

秋色アジサイの発色機構

栃木県農業試験場
小玉 雅晴

はじめに

「秋色アジサイ」と聞いて、何色のアジサイをイメージするだろうか。一般的にアジサイは初夏に開花し、梅雨の季節を彩る日本を代表する花である。開花時の花は、装飾花と呼ばれる肥大化したがつ片が赤色、桃色、紫色、青色などに発色する。初夏に発色したがつ片（以下、夏色）は、経時的に緑色に変化し、さらに秋にかけて緑色に重ねて再び赤色や紫色に変化する（図-1）。このように、秋季に再び赤色や紫色が発色し、さらに緑色と混ざり合った複雑なグラデーションを呈したものを「秋色アジサイ」、または「アンティークアジサイ」と呼んでいる。その印象的な花色の特徴から、切り花はもちろんドライフラワーとしても流通し、フラワーアレンジメント、リース、スワッグなどに利用され人気が高まっている。

アジサイの夏色の花色を担う主要色素は、赤色、紫色および青色のいずれも同じアントシアニン色素のデルフィニジン3-グルコサイドである

(Asen *et al.* 1956)。一方、秋色アジサイの花色（以下、秋色）は、カメレオンアジサイ (*Hydrangea macrophylla* cv. Hovaria™ ‘Homigo’) の赤色の花色変化に伴う色素発現の研究から、夏色とは異なり、シアニジン系アントシアニンが担うことが報告されている (Yoshida *et al.* 2008)。そこで筆者らは、秋色でも異なる色調に発色した品種・系統について、花色変化の特徴や色素合成に関わる発色機構について調査した。本稿では、これらの結果をもとに、秋色の花色発現の特徴および夏色と秋色の発色機構の関連性について述べる。

1. 秋色の発現様式

アジサイの装飾花がつ片の経時的な花色変化の観察において、初夏に開花した夏色のがつ片は、7月頃に退色するとともに緑色に変化し、その後9月から10月にかけて緑色が消えないまま秋色を発色した（図-1）。夏色で赤色、紫色、青色などに発色した11品種・系統の秋色の花色は、それぞれ赤色、赤紫色、青紫色に発色した（図-2）。

秋色の発色は、がつ片の外縁部から

始まり、内側より外側の方が濃くなった（図-1C）。特に花房内部のがつ片は、外縁部がわずかに秋色を発色するが、がつ片全体には発現せず緑色が多く残る複色を示した（図-2）。また、がつ片が重なり合った部分は、緑色のまま秋色は発現せず、八重咲き品種で顕著に認められた（図-3）。夏色でがつ片の外縁部が白色模様になる覆輪品種の秋色への変化では、外縁部が緑色から赤色に発色し、着色が認められた（図-4）。

夏色では花房全体の装飾花がつ片が一樣に発色するが、秋色では花房内部のがつ片が発色しない現象が見られた。アジサイと同様にノリウツギは、秋色の変化がみられるが、秋色の発色には日平均 15,000 lx 以上の照度、および $0.300 \text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2}$ 以上の紫外線が必要であることを示している（穴澤ら 2021）。アジサイにおいても色素発現に光要求性を有するが、夏色と秋色では発色に必要な光量、波長が異なると考えられる。

