

植調剤を利用した生育制御

— 花き分野での利用 —

(財)日本植物調節剤研究協会 研究所 横山 昌雄

園芸関係では多くの場面で生育調節剤が利用されている(表-1)。現在、花き分野では約20の化合物が植物成長調整剤として登録されており、約6億円の市場である。全農薬の金額からすると僅かであり、農薬の新規化合物の開発に莫大な費用がかかることを考えると決して魅力的な市場とはいえない。しかし、この分野にたずさわる人達は生育調節剤の利用に関心が高く、知識も豊富である。また、新しい生理活性物質を利用することにも極めて積極的である。生育調節剤を利用する目的が品質向上、安定供給、省力・低コストであるように、花き分野に求め

られることと同じであるからであろう。一方、食用分野に比べ収量と経済性の関係に対する考え方が柔軟であることが生育調節剤を大胆に利用できる背景となっているのではないだろうか。

さて、生育調節剤や生理活性物質に関する成績や総説は数多くあり、詳細はそれらを参照していただき、ここでは植調協会の委託で行われた試験を参考にして、花きの苗物や鉢物に利用できそうなことを紹介するとともに、新しい可能性について考察する。

1. 生育の制御

表-1 花き分野での登録されている植物成長調整剤

使用目的	一般名(商品名)
発根促進	インドール酪酸(オキシベロン) エチクロゼート(ルチエース) α-ナフチルアセトアミド(ルートン、トランスプランタン) レンテミン
伸長抑制	ジゲクラック(アトリナール) ダミノジット(ビーナイン) アンシミドール(スリトーン) ユニコナゾール(スミセブン) パクロブトラゾール(ボンザイ、バウンティ) クロルメコート(サイコセル)
着花・開花促進	エチホン(エスレル) ジベレリン ベンジルアミノプリン(ベアニン)
蒸散抑制	オキシエチレンドコサノール(ミドリナール) ワックス(グリーンナー) パラフィン(純グリーン)
癒合促進	オキシシン硫酸塩(ユゴーザイA、ケアヘルス)
分枝促進	イソプロチオラン(フジワン)
摘蕾	アルキルベンゼンスルホン酸(プルーンS)

(1) 酸素発生剤による発芽促進

代表的な酸素発生剤には過酸化カルシウム(カルパー)がある。過酸化カルシウムは水と反応して酸素を発生するので、発芽時に酸素要求性が高い植物に発芽促進剤として利用できる可能性がある。水稻の湛水直播栽培で利用されている。日本で栽培されている稲の多くは湛水条件では発芽し難いので、出芽・苗立を

高めるために酸素発生剤が必要になっている。過酸化カルシウムは種子に粉衣して利用する。土中に埋没すると種子の周囲の過酸化カルシウムが水を反応し酸素が発生する。低温条件下でも出芽・苗立が向上するので播種時期を早めることができる。

カルシウムと同じアルカリ土類金属であるマグネシウムの過酸化物も同様な作用を持っている¹⁾。過酸化マグネシウムによる発芽促進作用は過酸化カルシウムより強く、出芽率を著しく高めるだけでなく、出芽速度を高める(表-2)。しかし、水田では土壌がアルカリ化し、出芽後の生育に影響する可能性が高いことから実用には至っていない。

表-2 過酸化マグネシウム粉衣イネ種子の出芽

温度 (℃)	50% 出芽 要 日 数	
	過酸化マグネシウム	過酸化カルシウム
14	18.0 日	— 日
16	10.4	13.8
18	6.8	8.8
20	5.5	7.5
22	4.8	6.0
24	4.1	4.9

注) 播種深度は15mm。

過酸化カルシウムをより効率的に利用する方法も検討された。一つには酸素の発生を高める方法として酸化鉄との混合が考えられた。過酸化カルシウムは酸化鉄と混合すると酸素発生量が急速に高まり、湛水下でのイネの発芽を著しく高めた。過酸化カルシウムだけでは発芽し難い低温条件や還元条件などの悪条件でも発芽率を高めることができた。その他にもモンモリロナイト系粘土やゼオライトなどの鉱物も過酸化カルシウムと混合することによって湛水条件のイネの発芽率を向上させることが報告されている²⁾。

