

ブラシノステロイドの応用に関する 最近の研究成果

野菜・茶業試験場 花き部開花制御研究室 中山 真義

1. はじめに

植物の内生の生理活性物質である植物ホルモンを、生育調節剤として用いようとする試みが着実に成果をあげていることに、異を唱える者は少ないのではないだろうか。従来、植物ホルモンの領域は、オーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、エチレン、アブジン酸の5つの物質群によって占められてきた。これらのホルモンは、各々穀類、野菜、果樹、花きの生産の場で生育調節剤として利用されている¹⁾。こう言った動きが、さらなる期待を担って発展して行こうとする様子は、文献²⁾からも読みとることができる。

近年、新たにステロイド性物質であるブラシノステロイドが、植物ホルモンの領域に加えられるに至った。今から20年ほど前に発見されたこの物質群は、その植物に対する特異な成長促進活性から、当初より生育調節剤としての応用が期待されていた。すでに1985年、1986年、1989年の本誌においてこの話題が採り上げられている^{3~5)}。しかしながら、最近になってようやく実用化に向けての見通しが得られた感がある。本報においては、従来のブラシノステロイドの応用研究とその問題点、それを克服すべく最近開発された合成ブラシノステロイド“TS 303”についての研究例を中心に話を進めたいと思う。

2. 研究の流れ

1970年にアメリカ農務省(USDA)の研究グループによって、西洋アブラナ(*Brassica napus*)の花粉にインゲンの第2節間に対して伸長活性を示す物質が存在することが示された。その後このグループは、約10年の年月をかけてこの物質を精製し、1979年に構造を明らかにしブラシノライド(図-1(1))と命名した⁶⁾。これは動物や、昆虫においてホルモンとして存在するステロイドの一種であることから、植物においても生理活性物質としてのステロイドの重要性が議論されるようになった。

その後、ブラシノライドと同様の生理活性を有する類縁体が次々と単離されたことにより、これらの物質群をブラシノステロイドと称する様になった。ブラシノステロイドは植物界に普遍的に存在し、現在のところ約40種類の構造が明らかにされている。最も普遍的に検出されるのは、2番目に同定されたカステステロン(図-1(2))である。

ブラシノステロイドの生合成経路、代謝の様式についても多くの知見が得られており、代表的な植物ステロールであるカンペステロール(図-1(5))より生合成されることが示されている⁷⁾。また後述するように、多様な、しかも他の植物ホルモンと比べても独特の生理活性を有することが明らかになっている。さらに昨

