

ブドウの花振いにおける内生植物ホルモンの 役割に関する研究

——ブドウ‘巨峰’の花振いと内生オーキシン
ならびにエチレンとの関連性について——

仁 藤 伸 昌

(果樹園芸学教室)

昭和59年8月11日 受理

Role of endogenous auxin and ethylene on the excessive flower and berry abscission (coulure) in ‘Kyoho’ grape

Nobumasa NIRO

(Laboratory of Fruit Science)

Received August 11, 1984

Summary

‘Kyoho’, the most promising tetraploid grape, has been extensively grown for a table use in Japan because of its large and tasty berries. The cultivar, however, has a tendency to abscise excessively flowers and berries shortly before and after anthesis. The poor berry setting by the excessive abscission of flowers and berries is called the coulure.

The prevention of the coulure is an important prerequisite to the production of ‘Kyoho’ grape, since the coulure results in the decrease of the yield and in the reduction of marketing quality. In practice, growers carry out the cluster trimming to decrease the number of flowers by removing shoulder and apical portions of the cluster about one week before bloom. This treatment succeeds virtually to prevent the excessive flower and berry abscission.

The mechanism for the cluster trimming to decrease the coulure is not well understood so far, since the procedure has been practically developed through growers’ experiences. The present study was performed to clarify the role of endogenous auxin and ethylene on the abscission of flowers and berries in a cluster, in relation to the cluster trimming.

A constant low auxin level, ranging 14–33ng IAA (Indoleacetic acid) equivalent per gramme fresh weight, was observed in the trimmed cluster with normal berry setting continuously during the period from the beginning of anthesis to 10 days after full bloom. Nearly 100 times more auxin content was found in the pruned portion of the non-trimmed cluster with a tendency towards the coulure than in a trimmed cluster one week before and 5 days after full bloom; the content was 2,060ng and 1,125ng IAA equivalent per gramme fresh weight, respectively. The auxin contents, however, in other days during the flowering period were almost the same level as in the trimmed cluster, ranging 21–48ng IAA equivalent per gramme fresh weight. In the other portions of the non-trimmed cluster the auxin content remained as low as in the trimmed cluster throughout the flowering period.

The polarity of auxin transport was measured in a main axis of a cluster using indoleacetic acid-¹⁴C. In the trimmed cluster the basipetal auxin transport was higher than the acropetal auxin transport from full bloom to 14 days after full bloom, the ratio of the former to the latter being

approximately 2–3. In the non-trimmed cluster, on the other hand, the ratio of the basipetal to acropetal auxin transport was unity or less than unity at full bloom and 5 days after full bloom. The dominant acropetal auxin transport over basipetal transport in the non-trimmed cluster was observed only at the flowering period.

Both the rapid fluctuation of auxin content and the inverse auxin transport observed during the flowering period in the non-trimmed cluster are recognized to promote the formation of abscission zone which causes the excessive abscission of flowers and berries from the cluster. These results support the hypothesis of apical dominance and auxin gradient in the formation of an abscission zone.

Large quantity of ethylene was evolved both in the trimmed and the non-trimmed cluster from 5 days before full bloom, with the maximum evolution at 3 days before full bloom and at full bloom. The maximum ethylene evolution in the trimmed and the non-trimmed cluster was 2.97nl/g/h and 2.71nl/g/h, respectively. Clusters produced only little ethylene before anthesis and after cap fall. In the non-trimmed cluster, however, the ethylene production of 0.28nl/g/h was detected 10 days after full bloom when the flowers and berries were heavily abscising. This suggests that the endogenous ethylene production in the cluster is involved in the abscission of flowers and berries after full bloom.

To spray clusters of 'Kyoho' during the flowering period with the solution of rhizobitoxine analogue, AVG (L- α -(2-aminoethoxyvinyl) glycine), inhibited the excessive abscission of flowers and berries even in the non-trimmed clusters. When non-trimmed, the number of berries was 61 and 40 on the AVG applied and the non-applied cluster at 16 days after full bloom, respectively. Also AVG suppressed the ethylene evolution at the level lower than 0.15nl/g/h during the flowering period.

Exogenously induced ethylene production accelerated the abscission of flowers and berries of 'Kyoho' grape. The exogenous application of ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) and ethephon (2-chloroethylphosphonic acid) to the cluster during the flowering period stimulated excessively the flower and berry abscission both in the trimmed and non-trimmed cluster. Ethephon treatment was more effective than ACC treatment on the acceleration of the flower and berry abscission. Only less than 9 berries remained on the cluster applied with ethephon. It is evident that the production of ethylene by a cluster is one of the most important causes of the coulure of 'Kyoho' grape.

The increase of auxin content in the pruned portion after full bloom is assumed to induce the ethylene production, which might accelerate the abscission of flowers and berries, resulting in the coulure. The removal of shoulder and apical portions of the cluster maintains both the normal auxin distribution and transport at the central part of the cluster. The normal auxin distribution and transport in the cluster might inhibit the ethylene production to reduce the coulure.

The above results indicate that endogenous auxin and ethylene play an important role in controlling the abscission of flowers and berries of 'Kyoho' grape. The behaviour of endogenous auxin and ethylene in the clusters with and without trimming could theorize the effects of cluster trimming which is practically used for reducing the coulure.

目 次

第 1 章 緒 言	3
第 2 章 花房内における内生オーキシンの分布	7
第 1 節 緒 言	7

第2節 材料及び方法	8
第3節 結 果	10
第4節 考 察	12
第3章 花房内におけるオーキシンの移行	14
第1節 結 言	14
第2節 材料及び方法	14
第3節 結 果	16
第4節 考 察	17
第4章 花房からの内生エチレンの発生	18
第1節 結 言	18
第2節 材料及び方法	19
第3節 結 果	21
第4節 考 察	24
第5章 内生エチレン発生調節物質とエチレン発生剤が花振いに及ぼす影響	26
第1節 結 言	26
第2節 材料及び方法	27
第3節 結 果	27
第4節 考 察	30
第6章 総合考察	30
摘 要	36
謝 辞	37
引用文献	38

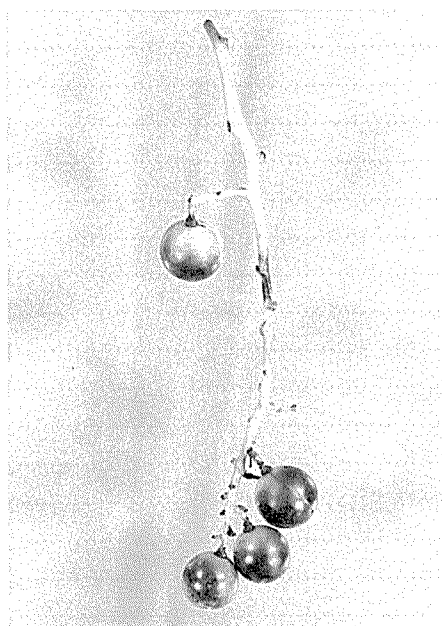
第1章 緒 言

顕花植物においては、概して受粉終了後、花卉や花糸がしおれて脱落し、子房が生長し始めるとともに果実としての発達を開始する。花から果実への形態のおよび生理的変化が結実と呼ばれる現象である⁹⁷⁾。花芽分化から果実の成熟までの過程において、受粉と受精は花から果実へ転換するための最も重要な現象であり、果樹の種類によっては開花期の受粉率や受精率が収穫量を決定することがある^{13, 122)}。

ブドウは自家受粉性の果樹であるから、受精率は収穫量の限定要因になる程低くはない^{49, 53, 122)}。しかし、品種によっては満開に続いて起こる生理的落果により収穫量が減少したり、1果房当りの果粒数が少なくなり商品価値の低い果房しか生産できないこともある。その顕著な例が‘巨峰’や‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’でみられる「花振い」現象である^{80, 122, 136)}。

花振いとは開花直後に起こる生理的落花の激しいものをいう。この場合新梢に着生している

略 語：ABA, abscisic acid; ACC, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid; AOA, α -aminooxyacetic acid; AVG, L- α -(aminoethoxyvinyl)glycine; BITC, benzyl isocyanate; CCC, (2-chloroethyl)trimethylammonium chloride; 2,4-D, 2,4-dichlorophenoxyacetic acid; DIHB, 3,5-diiodo-4-hydroxy benzoic acid; IAA, indoleacetic acid; NAA, naphthaleneacetic acid; SAM, S-adenosylmethionine; SADH, succinic acid-2,2-dimethylhydrazine; STS, silver thiosulfate complex; TIBA, 2,3,5-triiodobenzoic acid; UDP, uridine 5'-diphosphate.



第1図 ‘巨峰’の花振り。満開80日後、落果しなかった果粒は成熟するが、果房の商品価値はまったくない。

花房は開花前までは外観上正常に発達するが、満開直後から小花あるいは果粒の脱離が始まり、満開後10日～15日経った時には1果房にわずかに数粒の果粒しか残らなかったり、全く着粒しないこともある(第1図)。このような現象を花振り^{80, 143)}、花流れ¹⁴³⁾、Coulure¹⁷⁰⁾、berry shatter¹²²⁾などと呼んでいる。本論文においては最も一般的に用いられている「花振り」の語を採用した。

我が国で栽培されているブドウの品種の中では‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’、‘巨峰’、‘ネオ・マスカット’などのように比較的樹勢が強く、大型の花房を着生する品種に花振りが生じ易い。これら以外の品種においても、木が若い時や著しく強勢な結果枝に着生した花房ではしばしば花振りがみられる¹²²⁾。

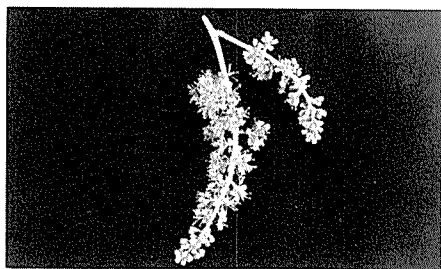
ブドウ以外の果樹でも開花直後の受粉・受精の時期から成熟・収穫に至るまでの果実の生長・発達の過程に生理的落果が起こる。その程度は果樹の種類、品種、樹勢、気象条件、栽培様式などによって異なるが、この落果現象そのものは果樹の生長周期に組み込まれている一つの必然的な過程と考えられる。

たとえば、リンゴでは全花数のうち約90%は生理的落果により生長の途中で失われ¹³⁾、マカダミアナッツでは90%以上の果実が成熟に至らず自然に落果する⁹⁷⁾。ブドウの通常の結実率は全小花数の5～35%⁵³⁾、もしくは20～60%²²⁾の範囲にあるとされている。

ブドウの花振りの記載は古くから存在する^{80, 136)}が、その原因については十分に調査されているとは言えない。栽培上花振り防止は経験的な方法によって行われ、生産地の栽培技術指導書などを通して普及している¹¹⁶⁾。花振り防止のために行われている一般的な方法は満開前に行う花房の切り込みによる整房である。‘巨峰’の安定した栽培は整房によって可能となったと言える重要な必須の作業である。

整房は満開前までには終了することが必要であり、開花の5～7日前に行うのが最も効果的である。第2図に示すような大きく充実した花房ではまず岐肩を取り除き、それに続く2～3段の支梗を切り取る。花房中央部の13～15段の支梗を残してそれ以下の先端部分を切り取る。最後に花房全体が円筒状になるように花房基部に近い長い支梗の先端部を切って形を整える。岐肩をもたない小さな花房では基部の長い支梗と主穂の先端部を切り取って目的の支梗の数にする。整房の程度は産地によってやや異なるが、一般的には1花房に120～140の小花を残す。その結果、成熟時には25～30粒の果粒が確保でき、1粒が11～13gに肥大すれば約350gの果房が収穫できる。整房を行わない花房は花振りが激しいか、着粒して粒数の確保ができたとしても果房中での着粒が粗く商品価値はない(第3図)。整房による花振り防止の機構についての実験的証左は十分に得られていない。

Coombe^{49, 51, 53)}は開花前および開花期間中の新梢のしゃ光、摘葉、摘心、摘花、結果枝の環状除皮などの処理を行った実験の結果から、ブドウの結実の程度は受精によって限定されているものではなく、花房へ供給される栄養物質の量によって決められるとした。しかし、内生植物

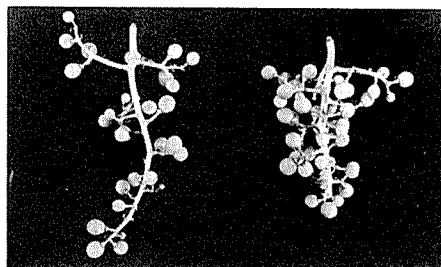


第2図 花房の切り込みによる整房の方法.

上：無整房花房

下右：白線で囲った部分を切除し、主穂の中央部を残す。

下左：整房花房



第3図 整房が花振い防止におよぼす効果。満開日の3～4日前に整房し、満開2週間後の果房。

左：無整房花房

右：整房花房

ホルモン類が結実に及ぼす影響については明らかにしていない。

花房の小花数を制限すると結実率が高まること、種々の品種について報告されている。結実率が高まる理由として、果房への光合成産物の分配が高くなることなどが推測されている^{49, 53, 140, 149, 155, 169)}。上記の生理学的的研究中には我が国で最も花振いが多く、問題視されている‘巨峰’

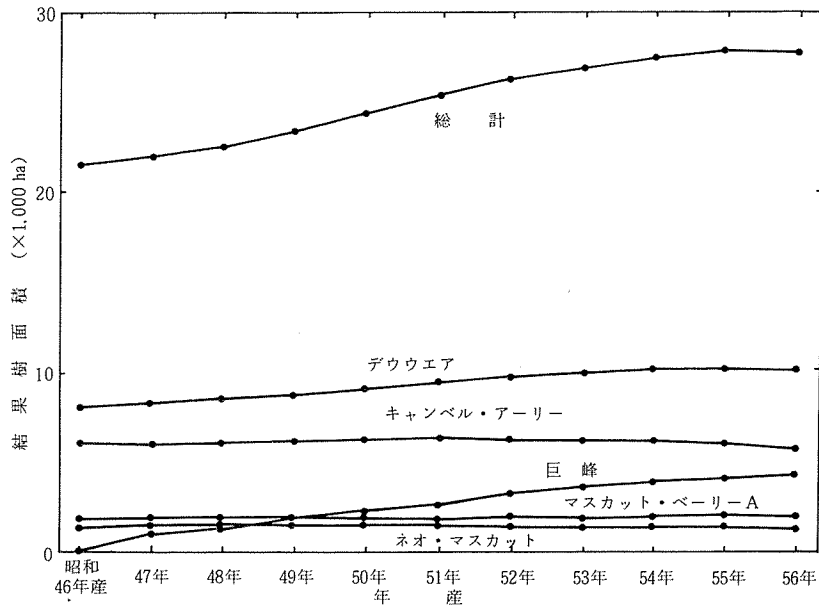
を材料としておらず、今後の‘巨峰’栽培の発展のためにもその花振いの原因を究明するための生理学的研究の成果が強く期待されている。

ブドウの満開直後から起こる花振いは離層形成による小花あるいは幼果の脱離現象である。一般に落葉や落果は葉柄あるいは果梗における離層形成の結果であるが、最近の研究によれば離層形成に関与すると考えられる植物ホルモン類のうち、とくにオーキシシンとエチレンの作用についての報告が多い^{2, 95, 97)}にもかかわらずブドウの落果に関して植物ホルモンの消長の面から追究した研究は少ない。Sharples ら¹⁵⁵⁾は満開直前に花房の先端約1 cmを切り取ると収穫量にほとんど影響を与えずに品質の良い果房が収穫できるようになることを示した。彼らは花房の先端部に結実や果実の生長を抑制するようなオーキシシン、または抑制物質が存在することを推測したが、具体的な植物ホルモンの調査は行っていない。Nitsch ら¹³¹⁾は‘コンコード’の果粒の生長過程におけるオーキシシンの消長に関して調査を行ったが、落果との関係については生長過程の一部として推論しているにすぎない。

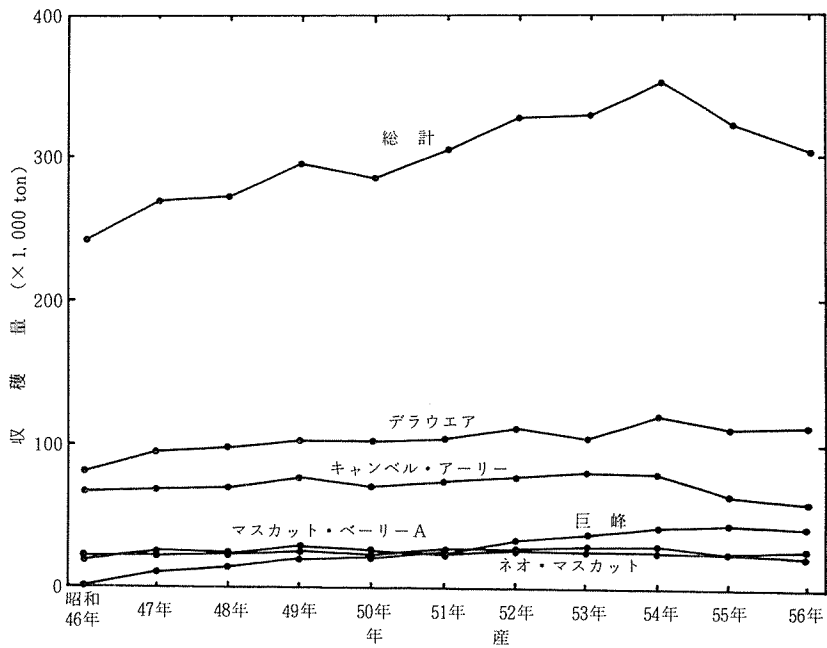
本研究においては主として‘巨峰’の花振い現象と内生ホルモンとしてのオーキシシンおよびエチレンとの消長の関係について調査を行った。

‘巨峰’は大井上康氏が1947年に‘石原早生’に‘センチニアル’を交配した実生の中から選抜した4倍体の品種である。‘石原早生’は‘キャンベル・アーリー’から発生した4倍体の芽条変異であり、‘センチニアル’は‘ロザキ’の芽条変異でやはり4倍体である。‘キャンベル・アーリー’は欧州系ブドウ (*Vitis vinifera* L.) と米国系ブドウ (*Vitis labrusca* Bailey) の種間雑種であり、‘ロザキ’は欧州系ブドウである。したがって‘巨峰’は *vinifera* と *labrusca* の遺伝質を3:1の割合で有していることになる¹⁶⁴⁾。

‘巨峰’の樹勢は非常に旺盛で樹冠は大きく広がり、新梢は徒長しがちである。成熟した果粒



第4図 昭和46年から昭和56年までのブドウの全結果樹面積と主要品種の結果樹面積の年次別推移。(昭和55年度果樹生産出荷統計¹³⁴⁾および昭和56年度果樹生産出荷統計¹³⁵⁾に基づき作図)



第5図 昭和46年産から昭和56年産までのブドウの全収穫量と主要品種の収穫量の年次別推移。(昭和55年度果樹生産出荷統計¹³⁴⁾および昭和56年度果樹生産出荷統計¹³⁵⁾に基づき作図)

は大粒で1粒が10～15gに達し、*vinifera*系のしまった肉質をもち、果汁に富み、完熟すると糖度は18度を越え食味は極めて良い。また、*labrusca*系特有の狐臭に近いわずかな香りがある。

‘巨峰’の大果性や抜群の食味は万人の認めるところであったが、生理的欠陥である激しい花振いのために、農産種苗法による名称登録を得ることができなかった¹⁶⁴⁾。しかし、果実の優れた品質は強い関心呼びその後も栽培方法が研究され、整房による花振り防止の開発を中心とした生産安定のための栽培技術が確立された。この技術開発に伴い、栽培面積と収穫量は急激な増加をみたのである（第4図、第5図、第6図）。昭和56年度にはブドウ全収穫量の13.6%を占め、‘デラウェア’の46.4%、‘キャンベル・アーリー’の19.3%に次ぎ主要品種としての地位を築き上げた^{134, 135)}。

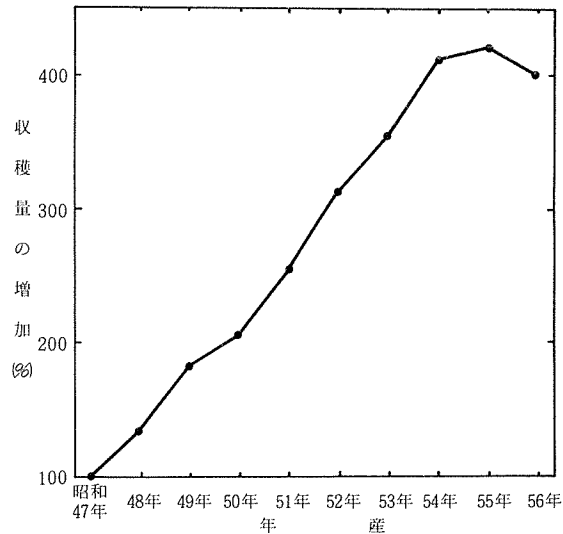
‘巨峰’について重視すべきもう一つの点は、新品種育成のための大切な育種源になっていることである。‘巨峰’の優れた果実の特性を受け継ぎ、しかも花振いが少なく、栽培が容易な新品種の育成が我が国ブドウの育種目標の一つとされている。‘巨峰’の芽条変異として‘黒王’や‘信濃ベリー’が登録品種となっている。‘巨峰’の自然受粉実生からは4X-1の異数体で無核の‘高尾’が選抜されている¹⁷²⁾。‘巨峰’を直接交配材料として育成された品種には‘ピオーネ’、‘レッド・クイーン’、‘尾鈴’などがある。交配、選抜の過程で‘巨峰’が用いられ、‘巨峰’の特性を強く受け継いでいる品種には‘伊豆錦’、‘紅瑞宝’、‘紅富士’、‘竜宝’などがある。

