

無種子果の生産 — ブドウの無種子化機構 —

独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構・果樹研究所 薬師寺博

1. はじめに

ジベレリン (Gibberellic acid: GA) によるブドウの無種子 (無核) 化の栽培技術は、我が国で発見された植物ホルモンの一つ GA の実用・普及技術として画期的な成果である。現在も消費者における種なしブドウのニーズは非常に高いため、新品種を始め数多くの品種で無種子化栽培法が研究され、その普及技術は拡大している。

GA はイネ馬鹿苗病を引き起こす病原菌である *Gibberella fujikuroi* (Sawada) の大量培養から結晶化され、その化学構造が明らかにされた。GA は *ent*-ジベレラン骨格あるいは *ent*-9, 15-シクロジベレラン骨格を有する炭素数19あるいは20の化合物の総称であり、遊離型GAとしてすでに約130種類以上のGAが同定されている。これらの中でも、*G. fujikuroi* の大量培養によって大量生産可能なGA₃ が広く生育調節剤として利用されている。

ジベレリンの生理作用は、無傷植物の伸長促進、長日植物の開花促進、種子や芽の休眠打破、単為結果の誘導など多岐にわたり、農業分野で広く利用されている。ブドウにおいては、昭和30年代初期に‘デラウェア’密着果房の裂果防止を目的に試験が始まった。この試験の過程で、偶然にも無種子化作用や熟期促進効果が発見された。さらに、開花後のGA再処理によって果粒肥大効果が確かめられ、現在の実用化に至っ

た経緯がある。

現在では、‘デラウェア’を先鞭として「種なしブドウ」が市場で認知され、一部はブランド化されて有利な販売を可能にしている。また、四倍体大粒系ブドウにおいても無種子化技術が確立され、ブドウ販売を有利にしている。このような実用化技術が進展するとともに、研究面では、GA処理による無種子化や無核品種を材料に、組織形態学的な研究や内生植物ホルモンとの関係などからブドウの無種子化機構が解明されてきた。また、殺菌剤であるストレプトマイシン剤にブドウの無種子化効果が発見され、その実用化とともにその作用機作についても研究が進んでいる。ここでは、ブドウの無種子化機構に関する研究知見の概略を紹介したい。

2. GAによる無種子化

2-1. 無種子化の品種間差異

GAによる無種子化の反応には、品種間差異がある。GA処理による無種子化率は、米国系品種で低く、欧州系品種では高い傾向が報告されている (永田・栗原, 1985)。主要品種では、‘デラウェア’や‘マスカットベリーA’など比較的無種子化し易い品種と‘キャンベルアーリー’や‘甲州’など無種子化しにくい品種がある。GAの処理適期にも品種間差異が認められ、‘デラウェア’に代表されるように、満開14日前の

GA 100ppmが無種子化の適期となるものがある。‘マスカットベリーA’や‘バッファロー’などもこの時期が適期になる(表-1)。濃度に関しては, Unga *et al.*(2003)は‘デラウェア’のGA処理において25mM硝酸アンモニウムを添加することによって, GA 50ppmで慣行と同等の果実品質を得ている。

一方, ‘巨峰’, ‘ピオーネ’や‘安芸クイーン’などの四倍体品種の適期は, 満開直前から満開期となる。処理濃度10~25ppmであり, ‘デラウェア’などと比べて低濃度で十分な無種子化の効果がある。満開期の処理適期は四倍体品種に多いが, 二倍体である‘ピッテロピアンコ’や‘ロザキ’なども該当する。‘巨峰’, ‘ピオーネ’, ‘藤稔’などは, 元来種子形成能力は低い, 単為結果性があるため, 低濃度でも効果があると考えられる。

2-2. 無種子化と樹勢との関係

GA 処理効果に及ぼす樹勢の影響は大きい。‘デラウェア’では樹勢によって無核果率の影響は少ないとされるが, 大粒系品種では樹勢が強く伸長伸長が良い樹の方が単為結果しやすいため, GA処理の効果が促進される。また, 短梢せん定で新梢伸長を強めることで効果が安定しやすい。‘巨峰’や‘ピオーネ’では, 満開時の新梢長が90cm以上で良品が生産され, 40cm未満で無核果率が低い(川野ら, 1977)。石川ら(2001a)も, ‘巨峰’と‘藤稔’において, 長い新梢ほど無種子果率が高くなったと報告してい

