

リンゴ数品種の成熟期における樹上果実および収穫果実の エチレン生成の比較

壽松木 章¹・高橋 敦^{1*}・青葉幸二¹・増田哲男²・樫村芳記^{2**}

¹ 岩手大学農学部 020 盛岡市上田

² 果樹試験場盛岡支場 020-01 盛岡市厨川

Comparison in Ethylene Biosynthesis among Attached and Detached Fruits of Several Apple Cultivars during Maturation

Akira Suzuki¹, Atsushi Takahashi^{1*}, Koji Aoba¹, Tetsuo Masuda² and Yoshiki Kashimura^{2**}

¹ Faculty of Agriculture, Iwate University, Ueda, Morioka 020

² Morioka Branch, Fruit Tree Research Station, Kuriyagawa, Morioka 020-01

Summary

The internal ethylene concentrations (IEC), 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) and N-malonyl-ACC (MACC) contents, ACC synthase and ACC oxidase activities were measured on several attached and detached fruits of apple (*Malus domestica* Borkh.) cultivars during maturation. The purpose was to investigate the ability of fruits of 'Starking Delicious', 'Senshu' (mid-season) and 'Golden Delicious' and 'Fuji' (late season) to synthesize ethylene.

The attached fruits of 'Starking Delicious' and 'Golden delicious' contained high IEC ($40 \sim 100 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$), whereas 'Senshu' and 'Fuji' contained low IEC ($< 10 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$). The results of ACC content, ACC synthase and ACC oxidase activities indicated that ACC synthase activity and ACC content were limiting factors of IEC in three cultivars except 'Starking Delicious'. IEC in attached fruits of 'Starking Delicious' had no correlation with these.

IEC in detached fruits of all cultivars increased after 1~2 weeks in storage; and the value consistently exceeded IEC in attached fruits. The physiological reason, however, was not clarified by the changes of enzymes activities. It was indicated that detaching the fruit from the tree triggered the elevation of IEC, because the fruit was taken off before IEC increased.

MACC content in attached fruits was almost constant during the maturation stage in all cultivars, but that in detached fruits increased several-fold during storage at 20 °C.

緒 言

リンゴ果実はクライマクテリック型の成熟を示すが、エチレンの生成は品種により異なる (Abeles, 1973; Chu, 1988; 樫村ら, 1991) ことが知られており、そのエチレン生成の差異は成熟の早晩性や貯蔵性との関

連が報告されている (加藤ら, 1977; 吉岡ら, 1989; 樫村ら, 1991)。

また、エチレン生成パターンは樹上に着果している果実と、樹から収穫した後の果実では異なり (Sfakiotakis・Dilley, 1973; Lauら, 1986)、一般に、収穫貯蔵後にエチレン生成が高まることから、樹上では何らかのエチレン生成抑制要因が働いていることが示唆されている (Abeles, 1973)。

エチレンはメチオニン → AdoMet (S-adenosyl-

1996年10月14日 受付. 1997年2月10日 受理.

*現在: 盛岡市役所 020 盛岡市内丸

**現在: 農水省農林水産技術会議事務局 100 千代田区霞ヶ関

methionine) → ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylate) → エチレンの経路で生合成され (Yang・Hoffman, 1984), 近年この生合成に関与する酵素の分子生化学的研究がリンゴ果実でも進展し, その機構が明らかにされつつある (Yip ら, 1991; Fernandez-Maculet・Yang, 1992; Blankenship・Sisler, 1993). しかし, エチレン生合成系の酵素活性の変化を樹上果実のエチレン生成の変化との関連で調査した報告は少ない (Uthabutra・Gemma, 1990; 樫村ら, 1991).

本研究では, リンゴ数品種の成熟期の果実および収穫果の貯蔵中におけるエチレン生成について, 果しん内エチレン濃度, ACC および MACC (N-malonyl-ACC) 含量, ならびに ACC 合成酵素活性と ACC 酸化酵素活性の変化を測定し, エチレン生成の品種間差異について検討した.

材料および方法

1. 供試材料

果樹試験場盛岡支場ほ場に栽植されているリンゴ品種の中から, 中生種の 'スターキング デリシャス' と '千秋' および晩生種の 'ゴールデン デリシャス' と 'ふじ' の4品種を選抜し, 各品種3樹を供試材料とした. 実験は1994年に晩生種, 1995年に中生種について実施した.

2. 果実の採取方法

実験用の果実は, 成熟の数週間前から収穫期まで約1週間ごとに着果果実を樹上から採取する方法と収穫適期の3~4週間前に数十果を一度に採取し, それを20℃で貯蔵しながら約1週間ごとに取り出す方法の2つの方法で, それぞれ1回につき3果を供試した. 以後, 前者の方法で採取した果実を樹上果, 後者の方法で採取した果実を収穫果と称する.