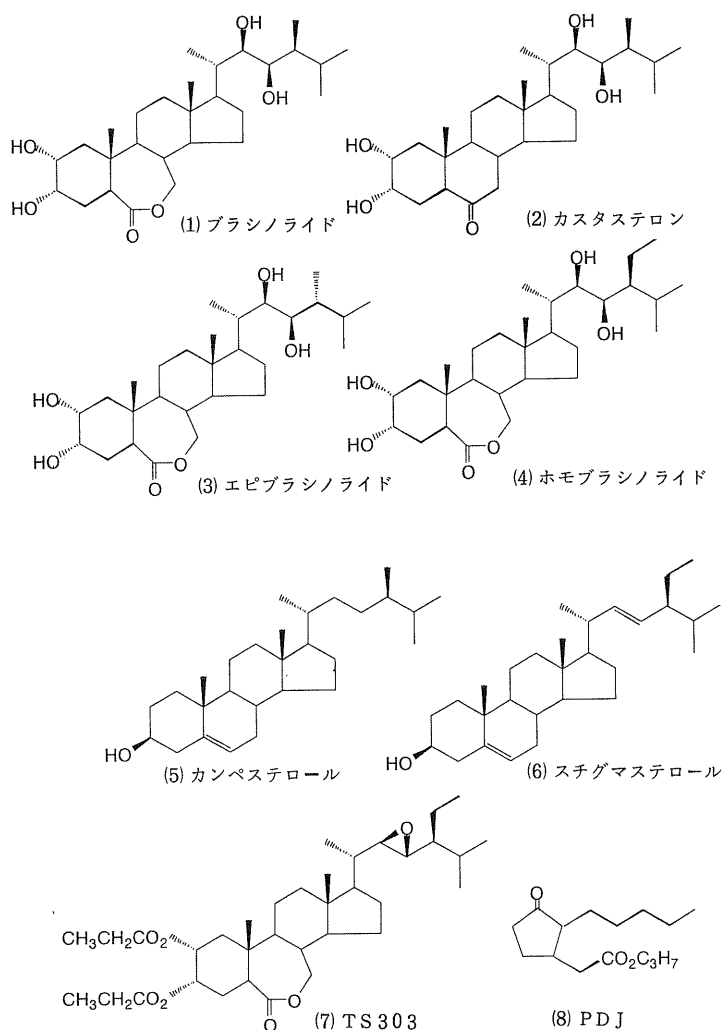


図-1 化合物の構造

年以降、ブラシノステロイドを欠損した突然変異体の報告が相次いでいる^{8, 9)}。これらの変異体はいずれも極端な矮性形質を示すことから、ブラシノステロイドは植物の正常な生育のために必須な内生生理活性物質であると考えられるようになり、ホルモンとして認識されるようになった。

研究室レベルで示されているブラシノステロイドの生理活性としては、(1)植物芽生えに対する伸長促進、(2)イネ等、単子葉植物の葉身展開及び葉身屈曲、(3)双子葉植物の上偏生長、(4)培

養細胞に対する増殖効果、(5)発芽促進があげられている。

いずれも植物生理学上の興味をかき立てられる問題を提供している。オーキシンとの関係は、その最たるものの一つである。ブラシノステロイドはオーキシンが活性を示す系において活性を示し、多くの場合オーキシンと相乗効果を示す。一方、ブラシノステロイドはオーキシンとは異なる、独特の作用機構を有していると考えられている。応用にあたっては、他の生育調節剤には見られないユニークなものがあり、それについては次項で紹介することにする。

3. 応用研究例

1) 総論

ブラシノステロイドの応用研究は、天然型であるブラシノライド、エピブラシノライド

(図-1(3))、及びそれらの合成アナログであるホモブラシノライド(図-1(4))を用いて行われている。しかもこれらは $10^{-5} \sim 10^{-1}$ ppm といった極めて低濃度で効果を示す例が多い。

ブラシノステロイドの応用面における特徴は、植物が生育環境から受ける種々のストレスによって生育が劣ようになった時に、それらのストレスに対して抵抗性を与えることである。ブラシノステロイドの投与によって高められることが示されているストレス耐性としては、(1)耐

冷性、(2)耐乾性、(3)耐塩性、(4)耐病性がある。さらには、人為的に与えられる農業に対する(5)薬害軽減効果があることもこれに含まれる。さらに興味深い性質として、植物体内で内在的に生育が不良な部位の成長を活性化させ、稔性を高める効果があることが、指摘されている。

一般的に、ブラシノステロイドを良好な生育状態にある植物に処理した場合には、得られる効果は低いように思われる。ブラシノステロイドの応用例は、単なる成長促進効果を期待して行うと言うよりは、こう言った生育不良状態にある植物体、あるいは植物組織の活性化を図って行われる例が、多く見うけられる。こういった性質は、実際の農業生産に対し、多大な恩恵を与えることになる。

