

果実成長に関わる植物ホルモンの働きと利用

京都府立大学大学院
生命環境科学研究科
板井 章浩

果実生産においては、ウンシュウミカンなどを除いて、収益性の高い贈答用、進物用は大玉であることが多く、果実の成長・肥大を促進させることにより、大玉を生産し、高収入を得ることは、果物生産において大きな目的の一つとなっている。しかしながらその成長促進は、糖度の低下などの果実の品質を損なわないようにしないといけない。果実の人為的成長促進には、ジベレリン (GA)、サイトカイニン、エスレル、ジャスモン酸類などの植物ホルモンの利用がされている。いずれにせよ、このような植物ホルモンの利用方法の開発にあたっては、まず果実成長の仕組みを理解する必要がある。

1. 果実成長の仕組み

(1) 細胞分裂と細胞肥大

野生種に比べて栽培種の果実は大きい。野生種の果実と栽培種の最も大きな果実の大きさを比較すると、種によっては数百倍以上の差に達するものもある。栽培化の歴史において、人はより大きく甘い果実を突然変異体の中から見出し、人為的に選抜し、栽培してきた。近代育種においてもその傾向がみられる。

野生種と栽培種の果実の大きさの違いは、複数の遺伝子座、すなわち量的形質遺伝子座 (QTL: quantitative trait loci) によって支配されていると考えられている。ニホンナシにおいては、野生種の果実では細胞数が少ない

ことが報告されている (Zhang *et al.*, 2005)。

果実の大きさは、基本的には果実の細胞数と個々の細胞の大きさで決定される。すなわち、果実の細胞分裂期間とその後の細胞肥大によって決定づけられる。一般に、細胞分裂は、開花・受精前より始まり、活発になり、果実成長のかなり早い時期に終了する。細胞分裂の期間は、果実の種類によって大きく異なっているが、例えば、ブドウでは開花後1~2週間、トマトでは2週間、オウトウやモモのような核果類やリンゴでは3~4週間、柑橘類では7~9週間、ニホンナシでは、早生品種で4~5週間、晩生品種では6~7週間と品種によっても大きく異なっている。またアボカドのように収穫期まで細胞分裂が続くものやキイチゴ類のように開花期までに終わっているものまである。また果実の表皮の細胞分裂は、一般に遅くまで続き、果実内のすべての細胞が同時期に停止するものではなく、部位によって大き

く異なる。代表的な例として、カキでは、果頂部に比べてヘタに近い部分の細胞の分裂は遅くまで続き、ナシ、リンゴでも表皮細胞の分裂は遅くまで続く。

また、一般に倍数性が増大すると、細胞や器官が大きくなる傾向が認められる。二倍体果実であるにも関わらず、モモやオウトウなどの核果類の果実では、果実成長中に細胞分裂によらず染色体が数十倍になる核内倍加が起こり、細胞の倍数性の増加と細胞肥大との関連が示唆されている。ただ、リンゴ、カキ、ナシでは核内倍加はみられない。

(2) 果実の成長曲線

受精後結実した果実は成熟期まで成長を続ける。成熟までの期間は果物の種類、品種によって大きく異なるが、それぞれの果実の成長は、二つの成長パターンに分類することができる (図-1)。一つは単一S字型成長曲線を示すもので、緩やかな初期成長ののち、

