

各種植物ホルモンの生合成経路

野菜・茶業試験場 花き部開花制御研究室 腰岡 政二

1. はじめに

植物ホルモンとは『高等植物の体内で生産され、それが形成された場所から離れたほかの場所へ移動して、成長その他の生理機能を支配し、かつ微量の存在で活性を示す有機化合物』であると K. V. Thimann によって定義されたが、通常は、1) ある植物器官で生合成され、化学的に同定されている、2) 植物界に広く分布している、3) 微量で特異的な生理活性を有し、植物の生理学的な現象の制御に本質的な役割を果たしている、4) 植物内において生合成される位置から活性部位に移動する、物質と定義さ

れる。従来植物ホルモンと総称される物質は図-1に示すようにオーキシン(一例として Indole-3-acetic acid), ジベレリン(同 Gibberellin A₃), サイトカイニン(同 Zeatin), アブシジン酸(Absciscic acid)及びエチレン(Ethylene)の5種類とされてきたが、最近ブラシノステロイド類(一例として Brassinolide)を植物ホルモンの仲間と考える研究者も多くなってきたことから、ここでもブラシノステロイド類を植物ホルモンとして取り扱うこととする。

植物ホルモンは植物の生活環を制御する物質

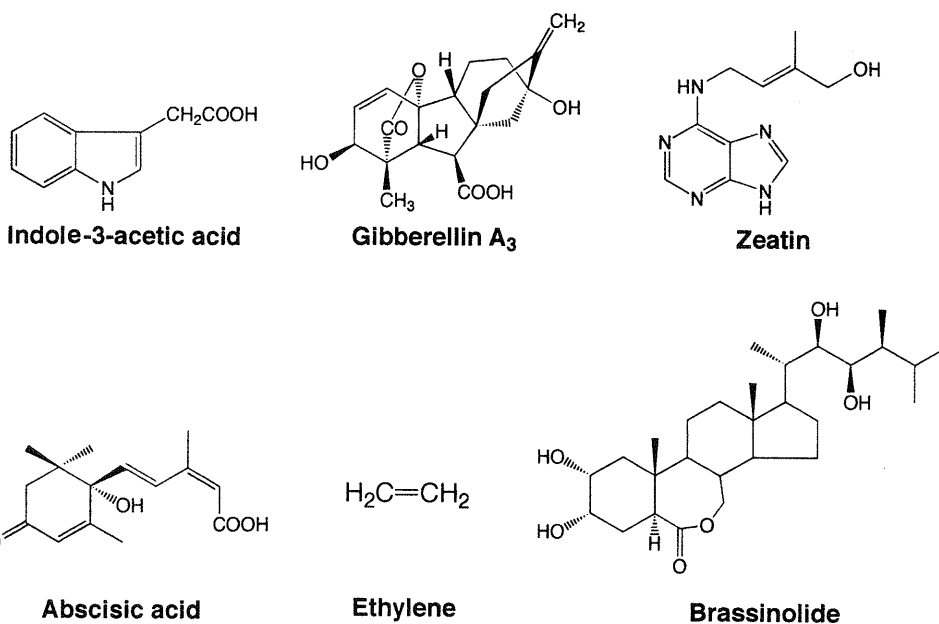


図-1 植物ホルモン

であることから、近年、基礎・応用の両面における研究の重要性が認識され数多くの報文、成書が発表されている。したがって、ここでは植物ホルモンと関連物質の生合成についてののみ言及することとする。

2. 生合成の基本経路

植物ホルモンを含め植物成分のほとんどはある規則に従って生合成される。図-2に植物成分の成分の系統を模式化するように、葉緑体を有する植物は炭酸ガスと水から光合成によって糖類を合成し、それを原料として複雑な連鎖によって植物成分を生合成する。これらの植物成分は一般に第一次代謝産物 (primary metabolic products) と第二次代謝産物 (secondary metabolic products) に分けられる。

1) 第一次代謝産物の生合成における基本経路

第一次代謝は生体にとってエネルギー獲得の営みであると同時に、体を構成するタンパク質、核酸、高次炭水化物の基礎材料の合成の場でも

あり、下記に示すような基本的共通的な代謝過程において基礎材料を生合成する。

① 光合成 (photosynthesis) : Calvin 回路を経由し、炭酸ガスからフルクトース、グルコース等の糖類を生合成し、最終的にはグルコースの重合体となるデンプンを生合成する経路である。

② 解糖反応 (glycolysis) : グルコース (デンプンの分解物も含めて) が再びエネルギー供給源として利用される機構であり、Embden-Meyerhof-Parnas 経路によってピルビン酸、酢酸に至る経路である。ピルビン酸はアセチルコエンザイム A (以下アセチル CoA と略す) となり植物の基本的呼吸系及び植物成分の生合成系での基質となる。

