

キウイフルーツ (*Actinidia chinensis* Planch.) における果実の生長周期と内生ホルモンの関係

趙, 梁軍
九州大学農学部附属農場

白石, 眞一
九州大学農学部附属農場

若菜, 章
九州大学農学部附属農場

<https://doi.org/10.15017/23357>

出版情報 : 九州大学農学部学藝雑誌. 45 (3/4), pp.171-181, 1991-02. 九州大学農学部
バージョン :
権利関係 :

キウイフルーツ (*Actinidia chinensis* Planch.) における 果実の生長周期と内生ホルモンの関係

趙 梁 軍・白石 眞 一・若 菜 章

九州大学農学部附属農場

(1990年11月30日 受理)

Fruit Growth Cycle in Chinese Gooseberry (*Actinidia chinensis* Planch.) and Its Relation to Endogenous Hormones

LIANG-JUN ZHAO, SHIN-ICHI SHIRAISHI and AKIRA WAKANA

University Farm, Faculty of Agriculture

Kyushu University, Harumachi, Kasuya-Gun 811-23

緒 言

一般的に果実の生長曲線は三つのタイプ、すなわち (a)S 字型曲線, (b)二重 S 字型曲線, (c)三重 S 字型曲線に分類されている(中川, 1978)。多くの果樹果実は S 字型生長曲線を示し、核果類やブドウ等では二重 S 字型生長曲線を示す。三重 S 字型生長曲線を示す果樹はキウイフルーツ (*Actinidia chinensis* Planch.) のみで報告されているが、不明瞭な点も残されている。Pratt and Reid (1974) はキウイフルーツ‘ブルーノ’における開花後の果径、果実容積、果実重並びに果実の呼吸変化、エチレン生成とエチレン処理に対する果実の成熟、呼吸変化を調査し、果実の生長が三重 S 字曲線を示すことを報告している。さらに Reid *et al.* (1982) はキウイフルーツ‘ブルーノ’の果実発育と果実諸成分の経時的変化の関係を調査し、すでに報告した三重 S 字型生長曲線と成分変化がよく符合することを報告した。他方、Hopping (1976) はキウイフルーツ‘モンティ’の果実と種子の発育を組織学的に研究し、果実は典型的な二重 S 字型生長曲線を示すと報告している。平田ら (1987) はキウイフルーツの数品種(ハイワード、アボット、ブルーノ及びモンティ)を用いて果実発育と細胞の分裂肥大の関係を調査し、明瞭な三重 S 字型生長曲線は認められないと報告している。

一般的に果実の生育と内生植物ホルモンとの間には密接な関係があることが知られている。キウイフルーツにおいても、Okuse and Ryugo (1981) 及び松井ら (1988) によって果実中の内生ホルモンの経時的変化が

分析されているが、果実の生育調査は詳細に行われておらず、果実生育パターンと内生ホルモンの関係は不明瞭である。そこで、本研究ではキウイフルーツ果実の生育のメカニズムをさらに明らかにするために、果実の諸形質の経時的変化を調査し、それらを絶対生長率に換算することによって果実の生育パターンを検討した。さらに、果実の内生植物ホルモンの経時的変化を分析し、果実の生育パターンと内生植物ホルモンの消長との関連を追究した。

材料及び方法

1. 供試材料

九州大学農学部附属農場果樹園に植栽されているキウイフルーツ成木(8年生)の‘モンティ’3株を1987年と1988年に供試した。

果実と種子の発育調査

充実した結果母枝に着生した結果枝上の花に‘トムリ’の花粉を授粉し、開花日を記録した。さらに、開花後2週目に摘果を行い、葉果比を6とした。これらの果実から正常な果実を40個選び、果径の経時的変化を樹上で調査した。一方、各生長期における果径と容積、新鮮重並びに乾物重の相互関係を知るために、経時的に代表的果実を20-30個採取し、それらの果径、容積、新鮮重と凍結乾燥重を測定した。また、3果実中に含まれる代表的な種子について、種子と胚の大きさを実体顕微鏡の下で測定した。さらに、凍結乾燥法によって、種子の乾燥重を求めた。

2. 樹上調査果実の容積、新鮮重と乾物重の算定

果実を円柱形と見なして、果実容積を算出した。算出した値と水置換法で求めた果実の容積の値を比較検討し、簡便な近似式： $V=0.8374 \cdot \pi \cdot \{(D_1 + D_2) / 4\}^2 \cdot L - 1.4439$ を導いた。この場合、 V は容積、 π は円周率、 D_1 は短径、 D_2 は長径、 L は縦径を意味する。この式の計算値は開花後3週目以後の果実容積によく適合した。本実験では樹上調査果実の経時的な容積変化をこの式を用いて計算した。また、経時的調査果実の新鮮重は樹上調査日の果実容積とその日に採取した果実の比重から計算し、経時的調査果実の乾物重はこの新鮮重とその日に採取した果実の乾物率によって計算した。

絶対生長率 (AGR) の計算

果実の絶対生長率を $AGR = (W_1 - W_0) / (T_1 - T_0)$ によって求めた。この場合、 W_0 、 W_1 は開花後 T_0 、 T_1 日目における果実の諸形質の測定値を意味する。

3. 内生植物ホルモンの抽出と検定

経時的に採取して凍結保存した果実は凍結乾燥後、重さを測定し、粉碎し、粉末とした。また、一部果実は内生ホルモンの果実内における局在性を調査するために、内果皮と外果皮に分離し、同様な手順で粉末とした。

果実におけるオーキシシン、ジベレリン及び ABA を抽出するために、それぞれ 20g, 40g, 40g の新鮮重相当量の乾燥粉末を、80% のメタノールで抽出し、酢酸エチルで分画し、酸性画分を得た。内生オーキシシンの生物検定は得られた酸性画分をペーパークロマトグラフィー (東洋の紙 No. 51B; 展開溶媒: イソプロパノール 10: アンモニア 1: 純水 1) で展開後、アベナ子葉鞘伸長テストにより行った。また標準 IAA (3-Indoleacetic acid, 片山化学) のアベナ子葉鞘伸長標準曲線を作成し、この活性を IAA に相当する量に換算した。内生ジベレリンの生物検定は得られた酸性画分を Sephadex LH-20 カラム (メタノール 1: アセトン 1) で精製後、同様にペーパークロマトグラフィーで展開し、20ppm の S-07 で 24 時間暗黒浸漬処理したイネ '短銀坊主' の種子を用い、第 2 葉鞘伸長テストにより行った (西島・桂 1988)。さらに、 GA_3 を用いて、同様に標準曲線を作成し、内生ジベレリン様物質の活性を GA_3 相当量に換算した。ABA の分析は、酸性画分をペーパークロマトグラフィーで展開し、イネ '短銀坊主' の第 2 葉鞘伸長テスト法 (Koshimizu *et al.*, 1966) で行い、ABA 様物質の活性は Rf 0.6-0.8 画分の対照区に対す

