

ブドウ‘デラウェア’のサビ果発生についての一考察

渡 部 俊 三

(山形大学農学部果樹園芸学研究室)

(昭和54年9月1日受理)

An Observation of Russeting on the ‘Delaware’ Grape Berries

Shunzo WATANABE

Laboratory of Pomology, Faculty of Agriculture,

Yamagata University, Tsuruoka, Japan

(Received September 1, 1979)

1. 緒 言

ブドウの‘デラウェア’や‘巨峰’などに発生するサビや裂果については、これまで各方面から試験研究が行われ、その発生メカニズムについても幾つかの指摘がなされている¹⁾⁵⁾¹⁰⁾¹¹⁾¹²⁾。また、従来ブドウ果実の表皮系には気孔の存在を欠くものとされていたが、最近果実発育のステージを追った詳細な組織観察や、走査型電子顕微鏡を使っての微細表面構造について観察が行われた結果、分布数は少いが、気孔の存在することが確かめられている³⁾⁴⁾⁷⁾。

著者は先に、わが国の主要果実の表皮組織を光学顕微鏡により観察し、表皮系の類別を行った際、ブドウはカキなどと同じく果面に気孔が存在しない果実として分類したが⁹⁾、これは、花器および幼果期における観察をおこたった為の誤認で、本報はその訂正もかねて、その後に行った観察をもとに、‘デラウェア’果実の表皮組織構造と、サビ果の発生機構についての考え方を述べたものである。

2. 材料及び方法

供試果実は、主として山形大学農学部学内農場（鶴岡市）で栽培している‘デラウェア’成木のジベレリン処理を行わない樹から採取した。

材料果実の採取は、開花前の5月下旬から7～10日ごとに行い、一部は採取後、直ちにビオデンフィルムにより表面観察を行い、気孔など表皮系組織の変化を調査した。その他はFAAで固定し、パラフィン常法により切片を作製し、ヘマトキシリン、ライトグリーンなどで染色し、果皮の断面を観察した。

3. 結果及び考察

1. 果実の生長にともなう表皮系の変化

ブドウ（デラウェア）果実の表皮系は、表皮細胞及び気孔からなり、毛じの発生は認められない。果実の発育にしたがって、表皮系の変化を組織学的に観察した結果は次の如くである。

(1) 表皮細胞

‘デラウェア’ 幼果の表皮細胞は、切片作製による断面観察では方形に近い形状を示し、ヘマトキシリン、ライトグリーンなどで、他細胞よりやや強く染色される。しかし、この方形で密に配列されている1列の細胞は、果実の肥大にともない、しだいにその形状を変えてゆく。果実赤道部の断面切片の観察結果では、図版 I-B に示すように、6月中旬頃までは方形を維持するが、6月下旬頃からしだいに横に長い長方形に変化しはじめ、7月下旬における断面観察では、表皮細胞相互の連絡(細胞壁)がルーズになり、細胞の形状も、乱れた(不整な)長方形のものが多かった。さらに成熟が進み、7月下旬頃に至ると、表皮細胞は扁平な横に長い長方形に変化する(図版 I-D)。

このような表皮細胞の形状の変化を表面からビオデンフィルムにより印痕像を作り観察した結果、幼果期における規則的な方形の細胞の配列は、表面からもはっきりと確認できた。これは花蕾ステージの子房部分の表面印痕像にすでに認められているもので(図版 I-E), 6月上~中旬頃までは形状に大きな変化がみられない。ところが、果実の発育肥大にともない6月中旬頃から表皮細胞の細胞壁に相当する部分の巾が広くなり、この部分のクチクラ表面を拡大して観察すると、図版 I-F~H, III-A~D のように、複雑な溝線をともなったものとなっていることがわかった。

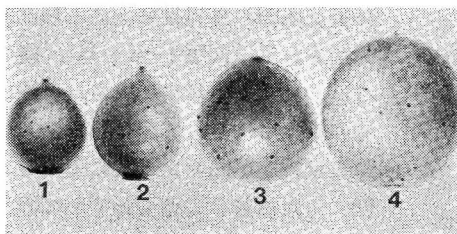
果実の肥大が進むにつれて、この溝の巾はさらに拡大され、かわりに溝線によって網目状にかこまれた部分はせばめられ、あたかも花柱痕部分から子房部にかけて引かれた縦線上の筋(溝線)として観察された(図版 I-F~H)。