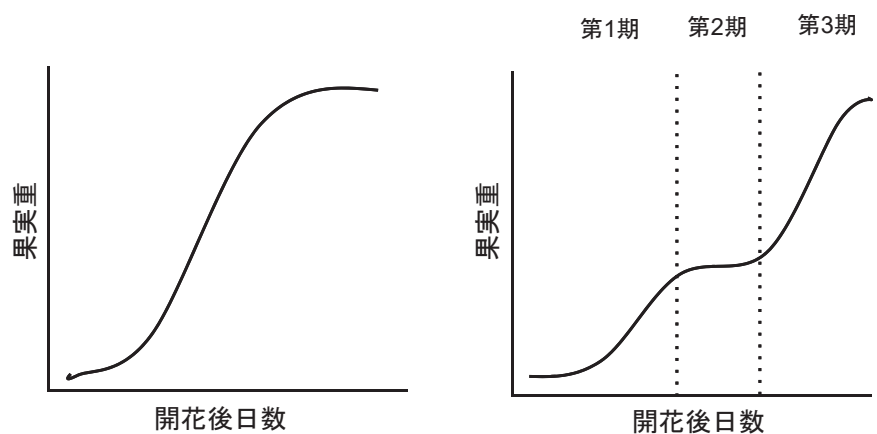


図-1 果実の成長曲線のパターン 左：単一S字型曲線 右：二重S字型曲線

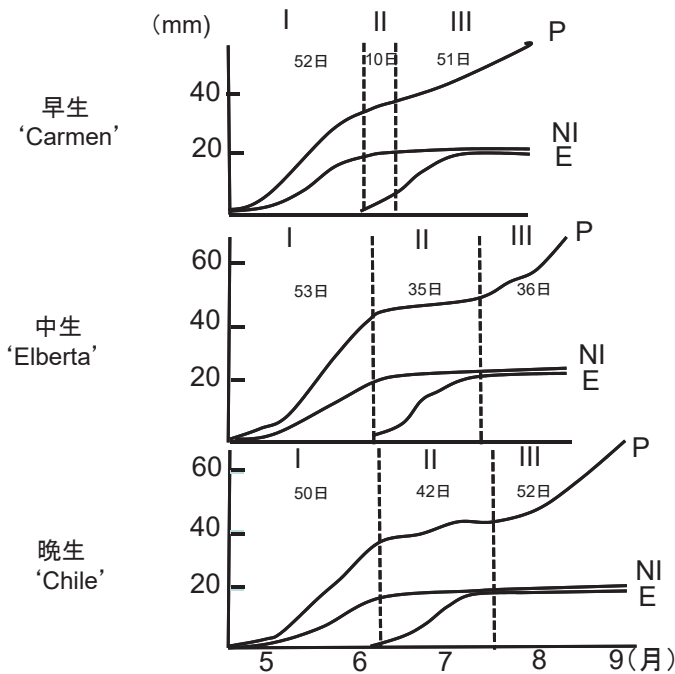


図-2 モモ早生、中生、晩生品種の果実、種子、胚の成長曲線
 I: 第1期 II: 第2期 III: 第3期 P: 果実(縦径) NI: 種子(縦径) E: 胚(縦径)
 熟期の早晩は第2期の期間の差による

成長中期には著しく成長し、成熟期前になると肥大速度が鈍くなる。リンゴ、ナシなどの果樹やスイカやキュウリなどの果菜類がこの成長パターンを示す。もう一つは二重S字型成長曲線を示すもので、開花後の緩やかな成長に続き、急激な肥大を示す。その後いったん肥大速度が鈍化し、一時的な成長停滞期を迎えた後、再び成長が活発になり、成熟前になると肥大速度が鈍くなる。このグループでは、初期の急速な肥大期を成長第1期、途中の成長停滞期を第2期、成熟前の肥大期を第3期として区分する。モモ、スモモ、オウトウなどの核果類やブドウ、イチジク、カキなどの果樹がこの成長パターンを示す。第2期の成長停滞期はブドウやカキなどでは種皮が硬化し、モモやオウトウなどの核果類では内果皮がリグニン化する硬核期にあたる。この時期には、種子内部の胚などが発達し、発芽可能な状態に成長する。さらにブドウやカキの無核品種やジベレリンなどで単為結果させた果実では、第

2期が認められにくくなることから、種子成長に多くの養分が奪われ、果実に養分がまわらないことが大きな要因と考えられている。また、モモにおいては品種の熟期の早晩性については、早生、中生、晩生とも第1期の期間にはほぼ差が認められないが、第2期の期間は大きな差異が認められ、第2期の期間の差が成熟期の早晩性の大きな要因となっている(図-2)。

(3) 生理的落果

果樹の生理的落果は成熟期までの生育期間中に、台風などの物理的な要因や病害虫などの要因以外で落果することをいい、樹性などの生理条件や栄養条件、環境要因などによって起こる。生理的落果の発生の大部分は、開花後1~2ヶ月に起こり、その後はほとんど落果せず、収穫期前になり再び落果するものもある。前者を早期落果といい、後者を後期落果という。

