

ジャスモン酸の作用機構と果実生産への利用

県立広島大学大学院総合学術研究科 生命システム科学専攻 教授 近藤 悟

はじめに

植物体における生理活性物質の特徴として、①特定の器官で産生されない ②作用する特定の器官がない ③微量で大きな生理作用をもたらすなどが上げられる。またこれらは相互に影響を及ぼし、一つの生理活性物質の生合成が他の生理活性物質によって刺激あるいは抑制される。その作用は原形質膜→DNA→mRNA→タンパク合成→生理反応のように伝達されていく。植物生理活性物質の一般的分類としては、オーキシン、ジベレリンおよびサイトカイニン等に代表される成長促進型とエチレンやアブシシン酸などが属する成長抑制型に分類される。一般的にジャスモン酸については成長抑制型としての作用性が多く報告されている。

1. ジャスモン酸の生理活性

ジャスモン酸はモクセイ科植物であるジャスミンから発見され、当初は芳香成分としてのジャスモン酸のメチルエステル体が著名であったが、最近、植物の生理現象へのジャスモン酸類の関わりが発見され注目されている。ジャスモン酸はオクタデカノイド経路により主に生合成される。すなわち α -リノレン酸が前駆物質であり、リポキシゲナーゼ等の酵素の作用によりフィトジエン酸に代謝され、その後レダクターゼの作用によりジャスモン酸が生合成される。ジャス

モン酸の生理作用は、同じく生理活性物質であるアブシシン酸と類似した面を持つ一方、果実中での推移など異なる面も持つ。両者の示す類似作用としては、植物が水分ストレスに遭遇した際に示される気孔の閉鎖である。この機構は、孔辺細胞中に存在するカルシウムやカリウムイオンを活性化させることに原因する反応であることが報告されている。また成長抑制作用も報告され、イネ実生へのジャスモン酸のメチルエステル体であるジャスモン酸メチルエステル溶液の処理は成長を抑制した。処理後細胞膜の水素イオンポンプが阻害され、膜電位の形成が抑制された。そのため細胞の浸透圧調整に主要な役割を果たすカリウムイオンの放出が促進され、個体中のカリウムイオン濃度が減少し細胞壁の伸展性が減少した。さらに、細胞壁を硬化させ細胞拡大を妨げるとされる細胞壁結合パーオキシダーゼ活性の増大が観察され、これらはジャスモン酸による成長抑制の要因と推察されている。ジャスモン酸は果実中にも含有され、例えばリンゴ、ブドウ、ネーブルオレンジ、トマト、イチゴなどの果実から、トランスジャスモン酸、シスジャスモン酸、ジャスモン酸メチルエステルおよびジャスモン酸エピメチルエステルが単離されている。トランス体とシス体の生理活性を比較した場合シス体の活性がより強いこと、またリンゴ果皮の葉緑素の消失に対して、処理

したジャスモン酸メチルエステルはジャスモン酸より効果的であったことが報告されている。ジャスモン酸およびジャスモン酸メチルエステルとも植物体からの抽出濃度はトランス体がシス体に比べて高いが、これは抽出過程でシス体が構造的により安定なトランス体に変化するため、植物体中ではシス体の濃度が高いと考えられている。実際、その抽出過程において温度や光条件に注意して抽出操作を行ったところ、シス体の濃度がトランス体に比べて高かったことが示されている。

2. 果実発育とジャスモン酸の推移

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、漸減する非クライマクテリック型である。クライマクテリック型としてはリンゴ、ナシ、モモ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、イチゴなどがあげられる。そこでクライマクテリック型果実としてリンゴを、また非クライマクテリック型果実としてオウトウおよびブドウを供試し、

ジャスモン酸およびジャスモン酸メチルエステルの推移を検討した。リンゴ果実について、ジャスモン酸は果実の発育初期に高く発育中期に減少後、成熟期には再び増加した（図-1）。一方、オウトウおよびブドウではリンゴとはやや様相が異なり発育初期に高く、その後は収穫に向けて減少し成熟期での増加は観察されなかつ

