

# 「モモの果実軟化におけるエチレンとオーキシンの影響 — 硬肉モモを使った研究から」

(独) 農業・食品産業技術総合研究機構 果樹研究所 主任研究員 立木美保

## 1. はじめに

「白鳳」や「あかつき」など我が国で一般に栽培されているモモは、収穫後に果肉が急激に軟化し、消費者が口にする際にはモモ特有のとりとした軟らかな肉質となる。反面、日持ち性は極めて低く、押し傷等もつきやすいことから流通過程で廃棄される果実も多く、軟化制御技術はモモにおける重要な研究開発目標の一つとなっている。一方、モモには硬肉と呼ばれるタイプがあり、我が国では「おどろき」、「まなみ」などが少量ながら生産されている。硬肉モモは、成熟に伴う果皮色の変化、糖度の上昇、減酸などは一般的な品種と同様に進行するにもかかわらず、果肉は収穫後もほとんど軟化せず、硬いままのため、「カリカリモモ」などの呼称で販売されている。近年、このような特異的な性質を持つ硬肉モモを用いた研究が進展し、モモの果実軟化におけるエチレンとオーキシンの役割が明らかになってきた。

## 2. モモ果実の軟化におけるエチレンの影響

収穫後に急激に軟化する一般的なモモでは軟化と同時にエチレン生成量の急激な増加が認められる。一方、硬肉モモでは収穫後もエチレン生成量の増加が起こらず、軟化しないが(Haji et al., 2001), エチレンと同様な生理作用を有するプロピレンを人為的に処理すると一般的な

モモと同様に軟化する(図-1)。これらのことから、モモ果実の収穫後に見られる急激な軟化にはエチレンが関与しており、硬肉モモはエチレンに対する感受性、果肉が軟化する能力ともに正常に有しているが、成熟に伴うエチレン生成量の増加が生じないために軟化しないものと考えられる。

生体内において、エチレンはアミノ酸の一種であるメチオニンから、S-アデノシルメチオニン(SAM), 1-アミノシクロプロパンカルボン酸(ACC)を経て合成される。通常、植物の組織内にはSAMが大量に存在し、ACCから

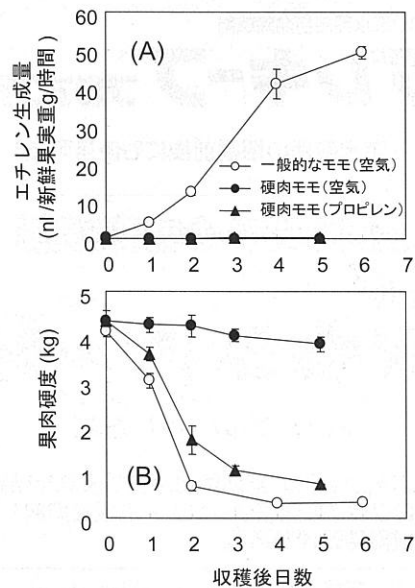


図-1 エチレン生成量(A)と果肉硬度(B)の変化

エチレンを合成する ACC 酸化酵素の活性は比較的安定しているが、SAM から ACC を合成する ACC 合成酵素は容易に活性を失うため、ACC 合成酵素が植物体におけるエチレン生成を決定する重要な鍵と考えられている。硬肉モモでも ACC を処理すると自らエチレンを生成し軟化することから、ACC 合成酵素に問題が生じている可能性が考えられた (Haji et al., 2003)。そこで、著者らはモモから ACC 合成酵素遺伝子 (*PpACSI*) を単離して解析したところ、一般的なモモ果実では収穫後に *PpACSI* の発現量が増加したのに対し、硬肉モモでは本遺伝子の発現が抑制されていた。これらのことから、硬肉モモでは ACC 合成酵素遺伝子の発現が抑制されているためにエチレン生成が起こらないことが明らかとなった。一般的にエチレンは葉などに傷を与えた時にも生成されるが、硬肉モモであっても、傷害を与えた葉においては *PpACSI* が誘導され、エチレンも生成される。したがって、硬肉モモの成熟果実におけるエチレン生成の抑制は、*PpACSI* 遺伝子の欠損によるものではなく、果実成熟に伴う発現が特異的に抑制されているためと考えられる (Tatsuki et al., 2006)。

### 3. モモ果実の軟化におけるオーキシンの影響

#### 3-1. DNA マイクロアレイ法による遺伝子の網羅的解析

硬肉モモでは、*PpACSI* の成熟に伴う発現のみが抑制されていることから、成熟に伴う本遺伝子の発現を特異的に制御する原因因子 (例えば、遺伝子発現を制御する転写制御因子のようなもの) に変異等が生じている可能性が考えられた。そこで、モモの成熟過程において発現する遺伝子を DNA マイクロアレイ法により網羅

