

植物ホルモン「オーキシン」の生合成阻害剤の開発と植物成長調節剤としての応用

農研機構 西日本農業研究センター
添野 和雄

農研機構 果樹茶業研究部門
立木 美保

横浜国立大学木原生物学研究所 教授
嶋田 幸久

はじめに

オーキシンは、発生、細胞分裂、細胞分化、成長促進、環境応答などほとんど全ての成長過程に関与する、植物の成長制御において極めて重要な役割をこなす植物ホルモンである (Davis 2004 ; Teale ら 2006 ; Woodward & Bartel 2005)。主要な天然オーキシンであるインドール-3-酢酸 (IAA) は、その単純な構造にもかかわらず、様々な生理作用を示すことから、農業としての利用を目指してこれまで数多くの合成オーキシンが開発されてきた。それらの中には IAA と同様にインドール骨格を持つインドール酪酸 (IBA) や 5-クロロ-3(1*H*)-インダゾリル酢酸エチル (品目名: エチクロゼート), フェノキシ酢酸系オーキシンの 2,4-ジクロロフェノキシ酢酸 (2,4-D) や *p*-クロロフェノキシ酢酸 (品目名: トマトーン), ナフチル系オーキシンであるナフタレン酢酸 (NAA; 植物化学調節剤としてはナフタレン酢酸ナトリウム) や 1-ナフチルアセトアミド, およびピリジン系オーキシンであるピクロラム (picloram) などがあり、植物成長調節剤や除草剤として利用されている。一方、今日提唱されている生合成経路はきわめて複雑で、L-トリプトファン (Trp) を経由する経路 (トリプトファン経路) と Trp を経由しない経路 (非トリプトファン経路) の2つが提唱されている。トリプトファン経路としてはさらに、イ

ンドール-3-ピルビン酸 (IPyA), トリプタミン, インドール-3-アセトアルドキシム, インドール-3-アセトアミドを経由する経路など、網目状の複数の経路が提唱されているが (図-1), IAA が単離されてから 60 年以上たった現在もその生合成経路は未解明な部分が多い。それぞれの経路に異なる遺伝子と酵素が関与するとされているが、それぞれの経路の種特異性や器官特性、生理的な機能分担などはほとんど不明のままである (Normanly 2010)。最近になって、モデル植物であるシロイヌナズナなどを用いた研究から、Trp から Trp アミノ基転移酵素 (TAA1/TARs) により IPyA が生

合成され、次いでフラビン含有一酸素添加酵素の一種である YUCCAs により IPyA から天然型オーキシンである IAA が生合成される IPyA 経路が主要なオーキシン生合成経路の一つであると考えられている (Mashiguchi ら 2011 ; Won ら 2011)。

オーキシンの生合成は、その複雑さから、生合成阻害剤を設計することが困難であると考えられてきた。このような状況でも、D-シクロセリン、ヒドロキシアミンやインドール化合物などが *in vitro* でオーキシン生合成酵素の活性を阻害したという報告は古くから行われており (Koshiba ら 1993 ; Simpson ら 1997), *in vivo* に

