

## 〔研究報文〕

## ブドウの結果枝における光合成産物の転流と代謝の品種間差異

元村佳恵

弘前大学農学部 〒036 弘前市文京町3

## 〔Research Note〕

Translocation and Metabolism of Photoassimilates in  
Grape Shoots according to Cultivar.

Yoshie MOTOMURA

Faculty of Agriculture, Hirosaki University Hirosaki, 036, Japan

In order to compare changes in the translocation substances of 'Concord' (*Vitis labrusca* L.) and 'Delaware' (*V. labrusca* L. x *V. aestivalis* M. x *V. vinifera* L.) grape shoots,  $^{14}\text{CO}_2$  was supplied to the leaf just above the cluster on the shoot three weeks after full bloom, and the distribution of assimilated  $^{14}\text{C}$  in leaf blade, petiole, stem (bark and wood), peduncle, pedicel and berries on the shoot, and that in sucrose, glucose and fructose fractions of individual parts were investigated. Percentage distribution of the  $^{14}\text{C}$  of the berries was higher in 'Delaware' than in 'Concord'. In the bark, over 60% of the  $^{14}\text{C}$  was detected in the sucrose fraction in 'Concord', while it was below 30% in 'Delaware'. When  $^{14}\text{C}$ -sucrose was applied to the stem with a leaf, in leaf blade distribution of  $^{14}\text{C}$  of sucrose fraction decreased more rapidly in 'Delaware' than in 'Concord'; however, in the stem, including the petiole, it was decreased rapidly in 'Concord'. The degradation of translocation substances in each part of the shoot in 'Concord' and 'Delaware' is discussed.

(Accepted for publication 18 November 1994)

Key words: Photoassimilates, Grape shoot, Sugars, Sucrose, Concord, Delaware

一般にブドウなどの植物では葉で生産された光合成産物が果実や幹・根などへ転流する時の一次転流物質の形態には種による特異性があるとされ(1, 2, 5)、しょ糖、ラフィノース類、糖アルコール類などの非還元性糖類が主な転流形態とされている(10)。ブドウの葉から果粒への一次転流物質については、Swansonら(9)が‘Concord’ (*Vitis labrusca* L.)を用いて、 $^{14}\text{C}$ で標識された光合成産物の茎における $^{14}\text{C}$ の各糖区分への分配を調査し、しょ糖が主な転流物質であると推定した。その後、松井ら(2, 3)が‘Delaware’ (*V. labrusca* L. x *V. aestivalis* M. x *V. vinifera* L.)を用いて同様の実験を行った結果、大部分の $^{14}\text{C}$ が単糖類区分に検出されたことから、Swansonらの説(9)に疑問を提起した。

本研究ではSwansonら(9)と松井ら(2, 3)の報告におけるブドウの転流物質に関する結果の差異を解明することを目的として、‘Concord’と‘Delaware’の結果枝を用いて $^{14}\text{CO}_2$ を果房の直上葉に施与して光合成させた後、 $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉の葉身、葉柄、 $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉と果房の間の茎の樹皮と材、果軸、果柄及び果粒における $^{14}\text{C}$ の分配及び各部位のブドウ糖、果糖及びしょ糖区分への $^{14}\text{C}$ の分配についての品種間差の有無を検討した。

## 材料及び方法

### 1. 植物材料及び $^{14}\text{C}$ で標識された炭酸ガスの施与と部位の分割

東北大学農学部の実験圃場で栽培している30年生の‘Delaware’と8年生の‘Concord’の結果枝の切り枝を用いた。両品種の満開(6月10日前後)後約3週間の結果枝を、比較的光強度の強い日(7月1日)を選んで朝9時前後に採取した。枝の基部から第3節目の果房を残して他の果房を切除した。この果房に最も多くの光合成産物を供給しているのは果房の直上葉(第4葉、果房と同列葉)であることが報告されているので(5)、この葉1枚を残してその他の葉は切除し、第4葉の直上節間で摘芯し、枝の基部を水に浸した。これらの処理をした枝を放射性同位元素実験棟内のガラス室内に設置されている植物育成用の自然光型の空調器に搬入した。空調器内の温度を昼温 $25^\circ\text{C}$ 、夜温 $20^\circ\text{C}$ に調節した。

