

果実の成熟・品質の制御 — 生理活性物質による着色の促進（リンゴ） —

千葉大学大学院園芸学研究科 近藤 悟

1. リンゴの着色促進に使用される植物成長調節剤

リンゴ果実において着色は商品性を左右する大きな要素であり、その管理作業の全労働時間に占める割合も高い。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が、最近、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ニトロチオン(MEP)剤を主成分とした水和剤(商品名:ジョンカラープロ)が開発され着色管理作業の軽減化への期待が高まっている。本剤は現在のところ‘ふじ’と‘ジョナゴールド’に登録があり、収穫の40-50日前に500倍希釈の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(表-1)。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

はリンゴ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、直接的にアントシアニン合成(着色)促進に働く薬剤として、現在登録されているものに、生理活性物質であるオーキシシン系のMCPB乳剤(商品名:マデック)およびジャスモン酸誘導体であるプロヒドロジャスモン液剤(商品名:ジャスモメート液剤)がある。MCPB剤(有効成分MCPB:20%)は3000～4000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(図-1)。MCPB剤処理により、後述するように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、500倍の希釈濃度で収穫予定の30～25日前に果実を中心

表-1 キノキサリン系・MEP水和剤処理が落葉に及ぼす影響

処理時期	果そう葉落葉率(%)
収穫50日前	12.5
収穫45日前	21.1
収穫40日前	16.0
無処理	8.1

(岩手農研センターの結果より抜粋)

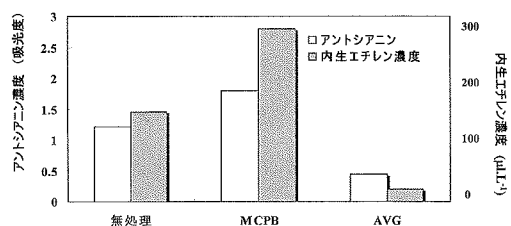


図-1 リンゴ果実へのMCPBおよびAVG処理によるエチレン生成と着色

表－2 プロヒドロジャスモン処理がリンゴの着色に及ぼす影響

処理時期	色相角度値(注)
収穫30日前	30.4±1.1(SE)
収穫25日前	34.0±1.2(SE)
無処理	71.0±1.4(SE)

注 低値は濃青色を示す

に樹全体に散布処理する(表－2)。

2. 着色に関与する生理活性物質であるエチレン、アブシシン酸およびジャスモン酸の生合成経路

果実を始め植物体内に存在する生理活性物質は、細胞分裂および糖集積など果実発育、ならびに色素形成など着色に密接な関わりを持っている。植物体に存在する生理活性物質としては、これまで6種類が単離同定されている。これらの中で果実の着色を始めとした成熟現象に直接的な関わりを持つ生理活性物質としてエチレンやアブシシン酸(ABA)を上げることができる。また最近ジャスモン酸(JA)がモクセイ科植物であるジャスミンから発見され、生理活性物質としての働きが検討されている。すなわちJAは、そのメチルエステル体が芳香成分として知られたが、最近植物の様々な生理・生態現象に関わりを持つ生理活性物質としての作用性が注目されている。さらにエチレン、ABA、JAは植物体が外部よりストレスを受けた際これらが傷害応答遺伝子へのシグナル物質として働くことなども報告されている。

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-カルボン酸を経由して生合成される。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。またJAはリノレン酸よりフィトジエン酸を経由してあるいはヘキサデカトリエン酸より生成され

る。このようにこれら三者の生合成経路は異なるが、果実の着色等に促進的な作用を持つ。

3. 果実発育・着色への関与

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果実としてはリンゴ、バナナ、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。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エチレンおよびABA濃度が増加し、着色への関連が推察される。実際MCPB処理により内生エチレン濃度が増加した果実のアントシアニン濃度は高く、エチレン合成酵素活性阻害剤のアミノエトキシビニルグリシン(AVG)を処理し内生エチレン濃度が減少した果実のアントシアニン濃度は低かった(図－1)。これに対して非クライマクテリック型果実では、エチレンは成熟に向けて漸減する一方であるが、ABAが成熟期に向けて増加し、着色への関与が示唆される。果実発育へのジャスモン酸の関与についての報告は多くない。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を供試し、JAおよびジャスモン酸メチルエステル(MeJA)の推移を検討した。リンゴ果実について、JA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－2)(Kondoら, 2000)。

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った(図－2)(Kondoら, 2000; Kondo and

