

# 切り花の収穫後生理

野菜・茶業試験場 市村 一雄

## 1. はじめに

近年、花き生産の増大にともない、その流通量は著しく増加している。それに加えて遠隔地からの輸送が増加していることもあり、流通に長時間を要するようになっている。このため、切り花の品質保持にとって流通環境はむしろ悪化している状況にあり、花持ち性の良い切り花の品質保持に関する技術開発の重要性は増している。品質保持技術開発の基盤となるのは、切り花の収穫後生理に関する研究である。この小稿では切り花の収穫後生理に関する研究の現状について概説する。

## 2. エチレン代謝と切り花の老化

### (1) 花の老化とエチレン

植物ホルモンの一つであるエチレンが老化に関与することは広く知られている。切り花においても、カーネーション、スイートピーおよびデルフィニウムを初めとする多くの種類でエチレンにより老化が促進されることが明らかにされており、これらの花きはエチレン感受性花きと呼ばれている。エチレン感受性の花きではエチレン合成阻害剤あるいは作用阻害剤の処理により、寿命が著しく延長することから、これらにおいてはエチレンが老化を制御する主因であるとみなすことができる。一方、キクのようにエチレンにより老化があまり促進されない種類

もあり、それらはエチレン非感受性の花きと呼ばれている。

エチレン感受性に関する物質的基盤については最近まで全く不明であった。しかし、シロイヌナズナにおいてエチレン感受性に関与する遺伝子すなわちエチレンの受容体であると考えられる遺伝子が単離された<sup>1)</sup>。これを契機として、最近カーネーションにおいても、エチレンの感受性に関与すると考えられる遺伝子が単離された<sup>2)</sup>。今後、花きにおいても、近い将来、エチレン感受性・非感受性が遺伝子レベルで解明されることになろう。

### (2) エチレン生合成経路

エチレンはタンパク質を構成するアミノ酸の一つであるメチオニンから S-アデノシルメチオニンおよび 1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸 (ACC) を経て合成される。エチレンの直接の前駆物質である ACC の合成に関わる ACC 合成酵素がエチレン生合成の鍵酵素とみなされている。ACC 合成酵素は成熟・老化、組織の傷害あるいはオーキシンにより誘導されるが、それぞれの刺激で誘導される酵素タンパク質は異なっている。またそれぞれの ACC 合成酵素遺伝子の相同性はあまり高くないものの、いずれのものにもピリドキサルリン酸に結合する活性中心部位を初めとして、高度に保持された 7 箇所の共通の配列が存在する<sup>3)</sup>。最

近カーネーションでも、トマトなどで決定された共通の配列をプローブとして、ACC合成酵素の遺伝子が単離され、その構造が決定された<sup>4)</sup>。一方、エチレン生成に直接かかわるACC酸化酵素をコードする遺伝子は、カーネーション<sup>5)</sup>およびラン<sup>6)</sup>において単離されている。

### (3) 花の老化とエチレン代謝

一般にクライマクテリックライズを示す花では、切り花の老化にともないエチレン生成は爆発的に増加する。この増加に先立って、ACC合成酵素およびその産物であるACC含量の増加がみられており、ACC合成酵素がエチレン生合成の律速段階となっている。カーネーションでは、花の老化にともないACC合成酵素とACC酸化酵素のmRNA量が増加し、これらの酵素活性の増加は転写レベルで行われていることが示されている<sup>7)</sup>。これに対して、ハイビスカスあるいはアサガオのような一日花ではクライマクテリックライズに達する前にもACC酸化酵素の活性がみられる<sup>8)</sup>。

近年、遺伝子導入技術の進歩により、これまでにない形質を持つ植物の作出が可能になった。カルジーンパシフィック社(現フロリジーン社)の研究グループは、最近、カーネーションにACC酸化酵素のアンチセンス遺伝子を導入することにより、品質保持期間が2倍になった組換え体の作出に成功した<sup>5)</sup>。