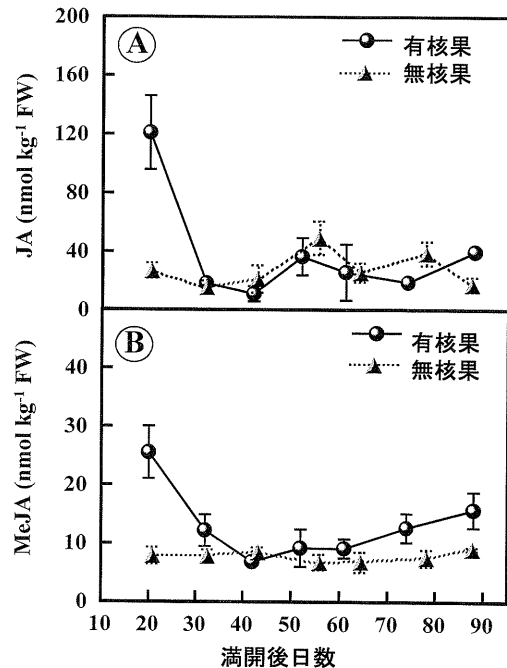


図-2 ブドウ果実の発育とジャスモン酸の推移

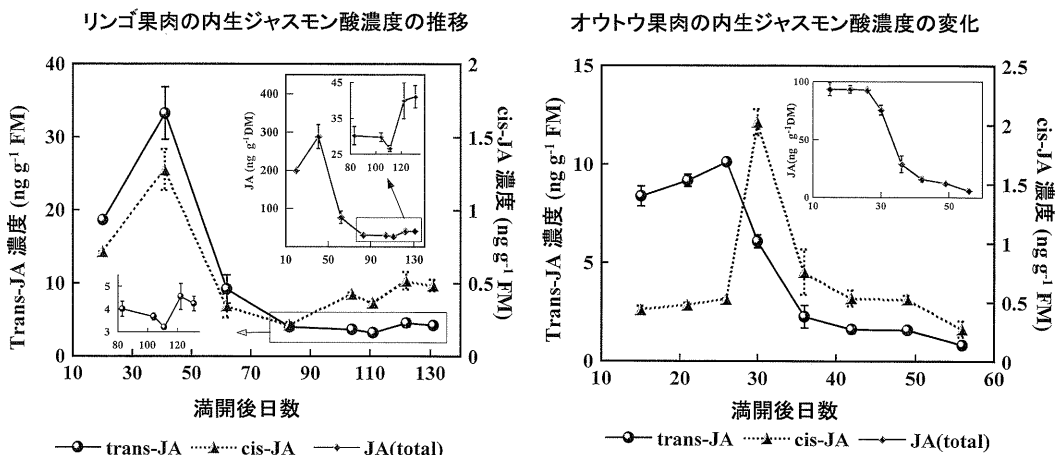


図-1 リンゴおよびオウトウ果実におけるジャスモン酸の推移

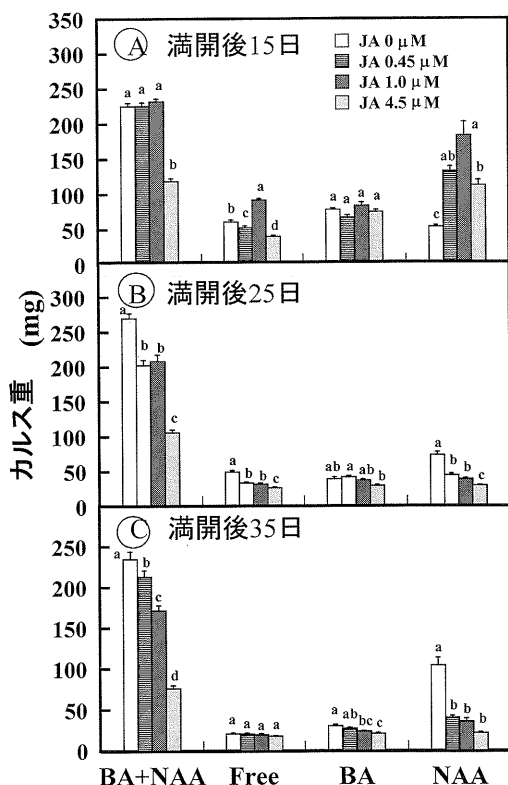


図-3 ジャスモン酸のリンゴ果肉からのカルス増殖に及ぼす影響

た(図-1および図-2)。一般に細胞分裂および肥大に関するジャスモン酸の作用としては、ジャガイモ等でその抑制作用が報告されている。しかしながら両果実で示されたこれらの内生濃度の推移は、ジャスモン酸が果実の細胞分裂や着色に促進的に関連している可能性を示唆する。そこでリンゴ果実を供試し、細胞分裂から肥大期にわたる満開後15日、25日および35日の各発育時期の果実から果肉ディスクを作製し、カルス増殖に及ぼす影響を検討した(図-3)。培地中にはベンジルアデニン(BA)やナフタレン酢酸(NAA)との組み合わせに、ジャスモン酸の0.45 μ M、1.0 μ Mおよび4.5 μ M、ならびにジャスモン酸を含まない処理区を設けた。その結果、満開後25日および35日の果実から採取した果肉

ディスクでは各濃度のジャスモン酸ともカルス増殖を抑制した。しかしながら満開後15日の果肉ディスクでは、NAAと0.45 μ M、1.0 μ Mおよび4.5 μ M各々のジャスモン酸濃度の組み合わせでカルス増殖は促進された。一方、NAAとの組み合わせ以外ではジャスモン酸のカルス誘導促進効果は観察されず、逆に4.5 μ M ジャスモン酸はカルス形成を抑制した。オウトウ果実の果肉ディスクでも、満開後16日の果肉ディスクではジャスモン酸の0.45 μ Mおよび1.0 μ M濃度はカルス増殖を促進し、一方満開後25日の果肉ディスクでは、ジャスモン酸はカルス誘導に効果がないか逆に抑制した。オウトウ果実の場合、培地にNAAやBAなど他の生理活性物質を添加しない処理区で、ジャスモン酸によるカルス増殖の促進が観察された。オウトウ果実の細胞分裂時期を確認するため、果肉切片を作製し顕微鏡で観察したところ、分裂期はほぼ満開後16日頃までで、これ以降は細胞肥大期であることを確認した。