③ トリカルボン酸回路: ピルビン酸が好気的呼吸により酸化され二酸化炭素と水になる回路で、Krebs 回路、TCA 回路などと呼ばれる。この回路ではクエン酸、コハク酸、オキサロ酢酸など、ほかの植物成分の基質となる重要

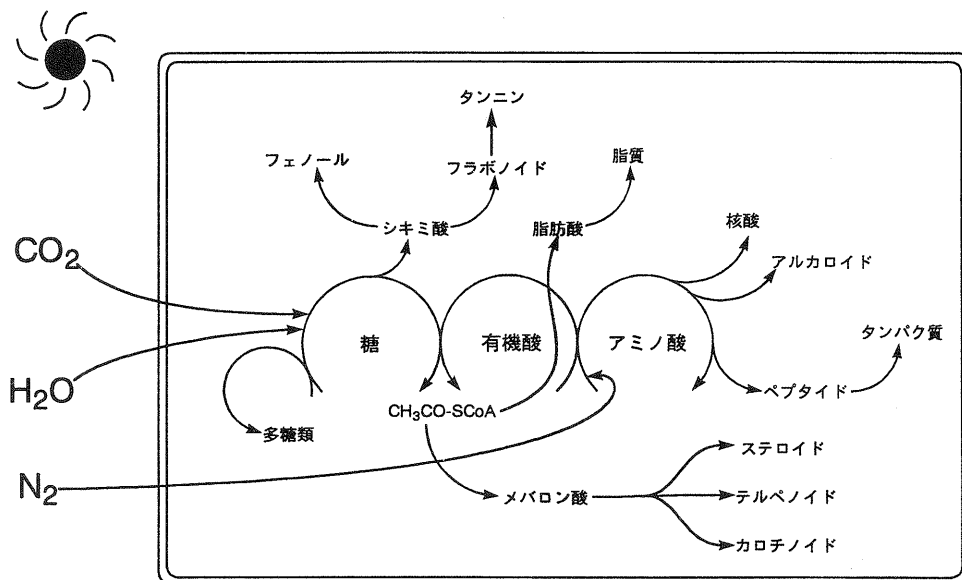


図-2 植物成分の成因の系統

な有機酸が生成される。

④ アミノ酸の生合成：アミノ酸のアミノ基は基本的にはアンモニアに由来するが、高等植物の大部分は硝酸塩、亜硝酸塩、アンモニア塩を窒素源とし、これを土壤中から摂取する。マメ科の植物においては根に寄生する根粒バクテリアによって空気中の窒素を固定してアンモニアを作ることができる。ここで生成したアンモニアはオキサリ酢酸、2-オキソグルタル酸などの有機酸と反応してアスパラギン酸やグルタミン酸などのアミノ酸を生成する。このアスパラギン酸やグルタミン酸はほかの有機酸と作用して遊離アンモニアを生成することなしにアミノ基を転移する作用を営む。これをアミノ基転移 (transamination) といつて種々のアミノ酸など窒素化合物の生合成に役立つ。

⑤ C₁ 単位の付加：植物成分の生合成の過程において1個の炭素原子が新たに付け加わる C₁ 付加 (C₁-fragment incorporation) がしばしば認められる。ここではメチオニンをメチル供給源としてメチル基がそのままの形で移動するメチル基転移 (transmethylation) の場合と、テトラヒドロ葉酸を介してギ酸あるいはホルムアルデヒドの C₁ 単位が転移する場合とがある。

2) 第二次代謝産物の生合成における基本経路

第二次代謝は生命を維持するための代謝でもあり不必要になったものの排泄行為でもありと考えられるが、膨大な数に上る植物成分も以下に示すような基本的代謝経路によって生成される。

① 酢酸-マロン酸経路：酢酸は解糖反応の生成物であるピルビン酸から生成されるが、通常はアセチル CoA として、同様にマロン酸はアセチル CoA と CO₂ から生成されるマロニ

ル CoA として生合成に寄与する (図-3)。これらの物質は C₂ (2個の炭素) ユニットとして脂肪酸、フェノール性化合物、ポリケチド化合物などの生合成に寄与する。

② メバロン酸経路：メバロン酸はアセチル CoA を出発物として生成され (図-4)、テルペン、カロチノイド、ステロイドなどの基質となる。

③ シキミ酸経路：シキミ酸はグルコースを出発物として解糖経路である Embden-Meyerhof-Parnas 経路及び Warburg-Dickens 経路 (ペントースリン酸経路) の中間物質であるホスホエノールピルビン酸及びD-エリトロース-4-リン酸から2-オキソ-3-デスオキシ-7-ホスホ-D-グルコヘプトン酸を経由して6員脂環状化合物として生成される。このシキミ酸からは芳香族アミノ酸、芳香族有機酸、芳香族アミンなどの芳香族化合物

