

トマト障害果の栄養特性

Nutritional Features of Physiologically Disordered Tomato Fruits

石塚潤爾・郡司掛則昭・久保研一

Junji ISHIZUKA, Noriaki GUNJIKAKE and Kenichi KUBO

要 約

トマト生理障害果の有機・無機栄養の特性を明らかにするため、夏秋雨よけ栽培トマトの正常果、空洞果、芯腐れ果を調査した結果、乾物率、アスコルビン酸・糖濃度は正常果に比べて、空洞果で低く、芯腐れ果では高く、Ca濃度は芯腐れ果、空洞果ともに低く、Bは芯腐れ果で高く、空洞果で差がなかった。

また、空洞が単為結果果実で多発する理由を明らかにするため、露地栽培の正常果とハウス栽培の空洞果を組織・部位別（ゼリー状組織、胎座、表層果肉、中間果肉、基部果肉）に分けて分析し、栄養生理学的な特性を対比し検討した。その結果、CaとKは正常果に比べて空洞果のゼリー状組織で著しく低かった。果肉のCa濃度は蒸散の場に近い表層果肉でもっとも高かったが、K濃度は逆にもっとも低かった。空洞果のゼリー状組織では正常果に比べてアンモニア濃度が高く、ゼリー状組織・胎座のフマル酸・コハク酸濃度が低かった。

これらから、単為結果トマトで空洞果の発生比率が高い理由の一つは、種子の欠如がゼリー状組織・胎座へのCaなど無機成分の供給や窒素・炭水化物・ホルモン代謝に多様な影響を及ぼしているためと推定した。

キーワード：空洞果、芯腐れ果、単為結果トマト、ハウス栽培

I 緒言

トマト栽培では、尻ぐされ、すじ腐れ、裂果、空洞果、窓あき果、乱形果などの生理障害発生の克服が大きな課題となっている。しかし、その発生の機構については、長年にわたる多角的に検討にもかかわらず、まだ明確な結論は得られておらず、このことが障害防止のための栽培技術の向上の足枷になっている。

トマトの空洞はゼリー状組織および胎座の内容物の充実が阻害され、表層果肉の生長との間にアンバランスが生じたために発生するものであるが、その誘因としては、日照不足や窒素過剰・過植・過灌水に起因する茎葉の過繁茂、乾燥・夏期の高温による、あるいは生育末期の光合成能の低下、葉の能力以上の着果と大玉化などによる光合成産物の果実への供給不足と分配のアンバランスなどが考えられている^{1,2)}。さらに、無機要素の過不足、たとえば、ホウ素欠乏による糖の転流の阻害やアスコルビン酸・インドール酢酸（IAA）等の酸化酵素の活性化、カルシウム欠乏による組織の脆弱化なども検討に値する。

トマトの空洞果はホルモン処理による単為結果果実で多発し^{1,4)}、自然交配果実では少ない。単為結果果実では種子ができないために、ゼリー状物質の生成が阻害されるとの見方が可能で、種子が果実の成熟過程にどのような役割を果たしているを明らかにすることも必要である。

本報告はトマトの生理障害とくに空洞の発生機構を栄養生理学的に明らかにすることを目的として検討し、その結果を取りまとめたものである。

II トマトの有機・無機栄養の特性

生理障害果のアスコルビン酸、糖および各種無機要素濃度を測定し、正常果と比較することにより障害発生に関わる要因を予測するとともに、栄養器官（胎芽）についても同様の調査を行い、果実と対比することにより、トマト果実の栄養特性を明らかにする。

1 実験材料と方法

材料：熊本県農業研究センターのハウスで夏秋雨よけ

栽培されたトマト「桃太郎」の果実を1998年7月中旬に収穫し、33個を分析に供した。果実を水洗後輪切りにし、切断面の状態によって、正常果、空洞果、芯腐れ果に分類した。軽微な空洞と芯腐れの両障害の認められた果実は芯腐れ果に分類し、また、空洞果には完熟に至らない果実が含まれていたので、成熟空洞果と未熟空洞果に細分した。

分析試料の調製と分析法：供試果実を8等分し、その半数を細断、ガーゼに包んで搾汁し、汁液についてアスコルビン酸を小型反射式光度計（RQflex, MERCK）で、糖濃度をリフラクトメーター（PR-101, ATAGOGO）で測定した。残りの半量を100mlビーカーに入れ、105°Cの乾熱器で乾燥し、乾物率を算出した。乾燥試料は乳鉢

で粉碎、磁性坩堝に秤取し、525°Cの電気炉で灰化し、灰分を1:19塩酸で抽出、東洋No.5Bの濾紙で濾過して試料液とした。この試料液についてリン酸（P₂O₅）をバナドモリブデン酸による比色法で、カリウム、カルシウム、マグネシウム（K, Ca, Mg）を原子吸光法で、ホウ素、マンガン、鉄、銅、亜鉛（B, Mn, Fe, Cu, Zn）をICP（ICPS-1000IV, 島津）を用い、アルミニウム（Al）をキノリン法¹⁰⁾で定量した。

また、10cm前後に生長した脇芽を隨時採取し、同様にして無機成分濃度を調査した。

1) 実験結果

第1表 供試トマト果実の各種成分の平均濃度¹⁾

	乾物率 %	V C ²⁾ ppm	糖 %	P ₂ O ₅ %	K %	Ca ppm	Mg ppm	B ppm	Mn ppm	Fe ppm	Cu ppm	Zn ppm
正常果	4.66	292	4.6	0.061	0.213	59	93	0.61	1.24	3.01	0.89	2.22
成熟空洞果	4.34	287	4.3	0.065	0.220	54	104	0.61	1.51	3.53	0.71	1.73
未熟空洞果	4.97	249	4.6	0.074	0.247	51	116	0.58	1.58	3.34	0.54	1.33
芯腐れ果	4.89	379	5.2	0.066	0.206	48	94	0.69	1.34	3.38	0.51	1.87

