

レタス (2) 花とその花成メカニズム

農研機構 野菜花き研究部門

福田 真知子

レタスといえばサラダには欠かせない野菜のひとつだが、食用にされるのは葉っぱの部分であり、花を見る機会は少ないことと思われる。しかしレタスも植物であるので、収穫されずに畑に残り生長を続ければ、いつかは蕾がついて茎が伸び花を咲かせる。

一般的に植物の花が咲くまでには、まず茎頂において花芽分化が起こり、その後茎が急激に伸長する。花芽は最終的に花となって開花する。この一連の過程を「花成」と呼び、この時の花芽分化を伴った茎の伸長を「抽苔」や「とう立ち」と呼ぶ。レタスはキク科であるため、花（小花）の形態はタンポポとよく似ている（図-1）。レタスの小花は、小さな舌状花が集合したものである。開花は朝から始まる。このとき雌しべは筒状の雄しべの中を伸長しながら進んでくるため、花卉が開くときには受粉が完了している。花序は総状花序に分類され、一株に数百個の小花をつける。花茎は1メートル

以上になることもある（図-2）。咲いた花は1～2日でしぼみ、種子をつける。ではレタスはどうやって花を咲かせるか（花成を起こすか）という点、誘導は高温、長日条件で促進されるといわれているが、明確な閾値があるというよりは生長が進み植物体がより大きくなることで促進されているように個人的には考えている。誘導のされやすさには品種間差がある。

厳冬期の栽培等を除きある程度の温度があれば、畑のレタスの生長は徐々に進んでいく。その過程で抽苔が起こってしまうこともある。農業生産上のレタス栽培においては、抽苔したものは品質低下とみなされ、取引先によっては出荷することも不可となり圃場で廃棄される。これまでにスポット的な異常気象（高温）の発生により想定より早く抽苔が誘導されてしまい、作期の一部が圃場廃棄になる、という事態が発生している。中長期的な気候温暖化においては、栽培全体が減収するという可能性も考えられる。



図-1 レタスの小花



図-2 開花期のレタス



図-3 GA3oxidase 阻害剤のレタス茎伸長に対する効果

移植後1週間から毎週、35/25°C (昼/夜) で生育するレタスにプロヘキサジオンカルシウム塩を葉面散布した。
 左図：35/25°Cで生育するレタス。左から1000 μg/ml, 100 μg/ml, 10 μg/ml, 無処理の移植後4週の様子。
 右図：各処理区の茎伸長の推移。

このように高温により促進・発生してしまうレタスの花成への対策技術の開発に貢献することを目指して、筆者はこれまで花成メカニズムの解明に取り組んできた。

最初に着目したのは、茎の伸長現象についてである。植物ホルモンの一つであるジベレリン (GA) は、細胞分裂や細胞伸長を誘導する作用のある物質で、多くの植物において茎を伸長させる作用があることが知られている。外から与えた GA (外生 GA) がレタスの茎伸長を促進させることは、Nature や Plant Physiology の一論文が2ページだったころ、1950年代に報告され (Wittwer ら 1957)。レタスの植物体内で生合成される GA (内生 GA) の化学種については仁木ら (2001) により報告され、1998年には GA 代謝経路の酵素遺伝子が豊増らにより明らかにされた。これらの研究成果を礎に、高温条件下に置かれたレタスでは確かに茎が伸長し花芽も分化することを確認し、その際には茎頂下数センチのところでは内生 GA 量が増加することを明らかにした。GA 代謝経路の酵素遺伝子は、特に経路の下流で、一つの酵素に対して複数の遺伝子が存在している (このような遺伝子をパラログと呼ぶ)。この冗長性は、同等の機能を保ちながら役割を分化させることに寄与していると考えられている。高温条件下で栽培されたレタスでこれらの遺伝子の発現解析を行ったところ、高温により茎が伸長しているレタスの茎において活性型 GA を合成する直前の酵素遺伝子 *LsGA3oxidase* のパラログの一つである *LsGA3ox1* が有意に増加していることが確認できた (福田ら 2009)。高温茎伸長時に主として作用している可能性のある酵素が明らかになったため、この分子メカニズムを参考に、矮化剤として登録されている GA 3 oxidase に特異的に作用する薬剤を処理したところ、高

温下でのレタス茎伸長は抑制され、用量反応を示した (図-3)。しかしながら、GA 自体は植物の全身において細胞伸長に関係してくるため、このような剤の散布が茎伸長のみならず葉の面積にも影響してしまうことは想像に難くない。低濃度であれば葉の面積への影響を減らせるが、茎伸長抑制効果も低下してしまう。当時の上司には、「たとえ3日程度だとしても、伸長の程度を抑えられるなら有益なはずだ」とおっしゃっていただいたものだが、実際の生産現場での検討はできずじまいであった。