結果枝を同空調器内に搬入した当日の朝10時前後に、各枝の葉を、 $^{14}\text{C}$ で標識された炭酸ナトリウム水溶液(0.37MBq相当量)を入れたポリエチレン製の袋の中に密閉し、その中に20%の乳酸水溶液を注射器で注入して、袋内で $^{14}\text{CO}_2$ を発生させ、約2時間後にポリエチレン袋を除去した。この操作を行っている間の光強度は少なくとも $10\text{MJ}/\text{m}^2$ であり、光合成を行うのに十分な光強度であると考えられた。この枝をそのままこの空調器内に静置し、 $^{14}\text{CO}_2$ 施与開始から2, 4, 8及び24時間後に枝を $^{14}\text{CO}_2$ 施与葉の葉身、

葉柄、施与葉と果房の間の茎の樹皮、果軸、果柄、果粒及びその他の部位 ( $^{14}\text{CO}_2$  施与葉と果房の間の茎の材、果房着生節より基部の茎) に分けて  $-20^\circ\text{C}$  で凍結保存した。実験は3反復で行った。

## 2. 各部位への $^{14}\text{C}$ の分配及び各糖区分への $^{14}\text{C}$ の分配の測定

凍結保存しておいた各部位を80%エタノール ( $80^\circ\text{C}$ ) で数回抽出し、抽出液の一部を用いて  $^{14}\text{C}$  活性を液体シンチレーションカウンターで測定した。枝ごとに各部位で検出された  $^{14}\text{C}$  活性の合計値に対する、 $^{14}\text{CO}_2$  施与葉以外の部位で検出された  $^{14}\text{C}$  活性の割合 (%) を「施与葉からの転流率」として表した。また、枝ごとに  $^{14}\text{CO}_2$  施与葉以外の部位で検出された  $^{14}\text{C}$  の合計値に対する各部位の  $^{14}\text{C}$  活性の割合 (%) を「各部位への  $^{14}\text{C}$  の分配率」として表した。

各部位の抽出液の一部を Sep-Pak QMA を通した後、減圧下で濃縮した。濃縮液を幅 3 cm 長さ 40 cm の濾紙 (Toyo, No.51B) にスポットし、ペーパークロマトグラフィーの手法で、展開溶剤 (フェノール:ブタノール:酢酸:水=15:15:6:9) で約40時間下降法で展開した後風乾した。これをアニリン・フタル酸で常法により発色し、その色と Rf 値からブドウ糖、果糖及びしょ糖を同定した。発色した濾紙を各糖のスポットごとに切り分け、各濾紙片をサンプルオキシダイザーを用いて乾式酸化し、液体シンチレーションカウンターで  $^{14}\text{C}$  活性を測定した。

各部位ごとにブドウ糖、果糖及びしょ糖区分に検出された  $^{14}\text{C}$  活性の合計値に対する各糖区分の  $^{14}\text{C}$  の割合を、「各糖区分への  $^{14}\text{C}$  の分配率」として表した。

## 3. 葉及び茎における $^{14}\text{C}$ で標識されたしょ糖の変化

‘Concord’ 及び ‘Delaware’ の枝を第4葉の直上で摘芯し、さらに第3節の直上で茎を切断し、その間の部位、すなわち第4葉が着生している茎の第4節及びその直下の節間を材料とした。この茎の基部を  $^{14}\text{C}$  で標識されたしょ糖溶液 ( $0.037\text{MBq} / 0.5\text{ml}$ ) に浸して吸収させた。この液の全量を吸収するのに約30分を要した。吸収の終了時以降は切口を水に浸した。吸収の終了直後から 3, 5, 8 及び 24 時間後に葉身と茎 (葉柄を含む) に分けて、上記の実験と同様にして 80%エタノールで抽出し、各糖区分の  $^{14}\text{C}$  活性を測定した。

