

果実の着色について考える ーリンゴを中心にー

森口 卓哉（静岡県立農林環境専門職大学生産環境経営学部）

I. はじめに

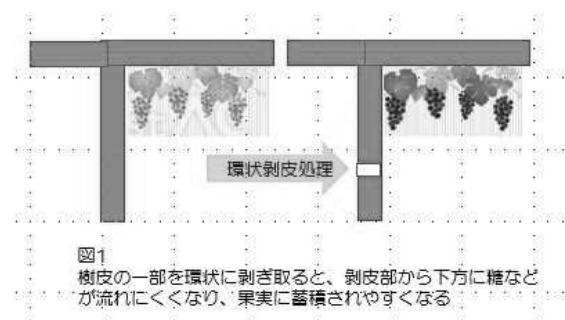
果樹は気候への依存度が非常に高い作物で、果実の成熟や樹体の成長は気象条件に左右される。また、当年の気象条件が翌年以降の成長にも影響を与えるため、昨今の温暖化は持続的安定生産上、大きな問題となる。温暖化の影響として、1) 果実の着色不良や着色遅延、2) 休眠・発芽・開花の遅延や異常、3) 果肉障害や日焼け、浮皮などの果実品質の劣化などが挙げられる。なかでも着色不良は果実の商品としての価値を損なうためリンゴ、ブドウでは大きな問題となっている。

ここでは、果実の着色について、リンゴを中心にその機構を概説したい。

II. アントシアニンの合成に影響を与える環境・栄養条件と鍵となる因子

リンゴやブドウの着色の主成分はアントシアニンで、アントシアニンの合成には温度、光（紫外線）などの環境条件や樹体の栄養条件が影響する。温度としては、夏の高温期が過ぎて、秋に気温が下がる（15℃～20℃）と着色が始まる。過度な高温や低温の場合は着色を阻害する。果樹園で温度を制御することは難しいため、リンゴの栽培現場では光条件の改善を目的に、従来から、玉回し、葉摘み、反射シートの利用などの着色管理技術が行われているが、着色管理には多大な労力を要する。一方で、温暖化が進む中で、‘シナノゴールド’のように赤く着色しない黄色品種のリンゴであれば、上述した重労働な着色管理が不要であるため、黄色品種に切り替える農家もみられる。樹体の栄養条件の視点では、ブドウの着色不良対策としての環状剥皮技術が挙げられる（山根・柴山 2007）¹⁾。主幹部位に環状剥皮を施すことで、光合成産物（糖）は環状剥皮部位より上部に集中される。アントシアニンは、アントシアニ

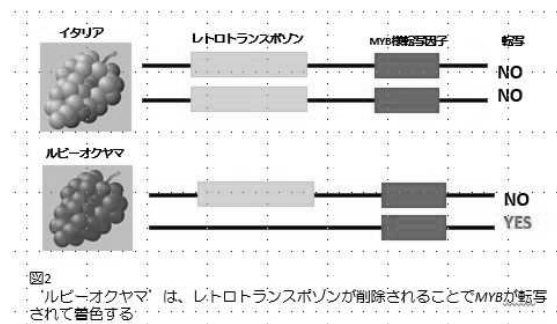
ジン（アグリコン）に糖が結合した配糖体であるため、糖はアントシアニンの合成には必須であり、この糖の供給を果実が成っている樹体の上部で増やすことで、ブドウの着色を改善する技術である（図1）。



リンゴやブドウの着色の主成分であるアントシアニンは、フェニルアラニン、クマロイル CoA、カルコンなどを経て生合成される。これらの合成に関与するカルコン合成酵素遺伝子、ジヒドロフラボノール 4-還元酵素遺伝子などの構造遺伝子の発現は、紫外線照射や低温（17℃）に果実をさらすことで上昇することが報告されている（Ubi et al. 2006）²⁾。MYB 様の転写因子（MYB）の発現も低温や紫外線照射で上昇すること、さらに MYB はアントシアニン合成酵素遺伝子（ANS）のプロモーター領域に作用することがゲルシフトアッセイによって示され、MYB が下流のアントシアニン合成経路の遺伝子の発現を制御している（Ban et al., 2017）³⁾。

ブドウ‘イタリア’は青い品種であるが、その枝変わり品種である‘ルビーオクヤマ’は赤い品種である。‘イタリア’の MYB 遺伝子の upstream にはレトロトランスポゾンが挿入されているため、MYB が転写できないが、‘ルビーオクヤマ’では、一方の MYB の upstream のレトロトランスポゾンが欠落

