

ストックの生育・開花とジベレリン 生合成機能との関係

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

ジベレリン (GA) は、イネ馬鹿苗病菌 (*Gibberella fujikuroi*) の生産する毒素として単離・構造決定された物質であり、その後、広く高等植物に存在することが示された。GAは*ent*-ジベレラン骨格をもつ化合物と定義されており、現在、123種の同族体が天然型GAとして登録されている。その植物における生理作用は、伸長生長、種子発芽誘導、花芽分化等の重要な生理現象の制御であると考えられている。GAの生合成経路は、無傷植物やセルフリー系を用いた代謝・変換実験、生合成突然変異体の解析を通して、ほぼ全容が推定されている¹⁾。

栄養生長から生殖生長への移行は、植物の発育における重要な段階である。長日植物および低温要求性植物の中には、非誘導条件下でGAの投与により生殖生長への移行が起こるものが多い^{2, 3)}。それゆえ、GAは、長日植物および低温要求性植物の抽台、開花と密接な関係があると考えられている。

ストック (*Matthiola incana* R. Br.) は、南ヨーロッパ原産のアブラナ科の草本植物であり、重要な花き園芸作物である。その開花生態については、Post⁴⁾ により、開花のためには低温が必要であることが初めて明らかにされた。その後、温度、日長反応を中心とした環境要因に対する開花反応について検討され、ストックは低

温要求性の量的長日植物であることが明らかにされた^{4, 5, 6, 7, 8)}。我が国で栽培されているいくつかの品種群の開花生態については、坂西・福住⁹⁾、藤田ら^{10, 11, 12, 13)} により詳細に検討され、花芽分化可能な限界高温が、極早生種では23～25℃、早生種では18～23℃、中生種では15～18℃、晩生種では13～15℃であることが明らかにされた。また、花芽分化に必要な低温要求量は晩生品種ほど多いことが明らかにされた。低温が満たされない場合には、伸長生長が停止し、高所でロゼット型の生育形態を呈する。なお、低温要求性の量的長日植物であるストックの開花が、GAを処理することにより促進されることは古くから知られている^{9, 14, 15, 16)}。しかし、その詳細は明らかでない。

ここでは、我々の行っているストックの生育・開花とGA生合成機能との関係および植物成長調節剤による生育調節について、晩生品種「晩麗」を供試して行った結果を中心に紹介したい。

2. ストックの内生GA生合成経路

ガスクロマトグラフィー／質量分析 (GC/MS) により、ストックの茎葉部および花らい部から、内生GAとして13位の水酸化された5種類、GA₁, GA₈, GA₁₉, GA₂₀, GA₅₃および13位が水酸化されていない6種類、GA₄, 3-*epi*-GA₄, GA₂₄, GA₃₄, GA₃₇, GA₁₁₂を同定した¹⁷⁾。これらの存在から、ストッ

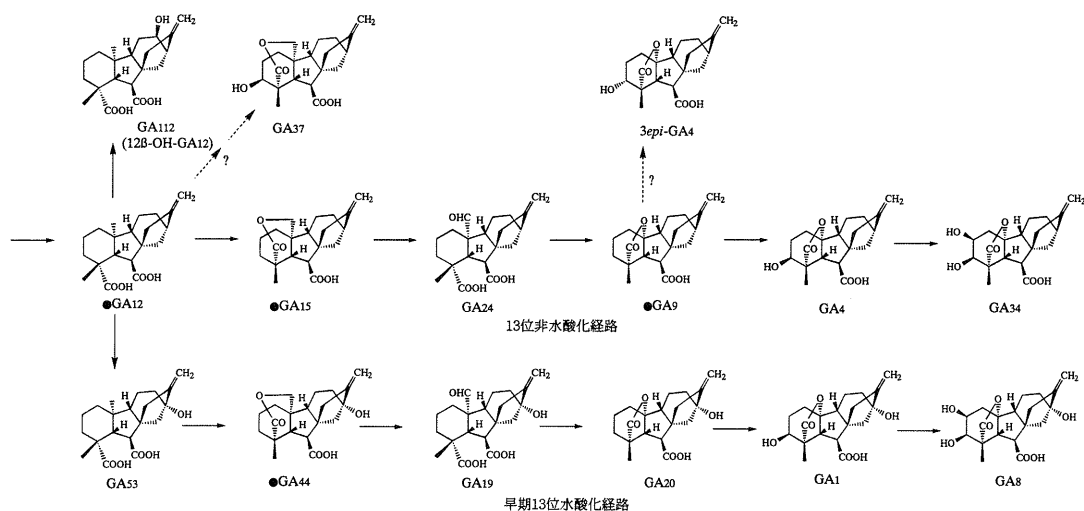


図-1 ストックの茎葉および花らい部における推定GA生成経路
(●: 存在が予想されるGA)

クの茎葉部および花らい部では早期13位水酸化経路および13位非水酸化経路の2経路が主に機能していることが推定された(図-1)。いくつかの植物においては, GA_1 が早期13位水酸化経路上の, GA_4 が13位非水酸化経路上のそれぞれ活性型GAであることが示されている^(18, 19)。

