

[研究報文]

ブドウの果皮色に及ぼすアントシアニン組成とアントシアノプラストの発達の影響

水野秀昭¹・大西浩徳²・平野 健¹・岡本五郎¹¹岡山大学農学部 〒700-8530 岡山市津島中1-1-1²岡山大学大学院自然科学研究科 〒700-8530 岡山市津島中3-1-1

Effect of Anthocyanin Composition and Anthocyanoplast Development on Grape Skin Coloration

¹Hideaki MIZUNO, ²Hironori ONISHI, ¹Ken HIRANO, and ¹Goro OKAMOTO¹Faculty of Agriculture, Okayama University, Tsushima-naka, Okayama, 700-8530, Japan²Graduate School of Natural Science, Okayama University, Tsushima-naka, Okayama, 700-8530, Japan

Skin anthocyanin content and anthocyanoplast (ACP) development were examined in various grape to clarify the relationship between skin coloration as measured by a colorimeter. Fully ripened berries of three *Vitis vinifera*; Cabernet Sauvignon, Alphonse Lavallee and Ruby Okuyama, three hybrids (tetraploid) of *V. vinifera* and *V. labrusca*; Kyoho, Pione and Olympia, and *V. coignetiae* were tested. Low values of lightness and chroma indicated dark coloration accompanied by high skin anthocyanin content. However, the lightness value of *V. coignetiae* skin was much lower than that of Cabernet Sauvignon skin, although their anthocyanin contents did not differ significantly. Analysis of anthocyanin compositions revealed that anthocyanins acylated with *p*-coumarate were present at higher levels in *V. coignetiae* skin than in Cabernet Sauvignon skin. Furthermore, ACPs were found only in the epidermis of Cabernet Sauvignon skin, whereas many ACPs were detected in both epidermis and hypodermis in *V. coignetiae* skin. Skin of Kyoho and Pione, containing similar levels of anthocyanin, there was a marked difference in the percentage skin area occupied by ACP, although no significant difference was observed in their lightness and chroma values. In Alphonse Lavallee skin, the number of ACPs per unit skin area was markedly larger but their sizes were smaller than those in Kyoho skin, although anthocyanin contents and skin color were not significantly different between them. These results suggest that ACP development is not always related to deep coloration of grape skins.

Key words: grape, skin, coloration, antnocyain, anthocyanoplast

緒言

着色系ブドウの栽培において、過剰施肥や高温による着色不良は大きな問題である。また、地球温暖化が進んでいるため、着色の問題は今後さらに深刻になると考えられる。一般的に、ブドウの着色の指標として果皮に含まれるアントシアニン含量を用いることが多い。しかし、アントシアニンの組成も、ブドウの着色の強さに影響を与えると考えられる。また、PecketとSmall (9) は、アカキャベツなど33科70種以上のアントシアニンを含む植物細胞中に非常に濃く着色した小球体の存在を認め、アントシアノプラスト (Anthocyanoplast; ACP) と命名した。中村 (7) は、巨峰と紅伊豆を用いた実験で、果皮が濃く着色するためにはACPが融合し、肥大することが必要であると推察している。一方、Okamotoら (8) は、ピオーネに

異なる濃度の液肥を与えた実験で、アントシアニン含量は同じでも、ACPの発達程度によって果皮の着色が異なることを報告している。以上のように、ブドウ果皮の着色には、アントシアニンの量的、質的相違の他に、ACPの形成や肥大化が大きな影響を与えていると考えられる。そこで本研究では、着色の異なる7種類のブドウ果皮に含まれるアントシアニンの含量と組成、表皮と垂表皮細胞内でのACPの発達を調査し、色差計で示される果皮色との関係を考察した。

材料と方法

植物材料: 岡山大学農学部実験圃場の根域制限ベッドで栽培されているヨーロッパブドウ3品種 (*Vitis vinifera*; カベルネ・ソービニヨン、アルフォンス・ラパレー、ルビー・オクヤマ)、4倍体雑種3品種 (*V. vinifera* × *V. labrusca*; 巨峰、ピオーネ、オリンピア) と、同じ圃場で栽培されているヤマブドウ (*V. coignetiae*)