る相対生長率によって表した。

サイトカイニンの抽出は 20g 新鮮重相当量の乾燥粉末を、80% のメタノールで抽出して、エバポレーターでメタノールを除去し、Dowex-50 を通して、得られたアンモニア画分をブタノールで分画した。サイトカイニンの定量はエンザイムイムノアッセイ法 (PHYTODETEK™-DHZR 使用) で行い、DHZR (Dehydrozeatin riboside) 量を求めた。

結 果

1. 果実の生長解析

果実の生長に関して、1987年と1988年の果実を供試して反復調査した結果は同じであった。そこで本論文では、1988年の果実の解析結果のみを示した。直径と長さでみたモンティ果実の生長はそれぞれ不明瞭な二重 S 字型曲線を示した (第 1 図 A, B)。両者とも開花後 1 週目から 5 週目にかけて著しい増加が見られたが、その後緩やかになった。8 週目には果実の直径と長さはそれぞれ成熟果の 88%, 84% に達した。これらの生長を絶対生長率で示した生長曲線では、2 週目から 5 週目の間に一つのピークのみが出現した。一方、果実容積 (第 1 図 C) と新鮮重 (第 1 図 D) の増加は二重 S 字型曲線を示し、これらを絶対生長率で示した生長曲線では明瞭な二つのピークが認められた。この場合、生長初期のピーク (第 3 週目) は後期のピーク (17 週目) よりかなり高かった。果実乾物重 (第 1 図 E) の増加はやや不明瞭な二重 S 字型曲線を示したが、絶対生長率で見た場合には二つの明瞭なピークが認められた。この場合、前期 (8 週目) と後期 (19 週目) のピーク時における絶対生長率の差は小さく、2 週目から 21 週目までの絶対生長率の変異 (0.8-1.2g/week) も小さかった。また、前期のピークは果径、果実新鮮重及び果実容積の絶対生長率のピーク (3-5 週目) より 3-5 週間遅れており、後期のピークは果実新鮮重及び果実体積の絶対生長率のピーク (17 週目) より 2 週間遅れて出現した (第 1 図 A-E)。

以上の結果から、キウイフルーツの果実生長は二重 S 字型曲線を示すことが明らかとなり、開花後 8 週目までの迅速生長期 (ステージ I) と開花後 8 週目から 14 週目までの一時生長停滞期 (ステージ II) 及びその後成熟までの成熟前第二迅速生長期 (ステージ III) に分けられた。

種子長、種子乾物重及び胚長で見た種子及び胚の生長はすべて明瞭な S 字型生長曲線を示した (第 2 図)。受精胚珠は受粉後 1 週目から 5 週目までは急速

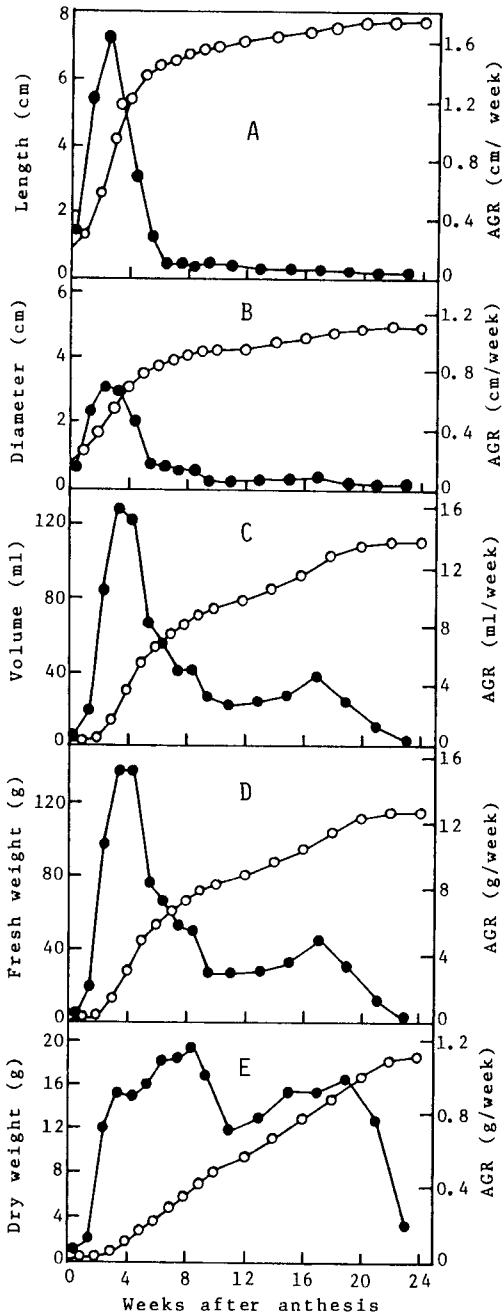


Fig. 1. Changes in cumulative and absolute growth rates of developing 'Monty' fruit in 1988. ○, cumulative growth rate; ●, absolute growth rate.

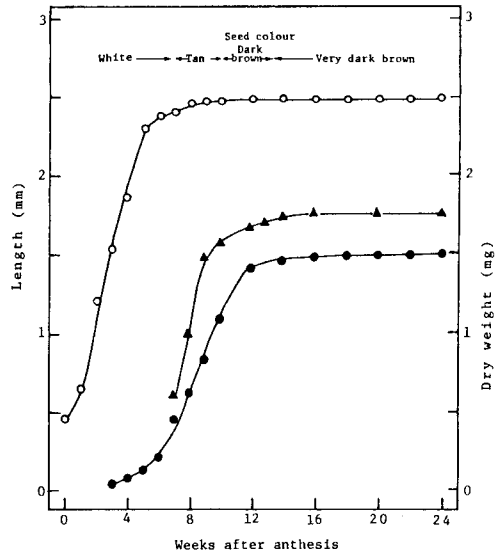


Fig. 2. Variation of color in developing seed and changes in cumulative growth rates of developing seed and embryo in 'Monty' in 1988. ○, seed length; ▲, embryo length; ●, dry weight of seed.

