果実・野菜の成熟および老化とアスコルビン酸—グルタチオンサイクル

今堀義洋

大阪府立大学大学院生命環境科学研究科 599-8531 堺市中区学園町 1-1

Maturation, Senescence, and Ascorbate-Glutathione Cycle in Fruits and Vegetables

Yoshihiro Imahori

Graduate School of Life and Environmental Sciences, Osaka Prefecture University, Gakuen-cho, Nakaku, Sakai, Osaka 599-8531

はじめに

果実・野菜の成熟は、内容成分の変化、色の変化、香気の発達、組織の軟化やその他種々の質的变化を伴う生理現象である (Leshem ら, 1986)。そして、成熟過程は植物の老化過程における生理作用の一つと考えられている。一般に、老化は細胞の構造変化、酵素タンパクの分解および代謝での酸化反応の制御を伴う (del Río ら, 1998)。これらの変化とともに光合成の停止、細胞器官の崩壊、クロロフィルやタンパク質の著しい分解、生体膜の脂質過酸化や膜透過性の著しい増大が起こる。そして、このような変化が植物組織中の活性酸素種生成を促すことになる (Thompson ら, 1987)。また、それら一連の植物体の変化は成熟および老化過程で発生する活性酸素種の増加と密接に関連している (del Río ら, 1998)。特に、酸化によって生じる障害は植物にとって問題であり、活性酸素種の著しい増加を招くことになる (Jiménez ら, 1997)。老化が進んだ植物組織ではヒドロキシルラジカルの増加や脂質の分解促進が進行し、過酸化水素の蓄積が老化を促している (Bowler ら, 1992)。しかし、植物には活性酸素種やフリーラジカルを消去する機構が備わっていて、植物を守っている。アスコルビン酸—グルタチオンサイクルは組織中で発生した過酸化水素を消去する働きを持ち、過酸化水素などの活性酸素種から植物を守る重要な役割を果たしている。

本稿ではピーマン果実の成熟中およびブロッコリー花蕾の老化に伴うアスコルビン酸—グルタチオンサイクルの様相について調査した研究事例を紹介し、アスコルビン酸—グルタチオンサイクルが果実・野菜の成熟および老化にどのように関わっているのかについて述べていく。

アスコルビン酸—グルタチオンサイクル

過酸化水素などの活性酸素種やフリーラジカルは植物にとって有害であり、生体維持のためそれらを消去する必要

がある。主要な細胞器官で生成された過酸化水素はアスコルビン酸—グルタチオンサイクルによって消去される。このアスコルビン酸—グルタチオンサイクルはアスコルビン酸やグルタチオンの抗酸化物質と4つの抗酸化酵素からなり、植物体を活性酸素種から守っている (del Río ら, 1998)。この抗酸化機構については光合成で生成される活性酸素種の消去と関連して、クロロプラストで詳細に調べられている。また、アスコルビン酸やグルタチオンはアスコルビン酸—グルタチオンサイクルだけでなく、抗酸化物質として直接活性酸素種を消去している (Larson, 1988)。抗酸化酵素にはアスコルビン酸ペルオキシダーゼ (APX)、モノデヒドロアスコルビン酸還元酵素 (MDHAR)、酸化型アスコルビン酸還元酵素 (DHAR) およびグルタチオン還元酵素 (GR) がある。APX はアスコルビン酸を電子供与体として過酸化水素を消去する作用を持っている。アスコルビン酸は酸化されてモノデヒドロアスコルビン酸へ変るが、モノデヒドロアスコルビン酸は不安定であるため、不均化反応によってモノデヒドロアスコルビン酸2分子のうち1分子がさらに酸化されて酸化型アスコルビン酸へ変化し、残り1分子がアスコルビン酸へと還元される。アスコルビン酸はまた、APX 以外にアスコルビン酸酸化酵素や非酵素的にモノデヒドロアスコルビン酸へ変わる。しかし、モノデヒドロアスコルビン酸と酸化型アスコルビン酸はそれぞれ MDHAR と DHAR によって還元されて再びアスコルビン酸へと戻る。その時、DHAR は還元型グルタチオンによって酸化型アスコルビン酸を還元する。還元型グルタチオンは酸化型グルタチオンに酸化されるが、GR が再び還元型グルタチオンに還元する。このような一連の過酸化水素消去機構をアスコルビン酸—グルタチオンサイクルという (第1図)。

