

令和 2 年 9 月 8 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2019

課題番号：16H04873

研究課題名(和文) 果実生理研究のニューフロンティア - 低温遭遇によるエチレン非依存成熟誘導機構の解析

研究課題名(英文) New Frontier in fruit physiology - Ethylene independent fruit ripening by low-temperature exposure

研究代表者

久保 康隆 (KUBO, Yasutaka)

岡山大学・環境生命科学研究所・教授

研究者番号：80167387

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,800,000円

研究成果の概要(和文)：低温環境は果実成熟を遅延させ、貯蔵期間を延長すると信じられてきた。この常識に反して、本研究ではキウイフルーツ、カンキツ、セイヨウナシでは低温遭遇は成熟を促進する場合があることを示した。この低温誘導性成熟はセイヨウナシではエチレン生成を伴うものの、他の2果実ではエチレンとは独立していることを示した。この低温成熟機構は果実が冬が来る前に昆虫や動物に食べられ、種を運んでもらうための合目的な現象である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究で明らかにした低温誘導性果実成熟は、クライマクテリック型果実でのエチレン生合成と信号伝達に偏って研究されてきた果実成熟生理研究に新展開をもたらし、ノンクライマクテリック型果実での非エチレン成熟も含めた統一的理解に貢献する。低温感受性は果実成熟の早晩生に密接に関与しており、その機構解明と本研究で示した低温応答性鍵転写因子候補の特定は早生・晩生品種の効率的育種につながる。また、低温成熟は徐々に進むために果実の適食期間を大幅に伸ばす品質保持技術開発に直結する。

研究成果の概要(英文)：Low temperature condition has been believed to delay fruit ripening and extend storage life. Contrary to the common sense, we demonstrated that fruit ripening can be accelerated by low temperature exposure in European pears, citrus and kiwifruit, in ethylene independent manner in the two latter fruit. The low temperature modulated ripening could be a purposeful phenomenon for these fruits to be eaten and seed scattered by insects and animals.

研究分野：園芸利用学

キーワード：果実成熟 低温 エチレン RNAseq クライマクテリック型果実

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

園芸作物の成熟・老化制御機構解明は、貯蔵・流通技術の開発・改善の鍵であるとともに、園芸生理研究の焦点の一つである。果実は成熟にエチレンを必須とするトマトやリンゴ、キウイフルーツなどの「クライマクテリック型果実」と成熟にエチレンを必要としないカンキツやブドウ、イチゴなどの「ノン・クライマクテリック型果実」に大別される。高等植物ではエチレン信号はETR1を受容体としCTR1 EIN2 EIN3/EILへと伝達され、その下流で分岐し、多数の成熟・老化関連遺伝子制御している。これまでの果実成熟生理の研究はエチレン誘導成熟を中心として展開されてきた。また、成熟不全変異体トマトの解析から成熟にはNOR RIN 成熟関連遺伝子の信号伝達が必須であり (Vrebalov et al., 2002) RINは複合体を形成し各種の成熟関連遺伝子のプロモーター部に結合することも示された(Ito Y. et al. 2008)。このように成熟機構に関するエチレン系とRIN系および最下流部の理解は分子レベルで急速に進展している。しかし、エチレン系を介さないノン・クライマクテリック型果実の成熟制御機構や成熟・老化の最初の引き金となる因子についてはほとんど解明されていない。

近年の次世代シーケンサーの登場により、多くの園芸作物でもゲノム情報が解読(Crowhurst et al., 2008) 公開され、RNAseqによる網羅的遺伝子解析、特定品種の全ゲノム解析なども可能となった。