的に解析し、*PpACSI* と類似した発現パターンを示すものを選抜した。それらの遺伝子の中に、想定していたような原因因子は見出せなかったが、オーキシンによって発現が誘導されることが知られている遺伝子が多く含まれていた。このことから、モモ果実ではオーキシンが成熟に伴う *PpACSI* の発現を制御することで、エチレン生成や果肉軟化に関与している可能性が高いものと推測される (Tatsuki et al., 2013)。

植物におけるオーキシンの作用は極めて多様であり、発生、発芽から生長、花芽形成などの生理現象における内在性の情報因子として働くだけでなく、光、重力といった環境刺激に対する応答因子としても重要な役割を果たすことが良く知られているが、果実成熟に関与している可能性を示す知見も得られている。モモに限定してみても、果実成熟期におけるエチレン生成量の増加が内生の天然オーキシンであるインドール酢酸 (IAA) の増加と一致すること (Tonutti et al., 1991)、モモ果肉ディスクにオーキシン処理をするとエチレン生成が起こること (Ohmiya, 2000) 等の知見が報告されている。また、近年、モモ DNA マイクロアレイの解析から、成熟期にオーキシン誘導性遺伝子の発現が増加することも示されている (Trainotti et al., 2007)。

#### 3-2. モモ果実における内生オーキシン量の変化

硬肉モモの成熟果実におけるエチレン生成および軟化の抑制にオーキシンが関与している可能性が考えられたため、モモの果実生育期間中の内生 IAA 量の変化を一般的なモモである「あかつき」と硬肉モモの「まなみ」について調査した。

モモ果実の生育ステージは果実の生長速度等

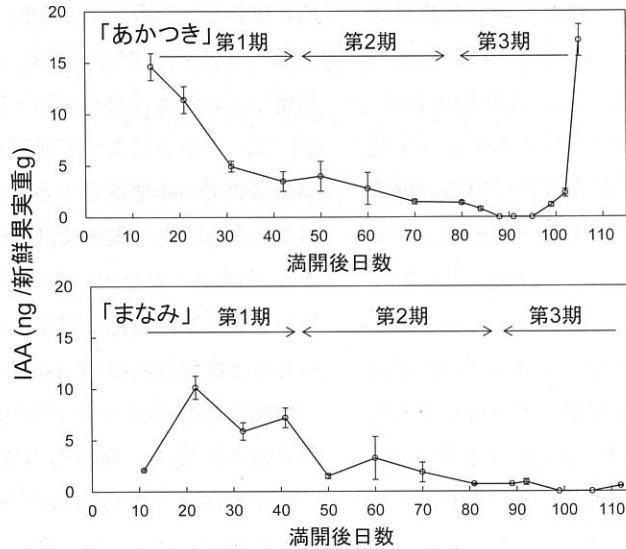


図-2 果実生育期間中の IAA 量の変化

の違いから、3段階に分けることができる(図-2)。第1期は細胞分裂が盛んに起き、細胞肥大が著しい時期である。第2期は、核が硬化する硬核期と呼ばれる期間で、果実の生長速度はやや遅くなる。第3期は、再び細胞肥大が起こる時期であり、肥大を続けながらやがて成熟期を迎える。「あかつき」の果実新鮮重量当たりの IAA 量は、果実の生育に伴い徐々に減少し、収穫適期の2週間ほど前には検出限界値以下となった。そのような状態が数日続いた後、IAA量は増加し始め、収穫適期直前には急激に増加し、収穫適期には10～15 ng / g 果実重に達した。一方、「まなみ」では、発育初期に急激に増加した後、徐々に減少した。「あかつき」とは異なり収穫期に達しても IAA 量の急激な増加は認められず、収穫適期の果実においても IAA 量は0.5 ng / g 果実重にとどまった。別の硬肉品種である「おどろき」でも、収穫適期の果実における IAA 量は「まなみ」と同程度であった。このように、IAA 量が一般的なモモでは成熟期に増加するのに対し、硬肉モモで

は成熟期に達しても増加しないことから、硬肉モモのエチレン生成および軟化抑制にはオーキシンが関与している可能性が高いと考えられる(Tatsuki et al., 2013)。