ピーマン果実の成熟と
アスコルビン酸—グルタチオンサイクル

ピーマン果実には小果系、中果系および大果系の品種があり、施設栽培の普及により周年供給されている。日本では従来ピーマン果実は主として緑色果が利用されていた

2006年10月23日 受付。2006年11月2日 受理。

* Corresponding author. E-mail: imahori@plant.osakafu-u.ac.jp

第1図 アスコルビン酸—グルタチオンサイクル

が、最近ではさらに成熟させて果実が着色した黄色果、赤色果、橙色果あるいは紫色果などの様々な果色の果実が流通利用されている。特に、ジャンボピーマンやパプリカと呼ばれる大果系品種は調理用だけでなく、生食用としてサラダなどに多く用いられ、ここ数年消費が拡大してきている。

今堀ら（1997）は大果系ピーマン‘ゴールデンベル’の緑熟果とその成熟果である黄色果のアスコルビン酸含量について調査し、アスコルビン酸が黄色果で緑熟果より多く含有していることを認めた。そして、成熟に伴うアスコルビン酸増加の生理的意義を探るために樹上成熟過程でのアスコルビン酸—グルタチオンサイクルの様相について調査を行った（今堀ら、1998; Imahori ら、2000）。

1. ピーマン果実の成熟に伴う果皮色の变化と熟度段階

大果系ピーマン‘ゴールデンベル’果実は開花後約50日頃からがく周辺部が黄化し始める。その後、黄化は果頂部まで達し、開花後約60日位で果実全体が黄色となる。今堀ら（1998）は黄化程度によって熟度段階を4段階に分類した。すなわち、果実は十分に肥大し、発育が完了しているが、まだ黄化せず、果皮色が緑色のままの果実を Green とし、果実の黄化程度が10～20%の果実を Green/Yellow、50～60%の果実を Yellow/Green、100%の黄色果を Yellow とした。

2. ピーマン果実の成熟に伴うクロロフィルおよびカロテノイド含量の変化

果実の成熟に伴うクロロフィルおよびカロテノイド含量の変化を第2図に示した（Imahori ら、2000）。クロロフィル含量は熟度が進むにつれて減少し、Green/Yellow で Green の75%に、Yellow/Green では50%にそれぞれなった。さらに、Yellow の果実では著しく減少した。それに対して、カロテノイド含量は熟度の進展に伴い著しく増加し、Green/Yellow では Green の1.9倍、Yellow/Green で2.4倍、Yellow では3.0倍に達した。このように成熟に伴ってクロロフィルの分解とともにカロテノイド含量の割合は増大した。

第2図 ピーマン果実の成熟に伴うクロロフィルおよびカロテノイド含量の変化値は平均値 ± SE (n=3)

カロテノイドは酸化で起こる障害から生体を守る抗酸化物質の一つである。したがって、カロテノイド含量の増加は抗酸化能が成熟に伴い増大したことを示している。Livne・Gepstein (1988) はトマト果実の色素体でのスーパーオキシドジスムターゼ (SOD) 活性がクロロプラストからクロモプラストへ変わる時に高くなることを示した。また、Terai ら (2003) はピーマン赤色果の有色体の変化を電子顕微鏡で観察し、成熟に伴いグラナやストロマチラコイドの量が減り、有色体の構造が管状や繊維状に変化することを報告している。‘ゴールデンベル’果実でも黄化に伴いクロロプラストがクロモプラストへ変化し、有色体の構造変化とともに抗酸化能が活性化されたものと考えられる。

