

[総 説]

ブドウの無種子化技術

小原 均・大川克哉・三輪正幸・松井弘之

<sup>1</sup>千葉大学環境健康フィールド科学センター 〒277-0882 柏市柏の葉 6-2-1

<sup>2</sup>千葉大学大学院園芸学研究科 〒271-8510 松戸市松戸 648

Techniques for Induction of Seedlessness in Seeded Grape Cultivars

Hitoshi OHARA<sup>1,2</sup>, Katsuya OHKAWA<sup>2</sup>, Masayuki MIWA<sup>1</sup>, and Hiroyuki MATSUI<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Center for Environment, Health and Field Science, Chiba University, Kashiwa, Chiba 277-0882, Japan

<sup>2</sup>Graduate School of Horticulture, Chiba University, Matsudo, Chiba 271-8510, Japan

はじめに

果実の無種子化技術の開発は、消費者にとって食べやすくなるだけでなく、生産者にとっても着果が促進され生産の安定につながる。このため、1930年代から植物生長調節剤（植物ホルモンを含む）を用いた無種子化の研究が盛んに行われるようになった。すでに、これらの研究から多くの成果が得られ、その一部は主に園芸作物において実用化されている。

GAによる‘デラウェア’の無種子化技術の開発

植物ホルモンの一種であるジベレリンA<sub>3</sub>(GA<sub>3</sub>)が、藪田・住木(49)によりイネ馬鹿苗病菌の培養液から単離・結晶化されて以来、農業への利用試験が行われるようになった。特に、園芸作物での研究が多く、果樹栽培においては、ブドウ‘デラウェア’の果粒の密着による裂果防止のため、GA<sub>3</sub>の特性の一つである細胞伸長作用を利用して、花穂の伸長を図る目的で使用されたのが最初であった。ところが、GA<sub>3</sub>を開花前の花房に処理すると、花穂は狙い通り伸長したが、開花が早まり、さらに無種子の小果粒が多数着生した。これは予想外の結果であったものの、もし小果粒を有種子果と同程度に肥大させることができれば、‘デラウェア’の無種子果生産が可能となると考え、各地の試験場でGA<sub>3</sub>処理試験が実施された(1、14、18、20、21、22、29)。その結果、開花前と開花後の2回、100 mg・L<sup>-1</sup>濃度のGA<sub>3</sub>を処理すると有種子果とほぼ同じ大きさの無種子果の‘デラウェア’が生産できることが判明した。この技術は、わが国独自で開発された世界で

初めての技術であり、現在では広く実用化されている。今日では、‘デラウェア’はもともと無種子品種であると一般的に認識されている。

GAによる‘デラウェア’の無種子果形成機構とすべてのブドウ品種の無種子化の可能性

当時は、この技術によってブドウのすべての品種が無種子化できるのではないかと大いに期待され、多くの品種でGA<sub>3</sub>処理が試みられた。しかし、この方法で無種子化できるブドウの品種はほんのわずかであり、ほとんどの品種ではGA<sub>3</sub>処理しても有種子果が多く混在し、さらに小果粒が多数着生するなど多くの問題点があった(19、28、31)。現在のところ、わが国において商業的に無種子化されている品種は、‘デラウェア’、‘巨峰’、‘ピオーネ’、‘マスカット・ベリーA’などに限られている。

なぜ、GA<sub>3</sub>処理により一部の品種しか無種子化できないのであろうか？GA<sub>3</sub>処理による‘デラウェア’の無種子果形成のメカニズムは、開花期前のGA<sub>3</sub>処理により花粉の発芽が抑制（花粉稔性の低下、殺花粉作用）されることと、開花期が4~5日早まることにより胚のうが未発達な状態か、あるいは異常胚のうが増加するため、雄性器官（花粉側）と雌性器官（胚のう側）との両方が異常になることが原因で、受精が起こらず無種子果となる(14、29、42、43、48)。なお、開花後の2回目GA<sub>3</sub>処理は無種子化とは関係なく、単に果粒の肥大を促す働きをする。一方、‘デラウェア’の無種子化に使用されるGA<sub>3</sub>の処理濃度は100 mg・L<sup>-1</sup>であ

るのに対して‘巨峰’では  $20 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  程度で十分である。もちろん、‘デラウェア’の場合に  $20 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  処理では、濃度が低すぎ無種子化率は著しく低下するとともに果粒の肥大も劣る。なお、 $\text{GA}_3$  で無種子化し難い品種に対して高濃度の  $\text{GA}_3$  を処理しても、品種によってやや無種子化率が增加するものの実用化にはいたらない程度であった (19)。

以上の結果が示すように、 $\text{GA}_3$  処理してもほんのわずかな品種しか無種子化できず、その原因として次のようなことが考えられる。① 花粉や胚のうの生長を異常にする有効な  $\text{GA}$  の種類が異なる (ブドウの主要内生  $\text{GA}$  は何か?)。② ブドウの品種によって  $\text{GA}_3$  に対する反応に強弱がある。③  $\text{GA}_3$  の吸収力に品種間差異がある。いずれにしても、無種子化できない原因、あるいは花粉や胚のうの生長を異常にする植物生長調節物質が明らかになればすべてのブドウ品種の無種子化も夢ではない。