### 3-3. オーキシン処理がモモ果実の成熟に及ぼす影響

モモ果実におけるエチレン生成および軟化とオーキシンとの関係をより明確にするために、果実にオーキシン剤を塗布する試験を行った。

一般的なモモである「あかつき」を収穫適期の10日前(エチレン生成量が上昇する前)に収穫し、合成オーキシン剤である1-ナフチル酢酸(NAA)をスプレー処理した後に貯蔵したところ、処理濃度が高いものほどエチレン生成量が増加し軟化した。この時、*PpACS1* や軟化関連酵素の一つであるポリガラクトクトロナーゼ遺伝子(*PpPG2*)の発現量もNAAの処理濃度が高いほど増加した。一方、硬肉モモである「まなみ」と「おどろき」の成熟果実にNAAを処理したところ、「あかつき」と同様に*PpACS1*

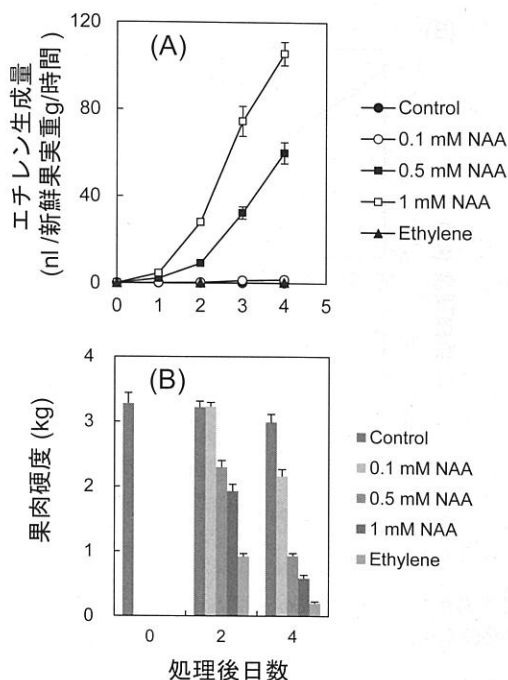


図-3 「まなみ」にNAAまたはエチレンを処理した時のエチレン生成量(A)と果肉硬度(B)の変化

が誘導され、エチレン生成が起こり、軟化した(図-3)(Tatsuki et al., 2013)。これらの結果から、成熟期のモモ果実では、硬肉モモも含め、オーキシンによってエチレン生成が誘導され、それに伴い果肉が軟化することが明らかとなった。

### 3-4. アンチオーキシン剤処理がモモ果実の成熟に及ぼす影響

一般的なモモでは、収穫適期直前に内生オーキシン量が急増すること、また早採りした果実でも人為的にオーキシンを処理するとエチレン生成が誘導され、軟化することから、成熟に伴う様々な生理変化においてオーキシンが重要な役割を果たしているものと考えられる。そこで、一般的なモモを用いて、収穫前の果実にオーキシン作用阻害剤(アンチオーキシン剤)であ

るa-(phenylethyl-2-one)-IAA(PEO-IAA)を処理する試験を行った。PEO-IAAは、オーキシン受容体タンパク質のオーキシン結合部位に結合することで、オーキシンによって引き起こされる植物の様々な反応を阻害する(Hayashi et al., 2008, 2012)。処理果実を収穫適期に収穫したところ、無処理の果実に比べ、エチレン生成量は少なく、果肉硬度は高い傾向を示した。また、*PpACS1*や*PpPG2*の発現量も処理果実で少なかった。この結果から、一般的なモモにおける成熟に伴うエチレン生成および軟化は内生オーキシンによって制御されている可能性が高いものと考えられる(Tatsuki et al., 2013)。

### 4. モモの軟化におけるオーキシンとエチレンとの関係

一般的なモモでは、収穫後にエチレン生成量が増加するとともに、ポロガラクチュロナーゼ(PG)等細胞壁を代謝・修飾する酵素の遺伝子発現が増加し、軟化する。また、硬肉モモも、収穫した果実にエチレンを処理すると、処理濃度が高いほど細胞壁の代謝・修飾に関わる遺伝子の発現が増加し、著しく軟化する(Hayama et al., 2006)。このような収穫後に見られる急激な軟化はエチレンによって引き起こされるが、ここまで述べてきたように、エチレン生成はオーキシンによって制御されている可能性が高い。硬肉モモでは、成熟後期に達してもオーキシンが増加しないためにエチレン生成が誘導されず、軟化が起こらないものと考えられる。

一方、モモ果実は生育の第3期に入ると急激に肥大するとともに、緩やかに軟化する。このような傾向は収穫後に急激な軟化が見られない硬肉モモでも同様であり、収穫期には果肉硬度が3~4 kgまで低下する。この時期は一般