早期落果も主に開花2週間後までに起こる落果とリンゴやカキ、モモな

どでは開花直後に加えて、6月中下旬~7月初旬に起こる落果に分けることができる。開花直後の生理的落果は、胚珠や胚嚢の異常発達や退化や受粉条件不良による不受精が主な原因である。また6月中下旬~7月初旬に起こる落果はジューン・ドロップといわれ、新梢成長や他果実との競合や梅雨による栄養供給不足で起こると考えられている。生理落果と植物ホルモンの関係については、カキやリンゴにおいて、離層を挟む果実側と樹体側のオーキシシン(IAA)の濃度勾配が原因の一つであることが示唆されている。カキでは果頂部にオーキシシンを塗布したところ、落果が抑えられたとの報告がある(寿松木ら1989)。その他、GAもリンゴ、ウンシュウミカン、カキの生理落果防止に効果が認められているが、機構は不明である。

一方、後期落果はリンゴ、カキ、晩生カンキツの一部の品種ではかなり起こることがあり、直接収量に影響するので極めて大きな問題である。この後期落果についてもオーキシシン処理の有効性が示されている。オーキシシン活性を示す物質であるジクロロプロップ(2,4-ジクロロフェノキシプロピオン酸)とMCPB(2-メチル-4-クロロフェノキシ乳酸)、NAA(ナフタレン酢酸)が落果しやすいリンゴのデリシャス系や'つがる'、ニホンナシなどに実用化されている。

2. 果実成長と植物ホルモンの関係

(1) 果実成長に伴う植物ホルモンの動態

種子の存在が果実の成長に大きな影響を及ぼすことはよく知られており、一般に果実の大きさはしばしば種子数と関連し、種子数の多い果実ほど果実が大きい。また同じ果実の中で、種子の存在する部位はない部位に比べ果肉の発達が促進され、奇形果の原因となると同時に種子が果実の初期成長に極めて重要な役割を担っていることを示している。種子は、珠心、胚乳、胚の順に組織を発達させるが、その際極めて高濃度の植物ホルモンを生成することが知られている。この生成される植物ホルモンが果実成長のための細胞分裂・細胞肥大を制御していると考えられる。植物ホルモンとしては、オーキシン、ジベレリン(GA)、サイトカイニン、アブシジン酸(ABA)、エチレン、ブラシノステロイド、サリチル酸、ジャスモン酸、そして最近になってストリゴラクトン類が同定され、植物の発生、分化、成長、環境応答などの重要な因子として働いていることが知られている。果実中の内生植物ホルモン含量を測定すると、成長初期、中期にはサイトカイニン、ジベレリン、オーキシンの含量が高く、後期になるとABAやエチレンの生成がみられることが多い。しかし果実の成長に伴う植物ホル

モンの含量変化については、これまで生物検定法によって行われたデータが中心となっており、最新の機器や方法で調べられた例は少なくまた、網羅的に植物ホルモンの含量の変化を調べられた例は無かった。最近になってLC-QMSなどの分析機器のレベルの向上により可能になり、及川ら(2015)によってセイヨウナシ‘ラフランス’の開花期から成熟期までの果実内の各種植物ホルモンの推移について発表がなされた(図-3)(Oikawa *et al.* 2015)。彼らは、サリチル酸(SA)、ジャスモン酸類(JA,JA-Ile)、アブシジン酸(ABA)、ジベレリン類(GA₁,GA₄)、オーキシン(IAA)、ブラシノステロイド類(BL,CS)、サイトカイニン類(tZ, DHZ, iP, tZR, DHZR, iPR)の植物ホルモンについて開花2週間前から収穫1ヶ月後まで、果実内の含量について経時的に測定した。結果、サリチル酸、ジャスモン酸類、オーキシン、ジベレリン類、サイトカイニン類は開花後2週間目までに激減する傾向が見られ、受精、そしてその後の初期の細胞分裂にこれらの植物ホルモンが大きく関与していることが明らかとなった。ブラシノステロイド類は、中でもブラシノライド含量が果実発育中期上昇することが初めて明らかとなった。ナシ果実におけるブラシノステロイド類の役割はまだ不明である。一方、アブシジン酸は開花期頃に最も高く、開花2週間目頃までに減少する点は、他のホルモンと同様の傾向が見られたが、収穫期そして収穫後