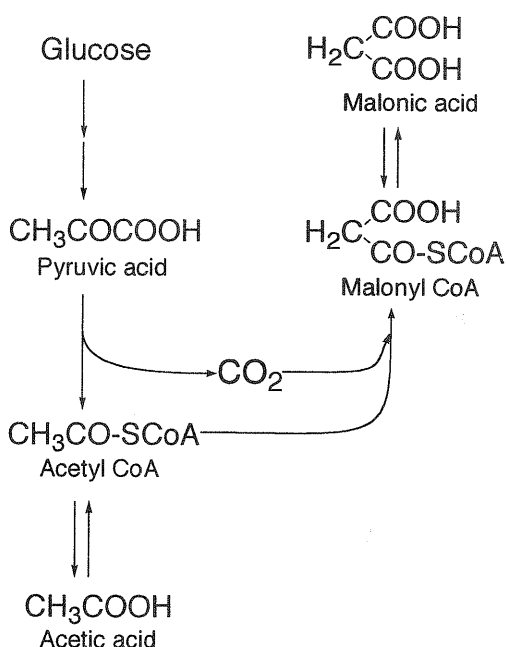


図-3 アセチル CoA 及びマロニル CoA の生合成

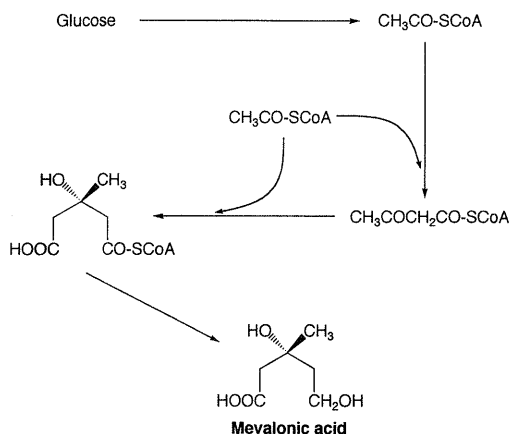


図-4 メバロン酸の生成

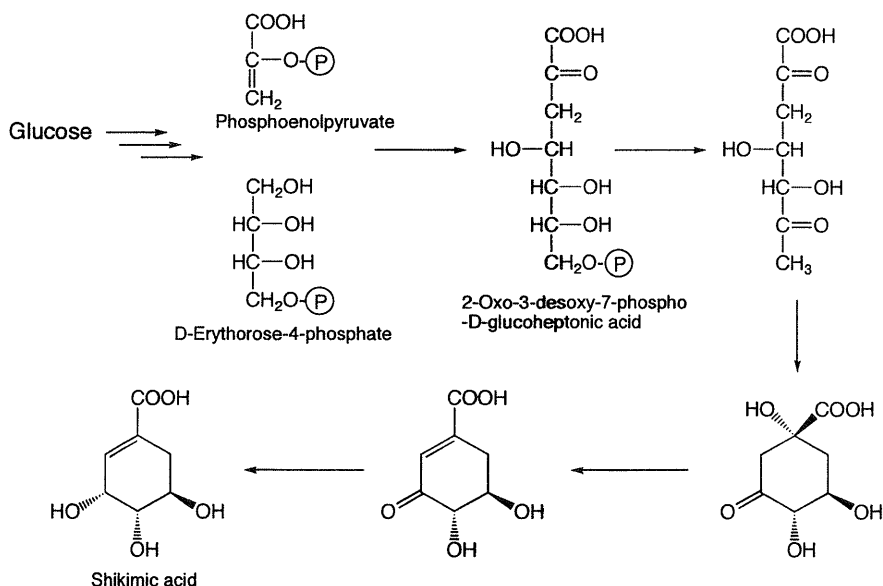


図-5 シキミ酸の生成

のほか、フェニルプロパノイド化合物などが生成される(図-5)。また芳香族アミノ酸を母体とするアルカロイド、ペプチドなども広く解釈すればシキミ酸経路に属する。

④ 複合生成経路：上記基本生成経路のほかに、これらの組合せによって生成する植物成分も数多く存在する。プリン核、フラボノイド、ロテノイド、一部のアルカロイドなどがそうである。

3. 植物ホルモンの生成

1) オーキシンの生成

オーキシンの生成は分裂組織や茎頂、幼芽、未熟種子などの若い組織で行われる。天然オーキシンであるインドール酢酸(IAA)の前駆物質はトリプトファンであることが定説となっていたが、最近の研究では生成過程の一つとしてトリプトファンを経由しない経路の可能性が示唆された。しかしその経路については、図-6に示すようにトリプトファン合成経路上にあるインドール-3-グリセロール-リン酸あるいはインドールからの変換が示唆されたものの、まだ明確にはされていない。一方植物におけるトリプトファンからIAAの生成経路は図-7に示すように、植物に最も広く存在すると考えられるインドールピルビン酸経路、前者の経路と共存しながら補助的な機能を果たしていると考えられるトリプタミン経路、アブラナ科及びその近縁種に特異的なインドールアセタルドキシム経路、そして枝経路として、インドール酪酸経路及びインドールエタノール経路(これらは配糖体あるいはエステル体として貯蔵され、必要に応じてIAAを供給する経路と考えられている)が知られている。また植物に gall を形成する