各3~6樹を供試した。ヤマブドウは、1998年に岡山県北部の蒜山高原で馴化・栽培されていた個体を移植したものである。施肥、灌水、着果量調節等は、品種に応じて標準的な方法で栽培した。2003年9月19日に、各樹から平均的な3~6果房を収穫し、以下の実験に用いた。

果皮色の調査: 収穫した3~6果房から、6果粒を選び、各果粒を縦に2分割した。その一方は、分光測色計 (MINOLTA CM-1000) を用いて果皮のL、a、b値を測定した。もう一方をACPの観察に用いた。彩度と色相は以下の式から算出した。

$$\text{彩度: } C^* = (a^2 + b^2)^{1/2} \quad \text{色相: } h^\circ = \arctan(b/a)$$

果皮中のアントシアニン含量と組成: アントシアニンの抽出は、Ban (1) らの方法を参考に行った。果皮10 cm²の新鮮重を求めた後、凍結乾燥し、乳鉢で粉末にした。この果皮サンプル50 mgに1% HCl-MeOHを10 mL加え、3分間超音波をあてた。その後、遠心分離 (2500g × 10分) して、上澄みを採取した。上記の方法で3回抽出した後、上澄みを合わせて50 mLに定容し、アントシアニン分析用の抽出液とした。ただし、赤色系ブドウのルビー・オクヤマとオリンピアについては、同量の果皮サンプルを5 mLで3回抽出し、25 mLに定容した。抽出液の一部を用いて、分光光度計 (Beckman DU 530) により、525 nmにおける吸光度を測定し、単位面積あたりの吸光度を算出した。また、上記の抽出液をφ0.45 μmのセルロースフィルター (ADVANTEC DISMIC-13) で濾過し、HPLC (HITACHI L-7420) でアントシアニン組成を分析した。HPLC条件は佐藤 (10) の方法を参考にし、以下の通りとした。カラム:

ODS、溶離液: 溶液A (0.4% リン酸) と溶液B (0.4% リン酸: アセトニトリル=20:80)、グラジエント (溶液Bの濃度): 0 min 10% → 0-30 min 17.5% → 30-60 min 50%、流速: 1.0 mL/min。

ACPの観察: 中村 (7) の方法に従って観察した。果皮色の調査に用いた6果粒の赤道面から、カミソリを使って1果粒当たり1枚の果皮切片 (直径5 mm、厚さ0.5 mm程度)

を切り出した。光学顕微鏡を用いて、1切片当たり0.2mm²の表皮と亜表皮に含まれるACPの数とACPの長径、短径を測定した。また、ACPを楕円形と仮定して面積を計算し、その合計を果皮面積で割り100倍してACPの面積率とした。

結果と考察

収穫時のtotal soluble solids (TSS)、titratable acidity (TA)、pHをTable 1に示す。果汁のTSSは、*V. vinifera*、*V. vinifera* × *V. labrusca*の6品種では、いずれも15~20 Brixと比較的高い値を示したが、ヤマブドウ (*V. coignetiae*) だけは11.9 Brixと特異的に低かった。TAもヤマブドウだけが11.85 g/Lと非常に高く、それ以外の品種では1.6 g/Lから3.5 g/Lの範囲内であった。しかしそれらの中では、アルフォンス・ラバレー、ルビー・オクヤマ、巨峰、ピオーネと比べて、カベルネ・ソービニオンは有意に高く、オリンピアは低かった。pHはヤマブドウで2.5と最も低く、カベルネ・ソービニオン、ルビー・オクヤマとピオーネの順に高く、アルフォンス・ラバレー、巨峰、オリンピアでは4.2~4.3で最も高かった。

収穫時の果皮色の明度、彩度、色相をTable 2に示す。これらの数値は、CIELCHのカラースケールによるものであり、ナシ (3) やリンゴ (6) などでは果実の着色の指標として広く用いられている。明度 (Lightness) は色の明るさを表す指標で、0に近いほど黒く、100に近いほど白いことを示す。彩度 (Chroma, C*) は色の鮮やかさを表す指標で、C*値が高いほど鮮やかな色で、低いほどくすんだ色であることを示す。したが

Table 1. Juice constituents in seven grape cultivars at harvest (September 19, 2003).