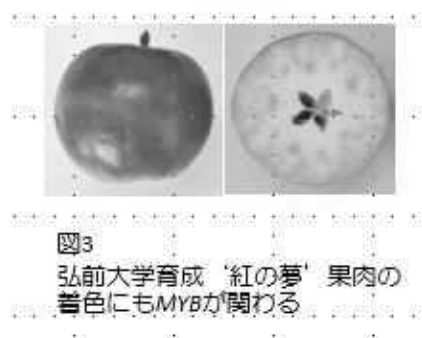
したため、*MYB*が転写されることで赤くなったことが報告されている (Kobayashi et al. 2000) (図2) ⁴⁾。



以上のことから *MYB*がリンゴやブドウの果皮の着色 (アントシアニン集積) を誘導する鍵因子であると考えられている。

III. *MYB*とリンゴ果実の着色

*MYB*は果皮のみならず、リンゴの果肉着色 (図3) にも関わっている。しかし、遺伝子としては別物である。果皮の着色に関わる *MYB*は *MdMYBA*、あるいは *MdMYB10*や *MdMYB1* と呼ばれ、連鎖グループ9番に (Ban et al. 2007) ³⁾、果肉の着色に関わる *MYB*は *MdMYB110a_JP*と記されて、17番にマッピングされる (Umemura et al. 2013) ⁵⁾。



果肉の着色にも温度や光が影響を与えるかについて、果肉が赤くなるリンゴ品種‘紅の夢’を用いて解析されている (Matsumoto et al. 2018) ⁶⁾。その結果、光や低温は果肉着色を改善するが、特に光の影響は果皮着色ほど大きくないことが明らかとなっている。また、葉果比を変えて果肉着色への影響を調べると、摘葉により着色が劣り、光合成産物である糖の供給量も果肉の着色に

影響を与えていた。

一方、果皮の着色に関わる *MdMYB1* (= *MdMYBA*) には少なくとも5種類のアレルの存在が知られており、これらアレルの構造の違いを元にして、早期に着色するか否かを判定できるDNAマーカーが作成されている (初山 私信)。主要なリンゴ品種における *MYB*アレルの構成例を示す (表1)。
*MdMYB1-1*は機能を有する *MYB*で、1つでも有していれば、果皮は赤く着色することができる。
*MYB1-2/1-3/1-4*は機能を有さない *MYB*である。例えば‘ふじ’は *MdMYB1-1/1-4*からなり、*MdMYB1-1*を有するため、赤く着色することができる。一方、‘王林’の *MYB*アレルの構成は、*MdMYB1-2/1-3*で、機能を有する *MdMYB1-1*を有さないため、黄色いリンゴとなる。

表1
主な品種のMYBアレルの遺伝子型

MYB1-1/1-3	国光	MYB1-3/1-2	つがる	MYB1-2/1-3	王林
	紅玉		ガラ		きおう
	あかぬ		シナノレッド	MYB1-3/1-4	金皇
	ひめかみ		未希ライフ		黄秋
MYB1-1/1-4	デリシャス	MYB1-3/1-3	千夜	MYB1-2/1-2	印度
	ふじ		あかぎ	MYB1-3/1-4	さだろう
	かおり		陽光	MYB1-2/1-3	こうこう

機能のあるMdMYB1-1を一つでも有すると果皮は赤くなる

IV. 黄色いリンゴも赤くなる

‘陸奥’は3倍体のリンゴ品種で、*MYB*アレルの構成は *MdMYB1-2/1-2/1-3*となり、機能を有さない *MYB*のみから構成されるため、緑色～黄色の果皮を有するリンゴである (図4)。しかし、‘陸奥’は赤い果皮のリンゴと記憶されている方もいると思われる。赤い果皮の‘陸奥’ (図4) は袋掛け処理をすることで作り出すことが可能である。処理法としては、最終摘果時期から2週間以内に小袋を掛け、その後、7月上旬までに3重の大袋を掛ける。そして、収穫1月前に三重袋を一度に、除袋せず、光に順化させながら徐々に除袋して着色させている。

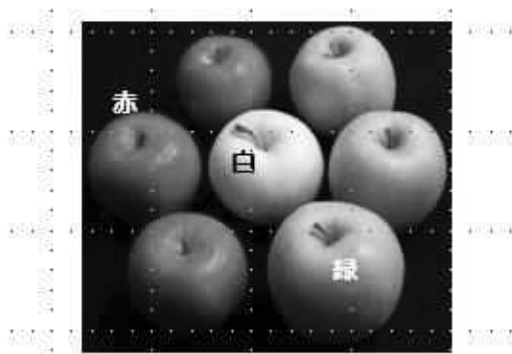


図4 「陸奥」は無袋栽培では緑の果皮であるが、袋掛け処理で赤くなる。また、除袋せずに収穫した果実は白くなる

ではなぜ機能のない *MYB* のみを有するにも関わらず袋掛け処理で着色させることが可能になるのだろうか？この疑問に答えるため、様々な試みを行った結果、袋掛け処理により、機能を有さない *MYB* の上流域を構成しているヒストンと DNA が結合してできているヌクレオソームの状態がメチル化やアセチル化の変化を受けて状態が変化することを見出した。これらの変化により、RNA ポリメラーゼが *MYB* に作用しやすくなり、機能を有さない *MYB* が転写されている可能性を見出した (Bai et al. 2016)⁷⁾。*MYB* の転写が誘導されれば、下流のアントシアニン合成経路の構造遺伝子群の発現も誘導されて着色に至る。