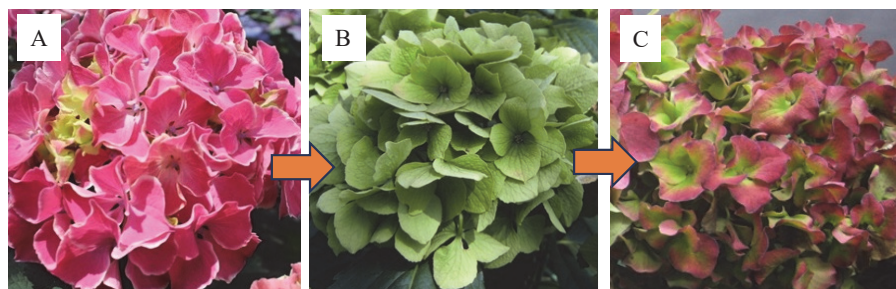


図-1 アジサイ「フラウヨシミ」の花色の季節変化
(A) 夏色ステージ、(B) 緑色ステージ、(C) 秋色ステージ。小玉ら (2022) を改変。



図-2 様々な花色の秋色アジサイ

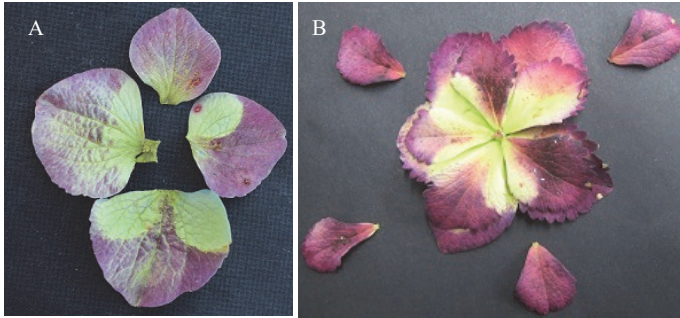


図-3 がく片部位による秋色発色の違い
(A) 一重咲き, (B) 八重咲き。小玉ら 2022 より転載。

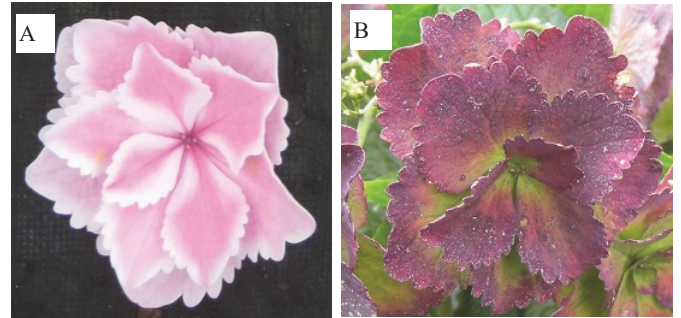


図-4 覆輪品種「きらきら星」の夏色と秋色の着色の違い
(A) 夏色, (B) 秋色。小玉ら 2022 より転載。

また、夏色では白色の覆輪品種のがく片の外縁部も、秋色では着色が認められた現象は、他の覆輪品種の観察においても同様に認められた。ペチュニアでは、覆輪形成においてアントシアニンの生合成遺伝子 *CHS* の転写後抑制が関与することが報告されている (Morita *et al.* 2012)。アジサイの夏色の覆輪形成についても同様に転写後抑制の仕組みが関与していると推測される一方で、秋色の発色ではこのような制御が機能していないと考えられる (小玉ら 2022)。

2. 秋色がく片の細胞構成と色彩

秋色を発色した赤色品種・系統のがく片は、赤色の濃淡の異なる細胞で構成されていた (図-5A)。また、赤紫色および青紫色系統のがく片は、赤色から青紫色の色調と濃淡の異なる細胞で構成されていた (図-5B, C)。赤紫色系統に比べて、青紫色系統のがく片の細胞は、赤色の細胞の割合が低い一方で、色の濃い細胞の割合が高かった。

異なる秋色の色調に発色したのがく片の色相角は、赤色の6品種・系統が $0^{\circ} \sim 19^{\circ}$ 、赤紫色の3系統は $-17^{\circ} \sim -28^{\circ}$ 、青紫色の2系統は $-20^{\circ} \sim -48^{\circ}$ の範囲であった (表-1)。また、明るさを表す L^* 値は、赤色品種・系統が赤紫色および青紫色系統より高い値を示した。

