

# モモ果実の發育に関する生理学的研究 I

## 果実發育に伴う組織学的變化

石田 雅士・稲葉 昭次・傍島 善次

MASASHI ISHIDA, AKITSUGU INABA and YOSHITSUGU SOBAJIMA  
Physiological studies on the growth and development of peach fruits I  
Anatomical changes during the development of peach fruits

**要旨：**モモ果実の發育を組織学的に調べ、とくに果肉組織と種子の發育が同調的な生育周期をもつものなのかどうかを調べた。

1) 熟期の異なる3品種の果実の發育は、ダブルシグモイド曲線を示し、GA 処理をした場合でも同様であった。熟期の早晩による差異は、生育第2期の始めより現われ、すなわち硬核期の期間が晩生種になるほど長く、このずれが各品種の成熟期と密接に関連するものと思われた。

2) 各品種の種子の發育は、熟期の早晩による差異は認められず、開花後9週目で横径および縦径とも最大に達し、この時期の胚の發育段階は、子葉原基形成期であった。以上の結果から、生育第2期に果実の發育がにぶるのは、種子の發育のため養分の競合が起こり、果実の肥大が抑制されるのではなく、むしろ果実發育の遺伝的形質の相異に基づくものと推定された。

3) モモ果実の中果皮の細胞分裂は、いずれの品種でも開花後21日頃までと考えられ、分裂停止期の熟期の早晩による差異は認められなかった。

4) 果肉細胞の液胞の發育をみると、開花期では小さな液胞が数多くあるが、生育第1期の終りになると、非常に發育して細胞内部の大部分を占めるに至った。

## I 緒 言

果実發育の組織学的な研究については、ブドウ (中川ら, 1965), 日本ナシ (遠山, 林, 1956), (細井ら, 1964), カキ (傍島, 1965), リンゴ (Smith ら, 1950), イチジク (Crane, 1950) らの報告がある。これらの果実は子房壁が肥大するもの、あるいは花托が肥大するものなどである。いずれの場合も果実の肥大は、原則的にはこれを構成する果肉細胞の分裂増殖と容積増大に基づくと考えられている。

モモ果実は真果であり、組織学的には中果皮が可食に供される果実である。その果実の發育に関する研究は、古くは Tuckey (1933) によって、果実の發育はダブルシグモイド曲線を描くことが指摘されている。とくに Ryugo (1961) は生育第2期すなわち硬核期に果実の發育が鈍るのは、種子の發育が盛んな時で、果

実内で養水分の競合が起こり、發育が抑制されるためであろうと述べている。

そこで本実験は、改めて熟期の異なる品種を用い、モモ果実の發育について、とくに果肉組織と種子の發育が同調的な生育周期を示すか否かを養分競合の観点より調べ、また熟期の早晩と果肉細胞の分裂肥大との関係、さらには果肉細胞の液胞の發育と果実の糖蓄積との関連性について、基礎的資料を得るために行なった。

## II 実験材料および実験方法

1971年に京都府立大学農学部附属農場果樹園の8年生の樹勢中庸で、結果良好な砂子早生 (早生), 大久保 (中生) および白桃 (晩生) の3品種を供試した。

開花時から収穫時まで各樹の果実を1週間間隔で1回当たり10コ採取し、果実の横径ならびに種子の大き

さを、経時的に測定した。採集した3品種の果実を、縫合線より90°の果実中央部の表皮下0.5 cmの果肉片および種子をそれぞれFAAで固定し、脱水パラフィン包埋して、ミクロトームで切片を作成して胚および胚乳の発達と果肉細胞の発達を組織学的に比較検討した。果実発育に伴う細胞肥大の変化は顕微鏡で写真を撮り、印画紙上より各細胞の大きさを測定した。また別に果実の発育が種子の発達過程で種子との養分競合のため抑制されているのかどうかを検討するため、1972年に前述の3品種を供試して、開花前日および開花後7日、14日にGA 1000 ppmを果実に塗布して、GA誘起で単為結果させた果実の肥大を測定した。

