

モモにおける同化物質の枝梢及び 果実への転流と蓄積について

石田雅士・稲葉昭次*・傍島善次

MASASHI ISHIDA, AKITSUGU INABA and YOSHITSUGU SOBAJIMA

Translocation of labelled compounds from leaves into shoot
and fruit with their conversion in peach trees

要旨：モモ同化物質の転流並びに果実への蓄積を $^{14}\text{CO}_2$ を用いて調べた。

1) 枝梢中の同化物質の転流形態は、糖の形が最も多く、若干アミノ酸と有機酸で転流される可能性があるかと推定された。

2) 枝梢中から果実への同化物質の転流は糖であり、しかも昼間から転流が行われ、夜間にかけてその転流量が増加するものと思われた。

3) モモ枝梢中の糖アルコールは、ソルビトールであると同定した。

4) モモの同化物質の転流は、枝梢では糖アルコールが主流をなし、果実へ取り込まれるとシュクローズに転化されるものと推測され、収穫期の果実中では80%以上がシュクローズであることなど考え合せて、非常に注目すべき点であった。

5) 光合成物質の果実内変化は、果実の発育時期により異なり、果実の発育過程における生理作用の相違が糖及び有機酸に影響を及ぼすものと考えられ、成熟過程の果実にシュクローズが蓄積するための素因になるものと推定された。

結 言

一般に高等植物の葉から枝への同化物質の転流形態は、Zimmermann (1957)¹⁶⁾ によって、よく研究されており、ある種の植物ではスタキオースあるいはラフィノースでも行われているが、アミノ酸などの形では余り転流が行われないと述べている。

果樹ではブドウについて、Swanson (1958)¹²⁾ は $^{14}\text{CO}_2$ 同位元素を用いて実験した結果、その転流形態はシュクローズで、枝梢中にはラベルされたグルコースやフルクトースが見出されるが、これらの枝梢中の各部位における比をみると、常に1に近く、枝梢中をシュクローズが転流する際にグルコースとフルクトースに分解された二次的産物によるものだろうと述べている。しかしながら、リンゴなどのバラ科の植物

では、ソルビトールやマニトールなどの糖アルコールの形態で転流されることが、Whetter (1966)¹⁵⁾ らによって指摘されている。モモはバラ科に属するので、糖アルコールの形で同化物質が転流する可能性があるが、成熟期の果実中の主要な糖は、シュクローズであるので、果実成熟過程におけるシュクローズ集積への手がかりを得る目的で、同化物質の転流形態を明らかにするため実験を行った。

実験材料および方法

1. 同化物質の枝梢への転流形態及び果実への転流割合

1969年7月17日(晴天)に品種大久保を供試して、 $^{14}\text{CO}_2$ を同化させることにより、葉の同化物質の枝梢への転流形態及び果実への転流割合を明らかにするため

京都府立大学農学部果樹園芸学研究室

Laboratory of Pomology, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural University, Kyoto, Japan

昭和60年8月16日受理

* 現在岡山大学農学部

実験を行った。実験方法は 50 cm の長着果枝で基部に 1 果を着生している枝 2 本を選び、先端より葉 15 枚を残し、他は摘葉した。それぞれの葉はポリエチレン袋で被い、 $^{14}\text{CO}_2$ 100 μCi を正午から 1 時間同化させ、6:00 P.M. と 10:00 P.M. に採取し、枝梢は上部及び下部それぞれ 25 cm に分け、これらは直ちに熱 80% エタノールで抽出を行い、果実も別に抽出を行った、それぞれの抽出液はエタノールを減圧下 40°C で蒸発させた後、IR120, H^+ 型と IRA400, CO_3^- 型樹脂で、カチオン、アニオン及び中性区分に分け、それぞれ一定量をガスフローカウンターで放射能の測定を行った。中性区分については、ペーパークロマトグラフィー法で、展開溶媒 *n* ブタノール・酢酸・水 (4:1:1 V/V) と *n* ブタノール・酢酸・ホウ酸飽和水 (9:1:1 V/V) を用いて、各種の糖を分離して放射能活性を調べた。

2. 枝梢中の糖アルコールの同定

モモ枝梢から抽出した糖溶液に 1 N 炭酸ナトリウム溶液を加え、還流冷却器を付して、4 時間加熱し放冷後、イオン交換樹脂で分離して、溶出液を減圧乾固した。その後ペーパークロマトグラフィーで分離精製した糖アルコールについてガスクロマトグラフィーで調べた。ガスクロマトグラフィーは、充填剤 SE 52, 3 mm 径の 2 m ガラスカラムを用い、40°C 恒温条件下で、ソルビトール、マニトール及びモモの糖アルコールを TMS 化して、保持時間を調べた。また赤外分光分析のため、ソルビトール、マニトール及びモモの糖アルコールの臭化カリウムの錠剤を各々作成して、赤外分光光度計で、赤外スペクトルの分析を行った。

