

果実の成熟に関わる 植物ホルモンの働きと利用

千葉大学大学院
園芸学研究科

近藤 悟

果実の成熟にともなって果実では様々な生理的变化が起こる。果実の成熟促進に関わる植物ホルモンとしては、エチレン、アブシシン酸、ジャスモン酸などがあげられる。植物ホルモンの作用機構と、これらが実用的に利用されている植物成長調節剤について記述する。

1. 果実成熟にともなう果実の収穫前落果

果実は収穫前になると果柄の基部に離層という細胞層が形成され、この部分から落果しやすくなる。離層の形成には、主に果実で生合成されるエチレンおよびアブシシン酸が関わる。収穫前落果は果実および品種によってその程度が異なり、たとえば、リンゴ‘つがる’では収穫前落果が多く、一方‘ふじ’ではほとんど見られない。収穫前落果を防止するため、オーキシンを主成分とする収穫前落果防止剤がリンゴとナシで登録されているが、収穫前落果の被害はリンゴで多く報告されている。オーキシンは収穫前の果実に処理されると、果柄部の離層形成を抑制する働きを持つ。収穫前落果防止効果は果実に直接散布されることにより効果的に発揮され、有袋で栽培されている場合には効果が低下するので、散布前の除袋が望ましい。

一般にオーキシスが果実に散布されると、果実成熟が促進される場合が多い。これはオーキシスがエチレン合成経路の ACC 合成酵素遺伝子およ

び ACC 酸化酵素遺伝子の発現を促進し (Kondo *et al.* 2009), 結果的にエチレン産生が促進されることに原因する。エチレンは果柄離層部のセルラーゼ活性を促し果実落果を助長する。このことは一見矛盾するが、収穫前のオーキシシン剤散布により落果が抑制されるのは、この発育段階でのオーキシシンによる離層形成抑制作用が、エチレンによる離層形成促進作用を上回るためと考えることが出来る。

現在、収穫前落果防止のために利用できる登録のある薬剤は、ジクロロプロップ液剤(有効成分:ジクロロプロップ 4.5%, 商品名:ストッポール液剤), MCPB 乳剤(有効成分:MCPB20%, 商品名:マデック) および 1-ナフタレン酢酸ナトリウム水溶液(有効成分:1-ナフタレン酢酸ナトリウム 4.4%, 商品名:ヒオモン水溶液) の 3 剤である。ジクロロプロップ液剤は、リンゴについては 1,000 ~ 1,500 倍希釈で収穫開始予定日の 25 ~ 7 日前に 1 ~ 2 回の散布を行う。ジクロロプロップ液剤による収穫前落果防止効果は比較的長く持続するので、収穫前落果がそれほど多くない地域では 1,000 倍による 1 回散布で十分である。日本ナシの場合は品種によって若干異なるが、1,500 ~ 3,000 倍希釈で収穫開始予定日の 14 ~ 7 日前(‘王秋’では 30 ~ 7 日前)に 1 回散布を行う。また MCPB 乳剤は、リンゴでは 6,000 倍希釈で収穫開始予定日の 25 日前および 15 日前の 2 回に、日本ナシでは 6,000 倍希釈で収穫開始予定日の 14

日前に 1 回散布を行う。カンキツの収穫前落果防止としては、着色期から収穫前 20 日まで 1 ~ 2 回、2,000 ~ 3,000 倍希釈で散布する。1-ナフタレン酢酸ナトリウム水溶液は、リンゴ、ナシとも 1,000 ~ 1,500 倍の濃度で、収穫開始予定日の 21 ~ 7 日前に 1 回、もし低濃度 2,000 倍希釈で散布をする場合は、収穫開始予定日の 21 ~ 14 日前に 1 回その 7 ~ 10 日後に 2 回目の散布を行う。