各品種の収穫果の採取日は, 'スターキング デリシャス' が95年9月22日 (ほ場収穫日は10月8日), '千秋' が95年9月18日 (同10月16日), 'ゴールデン デリシャス' が94年10月6日 (同10月25日) および 'ふじ' が94年10月14日 (同11月10日) であった. また, 樹上果の測定期間は中生品種が9月上旬から10月下旬, 晩生品種が10月上旬から11月上旬に行った.

3. 測定方法

供試果実は果しん内エチレン濃度 (IEC) を測定した後, 果肉を細断し, ACC および MACC 含量を定量するとともに ACC 合成酵素および ACC 酸化酵素の活

性を測定した.

1) IEC

果実を水中に沈め, シリンジの針を果実のていあ部から挿入して果心内ガスを1ml採取し, FID-GC (島津14A) でエチレン濃度を測定した. カラムは直径3mm, 長さ2mの活性アルミナカラムを使用した.

2) ACC および MACC 含量

果肉5gにPVPP 0.5gを加え, 5%スルホサリチル酸15mlでホモジナイズし, 14,000×gで遠心分離後, 得られた上澄液をイオン交換樹脂Dowex 50w H⁺に添加した. 蒸留水で洗浄後, 30mlの2N NH₄OH液で溶出し, 減圧濃縮後3mlに定量した液をACC溶液とした. MACCの測定はイオン交換樹脂を通過した上澄液と洗浄液を合わせて減圧濃縮後, 2N塩酸3mlで100℃3時間加水分解した溶液で行った.

ACCの測定はLizada・Yang (1979)の方法により行い, 測定は1果につき3反復で行った.

3) ACC 酸化酵素活性

ACC酸化酵素の抽出および活性の測定は, Moya-Leon・John (1994)の方法に準じて行った. 果肉5gを10% glycerol, 30 mM L-ascorbate-Na および0.5 g PVPPを含む0.1 M Tris-HCl 緩衝液 (pH 7.2) 10 mlでホモジナイズし, 28,000×gで遠心分離後, 得られた上澄液を粗酵素液とした. 活性の測定は, 10% glycerol, 30 mM L-ascorbate-Na, 1 mM ACC, 50 μM FeSO₄, 50 mM NaHCO₃を含む0.1 M Tris-HCl 緩衝液 (pH 7.2) 1 mlを入れたバイアル瓶に粗酵素液1 mlを加え, 密封して30℃で1時間反応させ, 生成したエチレン濃度から求めた. 測定は1果につき3反復で行った.

4) ACC 合成酵素活性

ACC合成酵素の抽出および活性の測定はYip ら (1991)の方法に準じて行った. 果肉5gを40 mM 2-mercaptoethanol, 0.2% TritonX-100, 10 μM pyridoxal-5'-phosphate, 30% glycerol, 1 mM EDTAを含む0.1 M Tricine-KOH 緩衝液 (pH 8.5) 10 ml および0.5 g PVPPで攪拌抽出後, 28,000×gで遠心分離し, 得られた上澄液3 mlをエコノパック10 DG カラム (Biorad 社製) に添加し, 2 mM 2-mercaptoethanol, 1 μM pyridoxal-5'-phosphateを含む5 mM Tricine-KOH 緩衝液 (pH 8.5) 4 mlで再溶出した液を粗酵素液とした. 活性度の測定は, 20 μM pyridoxal-5'-phosphate および400 μM AdoMet (S-adenosylmethionine) を含む50 mM Tricine-KOH 緩衝

液 (pH 8.5) 0.5 ml を入れたバイアル瓶に粗酵素液 0.5 ml を加え 30 °C で 1 時間反応させ、生成した ACC 量を Lizada・Yang (1979) の方法で測定した。測定は 1 果につき 3 反復で行った。

結 果

1. 中生品種‘スターキング デリシャス’および‘千秋’

‘スターキング デリシャス’の測定結果を第 1 図に、‘千秋’の測定結果を第 2 図に示した。

‘スターキング デリシャス’の樹上果における IEC は、9 月中は $0.1 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 以下と低く経過したが、10 月になると著しく増加し、10 月 13 日には $100 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ を越えた。一方、収穫果の IEC は貯蔵後まもなく急激に増加し、1 週間目で $30 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 程度、2 週間目以降は $500 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 前後の高い濃度で推移した。それに対し、‘千秋’の樹上果では、‘スターキング デリシャス’の様な増加はみられず、9 月中旬までは $1 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 前後、その後も微増にとどまった。しかし収穫果の IEC は貯蔵後急激に増加し、貯蔵終期では‘スターキング デリシャス’を上回る $1,000 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 以上の高い生成量を示した。

ACC 含量は、‘スターキング デリシャス’の樹上果ではは場収穫日前から増加し始めたのに対し、‘千秋’の樹上果では 10 月中旬以降に増加し始めた。一方、収穫果実中の ACC 含量は、‘スターキング デリシャス’では樹上果のそれと大差なかったのに対し、‘千秋’では貯蔵 2 週間目以降急激に増加し、1 ヶ月後には $3 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ 以上の高い含量を示した。

