

## 紫果物時計草の果実の発育, とくに仮種皮の発育について

石畑清武・益山浩代\*・岩堀修一\*

(指宿植物試験場・\*果樹園芸学研究室)

昭和61年8月9日 受理

### On the Development of the Fruits of Purple Passion Fruit, *Passiflora edulis* Sims, with Special Reference to the Development of the Aril

Kiyotake ISHIHATA, Hiroyo MASUYAMA\* and Shuichi IWAHORI\*

(Ibusuki Experimental Botanic Garden, \*Laboratory of Fruit Science)

#### 緒 言

紫果物時計草の利用部位は仮種皮内部に形成されるジュースである。石畑ら<sup>1)</sup>は種子数とジュース量との間には高い正の相関があることを明らかにした。紫果物時計草の変種黄実時計草 yellow passion fruit, *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg. は自家不稔性であり<sup>1-3, 5, 6, 13-15)</sup>, 人工受粉で結果率は高められるが<sup>2, 3, 5, 6, 13, 15, 16, 18-20)</sup>, この場合も果実当たりの含有種子数とジュース量との間に正の相関のあることが報告されている<sup>3)</sup>。

受精が行われなければ種子形成は行われず, したがって, 仮種皮は発達しない。それゆえ, 1果実当たりの果汁量を増加させるためには, 開花時に交雑受粉が十分行われることが必須の条件である。自然放任下で結果した果実は人工受粉によって得られた果実より小果である<sup>1)</sup>。黄実時計草におけるこの不稔性胚珠の発生程度(率)は株, 系統によって異なり, 不稔性胚珠の多いものは果実内全胚珠の90%に及んでおり<sup>5)</sup>, このような果実はいわゆる hollow fruit となる<sup>5)</sup>。紫果物時計草は自家稔性の虫媒花であり, 受粉が十分行われれば全胚珠の発達が可能と思われる。しかし, 南九州では受粉媒介昆虫は非常に少なく, このため受粉, 受精が円滑に行われず, 果実生産上の問題とされている。

紫果物時計草の果実肥大に関しては多くの報告例<sup>8, 10, 12, 21)</sup>があるが, 果汁を貯蔵する仮種皮の発達に関する報告はわずかに Ishihata<sup>8)</sup>のものがあるのみである。

このジュース形成の母体である胚珠, さらに仮種皮の受精後の発達過程を明らかにすることは栽培管理, 果実品質向上の方策を追求するうえで基礎となると思われたので, 本実験を行った。

#### 材料と方法

材料としては鹿児島大学農学部附属農場指宿植物試験場の圃場に栽培し, パイプ利用トンネル型に誘引した5年生の紫果物時計草の実生株を供試した。実験は1984年5月~8月に行った。5月19日, 21日, 26日, 28日, 6月2日の計5回, 各回当たり100花に人工受粉を行った。開花当日の午前中に正常花<sup>9)</sup>(接触型と接近型)のみに丁寧に受粉し, ラベルを付した。

材料は開花後7日ごとに5個ずつ採取し, 果実の形状を調査するとともに, 1果実内の平均的な胚珠6個について, その仮種皮, 珠柄, 種子などの重量, 径を測定した。この際, 仮種皮重は仮種皮と種子を含む全重から種子重を引いて得た。

さらに, 仮種皮, 珠柄, 種子の発達状況を光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡(SEM)で観察した。光学顕微鏡用材料はFAA液で固定し, 常法でパラフィン誘導を行った。厚さ12 $\mu$ mの切片としデラフィールドのヘマトキシリンで染色のち永久プレパラートとした。走査型電子顕微鏡用材料は, リン酸バッファー(pH 7.2)に溶かした4%グルタルアルデヒドで固定し, エタノールシリーズで脱水後, 酢酸イソアミルによる臨界点乾燥(HITACHI, HCP-1)を行った。これを金属片にドータイトで接着, イオンスプッター(日本電子製JFC-1,100)による金蒸着を行い, 走査型電子顕微鏡(日本電子JSM-15型)で, 加圧電圧15kVで観察した。

#### 結 果

実験時の気象はTable 1に示すとおりで, 温暖で降雨の影響なく, 気象要因による開花への障害はなく, 結果やその後の果実の発育も順調であった(Table 1)。

