

# キクをはじめとしたキク科植物の花弁の橙色発現メカニズム

(独) 農業・食品産業技術総合研究機構 岸本早苗  
花き研究所 新形質花き開発研究チーム

## 1. はじめに

花の色には様々な色調のものがあるが、花色の形成には非常に多種の色素成分が関与していることが知られている。これら色素成分の中で、幅広い植物種に渡って重要な働きをしているのが赤色から青色を示すアントシアニンと黄色から赤色を示すカロテノイドである。アントシアニンはフラボノイドの一種であり、アントシアニンと呼ばれる基本骨格に糖や糖鎖が結合した構造を持つ。アントシアニンは水酸基の位置や数などが異なる約20種が知られているが、花弁で見られるものは主にペラルゴニン、シアニン、デルフィニンの3種類である<sup>1)</sup>。一方、カロテノイドは炭素数40の基本骨格を持つイソプレノイド化合物であり、現在までに約700種以上が天然物として報告されている<sup>2)</sup>。植物体内では光酸化から光合成器官を守るという重要な役割を担っており、生存に不可欠な成分の一つである。

キクは世界的に重要な園芸植物の一つであり、日本では主に切り花としての生産が行われている。様々な花色のものがあるが、仏花としての需要が多いことを反映して白色系品種が最も流通しており、次いで黄色系品種、赤色系品種となっている。橙色系品種の流通量は非常に少なく、そのほとんどがスプレータイプである。古いデータであるが、1990年の統計によるとキク

全体の総生産額の6.7%を占めるスプレーギクの中で、橙色が含まれる「その他の花色」に属する品種の総生産額はさらにそのうちの5.1%であり、キク全体のわずか0.3%を占めるに留まっている<sup>3)</sup>。その原因は、橙色系品種に含まれるアントシアニンの発現が環境条件、特に温度条件に対して不安定であるため、色調を安定させることが難しいという生産上の理由と、キクの橙色は明度が低く、特に蛍光灯下ではくすんで見えるために好まれないという販売上の理由によるものと推測される。

一方、同じキク科にはキンセンカやマリゴールドのように非常に鮮やかな橙色花色を示す種が存在する。筆者らはこのようにさまざまな色調の橙色花色を示すキク科植物の花弁の橙色発現機構を明らかにしようと解析を行ってきた。本稿ではその過程で得られた知見を紹介したい。

## 2. キク花弁に含まれる色素と花色

キク花弁中に存在し、花色に関与する主な色素はカロテノイドとアントシアニンである。アントシアニン成分に関しては詳細な解析が行われており、主成分はcyanidin 3-(6"-malonylglucoside)<sup>4)</sup> およびcyanidin 3-(3",6"-dimalonylglucoside)<sup>5)</sup> である<sup>6)</sup>。いずれも赤紫色を示す色素であり、量の違いによって淡桃色から濃紅色までの範囲の色調

が作られる。

カロテノイド成分に関しては正確な知見がなかったため、筆者らが解析を行った<sup>7)</sup>。その結果、キク花卉に含まれるカロテノイドの92%以上が lutein およびその誘導体で占められていた (図-1, 表-1)。いずれも黄色を示すカロテノイドであった。複数の品種について調査を行ったが、各成分の割合は品種によって若干異なるものの、同じ種類のカロテノイドにより構成されており、キク花卉においてカロテノイドが関与する色調はアントシアニン同様に量の違いによって作り出される淡黄色から濃黄色までの範囲であることが明らかになった。

橙色花色はこの両成分の組み合わせによって作り出されており、結果としてキクには白色～濃黄色、桃色～赤紫色、黄橙色～赤橙色などの幅広い花色が存在する<sup>8)</sup>。