一方果実の品質と密接な関係がある有機酸および糖は果肉細胞の液胞中に貯えられているものと考えられる。そこで果実の糖などの成分と液胞の発達との関連性について基礎資料を得るために、1971年、1972年に大久保の果実を開花期から1週間間隔で採集し、採集後直ちに縫合線より90°の果実中央部の表皮下0.5 cmの1 mm<sup>3</sup>の果肉組織を、0℃で2%グルタルアルデヒド Millonig のリン酸緩衝液を用いて、1時間30分前固定し、その後1% OsO<sub>4</sub> で2時間固定し、アルコール脱水、100%アセトンを経て、Hayat (1970)の方法にしたがって、エボン812に包埋した。切片はガラスナイフを用いてウルトラミクロトームで作成し、0.5%酢酸ウラン溶液で10分染色後、日本電子 JEM 100 B 型電子顕微鏡で果肉細胞の液胞の発達を観察した。

### III 実験結果

開花期より成熟期までの果実の横径の増加を第1図に示した。すなわち果実の肥大は3品種ともダブルシグモイド曲線を示した。大久保では生育第1期は開花後7週目まで、果実の肥大は急速に進むが、その反面胚と胚乳の発達はあまり起こらなかった。生育第2期はその後4週間まで、果実の肥大は抑制されたが、内果皮のリグニン化と胚および胚乳の発達が旺盛であった。第3期はその後3週間で再び果実の肥大が起こり、種子も完成した。果実は開花後105日で成熟するに至った。熟期の早晩による差異は、生育第2期の始めより現われ、硬核期の期間が晩生種になるほど長く、このずれが各品種の成熟期と密接に関連するものと思われた。

次に3品種の種子の大きさの経時的变化を第2図に示した。すなわち各品種の種子の発達は、熟期の早晩による差異は認められず、開花後9週目で横径および縦径とも最大に達し、この時期の胚の発育段階は、子葉原基形成期(図版I-1a~1c)であった。

ちなみに大久保の種子の発育段階は、開花後、珠心は9週目で最大に達し、胚乳は13日頃には分裂して5週目まで遊離核の状態(図版I-2)で、6週目に膜が形成され、胚は7週目まであまり発達せず(図版I-3)、8週目より急速に発育が進み(図版I-4)、その後胚乳が崩壊して子葉を形成するに至った。(図版I-5)

GA誘起で単為結果させた果実の肥大曲線を第3図に示した。すなわち3品種のGA処理果の果実肥大

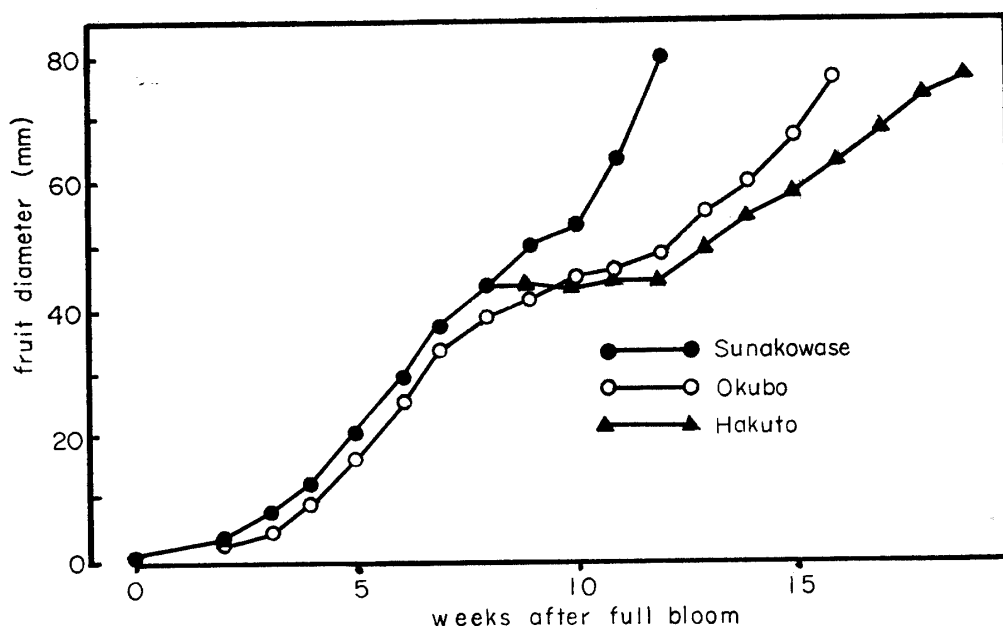


Fig. 1. Growth curves from full bloom to ripening of peach fruits in the three varieties.