果実の縦径, 横径は開花後14日までにほぼ成熟果に

Table 1. Climatic conditions of the field during the experimental periods

Month	May			June			July			August			
	A period of ten days			First	Second	Third	First	Second	Third	First	Second	Third	
Air temperature	Max. °C	24.3	27.6	26.0	26.8	27.5	30.7	32.7	33.2	32.2	33.9	32.8	31.9
	Min. °C	12.8	18.4	18.5	20.0	21.7	24.8	25.2	23.5	24.0	23.5	24.8	23.8
Hours of day light	h	7.3	5.6	5.1	5.1	4.1	4.7	4.8	4.9	4.1	8.8	5.7	7.0
Precipitation	mm	37.0	102.0	25.5	121.0	149.5	17.0	0	0	84.5	0	38.5	160.0

近い大きさまでに急速に増加したが、その後の増加はごく緩やかで、縦径は開花後21日で最大の5.3cm、横径は開花後28日で最大の4.5cmに達したあと開花後70日の成熟期まではほとんど増加は認められなかった (Fig. 1). 果実重は開花後7日までは緩やかに増加したが、その後の約2週間に急激に増加し、開花後21日には成熟期の73%までに達した。開花後21日以後は再び緩やかな増加を続け、開花後49日で最大の45gに達し、その後は成熟期までに果実重はわずかに減少した。このように果実の径および重量からみた生長経過は単一S字型生長曲線を示した (Fig. 1).

種子の縦径、横径は開花後7日から21日までの間に著しく増加し、開花後21日には縦径5.7mm、横径4.2mmの最大に達し、その後の生長は見られなかった。種子の厚さは開花後14日までに急激に増加し、開花後21日には成熟期の大きさにほぼ近い2mmに達した (Fig. 2). その後開花後56日~63日にかけて種子の厚さはわずかに増加して2.2mmになり成熟に至った。

種子重は開花後14日から21日の間に成熟時の約80%

まで急速に増加し、その後は緩やかな増加を続け、開花後49日に最大重になった。

胚は開花後14日は4~8細胞期であり (Figs. 5~7)、開花後21日では魚雷期に分化し (Fig. 8)、開花後28日にはハート形に発育した (Figs. 9~13). 開花後21日までの胚のう壁面には、細胞壁が形成されずに原形質におおわれた多くの遊離核が観察された (Fig. 14). これらは胚乳の遊離核で、これには仁を1個、2個、さらに3個有するものがあった (Fig. 14). 胚乳は開花後28日までには細胞壁形成が完了していた (Figs. 11, 12).

珠柄長は開花後35日まではほぼ直線的に急速に増加し、開花後35日には3.3mmに達したが、その後成熟期まで生長は停止した (Fig. 3). 一方、珠柄径は開花後21日までに急速に増加し、35日に1.2mmになったが、その後は成熟期まではほぼ一定であった。

仮種皮は、開花当日の胚珠では未だ分化は認められないが (Figs. 15~17) その後胚珠の基部 (下方) 組織がふくろ状に発達し、種子と珠柄をおおう形態にな

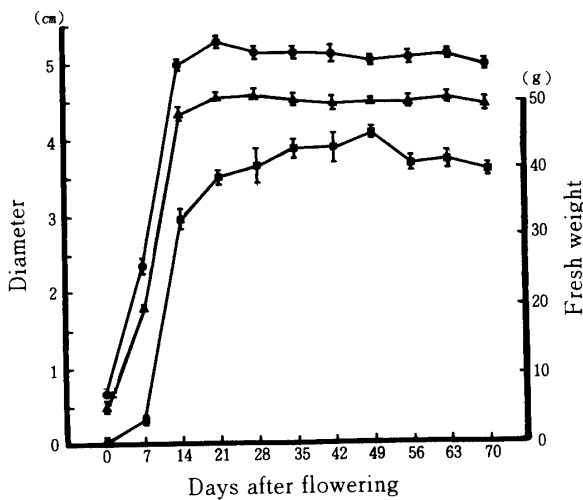


Fig. 1. Changes in fruit weight and fruit diameter with elapsed days after flowering in purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims.