3. ピーマン果実の成熟に伴う過酸化水素含量の変化

ピーマン果実の過酸化水素含量は Green/Yellow で著しく増加し、Green の約2.5倍となった。その後、Yellow/Green と Yellow では減少したが、その含量は Green よりも多かった（Imahori ら、2000）。

植物細胞に存在する過酸化水素の多くはSODによって生成される。過酸化水素は強力な酸化物質であり、過酸化水素が蓄積した部位では局所的に酸化による損傷を誘発し、代謝機能の崩壊と細胞成分の損失を招く（Foyer ら、1997）。さらに、過酸化水素はDNAの分解やチオール基を含む酵素の不活性化にも作用する（Alscher ら、1997）。一方、Frenkel (1978) はセイヨウナシ果実の成熟開始が過酸化水素の増加で起こり、過酸化水素生成が阻害されるとその成熟が遅延することを報告している。Thompson ら (1987) はセイヨウナシやバナナ果実に脂質の過酸化物が含まれていて、それらが成熟中増加し、成熟果実で過酸化水素と過酸化脂質が増加することを示した。また、Foyer ら (1997) は過酸化水素の蓄積が細胞内の防御機構にとって有効な反応を開始させ、過酸化水素が誘導される酸化ストレスのシグナルとして細胞内の酸化還元バランスに密接に関係する重要な役割を果たしているとした。そして、その酸化還元バランスは遺伝子の活性化に関与し、その遺伝子の活性化は

ストレスへの順化, ストレス耐性の付与あるいはその他の生体防御反応を導き出している (Foyer ら, 1997). それゆえに, 成熟に伴う過酸化水素含量の変化はアスコルビン酸—グルタチオンサイクルを活性化する働きを持ち, 過酸化水素が成熟中の代謝に重要な役割を担うものと思われる.

4. ピーマン果実の成熟に伴うアスコルビン酸含量の変化

成熟中のアスコルビン酸および酸化型アスコルビン酸含量の変化を第3図に示した (今堀ら, 1998). アスコルビン酸含量は熟度の進展に伴い増加し, Yellow では Green の約1.3倍になった. 一方, 酸化型アスコルビン酸含量は成熟中ほぼ同一レベルであり, 総アスコルビン酸の約1%程度であった.

Howard ら (1994) はトウガラシ果実の熟度の違いによるアスコルビン酸および酸化型アスコルビン酸含量について, 赤色果ではアスコルビン酸含量が緑熟果の約1.5倍もあるが, 酸化型アスコルビン酸は総アスコルビン酸の約3%程度であると報告している. Arthey (1975) は果実・野菜のアスコルビン酸含量と熟度の関係について調査し, バナナ, カンタロープメロンおよびオレンジでは熟度の進行とともにアスコルビン酸が減少するのに対して, アスパラガス, トマト, リンゴ, モモ, マンゴーおよびトウガラシ

では増加すると報告している.

通常植物細胞ではアスコルビン酸含量は総アスコルビン酸の80~90%程度である (米山・建部, 1992). 酸化型アスコルビン酸の蓄積は植物細胞の代謝にとって好ましくなく, ミトコンドリアに存在する脱水素酵素の活性を抑制し, 酸化的リン酸化を阻害する (Arrigoni, 1994). 加えて, 酸化型アスコルビン酸は比較的不安定であることから, アスコルビン酸プールは還元状態で維持することが生体にとって必要となり, アスコルビン酸プールの約90%は還元型の形で存在する (Smirnoff, 1996).

