

ブドウの花芽分化の調節に関する研究

— I. 副梢上での花房分化およびその発達 に及ぼす CCC と BA 散布の影響 —

伴野 潔*・杉浦 明**・苫名 孝**

昭和55年7月31日受付

Control of Flowering in Grapevine

— I. Effects of CCC and BA Sprays on the Inflorescence Induction and Development on Lateral Shoots —

Kiyoshi BANNO*, Akira SUGIURA** and Takashi TOMANA**

The effects of CCC and BA sprays on the inflorescence induction and development on lateral shoots of "Muscat of Alexandria" grapes were investigated.

Both CCC and BA sprays induced profuse branching on the tendril and formed transitional inflorescence primordium. The differentiation and development of the inflorescence and florets which appeared on the lateral shoot were promoted by both CCC and BA sprays. The BA sprays induced the transformation of anlagen or tendrils into shoots.

It was shown that the tendril which undergo repeated branching gave rise to inflorescence by CCC and BA sprays.

緒 言

ブドウの花芽分化は、ふつう新梢上の腋芽内において花房原基が分化し、休眠期を経て翌年、萌芽・展葉中に原基上に小花を分化・発達させて完了する。

しかし、品種によっては、伸びつつある新梢を摘心すると副梢上に花房が生じる場合がみられ、さらに、CCCと摘心処理を組み合わせることによって副梢上に花房が誘起される。^{5,23)} また、Sugiura²¹⁾らは、新梢上においても、CCCを繰り返し散布することによって花房が誘起されることをみている。これらは、花房原基の分化と小花の分化・発達との間に連続的に起こる現象である。

ブドウの巻きひげは、形態学上花房と相同器官であり、

ともに anlage と呼ばれる未分化原基から分化・発達し、^{3,12,18)}花房と巻きひげとの間に様々な過渡的段階のものがみられる。巻きひげは anlage がほとんど分裂しないのに対し、花房は anlage が繰り返し分裂することにより生じるものと考えられる。巻きひげをサイトカイニンを含む培地で培養することにより、巻きひげが多数分裂し、花房原基へと分化することが報告されている。¹⁹⁾

ブドウの花房ならびに小花の発達には、サイトカイニンが関与していることが報告され、^{8,9,11,19,20)}一方、CCCはサイトカイニンを増加させることが知られている。^{7,15,16,17)}

そこで本実験では、巻きひげから花房への転換様式を確かめるとともに、合成サイトカイニンである BA が、

* 鳥取大学農学部農学科園芸学研究室
Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Tottori University

** 京都大学農学部農学科果樹園芸学研究室
Department of Agronomy, Faculty of Agriculture, Kyoto University

CCC 同様、ブドウの副梢上において花房を誘起できるかどうかを合わせて検討した。

実験材料および方法

マスカット・オブ・アレキサンドリアの成木を用い、新梢が12~13葉展開した時期に新梢先端部を摘心し、同時に CCC (2-chloroethyl trimethyl ammonium chloride) 500 ppm, BA (6-benzyl adenine) 50 ppm および BA 50 ppm + CCC 500 ppm 溶液 (それぞれ界面活性剤として 0.05% Tween 20 を加用) を新梢全体に散布し、1週間後にも繰り返して散布した。その後、新梢先端部の2本の副梢だけを残し、それ以外に発達してくる副梢は1葉残してすべて取り除いた。

各処理当り、新梢先端部の副梢について散布日を0日として、2, 4, 6, 8 および10日目ごとに副梢の芽を採取し、FAA で固定後、常法によりパラフィン切片を作成し、サフラニン・ファーストグリーンで染色した。この標本について、副梢長、葉原基数および anlage (未分化原基) ないしは巻きひげ原基の花房原基への分化、発達を顕微鏡下で観察した。anlage ないしは巻きひげ原基の花房原基への分化、発達程度の指標として、次のような5段階の観察基準をもうけた。0: anlage ないしは完全な巻きひげ原基, 1: 巻きひげ原基の先端部がわずかに分裂活性を示し、分枝や肥大のみられるもの, 2: 巻きひげ原基がいくらか分裂し分枝がみられるもの, 3: 巻きひげ原基が多数分裂したものの, 4: 巻きひげ原基が多数分裂し、完全な花房原基として発達したものの。

一方、摘心後、新梢先端部から2番目の副梢をそのまま生育させ、副梢上に分化、発達してくる花房数ならびに小花数を調査した。なお、各処理区とも新梢を36本ずつ供試した。