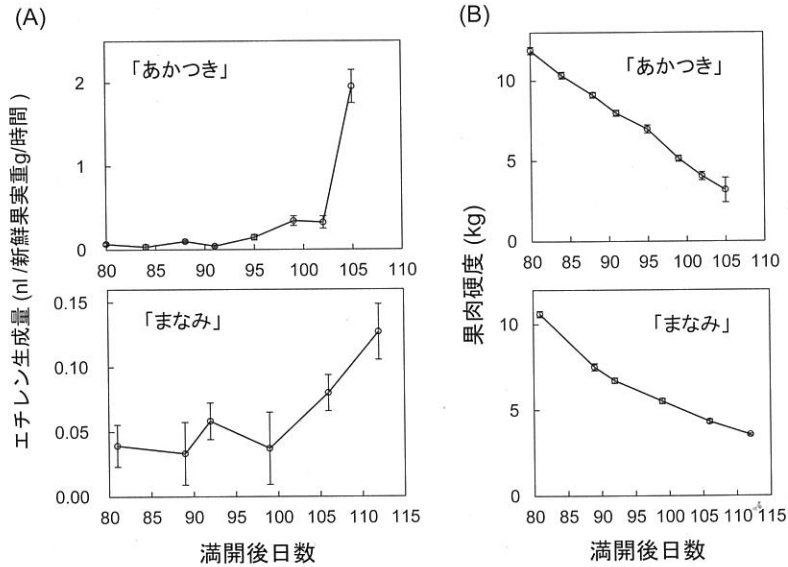


図-4 果実生育第3期以降における「あかつき」と「まなみ」のエチレン生成量(A)と果肉硬度(B)の変化

的なモモであってもエチレン生成量、IAA量ともに極めて低いことから(図-4)、このような緩やかな軟化は、収穫後の急激な軟化とは異なり、エチレンもオーキシシンも関与しないものと思われる。細胞壁を分解・修飾する酵素の遺伝子を対象としたモモ果実の成熟期における網

羅的な発現解析により、一部の遺伝子はエチレン生成量が増加する前から発現し、かつ転写はエチレンによって促進されることはなく、むしろ抑制されることが明らかにされている(Trainotti et al., 2003)。

以上のことから、モモ果実の軟化は2段階

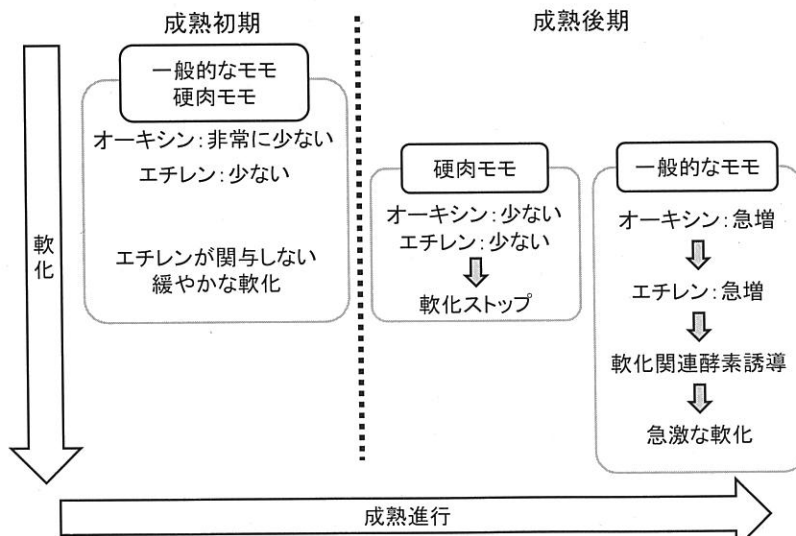


図-5 果実生育第3期以降におけるオーキシシンおよびエチレンと軟化との関係

に制御されており (Pressey et al., 1971), それぞれの段階におけるエチレンとオーキシンの影響を整理すると図-5のようにまとめられる。

## 5. 不溶質タイプのモモ

モモには、硬肉モモと同じように軟化しにくい不溶質と呼ばれるタイプの品種がある。本タイプの品種は加熱しても煮崩れしないため缶詰等の加工原料に使用され、「もちづき」等の品種が該当する。不溶質のモモは、硬肉のモモとは異なり成熟に伴いエチレン生成は増大する。従って、オーキシンも一般的なモモと同様に生成されると考えられる。不溶質のモモは軟化に関連した酵素の一つである PG 活性に異常があるため軟化しないことが明らかにされている。PG にはエンド型とエキソ型の 2 種類が存在し、一般的なモモは両タイプの活性を持っているが、不溶質はエンド型の PG 活性が欠如している (Pressey and Avants 1978)。両タイプの PG を正常に持つ通常の品種は「不溶質」に対して「溶質」と呼ばれる。なお、「まなみ」等の硬肉モモ品種は、エチレンを処理すると通常の品種と同様に軟化することから、PG 活性に関しては遺伝的に「溶質」と考えられる。

