

ジベレリン生合成阻害剤と 野菜・花きにおけるその利用

野菜・茶業試験場 花き部 開花制御研究室 久松 完

1. はじめに

植物体に対し矮化作用を示す薬剤は矮化剤または植物生長抑制剤と呼ばれている。現在（1995年6月）日本において農薬登録（あるいは登録を目的に試験）されている矮化剤または植物生長抑制剤は15種類ある¹⁾。そのうち、ジベレリン生合成阻害剤が9種類と半数以上を占めている。ジベレリン生合成阻害剤は作物の生育初期の徒長防止、生育後期の倒伏軽減、登熟向上、果樹の新梢伸長抑制、花き類の節間伸長抑制、着らい数の増加、芝の生育抑制、雑草類の伸長抑制等の目的で登録されている。その他、幅広い分野でその利用が検討されている。

ここでは、ジベレリン生合成阻害剤の作用機作および野菜・花きにおけるその利用の現状について紹介したい。

2. ジベレリンの生合成と阻害剤の作用機作

ジベレリン（GA）は、イネ馬鹿苗病菌（*Gibberella fujikuroi*）の生産する病徴誘起物質として単離構造決定されたが、その後、広く高等植物中にも分布することが明らかになり、植物ホルモンの一種として扱われるようになった。現在、100種類以上のGAが単離・構造決定されている²⁾。その生理作用として伸長成長促進、花芽分化促進、休眠打破、単為結果、雄花形成促進、加水分解酵素の活性化等

が知られている。

GAの生合成はそれを触媒する酵素の性質から大きく次の三段階に分けられる。

(A) メバロン酸から *ent*-カウレンへの生合成段階

メバロン酸から *ent*-カウレンへの生合成段階は図-1に示すとおりである。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）に至る経路は他のテルペン類と共通である。GGPPから *ent*-カウレンへの変換は2段階の反応からなり、第一段階がGGPPからコパリルピロリン酸（CPP）ができる反応でA活性、第二段階がCPPから *ent*-カウレンができる反応でB活性と呼ばれている³⁾。これらの反応を触媒する2種類の酵素が部分精製され、これらの酵素は分離可能であるが相互に影響しあうことが示されている。最近、これらの酵素のうちカウレン合成A酵素をコードする遺伝子がクローニングされた^{4, 5)}。B酵素についても酵素が精製され⁶⁾、cDNAのクローニングなされている。

この段階の生合成は植物とカビとで共通であると考えられるが、それぞれの酵素の性質には違いがあることが矮化剤の作用機作の検討結果から示されている。この段階の生合成を阻害する阻害剤としてオニウム系化合物のホスホンD、AMO-1618、クロルメコート（CCC）等が

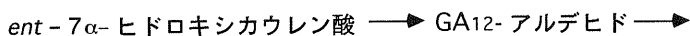
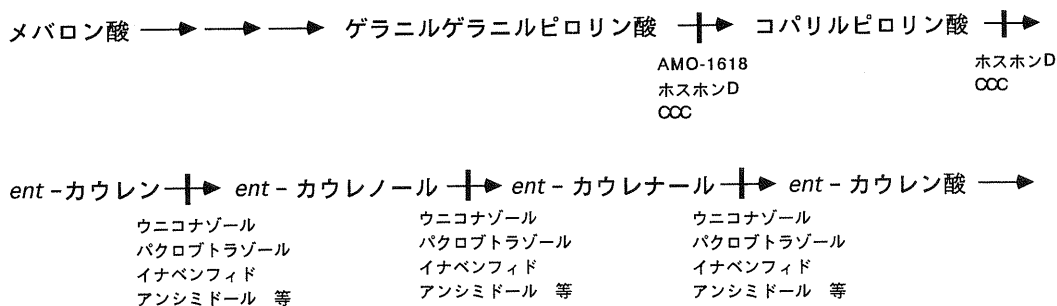