る。Okamoto *et al.* (2001)は, ‘ピオーネ’の新梢の強弱と花粉管誘導組織(Transmitting tissue: TT)との関係を検討し, 弱い新梢ではTTが発育するために有核果が多くなることを報告している。

2-3. ジベレリンによる無種子化機構

①二倍体品種における無種子化機構

二倍体ブドウ, 特に‘デラウェア’を用いた試験結果から, GA 処理された花粉の発芽能力が低下し(板倉ら, 1967; 村西, 1968), その原因として呼吸代謝の異常が指摘されている(Sugiura・Inaba, 1966)。さらに, GA 処理が開花期を4~5日早めるため, 結果的に開花時の胚のう発達を遅らせる(Sugiura・Inaba, 1968)。これらの花粉側と胚のう側の影響により, 受精が妨げられて無種子化すると考えられている。最近の研究では, 二倍体品種におけるGA 適期処理によって, 子房内での花粉管生長が抑制され, 胚珠が不受精となって無種子化するが, TTの発育不良に起因しないことが明らかにされている(三浦・岡本, 2004)。また, GA 処理した‘デラウェア’の雌ずい内では, 受粉後8~24時間にかけて花粉管生長が子房上部で著しく抑制される。花粉管先端の形状に異常が認められたことから, GA 処理後に花粉管生長の阻害物質が子房内で合成され, その結果花粉管生長が抑制されると考えられている(三浦ら, 2004)。

表-1 GAによる無種子化の反応

ジベレリンの作用	無種子化の処理適期	果粒肥大の処理適期	対象品種
無種子化と果粒肥大	満開14日前	満開10~14日後	デラウェア, マスカットベリーA, バッファロー
	開花直前~満開期	満開10~14日後	巨峰, ピオーネ, 藤稔, 伊豆錦, ピッテロピアンコ, 安芸クイーン, ロザキ, パラディ, キングデラ, サマーブラック,
無種子化	開花直前~満開期		甲斐路, ルビーオクヤマ, 白峰, リザマート

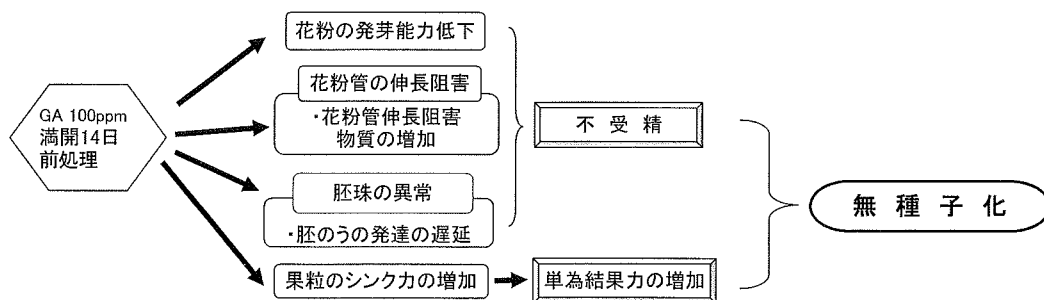


図-1 GAによるブドウ（‘デラウェア’の場合）の無種子（無核化）機構の模式図

いずれにしても、高濃度のGA処理によって受精が阻害されて無種子化するが、同時にシンク能力が高く維持されて単為結果が可能になったと考えられる（図-1）。しかし、‘デラウェア’の一回処理で着果は維持されるが、商品性のある果粒肥大に至らないため、二回目のGA処理が必要になる。Shiozaki *et al.* (1998)は、細胞分裂に関与するポリアミン、特に遊離型プトレシンがGA処理による無種子果粒で増加することを報告し、果粒肥大との関与を示唆している。

②四倍体ブドウにおける無種子化機構

多くの四倍体品種において、子房内組織内での花粉管生長の抑制が報告され（岡本ら，1984；1989a；1989b），その原因の一つに子房内でのTTの発達不良が報告されている（Okamoto *et al.*, 2001）。さらに、ブドウの雌ずいには花粉管生長阻害物質が存在し（Okamoto *et al.*, 1995），その活性は二倍体品種より四倍体品種で高いとされる。また、一般的に四倍体品種の子房内に伸長する花粉管数は非常に少ない（岡本ら，1984）。‘安芸クイーン’ではGA処理によって雌ずい中の花粉管生長が抑制されるとともに、開花5～10日後には胚珠の生長と子房壁の細胞分裂が促進される。一方、‘ピオーネ’では無処理でも花粉管が子房内で停止したことか