筆者らは、キウイフルーツにおいて病害によるエチレンの影響を除外すると、室温(25°C)での成熟進行は極めて緩慢で、低温(4°C)条件で顕著に果肉軟化(成熟)が進むことを、世界で初めて見いだした(Mworia et al., 2012)。「低温遭遇が成熟を促進する」という概念は「低温貯蔵が最も効果的な品質保持、貯蔵期間延長法である」との園芸生理学上のセントラルドグマを覆すものである。ところで、秋季の気温低下に応じてカンキツ類やカキ、西洋ナシ、ブドウでも秋季の低温によって樹上での果実成熟や着色が促進することが経験的に知られている。そこで、筆者は植物が「秋の低温を感受し、果実や茎葉が成熟・老化が誘導され、冬の到来前に果実成熟や落葉が完了する」のは合目的的であり、これまでには意識されず、研究もされていない「それらに共通する制御機構が存在する」との着想に至った。

2. 研究の目的

これまで、果実成熟制御については、植物ホルモンのエチレンを中心に検討され、「エチレン作用阻害剤と低温貯蔵が最も効果的な成熟制御技術」と考えられてきた。ところが、筆者らはキウイフルーツにおいて、病害によるエチレンの影響を除去すると「低温環境で室温下よりも成熟・軟化が早まる」という常識と全く逆の現象を発見した。さらに、RNAseq分析で、低温成熟誘導系はエチレン成熟誘導系と下流の一部遺伝子を共有するが、別個の制御系であることを示し、「低温がエチレン作用とは独立に果実成熟を誘導する」という新たな概念に到達した。これは、これまで見過ごされた「秋の深まりとともにミカンやカキ、リンゴの着色、成熟が進行する」現象を見直す「コロンプスの卵」的発想である。すなわち、温帯原産の多年生植物は「秋に果実成熟を完了させ冬に備える」必要から低温誘導成熟機構を持つと推測できる。この機構は、果実成熟の早晩性や貯蔵特性に密接に関与し、その解明は早生・晩生新品種の育種、長期貯蔵技術の開発に直結すると期待できる。さらに、低温成熟誘導機構は木々の紅葉・老化との共通性も推測され、本研究は広範な植物での各器官の成熟・老化制御機構の統合的理解につながり、園芸生理研究に新展開を切り開くと期待できる。

3. 研究の方法

第1段階として、低温遭遇によって果実成熟が促進されると想定される秋季成熟型果実としてキウイフルーツ、温州ミカン、西洋ナシを材料として、エチレン処理および低温処理に対する応答性を解析した。RNAseq解析およびLC-MS/GC-MS分析により網羅的に遺伝子発現と代謝物の変化を調査した。これによって、低温誘導性成熟を持つ果実種の範囲を確定させるとともに、エチレン誘導成熟と低温誘導成熟の共通性と違いを解析した。

第2段階として、各果実でのRNAseq解析、MS解析に基づいてPathwayデータベースを用いて解析し、各刺激に共通して変動する遺伝子および代謝物を抽出し、成熟制御システムの全体像を把握した。さらに、各種果実で公開されているゲノムデータ配列を活用してエチレン誘導性、低温誘導性、両因子感受性遺伝子のプロモーター配列の解析を行い、低温誘導に関与するシス因子を解析した。

第3段階として低温誘導成熟が確認された品目では、早生、中生、晩生品種を選定し、25-5°Cの種々の温度処理を行い、各品種の早晩性と低温応答の関係を検討した。この際には、第2段階

で抽出した低温応答性成熟関連遺伝子に焦点を当て Real-Time PCR 法を用いて解析した。

4. 研究成果

(1) キウイフルーツにおける樹上果実と収穫後低温貯蔵果実の成熟の類似性

‘レインボー・レッド’キウイフルーツ果実を用いて、種々の温度下での貯蔵果実の成熟と樹上果実の成熟を調査した(Mitalo et al.,2018)。軟腐病の影響を除き、健全果のみを用いて貯蔵果実を調査すると、室温(22°C)下での果実軟化は極めて緩慢であったが、15°C下ではやや早まり、5、10°Cではほぼ同様に促進された(図-1)。樹上では、この品種の商業的収穫時期の10月上旬には果実は硬く約50Nを示していたが、徐々に軟化が進行し11月下旬には10N以下になった。