2. 果実の成熟と着色

(1) アントシアニン生合成

果実は成熟期に達すると各果実独特の着色を開始する。これには主にエチレン、アブシシン酸およびジャスモン酸が関与している。リンゴ、ブドウ、モモ果実等の赤、青色はアントシアニンと呼ばれる色素である。果実のアントシアニンはいくつかの段階を経て合成される。一般にリンゴでは、シアニジン 3-ガラクトサイドが主要アントシアニンで(図-1)、フェニルアラニン→カルコン→フラバノン→ジヒドロフラボノール→ロイコアントシアニン→アントシアニン→アントシアニンの順に合成され、それぞれの生合成にカルコンシンターゼ(CHS)、フラバノン 3-ジヒドロキシラーゼ(F3H)、ジヒドロフラバノール 4-レダクターゼ(DFR)、アントシアニンシンターゼ(ANS)および UDP グルコース・フラボノイドグルコシルトランスフェラーゼ(UFGluT)等の酵素が関連する。

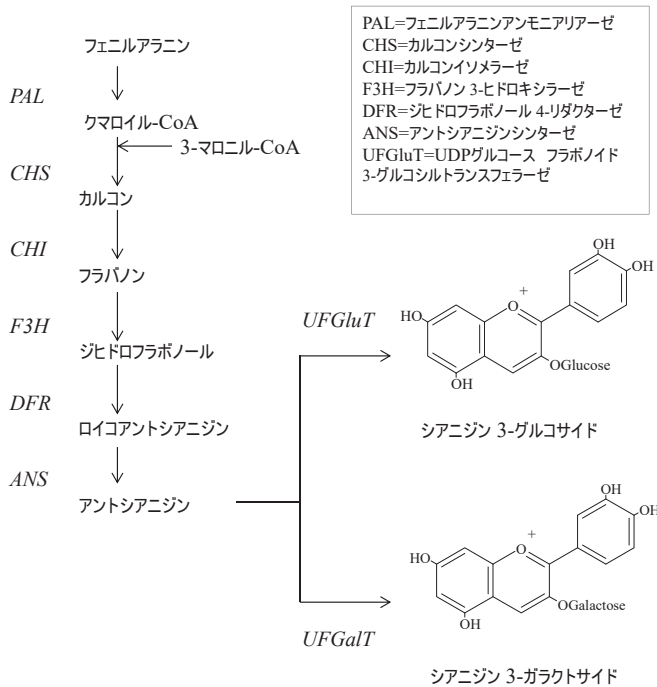


図-1 リンゴ果実におけるアントシアニン合成経路

リンゴ‘つがる’果実の発育中におけるいくつかのアントシアニン合成酵素遺伝子の発現は果実発育に伴うアントシアニン合成の消長と対応し、とくに *MdCHS*, *MdANS* および *MdUFGluT* 遺伝子の発現はアントシアニンの発現が観察されない時期には減少するか消失した。また、*MdCHS*, *MdANS* および *MdUFGluT* 遺伝子は光依存遺伝子であった (Kondo *et al.* 2002)。この結果はこれらの遺伝子がリンゴ果実のアントシアニン発現に直接的に関与していることを示す。一方ブドウで、アントシアニン合成酵素遺伝子の発現を制御する転写因子遺伝子が単離解析され、その役割が解明されている (小林ら 2004)。ブドウへの植物ホルモン、アブシシン酸 (ABA) 処理による転写因子遺伝子とアントシアニン合成酵素遺伝子の発現の一致も報告されている (Jeong *et al.* 2004)。最近の研究では、ブドウ‘巨峰’果房への夜間の青色 LED の照射により、アントシアニン合成が促進されたことが報告された (図-2)。

着色は商品性を左右する大きな要素である。着色向上のために従来より着色期の摘葉作業が行われている。植物ホルモン剤ではないものの、殺虫剤の成分として使用されているキノキサリン系剤とフェントロチオン (MEP) 剤を主成分とした水和剤 (有効成分：キノキサリン系 12.5%, MEP25%, 商品名：ジョンカラープロ) の利用による着色管理作業の軽減化が行われている。本剤は現在のところ、リンゴ‘ふじ’および‘ジョナゴールド’に登録があり、収穫の 40～50 日前に 500 倍の希釈濃度で処理することにより、主に果そう葉の落葉を誘起する。従来より、果面全体の良好な着色を目的とする摘葉作業は、果そう葉を主体に一部の新梢基部葉についても行われているが、本剤の使用によりその作業時間が 30～50% 短縮されたとの報告もある。本剤は果実の着色に直接的に関与するものではないが、光環境の改善を通じて間接的に着色向上に寄与するものといえる。