MACC 含量は、両品種とも収穫果での増加が著しかったが、ACC 含量とは反対に‘スターキング デリシャス’の方が高い値を示した。

‘スターキング デリシャス’の ACC 合成酵素活性は、9 月中は $0.1 \text{ nmol ACC}\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 以下と低かったが、その後は樹上果、収穫果とも $0.2 \text{ nmol ACC}\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 程度まで高まった。‘千秋’の樹上果では全期間 $0.1 \text{ nmol ACC}\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 以下で推移した。収穫果では漸増傾向にあり、10 月 16 日の活性は樹上果よりも有意に高かったが、その活性は $0.2 \text{ nmol ACC}\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 以下であった。

ACC 酸化酵素活性は、‘スターキング デリシャス’の樹上果では全期間低水準で推移したのに対して、収穫果では貯蔵後急激に活性が上昇し、貯蔵 3 週間目には樹上果の 5 倍以上の活性を示した。一方、‘千秋’では樹上果、収穫果とも $0.1 \text{ nl C}_2\text{H}_4\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 以下の

低い活性のままで推移した。

2. 晩生品種‘ゴールデン デリシャス’および‘ふじ’

‘ゴールデン デリシャス’の結果を第 3 図に、‘ふじ’の結果を第 4 図に示した。

‘ゴールデン デリシャス’の樹上果の IEC は調査開始時にすでに $1 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ を越しており、10 月中旬以降は $40 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 前後の濃度で推移した。収穫果での推移も樹上果と同様の傾向を示したが、その値は樹上果よりも高く、貯蔵後 1 週間目の 10 月 13 日には $100 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 以上、その後は $600 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 以上の濃度を示した。一方、‘ふじ’の樹上果の IEC は、調査開始時の 10 月 7 日では $0.1 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 以下と低く、その後漸増したもののは場収穫日の 11 月 10 日でも $1.4 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ であった。それに対し、収穫果の IEC は、貯蔵後 1 週間目頃から急激に高まり、2 週間目以降は $100 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 前後の値を示した。

‘ゴールデン デリシャス’の樹上果の ACC 含量は成熟に伴い急激に増加し、10 月 24 日には $93.7 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ と最も高い値を示した。また、収穫果でも樹上果よりは少ないものの $10 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ 前後の量で他の品種に比較してかなり高かった。‘ふじ’の ACC 含量は樹上果、収穫果とも成熟又は貯蔵期間中ほとんど増加せず、 $0.2 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ 程度の低い値で推移した。

樹上果の MACC 含量は、‘ゴールデン デリシャス’では成熟につれて $10 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ まで漸増したが、‘ふじ’はほとんど増加しなかった。収穫果の含量は両品種とも貯蔵中に増加し、‘ゴールデン デリシャス’は $15 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ 以上、‘ふじ’では $5 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ 以上の含量を示した。

ACC 合成酵素の活性は、両品種で大きな違いがみられた。すなわち、‘ゴールデン デリシャス’の樹上果は 10 月上旬から急激に活性が高まり、成熟期には $1.0 \text{ nmol ACC}\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ と最も高い値を示し、収穫果においても貯蔵後同様に上昇した。それに対し、‘ふじ’では、調査開始時には‘ゴールデン デリシャス’よりも高かったが、その後は低下し、 $0.1 \text{ nmol ACC}\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 程度であった。収穫果も貯蔵 4 週目にやや上昇したがそれ以外は樹上果と同じく低い活性のままであった。

ACC 酸化酵素活性は、‘ゴールデン デリシャス’の樹上果では成熟とともに高まり、 $0.1 \sim 0.2 \text{ nl C}_2\text{H}_4\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ の活性を、収穫果ではそれよりも高く $0.2 \text{ nl C}_2\text{H}_4\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ の活性を示した。一方、‘ふ