1)対全体重

2)アスコルビン酸

各種成分濃度の果実の群別平均値を示した第1表によると、乾物率、アスコルビン酸、糖濃度は正常果に比較して芯腐れ果で高く、成熟空洞果で低い。これらの事実から空洞生成の背景に光合成産物の転流量の不足が存在するとみられるが、それには多様な要因が複雑にかかわり合っている。一方、空洞は果実の肥大とゼリー状組織の充実とのアンバランスによって生ずるとの見方もあり、単純に光合成産物の供給阻害を主原因とすることはできない。芯腐れ果では乾物率、アスコルビン酸、糖濃度のいずれも高いので、芯腐れは空洞の生成とは異なる要因が介在する果実の特定部位におけるネクロシスで、その初期段階では、光合成産物の転流の阻害よりも、むしろペクチンや澱粉などの高分子成分の合成の阻害があるとみることができる。このような障害発生機構についての推論を作業仮説として、各々の障害発生と無機栄養との関連性を検討することにした。尚、成分濃度の表示は各成分の生体中の機能と関連づけて考察することが主目的であるので、すべて生体重当たりに換算した。

第1表の無機成分濃度の比較では、いづれの成分についても各群間に顕著な差異は認められない。表示を省略したAl濃度に差が認められたが、異常に高い果実が3個

含まれていたため、これが単なる土壌の混入によるものでないとして、このようなAl濃度の高まりがBやCaなど他の無機成分の動態にどのような影響を及ぼしているか個別に検討したが、特定の傾向は認められなかった。芯腐れ果ではCa濃度が低く、Bは逆に高い。B濃度が高く、充実した果実でもCa濃度が低いと発生するので、芯腐れの発生は定説のようにCa濃度の低下が誘因になっている可能性は否定できない。空洞果でもCa濃度は正常果に比べて低いが、Bについては殆ど差異が認められない。Bは糖の転流に関与するとの知見があるが、これらの数値を上記の仮説に基づいて考察すると、Bが光合成産物の転流に関与し、その欠乏が空洞果の発生を促進するとは認められず、むしろCa不足である可能性が大きい。

しかし、植物体内または特定の器官内における各種成分の分布は一般的には不均一で、その濃度差は組織間および細胞器官間で著しく大きく、その生理的役割、過剰・欠乏の濃度レベルも大きく異なるので、果実の平均濃度と障害発生との因果関係を論ずることは危険を伴う。本実験で得られた各種成分の果実平均濃度は果実への供給量あるいは保有量を示す値であって、そこに顕著な量

的差異が見られない限り、各組織での過不足を推論することは難しい。一方、果実への特定成分の分配は土壤からの吸収量によってのみ決まるのではなく、外因環境、栄養状態に左右され、他の成分との相助・拮抗作用によっても影響されるので、それほど大きな差異が見られない場合でも、各種成分濃度間の相互関係から果実内における各成分の動態の特異性を知ることはできる。

そこで、まず作業仮説のように光合成産物の果実への供給の阻害が乾物率、アスコルビン酸、糖濃度を低下させ、果実の空洞化をもたらすものであり、乾物率、アスコルビン酸、糖濃度の低下が特定成分の過不足、例えば Ca の供給不足に関係があるとすれば、Ca 濃度とそれら成分の濃度との関係に着目するだけでなく、作物体内における Ca の動態に影響をおよぼす各種無機成分との相互関係を検討する必要がある。それによって、より的確に障害発現に関連する成分の動態を予測出来ると考えられるので、各成分濃度間の相関係数を算出し、第2表に示した。

第2表 トマト果実の各種成分濃度間の相関係数

	糖	K	Ca	Mg	B	Mn	P ₂ O ₅
VC ¹⁾	0.64	-0.08	-0.36	-0.08	0.41	-0.04	0
糖		0.39	-0.55	0.26	0.22	-0.19	0.38
K			-0.52	0.93*	0.34	0.73	0.88*
Ca				-0.52	-0.38	-0.42	-0.52
Mg					0.36	0.85*	0.89*
B						0.48	0.51
Mn							0.83*

1) アスコルビン酸

*: 5%水準で有意であることを示す。

それによると、アスコルビン酸、糖濃度は予想したとおり B 濃度との相関がいずれについても正で、乾物率、アスコルビン酸、糖濃度は B 濃度が低いほど低く、B の供給不足が光合成産物の供給を阻害している可能性が窺えた。しかし、当然のことであるが、B と光合成産物の供給が潤沢であることが直ちに空洞発生の抑制に繋がると見ることは出来ないし、芯腐れの発生が B 濃度が高かったことと因果関係があるか否かも促断出来ない。しかし、Ca 供給量が少ないためにネクロシスが発生すると仮定し、第2表の Ca と B 濃度との間の負の相関 (-0.38) が両者の供給が拮抗関係にあることを示すとすれば、果実への B の供給を高めると、Ca の供給が拮抗的に阻害され、芯腐れの発生が促進される可能性が予測される。B 欠乏が Ca 吸収を増大させるとの報告¹⁵⁾もあるので、こ

の予測をより確実にするためには、この見かけの拮抗現象がどのような場、すなわち、根に於ける吸収、茎葉における転流や再配分、あるいは果実への転流など、いずれの場で生じているかをまず知る必要がある。