## 結 果

### 1. $^{14}\text{C}$ - 光合成産物の葉からの転流

$^{14}\text{CO}_2$  施与葉からの転流率は ‘Delaware’ では ‘Concord’ よりも常に高かった

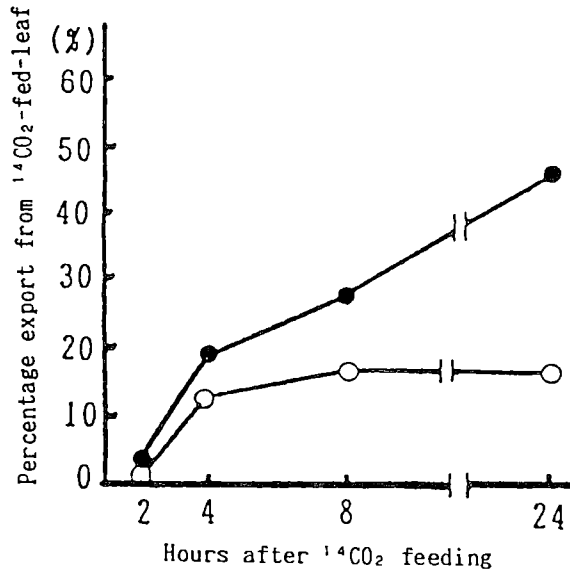


Fig. 1. Percentage export of <sup>14</sup>C-assimilates from leaf fed with <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>.

○ Concord, ● Delaware

Percentage export from <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>-fed-leaf = (sum of <sup>14</sup>C recovered in all parts of the shoot except <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>-fed-leaf / sum of <sup>14</sup>C recovered in all parts of the shoot) X 100

(第1図)。また、'Delaware' では時間とともに増加したが、'Concord' では4時間後までは増加が見られたが、それ以降はほとんど変化が見られなかった。

## 2. 葉で生産された<sup>14</sup>C - 光合成産物の各部位への分配

葉身から外へ転流した<sup>14</sup>C活性の、各部位への<sup>14</sup>Cの分配率は、両品種とも葉柄及び樹皮では時間とともに減少したが、果粒では顕著に増加した(第2図)。また両品種とも果軸及び果柄では他の部位に比べて低い値を保っていた。この結果は葉で生産された光合成産物が時間とともに次第に果粒へ移行していることを示すものである。次に、品種間で比較すると、'Concord' では樹皮よりも葉柄で高い分配率を示したが、'Delaware' では施与後8時間までは樹皮で高く、'Delaware'の方が'Concord'よりも茎への転流速度が早い傾向が見られた。

## 3. 各部位における各糖区分への<sup>14</sup>Cの分配及び果粒の糖組成

各部位におけるしょ糖区分への<sup>14</sup>Cの分配率を見ると、葉身、葉柄及び樹皮では、'Delaware'よりも'Concord'で高く、<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>施与24時間後には'Concord'の樹皮では65.6-66.0%を占めたが(第3図)、'Delaware'では大部分の<sup>14</sup>Cは単糖類区分に見られた(第4図)。両品種ともしょ糖区分の<sup>14</sup>Cの分配率は樹皮で最も高かったが、