これに対して果面に処理されることにより、直接的に着色 (アントシアニン合成) 促進に働く薬剤として現在登録されているものに、植物ホル

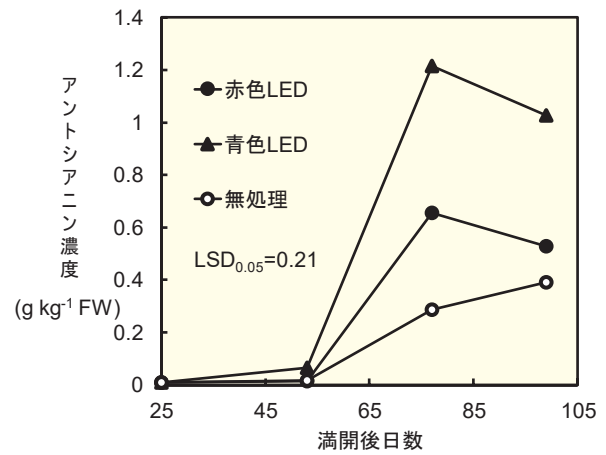


図-2 LED 補光とアントシアニン合成 (近藤悟ら, 2014)

モンであるオーキシン系の MCPB 乳剤 (商品名：マデック)、ジャスモン酸誘導体であるプロヒドロジャスモン (PDJ) 液剤 (商品名：ジャスモメート液剤) およびオーキシン系のエチクロゼート乳剤 (商品名：フィガロン乳剤) がある。MCPB 乳剤 (有効成分 MCPB20%) はリンゴに登録があり、3,000～4,000 倍の希釈濃度で、収穫開始予定日の 30～20 日前に、果実を中心に樹全体に処理する。MCPB 剤処理により、果実のエチレン発生が促進され、品種によっては成熟が促進される場合があるので、収穫適期に留意する必要がある。また、ジャスモメート液剤 (有効成分：プロヒドロジャスモン 5%) はリンゴおよびブドウ (巨峰) に登録があり、リンゴでは 500 倍の希釈濃度で収穫予定の 30～25 日前に果実を中心に樹全体に、またブドウ (巨峰) では満開後 35～40 日に 500 倍の希釈濃度で果房に散布処理する。フィガロン乳剤 (有効成分：エチクロゼートエチル 20%) はカキ果実の着色促進に登録があり、満開後 70～80 日後およびその 15～20 日後の 2 回、5000 倍で樹全体に散布処理を行う。