栄養体（脇芽）でも同様な調査を行ない、果実における各成分濃度間の相関係数と比較した（第3表）。成分濃度間の相関が脇芽と果実とで正逆相異なる組み合わせは C a - B, Ca - Mg で、脇芽では果実におけるような拮抗関係は認められない。また、一般に Mg と K の吸収には顕著な拮抗関係が認められており、第3表の脇芽でも低い負の相関係数が示されたが、果実では逆に高い正の相関が認められている。このような差異は蒸散の少ない果実と広い表面積をもつ蒸散量の大きい栄養体とでは B, Ca, Mg, K の転流に相異するメカニズムが働いている可能性を示すものである。果実外から、あるいは果実内での Ca の移動には植物ホルモンの関与が指摘されており¹⁶⁾、また、Ca は多くの種で再移動しにくい元素とされているが、これは転流が主に蒸散流による導管経由の転流に依存しているため、師管経由の転流のある種では再移動し易いことも認められている¹⁷⁾。障害果発生の機作の解明には果実内の物質の移動の特異性に注目しなければならない。

第3表 トマト果実・脇芽における各種無機成分濃度間の相関係数

成 分	果 実	脇 芽
Ca · B*	-0.38	0.43
Ca · Mg*	-0.52	0.41
Ca · K	-0.52	-0.28
Mg · K*	0.93	-0.06
Mg · B	0.43	0.22
B · K	0.22	0.01

*: 脇芽・果実で相関が正負の組合せ

III 種子生成の抑制と障害発生との関連性

トマトの空洞果はホルモン処理による単為結果果実で多発し、自然交配果実では少ない。単為結果を誘発するためのオーキシン（トマトトーン：パラクロロフェノキシ酢酸）処理は果皮部の発達を促進するが、ゼリー状組織の発達には寄与しないと言われている。胎座やゼリー状組織の発達は発育中の種子で多く生産されるサイトカインによって促進されるとの説もあり、そうだとすると種子の発達の抑制はゼリー状組織や胎座の充実の阻害

要因となり、果皮の発達が相対的に過大になり、空洞の発達につながる可能性がある。また、発育中の種子がオーキシン(IAA)生成の主要な場であるならば、単為結果果実では、この内生オーキシンの供給も減少している。単為結果のトマトやリンゴではCa濃度の低いことが知られているが、オーキシン転流阻害剤処理した自然交配果も同様にCa濃度が低い。この単為結果果実のCaの低濃度はIAAの投与によって回復するので、外部から投与されたIAAでも種子産生オーキシンの役割を代行すると見られる。しかし、p-クロロフェノキシ酢酸にはその効果が認められていない^{1,2)}。これらの知見から種子発達の阻害は内生IAAの供給の抑制、Ca転流の阻害をとおしてゼリー状組織の発達の抑制に関わっている可能性がある。

蒸散の少ない果実内では、蒸散流によるCaの転流は少ないと想われるが、蒸散流以外の機構、すなわち、IAAの移動に伴う移行が主な転流機構となる可能性がある。もしそうだとすると、単為結果果実では内生IAAの不足からCaの転流が抑制され、とくにゼリー状組織のCa欠乏状態を招来する。Caは生体膜、細胞壁の安定に重要な役割を果たしている要素で、Caの供給不足は生体膜の発達の阻害や脆弱化を起こし、細胞や細胞内器官の膨張、代謝産物の漏洩などを生じさせるので³⁾、このような局所的なCa濃度の低下は組織の発達を阻害し、極度の欠乏はネクロシス(芯腐れ)の誘因にもなると考えられる。同じオーキシン系ホルモンであるp-クロロフェノキシ酢酸が果皮の発達を促進しても、Caの転流を促進しないことを考え合わせると^{1,2)}、トマトトーン処理—種子の発達阻害—内生IAAの欠如—Ca濃度の低下—胎座とゼリー状組織の発達の抑制—果皮の生育促進と空洞の発達との間に密接な関連があることが予想される。

一方、Caの欠乏はエチレンの生成を促進し、呼吸を亢進し、成熟を早めるが、逆に、Ca濃度を高めると、成熟が遅延することが知られおり⁴⁾、エチレンの過剰生産がゼリー状組織の成熟・老化を促進し、その発達を早期に停止させることができ空洞化の誘因になっている可能性もある。ゼリー状組織にクロロフィルの緑色が残っている箇所が空洞化しにくいことも、その可能性を支持する現象である。

トマトのCaの吸収量は決して少なくなく、栄養器官では2,000ppm以上の濃度を示す。しかし、果実の濃度は100ppmを超える、空洞果ではさらに低濃度であることが前項の実験で明らかになった。しかも、果実内分布が著しく不均一であることと上記の知見を考慮すると、空洞の発生にCaが関わりを持っている可能性は十

分に予想される。そこで、空洞の発生機構と種子の発達状態およびCaの果実内分布との関連性を明らかにしようとした。

1) 試験方法

熊本県農業研究センターのハウスおよび露地ほ場でトマト「桃太郎8」を標準栽培し、ハウスではトマトトーン処理を施し、単為結果させて空洞果を採取、露地では自然交配に任せて、種子の発達した正常果を確保し、果色が白からピンクに変わりかけた頃に収穫、空洞と種子の発達状況を調査した後、ゼリー状組織、胎座、表層果肉、中間果肉、基部果肉(果柄の付け根の白色を帶だ部分)に分け、凍結乾燥後粉碎し、各組織のCa、Mg、K、B、アンモニア態窒素、全窒素濃度、糖・有機酸組成、澱粉、ペクチン含量などを調査した。

空洞と種子の発達状況の表示はそれが認められない果実をマイナス(-)とし、認められたものはその発達程度を3段階の+記号で表示した。Ca、Mg、K、B濃度は前項2-1)同様、乾式灰化後、0.5N塩酸で抽出、CaとBはICP、MgとKは原子吸光法で、アンモニアはコンウェーの微量拡散法で定量した。粉末試料を80%熱エタノールで抽出し、エタノールを蒸発させてからアミオン交換樹脂(Dowex 1x8 100メッシュ formate-type)を通し、流出画分で糖(蔗糖、ブドウ糖、果糖)を、33%ギ酸により溶出した吸着画分で有機酸を日本分光高速液体クロマトグラフ(ポンプ:TRI-ROTAR-VI、紫外可視分光検出器:UVIDEC-100-VI、示差屈折計:RID-300)で定量した。なお、糖の分析にはShodex Sugar SC-101カラム、溶離液に純水を用い、80°Cで分画し、示差屈折計で測定、有機酸はShodex ionpak SC-811、50°Cで2mM硝酸+10%アセトニトリルを含む水を流して分画、紫外可視分光度計で測定した。