### 3. エチレン以外の植物ホルモンと切り花の収穫後生理

エチレン以外の植物ホルモンで老化に促進的であると考えられているのがアブシジン酸(ABA)である。また老化の抑制に機能していると考えられているのがジベレリンとサイトカイニンである。

ジベレリンは、エチレンの生成を抑制することによりカーネーションの寿命を延長させる<sup>9)</sup>。また、アルストロメリア切り花の葉の黄化を著しく抑制する作用がある<sup>10)</sup>。しかし、これらの作用機構についてはよくわかっていない。サイトカイニンは一般に植物の老化を抑制する生理作用があるが、切り花においてもサイトカイニン処理により、花卉の老化が抑制されることが示されている<sup>8)</sup>。

ABAは一般に生長に抑制的であると考えられている。バラとカーネーションでは、ABA含量は老化にともない増加する。この増加は水分の損失による乾燥ストレスにより引き起こされた2次的な現象である可能性がある。カーネーションでは外生的に投与したABAはエチレン発生を増加させるだけでなく、エチレン感受性も高め、老化を促進させる<sup>8)</sup>。

### 4. 老化にともなう糖、タンパク質および核酸代謝の変動

生体膜の脂質組成は開花後すぐに変化し始める。すなわちリン脂質およびその結合脂肪酸を含む極性脂質は老化にともない減少する。また、脂質の構成成分である脂肪酸においては、リノレン酸などの不飽和脂肪酸ほど早く減少し、脂質の飽和度が増加する。このような脂質組成の変化、とくに脂質構成脂肪酸の飽和度の増加は膜の流動性を減少させるだけでなく、相転移温度を上昇させる。これにより、一部の脂質は相転移を起こして液晶状態からゲル状態になり、膜中に液晶とゲルが混在する相分離状態になる。このような状態では膜の機能が損なわれ、低分子物質が自由に透過することとなる。エチレン感受性花きでは、エチレンが生成することにより、このような脂質組成の変化は著しく促進さ

れる<sup>8)</sup>

老化にともないタンパク質、デンプンおよびRNAなどの高分子化合物の含量は著しく減少する。リボヌクレアーゼ、デオキシリボヌクレアーゼおよび $\beta$ -グルコシダーゼなど主として液胞中に存在する加水分解酵素活性は老化とともに次第に増加する。先体膜の機能が損なわれて細胞のコンパートメンテーションが破壊されると、液胞から加水分解酵素が放出され、花卉の細胞が急激に破壊に向かうと考えられている。実際にアサガオの花弁では、電子顕微鏡観察により、老化にともない液胞膜が崩壊し、細胞質成分の自己消化の起こることが観察されている<sup>11)</sup>。

### 5. 切り花の老化における糖質の役割

糖が切り花の品質保持に効果を示すことはよく知られている。糖を添加すると組織中の糖含量が増加するとともに、代謝されることが明らかとなっている。糖が品質保持効果を示す最大の理由は、花卉細胞の膨圧を維持するとともに、吸水を促進し、水分バランスを良好にすることであると考えられている<sup>12)</sup>。しかしながら、単なる無機イオンの品質保持効果が糖より劣ることは、糖が単に浸透圧調節剤としてのみ機能しているわけではないことを示している。他の役割として、呼吸基質としての機能が大きいと考えられる。それ以外に、ミトコンドリアの構造を維持する効果があることが報告されている<sup>13)</sup>。

切り花中に存在する糖としてグルコース、フルクトースおよびスクロースが一般的に存在することが知られている。著者らはこれらの糖質以外にキクではL-イノシトールとシリトールが、バラではメチル $\beta$ -D-グルコシドとキシ

ロースが、カーネーションではピニトールが、スイートピーではボルネシトールが、またデルフィニウムではマンニトールがそれぞれ多量に存在することを明らかにした<sup>14,15)</sup>。このうちメチル $\beta$ -D-グルコシドとピニトールは、バラとカーネーションの切り花において、それぞれ貯蔵炭水化物としての機能を果たしていることを示した。