に、その後は緩やかに生長し、8週目には完熟種子とほぼ同じ大きさに達した。また、8週目から種皮の硬化と着色が始まり、16週目には完熟種子とほぼ同程度の硬化と着色を示した。胚は7週目から急速に生長し、9週目には成熟胚の大きさの約80%に達した。その後生長が緩やかになり、13週目にはほぼ成熟胚と同じ大きさに達した。種子の乾物重は受粉後6週目までは緩やかに増加したが、7週目から急激に増加し、12週目には成熟種子乾物重の93% (1.4mg) となり、その後、16週目には成熟種子とほぼ等しい1.5mgに達した。

2. 果実の生育に伴う内生ホルモンの消長

(1) オーキシシン様物質

果実の酸性酢酸エチル画分のペーパークロマトグラフィにおいて、Rf 0.3-0.5及び Rf 0.7-0.9にオーキシシン活性が認められた。便宜的に、Rf 0.3-0.5で活性を示すオーキシシン様物質をA I、Rf 0.7-0.9で活性を示すオーキシシン様物質をA IIとした、これらのオーキシシン活性の経時的変化を第3図に示した。A Iは開花後2週目に最も高い活性を示したが、その後急速に低下し、3週目から11週目まで低い活性しか認められなかった。その後、13週目から14週目にかけて再び高い活性が現れたが、この活性ピーク値は開花後2週目の活性ピーク値のほぼ半分であった。16週目以降では、

A I 活性はほとんど認められなくなった。一方、A II は開花後 4 週目に最も高い活性ピークを示し、8 週目まで次第に減少した。8 週目から 12 週目にかけて、A II の活性は A I と同様に低かったが、A I の活性よりはやや高かった。その後 A I と同様に 13 週目に高い A II 活性のピークが認められた後、A II の活性はほとんど認められなくなった。

内果皮と外果皮におけるオーキシシン活性を第 4 図に示した。内果皮（種子含有）におけるオーキシシン活性は開花後 1 週目には低かったが、開花後 2 週目に最大の活性を示した。しかし、外果皮におけるオーキシシン活性は開花後 1 週目にはみられず、その後も内果皮のオーキシシン活性よりも低い値を示した。

(2) ジベレリン様物質

果実の内生ジベレリン様物質の活性変化を第 5 図に示した。果肉から抽出した酸性画分のペーパークロマトグラフィーにおいて、Rf 0.2 及び Rf 0.5-0.6 の位置にジベレリン活性が認められ、それぞれを GA I、GA II とした。GA I の活性は開花後 1 週目に高く、その後急速に減少し、2 週目から 3 週目までの間、その活性はほとんど見られなくなった。その後再び増加し、5 週目において最大の活性ピークが見られた後次第に低下し、8 週目以降ではその活性は低い値で推移し、20 週目には全く見られなくなった。一方、GA II においては開花後 1 週目に活性が最も高く、その後急速に減少し、8 週目以後にはその活性は全く認められなかった。果実の生育期間を通して外果皮と内果皮の間における内生ジベレリン様物質 GA I と GA II の活性の違いは認められなかった。

(3) サイトカイニン

幼果においてサイトカイニンが検出された。その DHZR に相当する量を第 1 表に示した。単位果肉当たりの濃度は開花後 1 週目に最も高く、果実の生育につれて急速に低下していったが、果実当たりの量は果実生育につれて増加した。

(4) ABA 様物質

果実から得られた酸性画分のペーパークロマトグラフィーにおいて、Rf 0.6-0.8 の位置に ABA 様物質の活性が見られた。第 6 図に果実の生育にともなう ABA 様物質活性の経時変化を示した。開花後、ABA 様物質のイネ第 2 子葉鞘の伸長に対する抑制活性は急激に高くなり、開花後 1 週目に、最大の抑制ピークが見られた後、抑制活性が急速に低下し、6 週目から 12 週目までは、わずかの活性しか見られなかった。しかし、12 週目から収穫まで ABA 様物質活性は次第

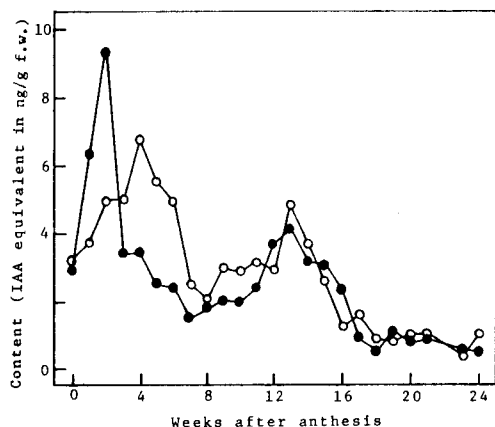


Fig. 3. Changes of the levels of two auxins during the development of 'Monty' fruit in 1987. ●, A I (Rf 0.3-0.5); ○, A II (Rf 0.7; -0.9).

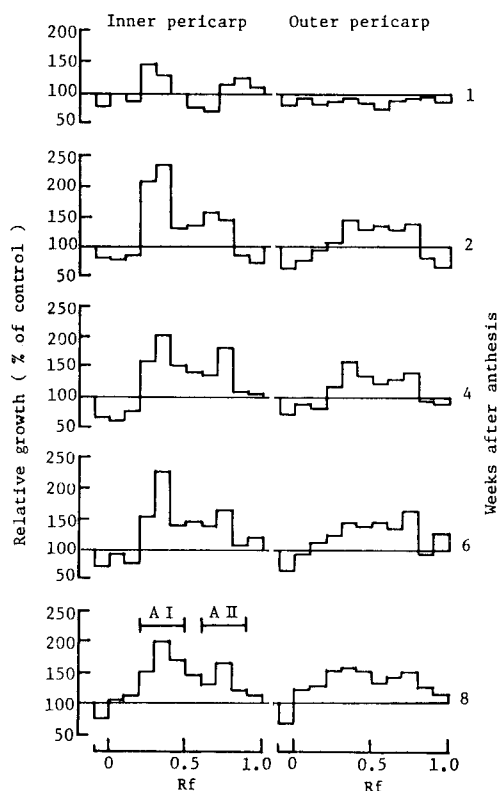


Fig. 4. Histograms showing changes of auxin activities of acidic ethyl acetate fraction from the inner and outer pericarp of developing 'Monty' fruit after paper chromatographic separation in 1988.

