

キュウリの単為結果と果実間での不均一な光合成産物分配 ー果実成長と植物ホルモナー

千葉大学園芸学研究科 彦坂晶子

はじめに

一般的なキュウリ栽培は長期間にわたるため、誘引や整枝、防除などの多くの労力と費用がかかる。栽培を短期間とし、高い収量をあげるためには、株あたりに多数の雌花が着生する品種、例えば図-1のように1節に複数の雌花が着生する複雌花性品種や、全ての節が雌花となる全雌花性品種が提案されている(Denna, 1973; Fujieda et al., 1982; Hikosaka and Sugiyama, 2004; Nandgaonkar and Baker, 1981; Uzcategui and Baker, 1979)。しかし、多数の雌花が着生する場合、単為結果性であっても長期間の栽培期間中に一部の節位の果実が成長せずに黄化・枯死する「流れ果」という現象(図-2)が

生じる(Hikosaka and Sugiyama, 2003)。この流れ果の発生は一般的なキュウリ品種でも不規則に発生することが知られ、果実収量に周期的に大きな変動をもたらすため、キュウリの安定生産や安定雇用の妨げとなっている(Hikosaka and Sugiyama, 2003; Marcelis, 1992; Schapendonk and Brouwer, 1984)。筆者らは、流れ果の軽減が計画的な安定生産につながると考え、この流れ果発生のメカニズムについて研究を行っている。

不均一な果実成長(不均一な光合成産物分配)

キュウリに限らず、流れ果や落果とは、複数の果実が着生し光合成産物量が不足する場合に、葉と果実間あるいは果実間で光合成産物に対す

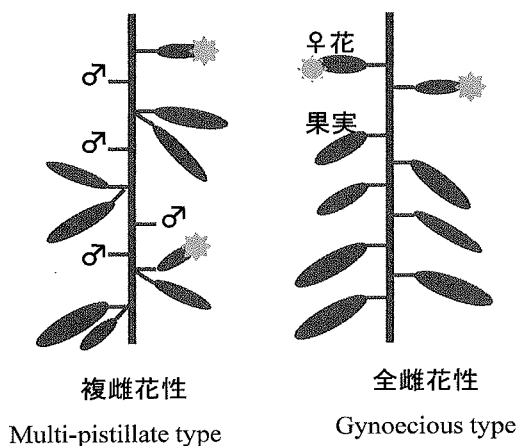


図-1 多雌花性キュウリ

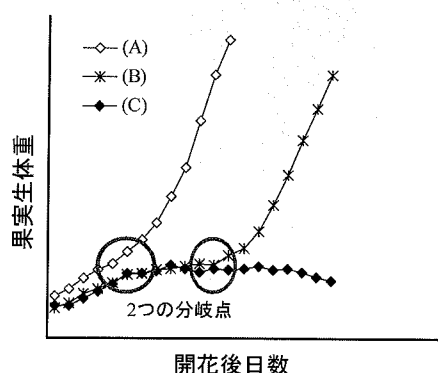


図-2 流れ果または黄化果 (Fruit abortion)

る競合が起こり、光合成産物が不均一に分配されることで、一部の果実の成長が停止し、黄化または落果する現象である (Marcelis, 1992; Schapendonk and Brouwer, 1984)。この現象は、株あたりの着果数を制限することで、先に受精 (着果) した果実が種子を確実に充実させるまで光合成産物を十分に享受できるように、後から着果した果実を排除する植物の戦略のようにみえる。

非単為結果性のトマトやメロン (一部のキュウリ品種も) では、受精の有無で着果とその後の果実成長の成否が決まる。この場合、受精 (着果) さえ正常であれば、その後の落果はほとんどみられない。一方、単為結果性のキュウリでは、受精 (着果) という選抜過程がなく、どの果実も成長する能力がある。しかし、実際には上述のように開花後に果実成長の成否を分ける選抜過程があり、全ての果実が成長するわけではない。キュウリの開花後の果実成長は3つの相 (成長、停滞、落果) に分けられ、開花後一定期間内に成長の相に入らなかった果実は落果する (図-3) (Hikosaka and Sugiyama, 2003)。

この開花後一定期間内に生じる「流れ果」とい



(A) 成長 (Phase I)、(B) 停滞から成長 (Phase II → I)、(C) 停滞から落果 (Phase III)