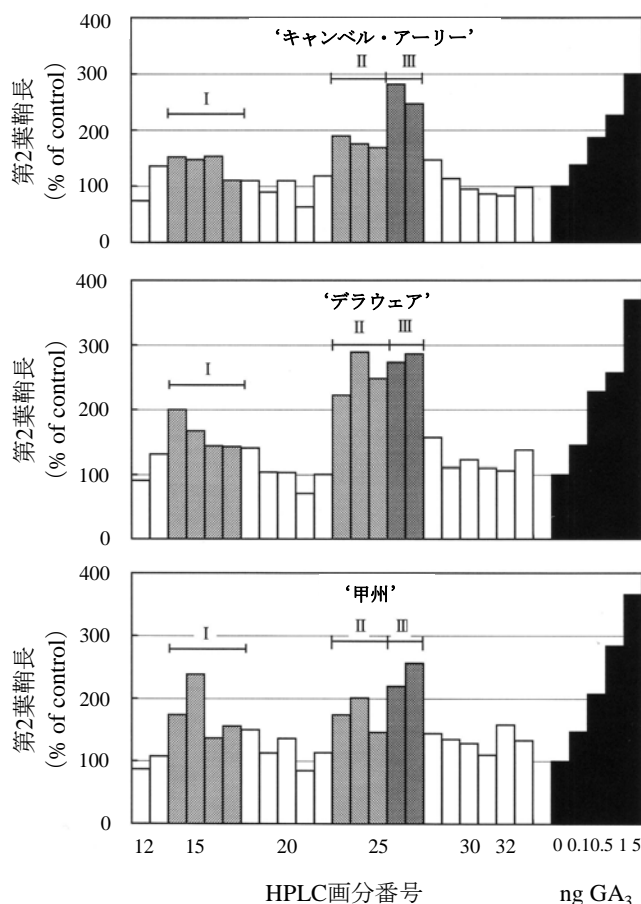
### 果実の無種子化と内生 $\text{GA}$ との関係

これまで、果樹類や果菜類で多数の果実の無種子化 (単為結果の誘起) と植物生長調節剤との関係が調査されてきたが、その種類によって無種子化効果が著しく異なっていた。例えば、果実当たりの種子数が少ない果実 (リンゴ、ニホンナシ、セイヨウナシ、モモ、甘果オウトウ、酸果オウトウ、ウメ、スモモ、ブドウ、カキ、ビワ、カンキツ類など) では  $\text{GA}$  の方が、種子数が多い果実 (イチジク、キウイフルーツ、ブラックベリー、イチゴ、トマト、キュウリ、カボチャ、スイカ、メロン、ナス、トウガラシなど) ではオーキシンやサイトカイニンの方が有効であることが明らかにされ、また、 $\text{GA}$  が有効な果実の中でも、リンゴ、ニホンナシ、セイヨウナシでは  $\text{GA}_{4+7}$  が、その他の果実では  $\text{GA}_3$  の方が無種子化効果が高く、 $\text{GA}$  の種類によって効果が違うことも報告されている (30, 34, 41, 44, 52)。さらに、 $\text{GA}_3$  を用いて、核果類 (モモ、オウトウ、ウメ) の無種子化 (単為結果) を試みた研究では、品種や  $\text{GA}$  の種類あるいはオーキシンとの混用とその種類や処理時期によって、無種子化率が著しく異なっていた (6, 23, 39, 44, 45)。核果類の主要内生  $\text{GA}$  は  $\text{GA}_{32}$  であることがモモ (50)、アンズ (5)、酸果オウトウ (3)、およびウメ (38) で明らかにされている。また、モモ、ウメおよび酸果オウトウの無受粉の子房

に  $\text{GA}_{32}$  を処理して無種子化を試みた結果、 $\text{GA}_3$  を処理した場合の  $1/100\sim 1/10$  程度の低濃度で高い無種子化率が得られた (4, 38, 51, 53)。さらに、酸果オウトウの未熟種子からは、 $\text{GA}_{32}$  以外に 11 種類の  $\text{GA}$  ( $\text{GA}_3$ 、 $\text{GA}_{17}$ 、 $\text{GA}_{19}$ 、 $\text{GA}_{20}$ 、 $\text{GA}_{25}$ 、 $\text{GA}_{30}$ 、 $\text{GA}_{44}$ 、 $\text{GA}_{86}$ 、 $\text{GA}_{87}$ 、 $\text{GA}_{95}$ 、 $\text{GA}_{95}$  isolactone) が同定されており (33)、その中でも  $\text{GA}$  生合成経路の中で  $\text{GA}_{32}$  に近いところに存在する  $\text{GA}_{30}$ 、 $\text{GA}_{86}$  および  $\text{GA}_{87}$  は、 $\text{GA}_{32}$  と同様に高い無種子化率を示した (Bukovac ら、未発表)。このことは、主要内生  $\text{GA}$  あるいはその  $\text{GA}$  の生合成経路に近い位置に存在する  $\text{GA}$  が無種子化に有効であることを示している。なお、ビワでは主要内生  $\text{GA}$  は  $\text{GA}_{80}$  であることが明らかにされており、それを用いた無種子化においても同様な結果が得られている (27, 40, 54)。