次に、筆者らはなぜキクの橙色は明度が低いのかを明らかにするため、淡黄色から濃橙色の品種の花弁の色調と色素量との関係を調査した<sup>9)</sup>。その結果、花卉に含まれるアントシアニン量が増加するに従って明度が低下することが明らかになった。橙色の色調を作り出すためには黄みの色調に赤みが加わることが必要であるが、キクの場合赤みを作り出す手段であるアントシアニンの増加が同時に明度の低下を引き起こし、結果的にくすんだ色調を作り出していた。キクの主要なアントシアニンであるシアニジンが赤紫色を示すということがこの明度の低下の原因の一つであると推測される。色相環で正反対に位置し、二つの色を絵の具として混合した場合に灰色となる組み合わせのことを補色というが、黄色の補色は青紫～紫色である。キク花卉ではカロテノイドの黄色とアントシアニンの赤紫色

が混じり合ったときにくすんだ色調が生じ、明度の低下を引き起こしている可能性がある。また、そのほかにも花卉の構造やアントシアニンの蓄積形態が明度の低下に関与していることも考えられる。いずれにせよ、キクにおいて鮮やかな橙色花色を持つ品種を育成するためには、アントシアニン量の増加以外の手段で赤みを付与させることが望ましいと考えられる。

### 3. キク科植物の3つの橙色発現様式

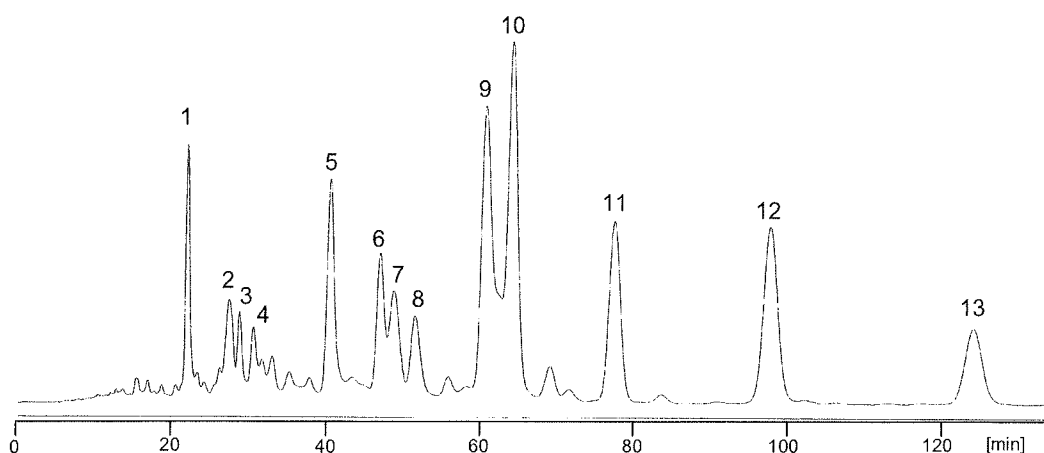
筆者らはカロテノイドを含む9種のキク科植物 (キンセンカ、ガーベラ、ガザニア、ヒマワリ、オステオスペルマム、フレンチマリーゴールド、アフリカンマリーゴールド、ジニア) の橙色系品種および黄色系品種の花色と色素成分の量的・質的關係を解析した。橙色はカロテノイドによって作られる‘黄み’に‘赤み’が加わることで作り出されるが、赤みの加わる方法に3種類のパターンが存在することを見出した<sup>10)</sup>。

#### ①黄色カロテノイドと赤色アントシアニンの共存 (キク、ジニア、ガーベラ)

黄色いカロテノイドを含み、赤色アントシアニンを含まない黄色系品種に対して、橙色系品種は黄色いカロテノイドに加え赤いアントシアニンを花卉に含み、この2つの色素の重なりによって橙色を作り出す。カロテノイド量およびカロテノイド成分は黄色系品種と橙色系品種の間で大きな差はない。