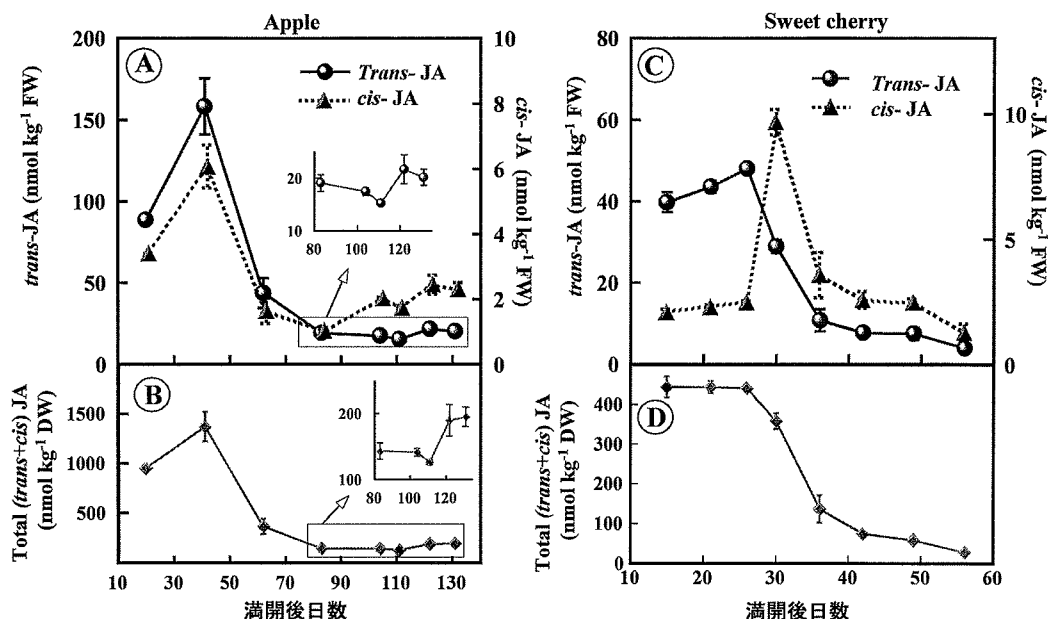


図-2 リンゴおよびオウトウ果実の発育とジャスモン酸の推移

Fukuda, 2001)。一般に細胞分裂および肥大に関するJA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、JAが果実の細胞分裂や着色の促進に関連している可能性を示唆する。筆者らは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。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、JAの0.45 μ M、1.0 μ Mおよび4.5 μ M、ならびにJA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JA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JA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JAの

カルス誘導促進効果は観察されず、逆に4.5 μ M JAはカルス形成を抑制した。それゆえ、JA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JA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した(Kondoら, 2001a)。エチレンおよびJAはリンゴの品質を左右する香り成分の生合成にも大きな影響力を持つ。エチレン生合成のレセプターの働きを遮断する1-MCPはリンゴの香り成分合成に影響するが、MeJAもまた香り成分合成に影響した。しかしMeJAの影響は処理時期により異なり、クライマクテリック前期の処理では、アルコール類、エステル類およびケトン類等の合成を促進したが、クライマクテリック期では抑制する傾向を示した(Kondoら, 2005)。

4. ジャスモン酸がリンゴの着色に及ぼす影響

リンゴ果実では内生JAが成熟期に上昇することから、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。筆者らはクライマクテリック前期、クライマクテリック期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JA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MeJA処理は無処理に比べアントシアニン合成を大きく促進した（図-3）(Kondoら, 2001b)。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AVGとMeJAの混合処理も、MeJAのみの処理と同様にアントシアニン合成を促進した。この結果はアントシアニン合成に関して、JA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。天然型のJAは構造的にやや不安定で、露地など自然条件下で使用された場合分解しやすいため、露地で安定的な効果を示す n -プロピルジヒドロジャスモネイト (PDJ) が合成されている。筆者らは露地条件下で、浸透性展着剤とともにPDJのリンゴ樹への処理を試み、無処理に比較して優れた着色促進効果を観察した。しかしながらアントシアニン合成に及ぼすJAの作用は果実の種類により異なり、オウトウ果実ではJAによるアントシアニン合成の促進効果は観察されなかった（図-4）(Kondoら, 2002b)。オウトウ果実では内生JA濃度は成熟期でも低下を続けることから、JA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3-ガラクトサイドが主要アントシアニンで（図-5）、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

