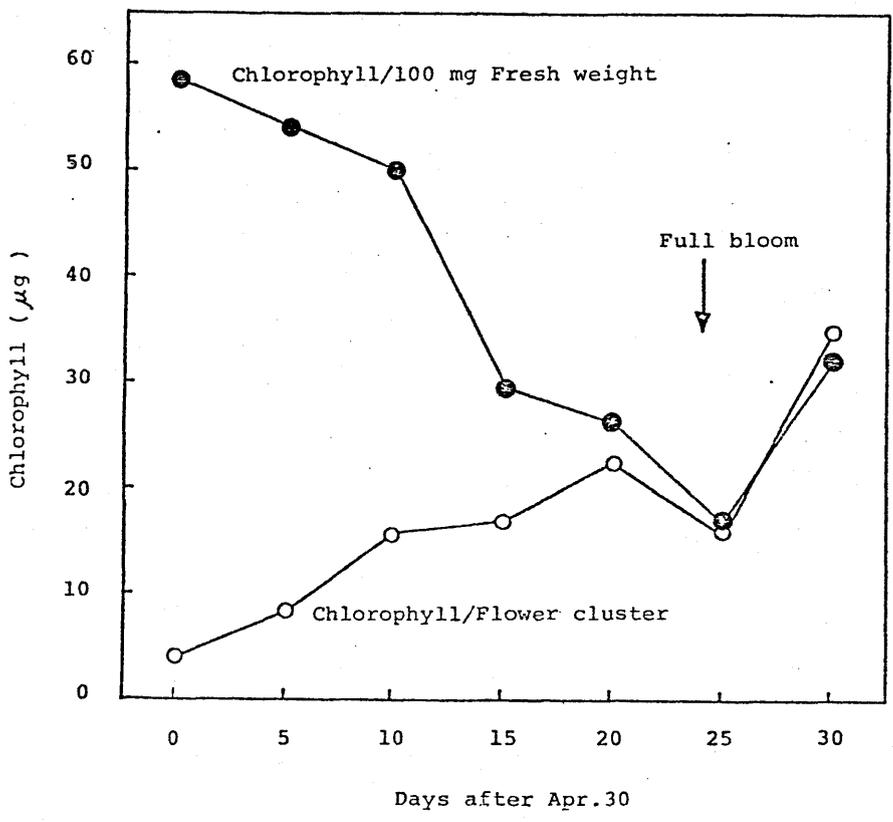


Fig. 4-6 Changes in the chlorophyll content during the development of the grape flower cluster.

係は第4-7図に示すとおりである。花穂の見かけの光合成速度は光の強さに依存して増加するが、約10 kluxで飽和した。花穂の見かけの光合成速度の光補償点は非常に高く、約6 kluxであった。しかし、花穂の見かけの光合成速度は高い呼吸活性のために低い値を示さなかった。

花穂の呼吸および見かけの光合成速度と温度との関係は第4-8図に示すとおりである。花穂の呼吸速度は温度の増加にしたがって増加するが、20℃を境にして2つの相が存在した。第1の相は温度係数(Q_{10})が1.89(10~20℃)で、第2の相は Q_{10} が2.17(20~35℃)であった。花穂の見かけの光合成速度もまた20℃を境にして2つの相が存在し、20℃で最高の値を示した。しかし、25℃をこえると呼吸活性が著しく増加することによって見かけの光合成速度は負の値を示すようになった。

花穂の呼吸活性は発育初期から開花期の3日ぐらい前まで急激に減少するが、開花期に

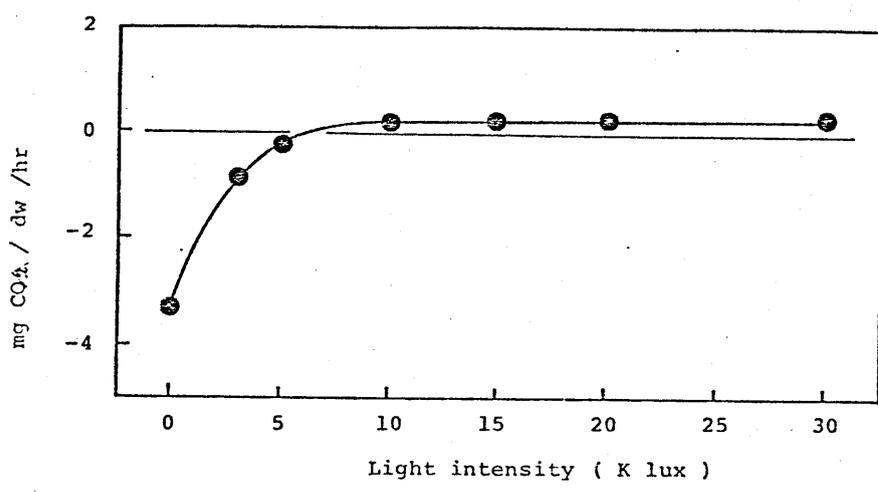


Fig. 4-7 Relationship between light intensity and the net-assimilation rate of the grape flower cluster.

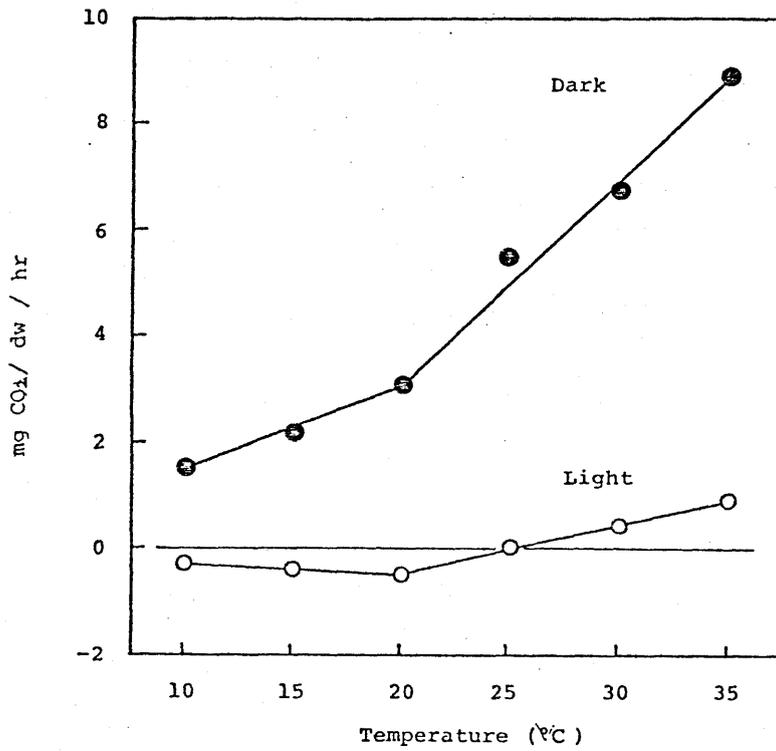


Fig. 4-8 Relationship between the rate of respiration (Dark) and the rate of net-assimilation (Light) of grape flower cluster and temperature in air.

は呼吸活性が急激に増加することが認められた。发育初期の花穂の呼吸速度は葉の呼吸活性より2~3倍高い値を示した。一方、花穂の見かけの光合成速度は发育期間を通じて、非常に低い値を示し、一時期を除き呼吸活性が高いことによつて見かけの光合成速度は負の値を示した(第4-9図)。

花穂の真の光合成速度の发育に伴う変化は第4-10図に示すとおりである。花穂の真の光合成速度は呼吸速度の経時的变化によく類似しており、发育初期に高い値を示し、開花期前4日ぐらいまで急激に低下したが、開花期には一時増加した。发育初期の花穂の真の光合成速度は葉の光合成速度の約4分の1程度の値を示した。

4. 考察

ブドウの花穂の发育におけるサイトカイニンの役割についてはいくつかの研究が報告されている。Negi & Olmo (82, 83) はブドウの雄個体の挿し穂を材料とし、雄花に合成サイト

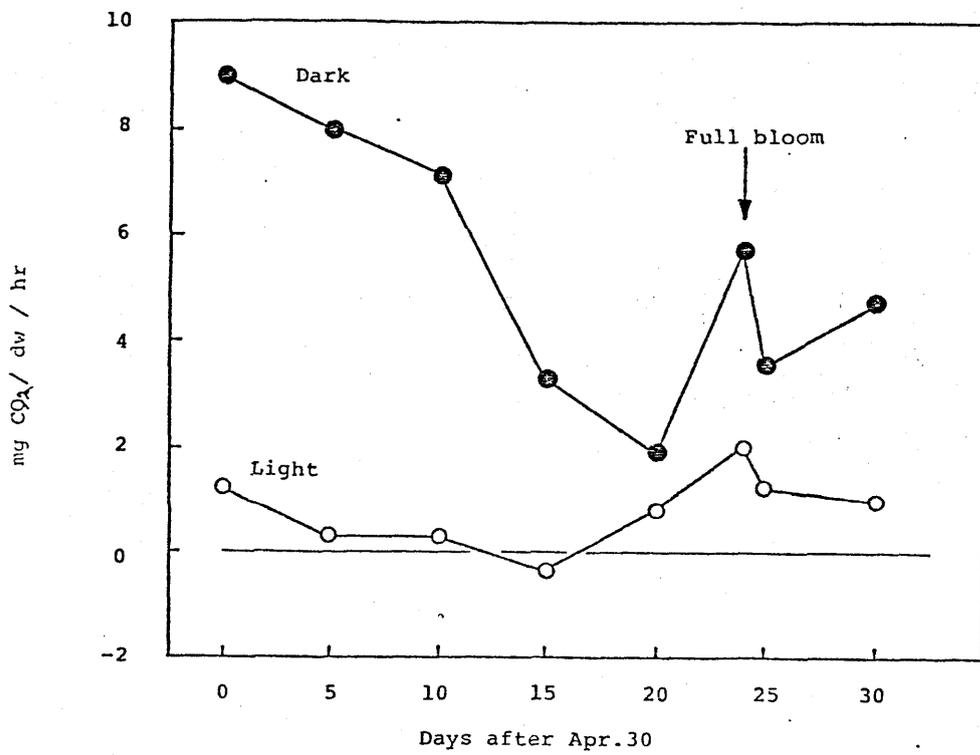


Fig. 4-9 Changes in respiration (Dark) and net-photosynthesis (Light) during the development of the flower cluster.

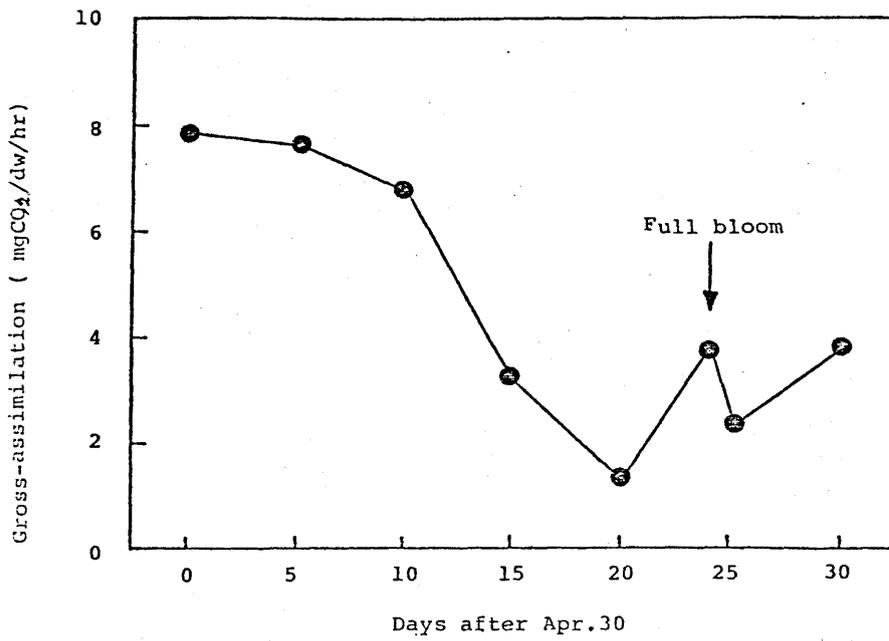


Fig. 4-10 Changes in the gross-assimilation rate during the development of the grape flower cluster.