3. 果実発育に伴う同化物質の果実内変化

果実の発育時期によって、転流物質の果実内代謝が異なるのかどうかを、特に糖及び有機酸を中心に調べた。すなわち、1970年に13年生大久保を供試して、果実生育第1期、第2期及び第3期にわたり、計4回(5月17日、6月6日、6月27日及び7月15日)環状剥皮した結果枝に着生する果実と葉に、 $^{14}\text{CO}_2$ (200 μCi) を 3 時間 (10:00 A.M.~1:00 P.M.) 同化させ、翌日から 4 日間果実を採取した。果実内転流物質の経時的变化をアルコール可溶性区分と多糖類区分に分け、さらにアルコール可溶性区分は、糖、有機酸及びアミノ酸を区分に分けて、放射能活性をガスフローカウンターで測定した。第3回処理のみ処理後18及び23日にも果実を採取して、同様に調べた。

実験結果

1. 同化物質の枝梢への転流形態及び果実への転流割

合

枝梢内同化物質の転流形態を第1表に示した。すなわち、中性区分(糖)に最も多くラベルされており、次いでカチオン(アミノ酸)及びアニオン(有機酸)区分の順であった。10 P.M. と 6 P.M. との比較では、10 P.M. になると中性区分のラベルが著しく増加した。枝の部位別にみると、6 P.M. においては各区分とも余り差異が認められなかったが、10 P.M. になるとアニオン・カチオン及び中性区分とも上部の方が多くラベルされていた。

以上のことから、葉から枝への同化物質の転流形態は、糖の形が最も多く、若干アミノ酸と有機酸で転流される可能性があるかと推定した。そこで葉から枝への主要な転流形態と考えられる各種の糖をペーパークロマトグラフィーで分離することにより調べた。第2表は、枝の糖を展開溶媒 *n* ブタノール・酢酸・水 (4:1:1 V/V) で分離した結果を示した。すなわち、グルコースの位置が最も多くラベルされており、次いでフルクトースでありシュクローズはラベルされないか、若しくは非常にわずかしラベルされていなかった。

一般に高等植物の主な転流形態はシュクローズの形が多いといわれているが、これに反しているのは、非常に興味ある点であった。しかしながら、バラ科の植物では主なる転流形態として糖アルコールの形でも転流が行われていると考えられており、モモの場合も、これらの可能性が存在した。上記の展開溶媒では、糖アルコールであるソルビトール及びマニトールの R_f が、グルコースの R_f と全く一致するため分離不能であり、そこで溶媒をホウ酸飽和水の展開溶媒 *n* ブタノール・酢酸・ホウ酸飽和水 (9:1:1 V/V) に変更することにより、再度ペーパークロマトグラフィーを行った。その結果を第3表に示した。すなわち前者のグルコースの R_f 位置にラベルされていた大半は、糖アルコールにラベルされていたものであることが判明した。以上のことより、モモの葉から枝への転流形態は、糖アルコールが主流をなすと考えられた。

次に枝梢から果実への同化物質の転流について調べた。その結果を第4、5表に示した。すなわち、中性区分が最も多くラベルされており、主な果実への転流形態は糖であると考えられた。また、その糖は昼間から転流が行われ、夜間にかけて、その転流量が増加するものと思われた。一方枝の 10 P.M. 下部の有機酸がほとんどラベルされていないことから考えて、果実への同化物質の転流形態として、有機酸の形では、極めてわずかしラベルされないと考えられる。他方果実の

Table 1. Distribution of ^{14}C in peach shoots after photosynthesis.

Shoots • Time		Neutral F.	Anionic F.	Cationic F.
Terminal	6 P.M.	545	24	24
Base	"	818	25	25
Terminal	10 P.M.	2259	88	125
Base	"	2092	0	20

×10² C.P.M.Table 2. Relative radioactivity of ^{14}C labelled sugars in the shoot of peach after chromatography with the butanol, acetic acid and water. (4 : 1 : 1)

Shoots • Time		Sucrose	Glucose	Fructose
Terminal	6 P.M.	0	291	164
Base	"	0	537	231
Terminal	10 P.M.	12	1321	513
Base	"	12	1352	520

×10² C.P.M.Table 3. Relative radioactivity of ^{14}C labelled sugars in the shoot of peach after chromatography with the butanol, acetic acid and boric acid solvent system. (9 : 1 : 1)

Shoots • Time		Sucrose	Glucose	Fructose	Sugar-alcohol
Terminal	6 P.M.	0	57	159	240
Base	"	0	60	237	480
Terminal	10 P.M.	10	113	519	1215
Base	"	13	123	594	1047

×10² C.P.M.Table 4. Distribution of ^{14}C in peach fruit after photosynthesis.