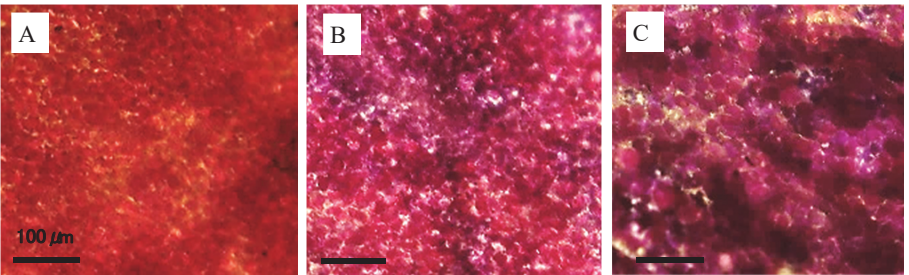


図-5 秋色ステージに発色した花房 (上) とがく片細胞の顕微鏡写真 (下)
(A) 赤色品種「フラウヨシミ」、(B) 赤紫色系統「HH6」、(C) 青紫色系統「HH11」。小玉ら 2022 を改変。

がく片の吸収スペクトルは、赤色品種・系統が $538 \sim 540 \text{ nm}$ 、赤紫色系統が $538 \sim 546 \text{ nm}$ 、青紫色系統が $554 \sim 565 \text{ nm}$ に吸収極大を示した (図-6)。赤紫色のがく片には赤色と青紫色の細胞が混在することで、吸収スペクトルも赤色と青紫色のがく片の特徴を合わせたパターンとなったと考えられる。また、全ての花色の品種・系統に共通して 440 nm 付近と 680 nm 付近に小さな吸収極大を示したが、これらは共存する緑色の発現に寄与するクロロフィルとカロテノイドによるものと考えられる。

3. 秋色の色素成分の特徴

秋色を発色したのがく片搾汁液の pH は、赤色品種・系統は $4.7 \sim 4.9$ 、赤紫色系統が $4.8 \sim 4.9$ 、青紫色系統が $5.1 \sim 5.2$ であった (表-2)。がく片の pH と色彩には相関は認められなかった。

これらのがく片の色素組成を調査したところ、主にシアニジン 3- サンピオサイド、シアニジン 3- ラシロサイドの2種類の主要アントシアニンが含まれていた。これ以外に3種類

表-1 秋色がく片の色彩および吸収極大波長

品種・系統	夏色	秋色	色彩値 ²			色相角 (°)	吸収極大波長 (nm)
			L*	a*	b*		
ピーチ姫	ピンク	赤	37.0 ± 2.3 ab ^y	41.5 ± 1.8 a	11.4 ± 0.4 a	15	539
Baudensee	ピンク	赤	43.1 ± 1.5 a	33.2 ± 1.4 b	7.1 ± 1.0 b	12	538
フラウヨシミ	赤	赤	30.2 ± 1.0 cd	40.1 ± 0.6 a	12.4 ± 0.9 a	17	539
フラウヨシコ	赤ピンク	赤	28.8 ± 0.8 cde	32.5 ± 2.1 b	11.0 ± 0.8 a	19	539
HH13	赤ピンク	赤	31.1 ± 0.9 bcd	30.9 ± 1.1 b	3.4 ± 0.5 c	6	539
城ヶ崎	赤ピンク	赤	33.4 ± 0.7 bc	31.1 ± 0.8 b	-0.2 ± 0.8 cd	0	538
HH2	紫	赤紫	26.0 ± 2.0 de	12.5 ± 0.9 cd	-3.8 ± 0.6 de	-17	546
HH20	紫	赤紫	25.1 ± 1.0 de	15.9 ± 0.6 c	-8.4 ± 0.8 fg	-28	544
HH6	青紫	赤紫	25.9 ± 0.6 de	13.7 ± 1.7 cd	-5.5 ± 0.4 ef	-22	553
HH12	青紫	青紫	22.7 ± 0.6 e	10.8 ± 0.6 cd	-4.0 ± 0.7 e	-20	562
HH11	青紫	青紫	27.2 ± 0.6 de	9.6 ± 0.5 d	-10.8 ± 0.7 g	-48	565