Species and cultivar	TSS (Brix)	TA ^z (g/L)	pH
<i>V. vinifera</i>			
Cabernet Sauvignon	19.7 a ^y	3.52 b	3.37 c
Alphonse Lavallee	16.2 b	2.46 c	4.23 a
Ruby Okuyama	15.3 b	2.39 c	3.87 b
<i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i> (4n)			
Kyoho	16.7 b	2.31 c	4.17 a
Pione	18.3 a	2.41 c	3.97 b
Olympia	18.6 a	1.56 d	4.30 a
<i>Vitis coignetiae</i>	11.9 c	11.85 a	2.53 d

^z As tartaric acid equivalent.

^y Means are separated by DMRT (p<0.05), n=3.

Table 2. Color tone^z of berry skin in seven grape cultivars.

Species and cultivar	Lightness	Chroma	Hue
<i>V. vinifera</i>			
Cabernet Sauvignon	26.8 a ^y	4.2 c	-1.57 c
Alphonse Lavallee	18.4 b	3.0 c	-0.31 b
Ruby Okuyama	27.0 a	26.2 b	0.52 a
<i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i> (4n)			
Kyoho	22.0 b	3.0 c	-0.58 bc
Pione	21.0 b	5.6 c	0.00 b
Olympia	27.0 a	27.8 a	0.70 c
<i>Vitis coignetiae</i>	8.2 c	3.8 c	-0.12 b

^z Lightness, L value; Chroma, $(a^2+b^2)^{1/2}$; Hue, $\arctan(b/a)$

^y Means are separated by DMRT ($p < 0.05$), $n = 6$.

Table 3. Skin anthocyanin content in seven grape cultivars.

Species and cultivar	Absorbance (OD ₅₂₅) ^z
<i>V. vinifera</i>	
Cabernet Sauvignon	0.1152 a ^y
Alphonse Lavallee	0.0396 c
Ruby Okuyama	0.0012 d
<i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i> (4n)	
Kyoho	0.0502 bc
Pione	0.0648 b
Olympia	0.0026 d
<i>Vitis coignetiae</i>	0.1274 a

^z Anthocyanins were extracted from 1 mm² of skin sample and dissolved in 50 mL of HCl-MeOH for Cabernet Sauvignon, Alphonse Lavallee, Kyoho, Pione and *V. coignetiae*, and in 25 mL for Ruby Okuyama and Olympia.

^y Means are separated by DMRT ($p < 0.05$), $n = 4$.

って、色の明るさを示す明度と色の鮮やかさを示す彩度は、ブドウの着色の濃さを表すと考えられる。一方、色相 (Hue、H°) は黄、赤、青等の色合いを示している (4)。本実験で調査した7種のブドウ果実では、明度はカベルネ・ソービニオン、ルビー・オクヤマ、オリンピアの3品種で最も高く、ヤマブドウは最も低く、彩度はルビー・オクヤマとオリンピアで特に高かった。また、色相は、ルビー・オクヤマとオリンピアでは0.5、0.7で赤色であることを示し、ピオーネ、ヤマブドウ、アルフォンス・ラバレー、巨峰では0~-0.58で、青味がかかった赤色であることを示した。また、カベルネ・ソービニオンでは-1.57であり、全く赤味のない、青色の色相を示した。以上のことから、ブドウ

の果皮色の特徴としては、ルビー・オクヤマとオリンピアは着色が鮮やかで、明るい赤色、アルフォンス・ラバレー、ピオーネ、巨峰は暗い赤紫色で、カベルネ・ソービニオンはくすんだ青色、ヤマブドウは着色が最も濃く、赤味を帯びた黒色と評価された。

Table 3に、果皮1 mm²から抽出したアントシアニンの525 nmにおける吸光度を示す。アントシアニン含量は、カベルネ・ソービニオンとヤマブドウで最も高く、ピオーネ、巨峰、アルフォンス・ラバレーの順に低くなり、ルビー・オクヤマとオリンピアで最も低い値を示した。一般的に、果皮中のアントシアニン含量が低いほど、明度が高くなる傾向があった。また、アントシアニン含量が極めて低いオリンピアとルビー・オクヤマは、彩度も高かった。このことから、果皮中のアントシアニン含量は、明度と彩度の両方に関係していると考えられる。しかし、カベルネ・ソービニオンと巨峰とを比較すると、明度が高いカベル