ブラシノステロイドの応用が試みられている試験系は以下の通りである。

(1)発芽誘導、(2)初期生育促進、(3)結実、稔実の向上、(4)実の肥大促進。試験例については既に多くの総説が書かれている^{3-5, 10-15)}。それらに基づくと、発芽誘導および初期成長が促進されるものとして、イネ、コムギ、トウモロコシ、サツマイモ、ダイズ、バレイショ、トマト、ピーマン、ナス、キャベツ、ハウレンソウ、ニンジン、シュンギクがある。また結実、稔実の向上、実の肥大促進による増収効果の例として、イネ、コムギ、トウモロコシ、ダイズ、カンキツ、トマト、ピーマン、シュンギク、キュウリが挙げられている。穀類、野菜、果樹の分野において、広く応用の可能性があるのが見て取れる。次に、そのなかでも、特に実用化の意欲が注がれているように思われる、結実、稔実の向上について紹介する。さらに発芽促進活性に基づく寄生植物の駆除といった、竹内らによるユニークな試みについても紹介する^{15, 16)}。

2) 結実、稔実の向上

トウモロコシの絹糸抽出期にブラシノステロイドを処理することにより、穂の先端部の弱勢穎果の稔実の向上が認められ、これを利用した増収の可能性が示されている(図-2)。弱勢穎果の稔実の向上はイネやコムギにおいても報告されている。

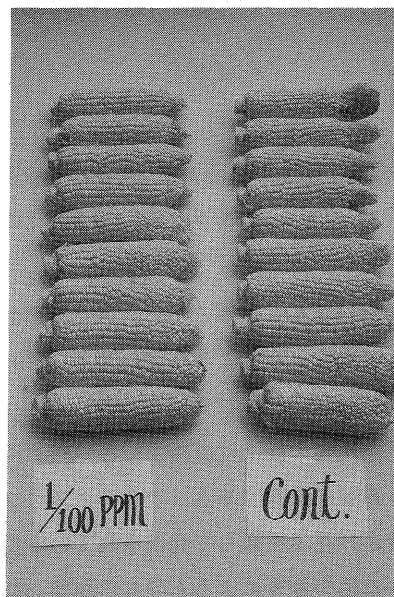


図-2 ブラシノステロイドのトウモロコシに対する効果

先端部の弱勢穎果の稔性の向上が認められる。
(禿博士の許可を得て掲載)

これらは受精効率の向上の結果とみることもできる。ブラシノライドはもともと西洋アブラナの花粉から発見されたことから、花粉に対してなんらかの生理作用を有していることが、期待されていた。現在のところ、花粉管の伸長促進¹⁷⁾と自家不和合性を軽減すること¹⁸⁾が報告されている。果樹類では、巨峰ブドウで有核果房生産において、無核果の混入を防ぎ果房品質を向上させる目的や(図-3)^{19, 20)}、ナシ²¹⁾、スモモ²²⁾、オウトウ²³⁾などで、他家受粉による

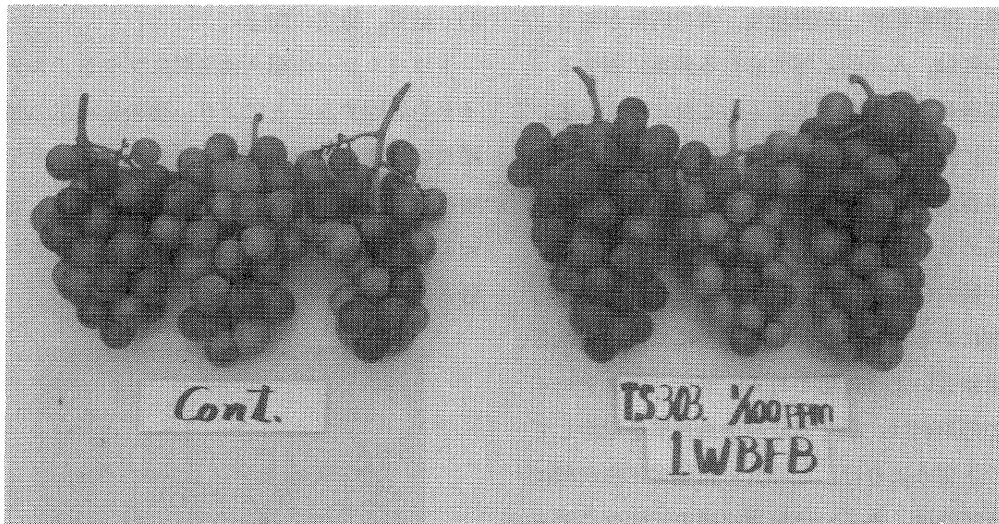


図-3 ブラシノステロイド (TS 303) のブドウ果実の有核化に対する効果

(禱博士の許可を得て掲載)