² 平均値 ± 標準誤差 (n=3)。^y Tukey多重比較により異符号間に1%水準で有意差あり。小玉ら2022より転載。

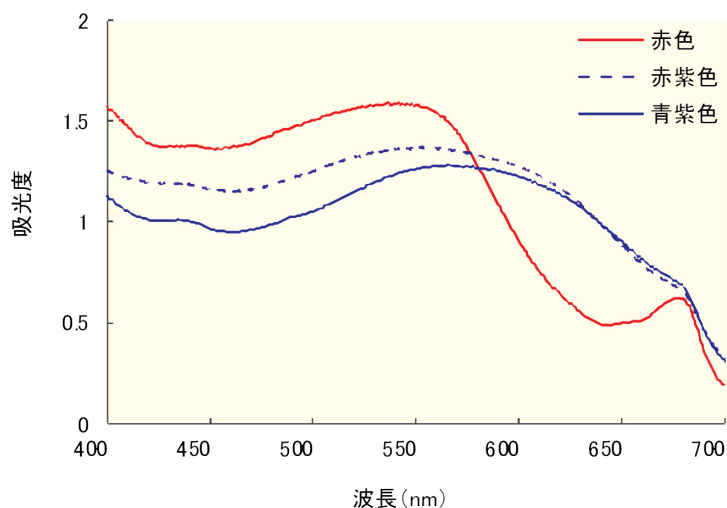


図-6 秋色がく片の吸収スペクトル
赤色品種「フラウヨシミ」、赤紫色系統「HH6」、青紫色系統「HH11」。小玉ら2022より転載。

の微量アントシアニンとして、デルフィニジン3- サンプビオサイド、デルフィニジン3- グルコサイド、シアニジン3- グルコサイドで構成されていた。がく片の総アントシアニン含量およびアントシアニン組成と色彩の間には関連が認められなかった(図-7)。

アントシアニンの発色に影響を与える色素関連物質として、5-O- カフェオイルキナ酸、3-O- カフェオイルキナ酸、およびアルミニウムイオンの含量との関連を調査した。5-O- カフェオイルキナ酸含量は、赤色品種・系統が0.18 ~ 4.19 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW, 赤紫色系統が0.56 ~ 1.87 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW, 青紫色系統は1.05 ~ 1.28 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FWであった(図-7)。5-O- カフェオイルキナ酸含量と色彩

表-2 秋色がく片のpHおよびアントシアニン含量

品種・系統	pH ²	シアニジン3-	シアニジン3-	シアニジン3-	総アントシアニン ² ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)
		サンプビオサイド ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)	ラシロサイド ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)	グルコサイド ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)	
ピーチ姫	4.9 ± 0.0	1.78	0.17	0.00	2.04 ± 0.23 a ^y
Baudensee	4.9 ± 0.0	0.10	0.15	0.05	0.30 ± 0.03 d
フラウヨシミ	4.8 ± 0.1	0.48	0.03	0.17	0.69 ± 0.87 cd
フラウヨシコ	4.9 ± 0.0	1.62	0.19	0.09	1.94 ± 0.12 a
HH13	4.7 ± 0.1	0.90	0.08	0.00	1.21 ± 0.10 bc
城ヶ崎	4.9 ± 0.0	0.15	0.01	0.00	0.18 ± 0.03 d
HH2	4.9 ± 0.0	1.03	0.02	0.00	1.12 ± 0.12 bc
HH20	4.8 ± 0.0	1.54	0.23	0.14	1.99 ± 0.30 a
HH6	4.9 ± 0.0	1.32	0.15	0.00	1.51 ± 0.15 ab
HH12	5.2 ± 0.0	0.54	0.05	0.00	0.66 ± 0.01 cd
HH11	5.1 ± 0.1	0.73	0.07	0.00	1.19 ± 0.04 bc