ら、GAによる花粉管生長の抑制にはほぼ関係ないとされる（三浦・岡本，2004）。このため、GA処理で四倍体品種の無種子化果粒が着果するのは、花粉稔性の低下、花粉管伸長の阻害と子房壁または子房の発育促進が促進されるためと考えられる。

3. ブドウの偽単為結果性

3-1. ブドウの無核品種

無核ブドウは全世界で約140品種存在し（劉・廬，1985），生食、干果や缶詰用として広く利用されている。ブドウの‘トムソンシードレス’は、カキの‘平核無’と同様に受精が行われたにも関わらず、胚が途中で退化して無種子（しいな）になる。これらの果実では、胚珠の発育不良により未受精で種子形成に至らなかったものと、一旦受精した後、胚乳核の分裂不良のために胚が発育停止し、退化したものが混在する。後者は、全く未受精で無種子になったもの（単為結果：parthenocarpy）と区別されて偽単為結果（stenospermocarpy）と呼ばれている。王ら（1993a）は、胚発生停止時期から無核ブドウ品種の新分類法を提唱している。

3-2. 無核品種の無種子化機構

‘ヒムロッドシードレス’を用いた試験では、雄性器官である花粉には異常は認められず、雌

性器官である胚珠の珠皮や卵装置に異常が認められている（王・堀内, 1990）。無核品種の受精胚のいくつかは、細胞分裂を開始するが、‘無核白’では球状胚で、‘モヌッカ’は心臓型胚で、各々生長を停止している（王ら, 1993a）。このため、無核品種における無種子化形成は、開花期における胚珠と胚のうの退化による未受精と胚乳核の退化による受精卵退化と胚形成の停止によって誘導されると推定されている（王ら, 1993a）。

無核品種と有核品種では内生 GA 様物質の種類に差はなかったが、開花 3 日から開花日にかけて無核品種の GA 様物質含量は有核品種より高かった。また、無核品種の IAA 含量ピークは有核品種より早かった（王ら, 1993b）。この結果は、果肉自体が植物ホルモンの合成能力を保持しているのか、あるいは他の組織から植物ホルモンが移動することを示唆している。外生 GA 処理は無核品種の種子形成を阻害したが、GA 生合成阻害剤であるユニコナゾールもまた受精を阻害したことから、Agüero *et al.* (2000) は GA が偽単為結果性品種の無種子化に直接関与していないことを示唆している。

4. ストレプトマイシン (SM) の利用

4-1. SM によるブドウ無種子化の発見

ストレプトマイシン (SM) は、放線菌の一種 *Streptomyces griseus* に由来する抗生物質の一

つであり、結核の治療に用いられてきた。SM はタンパク質合成を阻害することにより細菌の成長や代謝を停止させる。ヒトなどの真核生物のリボソーム構造が細菌などの原核生物のそれと異なるため、選択的に細菌に効果を及ぼす。

果樹では、モモのせん孔細菌病など農薬として使用されてきた。小笠原 (1985) は、モモの隣接園で発生するブドウの発育障害を調査する過程で、ブドウの花蕾に SM が付着すると受精障害が起こり、さらに単為結果を誘発することを 1976 年に発見した。

4-2. SM の無種子化の効果

SM の特徴として、単為結果する品種は多いが、単用では果粒肥大効果はない（小笠原, 1985）。このため、実用的には開花期に GA 処理が必要になる。‘デラウェア’の場合、GA 1 回目処理から 2～3 日遅れても無種子化率は低下しないため、GA 処理の適期拡大が可能となった（小笠原・平田, 1985b）。また、GA 処理で無種子化が不安定であった‘マスカット・ベリー A’では、SM と GA 混用処理で安定した無種子化技術が確立された（小笠原・平田, 1985a）。さらに、‘巨峰’を始め多くの四倍体ブドウで試験が行われ（石川ら, 2001a, 2001b; 関ら, 2003）、満開予定日 14 日前から開花始期の SM 200ppm ならびに満開期の GA 混用で無種子化が安定する。現在では、SM 硫酸塩 (20%) がブドウ全般に対し、表 2 で示した使用基準

表 2 ブドウに対するストレプトマイシン硫酸塩 (20%) の農薬登録内容

使用目的	使用濃度	使用時期	使用回数	使用方法
無種子化	1000倍 (200ppm)	満開予定日の14日前 ～開花始期	1回	散布又は花房浸漬
無種子化	1000倍 (200ppm)	満開予定日の14日前 ～満開期	1回	花房浸漬 (第1回目ジベレリン処理と併用)