これらの新品種の中には‘巨峰’の血を引いて激しい花振いを示すものも認められている。花振いの原因を究明し、それに基づいた合理的な花振り防止法を確立し、‘巨峰’およびその関連品種群の生産安定をはかることは我が国ブドウ産業上の急務の一つであると思われる。

第2章 花房内における内生オーキシンの分布

第1節 緒言

オーキシンが多く種類の果実の結実、生長・発達、成熟および落果に関与していることは広く認められている^{15, 54, 56, 63, 94, 106, 128, 129)}。ブドウでも開花前から開花、果実の成熟に至るまでの生殖器官の生長過程におけるオーキシンの消長についての調査がなされている。Gustafson⁶⁴⁾は未開花の子房中のオーキシン含量を調査し、無核種のオーキシン含量が有核種より高いことを明らかにした。開花後の果粒の生長の調査では、内生オーキシンの含量は生長がさかんな時に高く、緩慢な時には低くなることが認められ、果粒が軟化して着色が始まるいわゆるベレーゾ



第6図 巨峰の収穫量の年次変化。昭和47年産の収穫量(10,500ton)を100としたその後の増加割合。(昭和55年度果樹生産出荷統計¹³⁴⁾および昭和56年度果樹生産出荷統計¹³⁵⁾に基づき作図)

ン (veraison)*以後はオーキシン含量は低くそのままの状態まで成熟に至ることが示されている^{48, 74, 130, 131)}。

一般に器官の脱離が起こる時、オーキシンの存在は離層形成に関わる最も重要な条件である。落葉または落果に際して、葉身または果実中のオーキシン含量が低くなると離層の形成が促進される^{2, 15, 68)}。外生的に付与してオーキシン濃度を高めると器官の脱離は抑制されるが、オーキシン濃度を高められるのは IAA だけではなく NAA や 2, 4-D などの合成オーキシンでも可能である²⁾。

離層部をはさんだ残存部と脱離部の両側の組織のオーキシン濃度の勾配も離層形成を左右する上で重要な条件である¹¹⁾。落葉に際して脱離する葉身側のオーキシン濃度を高めると落葉は抑制され、逆に残存する枝側のオーキシン濃度を高めると落葉は促進される。この考えは落果の際の離層形成にも適用できる。Luckwill¹⁰⁵⁾はリンゴの幼果の発達と内生オーキシンの消長に関して調査を行い、生長過程におけるオーキシン含量の変化は落果の周期性と一致し、オーキシン含量が低くなった時に落果が多くなることを示した。

ブドウでは‘コンコード’で果粒の生長過程の一部として内生オーキシンの消長と果粒の脱離に関して調査されている¹³¹⁾。それによるとブドウの生理落果は満開3日後に始まり約20日後には終わるが、落果が最も激しくなる満開6～7日後の2～3日前、すなわち満開4日後にオーキシンレベルは最低になった。この結果はブドウの満開直後の幼果の落果が内生オーキシンと深い関係をもつことを示唆するものである。

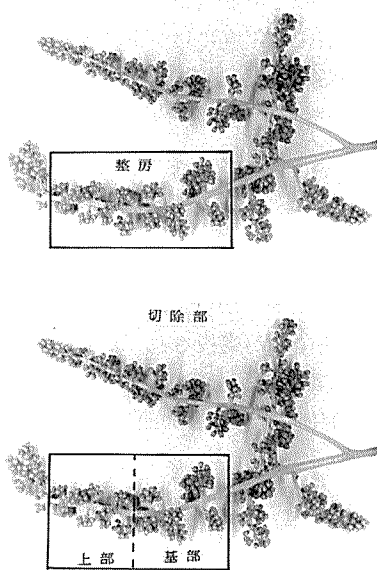
本実験においては‘巨峰’の開花始めから花振り終了までの花房における内生オーキシンの分布を調査し、花振りという器官の脱離現象にオーキシンがどのように関与しているかを追究した。

第2節 材料及び方法

花房中のオーキシン分布を調査するための材料はすべて山梨県勝沼町内田亀雄氏所有の‘巨峰’成木園から採取した。この園ではせん定、施肥、薬剤散布を含め、山梨県内における慣行的な栽培管理が行われていた。

供試材料の整房は満開予定日の5日前に1花房当たり120～130の小花を残すようにして行い、収穫時に1果房当たり30～35粒着粒し、350～400gの果房にすることを目標とした。

材料の採取は満開予定日の1週間前(5月24日)、開花開始期(5月27日)、満開日(5月31日)、開花終了日(6月5日)に行い、それ以後は



第7図 オーキシン抽出に使用した花房の各部位

上：整房花房

下：無整房花房

切除部は岐肩、主穂の基部の2～3段の支梗および主穂の先端部を含む。上部は整房花房に相当する部分の先端側。基部は整房花房に相当する部分の基部側。

*注：ブドウの果粒の生長は一般に2重S字生長曲線を示し、全生長期間を3つに分けて第1、第2および第3期と呼んでいる。第3期に入ると間もなく果粒は軟化して、やがて着色が始まる。この着色開始期をベレーゾン (veraison) と称する。

6月10日と6月15日に行った。ブドウの開花期間は温度や降雨などの環境条件によって異なるが、開花始めから満開に至るまで3～5日間かかり、同一樹内でも花房間に、また同一花房内においても小花により数日の差が見られる。本実験では1花房中の70～80%の小花が開花した時を満開とした。

整房を行った花房は以降そのまま、無整房の花房は第7図に示したように3つの部位に分けてそれぞれオーキシン抽出を行った。まず整房時に切除する岐肩、主穂の先端部と基部の2～3段の支梗(これらの部位を合わせて以下切除部という)、および整房後残すべき花房の中央部とに分けた。後者はさらに基部と先端部(上部)の2つに分けた。このように調整した材料は抽出に供するまで -25°C のフリーザー中に保存した。

オーキシン抽出の予備実験において、ブドウの花房は非常に多量のトリプトファンを含んでいることがニンヒドリンの呈色反応によって確かめられた。そこで本実験においてはトリプトファンが多量に含まれている場合のオーキシン抽出法である Atsumi ら¹⁴⁾の方法によった。

オーキシンの粗抽出に当ってはまず材料の各部位の穂軸、小花および果粒のすべてを一緒にして、酒石酸で pH3.5 にした飽和の80%の硫酸アンモニウム水溶液中で摩砕した。硫酸アンモニウムの量は材料の重さに10を乗じた体積とし、摩砕中の溶液の温度は 4°C 以下に保った。摩砕液からジクロロメタンで3回抽出を行い、ジクロロメタン層を回収した。ここで回収したジクロロメタンの量を測り、そのうちもとの材料の20gに相当する量を測り取って次の操作に移った。

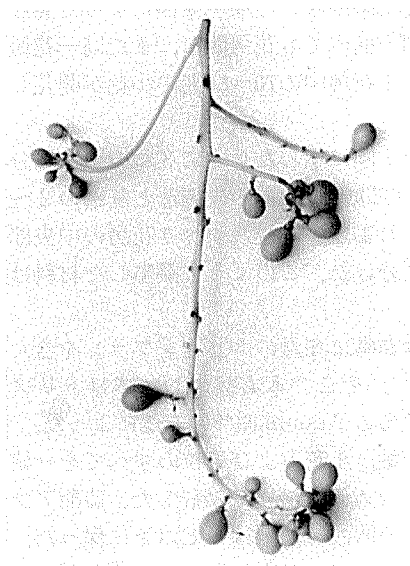
重炭酸ナトリウム溶液(pH8.0)でジクロロメタンから3回抽出を行い、重炭酸ナトリウム溶液の層を回収した。この重炭酸ナトリウムの層に酒石酸を加えて pH3.5 とし、等量の石油エーテルで1回洗った後、水層からジクロロメタンで3回抽出を行った。ジクロロメタン層を回収し、減圧下 36°C で濃縮乾固して粗抽出物を得た。

ペーパークロマトグラフィーのための濾紙には Whatman 3 MM (2 cm×40 cm) を用いた。濾紙の基部から6 cmの所に少量のジクロロメタンで溶かした粗抽出物を線状に添着した。この濾紙をイソプロピルアルコール：35%アンモニア水：水(10：1：1 v/v/v)の展開溶媒で上昇法により約20 cmまで展開した。抽出物の展開と同時に純品のインドール酢酸 (IAA) を同じ方法で展開し、その Rf 値と抽出物の Rf 値とを比較対照した。Rf 値の確認は275 nm の紫外光の照射、またはサルコフスキー試薬の呈色反応によって行った。

抽出物を展開した濾紙を10等分して生物検定を行ったところ、IAA の Rf 値(0.3～0.5)に相当する画分で強いオーキシン活性がみられたので、IAA に相当する画分だけを用いてオーキシンの活性を比較した。展開した濾紙上の IAA の画分に相当する部分を切り取り、5 mm角に細切して直径3 cmのシャーレに入れ、2 mlの水を加えて 60°C で10分間溶出を行った。

オーキシン活性の測定はエンバク (*Avena sativa* L., 品種：Victory) の子葉鞘の伸長試験により行った。エンバク種子の穎を取り除き、0.75%の寒天培地の上に胚を上にして播種した。 26°C 暗黒下で72時間発芽させた後に3～4 cmに伸びた子葉鞘を選び、弱い赤色光下で先端の3 mmを切除し、次の5 mmの部分10本づつを抽出物の IAA 画分を溶出した被検液上に浮かべた。 26°C 暗黒下で8時間培養した後に切片の長さを測定した。抽出物の測定と同時に、対照として純品の IAA を用い 10^{-8} ～ 10^{-4}M の濃度の溶液でエンバクの切片の伸長を測定した。

花房の各部位から抽出した粗抽出物は条件をそろえるためにすべての材料を同時に1回でペーパークロマトグラフィーにより展開した。そしてエンバクの子葉鞘による生物検定も、同一日に播種し、同一条件で培養したエンバクを用いて1回で検定を行った。



第8図 無整房花房における花振り。
満開3週間後。花房中央部の果粒はほとんど脱離し、先端部の開花の遅い部分にのみ着果している。

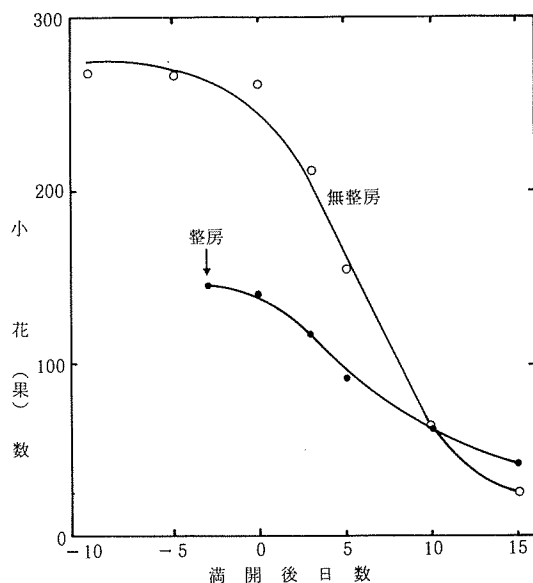
第3節 結 果

花房におけるオーキシン分布の実験は1975年から1977年まで3回繰り返したが、ほぼ同じ傾向の結果が得られたので本論文では主として1977年の実験結果について記載する。

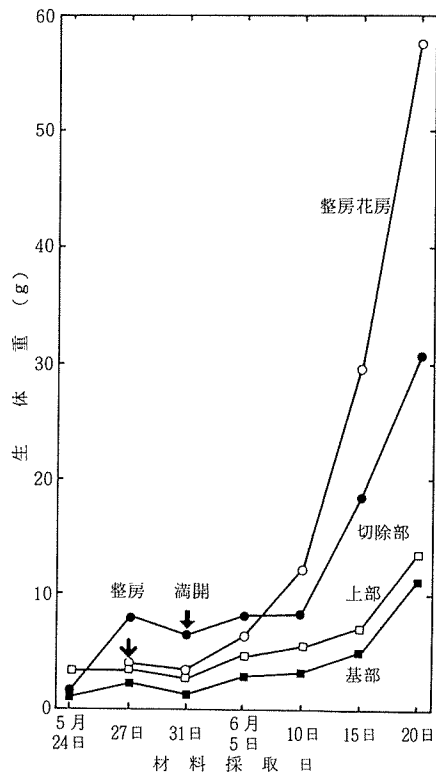
整房を行わなかった花房では激しい花振りが観察された(第8図)。花振りを起こした花房では主穂と岐肩の中央部にはほとんど結実しなかった。果粒が着生しなかった支梗は枯死し、遂には落下した。

整房を行った花房でも、また無整房の花房でも花振りは満開直後から始まった(第9図)。小花または幼果の脱離が最も激しかったのは満開3日後から10日後にかけてであった。整房した花房に満開15日後に残った果粒は40粒であり、無整房の花房では26粒であった。満開後15日を過ぎると花振りによる落果は少なくなった。

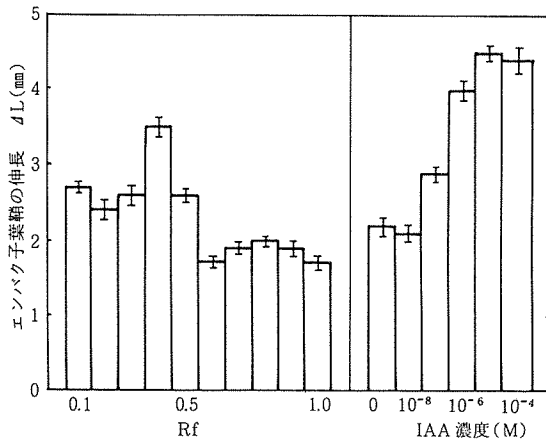
第10図には花房重の変化を示したが、整房を行った花房では満開10日以後急に花房重が増加し、整房の効果が認められるようになった。一方、無整房花房においては開花始めから満開5



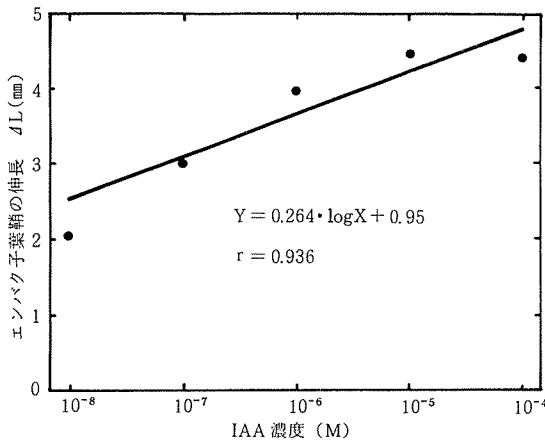
第9図 満開10日前から満開15日後までの花房中の小花(果)数の変化。



第10図 整房花房および無整房花房の各部位の生体重の変化。



第11図 抽出物の酸性画分を展開したペーパークロマトグラムのRf値におけるエンバクの子葉鞘により測定したオーキシン活性(左),とインドール酢酸の濃度によるエンバク子葉鞘の伸長(右)。生物検定に用いたエンバクの子葉鞘の長さは5mm。カラム中の縦線は標準誤差を表わす。



第12図 インドール酢酸の 10^{-8} Mから 10^{-4} Mまでの濃度に対するエンバク子葉鞘の伸長の回帰直線,生物検定に用いたエンバク子葉鞘の長さは5mm。

日後までは切除部が一番重かった。これは整房処理によって除去される小花の数が、整房後に残存する小花数より多かったからである。開花開始期から満開日まで、整房と無整房の両区とも花房各部の重量の増加は認められないか、または減少した。これは開花に際しての花冠の脱落と、早く開花した小花の花振いによるものと思われる。無整房の花房においても満開10日後からは急激に果実の肥大が始まった。

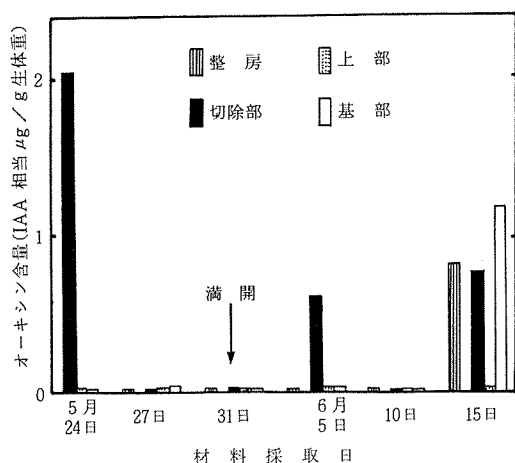
花房からの粗抽出物をペーパークロマトグラフィーで展開し、10等分して各画分のオーキシン活性を測定したところ、Rf0.4を中心に活性がみられた(第11図)。同時に展開した純品のIAAはRf0.37に位置した。したがって本実験では純品のIAAに相当するRf値の画分を取り出し、オーキシン画分として生物検定に供した。

純品のIAAを用いてエンバクの子葉鞘の伸長に対する濃度検量線を求めると、 10^{-8} Mから 10^{-5} Mまでは直線的増加がみられた(第11図)。 10^{-8} Mから 10^{-4} MまでのIAA濃度に対するエンバク子葉鞘の伸長量の回帰式は $Y = 0.264 \cdot \log X + 0.95$ となり、相関係数は $r = 0.936$ の高い値を示した(第12図)。

第13図に示すように、整房を行った花房から抽出したオーキシン量は開花始めから満開10日後まで低く、IAA相当量で生体重1g当り14~33ngの範囲にあった。満開15日後には1,025ngに増加した。

無整房花房においては切除部のオーキシン含量は満開1週間前から満開15日後の花振い終了時までの間に大きく変化した。すなわち、開花前のオーキシン含量は非常に高く、IAA相当量で生体重1g当り2,060ngに達した。満開5日後と15日後のオーキシン含量も高く、それぞれ1,125ngと925ngであった。それ以外の時期は低く、開花始めが22ng、満開日が48ng、満開10日後が21ngであった。無整房花房における主穂の中央部のオーキシン含量は基部、上部とも満開1週間前から満開10日後まで低く、11ngから53ngの範囲内であった。

満開15日後には整房花房と、無整房花房の切除部および基部においてオーキシン含量が高く、整房花房で1,025ng、無整房花房の基部で1,275ngであった。



第13図 花房各部位におけるオーキシシン含量の変化。

第4節 考 察

多くの果樹において、早期生理落果は一般に満開後1～2か月の間に起こり、種類によって特有の落果の時期的変化がある¹²²⁾。ところがブドウにおける生理的落果（花振り）の様相は他の果樹類と異なっている。品種によりやや違いはあるが、生理的落果は満開2～3日後から始まり5～8日後に最高となり15～20日後でほぼ完了し、それ以後はほとんど落果しない^{122, 131)}。落果のための過程は開花直後に始まり、満開時に花冠が脱落した時にはすでにかなり進んでいることが認められている⁴⁹⁾。ブドウの花粉管が受粉後胚珠へ到達するには約24時間を要し^{122, 140)}、胚乳核の分裂は満開後2

～4日から始まる^{140, 147)}。‘コンコード’の子房中のオーキシシン活性は珠心の発達がさかんになる満開10日後から急に高まり、果実の生長が目立つようになるのも満開10日以降である¹³¹⁾。このように満開直後の花振りが激しい時期には種子形成や果肉の発達がまだ十分に進行していない。

リンゴの生理落果の調査では種子のオーキシシン含量の変化が落果と深く関係することが知られているが¹⁰⁵⁾、ブドウの花振り時において落果を左右する組織、または器官を指摘することは難しい。

本研究における花振りとオーキシシンとの関係は開花前から満開2週間後までの材料を用いて調査した。この時期にはまだ幼果内の器官の分化は進んでおらず、種子と果肉とを別けてオーキシシンを抽出することは困難である。したがって個々の果粒の生長より花房全体の発達を重視し、花房中のオーキシシンの分布に関して調査を行い、オーキシシンが花振りに関係する重要な生長調節物質の一つであることを明らかにした。

Coombe⁴⁸⁾は‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’や‘エンペラー’のような有核品種でも、‘サルタナ’や‘ブラック・コリンズ’のような無核品種でも満開直後にはオーキシシン含量は低いことを示した。有核の‘コンコード’では満開時のオーキシシン含量は低く、果実の急激な生長が始まる満開15日後から増加している¹³¹⁾。有核の‘デラウエア’においても満開時にはオーキシシン含量は低く、満開1週間後に増加がみられている⁷⁴⁾。Itoら⁷⁵⁾は有核の‘デラウエア’を用いて満開20日前から成熟に至るまで10日間隔に果実中のオーキシシン活性の消長を調査し、満開20日前のオーキシシン活性の相対値を100とすると満開時には9に低下することを示した。