あるいはインドールからの変換が示唆されたものの、まだ明確にはされていない。一方植物におけるトリプトファンからIAAの生成経路は図-7に示すように、植物に最も広く存在すると考えられるイ

ンドールピルビン酸経路、前者の経路と共存しながら補助的な機能を果たしていると考えられるトリプタミン経路、アブラナ科及びその近縁種に特異的なインドールアセタルドキシム経路、そして枝経路として、インドール酪酸経路及びインドールエタノール経路(これらは配糖体あるいはエステル体として貯蔵され、必要に応じてIAAを供給する経路と考えられている)が知られている。また植物に gall を形成する

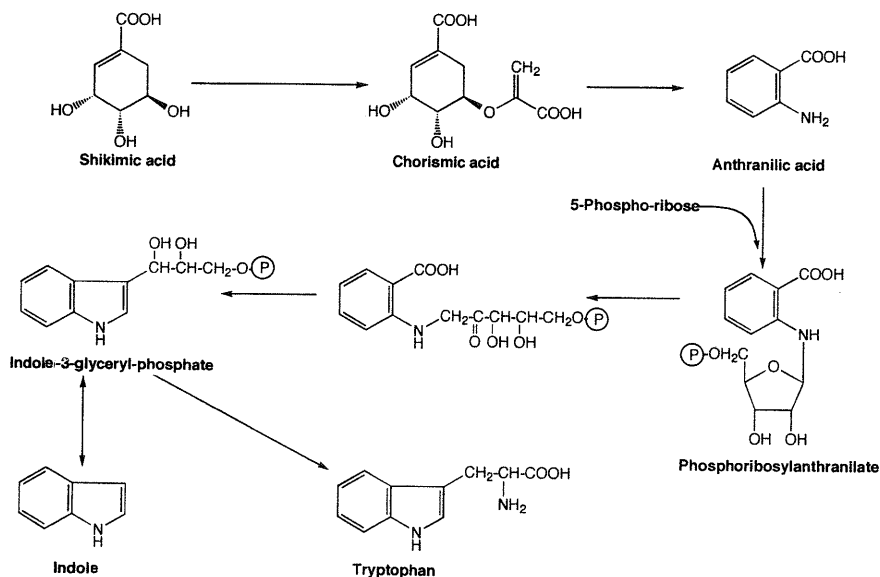


図-6 トリプトファンの生成

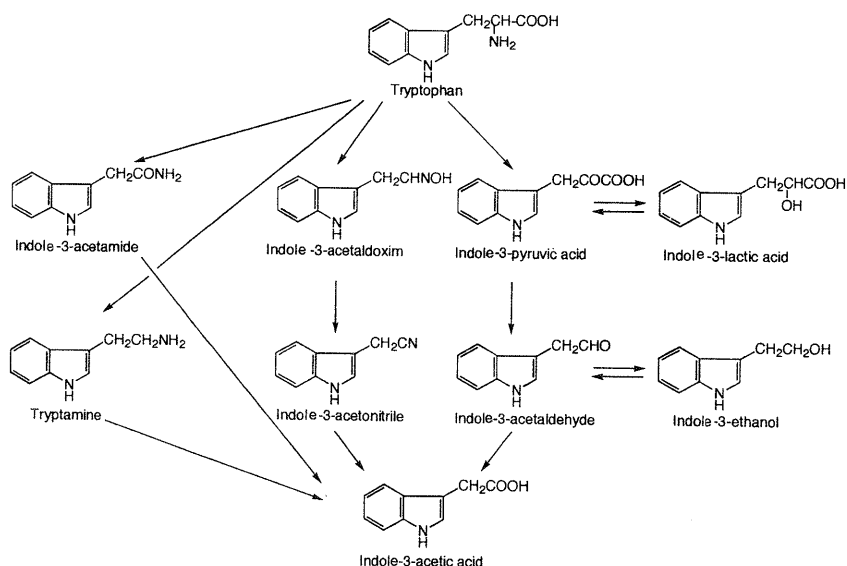


図-7 オーキシン (IAA) の生成

Pseudomonas, *Agrobacterium* 及び根粒菌の近縁種である *Bradyrhizobium* などにおいてはインドールアセトアミド経路が知られている。