(2) 果実の着色と抗酸化活性

果実に含まれる抗酸化物質は多数あ

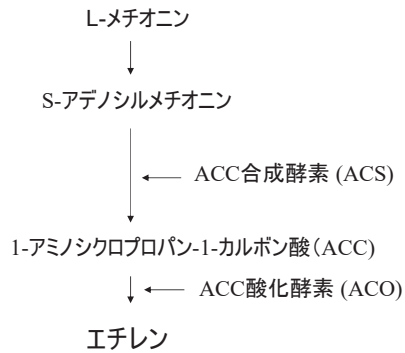


図-3 エチレンの生合成経路

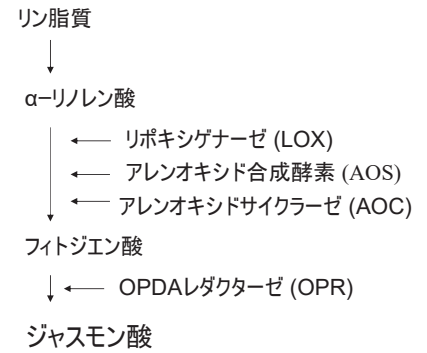


図-4 ジャスモン酸の生合成経路

るが、果皮に多量に含まれる成分としてポリフェノールがある。ベンゼン環に水酸基が結合した物質をフェノールと呼んでいるが、この構造の多数結合したものがポリフェノールである。植物中のポリフェノールは、紫外線や病原菌、虫などから自らを守ろうとする防御システムの一つと考えられている。果実の着色色素であるアントシアニンもポリフェノールの一種である。果実のアントシアニン生成はUV-A域の可視光域に近い380nm付近の波長で活発になる。果実に紫外線が当たると果実中に活性酸素が生成する。細胞など組織内に生じる活性酸素を除去するためポリフェノールの一種であるアントシアニンが生成される。樹体中で日当たりの良い箇所に着果している果実の着色が優れるのはこのような理由による。同様に、果実の着色面では抗酸化物質であるビタミンC濃度も高い。

(3) 植物ホルモンによる果実の着色促進機構について

エチレンおよびジャスモン酸は果実の着色をはじめとした成熟現象に直接的な関わりを持つ植物ホルモンである。果実中でエチレンは、メチオニンを出発物質とし、1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸 (ACC) を経て生合成される (図-3)。またジャスモン酸はリノレン酸よりフィトジエン酸を経由して生成される (図-4)。このように両者の生合成経路は異なるが、果実の着色などに促進的な作用を持つ。エチレンおよびジャスモン酸と

も果実の成熟期には増加し、着色など果実の成熟現象に関わる。たとえばACC合成酵素の生合成を阻害することでエチレン産生を抑制するアミノエトキシビニルグリシン (AVG) を果実に処理すると、エチレン産生が抑制されるとともに着色 (アントシアニン合成) も抑制された。一方 MCPB 乳剤が散布されたリンゴ果実のエチレン濃度は無処理に比べ高くなり、果皮のアントシアニン合成が促進された。プロヒドロジャスモン液剤もまた、エチレン合成経路のACC合成酵素遺伝子の発現を促進し、エチレン濃度を増加

させリンゴ果実の着色を促進した (図-5)。エチレンは果実のアントシアニン合成に大きな影響を持つが、リンゴ‘つがる’ではAVGとジャスモン酸メチルとの混合処理もアントシアニン合成を促進したことから (図-6)、ジャスモン酸とエチレンはそれぞれ独立してアントシアニン合成に作用するものと考えられる。しかしながら、エチレンとジャスモン酸の両者が相乗的に果実に作用した時に果実の着色が最も促進される。たとえば、エチレン産生量が多い‘つがる’へのPDJ処理では顕著な着色促進効果が観察されている。

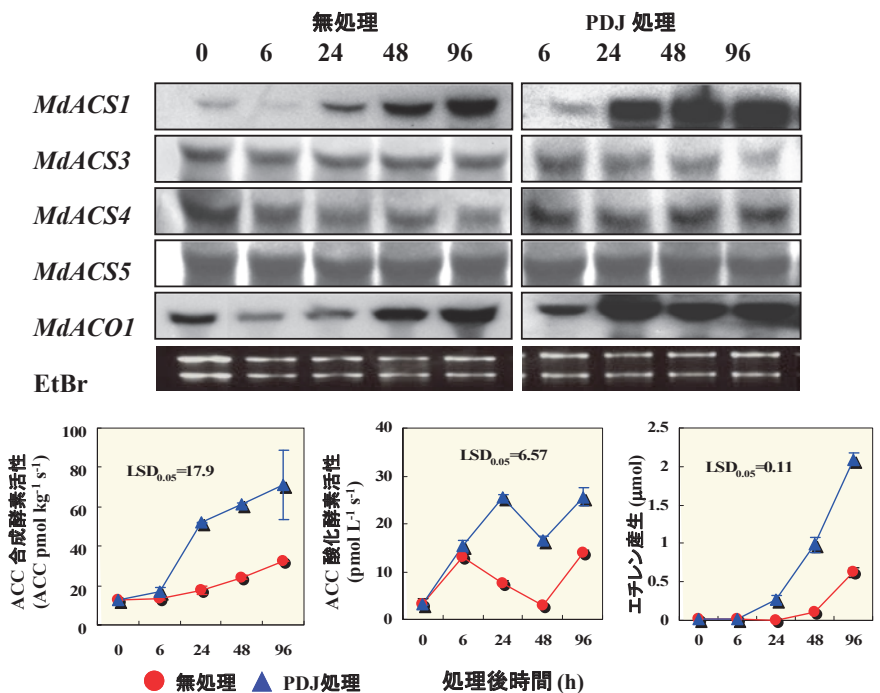


図-5 クライマクテリック前期でのPDJ処理がリンゴ‘つがる’果実のエチレン産生に及ぼす影響 (Kondoら、2009)