に急激な上昇がみられ、他の植物ホルモンとは異なるパターンを示した。ブラシノステロイド類も収穫後上昇が見られた。収穫後は、樹体からの水分供給が絶たれるため、特にアブシジン酸は水分ストレスに反応した可能性がある。

他の植物種においては、トマトでは、ジベレリンの一つ活性型のGA₁は、開花10日頃高い含量を示し(Bohner *et al.* 1988)、またスイートオレンジでもGA₁は開花期頃最も高い含量を示すことが報告されている(Ben-Cheikh *et al.* 1997; Talon *et al.* 1990)。いずれにしても、その含量は、果肉に比べ種子組織で非常に高いことが報告されている。サイトカイニンについては、モモにおいて果肉および種子において、ゼアチン(tZ)、ゼアチンリボシド(tZR)、ジヒドロゼアチン(DHZ)、イソペンテニルアデニン(iP)などが同定され、果肉では、これらの含量は開花1週目頃まで高い含量を示すのに対して、種子では開花後4~7週の成長中期に高い含量を示すことが報告されている(Arnaud *et al.* 1999)。キウイフルーツでは、ゼアチン、ゼアチンリボシド、イソペンテニルアデニン、イソペンテニルアデニン(iPR)が同定され、すべてのサイトカイニンが、開花から成長初期に非常に高い含量を示しその後低下するが、ゼアチン、ゼアチンリボシドについては成熟期にもう一度含量が増加することが報告されている(Lewis *et al.* 1996)。成熟期にサイトカイニン