実験結果

副梢の葉原基は摘心時にすでに4葉に達しており、その後2日に1葉の割合で規則正しく増加していったが、各処理間に差異は認められなかった (第1表)。処理後の副梢原基の伸長量をみると第1図に示すとおりである。CCC および BA 散布によって散布後2日ですでに副梢原基の節間が短縮され、その程度は BA + CCC 区において著しい傾向にあった。

anlage ないしは巻きひげ原基の花房への分化・発達の程度は、第2表および第2図に示すとおりである。頂端分裂組織の周辺部において葉原基と対して生じた卵形の始原体は、苞を形成し、さらに2つに分裂して inner arm

Table 1 Effects of CCC and BA sprays on the number of leaf primordia of lateral shoot.

Treatment	Days after sprays					
	0	2	4	6	8	10
Control	4.0	5.0	6.0	7.0	8.3	9.3
CCC	4.0	4.3	6.0	6.5	8.0	8.8
BA	4.0	4.3	5.8	7.0	7.8	9.0
BA + CCC	4.0	4.0	5.8	7.2	8.5	9.3

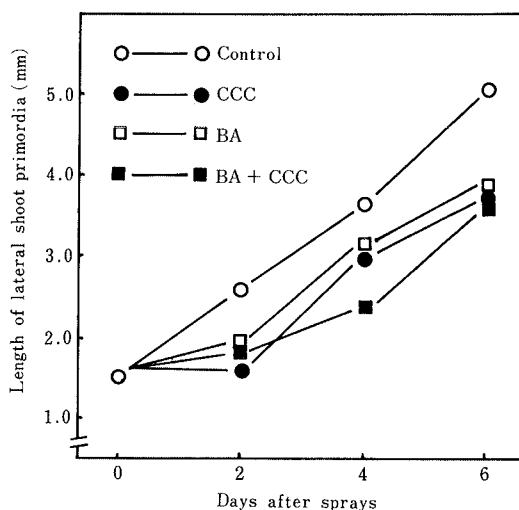


Fig. 1 Effects of CCC and BA sprays on the length of lateral shoot primordia.

(内腕) と outer arm (外腕) を形成する (第2図(a)). 第2図(b)(c)に示すように巻きひげは、この anlage が単に伸長生長を続け発達するのに対し、花房は inner arm と outer arm が肥大・分裂を繰り返して発達したものである。BA + CCC 区では、散布後2~4日目から巻きひげ原基上において分裂活性が増大し、先端部が肥大・分裂しているのが観察された (第2図(f)(i))。BA 区では、散布後4~6日目から第2図(h)(j)に示すように、また CCC 区では、散布後6~8日目から第2図(l)に示すように巻きひげ原基が肥大・分裂を繰り返して、過渡的段階の花房原基 (不完全花房原基) が観察された。散布後8日目には、BA + CCC 区において第2図(n)に示すように完全な花房原基もみられた。さらに、散布後10日目には、BA および BA + CCC 区において小花 (がく片) の分化が観察された (第2図(o))。