澱粉は熱エタノール抽出残渣に水を加えて加熱糊化、アミログルコシダーゼ(SIGMA)で加水分解し、生成したグルコースをFキットD-グルコース(ロシュ・ダイアグノスティック)を用い、添付マニュアルにしたがって定量した。ペクチンは熱エタノール抽出残渣に0.5%EDTA溶液を加えて懸濁させ、pHを11.5に調整して30分間放置し、Caの離脱、脱メチルの後、酢酸でpHを5.0に調整し、ペクチナーゼ(タナベ)を加えて45°Cで1時間保温してから濾過、その濾液のガラクトロン酸をカルバゾール硫酸法⁵⁾で定量した。

オーキシン類縁物質の抽出は2,4D分析法に準じて実施した⁶⁾。試料に5%濃塩酸を含むアセトンを水分が25%になるように加えて磨碎、抽出、抽出液を30%に濃縮、塩化ナトリウムを3%になるように加えてからエーテルで抽出、エーテル層を脱水、蒸発乾固、ヘキサン-アセ

トニトリル分配、アセトニトリル層を蒸発乾固、残査を20%アセトニトリル水溶液に溶かして、溶離液に20%アセトニトリルを用い、上記の有機酸同様に高速液体クロマトグラフで分析した。

エチレン発生量は試料を100mlの三角フラスコに試料を入れ、二重ゴム栓を付し、経時にガスを採取し、ガスクロマトグラフ (Yanaco G3800, FID, Polapack Q) で He をキャリアガスとし、70°Cで測定した。

2) 結果と考察

Ca 濃度は果肉、胎座・ゼリー状組織の順に低く、とくに種子の発達の見られない空洞果のゼリー状組織における濃度が低く、正常果の3分の1以下の20 ppmに達しなかった(第4表)。一般に、植物細胞内の Ca の分布は著しく不均一で、細胞壁や膜・液胞に局在し、細胞質内の遊離 Ca 濃度は特に低く、測定法、測定試料によって大幅な差異はあるが、 $10^{-6} \sim 10^{-3}$ M とみられている。

第4表 ホルモン処理および自然交配のトマトにおけるCa、Mg、K、Bの分布

栽培条件	組織	Ca(ppm)	Mg(ppm)	K(%)	B(ppm)
ハウス (空洞果)	ゼリー状組織	15.6 ± 1.0	59.7 ± 20.7	0.112 ± 0.043	1.22 ± 0.12
	胎座	20.5 ± 4.7	67.9 ± 21.2	0.163 ± 0.045	0.89 ± 0.29
	表層果肉	94.8 ± 3.4	77.1 ± 33.4	0.075 ± 0.010	0.96 ± 0.07
	中間果肉	42.3 ± 1.6	61.9 ± 28.5	0.151 ± 0.018	0.85 ± 0.21
	基部果肉	55.2 ± 17.6	89.4 ± 20.6	0.179 ± 0.012	0.82 ± 0.23
露地 (正常果)	ゼリー状組織	63.6 ± 7.7	94.5 ± 2.8	0.174 ± 0.004	1.28 ± 0.14
	胎座	43.9 ± 4.7	74.6 ± 6.1	0.182 ± 0.182	0.87 ± 0.07
	表層果肉	117.1 ± 4.9	79.7 ± 1.8	0.095 ± 0.027	1.25 ± 0.18
	中間果肉	55.0 ± 11.6	47.4 ± 4.2	0.131 ± 0.032	0.93 ± 0.05
	基部果肉	58.7 ± 3.5	48.6 ± 5.6	0.160 ± 0.029	1.00 ± 0.18

数値は3試料の平均値±標準偏差

Clarkson & Hanson⁵⁾によれば細胞内の生理的活性は $10^{-8} \sim 10^{-5}$ M ($0.00004 \sim 0.4$ ppm)の濃度で充分維持され、それよりも高濃度の遊離 Ca は生理的に有害であると見られている。したがって、ここで得られた値は細胞壁や膜の生成や安定には不充分であるかも知れないが、細胞内の代謝機能に障害を誘起する欠乏状態とは直ちには言えない。しかし、ゼリー状組織でも、細胞壁、膜、ペクチンが存在し、そこに Ca が局在している可能性があるので、細胞質内の濃度、とくに遊離 Ca の濃度はもっと低いかも知れず、また、Ca 必要量が大きい膜などでは欠乏状態であるかも知ないので、直接その濃度を測定する必要がある。果肉では蒸散の場である表層果肉でもっとも高く、果肉内の転流には蒸散流の関与があることを示している。

Mg, K 濃度にも Ca と同様に正常果のゼリー状組織で空洞果より高い傾向が認められるが、果肉では基部や中間より表層で高くなる傾向は認められない。とくに表層果肉の K 濃度は低く、蒸散流以外の機構によって転流している可能性が窺える。また、Bについて空洞果、正

常果の差は認められない。このように正常果のゼリー状組織で Ca、Mg、K 濃度がいづれも空洞果より高いことは含有する種子のこれらの成分濃度が高いためとも考えられたので、ゼリー状組織の Ca 濃度に対する種子 Ca の貢献度を試算した。本来ならばサンプル調整の段階で種子を分離すべきであったが、多量の水を使わないので分離することは不可能であった。そこで、ゼリー状組織に少量の水を加えて攪拌し、上澄みを捨てて、ブフナー漏斗で脱水し、残渣から種子を拾い集めた。その量は乾物重で原試料の 0.847% (全乾物の 10.26%)、Ca 濃度は 78.3.4 ppm (DW) で、この濃度は原試料の濃度に換算すると 6.6 ppm FW であった。この数値は空洞果・正常果の Ca 濃度差に比較して大きくはなく、種子を除去しても正常果のゼリー状組織で Ca 濃度が高いことには変わりがないことが明らかになった。