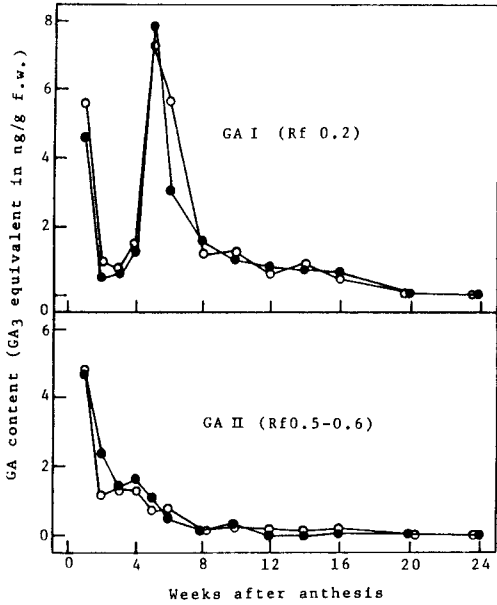


Fig. 5. Changes of the levels of two gibberellins during the development of 'Monty' fruit in 1988. ●, inner pericarp; ○, outer pericarp.

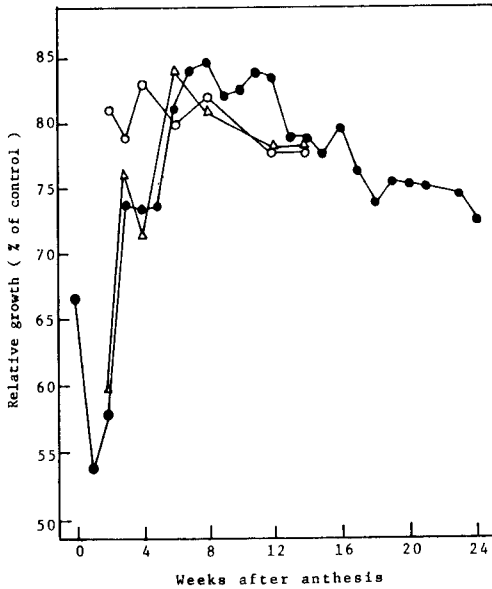


Fig. 6. Change of the activities of ABA in developing 'Monty' fruit. ●, whole fruit in 1987; ○, inner pericarp in 1988; △, outer pericarp in 1988.

Table 1. Cytokinin content in the flesh of young fruit of 'Monty' in 1987.

Weeks after anthesis	DHZR content	
	ng/g f. w.	ng/fruit
1	16.14	13.39
2	6.18	18.48
3	2.65	36.31
4	1.32	38.58

に上昇した。内果皮と外果皮との間における ABA 様物質活性の差は幼果ほど大きく、内果皮より外果皮の抑制活性がかなり高かった。しかし果実の生育に伴ってその活性差は認められなくなった。

考 察

本実験におけるキウイフルーツ 'モンティ' 果実の生長解析結果から、キウイフルーツ果実の生長は二重 S 字型曲線を示すことが明らかになった。とくに体積、新鮮重及び乾物重で示した果実の生長は明瞭な二重 S 字型曲線を示し、Hopping (1976)、松井ら (1988) 及び澤登・志村 (1990) によって報告されているキウイフルーツ果実の二重 S 字型生長パターンとよく一致する。キウイフルーツの果実生長は三重 S 字型曲線を示すと報告した Reid *et al.* (1982) は Hopping (1976) によって提唱された二重 S 字型生長曲線に関して、樹上で連続調査をせずに経時的に果実を採取して調査したこと、並びに果実の生育不良(小果生産)が二重 S 字型生長曲線を示した最大の原因であろうと推測している。しかし、本研究において連続的に樹上で調査した生育良好な大型の果実(最終果実重が114g)も明瞭な二重 S 字型生長曲線を示したことから、果実の生長曲線型(肥大周期)は果実の大小や生育の良・不良によって変化することなく、一定しているものと言える。Pratt and Reid (1974) によって提唱された三重 S 字型生長曲線に関して、第 1 及び第 2 生長は本実験結果とよく一致し、開花後 21-23 週目におこるごくわずかな第 3 生長のみが本実験では認められなかった。以上のことから、三重 S 字型生長曲線は調査が行われた年のニュージーランドの特殊な気候条件下で生じたものかどうかは不明であるが、本質的なものではないと考えられる。

一般的に果実の肥大周期には温度、土壤水分等の環境要因が大きく影響する(中川, 1978)。Fergusson (1984) はキウイフルーツ果実の生長過程は周期性を持っているが、環境的要因、特に土壤水分の影響を受けやすいので、本質的な生長周期がとらえにくいと指摘

している。本実験においてステージIIにおける果実新鮮重と容積の変動は乾物重の変動よりも大きい(第1図)ことから、湿度、特に土壤湿度の影響を受けやすいことが指摘される。また、このことはキウイフルーツ果実の第2生長終期においても、土壤水分条件の変化程度によっては、果実容積と新鮮重がわずかな変動を起こす可能性が十分あることを意味する。そこで、果実の肥大周期を判断するためには、新鮮重と容積に加えて、土壤水分の一時的な増減による変動がほとんどない乾物重を調査する必要がある。さらに、肥大周期を正確に判断するためには、これらの蓄積生長曲線に加え、絶対生長曲線のピークの出現様相の検討が有効であることが本実験の結果から示唆される。

種子には果実の生育を促進する効果があるという報告は数多くなされており、特に果実生育初期における種子の発達に果実の発育を促進すると言われている(Nitsh, 1970)。キウイフルーツにおいても果実重と種子数の間には密接な関係があり、種子数が多いほど果実が大きいことが報告されている(Hopping and Hacking, 1983)。本研究においても、キウイフルーツ果実の生育ステージIにおいて、種子と果実の著しい生育が認められたこと、及び無授粉果は落果することから果実第1生長は種子の発達と密接な関係があるものと言える。しかし、ステージIIの場合には、種子の乾物重が増加し、胚の発育が著しいにもかかわらず、果実肥大が緩慢になった。同様な現象は二重S字型生長曲線を示すブドウにおいても報告されている(新美ら, 1977)。ブドウの無核品種では有核品種に見られるステージIIの緩慢生長がほぼ消失することから、種子と果実の間の養分競合によってステージIIの緩慢生長が生じたと考えられる(Nitsch *et al.*, 1960; 新美ら, 1977)。キウイフルーツの場合、この時期において、果実の乾物重の増加も緩慢になることから、果実と種子との間における養分競合だけでなく、Buwalda and Hutton (1988)が指摘している様に生殖生長部位と栄養生長部位との間における養分競合あるいは地上部と地下部との養分競合も果実肥大に影響しているものと思われる。他方、ステージIIIにおいては、果実含水率の増加が認められないこと並びに果実新鮮重と乾物重の生長ピークが一致していることから、ステージIIIにおける果実第2生長は主に乾物成分の急速な蓄積と細胞壁の軟化による細胞肥大によるものと思われる。

