中国・寧夏のブドウ‘巨峰’の良好な有核結実、胚珠発育と花粉管成長

王 世平¹・劉 効義²・岡本五郎³

¹ 岡山大学大学院自然科学研究科 700 岡山市津島 3-1-1

² 寧夏園芸研究所 750021 中国・寧夏回族自治区銀川市新市区

³ 岡山大学農学部 700 岡山市津島中 1-1-1

Improved Berry Set, Ovule Development and Pollen Tube Penetration in 'Kyoho' Grapevines in Ningxia

Shiping Wang¹, Xiaoyi Liu² and Goro Okamoto³

¹The Graduate School of Natural Science and Technology, Okayama University, Okayama, 700

²Horticulture Research Institute of Ningxia, Yinchuan, 750021, China

³Faculty of Agriculture, Okayama University, Okayama, 700

Summary

'Kyoho' grapevines cultivated in Ningxia, China, set a high percent of seeded berries compared with the same cultivar grown in Okayama, Japan which usually sets a lot of seedless shot berries. To clarify the differences in berry set, we compared these 'Kyoho' in terms of shoot and pistil growth, ovule development, and pollen tube penetration into the ovules. Shoot growth was less vigorous and ovule development was less abnormal in 'Kyoho' in Ningxia. Pollen tube penetration into micropyle was more abundant in 'Kyoho' in Ningxia. A better set of seeded berries in Ningxia was discussed as related to its climatic conditions and usage of own-root system.

緒 言

中国での‘巨峰’の栽培は、1956年11月に岡山県の学者訪中団が4本の穂木を北京農業大学に贈ったのが契機とされる(羅国光, 1994, 私信)。1960年代初期に、この穂木に由来する挿し木個体が中国果樹研究所(遼寧省)や西北農業大学(陝西省)などで育成され、国内各地に伝えられた。寧夏への導入は1980年代の始めで、その後急速に普及し、現在、1000 haで栽培され、ブドウの主要品種となっている。

寧夏は東経105~107°, 北緯35~38°に位置し、西北部には黄河を隔ててテンゲル砂漠が広がっている。首府である銀川市は、海拔1,100~1,300 mの高原であり、年間の降雨量は193.8 mm, 年間の相対湿度は58%で、典型的な乾燥地である(第1表)。また、1月の平均日最低気温は-15.2℃と、冬季は厳寒である。

寧夏の‘巨峰’はすべて自根樹で、冬季には凍害を避

けるため、地上部を土に埋める。そのため、太い主幹や主枝を作らず、株元から多数の側枝を扇型に配置した垣根仕立てとし、3芽の短梢せん定を行うのが一般的である(第1図)。開花前に摘心を行うが、無核果はほとんど着生せず、多数の有核果が安定して着粒する(王ら, 1994)。

日本でも‘巨峰’はブドウの主要品種となっているが、露地栽培では結実不良の傾向が続いており、摘心をすれば無核小粒が多数着生する(小松ら, 1985; 岡本ら, 1980, 1986, 1994; 中田, 1966; 柴, 1982)。

本研究は、中国寧夏の‘巨峰’の結実が良好である理由を明らかにするために、結実の過程でもっとも重要である開花期の胚珠、胚のうの発達程度と、受粉後の雌ずい中への花粉管の生長などを、岡山で栽培されている同品種と比較した。また、気象条件などとの関連も考察した。

材料および方法

1993年6月に、寧夏銀川市内および周辺の4ヵ所の‘巨峰’園で、列間5 m, 樹間3 mで栽培されている

1995年6月5日 受理。

Table 1. Climatological conditions at Ningxia and Okayama².

District	Mean temp.(℃)			Sun shine (hr)	Rainfall (mm)	Relative humidity (%)
	Max.	Min.	Av.			
Yinchuan city (Ningxia)						
At anthesis (Early and middle June)						
	28.7	14.5	21.8	200.6	0.7	55
Annually	15.5	2.4	8.5	2976.5	193.8	58
Okayama city						
At anthesis (Middle and late May)						
	24.6	15.5	20.2	146.0	108.0	73
Annually	20.1	9.8	14.6	2137.0	1223.0	75

² Source: Rika nenpyo 1993 (Chronological Scientific Table).

Fig. 1. 'Kyoho' grape growing in Ningxia. A : Vines are trained to a trellis form without large cordons. The highest wire lies about 1.8 m above the ground level. B : Pinched shoots bear 1 or 2 large clusters composed of many seeded berries.