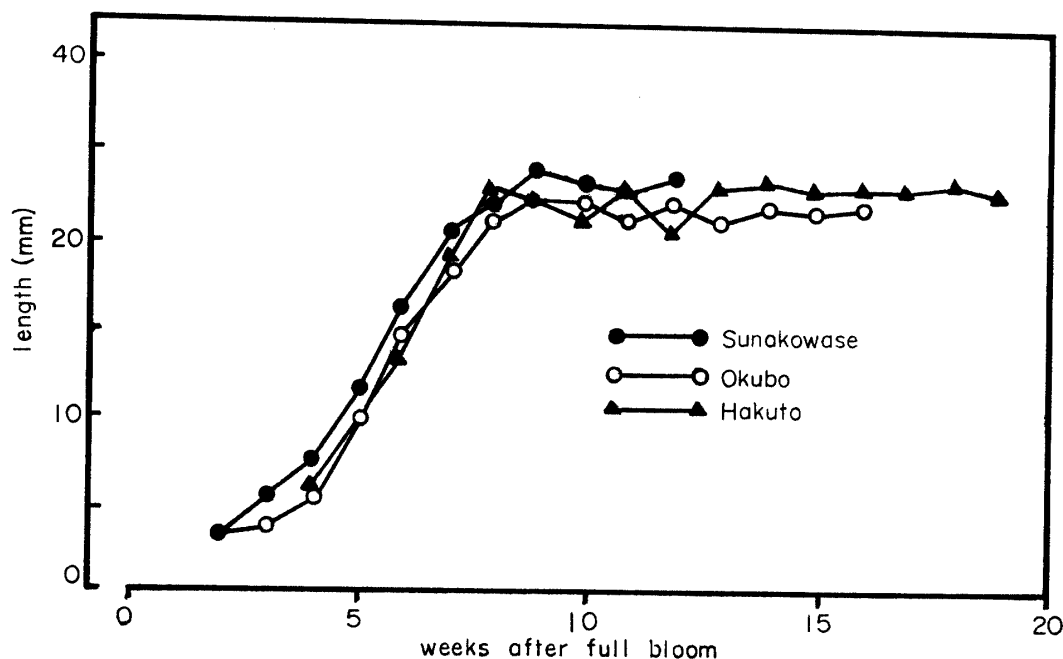


Fig. 2. Development of the integuments of peach fruits in the three varieties.

は交配果に比較して、初期生育は促進され、成熟も約1週間ほど早められたが、いずれの場合もダブルシグモイド曲線を描いた。

次に開花時の3品種の細胞の大きさおよび果肉の厚さ当たりの細胞数を第1表に示した。すなわち、各品

Table 1. Relationship between cell size and cell number in mesocarp of different variety

Variety	Mean cell size ( $\mu$ )	Mean cell number
Sunakowase	12.1	413
Okubo	14.2	352
Hakuto	15.3	327

種の細胞の大きさは晩生（白桃）、中生（大久保）および早生（砂子早生）の順であった。

しかし細胞数については、これと全く逆で早生になるにしたがって、多くなる傾向が認められた。

また各品種の細胞の直径を両対数方眼紙の縦軸に、その果実の横径を横軸にとると、第4図のとおりで、熟期の早晩による差異は認められず、いずれの品種も

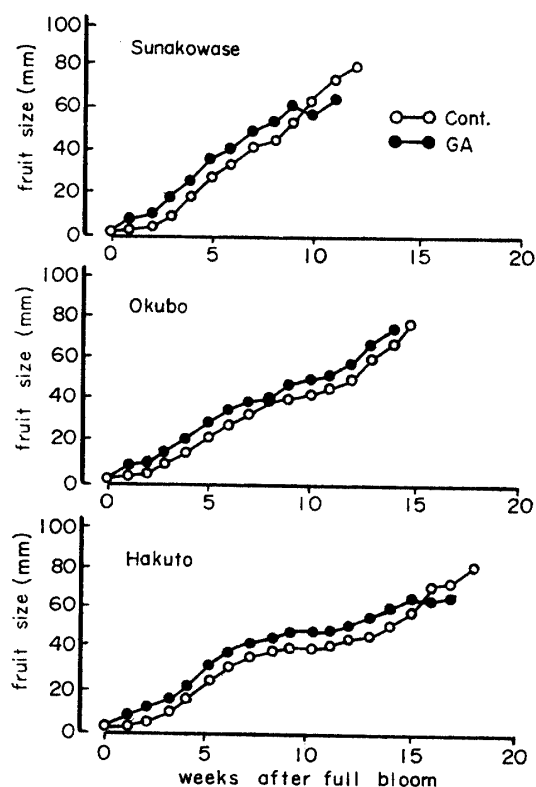


Fig. 3. Growth curves from full bloom to ripening of GA induced parthenocarpic fruits in the three varieties.