さらに、この結論を補足するため、ハウス栽培トマトから種子の発達の見られない正常果と空洞果を選び出し、そのゼリー状組織を 80% 熱エタノール可溶性、不溶性画分に分け、Ca 濃度を比較した結果を第5表に示し

た。原試料液の乾物率は空洞果で約25%高く、エタノール分画後の両画分についても同様の傾向が認められ、空洞果のゼリー状組織は、相対的に脱水状態あるいは濃縮されていると見ることができる。細胞壁・膜やペクチンを含む不溶性画分の乾物量の比率は全体の13%前後で空洞の有無による差は認められない。原試料のCa濃度は正常果で17%高く、乾物中のCa濃度に換算すると、正常果では乾物率が低いので、空洞果より45%高いことになる。分画後の両画分の乾物当たりのCa濃度はいづれ

も正常果で高く、可溶性画分では73%の差があった。これを原試料中の濃度に換算して示しても、正常果の可溶性画分では56%高い。不溶性画分では差は僅かではあるが、逆に空洞果で高い。以上の結果から、正常果・空洞果の細胞壁・膜、ペクチンを含む画分のCa含量には大差はないが、種子の生成が認められないハウス栽培の正常果でも可溶性画分のCa含量は空洞果より顕著に高いことが認められ、種子の存在がなくともCaがある程度高ければ空洞化は抑制されると推定した。

第5表 トマトゼリー状組織の80%熱エタノール可溶性、不溶性画分のCa含量

画 分	乾物率 (%)		乾物中Ca濃度 (ppm)		Ca濃度(原液換算 ppm)	
	正常果	空洞果	正常果	空洞果	正常果	空洞果
原 液	3.92	4.86	705 (145)	486 (100)	27.6 (117)	23.6 (100)
エタノール可溶画分	3.42	3.89	356 (173)	206 (100)	12.5 (156)	8.0 (100)
エタノール不溶画分	0.403	0.523	2560 (118)	2167 (100)	10.3 (91)	11.3 (100)
小 計	3.82	4.41			22.8	19.3
回収率 (%)	97.4	90.7			82.6	81.8

第6表に果実の全窒素およびアンモニア態窒素濃度を部位別に示した。全窒素濃度は各部位とも正常果で高く、ゼリー状組織ではその差が大きく、アンモニア態窒素濃度についてもゼリー状組織を除いて同様の傾向が認められた。ゼリー状組織だけは逆に空洞果で著しく高い。これらの数値から窒素代謝に種子の存在が影響を及ぼしているすれば、種子がある種の代謝調節物質を放出することによりタンパク合成を促進し、窒素に対するシンク能

を高めた結果、正常果の各部位で相対的に全窒素濃度が高まったと考えられる。ゼリー状組織のアンモニア態窒素だけは逆に空洞果で高いが、これは空洞果では、何らかの理由（例えばCa不足）でアンモニアの利用が阻害されたためか、あるいは含窒素化合物の分解が促進されたためとみることができる。この空洞果におけるアンモニア濃度が生理障害を発生させるレベル以上であるならば空洞生成の誘因としても検討する必要がある。

第6表 ホルモン処理および自然交配トマトの果実における窒素の分布

組 織	全窒素 (mg/gFW)		アンモニア態窒素 (ppm FW)	
	空洞果	正常果	空洞果	正常果
ゼリー状組織	1.01±0.05	1.57±0.11	156±22	95±12
胎 座	1.07±0.10	1.35±0.05	124±21	125±10
表層果肉	0.67±0.11	0.73±0.04	56±8	94±43
中間果肉	0.81±0.01	1.01±0.05	90±8	112±0
基部果肉	1.11±0.05	1.27±0.09	107±21	129±2

第7表に高速液体クロマトグラフで測定可能であったTCAサイクル構成有機酸、クエン酸、コハク酸、フマル酸、リンゴ酸の濃度を示した。これによると、空洞果のゼリー状組織および胎座でフマル酸とコハク酸の濃度が顕著に低いので、空洞果では両有機酸の消費が促

進されていた可能性がある。たとえば、窒素代謝の異常から遊離アンモニアの生成が促進され、そのアンモニアを解毒するためにフマル酸と結合させてアスパラギン酸を生成する酵素、アスパラギン酸アンモニアリアーゼ (AAL) が活性化し、TCAサイクルのフマル酸とそ

の前駆物質であるコハク酸の濃度低下を招いた可能性が推察される。生体内におけるアンモニアの有機化(解毒)に関与する酵素としては、この他、グルタミン合成酵素(GS)とグルタミン酸デヒドロゲナーゼ(GDH)が知られているが、正常な状態ではKmが最も小さいGSの寄与が大きく、GDHはアンモニアが異常に蓄積した状態でのみ機能するものとみられている⁸⁾。これら酵素の

アンモニアに対するKm値はその抽出源や測定者によって差はあるが、その一例として、GSは1.8mM、GDHでは100mM、AALのKmはGSとGDHの中間で30mMとの報告がある¹¹⁾。本実験のゼリー状組織のアンモニア濃度は7~11mMで、AALのKm値と同レベルであるので、AALが作動した可能性は否定できない。

第7表 ホルモン処理および自然交配トマト果実における各種有機酸濃度

組織	栽培条件	クエン酸	リンゴ酸	コハク酸	フマル酸
ゼリー状組織	ハウス	4.65±0.68	2.35±1.44	0.285±0.189	0.015±0.013
	露地	5.52±0.95	2.31±1.43	0.698±0.409	0.035±0.009
胎座	ハウス	5.05±0.90	1.48±0.67	0.264±0.179	0.025±0.025
	露地	4.57±1.03	1.57±0.55	0.649±0.163	0.042±0.022
平均値±標準偏差 (n=8) μmol/g					