植物を矮化させずに抽苔を抑えることはできないか、もっと直接的に、花成を抑制できないか。そう考えて次に、レタスの花成関連遺伝子の単離・解析に取り組むこととした。1930年代チャイラヒャンという研究者は、花成を誘導する、まだ見ぬ物質を「フロリゲン」と呼んだ (Zeevaart 2006)。1999年にシロイヌナズナで単離された *FLOWERING LOCUS T (FT)* という遺伝子は、このフロリゲンに最も近いと考えられ、他の植物でも単離されはじめていたため、レタスの *FT* 相同性遺伝子 *LsFT* の単離・同定を試みた。単離した遺伝子は、レタスが高温条件下で花成が促進される際、花芽発達程度に応じて発現が増加していることを確認した。適当な温度条件下で、生育期間を長くすることで花成が誘導された場合にも、発現が増加した (福田ら、2011)。ここで用いた品種を露地圃場で生育させた場合にも、花成の進行に伴って発現が増加することを確認した。さらにその際、抽苔の早い/遅いレタスも並べてみて、抽苔が遅いとされるレタスでは *LsFT* の発現のタイミングが遅いということがわかった (福田ら 2017)。このことから、この遺伝子を何らかの方法で制御できれば、抽苔を含む花成を抑制できる可能性が示された。

実際に Chen ら (2018) により, *LsFT* の発現を抑制した形態転換レタスは開花が遅れることが報告されている。

植物にとっての開花・結実は次代に子孫を残せるか否かがかかった重要なイベントであるので, 植物種を見渡すと花成の誘導経路は多数存在しており, それぞれ植物の状態や栽培環境の影響を受け, 大変複雑である。ご紹介したレタスの花成メカニズムは, まだ一部に過ぎないかもしれない。近年気象の激甚化が多く発生し, 主として高温が花成を誘導するレタスにおいては商品価値を損なうリスクが増大する中, 栽培現場では安定した生産を維持する努力がなされている (群馬県 2024, 等)。「レタスの花や茎が伸びているのを日常で見るのが少ない」ということの裏には, 生産技術の追求と実践の積み重ねがあるわけだが, 植物生理の探究が果たせる役割も大きいと考えている。なお天候の影響を大きく受けて非常に品薄になった場合, 通常ではあまり流通しないような, 茎が伸長してしまったレタスも販売されることがある。もしもそのようなレタスに遭遇したら, その茎が伸びる過程でレタス内部で起こったことや, この後咲かせたろう花に思いを馳せてみるというのはいかがだろうか。

参考文献

- Chen, Z., Han, Y., Ning, K., Ding, Y., Zhao, W., Yan, S., Luo, C., Jiang, X., Ge, D., Liu, R., Wang, Q., & Zhang, X. 2018. Inflorescence development and the role of *LsFT* in regulating bolting in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Frontiers in Plant Science* 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02248>.
- Fukuda, M., Matsuo, S., Kikuchi, K., Mitsuhashi, W., Toyomasu, T., & Honda, I. 2009. The endogenous level of GA1 is upregulated by high temperature during stem elongation in lettuce through *LsGA3ox1* expression. *Journal of Plant Physiology* 166(18), 2077–2084. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.06.003>.
- Fukuda, M., Matsuo, S., Kikuchi, K., Kawazu, Y., Fujiyama, R., & Honda, I. 2011. Isolation and functional characterization of the FLOWERING LOCUS T homolog, the *LsFT* gene, in lettuce. *Journal of Plant Physiology* 168, 1602–1607. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.02.004>.
- Fukuda, M., Yanai, Y., Nakano, Y., Sasaki, H., Urugami, A., & Okada, K. 2017. Isolation and gene expression analysis of flowering-related genes in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Horticulture Journal* 86(3). <https://doi.org/10.2503/hortj.OKD-036>.
- 群馬県 2024. 高温に対する農作物への影響と技術対策. <https://www.pref.gunma.jp/page/218942.html>.
- Kardailsky, I., Shukla, V. K., Ahn, J. H., Dagenais, N., Christensen, S. K., Nguyen, J. T., Chory, J., Harrison, M. J., & Weigel, D. 1999. Activation tagging of the floral inducer *FT*. *Science* 286(5446), 1962–1965. <https://doi.org/10.1126/science.286.5446.1962>.
- Niki, T., Nishijima, T., Nakayama, M., Hisamatsu, T., Oyama-Okubo, N., Yamazaki, H., Hedden, P., Lange, T., Mander, L. N., & Koshioka, M. 2001. Production of Dwarf Lettuce by Overexpressing a Pumpkin Gibberellin 20-Oxidase Gene. *Plant Physiology* 126(3), 965–972. <https://doi.org/10.1104/pp.126.3.965>.
- Toyomasu, T., Kawaide, H., Mitsuhashi, W., Inoue, Y., & Kamiya, Y. 1998. Phytochrome regulates gibberellin biosynthesis during germination of photoblastic lettuce seeds. *Plant Physiology* 118(4), 1517–1523. <https://doi.org/10.1104/pp.118.4.1517>.
- Wittwer, S. H., Bukovac, M. J., Sell, H. M., & Weller, L. E. 1957. SOME EFFECTS OF GIBBERELLIN ON FLOWERING AND FRUIT SETTING. *Plant Physiology* 32, 39–41. <https://www.jstor.org/stable/4259116>.
- Zeevaart, J. A. D. 2006. Florigen Coming of Age after 70 Years. *The Plant Cell Online* 18(8), 1783–1789. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.043513>.