図-3 開花後のキュウリの果実成長パターン

う選抜メカニズムを理解する上で念頭におかなければならないのは、「小さな子房 (果実) が成長するのに必要な光合成産物量は非常に少ない」、「果実は自身の発生順位や植物体中の位置、光合成産物に対して競合する他の果実や器官 (シンク器官) の存在、葉面積 (ソース器官) や日射量などを認識して、成長の可否を判断することができない」ことである。つまり、単為結果性のキュウリの場合、わずかな光合成産物量さえあれば成長できる (と思われる) 開花直後の小さな子房 (果実) は、外部から何らかの情報 (伝達物質?) を受けて成長の可否を決められている (決めている) と考えられる。すなわち、キュウリでは植物体あたりの着果本数を制限するために、果実間あるいは果実と葉との間で相互作用を行っていることが示唆される。

このような光合成産物の不均一な分配のメカニズムを説明するために、これまで数多くの理論が提唱されてきた。光合成産物の分配は果実内の植物ホルモンの違いによるとする説 (Bangerth, 1989, 2000; Bangerth et al., 2000; Bertin, 1995; Schapendonk and Brouwer, 1984), あるいはシンクサイズ (例えば果実あたりの細胞数) によるとする説 (Bertin et al., 2002; Jullien et al., 2001), あるいは果実の発生順位 (ontogenetic order) によるとする説 (Egli and Bruening, 2002; Marcelis, 1996) などである。Ganeshaiah and Shaanker (1994) は、シンクの発達のために流入する光合成産物が自己触媒的あるいはフィードバック制御 (the autocatalytic or feedback regulation) されていることを示唆している。

単為結果や果実成長メカニズム研究の中でも果実内の植物ホルモンの違いが原因と予測する研究者は多く、これまで植物の成長調節剤や外

生ホルモンを与える研究がされてきた。本稿では、筆者らの結果も含め、古くから重要視されてきた植物ホルモンに関する研究を紹介したい。

1. 単為結果と植物ホルモン

近年のキュウリ品種の多くは単為結果性であり、ホルモン処理や交配作業なしに着果する。しかし、古くは非単為結果性の品種が多く存在し、トマトやメロンなどの果菜類と同様に単為結果や果実成長のメカニズム解明に関する研究に用いられてきた。これまでの研究の多くは非単為結果性キュウリに外生ホルモンや成長調節剤を与え、受粉した果実より着果および果実成長が促進されるかを調査したものである。

オーキシンであるインドール3酢酸 (IAA) (林ら, 1970), オーキシン輸送阻害剤である 2, 3, 5-triiodobenzoic acid (TIBA) (浜本ら, 1998; Kim et al., 1992), サイトカイニンであるベンジルアデニン(BA) (穴戸ら, 1990), ジベレリン酸(GA₃) (Ogawa et al., 1989; 清水, 1967) などがキュウリやトマトの単為結果性を誘導すると報告されている。果実内の濃度が高まる順序としては、ジベレリン, サイトカイニン, オーキシンと考えられており (実証はないが), Kimら (1992) はどの外生ホルモンを非単為結果性キュウリに施用しても、最終的にオーキシン濃度が果実や果柄で高まり、単為結果すると報告した。ここで、オーキシン輸送阻害剤 TIBA を果実や果柄に施用した場合でも果実が単為結果した理由として、Kimら (1992) は以下のように説明した。まず、単為結果には果実内のオーキシン濃度がある程度高まる必要があるが、非単為結果性品種ではこの濃度が常に低く、さらに果実内のオーキシンは導管や師管を經由して、他の果実や器官へ移動したり、他の器官から流

入する。そのため、TIBAを果実や果柄に施用すると、果実内で生産されたオーキシンが他の果実や器官へ移動するのを防ぐことになり、果実内のオーキシン濃度を維持することができた。逆に、TIBAによって他の果実や器官から移動してきたオーキシンが果実内へ流入することもなくなり、オーキシン過剰による着果不良や果実成長の抑制がなくなった可能性もあると考察している。しかし、これまでの成長調節剤の施用では、植物体あたりに1果のみ着果させた実験系が多く、また、上述のように非単為結果性の品種を用いている。従って、単為結果性の植物体に連続的に果実を着果させた場合の成長調節剤施用の影響は現在でも不明である。