第8表に果実内における各種炭水化物の分布を示した。トマトでは果実への炭水化物の主な転流形態は蔗糖であり、未熟果では一部澱粉として貯蔵される時期もあるが、徐々に加水分解されてブドウ糖・果糖として蓄積する。糖には基部果肉から中間果肉を経て表層果肉に至る流れと中間果肉から分歧して胎座を経てゼリー状組織に至る流れがある。前者の流れに沿うて蔗糖の濃度と含量比は低下しており、逆にブドウ糖・果糖の含量比は上昇している。また、後者の流れでも胎座よりもゼリー状組織で蔗糖含量比は低くなっていることが示された。露地とハウスの比較では、露地トマトの蔗糖含量比が明らかに高い。この結果はハウストマト空洞果の蔗糖加水分解酵素活性が露地トマトより高いか、成熟期でも新たに果実に供給される蔗糖量が露地トマトで多いためと考えられる。また、いづれの組織でもブドウ糖濃度は果糖より低いが、ブドウ糖が果糖よりもエネルギー源などに利用されやすいためと思われる。ゼリー状組織・胎座の各糖濃度には、空

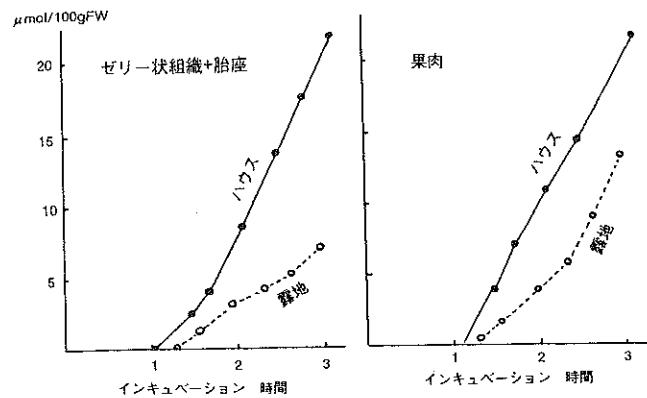
洞果・正常果の間に明確な差は認められず、糖の量的な供給阻害が空洞化に係わっていると推定することは出来なかつた。

澱粉については、果肉では基部、中間、表層への流れに沿って低下しており、蔗糖含量と同傾向を示しているが、正常・空洞果間の差は見られない。蔗糖の濃度が高いほど澱粉として貯蔵されやすく、または、分解されにくいためと思われる。胎座が最も高含量で、ゼリー状組織では低くなるが、空洞果に比べて正常果の濃度が著しく低く、空洞果で澱粉の分解が阻害されているようにも見られる。ペクチン含量はゼリー状組織以外の部位では両トマトの間に差は見られない。ゼリー状組織では正常果で約50%高く、Ca濃度の差と対応しており、Ca不足とペクチン生成の抑制、空洞化の3者間の関連性を窺わせる。しかし、第5表のエタノール不溶画分のCa含量が逆に空洞果で高かったこととは整合性がないが、エタノール不溶画分にはペクチン以外のCa含有成分が存在するので、必ずしも矛盾するとは言いない。

第8表 ハウスおよび露地栽培のトマト果実の組織別炭水化物濃度(対生体重)

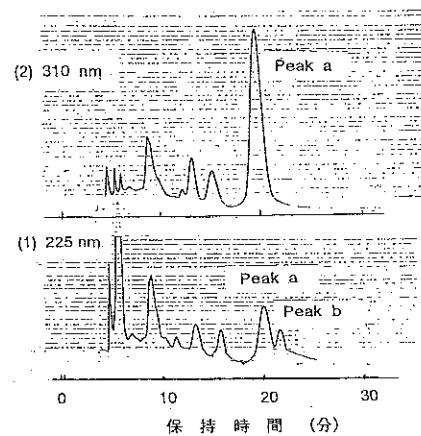
栽培条件	組織	蔗糖 %	ブドウ糖 %	果糖 %	全糖 %	澱粉 mg/g	ペクチン mg/g
ハウス	ゼリー状組織	0.26±0.11(13)	0.76±0.04(39)	0.92±0.09(47)	1.95±0.23	0.60±0.06	1.07±0.14
	胎座	0.41±0.06(20)	0.81±0.08(39)	0.88±0.07(42)	2.09±0.20	1.33±0.12	1.72±0.29
	表層果肉	0.22±0.04(10)	0.96±0.08(43)	1.04±0.09(47)	2.22±0.20	0.21±0.05	3.01±0.20
	中間果肉	0.30±0.04(14)	0.90±0.06(42)	0.95±0.06(44)	2.15±0.10	0.76±0.10	2.20±0.24
露地	基部果肉	0.49±0.02(22)	0.81±0.06(36)	0.93±0.06(42)	2.23±0.10	0.98±0.15	3.27±0.05
	ゼリー状組織	0.35±0.05(18)	0.62±0.10(32)	0.81±0.01(42)	1.95±0.16	0.35±0.11	1.68±0.04
	胎座	0.54±0.05(23)	0.77±0.03(33)	1.00±0.01(43)	2.31±0.16	1.19±0.02	1.68±0.21
	表層果肉	0.30±0.00(13)	0.92±0.02(40)	1.14±0.02(48)	2.36±0.00	0.20±0.02	3.28±0.05
	中間果肉	0.34±0.02(16)	0.82±0.01(39)	0.97±0.02(46)	2.13±0.04	0.68±0.04	2.37±0.10
	基部果肉	0.48±0.04(21)	0.84±0.03(36)	1.01±0.09(43)	2.33±0.10	0.96±0.06	1.97±0.93