‘デラウェア’ 果実の表皮細胞の外界と接する面にはクチクラが形成されている。果実表皮部分の断面観察の結果では、クチクラは幼果期には薄い層としてわずかに認められるが、成熟が進むにつれて厚さを増し、成熟果の赤道部で4~6 μ の厚さを示す。クチクラの最上層にはろう質物の存在が認められているが、ビオデンフィルムによる表面観察では、ろう質物の形成が盛んになると思われる7月上旬頃から印痕像が不鮮明になることがあった(これは、ビオデンフィルムの溶剤として用いる酢酸エチルが高温下で処理されると、果面のろう質物の一部を溶融することによるもので、酢酸エチルをあらかじめ冷蔵し、低温室で処理すれば鮮明像が得られた)。

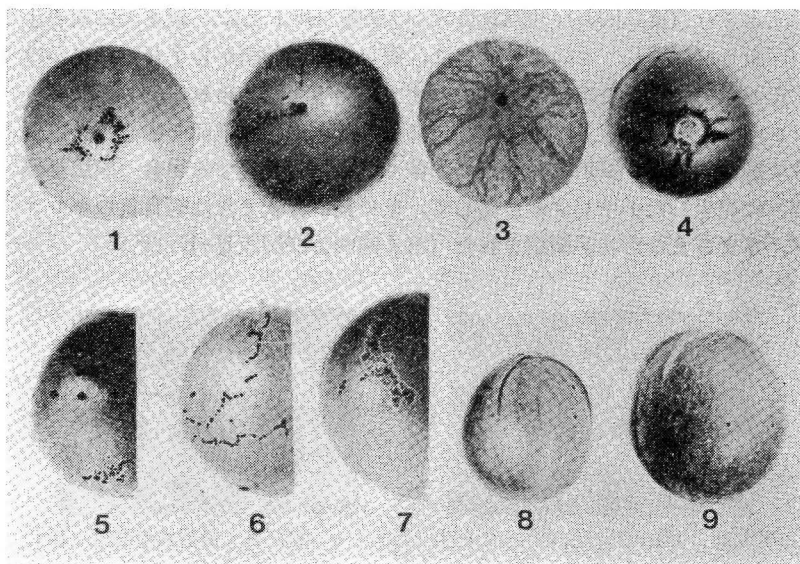
(2) 気孔および皮目

開花約2週間前(5月24日)の‘デラウェア’花器の子房部分の表面をビオデンフィルム印痕法によって観察すると、孔辺細胞の分化しはじめたものが観察できる。その後、生育が進み開花直前頃になると、1果粒あたり9~14個の分化直後の気孔が認められた(図版 II-A)。分化直後の気孔は、表面観察の場合、2個の大型半月状の孔辺細胞が認められ、その周辺に数個の副細胞のとりまきがあるのが普通である。マイクローム切片作製による断面観察では、図版 II-E, F に示すように龍骨状のやや隆起した2個の孔辺細胞と、その周辺に表皮細胞とは多少形状、大きさをこととした副細胞の配列が認められた。

終花後‘デラウェア’の子房部分はしだいに肥大しはじめるが、その頃から気孔(孔辺細胞、副細胞)は隆起しはじめ、実体顕微鏡下では白緑色のスポットとして観察することができる。隆起部分の頂点には完成された気孔(孔辺細胞)が認められ図版 II-B のように、ほとんど円形に近い30 μ 内外の大きさのもので、開孔状態にあるものは、表面からの観察では副細胞の収縮が顕著で、断面では stomatal pore および respiratory cavity が認められる。このような状態は6月中、下旬頃まで続き、実体顕微鏡下の観察では終花後1



第1図. ‘デラウェア’果面における皮目(気孔)の分布。(1: 6月27日, 2: 6月30日, 3: 7月6日, 4: 7月31日)



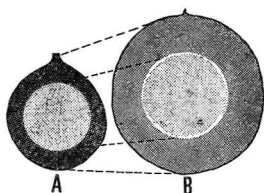
第2図. ‘デラウェア’の果面に現れたサビのいろいろ。[1: 果頂部リング状, 2: 条線状, 3: 網目状, 4放射線状(果底部), 5: 果点サビ, 6: 点線状, 7: すれ傷あと, 8及び9は裂果]