ネ・ソービニオンの方がアントシアニン含量が高い。さらに、アントシアニン含量が高いカベルネ・ソービニオンとヤマブドウでは、彩度が特に低い傾向は認められなかった。したがって、一般的に着色の濃さを示すと考えられる明度と彩度は、アントシアニン含量以外の要因によっても左右されていると考えられる。

Table 4は、各品種の果皮に含まれるアントシアニンの組成を示したものである。巨峰とピオーネでは同じような組成であったが、他は組成が大きく異なっていた。カベルネ・ソービニオンでは、全アントシアニンの60%以上がマルビジン-3-グルコシドであり、クマール酸によってアシル化されたアントシアニンは少なかった。アルフォンス・ラバレーでは、マルビジン-3-

Table 4. Percentages of anthocyanin in berry skin of seven grapes.

Anthocyanin	Species and cultivar						
	<i>V. vinifera</i>			<i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i> (4n)			<i>V. coignetiae</i>
	Cabernet Sauvignon	Alphonse Lavallee	Ruby Okuyama	Kyoho	Pione	Olympia	
Cyanidin							
Cy-3-Gl			41.1	8.8	5.6	13.9	
Cy-3-Gl-Coum			9.9			17.6	
Delphinidin							
Dp-3-Gl	8.3						4.9
Peonidin							
Pn-3-Gl	7.5	19.7	17.0			7.5	
Pn-3-Gl-Ac	10.9						
Pn-3-Gl-Coum		7.8				16.0	
Petunidin							
Pt-3-Gl	6.9						
Pt-3-Gl-Coum				7.4	7.0		
Malvidin							
Mv-3-Gl	60.3	31.5		6.9	5.0		11.7
Mv-3-Gl-Ac				49.6	45.3	8.6	4.1
Mv-3-Gl-Coum		31.7		19.6	14.6		4.1
Mv-3,5-Gl							46.8
Mv-3,5-Gl-Coum							19.8
Unknown 1			11.5				
Unknown 2						7.2	
Others	5.7	9.3	20.5	7.6	22.6	29.3	8.6

グルコシドとそのクマル酸エステルが多く含まれていた。ルビー・オクヤマでは、シアニジン-3-グルコシドが最も多く、全アントシアニンの40%を占めていた。巨峰とピオーネでは、マルビジン系のアントシアニンが多く、中でもマルビジン-3-グルコシドの酢酸エステルが全体の40%以上を占めていた。オリンピアでは、シアニジンとペオニジンが多く含まれていた。一方、ヤマブドウでは80%以上がマルビジンで、他のブドウに比べて、ジグルコシドが多いことが特徴であった。アントシアニンをアグリコンの別に見ると、赤色系ブドウ（ルビー・オクヤマ、オリンピア）の果皮中にはマルビジンをアグリコンとするアントシアニンが少なく、黒色系ブドウ中にはそれらが多い傾向が認められた。しかし、同じ黒色系ブドウでも、キャンベル・アーリーや石原早生の果皮中には、マルビジンがほとんど含まれていないことが報告されている(11)。したがって、マルビジンがブドウ果皮の明度や彩度に直接影響することはなく、特定のアグリコンが明度や彩度を左右しているとは考えられなかった。アシル化の有無とそのアシル基に注目すると、明度が高いカベルネ・ソービニオンでは、*p*-クマル酸によってアシル化されたアントシアニンの量が他の黒色系ブドウ（アルフォンス・ラバレー、巨峰、ピオーネ、ヤマブドウ）よりも少なかった。また、明度が低いヤマブドウは、

アシル化されたアントシアニンの量が多かった。このことから、アシル化されたアントシアニンの量が、明度を左右している可能性が考えられた。なお、色相とアントシアニン組成には一定の傾向が見られなかった。アントシアニンは、その構造によって色が異なるため、アントシアニン組成はブドウの色相に大きく関与していると考えられる。しかし、個々のアントシアニンはpHや複合体の形成等によっても色が大きく変化するため、今回の調査では、アントシアニン組成と果実の色調との間に一定の傾向が見られなかったと考えられる。