; 淀粉はブドウ糖、ペクチンはガラクツロン酸量で示し、()内の数値は全糖濃度に対する比率(%)



第1図 ハウスおよび露地栽培トマトのエチレン発生量の経時的変化

成熟期の果実の種子を含むゼリー状組織では空洞化が起きたときにだけでなく、クロロフィルの消失の遅延することが観察されている。前段でハウス栽培の単なる結果として果実のゼリー状組織の Ca 濃度が低いことを示したが、前述の知見によれば、この Ca 濃度の低下は空洞果のゼリー状組織でエチレン産生量を増大させることにより、成熟・老化を促進している可能性がある。そこで、第1図にハウス栽培の空洞果および露地栽培の正常果をゼリー状組織+胎座と果肉に分けてエチレンの発生量を経時的に測定した結果を示した。これによると、両部位ともインキュベーション開始後約1時間はエチレンの発生が全くみられず、また、正常果での発生開始は空洞果より約15分間遅れた。発生量も正常果のゼリー状組織+胎座では少なく（約1/2）、Ca 濃度差の小さい果肉でも発生の開始は遅れるが、時間が経過すると発生量には差がなくなった。この現象は一見すると Ca 濃度差を反映しているように見えるが、この実験ではインキュベーション開始から約1時間全く発生が認められなかったので、組織に障害を与えたことによって発生機構が作動したものと考えられ、そこに Ca 濃度の差異がどのように影響していたのかを検討することが必要である。



第2図 トマトゼリー状組織のエーテル抽出物のHPLCクロマトグラフ

ゼリー状組織と胎座の低 Ca 濃度の原因に種子が産生する生理活性物質が関与していると想定し、フェノキシ化合物の分離同定法に準じてゼリー状組織のエーテル抽出物を HPLC で分離し、空洞果に特異的な物質の検出を試みた。その結果、第2図に示したように、空洞と種子の発達状況を反映する2つのピーク a と b の存在を認めた。多くの空洞果はピーク a がピーク b より顕著に高く、正常果では逆にピーク b の高い果実が多くかった。このクロマトグラフの前者のタイプを A 型、後者を C型とし、両ピークの差が小さいものを B型とし、空洞・種子の状況、ゼリー状組織の充実程度との関係を第9表に示したが、空洞果は A 型が多く、正常果は C型を示すものが多い。空洞果で顕著なピーク a の物質は大凡 310 nm に紫外外部吸収ピークが認められるので、IAA (277 nm) やリテンションタイムのほぼ等しい p-クロロフェノキシ酢酸 (278 nm) とは異なることは確認できたが、その分離同定はできず、生理的意義も不明のまま残された。

第9表 空洞の発達および種子の生成とエーテル抽出物のHPLC型との関係

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
空 洞	++	+	++	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
種 子	-	-	-	-	+	+	++	++	++	++	++	++	++
ゼリー状組織	少	少	少	中	多	多	中	多	多	多	多	多	多
HPLC型	AB	A	AB	B	A	B	B	C	B	C	C	C	B

IV 摘 要

1 トマト生理障害果の有機・無機栄養の特性を明らかにするため、夏秋雨よけ栽培トマトの正常果、空洞果、芯腐れ果を調査した。

1) 乾物率、アスコルビン酸・糖濃度は正常果に比べて、空洞果で低く、芯腐れ果では高く、Ca濃度は芯腐れ果、空洞果ともに低く、Bは芯腐れ果で高く、空洞果で差がなかった。以上の結果から両障害ともCa欠乏の関与が推定された。

2) 果実の各種成分濃度間の相関係数を算出したところ、アスコルビン酸、糖濃度とBとの間には正の相関(0.41, 0.22)、CaとBとの間の相関は負(-.038)で、Bは光合成産物の供給にはプラスの効果があるが、Caと拮抗することにより芯腐れの原因に関わっているとみることはできる。

3) 脱芽の無機成分濃度間の相関係数を果実の係数と比較したところCa-BとCa-Mgでは果実の負に対して脱芽で正、Mg-Kでは果実の高い正に対し脱芽で逆に負となり、果実と栄養体では異なる転流の機構が働いている可能性が示された。

2 空洞が単為結果果実で多発する理由を明らかにするため、露地栽培の正常果とハウス栽培の空洞果を組織・部位別(ゼリー状組織、胎座、表層果肉、中間果肉、基部果肉)に分けて分析し、栄養生理学的特性を対比し、検討した。

1) CaとKは正常果に比べて空洞果のゼリー状組織で著しく低かった。果肉のCa濃度は蒸散の場に近い表層果肉でもっとも高かったが、K濃度は逆にもっとも低く、このことからCaの転流は主に蒸散流に依存するが、Kにはそれとは異なる転流機構の関与が推定された。Ca濃度が正常果ゼリー状組織で高い理由の一部は種子が存在することにあるとみられたが、試算の結果種子の寄与は大きくはなかった。

2) ハウス栽培の種子なしの正常果と空洞果のゼリー状組織を熱エタノール可溶性、不溶性画分に分けてCa含量を測定したところ、不溶性画分では正常果・空洞果の間に差は無かったが、可溶性画分では、正常果の濃度が56%高く、種子が存在しなくとも正常果では空洞果より明らかにCa濃度が高かった。

3) 空洞果のゼリー状組織では正常果に比べてアンモニア濃度が高く、ゼリー状組織・胎座のフマール酸・コハク酸濃度が低いことを考え合せると、アスパラギン酸アンモニアリーゼが関与するアンモニア解毒機構が機能した可能性がある。