Time	Neutral F.	Anionic F.	Cationic F.
6 P.M.	441	1	17
10 P.M.	1125	22	43

×10³ C.P.M.Table 5. Relative radioactivity of ^{14}C labelled sugars in the fruit of peach after chromatography with the butanol, acetic acid and boric acid solvent system. (9 : 1 : 1)

Time	Sucrose	Glucose	Fructose	Sugar-alcohol
6 P.M.	200	96	24	132
10 P.M.	406	204	156	320

×10³ C.P.M.

糖を枝梢と同様にホウ酸飽和の展開溶媒でペーパークロマトグラフィーを行った。その結果を第5表に示した。すなわち、果実ではシュクロースに最も多くラベルされており、次いで糖アルコール、フルクトース

及びグルコースの順となり、枝の場合とは様相を異にした。以上のことより、モモの同化物質の転流は、枝梢では糖アルコールが主流をなし、果実へ取り込まれると、シュクロースの形に転化するものと推察され

た。

2. 枝梢中の糖アルコールの同定

モモの糖アルコールのガスクロマトグラフィーの結果を第1図に示した。すなわち、マニトールの保持時

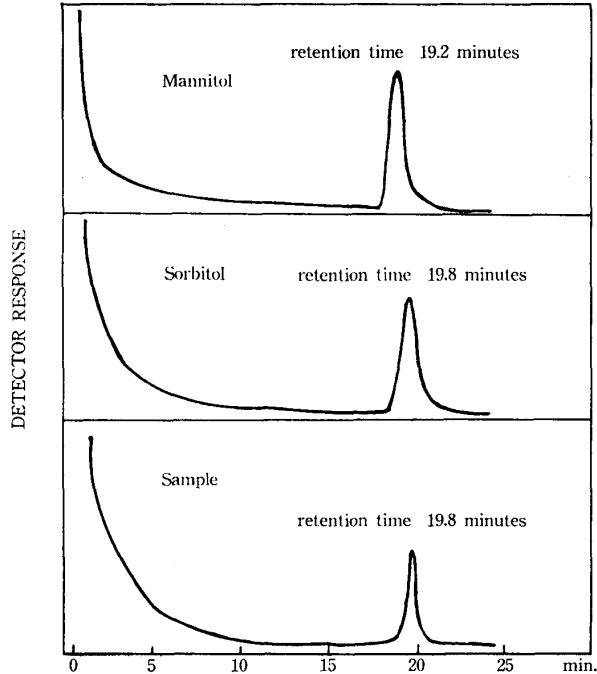


Fig. 1. Gas-liquid chromatogram of sugar—alcohol in peach shoot.

間が19.2分、ソルビトールの保持時間が19.8分で、モモの糖アルコールは19.8分であり、ソルビトールの保持時間と完全に一致した。また、モモの糖アルコールの赤外スペクトルの分析結果を第2図に示した。すなわち、モモ枝梢中の糖アルコールは、ソルビトールと全く同じ吸収帯で励起した。以上のことから、モモの糖アルコールはソルビトールであると考えられた。

3. 果実発育に伴う同化物質の果実内変化

果実発育第1期、第2期及び第3期にわたり、果実内同化物質の経時的变化を調べた。アルコール可溶性区分の経時的变化を第6表に示した。すなわち、果実1個当たり総カウント数でみると、発育初期では同化後3日目に果実中のラベル数が最も多くなったが、後期では2日目に果実中のラベルが最も多かった。次にアルコール可溶性区分を100とした場合の糖、有機酸及びアミノ酸への分配比及び経時的变化を第3図に示した。すなわち、各発育時期とも糖区分に最も多くラベルされており、次いで有機酸及びアミノ酸区分の順であった。経時的变化についてみると、糖区分では発育初期にかなり減少する傾向を示したが、後期になると減少割合が鈍くなった。有機酸区分では、発育初期に著しく増加したが、後期になるとほとんど増加がみられなかった。アミノ酸区分では、発育時期による顕著な相違が認められず、経時的变化も少なかった。一