●: Longitudinal diameter,  
▲: Cross diameter, ■: Weight.

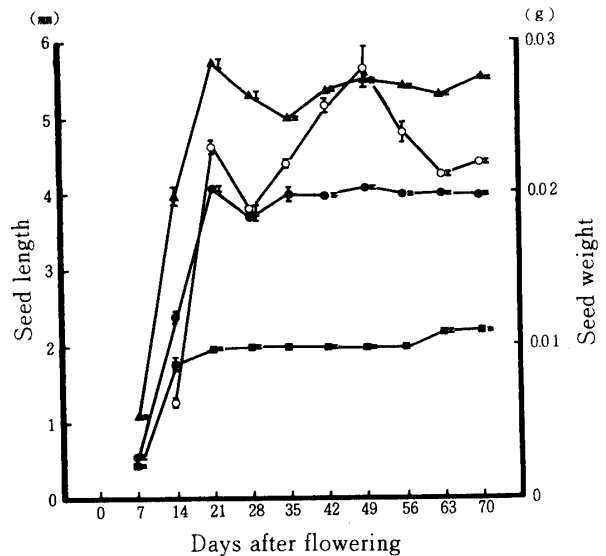


Fig. 2. Changes in seed weight and seed length with elapsed days after flowering in purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims.

▲: Length, ●: Width, ■: Thickness,  
○: Weight.

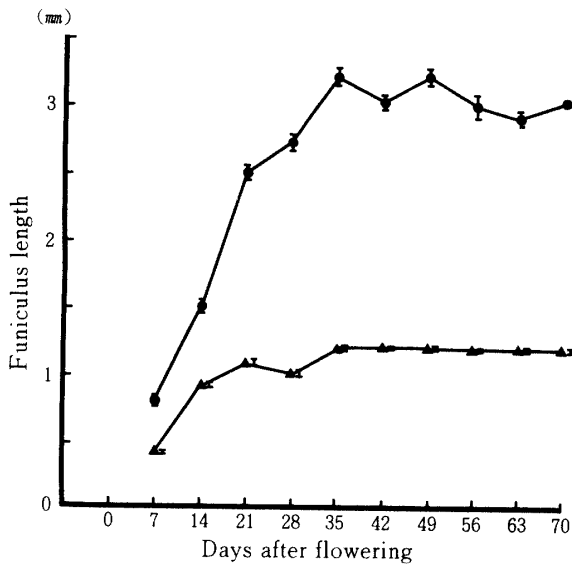


Fig. 3. Changes in length and diameter of funiculus with elapsed days after flowering in purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims.  
●: Length, ▲: Diameter.

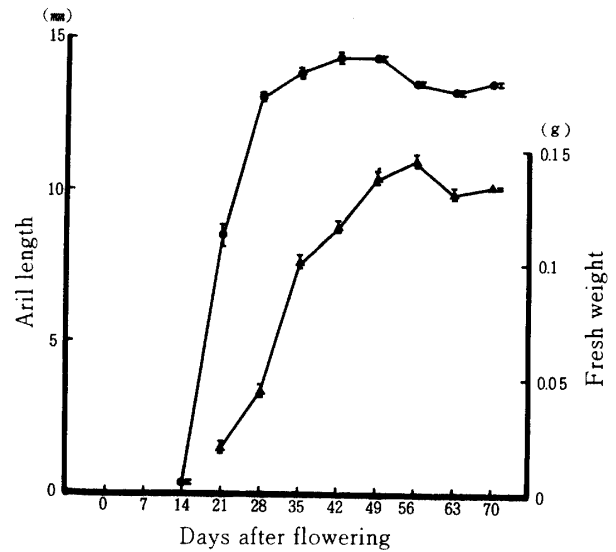


Fig. 4. Changes in length and weight of aril with elapsed days after flowering in purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims.  
●: Length, ▲: Weight.

る (Figs. 18~26). 仮種皮は開花後7日にはすでに分化しているのが観察されたが (Figs. 18~19), 開花後14日まではほとんど生長が認められなかった. 開花後14日から上方へ, 21日から下方の珠柄側へも伸長を開始し (Figs. 20~28), 開花後14日から28日の間は急激な生長を示した. その後は緩やかな生長を続け, 開花後42日には最大1.4cmにまで伸長した (Fig. 4). 仮種皮重は仮種皮の伸長の著しい開花後14日から21日の間は緩やかに増加し, その後はほぼ直線的に急激に増加し, 開花後56日には最大0.14 g になった (Fig. 37).