### 内生 $\text{GA}$ によるブドウの無種子化効果

これまでに得られた  $\text{GA}$  と果実の無種子化との関係から総合的に判断すると、ブドウの主要内生  $\text{GA}$  は、



第1図 ブドウ3品種の満開約3週間後の未熟種子中の  $\text{GA}$  様物質の活性ヒストグラム

GA<sub>3</sub>であるかどうか疑問が持たれる。著者ら (25) は、GA<sub>3</sub>で無種子化が極めて容易な‘デラウェア’とやや困難な‘キャンベル・アーリー’と極めて困難な‘甲州’の3品種の未熟種子からGA様物質を抽出・精製後、HPLCで32画分に分離し、すべての画分について生物検定した結果、いずれの品種においても14~17画分 (I画分群)、23~25画分 (II画分群)、26~27画分 (III画分群) の3画分群で比較的強いGA活性が認められ、ヒストグラムから3品種の内生GAはほぼ同一ではないかと推察される (第1図)。ただし、活性画分が同じであっても‘キャンベル・アーリー’ではIII画分群が、‘デラウェア’ではIIおよびIII画分群が、‘甲州’ではIおよびIII画分群の活性が高く、3品種間で内生GAの種類が同じであったとしても、個々の内生GAの含量が品種によって異なっている可能性が推察される。また、内生GAの総活性は、‘デラウェア’ > ‘キャンベル・アーリー’ ≥ ‘甲州’の順に高く、GA<sub>3</sub>による無種子化の難易度と関係しているように思われる。この結果は、ブドウの無種子品種の内生GA活性は有種子品種より高いとするIwahoriら (15) の報告と関連している。なお、‘キャンベル・アーリー’の未熟種子から抽出・精製し、GA活性が最も高いIII画分群を未受精の子房に開花期と開花1週間後の2回処理すると、容易に無種子果が得られ、しかもGA<sub>3</sub>より低濃度で高い効果が認められた (第1表)。そこで、この画分群に存在するGAをGC-MSで同定したところ、GA<sub>4</sub>、3-epi-GA<sub>4</sub>、GA<sub>7</sub>およびGA<sub>34</sub>であった (17)。この結果は、‘キャンベル・アーリー’のみならず‘デラウェア’や‘甲州’においても同様に、主要内生GAはGA<sub>3</sub>でないかと推察される。そこで、ブドウの主

要内生GAと考えられるGA<sub>4</sub>とGA<sub>7</sub>を用いて‘デラウェア’、‘キャンベル・アーリー’および‘甲州’の3品種の無種子化効果をGA<sub>3</sub>と比較したところ、‘デラウェア’ではいずれのGAでも無種子化率は94%以上であったが、GA<sub>4</sub>の果粒重はGA<sub>3</sub>やGA<sub>7</sub>より有意に劣っていた。一方、‘キャンベル・アーリー’の無種子化率は、GA<sub>7</sub>で96%と高かったが、GA<sub>3</sub>やGA<sub>4</sub>では71%、66%と劣っていた。また、‘甲州’では、いずれのGAでも無種子化率は13~31%で極めて低かった。ただし、果粒重では、‘キャンベル・アーリー’および‘甲州’ともGAの違いによる差異はみられなかった (第2表) (12)。従って、‘デラウェア’や‘キャンベル・アーリー’の無種子化には、GA<sub>3</sub>よりも内生GAであるGA<sub>7</sub>の方が好適であることを示している。

第2表 満開14日前および10日後の100 mg・L<sup>-1</sup>のGA<sub>3</sub>、GA<sub>4</sub>、GA<sub>7</sub>処理がブドウ3品種の無種子化に及ぼす影響

品 種	処理区	無種子果粒率 (%)	平均果粒重 (g)
キャンベル・アーリー	GA <sub>3</sub>	71.3 ab <sup>2</sup>	4.09 ab
	GA <sub>4</sub>	65.7 ab	3.81 b
	GA <sub>7</sub>	95.8 a	3.96 b
	無処理	0.8 c	4.90 a
デラウェア	GA <sub>3</sub>	94.0 ab	1.30 b
	GA <sub>4</sub>	97.2 a	0.89 c
	GA <sub>7</sub>	99.3 a	1.33 b
	無処理	0.5 d	1.72 a
甲州	GA <sub>3</sub>	31.0 a	3.88 c
	GA <sub>4</sub>	12.7 cd	3.93 c
	GA <sub>7</sub>	16.4 bcd	3.95 c
	無処理	3.5 d	4.79 a