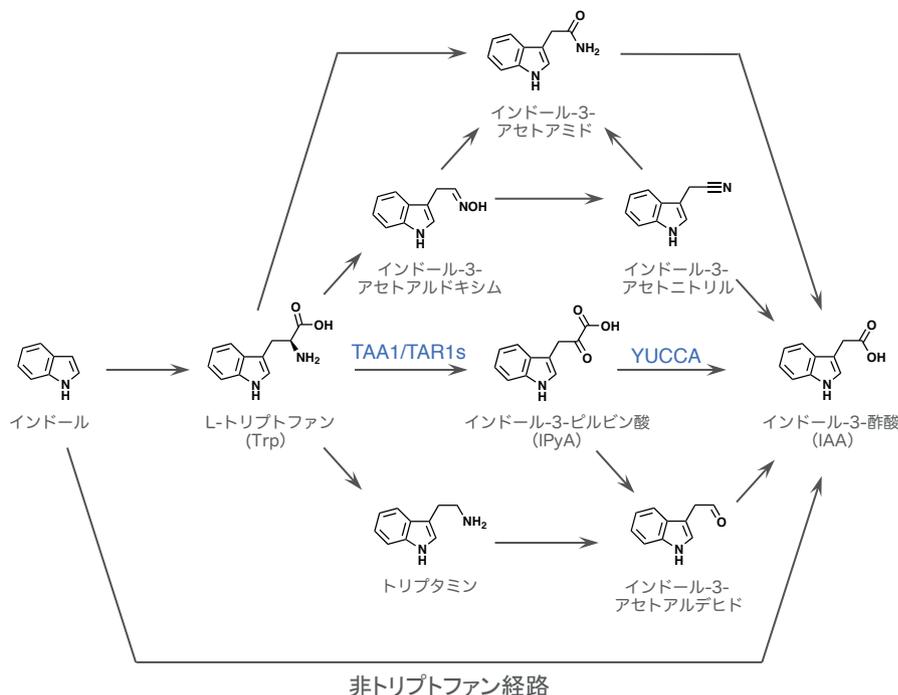


図-1 提唱されているオーキシン生合成経路
黒字は代謝物の名称、黒線は代謝経路、青字は酵素名を示す。

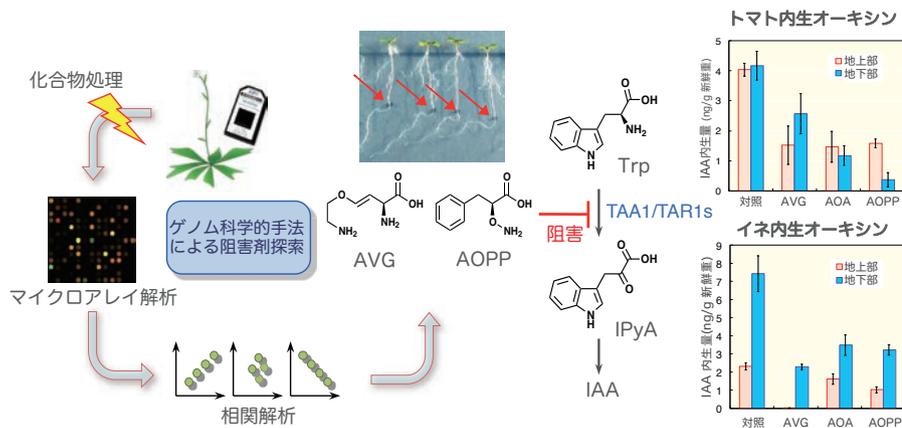


図-2 ゲノム科学的手法によるオーキシン生合成阻害剤の発見

において生育阻害や代謝阻害が起きることも報告されている (Law ら 1987; Ludwig-Muller ら 2009)。しかし、これら阻害剤を処理した際に植物体の内生の IAA 量が欠乏するという証拠は得られておらず、オーキシン生合成阻害剤として確立した化合物は存在していなかった。オーキシン生合成阻害剤の開発が成功すれば、阻害剤をケミカルプローブとして活用することで、オーキシン生合成経路とオーキシンの働きについてのより詳細な解析を行うことが可能となる。特にオーキシンにより制御される植物の形態的・生理的变化や作物生産性などの知見が得られ、将来的には植物成長調節剤や除草剤として農業面での利用技術開発への寄与が期待される。

1. オーキシン生合成阻害剤の発見

筆者らは、シロイヌナズナの DNA マイクロアレイデータの解析結果から L- α -アミノエトキシビニルグリシン (AVG) がオーキシン反応性遺伝子発現を阻害する活性があることを見いだした (Soeno ら 2010, 図-2)。AVG はエチレン生合成経路におけるピリドキサルリン酸 (PLP) 依存性酵素である 1-アミノシクロプロ

パン-1-カルボン酸合成酵素 (ACS) の阻害剤であったことから、オーキシン生合成経路で PLP 依存性酵素が想定されるステップをターゲットにオーキシン生合成阻害剤のスクリーニングを行い、L-アミノオキシフェニルプロパン酸 (AOPP) を活性物質として同定した。AVG や AOPP をエチレン機能が阻害されない条件でシロイヌナズナに与えると、大幅な内生 IAA 量の減少を観察した。シロイヌナズナのオーキシン生合成経路において、Trp から IPyA への変換を触媒する TAA1/TARs は PLP 依存性酵素であることから、AVG および AOPP の作用点は Trp から IPyA への変換ステップである可能性が考えられた。そこで、シロイヌナズナの粗抽出酵素を用いた *in vitro* アッセイ系で、Trp を基質として IPyA への変換実験を行ったところ、AVG および AOPP は濃度依存的に IPyA 生成を阻害した。さらに、AOPP はシロイヌナズナの根の生育を阻害し、その阻害はオーキシンやその前駆体の投与により、ほぼ完全に回復した (Soeno ら 2010)。また、シロイヌナズナのリコンビナントタンパク質を用いたアッセイ系で TAA1 酵素活性に対する阻害実験を行ったところ、AOPP は TAA1 の酵素活性を濃度依存的に阻害した (Narukawa-

Nara ら 2016)。こうした一連の実験結果から、これらの化合物がオーキシン生合成における Trp から IPyA のアミノ基転移ステップを阻害することを確認した。これら生合成阻害剤を、単子葉のイネや双子葉のトマト、ペチュニアなどに与えて内生 IAA 量を測定すると、植物種および器官 (地上部と地下部) ごとに阻害剤の効果が異なっていた。すなわち、オーキシンは植物種や器官によって異なる生合成メカニズムで合成されることが示唆された (Soeno ら 2010)。

2. TAA1/TARs 特異的阻害剤 (ピルバミン) の開発

AVG はエチレン生合成における 1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸合成酵素 (ACS) 阻害剤として、AOPP はフェニルアラニンアンモニア分解酵素 (PAL) の阻害剤として用いられてきた歴史があり、オーキシン生合成に特異的な阻害剤としてはこれらの副作用が問題となる (図-3)。そこで AOPP をリード化合物として構造展開を行い、アミノオキシ基もしくはその誘導体を有する 50 種以上の構造類縁体を化学合成し、これら化合物を様々な角度から評価した。その結果、AOPP および AVG よりも TAA1 に対して特異性の高い阻害剤の候補として側鎖にアミノオキシ基を持つ化合物群 (ピルバミン: PVM) を見いだした (Narukawa-Nara ら 2016)。その中でもナフタレン骨格にアミノ