これらに加えて、室温下でのプロピレン処理によって成熟を促進した果実も加えて、成熟関連遺伝子発現解析を行った。その結果、細胞壁分解関連遺伝子であるPG、EXP1遺伝子発現はプロピレン処理、低温貯蔵、樹上での果実成熟に伴って、いずれでも促進

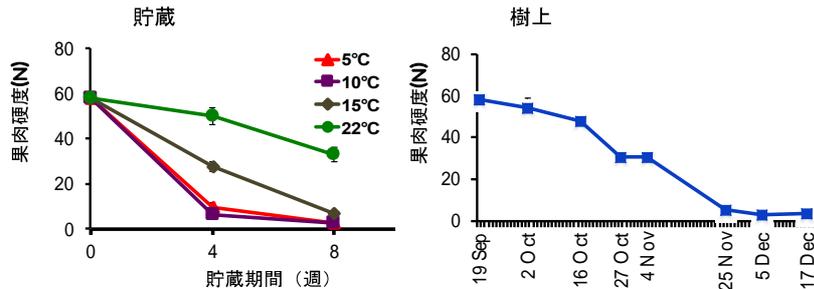


図-1 貯蔵中及び樹上での‘レインボー・レッド’キウイフルーツの果肉硬度の変化(健全果のみでの解析, Mitalo,et al., 2018より)

された(図-2)。AC03、MAD2遺伝子の発現はプロピレン処理には応答せず、低温貯蔵と樹上での成熟に伴って促進された。一方、ACS、PL2、AC02、XET1遺伝子の発現はプロピレン処理によってのみ誘導された。以上の結果は、樹上での果実成熟は秋の深まりに伴う気温低下に回答したものであることを示している。

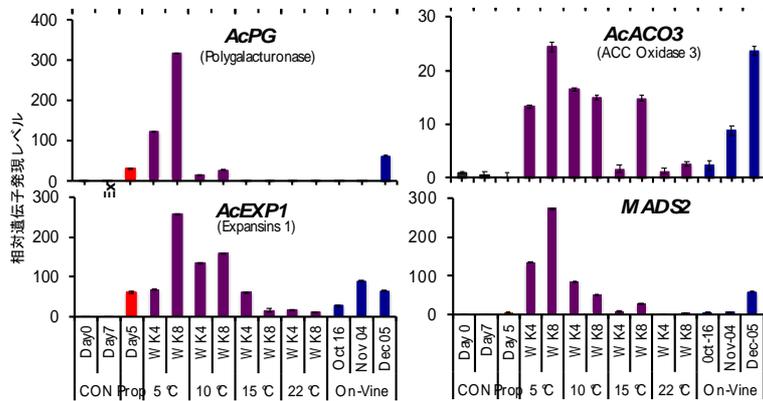


図-2 ‘レインボー・レッド’キウイフルーツにおけるプロピレン処理、貯蔵温度、樹上での成熟による成熟関連遺伝子の発現変化(Mitalo,et al., 2018より)

以上を総合すると、キウイフルーツはエチレン制御系と低温制御系の二つの成熟システムを持っており、両者は一部の成熟関連遺伝子を共有するものの、それぞれの制御系はそれぞれに特異的に反応する遺伝子を持つこと

が示された(図-3)。エチレンはETR1受容体から始まりEIN3/EILをへてERF6などを介して、ACS、ACS2遺伝子を活性化する自己触媒的エチレン制御系を含む多数の成熟関連遺伝子を制御している。一方、低温刺激は数週間をかけてMAD2遺伝子などによる低温特異的遺伝子群とNAC6などのエチレン制御系と共有する転写因子を介して、成熟関連遺伝子を制御すると考えられる。なお、低温による遺伝子制御は非エチレン依存性を示す。

商業的収穫時期以後も樹上に放置したキウイフルーツ果実の成熟は、エチレン生成を伴っておらず、周囲の気温低下に対する低温応答によるものと考えられる。ところで、秋季の気温低下に応じてカンキツ類やカキ、西洋ナシ、ブドウでも秋季の低温によって樹上