で農薬登録されている。

4-3. SMの無種子化機構

SMによってブドウ花粉の発芽率は低下し、花粉管の伸長も抑制される。また、SM処理した花穂から採取した花粉の発芽率も無処理より劣っている（小笠原，1985）。また、GAとの混用処理した花粉は明らかに小さくなる（小笠原・平田，1985b）。しかし、SM処理した花穂に健全花粉を受粉しても有核果粒がほとんど着生しなかったことから、SMの無種子化は胚珠の発育阻害が主たる原因と考えられている（小笠原，1985）。さらに、木村ら（1995）は、SM処理が受精後の胚珠、特に胚乳の発達を抑制し、正常な種子発育を阻害することが無種子化の原因としている。

植物内生ホルモンの観点からは、満開前2週間のSM処理が、その後7日までのIAA含量の低下とABA含量の増加を誘導し、高い無種子化率との関係を検討している（馬場ら，2001）。さらに、SM処理によって果房の直上葉からの光合成同化産物の転流が減少している（関ら，2003）。このように、SM処理は内生植物ホルモンならびにシンク活性に影響を及ぼしているが、無種子化機構との関係解明にはさらに詳細な研究が必要である。

おわりに

ブドウの無種子化機構に関する研究は、ここ最近多くの研究で解明が進んできているが、未解明な点も残っている。すなわち、花粉管伸長の阻害物質の特定や無種子化した後、どのような内性植物ホルモンの動態や生理活性物質の誘導で落果に至らず、着果を維持できるのか、詳細な解明が望まれる。SMによって無種子化が安定的に実施できる品種が増加したが、GAによ

る無種子化の反応性が何に起因しているのか未解明である。一方、近年、発展のめざましい分子生物学によってジベレリンのシグナル伝達機構や転写因子との関係などの解明も進展しつつある。今後、これらの分子生物学的な解析から、より詳細なブドウの無種子化機構の解明がさらに進むことが期待される。

引用文献

- Aguero, C. Vigliocco, A. Abdala, G. and Tizio, R. (2000) Effect of gibberellic acid and uniconazole on embryo abortion in the stenospermocarpic grape cultivars Emperatriz and Perlon. *Plant Growth Regulation* 30: 9-16.
- 馬場正・谷澤貞幸・児島清秀・石川一憲・池田富貴夫 (2001) ストレプトマイシン処理によるブドウ「藤稔」の無核果形成過程における内生植物ホルモンの変動. *園学雑*. 70 (別1): 83
- 坂倉勉・小崎格・町田裕 (1967) ブドウに対するジベレリンの作用とその利用法に関する試験. *園芸試報A* 4: 67-95.
- 石川一憲・高橋久光・加藤弘昭・池田富喜夫 (2001a) 四倍体ブドウのストレプトマイシンとジベレリン処理による無核化に及ぼす新梢長の影響. *東京農大農学集報*. 46: 70-78.
- 石川一憲・高橋久光・加藤弘昭・池田富喜夫 (2001b) ストレプトマイシンによる無核四倍体ブドウ果実の良品質な房作りのための満開時ジベレリン散布の効果. *東京農大農学集報*. 46: 149-153.
- 川野信寿・姫野周二・織方俊雄 (1977) 巨峰・ピオーネの無核果形成に及ぼすジベレリン処理の影響. *九州農研*. 39: 216-218.