カイニンを処理することによって両全花，あるいは雌花に性転換させることができることを報告している。飯塚や橋爪 (26, 28) もまたブドウの野生種エビズルで同様な結果を得ており，かつサイトカイニンの処理の時期が重要であると指摘している。Pool (98) も両全花の雌ずいの発育にはサイトカイニンが必要であることを試験管培養で明らかにしている。デラウェアの花穂のサイトカイニン活性は第44, 45図に示されていっているように，発育初期に高い活性を示し，一時低下するが，再び開花期にかけて急激に増加するようになった。ブドウのデラウェアの開花期前後で子房の中や樹液の中のサイトカイニン活性が高まるといふことも知られている (85, 86, 87)。一方，Weaver (136, 137, 138) は花穂に合成サイトカイニンを処理することによって果粒の着果が促進されるといふことを観察している。これらの事実は主として根で合成されたサイトカイニンが花穂の発育や花器官の発育に重要な役割を果し

ていることを示している。

呼吸によってもたらされたエネルギーは、ガクの化学変化を引き起こし、この過程で糖や他の呼吸基質の有機物は水や二酸化炭素に分解される。呼吸速度は温度の増加に従って増加することはよく知られている。ブドウの花穂の呼吸速度は 20°C を境にして2つの相に分かれるが、 $10\sim 35^{\circ}\text{C}$ の温度範囲では温度係数はほぼ2に等しかった。一方、テラウエアの未熟果粒では呼吸の Q_{10} は $2.3\sim 2.5$ であった(88)。これらのことは、夜温が異常に高くなった場合には著しい呼吸基質(糖, 有機酸など)の消費が引き起こされるものと考えられる。しかし、日中の高温はブドウの花穂にとって余り影響を与えないように考えられる。

花穂の呼吸活性は発育初期に $7\sim 9\text{ mg CO}_2/\text{dw}/\text{hr}$ と高く、ガク開花期にも $4\sim 5\text{ mg CO}_2/\text{dw}/\text{hr}$ と一時的な増加が見られた。花穂の発育初期にはアミノ酸や有機酸の含量も高く、

代謝活性が著しい時期である。開花期には、バラ(118)、カーネーション、キクの花(48)やブドウの蔕(13)も同様に呼吸の急激な増加が起こることが知られている。ブドウの花穂の場合にも花冠を落下させたり、花を開かせるというような急激な代謝変動と呼吸活性の急激な増加とは関連があるように考えられる。すなわち、開花期から果粒の着果の時期には急激な代謝変動が起こっている。

ブドウの花穂の場合には、呼吸速度が光合成速度よりも大きいので真の光合成速度は光によって減少させられた CO_2 放出の量として表わした。花穂の真の光合成速度は発育初期には $7 \sim 8 \text{ mg } CO_2 / \text{dw} / \text{hr}$ と高い値を示すが、以後開花期の3~4日前まで低下し続けた。この様相は100 mg新鮮重当りで表わしたクロロフィル含量の変化によく類似していた。しかし、開花期には花穂のクロロフィル含量は低い値を示すのに対し、真の光合成速度は増加しており、呼吸速度の影響を受けているよ

うに考えられる。一方、ブドウの花穂を遮光すると花振りが多く起こったり、発育が不良になることも知られている(7)。これらのことは、ブドウの花穂の光合成能力は花穂の発育、特に初期の発育には重要な役割を果たしていると考えられる。さらに、花穂の開花時期には果粒の発育のための急激な代謝変動が起こっていると考えられた。

第5章 ブドウの果粒の発育，特に成熟に伴う光合成および呼吸の変化について

1. 序論

リンゴの果実の成熟過程の研究は1920年代の初期に Kidd & West によって始めて行われた。彼らは種々の果実の発育段階に採取したリンゴの果実の呼吸パターン，さらに種々の温度条件で貯蔵した時の果実の呼吸変化のパターンを観察し，呼吸の上昇の現象を“the climacteric”と命名した(39)。一方，彼らはまた樹上にあるリンゴの果実の成熟の過程で同様な呼吸活性の上昇が見られることを見つけ，樹上でも呼吸のクライマクテリックの現象が存在すると考えている(40)。

Biale (5,6) は果実の成熟過程の呼吸パターンを“climacteric”な果実と“nonclimacteric”の果実に分類している。リンゴ，バナナ，西洋ナシは climacteric な果実であり，イチジク，ブドウ，オレンジ，パイナップルやイチゴは nonclimacteric な果実として分類されている。

しかし、これらの果実もより適当な時期、あるいはより適当な貯蔵条件のもとでは climacteric 果実の呼吸パターンを示すことも十分考えられる。

ブドウの果粒では成熟の始りは“veraison”と呼ばれ、糖の蓄積が始り、酸が減少し、果粒の軟化が起こり、果皮の着色が始まるというような現象で特徴付けられる(10,14,112)。

ブドウの果粒の CO_2 ガス交換は十数年前に測定されている(20,103,114,115)が、未熟果粒の呼吸速度を測定することは、同時に光合成や CO_2 の暗固定が起こるので非常に困難である。

Lefebvre (97) によると、 $^{14}\text{CO}_2$ を光条件のもとで30分間ブドウの葉や未熟果実に処理すると全活性の79および24%をそれぞれ取り込んでおり、かつ成熟果粒でも呼吸によって放出される CO_2 の25%を固定することができると報告している。

Gerber はブドウの果粒の呼吸活性を始めて定量的に測定した(97)。その後、Geisler

と Radler (20), Saulnier-Blache (114) や Saulnier-Blache & Bruzeau (115) によって引き続き研究された。しかし、より一定条件のもとでブドウの果粒の光合成、呼吸速度をさらに詳細に研究することは必要であると考えられる。

そこで、本章では果粒および種子の発育に伴う光合成、呼吸速度の変化を果粒の成熟との関連で検討した。

2. 材料および方法

挿し木4年生の鉢植えのブドウ樹を温室で栽培し実験に供した。果粒および種子は経時的に採取し、以下の実験に用いた。

クロロフィルの抽出および定量

果粒のクロロフィル含量は80%アセトン抽出液を調整後、分光光度計を使い定量した。5 mlの80%アセトンを使い、果粒をガラス・ホモゲナイザーでホモゲナイズしたのを遠心分離(3000 rpm)し、上澄を10 mlに定量した。クロロフィルa, bおよび総クロロフィル含量はArnon(4)の方法により、645と663 nmの吸光度を測定することによって定量した。

果汁の糖度の測定

ブドウの果粒の果汁の糖度はhand refractometerを使いStage IIからStage IIIにかけて測定した。そして、果汁の糖度は $^{\circ}$ Brixで表わした。

果粒の光合成および呼吸の測定法

果粒の光合成および呼吸は赤外線CO₂ガス分

析装置 (URAS-1 ; Hartman & Brawn) を使用し、通気法によって測定した。20 ~ 50 個の果粒を果房の中央部から採取し、20°C に制御された同化箱の中に入れ、30 k/lux の条件で光合成を行わせた。その後、暗呼吸を 20°C、暗黒条件のもとで測定した。また、空気の流速は 0.5 l/min に維持した。ブドウの果粒の光合成速度は呼吸速度よりも小さいので真の光合成速度は光による CO₂ 放出の減少として表わした。

含水量の測定

果粒および種子の含水量は対乾物重で表わした。

オーキシンの処理

すでに第1章(第1-12回)によってオーキシン処理がブドウの果粒の成熟過程を遅延させることを明らかにしている。そこで、ナフタレン酢酸 (100 ppm, Tween 20 を少量含む) を Stage II の7日前から3回処理をくり返し熟期を遅延し、呼吸、光合成速度に及ぼす影響を調べた。

3. 結果

果粒の発育に伴うクロロフィル，含水量，固形物含量の変化

第5-1図に示されているようにブドウの果粒の発育は典型的な double sigmoid 曲線を示し，3つのステージ (Stage I, II, III) に分けられる。Stage II と Stage III の間の成熟の始りの時期は前述のように “Veraison” と呼ばれている。Veraison の時期はブドウの果粒の成熟段階の始りの時期で，糖の蓄積，酸の減少，果皮の着色，果粒の軟化などで特徴付けられる (12, 14, 112)。果粒の含水量は Stage I の中期に急激に増加し，Stage II にかけて徐々に減少するが，veraison 以後成熟の過程にかけて急激に減少した。果粒のクロロフィル含量は Stage I の初期にピークを持ち，Stage I の中期に急激に減少した。果粒のクロロフィル a とクロロフィル b は発育初期に 2~3 の値を示した。果粒の固形物含量は veraison の時期から急激に増加し始め，Stage III の中期には 18° Brix

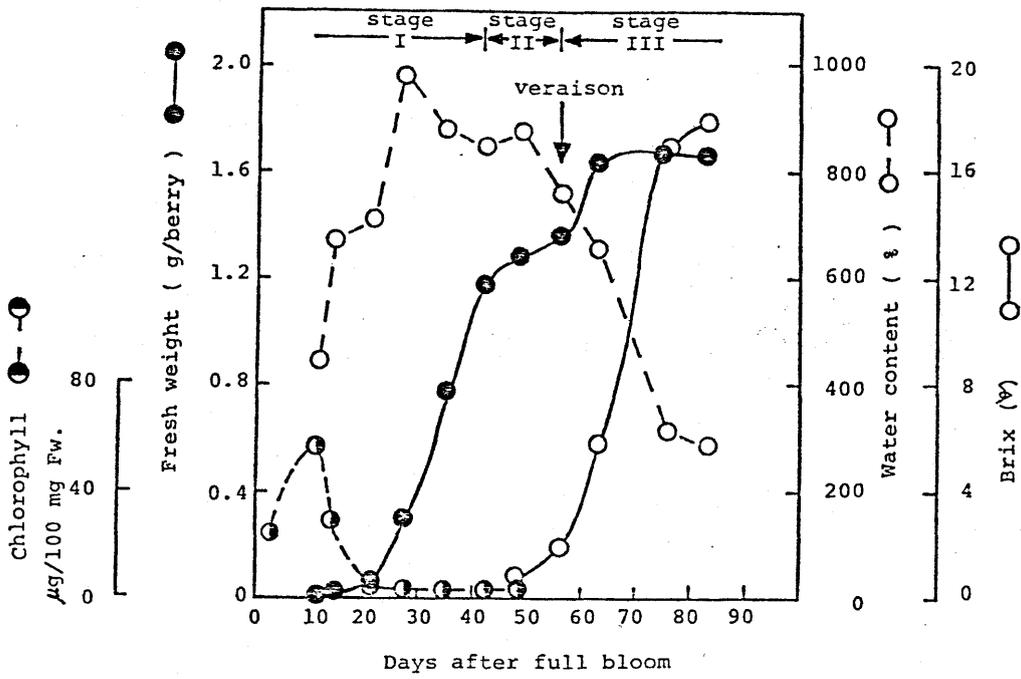


Fig. 5-1 Growth curve of the grape berry and changes in the chlorophyll, the water contents and Brix during the development of the grape berry.

に達した。

種子の発育

ブドウの種子の発育は sigmoid 曲線を示し、stage II の中期にピークに達するが、stage III の成熟期には徐々に減少した。種子の含水量は発育初期に非常に高く、stage II にかけて急激に減少し、以後成熟期まで徐々に減少し続けた（第5-2図）。

果粒の光合成および呼吸の変化

果粒の呼吸速度と同化箱の温度との関係は第5-3図に示すとおりである。果粒の呼吸速度は温度と共に増加するが、 20°C を境にして温度係数 (Q_{10}) が異なり、 $10 \sim 20^{\circ}\text{C}$ では $Q_{10} = 2.33$ また $20 \sim 35^{\circ}\text{C}$ では $Q_{10} = 2.5$ であった。

果粒の呼吸活性の変化は第5-4図に示されている。単位乾物重当りで表わした果粒の呼吸活性は stage I の初期にピークを持ち、以後急激に減少した。しかし、果粒当りの呼吸活性は少し異なり、呼吸活性は stage I から急激に高まり stage II の中期に一つのピークがあり、一

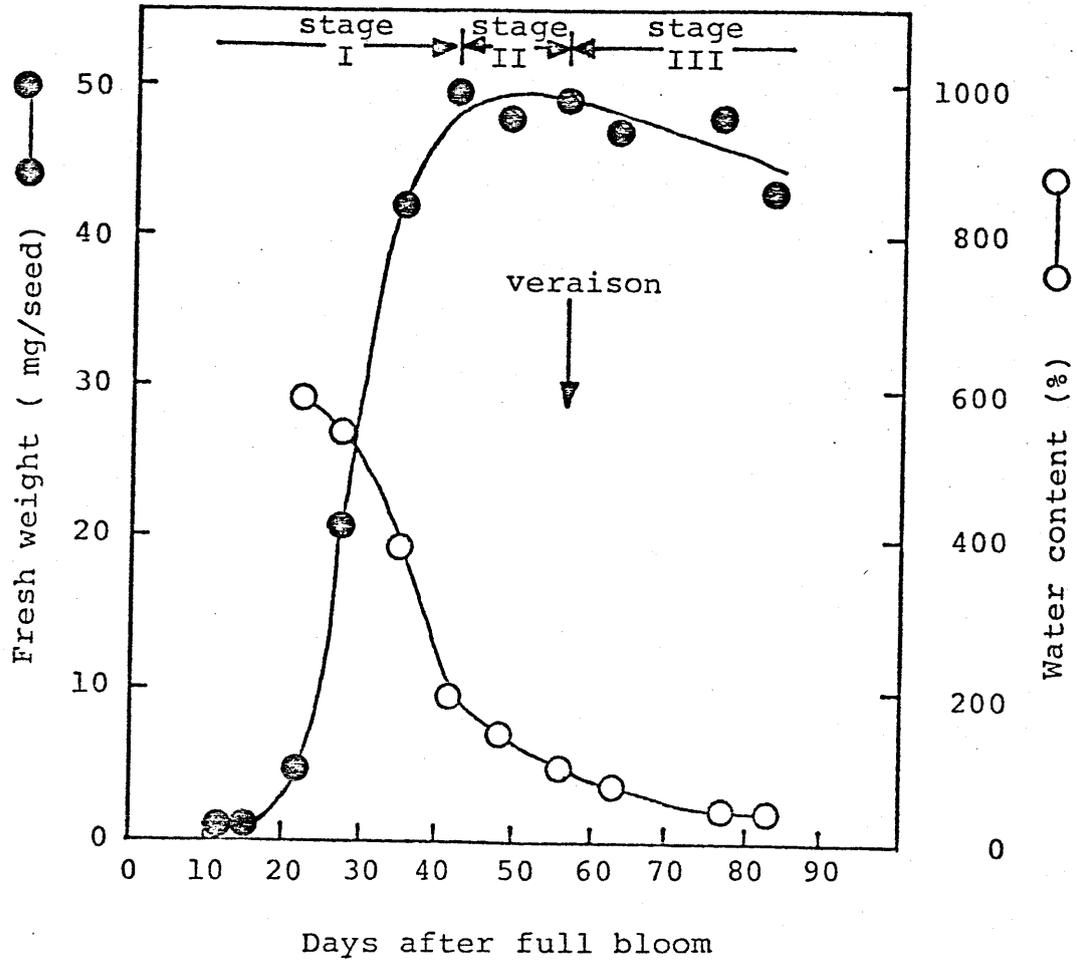


Fig. 5-2 Growth curve of the grape seed and changes in the water content during the development of the grape seed.