発芽したイネの成長を促進する作用を持つ化合物との混合も検討された。ヒドロキシイソキサズール(タチガレン)のような根の成長促進作用を持つものもその一つである。過酸化カルシウムとヒドロキシイソキサズールとの混合で出芽後のイネに生育促進が認められた³⁾。

これら酸素発生剤の利用は花き分野でも十分可能であると考えられる。

(2) 植物ホルモンによる出芽促進

発芽促進作用をもつ代表的な植物ホルモンはジベレリンであるが、最近ではS-ABAが水稻の湛水直播栽培で検討されている。処理方法や薬量等を検討した結果、1 ppmのS-ABA水溶液に種子に浸漬すると出芽率を高めることが見いだされた⁴⁾。水稻の湛水直播の出芽率向上剤として期待されている。S-ABAの出芽促進作用のメカニズムは明らかではないが、ABAがイネの中胚軸の伸長を促進するという報告はある⁵⁾。

(3) 根の成長促進と健苗育成

移植苗を健苗に育てるためにも生育調節剤が使われる。この目的の生育調節剤を開発する場合、「健苗」とはいかなるものかが問題になる。移植した後に速やかに活着し、環境ストレスに影響されず健やかに育つ苗が「健苗」である。しかし、この定義では苗を見て健苗か否かを判断することができない。植えてからのお楽しみということになる。草丈はどれくらいか、葉の大きさは、茎の長さは、根の張りはどのくらいかなど具体的な数字が欲しい。しかし、それを定義するのはきわめて困難なことである。

そこで一つの目安になるのが根量や発根力である。根量や発根力は移植後の活着に影響し、育苗段階でも根の成長が悪い苗はストレスに対して弱い。窒素過多で病気にかかりやすい苗は

根の成長が悪い。密植で地上部が徒長した苗も地上部と根のバランスが悪く、水分ストレスや病害などの影響を受けやすくなる。以上のように根の成長が健全であることは苗の良さに深く関わっており、根の生育は健苗にとって最も重要な要素の一つと言える。

植物ホルモンの中でもオーキシンは根の成長に関係している。その関連化合物は不定根形成を促進する作用を持ち、発根促進剤として利用されている。インドール酢酸誘導体のオーキシンであるインドール酪酸（オキシベロン）はキク、カーネーション、ペゴニアなどの花きやツツジ、ツバキ、ヒノキなどの花木類に利用され、安息香酸誘導体のナフチルアセトアミド（トランスプランタン、ルートン）はダリヤ、バラ、キク等の花きやツツジ、マツ、スギなどの花木に、また、エチクロゼート（ルチエース）は花木類に使われている。オーキシンの作用は内的要因や環境要因により変動するので、植物の種類、エイジ、処理条件などを考慮した使用方法が必要である。インドール酪酸ではキク、アキランサスには感受性が高く、カーネーション、クレマチスには低い。また、草本類のほうが木本類より感受性が高い傾向がある⁶⁾。

根の成長を促進するものは植物ホルモン以外にいろいろある。水稻の健苗育成剤として知られているものがほとんどである。フザリウム菌やピシウム菌の殺菌剤であるヒドロキシイソキサゾール（タチガレン）やイモチ病の防除剤であるイソプロチオラン（フジワン）、苗立枯病の防除剤であるメタスルホカルブ（カヤベスト）などはそれぞれ根部生長を促進する作用を持っている（写真-1）。これらを処理した苗は根の成長が早く、根量が多いので水分代謝の不均衡によって発生するイネのムレ苗を防止するこ

