

ブドウの着色機構について

独立行政法人 農業・生物系特定産業技術研究機構 果樹研究所 児下佳子

1. はじめに

ブドウは非常にポピュラーな果樹であり、生食、醸造、加工用など用途も様々であるがいずれの場合もブドウの果皮色はブドウの果実品質や加工品の品質を左右する重要な要因である。日本においては生食用のブドウが大半を占めているため、果実の外観が美しいことが市場において高い評価を得るために重要であり、特に果皮色は果実の外観を大きく左右する。

ブドウ果皮色は大まかに黄緑色、赤色、黒色の3種類に分類される。しかし、特に赤色、黒色などの有色品種では実際の栽培現場で品種本来の色を出すことが困難な場合がある。果皮の着色がスムーズに起こらないと、本来赤色または黒色の品種であっても、果皮が赤色を呈した黒色品種や白い色を残した赤色品種といった、いわゆる着色不良果が生産されることになる。着色不良果の発生は栽培現場で非常に問題となっている。なぜなら着色不良果はブドウの果実品質を著しく下げるからである。そのため着色の優れた果実を生産することは栽培現場で重要視されている。

それでは、赤色あるいは黒色品種はなぜ着色し、白色や黄緑色の品種はなぜ赤色や黒色にならないのだろうか。この疑問を明らかにするためにブドウの果皮色の発現に関する数多くの研究が世界中で行われている。ブドウの着色機構は研究対象としても非常に興味深いものであり、

世界的に非常に高いレベルの研究が展開されている。特に近年、着色関連遺伝子の単離・解析が国内外で急速に進展し、ブドウ果実の着色機構が分子レベルで解明されてきている。

その一方で、特にブドウ栽培現場で発生する着色不良果に関する研究もフィールドあるいは生理学的なレベルで数多く行われてきた。それらの研究結果から着色不良果を生じる環境要因や栽培条件が浮き彫りとなり、ブドウの着色機構を解明するための手がかりが得られてきている。

ここではブドウの着色機構について、果皮色を構成する色素、ブドウの着色に影響する環境・栽培条件、ブドウの着色を制御する生理活性物質、そして近年明らかとなったブドウ着色関連遺伝子と果皮色との関連を中心に紹介し、最新のブドウ着色機構について明らかにされている点について触れてみたいと思う。

2. ブドウの着色に影響を及ぼす要因

①ブドウ果皮に含まれる色素

ブドウの果皮色の黒や赤はアントシアニンと呼ばれる色素によるものであり、アントシアニンの量や組成はブドウの果皮色を直接左右する重要な要因である¹⁾。アントシアニンとはアントシアニン基本構造(図-1)を持つアグリコンが糖、アシル基などで修飾された化合物の総称であり、様々な植物に存在する。ヨーロッパ系ブドウ果皮における主要な

アグリコンには、デルフィニジン、シアニジン、ペオニジン、ペチュニジン、マルビジンがあり、アントシアニンはこれらのアグリコ

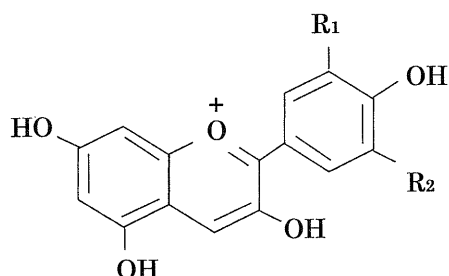


図-1 アントシアニン

ンの3-モノグルコシド、3-アセチルグルコシド、3-パラ-クマリルグルコシドなどの形で果皮中に存在する²⁾。ブドウ果皮中に存在するアントシアニンに関しては主要なものについては分析が進み、それらの種類や含量と果皮色発現との関連が考察されている^{3), 4), 5)}。図-2はブドウにおけるアントシアニン合成経路を示したものであるが、アントシアニンが数段階の反応を経て合成されることが分かる。したがって最終的なブドウ果皮色の発現は、個々の反応における酵素活性の大小、ま