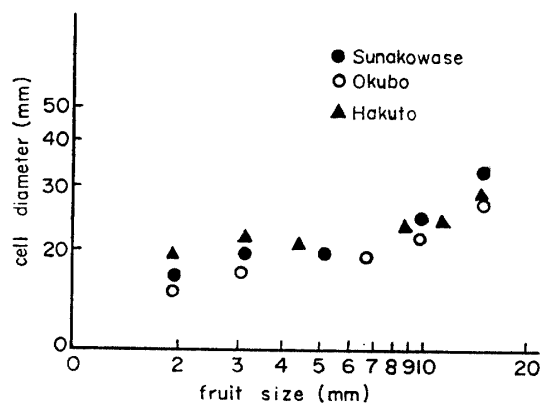


Fig. 4. Relationship between fruit sizes and mean cell sizes in the mesocarp of different variety.

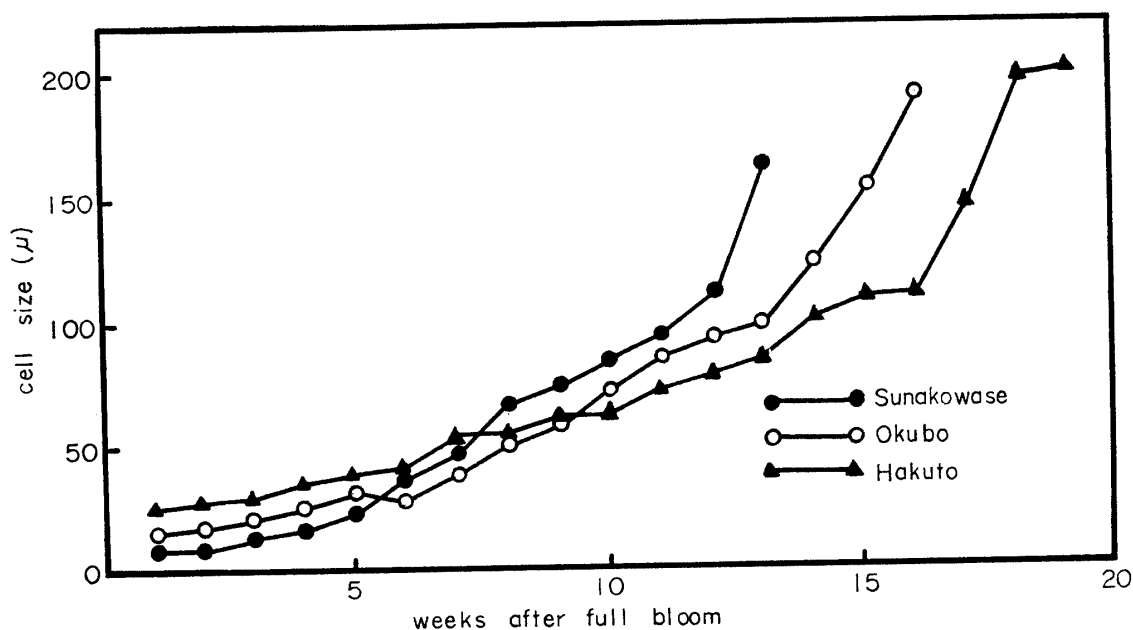


Fig. 5. Growth curves from full bloom to ripening of mesocarp cell in the three varieties.

果実の横径約 10 mm (開花後 21 日) のところに反曲点があった。各品種とも開花後 21 日頃までは、細胞は分裂と伸長をくり返して果実を肥大させ、それ以後は分裂が少なくなって伸長が主となり果径を肥大させるようである。

ただし、果実の表皮附近の細胞と維管束の回りの細胞は収穫期に至るまで分裂を続けるようである。ちなみに果実の表皮附近の細胞と維管束の回りの細胞の状態を図版 I-6, 7 に示した。

また各品種の果実発育に伴う果肉細胞肥大の変化を第 5 図に示した。

すなわち各品種の細胞は果実の生長曲線とほぼ相似的に肥大した。果肉細胞の発育速度は、生育第 2 期より品種間差異が現われ、それぞれの品種の熟期における細胞の大きさも異なった。