満開時に花中のオーキシシン活性が低下することはブドウ以外の花でも認められている。Söding¹⁵⁹⁾は *Cephalaria*, *Heliopsis*, *Calandrinia* の花において開花始めから満開期にかけて拡散オーキシシンの活性が低下することを認めている。

本実験では整房を行った花房では開花期間中のオーキシシン含量は低く、満開15日後から増加した。無整房の花房の中央部のオーキシシン含量の変化も整房花房とほぼ同じ傾向を示した。また無整房花房の切除部のオーキシシン含量が、満開1週間前と満開5日後に大きく増加した。満開15日後には無整房花房の上部以外の各部のオーキシシン含量が急激に増加した。整房花房、無

整房花房の切除部および基部のオーキシン含量が増加したのは花振い終了後に花房に残って受精した果粒から抽出されたオーキシンによるものと思われる。無整房花房で果粒が最も多く落ちた部分は主穂の中央部であり、主穂と岐肩の先端部には着粒しやすい。無整房花房の上部で満開15日後にオーキシン含量が低かったのは抽出に用いた果粒数が少なかったからである。すなわち、オーキシン抽出のための材料は小花あるいは果粒、および穂軸などすべてを含めて摩砕し、抽出過程の途中で材料 20 g 分を取り出して粗抽出物として生物検定を行ったので、花振いが激しかった部分では果粒数が少なく抽出に用いた材料中に占める穂軸の割合が高くなったのが原因と考えられる。

Nitsch ら¹³¹⁾の‘コンコード’を用いた研究では果粒中のオーキシン含量は満開直後に 100 ~ 200 ng/g 乾物重であり、満開15日後の1/10にすぎなかった。彼らは満開直後にはオーキシン含量が低くても、同一花房内で近接する果粒間に大きな含量差がなければ落果は起こらないと推測している。一方、同一花房内で早く開花、受精して発達を始めた果粒では他の小花に先立ってオーキシン含量は高まると考えられる。それらの果粒より遅れて開花し、受精した果粒はオーキシン含量が低いうちに、前者の生長が進んだ果粒との間の大きなオーキシン含量の差により落果を強いられた可能性が考えられる。Nitsch ら¹³¹⁾が推測したように果粒間のオーキシン含量の差が花振いを誘起する要因の一つであるとするならば、本研究で明らかにした花房各部位のオーキシン分布の差が花振いと強く関係していることも納得できることであろう。

一般にブドウでは同一花房内の小花が一斉に開花して満開に至るわけではなく、開花始めから満開までは4~5日かかり、最初に開花した小花と最後に開花する小花では約1週間の差がある。さらに開花は花房の中央かそのやや上部の小花から始まり、順次上方と下方に進み、岐肩と主穂の先端部が最も遅れて開花する⁸³⁾。したがって花房中には发育段階の異なったいろいろな生理的条件をもつ小花や果粒が混在していることになる。このような状況ではオーキシン生成の状態が花房の部位によって異なり、当然ながら花房内のオーキシン分布に不均衡が生ずる。無整房花房の切除部でみられたような、花房の一部でのオーキシン含量の急激な増減は花房内におけるオーキシン分布の不均衡を引き起こし、花振いの原因の一つになっているものと思われる。

頂芽優勢性の理論¹⁶³⁾をブドウの花振いに適用すれば、無整房花房の切除部に含まれる主穂と岐肩の先端部の高いオーキシンレベルが花房中央部の小花や果粒の生長を抑制していると考えられる。オーキシンレベルが高い切除部を整房の際除去すると、花房中央部におけるオーキシン含量は開花期間中低いまま一定に保たれ、果実の均質な生長が続き、花振いを起こさなかったものと考えられる。

しかし花房内における開花は花房の中央部から始まり、主穂と岐肩の先端部が一番遅いにもかかわらず、花振い終了後に残った果粒は遅く開花した部分の果粒であった。これは Nitsch ら¹³¹⁾がいう先に生長を始めた果粒が遅い果粒の生長を抑制することと矛盾する。花房内のオーキシンの分布以外に花振いの原因となる要因があることが示唆され、オーキシンの移行の調査の必要性が生じた。

実際栽培で開花前に行われる整房作業は開花時期がそろった花房中央部の小花を残すように配慮されており、花房内のオーキシン分布の不均衡を減少させることになり、花振いを防止する上においてきわめて合理的な栽培管理といえる。

アブサイシン酸 (ABA) は離層形成促進物質としてワタの果実から分離されて¹⁰⁴⁾以来、植物の各器官の脱離に関与する基本的な物質であるとされてきた^{8, 9, 42, 95, 109, 133)}。しかし同一材料を用いても実験系によって効果が異なり、エキスプラントを用いた実験では ABA の離層形成促

進効果は顕著であるが, intact の材料では効果がなかったことが報告されている¹³²⁾。外生的に与えた ABA が効果を示すためには非常に高濃度で処理されなければならない^{44, 109, 132)}。ブドウの摘果剤として ABA を利用しようとして満開 2 週間前と満開期に ABA 溶液で花房を処理したところ 100ppm, または 1,000ppm という高濃度でのみ効果があったという¹⁶⁸⁾。

本研究においても予備的に内生 ABA の抽出と生理活性に関して調査を行ったが, 極めて低い濃度であり, 花振いに関与する程の活性はないと判断されたので, 本論文には取り上げなかった。

第 3 章 花房内におけるオーキシンの移行

第 1 節 緒 言

先に行った‘巨峰’の花房内のオーキシン分布を調査したところ, 花振いの激しかった無整房の花房においてオーキシンの分布に著しい不均衡がみとめられ, この不均衡が花振いを引き起こす原因の一つと考えられた。

Nitsch ら¹³¹⁾は満開直後のブドウの花房内にオーキシン含量が大きく異なる果粒が近接して混在すると, オーキシン含量が低い果粒の落果が促進されると推論している。すなわちオーキシン含量は低くても, 各果粒間のオーキシン含量がほぼ同じであれば落果は抑制されるという。このことは花房内におけるオーキシンの濃度差が果実の離層形成と関係していることを示唆している。花房内における小花の開花順序と, 花房内における花振いの部位を考慮すると, オーキシンの分布と濃度差のみでは花振いの原因を十分に説明できない。そこでオーキシンの濃度差によるオーキシンの移行に関して調査する必要性を認めた。

落葉に際しては一般に葉身側のオーキシン濃度を高めると落葉が促進されることが知られている¹⁰⁾。ブドウの花振いも小花あるいは果粒が離層形成により脱離することと思われるので, 穂軸側から果粒へのオーキシンの移行が多ければ花振いが促進される可能性が強い。

植物体内におけるオーキシンの移行が求基的であることは良く知られている^{61, 62)}。Coleus では生長の段階によりオーキシンの移行の方向が変わり, 栄養生長をしている茎の先端部と中央部における求基的移行と求頂的移行の比はそれぞれ 6.1 : 0 と 2.0 : 0 であるが, 開花している茎では 4.2 : 1.8 と 2.9 : 1.5 であったという⁹⁶⁾。トマトでは受粉, 受精後には求基的に移行するオーキシンの 1/4~1/5 の量が求頂的に移行するようになったことが観察されている¹⁵⁴⁾。

本実験においては開花始めから花振い終了までの花房の穂軸におけるオーキシンの移行方向の変化を調査し, 花振いとの関係を追究した。

第 2 節 材料及び方法

本実験に供試した材料は岡山大学農学部附属農場の‘巨峰’樹から採取した。整房は満開予定日の 2~3 日前に行った。花房の採取は満開予定日の 10 日前 (5 月 25 日), 5 日前 (5 月 29 日), 満開日 (6 月 2 日), 満開 5 日後 (6 月 7 日), 10 日後 (6 月 12 日), および 14 日後 (6 月 14 日) に行った。5 月 29 日の材料採取時には, 園全体で平均的な段階であった満開予定日 5 日前の花房と, 発育が進んで満開に近い状態の花房とを採取した。材料の採取は午前 8 時から 8 時 30 分までの間に行い, 常温のまま直ちに広島大学へ運び, 材料採取後 3 時間以内に花房中におけるオーキシンの移行の実験を開始した。

整房した花房では主穂の穂軸の中央部から 5 mm の長さの切片を 4 本, 無整房の花房では主穂

の穂軸の先端から1/3の部分と、基部から1/3の部分からそれぞれ5mmの長さの切片を4本ずつ切り出した。整房花房、無整房花房それぞれを4花房供試し、各部位から得た16本の切片のうち8本を求基的移行の調査に、残り8本を求頂的移行の調査に用いた。切片をスライドガラス上に水平に横たえ、切り口が乾燥しないように直ちに湿室内に入れた。この時切片の花房中での上下の方向を明らかにしておいた。

$2 \times 10^{-4}M$ の濃度の IAA- $1-^{14}C$ 溶液 (specific activity 2.7Ci/mole, Amersham, The Radiochemical Centre) を寒天が1.5%になるように溶かし、 $5 \times 5 \times 2mm$ の切片にしたものを放射能の donor として用いた。receptor には1.5%の寒天を $5 \times 5 \times 2mm$ の大きさに切って使用した。

オーキシンの求基的移行の調査は穂軸切片の先端側の切り口に donor 寒天片を、基部側の切り口に receptor 寒天片を密着させて行った。求頂的移行の調査では、逆に切片の基部側の切り口に donor 寒天片を、先端側の切り口に receptor 寒天片を密着させた。このように先端側、基部側の切り口に donor、または receptor 寒天片を着けた穂軸の切片を湿室、暗黒28°Cで3時間静置した。3時間後にそれぞれの部位の切片に着けた8個の receptor 寒天片を Bray 試薬³⁰⁾に浸し、24時間以上室温に放置した後、液体シンチレーションカウンターで放射能を測定した。

receptor 寒天片に移行した放射能が IAA- $1-^{14}C$ に起原するものであることを確認するために6月12日に採取した材料を用いて調査を行った。20本の穂軸切片を用いて3時間求基的移行と求頂的移行を行わせた後に receptor 寒天片を回収した。直ちに寒天片を4°Cの100%エチルアルコールに浸漬し、4°Cで48時間放置して、移行した放射性物質を抽出した。抽出液を減圧濃縮後、重炭酸ナトリウム水溶液 (pH8.0) に溶解させ、ジクロロメタンで3回抽出し、このジクロロメタン層を塩基性画分とした。一方水層は酒石酸で pH3.5 にし、ジクロロメタンで3回抽出してこの画分を酸性画分とした。

塩基性画分、酸性画分とも減圧濃縮した後に、それぞれの抽出物を Whatman 3MM ペーパークロマトグラフィー用濾紙 (2cm×40cm) の基部から6cmの所に線状に添着した。この濾紙をイソプロピルアルコール：35%アンモニア水：水 (10：1：1 v/v/v) の展開溶媒で上昇法により約26cmまで展開した。濾紙を乾燥させた後、展開した部分を20等分し、それぞれ1画分ずつを Bray 試薬に浸漬した。24時間以上室温に放置した後に液体シンチレーションカウンターで放射能を測定した。

第1表 花房上部と基部における ^{14}C -IAAの求基的移行と求頂的移行 (cpm) およびその比

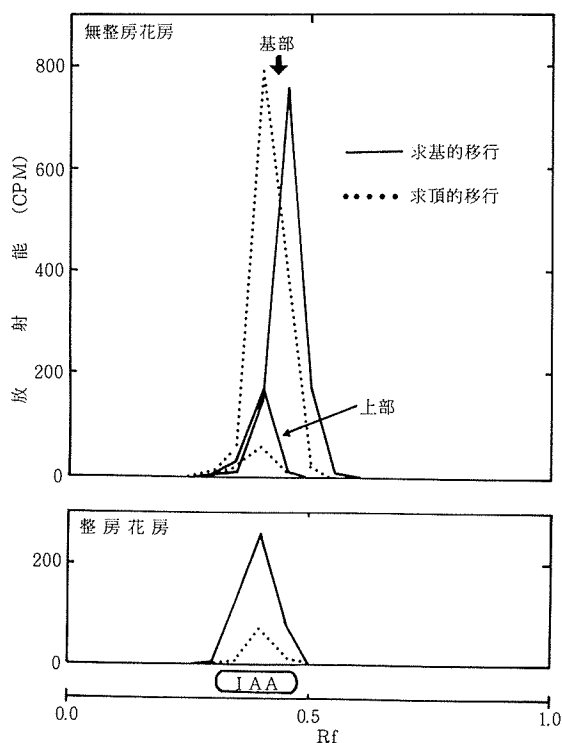
採 取 日	無 整 房			整 房			整 房		
	花 房 上 部			花 房 基 部			花 房 基 部		
	求基的 移行	求頂的 移行	比	求基的 移行	求頂的 移行	比	求基的 移行	求頂的 移行	比
5月25日	154.5	80.1	1.92	286.6	79.7	3.60			
5月29日 (満開5日前)	143.8	50.4	2.85	567.2	149.9	3.78			
5月29日 (満開直前)	111.8	55.0	2.03	435.9	430.3	1.01			
6月2日 (満開)	351.6	351.4	1.00	338.8	369.3	0.92	1202.0	335.7	3.58
6月7日	191.4	189.2	1.01	1327.6	1488.9	0.89	2704.7	1153.5	2.34
6月12日	585.2	125.8	4.65	1826.0	1415.3	1.92	962.1	207.1	4.65
6月16日	1619.7	427.1	3.79	2668.6	1229.0	2.17	3476.5	1813.0	1.97

同時に純品の IAA を展開し、ペーパークロマトグラフィー上の Rf 値と、20等分した抽出物の各画分の放射能の測定値を比較し、移行した物質が IAA-1- ^{14}C に起原するかを検討した。

第3節 結 果

開花期間中の‘巨峰’の花房内におけるオーキシンの移行を調査した結果を第1表に示した。開花前の5月25日と5月29日の未整房の花房中のオーキシンの移行は求基的移行が求頂的移行を上回っていた。求基的移行と求頂的移行の比をみると、最も低い値を示した5月25日の花房先端部（上部）でも1.92でありほぼ2倍に近かった。

無整房の花房においては満開直前から満開5日後までの間に求基的移行と求頂的移行の比が低下して、1をわずかに上回るか、あるいは1以下になった。5月29日には開花に数日の時間的ずれがあることを利用して、満開5日前のつぼみが多い花房と、小花の開花が進み満開近くになっている花房とを採取してオーキシンの移行を調査した。その結果同日に採取した花房でも開花が進んだ花房では求基的移行と求頂的移行の比が明らかに減少していた。すなわち、花房上部では満開5日前に2.85であったのが満開近くなると2.03になり、花房基部では3.78から1.01に減少した。また、求基的に移行した放射能の絶対量も開花が進むと減少し、花房上部で144cpmから112cpmに低下し、花房基部では567cpmから436cpmになった。求基的移行と求頂的移行の比は満開日および満開5日後にはさらに小さくなり、花房基部ではそれぞれ0.92と0.89を示し、1以下になった。満開



第14図 receptor 寒天片から抽出した酸性画分の物質ペーパークロマトグラム上の放射能。同一条件で展開したインドール酢酸の純品のペーパークロマトグラム上の位置を (IAA) で示した。

と0.89を示し、1以下になった。満開10日後と14日後には求基的移行が再び優勢になり、花房基部でもその比は1.29および2.17になった。

整房は5月30日に行ったが、供試材料では満開2～3日前に当たっていた。整房を行った花房では満開日から満開14日後まで常に求基的移行が求頂的移行より優勢であった。その比が最も低い満開14日後でも1.97で2に近い値であった。満開日から満開5日後までは無整房花房では比が1に近いか1以下になったが、整房花房ではそれぞれ3.58および2.34の高い値を示した。求基的に移行したオーキシンの絶対量は花房基部では満開日に最低の339cpmを示し、満開後5日以降は約4倍に上昇した。調査期間中に求基的移行したオーキシンの絶対量は満開日を除き花房基部の切片の方が花房上部の切片より多かった。

無整房花房においては花振いは満開日の6月2日にすでにみられ、満開5日後の6月7日から10日後の6月12日にかけて最も激しく、それ以後は少な

くなった。オーキシンの求基的移行と求頂的移行の比が1前後に低下したのはこの花振いが激しい時期であった。

切片を切り出した穂軸の部位や移行の方向に関係なく、ペーパークロマトグラム上にみられた放射能のピークは純品の IAA の Rf 値と一致した。このことから receptor 寒天片に移行した放射能物質は明らかに IAA-1- ^{14}C 起原のものであったといえる(第14図)。また、本実験では receptor 寒天片に移行した物質をエチルアルコールで抽出し、ペーパークロマトグラフィーで分画して、放射能を検出したが、その限りでは移行した IAA は他の物質へ転換していなかったといえる。

第4節 考 察

内生オーキシン、または外から与えたオーキシンが植物体内、またはエキスプラント内を移行する時には、求基的移行が求頂的移行より優勢であることが多くの研究者によって報告されている^{61, 62)}。求基的移行であれ、求頂的移行であれオーキシンの移行を維持するためにはオーキシンが継続的に供給されることが必要であり、ある一定の濃度の範囲では donor のオーキシン濃度が高い程移行する量は多くなる^{61, 62)}。

本実験において求基的に移行したオーキシンの絶対量の経時的变化を第2表でみると、満開直前から満開期にかけて減少し、その後は3～4倍に増加した。満開期には花が生成するオーキシン量が少なくなるため^{74, 75, 159)}、‘巨峰’からのエキスプラントにおいても移行の絶対量が減少したものと思われる。

整房を行った花房では満開期以後常にオーキシンの求基的移行が優勢であった。また無整房花房においても満開期と満開5日後以外は求基的移行が優勢であった。前章で述べた花房内のオーキシン分布の調査では開花始めから満開10日後までの花房のオーキシン含量は IAA 相当で生体重 1g 当り 14～48ng という低い値であった。このような低いオーキシン量であってもオーキシンの移行を維持するのに足りる量だと思われる。

本実験で得られたオーキシン移行の求基的移行と求頂的移行の比は、満開直前の5月29日から、満開日および満開5日後の6月2日を除き、最も低い5月29日の花房上部でも1.92であり、最も高い値は6月12日の整房花房での4.65であった。*Coleus* を用いての実験では開花している茎の頂部で得られたオーキシン移行量の比は4.2:1.8、すなわち2.33であった。また開花期のトマトの花梗を供試した実験で求められた比は3～5であったという¹⁵⁴⁾。これらの結果および本実験の‘巨峰’で得られた結果は、開花前から結実初期までの間のオーキシンの求基的移行と求頂的移行の比はおおよそ2～5の範囲にあることを示唆している。

Leopold と Guernsey⁹⁶⁾によれば植物の発育相によりオーキシン移行の様相は異なり、*Coleus* の栄養生長を続けている茎ではオーキシンの求基的移行が圧倒的に多く、若い茎の頂部における求基的移行と求頂的移行の比は6.1:0であったという。これに対し、開花している茎の頂部では求頂的移行が多くなりその比は4.2:1.8となった。また、生長が進んだ茎の基部では求基的移行に対して求頂的移行がふえ、この部分における移行の比は栄養生長をしている茎で2.0:1.1、開花している茎では2.0:2.0、すなわち1.0であったと報告されている。‘巨峰’の無整房花房の満開期から満開5日後にみられた1前後にまで減少した移行の比が花房の age の進行によるものならば、この時期に1近くにまで低下した比はその後になってもそのまものはずである。ところが満開10日後には花房上部で4.65、花房基部でも1.29と求基的移行が再び優勢になった。したがって開花期から花振り期にかけての求基的移行と求頂的移行の比の減少は花房の age の進行によるものではないと考えられる。本実験において求基的移行と求頂的移行の比

が 1 前後の値に低下したのは無整房花房の満開日直前から満開日 5 日後までの間であった。この時期は受精の直前・直後に当り、胚珠の発達はまだ開始されていない時期であるから^{13), 14)}, この移行の比の低下を受精による種子形成と結びつけて考えることはできない。

前章では満開期を中心とした各時期の花房内におけるオーキシン濃度の分布を報告したが、無整房花房では開花期の前後に切除部にあたる花房の先端部と岐肩部のオーキシン濃度が異常に高くなることを指摘した。このようなオーキシン濃度の不均衡をもたらす原因は不明であるが、時期をほぼ同じくして起こるオーキシンの移行の比の低下とは表裏一体の関係をもつ現象と思われる。したがって開花期以降に起こる花振りと深く関係していることは疑いない。

オーキシンが離層形成と深い関係があることは古くから知られている⁸⁾。離層形成部をはさんだ基部側にオーキシンを与えると離層形成が促進され、逆に離層形成部の先端側、すなわち脱離部にオーキシンを与えると離層形成が抑制される¹⁰⁾。先端の脱離部に与えたオーキシンが離層形成を抑制するのは先端部から基部へオーキシンの移行が維持されるためだと考えられている²⁷⁾。さらに Addicott ら¹¹⁾は相対的に高いオーキシンレベルが離層形成部をはさんで先端側に存在すれば離層形成を抑制するという、いわゆる離層形成における勾配説を提唱した。