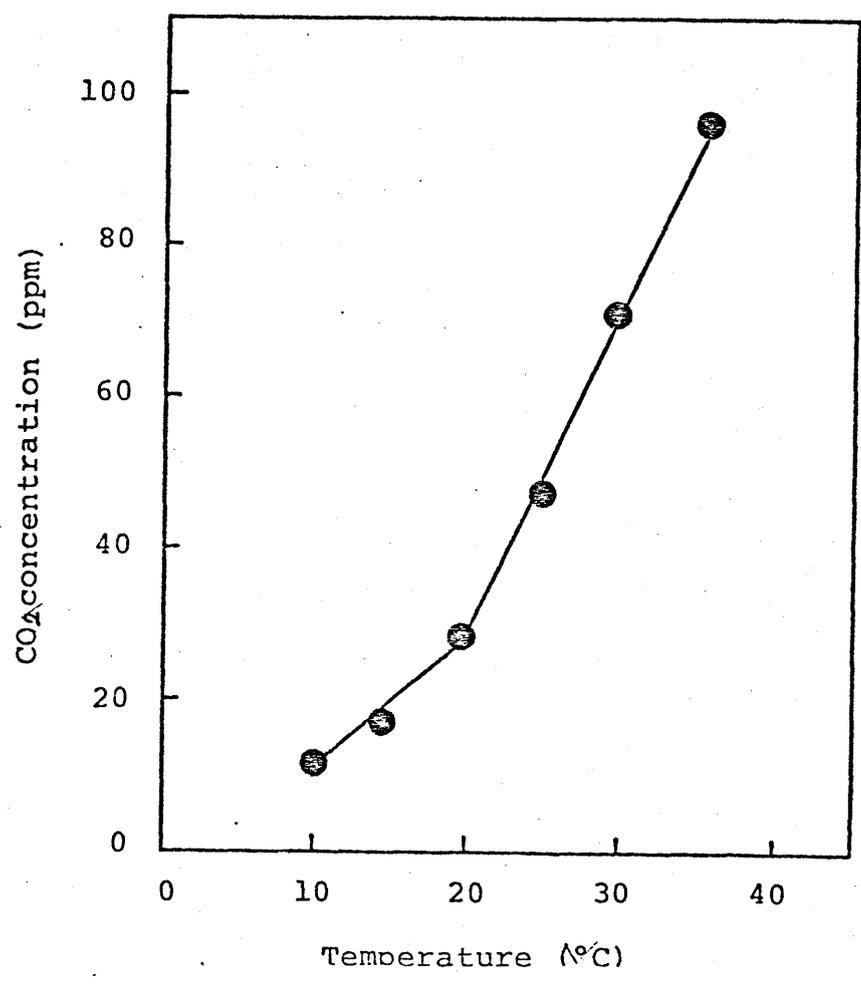


Fig. 5-3 Relationship between the rate of respiration of the grape berry and temperature in air.

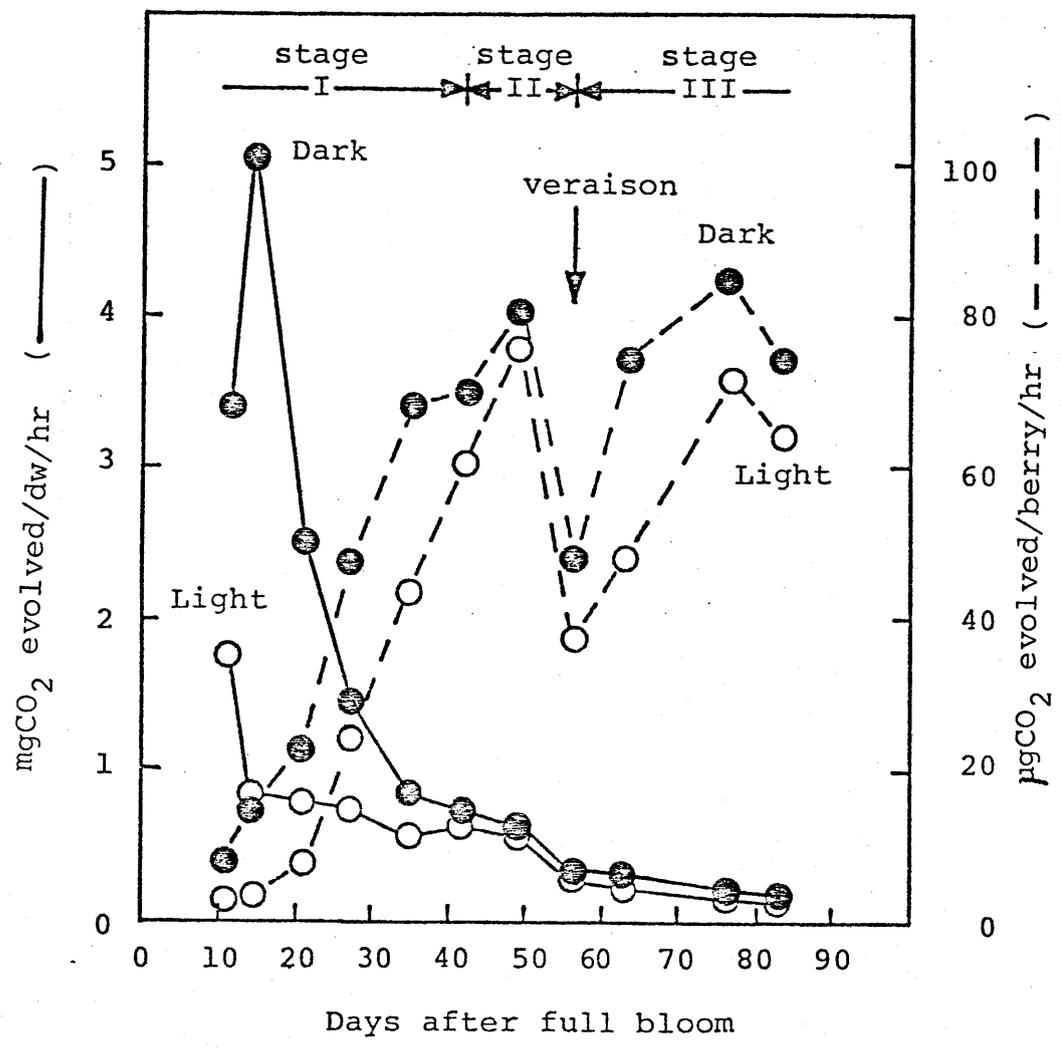


Fig. 5-4 Changes in the rate of respiration (Dark) and the rate of net-photosynthesis (Light) during the development of the grape berry.

時 veraison の時期に低下するが、成熟に従って再び増加し、一つのピークがあった。

果粒の見かけの光合成は呼吸活性が非常に大きいので負の値を示した。見かけの光合成活性は呼吸活性のパターンによく類似していた。

果粒の真の光合成活性の変化は第5-5図に示されている。単位乾物重当りの真の光合成活性は Stage I の初期にピークを持ち、以後 Stage II にかけて急激に低下したが、Stage III 期の中期にも小さなピークが認められた。しかし、果粒当りの真の光合成活性は大きなピークを Stage I の終期と Stage III の中期に持っていた。

種子の呼吸の変化

種子の呼吸活性の変化は第5-6図に示すとおりである。単位乾物重当りの呼吸活性は Stage I に高く、Stage II, Stage III にかけて減少し続けた。一方、種子当りの呼吸活性は Stage I から Stage II にかけて増加し、Stage II の初期にピークを持ち、以後急激に減少した。

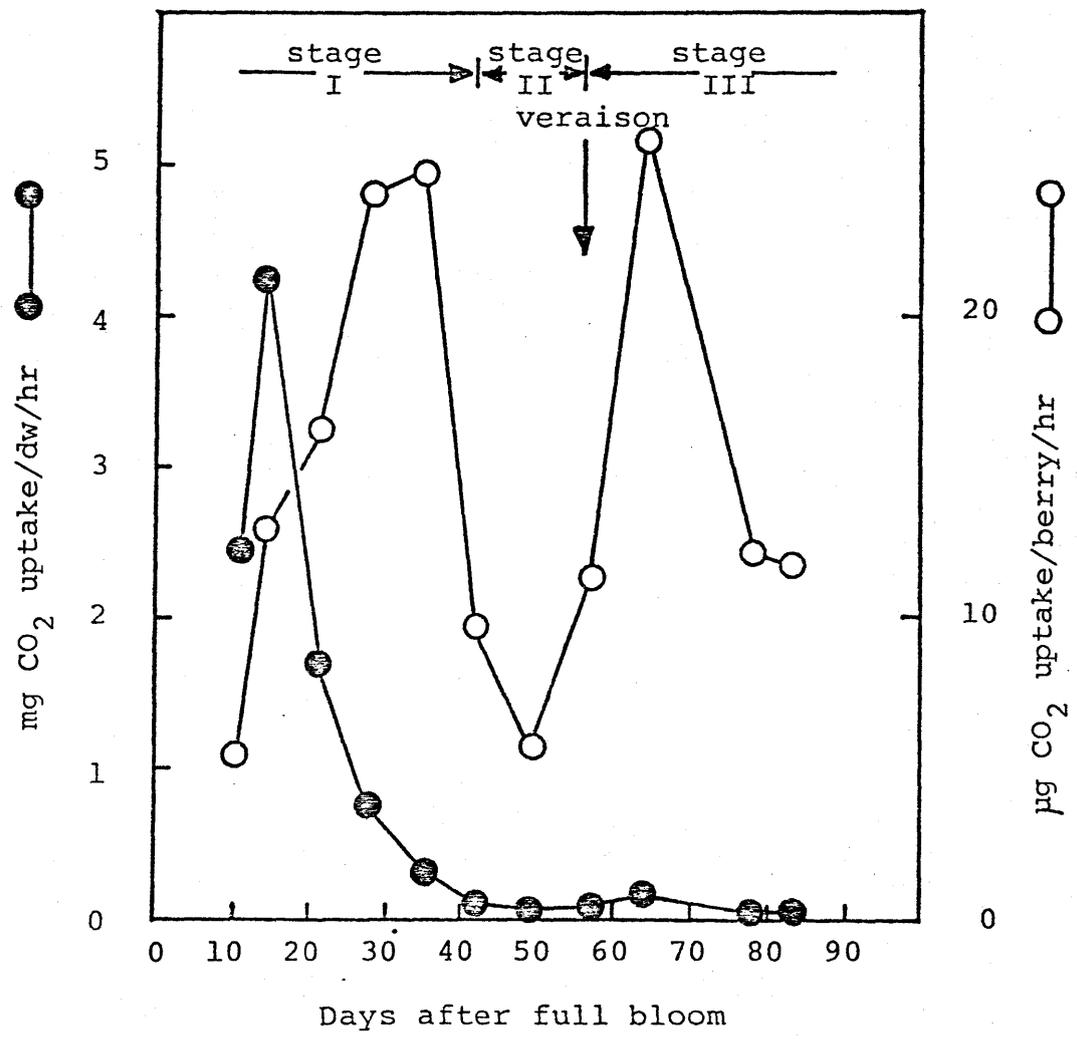


Fig. 5-5 Changes in the rate of gross-photosynthesis (●: on a dry weight basis, ○: on a berry basis) during the development of the grape berry.