#### ②大量の黄色カロテノイドの蓄積 (アフリカンマリーゴールド、フレンチマリーゴールド、ヒマワリ)

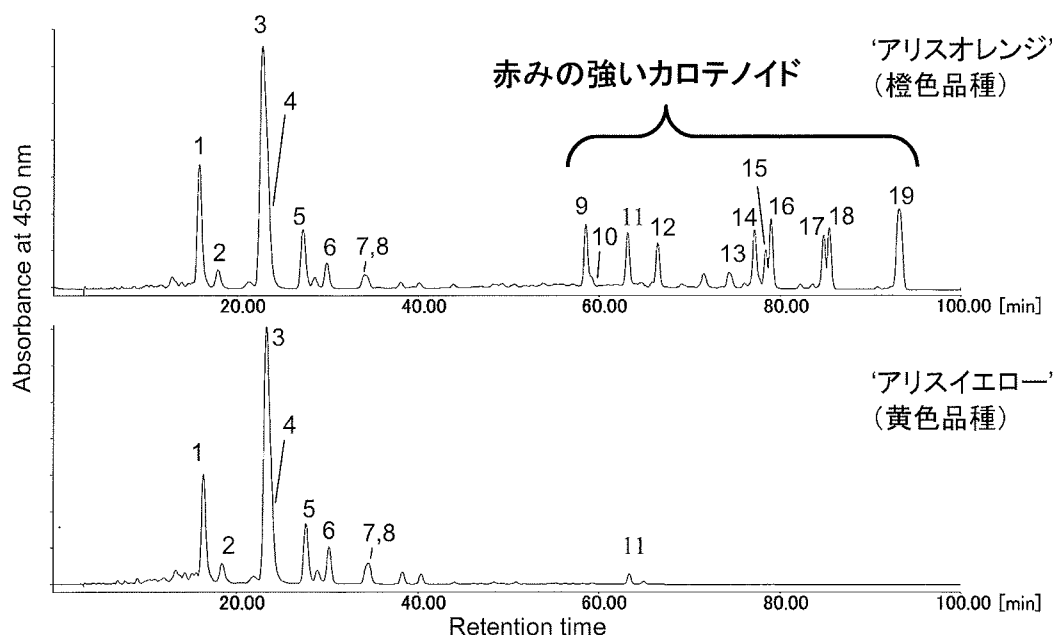
黄色系品種も橙色系品種も同じ成分の黄色いカロテノイドを含むが、橙色系品種はそれを大量に蓄積することによって橙色を作り出す。ア



図－１ キク花弁におけるカロテノイド成分のHPLC 分析

表－１ キク花弁より同定されたカロテノイド成分

| ピーク番号 | カロテノイド名                                                                                         | 総カロテノイドの量に |
|-------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
|       |                                                                                                 | 対する割合 (%)  |
| 1     | (3 <i>S</i> ,5 <i>S</i> ,6 <i>R</i> ,3' <i>R</i> ,6' <i>R</i> )-5,6-Dihydro-5,6-dihydroxylutein | 5.1        |
| 2     | (9 <i>Z</i> ,13' <i>Z</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                  | 1.8        |
|       | (13 <i>Z</i> ,9' <i>Z</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                  | 1.8        |
| 3     | (9' <i>Z</i> ,13' <i>Z</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                 | 2.2        |
| 4     | (9 <i>Z</i> ,13 <i>Z</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                   | 2.0        |
| 5     | (all- <i>E</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                             | 7.7        |
| 6     | (9 <i>Z</i> ,9' <i>Z</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                   | 2.5        |
|       | (9 <i>Z</i> )-Violaxanthin                                                                      | 2.7        |
| 7     | (8 <i>S</i> )-Lutein-5,8-epoxide                                                                | 5.0        |
| 8     | (8 <i>R</i> )-Lutein-5,8-epoxide                                                                | 1.7        |
|       | (9 <i>Z</i> -8' <i>R</i> )-Luteoxanthin                                                         | 1.8        |
| 9     | (9' <i>Z</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                               | 16.6       |
| 10    | (9 <i>Z</i> )-Lutein-5,6-epoxide                                                                | 16.9       |
| 11    | (all- <i>E</i> )-Lutein                                                                         | 9.4        |
| 12    | (9 <i>Z</i> )-Lutein                                                                            | 11.3       |
| 13    | (9' <i>Z</i> )-Lutein                                                                           | 6.0        |