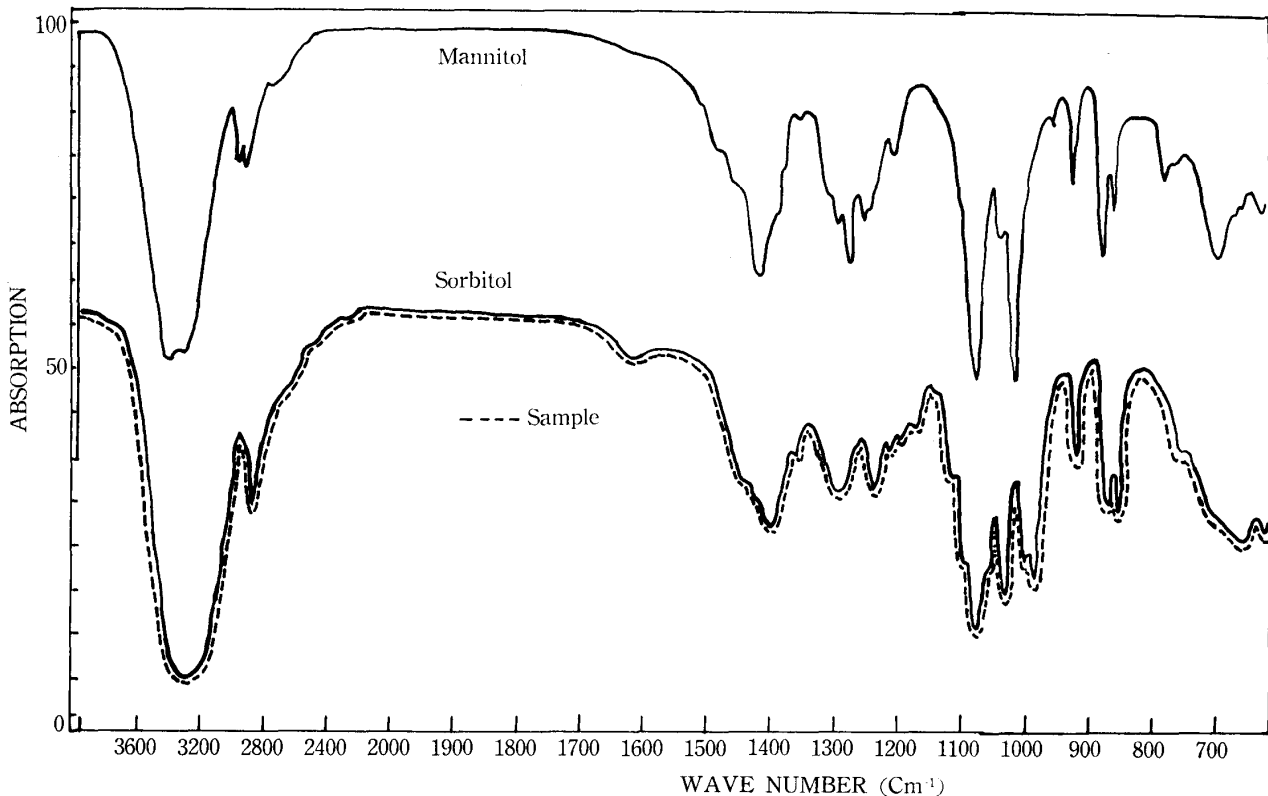


Fig. 2. Identification of sugar—alcohol in assimilate compound by using infrared spectrophotometer.

Table 6. Distribution of ^{14}C in the ethanol soluble fraction of fruits with relation to 1, 2, 3 and 4 days after $^{14}\text{CO}_2$ feeding at four different stages in fruit development.

$\times 10^3$ C.P.M.

Date	Stage I	Stage II	Stage III-1	Stage III-2
1	1.521	3.818	5.570	8.962
2	1.905	5.466	5.550	19.433
3	2.006	5.870	4.076	8.330
4	1.637	5.812	4.534	6.247