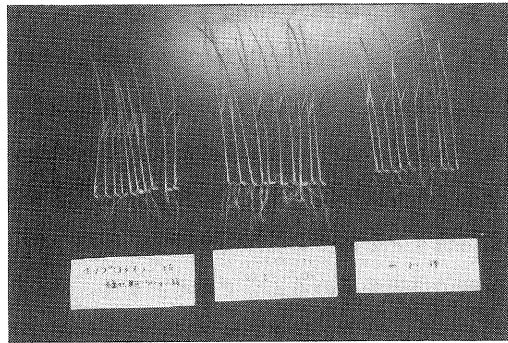


写真-1 イソプロチオランのイネの根に対する作用

左: イソプロチオラン粒剤 緑化期処理
中: イソプロチオラン粒剤 床土混和処理
右: 無処理

ともでき、本田での活着も早い。ヒドロキシイソキサゾールは根の生育促進だけでなく、根の酸化力などの基礎活性も高めることが報告されている⁷⁾。イソプロチオランは植物ホルモンとの共力作用やPAL活性の抑制により根部生長を促進させ、リグニンの生合成を阻害し、根の老化防止と活力を増強する。また、クロロフィルの酸化・分解を防止し、葉色を保持する作用もある⁸⁾。

微生物や植物の抽出物や発酵物などの天然複合物も根の生育促進剤として登録されている。クロレラ抽出物（スペースエイジ）は芝や野菜で、シイタケ菌糸体抽出物（レンテミン）はイネ、芝の根部の生育促進に利用できる。またレンテミンはアザレア、ツバキなどの花きの発根促進剤として登録がある。混合生葉発酵物（アルムグリーン）は芝で使える。これら天然複合物の効果は必ずしも高くないが薬害や副作用がほとんどないという利点がある。作用機作はまだ明らかにされていないが、いくつかの成分の複合作用によると考えられている。このほかにも実用試験を実施した薬剤は多いが登録まで至っていない。

微生物にも植物の根の成長を促進するものがある。VA菌根菌、PB菌などの根圏微生物がそれである。これらは根に共生し、生成した有機酸で植物の根の活性を高めるとされている。また、VA菌根菌やPB菌の生成した有機酸は難溶性リンを溶解する作用を持ち、植物へのリン酸の供給を高めるようである。また、Mn, Cu, Znなどの微量元素の供給促進作用などもあることも報告されている⁹⁾。VA菌根菌(SI-101)はカスミソウ、サイネリア、シクラメン、ゼラニウム、トルコギキョウ、リーガルベコニアなど多くの花きで生育促進効果の実用性が検討され、シクラメン、ゼラニウム、リーガルベコニアで実用できることが確認された。育苗の初期段階で処理することが菌の共生を高めるようである。PB菌(Penicillium bilaii)はパンジー、カザニア、シクラメンなどで検討されている。これら以外にも生育促進作用を持つ微生物がみつまっている。蛍光性Pseudomonads¹⁰⁾、Azospirillum属細菌、糸状菌のSesquicillium candelabrum¹¹⁾などがある。Sesquicillium candelabrumはその代謝産物Sescandelinが発根促進作用を持つことが明らかにされている。100 μ g/ml溶液にアズキCuttingを入れると根数が対象に比べ、50%増加するそうである。このように有用な微生物が数多く発見されているが、これらの有効な利用のための検討はまだ満足できる状態でなく、今後期待される分野である。

(4) ストレス耐性

植物は様々な環境ストレスにより生育不良を起こしている。また、植物にはそれを回避する機構があり、上手く環境に適応している。しかし、作物は自然界の植物から見るとかなり特殊な条件で育っており、作物自身では回避できな

い大きなストレスに見舞われることもある。栽培する者はそのストレスを回避するために技術を見つけ、獲得しなくてはならない。生育調節剤の利用もその一つである。

多くの生理活性物質は環境ストレスに関わりを持っているのでストレス耐性付与のために利用が考えられている。

現在、植物ホルモン関係は特にストレス耐性の付与に利用されていない。しかし、ABAがストレスに関係していることはよく知られている。ABAは環境ストレスで増加し、新しいタンパク質や遺伝子の合成の誘導に関与していることが報告されており、将来はストレスの調節に利用されることが期待される。ブラシノステロイド関係の化合物にも低温耐性などのストレス耐性を付与する報告がある¹²⁾。しかし、実用化されるまでには到っていない。