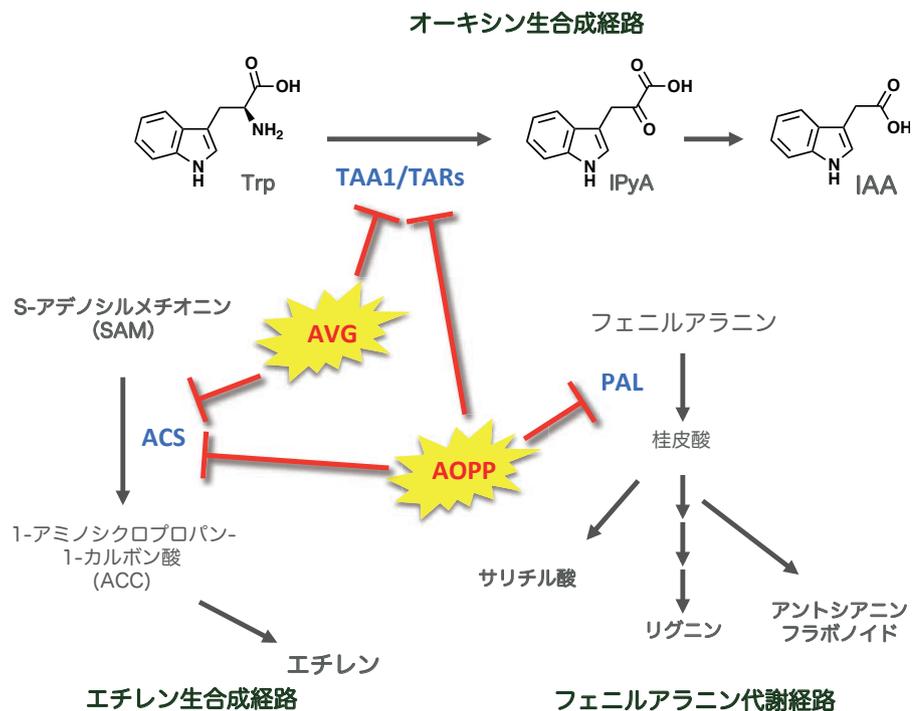


図-3 AVG および AOPP の阻害作用

黒字：代謝物の名称，黒線：代謝経路，赤字：阻害剤の名称，赤線：阻害作用，青字：酵素名を示す。

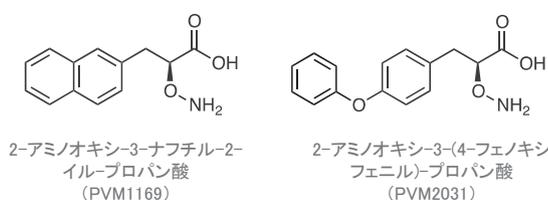


図-4 PVM1169, PVM2031 の構造

表-1 テイクソン-プロット解析より求められた阻害定数 (K_i 値)

	TAA1	AtPAL2	AtACS8
AVG	8.6 μ M	N.D.	37.6 nM
AOPP	350 nM	3.9 nM	848 nM
PVM1169	76.8 nM	245.8 nM	244.5 nM

N.D.: 阻害活性未検出

TAA1: シロイヌナズナトリプトファンアミノ基転移酵素1

AtPAL2: シロイヌナズナフェニルアラニンアンモニア分解酵素2

AtACS8: シロイヌナズナ1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸合成酵素8

オキシ基が結合した2-アミノオキシ-3-ナフチル-2-イル-プロパン酸 (PVM1169, 引用文献中での呼称はKOKI169, 図-4) は, *in vitro*においてAOPPと比較してシロイヌナズナのTAA1に対する K_i 値は76.8nMと低い一方, シロイヌナズナのAtPAL2に対する K_i 値は高く, AVGと比較してもシロイヌナズナのAtACS8に

対する K_i 値が高かった(表-1)。*in vivo*においては, AOPPと比較してシロイヌナズナにおけるフェニルアラニン蓄積への影響が抑制されるとともに, AVGと比較してもエチレン発生への影響がほとんど見られなかった。また, 低濃度でシロイヌナズナの主根の伸長を抑制する一方, IAAの同時処理により主根の伸長抑制は回復した(図-5)。また, PVM1169は濃度依存的に, シロイヌナズナのオーキシン応答性遺伝子*Aux/IAA1*および*Aux/IAA5*の発現をAOPPよりも低濃度で抑制するが, IAAの同時処理により遺伝子発現は回復した。これらの結果からオーキシン生合成経路における最初のステップであるTrpからIPyAへの変

換を触媒するTAA1/TARsに対して, PVM1169はAOPP, AVGよりも特異的で高活性な阻害剤であることが確認できた。なお, イネやペチュニアなどシロイヌナズナ以外の植物種においてもPVM1169処理によりIAA内生量が減少することを確認している。

一方で, PVMライブラリ化合物をイネのTARホモログであるOsTAR1リコンビナントタンパク質に処理すると, シロイヌナズナでは強い阻害活性を示さなかった化合物PVM2031 (2-アミノオキシ-3-(4-フェノキシフェニル)-プロパン酸, 図-4) がもっとも高い阻害活性を示した(Kakeiら2016)。これらの結果から, TAA1/TARs阻害剤として最適な構造は植物種により異なることが明らかとなった

3. YUCCA 特異的阻害剤の開発

主要なオーキシン生合成経路の最終段階であるIPyAからIAAへの変換ステップは, PLP酵素とは異なりフラビン含有酸化酵素であるYUCCAが触媒しているため, 阻害剤リード化合物のスクリーニングから研究に着手した。シロイヌナズナのYUCCA2リコンビナントタンパク質を用いた*in vitro*アッセイ系を確立し, 600以上の化合物についてYUCCA阻害活性を調べた結果, リード化合物としてフェニルボロン酸(PBo)を見いだした(Kakeiら2015)。そこで, 市販の31種の芳香族ボロン酸化合