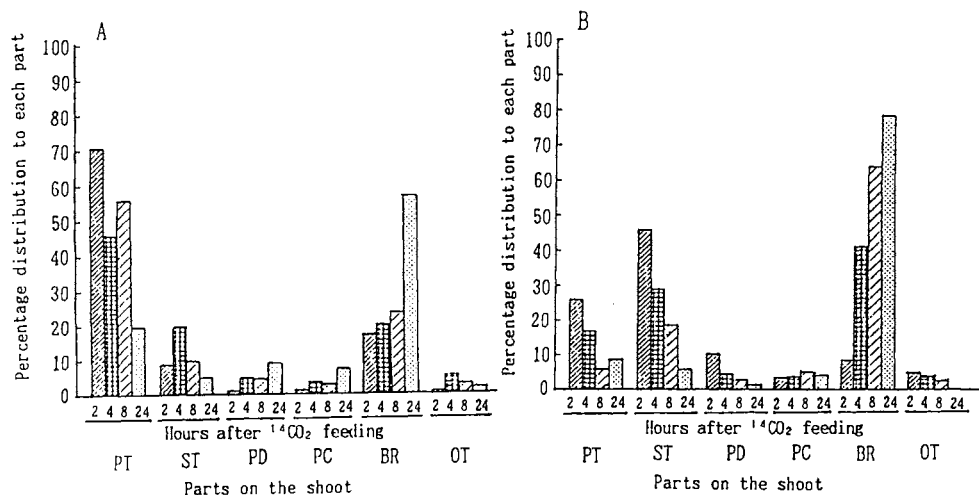


Fig. 2. Percentage distribution of <sup>14</sup>C exported from leaf fed with <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> into individual parts of the shoot.  
 A: Concord, B: Delaware  
 PT; petiole, ST; stem (bark), PD; peduncle, PC; pedicel, BR; berries, OT; others  
 Percentage distribution of <sup>14</sup>C to each part = (<sup>14</sup>C recovered in the part / sum of <sup>14</sup>C recovered in all parts of the shoot except <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>-fed-leaf) x 100

果軸では顕著に低かった。果粒では両品種とも単糖類区分への<sup>14</sup>Cの分配率が大部分を占めたが、しよ糖区分の<sup>14</sup>C分配率が時間とともにわずかに増加した(第3, 4図)。発育期及び成熟期の果粒の糖組成を見ると、しよ糖の割合は両品種とも低く、0.3%以下であった(第1表)。

Table 1. Percentages of fructose, glucose and sucrose in young and mature berries of 'Concord' and 'Delaware' grapes.

Sugar	3 weeks after full bloom		16 weeks after full bloom	
	Concord	Delaware	Concord	Delaware
Fructose	26.0	24.6	53.1	56.3
Glucose	73.7	75.2	46.6	43.6
Sucrose	0.3	0.2	0.3	0.1

4. 葉身と茎における<sup>14</sup>Cで標識されたしよ糖の変化

'Delaware'の葉身ではしよ糖区分の<sup>14</sup>Cの分配率は時間とともに減少したが'Concord'の葉身ではほとんど変化が見られなかった。一方、'Delaware'の茎(葉

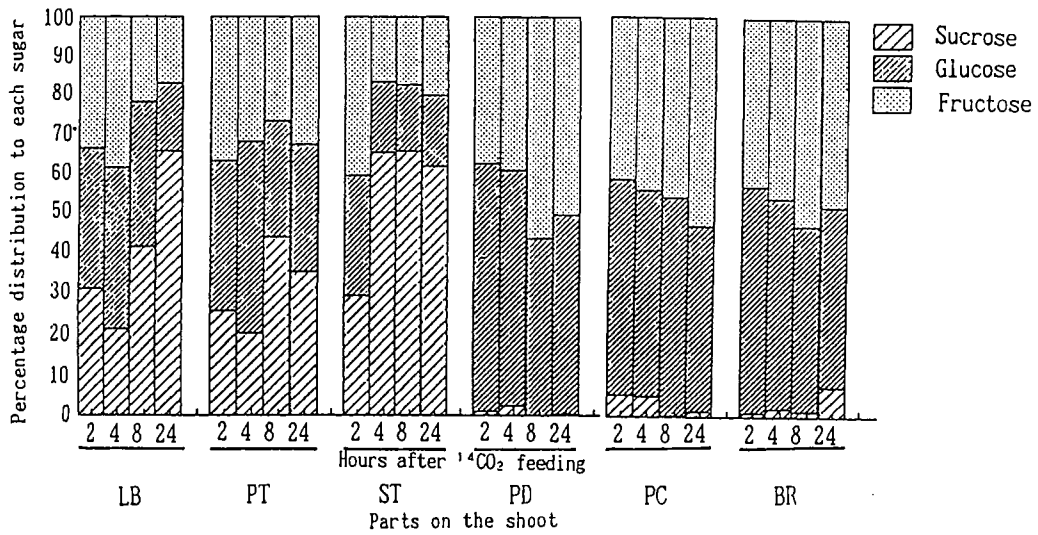


Fig. 3. Percentage distribution of <sup>14</sup>C into each sugar fraction of individual parts of the shoot of 'Concord'  
 LB; leaf blade, PT; petiole, ST; stem (bark), PD; peduncle, PC; pedicel, BR; berries.  
 Percentage distribution of <sup>14</sup>C into each sugar fraction = (<sup>14</sup>C recovered in the sugar fraction / sum of <sup>14</sup>C recovered in glucose, fructose and sucrose fractions) x 100