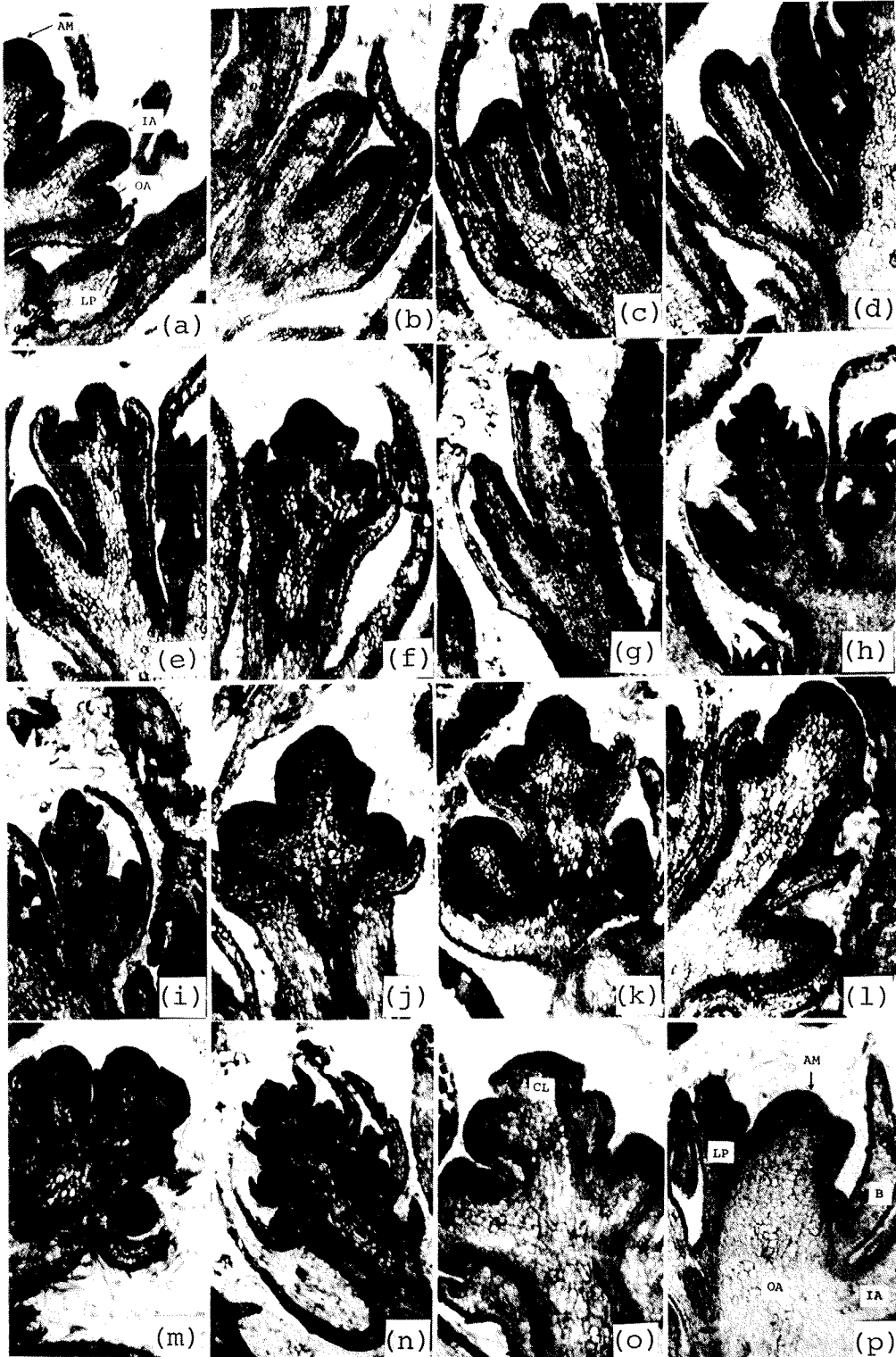


Fig. 2 Induction and development of inflorescence by CCC and BA sprays.

- AM-apical meristem, LP-leaf primordia, B-bract IA-inner arm, OA-outer arm, CL-calyx
- (a): Anlage at the start of treatment. $\times 70$
- (b): Almost tendril primordia at the start of treatment. $\times 70$
- (c): Control. Tendril primordia 2 days after treatment. The tip of tendril primordia shows some meristematic activity. $\times 70$
- (d): Tendril primordia 2 days after CCC sprays. $\times 70$
- (e): The tip of tendril primordia showing slightly division 2 days after BA sprays. $\times 70$
- (f): The inner arm 2 days after BA + CCC sprays. The tip of inner arm divides several times and give rise to several bracts. $\times 70$
- (g): Control. Development of the tendril primordia 4 days after sprays. $\times 70$
- (h): The tip of tendril primordia showing some division 4 days after BA sprays. $\times 70$
- (i): Advanced stage of development of the inflorescence primordia from (f) 4 days after BA + CCC sprays. $\times 28$
- (j): The tip of tendril primordia showing some division 6 days after BA sprays. $\times 70$
- (k): Advanced stage of the inflorescence primordia from (h) 6 days after BA + CCC sprays. $\times 28$
- (l): Development of the inflorescence primordia 8 days after CCC sprays. The inner arm becomes hypertrophied. $\times 70$
- (m): The tip of tendril primordia showing some division 8 days after BA sprays. $\times 70$
- (n): Fully-developed inflorescence primordia 8 days after BA + CCC sprays. $\times 28$
- (o): Development of floret primordium 10 days after BA sprays. $\times 70$
- (p): Conversion of shoot primordia from the outer arm of anlage after BA sprays. $\times 70$

Table 2 Transitional feature of inflorescence and tendril primordium influenced by CCC and BA sprays.