開花後14日の胚珠基部から発達した仮種皮の組織は若い柔細胞よりなりたっていた (Fig. 29). 仮種皮の伸長とともに柔細胞も肥大した (Fig. 30). 開花後35日には種子を包むように発達した仮種皮では外側に面した細胞は, 表皮細胞のように小さい細胞が規則正しくならんでいたが, 種子に面した側 (内側) の細胞は著しく肥大して内部の柔細胞と区別がつかなかった (Figs. 31, 32). 一方, 珠柄をおおう側の仮種皮の細胞では, このようなはっきりした表皮細胞と柔細胞の区別は認められず, 内, 外側ともにほぼ中位の大きさの様な形の柔細胞から成りたっていた (Fig. 33). 仮種皮の伸長が緩慢になった開花28日以後, 仮種皮の色は成熟に近づくにつれ白色から黄色に変わった (Figs. 24, 35). 開花後28日頃より種皮 (内珠皮) は厚壁化しはじめた (Fig. 36).

果皮は最初緑色であったが, 開花後63日頃から次第に紫色を帯び, 成熟期には完全に紫色となった. 果皮の厚さは, 開花後21日以後, 徐々に薄くなるのが認められた.

## 考 察

本実験の結果紫果物時計草の果実は単一 S 字型の生長を示すが, その生長のパターンはかなり特異的なものであることが明らかになった.

すなわち, まず果実の大きさ (縦径, 横径) は開花後14日まで急激に増加し, その時点でほぼ生長は完了する. しかし, 果実の重量はその後も開花後49日まで緩やかな増加をつづける. Araujo ら<sup>4)</sup>は, 全果実重は果実が成熟し自然落下する10~15日前が最大であることを, また重山と村上<sup>17)</sup>は果実熟度の進行に従って果実重は減少することを, さらに Hussein<sup>7)</sup>は黄実時計草でやはり同様の結果を認めており, 本実験の結果はこれらとも一致した.

種子 (胚珠) の生長は果実の生長より1週間ほど遅れて始まり, 1週間遅れて開花後21日に完了する. しかし, 種子の重量はその後も増加を続け, 果実重が最大に達した49日後に最大に達する.

仮種皮の生長は種子の生長よりさらに1週間遅れた開花後14日より始まり, 種子の生長が終了した21日後よりさらに1週間後の28日まで急速に生長する. この時には仮種皮は種子を完全に包んでいる. 珠柄の生長

は開花後直線的に増加し、仮種皮の生長よりさらに1週間遅れた開花後35日に最大に達する。仮種皮の重量増加、すなわち果汁の蓄積は仮種皮の生長開始の1週間後の開花後21日にはじまり開花後56日まで続く。

このように紫果物時計草ではまず果実(子房壁)が生長し、その内部にできた空所(室)を種子(胚珠)の発達、さらには仮種皮の発達によって埋めていくというパターンが認められる。Ishihata<sup>8)</sup>は果実と仮種皮の生長経過を調査し、ほぼ同様の経過をたどることを報告するとともに、果皮(子房壁)の厚さは開花後20日目頃に最大となり、その後成熟期に向かって果皮を形成している中果皮の細胞は壊れ、果皮は薄くなり、逆に仮種皮は肥大生長することを観察し、これらのことから中果皮と仮種皮の間における成分の移動を推論している。Akamine と Girolami<sup>2)</sup>は黄実時計草の果実生長が開花後16日までに完了することを報告し、Gilmartin<sup>5)</sup>も子房の生長は開花後16~20日で、胚珠の生長は20日後に、また仮種皮の生長は25日後に完了すると報告した。本実験はこれらの報告をうらづけ、さらに果皮(子房壁)、胚珠、珠柄、仮種皮の生長を並行して調べることにより、それらの生長の相互関係を明らかにしたものである。