袋掛け処理で、本来は黄色リンゴ品種を赤くすることで、黄色（無処理）と赤色の品種を並べて、付加価値を付けて販売されている事例がある（図5）。「陸奥」の写真では、収穫時まで除袋しないことで、白い果皮色のリンゴも作出されている（図4）。



図5 「弘太みさき」を袋掛け処理で赤くした果実と無袋の果実をセットで、「曙みさき」として販売 (<https://nature.hirosaki-u.ac.jp/news/5466/>から引用)

それでは黄色のリンゴ品種は全て袋掛け処理により赤くすることが可能なのだろうか？という疑問が生じる。年次変異や品種間差があり、断言は難しいが可能性はあると考えている（図6）。今後の研究の進展が待たれる。

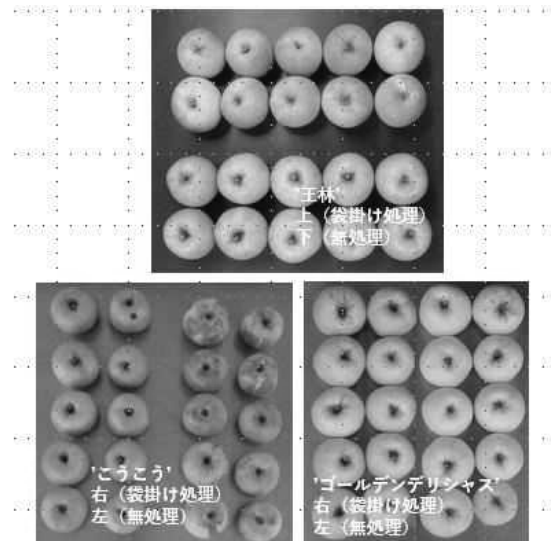


図6 黄色品種の袋掛け処理による着色の可能性

V. 黄色いモモの誕生理由

モモのアントシアニン着色にも *MYB* が関与している (Tuan et al. 2015)⁸⁾。一方、「つきあかり」という果皮と果肉がともに黄色いモモが2008年に農研機構で育成されている。この両親は、「まさひめ」と「あかつき」で、両親ともに、果皮も果肉も黄色ではない。この白肉モモから黄肉モモが誕生した理由について解析を行った。その結果、カロテノイドを分解するカロテノイド分解酵素遺伝子 (*CCD4*) の発現の有無が果皮色と果肉色に影響を与えていることが明らかとなった（図7）。「つきあかり」の両親である「まさひめ」と「あかつき」は、それぞれ、機能のある *CCD4* と機能のない *CCD4* をヘテロで有しており (*CCD4/ccd4*)、機能のある *CCD4* が優勢であるため白肉となる。一方で「つきあかり」は、「まさひめ」と「あかつき」から機能の無い *ccd4* を併せて引き継いだため (*ccd4/ccd4*)、カロテノイドを分解することができずに黄肉になる。さらに、ウイルスベクターを用いて、白肉品種の *CCD4* を破壊すると、黄色くなることを示すことができた (Bai et al. 2016)⁹⁾。よって、機能の無い *CCD4* をホモで有すれば、黄肉のモモ