図-2 ブドウ果実におけるアントシアニン生合成系(Bossら, 1996a)より引用。PAL: フェニルアラニンアンモニアリアーゼ, C4H: ケイヒ酸4-ヒドロキシラーゼ, 4CL: 4-クマロイルCoAリガーゼ, CHS: カルコンシンターゼ, CHI: カルコンイソメラーゼ, F3'H: フラボノイド3'-ヒドロキシラーゼ, F3'5'H: フラボノイド3', 5'-ヒドロキシラーゼ, DFR: ジヒドロフラボノール4-レダクターゼ, LDOX: ロイコアントシアニン ジオキシゲナーゼ, UFGT: UDPグルコース-フラボノイド3-O-グルコシルトランスフェラーゼ

たそれら酵素をコードする遺伝子の発現、さらにその遺伝子の発現を制御する遺伝子の発現に左右されることとなる。

②樹の栄養状態

果実が健全な生育を遂げるためには栄養生長と生殖生長のバランスが非常に重要である。葉など、栄養器官で合成された光合成同化産物は樹体内を移動し、果実や新梢などの器官に送られる。このとき、特に新梢の成長が旺盛すぎる場合、果実に移行する光合成同化産物は減少し、結果として不良果を生じることとなる。ブドウの果皮色を左右するアントシアニン⁷⁾はアントシアニジンに糖が結合した配糖体であることから、果実に糖が効率よく転流することは果皮でアントシアニンが合成されるための必要条件と考えられる。実際、着色良好樹と不良樹に¹³C₂O₂を取り込ませ、¹³Cの検出部位を調べると、着色良好樹では果実への分配率がより高いことが明らかにされている⁶⁾。その一方で‘巨峰’果実を自然温、高温および低温の3種類の温度条件で栽培し、それぞれの処理区のアントシアニン含量と糖度を測定した結果、着色が優れる低温区における糖含量と低温区よりも着色の劣る自然温区や高温区における糖含量とで差が認められない⁷⁾。

これらの結果より同化産物を果実に効率よく転流させることは

着色のために重要であるが、果実糖度が高いことは着色の必要条件であるが十分条件ではなく、ブドウの着

色は果実糖度以外の要因に大きく左右されることが分かる。

③気象要因

ブドウの着色は栽培温度に影響をうける。果実温と樹体温が果実のアントシアニン含量に及ぼす影響を調べると、果実温が低いほどアントシアニン含量が高い傾向がある(図-3)⁷⁾。また栽培現場においては収穫されたブドウの着色状態が産地間で異なる現象がしばしば見うけられる。例えば‘巨峰’を熊本、広島、長野の3つの産地で栽培した場合、果皮色は長野、広島、熊本の順に良好である⁸⁾。異なる栽培地のブドウ果皮の色の違いは、アントシアニン含量に差が認められるだけではなく、アントシアニン生合成経路に関連するフェノール物質の含量も異なることから、生合成経路中の段階でアントシアニン生合成が抑制されて生じたと考えられている。

これらの結果から栽培温度はアントシアニン合成系に影響を及ぼし、ブドウの着色状況を左右する原因となっていると考えられる。

3. 生理活性物質とブドウ果皮色の着色との関連

生理活性物質がブドウ果皮の着色に及ぼす影響について、現段階の試験結果を表-1にまとめた。これらの試験結果からブドウの着色は外生ABAによって促進され、外生オーキシシンによっ

表-1 種々の生理活性物質がブドウ糖果粒着色および内生ABA含量に及ぼす影響

生理活性物質	処理濃度 (ppm)	処理時期	着色に対する 効果	内生ABAの 増減
S-ABA(天然形アブシジン酸)	500	ベレゾン初期	促進	増加
TIBA(抗オーキシシン)	200	ベレゾン初期	促進	増加
NAA(合成オーキシシン)	200	ベレゾン初期	抑制	減少
2, 4-D(合成オーキシシン)	50	ベレゾン直前	抑制	減少
NPA(抗オーキシシン)	200	ベレゾン初期	抑制	—
C-MH(抗オーキシシン剤)	1000	ベレゾン初期	無	—