彦坂ら (投稿中につきデータ未提示) は連続的に着果させた単為結果性キュウリについて、TIBAが果実成長を促進し、流れ果を軽減するという結果を得ており、Kimら(1992)と一致した。ただし、単為結果性キュウリにIAAを施用した場合、果実成長は抑制され、流れ果が増加した。オーキシンには細胞分裂や細胞伸長などといった成長に促進的に働く重要な機能があることが知られているが、その反面、頂芽優勢や休眠などの成長に抑制的に働くことも知られている。よってIAAが適当な濃度範囲であることが単為結果に重要であると考えられる。以上のことから、単為結果性キュウリは非単為結果性品種よりも内生IAA濃度が高い状態にあり、外生IAAの施用は果実内のIAA濃度を過剰にする可能性が考えられた。

非単為結果性のニガウリの仲間を使用したYuら (2001a, b) の研究では、単為結果にはNAA (オーキシン類) やGAよりも外生サイトカイニンであるCPPUが効果的であり、開化後4日のCPPU区の細胞数が受粉区よりも大となったと

報告した。さらに CPPU 施用をした場合の果実内生 IAA やサイトカイニン濃度を測定したところ、果実成長の速い CPPU 区で受粉区より濃度、含有量ともに低かった。このことから、CPPU が細胞分裂や細胞伸長に影響して着果を促進した後、フィードバック機能により、内生サイトカイニン類濃度が減少したものと考察している。

2. 単為結果と受粉結果による果実成長の違いと植物ホルモン

果実成長と植物ホルモンとの関係に注目した論文は多いが、これまでのキュウリを用いた外生植物ホルモンの実験では、株あたりに1果のみ着果させた実験系が多く、また、上述のように非単為結果性の品種を用いている。つまり、着果の成否と果実成長の成否を分離できる実験はほとんどない（上記の論文も初期の果実成長までを調査しているが、あくまでも単為結果性の誘導として扱っている）。

Yu (1999) は上述の非単為結果性のニガウリの仲間を使用した実験で、予め受粉した果実の後から外生ホルモンを施用し、果実成長について調査した。その結果、果実長は CPPU と GA 施用区で NAA と受粉区より大となった。よって CPPU 施用は受粉処理よりも着果および果実成長を促進することが示された。

この実験で興味深いのは、受粉区では植物体あたり 2.9 本の果実が収穫されたのに対し、CPPU 施用区では、施用した本数（1果おき、または全ての果実）に比例して収穫本数が 6.5 本～9 本まで増加した。ただし、CPPU 施用の 2 区で植物体あたりの総果実重量が同じであった。このことから、CPPU 施用をすることで単為結果と果実成長が促進され、着果したすべての果実が成長したものの、葉の光合成産物の供給量の

限界があるために、着果数の多い区ほど1果生体重が小となったと考えられた。

Boonkorkaew ら (2008) は、単為結果性のキュウリで受粉と無受粉の果実成長を比較した。その結果、単為結果した果実は受粉した果実の約2日遅れで果実成長を開始し、生体重、細胞面積も受粉した果実の約2日遅れで同様に推移した（図-4）。ただし、単為結果した果実では受粉した果実よりも細胞数と分裂活性が低く（図-4, 図-5）、単為結果した果実は開花後の細胞分裂が受粉した果実よりも低いことで果実成長に遅れが生じたものと推察した。

この時の内生サイトカイニン濃度（図-6）と IAA 濃度（図-7）は、果実成長の開始が早い受粉果で無受粉果より低かった。この結果は上述の Yu ら (2001a) の結果と一致し、受粉した果実では単為結果や CPPU 施用よりも内生 IAA 濃度やサイトカイニン濃度が低い状態で果実成長が促進されることを意味している。

受粉した果実に比べ、単為結果した果実が果実成長を開始するまでに約2日の遅れがみられ、開花後すぐに果実が成長相に入るか停滞相に入るかが分かれるのも、開花後2-3日である（図3）。このことから、キュウリの果実成長には開花直後の環境条件や光合成量、植物ホルモン濃度などが重要と考えられる。