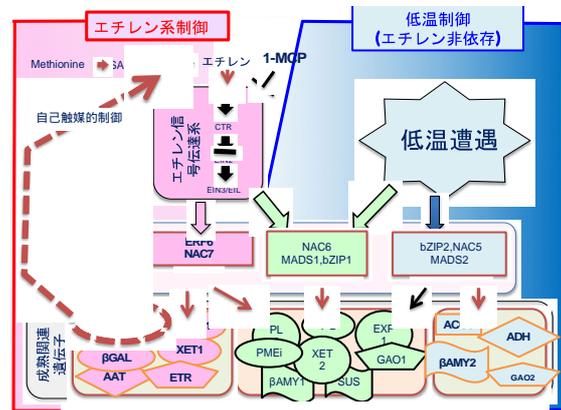


図-3 キウイフルーツの成熟制御モデル

での果実成熟や着色が促進することが経験的に知られている。すなわち、動物や昆虫に食べられて種子を運んでもらうために作られる果実が「冬の到来前に果実成熟が完了するために秋の低温を感受し、成熟を誘導する」のは合目的的とも考えられる(Asiche, et. al. 2018; Mitalo et al. 2019)。

(2) セイヨウナシ ‘パス・クラサン’ 果実の低温誘導性成熟機構の解明

収穫直後のプロピレン処理によって、果実硬度は顕著に低下したものの、エチレン生成は見られなかった。0、5 貯蔵果実では、貯蔵 2-3 週目よりエチレン生成が検出され始め、追熟期に急増した。1-MCP 処理(5)、10、20 貯蔵果実では、貯蔵・追熟期間中のエチレン生成は確認されなかった。貯蔵中の果実硬度は 5 下でのみ低下した。0 下での果実硬度は、貯蔵中には変化がなかったものの、その後の追熟期間中に著しく低下した。

RNA-seq 解析から、378 個の遺伝子の発現が低温(6 週間の 5 貯蔵)によって促進されていることが分かった。このうち、71 個の遺伝子が 1-MCP 処理によって発現が抑制されていた(以下、G)。抑制されていた 307 個の遺伝子のうち、54 個の遺伝子は収穫直後のプロピレン処理に反応し(以下、G)、249 個の遺伝子は反応していなかった(以下、G)。低温によって発現が抑制された 931 個の遺伝子のうち、307 個の遺伝子は 1-MCP に反応せず(以下、G)、反応した 624 個のうち 210 個は収穫直後のプロピレン処理に反応(以下、G)、414 個は反応していなかった(以下、G)。

G はエチレンを介さず、低温遭遇のみによって発現変化する遺伝子群である。G には *MYB1*、*Zinc-finger1*、*ERF2*、*ERF3* などの転写因子が含まれた。いずれの遺伝子も貯蔵中の 0、5、5 1-MCP 処理果実で発現が促進または抑制されていた。G は低温遭遇によって生成されたエチレンによって、発現が変化する遺伝子群である。G にはエチレン生成遺伝子の *ACO1*、細胞壁分解に関わる *PL1*、*PE* が含まれた。いずれの遺伝子も、プロピレン処理果実と貯蔵、追熟後の 0、5 貯蔵果実、すなわちエチレン生成果実で高発現していた。G は低温遭遇によって、発現誘導性を獲得する遺伝子群である。*ACO2*、*ACS1*、*EG*、*ERF1* などの成熟関連遺伝子が分類された。いずれの遺伝子の発現もプロピレン処理では変化せず、0、5 貯蔵果実の貯蔵中で大きく上昇していた。

以上より、低温遭遇前の果実であっても、*PL1* など一部成熟関連遺伝子(G)はエチレン誘導性を持っており、これらがプロピレン処理による軟化促進に関与していることが示された。さらに、低温により *Zinc-finger1*、*ERF2* など転写因子(G1)が特異的に制御され、これにより成熟関連遺伝子のエチレン応答性の獲得及び活性化(G)が誘導され、成熟現象が進むことが示唆された。