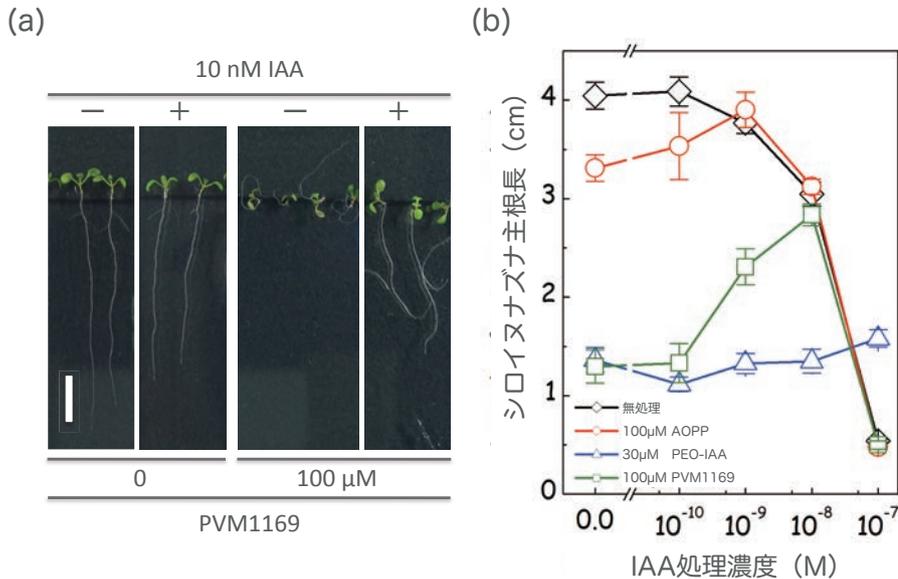


図-5 阻害剤処理によるシロイヌナズナ幼苗の生育阻害と IAA 同時処理による回復
 (a) 播種 8 日目のシロイヌナズナ幼苗の形態。1/2MS 寒天培地に PVM1169 (100μM) および IAA (10nM) を添加 / 無添加して育成 (スケールバー: 1cm)。
 (b) 阻害剤処理したシロイヌナズナ幼苗の主根長。AOPP (100μM) ,PEO-IAA (オーキシンの受容阻害剤, 30μM) および PVM1169 (100μM) 含有 1/2MS 寒天培地に, IAA を濃度段階を振って添加し, 8 日間育成。

物 (図-6) について, シロイヌナズナ主根の伸長抑制活性, シロイヌナズナの内生 IAA 量の減少, および *in vitro* アッセイにおける YUCCA 阻害活性を指標としたスクリーニングを行い, YUCCA 阻害剤の候補化合物の選抜を進めた。最終的にはシロイヌナズナの YUCCA 過剰発現形質転換体 (AtYUC1ox) の芽生えを用いた *in vivo* アッセイにより 4-ピフェニルボロン酸 (BBo) および 4-フェノキシフェニルボロン酸 (PPBo) を選抜した (図-7)。AtYUC1ox の芽生えは YUCCA の過剰発現により内生 IAA 量が増加しているため, 野生型と比べて主根の伸長が著しく抑制されるとともに根毛を過剰に形成したオーキシン過剰の形態を示す。BBo および PPBo は, 芽生えにおいてオーキシン生合成酵素以外の酵素への非特異的な阻害作用を示さず, 内生 IAA 量を特異的に減少したことにより, 芽生えが野生型と同様の形態に回復したと考えている。一方, 根毛の過剰形成は抑制する

が主根の伸長が回復しない化合物も見られた。これらの化合物は, YUCCA 阻害活性を持つため AtYUC1ox の内生 IAA 量を減少させるが, 同時に YUCCA 以外の芽生えの生育において必要な酵素にも作用する非特異的阻害剤と思われる。BBo および PPBo の *in vitro* における YUCCA2 リコンビナントタンパク質に対する *K_i* 値はそれぞれ 67nM および 56nM であった。シロイヌナズナ芽生えにおいて, BBo および PPBo は濃度依存的に内生 IAA 量を低下し, YUCCA タンパク質の基質である IPyA を蓄積した。また, 低濃度処理による主根の伸長抑制と芽生えの新鮮重の減少は IAA の同時処理により回復した。さらに, PPBo を用いたオーキシン応答性遺伝子 *Aux/IAA1* および *Aux/IAA19* の発現を解析したところ, PPBo 単独処理ではコントロールと比較して *Aux/IAA1* および *Aux/IAA19* の発現量が減少した (図 8-a)。また, IAA 単独処理と比較して PPBo と IAA の同時処理で

は *Aux/IAA1* および *Aux/IAA19* の発現量に差は見られなかったのに対し, IPyA 単独処理と比較して PPBo と IPyA の同時処理では *Aux/IAA1* および *Aux/IAA19* の発現量が減少していることから, オーキシンの受容や信号伝達は阻害せず, YUCCA による IPyA から IAA への変換を阻害していることが示された。これらの結果から, BBo および PPBo は YUCCA に特異的な阻害剤であることが確認された (図 8-b)。

4. その他の阻害剤について

以上のように, 我々はオーキシンの主要な生合成経路と考えられている IPyA 経路において Trp から IPyA への変換を触媒する酵素 (TAA1/TARs) に対して特異的阻害剤 PVM を開発した。また, IPyA から IAA への変換を触媒する酵素 (YUCCA) の特異的阻害剤として芳香族ボロン酸を開発した。我々がこれらの阻害剤を開発している間に, 他のグループにより TAA1/TARs に対する阻害剤として L-キヌレニン (Kyn) が (Heら 2011), また YUCCA に対する阻害剤として YUCASIN が報告されている (Nishimuraら 2014)。しかしながら Kyn の TAA1/TARs に対する *K_i* 値は 11.5μM と PVM1169 の 150 倍近く高い値である。また, Kyn はアミノ酸の一種で Trp からナイアシン (ビタミン B₃) が生合成される際の生合成中間体であり, TAA1/TARs に対す