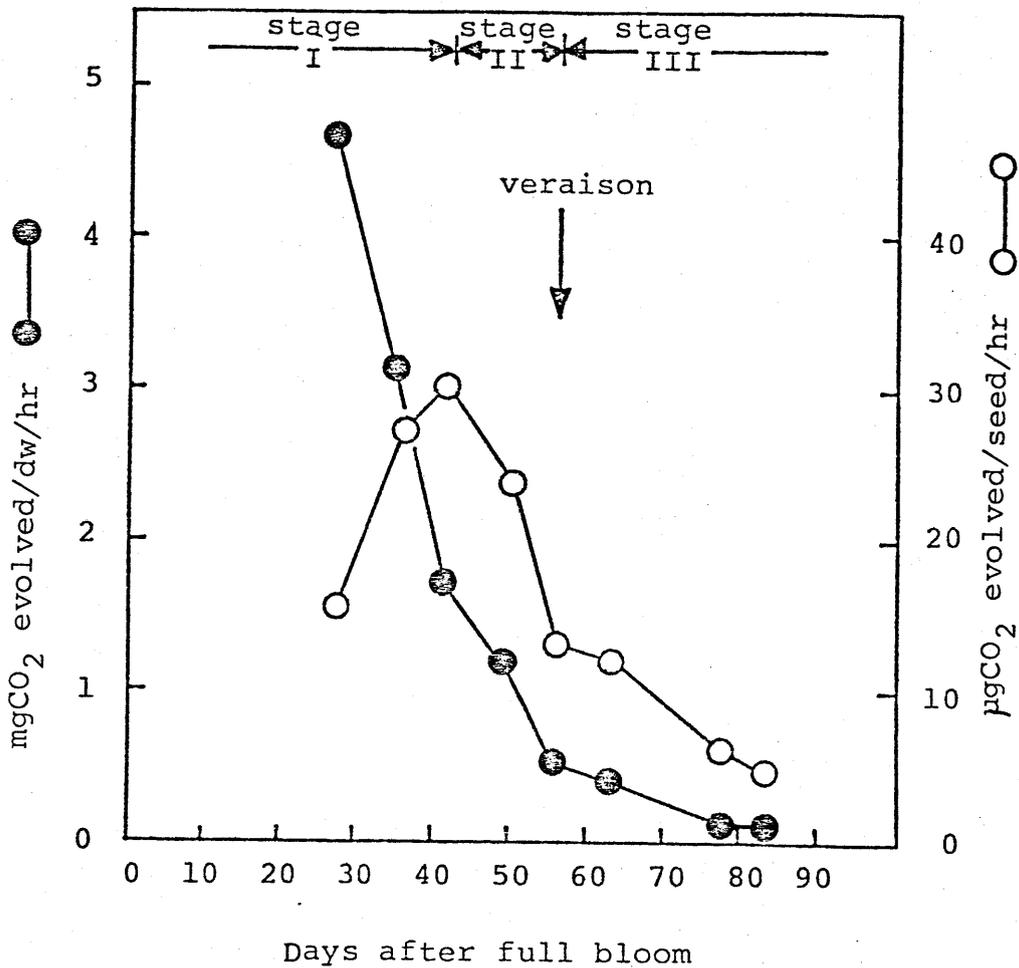


Fig. 5-6 Changes in the rate of respiration during the development of the grape seed.

Table 5-1 Comparison of rates of gross-photosynthesis and respiration and chlorophyll content among flower cluster, berry, and leaf of grapes.

	Gross-photosynthesis mgCO ₂ /dw/hr	Respiration mgCO ₂ /dw/hr	Chlorophyll µg/100 mg fw
Cluster (30 Apr.)	8	7 - 9	50 - 60
Leaf (Mature)	30	3	100 - 200
Berry (7 June)	3	4 - 5	50 - 60

ブドウの花穂、果粒、葉の真の光合成、呼吸活性およびクロロフィル含量の比較

第5-1表に示されてゐるようにブドウの花穂および果粒の真の光合成活性はブドウの葉の活性より非常に小さく、約10分の1程度であつた。しかし、呼吸活性は逆に花穂や果粒の方が高く、葉の活性の2~3倍の値を示した。一方、花穂や果粒のクロロフィル含量は100mg新鮮重当り50~60μg存在し、葉の含量の2分の1から3分の1の値を示した。

オーキシン処理が果粒の呼吸および光合成に与える影響

オーキシンの果粒の呼吸および光合成に与える影響は第5-2,5-3表に示すとおりである。オーキシン処理によつて果粒の成熟は遅延され、それと供に呼吸活性のピークがずれ、かつ呼吸活性が促進されることが見られた。真の光合成活性の変化は呼吸活性の変化とよく類似しており、ピークがずれ、かつ活性が促進された。一方、種子の呼吸活性はほとんど影響

Table 5-2 The effect of NAA on respiration rate of grape berry and seed during development.

		Control		NAA	
		Berry	Seed	Berry	Seed
7	July	81.1	24.1	-	-
19	July	48.3	13.5	58.2	21.2
26	July	73.8	12.5	78.3	12.9
9	Aug.	84.3	6.5	87.9	5.5
16	Aug.	70.7	4.9	154.1	7.2
23	Aug.	42.0	-	120.2	4.2
30	Aug.	24.6	-	88.6	2.2

Respiration rate: μgCO_2 evolved/berry or seed/hr

Table 5-3 The effect of NAA on photosynthetic rate of grape berry during development.

	Control	NAA
12 July	5.3	-
19 July	11.4	2.9
26 July	26.1	21.0
9 Aug.	12.1	31.4
16 Aug.	11.8	42.8
23 Aug.	6.8	29.9
30 Aug.	4.6	15.0

Photosynthetic rate: μgCO_2 uptake/berry/hr

が見られなかった。

4. 考察

ブドウの果粒の有機酸代謝、 CO_2 固定の現象は多くの研究者たちの注目する事象である(23, 43, 45, 103)。未熟果粒ではリンゴ酸の生合成は主としてホスフオエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEP-carboxylase) によるホスフオエノールピルビン酸 (phosphoenolpyruvate: PEP) のカルボキシル化によっており、分解は NADP-依存の malic enzyme によって起ると考えられ、それに伴って呼吸の結果ピルビン酸がもたらされると考えられている(47, 50, 97, 110)。

単位乾物重当りの果粒の呼吸活性は stage I の初期に非常に高く、veraison にかけて急激に減少する。しかし、呼吸活性を果粒当りで表わすと呼吸活性は stage II にかけて急激に増加し、veraison に急に低下するが、stage III にかけて再び増加した(第5-4図)。Geisler & Radler (20) はブドウの果粒の呼吸活性は新

鮮重当りでも果粒当りでも同様で、経続的に低下し続けると報告している。さらに、ブドウは収穫後に呼吸の増加が見られるので、*nonclimacteric* 果実に分類されている(5,6)。しかし、Saulnier-Blache & Bruzeau (15) は注意深く採取した材料を正確に測定し、呼吸活性が *veraison* 付近で増加し始めることを報告している。本研究のテラウエアの果粒でも樹上での呼吸の *climacteric* の現象が *veraison* から Stage III にかけて見られた。

一方、Hale et al. (25) はエチレンを Stage II の始まる10日前に^{果粒に}処理すると成熟が促進されることを報告している。エセホン (2-chloroethylphosphonic acid) を果粒に処理しても同様の結果が得られるが、Stage I の中期以前あるいは Stage II の始りの時期にエセホンを処理すると果粒の成熟が遅延されることも認められており、Stage I の後半から Stage II の時期が果粒の成熟に対して生理学的に重要であると考えられる。

果粒の呼吸は種子の呼吸活性を含んでいるので厳密には果肉の呼吸活性を示しているわけではない。未熟果粒の場合、光合成や CO_2 の暗固定が同時に起こっているのだから呼吸の測定は困難になる。Lefebvre (97) は成熟果粒でさえ呼吸によって放出された CO_2 の 25% を光合成で固定することができると報告している。一方、種子の呼吸活性は単位乾物重当りで示すと Stage I の中期にピークを持ち、Stage II にかけて急激に減少した。種子当りで呼吸活性を表わすと Stage II の始りに最高値を持ち、veraison にかけて急激に低下した。このパターンは種子の発育パターンに類似していた。これらのことより、ブドウの種子の成熟は veraison の時期までに終わっていると考えられた。さらに、果粒の呼吸は Stage I には種子の呼吸の影響を受けるが、Stage III の呼吸のピークには種子の呼吸は余り影響していないと考えられる。成熟の始りの時期には malic enzyme の活性が最高になり、リンゴ酸の分解

が起り、呼吸も増加する (109, 110, 111)。

単位乾物重当りの果粒の真の光合成活性はクロロフィル含量のパターンに類しており、Stage I に高く、以後 veraison にかけて急激に低下する。しかし、果粒当りで表わすと Stage I と Stage III にピークがあり、Stage II に急に活性が低下した。Veraison 以降には果汁の糖度が急激に増加し、逆に有機酸（主としてリンゴ酸）が減少する (12, 50, 109)。Ribereau-Gayon (103) は未熟果粒では主としてリンゴ酸から PEP-carboxylase の働きで糖を合成することができるとを報告している。このようなことは成熟果粒においても行なわれている。未熟あるいは成熟果粒の両方で malic enzyme, malic dehydrogenase, phosphoenolpyruvate carboxylase, pyruvate carboxylase, PEP-carboxylase, PEP-carboxykinase, phosphofructokinase, pyruvate kinase などの諸酵素の存在が多くの研究者たちによって調べられている (27, 109, 110, 111)。

Hawker (27) によると、veraison の時期に果

粒中の malic enzyme, malic dehydrogenase や pyruvate carboxylase の活性が最高に達することを確認している。

光条件のもとでは、糖の合成に関与している ribulosebisphosphate の carboxylation と PEP の carboxylation によるリンゴ酸合成との間で CO_2 の利用の競合が見られるが、葉では糖の形成が著しい。しかし、果粒の場合にはリンゴ酸の合成が重要である。一方、暗黒条件では光合成が無視できる。もし、 $^{14}\text{CO}_2$ を暗黒条件で与えると葉でも果粒でも 90% の放射活性がリンゴ酸として得られることが知られている (96)。Drawert & Steffan (18) もブドウの果粒は暗黒中では主として CO_2 を有機酸の中に取り込み、明条件では糖に取り込むことを認めている。

一方、著者ら (85) や稲葉ら (29, 30) はオキシシン活性は果粒の veraison の時期に急激に低下し、逆にアブシジン酸様物質の活性が Stage III にかけて徐々に増加することを報告し

ている。オーキシン処理は果粒の熟期を遅延させるだけでなく、果粒の呼吸活性を促進し、さらに、呼吸のピークを遅延させるが、一方、果粒の光合成活性をも促進する(第5-2, 5-3表)。Veraison以降の呼吸は呼吸商(RQ)が1.5~1.6と高くなり(46,68)、基質として還元糖以外に有機酸などの物質を使っていると考えられている。これは、果粒中の有機酸含量の急激な減少と果粒の呼吸活性の上昇とは密接に関係していることを示している。オーキシン処理により果粒の糖の蓄積が抑制されるが、これには2つの可能性があり、1つには果粒への糖の転流が抑制されることが考えられる。もう1つの可能性は糖の転流は正常に起こり、糖が蓄積されるが、その蓄積された糖を呼吸基質として消費してしまふ結果と考えられる。オーキシン処理によってCO₂の取り込みは上昇するが、呼吸の増加が著しいので、単に糖の転流を抑制するのではなく、糖を呼吸基質として消費してしまふ結果であると考

えた方が妥当であると思われ。しかし、果粒の呼吸や光合成に関与している諸酵素と内生ホルモンとの関係は明らかでなく今後の研究が望まれる。

第6章 総合考察

果粒の発育における内生ホルモンの役割

ブドウの果粒の発育および成熟過程におけるオーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、アブシジン酸およびエチレンの役割について考察した。

(a). 開花前の発育

ブドウ属の雄固体の花穂にサイトカイニン进行处理すると普通の雄性花穂を形成するかわりに典型的な両全花を形成することはよく知られている(26, 28, 82, 83)。Pool (98) もまた試験管培養でブドウの両全花の雌ずいの発育にサイトカイニンが必要であり、ガッセアチンリボサイドが最も効果があることを報告している。一方、Mullins (78, 77) はブドウの挿し木では発根が良好でないとき花穂が発育しないことを観察している。この花穂の発育は根が存在しているときに限り維持されるが、根が存在しない時でも挿し木の基部あるいは花穂に直接サイトカイニン进行处理すると花穂の

發育が促進されることも報告してゐる。

一方、テラウエアブドウでは花穂および樹液中のサイトカイニン活性は花穂の發育初期から徐々に増加し、開花期には高い活性を示した。開花期にはオーキシンもまた高い活性を示した。花穂の發育初期から開花期にかけては子房（雌ずい）の細胞分裂が著しい（*ib.*, 81）。また、この時期には、サイトカイニンの主たる供給源は根からの樹液中のものに依存してゐると考えられるが、オーキシンは花粉の刺激によって子房自身で合成されるのではないかと考えられた。すなわち、この時期には花穂や花器官の發育にオーキシンとサイトカイニンが共に重要である。

(c). 開花期

開花期にはサイトカイニン、オーキシン、ジベレリンのような生長促進物質が多く存在してゐるが、アブシジン酸様の抑制物質もまた多く存在してゐる。ワタの未熟果実の場合にも同様で、アブシジン酸含量が多いことが