2) ジベレリンの生成

ジベレリン (GA) は植物のすべての器官あるいは組織に分布しているが、必ずしもその場

で合成されたものではなく、未熟種子や若い葉条で合成され転流されたものと考えられている。現在天然に存在する GA として 100 種類近くのものが発見されているが、これら GA の生成はメバロン酸に始まり、その過程において生成を触媒する酵素の性質から以下のように大きく三段階に分けられる。

① メバロン酸から *ent*-カウレンへの生合成：メバロン酸から *ent*-カウレンへの生合成経路を図-8に示すが、このうちメバロン酸からゲラニルゲラニルピロリン酸 (GGPP) へ至る経路上には、モノテルペンの前駆体であるゲラニルピロリン酸 (GPP)，セスキテルペ

ン、トリテルペンあるいはステロイドの前駆体であるファルネシルピロリン酸 (FPP)，そしてジテルペン，テトラテルペンの前駆体である GGPP が存在する。GGPP から *ent*-カウレンへの過程では二種類の酵素 (A, B) によって独立して生合成が制御される。

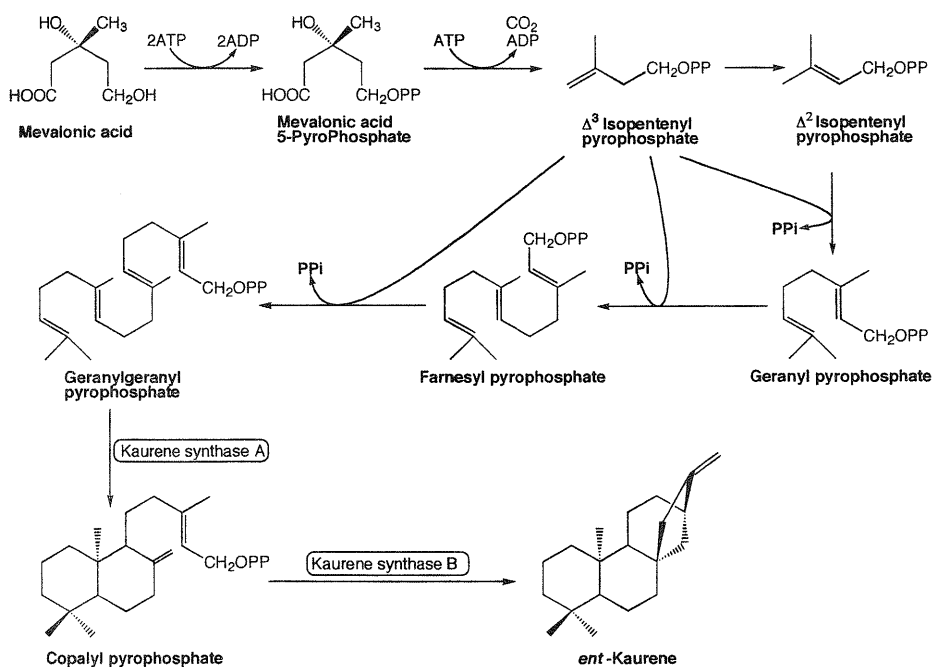


図-8 メバロン酸から *ent*-カウレンの生合成

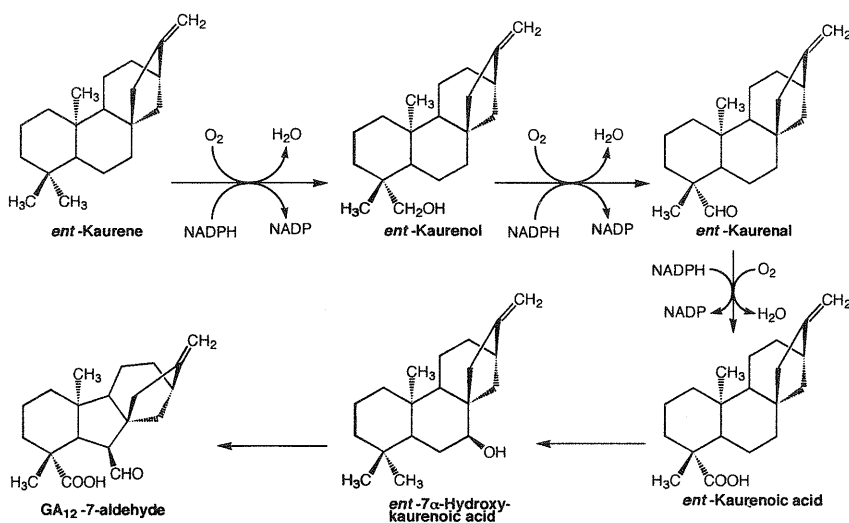


図-9 *ent*-カウレンから GA₁₂ アルデヒドの生合成

② *ent*-カウレンから GA_{12} アルデヒドへの生合成：*ent*-カウレンから GA_{12} アルデヒドへの生合成経路（図-9）は多くの植物で同様と考えられている。*ent*-カウレンは19位の炭素の段階的酸化によって*ent*-カウレン酸に変換されるが、これらの反応はチトクロム P_{450} のモノオキシゲナーゼによるもので $NADPH$ と O_2 を必要とする。*ent*-カウレン酸はB環の酸化と縮環により7位の炭素がアルデヒドとして環外にでて GA_{12} アルデヒドが生成する。 GA_{12} アルデヒドは*ent*-ジベレラン骨格を有する最初の中間体であり、すべてのGAの前駆体となる。