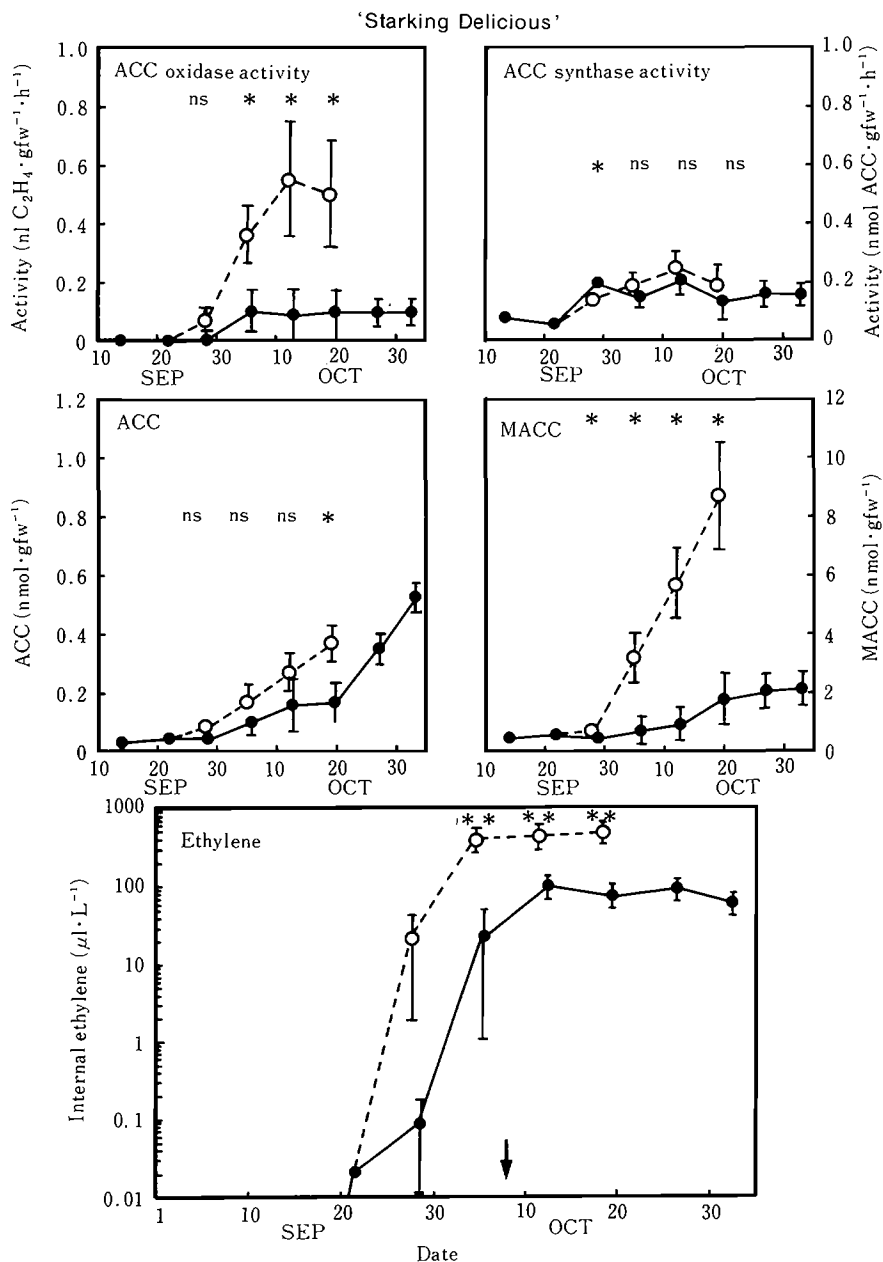


Fig. 1. Changes of internal ethylene concentration, ACC and MACC contents, ACC synthase and ACC oxidase activities in ‘Starking Delicious’ fruit attached (—●—) and detached (---○---). Detached fruit was stored at 20 °C. “↓” shows the harvest date on the orchard. Vertical bars represent SE, and ns, **, *** mean significance, non, at 5% level and at 1% level individually by T-test.