² 平均値 ± 標準誤差 (n=3)。^y Tukey多重比較により異符号間に1%水準で有意差あり。小玉ら2022より転載。

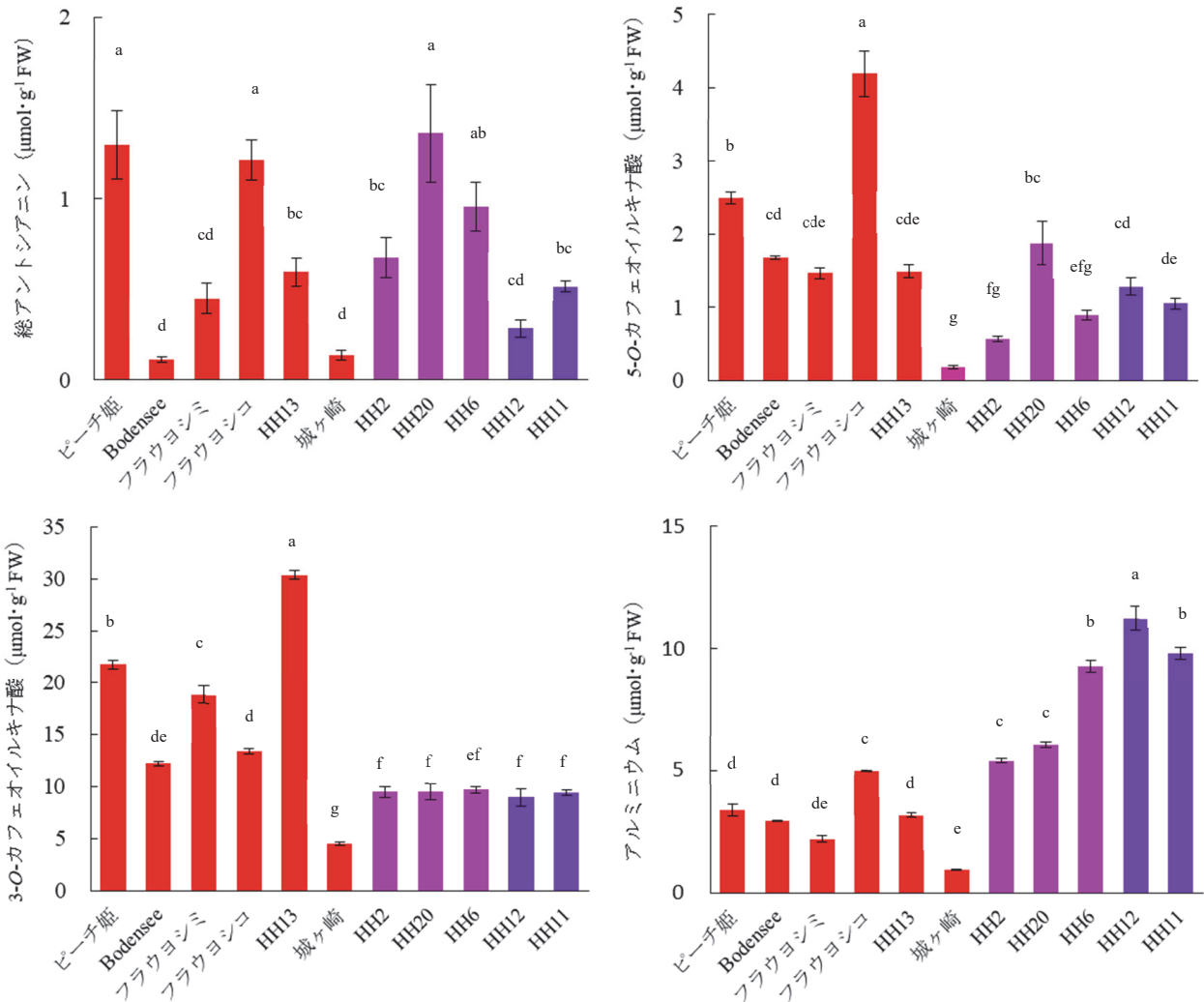


図-7 秋色の色素関連成分含量

図中縦線は標準誤差を示す (n=3)。また、異なるアルファベット間には Tukey 多重比較により 1%水準で有意差あり。小玉ら 2022 より転載。

の間には関連が認められなかった。また、3-O-カフェオイルクイナ酸含量は、赤色品種・系統の 4.51 ~ 30.37 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW に対し、赤紫色と青紫色系統は 9.37 ~ 9.65 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW であった (図-7)。赤紫色と青紫色のがく片に含まれる 3-O-カフェオイルクイナ酸含量は、「城ヶ崎」以外の赤色品種・系統のがく片における含量よりも少ない値を示した。さらに、アルミニウムイオン含量は、赤色品種・系統が 0.94 ~ 4.96 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW、赤紫色系統は 5.38 ~ 9.26 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW、青紫色系統は 9.80 ~ 11.24 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ FW であった (図-7)。