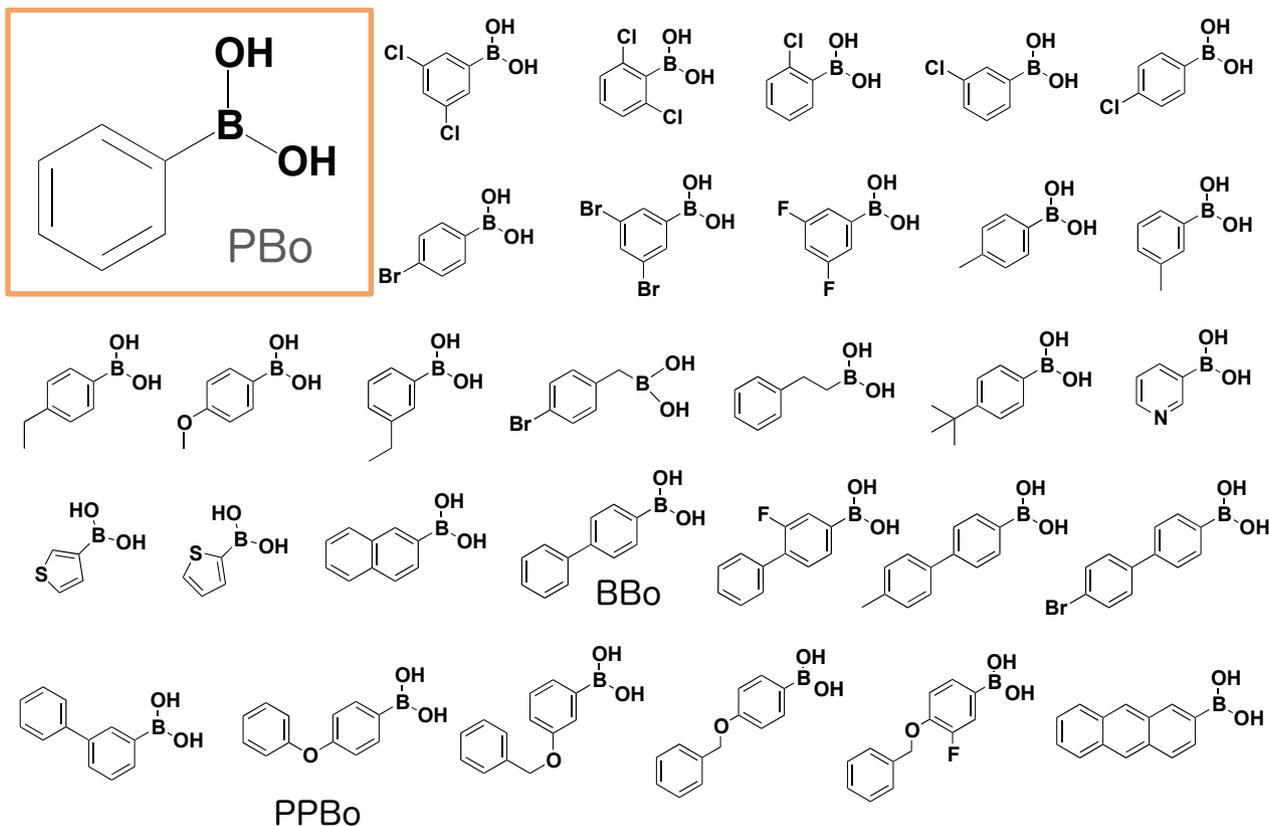


図-6 YUCCA 阻害剤のスクリーニングに用いた 31 種の芳香族ボロン酸

る阻害活性とナイアシン生合成との関係は不明である。また、YUCASIN は YUCCA に対する K_i 値は報告されておらず、野生型シロイヌナズナに対する阻害活性も限定的であることから、これらの阻害剤を植物成長調節剤として利用することは難しいと思われる。

一方、オーキシンの生合成経路は図-1 に示したように IPyA 経路以外にも複数の経路が存在する。そこで、TAA1/TARs や YUCCA 以外の生合成ステップをターゲットとした阻害剤の開発も進めている。これまでに、PVM の側鎖官能基を改変した化合物群の中から、*in vitro* において TAA1/TARs や YUCCA に対する阻害活性をほとんど持たないが、*in vivo* においてシロイヌナズナ芽生えの内生 IAA 量を低下させる化合物を数種類見だしている。現在、それらの化合物の作用部位について解析を進めている。

5. オーキシン生合成阻害剤の植物成長調節剤としての可能性

我々はこれまでに開発した阻害剤をケミカルプローブとして活用し、シロイヌナズナやイネなどのモデル植物を中心にオーキシン生合成経路とオーキシンの働きについてのより詳細な解析を実験室レベルで進めている。この研究と平行して実用植物に対する活性評価も行ってきた。AOPP および構造展開した化合物について、ポットで育苗したトマト苗に散布処理を行い、トマト苗の生育に対する影響を調べたところ、AOPP 処理では生育に影響は見られなかったが、AOPP のアミノオキシ基をフタルイミド基に置換した PVM1101 (引用文献中の呼称は KOK1101) 処理により、地上乾物重、莖長、葉面積および地上部乾物含量において阻害活性が認められた

(Higashide ら 2014)。フィールドにおいて阻害剤が植物成長調節剤として活性を示すためには、安定した構造と膜浸透性のための適度な疎水性が求められる。しかし、AOPP のアミノオキシ基は反応性が高く植物培養用の培地中でも分解してしまうように構造が不安定であり (Soeno ら 2010)、また親水性が高い構造のため、膜浸透性が低く植物体への吸収や移行性が乏しいため、強い活性を示さなかったと思われる。一方、PVM1101 は AOPP 側鎖のアミノオキシ基がフタルイミド基に置換されたことで、AOPP と比較して安定性が向上するとともに、分配係数を表す $\log P$ 値も増加 (Narukawa-Nara ら 2016) したことで、散布処理でも活性を示したと考えられる。なお、PVM1101 は *in vitro* においては TAA1 に対する阻害活性をほとんど持たないことから、トマト苗に吸収された後、AOPP に代謝されて活性を示