両果実で観察された結果は、ジャスモン酸は果実の細胞分裂に関連するがその影響は濃度によって異なり、低濃度は促進し一方高濃度は抑制する可能性を示唆した。また両果実で示された結果は、果実によってジャスモン酸はオーキシンやサイトカイニンなど他生理活性物質と相互に関連性を持つことを示す。これらの結果はジャスモン酸が処理時期と濃度によって、果実肥大に促進的に働く可能性を示唆するものである。

3. ジャスモン酸とエチレンの関連

生理活性物質の中でも、エチレンは果実の発育や着色を始めとした成熟現象等に深く関わりを持つ。ジャスモン酸とエチレンの関連は果実の発育段階により異なることが報告されている。

ジャスモン酸がクライマクテリック前期のリンゴ果実に処理された時、エチレン発生量は無処理に比べ増加し、一方、クライマクテリック期およびクライマクテリック後期では、エチレン発生量はジャスモン酸処理により逆に減少した。この関係は、ジャスモン酸とエチレンの前駆物質である1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸(ACC)の酸化酵素との間でも、同様であったことが観察されている。ジャスモン酸の処理時期によるエチレン産生に及ぼす影響の相違は、処理時期によって収穫後の貯蔵性が制御できる可能性を示唆する。著者らはリンゴ‘デリシャス’と‘ゴールデンデリシャス’を供試して、ジャスモン酸メチルエステル処理が収穫後の貯蔵性に及ぼす影響を検討した(図-4)。収穫時での各品種の成熟ステージは異なり、‘デリ

シャス’はクライマクテリック期そして‘ゴールデンデリシャス’はクライマクテリック前期であった。‘デリシャス’でジャスモン酸メチルエステル処理は内生エチレン産生を無処理に比べ明らかに抑制し、一方‘ゴールデンデリシャス’においては内生エチレンの産生量を増加させた。この結果はジャスモン酸の内生エチレン産生に及ぼす影響は処理時の果実の成熟段階によることを示す。さらにエチレン発生剤エセフォンとジャスモン酸との混合処理も、興味深い結果を示した。すなわち、クライマクテリック期の‘デリシャス’においてはジャスモン酸は明らかにエセフォンの作用を抑制し、一方、クライマクテリック前期の‘ゴールデンデリシャス’においては、エセフォンの作用を助長した。ジャスモン酸のこのような作用性は、エチレンの自