—:記載無し

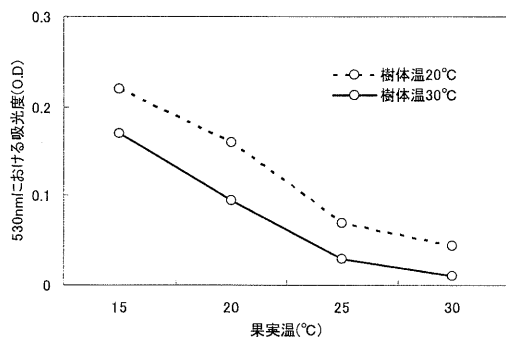


図-3 果実温度及び樹体温が果皮中のアントシアニン含量に及ぼす影響(苔名ら, 1979)より引用

て抑制されていることが分かる。またブドウ果粒の発育と内生植物ホルモンとの関係(模式図)⁹⁾を図-4に示したが、ブドウ‘デラウェア’果実の成熟と内生生理活性物質との関係を調べるとやはり同様の傾向が見られ¹⁰⁾、分析技術が進歩した現在も、ブドウ内生植物ホルモンの増減を表す模式図として支持されている。

①ABAはブドウ果皮の着色を促進する

ベレゾーン期あるいはベレゾーン後約80%の

果実が着色した時点で1000ppmのABAを果房に処理するとブドウ果実の着色が促進されることが、‘巨峰’果実を用いた実験で明らかにされている¹¹⁾。また、気象要因はブドウ果皮色を左右する要因であることを先ほど述べたが、果実温を低く保つことにより、着色が良好になった巨峰果皮のABA含量は高い傾向が認められる⁷⁾。更に*in vitro*でブドウ果実にABA処理をしても着色が促進される¹²⁾。これらのことからブドウ果皮の着色は外生ABAにより促進されるだけではなく、ABAは内生レベルでもブドウの着色に深く関わっていることが分かる。

②オーキシンはブドウ果皮の着色を抑制する

ブドウ‘巨峰’果実に抗オーキシシン剤であるTIBA (2, 3, 5-トリヨード安息香酸)を処理すると果皮の着色が促進される。逆に合成オーキシシンの一種であるNAA (α -ナフタレン酢酸)を処理すると着色が抑制される¹³⁾。ブドウの

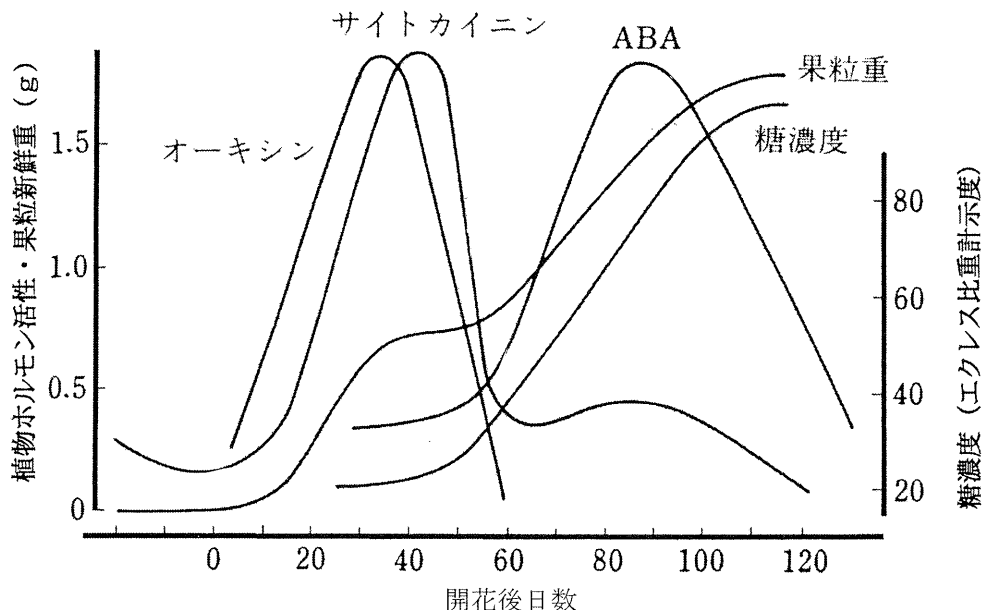


図-4 ブドウ果粒の発育と内生植物ホルモンとの関係(模式図)(Düring, 1975)