4) 炭水化物の分析結果から空洞果で光合成産物の供給

が阻害されていると見ることは出来なかつたが、空洞果では蔗糖の加水分解が速まり、逆に澱粉の分解が遅延し、ペクチン含量が低下するなど、正常果との相違が認められた。

5) 空洞果ではエチレン発生の開始が早く、発生量も大きいが、試料調製時の傷害の影響を受けた発生とみられ、その発生機構に対するCaの関与は不明である。

6) ゼリー状組織のホルモン様物質を探索し、空洞果に特異的で、IAAやp-クロロフェノキシ酢酸とは異なる物質の存在を認めたが、同定は出来なかつた。

3 以上の結果から、単為結果トマトで空洞果の発生比率が高い理由の一つは、種子の欠如がゼリー状組織・胎座へのCaなど無機成分の供給や窒素・炭水化物・ホルモン代謝に多様な影響を及ぼしているためと推定した。

IV 引用文献

- 1) Bangreth, F., Physiol. Plant., 37, 191-194, 1976.
- 2) Banuelos, G. S., F. Bangerth, and H. Marschner, Physiol. Plant., 71, 321-327.
- 3) Banuelos, G. S., F. Bangerth, and H. Marschner, Physiol. Plant. 71: 321-327 1987.
- 4) Bohnack, C. W. and L. S. Albert, Plant Physiol., 59, 1047-1050, 1977.
- 5) Brown, P. H. and B. J. Shelp, Plant and Soil, 193: 85-101, 1997.
- 6) Clarkson, D. T. and J. B. Hanson, Ann. Rev. Plant Physiol. 31: 239-298, 1980.
- 7) Marschner, H. Mineral Nutrition of Higher Plants, pp. 250. Academic Press, 1986. 28:299-329, 1977.
- 8) 農薬残留分析法研究班編、最新農薬残留分析法、pp. 24-25, 中央法規出版、東京、1995.
- 9) 日本分析化学会北海道支部編、分析化学実験、PP. 362-364, 化学同人、京都, 1975.
- 10) 日本生化学会編; 生化学データーブック II, pp. 1-2. 東京化学同人、東京, 1961.
- 11) 作物分析法委員会編、栽培植物分析測定法、304-306、養賢堂、東京, 1975.
- 12) 若梅健司, トマト桃太郎をつくりこなす、PP. 173, 農文協、東京, 1989.
- 13) Wills, R. B. H. and S. I. H. Tirumazi, Aust. J. Plant Physiol., 6, 221-227, 1979.
- 14) Yamauchi, T., T. Hara and Y. sonoda, Plant Soil, 93, 223-230, 1986.

Nutritional Features of Physiologically Disordered Tomato Fruits

Junji ISHIZUKA, Noriaki GUNJIKAKE and Kenichi KUBO

Summary

- 1 In order to investigate the organic and inorganic nutritional features of physiologically disordered tomato fruits, the normal, hart-rot and puffy fruits harvested in a plastic green house in July were analyzed and the following results were obtained.
 - 1) The dry matter ratios and concentrations of ascorbic acid and sugar were lower in puffy fruits and higher in hart-rot fruits compared to those in normal fruits. Calcium (Ca) concentrations were lower in both disordered fruits. Boron (B) concentrations were higher in heart-rot fruits but the concentration in puffy fruits was the same level as in normal fruits. Based on these results, it was inferred that the shortage of Ca was one of the inducement of both disorders.
 - 2) Boron concentration correlated positively with dry matter ratio and concentrations of ascorbic acid and sugar, but negatively with Ca, therefore, it was inferred that B encouraged translocation of photosynthate to fruit, but participated in an outbreak of puffiness through antagonism toward Ca.
 - 3) The correlation coefficients between Ca and B, and Ca and Mg were negative in fruits but positive in young shoots, and those between Mg and K were highly positive in fruits but negative in shoots. It was inferred that minerals in fruits were translocated through different systems from those in stems and leaves.
- 2 In order to analyze the reasons that puffiness occurred more frequently in parthenogenetic fruits treated with auxin (Tomatotone) than in normally pollinated fruits, normal and parthenogenetic fruits harvested in open field and in plastic green house, respectively, were separated into berry in locule, placenta, pericarp, mesocarp and endocarp, and analyzed nutritionally for various constituents.
 - 1) Calcium and K concentrations in berry of puffy fruits were extremely low compared to those in normal fruits. Calcium concentrations in pericarp were highest among 5 tissues, while K concentrations were lowest. It was inferred from these results that in the sarcocarp translocation of Ca depended mainly on transpiration but that of K depended on another process.
 - 2) The berries in locales of normal and puffy fruits harvested in a plastic green house were separated into hot-ethanol soluble and insoluble fractions. The Ca concentrations in the soluble fraction of normal fruits were higher than those of puffy fruits, but the difference in insoluble fraction was not observed. Calcium concentration in the berries of normal fruits defective in seed was higher than in that of puffy fruits
 - 3) In the berry of fuffy fruits , ammonia concentration was higher and fumaric and succinic acids concentration were lower than in that of normal fruits, It was inferred from the results that ammonia detoxication by aspartic acid-ammonialyase was functioned.
 - 4) It was not concluded from the carbohydrate analysis that translocation of photosynthate into puffy fruits was repressed. However, hydrolysis of sucrose was accelerated, hydrolysis of starch was delayed and pectin content was decreased in puffy fruits.
 - 5) The puffy fruits started earlier to evolute larger amount of ethylene than normal fruits. But the interaction between low Ca concentration and ethylene evolution was not clear because these evolution influenced by damage in sample preparation. Auxin-like substances were tried to separate from the berry, and 2 peaks which correlated with degree of puffiness were detected by HPLC. The peaks differed from those of IAA and p-chlorophenoxyacetic acid in UV spectrum and the physiological roles did not solved.
- 3 Based on the results, one of the causes that puffiness occurred highly frequently in the parthenogenetic tomato fruits , the deficiency of seed repressed Ca supply to berry and placenta, and influenced the nmetabolisms of nitrogen, carbohydrate and plant hormone in fruits.

keywords : hart-rot fruits puffy fruits parthenogenetic tomato fruits plastic green house