胚乳形成及び胚乳の細胞壁形成については、Gilmartin<sup>5)</sup>は黄実時計草を供し、胚乳形成は受粉後7日頃よりはじまり、これらは受粉後20日までは多核細胞のままとどまっているが、その後一斉に細胞壁を形成することを認めており、本実験の紫果物時計草での結果はこれとほぼ一致した。

本研究で明らかにした果実各部の生長のパターンをもとに、果実の肥大、果実品質に影響を及ぼす外部環境あるいは栽培管理条件が開花後のどの時期に最も強い影響を及ぼすかについて調べることは次の課題であろう。

## 要 約

紫果物時計草 purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims の開花から果実成熟までの果実諸形態の経時的推移を調査した。仮種皮及び種子の発達は光学顕微鏡および走査型電子顕微鏡により観察した。得られた結果は次のとおりである。

1. 果実の生長は、成熟までに単一S字型生長曲線を示し、特に開花後の初期生育が旺盛であった。
2. 果実の縦径、横径は開花後21日までにそれぞれ最大長の94.3%、95.6%までに増加した。果実重は、開花後21日までに最大重の84.4%に、開花後49日で最

大重に達した。

3. 種子の縦径、横径は開花後21日で成熟時とほぼ同じ大きさに達した。種子重は開花後21日までに旺盛な増加が見られ、開花後49日で最大重になった。

4. 仮種皮は胚珠の下部組織から発達した。仮種皮の分化は開花後7日に、仮種皮の細胞肥大は開花後21日には認められた。仮種皮長は開花後28日までに急激な増加をし、開花後42日で最大長になった。一方、仮種皮重は開花後21日から漸増し、開花後56日に最大重となった。

5. 珠柄は長さ、直径ともに開花後35日で最大に達した。

6. 胚は開花後14日には4~8細胞期、21日魚雷期、28日ハート期にと発育した。胚乳は開花後21日までは遊離核の状態にあったが、28日までには細胞壁形成が完了した。

謝辞 本実験を行うにあたり電子顕微鏡用資料作成、検鏡に御協力いただいた鹿児島大学農学部有村光生講師に謝意を表す。

## 文 献

- 1) Akamine, E. K. : Problems in fruit set in yellow passion fruit. *Hawaii Farm Sci.*, **5**, 3-5 (1957)
- 2) Akamine, E. K. and Girolami, G. : Passion fruit culture in Hawaii. *Univ. Hawaii Ext. Circ.*, **345**, 35 (1956)
- 3) Akamine, E. K. and Girolami, G. : Pollination and fruit set in the yellow passion fruit. *Tech. Bull. Hawaii Agr. Exp. Stat.*, **39**, 1-44 (1959)
- 4) Araujo, C. M., Altanir, J. V., Robbs, P. G., Neves, J. F. and Maia, P. C. B. : Características industriais do maracujá (*Passiflora edulis* var. *flavicarpa*, (sic.)) e maturação do fruto. *Pesq. agropec. bras. Ser. Agron.*, **9**, 65-69 (1974)
- 5) Gilmartin, A. J. : Post-fertilization seed and ovary development in *Passiflora edulis* Sims. *Trop. Agriculture*, **35**, 41-58 (1958)
- 6) Goto, B. : Passion fruit culture in Hawaii. *Univ. Hawaii Ext. Circ.*, **345**, 1-23 (1954)
- 7) Hussein, F. : Physiological studies on the growth and development of yellow passion fruit grown at Asswan, Egypt. *Beitr. Trop. Subtrop. Landwirtschaft. U. Tropenveterinärmed*, **10**, 153-158 (1972)
- 8) Ishihata, K. : On the development of the fruit and behavior of flower organs in purple passion fruit (*Passiflora edulis* Sims). *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.*, **5**, 1-7 (1961)
- 9) 石畑清武：紫果物時計草の花の形態と結果に関する研究。鹿大農学術報告, No. **31**, 25-31 (1981)
- 10) 石畑清武：紫果物時計草の受精に関する研究。受粉処理した柱頭数が結果率ならびに果実品質に及ぼす影響。鹿大農学術報告, No. **36**, 53-56 (1986)