ヒドロキシイソキサゾールやイソプロチオランなどは根の生育促進だけでなく、イネの登熟向上作用もある。とくに、低温などの不良環境条件下で登熟歩合を促進することが確かめられている¹³⁾。

プロリンやベタインなどの浸透圧調節物質が耐塩性や耐乾性に関係していることは知られている。プロリンやベタインは塩ストレスや水分ストレスで合成が誘導される。

Ienagaらはウサギの表皮由来のヒドロキシプロリンが浸透圧ストレスを回避することをイネで証明し、プロリンを投与することで乾燥ストレス耐性を植物に付与できる可能性を示した¹⁴⁾。ベタインは耐塩性ラン藻、光合成細菌のほか高等植物ではアカザ科、イネ科、ナス科などに存在し、浸透圧の調節を行っている¹⁵⁾。クコなどの耐塩性を持つ植物での蓄積も知られている。ベタインは乾燥ストレスによって合成、

蓄積が誘導され、セリンからエタノールアミン、コリンを経て合成されると推定されている¹⁶⁾。

ベタイン合成系の中間体であるコリンも生育調節剤として利用されている。塩化コリン(サンキャッチ)がそれである。塩化コリンはいくつかの作物に利用されているが、その適用は多岐にわたっている。タマネギ、ニンニク、ネギなどの肥大促進、モモの果実の肥大促進、オウトウやスモモの着色促進などで葉面散布剤として登録されている。ところが、これらの作用とコリンの代謝物であるベタインの蓄積との関係は明らかにされていない。著者は塩化コリンがキュウリ、オナモミ、イヌタデの耐乾性を高めることをみつけた(写真-2, 未発表)。また、ベタイン合成系を持つ植物では投与したコリンは主にベタインとフォスファチジルコリンに代謝されることが明らかにされている¹⁷⁾。このことからコリン塩は植物体内でベタインに代謝され、浸透圧の調節に関与することが推定される。一方、著者は塩化コリンがイネの登熟向上に関与することを報告した¹⁸⁾が、イネにはベタインの合成や蓄積する能力がないとの報告もあり¹⁹⁾、コリン塩そのものも生理活性を持つことが考えられる。コリン塩をストレス耐性付与剤として

利用するには、ベタインへの代謝や蓄積との関係をさらに解明する必要がある。

(5) 蒸散抑制と被膜剤

パラフィンやワックスは茎葉表面に薄い被膜を作り蒸散を抑え、急激な萎ちょうを防ぐ。移植時などの植え痛み防止に使える。これらの薄い被膜は主にクチクラ蒸散を抑える。気孔まで完全には閉鎖はできない。蒸散は気孔による蒸散とクチクラ蒸散があり、蒸散量の多くは気孔に依存する。しかし、気孔は乾燥条件など条件によって開閉し、蒸散量を調整するが、クチクラ蒸散は調整機構がない。被膜剤はクチクラ蒸散を抑えているようである。気温が上昇した温室では湿度も高く気孔が閉じた状態になり、パラフィンやワックス塗布した植物では葉温が上昇し、枯れることがある。なお、パラフィン(純グリーン)の蒸散抑制程度をイネを用いて調べたところ10%程度であった²⁰⁾。

2. 姿勢の制御

(1) 伸長抑制剤

花き・花木関係では伸長抑制剤は主に茎、花茎や新梢の伸長抑制を目的に使われる。現在、アンシミドール(スリトーン)、ウニコナゾール(スミセブン)、クロルメコート(サイコセル)、ダミノジット(ビーナイン)、パクロブトラゾール(バウンティー、ボンザイ)、ジケグラック(アトリナール)などがあり、実用化されている。また、フルプリミドール(グリーンフィールド:シバ)、プロヘキサジオンCa(ビビフル:イネ)、マレイン酸ヒドラジドコリン(エルノー、他:畑作物等)、エテホン(エスレル:麦)、メフルイジド(エンバク:シバ)などが他分野で利用されているものなど多数ある。これらについても花きや花木では試

