

ブドウの肥大・成熟過程における植物ホルモンの動態解明とそれに基づく肥大成熟制御技術

果樹試験場遺伝資源研究室 薬師寺 博

はじめに

ブドウの高品質果実生産には、適正な樹勢管理と施肥を含めた土壌環境の整備が生産の基盤となるが、さらに高品質な果実を安定的に生産するために生理活性物質が実用的に使用されている。ブドウの高品質果実の条件として大粒、無核、高精度、良好な着色などが要求される。ブドウは生理活性物質に対する反応性がよい樹種であり、多くの薬剤が試験研究されてきた。これらの研究の中でジベレリン、サイトカイニン系合成化合物および抗ジベレリン活性物質などが農薬登録されている(禿, 1995)。

しかしながら、外生処理による顕著な生理反応に対して、品種や環境条件によっては想定通りの効果が認められないケースや処理濃度による副作用も発生する。これまで、ブドウでも多くの植物ホルモンが分析されてきたが、結実・肥大過程や成熟生理に関連する複数の植物ホルモンの動態、相互作用についてはまだ不明な点も多い。また、植物ホルモンの含量は非常に微量であるため、その同定・定量において最も信頼性の高い質量分析計での解析が望まれるが、その報告例は少ない(Kondo and Kawai, 1998)。

ここでは、以前所属していた果樹試験場カキ・ブドウ支場栽培生理研究室で実施したブドウにおける生理活性物質を利用した果実品質の向上、特に成熟に関する試験成果とそれに関連す

る知見について解説したい。

1. ブドウの成熟と植物ホルモン

ブドウの果粒肥大は二重曲線型であり、前期肥大期と後期肥大期の間に果実肥大が停滞する硬核期がある。この硬核期の最後に水まわり(ベレゾーン)と呼ばれる他の樹種にはない生育ステージがある。すなわち、硬核期の初期まで硬かった果粒が硬核期の最後に急速に軟化する生理現象である。この水まわりを境に糖含量の増加、酸の減少、着色の開始などの一連の成熟過程が急速に始まるため、ブドウの収穫期や品質において重要な生育ステージである (Coombe, 1992)。

内生植物ホルモンの動態も図-1に示すように硬核期を境に大きな変化が認められる。前期肥大期には、細胞分裂・肥大に深く関与するオ

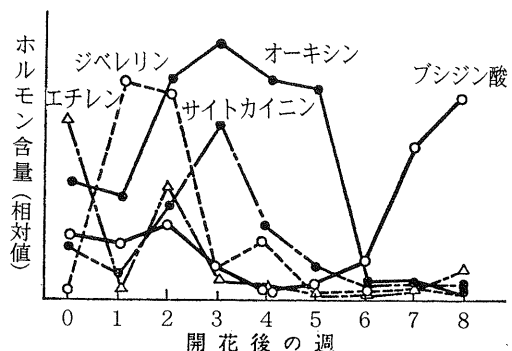


図-1 デラウェア果実(ジベレリン処理による無核果)中のホルモン含量の消長 (農業技術大系)

ーキシシン、ジベレリンおよびサイトカイニンの含量が増加し、水まわりを境に急速に低下している。一方、ABAは水まわりの後に急速に増加し、収穫前にやや含量が減少する (Inaba et al., 1976; 松井ら, 1992)。エチレンは成熟・老化ホルモンとして知られているが、ブドウでは成熟期間中のエチレン発生量は少ない。ブドウは非クライマテリック型であり (Baile and Young, 1981)、エチレンはブドウの成熟に深く関与しないと考えられている (Coombe and Hole, 1973; Kataoka et al., 1984)。

2. オーキシシンとABAによる成熟の影響

前述したように内生植物ホルモンの動態から、オーキシシンとABAがブドウの成熟に深く関与していることが考えられる。実際、幼果期のオーキシシンの果房散布処理は成熟を著しく遅延させる一方、着色前のABA処理は、無核‘デラウエア’の糖含量を急速に増加させて成熟を促進する (Inaba et al., 1974; 松井ら, 1992)。しかし、有核‘デラウエア’ではABAによる成熟促進は認められなかったことから、新美ら (1977) はABAの成熟効果には果肉中のIAAが一定レベル以下に低下する必要性を指摘している。