青紫色系統は、赤色品種・系統および赤

紫色系統に比べてアルミニウムイオンの含量は有意に高い値を示した。

4. 秋色の発色に与える色素関連物質の影響

秋色は夏色と対応した花色発現が見られることから、夏色と秋色の発色機構の類似性を検討した。そこで、秋色の主要アントシアニンであるシアニジン 3- サンプビオサイド溶液と色素関連物質のアルミニウムイオン、3-O-カフェオイルクイナ酸、および 5-O-カフェオイルクイナ酸をそれぞれ混合し、発色との関係を調査した (図-8)。シアニジン 3- サンプビオサイドの溶液

の吸収極大は 531 nm を示し、赤色を呈した (図-8A, Ba)。シアニジン 3- サンプビオサイドとアルミニウムイオンを混合した溶液の吸収極大は 556 nm を示し、赤紫色を呈した (図-8A, Bb)。シアニジン 3- サンプビオサイドとアルミニウムイオンおよび 3-O-カフェオイルクイナ酸を混合した溶液の吸収極大は 561 nm を示し、青紫色を呈した (図-8A, Bc)。また、シアニジン 3- サンプビオサイドとアルミニウムイオンおよび 5-O-カフェオイルクイナ酸を混合した溶液の吸収極大は 568 nm を示し、青紫色を呈した (図-8A, Bd)。アルミニウムイオンを加えることで、アントシアニン