穴戸 (2008) は、非単為結果性キュウリにサイトカイニンである BA を施用し、着果と果実成長を促進した。その時の 14CO_2 の取り込み量から果実の相対的シンク強度 (RSS) を測定したところ、RSS は開花までは高く維持され、全区で開花日から開花後1日まで急激に低下し、果実が成長しなかった無受粉区を除き、開花後3日以降に回復した。また、同時に内生 IAA 濃度をアベナテストで測定した結果、開花前と開花日

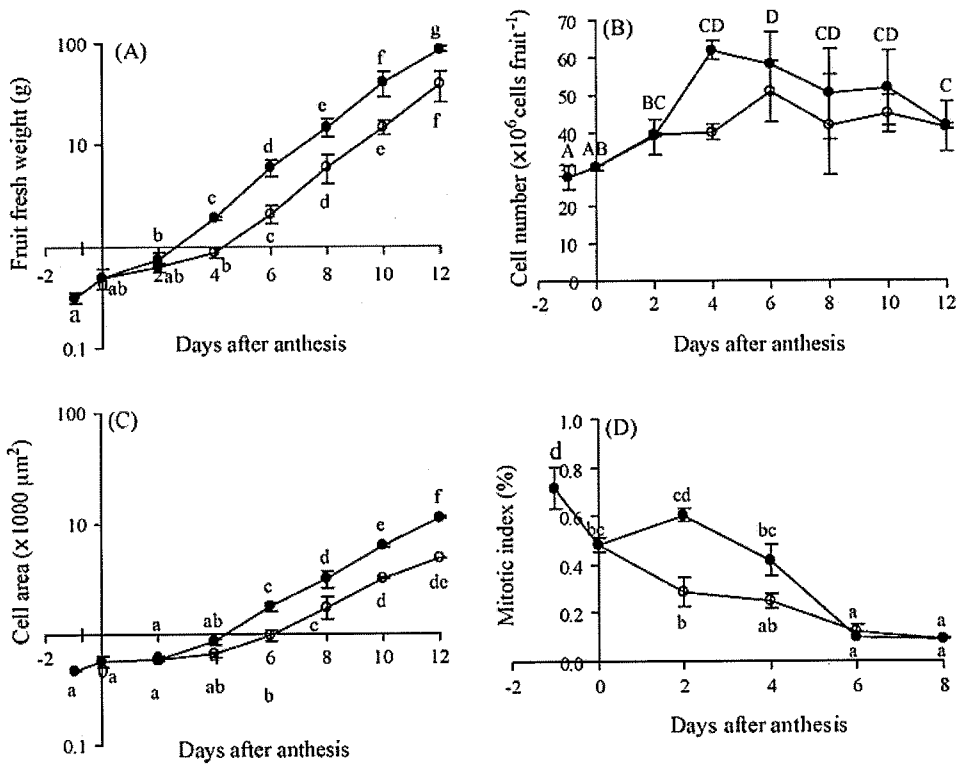


図-4 単為結果性キュウリ品種における受粉の有無が果実成長 (A), 細胞数 (B), 細胞面積 (C), 分裂指数 (D) に及ぼす影響 (Boonkorkaew ら, 2008)