四倍体ブドウである‘巨峰’や‘オリンピック’などに水まわりあるいはそれ以降にABAを果房に処理をしたとき、着色は促進されるが糖度や酸濃度に影響がなかった報告が多い (Kataoka et al., 1982; 平, 1990)。ABAによるアントシアニン生成の促進は、フラボノイド化合物の生合成経路であるシキミ酸経路のキーエンザイムとされるフェニルアラニンアンモニアリアーゼ (PAL) 活性を高まるためである。ブドウでもABAおよびNAAで着色が各々促進や抑

制されたとき、PAL活性も増大あるいは抑制が確認され、パラレルな関係が示されている (Kataoka et al., 1984)。

なお、ABAには光学異性体や立体異性体があり、多くの研究では合成されたラセミ体 (S型とR型の混合物) が使用されてきた。しかし、天然に見いだされるABAはS型である。平 (1990) の‘オリンピック’に対する試験では、天然型ABA (S-ABA) は、ラセミ体ABAに比べて少なくとも2倍以上の着色促進効果を示したと報告している。このようにABAはブドウに対して安定的な着色促進効果を示すため赤熟れ果対策に有効と考えられるが、S-ABAは農薬登録に至っていない。

3. 抗オーキシシン剤による成熟促進効果

ブドウの成熟において水まわり前のオーキシシン処理が果粒の成熟を著しく遅延させることから、抗オーキシシン剤などで内生IAA含量を低下させることができればブドウの成熟を促進することが推察される。そこで、抗オーキシシン剤の一つである2, 3, 5-トリヨード安息香酸 (TIBA) $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ を‘巨峰’有核果房の水まわり極初期に散布した (Yakushiji et al., in submission)。その結果、対照区に比べて果粒肥大に差はなかったが、果皮のアントシアニン含量と果実糖度が増加し成熟が促進された (表-1)。合成オーキシシンであるナフタレン酢酸 (NAA) ではこれまでの報告通り、果皮の着色は抑制され果実糖度も低く、成熟が著しく遅延した。S-ABA区では、果皮のアントシアニン含量は明らかに増加したが、収穫時には果汁糖度は対照区より低下した。ABA処理後には、‘巨峰’の着色と果汁糖度は一時的に对照より早まるが、その増糖効果は収穫時まで

表-1 S-ABA, TIBAおよびNAAが‘巨峰’（有核）の果実品質に及ぼす影響

処理区	果房重 (g)	一粒重 (g)	糖 度 (%)	酸濃度 (%)	アントシアニン含量 (A ₅₃₇)
S-ABA	291.7±15.1a	10.9±0.2a	18.8±0.2b	0.51±0.01b	2.11±0.11c
TIBA	256.3±9.3a	10.3±0.3a	20.6±0.2c	0.48±0.01a	2.08±0.06c
NAA	284.4±11.6a	10.2±0.4a	16.2±0.6a	0.70±0.03c	0.40±0.08a
対 照	271.5±9.0a	10.7±0.2a	19.9±0.3c	0.54±0.01b	1.74±0.17b

・L⁻¹以上で
成熟促進効果
が認められた
(データ略)。
次に, T I
B Aで成熟促
進効果が認め

異なる英文字はDuncan多重検定(5%)で有意差があることを示す。表2~4も同じ。

継続されないようである。水まわり初期のABA処理は、果粒の成分に大きな影響を与えず、果皮のアントシアニン生成を特異的に促進すると考えられる。

有核‘巨峰’でTIBAの成熟促進効果が認められたことから、処理時期と処理濃度を検討した。TIBAの処理時期の試験では、満開後30日目の前期生育期における処理では、果実肥大が抑制され、着色と糖含量が低く成熟が抑制された(表-2)。水まわり初期の満開後45日目処理では、果実肥大は対照区と差がなかったが、処理区の中で最も糖度が高く、果皮のアントシアニン含量も有意に増加した。成熟期である満開後60日目の処理では対照区と果実品質に大きな差はなかった。このことから、TIBAによるブドウの成熟促進効果については、水まわりの極初期が最適の処理時期と判断された。幼果期の処理ではむしろ成熟が抑制されたことから、TIBAが幼果期の細胞分裂・初期肥大に関連の深いオーキシン代謝に影響を及ぼした可能性が推察された。TIBAの処理濃度については、20 mg・L⁻¹では効果はなく、200 mg