松井ら(1988)はキウイフルーツ果実のIAAを分析し、IAA活性は開花後2週目の時に最も高く、13週目前後にもう一つの小さい活性ピークが見られたと報告

している。本実験では、果実に二つのオーキシン様物質の活性画分を検出した。果実生育時期におけるRf 0.3-0.5のオーキシン様物質A Iの活性パターンは松井ら(1988)が報告したIAAの活性パターンとほぼ一致していることから、A IはIAAと考えられる。一方、Rf 0.7-0.9のオーキシン様物質A IIの活性は過去には報告されていない。一般的にオーキシンにはいろいろな生長制御作用が知られているが、細胞分裂や細胞壁の緩みに対しても促進作用のあることが解っている(田口, 1986)。キウイフルーツでは果実の細胞分裂は開花後30日目まで行われ、その後細胞が急速に肥大することが報告されている(Hopping, 1976; 平田ら, 1987; 松井ら, 1988)。本実験で認められた開花から開花後4週目までの高いA I活性はこの細胞分裂時期とよく一致する。他方、A IIの最初の活性ピークはA Iの最初の活性ピークより2週間遅れて現れ、初期の活性はA Iより低かったが、果実迅速肥大期にその活性が高くなった。以上のことから、開花から開花後4週目までの高いA I活性は着果と第1生長時における果実の細胞分裂に重要な役割を果たしているものと考えられ、開花後4週目前後の高いA II活性は第1生長時における細胞の肥大と特に密接な関係があるものと思われる。

一方、果実の第2生長直前(14週目前後)にも、第1生長時の活性に比べると低いA IとA IIの活性ピークが同時に出現した。これらのオーキシン様物質の活性はアウトウ(Hopping and Bukovac, 1975)とモモ(Miller *et al.*, 1987)の果実に見られた第2生長直前のIAAの急上昇の役割と同じように、キウイフルーツ果実の第2生長時における細胞肥大に密接な関係があるものと考えられる。さらに、このピークの後、乾物重の急激な上昇が見られることから、これらのオーキシン活性は果実のシンクとしての機能を間接的に増強し、貯蔵養分のとりこみを促進するものと思われる。

果実中のオーキシン様物質の活性は開花時は低く、その後、激増したことから、外果皮より種子を含む内果皮のほうがオーキシン活性が高いことからオーキシン様物質は受粉後、受精胚珠(未熟種子)で合成され、果肉に拡散すると考えられる。また、開花後4週目前後においては胚乳の発達が顕著であり、胚の発達はほとんど進んでいないことから、胚乳が内生オーキシン様物質の生合成の中心であり、果実生育に関与しているものと推測される。

本研究では果実から二つの内生ジベレリン様物質

GA I と GA II が検出され、松井ら(1988)の報告と一致したが、GA I の活性パターンは本研究では開花後1週目において高い活性を示す点で一致しなかった。GA I の活性パターンはブドウ (Ito *et al.*, 1969) やカンキツ (Hassan *et al.*, 1988) 等において報告されている内生 GA 活性パターンとよく似ており、開花後1週目と6週目にジベレリン活性ピークが見られた。

開花日のトマト花房 (Sastry and Muir, 1963) と開花前のブドウ花房 (Ito *et al.*, 1969) をジベレリンで処理すると、果実中の内生オーキシシン活性が高くなることが報告されている。本研究において開花後1週目に GA I と GA II の活性ピークが出現した後、A I と A II 活性が急上昇した(第3, 5図)ことから、開花後1週目の高いジベレリン活性は単独で、あるいは内生オーキシシンの生合成を促進して結果的に、果実の第1生長を促進している可能性が指摘される。5週目前後の GA I の活性ピークはステージ I における細胞肥大期に相当することから、GA I は A II と相加的に細胞肥大による果実の生長を促進していると考えられる。

この様に果実の生長が内生ジベレリン活性と密接に関係していることは他の多くの果樹、たとえばアンズ (Jackson and Coombe, 1966)、モモ (Jackson, 1968)、ブドウ (Iwahori *et al.*, 1968)、ネーブルオレンジ (Wiltbank and Krezdorn, 1969) 等においても報告されている。他方、ステージIIIの第2生長時における GA 活性は数種類の果樹において報告されている。ブドウ (Iwahori *et al.*, 1968) とイチゴ (Lodhi *et al.*, 1969) では果実の内生ジベレリン活性は第2生長時に高くなることから、果実の第2生長における細胞肥大に関与していると考えられている。しかし、キウイフルーツにおいては、内生ジベレリン活性は第2生長時前後ではほとんど認められなかったことからステージIIIにおける果実の肥大にはほとんど関与しないものと考えられる。一般的に、果実においては種子がジベレリン生合成の中心であり、特に胚乳における活性が高いと言われている (Barendse, 1975)。本研究においては受粉、受精並びに種子(胚乳)の発達と果実におけるジベレリン活性変化はよく対応したが、内果皮(含種子)と外果皮のジベレリン活性には差が見られなかった。これはキウイフルーツでは果実の生長に必要なジベレリンがすべて種子から供給されるのではなく、開花直後は花粉からの、受精後は種子からの必要最小限の拡散性オーキシシンやジベレリンが内、外果皮に作用した後は果肉自体がさらに必要なジベレリン

の生合成を行ったためと考えられる。

Okuse and Ryugo (1981) は‘ハイワード’を用い、経時的に果実のサイトカイニン进行分析し、幼果の果肉中の Zeatin ribotide および Zeatin 活性が高いのに対し、成熟果の活性は低い値で推移したと報告している。また、松井ら(1988)はキウイフルーツにおいて開花前のサイトカイニン活性は低く、開花後2週目にピークに達し、その後、急激に低下し、4週目以後ではほとんど活性が認められなかったと報告している。本実験においても、幼果において高濃度のサイトカイニンが検出された。その濃度は開花後1週目に最も高く、果実の発育につれて低下し、これらの報告とほぼ一致した。一般的に外生的にホルモン処理をして単為結果を誘起する時オーキシシンタイプの生長調節剤は初期発育段階にある果実の落果を防止し、サイトカイニンは果実組織の細胞分裂を促進する (Schwabe and Mills, 1981) ことから、開花後2週目前後の幼果における高いサイトカイニン活性は果実の細胞分裂と直接的な関連があるものと考えられる。