図-1 メバロン酸からGA₁₂-アルデヒドへの生合成経路および各種GA生合成阻害剤の作用部位

(文献7.一部改変)

ある。ホスホンDはA活性、B活性の両方を強く阻害する。AMO-1618はA活性を阻害し、同時にカロチノイドの生合成も阻害する。CCCはカビのセルフリース系でA活性、B活性の両方を阻害するが、野生キュウリのセルフリース系ではA活性、B活性のどちらも阻害しない。また、エンドウのセルフリース系でも高濃度で*ent*-カウレンの生合成をわずかに阻害するのみであり、植物体中でのCCCの作用機作は不明な点が残されている⁷⁾。

(B) *ent*-カウレンからGA₁₂-アルデヒドへの生合成段階

ent-カウレンからGA₁₂-アルデヒドへの生合成段階は図-1に示すとおりである。この段階は多くの植物で同様と考えられている。*ent*-カウレンは19位の炭素が段階的に酸化され*ent*-カウレン酸に変換される。これらの酵素はミクロソーム画分に含まれる1原始酸素添加酵素でNADPHを補酵素とするチトクロームP450酵素であると考えられている³⁾。*ent*-カウレン酸はB環の酸化と縮環によりGA₁₂-アルデヒドに変換される。GA₁₂-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。

この段階の生合成を阻害する阻害剤として窒素芳香族系化合物のウニコナゾール、パクロトラゾール、イナベンフィド、アンシミドール等がある。これらの阻害剤は*ent*-カウレンから*ent*-カウレン酸への3段階の酸化反応を特異的に阻害する。

ウニコナゾールの場合、まず、ウニコナゾール処理したイネのGA含量を分析し、その作用機作がGA含量を低下させるためだと明らかになった。さらに、西洋カボチャのセルフリース系を用いて、その作用部位の検討が行われた。¹⁴Cラベルしたメバロン酸を基質として与えると、対照区ではGA₁₂、GA₁₂-アルデヒド等のこの系の最終産物や*ent*-カウレノール、*ent*-カウレン酸等の中間代謝物が認められたが、ウニコナゾールを加えた区では*ent*-カウレンが蓄積された。*ent*-カウレン以降の中間代謝物を基質に用い、さらに詳しく阻害部位の検討がされ、ウニコナゾールは*ent*-カウレン、*ent*-カウレノール、*ent*-カウレナールの代謝を抑制したが、同濃度では*ent*-カウレン酸の代謝は抑制しなかった。以上の実験により、ウニコナゾールの作用部位は*ent*-カウレンから*ent*-カウレン酸への3段階の酸化反応であ

ることが明らかになった⁸⁾。同様の実験により、他の化合物の作用部位も明らかにされた^{9, 10)}。

(C) GA_{12} アルデヒドから各種 GA の生合成段階

植物体やセルフリー系を用いた代謝実験により GA_{12} アルデヒドから各種 GA への代謝経路が明らかになり、現在、高等植物において、図-2 に示す 2 つの代謝経路が主要な経路であると考えられている³⁾。1 つは、生合成の初期の段階で 13 位の炭素が水酸化される「早期 13 位水酸化経路」で $GA_{53} \rightarrow GA_{44} \rightarrow GA_{19} \rightarrow GA_{20} \rightarrow GA_1 \rightarrow GA_8$ と代謝される。もう一つは、 GA_9 まで水酸化を受けない「非水酸化経路」で $GA_{12} \rightarrow GA_{15} \rightarrow GA_{24} \rightarrow GA_9 \rightarrow GA_4 \rightarrow GA_{34}$ と代謝される。それぞれの活性型 GA は GA_1 、 GA_4 であると考えられている。これ以外にも他の部位が水酸化される経路もある。これらの生合成経路は植物種、器官あるいは生育ステージによって異なる。最近、この段階を触媒する酵素のうち、C-20 酸化酵素^{11, 12, 13, 14)}、C-3 β 水酸化酵素¹⁵⁾ の遺伝子がクローニングされた。このうち、C-20 酸化酵素については、単一の遺伝子でなく、器官特異的に発現する複数