週間位経過すると、白緑色の隆起部分は黒変し、この頃から孔辺細胞は開閉機能を失うものと思われ、開孔したままの状態のものが多くなる(図版II-C, G)。開孔状態を続ける気孔は、やがて孔辺細胞を中心に周辺組織が裂開し、しだいに副細胞部分からえ死し、その下層組織がコルク化しはじめ、皮目としての形態を整える。‘デラウェア’の果実の気孔は例年6月下旬～7月上旬頃にはほとんど皮目化し、黒褐色小斑点として肉眼でも認めることができる。また、7月中旬頃になると、果実の肥大にともなって、果皮部分が伸び、時には皮目部分を中心に周辺の表皮組織が裂開、え死、コルク化して、やや大型の皮目やサビ状のスポットを形成することがある(第1, 2図)。

2. 果皮の組織構造からみたサビの発生機構

(1) 小キレツの発生とサビの形成

前述のように、ブドウ‘デラウェア’の子房表面をビオデンフィルムによる印痕法により観察すると、花柱から花托方向に、やや規則的に走る縦(縦軸)の条線と、モザイク状の小区画の存在が認められる。これは子房部分の表皮細胞の配列を示す表面像であり、植物



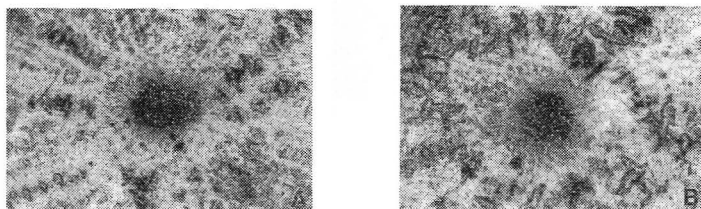
第3図. 'デラウェア' 果面に
みられる条線溝.
(A: 幼果期, B: 成
熟直前)

体表組織の外界接触面にみられる一般組織形態の一つと見なされる(図版I-E~H). 縦の一直線に連絡した条線は, クチクラ表層に形成された浅い溝状の陥没で, 表皮細胞の細胞壁にそって発生しており, 見方をかえると, 個々の表皮細胞が凸レンズ状に配列されている状態であり, 横軸にあたる他の二辺もわずかに陥没しているものの, 縦軸のように一直線にはならない(第3図A).

これらの溝は果実の生長肥大にともない, 果皮部分(クチクラ, 表皮細胞)が引張りを受けたように伸展するのに伴

い溝巾が拡大され(第3図B), 時には, この条線ベルト上に, 縦または横の小キレットが生ずる(図版III-C, D). この小キレットは, 例年6月下旬頃から7月上旬にかけて最も多く発生するが, 早いものでは6月中旬頃にすでに発生が認められる.

小キレットの発生は, 果粒上の特定の部位に限らないが, 赤道面を中心に果頂側と果こう側に分けて観察すると, 果頂側発生がやや多く, 単独で発生する場合(図版III-C, D), および個々に発生した小キレットが連結して, やや長い線状または網目状のキレット群となる場合など, さまざまな形状が観察された(第4図および図版III-E, F).



第4図. 果頂部花柱痕を中心に発生した小キレット群. A: 放射状の発生. B: 網目状の発生

これらのキレット部分をパラフィン切片作製によって, その断面を観察してみると, 果皮最上層のクチクラは剥離し, 表皮細胞および果皮細胞の一部がえ死し, 下層にコルク層が形成されていた(図版III-H). コルク層形成の程度は, 著しくコルク化し, 典型的なサビ組織となっているものから, ごく軽度のコルク化にとどまっているものまで, 色々な段階のものが認められた.

(2) 気孔の皮目(果点)化とサビの発生

'デラウェア'の果面にみられる気孔は, 幼果期から果実の肥大期までは, やや突出した副細胞群に支えられ, その先端部に孔辺細胞が位置しているが(図版II-E, F), 果実の肥大が進むにつれて果皮が伸展し, それにともなって全体の突出度合は少く, やや平坦となる. そして果実が完熟するまで, さらに果皮は伸展するため気孔の孔部は限界にまで拡大し, 時に, 孔辺細胞を中心に周辺副細胞および表皮細胞の一部が裂開し, コルク化して皮目を形成する(図版II-D, H).