られたことから、他の抗オーキシン剤を供試して検討を加えた。同時に、種子の影響も検討するためにジベレリン処理によって無核化した‘巨峰’果房を用いた。抗オーキシン剤として1-N-ナフチルフタル酸(NPA) 200mg・L⁻¹とマレイン酸ヒドラジド(C-MH) 1000mg・L⁻¹を水まわり極初期に果房処理した。その結果、NPA区は対照区より糖度と果皮のアントシアニン含量が低く、酸濃度は高く、明らかに成熟が抑制された。NPAはTIBAと同じオーキシンの極性移動阻害剤として知られているが、成熟をむしろ抑制した。TIBAはNPAより弱いオーキシン移動阻害剤であると報告されている(Katekar and Geissler, 1980)。また、NPAは細胞からのオーキシン放出を妨害することによってオーキシンの極性移動を阻害するが、オーキシンの放出阻害部位がTIBAと異なると報告されている。すなわち、TIBAがIAAと同じ放出部位に結合するのに対して、NPAは異なる別の放出部位に結合することによってオーキシンの極性移動を阻害すると考えられている(Helen and Goldsmith, 1977)。

表-2 TIBAの時期別処理が‘巨峰’（有核）の果実品質に及ぼす影響

処理区	果房重 (g)	一粒重 (g)	糖 度 (%)	酸濃度 (%)	アントシアニン含量 (A ₅₃₇)
満開後30日目	259.4±7.6a	8.9±0.2a	19.8±0.5a	0.55±0.02c	1.54±0.10a
満開後45日目	299.9±11.9b	10.1±0.3b	21.1±0.4b	0.48±0.01a	2.58±0.09c
満開後60日目	276.0±11.1b	10.4±0.2b	20.0±0.5ab	0.49±0.01a	1.94±0.07b
対 照	276.8±8.6b	10.4±0.2b	19.5±0.3a	0.51±0.01b	2.01±0.06b

このことから、
オーキシンの放
出阻害部位の差
違がブドウの成
熟の違いを生じ
させた可能性が

考えられる。NPAには弱いオーキシン活性が報告されているので (Katekar and Geissler, 1980), NAAと同じくオーキシン活性によって成熟が抑制された可能性があり, 今後, 処理濃度や処理時期など検討の余地はある。

C-MHでは糖度がTIBAと同程度に高まったが, 着色促進の効果はなかった。C-MHはオーキシン作用阻害剤とされるが, 成熟促進効果を示さなかった。このことは, ブドウの成熟促進には内生IAA含量の重要性が示唆する。一方, TIBA区では, 有核‘巨峰’と同様に無核果粒に対しても糖度増加と着色促進が認められた。このことは, TIBAの成熟促進効果において, 種子の影響は少ないと考えられる。

4. TIBAによる内生IAAとABAの影響

TIBAによって‘巨峰’の成熟促進効果が認められたことから, TIBAによる内生IAAとABA含量の影響を幼果期から成熟期にかけて経時的に調査した。内生IAAおよびABA含量の計測に際しては, 各々の安定同位体を

内部標準物質としてガスクロマトグラフ質量分析計の選択イオンモニタリング法で同定・定量した (Yakushiji et al., 1998)。

無処理区のIAA含量は満開後22日目 (処理前23日) の幼果期には果肉新鮮重当たり2.70ngであったが, 水まわり期 (満開後45~50日) にかけて急速に減少した。TIBAは満開後45日目に処理したが, 処理後のIAA含量は対照区に比べてやや低く推移した (図-2A)。IAA含量とは対照的に, 無処理区のABA含量は水まわり期以降に急速に増加し, 収穫前の処理後25日目以降に急速に減少した (図-2B)。TIBA区では, 処理直後から急速にABA含量が増加し, 処理後11日目では対照区の約2倍となり, 処理後21日目に果肉新鮮重当たり760ngまで増加した。その後は急速に減少し, 対照区とほぼ同程度の推移を示した。