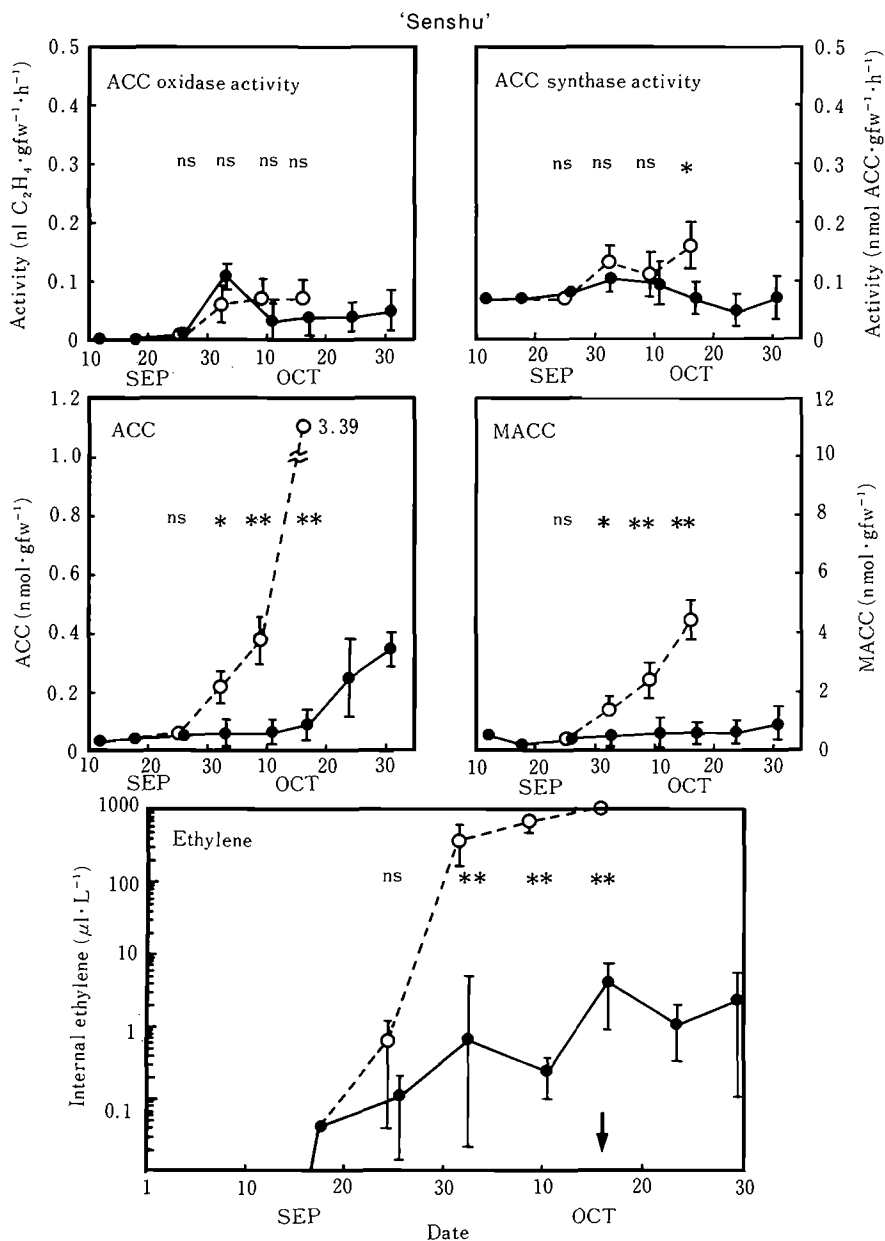


Fig. 2. Changes of internal ethylene concentration, ACC and MACC contents, ACC synthase and ACC oxidase activities in 'Senshu' fruit attached (—●—) and detached (---○---). Detached fruit was stored at 20 °C. "↓" shows the harvest date on the orchard. Vertical bars represent SE, and ns, *, ** mean significance, non, at 5% level and at 1% level individually by T-test.