一般的に ABA の植物ホルモンとしての役割は他のホルモンと同様に多岐に渡るが、果実の生長過程においては、離層形成(落果)、果実の成熟、種子の休眠、幼胚の発芽抑制と生長促進等に重要な役割を果たすことが知られており、また、果実の生長過程においてその含量はかなり複雑に変動することも知られている (Rhodes, 1980)。本実験では開花後1週目前後とステージIIIの成熟過程において高い ABA 活性が認められた(第6図)。松井ら(1988)はキウイフルーツの生育過程において成熟果の ABA 活性がもっとも高いと報告しているが、本実験では開花後1週目の果実が最も高い ABA 活性を示した。本研究と同様な ABA 活性パターンは酸果オウトウ (Davison *et al.*, 1976)、セイヨウナシ (Martin and Nishijima, 1979)、イチゴ (Archbold and Dennis, Jr, 1984) とカンキツ (Hassan *et al.*, 1988) においても報告されている。また、花器組織における ABA の存在はコーヒー (Browning and Hoad, 1970)、バラ (Mayak *et al.*, 1972) 並びにエンドウ (Eeuwens and Schwabe, 1975) 等においても報告されている。さらに、受粉後の子房における ABA の増加はカンキツ (Hassan *et al.*, 1988) 等において報告されており、落果にいたる無受粉の子房においてはさらに著しい ABA の増加が起こることがカンキツ (Garcia-Papi and Garcia-Martinez, 1984) やセイヨウナシ (Martin *et al.*, 1980) などで報告されている。受粉後の子房においては同時に着果を促進するジベレ

リンやオーキシンの増加が見られる (Nitsh, 1970) ことから、この様な ABA のレベルの上昇は落果と密接な関係があるものと言える。本研究においても、開花後 1 週目前後の ABA 活性は特にオーキシン (A I) 活性と同時に増減しており、また ABA 活性は内果皮より外果皮において高いことから、主に、外果皮において合成される ABA と種子で合成され果肉に拡散してくるオーキシンの増減が開花後の落果と着果の決定に関与しているものと考えられる。

ステージ II においては ABA 活性はかなり低いが、ステージ III に向うにつれて緩やかな活性の増加が見られた。この時期に胚の急激な生長と乾物重の急激な増加が見られたことから、他の多くの植物で報告されているように胚の早期発芽を抑制する ABA の増加 (Ackerson, 1984) や胚に貯蔵物質を蓄積する過程を促進する ABA の増加 (Schussler *et al.*, 1984; Bouille *et al.*, 1989) が時期を異にして起っているものと思われる。しかし、内外果皮間には明瞭な ABA 活性の違いが見られなかったことから、この緩やかな ABA 活性の増加は内外果皮自体で起っているものであり、ステージ III における成熟過程へと続くものと推察される。

果実の成熟過程においては、エチレンと ABA が重要な役割を果たすことは多くの植物で知られており、特に ABA はエチレン発生の著しいクライマクテリック型の果実ばかりでなく、エチレン発生の少ないあるいは殆どない非クライマクテリック型の果実においても共通に存在することも知られている (Rhodes, 1980)。このことは二重 S 字型生長を示す果実においても共通している。ブドウにおいてはステージ III 初期のベレーゾンにおいて急速に ABA 濃度が上昇し (Coomb and Hale, 1973; Inaba *et al.*, 1976)、一方、モモにおいてはステージ III の直前とその期間を通して ABA 濃度が上昇する (Looney *et al.*, 1974) ことが報告されている。本実験で得られた結果もこれらの現象とほぼ一致することから、ステージ III を通しての ABA 活性の上昇はキウイフルーツ果実の成熟と密接な関係があることが指摘される。すなわち、このキウイフルーツにおける ABA 活性の上昇は胚の登熟における蔗糖やタンパク蓄積の促進作用と同様に、果実への糖などの貯蔵成分の蓄積を直接的に促進し、結果的には果実の成熟を促進しているものと推察される。

以上のようにキウイフルーツ果実の二重 S 字型生長と各種ホルモンレベルには比較的確な関係があることが明らかとなった。しかし、不明瞭な点も数多く残されている。これは果実がいろいろな器官より構成

された複合体であることによるものと考えられ、さらにキウイフルーツ果実の生長を解析するためには、各器官におけるホルモン合成とその作用のメカニズムを明らかにする必要があるものと思われる。

摘 要

1987年から1988年にかけて、キウイフルーツ‘モンテイ’の果実の生長周期と内生ホルモンの消長を調査し、以下のことが明らかになった。

1. 果実の生長は容積、新鮮重、乾物重で見た場合二重 S 字型生長曲線を示し、三つのステージに分けられた。ステージ I (開花～開花後 8 週目) は果実と種子 (胚乳) の急速生長、ステージ II (開花後 8 週目～14 週目まで) は果実の緩慢生長と胚の発達、ステージ III は果実の第 2 生長と成熟よって特徴づけられた。

2. 果実から二つのオーキシン様物質 A I (Rf 0.3-0.5) と A II (Rf 0.7-0.9)、二つのジベレリン様物質 GA I (Rf 0.2) と GA II (Rf 0.5-0.6)、サイトカイニン及び ABA (Rf 0.6-0.8) 活性を検出した。

3. ステージ I において、開花後 (1 週目) に高い GA I・GA II 活性、サイトカイニン活性及び ABA 活性が認められ、これらの活性はその後急速に減少した。さらに、2 週目に最も高い A I 活性、4 週目に最も高い A II 活性、5 週目に最も高い GA I 活性が認められ、これらの活性はその後急速に減少した。以上の結果から、開花直後の果実の生長は GA I・GA II・A I による着果促進、サイトカイニンによる細胞分裂促進、ABA による落果促進等のホルモンバランスの上に支配されており、その後の生長は A I・A II・GA I による細胞肥大促進によるところが大きいものと推察される。