糖は開花に著しい効果があるだけでなく、花持ち延長にも効果を示す。ここではスイートピーを用いた著者らの研究を紹介する<sup>15, 16, 17)</sup>。

スイートピーはエチレン感受性が非常に高い花であり、切り花の寿命は非常に短い。そこで、スクロースがつぼみ切りしたスイートピーの品質保持に及ぼす効果を調べた。対照区ではほとんど開花せず、3日以内に萎凋したのに対して40 g/l および 100 g/l のスクロースで連続処理した場合には、ほとんどのつぼみが開花し、対照に比較してそれぞれ2倍および3倍程度花持ち日数が延長した(表-1)。なお、100 g/l のスクロースで処理した場合には、エチレン作用阻害剤であり、スイートピーの品質保持には必須となっているチオ硫酸銀(STS)の前処理よりも高い効果がみられた。このときの糖含量を定量したところ、対照区では処理後1日目には減少し、低い値のまま推移したのに対して、スクロース処理により糖含量は著しく増加した(図-1)。またエチレン生成に

表-1 スクロースがつぼみ切りしたスイートピーの開花および花持ち日数に及ぼす影響

| 濃 度<br>(g/l) | 開 花 率<br>(%) | 花 持 ち 日 数 |
|--------------|--------------|-----------|
| 0            | 25           | 2.7       |
| 40           | 92           | 5.1       |
| 100          | 100          | 8.0       |