- 11) 石畑清武・林 満・池田三雄：紫果物時計草の人工受粉による結果率および果実品質の向上. 鹿大農学術報告, No. 34, 9-16 (1984)
- 12) 片山義勇・斎藤泰治・重山俊男：暖地に於ける新導入作物としての果物時計草. 宮大農研時報, 5, 18-28 (1959)
- 13) Knight, R. J. and Winters, H. F. : Effects of selfing and crossing in the yellow passion fruit. *Proc. Fla. State Hort. Soc.*, 76, 345-347 (1963)
- 14) Kuhne, F. A. : Cultivation of granadillas. *Farming S. Africa*, 43, 29-32 (1968)
- 15) Nishida, T. : Pollination of the passion fruit in Hawaii. *J. Econ. Entom.*, 51, 146-149 (1958)
- 16) Raju, M. V. S. : Embryology of the *Passifloraceae*. I. Gametogenesis and development of *Passiflora calcarata* Mast. *J. Ind. Bot. Soc.*, 35, 126-138 (1956)
- 17) 重山俊男・村上八郎：暖地産熱帯果物の品質と利用に関する研究. 宮大農研時報, 11, 296-311 (1965)
- 18) Torres, M. R. and Giacometti, D. C. : Comportamiento del "maracuya" (*Passiflora edulis* var. *flavicarpa* Deneger (sic.)) baja las condiciones del Valle del Cauca. *Agricultura Trop.*, 22, 247-254 (1965)
- 19) Vallini, P. C. : Studies on the flowering period of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg.) in the region of Jaboticabal, São Paulo. *Acta Horticulturae*, 57, 233-236 (1976)
- 20) Whittaker, D. E. : Passion fruit ; agronomy, processing and marketing. *Trop. Sci.*, 14, 59-77 (1972)
- 21) 弥富忠夫・石崎義人：パッションフルーツの開花結実に関する研究. 山口大農学報, 9, 991-996 (1958)

### Summary

The present studies were conducted to ascertain the morphological changes during the period from flowering up to the ripening of fruit, in purple passion fruit, *Passiflora edulis* Sims. The development of an aril and seeds were observed by using a light microscope and a scanning electron microscope. The results obtained were summarized as follows:

1. The growth of the fruit showed a single sigmoid pattern, being characterized by a remarkably rapid growth during the early stage.

2. The length and width of the fruit on the 21st day after flowering were noted to have reached the figures of 94.3% and 95.6% of the mature fruit size, respectively. Weight of the fruit on the 21st day after flowering increased to be 84.4% of the mature weight, reaching a maximum on the 49th day.

3. The length and width of seeds on the 21st day after flowering were noted to have become nearly equal to those at the time of ripening of the fruit. The weight of the seed showed a marked increase by the 21st day after flowering, reaching a maximum on the 49th day.

4. The aril developed out of the tissue of the funiculus at the base of the ovule. The initiation of the aril was observed on the 7th day after flowering. The length of the aril showed a marked increase from 14th day to the 28th day after flowering, reaching a maximum on the 42nd day. However, the weight of the aril gradually increased from the 21st day, reaching a maximum on the 56th day.