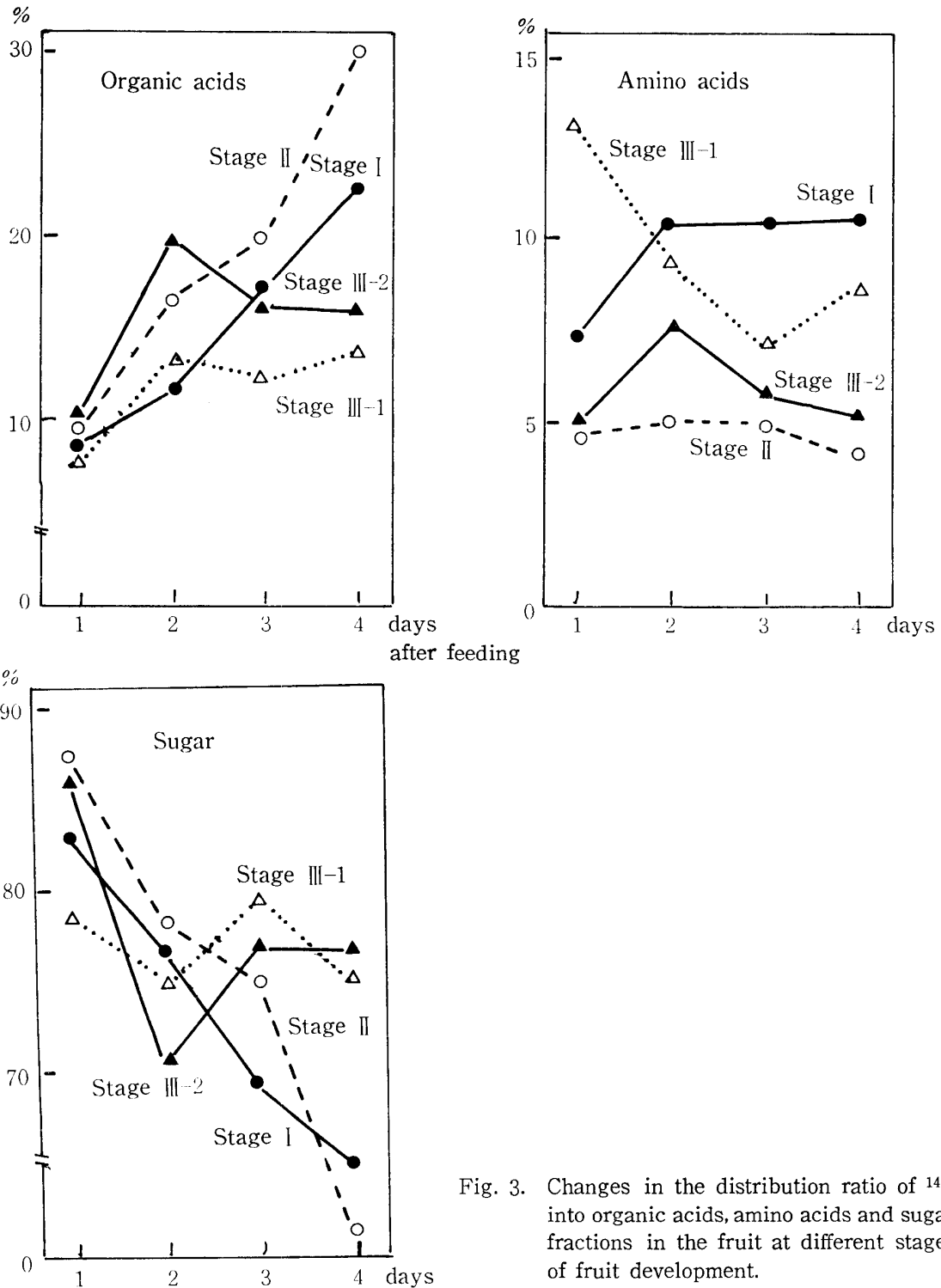


Fig. 3. Changes in the distribution ratio of ^{14}C into organic acids, amino acids and sugar fractions in the fruit at different stages of fruit development.

Table 7. Distribution of ^{14}C in the ethanol insoluble fraction of fruits with relation to 1, 2, 3 and 4 days after $^{14}\text{CO}_2$ feeding at four different stages in fruit development. $\times 10^3$ C.P.M.

Date	Stage I	Stage II	Stage III-1	Stage III-2
1	713	184	1184	1401
2	1471	456	794	536
3	4356	605	656	577
4	3352	845	504	440