着色はABA含量の変化を伴うことが知られていたが、この結果からオーキシシンとABAのバランスにより着色が制御されている可能性が考えられる。またTIBA処理により着色が促進された果実ではABA含量が増加する傾向が認められた¹³⁾。この結果は、着色とABAとの関連を改めて示す結果としてとらえることが出来る。一方、同じ抗オーキシシン剤であるNPA (1-N-ナフタレンフタル酸)やC-MH (マレイン酸ヒドラジド)をブドウ果実に処理しても、TIBAのような着色促進効果は認められず、特にTIBAと同様に極性移動阻害剤であるNPAが着色に影響を及ぼさないか及ぼしたとしても僅かであることについてはこれら二つの生理活性物質のオーキシシンの極性移動阻害機構が若干異なることによると考えられている¹⁴⁾。

4. ブドウの着色を制御する遺伝子

ブドウの着色がABAやオーキシシンによって制御されている可能性を先ほど述べた。それではこれらの生理活性物質はブドウ果皮のアントシアニン生合成経路のどの段階に影響をおよぼしているのだろうか。

アントシアニン合成系の主な酵素遺伝子はいくつか単離されているが、主要なものとして*PAL*, *CHS*, *CHI*, *F3H*, *DFR*, *LDOX*, *UFGT*があげられる(図-2)。これらの酵素遺伝子の発現を黒・赤色品種と白色品種とで比較すると、黒・赤色品種では*UFGT*が発現しているのに対して白色品種では発現していない事が明らかになっている¹⁵⁾。

また「巨峰」にABAと2,4-Dを処理すると、ABAを処理した果実では無処理区と比較してアントシアニンを多く蓄積し、逆に2,4-Dを処理した果実ではアントシアニンの合成が抑制されるが、これらのアントシアニン合成系遺伝子の発

現を調べると*PAL*, *CHS*, *CHI*, *DFR*, *UFGT*の発現がABAにより誘導されていること、また2,4-Dによりこれらすべての酵素遺伝子の発現が抑制されていることが確認された。また、これらの遺伝子のうち、*UFGT*以外は着色開始期以前でも発現が認められるのに対し、*UFGT*は着色開始以降にのみ発現する¹⁶⁾。このことからABAや2,4-Dはアントシアニン合成系に作用することでブドウの果皮色を制御し、*UFGT*は最終的にブドウの着色の鍵を握る遺伝子であると考えられる。

*UFGT*もまた更なる上流に存在する遺伝子によって制御されている。ブドウに関しても他の植物と同様に*Myb*がアントシアニン合成系を制御している可能性が考えられ、実際*Myb*は*UFGT*の発現を誘導し、黄緑色品種では*Myb*が発現していなかったのに対し、赤色品種では*Myb*が発現していることが確認された¹⁷⁾。

以上の結果から、ブドウのアントシアニン合成の鍵を握る酵素は*UFGT*であり、*UFGT*を制御しているのが*Myb*タンパクであることが分かる。今後、今までに明らかにされてきたブドウ着色に影響を及ぼす生理活性物質がブドウ*Myb*遺伝子の発現とどう関わっているか明確にし、また*Myb*遺伝子を誘導する栽培環境を明らかにすることが課題であると思われる。

5. おわりに

近年の気候温暖化に伴い、ブドウの着色不良が引き起こされる懸念がある。今回紹介したようにブドウの着色機構は生理学的、あるいは分子レベルで解明されつつある。将来、これらの基礎的知見をもとに、ブドウ果皮の着色を制御出来る栽培技術を確立することが重要である。