1および2回目処理は同じGAを用いた。

<sup>2</sup>ダンカンの多重検定により、同一品種内で異なるアルファベット間に5%レベルで有意差のあることを示す。

第1表 ‘キャンベル・アーリー’未熟種子中から抽出したGA様物質処理が‘キャンベル・アーリー’の無種子化 (無種子果粒重) に及ぼす影響

画分群	処 理 区		果粒重 (g)
	濃 度 (mg GA <sub>3</sub> 当量・L <sup>-1</sup> )	処理回数	
III	1	2	2.63
	2	2	3.33
	5	2	3.70
標品GA <sub>3</sub>	1	2	1.81
	2	2	2.84
	5	2	3.73

この結果は、先に述べた核果類の無種子化はGA<sub>3</sub>よりも内生GAの方が著しく効果が高かった結果と類似している。他方、これらのGA処理をした場合の開花期の花粉発芽に及ぼす影響を調査したところ、‘デラウェア’で0.5~0.8%、‘キャンベル・アーリー’で0.9~1.3%、‘甲州’で8.9~22.1%であり (第3表)、花粉発芽抑制の強弱と無種子化との間には高い相関のあることを示している (26)。これらの結果から、GA<sub>3</sub>

第3表 満開14日前の100 mg・L<sup>-1</sup>のGA<sub>3</sub>、GA<sub>4</sub>、GA<sub>7</sub>処理がブドウ3品種の花粉発芽に及ぼす影響

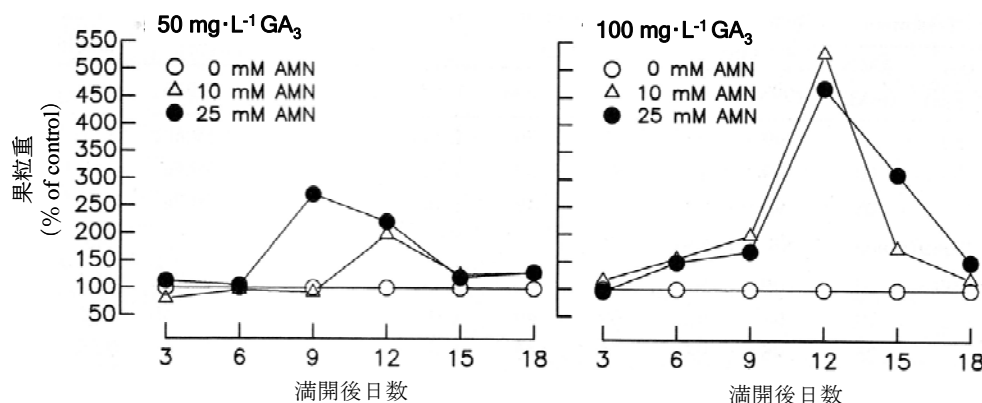
処理区	花粉発芽率 (%)		
	‘キャンベル・アーリー’	‘デラウェア’	‘甲州’
GA <sub>3</sub>	1.1 b <sup>2</sup>	0.5 b	8.9 c
GA <sub>4</sub>	1.3 b	0.5 b	10.4 c
GA <sub>7</sub>	0.9 b	0.8 b	22.1 b
無処理	35.4 a	20.7 a	41.8 a

<sup>2</sup>ダンカンの多重検定により、同一品種内で異なるアルファベット間に5%レベルで有意差のあることを示す。

で無種子化がやや困難な‘キャンベル・アーリー’では、内生GAであるGA<sub>7</sub>で実用的無種子化が可能であるが、‘甲州’のようにGA<sub>3</sub>で無種子化が極めて困難な品種では、内生GAでも実用的な無種子化が困難であると言える。

### GAの果実内への透過性促進技術の開発

農薬を葉面散布する際に、尿素のような窒素化合物を混用すると、その効果が促進されることが知られている(2, 16, 32)。また、植物生長調節物質に硝酸アンモニウム(NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>、以下AMN)を混用すると、成熟したトマトから酵素学的に分離したクチクラ膜の透過性が増すことが報告されている(7, 8, 9, 10, 11, 24)。Ungsaら(46)は‘デラウェア’の満開期の前後に2回、GA<sub>3</sub>(50, 100 mg・L<sup>-1</sup>)とAMN(10, 25 mM)の混合液を処理した結果、開花後の果粒の初期生長は、GA<sub>3</sub>の処理濃度に関係なく単用処理区よりもAMNとの混用処理区の方が著しく促進され、特に満開12日後に両処理区間の差が最大となった(第2図)。AMNの混用による果粒肥大の促進効果は細胞の肥大促進によっていたが、AMNの濃度が増すほどその効果が高く



第2図 異なる濃度のGA<sub>3</sub>とAMNとの混用処理が‘デラウェア’の果粒発育初期における果粒重に及ぼす影響(各濃度のGA<sub>3</sub>単用処理の果粒重を100%とした場合の相対値. 満開12日前および10日後の2回処理.)