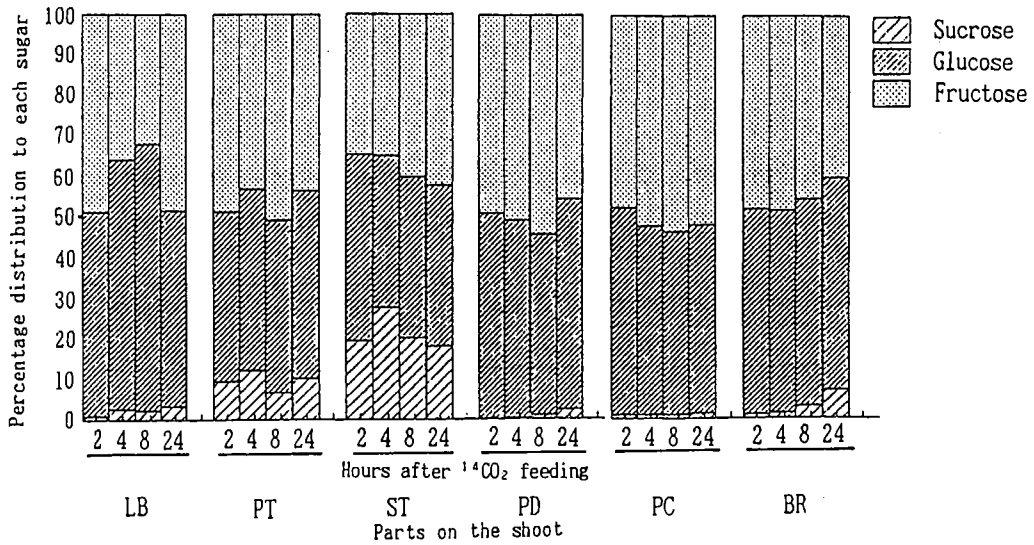


Fig. 4. Percentage distribution of <sup>14</sup>C into each sugar fraction of individual parts of the shoot of 'Delaware'  
 (Refer to Fig. 3 for abbreviations and calculation.)

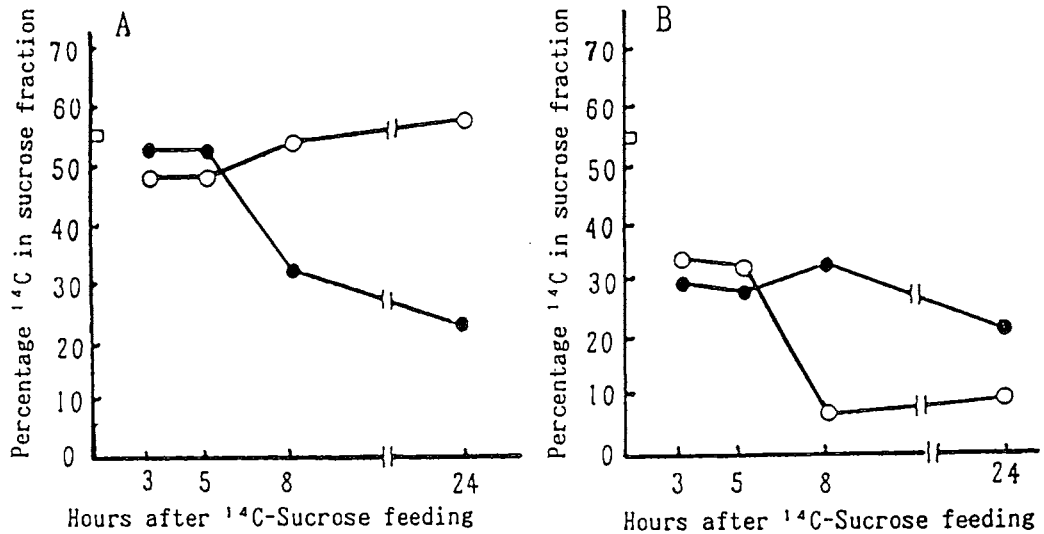


Fig. 5. Change with time in the percentage of  $^{14}\text{C}$ -sucrose in leaf blade and stem including petiole.