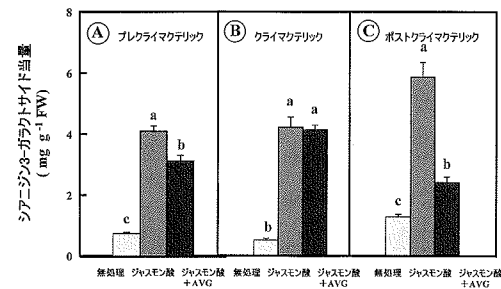


図-3 異なる発育段階でのリンゴのシアニジン3-ガラクトサイド濃度に及ぼすジャスモン酸およびジャスモン酸+AVGの影響

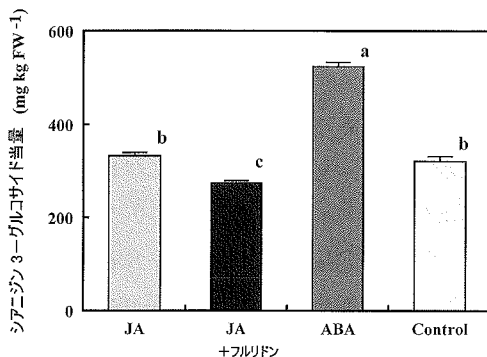


図-4 オウトウ果実のアントシアニン合成に及ぼすジャスモン酸およびアブシシン酸の影響

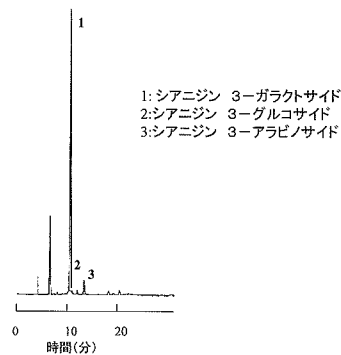


図-5 リンゴ果皮中アントシアニンのクロマトグラム

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(UFGluT)などの酵素が関連する(図-6)

(Hondaら, 2002; Kondoら, 2002a)。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, UFGluT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-7)(Kondoら, 2002a)。またCHS, ANS, UFGluTは光依存遺伝子であった(図-8)。こ

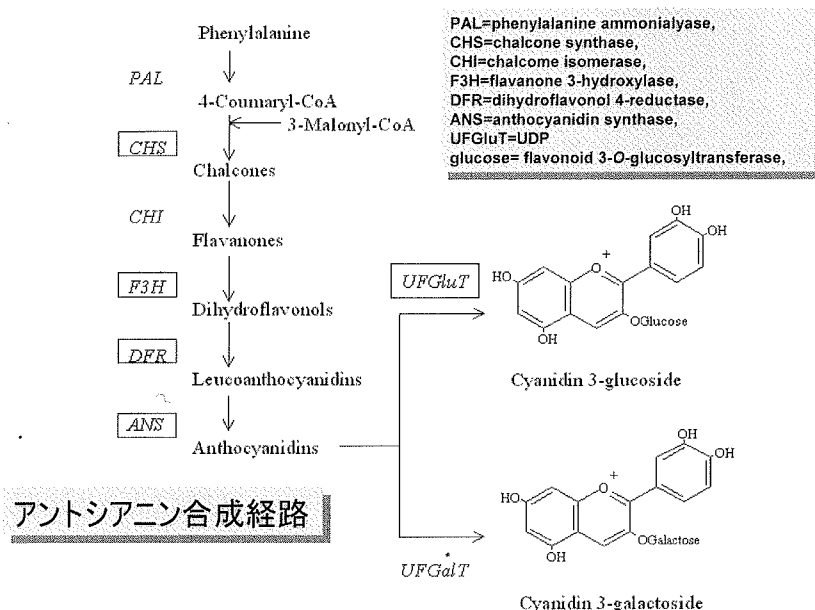


図-6 リンゴ果実のアントシアニン合成経路

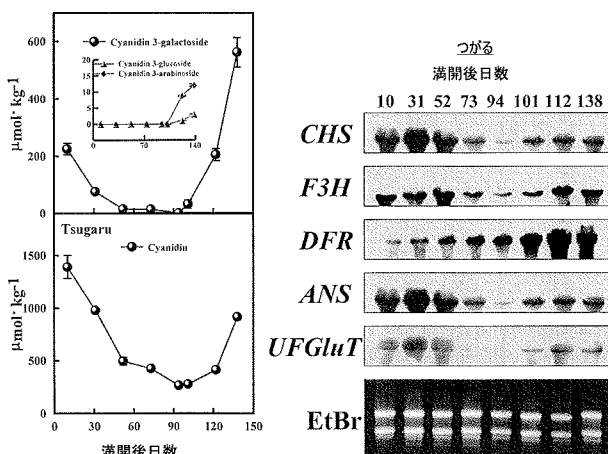


図-7 リンゴ果実のシアニジンおよびシアニジン-3-ガラクトサイドの推移および各酵素遺伝子の発現

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、JA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 (図-9) (Kondo, 2003)。最近 Kobayashi ら(2004)によりブドウ