③ GA_{12} アルデヒドから各種GAへの生合成：セルフリー系と無傷植物を用いた代謝研究により GA_{12} アルデヒドから各種GAへの経路が明らかにされ、現在はおおむね図-10に示すような経路が考えられている。その中でも生合成の初期の段階で13位の炭素が水酸化されて活性GAである GA_1 へ至る「早期13位の水酸化経路」と、 GA_9 まで水酸化を受けない「非水酸化経路」が主要な植物のGA生合成経路と考えられている。しかし、植物種あるいは生育時期

によっても生合成経路が異なるのも事実である。

3) サイトカイニンの生合成

植物体内でサイトカイニンが合成される場所として根が重要であることはよく知られているが、種々の実験から植物体の各所で合成されることが明らかになってきた。サイトカイニンの生成は転移RNA (tRNA) の一部にサイトカイニンが含まれることから、tRNAの分解によって供給されることも考えられるが、主には図-11に示すように5'-AMPを基質としてメバロン酸から生じたイソペンテニルピロリン酸との反応によりイソペンテニルAMPを生じ、脱リン酸してイソペンテニルアデノシンになり、引き続き脱リボースしてイソペンテニルアデニンになる。この段階で側鎖のメチル基が酸化されリボシルゼアチン、ゼアチンが生合成される。ここで5'-AMPはリボース-5-リン酸とグリシンを基質として、アミノ酸転移、 C_1 単位の付加を経て生合成される。