知られてゐる(2,95)。これは開花および果粒の着果の現象がこれら生長促進物質と抑制物質のバランスなどによって制御されてゐると考えられる。また、開花期にアブシジン酸様活性が非常に高いのは過生長の抑制およびブドウの花冠の落下などに重要な役割をじてゐるのでないかと考えられる。

(c). 着粒後の発育

果粒の急激な発育はオーキシシン、サイトカイニン、ジベレリン、アブシジン酸などの相互関係や細胞分裂の時期から細胞肥大の時期のホルモンの量的・質的变化に関与してゐる。着粒後の時期には高いオーキシシン、ジベレリン活性(10,33,34)が見られ、果粒の生長速度と内生オーキシシンの量との間には密接な関係が見られた。このことから、Stage Iの果粒の発育にはオーキシシンが重要であると考えられる。

果粒の着果および細胞分裂はサイトカイニン処理によって促進されるので、この時期に

はサイトカイニンが重要であると考えられる。また、一方 Pool & Powell (99) は無菌培養の手法を用い、ブドウ樹から切り出された新梢の発育を調べている。そして、新梢の発育が持続するためには培地の中にサイトカイニンが存在しなければならぬことを観察した。デラウエアを用いた本実験においても新梢の発育と樹液中のサイトカイニン活性との間には密接な関係があった。これらのことは根で合成されたサイトカイニンが新梢の発育には重要であると考えられる。

一方、開花前のジベレリン処理によって無核果粒が形成されるが、有核果粒に比較すると大きさが小さくなることはよく知られている。しかし、開花後10日の時期に再びジベレリン処理を行うと無核果粒が肥大し、有核果粒よりは少し小さいが大きくなる。この時期に、樹液中のジベレリン活性は低い。さらに、この時期には種子中のジベレリン活性が高いので、ジベレリンの主要な供給源として種子

が重要であると考えられる。

果粒中のアブシジン酸様の抑制物質は果粒の著しい発育期 (Stage I) には非常に低い活性を維持していた。

(d). 果粒の成熟および老化

エチレンは果実の成熟過程に密接に関係しており、果実の成熟ホルモンとして知られている (1, 8)。しかし、ブドウの果粒においてはエチレンの生産は発育期間を通じて非常に低く、エチレン生産と果粒の成熟の開始の時期との間には何ら相関が見られない (13, 25)。

一方、アブシジン酸はブドウの果粒の成熟段階への引き金として可能性がある。果粒の発育が著しい時にはアブシジン酸の濃度は低いが、成熟の過程まで増加し続けることが確認されている。さらに、Stage II の 7 日前後のアブシジン酸が増加し始めた時期にアブシジン酸を果粒に処理すると成熟が促進されるが、この時期の前に処理しても効果が得られない。

ことが知られている (13, 29)。果実の成熟、老化現象は climacteric および nonclimacteric 果実の両方でアブシジン酸濃度の増加と関連している (13, 30, 70, 106, 107) ので、アブシジン酸は果実の成熟の過程を調節する重要な要因であると考えられる。

ブドウの果粒の Stage II の前にオキシシンを処理すると veraison の始りが抑制され、かつ成熟期が遅延できる (13, 24, 25, 29, 84)。この Stage II の時期から veraison にかけては果粒中の内生オキシシンは非常に低下することが知られている (10, 30, 84, 92)。これらのことより、オキシシンはブドウの果粒の成熟および老化の抑制作用を持っていることが明らかになった。すなわち、果粒が成熟を開始するためには内生オキシシンのレベルが低下することが必要であると考えられる。

一般にサイトカイニンやジベレリンは老化抑制効果を持つことがよく知られているが、ブドウの果粒の場合には Stage II の 7 日前にサ

イトカイニンやジベレリンを処理しても果粒の成熟あるいは老化に対してはほとんど効果が見られなかった。

結論として、果粒の stage II の時期から成熟期にかけてはオーキシンとアブシジン酸が果粒の成熟過程を制御するのに重要な要因であると考えられた。

花穂および果粒の呼吸および光合成活，特に果粒の発育に関して

植物の生長にとって光合成は生理的機能として重要であることはよく知られており、葉が主要な機能部位である。一方、ブドウの花穂や未熟果粒はクロロフィルを持っており、葉よりは効率が悪いが CO_2 を固定することができる。そこで、ブドウの花穂の発育および果粒の発育における呼吸および光合成活性との関係、特に成熟過程における役割について考察した。

Hale & Weaver (139) は開花前 12 日ごろから

着粒の時期までは若い花穂は茎頂に比較して弱い sink を示すことを観察している。花穂の光合成活性は花穂の発育が著しい時期に高く、発育がゆるやかになるにつれて急激に低下した。一方、茎頂を摘芯するとブドウ樹の光合成の転流パターンが変化することも知られており (139)、茎頂は強い sink を示している。さらに、開花期前に花穂を遮光すると、果粒の着果率が悪くなったり、花穂の発育が不良になることも知られている (7)。これらのことは、花穂は葉で生産された光合成産物を茎頂と競合しているばかりでなく、自分自身でも CO_2 の固定を十分行なっていると考えられる。

花穂の呼吸活性は花穂の発育が著しい時期と開花期に高い値を示した。Sugiura & Inaba (130) はブドウの葉の呼吸活性を測定し、開花期付近で呼吸活性が上昇することを観察している。開花期に花の呼吸活性が上昇する現象はいろいろの植物で見られる (8, 118) が、

ブドウの花の場合には雄ずいや雌ずいが生理的に活発になり、花冠などを押し上げ、落下させる現象と関係があると考えられる。

ブドウは収穫後の果実の呼吸上昇が見られないことから、*nonclimacteric* 果実に分類されている(5,6,27)が、果粒自身は樹上での呼吸のクライマクテリックの特徴を持ち、クライマクテリックの時期は *veraison* に一致していた。

一方、ブドウの果粒は明条件(光合成)および暗条件(暗固定)の両条件で CO_2 を固定することができる(46,47,68)。Drawert & Steffen (18) は $^{14}CO_2$ を使うことによつて、ブドウの果粒は CO_2 を暗条件では有機酸(主としてリンゴ酸)に取り込み、明条件では主として糖に取り込むことを明らかにした。

ブドウの呼吸活性は非常に高く、見かけの光合成は負の値を示した。果粒の場合には、葉とは異なり光呼吸の存在が認められなかったため、真の光合成活性は見かけの光合成と

暗呼吸の差でもって表わした。乾物当りで表わした果粒の真の光合成活性は Stage I の初期に高く、果粒のクロロフィル含量のパターンとよく類似していた。しかし、これを果粒当りで表わすと Stage I の中期と Stage II の初期に急激な増加が見られ、2つのピークが存在していた。同様な結果は $^{14}\text{CO}_2$ を用いた実験でも得られており、かつ暗固定よりも明条件における光合成の方が圧倒的に多いことも観察されている(68)。これらのことより、果粒の光合成は果粒の初期発育の時期に重要な役割をしており、かつ果粒当りで表わした呼吸および真の光合成の第2のピークは果粒の成熟の始まりと密接な関係があると考えられる。

第7章 摘要および結論

本研究は“デラウェア”ブドウの果粒の発育および成熟の過程を明らかにし、これらの果粒の発育に対する内生ホルモンの役割について検討した。さらに、果粒の発育および成熟過程の果粒の呼吸および光合成を調査し、果粒の成熟過程の生理的現象を明らかにすることを目的として行われた。その結果の概要は次の通りである。

第1章では有核果粒の発育と内生オーキシンおよびアブシジン酸様の抑制物質との関係について検討した。

1. 有核果粒の発育は典型的な *double sigmoid* 曲線を示し、3つの *stage* に分けられる。すなわち、*Stage I*: 果粒の細胞分裂および肥大の時期、*Stage II*: 果粒の一時的な発育停止時期、および *Stage III*: *veraison* から成熟に至る時期である。(*Veraison* とはブドウの果粒の成熟段階の始りの時期で、糖の蓄積の始り、酸の減少、果皮の着色などで特徴付けられる)

。有核果粒の発育はジベレリン処理によって得られた無核果粒の発育よりも著しく良好であり、種子が果粒の発育には重~~要~~であると考えられた。しかし、ジベレリン処理による無核果粒は有核果粒よりも成熟期が約3~4週間促進された。種子の発育は sigmoid 曲線を示し、Stage II の中期までにピークに達した。

2. 果粒中の高いオーキシン活性^{上昇}と Stage I の初期の急激な生長速度との間には密接な関係があった。しかし、veraison 以降には果粒のオーキシン活性が消失してしまい、抑制物質（アブシジン酸とは異なる）が現われてきた。一方、種子中には Stage II 以降になってもオーキシン活性が遅くまで存在していた。

3. 果粒中のアブシジン酸様の抑制物質は Stage I の果粒の急激な発育時期には非常に低レベルであるが、その後 veraison の時期にかけて急激に増加した。また、開花期の前後で抑制物質の活性が非常に高いことが認められ

た。一方、種子中のアブシジン酸様の抑制物質の変化は果肉中の変化によく類似しているが、*veraison*以降は少し減少する傾向が見られた。

4. 果粒の成熟に対するオーキシン、ジベレリン、アブシジン酸、サイトカイニンの役割を明確にするため、*stage II*の7日前から1週間おきに4回 NAA 、 GA_3 、 ABA 、 BA の各々100 ppm水溶液を処理した。 NAA 処理は果粒の成熟を著しく抑制するが、 ABA 、 GA_3 、 BA は果粒の成熟に対して効果がなかった。このことは、オーキシンが果粒の成熟過程を制御するのに特に重要な要因であると考えられた。

第2章ではブドウの果粒中のサイトカイニンの分離・精製および果粒、種子の発育に伴う内生サイトカイニンの変化と役割について更に詳しく検討した。

1. サイトカイニン活性は開花期直前の花穂および開花期の子房で高い活性が得られた

。この時期には子房の細胞分裂活性も高く、またオーキシン活性も高いことが明らかになってゐる。これらの事実はオーキシンと共にサイトカイニンが子房（果粒）の細胞分裂の制御に重要な役割をしておると考えられる。

2. 種子の発育と種子中のサイトカイニン活性との間には密接な関係があり、種子の発育が著しい時期に高いサイトカイニン活性があり、種子自身の発育と関係してゐた。

3. 果粒中のアンモニア溶出分画（遊離サイトカイニン）をペーパー・クロマトグラフィー、Sephadex LH-20 のカラム・クロマトグラフィーでの分離、および紫外部吸収のパターンより、この分画には少くとも2つの主要なサイトカイニン活性を持つ部位があり、ゼアチンとゼアチンリボサイドの存在が推定された。

4. ブドウの未熟種子中のアンモニア溶出分画にはゼアチンが存在せず、ゼアチンリボサイドと未知のサイトカイニン活性を持つ物

質が少くとも存在していた。しかし、種子ではこの分画以外にもサイトカイニン活性を持つ物質が少くとも存在していた。これらのサイトカイニン様物質はトウモロコシやスイカの種子で見られる結合型のサイトカイニンではないかと考えられる。

数種類の植物ホルモンが木本や草本植物の樹液中に存在することはよく知られている。種子はホルモンの合成部位として知られているが、根も内生ホルモン、特にサイトカイニンの合成部位と考えられている。ブドウ樹からは容易に樹液が多量に採取できるので、樹液中の内生ホルモンの研究にはよい材料である。果粒および種子の内生ホルモンに加え、ブドウ樹の発育に伴う樹液中の内生ホルモンの変化と新梢の発育、花穂および果粒の発育との関係を第3章で検討した。

1. ブドウ樹の新梢の発育は典型的な *double sigmoid* 曲線を示し、SG-II の始まりは満開の時期であった。一方、根の発育は新梢の伸長

が停止したのちに著しかった。

2. 樹液中のサイトカイニン活性はブタノール分画および水層分画に存在し、それぞれ2つのサイトカイニンのピークを持つていた。

3. 遊離型のサイトカイニンは4月から6月にかけて増加し、その後急激に減少した。しかし、結合型のサイトカイニンは5月から開花期の6月にかけて高い活性を示し、一時減少するが、かなり高い活性を維持していた。一方、新梢の伸長（SG-II期）と樹液中の遊離型のサイトカイニンとの間には相関が見られた。

4. 樹液中のジベレリン活性は5月から認められ、開花および果実の形成時期である6月にかけて増加するが、その後急激に減少した。つぎに、オーキシンおよびアブジジン酸様の抑制物質の活性はどの発育時期においても低レベルであった。

これらの結果より、ゴドウ樹の根で主とし

て合成されたサイトカイニンおよびジベレリンは新梢および花穂の発育に対して生理的に特に重要な役割を果していると考えられる。

第4章では花穂の発育と内生サイトカイニン、光合成および呼吸との関係を開花4週間前から開花期まで調査した。

1. 花穂の新鮮重は調査期間中ずっと増加しつづけたが、その含水量は発育初期にピークがあり、以後開花期まで徐々に減少した。

2. 花穂の還元糖含量は開花期まで徐々に増加するが、アミノ酸および有機酸含量は発育初期に高い値を示し、以後開花期まで急激に減少した。

3. 花穂のサイトカイニン活性はブタノールおよび水の両分画に存在し、遊離型のサイトカイニン活性は発育初期から開花期にかけて徐々に増加した。一方、結合型のサイトカイニン活性は発育初期の始めに非常に高く、その後一時減少するが、開花期にかけて再び急激に増加した。このことは花穂の発育およ