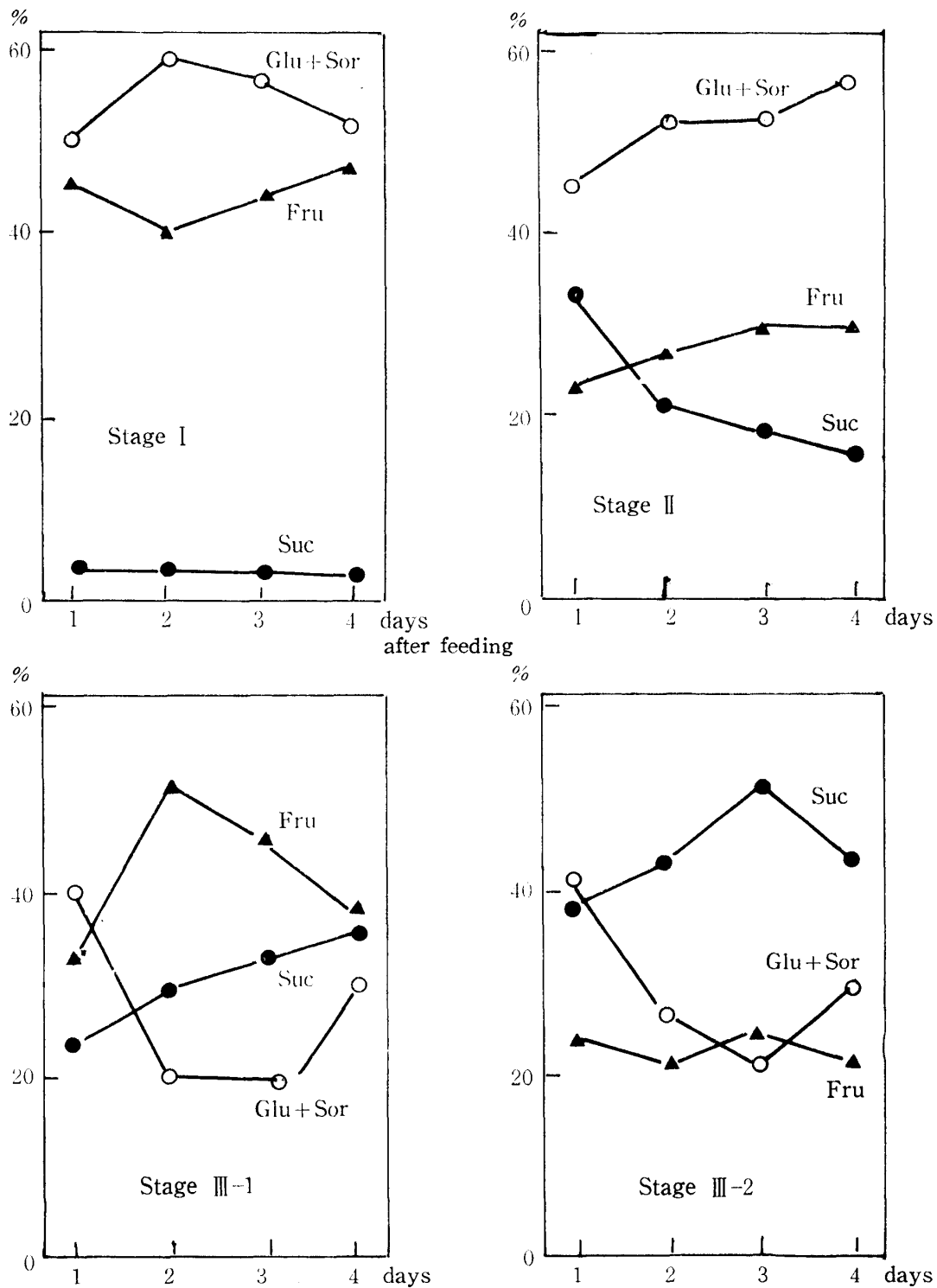


Fig. 4. Changes in the distribution ratio of ^{14}C into glucose, fructose and sucrose in the fruit at different stages of fruit development.