ちなみに成熟時の果肉細胞の大きさは、晩生(白桃) 214 μ 中生(大久保) 195 μ および早生(砂子早生) 167 μ の順であった。しかし各品種とも開花時の細胞径に比較して、成熟時の細胞の径は約 14 倍に相当した。

次に果肉細胞の液胞の発達をみると、開花時(図版 II-8) では、細胞によって多少異なるが、4 月 10 日では細胞内には小さな液胞が 8 コから 10 コほど存在し、核も比較的中央部に位置している。

しかし 5 月 20 日(図版 II-9) では、液胞は発達して大きくなり、細胞内に 1 コあるいは 2 コになり、細胞容積の 70 % ほどを占めるに至る。6 月 1 日(図版 II-10) では、液胞は増々大きくなり、細胞容積の 90 % 以上を占めるに至り、核は細胞壁へ追いやられ、

この時期になると細胞間隙が多く観察されるようになった。

#### IV 考 察

モモ果実の生長曲線は、いずれの品種でもダブルシグモイド曲線を描いた。

熟期の早晩による差異は、生長第 2 期の期間が晩生種になるほど長く、この期間のずれが成熟までの日数に影響をおよぼすと考えられた。これらの点については、Tuckey (1933) の実験結果とよく一致している。

本来果実の肥大生長は、果実と種子の相互作用の結果として現われる。実際、Nitsch (196) によると、ブドウ果実の生長はダブルシグモイド曲線を示すが、無核種の Concord Seedless の場合、生長曲線が変わると指摘している。またイチゴ(Nitsch, 1950) では、種子にあたるそう果を取り除いた果実やバナナ(Simmons, 1953) を単為結果をさせると、果実の生長はダブルシグモイド曲線にならなかったという報告がある。

とくにモモ果実では、生長第 2 期すなわち硬核期に果実の生長が抑制されるのは、種子と果肉組織との養分の競合の結果であろうと、Ryugo (1961), Lee ら (1942) は述べている。

通常、この時期は胚乳および胚の発達が盛んであり、内果皮もリグニン化する時期に当たり、枝の伸長も旺盛で部分的には、これらの器管との養分競合が考えられる。

しかし、本実験でみられるとおり、熟期の異なる 3 品種の種子の発達は、熟期の早晩にもかかわらず同一

時期に種子の概要が整う事実および GA 処理によって単為結果を誘起した果実の生長曲線が、やはりダブルシグモイド曲線を示したことから考えて、必ずしも、種子との養分競合の結果によるものでないと推察される。これらに関しては、古くは坂口 (1935) も同様のことを指摘し、Jakson (1968), Crane (1960) とも認めている。

モモ果実の種子の発達については、Kipnis ら (1971) によって、よく調べられており、胚乳は開花後 5 週間まで遊離核の状態で 6 週目に膜が形成され、一方胚は 7 週間まで球状で、その後 12 週目に子葉を形成するに至ったという報告がある。本実験の結果もこれとおおむね一致した。

種子の発達が果実の肥大におよぼす影響は、むしろ果実の生育初期における種子中の植物ホルモンが果実の肥大に非常に大きな役割を演じているものと考えられる。

実際、Powell ら (1966) によると、モモ果実の種子中には IAA 類似物質が存在し、とくに胚乳および胚に多いと指摘しており、GA については、Jackson (1967), 小川 (1965) ともその存在を認め、開花後 50 日頃に最も多いという報告がある。また細胞の分裂に密接に関係するというサイトカイニンについても、モモの胚乳に存在することが、Powell (1964) によって指摘されている。また Letham (1963) のアンズにおける調査では、開花後まもない細胞分裂の盛んな時期に果肉細胞のサイトカイニン活性が高いことや、外生的に果実生育初期に GA を果実に与えてやると、果実の初期肥大が促進される (Stembridge, 1970)。事実、中川ら (1969), Tuckey (1937) らの実験で、モモ果実の胚を初期に傷つけると、果実は落果するが、生育第 2 期の後半の場合は影響されないで、果実は肥大を続ける事実からも、生育初期における種子のはたす重要性が伺える。