人工受精作業を省力するため、自家不和合性を低下させ虫媒のみによる結実の向上を目的とした実用試験も展開されている。

稔性、結実の向上は直接生産性の向上につながる、重要な課題である。ブラシノステロイドの活性が、花粉を通して発現されているのか、あるいは他の働きによるものなのかは、たいへん興味深い問題に思われる。この分野の生理学的研究の進展が望まれる。得られる結果は、農業生産の場において必ずや多大な貢献をすることになる。

3) 寄生植物の駆除

根寄生性の寄生植物は、作物等の根に寄生し、宿主の栄養分を搾取して、宿主に被害を与える。このような寄生植物は、発芽のために宿主植物から分泌される、発芽誘導物質を必要とする例が多い。発芽後は、吸器を宿主の根に接合し、養分を奪う。

一般にこういった寄生植物は、地下部で宿主と接合しているため、駆除が難しい。例えばナンバンギセル (*Aeginetia*) は、花茎が地上

に現れるまで、数カ月もの間宿主の根に寄生している。その間、刈り取りや除草剤など通常の手段で駆除することができぬまま、被害を与え続ける。

そこで宿主植物を作付ける前に寄生植物の発芽を誘導させる。発芽した寄生植物は、宿主に取り付くことができずに枯れてしまう。この、いわゆる自殺発芽 (suicide germination) を誘導することにより寄生植物を駆除することが可能になる。

ブラシノステロイドはナンバンギセルに対して、発芽誘導活性を有することが示されている。またストリガ (*Striga*) やヤセウツボ (*Orobanch*) といった寄生植物の発芽には、発芽誘導物質にさらされる前に、2週間ほど適切な水分条件下におかれる前処理 (コンデショニング) を必要とする。ブラシノステロイドはこのコンデショニングを促進する活性を有している (図-4)。植物によっては、ジベレリンにもコンデショニング促進効果が認められるが、これはブラシノライドの $1/1,000$ 以下の活性

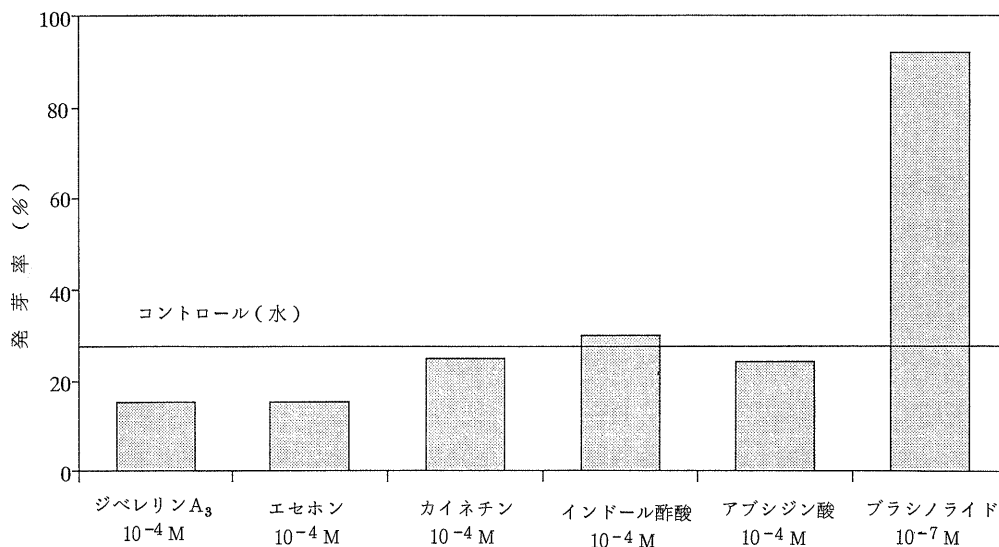


図-4 各種植物生育調節剤のストリガ種子コンデショニングに対する効果

(竹内教授の許可を得て掲載)