花器官の発育にサイトカイニンが重要な役割をしていると考えられる。

4. 花穂にはクロロフィルが相当量あり、発育初期には葉の3分の1程度の含量があり非常に高いが、以後開花期まで急激に減少した。

5. 花穂の光合成活性は光の強さにともなつて増加し、光飽和点は10 kluxであり、光補償点は非常に高かった。また、見かけの光合成活性は20℃で最高値を示した。呼吸活性は10~35℃の温度範囲では温度とともに増加した。

6. 花穂の呼吸活性は発育初期に高く、開花期の3~4日前まで徐々に減少するが、開花期に再び増加した。花穂の真の光合成(同化量)の活性は発育初期に非常に高く、開花期にかけて減少した。このパターンは花穂のクロロフィル含量のパターンによく類似していた。

以上の結果より、花穂の光合成は発育初期

には重要であり十分に光を与える栽培管理が必要であると考えられる。

ブドウの果実は収穫後の呼吸上昇が見られないことから、*nonclimacteric* な果実に分類される。しかし、より適当な時期に採取したり、より適当な貯蔵条件のもとでは *climacteric* な呼吸パターンを示したり、または樹上での *climacteric* が存在するかも知れない。そこで、第5章では果粒の発育に伴う光合成および呼吸の変化を果粒の成熟との関連で検討した。

1. 果粒の呼吸活性は乾物重当りで示すと、*stage I* の初期に高い活性が見られた。しかし、果粒当りの呼吸活性は *stage I* の終りと *stage III* の二つの時期にピークがあり、*veraison* の始りの時期には呼吸活性の急激な減少が見られた。このことはブドウの果粒の場合でも *veraison* から *stage III* にかけての成熟の過程で、樹上での *climacteric* な呼吸が存在していると考えられ、*climacteric* な時期は *veraison* の時期に一致していた。

2. 種子の呼吸活性は種子当りで示すと Stage II の始りにピークがあり、その後急激に減少した。しかし、乾物重当りで表わすと呼吸活性は Stage I の初期に高く、以後減少し続けた。このことより、果粒の呼吸活性の第1のピークはかなり種子の呼吸活性に影響されると考えられるが、Stage III の呼吸活性のピークは種子の呼吸にはほとんど影響されてはいないと考えられる。

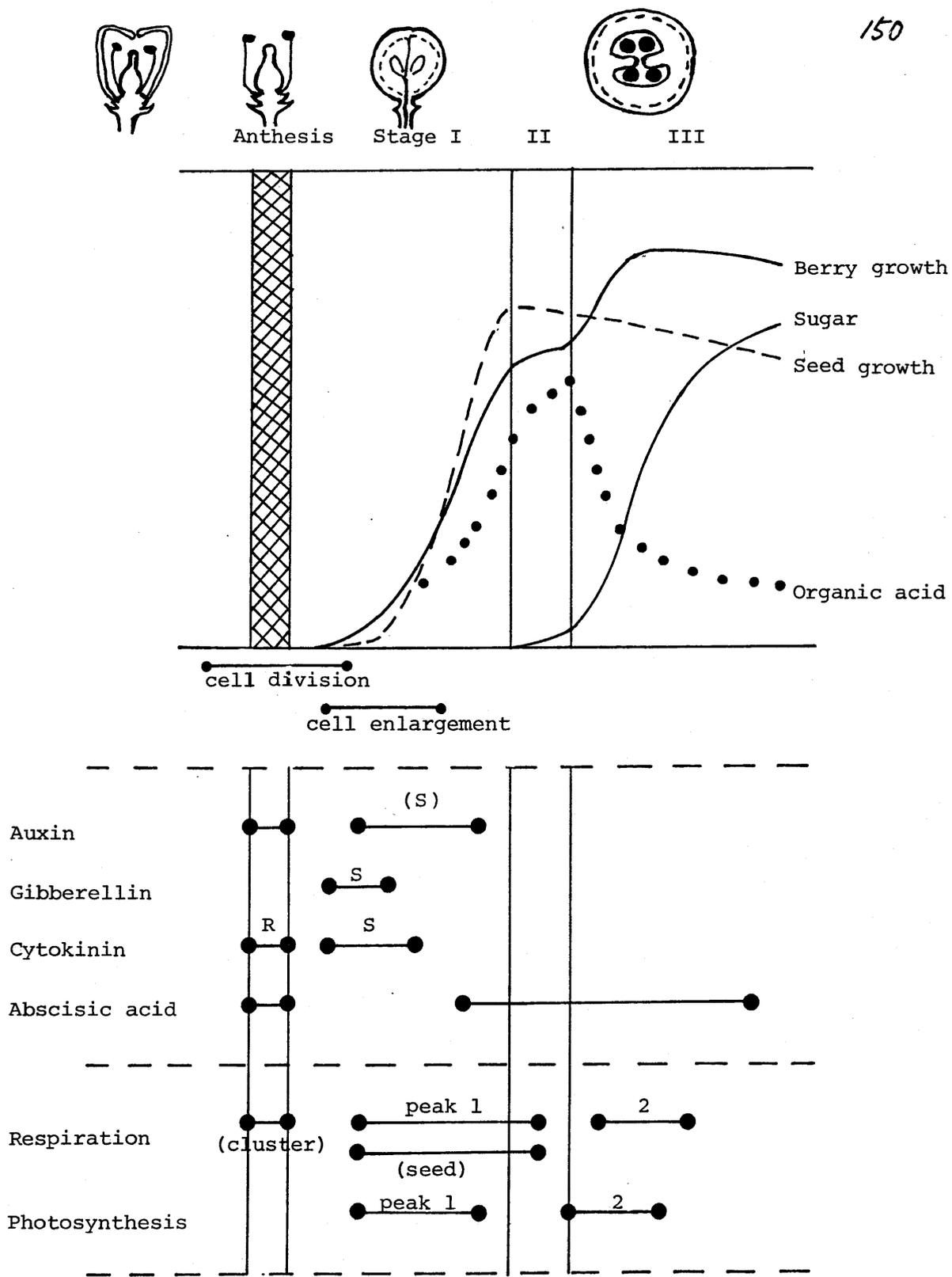
3. 果粒の光合成活性を乾物重当りで示すと、光合成活性は Stage I の初期に高いピークがあり、その後急激に低下するが、Stage III の初期に小さなピークが認められた。この傾向は果粒のクロロフィル含量のパターンとよく類似していた。しかし、光合成活性を果粒当りで示すと、高い光合成活性のピークが Stage I の終りと Stage III の時期に見られた。

4. オーキシン処理によって果粒の成熟期は遅延されるが、それにともなって呼吸活性のピークがずれ、かつ呼吸活性が促進される

ことが認められた。光合成活性（同化量）の変化は呼吸活性の変化とよく類似しており、ピークがずれ、かつ活性が促進された。一方、種子の呼吸活性はほとんど影響がなかった。

以上の結果より、果粒の光合成活性は果粒の発育初期に重要であり、かつ果粒当りで示された呼吸および光合成活性で見られた第2のピークは果粒の成熟の始りの過程で重要な生理的役割を果していると考えられる。さらに、果粒の成熟過程で内生オキシシンと呼吸および光合成活性との間には密接な関係があると考えられる。

以上のような結果から、ブドウの果粒の発育および成熟過程に至る各stageの内生ホルモンの役割り、および光合成、呼吸の生理的意義について明らかになったことは次ページの模式図にまとめられる。



ブドウの果粒の発育と内生ホルモン, 光合成, 呼吸との関係.

結 論

(1). 開花期までの花穂および子房の発育期
花穂の発育初期に花穂を遮光すると、花穂
の発育が不良になり、かつ果粒の着果率が悪
く花振りが起こる。この時期には前年の貯蔵
物質および葉で合成された同化物を茎頂と競
合しているからと考えられるが、花穂自身で
も光合成を行うこともできるので良好な光条
件での栽培管理が必要である。

一方、開花前の子房の発育にはサイトカイ
ニンが重要であるが、このサイトカインは
根から供給されていると考えられる。

(2). 開花期

この時期に、受粉および受精が起こり、子
房が急激に発育し始める。開花期にはサイト
カイン、オーキシンのような生長促進物質
の活性が高いが、一方、アブジジン酸様の抑
制物質の活性も高い。これは花冠の落下と何
らかの関係があると推定される。

ブドウの子房の細胞分裂は開花前から開花

後20日ぐらいまでが盛んであり、サイトカイニンおよびオーキシンは子房の細胞分裂や着果の現象に関係していると考えられる。サイトカイニンは根から供給されると考えるが、オーキシンは子房の中で合成されたものであろう。

(3). Stage I の時期

種子は果粒の Stage I の急激な肥大の時期にオーキシン、ジベレリン、サイトカイニンなどを種子自身の為ばかりでなく、果肉へも供給し、果肉の細胞分裂や肥大に対して促進的な働きをしている。特に細胞肥大についてはジベレリンが重要である。

一方、Stage I から Stage II にかけては、種子、果実ともに呼吸活性が高く、生理的に活発な代謝を行っており、種子は果粒と積極的に養分の競合を行い、種子の発育に必要な物質を積極的に蓄積し、完熟の状態に向う時期である。

(4). Stage II の時期

ブドウはモモなどの核果類と同様に *double sigmoid* の発育を示し, *Stage II* で一時的な生長の停止をしますが, これは種子の発育と密接に関係しており, 無核果粒ではこの特徴が失われることもある。モモなどの核果類では *Stage II* の時期に種子が硬化するので硬核期とも言われている。この時期には, 種子は果実と養分の競合を積極的に行い, 種子の完熟に必要な物質の蓄積のために一時的な生長の停止が見られると考えられる。

果粒の *Stage II* から *veraison* の時期にかけて, 種子の呼吸活性は急激に低下し, 種皮が硬化し, 完熟, 休眠の状態に向う。種子の完熟, 休眠への過程には種子へのアブシジン酸様の抑制物質の蓄積, 逆にオーキシン, ジベレリン, サイトカイニンなどの活性低下が関与していると考えられる。また, ミカンなどの果実では果実中での種子発芽抑制に有機酸が関与していることも知られており, このブドウ

の果粒の場合にも stage II から veraison の時期に果汁中の有機酸が多く存在するので、種子の発芽抑制に何らかの役割をしていると考えられる。

(5) Veraison から stage III の時期

果粒の呼吸活性は stage II までのものと veraison から stage III のものに分けられ、前半の呼吸は種子の呼吸活性に影響されている。stage II までの呼吸と stage III の呼吸は RQ が異なっているので呼吸基質が違っており、stage III に果粒の有機酸が急激に減少することから、stage III の呼吸基質は糖ばかりではなく有機酸も使われていると考えられる。

Veraison 以後は果粒中で急激な^{糖の}蓄積が起こるが、この現象は種子が完熟し、かつ果肉中のオキシシン活性が低下することによって引き起こされる。急激な糖の蓄積は主として葉の同化物あるいは根、主幹などの貯蔵物質の転流であるが、一部は有機酸から糖への転換および果粒自身の CO_2 の取り込みにも依存し

ていると考えられる。

糖の蓄積がある段階まで達すると果皮の着色が起こるが、この色素形成には呼吸によるエネルギーおよびアブシジン酸が関与していると考えられる。

以上のよう、果粒と種子は初期発育の時期から成熟に至るまで内生ホルモンあるいは呼吸や光合成などの生理的代謝をとおして密接に関係しているので、よい品質の果実を得るためには受精、着果が確実に行われ、種子形成が良好になされなければならぬ。果実を食する観点からは種子は不用のものであり、果実を無核にするためにブドウではジベレリン処理が行われているが、植物の側から見ると種子形成は植物の繁殖の為には非常に重要であり、果実は種子形成を完了させるための母体であると考えられることも可能である。

種子の発育が悪ければ果実の発育は保障されない。それゆえ、種子は自身の発育を行うために果実の初期発育を促進しつつ、その一方、物質の競合を積極的に進めていると考えられる。そして、種子が完熟すると果実が成熟の過程に入ること自然界の中では非常に合目的である。すなわち、未熟なままに種子が採取されないように、種子が完熟するまでは果実が成熟過程に移行しないように制御されていると考えられる。ブドウの果粒の場合には果粒の成熟を制御する要因としてオキシシンが重要であることが明らかになった。

この植物の合目的な発育を考慮して、よい品質の果実を得るためには受精を確実に行わせ、着果および種子形成が良好に行われるような栽培管理を行うことが重要と考えられる。そのためには、花穂の発育を良好にするため発育初期の光条件および温度条件に十分注意を払い、そして根からの内生ホルモンの供給を十分に行わせるためには地下部の肥培管

をも考慮しなければならぬ。また、この時期には新梢の先端と花穂の間で根や主幹などの貯蔵養分の競合が起こっているのので摘花を行うことも一つの手段である。

種子が存在すると無核の果実と比較すると、確かに果実の成熟は遅れるが、よい品質の果実を得るためには種子形成を行わせることが植物本来の姿であり、この本来の性質をよりよく伸ばしていくことが重要であると思われ