の遺伝子が存在することが示されている¹²⁾。

なお、ジベレリン分子への水酸基の導入位置と生理活性との関連については、一般的に 3 β 位への水酸基の導入は活性化機構、2 β 位への水酸基の導入は不活性化機構であると考えられている。

この段階の生合成を阻害する阻害剤としてシクロヘキサジオン系化合物のプロヘキサジオンカルシウム塩、CG-186 等がある。この段階の生合成を触媒するいくつかの酵素は、2-オキソグルタル酸 (2-OGA)、2 価鉄、アスコルビン酸、酸素を要求する酵素であることが明らかにされた。これらの阻害剤は 2-OGA 要求性酵素の触媒を阻害し、特に、活性型 GA への最終段階と考えられている 3 β 水酸化、不活性化機構と考えられている 2 β 水酸化の両方を阻害する点が興味深い¹⁶⁾。

プロヘキサジオンカルシウム塩の場合も、他の阻害剤と同様に、生物検定やセルフリー系を利用して、その作用機作が解明された。

3. 野菜・花きにおける GA 生合成阻害剤の利用の現状

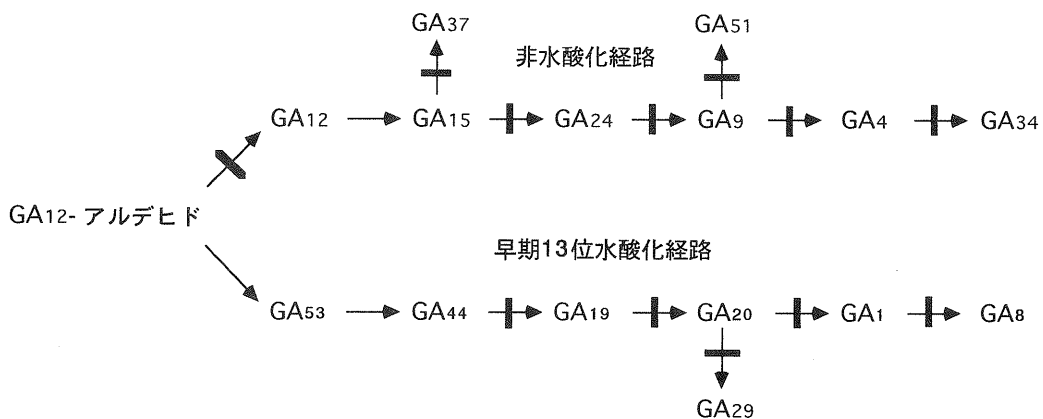


図-2 GA_{12} -アルデヒドから各種 GA への生合成経路およびプロヘキサジオンカルシウム塩の阻害部位 (文献16. 一部改変)

—▶ : 10^{-4} M のプロヘキサジオンカルシウム塩で阻害される反応。

表-1 野菜・花きに対して日本で登録されているGA生合成阻害剤とその使用目的

剤 名 (商品名)	適 用 作 物	使 用 目 的
アンシミドール剤 (スリトーン)	キ ク (ポットマム) (福助作り) カノコユリ テッポウユリ スカシユリ ポインセチア チューリップ	節間伸長抑制
ウニコナゾールP剤 (スミセブンP)	キ ク (ポットマム) ポインセチア ツツジ・シャクナゲ (鉢栽培)	節間伸長抑制 節間伸長抑制および着 らい数増加
クロルメコート剤 (サイコセル)	パレイショ ハイビスカス	過繁茂軽減 節間伸長抑制
バクロブトラゾール剤 (バウンティフロアブル)	ツ ゲ 類 ツツジ・サツキ類 サザンカ アベリア シャクナゲ マテバシイ ヒラドツツジ ヤマモモ トウカエデ イヌツゲ	新梢伸長抑制および刈 込軽減 新梢伸長抑制および整 枝・剪定軽減
(ボンザイフロアブル)	ツ バ キ 西洋シャクナゲ ツツジ・サツキ類 ポインセチア チューリップ キ ク (ポットマム) ハイドランジア キ ク (切花用)	節間伸長抑制 着らい数増加 節間伸長抑制 花首伸長抑制