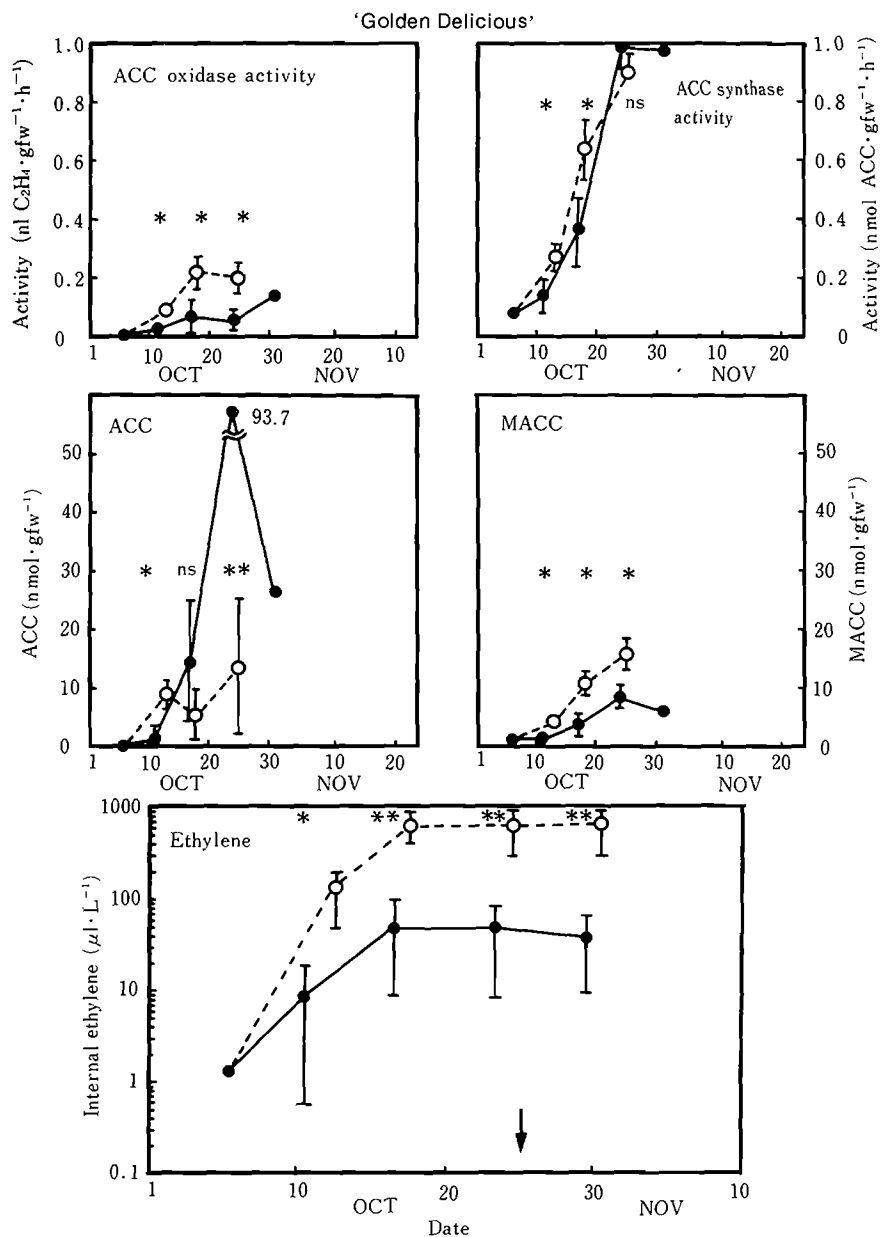


Fig. 3. Changes of internal ethylene concentration, ACC and MACC contents, ACC synthase and ACC oxidase activities in 'Golden Delicious' fruit attached (—●—) and detached (---○---). Detached fruit was stored at 20 °C. "↓" shows the harvest date on the orchard. Vertical bars represent SE, and ns, **, *** mean significance, non, at 5% level and at 1% level individually by T-test.

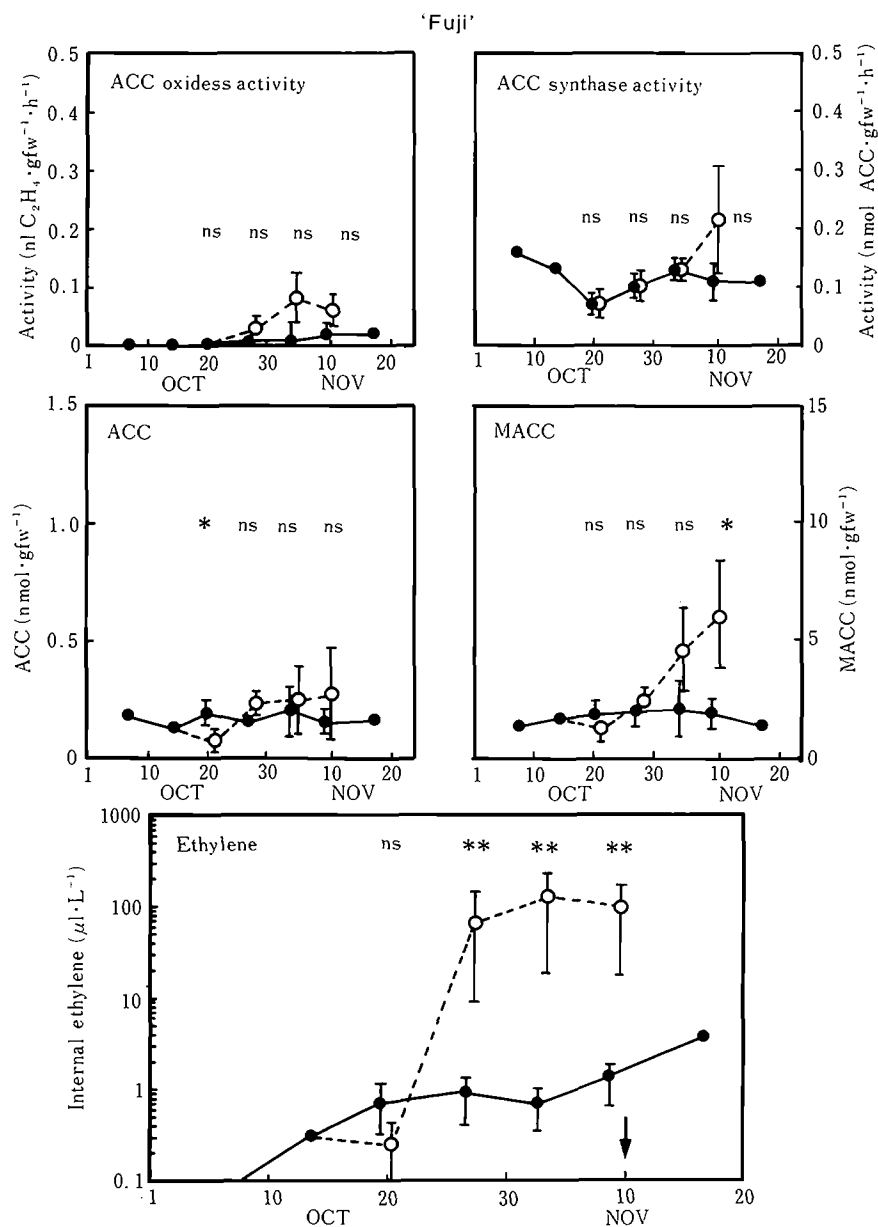


Fig. 4. Changes of internal ethylene concentration, ACC and MACC contents, ACC synthase and ACC oxidase activities in 'Fuji' fruit attached (—●—) and detached (---○---). Detached fruit was stored at 20 °C. "↓" shows the harvest date on the orchard. Vertical bars represent SE, and ns, *, ** mean significance, non, at 5% level and at 1% level individually by T-test.