しか持たないことを考えると、実用上ブラシノステロイドに特異的な作用といってもよいようである。

ブラシノステロイドを単独、あるいは発芽誘導物質とともに用いることによって、寄生植物に自殺発芽を誘導し駆除する研究が進められている。寄生植物は、世界的に農作物に甚大な被害を及ぼしていることから、ブラシノステロイドの大きな寄与が期待されている。またブラシノステロイドは、非寄生性の雑草の発芽をも促進することから、一般的な雑草防除のための研究も展開されている。

4. 実用化の問題点

ポット試験における結果に基づいて、圃場におけるブラシノステロイドの応用研究が行われるようになってから、効果の持続性の短さが問題点として指摘されるようになった。これは植物体内への取り込みの早さと代謝、分解の早さに起因すると考えられている。

例えば開花時にブラシノライドを投与し、着果率を高める試験について考えてみる。圃場栽培においては、植物の成長速度のばらつきにより、開花期間が数日から数週間にわたることがある。ブラシノステロイドの効果が、開花期間全体に持続することが望ましいのは、言うまでもない。しかしながら、天然物であるブラシノライドの効果は、処理当日に開花した部位にのみ有効である例が、トマトで示されている²⁴⁾。他の試験例でも、天然物であるブラシノライドは一般に即効性であり、処理直後に高い効果を示す一方で、日数が経つに連れ無処理区との差が小さくなっていくことに問題があった。

植物ホルモンが生育調節剤として用いられる場合、天然物として存在する形で用いられる例は、ジベレリンが揚げられるが、まれである。多くの場合は、工業的に調製が容易で、しかも天然物よりも効果発現の持続性が長く、使用しやすい合成アナログの形で使用されている(オーキシンのエチクロゼート、サイトカイニンの

ベンジルアミノプリン, エチレンのエテホン)
2)。ブラシノステロイドにおいても, この様な
合成化合物の開発が望まれていた。

5. TS 303とその応用研究例

数年前に高津戸らによって合成された, ブラシノステロイドのアナログである“TS 303”(図-1(7))が実用化のための化合物として選定されている²⁶⁾。TS 303は, 植物体内で5~10日を経て活性を発現し, その後, 10~20日間にわたって活性を発現する。この遅効性は, 先に述べたブラシノステロイドの実用化における問題点を克服できる特性であると考えられる。TS 303の合成は, これも代表的な植物ステロールであるスチグマステロール(図-1(6))から, 7工程により, 20%の収率で行われる。合成と精製過程の簡便化により, 安定かつ安価に供給されることが可能になった。また TS 303は活性発現に時間がかかるために, 1~2日間で活性検定するバイオアッセイでは活性を示さないことは, 特筆すべきである。

すでに, TS 303を用いた圃場試験が行われている。TS 303の効果としては, イチゴの花数や花序の増加, カンキツの花数減少効果, また結実向上効果として, イネ, トウモロコシ, ブドウ, ナシ, スモモ, オウトウ, カキ, イチゴが報告されている²⁶⁾。

さらに最近, ブラシノステロイドに次いで, 植物ホルモンの一つに加えられたジャスモン酸にも, 低温など環境障害等のストレスに対して植物の耐性を高める効果があることが認められるようになった。ブラシノステロイドの場合と同様に合成アナログである“PDJ”(図-1(8))が生育調節剤として選抜されている。ストレス耐性におけるブラシノステロイドとジャ