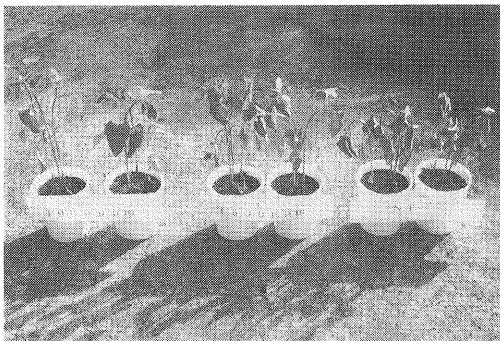


写真-2 塩化コリンの耐乾性(オナモミ)

左: 塩化コリン 3,000 ppm
中: 塩化コリン 1,500 ppm
右: 無処理

験実施例がある。フルルプリミドールは花木で、プロヘキサジオンCaはキク、ポットマム、ハボタンで検討され、実用性があることが認められている。また、CG-186（プリモ，トリネキサパックエチル）やAVG（アミノビニルグリシン）など新しい化合物も伸長抑制作用について検討されている。

伸長抑制剤の多くはジベレリンの生合成阻害作用を持つ化合物で、メバロン酸からGA₁₂アルデヒド経て、GA₁₂以降へと続くジベレリン生合成経路の過程を阻害する。ウニコナゾール、パクロブトラゾール、アンシミドールはエントカウレンからエントカウレン酸までの一連の酸化過程を阻害する。クロルメコートはそれより少し手前の経路を阻害する。プロヘキサジオンCaはGA₁₂アルデヒド以降の経路を阻害することが明らかになっている²⁾。

育苗での利用については野菜やイネの分野で検討された。野菜ではセル成型苗や密植の苗を健全な苗にすることを目的とし、苗の小型化、徒長抑制が検討された。実用性試験ではウニコナゾールPが供試され、効果はもちろん、薬剤の本畑への持ち込み、持続性、散布水量などが検討された。その結果、キャベツ（写真-3）、トマト、ナス、キュウリ、イチゴで実用性が確認された。イネでは育苗中の徒長防止を目的に検討され、ウニコナゾールP、パクロブトラゾール、イナベンフィドが実用化された。とくに、苗質、本田への持ち込み、残効期間や培土の種類による効果の変動などが検討された³⁾。伸長抑制剤は花きの育苗にも十分利用できるもので今後の検討が期待される。とくに、プロヘキサジオンCaやトリネキサパックエチルなどの茎葉処理型の化合物では事例も少なく、今後が楽しみである。

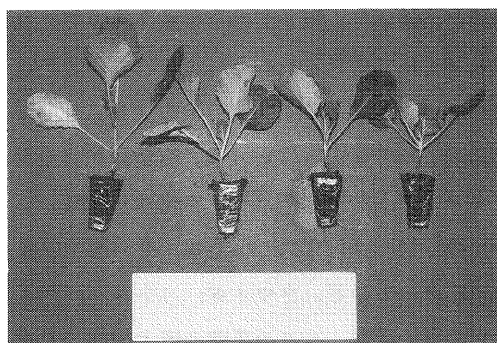


写真-3 ウニコナゾールPによるキャベツセル成型苗の小型化

左より 無処理25ppm, 50ppm, 100ppm

(2) アミノ酸合成阻害剤による伸長制御

非選択性除草剤ラウンドアップの成分であるグリホサートはアミノ酸合成を阻害する作用を持っている。グリホサートはシキミ酸生合成過程のエノールピルビンシキミ酸3-リン酸合成酵素の阻害を通じて、芳香族アミノ酸であるトリプトファン、チロシン、フェニルアラニンの生合成を阻害する。