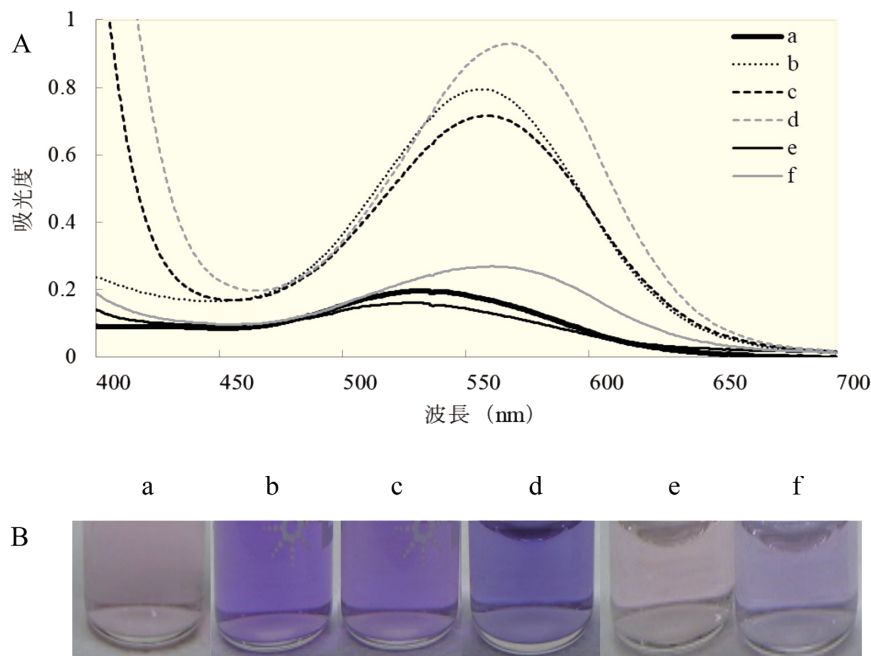


図-8 アントシアニン溶液に与える色素関連物質の影響
 溶液 pH 4.8, アントシアニンの濃度は 10 μM, 括弧の中の数値はシアニジン 3- サンプビオサイド, アルミニウムイオン, 3-*O*- カフェオイルキナ酸, 5-*O*- カフェオイルキナ酸の当量比を示す。(a) (1:0:0:0), (b) (1:5:0:0), (c) (1:5: 10:0), (d) (1:5:0:10), (e) (1:0:10:0), (f) (1:0:0:10)。小玉ら 2022 より転載。

含む溶液の吸収極大の値を長波長側に移動させて青色の色調が強くなるとともに、吸光度が増加し色が濃くなった(図-8A, B : a と b, e と c, f と d を比較)。

一方, シアニジン 3- サンプビオサイドと 3-*O*- カフェオイルキナ酸を加えた溶液の吸収極大は 528 nm で赤色を呈した(図-8Be)。シアニジン 3- サンプビオサイドと 5-*O*- カフェオイルキナ酸を加えた溶液の吸収極大は 561 nm で青紫色を呈した(図-8Bf)。5-*O*- カフェオイルキナ酸は 3-*O*- カフェオイルキナ酸に比べて溶液の吸光度を増加させ、青色の色調を強くする効果が認められた(図-8A, B : c と d, e と f を比較)。

夏色の主要色素であるデルフィニジン 3- グルコサイドとの混合では、5-*O*- カフェオイルキナ酸の異性体である 3-*O*- カフェオイルキナ酸は、このキレート阻害作用を持つ(Ito *et al.* 2009; 武田 2013)。従って、青

色の発色には 3-*O*- カフェオイルキナ酸の濃度が低い状態にある必要がある(Ito *et al.* 2009; Takeda *et al.* 1985; Yoshida *et al.* 2003; 2009)。秋色の主要色素であるシアニジン 3- サンプビオサイドとの反応においても同じ作用があることが示唆された。

アルミニウムイオン, および 5-*O*- カフェオイルキナ酸は、いずれも主要アントシアニンであるシアニジン 3- サンプビオサイド溶液に対して、青色の色調を強めるとともに、吸光度を増加させて色を濃くする効果が示された。また、これらの効果はアルミニウムイオンと 5-*O*- カフェオイルキナ酸を混合した場合に最も強く発現するという夏色と同様の効果が確認された(Kondo *et al.* 2005; Kodama *et al.* 2016; 小玉ら 2022)。秋色の色調とがく片に含まれる化合物の組成の特徴として、3-*O*- カフェオイルキナ酸の含量は、赤紫色と青紫色がく片で赤色がく片に比べて少ない傾向があり、夏

色と同様に含量と青色の色調に負の関係が示された。一方で、赤色および赤紫色のがく片に比べて青紫色のがく片のアルミニウムイオンの含量が高かったことで、夏色では無関係だったアルミニウムイオンの含量と青色の色調の発現に正の関係が示された。

まとめ

アジサイの秋色の色調には、赤色、赤紫色、青紫色などがあり、夏色と対応した花色発現が見られた一方で、アントシアニンの構造, および生合成における光要求性および部位特異性といった色素生合成の制御機構が夏色とは異なることが示唆された。アジサイの装飾花を形成するがく片では、夏色から秋色までの月単位の時間経過において、花卉状の形態から葉状への形態的、機能的変化が生じ、色素生合成の制御機構も変化することが推察された。