で、*UFGT* 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、その役割が明らかにされた。ブドウへの ABA 処理による *VvmybA1* 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 ら, 2004)。リンゴについても同様な機構が働いているかもしれない。

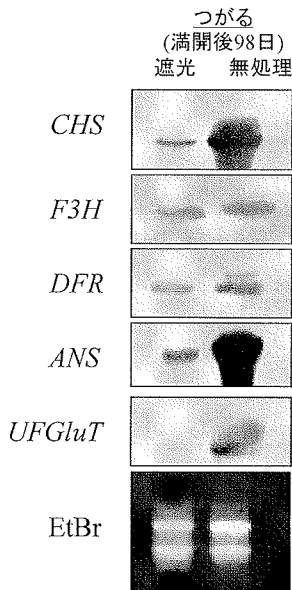


図-8 アントシアニン合成酵素遺伝子の発現に及ぼす光の影響

5. リンゴの着色と抗酸化活性

われわれは生活の中でさまざまな活性酸素の生じる環境にさらされている。たとえば、紫外線および喫煙等によって無数のラジカルが体内で発生する。このように生活の中で多くのラジカルにさらされているわけであるが、体内には活性酸素を消去する防御システムがあるため、通常これらは消去されている。人体中には活性酸素を消去する抗酸化酵素が存在するし、抗酸化物質として血液中にはビタミンCやビタミンEが存在する。しかしながらこれら人体内の防御システムは老化とともに低下し、脂質およ

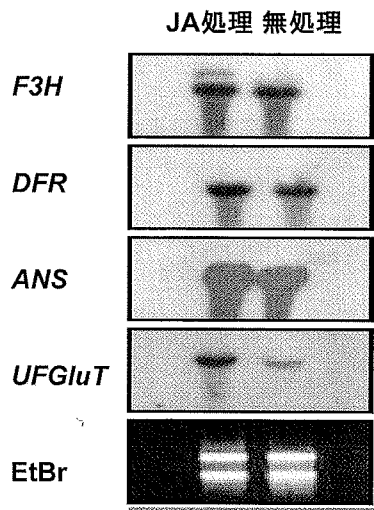
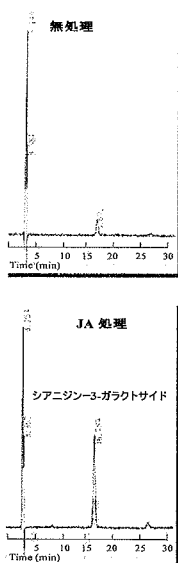


図-9 ジャスモン酸がアントシアニンおよびアントシアニン合成酵素遺伝子の発現に及ぼす影響

び核酸などが酸化的に障害を受ける。したがって体内の抗酸化システムを維持するために、食物から抗酸化物質を補給してやる必要がある。

植物、とくに果実に含まれる抗酸化物質には多種類あるが、リンゴ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、紫外線や病気、虫などから自らを守ろうとする防御システムの一種と考えられている。赤ワイン中のポリフェノールがコレステロールの酸化を防ぎ、動脈硬化を予防するとしての報告はあまりにも有名である。この作用以外にもポリフェノールはさまざまに人体にとって有益な働きを担う。リンゴ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。