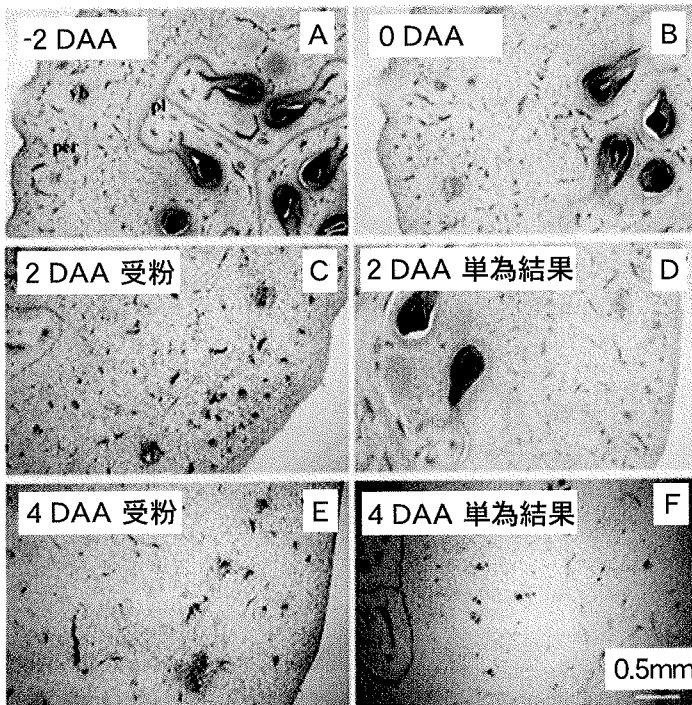


図-5 単為結果性キュウリ品種における受粉の有無が果実細胞内の Histone H4 (分裂活性の指標) の発現に及ぼす影響。開花 2 日前 (A), 開花日 (B), 受粉 2 日後 (C) および 4 日後 (E), 単為結果 2 日後 (D) および 4 日後 (F)。(Boonkorkaew ら, 2008)

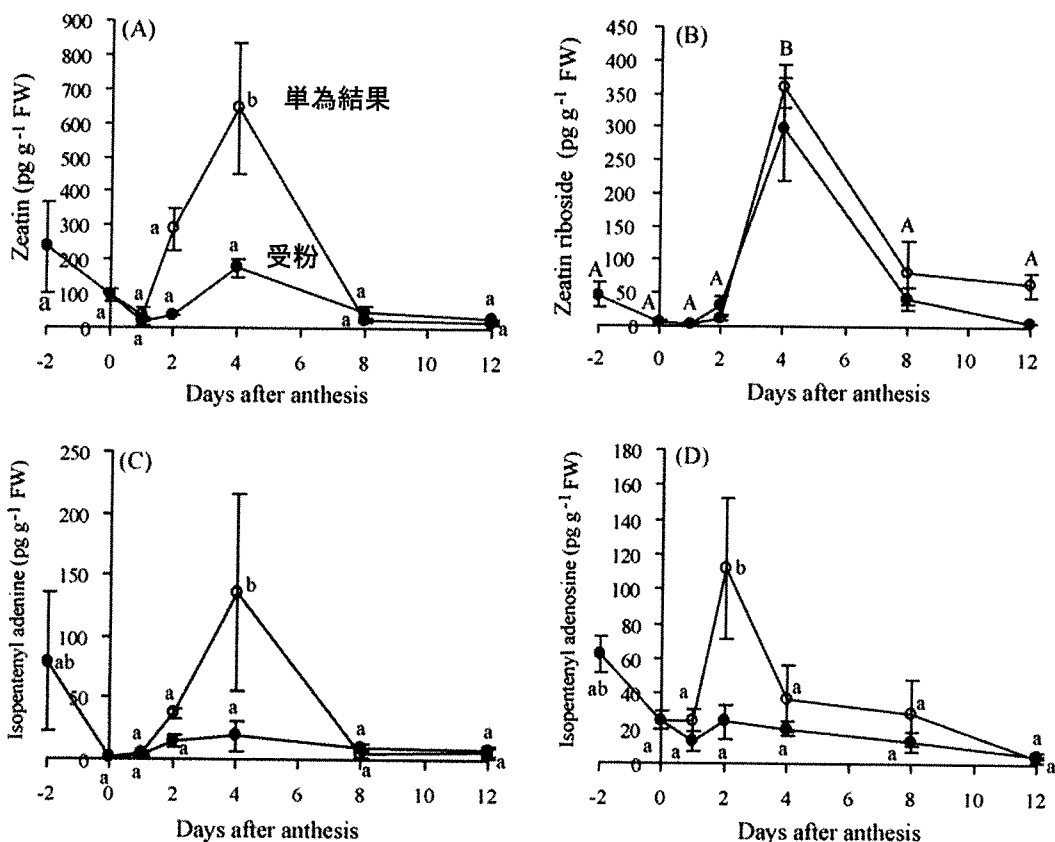


図-6 単為結果性キュウリ品種における受粉の有無が果実内のサイトカイニン類に及ぼす影響
白抜きは単為結果，黒抜きは受粉果 (Boonkorkaew ら, 2008)