図－2 キンセンカ花卉におけるカロテノイド成分のHPLC分析

ントシアニン量は黄色系品種と橙色系品種の間で大きな差はない。アフリカンマリーゴールドの橙色系品種は黄色系品種の実に44倍量ものカロテノイドを含んでいた。

③黄色カロテノイドと赤色カロテノイドの蓄積  
(キンセンカ, ガザニア, オステオスペルマム)

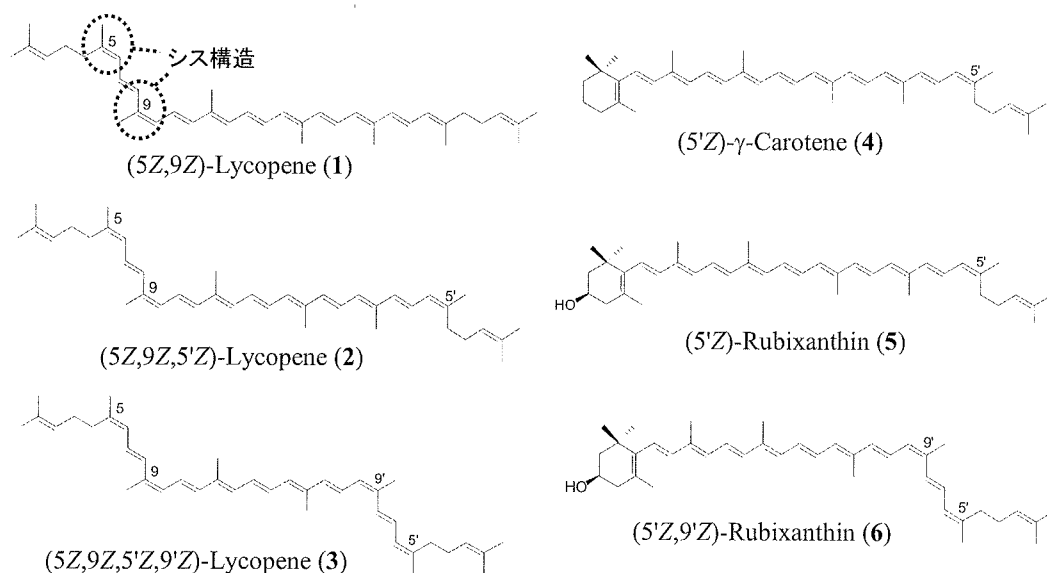
橙色系品種の花弁には黄色系品種同様の黄色いカロテノイドに加えて赤みの強いカロテノイドが蓄積する。アントシアニン量およびカロテノイド量は黄色系品種と橙色系品種の間で大きな差はない。

これらの3つのパターンのうち、①のパターンで作られる橙色は明度が低い傾向があった。ただし、ガーベラはこのパターンで橙色を作り出す3種の中で比較的明度が高く、鮮やかな発色を示す。キクやジニアのアントシアニンの主成分が赤紫色のシアニジンであるのに対してガーベラは朱赤色のペラルゴニジンである<sup>11)</sup>。色相学的には黄色と混じり合った際には赤紫色

よりも朱赤色のほうが彩度の高い発色を示す。このことがガーベラの橙色の鮮やかさの原因の一つと推測される。また、②や③のパターンで作られるアントシアニンの関与しないカロテノイドのみの橙色は非常に鮮やかであった。

#### 4. キンセンカの橙色発現機構

前述の調査によりキンセンカは黄色系品種のみ赤みの強いカロテノイドを蓄積していることが明らかになった(図－2)。しかしながら、これらのカロテノイドはほとんどが未知の成分であった。そこで筆者らがFAB-MSおよびNMR分析による構造決定を行ったところ、同定した10種のカロテノイドのうち6種が炭素鎖の5位もしくは5'位にシス構造を持っていた(表－2, 図－3)<sup>12)</sup>。カロテノイドをはじめとした炭素鎖がつながった構造を持つイソプレノイド類ではシス構造は骨格の‘まがり’として表される(図－3)。5位にシス構造を持つカロテノイ