4. ステージ II において、ステージ III 直前のオーキシン活性を除けば、これらのホルモンレベルはすべて低い活性を示したことから、ホルモンレベルの点からもキウイフルーツ果実の生長停滞期 (ステージ II) が存在することが確認された。また、ステージ II においても胚の生長が著しく、種子と果実における乾物重増が見られることから、他の内的要因としては、栄養生長部と果実の間の養分競合や、特に、種子と果実の養分競合もこの生長停滞の原因となっているものと考えられる。

5. ステージ III において、初期に比較的に高い A I・A II 活性が認められ、その後減少した。また ABA 活性は初期には低かったが、果実の成熟に伴ってだいに高くなった。他方、他のホルモンの活性はほとんど

ど認められなかった。これらのことから、ステージIIIにおいて、第2生長は主にA IとA IIによる細胞肥大促進や細胞代謝の活性化、その後はABAによる成熟に関する代謝の活性化と成熟促進によるところが大きいものと推察される。

6. ステージIにおいて、オーキシシンレベルは外果皮より内果皮において高く、一方ABAレベルは内果皮より外果皮において高かった。しかし、ステージIIにおけるABAレベルと3つのステージを通じてのGAレベルには内・外果皮による違いはみられなかった。これらの結果の一部は第1生長に関しては発育種子で合成されるホルモンに負うところが大きいことを、他の結果は果実の生長が果実自身で合成されたホルモンに負うところが大きいことを示唆している。

本研究では果実の生長周期と内生ホルモンの関係がある程度まで解明できたが、果実の各器官や花柱内花粉管において合成される個々のホルモンの作用機構をさらに明らかにすることにより、果実の生長周期をより明確に論じることが可能になるものと思われる。

参 考 文 献

- Ackerson, R.C. 1984 Abscisic acid and precocious germination in soybeans. *J. Exp. Bot.*, **35**: 414-421
- Archbold, D.D. and F.G. Dennis, Jr. 1984 Quantification of free ABA and free and conjugated IAA in strawberry achene and receptacle tissue during fruit development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **109**: 330-335
- Barendse, G.W.M. 1975 Biosynthesis, metabolism, transport and distribution of gibberellins. In "Gibberellins and plant growth", ed. by H.N. Krishnamoorthy, John Wiley & Sons press, New York, pp. 65-89
- Bouille, P., B. Sotta, E. Miginiac and A. Merrien 1989 Hormones and pod development in oilseed rape (*Brassica napus*). *Plant Physiol.*, **90**: 876-880
- Browning, G. and G.V. Hoard 1970 Identification of abscisic acid in flower buds of *Coffea arabica* (L.). *Planta*, **94**: 213-219
- Buwalda, J.G. and R.C. Hutton 1988 Seasonal changes in root growth of Kiwifruit. *Scientia Horticulturae*, **36**: 251-260
- 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
- Davison, R.M., R.M. Rudnicki and M.J. Bukovac 1976 Endogenous plant growth substances in developing fruit of *Prunus cerasus* L. V. Changes in inhibitor (ABA) levels in the seed and pericarp. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **101**: 519-523
- Eeuwens, C.J. and W.W. Schwabe 1975 Seed and pod wall development in *Pisum sativum* L. in relation to extracted and applied hormones. *J. Exp. Bot.*, **26**: 1-14
- Fergusson, A.R. 1984 Kiwifruit: A botanical review. *Hort. Rev.*, **6**: 1-64
- Garcia-Papi, M.A. and J.L. Garcia-Martinez 1984 Endogenous plant growth substances content in young fruits of seeded and seedless Clementine mandarin as related to fruit set and development. *Scientia Horticulturae*, **22**: 265-274
- Hassan, M.A.D., A.H. Krezdorn and T.A. Wheaton 1988 The sexual-hormonal relation in citrus during fruit set. *Acta Horticulturae*, **218**: 159-174
- 平田尚美・饒景萍・東條浩章 1987 キウイフルーツの果実の発育生理に関する研究(第1報) 果肉細胞の分裂・肥大と果実生長に及ぼすKT-30の影響. 園学要旨, 昭62秋: 164-165
- Hopping, M.E. 1976 Structure and development of fruit and seeds in Chinese gooseberry (*Actinidia chinensis* Planch.). *N. Z. J. Bot.*, **14**: 63-68
- Hopping, M.E. and M.J. Bukovac 1975 Endogenous plant growth substances in developing fruit of *Prunus cerasus* L. IV. Extractable auxin in the seed and pericarp. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **100**: 399-401
- Hopping, M.E. and N.J.A. Hacking 1983 A comparison of pollen application methods for the artificial pollination of kiwifruit. *Acta Horticulturae*, **139**: 41-50
- 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
- Ito, H., Y. Motomura, Y. Konno and T. Hatayama 1969 Exogenous gibberellin 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): 1-18
- Iwahori, S., R.H. Weaver and R.M. Pool 1968 Gibberellin-like activity in berries of seeded and seedless Tokay grapes. *Plant Physiol.*, **43**: 333-337
- Jackson, D.I. 1968 Gibberellin and the growth of peach and apricot fruits. *Austr. J. Biol. Sci.*, **21**: 209-215
- Jackson, D.I. and B.G. Coombe 1966 Gibberellin-like substances in the developing apricot fruit.