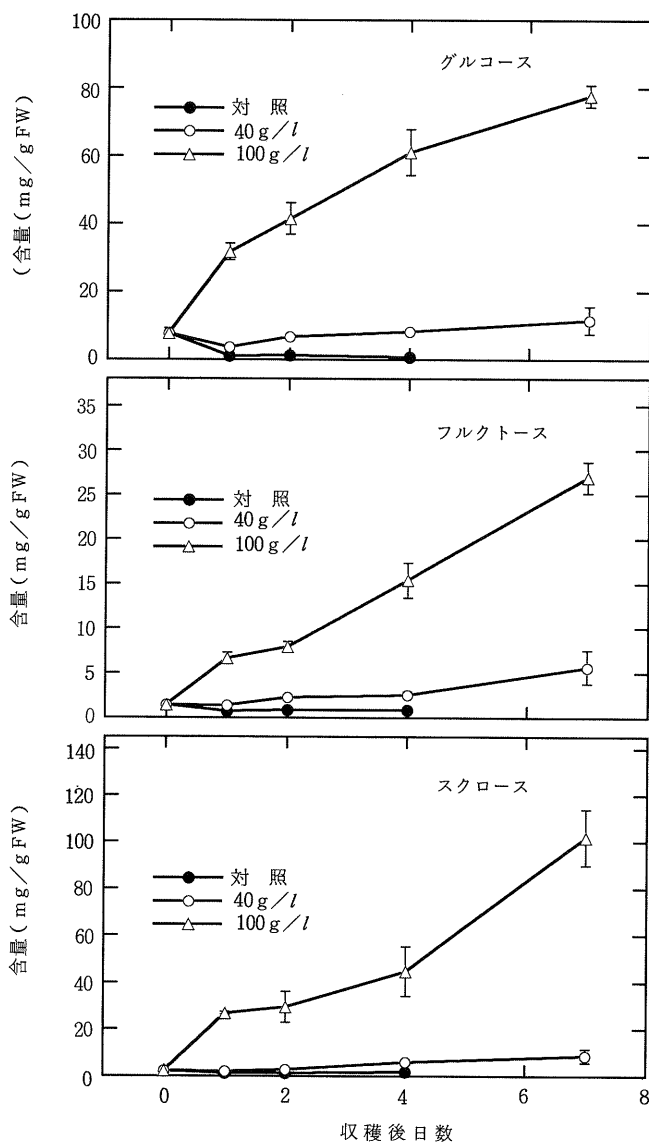


図-1 花卉中の糖含量の経時的変化

値は平均±標準誤差を示す。

ついてみると、スクロース処理により生成のピークが遅れただけでなく、生成量も減少した（図-2）。STSとスクロースを処理した後のエチレン生成量を比較すると、スクロースを処理した方がエチレン生成量の減少程度は大きかった。STSがエチレン作用阻害剤であることを考え合わせると、スクロースの作用はエチ

レンの感受性を抑制しているのではなく、エチレン生成そのものを抑制していると考えられる。この機構に関して、スクロースを初めとする多くの糖質はエチレン生成に関与する酵素の直接的な阻害剤ではないため、これらの酵素の遺伝子発現を抑制している可能性があり、これについては今後検討していく予定である。

## 6. 老化にともない発現する遺伝子

花の寿命はそれぞれの花の種類ではほぼ決まっている。したがって、花の老化は基本的には遺伝的にプログラムされているものと考えられる。実際に、グラジオラスを初めとする花ではタンパク質合成阻害剤であるシクロヘキシミドの処理により、花卉の老化が抑制される<sup>18)</sup>。この結果は花卉の老化に関与する遺伝子が存在することを示唆している。

カーネーションにおいて、老化にともない特異的に発現する遺伝子が4種類単離され、pSR5,

pSR8, pSR12, pSR132と命名された<sup>19, 20, 21)</sup>。このうちpSR8とpSR12は花卉でのみ発現し、エチレン生成にともない発現量が增加する。また、エチレン作用阻害剤であるSTSあるいはエチレン合成阻害剤であるアミノオキシ酢酸の処理により発現がみられなくなり、エチレン処理すると発現量が著しく増加す

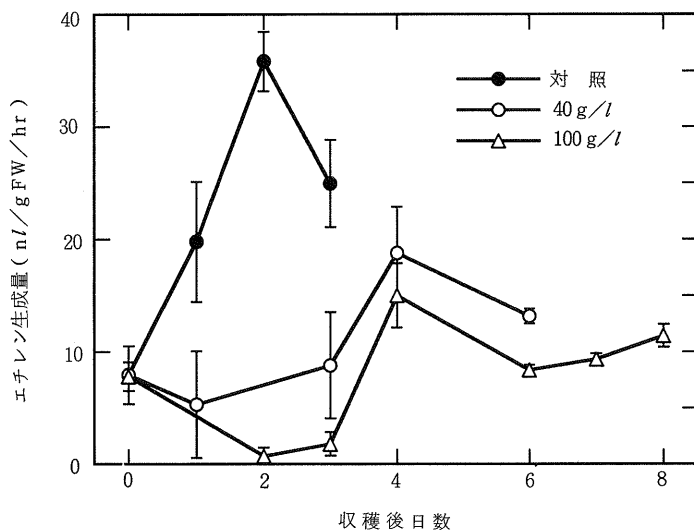


図-2 小花のエチレン発生量の経時的变化

値は平均±標準誤差を示す。

る。したがって、これらの遺伝子は花卉の老化と深く関わっていることが示唆される。一方、pSR 132 は老化した花卉で発現量が最も大きくなるが、花卉以外の組織でも発現する。

pSR 8 はその塩基配列からグルタチオントランスフェラーゼと相同性をもつことが明らかにされた<sup>22)</sup>。グルタチオントランスフェラーゼは毒物とグルタチオンの結合を触媒することにより、解毒反応に関与している酵素である。一方、pSR 132 はホスホエノールピルビン酸ムターゼと相同性をもつことが示された<sup>21)</sup>。ホスホエノールピルビン酸ムターゼはホスホン酸の生合成において、炭素とリンの結合に関与することが知られている。しかし、これらの酵素と老化との関係については不明であり、さらに研究することが必要である。