グリホサートは植物を枯らす場合にはha当たり2kg～4kgも薬量が必要であるが枯らさず伸長を抑制するにはその数%で十分である。30cm～50cmのセイタカアワダチソウに処理した場合、haあたり40gで約1ヶ月間、草丈が抑制された。薬量が高い場合、持続性が増加するが、茎葉部が黄化したり、頂芽が増加するという現象がみられる。スプレイギクのようになる。

これと同じような作用がALS阻害剤にも見られる。ALS阻害剤にはSulfonylurea, Imidazolinone, pyrimidyl oxy benzoic acidなどがあり、除草剤として利用されている。これらの化合物はそれぞれバリン、ロイシン、イソロイシンなどの分枝アミノ酸の生合成阻害を作用としており、スレオニン、ピルビン

酸から一連の過程のうち、ピルビン酸からアセト乳酸の生成を触媒するアセト乳酸合成酵素 (aceto-lactate synthase: ALS) を阻害する。ALS 阻害剤は極めて低濃度 (10^{-8} ~ 10^{-9} M) で利用されているが、大きな雑草を枯らすには高用量が必要で、低用量では枯らさず、成長を抑制する。Imidazolinone 系のイマザピルはチョッパーという商品名で草刈抑制作用による刈り込み軽減剤として鉄道ののり面などで利用されている。多年生雑草の伸長を制御するのに有効である (図-1)。イマザピルも高用量で除草剤として利用されている (アーセナル)。

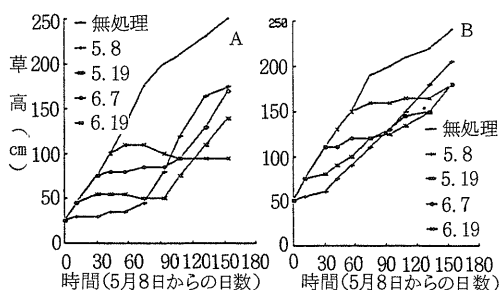


図-1 イマザピルによる草高の抑制

A: セイタカアワダチソウ

B: ススキ

アミノ酸は植物の成長に欠くことができないものであるが、その量を調節することで成長を制御できることが示された。特定のアミノ酸の合成を阻害することや ALS 阻害剤のように選択性があることなどを上手に利用し、有用作物でも抑制剤として利用したいものである。

これらを苗物や鉢物などでの利用はまだ未知であるが、今後、期待されるところである。なお、アミノ酸合成阻害剤は草地を完全に枯らすことなく管理する抑草剤としての利用がすでに検討がされ、実用化されている。この抑草剤は平成4年に発足した抑草剤研究会 (植調協会) において検討されたもので、吉沢²²⁾や土田²³⁾が

詳しく解説している。

(3) 抗微小管剤による伸長制御

微小管は生物の細胞骨格を決定に関係している蛋白質の重合体で、植物では細胞周期のなかでその配列を変えて存在している。そのなかで、細胞周期の間期に細胞膜の内側に存在する表層微小管は細胞伸長を制御していると考えられている²⁴⁾。

除草剤として利用されている化合物には微小管の形成阻害 (重合阻害) を作用とするものが多い。トリフルラリン (トレファノサイド)、ペンディメタリン (ゴーゴーサン)、プロジアミン (クサブロック) などのジニトロアニン系化合物、ブタミホス (クレマート)、アミプロホスメチル、ジチオピル、そして CIPC などのフェニルカーバマイト系化合物がある。また、ナプロアニリド²⁵⁾やクロメプロップも藻類の微小管の重合を阻害する。