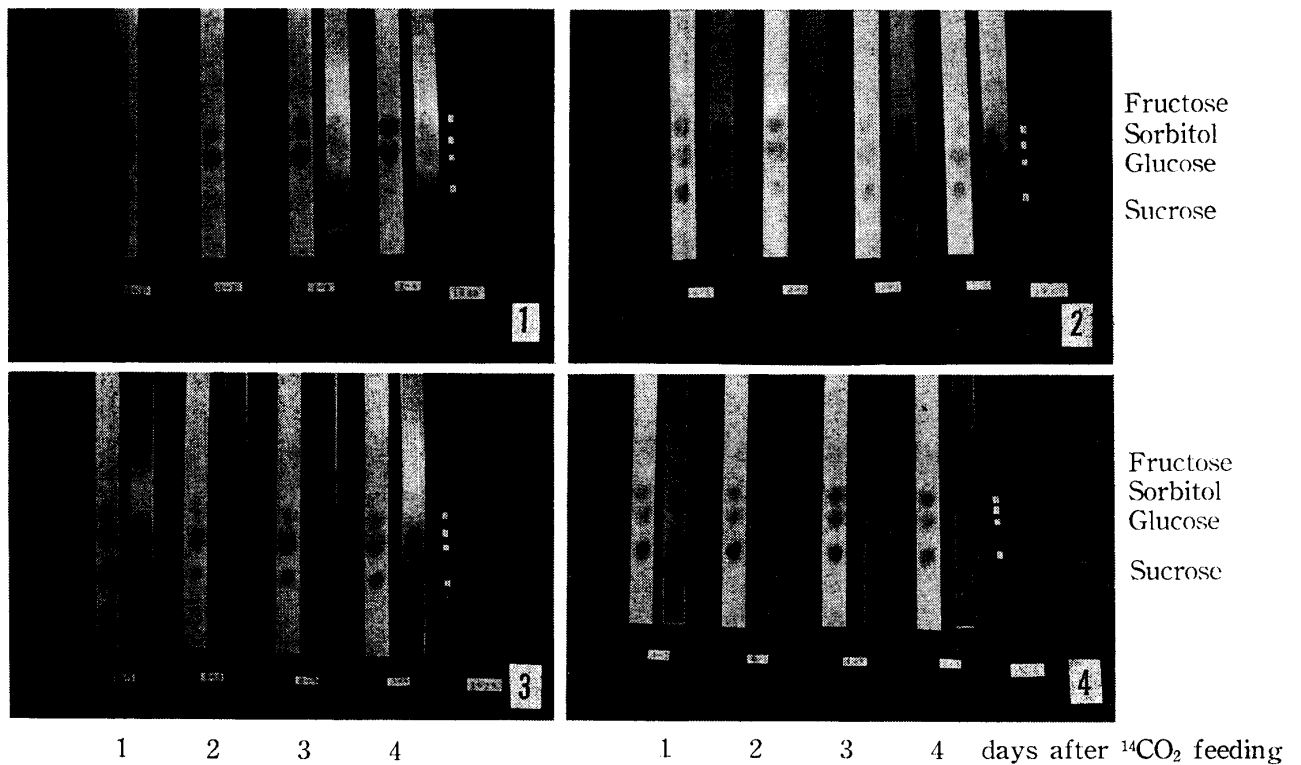


Fig. 5. Radioautograph of labelled sugars in the fruit at different stages of fruit development.

Table 8. Relative radioactivity of ¹⁴C labelled sugars on 18 and 23 days after ¹⁴CO₂ feeding at stage III-2.

Date	Total count	Sucrose	Glucose+Sorbitol	Fructose
18	2156	692	689	775
23	2129	892	549	688

×10³ C.P.M.

方多糖類区分の変化を第7表に示した。すなわち発育初期から硬核期までは経時的に増加したが、硬核期以後になると減少する傾向を示した。次に糖区分をペーパークロマトグラフィーにより各種の糖に分けて調べてみると、第4図に示したように、果実発育前期ではグルコース+ソルビトール及びフルクトースに多くラベルされており、後期ではシュクローズに多くラベルされていた。なおオートラジオグラフィーを第5図に示した。また、6月27日に¹⁴Cの同化を行い、7月15日と20日に果実を採取した場合の両果実の光合成生産物質の果実内変化を比較した結果を第8表に示した。すなわち、両果実とも糖区分にかなりラベルされたものが残っており、かつ両果の放射能活性は、ほぼ同じであった。

各種の糖についてみると、光合成後23日目の果実は18日目の果実に比較してシュクローズに多くラベルされており、グルコース+ソルビトール及びフラクト

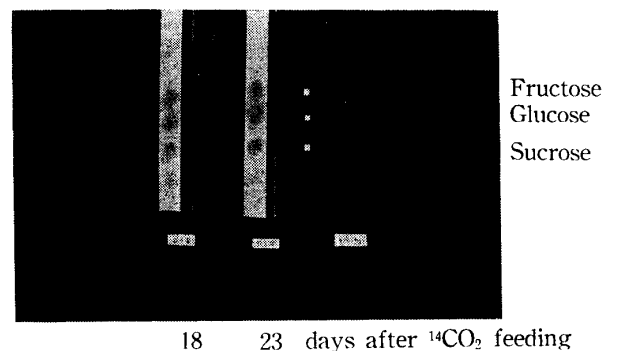


Fig. 6. Radioautograph of labelled sugars in the fruit at stage III-2 of fruit development.

ースのラベルは少なかった。なお、オートラジオグラフィーを第6図に示した。

考 察

本実験におけるモモの場合も、葉から枝への同化物質の転流形態の主なものは糖アルコールであり、しか

もガスクロマトグラフィー及び赤外分光光度計で同定した結果、その糖アルコールはソルビトールであった。事実枝梢中の各種の糖含量を調べた結果、ソルビトールが全発育期間中最も多く見出されたことから、これを裏付けているものと考えられる。また本実験の結果から、葉から果実への同化物質の転流は、昼間から行われ、夜間にかけて、特にその転流量が増加するものと思われる。

次に枝から果実への転流に関しては、ソルビトールが果実へ転流されると、シュクローズに転化するものと推測され、リンゴにおける Hansen (1970)⁸⁾ の結果とも良く一致した。これら機作についての研究は比較的少ないが、リンゴでは Gorrod (1961)⁴⁾ は、果実のアセトン粉末粗酵素を作成し、ソルビトールを基質として反応させると、非還元糖がソルビトール 10g から 2g 生成され、この非還元糖は、恐らくシュクローズであろうと論じている。また Axelrod (1954)²⁾ はラベルされたグルコースをリンゴの果肉片に与えると、それからシュクローズ及びフルクトースが生成されたと報告しており、インタクトな果実でないので問題は残されているが興味ある点であろう。

ただし、ブドウでは Amerine (1959)¹⁾, Hardy (1968)⁹⁾ らは、果粒の小果梗にはインベルターゼ活性が強く認められ、転流されてきたシュクローズは、そこでグルコースとフルクトースに分解されて、果実中に取り込まれると指摘している。Drawert (1966)³⁾ の実験結果では、ブドウ果実中の有機酸から糖が生成されるという報告もあり、果実独自の糖代謝の結果に基づくものか否かは、今後さらに検討を要する問題と考えられる。