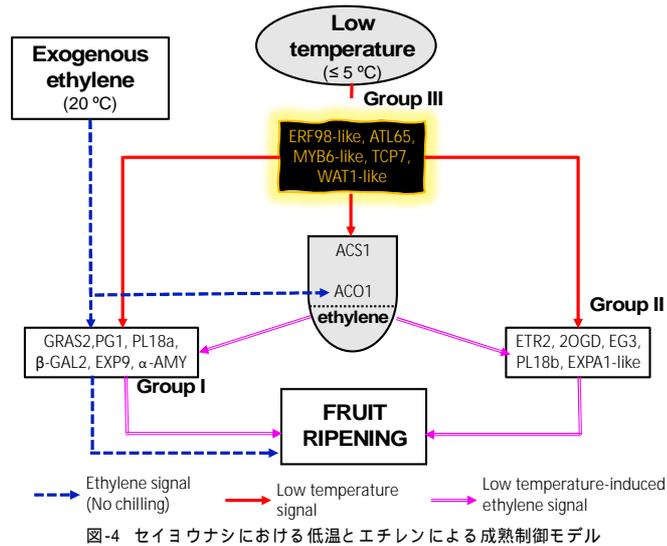


図-4 セイヨウナシにおける低温とエチレンによる成熟制御モデル

(3) カンキツ果実における着色誘導機構に関する研究

‘アレニューレカ’レモン果実、‘青島’ウンシュウミカン果実を香川県内の農園から商業収穫適期よりも早い、緑色を呈している着色開始前の未熟段階で収穫した。‘アレニューレカ’の一部果実にはエチレン(100ppm)処理、1-MCP(2ppm)処理、1-MCPとエチレン併用処理を、‘青島’の一部果実にはプロピレン(5000ppm)処理を室温下で行った。他の果実は 5、10、15、20、25 下で 6 週間貯蔵した。定期的に色差計によって果皮色を測定するとともに、成分分析および RNA 抽出のために、果皮組織の一部を採取し、-80 °C で保存した。保存組織から改変フェノール法を用いて RNA を抽出し、RNAseq 解析、リアルタイム PCR 法による遺伝子発現解析に用いた。

‘アレニューレカ’果実では、室温下でのエチレン処理は果実の黄化を顕著に促進したが、1-MCP 処理はエチレン処理効果を抑制した。10~20 下では着色が徐々に進

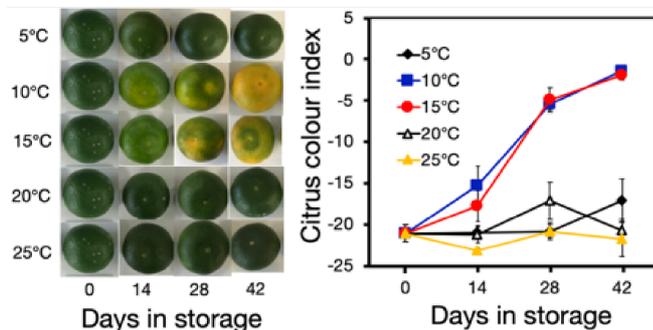


図-5 低温遭遇による温州みかんの着色促進

行し、6週目には鮮やかなレモン色を呈した。この温度下での着色進行は1-MCP処理によっては抑制されなかった。一方、5°Cおよび25°C下では4週間後でも果実は緑色を呈していた。‘青島’果実でも室温下のプロピレン処理によって黄化が進行し、クロロフィルa、b含量は減少し、6日目には検出限界以下になった。貯蔵果実においては、4週目になると10、15°C下では果皮色の黄化が始まったが、5°C、25°C下では6週目でも着色の進行は見られなかった。両品種において5°C貯蔵果実でのみエチレン生成が検出された。

‘青島’果実でのRNA-seq解析により、プロピレン処理によって発現が誘導される遺伝子が672個、10°C貯蔵で発現が促進される遺伝子が1982個、検出された。この中で10°C果実でのみ発現量が増加した遺伝子は1737個であった。‘リアルタイムPCR解析において、*PSY*、*CCS*、*SGR*、*NOL*の発現はプロピレン処理でも低温処理でも促進され、*POX-A2*の発現はプロピレン処理でのみ促進された。