図－3 キンセンカ橙色品種に特異的に含まれる5位もしくは5'位にシス構造を持つカロテノイド

ドは天然では非常にまれであり、ガザニア花卉やバラ果実といった限られた材料からしか検出されていない<sup>13) 14)</sup>。カロテノイドの発色は共役二重結合の数や位置によって決まる<sup>15)</sup>。花卉に含まれる多くのカロテノイドは赤色を示すリコペンを経由して生合成されるが、サイクレースと呼ばれる酵素の働きで末端が環化され、共役二重結合の位置が変化するために黄色い発色を示す。ところが、末端に5位のシス構造が生じたカロテノイドはその構造が障害となって環化の反応が進まないために、赤いカロテノイドとして蓄積するものと推測される。どのようなメカニズムで橙色系品種のみがこの5位にシス構造を持つカロテノイドを蓄積するのかについては現在調査を行っているところである。また、ガザニアやオステオスペルマムの橙色系品種も赤みの強い5位にシス構造を持つカロテノイドを蓄積しており<sup>10)</sup>、キンセンカと同様の蓄積機構を持つ可能性がある。

## 5. おわりに

鮮やかな橙色花色を持つキクの作出は、マリーゴールドのように花卉に多量のカロテノイドを蓄積させる、もしくはキンセンカのように赤みの強いカロテノイドを蓄積させることによって実現する可能性がある。カロテノイドのみによって花色が構成されるということはアントシアニンが関与する花色に比べ、次のような利点がある。カロテノイドの花卉での発現は生育条件、特に温度に左右されにくいいため、周年を通して色調が安定している。また、その発現に紫外線を必要とするアントシアニンと異なり、室内でつぼみの状態から開花させても比較的容易に着色するため、生産者にとっても消費者にとっても望ましい形質である。実際にカロテノイドのみで構成されたキクの橙色系品種を作出するためには、カロテノイドの蓄積量もしくは赤いカロテノイドの生合成・蓄積に関与した遺伝子を単離し、遺伝子組換えを行うことが最も

表-2 キンセンカ橙色品種の花弁より同定されたカロテノイド成分

| ピーク<br>番号 | カロテノイド名                       | 総カロテノイ           |               |
|-----------|-------------------------------|------------------|---------------|
|           |                               | ド量に対する<br>割合 (%) | 吸収極大値(nm)     |
| 1         | (8'R)-Luteoxanthin            | 11.0             | 398, 422, 448 |
| 2         | Lutein-5,6-epoxide            | 1.6              | 416, 438, 469 |
| 3         | Flavoxanthin                  | 28.5             | 398, 420, 448 |
| 4         | (8R,8'R)-Auroxanthin          | 7.1              | 380, 401, 425 |
| 5         | (9'Z)-Lutein-5,6-epoxide      | 5.0              | 413, 435, 463 |
| 6         | Lutein                        | 2.0              | 444, 473      |
| 7         | Antheraxanthin                | 1.0              | 440, 467      |
| 8         | (9Z)-Lutein                   | 0.6              | 440, 467      |
| 9         | (5'Z,9'Z)-Rubixanthin (5)     | 4.0              | 455, 485      |
| 10        | $\alpha$ -Carotene            | 0.8              | 446, 475      |
| 11        | $\beta$ -Carotene             | 3.4              | 452, 479      |
| 12        | (5'Z)-Rubixanthin (6)         | 3.0              | 461, 491      |
| 13        | $\delta$ -Carotene            | 1.4              | 433, 457, 488 |
| 14        | (5Z,9Z,5'Z,9'Z)-Lycopene (3)  | 4.1              | 437, 461, 491 |
| 15        | $\gamma$ -Carotene            | 2.0              | 461, 493      |
| 16        | (5'Z)- $\gamma$ -Carotene (4) | 4.4              | 463, 493      |
| 17        | (5Z,9Z,5'Z)-Lycopene (2)      | 3.5              | 442, 467, 497 |
| 18        | (5Z,9Z)-Lycopene (1)          | 4.1              | 442, 467, 497 |
| 19        | (all-E)-Lycopene              | 8.7              | 446, 473, 505 |