5~8 樹 (6~8 年生) を供試して、以下の調査とサンプリングを行った。開花中の平均的な新梢を約 10 本選び、新梢の長さ、節数、茎の基部の直径、花穂着生節の葉の中肋の長さを測定した。開花後にビニール製のネットを花穂に掛け、20 日後に袋内に落果した子

房の数と着粒数を数えて着粒率を求めた。その後、慣行法で摘粒し、収穫期に有核果率と種子数を調査した。開花当日と 3~4 日後に雌ずいを各 50 個採取し、FAA で固定、BuOH-EtOH シリーズで脱水し、組織用パラフィンに包埋した。開花日の子房は 14 μ m 厚の縦断切片とし、シッフとアルシアンブルーで染色して、光学顕微鏡下で胚珠の発育状態を観察した。3~4 日後の雌ずいは 20 μ m 厚の横断切片として、アニリンブルーで染色後、蛍光顕微鏡下で花粉管生長を調査した。いずれの調査にも各区 20 個の雌ずいを用いた。

また、1994 年 5 月に岡山大学農学部内 (岡山市津島) のトンネル被覆したブドウ園で、4 本主枝、短梢せん定方式で栽培中の成木 (フラン台、24 年生、樹冠面積約 96 m²) と、根域制限ベッド (1 樹の土量 30 l) で栽培中の 2 年生樹 (SO 4 台、各樹に 3 新梢、2 花房を着生) について、開花期および開花後に上記と同様の調査、雌ずいのサンプリングを行った。胚珠の発達と花粉管の生長についても同様の方法で調査した。

結 果

1. 新梢の生育状態

開花期における新梢の生育状態は第 2 表に示すとおりである。寧夏の B、D 園では新梢長が短く、花穂着生節の葉の中肋長は 12 cm 以下であったのに比べ、C 園では新梢長、花穂節葉とも大きく、樹勢が旺盛であった。各園とも、摘心後の副梢の伸長はほとんど見られなかった (第 1 図)。岡山大の短梢せん定樹では新梢、茎径、葉の中肋長が寧夏の C 園よりもさらに長く、副梢の生長も旺盛であった。しかし、根域制限した幼木は新梢が弱勢で、葉の中肋長が寧夏の B、D 園と同程度であり、茎径はもっとも細かった。

2. 結実性

第 3 表に示すように、寧夏の各園では開花前の整房

の程度がさまざまで、1花穂上の小花数が大きく異なっていた。着粒率も約11~33%と差が大きく、ほぼ小花数と反比例した。しかし、いずれの園でも無核小粒はほとんどなく、1果房あたりに30粒以上の有核果が着粒した。岡山大の短梢せん定樹では、着粒率は48.4%と高かったが、そのほとんどは無核果であった。根域制限樹では無核果はほとんどなく、有核果の着粒数は30粒以上であった。

有核果粒の含種子数は、寧夏のA, B, D園では2.3~2.4個と多く、C園では1.6個、岡山大の両区では1.1個、1.5個と少なかった。

Table 2. Shoot growth of 'Kyoho' grapevines at anthesis in Ningxia and Okayama.

Vineyard ^z	Shoot length (cm)	Stem diam. at the base (mm)	No. of nodes	Leaf ^y length (cm)
Ningxia				
B	57.5b ^x	8.8b	12.0	12.0b
C	78.7a	9.9ab	11.0	14.7a
D	51.4b	—	—	10.7b
Okayama				
SP	90.7a	10.7a	12.2	14.8a
RZR	68.9a	6.7c	14.4	12.4b

^z B, C, and D in Ningxia represent different vineyards. SP and RZR in Okayama represent mature vines with spur pruning and young vines under root zone restriction, respectively.

^y Length of main vein of leaf at the cluster node.

^x Values within a column not followed by a common letter are significantly different ($P < 0.05$).

3. 雌ずいおよび胚珠の發育

開花当日の花柱および雌ずいの長さ、子房の直径と長さは第4表のとおりである。花柱長には寧夏および岡山大の各区の間に有意な差がなかった。しかし、雌ずいの長さは、岡山大短梢せん定樹で最も長く、根域制限樹で最も短かった。寧夏の各園の雌ずい長はこの両者の中間であった。また、子房の直径と長さは、寧夏のA, C園と岡山大短梢せん定樹で最も大きく、寧夏のD園と岡山大根域制限樹で小さかった。

開花当日の胚珠、胚のうの發育状態は第2図に示すとおりである。いずれの園でも、胚珠や珠心の形態異常や、胚のうや卵装置の發育不良が認められた。とく

Table 4. Pistil size^z of 'Kyoho' grapes in Ningxia and Okayama.