5. ピーマン果実の成熟に伴うアスコルビン酸—グルタチオンサイクルに関与する酵素の活性変化

ピーマン果実のアスコルビン酸—グルタチオンサイクルに関係する酵素の成熟中の活性変化について第1表に示した (今堀ら, 1998; Imahori ら, 2000). 成熟に伴い APX の活性は過酸化水素の含量変化と同様に Green から Yellow/Green の段階で増加した. APX は主に植物や藻類で見出されており, クロロプラストで発生する過酸化水素などの活性酸素種からクロロプラストを守る役割を持つ活性酸素種消去機構として働いている (Asada, 1992). クロロプラスト以外にミトコンドリア, ペルオキシゾーム, サイトゾルに APX が存在することが知られていて, ピーマン果実の APX は Green よりも Yellow でサイトゾルに多く存在することが見出されている (兼常ら, 2001). DHAR はいずれの熟度でも同程度の活性を示し, 熟度の進展に伴う変化は少なかった. しかし, MDHAR の活性は熟度の進展とともに増加した. MDHAR はアスコルビン酸の酸化によって生じる生体に対して細胞毒性を示すモノデヒドロアスコルビン酸を還元する働きがあり (Hossain・Asada, 1984), 生体を還元状態に保つ上で重要な酵素である (Arrigoni ら, 1981). GR 活性は成熟に伴い Green から Green/Yellow の段階で増加し, その後は Yellow まで高いレベルを維持した. DHAR が酸化型アスコルビン酸をアスコルビン酸に還元する際に還元型グルタチオンが働き, GR は生成される酸化型グルタチオンを還元型に還元する作用を持っており, 抗酸化機構の重要な役割を担っている (Foyer ら, 1997).

第3図 ピーマン果実の成熟に伴うアスコルビン酸および酸化型アスコルビン酸含量の変化値は平均値 ± SE (n = 3)

第1表 ピーマン果実の成熟に伴うアスコルビン酸—グルタチオンサイクルに関係する酵素の活性変化 (今堀ら, 1998; Imahori ら, 2000)

	熟度段階			
	Green	Green/Yellow	Yellow/Green	Yellow
アスコルビン酸ペルオキシダーゼ (APX) ($\mu\text{mol AsA} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$)	2.44 ± 0.02^z	4.64 ± 0.19	5.01 ± 0.22	3.26 ± 0.06
モノデヒドロアスコルビン酸還元酵素 (MDHAR) ($\mu\text{mol NADH} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$)	0.32 ± 0.03	0.96 ± 0.12	0.89 ± 0.15	2.46 ± 0.06
酸化型アスコルビン酸還元酵素 (DHAR) ($\mu\text{mol AsA} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$)	1.49 ± 0.13	1.19 ± 0.20	1.49 ± 0.22	1.32 ± 0.06
グルタチオン還元酵素 (GR) ($\mu\text{mol NADH} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$)	0.07 ± 0.00	0.16 ± 0.07	0.17 ± 0.07	0.15 ± 0.08

^z 平均値 ± SE (n = 3)

老化過程では酸化によって生体に重大な損傷が発生する危険がある。老化に伴ってペルオキシゾームの抗酸化機能が低下することによりミトコンドリアでは酸化によって発生する損傷が加速され、結果的には過酸化水素の生成と生体膜への損傷が増大する (Jiménez ら, 1997). Pastori・del Río (1997) はエンドウの老化葉でペルオキシゾームにおける活性酸素種の生成酵素の活性増加とスーパーオキシドラジカルの著しい増大や過酸化水素の顕著な増加を見出している。しかし、アスコルビン酸—グルタチオンサイクルには活性酸素種の増加を抑える働きがある (Jiménez ら, 1997). このアスコルビン酸—グルタチオンサイクルはクロロプラスト、ミトコンドリア、ペルオキシゾームおよびサイトゾルに存在し、これら細胞器官で生成される過酸化水素を効果的に消去する (del Río ら, 1998; Foyer ら, 1991; Jiménez ら, 1997). ピーマン果実は成熟に伴ってアスコルビン酸—グルタチオンサイクルが活性化されることで、アスコルビン酸プールが還元状態に保たれて、生体の健全性が維持されるものと考えられる。その時、ピーマン果実では過酸化水素が増加し、生成された過酸化水素は特定の遺伝子発現を誘導する細胞内のシグナル伝達経路のセカンドメッセンジャーとしての働きを示す (del Río ら, 1998). すなわち、ピーマン果実の成熟に伴う過酸化水素の増加はアスコルビン酸—グルタチオンサイクルの活性を高め、植物体の活性酸素種の消去機構を活性化させていくものと思われる。