果肉のIAAおよびABAの分析から, TIBAによって成熟初期の内生IAA含量の低下とABA含量の増加が成熟促進を誘導したと推察される。TIBA処理による内生IAA含量

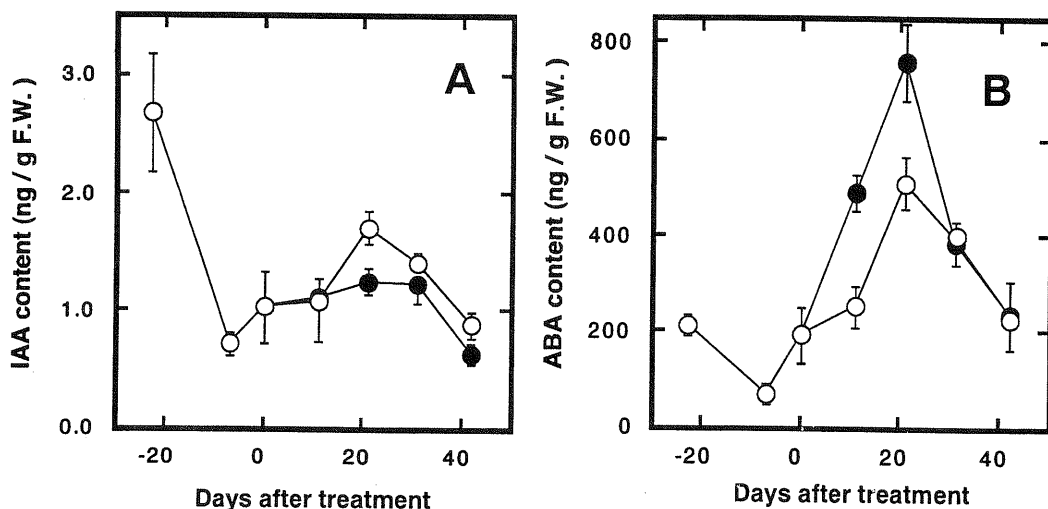


図-2 水まわり初期のTIBA処理が内生IAA (A) およびABA (B) に及ぼす影響
対照 ○, TIBA ●
処理日は満開後45日目, バーは標準誤差 (n=3)。

の低下は、単為結果性ナスの培養試験でも報告されている (Ikeda et al., 1999)。TIBA はオーキシンの極性移動阻害剤として知られているが (Helen and Goldsmith, 1977), ABA 含量の増加を誘導した作用機作については不明であり、この点については今後さらに解明を要する。

5. 果粒の結実・肥大技術

ジベレリン処理による無核栽培は世界に先駆けて日本で独自に開発した栽培技術であり、現在では‘デラウエア’のみならず四倍体ブドウを含め広く実用化されている (段, 1996)。ブドウの結実・果粒肥大については、ジベレリン 3 (GA_3) と尿素系サイトカイニンであるホルクロルフェニユロン (CPPU, 商品名: フルメット) 農薬登録されている (禿, 1995)。¹ ‘デラウエア’の無核栽培では、満開14日前と満開10日後の GA_3 $100\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ の果房処理で各々無核と果粒肥大を促進し、熟期も早まる。四倍体ブドウの無核処理としては、満開直前から満開期にかけて GA_3 $10 \sim 25\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ の使用基準が一般的で

ある。

四倍体ブドウの果粒肥大処理では、有核・無核栽培でジベレリンとCPPUの単用および混用処理など使用基準が異なっている。これは、大粒品種である‘巨峰’や‘ピオーネ’では高濃度のジベレリンによって穂軸の湾曲や硬化が発生しやすく、収穫後の脱粒性を高めて品質を低下させるためである。細見 (2000) はジベレリンをデンプンやゼラチン液で溶かした液を素手で‘ピオーネ’花 (果) 房表面のみの局部塗布を試みている。この方法によって、穂軸の柔軟性は維持できたが、十分な脱粒防止効果には至っていないと報告している。