第4表 満開12日前および10日後の異なる濃度のGA<sub>3</sub>とAMNとの混用処理が‘デラウェア’の無種子化と果粒品質に及ぼす影響(収穫時)

処理区		無種子果粒率 (%)		果粒重 (g)		糖度 (%)		滴定酸含量 <sup>2</sup> (%)	
GA <sub>3</sub> (mg・L <sup>-1</sup> )	AMN (mM)	1995	1996	1995	1996	1995	1996	1995	1996
50	0	99	98	1.28 b <sup>x</sup>	1.53	20.1 a	19.6 bc	0.51	0.62
	10	99	94	1.32 b	1.52	19.6 ab	19.4 c	0.50	0.63
	25	98	99	1.46 a	1.62	17.9 c	20.7 a	0.51	0.68
	有意性 <sup>y</sup>	NS	NS	*	NS	*	*	NS	NS
100	0	100	99	1.33 b	1.57	20.2 a	21.3 ab	0.53	0.64
	10	98	95	1.30 b	1.60	21.0 ab	21.0 ab	0.51	0.66
	25	96	98	1.46 a	1.57	20.3 b	20.3 b	0.55	0.67
	有意性	NS	NS	*	NS	*	NS	NS	NS

<sup>2</sup>酒石酸換算値. <sup>y</sup>F検定によりNSは有意差なし、\*は5%レベルで有意差があることを示す。

<sup>x</sup>ダンカンの多重検定により、同一品種内で異なるアルファベット間に5%レベルで有意差のあることを示す。

なった。収穫期の果粒について、GA<sub>3</sub>単用処理とAMNとの混用処理間で比較すると、慣行濃度のGA<sub>3</sub>処理では無種子果粒率、酸度、糖度、果粒重に大きな違いはないが、低濃度のGA<sub>3</sub>処理ではAMNとの混用効果が高く、50 mg・L<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub>と25mM AMNとの混用処理は、100 mg・L<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub>単用処理と同等の品質の果房が得られた(第4表)。さらに、‘巨峰’を用いた実験から、AMNの混用は処理したGA<sub>3</sub>の表皮内への透過性を著しく促進することが明らかになった(35)。

このように、AMNを混用することによりGA<sub>3</sub>の処理濃度を半減できることは画期的であるが、‘甲州’に同様な処理をしても無種子化率がそれほど改善されないことから、無種子化が困難なブドウ品種はGAの透過性の難易ではなく、GAに対する感受性の違い、すなわち花粉や胚のうに対する影響の強さの違いによるものと考えられる。なお、AMNと同様に硫酸アンモニウム [(NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>]を用いた実験においても類似した結果が得られている(47)。

#### GAにより無種子化が困難なブドウ品種の 無種子化技術の開発と問題点

無種子化、すなわちGA以外に受精を妨げる物質は他にないのであろうか？わが国で栽培されているブドウ品種の中で、‘甲州’と同様に‘コンコード’および‘ナイアガラ’は無種子化が極めて困難な品種であ

ることが知られている(19、28、31)。石川ら(13)は‘巨峰’や‘藤稔’に抗生物質であるストレプトマイシン(SM)を処理すると完全に無種子化が可能であると述べているが、一方ではSM処理すると果粒が小さくなることも明らかにされている(36)。また、‘甲州’に高濃度のGA<sub>3</sub>(300 mg・L<sup>-1</sup>)と合成サイトカイニンであるホルクロルフェニユロン(CPPU、10 mg・L<sup>-1</sup>)との混用処理が無種子化に有効であることも報告されている(36)。そこで、‘甲州’を含めて‘コンコード’および‘ナイアガラ’の無種子化に対する高濃度GA<sub>3</sub>とCPPUとの混用処理の効果を検討したところ、‘甲州’では前報(36)と同様に実用可能な高い無種子化率が得られ、果粒肥大も期待できることが明らかとなった。他方、‘コンコード’の無種子化率は98%であったが、‘ナイアガラ’では89%とやや劣っていた。ただし、‘甲州’と‘コンコード’ではGA<sub>3</sub>単用処理よりもCPPUとの混用処理の方が無種子化率を著しく高めたが、‘ナイアガラ’ではGA<sub>3</sub>単用処理とCPPUとの混用処理の間で差異はみられなかった。さらに、‘甲州’ではCPPU単用処理でもかなり高い無種子化率を示したが、‘コンコード’や‘ナイアガラ’では低かった(第5表)(37)。また、‘甲州’では、CPPUによる花粉発芽抑制効果がGA<sub>3</sub>よりも弱いことなどから(第6表)、CPPUの開花前処理は花粉の発育に対するよりも胚のうを異常にする働きがあると推察され

第5表 300 mg・L<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub>と10 mg・L<sup>-1</sup> CPPUの単用および混用処理が‘甲州’(満開20日前および10日後処理)ならびに‘コンコード’および‘ナイアガラ’(満開15日前および10日後処理)の無種子化と果粒品質に及ぼす影響(収穫時)