5. The length and width of the funiculus reached the maximum on the 35th day after flowering.

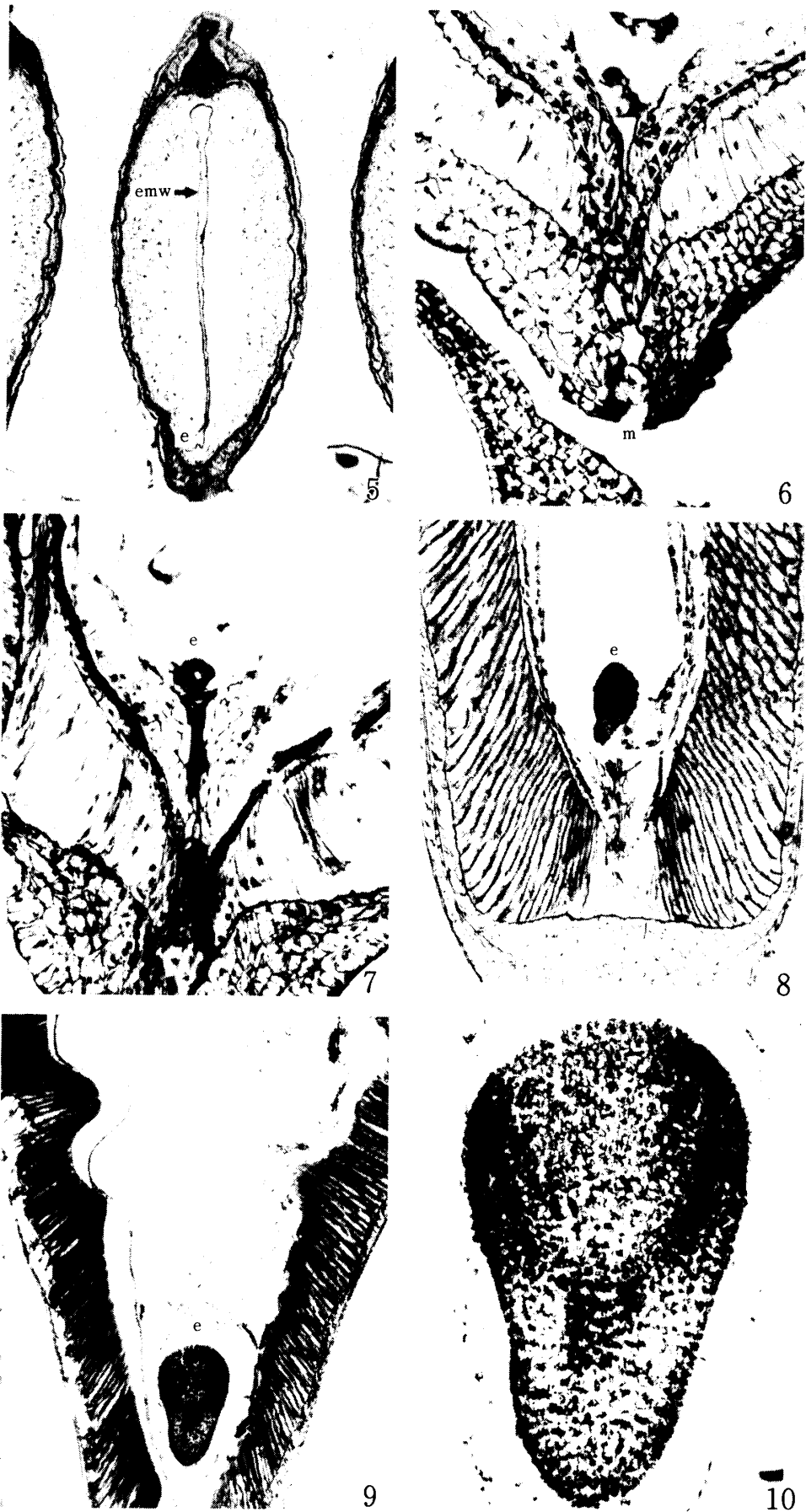
6. The embryo reached the 'four-cell-stage' to the 'eight-cell-stage' on the 14th day after flowering, reaching 'torpedo-shaped-stage' on the 21st day and 'heart-shaped-stage' on the 28th day. The endosperm remained in a free nuclear state until the 21st day after flowering while the formation of the cell wall of the endosperm was brought to completion by the 28th day.

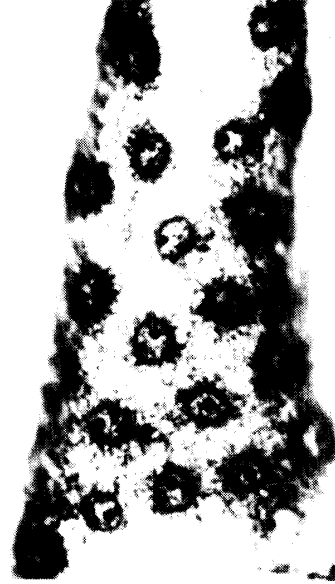
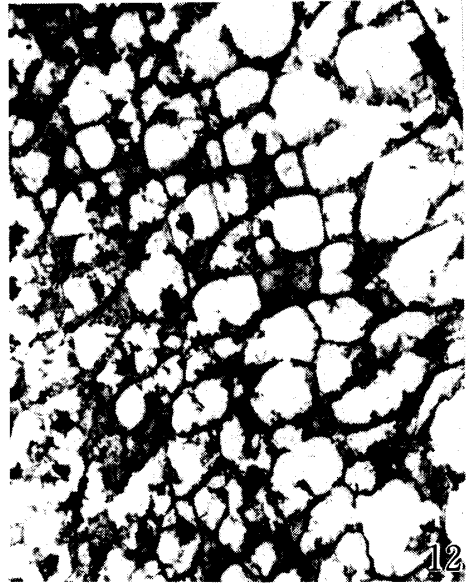
### Explanation of figures