- Science*, **154**: 277-278
- Koshimizu, K., H. Fukui, T. Mitsui and Y. Ogawa 1966 Identity of lupin inhibitor with abscisic II and its biological activity on growth of rice seedlings. *Agr. Biol. Chem.*, **30**: 941-943
- Lodhi, F., M.V. Bradley and J.C. Crane 1969 Auxin and gibberellin-like substances in parthenocarpic and non-parthenocarpic syconia of *Ficus carica* L., cv. King. *Plant Physiol.*, **44**: 555-561
- Looney, N.E., W.B. McGlasson and B.G. Coombe 1974 Control of fruit ripening in peach, *Prunus persica*: Action of succinic acid-2, 2-dimethylhydrazide and (2-chloroethyl) phosphonic acid. *Aust. J. Plant Physiol.*, **1**: 77-86
- Martin, G.C. and C. Nishijima 1979 Abscisic acid in pear seed, fruit, and fruit exudate. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **104**: 185-188
- Martin, G.C., R.J. Romani, S.A. Weinbaum, C. Nishijima and J. Marshack 1980 Abscisic acid and polysome content at anthesis and shortly after anthesis in pollinated, non-pollinated and non-pollinated 'Winter Nelis' pear flowers treated with gibberellic acid. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **105**: 318-321
- 松井弘之・小原均・平田尚美・饒景萍 1988 キウイフルーツの発育生理に関する研究(第2報) 果実の発育に伴う内生植物生長調整物質の消長. 園学要旨, 昭63秋: 204-205.
- 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
- Miller, A.N., C.S. Walsh, and J.D. Cohen 1987 Measurement of Indole-3-acetic acid in peach fruits (*Prunus persica* L. Batsch cv. Redhaven) during development. *Plant Physiol.*, **84**: 491-494
- 中川昌一 1978 果樹園芸原論. 養賢堂, 東京, 236-249頁
- 新美善行・大川勝徳・鳥瀧博高 1977 ブドウ果粒中のオーキシンおよびアブジジン酸様物質の季節的消長について. 園学雑, **46**: 139-144.
- 西島隆明・桂直樹 1988 ウニコナゾール処理によるジベレリンイネ苗検定法の改良. 園学要旨, 昭63秋: 368-369.
- Nitsch, J.P. 1970 Hormonal factors in growth and development. In "The biochemistry of fruit and their products", Vol. 1, ed. by A.C. Hulme, Academic Press, London, pp. 427-472
- Nitsch, J.P., C. Pratt, C. Nitsch and N.T. Shaulis 1960. Natural growth substances in Concord seedless grapes in relation to berry development. *Amer. J. Bot.*, **47**: 566-576
- Okuse, I. and K. Ryugo 1981 Compositional changes in the developing 'Hayward' kiwi fruit in California. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **106**: 73-76
- Pratt, H.K. and M.S. Reid 1974 Chinese gooseberry: seasonal patterns in fruit growth and maturation, ripening, respiration and the role of ethylene. *J. Sci. Fd. Agric.*, **25**: 747-757
- Reid, M.S., D.A. Heatherbell and H.K. Pratt 1982 Seasonal patterns in chemical composition of the fruit of *Actinidia chinensis*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **107**: 316-319
- Rhodes, M.J.C. 1980 The maturation and ripening of fruits. In "Senescence in plants", ed. by K. V. Thimann, CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 158-205
- Sastry, K.K.S. and R.M. Muir 1963 Gibberellin: effect on diffusible auxin in fruit development. *Science*, **140**: 494-495
- 澤登早苗・志村 勲 1990 キウイフルーツの産地及び栽培年次が果実の発育・成熟特性に及ぼす影響. 園学雑, **58**: 849-857
- Schussler, J.R., M.L. Brenner and W.A. Brun 1984 Abscisic acid and its relationship to seed filling in soybeans. *Plant Physiol.*, **76**: 301-306
- Schwabe, W.W. and J.J. Mills 1981 Hormones and parthenocarpic fruit set: A literature survey. *Horticultural Abstracts*, **51**: 661-698
- 田口亮平 1986 植物生理学大要, 第2版. 養賢堂, 東京, 237-252頁
- Wiltbank, W.J. and A.H. Krezdorn 1969 Determination of gibberellin in ovaries and young fruits of navel oranges and their correlation with fruit growth. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **94**: 195-201

Summary

In 1987 and 1988, fruit growth and variations of endogenous growth hormones in Chinese gooseberry (*Actinidia chinensis* Planch. cv. Monty) were examined to demonstrate the fruit growth cycle and its relation to endogenous hormones. The results obtained were as follows:

1. Fruit growth measured by volume, fresh weight and dry weight followed a double sigmoid curve, and was divided into three stages; i.e., stage I (anthesis to 8 weeks after anthesis) characterized by rapid growth of fruit and seed, stage II (8-14 weeks after anthesis) characterized by slow growth of fruit and rapid growth of embryo, and stage III characterized by second growth and maturing of fruit.

2. The activities of 2 auxin-like substances A I (Rf 0.3-0.5) and A II (Rf 0.7-0.9), 2 gibberellin-like substances GA I (Rf 0.2) and GA II (Rf 0.5-0.6), Cytokinin, and ABA-like substances (probably ABA) were detected in developing fruit.

3. In stage I, very high activities of GA I and GA II, and the highest activities of cytokinin and ABA were detected in fruit 1 week after anthesis, but after this time their activities decreased rapidly. The highest activities of A I, A II, and GA I were detected in fruits 2, 4 and 5 weeks after anthesis respectively, but after these times their activities decreased rapidly. It is inferred from these results that in fruit just after anthesis its growth may be regulated by the combinations of GA I, GA II and A I with functions to prevent abscission, Cytokinin with a function to promote cell division and ABA with a function to promote abscission, and that in fruit after this time its growth may be promoted by A I, A II and GA I with functions to expand cell wall and activate cell metabolism.

4. Since all hormones, except auxins detected just before stage III, exhibited very low activities throughout stage II, it is confirmed also from these hormone levels that the intervening slow growth phase (stage II) exists in the process of Chinese gooseberry fruit growth. In addition, since remarkable growth of embryo and increase in dry weight of seed and fruit occurred also in stage II, another internal factors resulted in the intervening slow growth phase are considered to be competition of nutrient absorption between fruit and other parts of the tree and, especially, between seed and other parts of the fruit.

5. Relatively high activities of A I and A II were detected just before and at the beginning of Stage III, whereas after this time they decreased rapidly. Conversely, ABA level was low at the beginning of stage III, whereas it increased as the fruit becomes mature. No hormones other than A I, A II and ABA were conspicuous in stage III. It is inferred from these results that second growth of fruit in stage III is mainly regulated by A I and A II with functions to expand cell wall, and that after the cessation of second growth ABA activates the metabolism related to maturation of fruit and, subsequently, promotes ripening of fruit. Another internal factor resulted in second growth of fruit is considered to be increase in intake of dry matter in the pericarp, since dry weight of fruit remarkably increased up to 19 weeks after anthesis in stage III.

6. In stage I, auxin levels were higher in the innerpericarp than the outerpericarp, whereas ABA level was higher in the outerpericarp than the innerpericarp. However, no differences in ABA and gibberellin levels were detected between the inner and outerpericarp during stage II and throughout the three stages respectively. Some of these results indicate that, so far as first growth is concerned, fruit growth is dependent on hormones produced by the developing seeds and the others indicate that fruit growth is dependent on hormones synthesized by the fruit flesh itself.

Relationships between fruit growth cycle and endogenous hormones have been resolved to such an extent as shown in the present study. However, final clarification of growth cycle is difficult to obtain from these results until we have a picture of the mechanism of action of each class of hormone synthesized in each organ of the fruit tissue and each that synthesized in pollen tube within a pistil.