果房内の果粒が正常に生長している時にはオーキシンの移行は求基的であると考えられ、果粒から果梗を経て穂軸へ、穂軸では先端部から基部の方向へ移行するとみなされる。本実験で観察された移行の比の低下は逆に穂軸の側から果粒の側に向ってオーキシンが移行している可能性をうかがわせる。このことは果粒と穂軸との間の離層形成部をはさんで、果粒側のオーキシンレベルが穂軸側より低くなったことを示唆する。オーキシンの求基的移行と求頂的移行の比の低下に伴って花振りがみられることは、果粒側のオーキシンレベルが穂軸側より低下するために離層形成を促し、小果あるいは果粒の脱離、すなわち花振りを招くと解釈される。このことは花振りの際の離層形成は Addicott ら¹¹⁾の離層形成におけるオーキシンの勾配説と軌を一にするものといえる。

満開 1 週間前と満開 5 日後に高いオーキシンレベルを示した岐肩と主穂の先端部（切除部）を除去することにより、整房花房では満開期から花振り期までオーキシンレベルを低いけれども一定に維持した。こうして同一花房内でオーキシン分布に高低差を生じなかったことが、求基的移行を常に維持し離層形成を抑制した理由と考えられる。

本研究により無整房花房では、オーキシン分布の不均衡が通常のオーキシン移行の方向を乱し、離層をはさんで先端側と基部側のオーキシンレベルを逆転させるために、花振りを招くことが示唆された。さらに整房処理はオーキシンが異常に高い部分を除去することにより、花房内のオーキシン分布の不均衡を正し、オーキシンの正常な求基的移行を保たせ、花振りを防止していることが明らかにされた。従来経験的に行われてきた整房作業の花振り防止の機作が本研究により説明づけられたのである。

第 4 章 花房からの内生エチレンの発生

第 1 節 結 言

植物の器官の脱離の機作は既知の植物ホルモン類によって説明することが可能である。オーキシンはその有無、および部位による偏在によって離層形成を遅延させたり、促進させる主要な物質であり、エチレンは離層形成をさらに促進して器官脱離を完成させるために効果的な物質である。アブサイシン酸(ABA)も器官の脱離を促進する物質であるが、その作用機作はオー

キシンやエチレン程直接的ではない⁹⁵⁾。そのため ABA よりもエチレンがオーキシシンとともに器官の脱離を制御する重要な物質であることが多くの報告によって認められている^{54, 77, 133, 148)}。

インゲンマメ、ヤマザクラおよびアメリカザタの葉柄のエキスプラント⁷⁷⁾、ブッソウゲのがく片下部の花梗のエキスプラント¹⁶⁰⁾では離層形成部を含むエキスプラントからのエチレン発生量が多く、エチレンの発生は離層形成直前から離層形成が進行している間増加し、器官脱離完了後に最高に達した。

ワタ^{3, 69, 70, 101, 102)}とオクラ¹⁰²⁾の幼果は落果の直前に高いレベルのエチレンを発生した。オウトウのジューンドロップによる落果、リンゴとラズベリーの成熟果の落果の際にもエチレンの発生がみられた²⁸⁾。

外生的にエチレン濃度を高めた環境下では器官の脱離が促進される。ワタのエキスプラントをエチレングス内におくと落葉が促進され、通気してエチレングスを除去すると落葉の程度が軽減される³⁾。Heilman ら⁷⁰⁾はワタの花と幼果が発生するエチレンが同じ植物体の花や幼果の脱離を誘起することを見出した。また、圃場で栽培中のワタの植物体をプラスチックの袋でおおい、その中へエチレンを加えると幼果の落果が促進されることを示した。

エチレン発生剤であるエセホン ((2-chloroethyl)phosphonic acid) の処理によっても器官の脱離を促進することができる^{57, 92, 93, 171)}。エセホンによる器官脱離の作用機作はエセホン由来のエチレンによっているのではなく、エセホンによって生成を刺激された内生エチレンによっている可能性も示唆されているが¹⁷¹⁾、エチレンが器官の脱離を制御している物質の一つであることに変わりはない。

Cooper ら⁵⁴⁾は種々の作物の落果と落葉を促進させるには植物体からのエチレン発生を促進する化学物質の使用が必要であるとした。

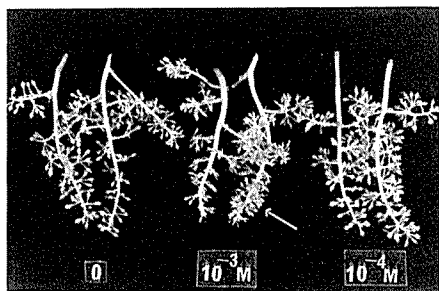
エチレンによる器官脱離の機作は離層形成部の細胞の原形質からセルラーゼの分泌を増加させることであり、これにより細胞壁の崩壊を促進することにある^{5, 6, 55, 71, 100)}。たとえば、‘シャムーティ’ オレンジの落葉ではエチレンがセルラーゼとポリガラクトツロナーゼの分泌を誘導し、その結果細胞壁が溶解して落葉するという過程が示されている¹⁵¹⁾。このようにエチレンは離層形成とそれに引き続く器官脱離に重要な働きをしていることが広く理解されている。

一方、AVG (L- α -(2-aminoethoxyvinyl)glycine) は比較的低濃度でエチレンの発生を抑制し¹⁵⁰⁾、オーキシシンやサイトカイニンによって誘起されるエチレンの発生も抑制する^{150, 176)}。AVG の作用機作はS-アデノシルメチオニン (SAM) がエチレンの前駆物質である ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) へ変換する経路を抑制するといわれている^{98, 173)}。AVG を切り花のカーネーションに処理するとエチレンの発生を抑制し、花の寿命を長びかせることができたという¹⁶⁾。収穫1ヵ月前のリンゴに AVG を処理することにより成熟の遅延、収穫期前の後期落果の抑制および果梗と結果枝との接着力の増加がみられている¹⁸⁾。

Inaba ら⁷⁴⁾はエチレンと花振いとの関係は追究していないが、ブドウ‘デラウエア’において果実の生育過程の中で満開日に最も高いエチレン発生を認めている。本実験においては‘巨峰’の開花始めから花振いの時期にかけて花房からのエチレンの発生を調査し、花振いとの関係を検討した。また、エチレンの発生阻害物質である AVG の処理がエチレン発生に及ぼす影響と、花振い防止に対する効果についても調査した。

第2節 材料及び方法

本研究の材料は佐賀大学農学部附属農場の‘巨峰’園で採取した。用いた‘巨峰’樹は11年生で、4本主枝仕立てで、平棚で栽培されている樹勢中位の樹であった。栽培管理は佐賀県内



第15図 AVG処理の濃度が開花と花冠の脱離におよぼす影響。開花の時期には影響を与えなかったが 10^{-3} Mの濃度のAVGで処理した花房では満開直後の花冠の脱離が不良であった(矢印)。

の慣行的な方法によった。

花房に散布するAVGの濃度を決定するための予備実験で、 10^{-3} Mの濃度では薬害と思われる異常が認められた。第15図でみられるように 10^{-3} MのAVGを散布した花房では花冠が正常に反転せずに子房上に着いたまま枯死し、その子房は花冠を着けたまま落下した。 10^{-4} Mの濃度では外観上目立った変化は認められなかった。

満開予定日の7日前に 3×10^{-4} Mの濃度のAVG (L- α -(2-aminoethoxyvinyl)glycine, Fluka AG, Chem.) に展着剤としてTween20を0.05%になるように加えた水溶液を小型噴霧器で花房に十分散布した。AVGの散布はさらに満開

予定日4日前および満開日の5日後の合計3回行った。満開予定日4日前と満開日の5日後に用いたAVG溶液の濃度は最初の処理の時の $1/3$ の 10^{-4} Mの濃度とした。

整房は開花開始時、すなわち満開日の3～4日前に行った。1花房に残す小花数の目標は140とした。

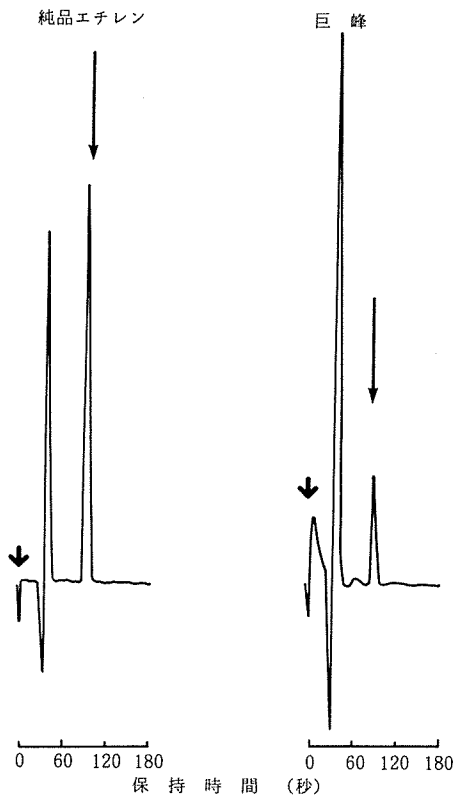
材料の採取は満開予定日の10日前(5月19日)、5日前(5月24日)、3日前(5月26日)、満開日(5月29日)、満開3日後(6月1日)、5日後(6月3日)、10日後(6月8日)および15日後(6月13日)に行った。開花の状態に花房ごとに多少のふれがあったので、均一な状態の花房を採取するように注意した。

予備実験において花房からのエチレン発生は材料を採取する時間と、材料採取時の温度の影響を受ける傾向が見出された。1日のうちの採取時間にかかわらず、高温時に採取した花房のエチレン発生量は高く、低温時に採取した場合は低かった。LipeとMorgan¹⁰²⁾によるとワタの果実からのエチレン発生には日変化があり、夜間のエチレン発生はほとんど認められなかったという。したがって時間と温度の影響を避けるために、本実験においては材料の採取を午前7時から7時30分までの早朝に限って行った。この材料採取期間中の気温は $17 \sim 22^{\circ}\text{C}$ の範囲であった。

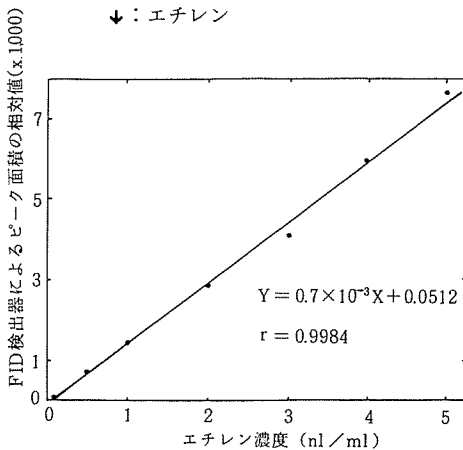
採取した材料を直ちに佐賀大学農学部を持ち帰り、花房から発生するエチレン量を測定した。25g以上の材料を1,400mlのガラス製セプタブルフラスコに入れて密封した。材料は最低25gになるように準備したが、重量を調整するために花房の一部を切り取って使用するようなことはしなかった。これは切断によりエチレンが発生することが知られており¹⁷³⁾、その影響を避けるためである。材料は3個のセプタブルフラスコに入れ、3反復の測定を行った。

材料を入れたセプタブルフラスコを 25°C 、暗黒の条件下に2時間置いた後、ヘッドスペースのガス中のエチレン測定を行った。圃場での材料採取から実験室への搬入、重量測定、セプタブルフラスコへの密封までは50～60分を要したので、エチレン測定時は材料採取後約3時間であった。

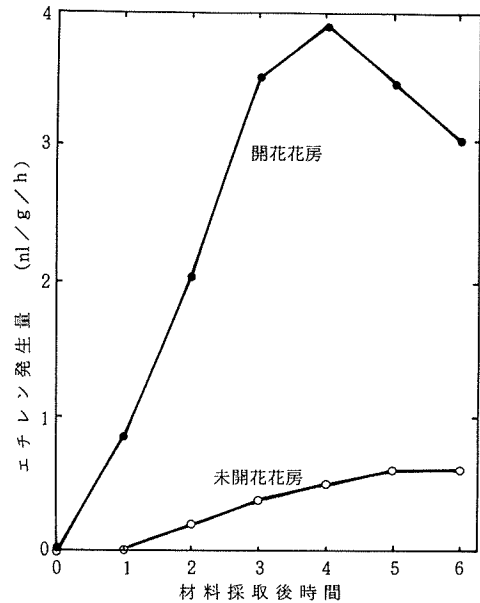
エチレン発生量の測定はセプタブルフラスコのヘッドスペースのガスサンプル2mlをYanaco G18型ガスクロマトグラフィーに注入して行った。ガスクロマトグラフィーは次の条件で使用した。検出器：FID、カラム： $3\text{mm} \times 1\text{m}$ 、ステンレスカラム、充填剤：活性アルミナ、60～80メッシュ(ガスクロ工業株式会社製)、キャリアガス： N_2 、40ml/分、注入部温度： 100°C 、カラム槽温度： 80°C 、Range： $\times 1$ 、Attenuator： $1/16$ 。



第16図 ガスクロマトグラフィーによって検出した純品のエチレンの保持時間(左)と‘巨峰’の花房が発生したガスサンプルのピーク保持時間(右)
↓: ガスサンプル注入
↓: エチレン



第17図 純品のエチレン濃度とFID検出器による面積計の相対値との間の回帰直線。



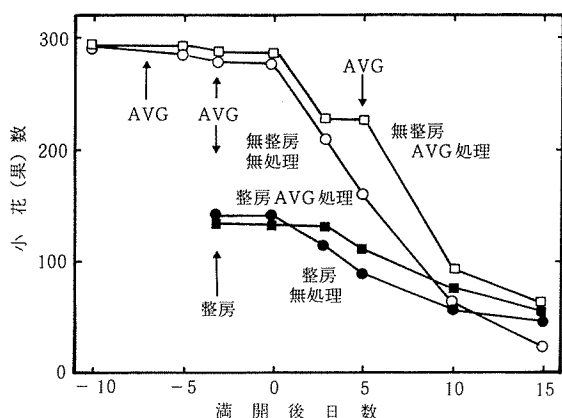
第18図 開花花房および未開花花房における材料採取後のエチレン発生量の経時変化。

エチレン測定終了後、花房の重量、花房に着生していた全小花数、開花小花数および満開後には全果粒数を調査した。

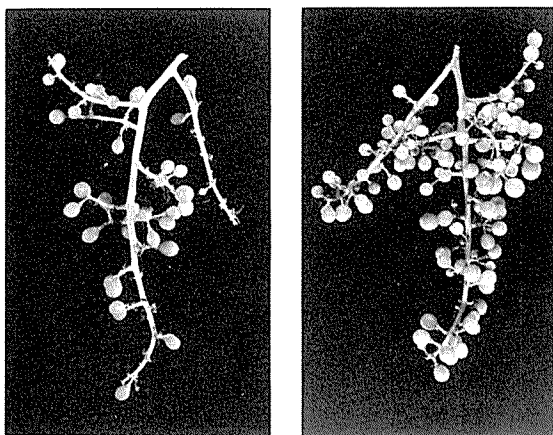
第3節 結 果

この実験で用いたガスクロマトグラフィーの条件では純品のエチレンの保持時間は90秒であった(第16図)。花房がヘッドスペースに放出したガスサンプル中には純品のエチレンの保持時間である90秒と全く一致するピークが見られた。ガスクロマトグラフの再現性は高いため、保持時間90秒のこのピークをエチレンによるものと判断して定量を行った。純品のエチレンと、材料からのガスサンプル中のエチレンの保持時間の確認は測定の都度行った。純品のエチレンの濃度と記録紙上のピーク高の相対値を表わす面積計の数値との相関は高く、 $r = 0.998$ であり、この値は花房が生成するエチレンの定量を行う本実験の目的のためには十分な精度を示すものであった(第17図)。

材料を採取後直ちにフラスコに密封し、エ



第19図 整房と AVG の処理が満開10日前から満開15日後までの花房に着生した小花(果)数の変化に及ぼす影響。



第20図 無整房花房における AVG 処理の効果。
満開10日後
左：無処理
右：AVG 処理

チレン発生の際的変化を調査して第18図に示す結果を得た。花房中の小花の70%が開花した材料では材料採取後3時間目まではほぼ直線的にエチレンの発生量は増加した。3時間を過ぎて4時間後にはエチレンの発生量は緩慢になり、その後5時間、6時間後にはエチレン発生量は次第に減少した。一方、まったく開花していないが、開花直前の花房ではエチレンの発生は材料採取後2時間から初めて測定可能となり、5時間後までは開花した花房より勾配はゆるいが直線的に増加した。以上のような予備的実験の結果から、材料採取後3時間以内にエチレンの測定を行えば、定量的な実験が行えることがわかった。そこで本実験では圃場で材料を採取し、約1時間後に材料をフラスコ内に密封し、さらに25℃暗黒の条件下に2時間放置し、その間に発生したエチレン(材料採取後3時間)を測定した。

花房に AVG を処理することにより花振り抑制の効果が見出された(第19図)。本実験で用いた‘巨峰’の花振りは満開直後から始まり、満開10日後までが最も激しく、無整房の AVG 処理花房では満開時に270あった小花が満開10日後には96に減少した。無整房の無処理花房でも265の小花が64に減少した。一方、整房を行った花房におい

ても AVG の処理、無処理にかかわらず約140の小花が60～70に減少し約半分になった。満開15日以後には花振りは少なくなった。

AVG 処理による花振り抑制の効果は無整房の方が整房花房により顕著であった(第20図)。すなわち整房した花房に満開15日後に残った1房当りの平均果粒数は AVG 処理花房で45.1、無処理花房で40.4であった。これに対し、無整房花房では AVG 処理花房で53.2、無処理花房で26.8であり、AVG 処理が約2倍の花振り抑制効果を示した。第14図中で無整房花房において満開5日前と3日前で小花数が増加しているが、これは調査に使用した花房間の誤差である。

花房への AVG 処理が花振りを抑制したため、花房の重さの経時的変化にも影響を与えた(第21図)。AVG 処理の効果は果粒数の場合と同様に無整房花房において顕著であった。満開3日前から満開期にかけて花房重の減少がみられるがこれは花冠の脱離と早く開花した小花の花振りによるものである。AVG 処理を行った花房ではその期間中の重量の減少は少なかった。満開

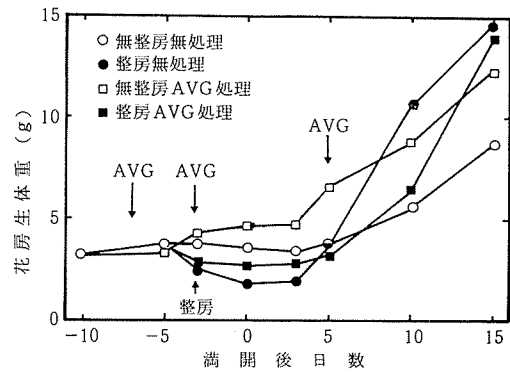
3日後から花房重は増加し始めた。無整房の無処理花房は花振いが激しく満開10日後には5.6gであったが、整房無処理花房は10.7gになり、満開日には軽かった整房花房の方が重くなった。満開15日後にはAVGの処理、無処理にかかわらず整房花房が無整房花房より重く14gを超えた。無整房のAVG処理花房は花振いが抑制されて残った果粒数も53あり、その重さは12.6gになった。

花房へのAVG処理は開花をやや早める傾向があった(第22図)。整房を行った花房では主穂の先端部と岐肩の未開花部分を切除したので、満開3日前の開花率は相対的に高まり45.2%であった。この時無整房花房の開花率は25.5%であった。AVG処理をした花房は整房と無整房がそれぞれ52.5%と52.7%の開花率で差がなかった。花房中の小花の80%以上が開花した時を満開日としたが、開花が始まってから全ての小花が開花するまでには6~8日を要した。開花が始まるとどの花房も急速に満開まで進んだ。

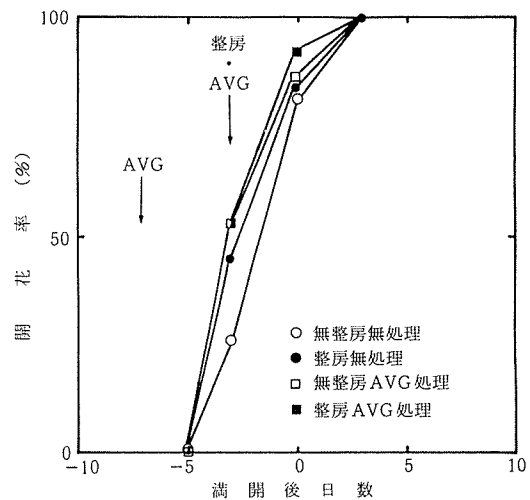
満開10日前ですべての小花が開花していない花房ではエチレンの発生はまったくなかったが、満開5日前からエチレンの発生が認められた(第23図)。満開5日前にはAVG処理の花房も、無処理の花房も開花率は1%にも達していなかったが、花冠と子房の間の接合がゆるくなる時期から急にエチレンの発生が認められた。