4) アブシジン酸

アブシジン酸 (ABA) は高等植物ではほとんどの器官、組織に存在するが、これは葉、根、

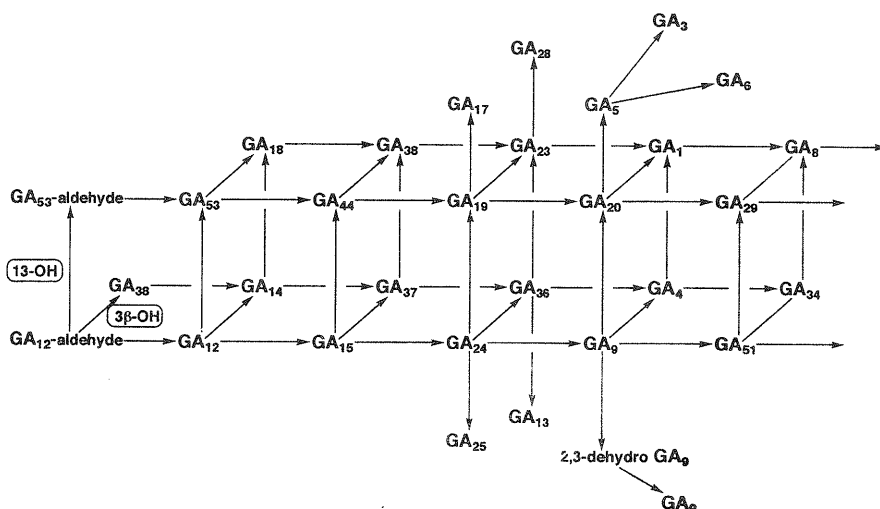


図-10 GA_{12} アルデヒドから各種GAへの生合成

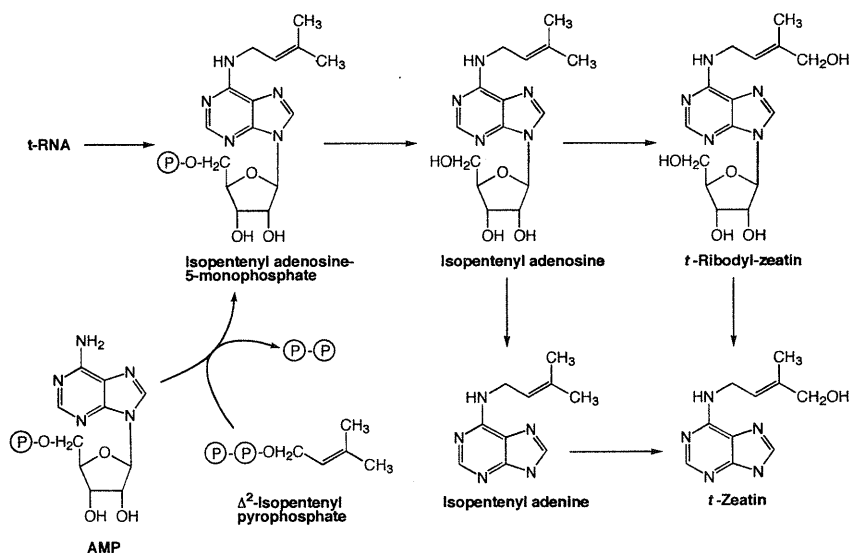


図-11 サイトカイニンの生成

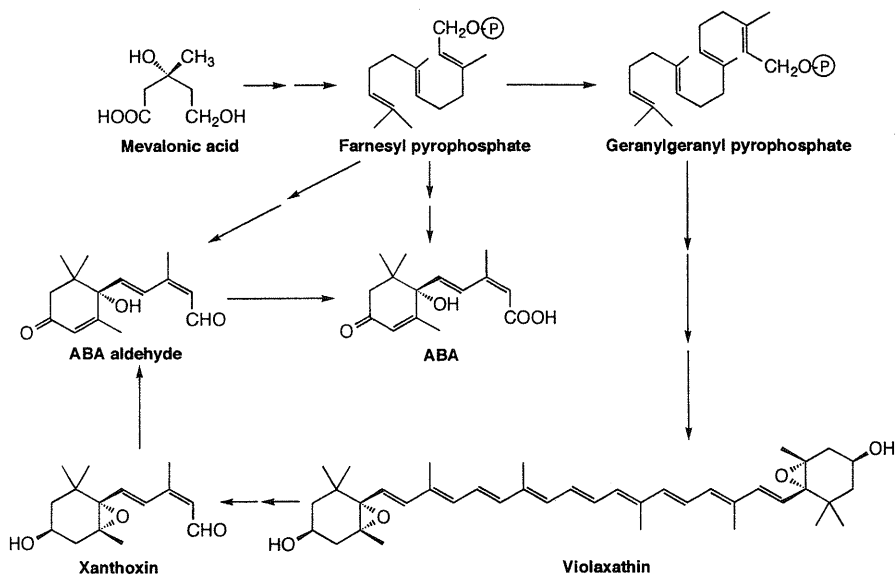


図-12 アブシジン酸の生成

未熟種子などで合成されたものが導管，師管を
通って転流することによると考えられる。高等
植物におけるABAの生合成経路は完全には解
明されていないが，最近の研究によれば図-12
に示すようにメバロン酸経路のゲラニルゲラ
ニルピロリン酸（GGPP）に由来するカロチノ

イドのビオラキサンチンがリポキシゲナーゼあ
るいは光分解によってキサントキシンを生じA
BAに転換されることが明らかになっている。
他方同じメバロン酸経路のファルネシルピロ
リン酸（FPP）からもABAが生合成されるこ
とを示唆する報告もあることから，高等植物で

は両方の生合成経路が機能しているものと考えられる。

5) エチレン

エチレンは植物体内のあらゆる部分で合成されるが、植物の生育状態や生育環境で生合成の強さが著しく異なる。高等植物におけるエチレ

ン生合成の前駆体としては、アミノ酸であるメチオニンが確認されている。図-13に示すように、メチオニン回路中でメチオニンはメチオニンアデノシルトランスフェラーゼの作用でS-アデノシルメチオニン (SAM) に変換される。SAMはさらに1-アミノシクロプロパン-1-