- Fig. 5 Longitudinal section of seed 14 days after flowering.  $\times 20$ .  
 Fig. 6 Longitudinal section of micropylar region 14 days after flowering.  $\times 40$ .  
 Fig. 7 Longitudinal section of an ovule 14 days after flowering.  $\times 50$ .  
 Fig. 8 Longitudinal section of an ovule 21 days after flowering.  $\times 50$ .  
 Fig. 9 Longitudinal section of an ovule 28 days after flowering.  $\times 50$ .  
 Fig. 10 Longitudinal section of embryo 28 days after flowering.  $\times 150$ .  
 Fig. 11 Ovule 28 days after flowering.  $\times 60$ .  
 Fig. 12 Magnified version of Fig. 11 showing endosperm 28 days after flowering.  $\times 180$ .  
 Fig. 13 Longitudinal section of embryo and seed coat 28 days after flowering.  $\times 50$ .  
 Fig. 14 Free nucleus in endosperm 21 days after flowering.  $\times 180$ .  
 Fig. 15 Cross section of ovary on the flowering day.  $\times 25$ .  
 Fig. 16 Ovules on the flowering day.  $\times 90$ .  
 Fig. 17 Longitudinal section of ovule on the flowering day.  $\times 90$ .  
 Fig. 18 Ovule 7 days after flowering, showing an initiation of aril.  $\times 40$ .  
 Fig. 19 Ovule and funiculus 7 days after flowering.  $\times 100$ .  
 Fig. 20 Ovule 14 days after flowering.  $\times 20$ .  
 Fig. 21 Longitudinal section of micropylar region 14 days after flowering, showing aril development.  $\times 40$ .  
 Fig. 22 Aril 14 days after flowering.  $\times 40$ .  
 Fig. 23 Magnified showing of aril ( Fig. 22 ) 14 days after flowering.  $\times 300$ .  
 Fig. 24 Ovule 21 days after flowering.  $\times 8$ .  
 Fig. 25 Aril 21 days after flowering.  $\times 50$ .  
 Fig. 26 Ovule 28 days after flowering, showing the complete coverage of ovule by aril.  $\times 6$ .  
 Fig. 27 Longitudinal section of seed coat and aril 28 days after flowering.  $\times 50$ .  
 Fig. 28 Aril 28 days after flowering.  $\times 50$ .  
 Fig. 29 Longitudinal section of aril 14 days after flowering.  $\times 80$ .  
 Fig. 30 Longitudinal section of aril 28 days after flowering.  $\times 80$ .  
 Fig. 31 Longitudinal section of aril 35 days after flowering.  $\times 100$ .  
 Fig. 32 Magnified showing of aril ( Fig. 31 ) 35 days after flowering.  $\times 120$ .  
 Fig. 33 Longitudinal section of lower portion of aril 35 days after flowering. Ovule was completely covered with aril which was full of juice.  $\times 8$ .  
 Fig. 34 Juice sac 63 days after flowering.  $\times 6$ .  
 Fig. 35 Juice sac 70 days after flowering.  $\times 6$ .  
 Fig. 36 Seed coat 28 days after flowering.  $\times 14$ .  
 Fig. 37 Development of seed and aril, from left to right ; 0, 7, 14, 21, 28, 35, 42, 49, 56, 63, and 70 days after flowering.

#### Abbreviation :

a : aril, alb : albumen, e : embryo, en : endosperm, emw : embryosac wall, es : embryosac, ii : inner integument, in-s : seed side, in-f : funiculus side, m : micropyle, n : nucellus, oi : outer integument, out : out side, s : seed, sc : seed coat, v : vascular bundle.





13

14



15

16