以上の結果からカンキツ果実では10~20°Cの温度帯で、エチレン生成を伴わずに黄化が進行することが示された。‘青島’果実において、プロピレン処理と10、15°Cの低温貯蔵では、特異的な関連遺伝子の発現誘導によって黄化が促進されることが示された。また、低温での黄化に*SGR*、*NOL*が関与することが示された。今後、カンキツ果実における着色誘導現象をより理解するために、多くの着色誘導関連遺伝子の解析が期待される。

引用文献

Asiche, W.O. et al. 2018. Comparative transcriptome analysis reveals distinct ethylene-independent regulation of ripening in response to low temperature in kiwifruit. *BMC Plant Biology* 18:47. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1264-y>.

Crowhurst R.N. et al. 2008. Analysis of expressed sequence tags from *Actinidia*: applications of a cross species EST database for gene discovery in the areas of flavor, health, color and ripening. *BMC Genomics* 9:351

Ito Y. et al. 2008. DNA-binding specificity, transcriptional activation potential, and the *rin* mutation effect for the tomato fruit-ripening regulator RIN. *Plant J.* 55:212-223.

Mitalo, O.W. et al. 2018. Characterization of ripening-related genes involved in ethylene-independent low temperature-modulated ripening in ‘Rainbow Red’ kiwifruit during storage and on-vine. *The Horticulture Journal* OKD-035. <https://doi.org/10.2503/hortj.OKD-035>.

Mitalo O.W. et al. 2019. Comparative analysis of fruit ripening and associated genes in two kiwifruit cultivars (‘Sanuki Gold’ and ‘Hayward’) at various storage temperatures. *Postharvest Biology and Technology* 147, 20–28.

Mworia, E.G. et al. 2012. Low temperature-modulated fruit ripening is independent of ethylene in ‘Sanuki Gold’ kiwifruit. *Journal of Experimental Botany* 63, 963–971. <https://doi.org/10.1093/jxb/err324>.

Vrebalov J. et al. 2002. A MADS-Box Gene Necessary for Fruit Ripening at the Tomato Ripening-Inhibitor (*Rin*) Locus. *Science* 296:343-346

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 6件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Mitalo O.W., Tokiwa S., Kasahara Y., Tosa Y., Kondo Y., Asiche W.O., Kataoka I., Suezawa K., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.	4. 巻 1218
2. 論文標題 Determination of optimum temperature for long-term storage and analysis of ripening-related genes in 'Rainbow Red' kiwifruit	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Horticulturae	6. 最初と最後の頁 517-524
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.17660/ActaHortic.2018.1218.71	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Mitalo O. W., Asiche W. O., Kasahara Y., Tosa Y., Tokiwa S., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.	4. 巻 147
2. 論文標題 Comparative analysis of fruit ripening and associated genes in two kiwifruit cultivars ('Sanuki Gold' and 'Hayward') at various storage temperatures.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Postharvest Biology and Technology	6. 最初と最後の頁 20-28
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.08.017	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Mitalo, W.O., W. O. Asiche., Y. Kasahara, Y.i Tosa, W. O. Owino, E. G. Mworira, K. Ushijima, R.Nakano and Y. Kubo	4. 巻 88
2. 論文標題 Characterization of Ripening-related Genes Involved in Ethylene-independent Low Temperature-modulated Ripening in 'Rainbow Red' Kiwifruit during Storage and On-vine	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Horticulture Journal	6. 最初と最後の頁 1-9
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2503/hortj.OKD-035	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 W. O. Asiche., W.O.Mitalo, Y. Kasahara, Y.i Tosa, W. O. Owino, E. G. Mworira, K. Ushijima, R.Nakano and Y. Kubo	4. 巻 47
2. 論文標題 Comparative transcriptome analysis reveals distinct ethylene independent regulation of ripening in response to low temperature in kiwifruit	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 BMC Plant Biology	6. 最初と最後の頁 1-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) org/10.1186/s12870-018-1264-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Asiche W. O., Mitalo O. W., Kasahara Y., Tosa Y., Mworira E. G., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.	4. 巻 86
2. 論文標題 Effect of Storage Temperature on Fruit Ripening in Three Kiwifruit Cultivars	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Hort. J.	6. 最初と最後の頁 1-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2503/hortj.OKD-028	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Mitalo O.W., Tokiwa S., Kondo Y., Otsuki T., Galis I., Suezawa K., Kataoka I., Doan A.T., Nakano R., Ushijima K., Kubo Y.	4. 巻 10
2. 論文標題 Low temperature storage stimulates fruit softening and sugar accumulation without ethylene and aroma volatile production in kiwifruit.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 1-13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi: 10.3389/fpls.2019.00888	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