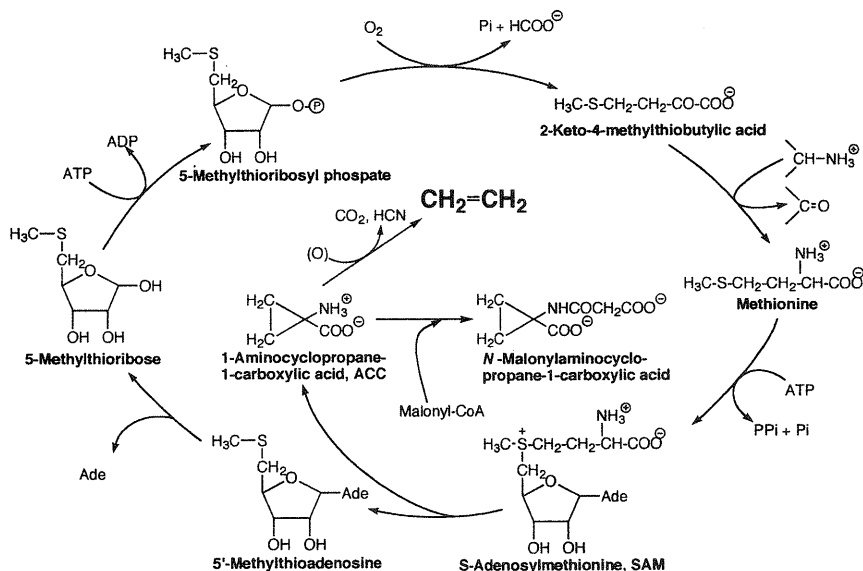


図-13 エチレンの生合成

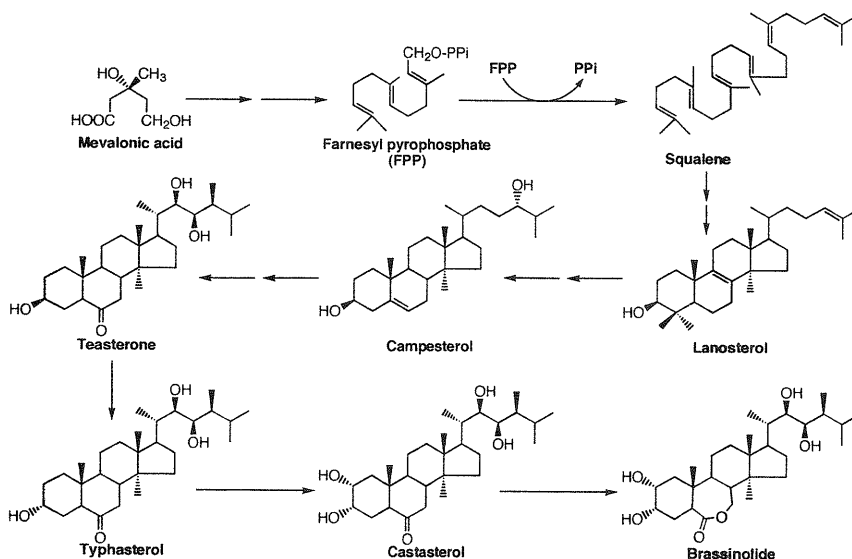


図-14 ブラシノライドの生合成

カルボン酸 (ACC) 合成酵素の作用で ACC と 5'-メチルアデノシン (MTA) に分解される。ここで MTA は再びメチオニン回路に戻る。生成した ACC はエチレン生成酵素 (EFE) によって分解されエチレンを生ずる。また ACC から N-マロニルアミノシクロプロパン-1-カルボン酸 (MACC) へ至る枝経路は、ACC レベルの調節機構であると考えられる。

6) ブラシノステロイド

ブラシノステロイド類は主に花粉、未熟種子、果実中から単離・同定されているが、その生合成部位については未だに確かではない。また生合成過程についても現在の時点では完全には解明されていない。図-14に示すように最も生物活性の高いとされるブラシノイドの極めて初期の生合成前駆体は、メバロン酸経路上にあるファースチルピロリン酸、スクアレンを経由して生成されるブラシノライドの基本炭素骨格と同じ C-24 位にメチル基を有するカンペステロールまたはその類縁体と考えられている。ブラシノライドは B 環にラクトン構造をもった新しいタイプのステロイド化合物であるが、ティーステロンからティファステロール、カステステロンを経由してブラシノライドへ至る経路が生理学的にも重要な過程であると考えられる。

4. お わ り に

植物ホルモンの生合成について現在までに明らかにされているところを述べたが、未だに解明されていないところも多く、今後の研究によ

っては現在受け入れられている生合成経路とは異なる知見も得られる可能性もある。しかしこのように異なった化学構造式を有する植物ホルモンであっても基本となる物質あるいは生合成経路は同じものであることが多いことから、一つの植物ホルモンの消長がほかの植物ホルモンの存在に影響を及ぼすことは明白である。このことを念頭において、植物ホルモンの研究を進化させていきたい。

(本稿は1995年10月に開催された野菜・茶業試験場課題別研究会『植物ホルモン代謝調節による野菜の生育制御の展開』において発表されたものである。)

引 用 文 献

- 1) 柴田承二・山崎幹夫著、植物成分の生合成、現代化学シリーズ (東京化学同人)。
- 2) 高橋信孝・増田芳雄編、植物ホルモンハンドブック上下 (培風館)。
- 3) 勝美允行、植物のホルモン (裳華房)。
- 4) 倉石 晉著、植物ホルモン (東京大学出版会)。
- 5) 穴戸 孝ら編、農業科学用語辞典 (日本植物防疫協会)。
- 6) P. J. Davies ed., Plant Hormones (Kluwer Academic Publishers)。
- 7) T. C. Moore, Biochemistry and Physiology of Plant Hormones (Springer-Verlag)。
- 8) A. Crozier ed., The Biochemistry and Physiology of Gibberellins (Praeger)。