Vineyard ^y	Pistil length (mm)	Style length (mm)	Ovary	
			Length (mm)	Diameter (mm)
Ningxia				
A	2.94bc ^x	0.91a	1.64a	2.03a
B	2.79bc	0.99a	1.54ab	1.80bc
C	3.05ab	1.08a	1.65a	1.97ab
D	2.66c	1.01a	1.35c	1.65c
Okayama				
SP	3.19a	1.05a	1.61a	2.14a
RZR	2.63c	1.01a	1.42bc	1.62c

^z Measurements were done at anthesis.

^y Refer Table 2 for vineyards descriptions.

^x Values within a column not followed by a common letter are significantly different ($P < 0.05$).

Table 3. Berry set and seed formation in 'Kyoho' grapevines in Ningxia and Okayama.

Vineyard ^z	No. of florets per cluster ^y	No. of berries per cluster ^w		Berry set ^v (%)	No. of seeds per seeded berry
		Seeded	Seedless		
Ningxia					
A	361.3	40.8a ^x	0.8b	11.6c	2.4a
B	200.8	33.0b	0.0	18.3b	2.3a
C	161.3	44.3a	0.0	32.7a	1.6b
D	294.8	41.4a	0.2b	15.6bc	2.4a
Okayama					
SP	137.5	6.2c	37.5a	48.4a	1.1c
RZR	141.4	32.5b	0.3b	35.3a	1.5b

^z See Table 2 for vineyards descriptions.

^y Clusters were trimmed by cutting several basal branches and cluster tip before anthesis.

^x Values within a column not followed by a common letter are significantly different ($P < 0.05$).

^w Measured at harvest.

^v Measured at 20 days after anthesis.

に、岡山大の短梢せん定樹では胚のうの未発達と卵装置の不完全なものがそれぞれ約 20%の雌ずいで認められた。これに対して、寧夏の各園ではそれらの不完全なものが少なく、正常に発達した胚珠の比率は約 64~78%と高かった。岡山大の根域制限樹では、胚珠や珠心の形態が異常であるものや、胚のうが未形成であるものが比較的少なく、胚珠の完成率は約 62%であった。

4. 雌ずい内への花粉管生長

第5表に示したように、花柱の上部から基部までの花粉管数には、寧夏および岡山大の各園で明らかな差がなかったが、子房組織内および珠孔内に進入した花粉管数は寧夏の各園の方が多かった。珠孔内に花粉管が到達した胚珠を1個以上持つ雌ずいの率は、寧夏の各園では約 70~90%であったのに対して、岡山大の短梢せん定樹では 10%、根域制限樹では 20%と、大

きな差が認められた。

考 察

岡山大の短梢せん定樹では、着粒率は高かったが、無核の小粒が全果粒の約 85%を占めた。このような結実状態は、樹勢の強い‘巨峰’やその類縁品種である‘ピオーネ’の新梢を開花期前に摘心を行った場合に、一般的にみられる現象である (Naito・Kawashima, 1980; 中田, 1966, 1969; 岡本ら, 1980, 1984)。しかし、寧夏の各園では、摘心を行っているにもかかわらず、無核果は極めて少ない。C 園では新梢がかなり強勢で、着粒率も高かったが、無核果はほとんど着生していない。このように、寧夏で栽培されている‘巨峰’の結実性は、日本の‘巨峰’とは大きく異なっている。

有核果が着粒するためには、まず、雌ずい中の胚珠や胚のうが正常に発達し、開花期には形態的にも機能的にも完成していなくてはならない。一般に、日本で

Fig. 2. Developmental stages of ovules at anthesis in 'Kyoho' grape in Ningxia and Okayama.

■ : Malformed ovule, ▨ : Without embryo sac.
 ▤ : 2-4 nucleate embryo sac, ▩ : Unfused polar nuclei.
 ▦ : Imperfect egg apparatus, □ : Normally developed ovule.

Table 5. Pollen tube penetration into pistils of 'Kyoho' grapes in Ningxia and Okayama.