[学会発表] 計21件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 8件)

1. 発表者名 Mitalo O.W., Oji N., Kondo Y., Otsuki T., Okada R., Kawai T., Akagi T., Ushijima K., Kubo Y.
2. 発表標題 Physiological and transcriptomic analysis of temperature-dependent color change in lemon fruit.
3. 学会等名 The Fall Meeting of the Japanese Society for Horticultural Science
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mitalo O.W., Oji N., Kondo Y., Otsuki T., Azimi A., Kazimi A.H., Akagi T., Ushijima K., Kubo Y.
2. 発表標題 Examining ethylene and low temperature effects on peel color change in lemons.
3. 学会等名 The 16th Annual Meeting of the Japan Solanaceae Consortium, (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mitalo O.W., Oji N., Kondo Y., Otsuki T., Azimi A., Kazimi A.H., Akagi T., Ushijima K., Kubo Y.
2. 発表標題 Examining ethylene and low temperature effects on peel color change in lemons.
3. 学会等名 The 16th Japan Solanaceae Consortium. (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mitalo O.W., Oji N., Kondo Y., Otsuki T., Okada R., Kawai T., Akagi T., Ushijima K., Kubo Y.
2. 発表標題 Physiological and transcriptomic analysis of temperature-dependent color change in lemon fruit.
3. 学会等名 園芸学会2019年秋季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 近藤憂紀・土佐康彰・Oscar MITALO・常盤淑玲・Abudle AZIMI・大槻巧・久保康隆他3名
2. 発表標題 セイヨウナシとチュウゴクナシにおける成熟特性の比較
3. 学会等名 園芸学会2019年秋季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大槻巧・Oscar MITALO・常盤淑玲・近藤憂紀・Abudle AZIMI・久保康隆他4名
2. 発表標題 1-MCP処理と貯蔵温度がカキ'富有'の果実軟化に及ぼす影響
3. 学会等名 園芸学会2019年秋季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mitalo O. W., Tosa Y., Kasahara Y., Tokiwa S., Kondo Y., Azimi A., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.
2. 発表標題 Probing the role of ethylene and low temperature in the modulation of flavedo colour change in Satsuma mandarins (Citrus unshiu Marc) fruit.
3. 学会等名 The XI International Symposium on the Plant Hormone Ethylene (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kubo Y., Mitalo O. W., Tosa Y., Kasahara Y., Tokiwa S., Kondo Y., Azimi A., Galis I., Ushijima K., Nakano R.
2. 発表標題 Comparison of ethylene induced ripening and low temperature modulated ripening in kiwifruit.
3. 学会等名 The XI International Symposium on the Plant Hormone Ethylene (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kondo Y., Mitalo O. W., Tosa Y., Kasahara Y., Tokiwa S., Azimi A., Ushijima K., Nakano R., Kubo
2. 発表標題 Transcriptome analysis provides new insights into the regulation of chilling-induced ripening in 'Passe Crassane' pear.
3. 学会等名 The XI International Symposium on the Plant Hormone Ethylene (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Mitalo O. W., Tosa Y., Kasahara Y., Tokiwa S., Kondo Y., Oji N., Otsuki T., Doan A. T., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.
2. 発表標題 Transcriptional analysis of flavedo color changes in detached and on-tree Satsuma Mandarin (Citrus unshiu Marc.) fruit.
3. 学会等名 平成18年度園芸学会秋季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 久保康隆
2. 発表標題 低温誘導による果実の成熟誘導とその利用
3. 学会等名 平成18年度園芸学会秋季大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 常盤淑玲、笠原有加、土佐康彰、Oscar Witere Mitalo、近藤曼紀、大槻巧、大地菜摘、Azimi Azimullah、Doan Anh Thu、Ivan Galis、牛島幸一郎、中野龍平、久保康隆