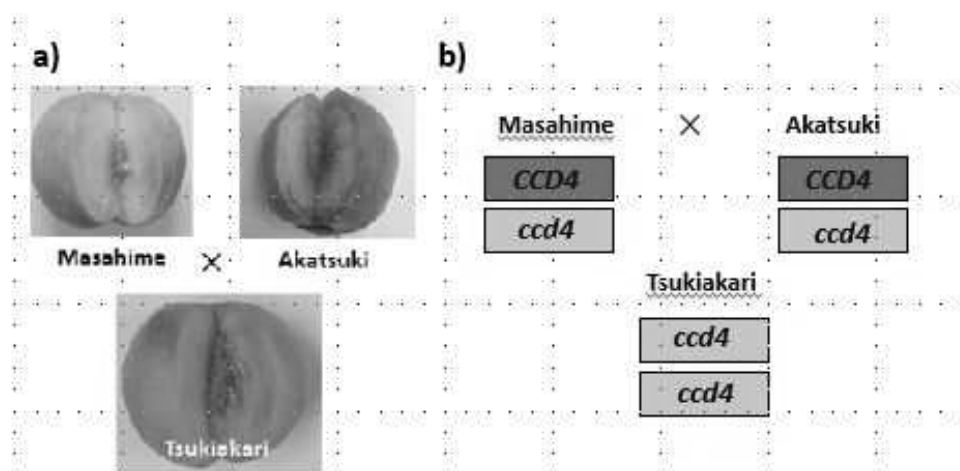


図7

a) 白肉モモの「まさひめ」と「あかつき」を交配して、黄肉モモ「つきあかり」を育成
 b) 「まさひめ」、「あかつき」、「つきあかり」のCCD4遺伝子型
 CCD4（カロテノイド酸化開裂酵素）はカロテノイドを分解する酵素であるため、機能のあるCCD4を1つでも有する「まさひめ」、「あかつき」は、カロテノイドが分解されて果肉は白くなる。一方、「つきあかり」は、両親から機能を無くしたccd4を受け継いでいるため、カロテノイドを分解できず、果肉は黄色となる

品種が育成されることになる。

VI. おわりに

果実の着色は、生産者にとっては重要な品質要因であり、着色不良の果実は安く取り扱われる。リンゴでは袋掛け処理により、安定して着色を改善することができる。しかし、糖度が低下することも知られている。加えて、袋掛け処理は労力を要するため、担い手に高齢者が多い現状から、現在、農林水産省が目指している省力的栽培法からは逆行するものである。しかし、黄色品種のリンゴ、「曙みさき」のように、同じ品種でありながら、異なる果皮職のリンゴをセットとして販売することで付加価値を付けることが可能となる（図5）。また、袋掛け処理は、温暖化状況下でのリンゴの着色の改善に加えて、病虫害の被害も軽減され、商品化率が改善され、販売額が増えるメリットがある。いずれにしても、リンゴ黄色品種に認められる袋掛け処理による着色の難易差など、まだ研究としても未解明な部分があるため、さらなる解析が期待される。

引用文献

- 1) 山根崇嘉・柴山勝利. 2007. ブドウ結果枝における環状はく皮処理の時期、幅および果粒数が果皮の着色に及ぼす影響. 園学研. 6(2): 233-239.
- 2) Ubi, BE., C. Honda, H. Bessho, S. kondo, M. Wada, S. Kobayashi and T. Moriguchi. 2006. Expression analysis of anthocyanin biosynthetic genes in apple skin: effect of UV-B and temperature. Plant Sci. 170: 571-578.
- 3) Ban, Y., C. Honda, Y. Hatsuyama, M. Igarashi, H. Bessho and T. Moriguchi. 2007. Isolation and functional analysis of a MYB transcription factor gene that is a key regulator for the development of red coloration in apple skin. Plant Cell Physiol. 48: 958-970.
- 4) Kobayashi, S., N. Goto-Yamamoto and H. Hirochika. 2004. Retrotransposon-induced mutations in grape skin color. Science 304: 982.

- 5) Umemura, H., S. Otagaki, M. Wada, S. Kondo and S. Matsumoto. 2013. Expression and functional analysis of a novel *MYB* gene, *MdMYB110a_JP*, responsible for red flesh, not skin color in apple fruit. *Planta* 238: 65–76.
- 6) Matsumoto K., T. Fujita, S. Sato and T. Moriguchi. 2018. Effects of low temperature, shading, defoliation, and crop load on the flesh coloration of the Type2 red-fleshed apple ‘Kurenainoyume’. *Hortic. J.* 87: 452–461.
- 7) Bai, S., PA. Tuan, T. Saito, C. Honda, Y. Hatsuyama, A. Ito and T. Moriguchi. 2016. Epigenetic regulation of *MdMYB1* is associated with paper bagging-induced red pigmentation of apples. *Planta* 244: 573–
- 8) Tuan, PA., S. Bai, H. Yaegaki, T. Tamura, S. Hihara, T. Moriguchi and K. Oda. 2015. The crucial role of *PpMYB10.1* in anthocyanin accumulation in peach and relationships between its allelic type and skin color phenotype. *BMC Plant Biol.* 15: 280.
- 9) Bai, S., PA. Tuan, M. Tatsuki, H. Yaegaki, A. Ohmiya, C. Yamamoto and T. Moriguchi. 2016. Knockdown of *carotenoid cleavage dioxygenase 4* (*CCD4*) via virus-induced gene silencing confers yellow coloration in peach fruit: evaluation of gene function related to fruit traits. *Plant Mol. Biol. Rep.* 34: 257–264.