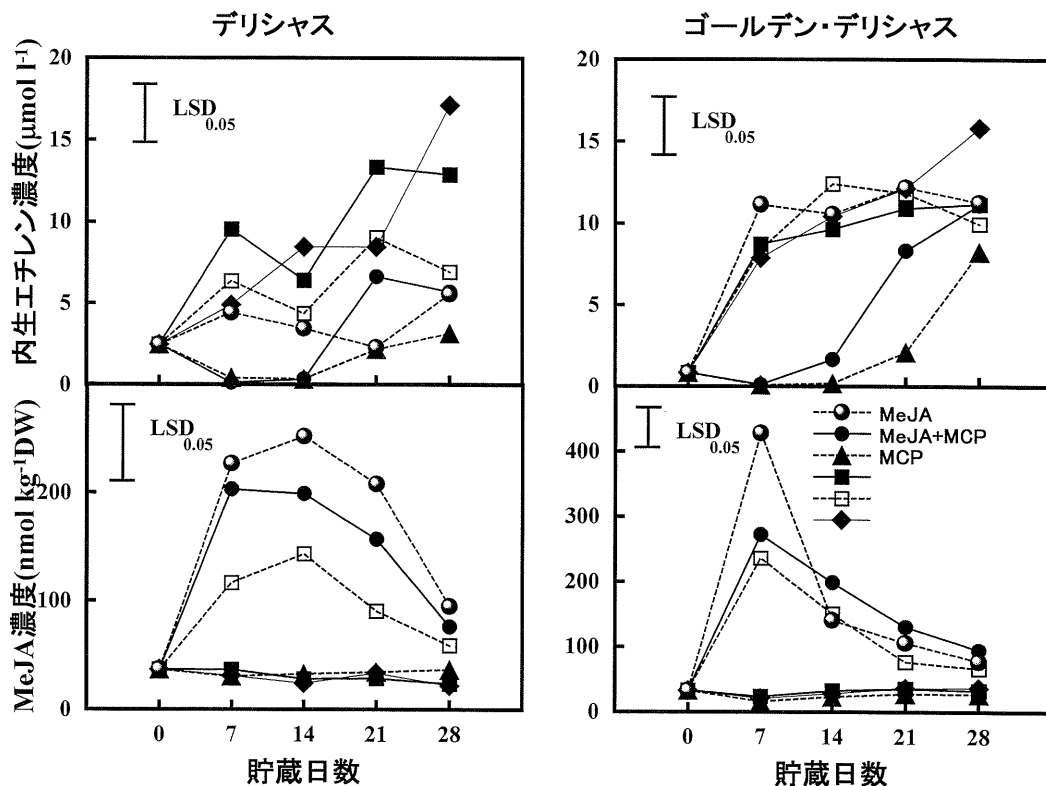


図-4 リンゴ果実の内生エチレン濃度とジャスモン酸処理

己触媒反応であるシステムⅡ機構への関与を示すものと考えられる。

4. ジャスモン酸と果実の香気成分

果実の香りは品質を左右する大きな要素である。リンゴ果実からは40種以上の香気成分が検出されているが、アルコール、エステル、ケトン、アルデヒド、酢酸などのグループに分類することができる。とくにアルコール類（1-ブタノール、エタノール、1-プロパノールなど）およびエステル類（ブチルアセテート、エチルアセテート、プロピルアセテート、エチルブチレートなど）は、リンゴ果実の主要な香気成分である。著者らはこれら香気成分に及ぼすジャスモン酸の影響を、クライマクテリック期で収穫した‘デリシャス’とクライマクテリック前期で