スモン酸の作用の相乗効果が期待され, TS 303とPDJの混合剤“TZN 303”の実用化試験も進められている²⁶⁾。

6. あとがき

ブラシノステロイドはTS 303という合成アナログの開発により実用化の見通しが出てきた。さらにジャスモン酸やオーキシンなど他のホルモンとの相乗効果を利用した利用法も開発されつつある。ブラシノステロイド欠損の突然変異体の発見により, 内生に存在するブラシノステロイドも植物の生長制御に深く関与していることが明らかになった。他のホルモンに見られるように, ブラシノステロイドにおいても生合成阻害剤や抗ホルモン剤の開発による, 生育調節剤としての広がりが期待される。

7. 謝 辞

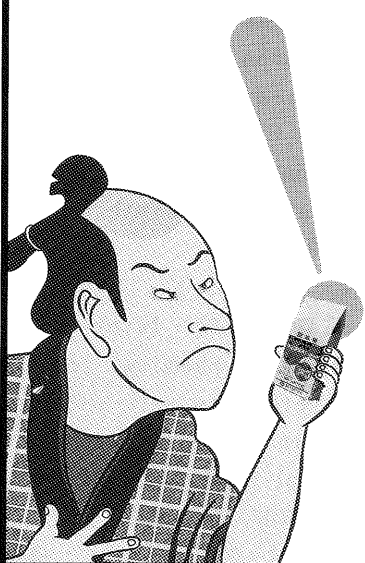
寄生植物の駆除については宇都宮大学の竹内安智教授の, またTS 303の応用例に関しましてはバル企画の禿泰雄博士のデーターを引用させていただきました。また禿博士には, 本論をまとめるにあたり, 多くの試料を提供していただきました。厚く御礼申し上げます。

引 用 文 献

- 1) 腰岡政二(1992): 野菜における生長調節剤の利用の現状と今後の課題。植調 26 (4), 7-13.
- 2) 禿 泰雄・椋木伸幸・野口勝可・高原利男・高辻豊二・鈴木邦彦・腰岡政二・近内誠登・渡辺利道・長尾精文(1995): 植物成長調節剤総覧。植物の化学調節 30, 197-224.
- 3) 竹松哲夫・竹内安智・古口正巳(1985): 新しい植物調節剤ブラシノステロイド類の生理作用と農業および生物生産への利用。植調 18 (12),