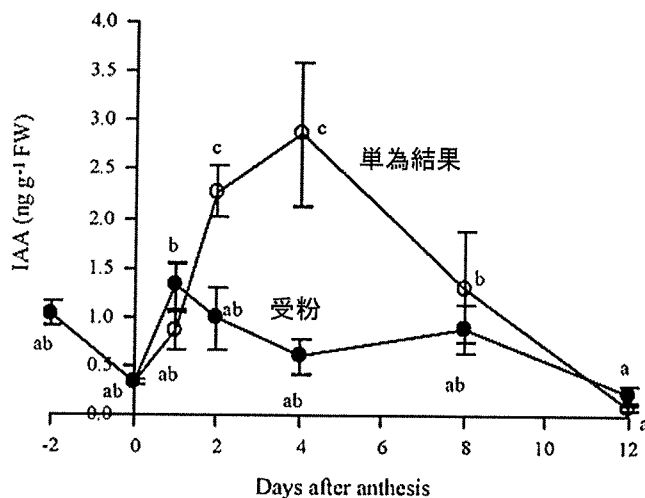


図-7 単為結果性キュウリ品種における受粉の有無が果実内のオーキシン (IAA) に及ぼす影響
白抜きは単為結果，黒抜きは受粉果 (Boonkorkaew ら, 2008)

とでIAA濃度に差はなく、開花後は果実が成長した区のRSSと同様の傾向を示した。このことは、開花まではすべての子房が同じ速度で成長するのに対し、開花後1-3日で果実成長の成否が決まる現象(Hikosaka and Sugiyama, 2003)とよく一致している。この開花後1-3日の間は子房の細胞分裂が活発な時期とも一致する(図4)。この間、果実が何の情報を受け取り、果実成長の成否を決めているのかは明らかでない。

以上のことから、キュウリの光合成産物の不均一な分配は、果実成長の成否によって決まっており、開花後1-3日が成否を分ける最初の分岐点(図-3)であることが示唆される。この期間の果実のシンク能を高めるにはサイトカイニン類の施用が効果的であり、単為結果性キュウリではIAAの施用は逆効果と考えられる。

また、単為結果性のキュウリでは停滞相に入っても、一定期間内であれば(季節によるが、例えば7~14日間)、成長相へ回復できる(図-3)。この2つの分岐点はおそらく同じ情報を介して制御されていると予想されるが、詳細は不明である。

このように、果実内の植物ホルモンは光合成産物の分配や果実成長の成否に大きく影響していると考えられる。しかし、これまで見てきた植物ホルモンの変化は、果実成長の成否や光合成産物の分配の優先順位(優劣)が決まった後の状態であり、それらを定める最上流の要因が何かは明らかでない。筆者らは植物をとりまく外部環境(気温や光環境など)がどのように伝達されて果実成長を制御する植物ホルモンの変化につながるのか、今後も地道に研究を重ねていく予定である。

Literature Cited

- Bangerth, F. 1989. Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiol. Plant.* 76: 608-614.
- Bangerth, F. 2000. Abscission and thinning of young fruit and their regulation by plant hormones and bioregulators. *Plant Growth Regul.* 31: 43-59.
- Bangerth, F., C. J. Li and J. Gruber. 2000. Mutual interaction of auxin and cytokinins in regulating correlative dominance. *Plant Growth Regul.* 32: 205-217.
- Bertin, N. 1995. Competition for assimilates and fruit position affect fruit set in indeterminate greenhouse tomato. *Ann. Bot.* 75: 55-65.
- Bertin, N., H. Gautier and C. Roche. 2002. Number of cells in tomato fruit depending on fruit position and source-sink balance during plant development. *Plant Growth Regul.* 36: 105-112.
- Boonkorkaew, P., S. Hikosaka and N. Sugiyama. 2008. Effect of pollination on cell division, cell enlargement, and endogenous hormones in fruit development in a gynoeceous cucumber. *Sci. Hortic.* 116: 1-7.
- Denna, D. W. 1973. Effects of genetic parthenocarpy and gynoeceous flowering habit on fruit production and growth of cucumber *Cucumis sativus* L. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98: 602-604.
- Egli, D. B. and W. P. Bruening. 2002. Flowering and fruit set dynamics at phloem-isolated nodes in soybean. *Field Crop Res.* 79: 9-19.
- Fujieda, K., Y. Fujita, Y. Gunji and K. Takahashi. 1982. The inheritance of plural-pistillate flowering in cucumber. *J. Japan.*