これまで、野菜・花きに対して登録されているGA生合成阻害剤について、表-1に示した。このように、登録されている作物、使用目的は

限られたものであるが、それらの利用を目的とした試験およびこれらを利用した試験研究はかなりある。最近、5年間に登録に向け行われた試験(日本植物調節剤研究協会からの委託試験)と園芸学会で報告された試験研究の結果をもとにGA生合成阻害剤の利用の現状についてまとめてみた。

(A) 日本植物調節剤研究協会からの委託試験

平成3年度以降、野菜・花き分野においては、ウニコナゾール、フルルプリミドール、プロヘキサジオンカルシウム塩の3剤について実用化に向けた検討がなされている。なお、ウニコナゾールによる野菜苗の生育制御について山崎により詳しく報告されている¹⁷⁾ので参考にしたい。

a) ウニコナゾール

野菜では、トマト、ナス、キュウリ、キャベツ、ブロッコリー、レタス、イチゴについて、特に育苗期の徒長防止の目的で検討されている。その結果、この分野への適用は非常に有効であることが示された。なお、処理濃度が高く、生育抑制が強すぎると収量が減少する傾向がみ

られるので注意が必要である。セル成型苗の普及によりこの分野の実用化が期待される。その他に、トマトでは幼苗定植時の樹勢制御技術へ

の適用が検討され、ウニコナゾール処理単独での生育制御は困難であるが、他の栽培技術との併用による適用の可能性が示唆された。

花きでは、すでに登録がなされており、近年、試験されていない。野菜同様、セル成型苗が普及しつつあり、この分野への検討が期待される。

b) フルルプリミドール

花きでは、緑化木（シャクナゲ、ツツジ、カイヅカイブキ、ツゲ、ボックスウッド等）について、新梢伸長抑制による整枝剪定の軽減、着らい数増加への適用が検討されている。その結果、新梢の伸長抑制、着らい数増加ともに効果が認められている。しかし、処理翌年への影響では、生育抑制は樹種により若干効果が異なり、また、着らい数はむしろ減少する傾向がみられた。連年施用の影響については、高濃度での連年施用は抑制効果が大きく、観賞性の点からの問題が指摘されている。

野菜での試験は行われていない。

c) プロヘキサジオンカルシウム塩

花きでは、ハボタン、ポットマム、キクについて検討されている。ハボタンについては、小型化による草姿向上、発色促進への適用が検討され、双葉期+仮植期処理により草姿向上、発色促進効果が認められた。ポットマムについては、小型化による草姿向上への適用が検討され、草姿向上に効果が認められた。キクについては、花首伸長抑制による切り花の草姿向上および花色への影響について検討されている。花首伸長抑制については、出らい期の処理により効果が認められている。花色への影響については、一部の品種で花色の退色がみられている。その要因については、処理によりアントシアニン含量の低下が認められ、その代謝経路のフラバノン

以降の経路が阻害されている可能性が示唆されている。

野菜での試験は行われていない。

(B) 園芸学会口頭発表

91年度春季大会以降、野菜・花き分野でのGA生合成阻害剤を利用した研究発表は24課題あった。

a) 野菜分野

特に、セル成型苗の普及により大きな課題となった育苗期の徒長防止、苗の一時貯蔵に関する問題解決の目的でGA生合成阻害剤を利用した研究発表が6課題と最も多く、次いで、花成とGAの関係を検討する上でGA生合成阻害剤を利用した研究発表が5課題、その他、トマトの尻腐れ果発生に及ぼす影響、チンゲンサイの耐塩性と光合成に及ぼす影響について検討したものが各1課題であった。