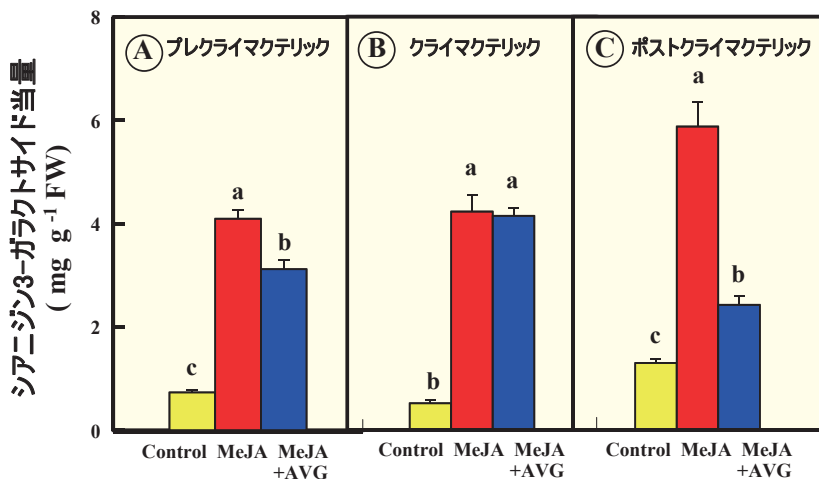


図-6 リンゴの着色に及ぼすジャスモン酸とエチレンの影響 (Kondoら、2001)

アブシシン酸 (ABA) もまた果実の着色に関連している。果実中で ABA は β -カロテンよりゼアキサンチン、ピオラキサンチンそしてキサントキシンを経由して生成される (図-7)。植物体内で合成される内生 ABA が着色に大きく影響する果実としては、ブドウおよびオウトウなどを上げることが出来る。ABA の農業としての登録はないが肥料として登録されている (商品名: ミヨビ) (水溶性カリ 8.0%, 水溶性リン酸 5.0%, 天然型アブシシン酸 10% など含有)。果実の着色などの向上のために、土壌灌水処理の効果が報告されている (禰 2011)。処理としては 10 アールあたり 1 トンの水にミヨビを 50,000 倍に希釈し樹の根部に灌水する。果実に直接処理する場合は、100 ~ 250 倍液を着色初期に散布する。

3. 果実の貯蔵性向上

(1) 果実の鮮度保持剤

果実は呼吸量の推移から二つの異なる成熟のパターンに分類できる。すなわち成熟に向けて呼吸量が増加するクライマクテリック型と、漸減していく非クライマクテリック型である。クラ

イマクテリック型果実としてはリンゴ、モモ、バナナなどが代表的なものであり、非クライマクテリック型果実としてはブドウ、オウトウなどがある。クライマクテリック型の果実では、呼吸量の増加に先行して果実のエチレン濃度が上昇し果実成熟を誘導する。すなわち成熟期のエチレン濃度の上昇を抑制すれば果実の貯蔵性が向上することになる。これまでもエチレン合成を抑制する植物生長調節剤が開発されたが、果実の貯蔵性向上のために使用されるには至らなかった。そのような中、2010 年 11 月に 1-メチルシクロプロペン (1-MCP) くん蒸剤 (1-MCP をシクロデキストリンに包摂した粉末状製剤) (有効成分: 1-メチルシクロプロペン 3.3%, 商品名: スマートフレッシュくん蒸剤) が、リンゴ、ナシ、カキ果実を対象に登録となった。1-MCP 剤は 2002 年にアメリカで最初に販売されて以来現在 37 カ国で販売されており、日本での登録は 38 カ国目である。