じ'では樹上果, 収穫果とも4品種中最も低い活性であった。

考 察

本実験に用いた4品種は, 既往の報告(Kondoら, 1991)および予備実験の結果(未発表)から'スターキング デリシャス'と'ゴールドデン デリシャス'はエチレン生成量の高い品種として, '千秋'と'ふじ'はそれの低い品種として選定した。本実験においても, 'スターキング デリシャス'の樹上果は $0.1 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ (9月29日)から1週間で $40 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ と400倍以上に, 'ゴールドデン デリシャス'では $1 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ (10月上旬)から2週間で約50倍にエチレン生成量が増加し, エチレン生成の上昇が急激であることが認められた。それに対し, '千秋'と'ふじ'の樹上果はエチレン生成量の増加が緩慢であり, 濃度も $10 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 以下と低く, 明らかにエチレン生成のパターンが異なっていた。これらの結果はKondoら(1991)の報告と一致した。なお, 本実験では呼吸量は測定しておらず, クライマクテリック・ライズはエチレンの生成パターンから推定したが, Agatsuma・Tamura (1973)によればIECが1 ppm以上で呼吸の上昇が始まるとされており, 測定開始時ですでに $1 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ に達していた'ゴールドデン デリシャス'はクライマクテリック・ライズが開始していた可能性がある。

一方, ほ場収穫日の3~4週間前に収穫した果実の貯蔵中のエチレン生成量は, 4品種とも貯蔵後1~2週間で著しく増加し, 樹上果のエチレン生成量が少ない'ふじ'でも $100 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ まで高まった。収穫した時期は'ゴールドデン デリシャス'以外は樹上果のエチレン生成が開始していない時期であることから, 樹からの離脱がより多くのエチレン生成の引き金になっていることが示唆された。

エチレン生成系の律速段階については, ACC合成酵素(Kende, 1989)やACC(Magne・Larher, 1995)が報告されている。そこで, 本実験における各品種のエチレン生成を両酵素活性およびACC含量の変化で比較した。ACC含量は, 'ゴールドデン デリシャス'以外の3品種では, 10月中旬の'千秋'収穫果の値($3.39 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$)を除いては $1 \text{ nmol}\cdot\text{gfw}^{-1}$ 以下で, ほぼ同様の推移を示したのに対し, 'ゴールドデン デリシャス'はその10倍以上の含量であった。この違いは'ゴールドデン デリシャス'のACC合成酵素活性が他の3品種よりも数倍高く推移したためと考えられる。また, ACC酸化酵素活性は, 'スターキング デ

リシャス'の収穫果以外はいずれの品種・果実とも $0.1\sim0.2 \text{ nl C}_2\text{H}_4\cdot\text{gfw}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 程度で推移していた。従って, ACC合成酵素活性の差異すなわちACC含量の差異がIECを律速していることが考えられた。実際, 樹上果についてみると, ACC含量の少ない'千秋'および'ふじ'ではIECが低く, ACC含量の多い'ゴールドデン デリシャス'ではIECが高く推移した。しかし, ACC含量が少なく, ACC酸化酵素活性も低い'スターキング デリシャス'のIECは, むしろ'ゴールドデン デリシャス'のそれを上まわっており, 'スターキング デリシャス'はIECの変化が両酵素活性の変化と一致しない品種と考えられた。

次に, 収穫果のIECの変化を樹上果と比較してみると, いずれの品種においても収穫果のIECが著しく増加した。両果実間のエチレン生成系の差異は, '千秋'ではACC含量に, 'スターキング デリシャス'および'ゴールドデン デリシャス'ではACC酸化酵素活性の差異によると考えられた。しかし, 'ふじ'では両酵素活性およびACC含量に有意差は認められず, 全品種を包括した樹上果と収穫果のIECの差異を説明することは本実験結果からは困難であった。

Abeles (1973)が"Tree factor"と称した成熟制御要因は, その実体は明らかにされていないが, いくつかの内生ホルモンの複合作用と考えられている(Blanpied, 1993)。エチレンは成熟制御ホルモンであり, 樹上でのエチレン生成抑制要因が"Tree factor"の一つと考えられることから, 樹上果と収穫果のIECの差異の一要因として検討する必要がある。

ACCの代謝産物とみなされているMACCの含量は, 樹上果では4品種とも大きな変化はみられなかったのに対し, 収穫果ではいずれの品種でも貯蔵後直線的に増加していた。MACCはエチレン処理により増加する(Liu・Yang, 1985)ことから, 収穫果のエチレン生成量の増加が関与していることが推察されるが, ACC含量との関連などについては不明であり, さらに検討を要する。