一方、エチレン非感受性花きであるヘメロカリスにおいて、老化に関与すると考えられる遺伝子が最近単離され、遺伝子の転写調節因子であると考えられている MADS-box と相同性

をもつことが報告されている<sup>23)</sup>。

## 7. 切り花の水分生理

切り花において、その水分状態は切り花の品質保持期間に影響を及ぼす重大な要因である。水揚げが低下すると切り花の萎凋が引き起こされるが、これは組織の老化とは必ずしも関係なく生じる現象である。とくにバラでは、その水揚げの悪いことが切り花の日持ちが短いことの重大な要因であるとされている。

水揚げの悪化は導管の閉塞により引き起こされる。導管を閉塞させる最も重大な要因と考えられているのは細菌である。生け水および導管に細菌が増殖すること、細菌を生け水中に添加すると導管閉塞が促進されること、さらに殺菌剤処理は細菌濃度を減少させるとともに、導管閉塞を抑制するという研究結果は、生け水中の細菌が導管を閉塞させる原因であることを強く支持する<sup>24)</sup>。

細菌に対する感受性は花きの種類により異なっており、バラは弱く、 $10^6$  CFU (colony formation unit) / liter 以上の濃度で日持ちが著しく低下するが、カーネーションは比較的強く、その濃度では日持ちに影響しない<sup>25)</sup>。

細菌が導管閉塞を引き起こす機構については、依然として不明の点が多い。細菌が導管中に蓄積していることが電子顕微鏡観察により明らかにされている<sup>26)</sup>。また、導管中には細菌の分泌産物あるいは細菌の酵素により分解された植物

由来と考えられる多糖およびタンパク質が集積していることが示されている<sup>27, 28)</sup>。一方、バラの茎を部分的に切断する実験により、少なくとも3分の2の導管が閉塞されても水揚げに影響を及ぼさないことが示されている<sup>29)</sup>。細菌あるいは分泌産物が導管を閉塞させている割合は最低でも20%程度にしかすぎないとする報告もあり<sup>30)</sup>、増殖した細菌あるいは細菌の分泌産物そのものが導管閉塞に寄与している割合がどの程度であるかはさらに検討する必要がある。

一方、細菌の分泌産物が導管を閉塞させていることを示唆する報告がある<sup>31)</sup>。バラの切り花では、ペクチン分解に関与する酵素を生け水に添加すると、水揚げが低下する<sup>32)</sup>。細菌の分泌産物の成分については未知のところが多いが、毒素など酵素以外の分泌物が導管閉塞に関与している可能性もあり、分泌物質と導管閉塞との関係を解明するためには、さらに研究が必要である。

このように細菌が導管閉塞に関与していることを示唆する報告は多数あるが、そのみでは導管閉塞は説明できない。Marousky<sup>33)</sup>はこれに関して細菌が繁殖していない条件下でも導管が閉塞することを示し、導管の閉塞は生理的な条件により起きることを示した。一方、著者ら<sup>34)</sup>はバラの切り花延長に効果を示す2-ヒドロキシ-3-イオネンクロライドポリマーを処理すると細菌数には対照と差がみられないが、導管閉塞は抑制されることを見いだした。これらの結果は細菌のみが導管閉塞の原因ではなく、何らかの生理的要因が関与していることを示していると考えられる。なお、この生理的な要因として、エチレン、傷害反応などの関与を示唆する報告もあるが、その詳細については明らかにされていない。

他に、切り口の気泡が導管閉塞に関与していることが報告されている。バラにおいて、脱気した水あるいは濾過した水を生け水に用いると吸水が促進される<sup>35, 36)</sup>。それとは逆に、生け水を通気することにより、吸水が抑制される<sup>37)</sup>。これらの知見は生け水中の気体が導管閉塞に関与していることを支持している。