- 2-15.
- 4) 竹松哲夫・竹内安智・崔 忠惇 (1986): 不良環境下におけるイネの生育阻害とブラシノライド類による予防. 植調 20 (8), 2-12.
 - 5) 佐合隆一 (1989): ブラシノステロイドの作用と農業への利用. 植調 23 (4), 27-36.
 - 6) Grove M.D., Spencer G.F., Rohwedder W.K., Mandava N., Worley J.F., Warthen J.D., Steffens G.L., Flippen-Anderson J.L. and Cook J.C. (1979): Brassinolide, a plant growth promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. Nature 281, 216-217.
 - 7) Sakurai A. and Fujioka S. (1993): The current status of physiology and biochemistry of brassinosteroids. Plant Growth Regulation 13, 147-159.
 - 8) Clouse S.D. (1996): Molecular genetic studies confirm the role of brassinosteroids in plant growth and development. The Plant Journal 10, 1-8.
 - 9) Nomura T., Nakayama M., Reid J.B., Takeuchi Y. and Yokota T. (1997): Blockage of brassinosteroid biosynthesis and sensitivity causes dwarfism in garden pea. Plant Physiology 113, 31-37.
 - 10) 浜田虔二 (1985): ブラシノライドの農業分野への応用. 雑草とその防除 22, 18-23.
 - 11) 藤田文雄 (1985): ブラシノステロイドの農業利用への期待. 化学と生物 23, 717-725.
 - 12) 禿 泰雄・高津戸 秀 (1988): ブラシノステロイドの実用化研究の現状と問題点. 植物の化学調節 23, 142-150.
 - 13) 藤田文雄 (1988): ブラシノステロイドの作用機構と利用技術. 農業技術 43, 19-24.
 - 14) 高津戸 秀・二谷文夫 (1990): ブラシノステロイド: 化学, 生理作用及び農業への利用. 油化学 39, 15-23.
 - 15) 竹内安智 (1992): ブラシノステロイドの生理作用と利用に関する研究. 植物の化学調節 27, 1-10.
 - 16) Takeuchi Y., Omigawa Y., Ogasawara M., Yoneyama K., Konnai M. and Douglas Worsham A. (1995): Effects of brassinosteroids on conditioning and germination of clover broomrape (*Orobancha minor*) seeds. Plant Growth Regulation 16, 153-160.
 - 17) Sasse J.M., Yokota T., Taylor P.E., Griffiths P.G., Porter Q.N. and Cameron D.W. (1992): Brassinolide-induced elongation. In: Karssen C.M., van Loon L.C. and Vreugdenhil D. (eds.) Progress in Plant Growth Regulation, 319-325.
 - 18) Lee J.M., Baek N.K., Lee C.W. and Yu I.W. (1990): Interaction between CO₂ and chemical treatment on overcoming self-incompatibility in cruciferous crops. International Horticultural Congress, XXIII, 447.
 - 19) 平田尚美・松井弘之・小原 均 (1994): 財団法人 日本植物調節剤研究協会編 平成6年度落葉果樹関係除草剤・生育調節剤 試験成績集録, 484-485.
 - 20) 武井和人・桜井健雄・湯沢美恵 (1994): 財団法人 日本植物調節剤研究協会編 平成6年度落葉果樹関係除草剤・生育調節剤 試験成績集録, 488.
 - 21) 平田尚美・松井弘之・小原 均 (1994): 財団法人 日本植物調節剤研究協会編 平成6年度落葉果樹関係除草剤・生育調節剤 試験成績集録, 486-487.
 - 22) 富田 晃・山内一恵・遠藤 久 (1994): 財団

- 法人 日本植物調節剤研究協会編 平成6年度
落葉果樹関係除草剤・生育調節剤 試験成績集
録, 489-490.
- 23) 佐々木恵美・佐藤孝宣(1996): 財団法人 日
本植物調節剤研究協会編 平成8年度 落葉果
樹関係除草剤・生育調節剤 試験成績集録,
816-817.
- 24) Kamuro Y. and Takatsuto S.
(1991): Capability for and pro-
blems of practical uses of bra-
ssinosteroids. In: Cutler H.G.,
Yokota T. and Adam G. (eds.)
Brassinosteroids, 292-297 Ameri-
can Chemical Society, Washing-
ton D. C.
- 25) Takatsuto S., Kamuro Y.,
Watanabe T., Noguch T. and
Kuriyama H. (1996): Synthesis
and plant growth promoting
effects of brassinosteroid
compound TS303. Proceedings of
the Plant Growth Regulator
Society of America 23, 15-20.
- 26) 竹内安智・禿 泰雄(1997): ブラシノステロ
イドおよびジャスモン酸の生理作用と実用化研
究の現状. 植物の化学調節 32 (掲載予定).



こりやい~や、軽くて楽だ!

省カタイプ・10アール当り

1キロ散布



少量化で省力化。

初・中期一発処理除草剤

フジクラス® 1キロ粒剤

フジクラス普及会
デュボン株式会社
ゼネカ株式会社
事務局
日本農薬株式会社
東京都中央区日本橋1丁目2番5号

芝生の造成と管理 — 芝草管理者のために —

眞木芳助／編集
B5判 定価20,000円

環境保全のための資源として芝生の需要が増している。本書
は芝生の造成から管理にいたる芝生づくりのすべてをゴルフ
場の例を中心に分かりやすく解説。

全国農村教育協会

〒110 東京都台東区台東1-26-6 (植調会館)
Tel. 03-3833-1821 Fax. 03-3833-1665