四倍体ブドウにおいてもより大きな果粒が好まれることや無核処理した果粒では果粒肥大処理が必要とある。しかしながら、四倍体ブドウではCPPUなどの利用による果粒肥大が促進されても糖度の低下や着色不良などの品質低下が報告されている (木原ら, 1990; 田辺ら, 1983)。そこで、このような大粒系ブドウにおける果粒肥大処理による糖度低下や着色不良に対して、前述したTIBA処理を水まわり初期に加える

ことによって品質改善が可能であるか検討し、その一例を表4に示した。

試験として満開後10日目に果粒肥大処理として GA^3 $25\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ + CPPU $10\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ を果房処理し、さらに水まわり初期にTIBA

表-3 ジベレリンによる無核化‘巨峰’における抗オーキシシン剤の影響

処 理 区	果房重 (g)	一粒重 (g)	糖 度 (%)	酸濃度 (%)	アントシアニン含量 (A_{537})
TIBA	$259.2 \pm 15.8a$	$11.5 \pm 0.3a$	$18.6 \pm 0.2c$	$0.56 \pm 0.01a$	$1.66 \pm 0.09b$
NPA	$266.2 \pm 15.6a$	$11.2 \pm 0.6a$	$16.8 \pm 0.2a$	$0.70 \pm 0.03b$	$1.24 \pm 0.09a$
C-MH	$250.6 \pm 8.7a$	$11.0 \pm 0.4a$	$18.5 \pm 0.1c$	$0.60 \pm 0.01a$	$1.48 \pm 0.09a$
対 照	$273.7 \pm 11.2a$	$11.3 \pm 0.4a$	$17.9 \pm 0.2b$	$0.60 \pm 0.01a$	$1.30 \pm 0.08a$

表-4 ホルクロルフェニユロン (F) とジベレリンによる果粒肥大と水まわり初期のTIBA処理が‘巨峰’ (有核) 果実品質に及ぼす影響

処理区	果房重 (g)	一粒重 (g)	糖 度 (%)	酸濃度 (%)	アントシアニン含量 (A_{537})
F+ GA_3	$305.0 \pm 20.8a$	$14.5 \pm 0.6c$	$19.8 \pm 0.1a$	$0.51 \pm 0.01b$	$1.95 \pm 0.17a$
F+ GA_3 →TIBA	$291.4 \pm 14.0a$	$13.8 \pm 0.2b$	$20.9 \pm 0.1b$	$0.46 \pm 0.01a$	$2.63 \pm 0.09c$
無処理	$301.6 \pm 15.4a$	$12.9 \pm 0.4a$	$19.9 \pm 0.2a$	$0.53 \pm 0.01b$	$2.28 \pm 0.25b$

200mg・L⁻¹を散布した。果粒肥大の単独処理区では、対照区に比べて一粒重は増加したが、着色は無処理区に比べて劣った。本試験の場合、果粒肥大による果汁糖度や酸濃度には影響はなかった。これに対して、果粒肥大処理とTIBA処理を加えた果房では、一粒重の増加だけでなく糖度と果皮のアントシアニン含量が明らかに増加した。このように水まわり初期にTIBA処理を加えることによって、生理活性物質を利用した無核、大粒、高品質果実生産の端緒は示すことができた。しかし、無核処理を含めた場合、散布処理に3回を要するため労力面で大きな問題がある。また、今回成熟促進効果の認められたTIBAには農薬登録や安全性で課題が残る。今後は、TIBAによる成熟促進の作用機作の解明と安全性の高い生理活性物質の探索が必要である。

おわりに

以上、ここで述べた結果は生理活性物質の組み合わせでブドウの成熟制御や高品質果実生産を実現する試みの一端となる研究成果と考えられる。今後、生理活性物質による内生植物ホルモンの動態と相互作用の関係解明をさらに進展させ、その基礎に基づいた結実・肥大や成熟制御技術の改善が望まれる。さらに、近年進歩の著しい遺伝子操作技術や代謝関連酵素の解析とともに内生植物ホルモンとの関係が一層明らかになれば、より省力的で安全性の高い品質制御技術が確立されると思われる。

参考文献

Baile, J.B. and R. E. Young. 1981. Respiration and ripening of fruits. p. 1-40. In J. Friend and M. J. C. Rhodes (eds). In

recent advances in the biochemistry of fruits and vegetables. Academic Press, London.