果皮を顕微鏡で観察すると、全てのブドウでACPが確認された(Table 5)。黒色系ブドウのアルフォンス・ラバレー、巨峰、ピオーネ、ヤマブドウでは、表皮層と亜表皮層の両方でACPが観察されたが、カベルネ・ソービニオンでは、表皮層にしかACPが存在しなかった(Fig. 1A)。また、ルビー・オクヤマは亜表皮層、オリンピアは表皮層にしかACPが存在していなかった。ACPの発達程度や形態にも品種によって大きな差が見られた。赤色系ブドウはACP数が非常に少なく、アントシアニンが細胞(液胞)全体に広がっていた(Fig. 1D)。アルフォンス・ラバレーは、単位面積あたりのACP数が非常に多いが、個々のACPは小さかった。また、果皮細胞中のほとんどのアントシアニンがACP内

Table 5. ACP development in berry skin of seven grapes.

Species and cultivar	Skin tissue	ACP area ^z (%)	No. of ACP (/mm ²)	Max. diameter of ACP (μ m)
<i>V. vinifera</i>				
Cabernet Sauvignon	Epidermis	3.5 c ^y	390 bc	9.0 c
	Hypodermis		none	
Alphonse Lavallee	Epidermis	4.6 c	1130 a	7.6 c
	Hypodermis	12.7 b	500 b	18.5 b
Ruby Okuyama	Epidermis		none	
	Hypodermis	0.7 c	80 c	10.9 c
<i>V. vinifera</i> × <i>V. labrusca</i> (4n)				
Kyoho	Epidermis	5.9 c	220 c	18.0 b
	Hypodermis	19.1 a	260 c	31.1 a
Pione	Epidermis	4.5 c	170 c	18.7 b
	Hypodermis	5.1 c	90 c	27.2 a
Olympia	Epidermis	0.1 c	50 c	4.0 c
	Hypodermis		none	
<i>Vitis coignetiae</i>				
	Epidermis	0.3 c	40 c	10.0 c
	Hypodermis	4.2 c	150 c	18.8 b

^z Percentage area occupied by ACP.^y Means are separated by DMRT ($p < 0.05$), $n = 6$.

に存在していた (Fig. 1B)。これに対して、巨峰とピオーネでは、アルフォンス・ラバレーよりもACP数は少なかったが、ACPが大きく、一部のACPは崩壊して、細胞 (液胞) 内にアントシアニンが広がっていた (Fig. 1C)。ヤマブドウでは、垂表皮層でACPの発達が顕著であった (Fig. 1E)。ACPの占める面積率を計算したところ、巨峰の垂表皮層とアルフォンス・ラバレーの垂表皮で有意に高かった。果皮の明度が高いカベルネ・ソービニオン、ルビー・オクヤマ、オリンピアの3品種では、ACPが一層にしか発達していなかった。ACPが一層にしか発達していないと、このような果皮では、ACPの間隙には下層のACPが存在しないため光を吸収する部位が少なく、明度が高くなると考えられる。逆に、何層にもわたってACPが発達していれば、表皮層のACP間隙を通過した光は、その下層のACPによって吸収される可能性が高いので、明度が下がると考えられる。すな

わち、ブドウの濃い着色には、高いアントシアニン濃度だけではなく、ACPが果皮の何層にも渡って発達していることが重要な条件であることが示唆される。

中村 (7) は、ACPが互いに融合して肥大することが着色の濃淡に関与すると述べている。しかし、巨峰はピオーネよりも垂表皮細胞内でのACPの長径とACPの面積占有率が大きかったが (Table 5)、明度と彩度には両者に有意差がなかった (Table 2)。

また、巨峰とアルフォンス・ラバレーを比較すると、ACP数やACPの長径、細胞内のアントシアニン分布に差が見られたが、明度と彩度には有意差がなかった。以上のことから、品種間で比較した場合、ACPの形態や発達程度が直接に着色に関与しているとは言えない。ACPとアントシアニン含量との関係を見ると、ACPの形成が少ないルビー・オクヤマとオリンピアでは、ア