A: Leaf blade, B: Stem including petiole

○ Concord, ● Delaware

Percentage  $^{14}\text{C}$ -sucrose =  $(^{14}\text{C}\text{-sucrose} / (^{14}\text{C}\text{-fructose} + ^{14}\text{C}\text{-glucose} + ^{14}\text{C}\text{-sucrose})) \times 100$

柄を含む) ではしょ糖区分の  $^{14}\text{C}$  分配率にはほとんど変化が見られなかったが、'Concord' の茎 (葉柄を含む) では時間とともに減少した (第 5 図)。

## 考 察

ブドウの転流物質に関する Swanson らの報告 (9) と松井らの報告 (2, 3) は、ともに  $^{14}\text{CO}_2$  を葉に施与して光合成させた後、葉や茎、果実などの部位で検出された  $^{14}\text{C}$  の各糖区分への分配を解析しているにもかかわらず大きな違いがある。すなわち、Swanson ら (9) の報告では樹皮に検出されたしょ糖区分の  $^{14}\text{C}$  は 'Concord' ではブドウ糖や果糖区分の  $^{14}\text{C}$  の約 12-29 倍であったが、松井ら (2, 3) は 'Delaware' では約 10 分の 1 以下であったとしている。本報では両者と同様の方法で、'Concord' と 'Delaware' を用いて平行的に実験を行った結果、これらの差異は品種間差異であることが明らかにされた (第 3, 4 図)。

さらに本実験で、このような品種による差異が現れる原因の一つとして葉身や茎においてしょ糖がブドウ糖や果糖に分解される度合に差異があることが示唆された (第 5 図)。しかし、各部位内のどの組織で変化がおこっているのかは明らかではない。Swanson ら (9)、松井らの報告 (2, 3) 及び本報告の結果 (第 3, 4, 5 図) を総合すると、ブ

ドウでは葉身や茎、果軸などの部位におけるしょ糖の変化の品種間差異に関して、①ブドウの一次転流物質には品種間差異があり、必ずしもしょ糖とは限らずブドウ糖や果糖などの単糖類も転流する、②篩管中を転流している物質はどの品種でもしょ糖が主であるが、茎や葉柄などの部位では周辺組織への取り込みに品種間差異があり、しょ糖が維管束から周辺組織に移行した時周辺組織で分解されて単糖類となる、③転流物質は転流中に維管束を含む組織内で次第に分解され、分解産物の形態でも転流する、などいくつかの可能性が考えられる。

葉身におけるしょ糖区分への<sup>14</sup>Cの分配率は(第3, 4図) 'Delaware' では 'Concord' よりも低かったこと、及びしょ糖を茎から吸収させた場合(第5図)、葉身におけるしょ糖区分への<sup>14</sup>Cの分配率は時間とともに低下したことから、'Delaware' では葉身でしょ糖の分解が進むか、あるいはしょ糖の転流速度が早いため、葉身におけるしょ糖の蓄積が少なくなったと考えられる。しかし、両品種ともに葉柄及び樹皮においてはしょ糖区分の<sup>14</sup>C分配率が比較的高く保たれていたことから、両品種ともにしょ糖が転流物質の一つであると考えられた。しかし、単糖類が転流するかどうかは本実験では確認できなかった。本実験では樹皮に比べて果軸ではしょ糖の割合が顕著に低下したことから、茎から果軸に移行する時にしょ糖が分解されるなんらかの機構が働いている可能性が伺われる。葉身、葉柄、茎などにおけるしょ糖の変化の品種間差異の原因は明らかではないが、invertaseなどの酵素活性の品種間差異の他に、各部位における維管束と柔組織の比率などの組織学的な差異も関係しているのかもしれない。一方、果粒の糖組成については品種間差異は認められず、両品種ともしょ糖をほとんど含まない(第1表)のは、ブドウ果粒内に取り込まれたしょ糖はinvertaseの作用(6, 7, 8)によって分解されて単糖類が生成されたと考えられる。