開花が始まると急激にエチレンの発生量が上昇したが、開花率の増加とエチレン発生量との間には相関関係はなく、多少でも開花が始まりさえすれば急にエチレンの発生は高まった。エチレン発生のピークは満開3日前から満開日にかけて認められ、満開3日後からは急に少なくなり0~0.1nl/g/hの範囲になった。

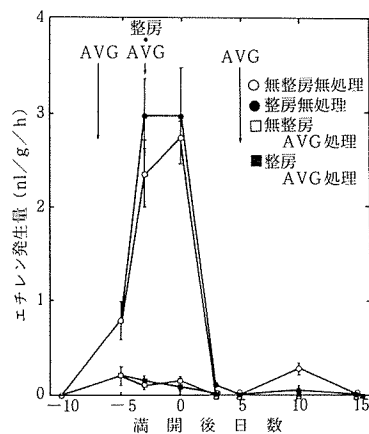
第23図に示すようにAVGを処理しなかった場合には、満開3日前から満開日にかけてのエチレンの発生は花振いの程度が



第21図 整房花房および無整房花房へのAVG処理が花房の生体重の変化に及ぼす影響。



第22図 AVG処理が花房の開花率に及ぼす影響。



第23図 整房とAVG処理が花房からのエチレン発生に及ぼす影響。図中の縦線は標準誤差を示す。

第2表 満開時の花房における部位別のエチレン発生量

花房部位	開花率 (%)	エチレン発生量 (nl/g/h)
切除部	91.3	$1.73 \pm 0.14^*$
中央部	99.5	0.96 ± 0.16

*平均値±標準誤差

少ない整房花房の方が花振いの激しい無整房花房より多かった。しかし整房花房と無整房花房とでエチレン発生型の型が異なっていた。すなわち整房花房では満開3日前から満開日まで $2.96 \sim 2.97 \text{ nl/g/h}$ のエチレンが発生し続けた。そして満開3日後と10日後には本実験の条件で測定し得る最低限度に近い 0.10 nl/g/h と 0.05 nl/g/h という低いエチレン発生が認められただけであった。一方、無整房花房においては満開3日前の 2.36 nl/g/h から満開日の 2.71 nl/g/h に増加する傾向があった。満開5日後には両区ともエチレンの発生はまったくなかった。ところが満開10日後に再びエチレンの発生があり、整房花房で 0.05 nl/g/h 、無整房花房で 0.28 nl/g/h となり無整房花房からのエチレン発生量が顕著に高かった。満開10日後は花振いが最も激しい時であった。満開15日後からは両区ともエチレンの発生量は0となった。

無整房花房における満開3日前から満開日へのエチレン発生の増加は開花率が25.5%から82.1%へ急にふえたことによると思われる(第22図)。これに対し、整房花房では花房の中央部の開花がそろっている部分だけが残っていたために、満開3日前の開花率は45.2%に達し、満開日には82.8%になっていた。この開花率の違いがエチレン発生量に影響したようである。

AVGは花房からのエチレン発生を著しく抑制した(第23図)。整房、無整房にかかわらず満開5日前から満開日にかけてのエチレン発生量は 0.20 nl/g/h 以下に過ぎず、満開日のエチレン発生量は無処理花房の約1/30であった。この期間の処理花房と無処理花房とのエチレン発生量の差はAVGによって抑制されたものであり、整房した花房でも多量のエチレンが発生したことから考えると、満開時のエチレン発生はブドウの正常な生理現象の一つであると言える。

無整房花房においては同一花房内で、切除部と花房中央部とでエチレン発生量が異なった(第2表)。99.5%の小花が開花した花房の中央部のエチレン発生量は 0.96 nl/g/h であり、未開花の小花を一部含み、開花率が91.3%の切除部のエチレン発生量は約2倍多い 1.73 nl/g/h であった。

第4節 考 察

エチレンの発生阻害剤として用いられている AVG の処理濃度は実験系および材料によって広い幅があることが報告されている。すなわち、ソルガムの実生¹⁴⁵⁾、リンゴの果肉切片^{17, 145)}、トマトの果肉切片¹⁷⁾、アサガオの花弁⁸¹⁾、および *in vitro* で培養中の *Petunia* の葉⁶⁰⁾ では $10^{-5} \sim 10^{-4} \text{ M}$ の範囲の濃度で用いられている。

鉢植えの *Poinsettia* の葉の上偏生長を抑制するためには 10^{-2} M の高濃度の AVG を与える必要がある¹⁵³⁾。カーネーションの花持ちを長引かせるためには $6.8 \times 10^{-5} \text{ M}$ の低濃度の水溶液を切り口から吸収させると効果的であったという¹⁶⁾。圃場条件で行ったリンゴの実験では収穫1カ月前に $5 \times 10^{-4} \text{ M}$ の AVG を散布することにより、果実の成熟の遅延、収穫直前の後期落果の減少、および果梗と結果枝の間の張力の増加の効果がみられている¹⁸⁾。

AVG の効果の持続性は比較的長く、*in vitro* の条件では2～3週間続くことが報告されている⁶⁰⁾。リンゴの圃場条件下の実験では AVG 処理の反復回数が増す程エチレンの発生は抑制されたという¹⁸⁾。

ブドウを材料とした AVG によるエチレン発生抑制の実験例がなかったために本実験では他の植物で得られた結果を参考にして比較的高濃度の溶液で、短期間の反復処理を行うことにし

た。処理する材料が若い組織であること、圃場条件下で処理すること、 10^{-3} Mの濃度では葉害が認められたことなどを考慮して、 3×10^{-4} Mの濃度で満開1週間前の第1回目の処理を行い、満開3日前と満開5日後には 10^{-4} Mの濃度で処理を行うこととした。この濃度の処理により開花始めから花振いまでの期間中エチレン発生の抑制効果がはっきり認められた(第23図)。

AVGを処理した花房では満開時に花冠の反転、脱落がやや遅れる傾向があった。AVGが葉の上偏生長を抑制することが認められているが¹⁵³⁾、この花冠の反転が同様な生長抑制によるものかどうかは明らかでない。AVGを処理した花房は緑色がやや濃くなる傾向がみられたが、その原因も不明である。

整房、無整房、またはAVG処理に関係なく、花房からのエチレン発生は開花5日前の開花率が1%以下の時期から始まり、満開3日前から満開日にかけて最高になった。そして満開5日後以降はエチレン発生はごく少なくなるか、まったくなくなった。‘デラウエア’においても開花から成熟までの生育期間中、満開日のエチレン発生量が最も高く、その値は300nl/房/時であることが報告されている⁷⁴⁾。この値は本実験で得られた‘巨峰’の房当りのエチレン発生量の約30倍である。‘デラウエア’を用いた実験ではエチレンの捕集は樹についたままの花房をポリエチレン袋でおおいその中のガスを0°Cの過酸化水銀に導いて24時間吸着させて行い、その後過酸化水銀から発生させたエチレン量を測定している。本実験の場合は樹から切り離した花房から発生するエチレン量を測定した。‘デラウエア’の1花房当りの小花数は約240であり¹²²⁾、‘巨峰’の約260と比べて少なくはない。‘デラウエア’と‘巨峰’とのエチレン発生量の差は測定方法と品種の差によるものと思われる。

花はエチレンを生成する器官の一つである。花からのエチレン発生の要因には老化の進行^{12, 39, 81, 82, 107, 108, 124, 125, 126, 127)}、物理的損傷または細菌の感染による損傷¹⁵⁸⁾、受粉^{28, 39, 67, 127)}、および落花^{28, 101, 102)}などが知られている。IAAを花に処理するとエチレンの発生が促進されることから、受粉による内生オーキシンの増加がエチレン発生の原因となっていると考えられている⁶⁷⁾。花以外の器官や組織でも内生オーキシンおよび外生的に与えたオーキシンがエチレンの生成を促進することが多くの報告によって確かめられている^{1, 4, 24, 35, 38, 59, 72, 76, 79, 85, 89, 90, 99, 111, 113, 114, 152, 175, 176)}。NAAによる離層形成の促進はNAAによって誘起されたエチレンによることが確かめられている⁴⁾。摘果剤としてのNAAによる未熟果の落果促進作用はエチレン生成の増加によることが温州ミカン⁷⁶⁾、カキ¹⁷¹⁾などで示されている。ワタではエチレンの発生は満開日に高まり、その2～3日後に幼果の落果が起こることが確かめられ^{101, 102)}、リンゴでは未受粉で落花した花は受粉して果実になる花より多くのエチレンを発生するという²⁸⁾。

本実験で観察された‘巨峰’の花と幼果の脱離、すなわち花振いは満開と同時に始まり満開10日後までが最も激しかった(第19図)。花振いに先立ってエチレンの発生がみられたことはブドウにおいてもエチレンが脱離に関与していることを示唆する。

エチレンが花や幼果の脱離を左右する物質の一つであるためには、脱離の反応に先立って生理的に効果を及ぼすに足る十分な量が生成されることが必要である。本実験で得られたエチレン発生量の最高値は3nl/g/hであり、ワタで示された4～36nl/g/h¹⁰²⁾よりやや低いが、生理的には十分に作用し得る量であると考えられる。さらにエチレンの発生が花振いに先立ってみられたことからエチレンの発生が花振いを起こす原因の一つであると考えられる。

エチレンが器官の脱離を促進する機構のもう一つの可能性はエチレンによるオーキシンの移行の抑制である^{20, 26, 111, 112)}。エチレンは通常なら葉身側からのオーキシンの移行を阻害して落葉抑制効果を打消し、エチレンそのものの作用により落葉を促進する²⁶⁾。オーキシンの移行阻害物質と言われるTIBAなどでワタの葉柄のオーキシン移行を抑制するとエチレンに対する感受

性が高まり、低濃度のエチレンでも落葉が促進されるという¹¹²⁾。エチレンはオーキシンの移行を阻害することにより老化を進めてエチレンに対する反応性を高め、一方ではエチレンそのものがエチレンの発生を促進して器官の脱離を促進すると考えられている^{33, 58, 68, 91)}。

前章で述べたように無整房の花房においては満開時のオーキシンの求基的移行と求頂的移行の比の減少が花振いの原因の一つと考えられた。花振いの少ない整房花房では満開期間中でも常に花房中のオーキシン移行は求基的移行が優勢であった。AVG 処理を行った無整房の花房で着粒が良かったのは AVG がエチレンの発生を抑制することにより、花房中のオーキシン移行を常に求基的移行が優勢であるように維持したからだと考えられる。

開花期のエチレン発生は受粉・受精によって高まったオーキシンにより誘導される^{12, 67)}。しかしブドウの果粒では受精によるオーキシンの増加は満開 6 日以後¹³²⁾になるので、本実験で得られた満開時の高いエチレン発生は受精によって高まった内生オーキシンによって誘導されたものではない。ブドウでは満開時にすでに落果の過程に入っている⁴³⁾ことから、満開直前から満開期のエチレン発生は小花と幼果の脱離に際して生じたものと思われる。

満開10日後に無整房の花房で 0.28nl/g/h のエチレン発生がみられた。このエチレン発生が無整房花房における大きな特徴であった。第 1 章の実験で満開 5 日後に切除部においてオーキシンの増加がみられた。ここで発生したエチレンは内生オーキシンの増加によって誘起されたものであるかも知れない。あるいは主穂と岐肩の先端部で遅れて開花した果粒の落果と関係している可能性も考えられる。このようにして発生したエチレンがさらに落果を促進して花振いを著しくしているものと考えられる。

第 5 章 内生エチレン発生調節物質とエチレン発生剤が花振いに及ぼす影響

第 1 節 緒 言

エチレンは植物の器官の脱離を制御する重要な物質の一つである^{54, 77, 133)}。外生的に与えたエチレンはワタ幼果の落果を促進した^{69, 70)}。前章の実験において‘巨峰’の満開時に花房からエチレンの発生があり、このエチレンが花振いに関係していると考えられた。そしてエチレン発生阻害剤の AVG (L- α -(2-aminoethoxyvinyl) glycine) が満開期の花房からのエチレン発生を抑制し、花振いを軽減させることが明らかになった。

内生エチレンの発生が花振いを促進しているとすれば、エチレンの発生を促すことによって花振いがさらに促進される可能性がある。花房からのエチレン発生を調節することにより、エチレンが花振いに及ぼす影響を調査する必要がある。本実験では外生的処理によりエチレンの発生を促進するためにエチレンの前駆物質である ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) と、エチレン発生剤であるエセホン ((2-chloroethyl) phosphonic acid) を用いた。

Adams と Yang⁷⁾はリンゴの果肉切片を用いてエチレンの生合成の研究を行い、メチオニンが S-アデノシルメチオニン (SAM) を経て ACC になり、さらにエチレンに変換するという代謝経路を提唱した。ACC は貯蔵中の perry pear と cider apple の果実から抽出同定された天然のアミノ酸であり⁴⁰⁾、植物組織内で酸素の存在により容易にエチレンに変換する^{7, 98, 173)}。

ACC の水溶液中で根、茎、葉、花、果実などの器官を培養すると 3 時間後には高いエチレンの発生がみられている⁴¹⁾。このことは外生的に与えた ACC がエチレンの発生を促進することを示すものである。

エセホンは pH が 4.1 以上になると化学的に分解してエチレンを発生するので、園芸の実際栽

培において広く利用されている。ブドウにおいても摘果剤¹⁶⁸⁾、熟期促進剤^{43, 65, 73, 115, 156, 169, 173)}、および収穫時の落果促進剤^{47, 115)}として用いられている。

本実験においては、以上のような性質をもつ ACC とエセホンを処理することにより花房のエチレン濃度を高め、エチレンが花振いに及ぼす影響について調査した。

第2節 材料及び方法

供試材料には佐賀大学農学部附属農場で栽培されている樹勢中位の11年生の成木1樹を用いた。処理区は垂主枝単位に設定し、隣接する処理が他の花房に影響を及ぼさないように注意した。満開予定日の10日前に岐肩がついていて、ほぼ同じ数の小花が着生している花房を選んで、小花数を数えて記録した。

満開予定日の1週間前に ACC、エセホンおよび AVG の水溶液に展着剤として0.05%になるよう Tween 20 を加えたものを小型噴霧器で花房に十分に散布した。散布処理は同一花房に対し、さらに満開4日前と満開日の5日後にも行い合計3回繰り返して行った。ACC とエセホンの水溶液の濃度は3回の処理ともそれぞれ $3 \times 10^{-4} \text{M}$ 、および20ppmとした。AVG は1回目の処理では $3 \times 10^{-4} \text{M}$ 、2回目と3回目の処理では 10^{-4}M の濃度とした。ACC、エセホンおよび AVG の水溶液は散布直前に圃場で溶かして用いた。

開花期の降雨は花冠の反転、脱落を阻害して受精率を低くすると言われている。そのため本実験では各処理の効果が処理そのものによるのか、水溶液を処理したことによるのかを確認するために0.05% Tween 20 の水溶液の散布区を加えて対照とした。

整房は満開予定日の3～4日前に、開花が一部始まってから行った。1花房に残す小花数は140を目標とした。

整房、無整房と ACC、エセホン、AVG、Tween 20 および無処理を組み合わせると10処理区となるが、各処理区には1垂主枝上の15花房を選んで供試した。生理的落果がほぼ完了した満開17日後にすべての花房を採取し、着粒の状態を調査した。

第3節 結 果

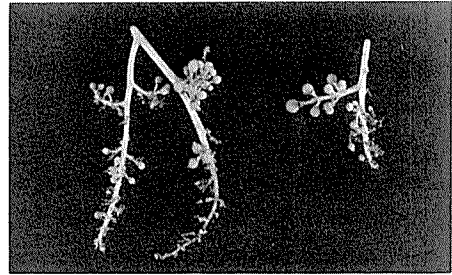
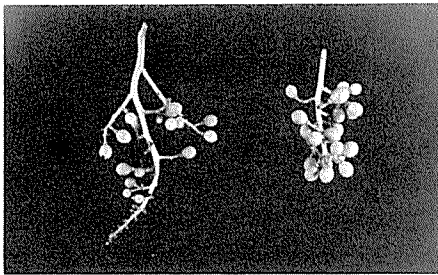
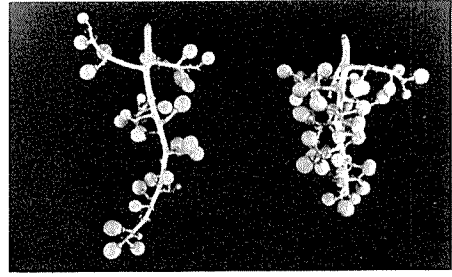
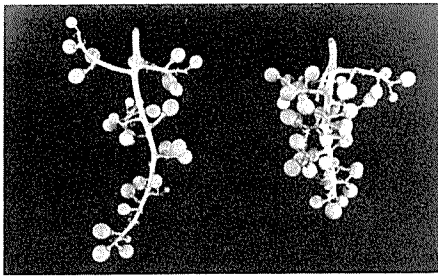
供試した150の花房に開花10日前に着生していた小花数の平均は243.9で、標準偏差は34.1であった。処理前の小花数には各処理区間ごとに統計的有意差はなく、実験のために均一な花房を選択したといえる。

第3表に示すように Tween 20 を散布した無整房花房の結実数は39.6で、整房花房では39.2であり、無処理の整房花房と無整房花房ではそれぞれ44.2、および40.0であり、この4処理区間に有意差は認められなかった。また、Tween 20 散布では整房花房も、無整房花房も無処理よ

第3表 Tween 20, ACC, エセホンおよび AVG が「巨峰」の着粒数に及ぼす影響

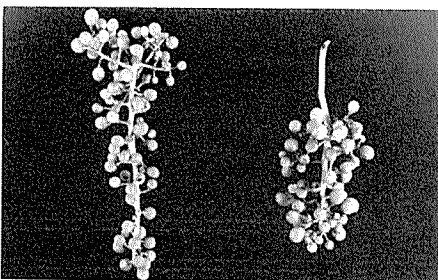
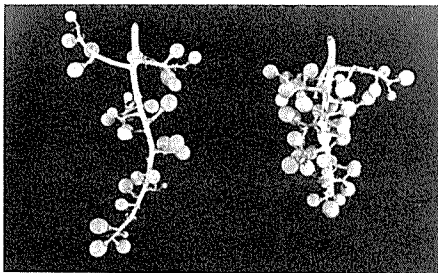
	無 整 房					整 房				
	無処理	Tween 20	ACC	エセホン	AVG	無処理	Tween 20	ACC	エセホン	AVG
開 花 前	238.0	232.7	246.7	240.7	241.3	242.2	233.3	258.7	251.3	254.0
花振い後	44.2 ^a	39.6 ^{ab}	24.1 ^{bc}	8.9 ^{cd}	60.9 ^e	40.0 ^{ab}	39.2 ^{ab}	15.5 ^{cd}	6.8 ^d	46.9 ^{ae}
着 粒 率 (%)	18.6	17.0	9.8	3.7	25.2	16.5	16.8	6.0	2.7	18.5

花振い後の果粒数の右肩の a, b, c, d および e の文字のうち、異なった文字はダンカンの多重検定により1%レベルで有意差があることを示す。



第24図 ACC 処理が花振いにおよぼす影響。
満開16日後
上左：無処理，無整房。
上右：無処理，整房。
下左：ACC 処理，無整房。
下右：ACC 処理，整房。

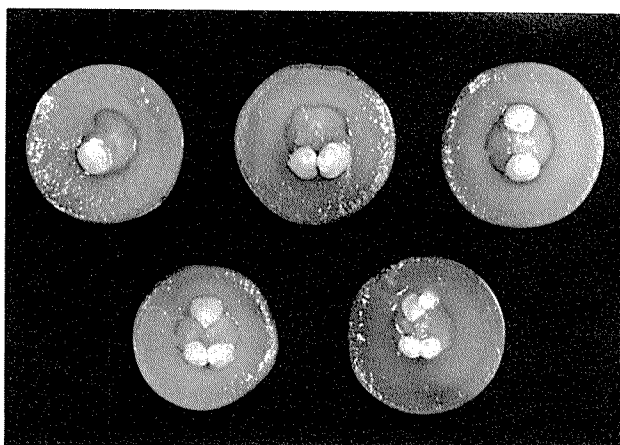
第25図 エセホン処理が花振いにおよぼす影響。
満開16日後
上左：無処理，無整房。
上右：無処理，整房。
下左：エセホン処理，無整房。
下右：エセホン処理，整房。



第26図 AVG 処理が花振いにおよぼす影響。
満開16日後
上左：無処理，無整房。
上右：無処理，整房。
下左：AVG 処理，無整房。
下右：AVG 処理，整房。

りはわずかに着粒数は少ないが、いずれの場合も有意差はなく、Tween 20 により着粒が低下したとみなせない。したがって本実験で得られた着粒数の差は満開日近くに花房へ水溶液を散布したための効果ではなく、ACC、エセホンおよび AVG による効果とみなすことができる。