近道であろう。

園芸植物は野生の原種を改良して作られたものであるが、その過程で野生にない形質を獲得している。キクの橙色花色もその一つであり、もともと白色、黄色、桃色の3色しかなかった野生種を交雑した結果得られたと推測されている<sup>16)</sup>。ところが、鮮やかな橙色花色を持つキンセンカ、ガザニア、マリーゴールドは橙色花色を示す野生種が存在し、これが現在の園芸種の起源の一つとなっていて考えられている。これらの種の橙色の鮮やかさは訪花昆虫を集めるために長い年月をかけて淘汰された結果、得られたもの

なのであろう。

輝くような明るい橙色のキク品種の誕生までにはまだ解決すべき課題が多い。しかし、近い将来の実現を目指してさらに研究を進めていきたいと考えている。

#### 引用文献

- 1) 下郡山 正巳 1988. 植物色素の類別とその特性. 林 孝三編 植物色素—実験・研究への手引き—. pp. 13-55. 養賢堂.
- 2) Britton G., S. Liaaen-Jensen and H. Pfander 2004. Carotenoids Handbook. Birkhäuser,

- Basel.
- 3) 花き需給調整協議会 1990. 花き需給調整協議会資料.
  - 4) Saito N., K. Toki, T. Honda and K. Kawase 1988. Cyanidin 3-malonylglucuronylglucoside in *Bellis* and cyanidin 3-malonylglucoside in *Dendranthema*. *Phytochemistry* 27: 2963-2966.
  - 5) Nakayama M., M. Koshioka, M. Shibata, S. Hiradate, H. Sugie and M. Yamaguchi 1997. Identification of cyanidin 3-*O*-(3",6"- *O*-dimalonyl- $\beta$ -glucopyranoside) as a flower pigment of chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*). *Biosci. Biotech. Biochem.* 61: 1607-1608.
  - 6) 山口雅篤・雫石賢一・寛 三男 1987. 有機酸の結合したアントシアニンに関する研究 (第3報) キクのマロニル化アントシアニンの同定と分布. *園学雑* 56(別1): 354-355.
  - 7) Kishimoto, S., T. Maoka, M. Nakayama and A. Ohmiya 2004. Carotenoid composition in petals of chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitamura). *Phytochemistry* 65: 2781-2787.
  - 8) Kawase, K. and Y. Tsukamoto 1976. Studies on flower color in *Chrysanthemum morifolium* Ramat. III. Quantitative effects of major pigments on flower color variation, and measurement of color qualities of petals with a color difference meter. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 45: 65-75.
  - 9) 岸本早苗 2006. キク科植物の花弁におけるカロテノイドに関する研究. *花き研報告* 6: 1-54.
  - 10) Kishimoto S., K. Sumitomo, M. Yagi, M. Nakayama and A. Ohmiya 2007. Three routes to orange petal color via carotenoid components in 9 Compositae species. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 76: 250-257.
  - 11) Asen S. 1984. High pressure liquid chromatographic analysis of flavonoid chemical markers in petals from *Gerbera* flowers as an adjunct for cultivar and germplasm identification. *Phytochemistry* 23: 2523-2526.
  - 12) Kishimoto, S., T. Maoka, K. Sumitomo and A. Ohmiya 2005. Analysis of carotenoid composition in petals of calendula (*Calendula officinalis* L.). *Biosci. Biotech. Biochem.* 69: 2122-2128.
  - 13) Bartlett, L., W. Klyne, W. P. Mose and P. M. Scopes 1969. Optical rotatory dispersion of carotenoids. *J. Chem. Soc. C.*: 2527-2544.
  - 14) Märki-Fischer, E., U. Marti, R. Buchecker and C. H. Eugster 1983. Carotenoids from hips of *Rosa pomifera*: discovery of (5*Z*)-neurosporene; synthesis of (3*R*,5*Z*)-rubixanthin. *Helv. Chim. Acta* 66: 494-513.
  - 15) 高市真一 2006. カロテノイドーその多様性と生理活性ー. pp.166-172. 裳華房.
  - 16) 北村四郎 1950. 園芸大事典. pp.576-585. 誠文堂新光社.