ブロッコリーの老化と アスコルビン酸—グルタチオンサイクル

園芸産物の品質においてはそれらの葉、花蕾および果実などの黄化が老化の重要な品質指標となる。今までに貯蔵中のブロッコリーの品質劣化について多くの報告がなされている (King・Morris, 1994; Tian ら, 1997). Tian ら (1997) は20°C貯蔵したブロッコリーのエチレン生成と呼吸活性が花蕾の老化に伴って増加することを報告している。また、貯蔵ブロッコリーではクロロフィル分解を伴う花蕾の黄化が老化の進行とともに顕著に起こることが知られている。Yamauchi・Watada (1998) は15°C貯蔵のブロッコリー花蕾の老化に伴ってクロロフィル a および b 含量が急激に減少し、貯蔵5日で完全に黄化したことを報告している。ここでは、Yamauchi・Kusabe (2001) および Shigenaga ら (2005) が15°C下で貯蔵したブロッコリー花蕾の老化へのアスコルビン酸—グルタチオンサイクルの関与について調査して得られた知見を紹介していく。

1. ブロッコリー花蕾の老化に伴う過酸化水素含量の変化

Shigenaga ら (2005) は15°Cで貯蔵したブロッコリー花蕾の過酸化水素含量は貯蔵2日まで花蕾の黄化に伴って減少し、その後いくらか増加することを報告している。Yamauchi・Kusabe (2001) は過酸化水素などの過酸化物が関係する酸化過程がブロッコリー花蕾の黄化を促進させる

としている。スーパーオキシドラジカルや過酸化水素などの活性酸素種は老化を促進させることが知られており、Parida ら (1978) はイネの葉を過酸化水素で処理するとクロロフィルの分解やアミノ態窒素の増加が促進することを報告している。また、Thompson ら (1987) はインゲンの子葉やカーネーションの花で脂質がスーパーオキシドラジカルによって過酸化され、その時生成する過酸化水素が老化を促進させているとした。

一方、Foyer ら (1997) は植物細胞内の過酸化水素の蓄積が細胞内の防御機構に対して適切な反応を誘導するための酸化ストレスのシグナルとして働くことを示している。すなわち、過酸化水素が酸化ストレスのシグナルとして細胞内の酸化還元バランスに密接に関係し、その酸化還元バランスの変化が遺伝子の活性化に関与して、ストレス順化やストレス耐性などの防御反応を誘導する (Foyer ら, 1997). しかし、このようなシグナル伝達は細胞内の酸化還元バランスと関係していて、酸化物生成によって引き起こされるバランスの変化のほうがより効果的に防御反応を誘導するかもしれない (Foyer ら, 1997).

2. ブロッコリー花蕾の老化に伴うアスコルビン酸およびグルタチオン含量の変化

15°C貯蔵したブロッコリー花蕾の老化に伴うアスコルビン酸およびグルタチオン含量変化について Yamauchi・Kusabe (2001) が調べた結果を第4図および第5図に示した。彼らによると、アスコルビン酸含量はブロッコリー花蕾の黄化に伴い著しく減少する傾向であったが、酸化型アスコルビン酸含量の変化は少なかった。また、還元型グルタチオン含量は貯蔵期間を通じて漸減したが、酸化型グルタチオン含量の貯蔵中の変化は少なかった。アスコルビン酸やグルタチオンはアスコルビン酸—グルタチオンサイクルで働くだけでなく、直接抗酸化物質として非酵素的にも作用する (Larson, 1988). Yamauchi・Kusabe (2001) はブロッコリーでのアスコルビン酸やグルタチオンの含量減少