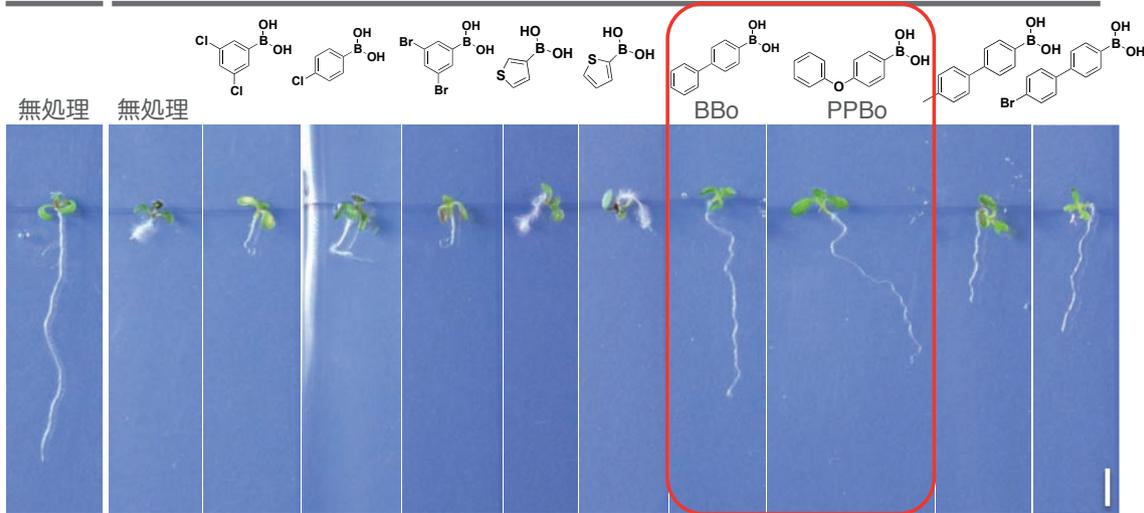


図-7 シロイヌナズナの YUCCA 過剰発現形質転換体を用いた *in vivo* アッセイ

YUCCA 阻害剤候補化合物を含んだ 1/2MS 寒天培地にシロイヌナズナの YUCCA 過剰発現形質転換体を置き 7 日間培養。左端はシロイヌナズナの野生型 (阻害剤無処理)。無処理の YUCCA 過剰発現形質転換体 (左から 2 番目) は IAA が過剰生産されるためオーキシン過剰の形態を示すが、BBo および PPBo 含有の培地で育成すると、IAA の過剰生産が抑制され、表現型が野生型に回復する。スケールバー: 5mm。(Kakei ら 2015 より改変)

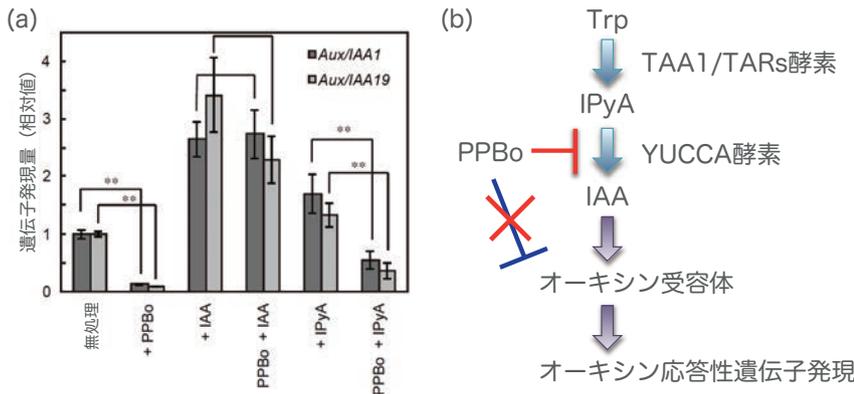


図-8 シロイヌナズナのオーキシン応答性遺伝子発現に対する PPBo の影響

(a) シロイヌナズナ幼苗に PPBo, IAA および IPyA を処理した際のオーキシン応答性遺伝子 (*Aux/IAA1* および *Aux/IAA19*) の発現量を RT-PCR により定量 (無処理の発現量を 1 とした相対値)。
(b) BBo および PPBo の作用機構の模式図。(Kakei ら 2015 より改変)

すと考えられる。このように、フィールドにおける植物成長調節剤としてオーキシン生合成阻害剤を利用するには、PVM1169 を始めとする PVM や、BBo や PPBo などの芳香族ボロン酸について構造の安定化と分配係数の最適化など、さらなる改良が必要である。

一方、青果物や生花などの場合、活性型の阻害剤を直接処理することで効果的な作用を示す例もある。例えば、1-メチルシクロプロペン (1-MCP) は、植物体中のエチレン受容体と結合することでエチレンの生理作用を阻害する化合物

であり、1-メチルシクロプロペンくん煙剤として、リンゴやナシ、カキにおいて収穫果実の熟期抑制を目的とした鮮度保持剤として農薬登録 (第 22804 号および第 23484 号) されている。

このように、果実の老化にはエチレンが深く関与していることが知られているが、我が国で一般に栽培、消費されているモモ (普通モモ) においても、成熟期になるとエチレン生合成に関わる ACS アイソジーンの一つ *PpACSI* の発現量が増加することでエチレン生産量が増加し、果実の成熟