図-10および図-11は、スーパーオキシド

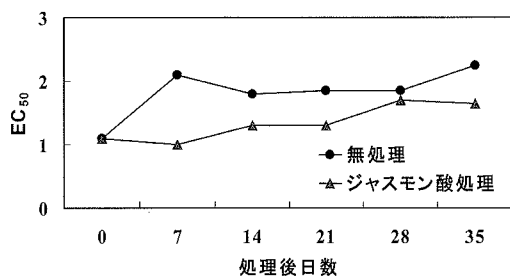


図-10 ジャスモン酸処理がリンゴ果皮のスーパーオキシドアニオンラジカル消去活性に及ぼす影響

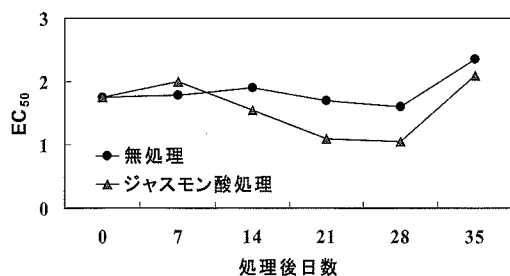


図-11 ジャスモン酸処理がリンゴ果皮のDPPHラジカル消去活性に及ぼす影響

ドアニオンラジカルおよびDPPHラジカルに及ぼす、リンゴ果実へのジャスモン酸処理の影響を示す。EC₅₀値が低いほど、これらのラジカルを消去する活性が高いことを意味する。果皮において、ジャスモン酸処理区では無処理に比較しこれらのラジカルを消去する活性が高く、これは処理により着色(アントシアニン濃度)が上昇したことに原因すると考えられる。

引用文献

- Honda, C., N. Kotoda, M. Wada, S. Kondo, S. Kobayashi, J. Soejima, Z. Zhang, T. Tsuda, and T. Moriguchi. 2002. Anthocyanin biosynthetic genes are coordinately expressed during red coloration in apple skin. *Plant Physiol. Biochem.* 40:955-962.
- Jeong, S. T., N. Goto-Yamamoto, S. Kobayashi and E. Esaka. 2004. Effects of plant hormones and shading on the accumulation of anthocyanins and the expression of anthocyanin biosynthetic genes in grape berry skins. *Plant Sci.* 167: 247-252.
- Kobayashi, S., N. Goto-Yamamoto, and H. Hiroshika. 2004. Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. *Science* 304: 982.
- Kondo, S. 2003. Environment factors and physiologically active substances in plants. *Environ. Cont. Biol.* 41: 73-87.
- Kondo, S., A. Tomiyama, and H. Seto. 2000. Changes of endogenous jasmonic acid and methyl jasmonate in apples and sweet cherries during fruit development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 125: 282-287.

Kondo, S. and K. Fukuda. 2001. Changes of jasmonates in grape berries and their possible roles in fruit development. *Scientia Hort.* 91: 275-288.

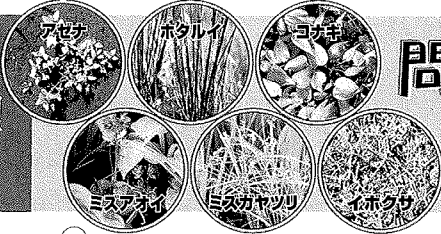
Kondo, S., K. Hiraoka, S. Kobayashi, C. Honda, and N. Terahara. 2002a. Changes in the expression of anthocyanin biosynthetic genes during the development of apple fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127:971-976.

Kondo, S., M. Motoyama, H. Michiyama, and M. Kim. 2002b. Roles of jasmonic acid in the development of sweet cherries as measured from fruit or disk samples. *Plant Growth Regul.* 37: 37-44.

Kondo, S., N. Tsukada, and Y. Niimi. 2001a. Stimulative effect of jasmonic acid on callus formation in apple fruit. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 70: 229-231.

Kondo, S., Tsukada, N., Y. Niimi and H. Seto. 2001b. Interactions between jasmonates and abscisic acid in apple fruit, and stimulative effect of jasmonates on anthocyanin accumulation. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 70: 546-552.

Kondo, S., S. Setha, D. Rudell, D. Buchanan, and J. Mattheis. 2005. Aroma volatile biosynthesis in apples affected by 1-MCP and methyl jasmonate. *Postharvest Biol. Technol.* 36:61-68.



省力タイプの 高性能一発処理 除草剤シリーズ

問題雑草を 一掃!!

水稲用初・中期一発処理除草剤 ダイナマン		水稲用初・中期一発処理除草剤 ダイナマン		水稲用初・中期一発処理除草剤 ダイナマン (ジャンボ)		水稲用一発処理除草剤 マサカリ (ジャンボ)	
1キロ粒剤75 	D1キロ粒剤51 	フロアブル ダイナマンフロアブル 		Dフロアブル ダイナマンDフロアブル 			



日本農薬株式会社
 東京都中央区日本橋1丁目2番5号
 ホームページアドレス <http://www.nichino.co.jp/>

- 使用前にはラベルをよく読んでください。
- ラベルの記載以外には使用しないでください。
- 本剤は小児の手の届くところには置かないでください。
- *空容器は即座に放置せず、環境に影響のないように適切に処理してください。