Treatment	Days after sprays					
	0	2	4	6	8	10
Control	0.29 (0.184)	0.43 (0.202)	0.89 (0.389)	0.77 (0.231)	0.50 (0.151)	0.93 (0.228)
CCC	0.29 (0.184)	0.67 (0.236)	1.00 (0.298)	1.33 (0.408)	1.27 (0.345)	1.62 (0.368)
BA	0.29 (0.184)	0.70 (0.153)	1.31 (0.218)	1.40 (0.306)	1.60 (0.400)	1.92 (0.313)
BA + CCC	0.29 (0.184)	1.23 (0.289)	1.63 (0.324)	1.67 (0.500)	1.64 (0.203)	2.00 (0.316)

() indicates standard error. Standard of each category: 0 = perfect tendril, 1 = tendril tip shown slightly division, 2 = tendril shown some division and branching, 3 = tendril shown many division and branching, 4 = tendril shown many division and developed inflorescence or perfect inflorescence.

副梢上に出現した花房ならびに小花の分化・発達に及ぼす CCC および BA 散布の効果は第 3 表に示すとおりである。CCC および BA 散布によって明らかに花房ならびに小花の分化・発達が促進され、両者の混用散布によってその効果はさらに助長された。各節に出現した花房の割合をみると第 4 表のとおりである。BA 区では、誘起された花房の大半は 2-3 節に限られており、それ以上の節位においてはほとんど効果がみられないのに対し、CCC および BA + CCC 区では、かなり高節位まで花房が誘起された。また、摘心処理だけでも、2-3 節において 44% 程花房が誘起された。

BA および BA + CCC 区において巻きひげないしは花房が現われる節位に第 3 図に示すように葉条(新梢)が発達する場合がみられた。巻きひげが葉条に転換する場合、第 2 図(p)に示すように巻きひげの先端部(outer arm)において分裂活性が増大し、分枝の一部が生長点となり葉原基を形成し、葉条へと分化した。

一方、副梢の芽の中において葉原基数には各処理間で差異はみられなかったが、副梢が萌芽・展葉するにつれて、第 5 表に示すように、各処理による展葉数の減少傾向が認められた。そこで、発達してきた小花数と展葉数の相関関係をみたところ、第 6 表に示すように、CCC お

Table 3 Effects of CCC and BA sprays on appearance inflorescence emerged on lateral shoot.

Treatment *	No. of inflorescence in each grade (florets)						Total	No. of d.a. **
	1-100	101-200	201-300	301-400	401-500	501-		
Control	23	4	3	0	0	1	31	5
CCC	72	22	12	6	1	5	118	18
BA	33	13	3	2	0	1	52	21
BA + CCC	105	21	7	3	6	7	149	27

* per 36 shoots. ** inflorescence that differentiated but aborted.

Table 4 Rate of inflorescence in each node influenced by CCC and BA sprays.

Treatment	Node		
	2-3	5-6	8-9
Control	44.4%	8.6%	4.3%
CCC	80.6	61.1	52.8
BA	77.8	18.1	9.7
BA + CCC	81.9	68.1	69.4

よび BA + CCC 区において高い負の相関を示し、いずれの処理においても、一般に散布後16日より24日において高い相関が認められた。



Fig. 3 Shoot emerged on tendril after BA sprays.

Table 5 Effects of CCC and BA sprays on the number of leaf developed on lateral shoot.

Treatment	Days after sprays	
	16	24
Control	4.76 ± 0.281	8.51 ± 0.415
CCC	3.88 ± 0.280	7.28 ± 0.505
BA	3.71 ± 0.253	7.47 ± 0.438
BA + CCC	3.23 ± 0.233	6.75 ± 0.457

Table 6 Correlation coefficient between the number of florets and of developed leaves.

Treatment	Days after sprays	
	16	24
Control	-0.441	-0.463
CCC	-0.693	-0.772
BA	-0.480	-0.497
BA + CCC	-0.620	-0.669

考 察

ブドウは、(1) anlage の形成 (2) 花房原基の分化 (3) 小花の形成という3段階の過程を経て開花に至る。anlage は苞と2つの arm をもつ未分化原基であり、花房原基ないしは巻きひげ原基へと分化する能力を持っている^{2,3,12,18)}。ふつう、(1)と(2)は前年に完了しており、休眠期を経て春先の萌芽・展葉と同時に小花を分化・発達させる。副梢上での花房分化は、期間をおかず(1)(2)(3)の過程が連続的におこる現象である。