第4図 ブロッコリー花蕾の貯蔵に伴うアスコルビン酸および酸化型アスコルビン酸含量の変化 (貯蔵温度 15°C) 値は平均値 ± SE (n = 3)

第5図 ブロッコリー花蕾の貯蔵に伴う還元型グルタチオンおよび酸化型グルタチオン含量の変化 (貯蔵温度 15°C) 値は平均値 ± SE (n=3)

が、非酵素的な活性酸素種消去反応の活性を低下させると指摘している。したがって、過酸化水素を効果的に消去するにはアスコルビン酸やグルタチオンが酸化された後、直ちにこれら物質が再び還元されて循環されることが重要となる (Foyer ら, 1991)。

3. ブロッコリー花蕾の老化に伴うアスコルビン酸—グルタチオンサイクルに関する酵素の活性変化

Yamauchi・Kusabe (2001) および Shigenaga ら (2005) が 15°C で貯蔵したブロッコリー花蕾のアスコルビン酸—グルタチオンサイクルに関する酵素の活性変化を調査した結果を第2表に示した。彼らは APX 活性が貯蔵中減少傾向であり、DHAR 活性は貯蔵中徐々に低下することを認めた。それに対して、MDHAR 活性は貯蔵中同じレベルを維持するが、GR 活性は貯蔵中徐々に減少することを見出した。これらの結果は 15°C で貯蔵したブロッコリーでは老化に伴ってアスコルビン酸—グルタチオンサイクルの活性が低下することを示している。すなわち、アスコルビン酸—グルタチオンサイクルの活性低下は、過酸化水素消去能が抑制されて老化が進行したことを示すものである (Parida ら, 1978; Thompson ら, 1987)。

クロロプラストでは光合成で発生した活性酸素種による光障害から生体を守るためにアスコルビン酸—グルタチオンサイクルが作用し、APX が過酸化水素消去の役割を果たしている (Asada, 1999)。Jiménez ら (1997) はエンドウの葉でアスコルビン酸—グルタチオンサイクルがミトコンドリアとペルオキシゾームに存在し、いずれの細胞器官でも生成される過酸化水素の消去に重要な抗酸化作用を示すことを報告している。このように、アスコルビン酸—グルタチオンサイクルはクロロプラスト以外にペルオキシゾーム、ミトコンドリアにも存在し、細胞器官で効果的に過酸化水素を消去している (del Río ら, 1998)。また、サイトゾルにもアスコルビン酸—グルタチオンサイクルが存在し、各細胞器官で消去しきれなくなった過酸化水素はサイトゾルに流出するもののサイトゾルで素早く消去される (Jiménez ら, 1997)。しかし、老化が進むと最終的にはペルオキシゾームに過剰に過酸化水素が蓄積し、サイトゾルにも流出して強力な酸化作用を持つヒドロキシラジカルが生成され、ペルオキシゾームだけでなくすべての細胞器官に深刻な状態を招くことになる (del Río ら, 1998)。

したがって、貯蔵したブロッコリーでは細胞器官のアスコルビン酸—グルタチオンサイクルが過酸化水素を消去し、老化の進行を抑制する上で重要な役割を果たしていると考えられる。それゆえに、ブロッコリー花蕾の老化はアスコルビン酸および還元型グルタチオン含量やアスコルビン酸—グルタチオンサイクルに関する酵素活性の低下によって起こるアスコルビン酸—グルタチオンサイクルの活性低下が一要因であると結論付けられる。

おわりに

果実・野菜では老化に伴い品質が低下し、その可食限界に達して、最終的には果実・野菜は死に至ることになる。それゆえに、成熟および老化に伴う葉の黄化や果肉の軟化などの生理的な変化は、果実・野菜の品質を保持する上で重要な指標となっている。果実・野菜の成熟および老化については多くの研究がなされてきている。また、果実・野菜の品質保持の面からもその成熟・老化の制御については