- Soc. Hort. Sci. 51: 172-176.
- Ganeshaiah, K. N. and R. U. Shaanker. 1994. Seed and fruit abortion as a process of self organization among developing sinks. *Physiol. Plant.* 91: 81-89.
- 浜本浩・穴戸良洋・古谷茂貴・安場健一郎. 1998. トマト果実の生育に及ぼす果柄処理 2,3,5-トリヨード安息香酸(TIBA)の影響. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 67: 210-212.
- 林亮策・木下恵介・渋谷茂. 1970. キュウリの単為結果とホルモン処理. *農業および園芸*. 45: 1849-1850.
- Hikosaka, S. and N. Sugiyama. 2003. Fruit growth patterns and abortion in multi-pistillate type cucumbers. *J. Hort. Sci. Biotech.* 78: 775-779.
- Hikosaka, S. and N. Sugiyama. 2004. Characteristics of flower and fruit development of multi-pistillate type cucumbers. *J. Hort. Sci. Biotech.* 79: 219-222.
- Jullien, A., N. G. Munier-Jolain, E. Malezieux, M. Chillet and B. Ney. 2001. Effect of pulp cell number and assimilate availability on dry matter accumulation rate in banana fruit [*Musa* sp. AAA group 'Grande Naine' (Cavendish subgroup)]. *Ann. Bot.* 88: 321-330.
- Kim, I. S., H. Okubo and K. Fujieda. 1992. Endogenous levels of IAA in relation to parthenocarpy in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Sci. Hortic.* 52: 1-8.
- Marcelis, L. F. M. 1992. The dynamics of growth and dry matter distribution in cucumber. *Ann. Bot.* 69: 487-492.
- Marcelis, L. F. M. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *J. Exp. Bot.* 47: 1281-1291.
- Nandgaonkar, A. K. and L. R. Baker. 1981. Inheritance of multi-pistillate flowering habit in gynoeocious pickling cucumber. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 106: 755-757.
- Ogawa, Y., N. Inoue and S. Aoki. 1989. Promotive effects of exogenous and endogenous gibberellins on the fruit development in *Cucumis sativus* L. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 58: 327-331.
- Schapendonk, A. H. C. M. and P. Brouwer. 1984. Fruit growth of cucumber in relation to assimilate supply and sink activity. *Sci. Hortic.* 23: 21-33.
- 清水賢午. 1967. 夏秋キュウリに対するジベレリンの処理効果. *農業および園芸*. 42: 1855-1860.
- 穴戸良洋・堀裕・鹿野昭一. 1990. キュウリ果実の着果・肥大期における光合成産物の転流・分配に及ぼすベンジル・アデニンの影響. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 59: 129-136.
- 穴戸良洋. 2008. 野菜の収量と光合成産物の転流・分配 [9]. トマトの果実肥大に及ぼすトマトトーンの影響一. *農業および園芸*. 83: 502-508.
- Uzcategui, N. A. and L. R. Baker. 1979. Effects of multiple-pistillate flowering on yields of gynoeocious pickling cucumbers. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104: 148-151.
- Yu, J.Q., Y. Li, Y. R. Qian and Z. J. Zhu. 2001a. Changes of endogenous hormone level in pollinated and N-(2-chloropyridyl)-N'-phenylurea (CPPU)-induced parthenocarpic fruits of *Lagenaria leucantha*. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 76: 231-234.

Yu, J.Q., Y. Li, Y. R. Qian and Z. J. Zhu. 2001b.
Cell division and cell enlargement in fruit
of *Lagenaria leucantha* as influenced by

pollination and plant growth substances.
Plant Growth Reg. 33: 117-122.

新登場!!
ホクコー
エーワン

1キロ粒剤・フロアブル・ジャンボ

雑草を白く枯らす!
ノビエを長く抑える!

2成分で雑草撃退!

強力な2つの成分

- 新規成分
雑草を白く枯らす
デフリルトリオン
(AVH-301)
- ノビエを長く抑える
オキサジクロメホン
L-400

SU抵抗性雑草・
特殊雑草に高い効果!

取扱 全農 製造 北興化学工業株式会社

エーワンは北興化学工業(株)の登録商標