2. 発表標題 ‘香料’キウイフルーツにおける芳香成分と一次代謝産物のGC/MSによる解析
3. 学会等名 平成18年度園芸学会秋季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tokiwa S., Mitalo O.W., Kasahara Y., Tosa Y., Kondo Y., Asiche W.O., Kataoka I., Suezawa K., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y
2. 発表標題 Determination of optimum temperature for long-term storage and analysis of ripening-related genes in ‘Rainbow Red’ kiwifruit. IX International Symposium on Kiwifruit.
3. 学会等名 IX International Symposium on Kiwifruit. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kubo Y., Asiche W.O., Mitalo O.W., Kasahara Y., Ushijima K., Nakano R.
2. 発表標題 Ethylene induced ripening and low temperature modulated ripening in kiwifruit. IX International Symposium on Kiwifruit.
3. 学会等名 IX International Symposium on Kiwifruit. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Mitalo O. W., Y. Tosa, Kasahara Y., Tokiwa S., Asiche W.O., Mworia E. G., Owino W. O., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y
2. 発表標題 Characterization of ripening and associated gene expression in two kiwifruit cultivars at different storage temperatures.
3. 学会等名 The First All Africa Postharvest Congress and Exhibition. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Mitalo O.W., Tosa Y., Kasahara Y., Tokiwa S., Kondo Y., Asiche O.W., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y
2. 発表標題 Comparison between ethylene and low temperature induced color change in Satsuma mandarin fruit through RNAseq analysis
3. 学会等名 平成29年度園芸学会秋季大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tosa Y., Mitalo O.W., Tokiwa S., Kondo Y., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.
2. 発表標題 Analysis of low temperature response in 'Passe Crassane' pear fruit using RNAseq
3. 学会等名 平成29年度園芸学会秋季大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Tokiwa S., Kasahara Y., Tosa Y., Mitalo O.W., Kondo Y., Galis I., Kataoka I., Suezawa K., Nakano R., Ushijima K., Kubo Y
2. 発表標題 Comparison of taste and flavor related compounds between ethylene dependent ripening and low temperature modulated ripening in Kosui kiwifruit.
3. 学会等名 平成29年度園芸学会秋季大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Mitalo O. W., Asiche W. O., Kasahara Y., Tosa Y., Tokiwa S., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.
2. 発表標題 Ripening-related Genes are Differentially Regulated During Storage and On-vine Ripening in 'Rainbow Red' Kiwifruit.
3. 学会等名 The Second Asian Horticultural Congress
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Tosa Y., Mitalo O. W., Asiche W. O., Kasahara Y., Tokiwa S., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.
2. 発表標題 Low Temperature-Modulated Ripening in 'Sanuki Gold' and 'Hayward' Kiwifruit.
3. 学会等名 The Second Asian Horticultural Congress
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Kasahara Y., Asiche W. O., Mitalo O. W., Tosa Y., Tokiwa S., Ushijima K., Nakano R., Kubo Y.
2. 発表標題 Effects of Storage Temperature on Expression of Ripening- associated Genes in Kiwifruit.
3. 学会等名 The Second Asian Horticultural Congress
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	矢野 健太郎 (YANO Kentaro) (00446543)	明治大学・農学部・専任教授 (32682)	