が起こる。普通モモは収穫後に果肉が急激に軟化するため、日持ち性はきわめて低く、流過程で廃棄される果実も多い。しかしながら普通モモに 1-MCP を処理しても、リンゴ等で見られる強い鮮度保持効果は認められない。一方、モモには硬肉と呼ばれるタイプがあり、成熟に伴う果皮色の変化や糖度の上昇などは普通モモと同様に進行するが、果肉は収穫後もほとんど軟化しない。硬肉の原因を調べた結果、成熟期の硬肉モモでは *PpACSI* の発現量増加が起こらずエチレン生産も上昇しないため軟化しないことが明らかとなった (Tatsuki ら 2006)。また、硬肉モモの成熟果実において *PpACSI* 遺伝子発現が特異的に抑制される原因を調べた結果、オーキシンが関与していることが明らかとなった (Tatsuki ら 2013)。普通モモおよび硬肉モモ果実の生育期間における内生 IAA 量は、細胞分裂や細胞肥大が著しい幼果期に最も多く、その後果実の生育に伴い徐々に減少し、収穫適期の 2 週間ほど前には検出限界値以下となる。その後、普通モモでは収穫適期に向けて内生 IAA 量が急激に増加する

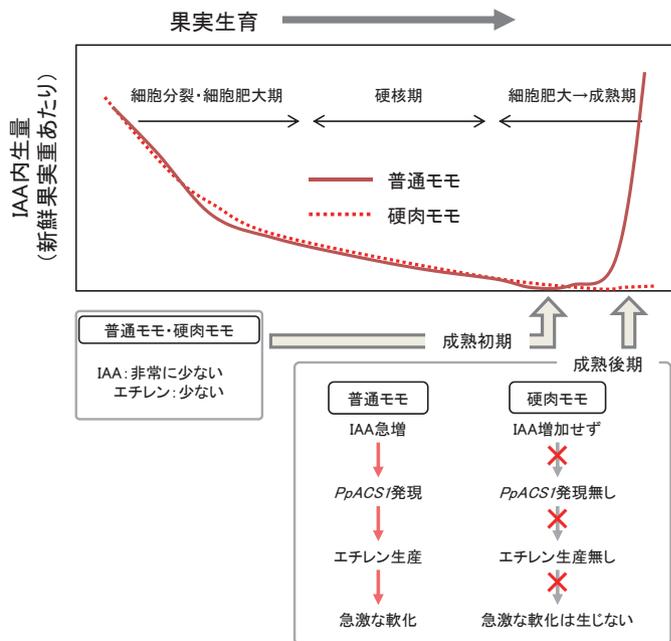


図-9 モモ果実生育期における内生 IAA 量の変化と成熟期における植物ホルモンの影響 (立木 2016 より改変)

が、硬肉モモでは収穫期に達しても内生 IAA 量は低いままである (図-9)。硬肉モモ果実に合成オーキシン剤を処理すると *PpACS1* が誘導されるとともにエチレンが生産され、果肉が軟化する。すなわち、硬肉モモでは成熟期に達しても内生 IAA 量が増加しないため、*PpACS1* の発現誘導およびエチレン生産が起らないため軟化しないと考えられる。そこで、普通モモの果実に我々が開発した PVM とその類縁体を処理したところ、*PpACS1* の発現量、エチレン生産量ともに無処理と比較して低く、果肉硬度も無処理と比較して高い値を示すことを見いだした (立木ら 2014)。普通モモの果実に対する鮮度保持効果は現状では弱く、鮮度保持剤としての実用化に向けては安全性の問題など含めさらなる研究が必要であるが、オーキシン生合成阻害剤の植物成長調節剤としての可能性を示す事例と言えよう。

おわりに

オーキシンは、発生、細胞分裂、細

胞分化、成長促進、環境応答など植物のほとんど全ての成長過程に関与する植物ホルモンであることから、効果的にオーキシン生合成を制御して、植物の成長を調節する技術が確立されれば、低濃度で作用する環境にやさしく選択性の高い除草剤の開発や、農作物の短期育成技術や多収・多産技術、花芽や側芽を制御し農産物の品質を高める技術など、農業面での利用技術開発につながるものと思われる。我々が開発したオーキシン生合成阻害剤がその端緒となることを期待している。

なお、本稿の一部は「オーキシン その代謝・輸送・情報伝達経路を制御するケミカルツール (林・嶋田 2010)」、「モモの成熟後期の軟化にかかわるエチレン生成の引き金はオーキシンである—硬肉モモを用いた解析から (立木 2016)」および引用文献に記載した原著論文の内容を改変したものである。

謝辞

本稿のうち、筆者らの研究に関わる部分は、農林水産業・食品産業科

学技術研究推進事業「ケミカルプローブを活用したオーキシン生合成の解析と制御」および JSPS 科研費 JP25450054, JP26450046 の助成を受けてなされたものである。ここに深く感謝申し上げる。