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、終始懇切な指導と励ましをいただいた鳥潟博高博士ならびに名古屋大学農学部助手手塚修文博士に心から感謝いたします。

また、本研究を進めるうえで、貴重なご教示をいただいた金沢大学教育学部助教授大川勝徳博士、岐阜大学農学部助教授松井鑄一郎博士に深く感謝いたします。植物の育成管理には名古屋大学農学部技官鳥居鎮男氏に深く感謝いたします。

研究上、多大のご配慮をいただきました名古屋大学農学部造林学教室ならびに同園芸学教室の皆様へ感謝いたします。

本論文を書くにあたり、貴重な御助言をして下さった岩村達一教授、清永正治教授、富山宏平教授に対して深く感謝致します。

第 8 章 引 用 文 献

- (1) Abeles, F.B., 1973. Ethylene in Plant Biology. Academic Press
New York and London
- (2) Addicott, F.T. and J.L. Lyon, 1969. Physiology of abscisic acid
and related substances. Ann. Rev. Plant Physiol., 20:139-164
- (3) Armstrong, D.J., Burrows, W.J., Evans, P.K., and F. Skoog, 1969.
Isolation of cytokinins from t-RNA. Biophys. Res. Commun.,
37:451-456
- (4) Arnon, D.I., 1949. Copper enzyme in isolated chloroplasts.
Polyphenoloxidase in Beta vulgaris. Plant Physiol., 24:1-15
- (5) Biale, J.B., 1960. The postharvest biochemistry of tropical
and subtropical fruits. Advan. Food. Res., 10:293-354
- (6) Biale, J.B., 1964. Growth, maturation and senescence in fruits.
Science, 146:880-888
- (7) Bindra, A.S. and R.S. Brar, 1977. Shading may cause flower bud
and flower drop in grape vines. Science and Culture, 43:275-276
- (8) Burg, S.P. and E.A. Burg, 1962. Role of ethylene in fruit ripening
Plant Physiol., 37:179-189
- (9) Carr, D.J. and W.J. Burrows, 1966. Evidence of the presence in
the xylem sap of substances with kinetin-like activity.

Life Sci., 5:2061-2077

- (10) Coombe, B.G., 1960. Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins, and gibberellins in fruits of seeded and seedless varieties of Vitis vinifera. Plant Physiol., 35:629-634
- (11) Coombe, B.G., D.Cohen, and L.G.Paleg, 1967. Barley endosperm bioassay for gibberellins. I. Parameter of the response system. Plant Physiol., 42:105-112
- (12) Coombe, B.G., 1973. The regulation of set and development of the grape berry. Acta Hortic., 34:261-273
- (13) Coombe, B.G. and C.R.Hale, 1973. The hormone content of ripening grape berries and the effects of growth substance treatments. Plant Physiol., 51:629-634
- (14) Coombe, B.G., 1976. The development of fleshy fruits. Ann.Rev.Plant Physiol., 27:507-528
- (15) Crane, J.C., 1964. Growth substances in fruit setting and development. Ann.Rev.Plant Physiol., 15:303-326
- (16) Davey, J.E. and J.van Staden, 1976. Cytokinin translocation: Changes in zeatin and zeatin riboside levels in the root exudate of tomato plants during development. Planta, 130:69-72

- (17) Davison, R.M. and H. Young, 1972. Seasonal changes in the level of abscisic acid in xylem sap of peach. *Plant Sci. Lett.*, 2:72-82
- (18) Drawert, F. and H. Steffan, 1966. Biochemisch-physiologische Untersuchungen an Traubenbeeren. III. Stoffwechsel von Zugeführten $^{14}\text{CO}_2$ Verbindungen und die Bedeutung des Säure-Zucker-Metabolismus für die Reifung von Traubenbeeren. *Vitis*, 5:377-384
- (19) Fletcher, R.A., 1969. Retardation of leaf senescence by benzyladenine in intact bean plants. *Planta*, 89:1-8
- (20) Geisler, G. and F. Radler, 1963. Entwicklungs und Reifevorgänge an Trauben von Vitis. *Ber. dt. bot. Gesell.*, 76:112-119
- (21) Gustafson, F.G., 1939. The cause of natural parthenocarpy. *Amer. J. Bot.*, 26:135-138
- (22) Gustafson, F.G., 1939. Auxin distribution in fruits and its significance in fruit development. *Amer. J. Bot.*, 26:189-194
- (23) Hale, C.R., 1962. Synthesis of organic acids in the fruit of the grape. *Nature*, 195:917-918
- (24) Hale, C.R., 1968. Growth and senescence of the grape berry. *Aust. J. Agri. Res.*, 19:939-945

- (25) Hale, C.R., B.G. Coombe, and J.S. Hawker, 1970. Effect of ethylene and 2-chloroethyl phosphonic acid on the ripening of grapes. *Plant Physiol.*, 45:620-623
- (26) Hashizume, T. and M. Iizuka, 1971. Induction of female organs in male flowers of Vitis species by zeatin and dihydrozeatin. *Phytochem.*, 10:2653-2655
- (27) Hawker, J.S., 1969. Changes in the activities of malic enzyme, malate dehydrogenase, phosphopyruvate carboxylase and pyruvate decarboxylase during development of nonclimacteric fruit (The Grape). *Phytochem.*, 8:19-23
- (28) Iizuka, M. and T. Hashizume, 1968. Induction of female organs in staminate grape by 6-substituted adenine derivatives. *Jap. J. Genetics*, 43:393-394
- (29) Inaba, A., M. Ishida, and Y. Sobajima, 1974. Regulation of ripening in grapes by hormone treatment. *Sci. Rep. Kyoto Pref. Univ. Agri.*, 26:24-31
- (30) Inaba, A., M. Ishida, and Y. Sobajima, 1976. Changes in endogenous hormone concentration during berry development in relation to ripening of Delaware grapes. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.*, 45:245-252

- (31) 井上四郎・藤原康幸, 1959. 葡萄に対するジベレリン処理試験〔第2報〕ジベレリン処理が開花成熟期, 無核化造成, 果粒の肥大及び着色に及ぼす影響. 農及園 34:975-976.
- (32) Itai, C. and Y. Vaadia, 1965. Kinetin-like activity in root exudate of water-stressed sunflower plants. *Physiol. Plant.*, 18:941-944
- (33) Ito, H., Y. Motomura, Y. Konno, and T. Hatayama, 1969. Exogenous gibberellin as responsible for the seedless berry development of grape. I. Physiological studies on the development of seedless Delaware grapes. *Tohoku J. Agri. Res.*, 20:1-18
- (34) Iwahori, S., R. J. Weaver, and R. M. Pool, 1968. Gibberellin-like activity in berries of seeded and seedless Tokay grapes. *Plant Physiol.*, 43:333-337
- (35) Jackson, D. I., 1968. Gibberellin and the growth of peach and apricot fruits. *Aust. J. Biol. Sci.*, 21:209-215
- (36) Kende, H., 1965. Kinetin-like factors in the root exudate of sunflower. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 53:1302-1307
- (37) Kende, H. and D. Sitton, 1967. The physiological influence of kinetin and gibberellin-like root hormones. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 144:235-243

- (38) Khalifah, R.A. and L.N. Lewis, 1966. Isolation of a cell division factor from lemon seed. *Nature*, 112:1472-1473
- (39) Kidd, F. and C. West, 1930. Physiology of fruit. I. Changes in the respiratory activity of apples during their senescence at different temperature. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, 106:93-109
- (40) Kidd, F. and C. West, 1945. Respiratory activity and duration of life of apples gathered at different stages of development and subsequently maintained at a constant temperature. *Plant Physiol.*, 20:467-504
- (41) 岸 光夫・田崎三男, 1959. ぶどうに対するジベレリン利用試験. 第2回ジベレリン研究発表会抄録 16-17.
- (42) 岸 光夫・田崎三男, 1960. ぶどうに対するジベレリン利用試験 [第1報] テラウエアに就いて. *農及園* 35:381-384.
- (43) Kliever, W.M., 1964. Influence of environment on metabolism of organic acids and carbohydrate in Vitis vinifera L. I. Temperature. *Plant Physiol.*, 39:869-880
- (44) Kliever, W.M., 1965. Changes in the concentration of malate, tartarates, and total free acids in flowers and berries of

Vitis vinifera. Amer.J.Enol.Viticult., 16:92-100

- (45) Kliever, W.M., 1966. Sugars and organic acids of Vitis vinifera.
Plant Physiol., 41:923-931
- (46) Koch, R. and G. Alleweldt, 1978. Der Gaswechsel reifender
Weinbeeren. Vitis, 17:30-44
- (47) Kriedemann, P.E., 1968. Observation on gas exchange in the
developing Sultana berry. Aust.J.biol.Sci., 21:907-919
- (48) Kug, R. and M. Workman, 1964. The relation of maturity to the
respiration and keeping quality of cut carnation and
chrysanthemum. Proc.Amer.Soc.Hort.Sci., 84:575-581
- (49) Kuraishi, S. and F.S. Okumura, 1965. The effect of kinetin
on leaf growth. Bot.Mag., 69:817-818
- (50) Lakso, A.N. and W.M. Kliever, 1975. The influence of
temperature on malic acid metabolism in grape berries.
I. Enzyme response. Plant Physiol., 56:370-372
- (51) Lavee, S., 1963. Natural kinin in peach fruitlets. Science,
142:583-584
- (52) Lenton, J.R., M.R. Bowen, and P.F. Saunders, 1968. Detection
of abscisic acid in the xylem sap of willow (Salix viminalis
L.) by gas-liquid chromatography. Nature, 220:86-87

- (53) Lenton, J.R., V.M. Perry, and P.F. Saunders, 1971. The identification and quantitative analysis of abscisic acid in plant extracts by gas liquid chromatography. *Planta*, 96:271-280
- (54) Letham, D.S., 1963. Regulation of cell division in plant tissues. I. Inhibitors and stimulants of cell division in developing fruits: Their properties and activity in relation to the cell division period. *N.Z.J.Bot.*, 1:336-350
- (55) Letham, D.S., 1966. Purification and probable identity of a new cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.*, 5:551-554
- (56) Letham, D.S., 1966. Isolation and probable identity of a third cytokinin in sweet corn extracts. *Life Sci.*, 5:1999-2004
- (57) Letham, D.S., 1967. Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. *Ann.Rev.Plant Physiol.*, 18:349-364
- (58) Letham, D.S., 1969. Regulators of cell division in plant tissues. VI. The effects of zeatin and other stimulants of cell division on apple fruit development. *N.Z.J.Agric.Res.*, 12:1-20
- (59) Letham, D.S. and M.W. Williams, 1969. Regulators of cell division in plant tissues. VIII. The cytokinins of the apple fruits. *Physiol.Plant.*, 22:925-936

- (60) Letham, D.S., 1971. Regulators of cell division in plant tissues. XII. A cytokinin bioassay using excised radish cotyledons. *Physiol. Plant.*, 25:391-396
- (61) Lilov, D. and T. Andonova, 1976. Cytokinins, growth, flower and fruit formation in Vitis vinifera. *Vitis*, 15:160-170
- (62) Loeffler, J.E. and J. van Overbeek, 1964. Kinin activity in coconut milk. In "Regulateurs Naturels de la Croissance Vegetale" 77-82, CNRS, Paris
- (63) Luckwill, L.C., 1953. Studies of fruit development in relation to plant hormones. I. Hormone production by the developing apple seed in relation to fruit drop. *J. Hort. Sci.*, 28:14-24
- (64) Luckwill, L.C., P. Weaver, and J. MacMillan, 1968. Gibberellins and other growth hormones in apple seeds. *J. Hort. Sci.*, 44: 413-424
- (65) Luckwill, L.C. and P. Whyte, 1968. Hormones in the xylem sap of apple trees. *S.C.I. Monogr.*, No. 31, 87-101
- (66) Maheshwari, S.C. and R. Prakash, 1967. Cytokinins in immature seeds of watermelon. *Life Sci.*, 6:2453-2458
- (67) Matsubara, Y. and K. Koshimizu, 1966. Factors with cytokinin activity in young *Lupinus* seeds and their partial purification.