## 6. おわりに

硬肉モモは、収穫後もほとんど軟化せず、押し傷もつきにくいいため流通過程における取り扱いが容易なだけでなく、果実の廃棄率も低い。しかし、一般的なモモとは肉質がかなり異なり、万人向きとは言えないため生産量は限られている。硬肉モモは成熟に伴うオーキシン生合成が欠如しているだけで、オーキシンやエチレンに対する感受性や果肉軟化能力は正常である。このため、オーキシン処理することでエチレンを

生成させたり、エチレンを処理することにより人為的に軟化を制御することができる。品種や処理条件によっては果肉は軟化するものの粉質化するなどの問題もあるが、安定して好ましい肉質に軟化させ得る技術が確立できれば、輸出など長距離輸送を必要とする遠隔地での販売、需要に合わせた機動的な販売等を視野に入れた新たな付加価値の高い商材になり得るものと思われる。

## 参考文献

- Haji T, Yaegaki H, Yamaguchi M. 2001. Changes in ethylene production and flesh firmness of melting, nonmelting and stony hard peaches after harvest. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 70, 458-459.
- Haji T, Yaegaki H, Yamaguchi M. 2003. Softening of stony hard peach by ethylene and the induction of endogenous ethylene by 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC). *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. 72, 212-217.
- Hayama H, Shimada T, Fuji H, Ito A, Kashimura Y. 2006. Ethylene-regulation of fruit softening and softening-related genes in peach. *Journal of Experimental Botany* 57, 4071-4077.
- Hayashi K, Neve J, Hirose M, Kuboki A, Shimada Y, Kepinski S, Nozaki H. 2012. Rational design of an auxin antagonist of the SCF (TIR1) auxin receptor complex. *ACS Chemical Biology* 7, 590-598.
- Hayashi K, Tan X, Zheng N, Hatate T, Kimura Y, Kepinski S, Nozaki H. 2008. Small-molecule agonists and antagonists of F-box protein-substrate interactions in auxin perception and



- signaling. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 105, 5632-5637.
- Ohmiya A. 2000. Effects of auxin on growth and ripening of mesocarp discs of peach fruit. *Scientia Horticulturae* 84, 309-319.
- Pressey R, Avants JK. 1978. Difference in polygalacturonase composition of clingstone and freestone peaches. *Journal of Food Science* 43, 1415-1423.
- Pressey R, Hinton DM, Avants JK. 1971. Development of polygalacturonase activity and solubilization of pectin in peaches during ripening. *Journal of Food Science* 36, 1070-1073.
- Tatsuki M, Haji T, Yamaguchi M. 2006. The involvement of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase isogene, Pp-ACS1, in peach fruit softening. *Journal of Experimental Botany* 57, 1281-1289.
- Tatsuki M, Nakajima N, Fujii H, Shimada T, Nakano M, Hayashi K, Hayama H, Yoshioka H, Nakamura Y. 2013. Increased levels of IAA are required for system 2 ethylene synthesis causing fruit softening in peach (*Prunus persica* L. Batsch). *Journal of Experimental Botany* 64, 1049-1059.
- Tonutti P, Casson P, Ramina A. 1991. Ethylene Biosynthesis during Peach Fruit Development. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 116, 274-279.
- Trainotti L, Tadiello A, Casadoro G. 2007. The involvement of auxin in the ripening of climacteric fruits comes of age: the hormone plays a role of its own and has an intense interplay with ethylene in ripening peaches. *Journal of Experimental Botany* 58, 3299-3308.
- Trainotti L, Zanin D, Casadoro G. 2003. A cell wall-oriented genomic approach reveals a new and unexpected complexity of the softening in peaches. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1821-1832.

# 牧草・毒草・雑草図鑑

編著：清水矩宏・宮崎茂・森田弘彦・廣田伸七

B6判 288頁 カラー写真 800点  
定価2,940円(本体2,800円+税5%)

最近、草地や飼料作物畑に外来雑草が多くなったり、有毒植物による家畜の中毒が散見されることから、牧草・毒草・外来雑草を1冊にまとめた図鑑が要望されています。本書は牧草および飼料作物80種、有毒植物40種、外来雑草を主とした草地雑草180種を収録した、畜産のための植物図鑑です。

発行／社団法人 畜産技術協会

販売／全国農村教育協会 電話 03-3839-9160 FAX 03-3839-9172