本実験において、副梢の葉原基数は新梢摘心時にすでに4葉に達しており、この時期には、苞と2つの arm をもつ anlage の分化がみられた。BA および CCC 散布後2日で副梢原基の伸長量は急激に低下し、その後の伸長量も著しく抑制されているのに対し、葉原基数にはほとんど影響がみられない。このことは、BA および CCC が副梢原基の節間伸長を抑制していることを示している。Wilde ら²⁵⁾は、リンゴ樹の花芽分化を促進する SADH が散布後3日で頂端分裂組織や中肋分裂組織の有糸分裂活性を低下させ、節間伸長を抑制することをみている。また、CCC はブドウの副梢の細胞分裂と細胞伸長を抑制し節間を短縮させると同時に、木部の発達を促進させる²²⁾。

BA 散布後4～6日で巻きひげ原基の分裂活性が増大し、arm の肥大・分枝がみられたのに対し、CCC では分裂活性の増大が2日程遅れた。このことは、anlage お

よび巻きひげ原基の分裂活性に及ぼす CCC の効果は直接的なものではなく、むしろ間接的なものであると考えられる。

Srinivasanら¹⁹⁾は、*in vitro*において分離したブドウの巻きひげをサイトカイニンを含む培地で培養することによって巻きひげが何度も分枝し花房原基を形成すると報告している。さらに、PBA を繰り返しブドウの新梢頂端部に供給すると同時に、新葉や新梢を摘除すると巻きひげが花房へと分化・発達した。²⁰⁾

一方、CCC はブドウにおいて xylem sap 中^{8,15,16,17)}や各器官⁷⁾のサイトカイニンを増加させることが報告されている。本実験において、BA は低節位においてのみ花房の分化・発達を促進し、高節位においてはほとんど効果がみられなかった。このことは、花房分化に対して BA の効果は持続せず、花房の分化・発達にはサイトカイニンが絶えず供給されねばならない¹⁹⁾ものと思われる。また、摘心処理だけでも低節位の花房分化に対して促進的効果がみられたこともサイトカイニンの増加と関連しているのかも知れない。¹⁴⁾

CCC はブドウの花房分化に対して著しい抑制効果をもつジバレリン^{1,6)}の生合成阻害剤として知られている。^{4,13)}また、CCC はオーキシン合成を阻害することが報告されている。²⁴⁾植物体内において、オーキシンはサイトカイニンとともに頂芽優勢を支配しており、¹⁰⁾ブドウにおいても CCC 散布後副梢などの側生器官の発達が促進されるのは頂芽優勢が減少するためであると推察される。このように、CCC はブドウの花房分化に対して好適な条件を与えると同時にサイトカイニンを増加させ、花房分化を促進するものと考えられる。

一方、BA 散布によって巻きひげ原基上に葉条原基が形成され、新梢として発達する場合がみられた。Srinivasanら¹⁸⁾も、ブドウを低温条件下で生育させると *anlage* が葉条へと分化することを観察している。したがって、*anlage* は、巻きひげや花房だけでなく新梢としても分化・発達する能力をもち、形態学上これらは相同器官であることが明らかである。

以上の結果から、ブドウの花房は巻きひげが分枝することによって生じ、サイトカイニンは巻きひげの分枝を促進し花房を誘起するものと考えられるが、CCC や摘心処理による新梢内のホルモンや養分レベルの変化について今後検討する必要があると思われる。

摘 要

ブドウの副梢上での花房分化およびその発達に及ぼす

サンドリアの成木を用いて検討した。

1. 巻きひげ原基から花房原基への転換は CCC および BA 散布によってともに促進された。すなわち、BA + CCC 区においては散布後 2～4 日目から、BA 区では 4～6 日目から、また CCC 区では 6～8 日目から、それぞれ巻きひげ原基の先端部が肥大・分裂を繰り返し、過渡的段階の花房原基へと分化・発達した。

2. 副梢上に出現した花房ならびに小花の分化・発達は CCC および BA 散布によってともに促進された。各節に出現した花房の割合をみると、BA 区では誘起された花房の大半は 2～3 節に限られているのに対し、CCC および BA + CCC 区ではかなり高節位まで花房が誘起された。

3. BA 散布によって巻きひげないしは花房が現われる節位に新梢が発達する場合がみられた。

以上の結果から、ブドウの花房は巻きひげが分枝することにより生じること、また CCC 同様、BA は巻きひげの分枝を促進し花房を分化・発達させることが明らかとなった。