第2表 15°C 貯蔵におけるブロッコリー花蕾のアスコルビン酸—グルタチオンサイクルに関する酵素の活性変化 (Yamauchi・Kusabe, 2001; Shigenaga ら, 2005)

	貯蔵日数			
	0	2	4	6
アスコルビン酸ペルオキシダーゼ (APX) (Units · g ⁻¹ FW)	4.0 ± 0.1 ^z	5.8 ± 0.6	2.6 ± 0.0	3.8 ± 0.2
モノデヒドロアスコルビン酸還元酵素 (MDHAR) (Units · g ⁻¹ FW)	3.4 ± 0.0	3.5 ± 0.2	3.9 ± 0.0	3.9 ± 0.0
酸化型アスコルビン酸還元酵素 (DHAR) (Units · g ⁻¹ FW)	10.0 ± 2.0	9.0 ± 1.0	6.5 ± 2.5	7.0 ± 2.5
グルタチオン還元酵素 (GR) (Units · g ⁻¹ FW)	2.0 ± 0.1	1.5 ± 0.2	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.2

^z 平均値 ± SE (n=3)

詳細に検討されている。それゆえに、今回述べたような成熟および老化におけるアスコルビン酸—グルタチオンサイクルの関与に関する知見は、今後の果実・野菜の品質保持向上の面で基礎的資料を提供するものと期待される。