この際, クチクラ層上の小キレットと合流すると, まれに大型の果点(皮目)としてサビ組織を形成し, いわゆる果点サビとみなしうる規模に発展するが, 多くの場合そのような例は少く, 着色した成熟果では, 通常肉眼的に意識する程度のサビ組織を形成しない.

(3) 外的要因によるサビの発生と果皮の組織構造との関係

ブドウ果実のサビ発生に関係する外的な要因としては次のようなものが考えられる。すなわち、降雨、多湿条件¹²⁾、日光(とくに紫外線)の直射、低温そうぐう、葉害、すれ傷、スリップスによる被害痕¹³⁾、および雄ずい(花かす)浸出液による果面障害¹⁰⁾¹¹⁾である。これらは単独でサビを発生させる場合や、複合的に作用しあってサビ組織を形成することがあり、その原因の詳細を究明することはむずかしい。

これらの外的条件と、果皮の組織構造との関係について考察してみると、どの要因が働く場合も、基本的には果実表皮の最外層にあたるクチクラが何らかの原因で失われ、それによって表皮細胞、下皮細胞および果肉細胞の一部がえ死し、その下層または周辺にコルク(サビ)組織が形成されるというパターンをたどっている。

降雨の連続や、うっべい状態にあるブドウ棚内の多湿条件は、クチクラ生成に阻害的に働き、さらに多湿状態や急激な吸水によって果実の肥大と果皮の伸長のバランスがくずれると、自然発生的に発生しやすいと考えられる小キレツを起点に、やや大規模なキレツを生じサビ組織を形成するか裂開(裂果)する。また、降雨・多湿条件が持続すると、雄ずい内成分が果面に流れ出ることがありその有害成分が果皮をおかし、サビを発生させるともいわれている¹⁰⁾¹¹⁾。

直射日光の長時間照射や日光直射と降雨の繰返しによって、クチクラは脆弱な状態となり、前述の溝線部分からの小キレツを多くし、さらにはそれ以外の部分からのキレツの発生をうながす。また、クチクラ層が薄い、保護組織の未発達な幼果期に低温にそうぐうすると、果皮の一部の組織細胞が死ぬ場合があり、その部分にコルク組織の形成をみることもある。低温によるサビは多くは果頂部に発現し、環状のサビ組織を形成する。同様に、葉液の果面付着も、時に部分的に果皮組織を死に至らしめ、サビの発生につながる¹⁰⁾。さらに物理的に果皮組織が除去される果面のすれ傷は、除去された部分に限ってサビを生ずるもので、果皮の組織構造とは関係なしに、果実のどの部分でも傷を受けた部分にサビを生ずる。しかし、‘デラウェア’に対する加傷試験の結果では、顕著なサビを形成するのは果実の完熟前にあたる7月下旬頃までで、それ以後に受けた傷はコルク組織を形成しにくかった⁹⁾。

以上を総括すると、‘デラウェア’の果実にサビが発生しやすいのは、第一に、果実表面のクチクラ上に存在する表皮細胞の細胞壁にそった溝線が、果実の肥大にともなって溝巾が拡大され、やや自然発生的にそこに小キレツを生じやすいことで、これらの小キレツが起点となって、線状や網目状のサビを生ずる。この、表皮細胞の細胞壁にそってみられる溝は、小松ら(1978)³⁾が数品種のブドウについて観察した走査型電顕像にも示されている。また、この小キレツは、時に裂開(裂果)の起点にもなりうるが、このことについては、平田ら(1969)¹¹⁾がすでに確認し、報告している。その他、果実表面に、全面にわたって網目状またはスポット状に発生するサビは、葉害や日光の直射などによってクチクラがおかされ、表皮細胞や下皮細胞がえ死した時に発生するものと考えられた。このような外的要因によるサビの発生については、今後、検討を行いたいと考えている。

観察を行うにあたり専攻学生の高橋七五三君および川崎徳正君の協力を得た。また、図版作製には五十嵐幸子技官に協力していただいた。記して深謝の意を表す。

4. 摘 要

ブドウ‘デラウェア’の果実の発育にともなう表皮系の変化について組織学的な観察を行い、表皮の組織構造とサビ果の発生機構との関係を考察した。

1. 果実の表皮系は、表皮細胞(外気接触面はクチクラによっておおわれている)及び気孔からなる。断面観察によると、表皮細胞は果実の生長肥大にともない方形から横に長い長方形に変化し、しだいに細胞間隙にクチクラが沈降した状態になる。また、印痕法による表面観察の結果では、果実表面のクチクラ上に果頂部から果底部(花柱から果こう方向)にかけて縦の溝線がみられ、この溝線上に、6月下旬～7月上旬頃に、縦または横の小キレツが発生した。これらの小キレツは断面観察では下皮細胞および果肉細胞にまで達しており、5日～7日の間にコルク化した。