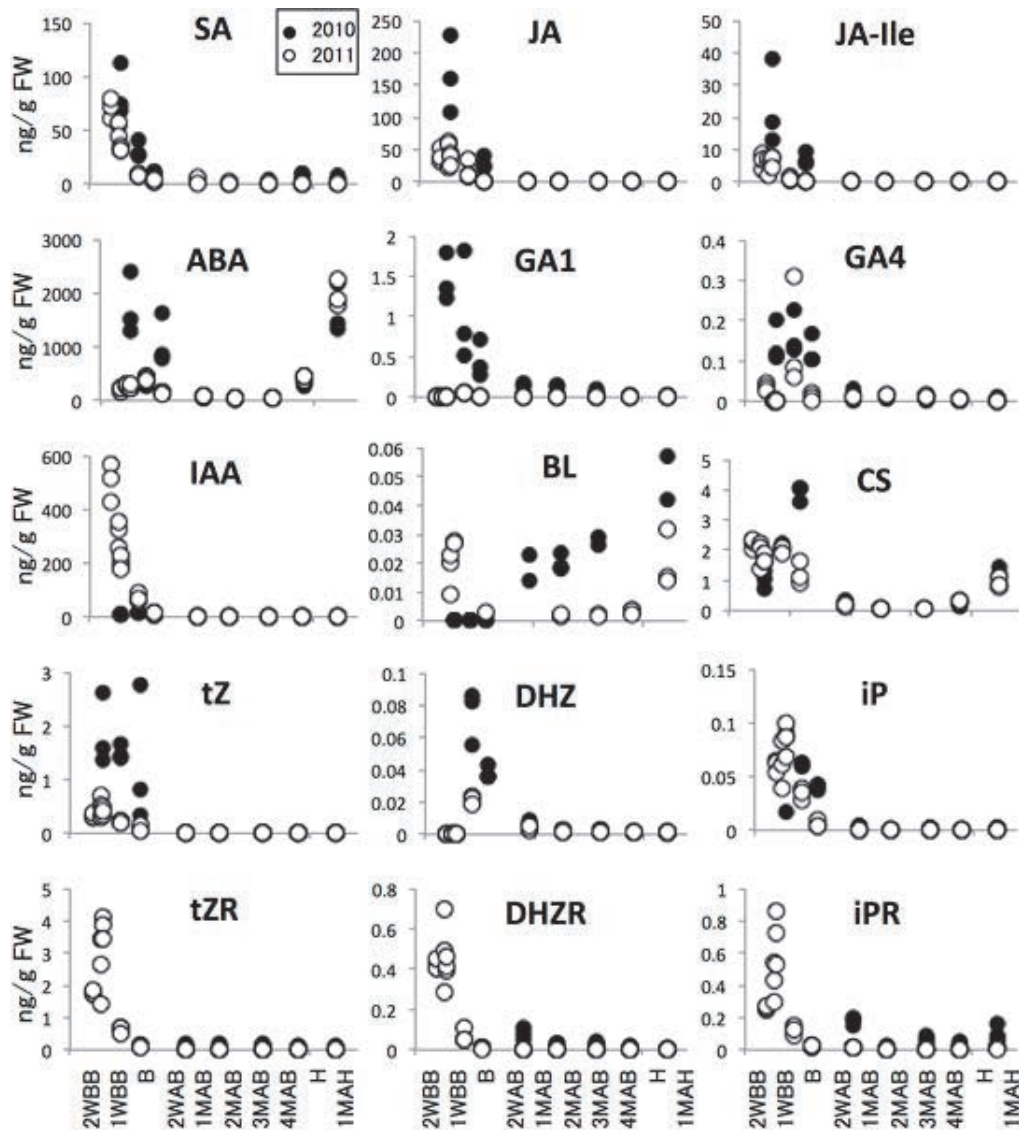


図-3 セイヨウナシ‘ラフランス’果実の発育に伴う植物ホルモン含量の経時的変化

●：2010年，○：2011年

SA：サリチル酸，JA：ジャスモン酸，JA-Ile：ジャスモン酸イソロイシン，ABA：アブシジン酸，GA1：ジベレリン1，GA4：ジベレリン4，IAA：インドール酢酸，BL：ブラシノリド，CS：カステステロン，tZ：トランスゼアチン，DHZ：ジヒドロゼアチン，iP：イソペンテニルアデニン，tZR：トランスゼアチンリボシド，DHZR：ジヒドロゼアチンリボシド，iPR：イソペンテニルアデニンリボシド

2WBB：開花2週間前，1WBB：開花1週間前，B：開花期，2WAB：開花2週間後，1MAB：開花1ヶ月後，2MAB：開花2ヶ月後，3MAB：開花3ヶ月後，4MAB：開花4ヶ月後，H：収穫期，1MAH：収穫1ヶ月後

含量が上昇する珍しい例である。オーキシンについては、メロン果実では、受精時から開花3週間頃まで高いインドール酢酸 (IAA) 含量を示すことが (Hayata *et al.* 2002)，ウンシュウミカンやヒュウガナツ果実では、インドール酢酸含量は、開花10日頃ピークを迎え、その後低下することが報告されている (Kojima *et al.* 1996)。以上のことから、主要な植物ホルモンのジベレリン、サイトカイニン、オー

キシン含量は、果実の初期成長と密接に関わっているものと思われる。

(2) それぞれの植物ホルモンと果実成長との関係

1) ジベレリン (GA)

ジベレリンは、現在その化学構造の違いと発見順から GA₁ から GA₁₃₆ まで存在が明らかになっている。また、*Gibberella fujikuroi* (イネ馬鹿苗病菌) の培養により、GA₃ の大量生産がな

され、果実肥大促進に最も用いられる植物ホルモンである。効果のある GA は、C20 位と C3 位が酸化されている GA₁、GA₃、GA₄、GA₇ であり、活性型 GA と呼ばれている。実際、GA 受容体タンパク質 (GID) は GA₁、GA₃、GA₄、GA₇ と高い親和性を示すことが報告されている (Ueguchi-Tanaka *et al.* 2005)。