## 8. お わ り に

消費者が切り花に望む主要な条件の一つが花持ち性の良さであることは多くのアンケート調査で示されている。現在、切り花の品質保持技術の中心となっているのはSTSを初めとする品質保持剤である。STSを初めとする抗エチレン剤の多くはエチレン生合成ならびに作用部位に関する基礎的研究の知見に基づき開発されている。最近では、遺伝子導入により花持ち性の優れた花きの作出が可能となってきている。このように、切り花の品質保持技術の開発には収穫後生理に関する基礎的な研究は重要であり、今後ますます推進する必要がある。

## 引 用 文 献

- 1) Chang C, et al., Science, 262, 539-544 (1993).
- 2) 渋谷健市ら, 園学雑, 66 (別1), 430-431 (1997).
- 3) Kende H, Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 44, 283-307 (1993).
- 4) Park KY, et al., Plant Mol. Biol., 18, 377-386 (1992).
- 5) Savin KW, et al., Hort Sci., 30, 970-972 (1995).
- 6) Nadeau JA, et al., Plant Physiol., 103, 31-39 (1993).
- 7) Woodson WR, et al., Plant Phy-

- siol., 99, 526-532 (1992).
- 8) Borochoy A and Woodson WR, Hort. Rev., 11, 15-43 (1989).
- 9) Saks Y, et al., Plant Growth Regul., 11, 45-51 (1992).
- 10) Van Doorn WG, et al., Plant Growth Regul., 11, 59-62 (1992).
- 11) Matile P and Winkenbach F, J. Exp. Bot., 22, 759-771 (1971).
- 12) Halevy AH and Mayak S, Hort. Rev., 1, 204-236 (1979).
- 13) Kaltaler REL and Steponkus PL, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 101, 352-354 (1976).
- 14) 市村一雄ら, 園学雑, 63 (別1), 410-411 (1994).
- 15) 市村一雄ら, 園学雑, 64 (別2), 496-497 (1995).
- 16) 市村一雄・須藤憲一, 園学雑, 65 (別1), 464-465 (1996).
- 17) 市村一雄・平谷敏彦, 園学雑 (投稿中).
- 18) Jones RB, et al., J. Amer. Soc. Hort. Sci., 119, 1243-1247 (1994).
- 19) Lawton KA, et al., Plant Physiol., 90, 690-696 (1989).
- 20) Lawton KA, et al., Plant Physiol., 93, 1370-1375 (1990).
- 21) Wang H, et al., Plant Mol. Biol., 22, 719-724 (1993).
- 22) Meyer Jr. RC, et al., Plant Mol. Biol., 17, 277-281 (1991).
- 23) Lange NE, et al., Hort Sci., 29, 480 (1994).
- 24) Van Doorn WG, Hort. Rev., 18, 1-85 (1997).
- 25) Jones RB and Hill M, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 118, 350-354 (1993).
- 26) Van Doorn WG, et al., J. Appl. Bacteriol., 70, 34-39 (1991).
- 27) Lineberger RD and Steponkus PL, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 101, 246-250 (1976).
- 28) Parups EV and Molnar JM, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 97, 532-534 (1972).
- 29) Van Doorn WG, et al., J. Plant Physiol., 134, 375-381 (1989).
- 30) Rasmussen HP and Carpenter WJ, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 99, 454-459 (1974).
- 31) Accati E, Acta Hort., 113, 137-142 (1980).
- 32) Put HMC and Rombouts FM, Sci Hort., 38, 147-160 (1989).
- 33) Marousky FJ, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 94, 223-226 (1969).
- 34) 上山茂文・市村一雄, 園学雑, 65 (別1), 528-529 (1996).
- 35) Durkin DJ, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 104, 860-863 (1979).
- 36) Durkin DJ, J. Amer. Soc. Hort. Sci., 104, 777-783 (1979).
- 37) Van Doorn WG, J. Plant Physiol., 137, 160-164 (1990).