2. 果実の表皮細胞には気孔が点在する。その数は、1果粒あたり9～14個で、これらの気孔は終花後約2週間頃から開閉機能を失い、やがて孔辺細胞を中心に小規模な裂開がみられ、コルク化して皮目となる。

3. ‘デラウェア’の果面に自然に発生する小キレツは、条件がそろえば、最初に発生したキレツ部分にとどまらず拡大し、さまざまな形のサビ組織に発展した。また、気孔のコルク化した皮目(果点)は、通常、小型で、いわゆるナシやリンゴ果実にみられる果点サビのように発展しないが、小キレツが皮目に近い部分に発生し、それと合流すると、時に、果点サビとみなしうるようなサビ組織を形成した。

サビ組織を発展拡大させる外的要因としては、多湿条件、日光の直射、低温そうごう、薬害およびすれ傷などが考えられた。

文 献

- 1) 平田克明・柴 寿・三好武満(1969):ブドウの裂果に関する研究(第2報)デラウェアの裂果機構と防止対策について。昭和44年春園芸学会発表要旨, 64-65
- 2) ———(1970):同上(第3報)裂果のタイプとその要因について。昭和45年春園芸学会発表要旨, 84-85
- 3) 小松春喜・湯田英二・中川昌一(1978):ブドウ果粒の発育に伴う表面微細構造。とくに気孔の構造の変化。昭和53年春園芸学会発表要旨, 118-119
- 4) コズマ・パール(1970):ブドウ栽培の基礎理論。誠文堂新光社
- 5) 柴 寿・茂原 泉(1978):ブドウの裂果に関する研究(第4報)ブドウ巨峰の裂果について。昭和53年春園芸学会発表要旨, 90-91
- 6) ———(1978):同上(第5報)ブドウ巨峰の裂果防止について。同上, 92-93
- 7) Swift, J. G., M. S. Buttrose and J. V. Possingham(1973): Stomata and starch in grape berries. *Vitis*. 12, 38-45
- 8) 渡部俊三(1967):果樹, 果菜類における果面障害発生機構に関する研究(第1報)主要果樹における果皮の組織学的観察。山形大学紀要(農学), 5(2), 121-148
- 9) ———: 2, 3の処理がブドウ果皮組織に及ぼす影響。(未発表)
- 10) 山形県立園芸試験場(1975):ブドウデラウェアのさび果防止に関する試験。昭和50年度果樹栽培試験成績書, 71-75
- 11) ———(1976):同上。昭和51年度果樹栽培試験成績書, 83-84

- 12) 山梨県果樹試験場 (1975): デラウェアのサビ果防止試験. 昭和50年度試験成績書, 46-49
- 13) Yokoyama, V. Y. (1979): Effect of thrips scars on table grape quality. *Jour. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 104 (2), 243-245

Summary

Histological observations on the structure of the epidermal system of ‘Delaware’ berries and on the mechanisms of russet growth.

1. The epidermal system of the ‘Delaware’ berries is composed of epidermal cells (covered with cuticle) and stomata. The epidermal cells of the berries in the early period of growth are longitudinally elongated, rectangular, and closely aligned. As growth advances, the cells divide rapidly, becoming much less elongated, more square and flattened. In the cultivar ‘Delaware’, the epidermal cells become detached from each other in spots leaving gaps which are filled with cuticle. The small cracks in the cuticular surface of the young berries enlarge until late June or early July.

2. The epidermal cell layer of the grape ovary which develops into the berry contains stomata. On the surface of the berry fruit, 9-14 stomata per fruit were observed.

The stomata of the grape consist of pairs of guard cells surrounded by several subsidiary cells. This resembles the structure of stomata in the leaves in general. The stomata has an opening and a closing function until about 2~3 weeks after bloom. After this, the mechanical function is gradually lost; the stomata splits in the center at the guard cells, corking and becoming a small lenticel.