ACC あるいはエセホン処理により花振いが著しく促進され、この傾向は整房花房でも無整房花房でも同じであり、整房の花振り防止効果は認められなかった（第3表、第24図、第25図）。ACC 処理をした花房に着粒した果粒数は無整房花房で24.1、整房花房で15.5であった。エセホン処理をした花房の花振いは ACC 処理よりも著しく、着粒した果粒数は無整房花房で8.9、整房花房で6.8であり開花前の小花数のわずか3.7%と2.7%が結実したに過ぎなかった。エセホン処理をした花房では花房の先端部の小花と幼果が脱落し、その後穂軸が枯れ込んだ（第25図）。同様のことは程度はやや弱いものの ACC 処理の花房でも認められた。



第27図 果粒中の種子数が果形におよぼす影響。
満開80日後
種子が偏在しても果形は変わらない。

前章の実験でも示したと同じように AVG 処理は花振いの抑制に効果があった。無整房花房においては AVG 処理花房の着粒数は 60.9 で、無処理花房では 44.2 であった（第 3 表、第 26 図）。また、整房花房でも AVG 処理花房の着粒数が無処理花房より多い傾向がみられた。とくに無整房の花房での効果は顕著であり、岐肩を含めて花房全体に着粒し 100 粒を越す果粒が着粒した果房もあった（第 20 図、22 ページ）

無整房の花房でみられた AVG の顕著な結実促進の効果が受精率の増加によるものであるかを確認するために果粒中の種子数を調査した。その結果は第 4 表に示すように、満開 10 日後から 16 日後にかけて落果した果粒では AVG の処理、無処理にかかわらず、種子数 0 の無受精の果粒が 3/4～4/5 を占めていた。花振い後着粒していた果粒では両区とも 1 または 2 個の種子を含む果粒が全体の約 95% に達し、AVG の処理が種子形成に及ぼす効果はみられなかった。したがって AVG による結実促進の効果は受精率の増加によるものではないといえる。

果粒中の種子数と果粒の直径との間には相関はなく、種子を 1 個以上含んで生長を続けた果粒はほぼ同じ大きさであった。果粒中の種子数と、種子の位置により果粒が偏心的に肥大することも認められなかった（第 27 図）。花振い後まで着粒していた無種子の果粒はいわゆる shot berry となり有核果より明らかに小さかった。

第 4 表 AVG を処理した無整房果房から満開 10 日から 16 日までの間に落果した果粒中及び満開後 16 日まで着粒していた果粒中の種子数の出現割合（%）

	処 理	種 子 数				
		0	1	2	3	4
脱 離 果	無 処 理	81.3	15.6	3.1	0	0
	AVG	76.3	18.4	2.9	1.9	0
着 粒 果	無 処 理	3.8	65.7	28.6	1.0	1.0
	AVG	0.9	70.9	23.6	4.5	0
	無 処 理 (整房花房)	0	55.0	45.0	5.0	0

第4節 考 察

ブドウへのエセホン処理に関しては多くの報告があるが、その多くは果房の生長後期の成熟促進に関するもの^{43, 65, 73, 115, 156, 169, 173)}で、エチレンが果実の成熟促進ホルモンとして働く²⁾生理作用を利用しようとしたものである。成熟果を機械収穫するために収穫直前にエセホン処理をして落果を促進させる研究も行われている^{47, 115)}。しかしこれらの研究で用いられたエセホンの濃度はいずれも100ppm以上の濃度であり、本実験で用いた20ppmよりはるかに高い濃度である。

Weaver と Pool¹⁶⁸⁾は摘果剤としてのエセホンの効果を検討するために‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’など3品種を用いて満開2週間前、満開日、満開12日後および29日後の花房を0.1から1,000ppmまでの濃度で処理した。その結果、生長が進むにつれ落果率は減少したが、満開日の処理でさえ無処理の花房と有意差を得るには100ppmの濃度が必要であった。したがって本実験で用いたエセホンの濃度の20ppmは‘巨峰’の花房を処理するのに高濃度過ぎることはいないと思われる。エセホン処理花房において先端部が枯れ込んだのは葉害によるものではなく、小花と幼果の脱離により養水分が先端部まで移行しなくなったためと考えられる。

エセホンはエチレンを発生すると同時に、発生したエチレンによって内生エチレンの生成を促進する¹⁷¹⁾。エセホンの処理後エチレンが発生した時には花房近辺は高濃度のエチレンガスにおおわれた可能性がある。したがってエセホン処理による激しい花振いは高濃度の内生エチレンと外生エチレンによって引き起こされたものと考えられる。そして3回行った反復処理でさらにその効果を高めたと考えられる。

エクスプラントを用いた実験であるが、多くの植物について外生的に与えた ACC は種々の器官で3時間後にはエチレンの発生を促進することが確められている⁴¹⁾。本実験でみられた ACC による花振いの促進は内生エチレンの増加によるものと考えられる。内生エチレンが花振いに関与していることは AVG によるエチレン生成の阻害が花振いを抑制したことからも推察できる。AVG はエチレン生成の代謝経路の中で SAM から ACC への進行を阻害する^{98, 173)}。ACC はエチレンの生合成においては rate-limiting の反応であり、酸素の存在下で容易にエチレンへ変換する^{7, 173)}。したがって本実験で行った ACC と AVG の処理は花房内における ACC の量を増減させるための処理であるとみなされ、内生エチレンの生成を左右した処理であったといえる。その処理が花振いに大きく影響したことから、内生的エチレンが花振いの促進に関与する物質であると考えることができる。AVG による着粒の促進が受精率を高めることによるものでなかったことも、内生エチレンが花振いに関与していることをさらに支持するものであるといえる。

ブドウの花振いの原因の一つとして不受精があげられている^{80, 122, 123, 136, 170)}。本実験の調査では AVG 処理は着粒率を高めたが受精率を高めたわけではなく、着粒果の約95%は1~2個の種子を含み、無処理果に含まれる種子数と差はなく、明らかにエチレンが花振いに関係していたとみなせる。また‘巨峰’の胚珠は4個あり、種子は4粒形成されるはずであるが、今回の観察の結果により1果粒に1粒以上の種子が形成されれば偏心生長もなく正常に肥大することが明らかになった。したがって不受精が花振いの主要な原因とはなり得ないと考えられる。

第6章 総 合 考 察

今までに指摘されているブドウの花振いの原因として、1) 不受精^{80, 122, 123, 136, 170)}、2) 受精後の胚珠の退化または生長停止^{122, 140, 144)}、3) 発芽前の樹体の貯蔵養分の不足^{122, 123, 175)}、4) 果

粒と新梢との間の養分の競合^{49, 80, 136, 138, 170}), 5) ほう素欠乏^{80, 136}), 6) 亜鉛欠乏^{136, 170}), 7) マンガン欠乏¹⁷⁰)などがあげられている。これらの花振いの原因は単独に原因となるだけではなく、相互に関係しあって因果関係を複雑にしている。

多くの種類の果樹で結実不良の原因がしばしば不十分な受粉, または不受精によるものとされている。ブドウで正常と言われる結実率は品種, 栽培環境によって異なるが, わが国の栽培条件下では‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’の17%から‘デラウェア’の49.7%の範囲である¹²²⁾。Coombe⁵³⁾はオーストラリアの栽培条件下での受精率は‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’の5%から‘Shiraz’の35%の範囲内にあり, 実際栽培の面からはこの受精率で十分であるとし, 結実不良の原因をむしろ養分の分配の面から推察した。すなわち結実率が非常に低い品種を含めて, 6品種のブドウを用いて開花時に1花房当り50花残して整房し, 小花数に対する1葉当りの負担を軽くすると, 平均結実率は無処理花房の18%から処理花房の60%にまで増加した。整房により葉の負担を軽くすると受精した有核果の結実の安定と生長が促進され, 受精率の高低が結実不良の制限要因になっていないことを示した。

花振いの原因を不十分な受粉, または不受精によっているものとするのではなく, 他の生理的な要因によることを積極的に示す例も報告されている。すなわち小林・岡本⁸⁴⁾, 岡本・今井¹⁴⁰⁾は‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’の花振いの原因は花粉の不稔, 胚珠や珠心の形態異常, 胚のうの未発達などによる不受精ではなく, 珠心の委縮に始まる受精後の胚珠の退化によるものと考えた。また‘巨峰’では花粉および胚珠の異常率は不受精が花振いの原因となる程高くないといわれている¹²²⁾ことなどである。本実験で得られた結果からも‘巨峰’の花振いの原因が不受精によるとは考えられない。すなわち無整房の花房の結実率は18.6%であり, 一方整房花房では整房前の全小花数に対する結実率は16.5%であったが, 整房後の小花数に対する結実率は約30%であった。つまり無整房の花房であれば落果して結実しなかった個々の小果のうちいくつかは, 整房によって結実したことになる。したがってこれらの小果には受精し結実する能力はあるが, 他の何らかの理由で脱離したと考えられる。

ほう素欠乏も花振いの原因の一つと考えられている^{45, 137, 141, 142, 170)}。ほう素水溶液の葉面散布^{45, 137, 139, 141, 142)}, 花房散布¹⁴⁵⁾, およびほう酸の土中施肥^{141, 142)}などにより, 花粉の発芽率と結実率が高まり花振い防止に効果があり, 収穫量を高め得ることが確かめられている。しかしながらほう素がブドウの花粉の発芽率と結実率の増加に及ぼす影響の機作に関しては詳細に検討されたとはいえない。岡本・小林¹³⁹⁾はほう素が糖の転流に影響を及ぼし, 葉から花房への転流を促進し, 花房においては糖の代謝, とくにエチルアルコール不溶性の物質の合成を促進するとしているが, この物質が何であるかは明らかにしていない。

高等植物における微量元素としてのほう素の必須性は古くから記載されているにもかかわらず, 生理的役割や機能については不明な点が多く, ほう素が特異的に関与するような酵素系やその反応についてもよくわかっていないのが現状である¹⁶²⁾。ほう素の生化学的機作の初期の研究では植物体内での糖類の移行と関係があり, 糖とほう素とがキレート化した物質が植物体中を移行しやすいと考えられていた。しかしこの考えは否定され, ほう素がデンプン合成を阻害して糖類を移行しやすい型に維持し, さらに移行しやすい糖類の合成を促進するという考えに変わった。しょ糖 \longleftrightarrow 果糖 \longleftrightarrow ぶどう糖の代謝系においてはほう素はUDP-グルコースピロリン酸の活性を高め, UDP-グルコースの量を維持する。しょ糖の形成はUDP-グルコースと果糖が結合し, トランスグルコシラーゼの反応によって完成する。しかしこの代謝系におけるほう素の作用も一般に広く受け入れられるまでには至っていない²⁹⁾。

岡本・今井¹⁴⁰⁾は‘マスカット・オブ・アレキサンドリア’を用いてほう素の葉面散布と, 新

梢の摘心と花房の整房を組み合わせた処理が花振いにどのように影響を与えるかについて調査を行った。その結果、花粉管の胚珠への到達率は影響されなかったが、結実率は摘心・整房区がほう素の葉面散布区より高かった。満開 6 日後の健全胚珠率もやはり摘心・整房区の方がほう素散布区より高かった。さらに 2 個の胚珠が退化した子房は無処理区ではほとんど落果したが、摘心・整房区では約半数が結実した。彼らはこれらの結果から摘心・整房処理により光合成産物、糖、アミノ酸、りん、ほう酸などが花穂や子房へ移行しやすくなり、結実が促進されると結論した。このことはほう素欠乏状態ではないブドウ樹の花振い防止は付加的なほう素の施用より摘心・整房による新梢と花房との生長の調節の方が効果的であることを意味する。微量要素としてのほう素の生化学的および生理学的機作により花振いの原因を説明することは極めてむずかしいと考えられる。

生育が旺盛過ぎる樹¹⁴³⁾、伸長が著しく強勢な新梢⁸⁴⁾、および徒長ぎみに生育した登熟不良な樹¹²³⁾においては花振いが著しいとされている。強勢な台木につぎ木された樹、強せん定により強勢な新梢が発芽した樹では受精能力が低下して結実率が低くなる⁴⁹⁾。結実不良を防ぐには弱せん定、発芽期のせん定、空間を広く利用できるように整枝法などが効果的である⁴⁹⁾。多くのブドウの品種では満開期のころ新梢の伸長が止まり、木化が始まるように栽培管理を行うと花振いは少なくなる。‘巨峰’は 4 倍体品種で本来生長が旺盛であり、開花期間中も新梢が伸長し続けるという性質が花振いを引き起こす原因であるとされている。水田の転作として新しく開園された‘巨峰’園では地下水位が高く、土壤中の残留ちっ素量が多いので新梢の伸長が著しく強勢ないわゆる“あばれ枝”となり、この新梢に着生した花房は花振いが激しくなる。このようなことから強勢な伸長をする新梢と花房との間の生長の競合が花振いの原因の一つと考えられている。

果樹の発芽から開花・結実までの生長過程をみると、モモやスモモでは新梢が発芽・伸長する前に前年枝に開花し、結実する。ブドウやカキでは発芽した新梢が伸長しながら、または伸長が停止した後に開花して結実する。リンゴやナシでは開花と発芽の時期がほぼ同時である。モモ、スモモ、リンゴ、ナシのように開花時に新梢の伸長や新葉の展開がまったくないか、あるいはごくわずかなような場合では結実と果実の初期生長は樹体内の貯蔵養分量に著しく影響されるはずである。一方、ブドウやカキのように開花時にすでに新梢が伸長し、かなりの数の新葉が展開している場合には新葉の同化作用の能率、同化産物の転流と分配が結実と果実の肥大に密接な影響を及ぼす。開花直後の結実、果実肥大のごく初期に新梢の伸長が続いているような状態では果実と新梢との間に養分の分配の競合が生じる。

ブドウで新梢の伸長が結実と関係していることは古くから認められている。Coombe⁴⁹⁾は 1883 年の Müller-Thurgau の研究を引用し、低温・低日照下での結実不良の原因は葉の光合成の低下と、光合成産物の不十分な移行によること、旺盛に伸長している新梢の先端部は花房との間に養分の競合を引き起こして結実不良を助長すること、光合成を行う成熟葉を摘葉すると結実量は減少し、新梢先端の摘心、花房が着生していない枝の除去、および結果枝の環状除皮により結実が増加すること、などが認められているとしている。Oinoue¹³⁸⁾は開花 1～10 日前に新梢先端部の摘心を行うと、花粉の発芽率と有核果率が高まることを示し、摘心により生長に必要な物質が新梢の伸長に消費されずに結実のため利用されると推察している。この生長に必要な物質が葉で新しく合成されたものなのか、すでに体内に貯蔵されていたものなのか、またはこれら両方を含むものであるかについては明らかにしていない。この点に関して頼¹⁴⁹⁾は開花・結実には新葉で合成された同化物質が密接に関係することを示した。すなわち結果枝に環状除皮を施すと葉面積は増加しないが、結実のための栄養効果は無除皮の結果枝の 1.2～1.3 倍に増

加し、無除皮の結果枝では葉面積が大きくなるにもかかわらず結実歩合が低くなったという。さらにこれらの結果は1本の結果枝の中での果房の生長と新梢の伸長の間の養分競合以外に樹全体の中で養分の分配に競合があることを暗示するものであるとした。

Coombe^{49, 51)}はブドウの有核品種の結実の要因に関して研究を行い、次のような結果を得た。1) 満開期に1結果枝当りの成熟葉枚数を4枚に限定して1花房当りの花の数を調節すると、花の数が少なくなる程有核果率が増加した。2) 満開期に結果枝の葉を全部摘葉するとまったく結実しなかったが、葉枚数を増加させるにつれ着粒数は増加した。3) 新梢の伸長が強勢の場合、新梢先端部と未熟葉の存在は結実率を低下させた。4) 葉のしゃ光または花房のしゃ光は結実を減少させた。以上の結果からブドウの結実を制御している要因は受粉と受精より、開花直後の critical week の間に炭水化合物と光合成産物などの有機物質が花房へどれだけ供給されるかにあると結論した。さらに彼は生長抑制物質の CCC ((2-chloroethyl) trimethylammonium chloride) と Phosfon D (tributyl-2, 4-dichlorobenzylphosphonium chloride) を開花前の花房に処理すると結実率が高まることを見出した⁵⁰⁾。

Coombe^{52, 53)}はさらに CCC を結果枝に散布処理しても結実が促進されることを示した。CCC 処理を行った新梢では節間の伸長が抑制されたことから、新梢の伸長と花房の生長との間の養分の競合が少なくなり、より多くの光合成産物が発達中の胚珠に転流して結実が促進されるとした。Skene¹⁵⁷⁾はブドウを水耕栽培し、水耕液中に CCC を添加すると結実率が増加し、また新梢先端部の除去と CCC の添加を組み合わせても結実が促進されることを示した。この場合も新梢の伸長が抑制されているので、CCC は新梢と胚珠との間の光合成産物の転流と分配の競合を減少させたと考えられている。

開花前に新梢へ CCC または SADH (succinic acid-2, 2-dimethylhydrazine) などの生長抑制剤を散布処理すると新梢の生長が抑制され、結実率が高まることが多くの研究によって確かめられた^{19, 46, 52, 110, 117, 118, 123, 157, 161, 165, 166)}。生長抑制剤がブドウの結実率を高める理由については新梢の伸長抑制による新梢と花房(胚珠)との間の養分の競合の減少によるものとされてきている^{46, 53, 110, 123, 157, 161, 165)}。しかしながら、Naito ら^{117, 118)}は開花前の‘巨峰’の花房を CCC または SADH 溶液で浸漬処理すると、新梢の伸長を抑制せずに有核果の着粒率が増加することを確認し、生長抑制剤による花振い防止効果を新梢と果房との間の養分の競合の減少という観点からのみでは説明できないことを指摘した。そして生長抑制物質は胚珠の受精作用を直接促進していると結論した^{119, 120, 121)}。

開花直前までに整房または摘果によって花房中の小花数を制限すると結実率を高め、花振いを防止することができる^{53, 110, 120, 155, 174)}。新梢と花房の間だけではなく、花房内における小花の間にも養分の競合がある可能性が示唆されている^{155, 174)}。Sharples ら¹⁵⁵⁾は開花が始まる直前に花房の先端部1cmを切除すると有核果の結実率が高まることを示し、花房先端部に受粉と受精を妨げるような物質の存在を想定し、花房内におけるオーキシンまたは生長抑制物質の研究の必要性を強調した。

わが国における‘巨峰’栽培では花振い防止のための栽培管理として開花20～30日前の新梢への SADH 散布と、開花始め1～5日前の整房が単独または組み合わせられて行われている。整房は、樹勢の強さ、花房の大きさ、SADH の処理に関係なく花振いを防ぎ良品質の果実を生産するための必須の作業である。整房による花振い防止の機作に関しては、従来から、養分や光合成産物の転流と分配の競合の減少、1花房に対する葉の担果力の減少などが問題であるとされているが、具体的な物質の移行と分配についての研究はほとんどない。

一方、結実を胚の静止の状態から急激な生長への変換と考えれば、開花、受粉、受精、幼果

の生長・発達の過程には光合成産物や養水分と同じように生長調節物質が深く関与していることが予想できる。

花振いは満開直後に起こる小花と幼果の脱離現象であるから、離層形成は受精による胚珠の発達より以前に起こっていると思われる。この時期にはまだ果粒肥大のための光合成産物の要求はそれ程強くないと考えられる。従来の研究によると花振いの原因として新梢と花房との間の光合成産物の競合が支配的であるとされているが、花振いも器官脱離の一つの現象であるから、脱離に関与する主要なホルモンとしてオーキシンとエチレンを考慮しなければならない。

本研究の特色は‘巨峰’の花振いを離層形成が介在する器官脱離と考え、オーキシンとエチレンの生理作用を結びつけたところにある。その結果としてオーキシンとエチレンが‘巨峰’の花振いに深く関与していることを明らかにすることができた。

整房を行った花房では開花始めから花振り終了までの期間中オーキシン含量は低いが量的変化が少なく一定であった。また花房内のオーキシンの移行はその期間中、常に求基的移行が優勢であった。これらのことは小花と花梗の間の離層形成が進行しにくいようなオーキシンレベルとオーキシンの移行が維持されていたものと考えられる。

花房からのエチレン発生は開花始めの時期から満開日にかけて短期間にしかも多量に発生し、開花前と満開後には非常に少ないか、まったく検出できなかった。花振いを防ぐために整房を行った花房においても満開直後に小花と幼果の脱離、すなわち花振いがあり、着果率は整房時の小花数の約30%であった。整房花房からのエチレン発生量が無整房花房からのエチレン発生量より高く、なおかつ整房花房においてもかなりの数の小果と幼果が脱離することからブドウにおけるエチレンの発生は、開花、受粉、および花の老化などの開花の過程で起こるごく普通の現象であると思われる。エチレン発生阻害剤のAVGを花房に処理した場合でも満開直前から満開日にかけてごく少量ではあるがエチレンが発生したことからも満開日のエチレンの発生は正常な現象であるという考えは支持される。そして開花の過程には小花と幼果の脱離があり、満開期間中に発生したエチレンの中には、この花振いに関係して発生したエチレンも含まれているものと思われる。