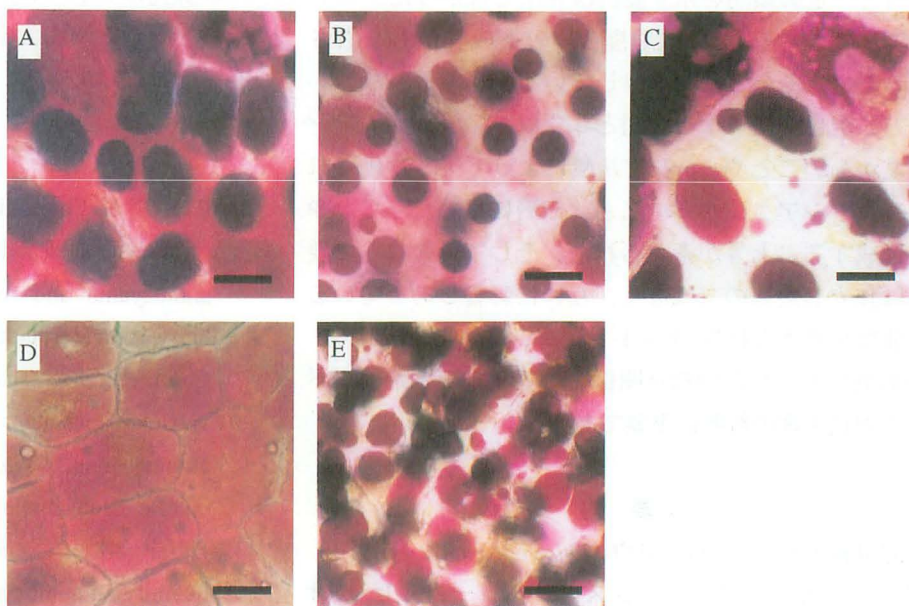


Fig. 1 Anthocyanoplast (ACP) development in epidermal cells of grape skins. A, Cabernet Sauvignon; B, Alphonse Lavallee; C, Pione; D, Olympia; E, *V. coignetiae*. Scale bar=10 μ m.

ントシアニン含量が低かった。しかし、黒色系ブドウの中で比べると、ACP数の最も多いアルフォンス・ラバレーや、ACPの肥大が顕著な巨峰よりも、カベルネ・ソービニヨンの方がアントシアニン含量が高かった。Kuboら (5) は、イタドリを用いた実験の結果から、ACP中にアントシアニンをトラップすることが、アントシアニンの合成を促進しているのではないかと考察した。本実験では、必ずしもACPが多い品種が多くのアントシアニンを含んでいるとは言えなかったが、それは品種ごとのアントシアニン合成能の相違に左右されているからなのかもしれない。Conn (2) は、ブドウ細胞のACP中にはアシル化アントシアニンが多いことを報告している。今回の実験でも、アシル化アントシアニンが少ないカベルネ・ソービニヨンはACPの発達が劣っており、アシル化アントシアニンが多いアルフォンス・ラバレー、巨峰、ピオーネ、ヤマブドウではACPの発達が顕著であった。p-クマル酸によってアシル化されたアントシアニンの量が明度を左右している可能性を示唆したが、アシル化アントシアニンが多いことがACPの形成を促進し、その結果として明度が低下する（着色が濃くなる）のかもしれない。

本実験では、7種類のブドウの果皮色の特徴づけと、それを決定付けている要因として、アントシアニンの含量と組成、ACPの発達を調査した。しかし、果皮の色相と一定の傾向を示す要因は見出せなかった。アントシアニンの色は、pHや複合体の形成等にも左右されるので、そのことが関与しているのかもしれない。一方、着色が濃くなる要因としては、アントシアニン含量が高いことや、p-クマル酸によってアシル化されたアントシアニンが多いこと、何層にもわたってACPが形成すること等が考えられた。そして、これらの要素は独立したものではなく、互いに影響しあっている可能性が考えられる。アントシアニン含量と組成、ACPの形成や肥大などの相互関係を調査することが、ブドウの着色生理の解明に重要である。