収穫した‘ゴールドンデリシャス’を供試して検討した（図-5）。‘デリシャス’でジャスモン酸処理は有意にアルコールおよびエステル類の香気成分を減少させ、一方、エセフォン処理はこれらを増加させた。対照的に‘ゴールドンデリシャス’では香気成分はジャスモン酸処理により増加した。このような香気成分に関するジャスモン酸の影響は処理時の果実の成熟段階によって異なった。このようなジャスモン酸処理に対する香気成分の反応は、ジャスモン酸とエチレンの関係に類似するため、ジャスモン酸の香気成分に及ぼす影響はエチレンを経由している可能性もある。

5. ジャスモン酸と果実着色

リンゴ果実では内生ジャスモン酸が成熟期に

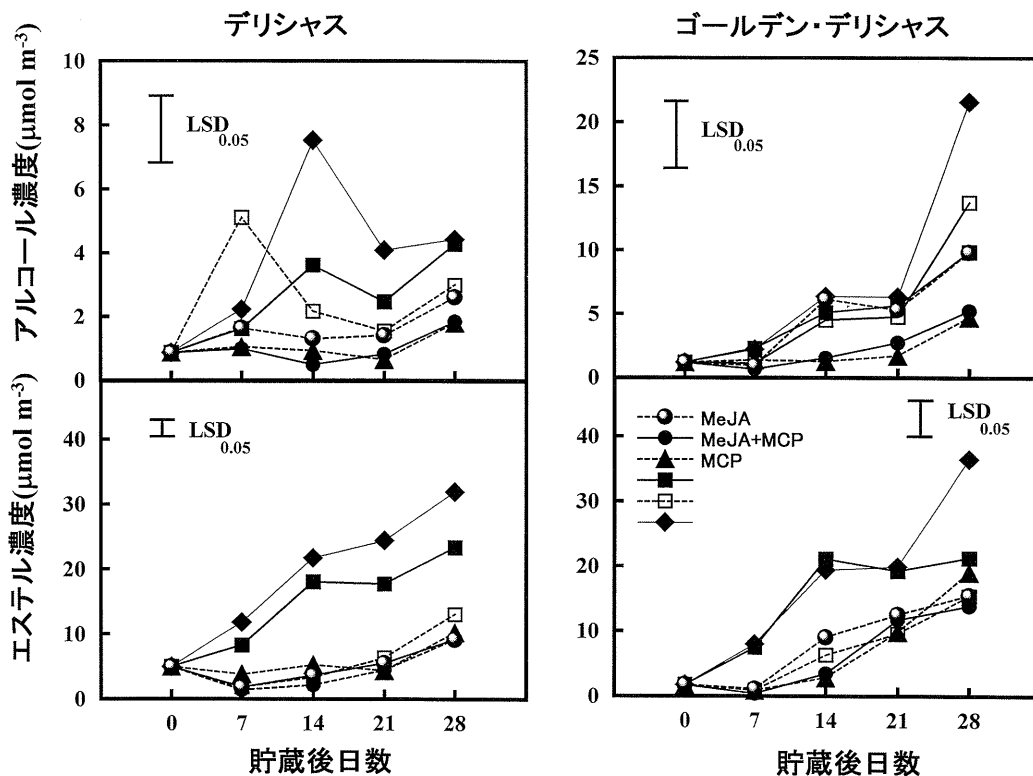


図-5 リンゴ果実の内生エチレン濃度とジャスモン酸処理

上昇することから、成熟とくにアントシアニン合成（着色）に関連している可能性が推察される。一般にリンゴのアントシアニン合成にはエチレンが深く関わり、内生エチレンの産生とともにアントシアニン合成も始まる。著者らはクライマクテリック前期、クライマクテリック期