無整房における花振いについては器官脱離におけるオーキシン、エチレン、およびそれらの物質の相互関係の3つの立場から議論することが可能である。開花始めから花振り終了までの間の花房切除部におけるオーキシン含量の大きな変動と満開期のオーキシンの求基的移行の優勢の消失は、離層形成におけるオーキシン勾配説¹¹⁾を適用するにふさわしい知見である。すなわち、離層形成部をはさんでのオーキシンの分布と移行が本来正常に生長している状態と異なり、オーキシンの濃度の勾配と移行の方向が逆転し離層形成が促進されたと考えられるのである。つまり花振いによる小花と幼果の脱離は一般の離層形成による落葉、落果と同じ機作で進行しているといえるのである。

オーキシンの求基的移行と求頂的移行の比が1に近くなった時と、エチレンが最も多く発生した時はいずれも満開期と一致した。エチレンがオーキシンの求基的移行を抑制することは広く知られている^{25, 32, 36, 111, 112)}。このことから本研究の場合もエチレンがオーキシンの求基的移行を抑制し、離層部をはさんでのオーキシンの濃度勾配を逆転させ、離層形成を促進させたものと考えられる。

無整房果房におけるエチレン発生の特徴は開花が遅れる切除部で発生が長く続いたことと、花振いが最も激しかった満開10日後に比較的多量の発生がみられたことである。満開5日後に切除部で増加したオーキシンがエチレンの生成を促し、花振いを促進した可能性が考えられる。満開10日後に検知されたエチレンは、主穂の先端部と岐肩部の遅れて開花した小花と幼果の脱

離に関係して発生したものと思われる。このように遅れて発生したエチレンがさらに他の小花と幼果の脱離を招いたとも考えられる。

整房を行った花房では花房の中央部を残して他の部位は切除するので、開花の時期が良くそろった。したがってエチレンは満開期の短期間に多量に発生し以後は発生しなくなった。整房は開花期をそろえ、エチレン発生の様相を単純にすることにより花振いを防いでいるとも言える。

AVG を処理した花房では満開期のエチレン発生が抑制され、結実率が促進された。結実促進の効果は無整房の花房で顕著であり、果粒は房全体に着粒した。AVG 処理を行った果粒中の種子数が増加していないことから、結実の増加は受精率の増加によるものとは考えられない。花房中におけるエチレン発生の抑制とエチレン発生に関与するオーキシンの分布の均斉化と移行の正常化が結実を促進する原因になったと考えられる。すなわち AVG がエチレンの発生を抑制することにより、花房内のオーキシンの分布と移行を整房花房に近い状態に維持して花振いの程度を抑え、その結果として結実率が高まったと思われる。

エチレンの発生を促す ACC とエセホンが花振いを促進し、一方エチレンの発生を抑える AVG が花振いを抑制した。この結果から内生エチレンであれ、外生的に増加させたエチレンであれ、器官脱離の作用をもち花振いを促進する物質であることが明らかになった。

実際栽培で行われている整房の効果は花房内でのオーキシンの分布を均斉化し、オーキシンの求基的移行を維持し、さらに満開期のエチレン発生を短期間で終了させることであり、ひいては小花や幼果の離層形成を防ぎ、花振いを防止していることにある。本研究により整房による花振り防止の機作を明らかにすることができたが、経験的に開発された技術とはいえ、生理的に考えても極めて合理的な管理方法であるといえる。

本実験で得られたエチレンが花振いに及ぼす影響の結果には Jacobs⁷⁸⁾が提唱した PESIGS の法則が適用できる。PESIGS の法則はある物質がある生理現象をどの程度制御しているかを評価するために考えられた 6 つの項目、すなわち Parallelism (平行関係), Excision (除去), Substitution (置換), Isolation (単離), Generalization (一般化), および Specificity (特異性) の頭文字を集めたものである。最初の平行関係について考えると、エチレンの発生量が多ければ花振いが激しく起こり、エチレンの発生がなくなると花振いがなくなることから、エチレン発生量と花振いとの間に密接な平行関係が認められる。2 番目の切除についてはエチレンの発生がない時には花振いが起こらないこと、AVG によりエチレンの発生を抑制すると花振いが抑制されることをあげることができる。3 番目の置換はエチレンの前駆物質である ACC またはエチレン発生剤のエセホンの処理によりエチレンの発生を促進すると花振いが起きたことがあげられる。4 番目の単離については花房から発生した気体をガスクロマトグラフィーによってエチレンであることが化学的に同定されている。5 番目の一般化に関してはブドウの花振いとエチレンの関係は従来多く報告されている器官脱離とエチレンとの関係と同じ機構であるとみなされることで説明される。最後の特異性について言えば、多くの植物の器官脱離においてエチレンが最終的に作用する物質であることが証明されている^{2, 77, 95)}。このことから花振いにおけるエチレンの特異性は明らかである。

PESIGS の法則を満たすことは非常に困難なことであり *Coleus* を用いた落葉など数件の事実がこれにあてはめられているにすぎない^{78, 86)}。エチレンの生理作用については本実験で得られた花振いの例が PESIGS の法則を満たし得る初めての例になるものと考えられる。

本実験で得られた結果をさらに実際栽培面で応用できるように検討することも必要である。植物に対するエチレンの効果を抑制するには、1) 発生したエチレンのレベルを植物体に対し

て活性を示さない程度以下に維持すること, 2) エチレンの生理的作用を抑制すること, および 3) エチレンの合成を抑制することの3点が考えられる。

最初のエチレンのレベルを活性を示さない程度以下に低く維持するためには, エチレンの吸着剤の利用¹⁰³⁾, 減圧³⁴⁾, 通気^{3, 70)}などの方法がある。バナナの熟成を抑制するために brominated activated carbone や過マンガン酸カリウムがエチレンの吸着剤として用いられている¹⁰³⁾。ワタの幼果の落果を防ぐために栽植の株間を広くとり, 通気を良くするような考えが提案された³⁾。ブドウの実際栽培において特別に通気を確保することや開花期間中の花房を減圧条件下に置くことは困難である。エチレン吸着剤を開花直前に花房に塗付したり, または吸着剤を含む袋で花房をおおうことなどが現実的であると考えられる。

CO_2 ³⁷⁾と AgNO_3 ^{22, 66)}はエチレンの生理作用を抑制する。カーネーションはエチレンにより花の寿命が短くなるが, AgNO_3 の処理によりエチレンの効果を抑制して花持ちを良くすることができる。今の所 Ag^+ のエチレンに対する作用機構は十分に解明されていないが, エチレンの受容体との結合が Ag^+ によって妨げられているようである^{21, 22, 23)}。そしてその受容体はタンパクに含まれる Cu^+ であろうと想像されている^{2, 22)}。 Ag^+ を圃場で花房に処理するには環境保護および食器衛生上の問題がある。しかしエチレンに対する Ag^+ の作用機構が解明されれば Ag^+ に代わる物質の利用が可能になる。

エチレン合成の抑制はリゾビトキシン類縁物質 (AVG)^{2, 17, 98, 145, 176)}, コバルトイオン (Co^{++})^{91, 175)}, 3, 5-diiodo-4-hydroxy benzoic acid (DIHB)⁸⁸⁾, benzyliothiocyanate (BITC)¹⁴⁶⁾, 安息香酸ナトリウム¹⁶⁾, チオ硫化銀 (STS)³¹⁾, aminoxycetic acid (AOA)³¹⁾などによって可能である。これらの物質のうち AVG, STS, AOA はエチレンの生合成の代謝経路において SAM が ACC に変化するのを抑制することがわかっている^{31, 173)}。 Co^{++} は ACC がエチレンに変換する経路を抑制する¹⁷³⁾。BITC の作用機構は十分わかっていないがエチレンの前駆物質であるメチオニンの合成に関与する酵素の合成を阻害するようである¹⁴⁶⁾。DIHB と安息香酸ナトリウムのエチレン発生抑制の作用はまだ十分に知られていない。BITC^{16, 68)}と安息香酸ナトリウム¹⁶⁾はカーネーションの花持ちを長くするのに用いられている。

以上の諸事実からブドウの花振り抑制に関しても, エチレンの生合成の代謝経路の中で最終的にエチレンの発生を抑制するのにより効果的な物質が見出されれば, AVG よりも花振り防止に効果のある物質開発の可能性が考えられる。

摘 要

近年ブドウの主流品種となった‘巨峰’は大粒で甘美な果実を生産する4倍体品種 ($2n=76$)である。満開後の激しい異常落果(花振り)を引き起こすことが育成当初からの問題点であったが, 栽培技術上は多大の労力を費やす整房などの管理作業をたねんに行うことによりどうにか克服してきた。本研究では離層形成に関与していると考えられるオーキシンおよびエチレンの消長を調査して花振りの原因を追究した。

花振りを防ぐために花房の切り込み, すなわち整房を行った場合, 開花開始の時期から満開10日後までの期間花房のオーキシン含量は IAA 相当量で生体1g 当り 14~33ng の低い範囲内にあった。ところが, 無整房の花房においては整房作業の際除去される部分で満開1週間前と満開5日後にオーキシン含量の増加がみられた。この部分の満開1週間前と満開5日後のオーキシン含量はそれぞれ IAA 相当量で生体1g 当り 2,060ng と 1,125ng であり, それ以外の時期には 21~48ng の低い値を示した。

整房を行った花房において、満開日から満開14日後まで測定した ^{14}C -インドール酢酸の花房中の移行は通常のオーキシンの移行形態である求基的移行が優勢であり、求基的移行と求頂的移行の比は最低を示した満開14日後の値でも1.97であり明らかに求基的な濃度勾配が認められた。これに対し無整房の花房においては満開日から満開5日後まで、花房中のオーキシンの求基的移行と求頂的移行の比は1をわずかに上回るか、あるいは1以下であった。以上の結果から無整房の花房で花振りが激しいのは、花房内のオーキシンの分布と移行の方向が乱れ求基的なオーキシン濃度の勾配が失われ、そのため離層の形成が促進されたものと思われる。

小花と幼果の脱離に関係すると思われるエチレンの発生は、整房を行った場合には満開5日前から満開日までの間にみられ、満開3日前から満開日に最高に達し、その量は 2.97nl/g/h であった。満開3日以後はエチレン発生量は 0.10nl/g/h 以下に低下した。無整房花房においても、満開5日前から満開日までエチレンの発生が高まるが、その量は整房した花房よりやや少なく満開日には最高値の 2.71nl/g/h であった。また、花振りが最も激しかった満開10日後には 0.28nl/g/h のエチレンの発生がみられた。以上のことから花振いの原因となる小花と幼果の離層形成にはエチレンが深く関係しているものと思われる。

エチレンの発生を阻害するリゾビトキシン類縁化合物である AVG (L- α -(2-aminoethoxyvinyl) glycine) を開花前から満開期にかけて花房へ散布すると、無整房の花房でも顕著に花振いを抑制した。無処理の花房では1房当りの着粒数は40粒であったが、AVG を処理した花房では61粒が着粒した。AVG は満開時のエチレン発生量を 0.15nl/g/h 以下に抑制した。

エチレンの前駆物質である ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) と、エチレン発生剤のエセホン (2-chloroethylphosphonic acid) を開花前から満開期までの間に花房へ処理すると花振いが促進され、1房に残った果粒数は ACC 処理では25粒以下、エセホン処理では9粒以下であった。ACC とエセホンは整房した花房でも花振いを促進し、着粒数は無整房花房と差がなかった。

以上のことから、無整房花房においては、整房に際し切除されるべき部分のオーキシンの増加がエチレンの発生を誘導し、そのエチレンが離層形成を促進して花振いをひきおこすものと考えられる。整房によりオーキシンが増加する部分を除去すると、オーキシンの分布と移行が均斉に維持されてエチレン発生が抑制され、花振いを防ぐことになるとと思われる。

本研究の結果は‘巨峰’の花振いの発生にオーキシンとエチレンが深い関係をもつことを明らかにするとともに、実際栽培における整房処理の花振り制御の効果に対して理論的根拠を与えた。

謝 辞

本研究を行うにあたり終始懇篤な御指導を賜わり、かつ本論文の取りまとめに際して御校閲の労をいただいた九州大学教授上本俊平博士、宮島 寛博士および同助教授白石真一博士に対し衷心より感謝申し上げます。

本研究の遂行に際し絶えず御指導と御激励をいただいた広島大学教授倉石 晉博士ならびに佐賀大学教授岩改正男博士に厚く感謝申し上げます。また種々有益な御助言と御激励を忝けなくした東京教育大学名誉教授藤井利重博士に深く感謝の意を捧げる。農林水産省科学技術会議事務局岡苅谷 徹博士には有益な御助言と御激励に加えて、AVG と ACC の御恵与を受けた。さらに岡山大学岡本五郎博士、同中野幹夫氏、山梨県勝沼町内田亀雄氏より研究材料の提供と有益な御助言を賜わった。ここに厚く感謝する。

引用文献

1. Abeles, F. B. (1966). Auxin stimulation of ethylene evolution. *Plant Physiol.* 41: 585-588.
2. Abeles, F. B. (1972). *Ethylene in plant biology*. pp. 302. Academic Press, New York.
3. Abeles, F. B. (1976). Mechanism of action of abscission accelerators. *Physiol. Plant.* 20: 442-454.
4. Abeles, F. B. and B. Rubinstein. (1964). Regulation of ethylene evolution and leaf abscission by auxin. *Plant Physiol.* 39: 963-969.
5. Abeles, F. B. and G. R. Leather. (1971). Abscission: control of cellulase secretion by ethylene. *Planta* 97: 87-91.
6. Abeles, F. B., G. R. Leather, L. E. Forrence, and L. E. Craker. (1971). Abscission: regulation of senescence, protein synthesis, and enzyme secretion by ethylene. *HortScience* 6: 371-376.
7. Adames, D. O. and S. F. Yang. (1979). Ethylene biosynthesis: identification of l-aminocyclopropane-l-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 76: 179-174.
8. Addicott, F. T. (1970). Plant hormones in the control of abscission. *Biol. Rev.* 45: 485-524.
9. Addicott, F. T. and J. L. Lyon. (1969). Physiology of abscisic acid and related substances. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 139-164.
10. Addicott, F. T. and R. S. Lynch. (1951). Acceleration and retardation of abscission by indoleacetic acid. *Science* 114: 688-689.
11. Addicott, F. T., R. S. Lynch and H. R. Carns. (1955). Auxin gradient theory of abscission regulation. *Science* 121: 644-645.
12. Akamine, E. K. (1963). Ethylene production in fading *Vanda* orchid blossoms. *Science* 140: 1217-1218.
13. 浅見与七. (1937). 果樹栽培汎論〔結実編〕. p. 232-249. 養賢堂. 東京.
14. Atsumi, S., S. Kuraishi, and T. Hayashi. (1976). An improvement of auxin extraction procedure and its application to cultured plant cells. *Planta* 129: 245-247.
15. Baird, L. A. M. and B. D. Webster. (1979). The anatomy and histochemistry of fruit abscission. *Hort. Rev.* 1: 172-203.
16. Baker, J. E., C. Y. Wang, M. Lieberman, and R. Hardenburg. (1977). Delay of senescence in carnation by a rhizobitoxine analog and sodium benzoate. *HortScience* 12: 38-39.
17. Baker, J. E., M. Lieberman, and J. D. Andersen. (1978). Inhibition of ethylene production in fruit slices by a rhizobitoxine analog and free radical scavengers. *Plant Physiol.* 61: 886-888.
18. Bangerth, F. (1978). The effect of a substituted amino acid on ethylene biosynthesis, respiration, ripening and preharvest drop of apple fruits. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 103: 401-404.
19. Barritt, B. H. (1970). Fruit set in seedless grapes treated with growth regulators Alar, CCC and gibberellin. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95: 58-61.
20. Beyer, E. M., Jr. (1973). Abscission, support for a role of ethylene modification of auxin transport. *Plant Physiol.* 52: 1-5.
21. Beyer, E. M., Jr. (1975). $^{14}\text{C}_2\text{H}_4$: its incorporation and metabolism by pea seedling under aseptic conditions. *Plant Physiol.* 56: 273-278.
22. Beyer, E. M., Jr. (1976). A potent inhibitor of ethylene action in plants. *Plant Physiol.* 58: 268-271.
23. Beyer, E. M., Jr. (1977). Are ethylene action and metabolism related? *Plant Physiol.* 59: 46.
24. Beyer, E. M., Jr. and P. W. Morgan. (1969). Ethylene modification of an auxin pulse in cotton stem sections. *Plant Physiol.* 44: 1690-1694.
25. Beyer, E. M., Jr. and P. W. Morgan. (1969). Time sequence of the effect of ethylene on transport, uptake and decarboxylation of auxin. *Plant and Cell Physiol.* 10: 787-799.
26. Beyer, E. M., Jr. and P. W. Morgan. (1971). Abscission, the role of ethylene modification of auxin transport. *Plant Physiol.* 48: 208-212.
27. Biggs, R. H. and A. C. Leopold. (1958). The two phase action on abscission. *Amer. J. Bot.* 45: 547

- 551.
28. Blanpied, G. D. (1972). A study of ethylene in apple, red raspberry, and cherry. *Plant Physiol.* 49: 627-630.
29. Bonner, J. and J. E. Varner. (1976). *Plant biochemistry, Third edition.* 580-582. Academic Press, New York.
30. Bray, G. A. (1960). A simple efficient liquid scintillator for counting aqueous solutions in a liquid scintillation counter. *Anal. Biochem.* 1: 279-285.
31. Bufler, G., Y. Mor, M. S. Reid, and S. F. Yang. (1980). Changes in l-aminocyclopropane-l-carboxylic acid content of cut carnation flowers in relation to their senescence. *Planta* 150: 439-442.
32. Burg, S. P. (1962). The physiology of ethylene formation. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 13: 265-302.
33. Burg, S. P. and E. A. Burg. (1962). Role of ethylene in fruit ripening. *Plant Physiol.* 37: 179-189.
34. Burg, S. P. and E. A. Burg. (1966). Fruit storage at subatmospheric pressure. *Science* 153: 314-315.
35. Burg, S. P. and E. A. Burg. (1966). The interaction between auxin and ethylene and its role in plant growth. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 55: 262-269.
36. Burg, S. P. and E. A. Burg. (1967). Inhibition of polar auxin transport by ethylene. *Plant Physiol.* 42: 1224-1228.
37. Burg, S. P. and E. A. Burg. (1967). Molecular requirement for the biological activity of ethylene. *Plant Physiol.* 42: 144-152.
38. Burg, S. P. and E. A. Burg. (1968). Ethylene formation in pea seedlings: its relation to the inhibition of bud growth caused by indole-3-acetic acid. *Plant Physiol.* 43: 1069-1074.
39. Burg, S. P. and M. J. Dijkman. (1967). Ethylene and auxin participation in pollen induced fading of *Vanda* orchid blossoms. *Plant Physiol.* 42: 1648-1650.
40. Burroughs, L. F. (1957). l-Aminocyclopropane-l-carboxylic acid: a new amino acid in perry pears and cider apples. *Nature* 179: 360-361.
41. Cameron, A. C., C. A. L. Fenton, Y. Yu, D. O. Adames, and S. F. Yang. (1979). Increased production of ethylene with l-aminocyclopropane-l-carboxylic acid. *HortScience* 14: 178-180.
42. Carns, H. R. (1966). Abscission and its control. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17: 295-314.
43. Chakrawar, V. R. and D. A. Rane. (1977). Effect of Ethrel (2-chloroethyl phosphonic acid) on uneven ripening and berry characteristics of Gulabi and Bangalore purple grapes. *Vitis* 16: 87-99.
44. Chang, Y. and W. P. Jacobs. (1973). The regulation of abscission and IAA by senescence factor and abscisic acid. *Amer. J. Bot.* 60: 10-16.
45. 千野知長・大野俊雄・鈴木恵三・杉村順司. (1952). 葡萄エビ症樹に対する硼素の効果 (第1報). 園学雑誌, 21: 87-92.
46. Chandwat, B. S., E. Takahashi and K. Nagasawa. (1971). Effect of gibberellic acid, B-nine and kinetin on fruit set, parthenocarp and quality of Kyoho grapes. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 40: 105-109.
47. Clore, W. J. and R. D. Fay. (1970). The effect of preharvest applications of ethrel on 'Concord' grapes. *HortScience* 5: 21-23.
48. Coombe, B. G. (1960). Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins, and gibberellins in fruit of seeded and seedless varieties of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 35:241-250.
49. Coombe, B. G. (1962). The effect of removing leaves, flowers and shoot tips on fruit-set in *Vitis vinifera* L. *J. Hort. Sci.* 37: 1-15.
50. Coombe, B. G. (1965). Increase in fruit set of *Vitis vinifera* by treatment with growth retardant. *Nature* 205: 305-306.
51. Coombe, B. G. (1965). The effect of growth substances and size of Corinth and Sultana grapes. *J. Hort. Sci.* 40: 307-316.
52. Coombe, B. G. (1967). Effect of growth retardants on *Vitis vinifera* L. *Vitis* 6: 278-287.
53. Coombe, B. G. (1970). Fruit set in grape vines: the mechanism of the CCC effect. *J. Hort. Sci.* 45: 415-425.
54. Cooper, W. C., G. K. Rasmussen, B. J. Rogers, P. C. Reece, and W. H. Henry. (1968). Control of