果実肥大への取り組みは、ブドウのレーズン用無核品種に用いられたの



図-3 GAの種類がニホンナシ‘幸水’果実の成長に及ぼす影響
ニホンナシではGA₃では肥大促進効果が見られない

が、果実肥大促進の最初の例である。現在でも2倍体ブドウ品種‘デラウエア’、‘マスカット・ベリーA’などの無核果生産および果実肥大促進・熟期促進や4倍体品種‘巨峰’、‘ピオーネ’などの花振るい防止、無核果生産および果実肥大促進にGA₃が用いられている。‘デラウエア’においては、満開14日前に1度目のGA₃の水溶液(100ppm)を果房に浸漬処理を行い、胚珠と花粉の受精能力をなくし、無核化をはかり、満開10～14日後の2度目の水溶液処理で、果実肥大促進をはかるものである。GA処理と同時にストレプトマイシン(SM)を処理することにより、無核果率が上昇し、また1回目の処理期が拡大する。この技術も実用化されている。一方、ニホンナシでは、GA₄に効果が認められ、GA₃には効果が認められない、開花後40日までにGA₄を含むペーストを果梗に処理することに果実肥大促進・熟期促進効果がある(図-4)。このように果実の種類によって効果のあるGAの種類が異なっている。その他、GAはネーブルオレンジやカキの落果防止やトマトの空洞果防止にも利用されている。

2) サイトカニン

サイトカニンは、細胞分裂を促進するホルモンの総称である。果実発育初期の細胞分裂による細胞数増大に深く関わるものと考えられる。事実、カキやキウイフルーツの開花前から開花後すぐの子房に強い活性と同時にサイトカニン代謝の阻害を示すフェニル尿素系合成サイトカニン(ホルクロルフェニユロン, CPPU, 商品名フルメット)を処理することにより、細胞数増大に伴う果実肥大促進がみられる。また現在、巨峰系四倍体品種においては、満開後3～5日にGA₃の水溶液(100ppm)にフルメット(2.5～10ppm)を混用し、浸漬する1回処理により、現在、ブドウの着粒確保と果実肥大が促進される技術が実用化されている。その他、キウイフルーツ、ビワなどの果実肥大促進に実用化されている。開花初期に活発に細胞分裂が行われ、その後停止するメカニズムは、まだはっきりしていないが、近年、細胞の分裂する過程(細胞周期: Cell Cycle)に関わる遺伝子の関与が考えられている。トマトにおいては細胞周期関連のサイクリンD3遺伝子の発現が胚珠において開花・受精後に急

激に上昇し、受精3日後ピークに達する(Kvarnheden *et al.* 2000)。ちょうどこの時期、サイトカニン含量もピークを迎えることから、サイトカニンによる細胞分裂促進にこのサイクリン遺伝子の関与が考えられている。

3) オーキシシン

オーキシシンと果実肥大の関係については、イチゴの果托(通称果実)の成長には、瘦果(一般に種子と呼ばれている)からのオーキシシン供給が鍵になっていることが示され、以後果実肥大に重要な役割を担っていると考えられてきた。天然型としてインドール-3-酢酸(IAA)とインドール-3-酪酸(IBA)が植物体内に存在するが、非常に不安定なため、合成オーキシシンである4-クロロフェノキシ酢酸(4-CPA)、商品名トマトーンがトマトなどの果菜類の着果促進・果実肥大の目的に用いられている。この着果促進機構としては、4-CPAがGA生合成系の遺伝子の発現を増大させ、GA含量を高めることが一因になっていることが示唆されている。トマトにおいてはオーキシシン関連の突然変異体で単為結果の促進や果実の肥大が抑制される現象がある。この原因として果実成長初期に、オーキシシンの受容体タンパク質(TIR)と結合しオーキシシンの情報伝達を負に制御する転写因子*Aux/IAA*の発現上昇がみられることが要因の一つになっていることが報告されており(Balbi *et al.* 2003)、オーキシシンの情報伝達が、果実の初期成長に大きな役割を果たしていることが示唆されている。また、

細胞肥大には細胞壁の構造変化に伴う伸長性が関与すると考えられるが、オーキシンはこの構造変化に関わることで、果実肥大を促進している可能性がある。実際、トマトにおいて細胞壁のヘミセルロースとセルロースの分解や再構成に関わるエクспанシン遺伝子、エンド型キシログルカン転移/加水分解酵素、エンドグルカナーゼ遺伝子がオーキシン処理により発現が増大することおよび果実の急激な肥大時期に発現が増大することが報告されている (Catala *et al.* 2000)。