- 木村パウロ広・岡本五郎・平野健(1995)ブドウ
‘マスカット・ベリーA’の無核化に対するSM
の効果. 園学雑. 64 (別1): 104.
- 三浦恵子・岡本五郎(2004)2倍体, 4倍体ブ
ドウの花穂に対するジベレリン処理が雌すい
内での花粉管生長と結実に及ぼす影響. J.
ASEV. Jpn. 15: 9-16.
- 三浦恵子・岡本五郎・平野健(2004)GA処理
したデラウェア雌すい内での花粉管の行動.
J. ASEV. Jpn. 15: 129-130.
- 村西三郎(1968)ブドウの結実に対するジベ
レリンの処理の効果について. 九州農学雑.
23: 225-281.
- 永田賢嗣・栗原昭夫(1985)ブドウにおけるジ
ベレリン処理反応の品種間差異について. 化
樹試報E. 4: 7-19.
- Notsuka, K. Tsuru, T. and Shiraishi M. (2001)
Seedless-seedless grape hybridization via
In-Ovulo embryo culture. J. Japan. Soc.
Hort. Sci. 70: 7-15.
- 小笠原静彦(1985)ストレプトマイシン利用に
よるブドウの無核果生産技術の確立. (第1報)
ストレプトマイシンによるブドウの単為結果
の誘発について. 広島果樹研報. 11: 39-49.
- 小笠原静彦・平田克明(1985a)ストレプトマ
イシン利用によるブドウの無核果生産技術の
確立. (第2報)ストレプトマイシン利用によ
るマスカットベリーAの無核果安定生産. 広
島果樹研報. 11: 51-58.
- 小笠原静彦・平田克明(1985b)ストレプトマ
イシン利用によるブドウの無核果生産技術の
確立. (第3報)デラウェアの無核果生産にお
けるストレプトマイシンの利用. 広島果樹研
報. 11: 59-63.
- Okamoto, G. Fujii, Y. Hirano, K. Tai, A. and
Akio, K. (1995) Pollen tube growth inhibi
tors from Pione grape pests. Am. J. Enol.
Vitic. 46: 17-21.
- 岡本五郎・井上真奈美・島村和夫(1989a)巨峰
を含む数種の4倍体品種における無核果混入
の品種間差異に関する研究. 園学雑. 58: 515-
521.
- 岡本五郎・渋谷郁夫・古市美和・島村和夫(1989b)
他家授粉および2, 3の自家不和号性打破処理
がブドウピオーネの雌すい内での花粉管生長
に及ぼす影響. 園学雑. 58: 311-317.
- Okamoto, G. Tada, H. Suyama, A. Hayashi, Y.
and Hirano, K. (2001) Effect of shoot vigor on
the development of transmitting tissues and
pollen tube growth in pistils of tetraploid grape
cv. Pione. Vitis 40: 105-110.
- 岡本五郎・山本恭子・島村和夫(1984)巨峰を含
む数種の4倍体ブドウにおける無核果混入の
品種間差異に関する研究. 園学雑. 53: 251-
258.
- 王近衛・堀内昭作(1990)ブドウ‘ヒムロッド・
シードレス’果粒の無核性発現に関する解剖
組織学的研究. 園学雑. 59: 455-462.
- 王近衛・堀内昭作・松井弘之(1993a)ブドウ
無核品種の無核果形成に関する組織形態学的
研究. 園学雑. 62: 1-7.
- 王近衛・堀内昭作・尾形凡生・松井弘之(1993b)
ブドウ無核品種の無核果形成と内生植物ホル
モンとの関連. 園学雑. 62: 9-14.
- 劉家駒・盧春生(1985)無核葡萄. 果樹科学.
4: 15-20.
- 関達哉(2003)ブドウ‘ハニービーナス’の開
花前における花房へのストレプトマイシン処
理が同化産物の転流に及ぼす影響. 園学雑.
72 (別1): 197.

Shiozaki, S. Zhuo, X. Ogata, T. and Horiuchi S. (1998) Involvement of polyamines in gibberellin-induced development of seedless grape berries. *Plant Growth Regulation* 25: 187-193.

Sugiura, A. and Inaba, A. (1966) Studies on the mechanism of gibberellin-induced seedlessness of Delaware grapes. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 35: 233-241.

Sugiura, A. and Inaba, A. (1968) Studies on

the mechanism of gibberellin-induced seedlessness of Delaware grapes. *Mem. Col. Kyoto Univ.* 93: 43-52.

Ungsa, M. Kato, K. Takemura, K. Hori, T. Ohara, H. Ohkawa, K. Matsui, H. and Bukovac, J. (2003) Effects of the combination of gibberellic acid and ammonium nitrate on the growth and quality of seedless berries in 'Delaware' grape. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 72: 366-371.



省力タイプの 高性能一発処理 除草剤シリーズ

問題雑草を 一掃!!

水稲用初・中期一発処理除草剤 ダイナマン		水稲用初・中期一発処理除草剤 ダイナマン		水稲用初・中期一発処理除草剤 ダイナマン ジャンボ		投げ込み用 水稲用一発処理除草剤 マサカリ ジャンボ	
1キロ粒剤75 	D1キロ粒剤51 	フロアブル ダイナマンフロアブル ダイナマンLフロアブル 	Dフロアブル 				



日本農薬株式会社
 東京都中央区日本橋1丁目2番5号
 ホームページアドレス <http://www.nichino.co.jp/>

- 使用前にはラベルをよく読んでください。
- ラベルの記載以外には使用しないでください。
- 本剤は小児の手の届くところには置かないでください。
- 空容器は固密に封鎖せず、環境に影響のないように適切に処理してください。