品 種	処理区	無種子 果粒率 (%)	果粒重		糖度 (%)	滴定酸 <sup>2</sup> 含量 (%)
			無種子 (g)	有種子 (g)		
甲州	GA <sub>3</sub>	55±4 <sup>y</sup>	3.9±0.1	1.8±0.1	17.4±0.2	0.56±0.01
	CPPU	88±3	4.5±0.2	2.1±0.1	13.4±0.4	0.81±0.02
	GA <sub>3</sub> +CPPU	98±1	5.2±0.2	3.7±0.1	14.8±0.2	0.72±0.01
	無処理	4±3	4.1±0.1	1.8±0.8	16.9±0.2	0.71±0.02
コンコード	GA <sub>3</sub>	70±5	2.0±0.2	4.7±0.1	23.3±0.4	0.48±0.01
	CPPU	6±2	0.9±0.1	3.9±0.1	13.0±0.3	1.14±0.05
	GA <sub>3</sub> +CPPU	98±1	2.1±0.1	4.8±0.3	21.1±0.5	0.69±0.02
	無処理	0	-	3.5±0.1	13.7±0.3	0.94±0.02
ナイアガラ	GA <sub>3</sub>	89±3	3.2±0.3	5.7±0.3	20.5±0.1	0.45±0.01
	CPPU	2±1	1.4 <sup>x</sup>	3.9±0.1	18.0±0.3	0.53±0.01
	GA <sub>3</sub> +CPPU	89±3	3.7±0.3	5.9±0.2	19.8±0.2	0.42±0.02
	無処理	0	-	4.2±0.1	18.5±0.1	0.53±0.01

<sup>2</sup>酒石酸換算値. <sup>y</sup>平均値±標準誤差. <sup>x</sup>1果粒.

第6表 満開20日前の300 mg・L<sup>-1</sup> GA<sub>3</sub>と10 mg・L<sup>-1</sup> CPPUの単用および混用処理が‘甲州’の花粉発芽に及ぼす影響

処理区	花粉発芽率 (%)
GA <sub>3</sub>	1.2
CPPU	5.4
GA <sub>3</sub> +CPPU	3.5
無処理	14.3

る。すなわち、GA<sub>3</sub>は雄性器官と雌性器官に、CPPUは雌性器官に働き、両者は複合的に無種子化効果を高めていると言える。

### おわりに

有種子のブドウ品種を人為的に無種子化するためには、開花前に植物生長調節物質を処理し、開花期に花粉発芽を抑制するか、あるいは胚のうの発育を異常にするか、または両者により受精を不可能にして種子形成を妨げ、さらに開花後のGA処理により果粒の肥大生長を誘導する必要がある。これまでの研究結果から、‘デラウェア’、‘巨峰’、‘ピオーネ’、‘マスカット・ベリーA’などはGA<sub>3</sub>処理により、‘キャンベル・アーリー’ではGA<sub>7</sub>処理により容易に無種子化でき、さらにこれまで無種子化が極めて困難とされていた‘ナイアガラ’においても高濃度のGA<sub>3</sub>処理により、ほぼ実用可能な域に達している。また、無種子化が極めて困難な‘甲州’や‘コンコード’ではGA<sub>3</sub>とCPPUとの混用処理により無種子化が可能となった。ただし、GAやCPPUに対する反応はブドウの品種によって著しく異なっているので、GA<sub>3</sub>とCPPUとの混用処理の時期や濃度を検討すれば、すべてのブドウ品種の無種子化は可能であると言える。

### 文 献

1. 雨宮 毅・小沢俊治・清水武秀. ブドウのジベレリン処理効果におよぼす降雨の影響. 山梨果試報. 2: 15-26 (1970).
2. Bowman, D.C. and J.L. Paul. Foliar absorption of urea, ammonium and nitrate by perennial ryegrass turf. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 117: 75-79 (1992).
3. Bukovac, M.J., E. Yuda, N. Murofushi and N. Takahashi. Endogenous plant growth substances in developing

fruit of *Prunus cerasus* L. Plant Physiol. 63: 129-132 (1979).