引用文献

- Alscher, R. G., J. L. Donahue and C. L. Cramer. 1997. Reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells. *Physiol. Plant.* 100: 224–233.
- Arrigoni, O. 1994. Ascorbate system in plant development. *J. Bioenergetics and Biomembranes* 26: 407–419.
- Arrigoni, O., S. Dipierro and G. Borraccino. 1981. Ascorbate free radical reductase, a key enzyme of the ascorbic acid system. *FEBS Lett.* 125: 242–244.
- Arthey, V. D. 1975. Quality of horticultural products. p. 36–41. Butterworths, London.
- Asada, K. 1992. Ascorbate peroxidase—a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants. *Physiol. Plant.* 85: 235–241.
- Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. p. 601–639. In: R. L. Jones, H. J. Bohnert and V. Walbot (eds.). *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50. Annual Reviews Inc., California.
- Bowler, C., M. van Montagu and D. Inzé. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. p. 83–116. In: W. R. Briggs, R. L. Jones and V. Walbot (eds.). *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43. Annual Reviews Inc., California.
- del Río L. A., G. M. Pastori, J. M. Palma, L. M. Sandalio, F. Sevilla, F. J. Corpas, A. Jiménez, E. López-Huertas and J. A. Hernandez. 1998. The activated oxygen role of peroxisomes in senescence. *Plant Physiol.* 116: 1195–1200.
- Foyer, C. H., M. Lelandais, E. A. Edwards and P. M. Mullineaux. 1991. The role of ascorbate in plants, interactions with photosynthesis, and regulatory significance. P. 131–144. In: E. J. Pell and K. L. Steffen (eds.). *Active Oxygen/Oxidative Stress and Plant Metabolism*. American Society of Plant Physiologists, Rockville.
- Foyer, C. H., H. Lopez-Delgado, J. F. Dat and I. M. Scott. 1997. Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signaling. *Physiol. Plant.* 100: 241–254.
- Frenkel, C. 1978. Role of hydroperoxides in the onset of senescence processes in plant tissues. p. 433–448. In: H. O. Hultin and M. Milner (eds.). *Postharvest biology and biotechnology*. Food and Nutrition Press, Westport, Spychalla.
- Hossain, M. A. and K. Asada. 1984. Purification of dehydroascorbate reductase from spinach and its characterization as a thiol enzyme. *Plant Cell Physiol.* 25: 85–92.
- Howard, L. R., R. T. Smith, A. B. Wagner, B. Villalon and E. E. Burns. 1994. Provitamin A and ascorbic acid content of fresh pepper cultivars (*Capsicum annuum*) and processed jalapeños. *J. Food Sci.* 59: 362–365.
- Imahori, Y., Y. Kanetsune, Y. Ueda and K. Chachin. 2000. Changes in hydrogen peroxide content and antioxidative enzyme activities during the maturation of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) fruit. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 69: 690–695.
- 今堀義洋・周 燕飛・上田悦範・阿部一博・茶珍和雄. 1997. 切断障害によるストレスがピーマン果実のアスコルビン酸代謝に及ぼす影響. *園学雑.* 66: 175–183.
- 今堀義洋・周 燕飛・上田悦範・茶珍和雄. 1998. ピーマン果実の成熟中のアスコルビン酸代謝. *園学雑.* 67: 798–804.
- Jiménez, A., J. A. Hernández, L., A. del Río and F. Sevilla. 1997. Evidence for the presence of the ascorbate-glutathione cycle in mitochondria and peroxisomes of pea leaves. *Plant Physiol.* 114: 275–284.
- 兼常康彦・今堀義洋・上田悦範. 2001. ピーマン果実の緑熟果と黄色果における H_2O_2 の生成および消去. *園学雑.* 70 (別 1) : 166.
- King, G. A. and S. C. Morris. 1994. Early compositional changes during postharvest senescence of broccoli. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119: 1000–1005.
- Larson, R. A. 1988. The antioxidants of higher plants. *Phytochemistry* 27: 969–978.
- Leshem, Y. Y., A. H. Halevy and C. Frenkel. 1986. Processes and control of plant senescence. p. 162–210. Elsevier, New York.
- Livne, A. and S. Gepstein. 1988. Abundance of the major chloroplast polypeptides during development and ripening of tomato fruit. *Plant Physiol.* 87: 239–243.
- Parida, P. K., M. Kar and D. Mishra. 1978. Enhancement of senescence in excised rice leaves by hydrogen peroxide. *Can. J. Bot.* 56: 2937–2941.
- Pastori, G. M. and L. A. del Río. 1997. Natural senescence of pea leave: an activated oxygen-mediated function for peroxisomes. *Plant Physiol.* 113: 411–418.
- Shigenaga, T., N. Yamauchi, Y. Funamoto and M. Shigyo. 2005. Effects of heat treatment on an ascorbate-glutathione cycle in stored broccoli (*Brassica oleracea* L.) florets. *Postharvest Biol. Technol.* 38: 152–159.
- Smirnoff, N. 1996. The function and metabolism of ascorbic acid in plants. *Ann. Bot.* 78: 661–669.
- Terai, H., T. Nagatomo and Y. Suzuki. 2003. Plastid morphogenesis during ripening in sweet pepper fruit. *J. Electr. Microsc. Technol. Med. Biol.* 12: 93–100.
- Thompson, J. E., G. Paliyath, J. H. Brown and C. L. Duxbury.

1987. The involvement of activated oxygen in membrane deterioration during senescence. p. 146–155. In: W. W. Thomson, E. A. Nothnagel and R. C. Huffaker (eds.). Plant senescence: Its biochemistry and physiology. American Society of Plant Physiologists, Rockville.
- Tian, M. S., T. Islam, D. G. Stevenson and D. E. Irving. 1997. Color, ethylene production, respiration, and compositional changes in broccoli dipped in hot water. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 122: 112–116.
- Yamauchi, N. and A. Kusabe. 2001. Involvement of ascorbate-glutathione cycle in senescence of stored broccoli (*Brassica oleracea* L.). J. Japan. Soc. Hort. Sci. 70: 704–708.
- Yamauchi, N. and A. E. Watada. 1998. Chlorophyll and xanthophyll changes in broccoli florets stored under elevated CO₂ or ethylene-containing atmosphere. HortScience 33: 114–117.
- 米山忠克・建部雅子. 1992. アスコルビン酸（ビタミンC）・シュウ酸・硝酸の代謝と相互関係. 農及園. 67: 1055–1062.