これらのほとんどが 10^{-5} M 以上で微小管の重合を阻害する (写真-4)。しかし、重合してしまった微小管にはまったく効果を示さない。

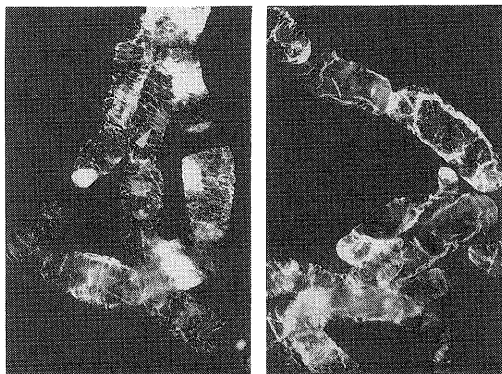


写真-4 ペンディメタリンによるタバコ培養細胞 BY 2 株の微小管への影響 (矢印が蛍光染色された微小管)

左: 無処理 右: 10^{-5} M

これらの化合物の除草剤としての作用は細胞分裂に働く紡錘体微小管や隔膜形成体微小管の

重合の阻害によるもので、細胞分裂の阻害である。それに対して、根や基部の肥大化は細胞伸長を制御している表層微小管の重合の阻害によるものである。表層微小管の重合が阻害されると細胞伸長の方向性が乱れ、細胞の縦方向の伸長が抑えられ、横方向に肥大する。重合した微小管には効果がないので、分裂した細胞には作用しない。

このように細胞伸長を制御している表層微小管を薬剤で制御できれば細胞の大きさや形を制御できる可能性がある。そのためには微小管の重合のメカニズムや表層微小管による細胞伸長の制御のメカニズムについて解明する必要がある。

3. お わ り に

植物生育調節剤の開発には高額な経費がかかる。そのため、一つの化合物をできるだけ多くの場面で利用することが薬剤開発のキーポイントになっている。新しい生理活性物質を見つけることと既存の化合物の新しい利用方法を発掘することは同じ価値があるが、前者に比べ後者はより困難さがともなう。これを克服するためには植物そのものの生活環や生理機構などの解明が重要である。

引 用 文 献

- 1) 昭和61年度夏作生育調節剤試験成績集 日本植物調節剤研究協会.
- 2) 渡部富男ら 植物の化学調節 25, 203 (1990).
- 3) 昭和58年度夏作生育調節剤試験成績集 日本植物調節剤研究協会.
- 4) 平成6年度夏作生育調節剤試験成績集 日本植物調節剤研究協会.
- 5) 高橋 清 植物の化学調節 20, 53 (1985).
- 6) 技術資料 オキシペロン 塩野義製薬.
- 7) 太田保夫 植物の化学調節 17, 145 (1982).
- 8) 大塚 隆・坂 斉 日作紀 56, 571 (1987).
- 9) 岡本 博 植物防疫 48, 19 (1994).
- 10) D.W. James et al. Appl. Environ. Microbiol. 50, 392 (1985).
- 11) Y. Kimura et al. Agric. Biol. Chem. 54, 2477 (1990).
- 12) 竹内安智 植物の化学調節 27, 1 (1992).
- 13) 昭和56・57・58・59・60・61・62・63年度夏作生育調節剤試験成績集 日本植物調節剤研究協会.
- 14) Ienaga, Kazuharu ら PHYTOCHEMISTRY 29, 35 (1990).
- 15) 石谷 学ら 植物の化学調節 25, 149 (1990).
- 16) A.D. Hanson and W.D. Hitz Ann. Rev. Plant Physiol. 33, 163 (1983).
- 17) 鈴木昭憲ら コリン系およびN置換グリシン系化合物の光合成促進作用の解明と増収剤としての開発 (昭和63年科研費研究成果報告書) (1988).
- 18) 横山昌雄ら 植調 28, 247 (1994).
- 19) Harinasut, P ら Biosci. Biotech. Biochem., 60, 366 (1996).
- 20) 昭和63年度夏作生育調節剤試験成績集 日本植物調節剤研究協会.
- 21) 中山 礎 植物の化学調節 25, 99 (1990).
- 22) 吉沢長人 植調 28, 352 (1994).
- 23) 土田邦夫 日本雑草学会中国・四国研究会報 7, 41 (1994).
- 24) 宝月 造 現代植物生理学 3, 84 (1980).
- 25) 横山昌雄ら 雑草研究 27 別号 (1982).