次にモモ果実の果肉細胞の分裂停止は、熟期の早晩にかかわらず開花後 3 週間目頃と考えられるが、Ragland (1934) とも 3 週間以内に分裂速度を減じ 30 日頃には、殆んど停止すると述べており、本実験の結果とも、よく一致している。他の果樹については、リンゴ (Tuckey, 1942) では開花後 3 週間まで、ブドウ (中川ら, 1965) では 10 日、和ナシでは (細井ら, 1964, 遠山ら, 1956) 30 日と指摘されており、果肉細胞の分裂は受精後 1 カ月までに終了するものと考えられる。

しかしながら表皮下の細胞と維管束の附近の細胞については、リンゴで Gillert (1963) も指摘している

とおり、モモでも収穫期まで細胞分裂を行なうものと推察される。熟期の早晩と開花時における細胞数の関係を比較すると、早生種は細胞数が多く、晩生になるにしたがって少なくなる傾向を認めた。

一方熟期の早晩と細胞径の大小は、早生種ほど小さく、熟期の早晩との間に密接な関係があるようである。

しかしながらモモで、収穫時の果実の大きさと細胞容積との関係について Bradley (1959) の研究によると、大きな果実ほど細胞も大きいという傾向はみられなかったと指摘しており、本実験においては収穫期の 3 品種の果実の大きさは大差ないにもかかわらず、収穫時の細胞の大きさは、白桃、大久保および砂子早生の順であった。

ほぼ同一の果実の大きさでありながら、早生ほど細胞数が多い傾向を認めた。何故細胞が小さくかつ細胞数の多い果実がより早く熟するかという点に関して、1 細胞数当たりの呼吸量が多く、生活サイクルが旺んであるためという考え方が成り立つ。

しかしながら Bradley (1962) は、GA により単為結果を誘起したモモ果実の細胞分裂と肥大をみると、熟期はかなり促進されるが、GA 果実の細胞分裂は交配果と有意な差を認められず、細胞の大きさのみに有意な差が認められたと報告している。勿論 GA の直接的な熟期におよぼす生理作用もさることながら、組織学的にみた場合、かならずしも細胞が小さいほど熟期が早くなるといいがたい側面がある。

これらの点については、今後更に詳細な研究が必要と考えられる。

他方果肉細胞の液胞の発達をみると、開花時では小さな液胞が数多く存在するが、果実の生育第 1 期の終りになると、非常に発達して細胞内部の大部分を占めるに至り、細胞質は細胞壁に沿って薄い層となっている。そのため多くの場合、細胞核は細胞壁へ押しつけられて扁平な形をとっている。

一般的に液胞は糖、有機酸および塩類などで満たされているといわれている。しかしモモ果実の場合、既報 (1971) の糖の消長からみて、液胞の発達と糖蓄積との直接的な関連性はみられなかった。

しかしながら細胞がほとんど液胞で占められる時期は、有機酸が減少し、糖の蓄積が始まる時期であり、果実の生長曲線から眺めても第 2 期にさしかかる直前に当たり、果肉細胞にある種の生理的変換が起こることも推察されるが、今後この点について更に検討する必要があると考えられる。