Bot.Mag. Tokyo, 79:389-396

- (68) 松井弘之, 1976. ブドウ「テラロエア」の果実の成熟生理に関する研究 (特に同化物質の分配と蓄積について) 大阪府大学位論文
- (69) Milborrow, B.V., 1967. The identification of (+)-Abscisin II [(+)-Dormin] in plants and measurement of its concentrations. *Planta*, 76:93-113
- (70) Milborrow, B.V., 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann.Rev.Plant Physiol.*, 25:259-307
- (71) Miller, C.O., F.Skoog, S.Okumura, M.H.von Saltza, and F.M.Strong, 1959. Isolation, structure and synthesis of kinetin, a substance promoting cell division. *J.Amer.Chem.Soc.*, 78:1375-1380
- (72) Miller, C.O., 1965. Evidence for the natural occurrence of zeatin and derivatives: Compounds from maize which promote cell division. *Proc.Natl.Acad.Sci.*, 54:1052-1058
- (73) Miller, C.O., 1967. Cytokinins in Zea mays. *Ann.N.Y.Acad.Sci.*, 144:251-257
- (74) Moore, S. and W.H.Stein, 1948. Photometric ninhydrin method for use in the chromatography of amino acid. *J.Biol.Chem.*, 176:367-388

- (75) Muir, R.M., 1942. Growth hormones as related to the setting and development of fruit in Nicotiana tabacum. Amer.J.Bot., 29:716-724
- (76) Mullins, M.G., 1966. Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in Vitis vinifera L. J.Exp.Bot., 18:206-214
- (77) Mullins, M.G., 1967. Regulation of inflorescence growth in cutting of grape vine (Vitis vinifera L). J.Exp.Bot., 19:532-543
- (78) Murashige, T. and F.Skoog, 1962. A revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco cultures. Physiol.Plant., 15:473-495
- (79) Naito, R. and M.Nakano, 1971. Gibberellin-like substances in immature berries of seeded and gibberellin-induced seedless Delaware grapes. J.Jap.Soc.Hort.Sci., 40:1-9
- (80) Naito, R., H.Inoue and M.J.Bukovac, 1972. Endogenous plant growth substances in developing fruit of Prunus cerasus L. I. Levels of extractable gibberellin-like substances in the seed. J.Amer.Soc.Hort.Sci., 97:748-753

- (81) Nakagawa, S. and Y. Nanjo, 1965. A morphological study of Delaware grape berries. J. Jap. Soc. Hort. Sci., 34:85-95
- (82) Negi, S.S. and H.P. Olmo, 1966. Sex conversions in male Vitis vinifera L. by a kinin. Science, 152:1624-1625
- (83) Negi, S.S. and H.P. Olmo, 1971. Induction of sex conversion in male Vitis. Vitis, 10:1-19
- (84) 新美善行・大川勝徳・鳥潟博高, 1977. ブドウ果粒中のオーキシンおよびアブジジン酸様物質の季節的消長について. 園学雑 46:139-144
- (85) 新美善行・大川勝徳・鳥潟博高, 1977. ブドウ果粒中のサイトカイニン活性について. 園学雑 46:297-302
- (86) Niimi, Y. and H. Torikata, 1978. Changes in endogenous plant hormones in the xylem sap of grapevines during development. J. Jap. Soc. Hort. Sci., 47:181-187
- (87) Niimi, Y. and H. Torikata, 1978. Changes in cytokinin activities, photosynthesis and respiration of the grape flower clusters during their development. J. Jap. Soc. Hort. Sci., 47:301-307
- (88) Niimi, Y. and H. Torikata, 1978. Changes in photosynthesis and respiration during berry development in relation to the ripening

- of Delaware grapes. J.Jap.Soc.Hort.Sci., 47: in press
- (89) Nitsch, J.P., 1950. Growth and morphogenesis of the strawberry as related to auxin. Amer.J.Bot., 37:211-215
- (90) Nitsch, J.P., 1953. The physiology of fruit growth. Ann.Rev. Plant Physiol., 4:199-236
- (91) Nitsch, J.P. and C.Nitsch, 1956. Studies on the growth of coleoptile and first internode sections. A new, sensitive, straight growth test for auxins. Plant Physiol., 31:94-111
- (92) Nitsch, J.P., C.Pratt, C.Nitsch, and N.Shculis, 1960. Natural growth substances in Concord and Concord Seedless grapes in relation to berry development. Amer.J.Bot., 47:566-576
- (93) Nitsch, J.P. and C.Nitsch, 1965. Presence de phytoquinins et autres substances de croissance dans la sève d *Acer saccharum* et de *Vitis vinifera*. Bull.Soc.Bot.Fr., 112:11-18
- (94) Ohkawa, M., 1973. Studies on growth of Japanese pear fruits. I. Isolation of zeatin and its related compound from immature Japanese pear fruits. J.Jap.Soc.Hort.Sci., 42:183-187
- (95) Ohkuma, K., L.Lyon, F.T.Addicott, and O.E.Smith, 1963. Abscisin II, an abscission-accelerating substances from young cotton fruit. Science, 142:1592-1593

- (96) Pandey, R.M. and H.L. Farmahan, 1977. Changes in the rate of photosynthesis and respiration in leaves and berries of Vitis vinifera grapevines at various stages of berry development. Vitis, 16:106-111
- (97) Peynaud, E. and P. Ribereau-Gayon, 1970. In "The Biochemistry of Fruits and Their Products" (Hulme, A.C., ed) vol. II p 172-204, Academic Press London and New York
- (98) Pool, K.M., 1975. Effect of cytokinins on in vitro development of "Concord" flowers. Amer. J. Enol. Viticult., 26:43-46
- (99) Pool, K.M. and L.E. Powell, 1975. The influence of cytokinins on in vitro shoot development of "Concord" grape. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 100:200-202
- (100) Prakash, R. and S.C. Maheshwari, 1970. Studies on cytokinins in watermelon seeds. Physiol. Plant., 23:792-799
- (101) Quinlan, J.P. and R.J. Weaver, 1970. Modification of pattern of the photosynthate movement within and between shoots of Vitis vinifera L. Plant Physiol., 46:527-530
- (102) Reid, D.M. and W.J. Burrows, 1968. Cytokinin and gibberellin-like activity in the spring sap of trees. Experimentia, 24:189-190

- (103) Ribereau-Gayon, P., 1968. Etude des mecanismes de synthese et de transformation de l'acide malique, de l'acide tartrique et de l'acide citrique chez Vitis vinifera L. *Phytochem.*, 7: 1471-1481
- (104) Richmond, A.E. and A. Lang, 1957. Effect of kinetin on protein content and survival of detached *Xanthium* leaves. *Science*, 125:650-651
- (105) Rogozinska, J.H., J.P. Helgeson, F. Skoog, S.H. Lipton, and F.M. Strong, 1965. Partial purification of a cell division factor from peas. *Plant Physiol.*, 40:469-476
- (106) Rudunicki, R., J. Maehnik, and J. Pieniazak, 1968. Accumulation of abscisic acid during ripening of pears in various storage conditions. *Bull. Acad. Pol. Sci.*, 16:509-512
- (107) Rudunicki, R., J. Pieniazak, and N. Pieniazak, 1968. Abscisin II in strawberry plants at two different stages of growth. *Bull. Acad. Pol. Sci.*, 16:127-130
- (108) Rudunicki, R., 1969. Studies on abscisic acid in apple seeds. *Planta*, 83:63-68
- (109) Ruffner, H.P. and W.M. Kliever, 1975. Phosphoenolpyruvate carboxykinase activity in grape berries. *Plant Physiol.*,

56:67-71

- (110) Ruffner, H.P., J.S.Hawker, and C.R.Hale, 1976. Temperature and enzymic control of malate metabolism in berries of Vitis vinifera. Phytochem., 15:1877-1880
- (111) Ruffner, H.P. and J.S.Hawker, 1977. Control of glycolysis in ripening berries of Vitis vinifera. Phytochem., 16:1171-1175
- (112) Sacher, J.A., 1973. Senescence and postharvest physiology. Ann.Rev.Plant Physiol., 24:197-224
- (113) Sachs, R.M. and R.J.Weaver, 1968. Gibberellin and auxin induced berry enlargement in Vitis vinifera L. J.Hort.Sci., 43:185-195
- (114) Saulnier-Blache, P., 1963. Etude du developpement du raisin. I. Croissance, accumulation des proteines et respiration dependent le passage de la phase vegetative a la maturation. Ann.Physiol.veg., 5:217-228
- (115) Saulnier-Blache, P and F.Bruzeau, 1967. Developpement du raisin. III. Nouvelles recherches sur la passage de la croissance et la respiration le passage de la phase de croissance vegetative a la maturation. Ann.Physiol.veg., 9:179-196

- (116) Shindy, W and R.J. Weaver, 1967. Plant regulators alter translocation of photosynthetic products. *Nature*, 214:1024-1025
- (117) Shindy, W and W.M. Kliever, and R.J. Weaver, 1973. Benzyladenin-induced movement of ^{14}C -labelled photosynthate into roots of Vitis vinifera. *Plant Physiol.*, 51:345-349
- (118) Siegelmann, H.W., C.T. Chow, and J.B. Biale, 1958. Respiration of developing rose petals. *Plant Physiol.*, 33:403-409
- (119) Sitton, D., A. Richmond, and Y. Vaadia, 1967. On the synthesis of gibberellin in roots. *Phytochem.*, 6:1101-1105
- (120) Skene, K.G.M., 1967. Gibberellin-like substances in root exudate of Vitis vinifera. *Planta*, 74:250-262
- (121) Skene, K.G.M. and G.H. Kerridge, 1967. Effect of root temperature on cytokinin activity in root exudate of Vitis vinifera L. *Plant Physiol.*, 42:1131-1139
- (122) Skene, K.G.M., 1970. The relationship between the effect of CCC on root growth and cytokinin levels in the bleeding sap of Vitis vinifera L. *J. Exp. Bot.*, 21:418-431
- (123) Skene, K.G.M., 1970. Cytokinins in bleeding sap of the grape vine. In "Plant Growth Substances" 1970. ed. by D.J. Carr, 476-483

- (124) Skene, K.G.M., 1972. Cytokinins in the xylem sap of grape vine canes: Changes in activity during cold storage. *Planta*, 104:89-92
- (125) Sobajima, Y., M. Ishida, A. Inaba, and H. Horiguchi, 1974. Studies on the fruit development of Japanese Persimon (Diospyros Kaki L.). I. Cytokinin activities in young fruits. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.*, 43:224-228
- (126) Srinivasan, C. and M.G. Mullins, 1978. Control of flowering in the grapevine (Vitis vinifera L.). Formation of inflorescences in vitro by isolated tendrils. *Plant Physiol.*, 61:127-130
- (127) Somogyi, M., 1945. A new reagent for the determination of sugars. *J. Biol. Chem.*, 160:61-68
- (128) Stout, A.B., 1936. Seedlessness in grapes. New York Agric. Exp. Station Tech. Bull. No. 238
- (129) Synder, J.C., 1933. Flower bud formation in the Concord grape. *Bot. Gaz.*, 94:771-779
- (130) Sugiura, A. and A. Inaba, 1966. Studies on the mechanism of gibberellin-induced seedlessness of Delaware grapes. I. Effect of pre-bloom gibberellin treatment on pollen germination. *J. Jap. Soc. Hort. Sci.*, 35:233-241

- (131) Tukey, H.B., 1933. Growth of the peach embryo in relation to growth of fruit and season of ripening. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 30:209-217
- (132) Weaver, R.J., 1958. Effect of gibberellic acid on fruit set and berry enlargement in seedless grapes. Nature, 181:851-852
- (133) Weaver, R.J. and S.B. McCune, 1959. Response of certain varieties of *Vitis vinifera* to gibberellin. Hilgardia, 28:297-350
- (134) Weaver, R.J. and S.B. McCune, 1960. Further studies with gibberellin on *Vitis vinifera* grapes. Bot. Gaz., 121:155-162
- (135) Weaver, R.J., S.B. McCune, and C.R. Hale, 1962. Effects of plant regulators on set and berry development in certain seedless and seeded varieties of *Vitis vinifera* L. Vitis, 3:84-96
- (136) Weaver, R.J., J. van Overbeek, and M.R. Pool, 1965. Induction of fruit set in *Vitis vinifera* L. by a kinin. Nature, 206:925
- (137) Weaver, R.J., J. van Overbeek, and M.R. Pool, 1966. Effect of kinins on fruit set and development in *Vitis vinifera*. Hilgardia, 37:181-201

- (138) Weaver, R.J., W. Shindy, and W.M. Kliever, 1969. Growth regulator induced movement of photosynthetic products into fruits of Black Corinth grapes. *Plant Physiol.*, 44:183-188
- (139) Weaver, R.J., 1972. *Plant Growth Substances in Agriculture*. W.H. Freeman and Company.
- (140) Winkler, A.J. and W.O. Williams, 1936. Effect of seed development on the growth of grapes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 33:430-434
- (141) Young, R.S., 1952. Growth and development on the blueberry fruit. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sic.*, 59:167-172
- (142) Zwar, J.A., W. Bottomley, and N.P. Kefford, 1963. Kinin activity from plant extracts. II. Partial purification and fractionation of kinins in apple extract. *Aust. J. Biol. Sci.*, 16:406-415

報文目録

1. 新美善行・大川勝徳・鳥潟博高, 1977. ブドウ果粒中のオーキシノンおよびアブシジン酸様物質の季節的消長について. 園学雑 46(2): 139-144
2. 新美善行・大川勝徳・鳥潟博高, 1977. ブドウ果粒中のサイトカイニン活性について. 園学雑 46(3): 297-302
3. Niimi, Y. and H. Torikata, 1978. Changes in endogenous plant hormones in the xylem sap of grapevines during development. J. Jap. Soc. Hort. Sci., 47(2): 181-187
4. Niimi, Y. and H. Torikata, 1978. Changes in cytokinin activities, photosynthesis and respiration of the grape flower cluster. J. Jap. Soc. Hort. Sci., 47(3): 301-307