次に葉の光合成物質が生育に伴って各器官へどの程度移行するかについては、ブドウで Hale ら (1962)⁵⁾, モモで Kriedmann ら (1968)¹⁰⁾ の詳細な報告があり、一般に転流物質は生長の盛んなところに集積され、果実への転流は葉と果実の着生位置との間に密接な関係がある。Weaver ら (1969)¹³⁾ はブドウ果実中の種子ホルモンが同化物質を引きよせる力、すなわちシンクの役割を演じると指摘しており、さらに Hansen (1969, 1970) はリンゴで着果葉は無着果葉に比べて光合成能力が強くなると論じており、葉の光合成及びその同化物質の転流は、果実の着果に大きな影響を受けるものと考えられる。

しかしながら、Hansen (1967)⁶⁾ はリンゴで葉の同化物質は、同化後 4 日経つと果実へほぼ 80% が転流していたと報告しており、本実験の結果からモモでも、かなりの同化物質が 4 日以内に果実へ転流されている

ものと考えられた。

また、果実の生育に伴う同化物質の果実内変化は、概して糖及び有機酸の季節的な消長と良く一致した。これらのことから、光合成物質の果実内変化は、果実の生育時期により異なっており、生育過程における生理作用の相違が、果実内の糖及び有機酸の変化を及ぼすものと考えられ、成熟過程の果実にシュクローズが集積するための素因になるものと推察される。

他方 6 月 27 日に ¹⁴C の同化を行い、7 月 15 日と 20 日に果実を採取した場合の両果実の放射能活性は、ほぼ同じであったこと、及び ¹⁴C の同化後 4 日までの同化物質の果実内ラベルが、経時的に減少することを考え合わせると、果実の細胞は転流物質を一時的に呼吸基質として消費するが、その一部は果肉細胞中に貯えるものと考えられる。この点について Kriedmann (1969) は、ブドウでアイソトープを使って組織化学的に調べ、転流物質が液胞中に貯えられていると指摘しており、モモの場合も恐らく貯える場所は、液胞と推測され、今後液胞中の物質変化を重点的に研究する必要があると考えられる。

謝辞：糖アルコールの赤外分析に関しては、近畿大学農学部野田万次郎教授に大変お世話になった。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- 1) Amerine, M. A., and Bailey, C. B. (1959): *Am. J. Emol. Viti. Cult.*, **10**, 196-198.
- 2) Axelrod, B., and Seegmiller, C. (1954): *Agric and Food. Chem.*, **2**: 1329-1331.
- 3) Drawert, F., und Steffan, H. (1966): *Vitis*, **5**: 27-34.
- 4) Gorrod, A. R. N. (1961): *Nature*, **190**, 190.
- 5) Hale, C. R. (1962): *Nature*, **195**: 918.
- 6) Hansen, F. (1967): *Physiol. Plant.*, **20**: 1103-1111.
- 7) Hansen, P. (1969): *Physiol. Plant.*, **22**: 186-198.
- 8) Hansen, P. (1970): *Physiol. Plant.*, **23**: 805-810.
- 9) Hardy, P. J. (1968): *Plant Physiol.*, **43**: 224-228.
- 10) Kriedmann, P. E. (1968): *Aust. J. agric. Res.*, **19**: 775-780.
- 11) Kriedmann, P. F. (1969): *Planta*, **85**: 111-117.
- 12) Swanson, C. A., and Shishiny, E. D. H. (1958): *Plant Physiol.*, **33**: 33-37.
- 13) Weaver, R. J., Shindy, W., and Kliewer, W. M. (1969): *Plant. Physiol.*, **44**: 183-188.
- 15) Whetter, J. M., and Taper, C. D. (1966): *Can. J. Bot.*, **44**: 175-177.
- 16) Zimmermann, M. H. (1957): *Plant Physiol.*, **32**: 288-290.

Summary

Distribution of photosynthates from leaves into shoot and fruit was studied at different stages in potted 3-year old peach trees which were exposed to $^{14}\text{CO}_2$ at different stages of fruit development.

In the first experiment, separated each shoot was sampled 6 and 10 hours after $^{14}\text{CO}_2$ feeding and the ^{14}C activities in the ethanol soluble fraction were measured.

In the second experiment, extracts from fruits in the ethanol soluble fraction were sampled 1, 2, 3 and 4 day after $^{14}\text{CO}_2$ feeding at four different stages in development fruit, they were separated

into individual compounds by using paper chromatography, and then the ^{14}C activities were estimated. The results were summarized as follows;

1. Sorbitol was the major carbohydrate being translocated in peach phloem by using infrared spectrophotometer, paper-chromatography and gas-liquid chromatography.

2. It suggested that translocated sorbitol into the fruit was converted mostly into sucrose.

3. The distribution ratio of ^{14}C into sugar and organic acids fractions in the fruit varied at different stages of fruit development.