Vineyard ²	Av. no. of pollen tubes per pistil						Micropyle	% of pistils with ovules penetrated
	Style		Top of locule	Ovule				
	Upper	Base		Upper	Middle	Lower		
Ningxia								
A	40.1a ^y	12.6a	9.0b	4.1b	3.3ab	2.1a	1.5b	79.3
B	36.9a	13.0a	9.0b	4.1b	4.1b	2.8a	2.0a	92.0
C	50.7a	17.1a	8.1bc	4.0b	2.7b	1.4b	1.0bc	69.2
D	66.0a	18.0a	14.8a	10.7a	5.3a	2.6a	1.3b	70.4
Okayama								
SP	52.0a	10.1a	4.3c	1.5c	0.8c	0.3c	0.2c	10.0
RZR	45.6a	10.7a	5.3c	2.6c	1.6b	1.1b	0.6c	20.0

² Refer Table 2 for vineyards descriptions.

³ Values within a column not followed by a common letter are significantly different ($P < 0.05$).

栽培されている‘巨峰’や‘ピオーネ’の胚珠の完成率は約 20~50%と非常に低い(岡本ら, 1984, 1989 a). このような胚珠や胚のうの發育不良の原因や機構は明らかでないが, その育種親品種である‘センテニアル’や‘カノンホール・マスカット’では不完全胚珠の比率がとくに高いことから, ‘巨峰’はこれらの遺伝的特性を受け継いでいると考えられる(岡本, 1986). 一方, 栽培条件によっても胚珠や胚のうの發育はある程度影響され, 短梢せん定樹のように新梢の生長が過度に旺盛であると, 不完全胚珠が多発する(岡本ら, 1984). これは, 新梢と花穂との養分競合による可能性も考えられるが, そのような新梢では小花内のジベレリンなどの内生ホルモンが過剰であることも指摘されている(小松・中川, 1991).

これに比べて, 寧夏の各園の‘巨峰’では胚珠の完成率が約 60~80%と高かったが, これは新梢があまり旺盛でなく, 摘心をしてその後の副梢の伸長がほとんどなかったことも関連していると思われる. すなわち, 4 倍体品種の胚珠, 胚のうが急速に発達するのは, 開花 1 週間前から開花期にかけてであり(岡本ら, 1985), 寧夏の‘巨峰’でみられる新梢の生育周期は胚珠の完成を助けるものであろう. 日本の国内でも新梢の勢力をコントロールする方法, 例えば長梢せん定, SADH 処理, 根域制限などは, いずれも‘巨峰’などの胚珠の完全率を高めることが報告されている(小松ら, 1985; 岡本ら, 1985, 1989 a). また, 今井ら(1987)は‘巨峰’の根域制限栽培において, テレキ 8 B を台木とする樹よりも, 自根樹の方が胚珠の完成率が高いことを報告している. 寧夏の‘巨峰’が自根であることも, 胚珠の異常が少ないことに貢献しているのかもしれない.

種子形成の 2 番目の条件は, 花粉管が雌ずい内を伸長して, 胚珠中の卵核および極核と受精することである. ‘巨峰’はこの点でも大きな欠陥をもっており, 花粉管の多くが雌ずいの途中で伸長を停止する(岡本ら, 1984). 寧夏の各園の雌ずいでは, 数本から約 10 本の花粉管が子房組織中を伸長し, 1~2 個の胚珠の珠孔内に到達した. 日本で栽培されている‘巨峰’では, 胚珠の底部まで数本の花粉管が伸長することはまれで, 胚珠に到達する花粉管は平均 1 本以下である(小松ら, 1985; 岡本ら, 1984, 1989 b). このように, 寧夏の‘巨峰’の花粉管生長が良好である理由の一つとして, 開花期の気象条件が考えられる. 第 1 表に示すように, 寧夏の開花期(6 月上旬)の平均日最高気温は岡山

の開花期(5 月中下旬)のそれより約 3.7℃高く, 日照時間もはるかに長い. 一般に, ‘巨峰’は開花時が晴天で日中が高温であると結実が良く, 低温の場合は不受精になりやすいことが指摘されている(中田, 1966).

一方, ‘巨峰’などの 4 倍体ブドウの雌ずいには, 強い花粉管生長阻害活性をもつ物質が含まれていることが明らかにされている(岡本ら, 1989 b, c, 1995). 寧夏で栽培されている‘巨峰’の雌ずいでは, そのような物質のレベルが低いかどうか確かめる必要がある. また, 日本各地で栽培されている‘巨峰’の中には, 結実がよいものや果実の成熟が早いものなど, いくつかの系統があることが知られており, 中国でもそのような変異体の存在が報告されている(魯, 1990). 寧夏の‘巨峰’が中国内での繁殖の段階で, 胚珠の發育や花粉管の生長が優れる系統が生じ, それが寧夏で広まった可能性も考えられる.