秋色における青紫色の色調の発現は、夏色と同様にアントシアニンと補助色素である 5-*O*- カフェオイルキナ酸によるアルミニウムイオンのキレート構造の形成によることが示唆された。夏色の発色に関しては、細胞内に吸収されたリン酸が 3-*O*- カフェオイルキナ酸と同様にアントシアニンとアルミニウムのキレート結合を阻害し、赤色を安定化させる役割をもつことがわかってきた(Kodama ら 2016)。秋色の発色においても、赤色の色調の発現には、このキレート構造の形成を阻害する 3-*O*- カフェオイルキナ酸の

濃度が高いこと、およびリン酸などの化合物が関与していると推察される。このように、秋色のがく片では、夏色と類似の発色機構が機能することで、各品種で夏色と相関をもった色調が発色すると考えられる。

秋色アジサイの切花需要は増加傾向であるが、そのほとんどはオランダ、ニュージーランド、南米からの輸入である。いずれの産地もオランダで切花用に育種された品種を生産し、日本に向けて周年輸出されている（北村2023）。日本での生産が少ない理由として、高温多湿の気候が大きな要因になっていると考えられる。開花から秋色の発色までには梅雨時期の高湿度、その後は、湿度に加えて高温と強光により装飾花が傷みやすい。そのため、露地栽培では病害の発生、施設栽培ではそれに加え、ハダニなどの虫害が発生しやすく、品質を維持するためには長期間の防除、栽培環境の調整など高い栽培技術が必要である。一方で、日本には多様なアジサイの素材が存在することから、日本の気候に合った切花用アジサイの品種開発が求められる。

さらに、秋色の発色機構の解明を進めることで、秋色アジサイの幅広い色彩の制御を可能にし、安定生産のための技術開発に貢献できると考える。秋色アジサイが、新たな花き商材としての価値と魅力を高め、マーケットの拡大に繋がることを期待したい。

参考文献

- 穴澤拓未ら 2021. 遮光, 紫外線および夜温がノリウツギの花色変化に及ぼす影響. 園学研 20 (4), 445-453.
- Asen, S. *et al.* 1956. Anthocyanin and other phenolic compounds in red and blue sepals of *Hydrangea macrophylla* var. Merveille. Proc. Am. Sot. Hort. Sci. 69, 561-569.
- Ito, D. *et al.* 2009. Chemical studies on different color development in blue- and red-colored cells of *Hydrangea macrophylla*. Biosci. Biotechnol. Biochem. 73, 1054-1059.
- 北村嘉邦 2023. 最新農業技術花卉 vol. 15, 農文協, 東京, 83pp.
- Kodama, M. *et al.* 2016. Analyses of coloration-related components in *Hydrangea* sepals causing color variability according to soil conditions. Hort. J. 85 (4), 372.
- 小玉雅晴ら 2022. 秋色アジサイがく片における色素合成と発色機構. 園学研 21 (1),

73-81.

- Kondo, T. *et al.* 2005. Essential structure of co-pigment for blue sepal-color development of hydrangea. Tetrahedron Lett. 46, 6645-6649.
- Morita, Y. *et al.* 2012. Tandemly arranged chalcone synthase A genes contribute to the spatially regulated expression of siRNA and the natural bicolor floral phenotype in *Petunia hybrida*. Plant J. 70, 739-749.
- Takeda, K. *et al.* 1985. Blueing of sepal colour of *Hydrangea macrophylla*. Phytochemistry 24, 2251-2254.
- 武田幸作 2013. 植物色素フラボノイド. 文一総合出版, 東京, 45-270 pp.
- Yoshida, K. *et al.* 2003. Sepal color variation of *Hydrangea macrophylla* and vacuolar pH measured with a proton-selective microelectrode. Plant Cell Physiol. 44, 262-268.
- Yoshida, K. *et al.* 2008. Change of color and components in sepals of chameleon hydrangea during maturation and senescence. Phytochemistry 69, 3159-3165.
- Yoshida, K. *et al.* 2009. Blue flower color development by anthocyanins: from chemical structure to cell physiology. Nat. Prod. Rep. 26, 884-915.