4. Bukovac, M.J. and E. Yuda. Gibberellin increases cropping efficiency in sour cherry (*Prunus cerasus* L.). p. 351-360. In: N. Takahashi, B.O. Phinney and J. MacMillan (eds.). Gibberellins. Springer-Verlag, New York (1991).
5. Coombe, B.G. and M.E. Tate. A polar gibberellin from apricot seed. P. 58-165. In: D.J. Carr (ed.). Plant growth substances. Springer-Verlag, Berlin (1970).
6. Crane, J.C. and J.R. Hicks. Further studies on growth regulator-induced parthenocarpy in the ‘Bing’ cherry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 92: 113-118 (1968).
7. Fader, R.G., L. Patricia and M.J. Bukovac. Effect of spray additives on cuticle transfer of NAA. HortScience. 30: 338 (Abstr.) (1995).
8. Fader, R.G., L. Patricia and M.J. Bukovac. Further study on enhancement of transcuticular penetration of NAA with spray additives. HortScience 31: 190 (Abstr.) (1996).
9. Fader, R.G. and M.J. Bukovac. Enhancement of transcuticular penetration of NAA with ammonium nitrate and Triton X surfactants as spray additives. HortScience 32: 569 (Abstr.) (1997).
10. Fader, R.G. and M.J. Bukovac. Effect of pH and NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> as spray additive on penetration of NAA through isolated tomato fruit cuticle. HortScience 33: 587 (Abstr.) (1998).
11. Fader, R.G., T. Ogata and M.J. Bukovac. Studies on the mode of action of NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> as a spray additive on penetration of <sup>14</sup>C-NAA through isolated tomato cuticle. HortScience 34: 586 (Abstr.) (1999).
12. 堀 隆哉. 内生ジベレリンによるブドウの無核化に関する研究. 千葉大学大学院自然科学研究科修士論文 (2001).
13. 石川一憲・高橋久光・加藤弘昭・池田富喜夫. ブドウ‘藤稔’及び‘巨峰’の無核化に対するストレプトマイシンの効果. 園学雑. 65別2: 240-241 (1996).
14. 板倉 勉・小崎 格・町田 裕. ブドウに対するジベレリンの作用とその利用に関する研究. 園試報. A (平塚) 4: 67-95 (1965).

15. Iwahori, S., R.J. Weaver and R.M. Pool. Gibberellin-like activity in berries of seeded and seedless Tokay Grapes. *Plant Physiol.* 43: 333-337 (1968).
16. Kannan, S. Mechanisms of foliar uptake of plant nutrients: accomplishments and prospects. *J. Plant Nutr.* 2: 717-735 (1980).
17. Kato, K., H. Ohara, E. Takahashi and H. Matsui. Endogenous gibberellin-induced parthenocarpy in grape berries. *Acta Hort.* 514: 69-74 (2000).
18. 岸 光夫. ぶどうデラウェアの種なし早熟栽培. *農及園.* 36(2) : 359-364 (1961).
19. 岸 光夫. ぶどうにおけるジベレリン利用に関する研究. *農林省果樹試験場安芸津支場* : 1-124 (1973).
20. 岸 光夫・田崎三男. ぶどうに対するジベレリン利用試験(第1報) デラウェアについて. *農及園.* 35(2) : 381-384 (1960).
21. 岸 光夫・清水武秀. ジベレリンによるぶどうの無核果形成機構に関する研究. *園学要旨.* 昭 39 秋 : 18 (1964).
22. 岸 光夫・雨宮 毅・清水武秀・小沢俊治. デラウェアのジベレリン処理に及ぼす気象の影響について. *園学要旨.* 昭 40 春 : 4 (1965).
23. 清川薫雄. モモの着果および果実肥大に及ぼす植物ホルモンの生理作用に関する研究. 大阪府立大学生命環境科学研究科博士論文 (1976).
24. Magalhaes, J.R. and G.E. Wilcox. Tomato growth, nitrogen fraction and ammonium foliar sprays. *J. Plant Nutr.* 6: 911-939 (1983).
25. Matsui, H., T. Hori, K. Ohkawa and H. Ohara. Effect of gibberellins on induction of parthenocarpic berry growth of three grape cultivars and their endogenous gibberellins. *ASEV 52nd Annual Meeting Abstracts*: 81 (2001).
26. 松井弘之. ブドウ果粒の発育に関するジベレリンの同定とそれらを利用した無核化技術の開発. 平成 12 年度科学研究費補助金研究成果報告書. 1-71 (2003).
27. Miwa, M., S. Yahata, H. Ohara, K. Ohkawa and H. Matsui. Endogenous gibberellin-induced parthenocarpy in triploid loquat. 27th International Horticultural Congress. Abstracts: 310 (2006).
28. Motomura, Y. and Y. Hori. Exogenous gibberellin as responsible for seedless berry development of grapes IV. Explanation of GA effects on the induction of seedlessness and seedless berry development varying with cultivars. *Tohoku J. Agr. Res.* 29 (3, 4): 111-119 (1978).
29. 村西三郎. ぶどうの結実に対するジベレリン処理の効果. *九大農学芸誌.* 23 : 225-281 (1968).
30. 中川昌一. 果樹園芸原論. p.171-198. 養賢堂. 東京 (1978).
31. 永田賢嗣・栗原昭夫. 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. *果樹試報.* E4 : 7-19 (1982) .
32. Naito, R., K. Miura and K. Matsuda. Effects of the prebloom application of GA combined with BA and urea on the set and growth of seedless berries in Delaware grapes. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 43: 215-223 (1974).
33. Nakayama, M., T. Yokota, R. Sohma, L.N. Mander, B. Twitchin, H. Komatsu, H. Matsui and M.J. Bukovac. Gibberellin immature seed of *Prunus cerasus*: structure determination and synthesis of gibberellins, GA<sub>95</sub> (1,2-didehydro-GA<sub>20</sub>). *Phytochem.* 42: 931-920 (1996).
34. 小原 均・井澤純一・木村 知・広井直樹・松井弘之・平田尚美・高橋英吉. 植物生長調節物質によるキウイフルーツ‘ヘイワード’の単為結果誘起について. *園学雑.* 66 : 467-473 (1997).
35. Ohara, H., M. Ungsa, K. Ohkawa, H. Matsui and M.J. Bukovac. Effects of grape berry developmental stages on ammonium nitrate-enhanced penetration of gibberellin A<sub>3</sub>. *HortScience* 39: 793 (Abstr.) (2004).
36. 小原 均・阪本大輔・大川克哉・中山真義・松井弘之. ジベレリン、ホルクロールフェニユロン、ストレプトマイシンおよび内生ジベレリン様物質処理がブドウ‘甲州’の無種子果形成に及ぼす影響. *J. ASEV. Jpn.* 16 : 68-79 (2005).
37. 小原 均・岩楯麻由・棟方千夏・山下裕之・大川克哉・三輪正幸・松井弘之. ブドウ‘甲州’、‘コンコード’および‘ナイアガラ’の無種子果形成について. *J. ASEV. Jpn.* 17 : 14-20 (2006).
38. Paksasorn, A. Studies on bloom delay, induction of