参考文献

- 1) 白石真一・渡辺由香 (1994) ブドウにおける栽培品種の果皮アントシアニン。九州大学農学部学芸雑誌48. 255-262
- 2) Boss, P. K., Davies, C., Robinson, S. P. (1996a) Analysis of the expression of anthocyanin pathway genes in developing *Vitis vinifera* L. cv Shiraz grape berries and the implications for pathway regulation. Plant Physiol. 111. 1059-1066.
- 3) 藤島広之・白石美樹夫 (1997) ブドウ属植物における遺伝資源の評価に関する研究 (第7報) 果皮アントシアニン組成の簡易分析法について。園学雑66別2. 208-209
- 4) 北村八祥・中山真義・近藤宏哉・輪田龍治・腰岡政二 (2000) ブドウ‘安芸クイーン’の暗赤色果粒発育に果皮のアントシアニンが及ぼす影響。園学雑69別2. p281
- 5) 北村八祥・中山真義・西川豊・近藤宏哉・腰岡政二 (2002) ブドウ‘安芸クイーン’における果皮のアントシアニンの同定。園学雑71別2. p115
- 6) 小野俊朗, 藤原康弘・依田征四, 高木伸友, 久保田尚浩 (2000) 果実着色の異なるブドウ‘ピオーネ’樹における新梢内での¹³C光合成産物の転流と分配。園芸学会雑誌69. 629-634
- 7) 苦名孝・宇都宮直樹・片岡郁雄 (1979) 樹上果実の成熟に及ぼす温度環境の影響 (第2報) ブドウ‘巨峰’の果実の着色に及ぼす樹体及び果実の環境温度の影響。園芸学会誌48. 261-266
- 8) 森健太郎・菅谷純子・弦間洋・岩堀修一 (2000) 異なる栽培地のブドウ‘巨峰’果実の着色機構と環境要因。園学雑69別2. p280.
- 9) 杉浦明・稲葉昭次 (1991) 果実発育と内生ホルモンとの関係。新果樹園芸学. 156-158 朝倉書店. 東京
- 10) Inaba, A., Ishida, M., Sobajima, Y. (1976) Changes in endogenous concentrations during berry development in relation to the ripening of Delaware grapes. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 45. 245-252.
- 11) Kataoka, I., Sugiura, A., Utsunomiya, N., Tomana, T. (1982) Effect of abscisic acid and defoliation on anthocyanin accumulation in Kyoho grapes (*Vitis vinifera* L. *V. labruscana* BAILEY). Vitis. 21. 325-332.
- 12) Hiratsuka, S., Onodera, H., Kawai, Y., Kubo, T., Itoh, H., Wada, R. (2001) ABA and sugar effects on anthocyanin formation in grape berry cultured in vitro. Scientia Hort. 90. 121-130
- 13) 薬師寺博 (2000) ブドウの肥大・成熟過程における植物ホルモンの動態解明とそれに基づく肥大成熟制御技術。植調34. 101-107
- 14) 薬師寺博 (2000) ブドウの生理活性物質による結実・肥大制御技術の開発。研究成果 (農林水産技術会議事務局) 351. 80-85
- 15) Boss, P. K., Davies, C., Robinson, S. P. (1996b) Expression of anthocyanin biosynthesis pathway genes in red and white grapes. Plant Mol. Biol. 32. 565-569
- 16) Ban, T., Ishimaru, M., Kobayashi, S., Shiozaki, S., Goto-Yamamoto, N., Horiguchi, S. (2003) Abscic acid and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid affect the expression of anthocyanin biosynthetic pathway genes in ‘Kyoho’ grape berries. J. Hortic. Sci.

Biotech. 78. 586-589

ブドウ「巨峰」の着色における遺伝子制御.

17) 小林省藏 (2003) 果樹の新技術新発見131.

果実日本58. 42-44

新刊!

拮抗微生物による作物病害の生物防除

—我が国における研究事例・実用化事例—

百町 満朗／監修

B5判 243ページ 定価 5,000円+税

微生物を利用した病虫害防除は環境に優しいと注目されているが、安定した効果を得るためには、各種の技術を組み合わせた有機的な取り組みが必要となる。本書は第一線の研究者24名の分担執筆により、現在我が国で進められている最新の研究事例や実用化事例を紹介し、あわせて今後の展望も解説した唯一の書。我が国における生物防除研究の現状が一目瞭然であり、試験研究機関はもとより、学校の教材としても最適。

目次

細菌・放線菌による生物防除

糸状菌による生物防除

I 史的評論「我が国における作物病害の生物防除」

II 拮抗微生物による病害防除のメカニズム

III 細菌・放線菌利用による生物防除

IV 糸状菌利用による生物防除

V 微生物農薬の開発

VI 生物防除研究の将来展望

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6 (植調会館)

TEL 03-3833-1821 FAX 03-3833-1665

URL <http://www.zennokyo.co.jp>

Eメール hon@zennokyo.co.jp

植物化学調節実験マニュアル

植物化学調節学会／編集

A4判 200頁 本体5,000円(税別)

既刊の「植物化学調節実験法」の姉妹編。同書刊行後に植物化学調節実験法は急速な進歩を遂げているので、本書では分子生物学的実験手法を中心にした最新の実験マニュアル。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6

Tel.03-3833-1821 Fax.03-3833-1665