## 引用文献

- 1) Bradley, M. V. (1959): Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., **73**: 120-124.
- 2) ————, and Crane, J. P. (1962): Bot. Gaz., **123**: 243-246.
- 3) Crane, J. P. (1950): Bot. Gaz., **111**: 395-413.
- 4) ————, Primer, E. and Campbell, R. C. (1960): Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., **75**: 129-137.
- 5) Gillert, A. H. (1963): Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., **82**: 45-50.
- 6) Hayat, M. A. (1970): Biol. Appl., **1**: 1-412.
- 7) 細井寅三・門屋一臣・湯田英二 (1964): 園学雑, **33**: 29-34.
- 8) 石田雅士・稲葉昭次・傍島善次 (1971): 京都大学報, **23**: 18-23.
- 9) Jackson, D. I. (1967): Planta, **74**: 324-329.
- 10) ———— (1968): Aust. J. biol. Sci., **21**: 209-215.
- 11) Kipnis, H. L. and Lavee, S. (1971): J. hort. Sci., **46**: 103-110.
- 12) Lee, F. A. and Tuckey, H. B. (1942): Bot. Gaz., **104**: 348-355.
- 13) Letham, D. S. (1963): N. Z. J. Bot., **1**: 336-349.
- 14) 中川昌一・南条嘉泰 (1965): 園学雑, **34**: 38-45.
- 15) ————, 清川薫雄・黒岡 浩・松井弘之 (1969): 園芸学会秋季大会講演要旨 50-51.
- 16) Nitsch, J. P. (1950): Amer. J. Bot., **37**: 211-215.
- 17) ————, Pratt, C. and Shaulis, N. J. (1960): Amer. J. Bot., **47**: 566-576.
- 18) Ogawa, Y. (1965): Bot. Mag. Tokyo, **78**: 412-416.
- 19) Powell, L. E. (1964): Nature, **204**: 602-603.
- 20) ————, and Pratt, C. (1966): J. hort. Sci., **41**: 331-348.
- 21) Ragland, C. H. (1934): Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., **31**: 1-21.
- 22) Ryugo, K. (1961): Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., **78**: 132-140.
- 23) 坂口 勇 (1935): 農及園, **10**: 2573-2580.
- 24) Simmons, N. W. (1953): J. exp. Bot., **4**: 87-105.
- 25) Smith, W. H. (1950): Ann. Bot., **14**: 23-38.
- 26) 傍島善次 (1965): 京都大学学位論文.
- 27) Stembridge, G. E. and Gambrell, C. E. (1970): Hortscience, **5**: 156-158.
- 28) 遠山正瑛・林 真二 (1956): 園学雑, **25**: 274-278.
- 29) Tuckey, H. B. (1933): Proc. Amer. Soc., Hort. Sci., **30**: 209-218.
- 30) ————, and Lee, F. A. (1937): Bot. Gaz., **98**: 586-597.

## Summary

The development of peach fruits was investigated by anatomical change of weekly samples from full bloom to ripening. Used for experiments were the three varieties of peach "Sunakowase" (early maturing), "Okubo" (middle maturing) and "Hakuto" (late maturing).

The general pattern for fruit and seed parts of three varieties during development was similar. Fruits development could be distinguished into three stages by their anatomical changes.

The duration of Stage I (rapid pericarp growth) was identical for the three varieties for development of mesocarp, integument and embryo. The duration of Stage II (retarded pericarp growth) differed with the variety; the earliest maturing variety having the shortest period. The duration of Stage II was correlated directly with the date of fruits ripening.

Development of integuments was continuous: they reached their maximum size at the end of 9 weeks after full bloom.

Embryo development was very slow until the 7th week. It was a flat structure until the 5th week, when it became spherical.

Cotyledons were formed in the 8th week and reached maximum size at 12 weeks after full bloom.

The coincidence of pit hardening with depressed fruit growth had led to the suggestion that competition for nutrients suppressed growth of the mesocarp. However, theory was questioned; when a double sigmoid growth curve was observed even for GA induced parthenocarpic peaches. Growth characteristics of the seedless fruit were the same as for pollinated and seeded fruits.

The cell division of mesocarp in the three varieties

occured mostly about 3 weeks from full bloom. Thereafter growth was due primarily to the enlargement of cell already formed.

The vacuoles in the cell of mesocarp tissue of "Okubo" peach fruits varied in shape and size in rela-

tion to the stage of development and the metabolic state of the cell. The vacuoles were often numerous and small at full bloom, however they coalesced to form one large vacuole which forced the cytoplasm to the outside of the mesocarp cell at the end of Stage I.

### Explanation of plate

#### Photographs No. 1a-1c.

Development of the embryo of the three varieties at 9 weeks after full bloom.  $\times 100$ .

C-cotyledon; En-endosperm; I-integument.

1a-Sunakowase; 1b-Okubo; 1c-Hakuto.

#### Photographs No. 2-5.

Development of the embryo and endosperm of "Okubo" peach from 5th to 11th week after full bloom.  $\times 100$ .

2. Endosperm free nucleus. (5th week)

3. Endosperm fully cellular and apex flattening embryo. (6th week)

4. Cotyledon primordia. (8th week)

5. Rapid development of cotyledons. (11th week)

#### Photograph No. 6.

Normal vascular bundle in the mesocarp of the peach fruits.  $\times 100$ .

V; vascular bundle.

#### Photograph No. 7.

Epidermal tissue.  $\times 100$ .

#### Photographs No. 8-10.

Development of the vacuoles in the cell of mesocarp tissue of "Okubo" peach fruits.

V; vacuoles. IS; intercellular spaces.

8. The vacuoles were often numerous and small at full bloom.

9. Two vacuoles in mesocarp cell at 20th May.

10. One large vacuole at the end of Stage I; (1st June)