引用文献

- Davies, P.J. 2004. The plant hormones: Their nature, occurrence and function. In *Plant hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action!*, 3rd edn (Davies, P.J. ed). Netherlands: Springer, pp.1-15.
- 林謙一郎・嶋田幸久 2010. オーキシン その代謝・輸送・情報伝達経路を制御するケミカルツール. *化学と生物* 48, 485-492.
- He, W., *et al.* 2011. A small-molecule screen identifies l-kynurenine as a competitive inhibitor of TAA1/TAR activity in ethylenedirected auxin biosynthesis and root growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23, 3944-3960.
- Higashide, T., *et al.* 2014. Suppression of elongation and growth of Tomato seedlings by auxin biosynthesis inhibitors and modeling of the growth and environmental response. *Sci. Rep.*, 4, 4556.
- Takei, Y., *et al.* 2015. Small molecule auxin inhibitor that target YUCCA are powerful tools for studying auxin function. *Plant J.*, 84, 827-837.
- Takei, Y., *et al.* 2017. Biochemical and chemical biology study of rice OsTAR1 revealed that tryptophan aminotransferase is involved in auxin biosynthesis; identification of a potent OsTAR1 inhibitor, pyruvamine2031. *Plant Cell Physiol.* In press.
- Koshiba, T., 1993. L- and D-tryptophan aminotransferases from maize coleoptiles. *J. Plant Research*, 106, 25-29.
- Ludwig-Muller, J., *et al.* 2010. An Inhibitor of Tryptophan-Dependent Biosynthesis of Indole-3-Acetic Acid Alters Seedling Development in *Arabidopsis*. *J. Plant Growth Regul.* 29, 242-248.
- Narukawa-Nara, M., *et al.* 2016. Aminoxy-naphthylpropionic acid and its derivatives are inhibitors of auxin biosynthesis targeting L-tryptophan

aminotransferase: structure-activity relationships. *Plant J.* 87, 245-257.

Nishimura, T., *et al.* 2014. Yucasin is a potent inhibitor of YUCCA, a key enzyme in auxin biosynthesis. *Plant J.* 77, 352-366.

Normanly, J. 2010. Approaching cellular and molecular resolution of auxin biosynthesis and metabolism. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2, a001594.

Mashiguchi, K., *et al.* 2011. The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 108, 18512-18517.

Simpson R.M., *et al.* 1997. Partial purification and characterisation of an aromatic amino acid aminotransferase from mung bean (*Vigna radiata* L.

Wilczek). *Planta*, 201, 71-77.

Soeno, K., *et al.* 2010. Auxin biosynthesis inhibitors, identified by a genomics-based approach, provide insights into auxin biosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 51, 524-536.

立木美保 2016. モモの成熟後期の軟化にかかわるエチレン生成の引き金はオーキシンである—硬肉モモを用いた解析から. *化学と生物*, 54, 457-458.

Tatsuki, M., *et al.* 2006. The involvement of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase isogene, *Pp-ACSI*, in peach fruit softening. *J. Exp. Bot.*, 57, 1281-1289.

Tatsuki, M., *et al.* 2013. Increased levels of IAA are required for system 2 ethylene synthesis causing fruit

softening in peach (*Prunus persica* L. Batsch). *J. Exp. Bot.*, 64, 1049-1059.

立木美保ら 2014. 果実の鮮度保持剤. 特許第6078351号.

Teale, W.D., *et al.* 2006. Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 7, 847-859.

Won, C., *et al.* 2011. Conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid by TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASES OF *ARABIDOPSIS* and YUCCAs in *Arabidopsis*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 108, 18518-18523.

Woodward, A.W. and B. Bartel 2005. Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann. Bot.* 95, 707-735.

統計データから

国民経済における農業の地位

国内総生産（国内で新たに生産されたサービスや商品の付加価値（儲け）の総額＝GDP）に占める農業総生産のシェアは、40年前の1975年度の4.2%から、2005年度以降は1%へと大きく低下している。その間、GDPは約3.3倍に増加するなか、残念ながら農業総生産は約0.8倍と縮小している。

農産物の輸出入をみると、この40年間、輸出は3.1倍に増え、輸入の1.9倍を大きく上回る伸び率であるが、その実際的な金額は農産物輸入額の5.6%にしか過ぎず、輸出額全体に占める農産物輸出額のシェアはより小さく、0.5%にとどまっている。

総人口のうち農家人口（販売農家の世帯員）の割合は、1975年度には約20%と一大勢力であったが、今日では当時の1/4にまで減少し、その割合は4.2%と、地域社会・経済の衰退につながっている。

一般会計国家予算に占める農業関係予算の割合の推移を2014/1975対比で見ると、国家予算は4.7倍に伸びているのに対し、農業関係は0.9とほとんど伸びておらず、そのシェアも9.6%から

1.9%に低下している。わが国農業の競争力強化を図るためには、一層の国家のてこ入れが求められる。また、農業、農村は、市場価格によっては測れない効果をもつ多面的な機能を有していることも忘れてはならない。

(K.O)

項目 / 年度	昭和50年度 (1975)	平成7年度 (1995)	平成17年度 (2005)	平成26年度 (2014)	2014/1975
国内総生産 (10 億円)	148,327	501,707	503,903	486,939	3.29
うち農業総生産	6,198	7,100	5,134	4,772	0.77
シェア (%)	4.2	1.4	1.0	1.0	
輸出 (10 億円)	16,545	41,531	65,657	73,093	4.41
うち農業総生産	115	162	217	357	3.10
シェア (%)	0.7	0.4	0.3	0.5	
輸入 (10 億円)	17,170	31,549	56,949	85,909	5.00
うち農業総生産	3,326	3,919	4,792	6,322	1.90
シェア (%)	19.4	12.4	8.4	7.4	
総人口 (千人)	111,940	125,570	127,768	127,083	1.13
うち農家人口	23,197	12,037	8,370	5,388	0.23
シェア (%)	20.7	9.6	6.6	4.2	
一般会計国家予算額 (億円)	208,372	780,340	867,048	990,003	4.75
うち農業関係予算	20,000	34,230	22,559	18,662	0.93
シェア (%)	9.6	4.4	2.6	1.9	

平成27年度 食料・農業・農村の動向 参考統計表より