育苗期の徒長防止、苗の一時貯蔵に関する試験ではウニコナゾール、バクロブトラゾール、CCC等のGA生合成阻害剤およびその他の矮化剤について検討され、作物や矮化剤の種類により適濃度に違いはあるものの、各矮化剤ともに有効であることが示された。また、生育時にはGA生合成阻害剤処理により葉色が濃くなるが、暗黒条件下での貯蔵中の葉色の退色は抑制できなかった。定植後の生育については一般に処理濃度が高すぎると定植後の生育にまで影響が残ることが示された。トマト若苗定植による過繁茂防止では処理直後に定植するよりも、処理後2～3葉展開後に定植することにより、定植後の生育制御が容易になることが示された。

トマトの尻腐れ果発生に及ぼす影響については、ウニコナゾール処理が尻腐れ果発生抑制法として有効であることが示された。

チンゲンサイの耐塩性と光合成に及ぼす影響

については、耐塩性とウニコナゾール処理との関係は明らかでなかった。光合成はウニコナゾール処理により、単位面積当たりでは高くなるが、葉一枚当たりでは低くなることが示された。

花成とGAの関係を検討する上でGA生合成阻害剤を利用した研究は、低温要求性・長日植物であるダイコン、カブ、メキャベツについて報告されている。ダイコンでは、GA生合成の異なる部位を阻害するプロヘキサジオンカルシウム塩およびウニコナゾールを用いて試験がされている。プロヘキサジオンカルシウム塩を用いて抽台時における活性型GAは、GA₁、GA₄であることが示された。また、ウニコナゾール処理による花成の遅延は、低温による花成誘導を阻害するのではなく、花芽の誘起を阻害することにより起こることが示され、一定濃度のGAが花成誘導ではなく花芽の誘起に必要であることが示唆された。カブでは、GAが長日効果を代替し、ウニコナゾールが長日効果を打ち消すことが示された。メキャベツでは、側芽の花成は低温処理中のGAで促進され、ウニコナゾールで抑制されることが示された。

b) 花き分野

鉢物類生産への適用を目指したものが7課題と最も多く、次いで、近年成長の著しい花壇苗に関するものが2課題、シンビジウムの花飛び現象に関するものが1課題であった。

鉢物類生産への適用を目指した試験では、シンビジウム2課題、ノビル系デンドロビウム、ハイドランジア、ユリオプス、シクラメン、鉢物類3種が各1課題であった。各課題ともに鉢物類のコンパクト化に対してGA生合成阻害剤の利用が有効であることが示された。また、その施用方法として、近年、普及している底面吸水方式で栽培する場合、吸水溝内にGA生合成

阻害剤を直接施用することで処理の省力化が可能であることが示された。

花壇苗では2課題ともに近年、秋からの需要が増大し、その生産量が著しく増加しているパンジーに関する報告であった。秋冬出荷の場合、草丈の伸長抑制が必要であり、その制御のために、GA生合成阻害剤、その他の成長抑制剤が有効であることが示された。また、セル成型苗の徒長防止および長期間セル内で苗を維持するために有効であることが示された。

シンビジウム、パンジーにおいて開花遅延がみられる場合があるのでその処理法には十分留意が必要である。また、ノビル系デンドロビウム、ハイドランジアにおいては、開花促進効果がみられている。

シンビジウムの花飛び現象に関する報告は、ウニコナゾール処理により花飛び現象が誘起されたことから、花らいの発達にとってGAが重要な因子であること、また、ウニコナゾールはGAの生合成阻害のみならず、エチレンの生成促進をも通して花飛び現象を誘起していることが示唆された。花茎の伸長はオーキシン処理により完全に回復したため、シンビジウムの花茎伸長にはオーキシンが重要な因子であることが示唆された。

c) 共通分野

野菜、花きのみならず植物分野において、GAと植物生育の関係解明を研究していく上でジベレリンの検定法は重要である。現在、日本では矮性イネ‘短銀坊主’、‘矮稲-C’を用いた生物検定法が知られている。しかし、その感度、矮性イネ系統の入手方法等様々な問題があるのも事実である。そこで、GA生合成阻害剤を利用した生物検定法の改良が2課題報告されている。