4) その他の植物ホルモン

ブドウはベレゾーン以後、ABA 含量が上昇し、果実肥大の促進と糖含量の上昇がみられる。またブドウ果実に外生的に ABA を処理すると着色そして成熟が促進されることから、ABA が後期肥大に関与していると考えられている。ブドウ果実において、糖と ABA のクロストークによる制御を受けるタンパク質遺伝子の存在が明らかになっており、後期肥大への関与が示唆されている (Carrari *et al.* 2004)。また ABA は種子内の胚の成熟や休眠に関わると考えられ、種子の果実内での発芽を抑制することにより、果実の後期肥大を促している可能性がある。ジャスモン酸類については、プロヒドロジャスモン酸 (PDJ) によるリンゴおよびブドウの着色および成熟促進が報告され、成熟促進技術として実用化されている。プロヒドロジャスモン酸はまた GA₃ との混合処理でウンシュウミカンの浮皮防止にも効果が認められ

ている。また成熟促進ホルモンであるエチレンの発生剤であるエテホン (エスレル: 2-クロロエチルスルホン酸) をナシの開花 50 ~ 60 日頃に 12.5 ~ 25ppm 程度の濃度で葉面散布することにより、果実の成長と成熟が促進される。エテホンの成熟促進は、ナシの他、オウトウ、カキ、イチジクなどで実用化されている。

以上、これらの他の植物ホルモンも含めて、植物ホルモンと果実成長との関係についてはまだまだ不明な点が多い。しかし現在、それぞれの植物ホルモンの定量技術の改良や生合成および情報伝達経路が分子レベルで急速に明らかになりつつある。また、それぞれの植物ホルモン同士のクロストークの機構についても進展が見られる。今後、それらの知見による果実成長への役割が急速に解明されていくと考えられ、新しい植調剤の開発にもつながると期待される。

引用文献

Arnau, J.A. *et al.* 1999. Cytokinins in peach: endogenous levels during early fruit development. *Plant Physiol.* Biochem. 37, 741-750.
Balbi, V. and Terri L. Lomax 2003. Regulation of early tomato fruit development by the *Diageotropica* Gene1. *Plant Physiol.* 131, 186-197.
Ben-Cheikh, W. *et al.* 1997. Pollination Increases Gibberellin levels in developing ovaries of seeded varieties of citrus. *Plant Physiol.* 114, 557-564.
Bohner, J. *et al.* 1988. Identification and quantitation of gibberellins in fruits of *Lycopersicon esculentum*, and their

relationship to fruit size in *L. esculentum* and *L. pimpinellifolium*. *Physiol. Plant.* 73, 348-353.

Carrari, F. *et al.* 2004. Heard it through the grapevine? ABA and sugar cross-talk: the ASR story. *Trends Plant Sci.* 9, 57-59.

Catala, C. *et al.* 2000. Auxin-regulated genes encoding cell wall-modifying proteins are expressed during early tomato fruit growth. *Plant Physiol.* 122, 527-534.

Hayata, Y. *et al.* 2002. Pollination and CPPU treatment increase endogenous IAA and decrease endogenous ABA in muskmelons during early development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127, 908-911.

Kojima, K. *et al.* 1996. Changes in ABA, IAA and GAs contents in reproductive organs of Satsuma Mandarin. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 65, 237-243.

Kvarnheden, A. *et al.* 2000. Isolation of three distinct CycD3 genes expressed during fruit development in tomato. *J. Exp. Bot.* 51, 1789-1797.

Lewis, D.H. *et al.* 1996. Cytokinins and fruit development in the kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). I. Changes during fruit development. *Physiol. Plant.* 98, 179-186.

Oikawa, A. *et al.* 2015. Metabolic profiling of developing pear fruits reveals dynamic variation in primary and secondary metabolites, including plant hormones. *PLOS One* 10(7), e0131408,

寿松木章ら 1989. カキ果実の生理落果に関する生理学的研究 - 5. 果実のオーキシンと生理落果との関係. *果樹試報 A* 16, 31-37.

Talon, M. *et al.* 1990. Gibberellins in citrus sinensis: a comparison between seeded and seedless varieties. *J. Plant Growth Reg.* 9, 201-206.

Ueguchi-Tanaka, M. *et al.* 2005. Gibberellin insensitive dwarf1 encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature* 437, 693-698.

Zhang, C. *et al.* 2006. The impact of cell division and cell enlargement on the evolution of fruit size in *Pyrus pyrifolia*. *Ann. Bot.* 98, 537-543.