要 約

3品種のヨーロッパブドウ (*Vitis vinifera*; カベルネ・ソービニヨン、アルフォンス・ラバレー、ルビー・オクヤマ)、3品種の4倍体雑種 (*V. vinifera* × *V. labrusca*; 巨峰、ピオーネ、オリンピア) とヤマブドウ (*Vitis coignetiae*) について、果皮に含まれるアントシアニ

ンの含量と組成、アントシアノプラスト (ACP) の形態を調査し、果皮の着色の特徴との関連を検討した。色差計による明度 (Lightness) および彩度 (Chroma) は着色の濃さを示し、色調 (Hue) は色の特徴を示すと考えられた。果皮から抽出されたアントシアニン含量は、着色の濃さと高い相関があったが、アントシアニン含量に差がないカベルネ・ソービニヨンとヤマブドウでは、明度に差があった。両者のアントシアニンの組成を比較すると、着色の濃いヤマブドウには、p-クマル酸によってアシル化されたアントシアニンが多く含まれていた。また、カベルネ・ソービニヨンではACPは表皮細胞だけに存在したが、ヤマブドウでは表皮及び垂表皮細胞内に多くのACPが発達しており、ACPが果皮の何層にも渡って発達することが濃い着色に重要である可能性が示唆された。一方、アントシアニン含量に差のない巨峰とピオーネでは、垂表皮細胞内でのACPの面積占有率が大きく異なったが、明度と彩度には差がなかった。アルフォンス・ラバレーと巨峰も、アントシアニン含量や着色の濃さに有意差がなかったが、ACPの数は前者で多く、直径は後者が大きかった。したがって、ACPの発達程度が直接にブドウの着色の濃さに関与しているとは言えない。

謝 辞

本研究のブドウの果皮色の調査と考察に当たり、ご指導を賜った岡山大学農学部 泉本勝利教授に厚く御礼を申し上げます。

引用文献

1. Ban, T., S. Shiozaki, T. Ogata and S. Horiuchi. Effects of abscisic acid and shading treatments on the levels of anthocyanin and resveratrol in skin of Kyoho grape berry. *Acta Horticulturae*. 514 83-89(2000)
2. Conn, S., W. Zhang and C. Franco. Anthocyanic vacuolar inclusions (AVIs) selectively bind acylated anthocyanins in *Vitis vinifera* L. (grapevine) suspension culture. *Biotechnology Letters* 25: 835-839 (2003).
3. Dussi, M. C. and D. Sugar. Characterizing and quantifying anthocyanins in red pears and effect of light quality on fruit color. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120: 785-789 (1995).
4. 川上元朗・小松原仁. 新版 色の常識. 日本規格

- 協会, 東京, (1999).
5. Kubo, H., M. Nozue, K. Kawasaki and H. Yasuda. Intravacuolar spherical bodies in *Polygonum cuspidatum*. *Plant Cell Physiol.* 36: 1453-1458 (1995)
 6. Marais, E., G. Jacobs and D. M. Holcroft. Postharvest Irradiation enhances anthocyanin synthesis in apples but not in pears. *HortSci.* 36: 738-740 (2001).
 7. 中村正博. ブドウ '巨峰' の着色とアントシアノプラストの発達. *園学雑.* 58: 537-543 (1989).
 8. Okamoto, G., H. Onishi and K. Hirano. The effect of different fertilizer application levels on anthocyanoplast development in berry skin of Pione grapevines (*V. vinifera* x *V. labrusca*). *Vitis* 42: 117-121 (2003).
 9. Pecket, R. C. and C. J. Small. Occurrence, location and development of anthocyanoplasts. *Phytochem.* 19: 2571-2576 (1980).
 10. 佐藤充克・鈴木由美子・矢内隆章・生駒 元・高松秀和・花牟礼研一. ブルーベリーのアントシアニン組成とブルーベリー・ワインの生理的効果. *J. ASEV Jpn.* 11: 74-79 (2000).
 11. Shiraishi, S., Y. Watanabe, H. Okubo and S. Uemoto. Anthocyanin pigments of black-purple grapes related to variety 'Kyoho' (*Vitis vinifera* L. × *V. labrusca* L.). *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 55: 123-129 (1986).