Swansonら(9)及び松井ら(2, 3)の報告及び本報告では、いずれも光合成産物の葉や葉柄、茎などの部位における化学形態を調査するにあたって、それらの部位からの抽出物中の<sup>14</sup>C活性を測定している。しかし、光合成産物の転流においては一次転流物質は維管束の篩管を通ることが知られており、茎や葉柄を抽出した場合には、篩管液ばかりでなく、周辺組織に取り込まれた物質も抽出液に含まれる点が問題である。篩管液を選択的に採取する方法としてヤナギなどではアブラムシを用いた報告(6)があるが、アブラムシはブドウの汁液を利用しないことから、この方法を応用することはできない。今後、ブドウに限らず植物の転流物質についての研究にあたって、篩管液の選択的な採取方法の開発が望まれる。



## 要 約

‘Concord’ と ‘Delaware’ の結果枝における、光合成産物の転流と代謝を比較することを目的として、満開の約3週間後の結果枝を用いて、果房の直上葉に $^{14}\text{CO}_2$ を施与して光合成させ、結果枝各部位への $^{14}\text{C}$ の分配及び各部位のしよ糖、ブドウ糖及び果糖区分への $^{14}\text{C}$ の分配を経時的に調査した。果房への $^{14}\text{C}$ の分配率は‘Delaware’では‘Concord’よりも常に高かった。‘Concord’の樹皮では $^{14}\text{C}$ の60%以上がしよ糖区分に検出されたが、‘Delaware’では30%以下であり、明らかな品種間差異が見出された。茎の基部から $^{14}\text{C}$ で標識されたしよ糖を吸収させて、その後の $^{14}\text{C}$ の各糖区分への分配を見ると、しよ糖区分の $^{14}\text{C}$ は‘Delaware’では葉身で、‘Concord’では茎で時間とともに低下した。これらの結果から‘Delaware’では葉身でかなりのしよ糖が分解されるのに対して、‘Concord’では茎で分解が進むと推定された。‘Concord’及び‘Delaware’の結果枝の各部位におけるしよ糖の転流と分解について論議を行った。

## 引用文献

1. Hunter, J. J. Differences in the mobilization of assimilates of *Vitis vinifera* L. grapevines as influenced by increased source strength. Amer. J. Enol. Vitic., **33** : 207-13 (1982).
2. 松井弘之, 湯田英二, 中川昌一, 今井克太, ブドウ‘デラウエア’における光合成産物の転流と分配. 園学雑. **54** : 184-191 (1985).
3. 松井弘之, 湯田英二, 中川昌一. ブドウ‘デラウエア’における光合成産物の転流形態. 園学雑. **55** : 8-14 (1986).
4. Mittler, T. E., Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin). II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. J. Exp. Bot., **35** : 74-84 (1958).
5. Motomura, Y.  $^{14}\text{C}$ -Assimilate partitioning in grapevine shoots: Effects of shoot pinching, girdling of shoot, and leaf-halving on assimilates partitioning from leaves into clusters. Amer. J. Enol. Vitic. **44** : 1-7 (1993).
6. Nakanishi, K. and Yokotsuka, K. Characterization of thermostable invertase from wine grapes. J. Ferment. Bioengn. **69** : 16-22 (1990).
7. Otake, H., Tokuda, H. and Nakanishi, K. Production of thermostable invertase by grape cell culture. Amer. Soc. Enol. Vitic. Jpn. Rep., **4** : 190-193 (1993).

8. Porntaveewat, W., Takayanagi, T. and Yokotsuka, K., Purification and characterization of invertase from Muscat Bailey A juice. Amer. Soc. Enol. Vitic. Jpn. Rep. **4** : 186-189 (1993).
9. Swanson, C. A. and El-Shishiny, E. D. H., Translocation of sugars in the Concord grape. Plant Physiol., **33** : 33-37 (1958).
10. Zimmermann, M. H., Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. Plant Physiol., **32** : 288-291 (1957).