- parthenocarpic fruit growth and control of fruit ripening in Japanese apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc). Ph.D. Thesis. Chiba Univ. Chiba (1995).
39. Rebeiz, C.A. and J.C. Crane: Growth regulator-induces parthenocarpy in the Bing cherry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 78: 69-75 (1961).
  40. Sadamatsu, M., V. Keawladdagorn, H. Ohara, K. Ohkawa and H. Matsui. Induction of parthenocarpic fruit growth with endogenous gibberellins of loquat. Acta Hort. 653: 67-70 (2004).
  41. Schwabe, W.W. and J.J. Mills. Hormones and parthenocarpic fruit set, a literature survey. Hort. Abst. 51: 661-698 (1981).
  42. 杉浦 明. ジベレリン処理による有核果品種の無核化作用について. 植物の化学調節 4: 63-67 (1969).
  43. Sugiura, A. and A. Inaba. Studies on the mechanism of gibberellin-induced seedlessness of Deraware grapes. I Effect of pre-bloom gibberellin treatment on pollen germination. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 35: 233-241 (1966).
  44. 杉山泰之. ウメの単為結果誘起に及ぼす植物生長調節剤の影響. 千葉大学園芸学部卒業論文 (1989).
  45. 平 智・松井弘之・平田尚美・軽部 剛・大場節子・渡部俊三. N-substituted phthalimide (AC94377) によるオウトウ数品種の単為結果誘起. 園学雑. 59 別 2 : 116-117 (1990).
  46. Ungsa, M., K. Kato, K. Takemura, T. Hori, H. Ohara, K. Ohkawa and H. Matsui. Effect of the combination of gibberellic acid and ammonium nitrate on the growth and quality of seedless berry in Delaware grape. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 72: 366-371 (2003).
  47. ウンサーマロム・小原 均・竹村謙志・堀 隆哉・大川克哉・松井弘之. ジベレリン A<sub>3</sub> と硫酸アンモニウムとの混用処理がブドウ ‘デラウェア’ の無核果粒の生長と品質に及ぼす影響. J. ASEV. Jpn. 14 : 58-63 (2003).
  48. Watanabe, S. Histological study on the development of grape embryo by gibberellin treatment. Bull. Yamagata Univ. Agr. Sci. 4: 213-225 (1963).
  49. 藪田貞次郎・住木論介. 稲馬鹿苗病菌の生化学 (續報) 植物を徒長せしむる作用ある物質 Gibberellin の結晶に就いて. 日本農芸化学会誌 14 : 1526 (1938).
  50. Yamaguchi, I., T. Yokota, N. Murofushi, Y. Ogawa and N. Takahashi. Isolation and structure of a new gibberellin from immature seeds of *Prunus persica*. Agric. Biol. Chem. 34: 1439-1441 (1970).
  51. Yuda, E., H. Matsui and S. Nakagawa. Fruit set, growth and development of some tree crops as affected by the use of plant growth regulators. Japan-Taiwan, Plant Physiol. Semi. : 73-92 (1986).
  52. 湯田英二. 生理活性物質利用による果樹の単為結果誘起. 植物の化学調節 23 : 66-75 (1988).
  53. 湯田英二・金納圭吾・堀内昭作・松井弘之. モモ ‘高陽白桃’ の植調剤による単為結果と内生ジベレリン. 園学要旨. 昭 63 秋 : 124-125 (1988).
  54. Yuda, E., S. Nakagawa, N. Murofushi, T. Yokota, N. Takahashi, M.Koshioka, Y. Murakami, D. Pearce, P.R. Pharis, L.G. Patrick, N.L. Mandeer and P. Kraft-Klaunzer. Endogenous gibberellins in the immature seed and pericarp of loquat (*Eriobotrya japonica*). Biosci. Biotech. Biochem. 56: 17-20 (1992).