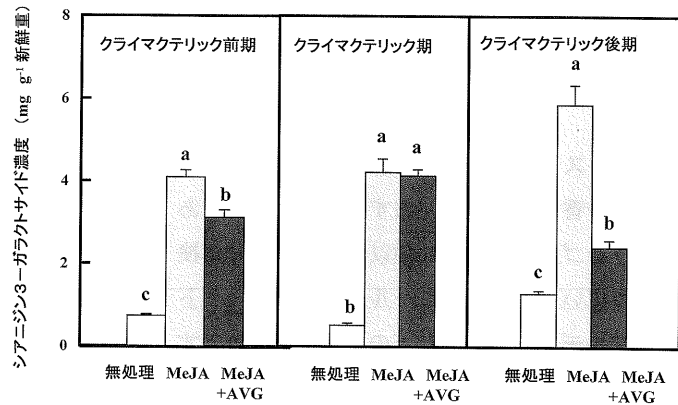


図-6 リンゴにおけるジャスモン酸のアントシアニン合成の及ぼす影響

およびクライマクテリック後期の3つの発育ステージの果皮付き果肉ディスクを供試し、 $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ の照度下でジャスモン酸およびエチレンとアントシアニン合成との関わりを検討した。各発育ステージでジャスモン酸メチルエステル処理は無処理に比べアントシアニン生合成を大きく促進した（図-6）。またACC合成酵素の生合成を抑制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とジャスモン酸メチルエステルの混合処理も、ジャスモン酸メチルエステルのみの処理と同様にアントシアニン生合成を促進した。この結果はアントシアニン合成に関して、ジャスモン酸はエチレンとは独立して作用することを示唆するものである。しかしながらアントシアニン生合成に及ぼすジャスモン酸の作用は果実の種類により異なり、オウトウ果実ではジャスモン酸によるアントシアニン生合成の促進効果は観察されなかった（図-7）。オウトウ果実では内生ジャスモン酸濃度は成熟期でも低下を続けることから、ジャスモン酸による直接的なアントシアニン合成の促進は非クライマクテリック型果実では発揮されない可能性が推測される。

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

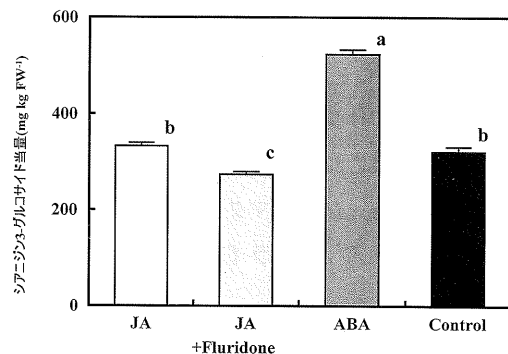


図-7 ジャスモン酸およびアブジシン酸のオウトウ果実着色に及ぼす影響

つがる 満開後日数

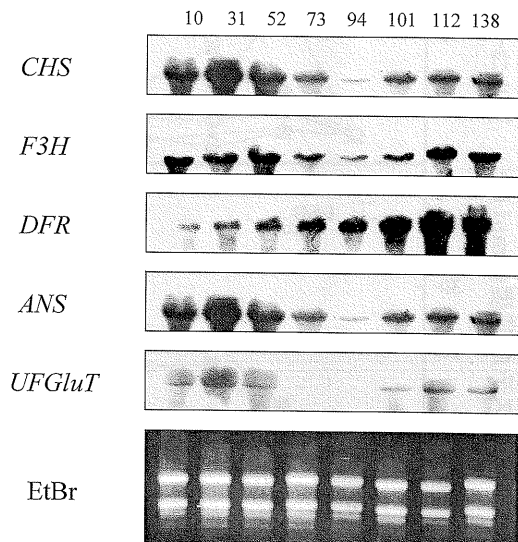


図-8 リンゴ果実におけるアントシアニン生合成と構造遺伝子の発現

3-ガラクトサイドが主要アントシアニンで、フェニルアラニン→カルコン→フラバノン→ジヒドロフラバノール→ロイコアントシアニジン→アントシアニジン→アントシアニンの経路で合成され、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)、アントシアニジンシンターゼ (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 (UGluT) などの酵素が

関連する。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CHS, ANS, UGluT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 (図-8)。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、ジャスモン酸によるアントシアニン合成の促進もこれらの酵素遺伝子に影響していることが考えられる。

水田初・中期一発処理除草剤

オーグス®

フロアブル



抵抗性雑草防除の本命!!

新発売

☆ 日産化学工業株式会社
 〒101-0054 東京都千代田区神田錦町3-7-1 (興和一橋ビル) 03(3296)8141
<http://www.nissan-nouyaku.net/>