非矮性イネにウニコナゾールを処理し、生物検定法に用いることにより、‘短銀坊主’にウニコナゾールを処理した場合には劣るものの、‘短銀坊主’の代用が可能であることが示された。また、活性型 GA であるといわれている β 水酸化 GA を特異的に検出する検定法として‘矮稲-C’を用いた検定法が知られているが、この検定法も感度等に問題がある。ウニコナゾールとプロヘキサジオンカルシウム塩を複合処理することによりその感度および特異性が向上すること、‘短銀坊主’および非矮性イネでの代用も可能であることが示された^{18, 19)}。

4. お わ り に

今回は、野菜・花きにおいて、現在登録されている GA 生合成阻害剤の紹介、最近、5 年間に登録に向け行われた試験（日本植物調節剤研究協会からの委託試験）と園芸学会で報告された試験研究の結果をもとに、簡単に取りまとめ、野菜・花きにおける GA 生合成阻害剤の利用の現状の紹介に代えさせていただいた。今回紹介しなかったが、基礎・応用の両面において GA 生合成阻害剤を利用した試験研究に関する多くの報告、成書が発表されているので参考にしていただきたい。

以上のように、GA 生合成阻害剤は様々な場面で有効な利用が可能と思われる。現在、我々も GA 生合成阻害剤を利用し、数種花き類の生育および花成における GA の役割について検討している。これらの解明により、新しい生育抑制技術の開発につながると考えている。今後、様々な GA 生合成阻害剤およびその他の矮化剤の作用機作を十分考慮に入れ、基礎・応用の様々な場面でこれら化合物が有効に利用され、野菜・花き分野をはじめ農業全体が発展すること

を願う。

参 考 文 献

- 1) 禿 泰雄, 1995. 植物の化学調節, (30), 197-216.
- 2) 横田孝雄, 1995. 植物の化学調節, (30), 185-196.
- 3) 高橋信孝ら編, 植物ホルモハンドブック 上巻 (培風館).
- 4) Sun, T.-p. and Y. Kamiya, 1994. Plant Cell, (6), 1509-1518.
- 5) Bensen, R. J., et al., 1995. Plant Cell, (7), 75-84.
- 6) Saito, T., et al., 1995. Plant Physiol, (109), 1239-1245.
- 7) 神谷勇治, 1991. 化学と生物, (29), 472-480.
- 8) 大塩裕陸ら, 1991. 植物の化学調節, (25), 8-18.
- 9) 上野 博, 1989. 植物の化学調節, (24), 127-141.
- 10) 白川憲夫, 1990. 植物の化学調節, (25), 86-98.
- 11) Lange, T., et al., 1994. Proc. Nati. Acad. Sci. USA, (91), 8552-8556.
- 12) Phillips, A. L., et al., 1995. Plant Physiol, (108), 1049-1057.
- 13) Xu, Y.-L., et al., 1995. Proc. Nati. Acad. Sci. USA, (92), 6640-6644.
- 14) Keqiang, W., et al., 1996. Plant Physiol, (110), 547-554.
- 15) Chiang, H.-H., et al., 1995. Plant Cell, (7), 195-201.
- 16) 中山 礎, 1990. 植物の化学調節, (25), 99-107.
- 17) 山崎博子, 1994. 植調, (28), 18-23.
- 18) Nishijima, T., et al., 1992. Plant Physiol, (98), 962-965.
- 19) Nishijima, T., et al., 1993. Plant Growth Regul, (13), 241-247.