- abscission in agricultural crops and its physiological basis. *Plant Physiol.* 43: 1560-1576.
55. Cracker, L. E. and F. B. Abeles. (1969). Abscission: role of abscisic acid. *Plant Physiol.* 44: 1144-1149.
 56. Crane, J. C. (1964). Growth substances in fruit setting and development. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15: 303-326.
 57. de Wilde, R. C. (1971). Practical application of (2-chloroethyl) phosphonic acid in agricultural production. *HortScience* 6: 364-370.
 58. dela Fuente, R. K. and A. C. Leopold. (1968). Senescence process in leaf abscission. *Plant Physiol.* 43: 1496-1502.
 59. Fucks, Y. and M. Lieberman. (1968). Effects of kinetin, IAA, and gibberellin on ethylene production, and their interactions in growth of seedlings. *Plant Physiol.* 43: 2029-2036.
 60. Gavinlertvatana, P., P. E. Read, and H. F. Wilkins. (1980). Control of ethylene synthesis and action by silver nitrate and rhizobitoxine in *Petunia* leaf sections cultured *in vitro*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105: 304-307.
 61. Goldsmith, M. H. M. (1968). The transport of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 19: 347-360.
 62. Goldsmith, M. H. M. (1977). The polar transport of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 439-478.
 63. Goodwin, P. B. (1978). Phytohormones and fruit growth. p. 175-213. In: D. S. Letham, P. B. Goodwin and T. J. Higgins (eds.) *Phytohormones and related compounds-A comprehensive treatise*, Vol. 2. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, The Netherlands.
 64. Gustafson, F. G. (1939). The cause of natural parthenocarpy. *Amer. J. Bot.* 26: 135-138.
 65. Hale, C. R., B. G. Coombe, and J. S. Hawker. (1970). Effects of ethylene and 2-chloroethylphosphonic acid on the ripening of grapes. *Plant Physiol.* 45: 620-623.
 66. Halevy, A. H. and A. M. Kofranek. (1977). Silver treatment of carnation flowers for reducing ethylene damage and extending longevity. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102: 76-77.
 67. Hall, I. V. and F. R. Forsyth. (1967). Production of ethylene by flowers following pollination and treatment with water and auxin. *Can. J. Bot.* 45: 1163-1166.
 68. Hall, W. C. (1951). Studies on the origin of ethylene from plant tissues. *Bot. Gaz.* 113: 55-65.
 69. Hall, W. C., G. B. Truckelot, C. L. Leinweber and F. A. Herero. (1957). Ethylene production by the cotton plant and its effects under experimental and field conditions. *Physiol. Plant.* 10: 306-317.
 70. Heilman, M. D., F. I. Meredith, and C. L. Gonzalea. (1971). Ethylene production in the cotton plant (*Gossypium hirsutum* L.) canopy and its effect on fruit abscission. *Crop Sci.* 11: 25-27.
 71. Horton, R. F. and D. J. Osborne. (1967). Senescence, abscission and cellulase activity in *Phaseolus vulgaris*. *Nature* 214: 1086-1088.
 72. Imaseki, H., K. Kondo and A. Watanabe. (1975). Mechanism of cytokinin action on auxin-induced ethylene production. *Plant and Cell Physiol.* 16: 777-778.
 73. Inaba, A. M. Ishida, and Y. Sobajima. (1974). Regulation of ripening in grapes by hormone treatments. *Sci. Rep. Kyoto Pref. Univ. Agr.* 26: 25-31.
 74. Inaba, A., M. Ishida and Y. Sobajima. (1976). Changes in endogenous hormone concentrations during berry development in relation to the ripening of Delaware grapes. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 45: 245-252.
 75. Ito, H. Y. Motomura, Y. Konno, and T. Hatayama. (1969). Exogenous gibberellins as responsible for the seedless berry development of grapes. I. Physiological studies on the development of seedless Delaware grapes. *Tohoku J. Agr. Res.* 20: 1-18.
 76. Iwahori, S. and J. T. Oohata. (1976). Chemical thinning of 'Satsuma' mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) fruit by l-naphthaleneacetic acid: role of ethylene and cellulase. *Scientia Hort.* 4: 167-174.
 77. Jackson, M. B. and D. J. Osborne. (1970). Ethylene, the natural regulators of leaf abscission. *Nature* 225: 1019-1022.
 78. Jacobs, W. P. (1959). What substance normally controls a given biological process? I. Formulation of some rules. *Devel. Biol.* 1: 127-533.

79. Kang, B. G., W. Newcomb, and S. P. Burg. (1971). Mechanism of auxin-induced ethylene production. *Plant Physiol.* 47: 504-509.
80. 川上善兵衛. (1932). 実験葡萄全書 上編 栽培法. p. 312-313. 地球出版株式会社. 東京.
81. Kende, H. and A. D. Hanson. (1976). Relationship between ethylene evolution and senescence in morning-glory flower tissue. *Plant Physiol.* 57: 523-527.
82. Kende, H. and b. Baumgartner. (1974). Regulation of ageing flowers of *Ipomoea tricolor* by ethylene. *Planta* 116: 279-289.
83. 岸 光夫. (1961). ブドウの開花順序について. 山梨県農業試験場報告. 3: 24-32.
84. 小林 章・岡本五郎. (1967). Muscat of Alexaniria における摘心およびホウ素の葉面散布が体内栄養ならびに結実に及ぼす影響 (第1報). 園学雑. 36: 31-35.
85. Kondo, K., A. Watanabe and H. Imaseki. (1975). Relationship in action of indoleacetic acid, benzyladenine and abscisic acid in ethylene production. *Plant and Cell Physiol.* 16: 1001-1007.
86. 倉石 晋. (1978). 植物ホルモン. p. 9-10. 東京大学出版会. 東京.
87. Laibach, F. (1933). Versuche mit Wuchsstoffpaste. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 51: 386-392.
88. Larque-Saavedra, A., H. Wilkins, and R. L. Wain. (1965). Promotion of cress root elongation in white light by 3, 5-diiodo-4-hydroxybenzoic acid. *Planta* 126: 269-272.
89. Lau, O. and K. Yung. (1974). Synergistic effect of kinetin on IAA-induced ethylene production. *Plant and Cell Physiol.* 15: 29-35.
90. Lau, O. and S. F. Yang. (1973). Mechanism of a synergistic effect of kinetin on auxin-induced ethylene production. Suppression of auxin conjugation. *Plant Physiol.* 51: 1011-1014.
91. Lau, O. and S. F. Yang. (1976). Inhibition of ethylene production by cobaltous ion. *Plant Physiol.* 58: 114-117.
92. Lavee, S. and G. C. Martin. (1981). *In vitro* studies on ethephon-induced abscission in olive. I. The effect of application period and concentration on uptake, ethylene evolution and leaf abscission. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106: 14-18.
93. Lavee, S. and G. C. Martin. (1981). *In vitro* studies of ethephon-induced abscission in olive. II. The relation between ethylene evolution and abscission of various organs. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106: 19-26.
94. Leopold, A. C. (1962). The role of growth substances in flower and fruits. *Can. J. Bot.* 40: 245-255.
95. Leopold, A. C. (1971). Physiological process involved in abscission. *HortScience* 6: 376-378.
96. Leopold, A. C. and F. S. Guernsey. (1953). Auxin polarity in the *Coleus* plant. *Bot. Gaz.* 115: 147-154.
97. Leopold, A. C. and P. E. Kriedemann. (1975). *Plant growth and development*. 2nd ed. p. 311-318. McGraw-Hill Book Company, New York.
98. Lieberman, M. (1979). Biosynthesis and action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30: 533-591.
99. Lieberman, M., J. E. Baker, and M. Sloger. (1977). Influence of plant hormones on ethylene production in apple, tomato, and avocado slices during maturation and senescence. *Plant Physiol.* 60: 214-217.
100. Linkins, A. E., L. N. Lewis, and R. L. Palmer. (1963). Hormonally induced changes in the stem and petiole anatomy and cellulase enzyme patterns in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.* 52: 554-560.
101. Lipe, J. A. and P. W. Morgan. (1972). Ethylene: role in fruit abscission and dehiscence processes. *Plant Physiol.* 50: 759-764.
102. Lipe, J. A. and P. W. Morgan. (1973). Ethylene, a regulator of young fruit abscission. *Plant Physiol.* 51: 949-953.
103. Liu, F. W. (1970). Storage of banana in polyethylene bags with an ethylene absorbent. *HortScience* 5: 25-27.
104. Liu, W. C. and H. R. Carns. (1961). Isolation of abscisin, an abscission accelerating substance. *Science* 134: 384-385.
105. 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.
106. Luckwill, L. C. (1959). Fruit growth in relation to internal and external chemical stimuli. In: D. Rudnik (ed.) *Cell, organism and milieu*. p. 326. Ronald Press Co., New York.
107. Mayak, S., A. H. Halevy, and M. Katz. (1972). Correlative changes in phytohormones in relation to senescence processes in rose petals. *Physiol. Plant.* 27: 1-4.
108. Mayak, S. and D. R. Dilley. (1976). Regulation of senescence in carnation (*Dianthus caryophyllus*). Effect of abscisic acid and carbon dioxide on ethylene production. *Plant Physiol.* 58: 663-665.
109. Milborrow, B. V. (1974). The chemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25: 259-307.
110. 三好武満・柴 寿・平田克明. (1979). B-ナイン処理によるブドウ巨峰の栽培. 農及園. 44: 813-816.
111. Morgan, P. W. and H. W. Gausman. (1966). Effects of ethylene on auxin transport. *Plant Physiol.* 41: 45-52.
112. Morgan, P. W. and J. I. Durham. (1972). Abscission: potentiating action of auxin transport inhibitors. *Plant Physiol.* 50: 313-318.
113. Morgan, P. W. and W. C. Hall. (1962). Effect of 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid on the production of ethylene by cotton and grain sorghum. *Physiol. Plant.* 15: 420-427.
114. Morgan, P. W. and W. C. Hall. (1964). Accelerated release of ethylene by cotton following application of indole-3-acetic acid. *Nature* 201: 99.
115. Morris, J. R. and D. L. Cawthon. (1981). Effect of ethephon on maturation and postharvest quality of 'Concord' grapes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106: 293-295.
116. 長野県. (1981). 果樹指導指針. p.193-329. 長野県経済事業協同組合連合会. 長野.
117. Naito, R., H. Ueda and T. Hayashi. (1974). Promotion of berry set in grapes by growth retardants. II. Effects of SADH and CCC applied directly to clusters on berry set and shoot and shoot growth in Kyoho and Muscat of Alexandria grapes. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 43: 109-114.
118. Naito, R., H. Ueda and Y. Ishida. (1972). Promotion of berry set in grapes by growth retardants. I. Comparison of the effect of B-nine and CCC applied as shoot spray and cluster dip on berry set and shoot growth in 'Kyoho' grapes. *Bull. Fac. Agr. Shimane Univ.* 6: 10-15.
119. Naito, R. and T. Hayashi. (1976). Promotion of berry set in grapes by growth retardants. III. Effects of the prebloom application of SADH and CCC on gibberellin and cytokinin activity in florets of grape varieties, Kyoho and Muscat of Alexandria. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 45: 135-142.
120. Naito, R. and T. Kawashima. (1980). Promotion of berry set in grapes by growth retardants. IV. Comparison of SADH cluster dipping, shoot pinching and flower thinning with regards to their effects on berry set in Kyoho grape. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 49: 297-310.
121. Naito, R., T. Kawashima and J. Fujimoto. (1981). Promotion of berry set in grapes by growth retardants. V. Effects of cluster dipping with SADH or CCC at different times before anthesis on berry set in Kyoho and Muscat of Alexandria. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 49: 539-548.
122. 中川昌一. (1978). 果樹園芸原論 - 開花・結実の生理を中心として -. p. 370-377. 養賢堂. 東京.
123. 中田隆人. (1966). ブドウ巨峰の花振り防止法. 農及園. 41: 1781-1783.
124. Nichols, R. (1966). Ethylene production during senescence of flowers. *J. Hort. Sci.* 41: 279-290.
125. Nichols, R. (1968). The response of carnation (*Dianthus caryophyllus*) to ethylene. *J. Hort. Sci.* 43: 335-349.
126. Nichols, R. (1971). Induction of flower senescence and gynaecium development in the carnation (*Dianthus caryophyllus*) by ethylene and 2-chloroethylphosphonic acid. *J. Hort. Sci.* 46: 323-332.
127. Nichols, R. (1977). Sites of ethylene production in the pollinated and unpollinated senescing carnation (*Dianthus caryophyllus*) inflorescence. *Planta* 135: 155-159.
128. Nitsch, J. P. (1953). The physiology of fruit growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 4: 199-236.
129. Nitsch, J. P. (1965). Physiology of flower and fruit development. p. 1537-1647. In: E. Ruhland (ed.) *Encyclopedia of plant physiology*. Vol.15 (1). Springer-Verlag, Berlin.
130. Nitsch, J. P. and C. Nitsch. (1965). The separation of natural plant growth substances by paper

- chromatography. *Beiträge Biol. Pflanzen.* 31: 387-408.
131. Nitsch, J. P., C. Pratt, C. Nitsch and J. Shaulis. (1960). Natural growth substances in Concord and Concord Seedless grapes in relation to berry development. *Amer. J. Bot.* 47: 566-576.
 132. Noodén, L. D. (1980). Senescence in the whole plant. p. 219-258. In: K. V. Thimann (ed.) *Senescence in plants*. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida.
 133. Noodén, L. D. and A. C. Leopold. (1978). Phytohormones and the endogenous regulation of senescence and abscission. p. 329-369. In: D. S. Letham, P. B. Goodwin and T. J. Higgins (eds.) *Phytohormones and related compounds-A comprehensive treatise*. Vol. 2. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, The Netherlands.
 134. 農林水産省統計情報部. (1981). 昭和55年産果樹生産出荷統計, p. 20-21, 36-42. 財団法人農林統計協会, 東京.
 135. 農林水産省統計情報部. (1982). 昭和56年産果樹生産出荷統計, p. 26-27, 42-48. 財団法人農林統計協会, 東京.
 136. 大井上康. (1930). 葡萄之研究. p. 782-784. 養賢堂. 東京.
 137. Oinoue, Y. (1938). Effect of boron on the setting of berries of grape Muscat of Alexandria. *J. Hort. Assoc. Japan.* 9: 141-143.
 138. Oinoue, Y. (1940). Influences of early shoot pinching in grape upon the setting of berries and some historical and biochemical changes in the shoot pinched. *J. Hort. Assoc. Japan.* 11: 141-145.
 139. 岡本五郎・小林 章. (1971). Muscat of Alexandria における摘心およびホウ素の葉面散布が体内栄養ならびに結実に及ぼす影響 (第2報). 園学雑, 40: 212-224.
 140. 岡本五郎・今井俊治. (1982). ブドウ'マスカット・オブ・アレキサンドリア'の結実に関する形態学的研究. 園学雑, 50: 436-444.
 141. 大野俊雄. (1975). ぶどうの硼素欠乏に関する研究. 山梨県果樹試験場特別報告, 1: 1-177.
 142. 大野俊雄・大村達雄・吉田賢児・小柳津和左久. (1955). エビ症樹に対する硼素の効果 (第2報). 園学雑, 24: 227-232.
 143. 大和田敏男. (1956). ぶどうマスカットオブアレキサンドリアの花振いに関する研究. (第2報)花粉の発芽と温度との関係. 農及園, 31: 464.
 144. 大和田敏男. (1958). ブドウ(マスカットオブアレキサンドリア)の花振いの原因と防止対策. 農及園, 33: 385-386.
 145. Owens, L. D., M. Lieberman, and A. Kunishi. (1971). Inhibition of ethylene production by rhizobitoxine. *Plant Physiol.* 48: 1-4.
 146. Pastil, S. and C. S. Tang. (1974). Inhibition of ethylene evolution in papaya pulp tissue by benzyl isothiocyanate. *Plant Physiol.* 53: 585-588.
 147. Pratt, C. (1971). Productive anatomy in cultivated grapes - a review. *Amer. J. Enol. Vitic.* 22: 92-109.
 148. Pratt, H. K. and J. D. Goeschl. (1969). Physiological roles of ethylene in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20: 541-585.
 149. 頼 俊銘. (1950). 葡萄の開花時の結果枝上の葉数が結実歩合に及ぼす影響. 園学雑, 19: 252-254.
 150. Rasmussen, G. K. (1974). Cellulase activity in separation zones of citrus fruit treated with abscisic acid under normal and hypobaric atmospheres. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 99: 229-231.
 151. Sagee, O., R. Goren, and J. Riov. (1980). Abscission of citrus leaf explants. Interrelationships of abscisic acid, ethylene, and hydrolytic enzymes. *Plant Physiol.* 66: 750-753.
 152. Sakai, S. and H. Imaseki. (1971). Auxin-induced ethylene production by mungbean hypocotyl segments. *Plant and Cell Physiol.* 12: 349-359.
 153. Saltvit, M. E., Jr. and R. A. Larsen. (1981). Reducing leaf epinasty in mechanically stressed Poinsettia plants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106: 156-159.
 154. Sastry, K. S. K. and R. M. Muir. (1965). Transport of indoleacetic acid in pedicels of tomato and its relation to fruit growth. *Bot. Gaz.* 126: 13-19.
 155. Sharples, G. C., J. R. Kuykendall, L. F. True, and H. F. Tate. (1961). Improvement of market quality

- of Cardinal grape by inflorescence apex removal. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 77: 316-321.
156. Singh, I. S. and B. S. Chundawat. (1978). Effect of ethephon on ripening of 'Delight' grapes. *HortScience* 13: 251.
157. Skene, K. G. M. (1969). A comparison of the effects of "Cycocel" and tipping on fruit set in *Vitis vinifera* L. *Aust. J. Biol. Sci.* 22: 1305-1311.
158. Smith, W. H., D. F. Meigh, and J. C. Parker. (1964). Effect of damage and fungal infection on the production of ethylene by carnations. *Nature* 204: 92-93.
159. Söding, H. (1952). *Die Wuchsstofflehre. Ergebnisse und Probleme der Wuchsstoffforschung.* p. 30-37. Georbe Thieme Verlag, Stuttgart.
160. Swanson, B. T. Jr., H. F. Wilkins, C. F. Weiser, and I. Klein. (1975). Endogenous ethylene and abscisic acid relative to phytochronology. *Plant Physiol.* 55: 370-376.
161. Tafazoli, E. (1977). Increasing fruit set in *Vitis vinifera*. *Scientia Hort.* 6: 121-124.
162. 高橋英一・谷田沢道彦・大平幸次・山田芳雄・田中 明. (1980). 新版 作物栄養学. p. 85-87. 朝倉書店. 東京.
163. Thimann, K. V. and E. Skoog. (1934). Inhibition of bud development and other functions of growth substances in *Vicia faba*. *Proc. R. Soc. Lond., B.* 114: 317-339.
164. 恒屋棟介. (1971). 巨峰ブドウ栽培の新技術. p. 16-27. 博友社. 東京.
165. Tukey, L. D. (1970). Relation of temperature and succinic acid 2, 2-dimethylhydrazide on berry set in the 'Concord' grape. *HortScience* 5: 481.
166. Tukey, L. D. and H. K. Fleming. (1978). Fruiting and vegetative effects on N-dimethylaminosuccinamic acid on 'Concord' grapes, *Vitis labrusca* L. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 93: 300-301.
167. Weaver, M. J. and R. Montgomery. (1974). Effect of ethephon on coloration and maturation of wine grapes. *Amer. J. Enol. Vitic.* 25: 39-41.
168. Weaver, R. J. and R. M. Pool. (1969). Effect of ethrel, abscisic acid, and a morphactin on flower and berry abscission and shoot growth in *Vitis vinifera*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 94: 474-478.
169. Weaver, R. J. and R. M. Zool. (1971). Effect of (2-chloroethyl)phosphonic acid (ethephon) on maturation of *Vitis vinifera* L. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96: 725-727.
170. Winkler, A. J., J. A. Cook, W. M. Kliewer, and L. A. Lider. (1962). *General viticulture.* p. 338-370, 487. Univ. Calif. Press, Berkley.
171. 山村 宏・内藤隆次. (1980). カキにおけるNAAの摘果機構について. (第3報) NAAとエセホンによる果実のエチレン生成及び落果に及ぼすジベレリンの影響. 園学雑. 49: 171-179.
172. 山根弘康・栗原昭夫・田中隆荘. (1978). ブドウの倍数性育種に関する研究. I 大粒系品種の染色体数. 果樹試験場報告E 2: 1-8.
173. Yang, S. F. (1980). Regulation of ethylene biosynthesis. 15: 238-243.
174. Yatomi, Y. and H. Harako. (1937). Observations on the setting of berries with *Vitis vinifera* influenced by flower cluster pinching. *J. Hort. Assoc. Japan.* 8: 193-196.
175. Yu, Y., D. O. Adams, and S. F. Yang. (1979). Regulation of auxin-induced ethylene production in mung bean hypocotyls. Role of l-aminocyclopropane-l-carboxylic acid. *Plant Physiol.* 63: 589-590.
176. Yu, Y. and S. F. Yang. (1979). Auxin-induced ethylene production and its inhibition by aminoethoxyvinylglycine and cobalt ion. *Plant Physiol.* 64: 1073-1077.