使用方法としては、果実を貯蔵する貯蔵庫など施設内で、リンゴでは 1m^3 あたり 68mg の本剤 (濃度では 1ppm) を、水を入れた容器に入れ 1-MCP を発生させて果実をくん蒸する (図-8)。使用時期としては果実の

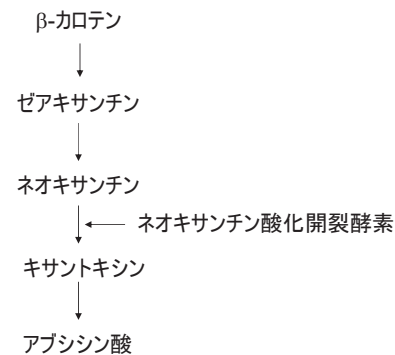


図-7 アブシシン酸の生合成経路

収穫直後から収穫後 6 日までに処理すると効果が高い。またナシおよびカキでは 1m^3 あたり 34 ~ 68mg (濃度では 0.5 ~ 1ppm) を同様に処理する。使用時期としては果実収穫直後 ~ 収穫後 2 日の処理で効果が高い。本剤にて果実をくん蒸する際は、少なくとも 12 ~ 24 時間密封されていることが必要である。製剤からの有効成分の速やかな発生のためには 20 ~ 25°C が適するが、低温下ではスマートフレッシュによるくん蒸の時間を長くする。なお水に溶解した後発生する 1-MCP は無色無臭の気体であり、毒性も認められていない。使用回数は 1 回のみである。

(2) 1-メチルシクロプロペン (1-MCP) による果実鮮度保持の機構

果実がエチレンなど植物生長調節物質に反応するためには、植物ホルモンの存在を認識する受容体と呼ばれるタンパク質の存在が必要である。エチレン受容体の働きについてはほぼ明らかになっており、この受容体は植物の中で、本来エチレンへの反応を抑制する性質を持っている。しかしこの受容体がエチレンと結合すると、エチレンへの反応を抑制していた受容体の働きが抑えられ、その結果様々な酵素の活性がエチレンに反応して高まり、果実成熟、老化が促進されることになる。したがって受容体の働きを維持するに

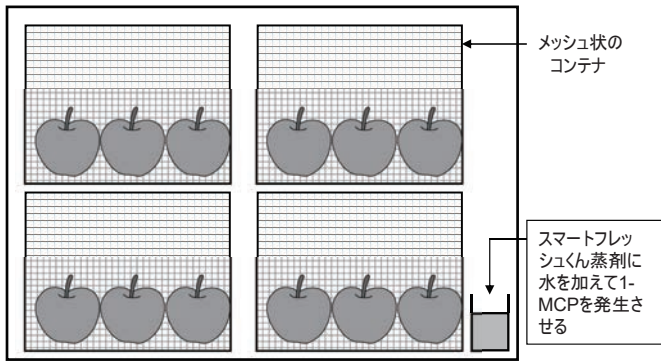


図-8 果実への1-MCP処理(12~24時間の密封処理)

は、受容体にエチレンを結合させないこと、すなわち本来の受容体の働きを停止させない物質をエチレンよりも早く受容体に結合させれば良いことになる。このような発想のもと1-MCPは1996年にアメリカで開発された物質であり、アメリカでは2010年に、リンゴの市場流通量の6割に1-MCPが利用されているとの報告もある。

1-MCPはエチレン受容体と結合しやすく、エチレン発生を速やかに抑制し、貯蔵中の果実硬度の維持など低濃度で効果を発揮する。さらに1-MCPで一旦処理された果実は、その後のエチレンへの反応が抑制されるため、ある一定期間は(受容体は新たに徐々に合成されてくるため)エチレンを生成する他の果実と貯蔵されても効果に影響がない。この特性は海外も含めた遠隔地への果実の輸送等において発揮されるものと考えられる。一方で、受容体が一度エチレンと結合してしまうとその効果は発揮されない。そのため果実の収穫時期が1-MCP処理にあたって重要なポイントとなる。樹上で完熟状態の場合にはすでに相当量のエチレンが果実中に存在していると考えられ、このようなケースでは収穫直後の1-MCP処理でも一般に効果は低い。1-MCPの効果を最大限に発揮させるには、理想的には果実でエチレンが発生する前に収穫し、くん蒸処理することである。果実からのエチレンが発生