3. The small cracks in the cuticular surface of the young berries enlarge until early or mid-July. These cracks become even large after this as the berry grows in volume and changes in the form of the epidermal cell occur.

4. It seems that the formation of the russeting structure is caused primarily by the separation of the cuticle layer and epidermal cells and secondarily by cork development in the exposed areas.

5. As regards external conditions influencing russet formation, in addition to the spray, frost and mechanical injuries pointed out already, the author has confirmed that the intensity of solar radiation (especially ultraviolet) influenced russet formation of ‘Delaware’ berries.

図版説明

- 図版Ⅰ. ‘デラウェア’ 果実の發育にともなう表皮細胞および果実表面の印痕像の変化.
- A : 開花前の子房部の断面. ライトグリーンに強く染色された細胞が表皮細胞で, この時期はやや縦に長い長方形を示す. (5月31日)
- B : 終花後約3週間経過した果実の表皮細胞. 細胞の形状は断面では方形となり, 果実の肥大は旺盛. (7月3日)
- C : 表皮細胞は隣接する細胞相互の連絡がやや粗になり, 形状は不整となる. そしてその間にクチクラが入り込んでいる. (7月23日)
- D : クチクラは表皮細胞の間に沈降した状態となり, 細胞の形状はわずかに横に長い長方形に変化している. (8月2日)
- E : 花柱(左側)および子房部表面の印痕像. 花柱部分の縦の溝線に続いて子房部にもその延長の溝線を認めることができる. (5月31日. OV : 子房, SS : 柱頭表面, ST : 花柱)
- F~H : 幼果期から成熟期までの果実表面の印痕像. 果頂部(左側)から果底部(右側)にかけて溝線がみられる. F : 7月3日, G : 7月23日, H : 8月2日(左端は皮目).
- 図版Ⅱ : 果実(子房)の表皮に点在する気孔(皮目)の表面および断面像.
- A : 分化直後の気孔(孔辺細胞)および副細胞(孔辺細胞の周辺にみられる細胞)の印痕像. (5月23日)
- B : 閉孔状態の気孔. 副細胞の収縮している状態が, はっきりと認められる. (6月21日)
- C : 開孔状態の気孔. (7月9日)
- D : 皮目化した気孔. (7月27日)
- E : 若い気孔の断面. 中央, 孔辺細胞. (5月28日)
- F : 孔辺細胞および副細胞の隆起. (6月15日)
- G : 開孔状態の気孔. (7月9日)
- H : コルク組織の形成が認められる皮目. (7月27日)
- 図版Ⅲ : ‘デラウェア’ 果実の表面に発生したキレツの態様.
- A : 果面にみられる溝線の印痕像. 上が果頂部. (7月9日)
- B : 赤道部に発生したキレツの初期の状態. 左側が果頂部. (7月15日)
- C : 溝線にそって横に発生した小キレツ. キレツは下皮部分にまで達し, 一部でコルク組織が形成されている. (7月19日)
- D : 溝線にそって縦に発生した小キレツ. (7月19日)
- E : 小キレツの結合した状態. このような状態のものは, その後, 果実の肥大にともない, さらに大きく裂開してコルク組織(サビ)を形成する. (7月23日)
- F : 結合した小キレツ部分の拡大. 裂開部分は, わずかながらコルク化している. (7月23日)
- G : 溝線にそって縦に発生した小キレツのコルク組織形成の著しい部分. (7月31日)
- H : コルク組織(サビ)形成部分の断面. コルク層の存在が認められる. (7月31日)