摘 要

エチレン生成の品種間差異について検討するため, リング4品種('スターキング デリシャス', '千秋', 'ゴールドデン デリシャス'および'ふじ')の成熟期の着果果実(樹上果)およびエチレン生成開始前に収穫した果実(収穫果)の貯蔵中における果しん内エチレン濃度(IEC), ACCとMACC含量, ACC合成酵素およびACC酸化酵素活性を測定した。

1. 樹上果の IEC は 'スターキング デリシャス' と 'ゴールデン デリシャス' で $40 \sim 100 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ まで増加したのに対し, '千秋' と 'ふじ' では $10 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 以下の低濃度で推移した. IEC の変化を制御する要因として, 'スターキング デリシャス' 以外の 3 品種では ACC 合成酵素活性および ACC 含量が大きかったが, 'スターキング デリシャス' ではエチレン生成系の酵素活性以外の要因の関与が示唆された.

2. 収穫果の IEC はいずれの品種においても貯蔵後 1~2 週間で著しく増加し樹上果のそれを上まわり, 最も少ない 'ふじ' でも $100 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ に達した. 本実験結果からはエチレン生成系における要因を明らかにできなかったが, 収穫果の採取は IEC が高まる前に行っていることから, 樹からの離脱が収穫果の IEC 増加の一要因である可能性が示唆された.

3. MACC は, 全品種において樹上果では成熟期間中大きな変化はなかったものの, 収穫果では貯蔵期間中に数倍に増加した.

引用文献

- Abeles, F. B. 1973. Ethylene in plant biology. p. 163-164. Academic Press, New York.
- Agatsuma, M. and T. Tamura. 1973. Change in the chemical compositions of apple fruit. J. Facul. Agri., Hokkaido Univ. 57: 331-339.
- Blankenship, S. M. and E. C. Sisler. 1993. Ethylene binding site affinity in ripening apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 118: 609-612.
- Blanpied, G. D. 1993. Studies of the "Tree factor" that inhibits the ripening of attached apples. Acta Hort. 343: 6-11.
- Chu, C. L. 1988. Internal ethylene concentration of 'McIntosh', 'Northern Spy', 'Empire', 'Mutsu', and 'Idared' apples during the harvest season. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 113: 226-229.
- Fernandez-Maculet, J. C. and S. F. Yang. 1992. Extraction and partial characterization of the ethylene-forming enzyme from apple fruit. Plant Physiol. 99: 751-754.
- 榎村芳記・青葉幸二・吉岡博人. 1991. リンゴ 'さんざ' 及び 'つがる' 果実の成熟期におけるエチレン生成. 園学雑. 60 (別 1): 78-79.
- 加藤公道・阿部薫・佐藤良二. 1977. リンゴ果実の成熟 (第 1 報) 成熟期の呼吸量, エチレン排出量および内部エチレン濃度の変化. 園学雑. 46: 380-388.
- Kende, H. 1989. Enzyme of ethylene biosynthesis. Plant Physiol. 91: 1-4.
- Kondo, S., J. Uthaibutra and H. Gemma. 1991. Comparison of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, abscisic acid and anthocyanin content of some apple cultivars during fruit growth and maturation. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 60: 505-511.
- Lau, O. L., Y. Liu and S. F. Yang. 1986. Effects of fruit detachment on ethylene biosynthesis and loss of flesh firmness, skin color, and starch in ripening 'Golden Delicious' apples. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111: 731-734.
- Liu, Y., L. Su and S. F. Yang. 1985. Ethylene promotes the capability to malonylate 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and D-amino acids in preclimacteric tomato fruits. Plant Physiol. 77: 891-895.
- Lizada, M. C. C. and S. F. Yang. 1979. A simple and sensitive assay for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. Anal. Biochem. 100: 140-145.
- Magne, C. and F. Larher. 1995. Changes in ethylene-producing capacity of apple fruit tissues during natural or induced senescence. J. Hort. Science 70: 307-314.
- Moya-Leon, M. A. and P. Jphn. 1994. Activity of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) oxidase (ethylene-forming enzyme) in the pulp and peel of ripening bananas. J. Hort. Science. 69: 243-250.
- Sfakiotakis, E. M. and D. R. Dilley. 1973. Internal ethylene concentrations in apple fruits attached to or detached from the tree. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 98: 501-503.
- Uthaibutra, J. and H. Gemma. 1990. Changes in ACC content and EFE activity of peel and pulp of 'Jonagold' apples during pre- and post-harvest periods. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 59: 685-690.
- Yang, S. F. and N. E. Hoffman. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 35: 155-189.
- Yip, W., J. Dong and S. F. Yang. 1991. Purification and characterization of 1-aminocyclopropane -1-carboxylate synthase from apple fruit. Plant Physiol. 95: 251-257.
- 吉岡博人・青葉幸二・福元将志. 1989. リンゴ果実の貯蔵に伴う品質及び生理的变化と果実の成熟期との関連. 園学雑. 58: 31-36.