摘 要

中国の寧夏で栽培されている‘巨峰’の果房には, 多くの有核果が着粒し, 無核小粒の混入はほとんどない. その理由を知るために, 開花期の新梢や雌ずいの發育, 胚珠や胚のうの完全性, 受粉後の雌ずい内での花粉管生長を調査し, 岡山で栽培されている‘巨峰’と比較した. 寧夏の‘巨峰’の新梢は比較的勢力が弱く, 摘心後の副梢の伸長もわずかであった. 開花期の雌ずい内の胚珠の完成率は約 60~80%で, 日本で一般的に観察される完成率よりも高かった. 受粉後の花粉管の生長も比較的良好で, ほとんどの雌ずいで平均 1~2 個の胚珠内に花粉管が到達した. また, 開花期が高温で日照が豊富であること, 自根樹であることも有核果の着生にプラスしていると考えられる.

引用文献

- 今井俊治・岡本五郎・遠藤融郎. 1987. 密植・根域制限による 4 倍体ブドウの早期成園化と結実安定. 広島県果樹試研報. 12: 1-9.
- 小松春喜・飯塚一郎・中川昌一. 1985. ブドウ‘巨峰’の結実に関する研究(第 1 報). 開花前の花器の組織形態学的観察. 園学要旨. 昭 60 春: 108-109.
- 小松春喜・中川昌一. 1991. ブドウ‘巨峰’の結実と小花中の内生植物ホルモンとの関係. 園学雑. 60: 309-317.
- Naito, R. and T. Hayashi. 1976. Promotion of berry set in grapes by growth retardants. III. Effects of pre-bloom application of SADH and CCC on gibberellin and cytokinin activity in florets of grape varieties, Kyoho and Muscat of Alexandria. J.

- Japan. Soc. Hort. Sci. 45:135-142.
- Naito, R. and T. Kawashima. 1980. Promotion of berry set in grapes by growth retardants. IV. Comparison of SADH cluster dipping, shoot pinching and flower thinnig with regards to their effects on berry set in Kyoho grape. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 49: 297-310.
- 中田隆人. 1966. ブドウ巨峰の花振り防止法. 農および園. 41:1781-1783.
- 中田隆人. 1969. ブドウ巨峰に対する B-9 処理効果と樹勢との関係. 農および園. 44:545-548.
- 岡本五郎・渡辺好昭・島村和夫. 1980. ブドウ '巨峰' の強勢な新梢に対する開花前の摘心及び B-9 散布が花穂の栄養と結実に及ぼす影響. 岡山大農学報. 56:1-10.
- 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.
- 岡本五郎・西村裕子・島村和夫・河田明弘・吉川二郎. 1985. 長梢せん定及び B 9 の花穂散布によるブドウ 'ピオーネ' の有核果の着粒増加. 岡山大農学報. 66:1-7.
- 岡本五郎. 1986. 4 倍体ブドウの特性と栽培上の問題. 農および園. 61:1297-1302.
- 岡本五郎・今井俊治. 1989 a. 根域制限によるブドウ 'ピオーネ' の有核果の着粒増加. 岡山大農学報. 74:15-20.
- 岡本五郎・渋谷郁夫・古市美和・島村和夫. 1989 b. ブドウの雌ずいに含まれる花粉管生長阻害物質について. 園学雑. 58:515-521.
- 岡本五郎・渋谷郁夫・島村和夫. 1989 c. ブドウの雌ずいに含まれる花粉管生長阻害物質の特性. 園学雑. 58:523-528.
- 岡本五郎. 1994. II-3. ブドウ, 日本の園芸. p. 28-36. 朝倉書店. 東京.
- Okamoto, G., Y. Fujii, K. Hirano, A. Tai and A. Kobayashi. 1995. Pollen tube growth inhibitors from Pione grape pistils. Am. J. Enol. Vitic., 46: 17-21.
- 魯 河. 1990. 最新葡萄品種—巨峰早熟芽変 (8601). 福建農業. 7:11.
- 柴 寿. 1982. 巨峰の生育診断と栽培. p. 10-13. 農文協. 東京.
- 王 世平・張 亜芳・王 春良・劉 効義・高 治軍. 1994. PP₃₃₃ 在葡萄幼樹上的応用研究 (PP₃₃₃ がブドウ幼木の生育に及ぼす影響). 寧夏農林科技. 2:32-36.