図 版 I

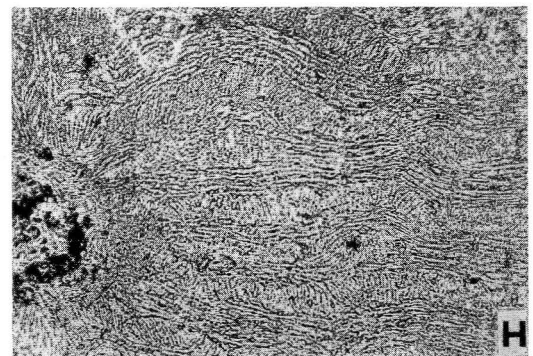
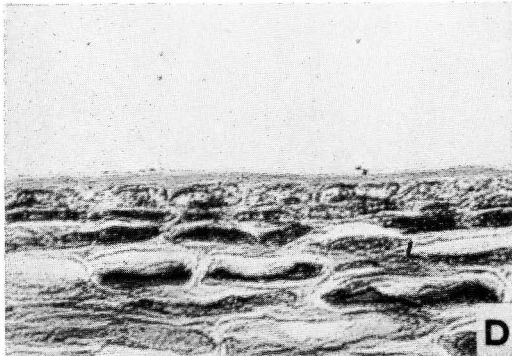
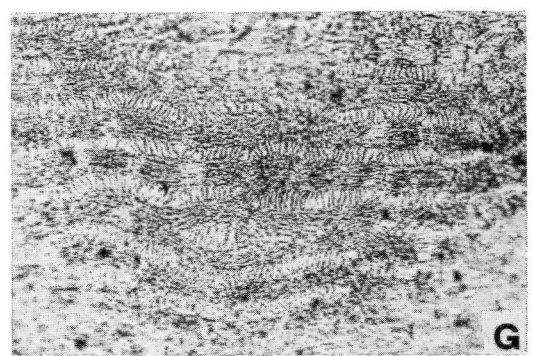
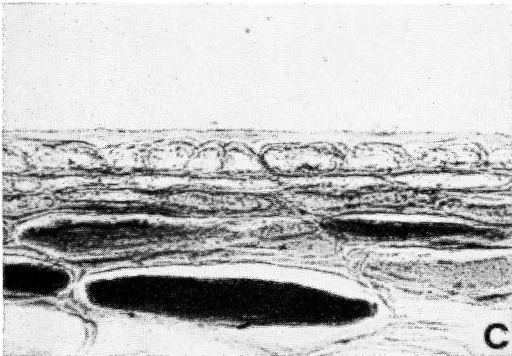
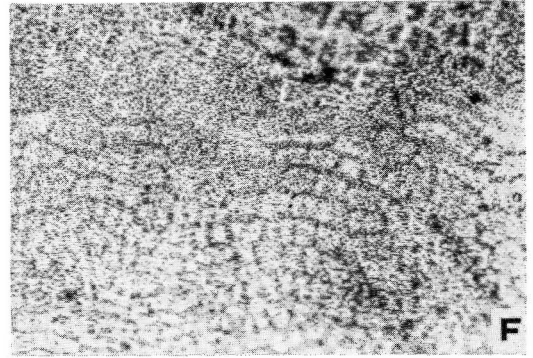
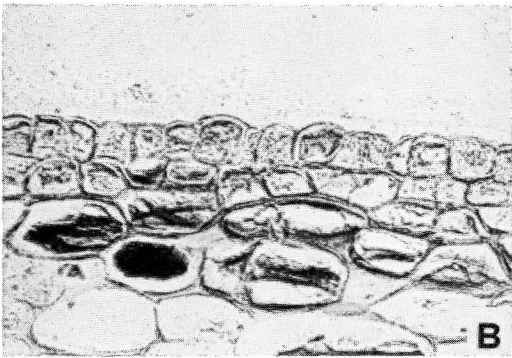
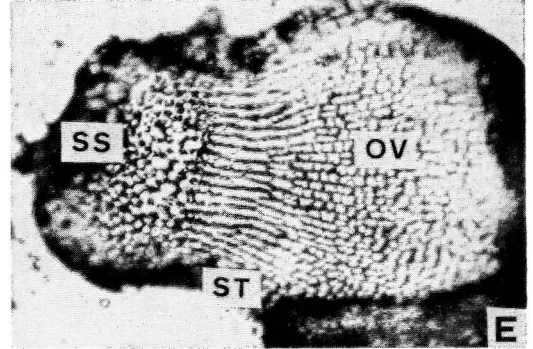
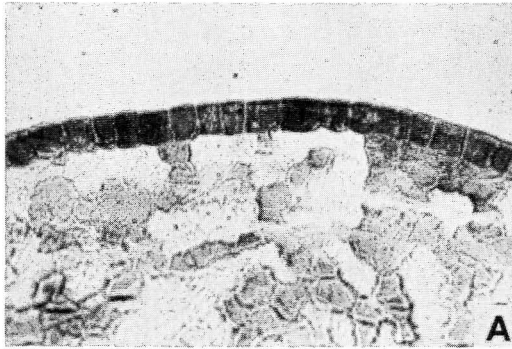