する前の時期は、果実内容としては未熟さが残る時期と言える。ただしエチレン発生量の少ない品種では、成熟初期に1-MCP処理されても十分な効果が観察されており(kondo *et al.* 2005)、品種(エチレン発生量の多少)によって収穫時期および処理時期を選択していく必要がある。たとえばエチレン発生量が多い早生品種の‘つがる’では、収穫直後の処理により貯蔵性の向上が図れる。一方で1-MCPはエチレン生成を抑制し貯蔵性を向上させるが、エステルおよびアルコールなど香り成分生成も抑制するため、果実の香りを減少させてしまう(図-9)。そのため使用に当たっては貯蔵期間など目的に応じて使用されることが必要であろう。

日本ナシでも1-MCP処理による果実の貯蔵性の向上が報告されている。リンゴと同様、早生品種の‘幸水’では収穫直後の処理により、通常常温下で5日程度の日持ちが2週間、‘豊水’でも常温下で2週間以上の日持ちが可能であることが報告されている(中村2011)。カキ果実は1-MCPへの感受性が高いため、リンゴ果実に比べ果実の軟化抑制に低濃度で効果がある。渋柿では通常、脱渋処理は収穫当日に

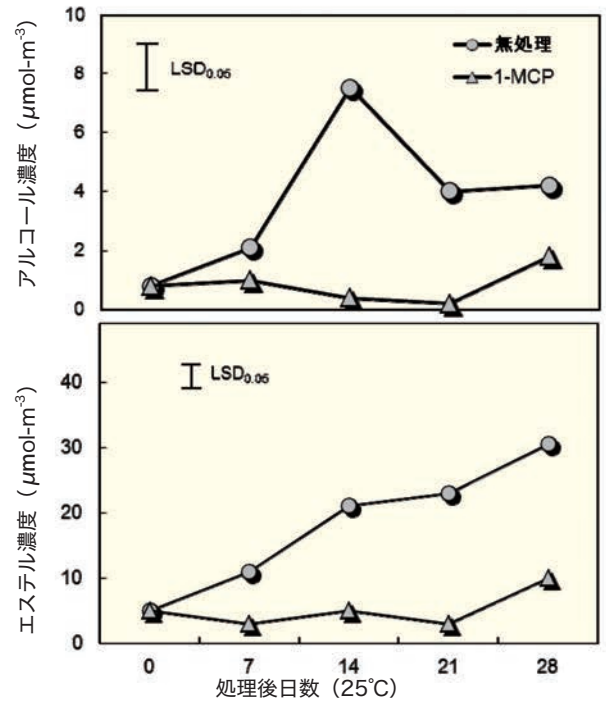


図-9 リンゴの着色に及ぼすジャスモン酸とエチレンの影響(Kondoら、2001)

行われることが多いが、炭酸ガスでの脱渋処理と1-MCP処理を同時に行っても脱渋には影響しなかったことが報告されている(播磨2004)。

(3) カンキツの浮皮軽減に利用されるジベレリンとジャスモン酸

温州ミカンなどでは成熟が進むと、果皮のアルベドとじょうのうとの間に隙間が生じることがある(浮皮)。一般に浮皮果実の貯蔵性は低くなる。浮皮の軽減のため、ジベレリン剤(3.3~5ppm)とPDJ(25~50ppm)の混合剤を、収穫前3カ月に散布する。浮皮を軽減する機構は明かでないが、処理により果皮の内生アブシシン酸濃度が低下し、果皮の含水率低下による浮皮軽減効果が指摘されている(中嶋ら2009)。

参考文献

農業技術大系 共通技術 植物成長調整剤の利用