文 献

- 1) Alleweldt, G. : Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reven (*Vitis-Species*). II. Gibberellinreaktionen und die Knospenperiodizität. *Vitis*, 4 152—175 (1964)
- 2) Alleweldt, G. : Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reven (*Vitis-Species*). III. Die Blütenbildung. *Vitis*, 4 240—261 (1964)
- 3) Barnard, C. and Thomas, J. E. : Fruit bud studies: II. The Sultana: differentiation and development of the fruit buds. *J. Council Sci. and Ind. Res.*, 6 285—294 (1933)
- 4) Cathey, H. M. : Physiology of growth retarding chemicals. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 15 271—302 (1964)
- 5) Coombe, B. G. : Effect of growth retardants on *Vitis vinifera* L.. *Vitis*, 6 278—287 (1967)
- 6) 小林 章・杉浦 明・水谷房雄・宇都宮直樹：ブドウの花芽分化に及ぼす GA₃ と CCC の効果・園学発表要旨。春季。90 (1972)

- 7) Lilov, D. and Andronova, T.: Cytokinins, growth, flower and fruit-formation in *Vitis vinifera* L.. *Vitis*, **15** 160-170 (1976)
- 8) Mullins, M. G.: Morphogenic effect of roots and some synthetic cytokinins in *Vitis vinifera* L.. *J. Exp. Bot.*, **18** 206-214 (1967)
- 9) Mullins, M. G.: Regulation of inflorescence growth in cuttings of the grapevine (*Vitis vinifera* L.). *J. Exp. Bot.*, **19** 532-543 (1968)
- 10) Phillips, I. D. J.: Apical dominance. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **26** 341-367 (1975)
- 11) Pool, R. M.: Effect of cytokinin on *in vitro* development of Concord flowers. *Amer. J. Enol. Viticult.*, **26** 43-46 (1975)
- 12) Pratt, C.: Reproductive anatomy of grapes—a review. *Amer. J. Enol. Viticult.*, **22** 92-109 (1971)
- 13) Reid, P. M. and Carr, D. J.: Effect of a dwarfing compound, CCC, on the production and export of gibberellin-like substances by root systems. *Planta (Berl.)*, **71** 1-17 (1967)
- 14) Saŕo, M., Kriedemann, P. E. and Loveys, B. R.: Changes in photo-synthetic activity and related process following decapitation in mulberry trees. *Physiol. Plant.*, **41** 203-210 (1977)
- 15) Skene, K. M. G.: Increase in the levels of cytokinins in bleeding sap of *Vitis vinifera* L. after CCC treatment. *Science*, **159** 1477-1478 (1968)
- 16) Skene, K. M. G.: The relationship between the effects of CCC on root growth and cytokinin levels in the bleeding sap of *Vitis vinifera* L.. *J. Exp. Bot.*, **21** 418-431 (1970)
- 17) Skene, K. M. G. and Mullins, M. G.: Effect of CCC on the growth of roots of *Vitis vinifera* L.. *Planta*, **77** 157-163 (1967)
- 18) Srinivasan, C. and Mullins, M. G.: Reproductive anatomy of the grapevine (*Vitis vinifera* L.): origin and development of the anlage and its derivatives. *Ann. Bot.*, **38** 1076-1084 (1976)
- 19) Srinivasan, C. and Mullins, M. G.: Control of flowering in the grape-vine (*Vitis vinifera* L.): formation of inflorescences *in vitro* by isolated tendrils. *Plant Physiol.*, **61** 127-130 (1978)
- 20) Srinivasan, C. and Mullins, M. G.: Flowering in *Vitis*: conversion of tendrils into inflorescences and bunches of grapes. *Planta*, **145** 187-192 (1979)
- 21) Sugiura, A., Utunomiya, N. and Tomana T.: Induction of inflorescence by CCC application on primary shoots of grapevines. *Vitis*, **15** 88-95 (1976)
- 22) Tezuka, T., Sekiya, H. and Ohno, H.: Control of elongation and thickening growth of primary shoots and primary lateral shoots in 'Kyoho' grapes by CCC. *Jour. Jap. Soc. Hort. Sci.*, **49** 8-14 (1980)
- 23) 宇都宮直樹・杉浦 明・苫名 孝: ブドウの副梢上での花房分化およびその発達に及ぼす CCC と摘心処理の影響., *園学雑.*, **47** 151-157 (1978)
- 24) Volnets, A. P. and Pal'chenko, L. A.: Chlorocholine chloride as a possible inhibitor of auxin biosynthesis and a factor limits utilization of auxin in growth process. *Soviet Plant Physiol.* **24** 826-829 (1978)
- 25) Wild, M. H. and Edgerton, L. J.: Some effects of a growth retardants on shoot meristems of apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **94** 118-122 (1969)