Coombe, B.G. 1992. Research on development and ripening of the grape berry. Amer. J. Enol. Vitic. 43: 101-110.

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.

段 正幸. 1996. ジベレリン処理による無核果形成技術. p 388-395. 堀内昭作・松井弘之編著. 日本ブドウ学. 養賢堂. 東京.

Helen, M. and M. Goldsmith. 1977. The polar transport of auxin. Ann. Rev. Plant Physiol. 28: 439-478.

細見彰洋. 2000. GA処理で問題になるブドウ‘ピオーネ’の穂軸硬化防止技術. 園学雑. 69 (別1) : 186.

Ikeda, T., Yakushiji, H., Oda, M., Taji, A and S. Imada. 1999. Growth dependence of ovaries of facultatively parthenocarpic eggplant in vitro on indole-3-acetic acid content. Scientia Hort. 79: 143-150.

Inaba, A., M. Ishida and Y. Sobajima. 1974. Regulation of ripening in grapes by hormone treatment. Sci. Rep. Pref. Univ. Agri. 26: 24-31.

Inaba, A., Ishida, M 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.

禰 泰雄. 1995. 植物成長調整剤総覧. 植物の化学調節. 30: 197-216.

- Kataoka, I., Y. Kubo., A. Sugiura and T. Tomana. 1984. Effects of temperature, cluster shading and some growth regulators on L-phenylalanine ammonia-lyase activity and anthocyanin accumulation in black grapes. Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ. 124: 35-44.
- Kataoka, I., Sugiura, A., Utsunomiya, N and T. Tomana. 1982. Effect of abscisic acid and defoliation on anthocyanin accumulation in kyoho grapes (*Vitis vinifera* L. × *Vitis labruscana* Bailey). Vitis 21:325-332.
- Katekar, G. F. and A. E. Geissler. 1980. Auxin transport inhibitors. Plant Physiol. 66: 1190-1195.
- 木原 宏・前島 勤・泉 克明・茂原 泉・柴寿. 1990. ブドウに対するKT-30液剤の作用性. 長野中信農試報. 8: 37-56.
- Kondo, S. and M. Kawai. 1998. Relationship between free and conjugated ABA levels in seeded and gibberellin-treated seedless maturing 'Pione' grape berries. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 123: 750-754.
- 松井弘之・湯田英二・中川昌一. 1992. ブドウ 'デラウエア' 果粒の糖蓄積に及ぼすオーキシン, アブシジン酸の影響. 千葉大園学報. 45: 39-44.
- 新美吉行・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シジン酸様物質の季節的消長について. 園学雑. 46:139-144.
- 農業技術大系 果樹編2「ブドウ」, 基礎編. 形態・生理・機能
- 平 智. 1990. アブシジン酸の果実発育における生理作用とその利用研究. 植物の化学調節 25: 173-182.
- 田辺賢二・林 信二・判野 潔. 1983. KT-30によるハウス巨峰の果粒肥大促進について. 園学要旨昭和58年春: 42-43.
- Yakushiji, H., K. Morinaga and S. Kobayashi. Promotion of berry ripening with 2,3,5-triiodobenzoic acid in 'Kyoho' grapes (in submission).
- Yakushiji, H., K. Morinaga and Y. Koshita. 1998. Effect of 2,3,5-triiodobenzoic acid on berry ripening and on endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid in grapevine. Suppl. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 67 (1): 69.

最新 除草剤・生育調節剤解説 1998年版

企画・編集／財団法人 日本植物調節剤研究協会
B5判 285頁 本体5,000円(税別)

ジャンボ剤、フロアブル剤、1キロ粒剤など最近の水田除草剤16剤。畑地・非農耕地除草剤5剤。水稻倒伏軽減剤1剤について、特長、使い方、性質、試験成績などを解説。

全国農村教育協会 〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
Tel.03-3833-1821 Fax.03-3833-1665