図 版 II

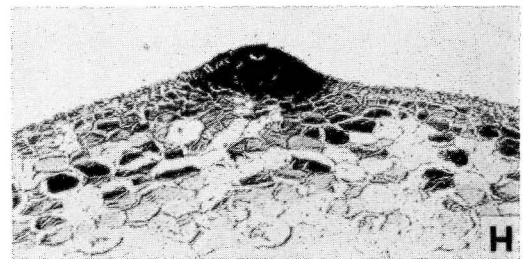
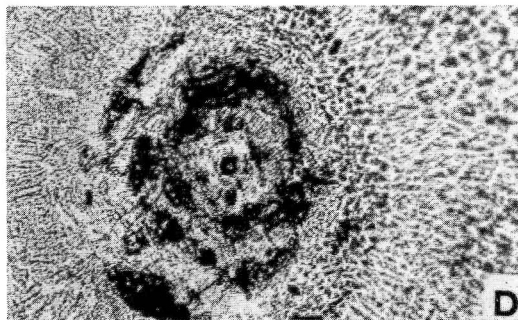
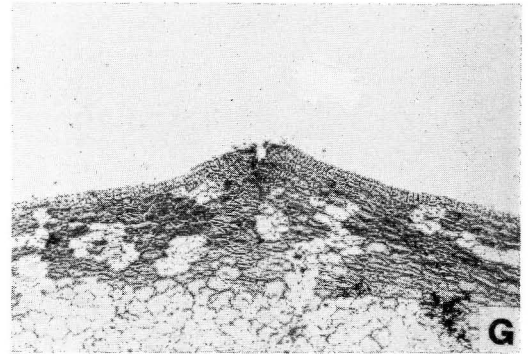
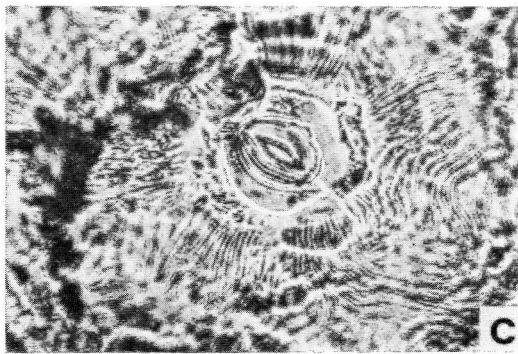
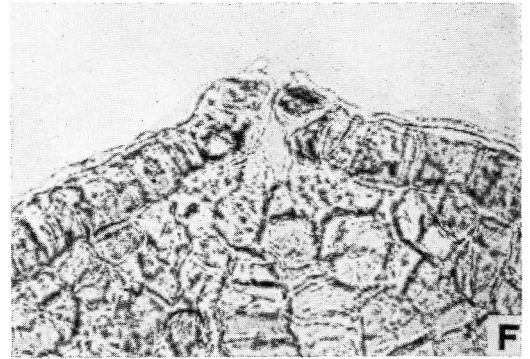
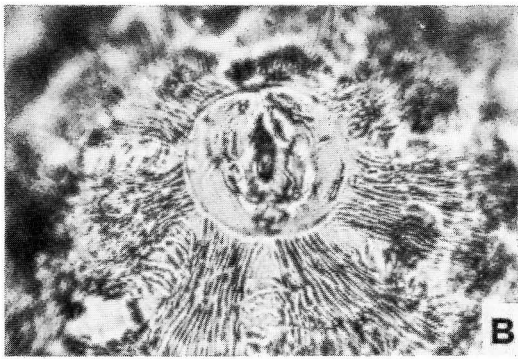
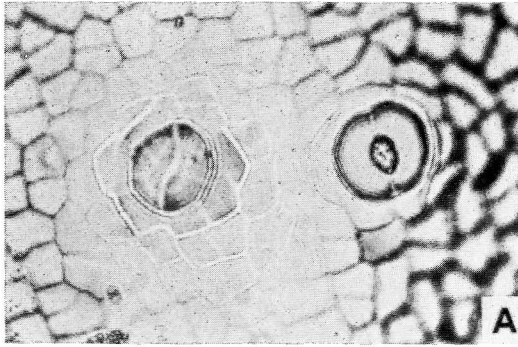


図 版 III