3. 花芽分化におけるGAの必要性

処理区	花芽发育段階								
	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Control						●●●●	●●●●		
UCZ	●●●●								
10°C UCZ+GA ₄ 0.05μg					●●●●				
UCZ+GA ₄ 0.5μg					●	●●●●	●●●●		
UCZ+GA ₄ 5.0μg							●●●●	●●●●	
Control	●●●●				●●●●				
UCZ	●●●●								
15°C UCZ+GA ₄ 0.05μg	●●●●								
UCZ+GA ₄ 0.5μg					●●	●●●●	●●●●		
UCZ+GA ₄ 5.0μg							●●●●	●●●●	

図-2 ‘晩麗’の花芽分化に及ぼすUCZ, GA_4 と温度の影響

ストックの花芽分化における活性型GAの必要性について, トリアゾール系GA生成阻害剤であるウニコナゾール (UCZ) を供試し, 内生GA濃度を著しく低下させて検討を行った。

花芽分化状況について図-2に示した。10°C処理区では, 対照区で100%の個体が花芽分化し, UCZ処理区では完全に花芽分化が抑制された。UCZ処理区への GA_4 処理により花芽分化が回復し,

GA_4 の0.05, 0.5, 5 μg 処理により, それぞれ100%の個体が花芽分化した。 GA_4 濃度が高いほど花芽の发育段階が進んでいた。葉分化節数については処理にかかわらず花芽未分化のものは約100節であった。花芽分化したのものについては GA_4 濃度にかかわらず

約75節であった。

15℃処理区では、対照区で33%の個体が花芽分化し、UCZ処理区では完全に花芽分化が抑制された。UCZ処理区へのGA₄の0.05 μg処理では花芽分化は回復しなかったが、GA₄の0.5, 5 μg処理により、それぞれ100%の個体が花芽分化した。GA₄濃度が高いほど花芽の発育段階が進んでいた。葉分化節数については処理にかかわらず花芽未分化のものは約100節であった。花芽分化したものについてはGA₄濃度が高いほど花芽分化節位が低くなった。

本試験の結果から、ストックの花芽分化はUCZ処理により抑制され、その抑制はGA₄処理により回復することが明らかになり、花芽分化における活性型GAの必要性が確認された。

本試験で供試した‘晩麗’の花芽分化のための活性型GAの必要量は、15℃で処理した場合より花芽分化適温の10℃で処理した場合に少なく、活性型GAへの感受性あるいは反応性が高くなった。ダイコンの抽台および花芽分化過程においても、低温処理により活性型GAへの感受性あるいは反応性が高くなることが示唆されている^{20, 21)}。我々の結果も、花芽分化のために必要な活性型GAに対する感受性あるいは反応性の発達が10℃付近で最も促進することを示唆するものと考えられる。また、この発達が10℃付近より温度が上昇するにつれ抑制されると仮定すると、花芽分化のための活性型GAの必要量が10℃で処理した場合に比較し15℃で処理した場合に多くなったことから、花芽分化のために必要な感受性あるいは反応性の発達程度が低いほど、高い活性型GA濃度を必要とするものと考えられる。

4. 数種GAおよびシクロヘキサジオン系化合物

の影響

GA₁₂アルデヒド以降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(PCa)、トリネキサパックエチル(TNE)がある。これらの阻害剤は2-オキソグルタル酸要求性酵素の触媒を阻害し、GA₁₂アルデヒド以降の酸化段階(7位の酸化, 20位の酸化, 3β位の水酸化, 2β位の水酸化段階)を阻害し、特に、GAの活性化機構である3β位の水酸化および不活性化機構である2β位の水酸化を阻害すると考えられている^{22, 23, 24, 25, 26)}。これらの阻害剤と生合成経路上に位置する各種GAおよび関連化合物の利用は、ストックの生育・開花におけるGA生合成機能の役割解明において有効な手段と考えられる。

そこで、数種GAおよびシクロヘキサジオン系化合物の影響について検討を行った²⁷⁾。

茎長の経時的变化を図-3に示した。対照区は処理開始後、8週目まで茎伸長を続け、その後、伸長が緩慢になり、高所ロゼット状の形態を示した。GA単独処理の影響をみると、茎伸長は2, 2-diMe-GA₄処理区において最も促進され、次いで、GA₄処理区であった。生育初期にGA₃およびGA₅処理区はやや茎伸長が促進されたが、GA₂₀, GA₁, GA₃およびGA₅処理区は対照区と同様の生育パターンを示した。PCa処理区は茎伸長が促進され、12週目まで茎伸長を続けた。PCa+GA₅処理区はPCa単独処理とほぼ同様の生育を示し、PCa+GA₄処理区はPCa単独処理区およびGA₄単独処理よりも茎伸長が促進された。TNE処理区は生育前期には茎伸長が抑制されたが、生育後期には促進され12週目まで茎伸長を続けた。TNE+GA₅処理区はTNE単独処理とほぼ同様の生育を示し、TNE+GA₄処理区はTNE単独処理よりも茎伸長が促進された。

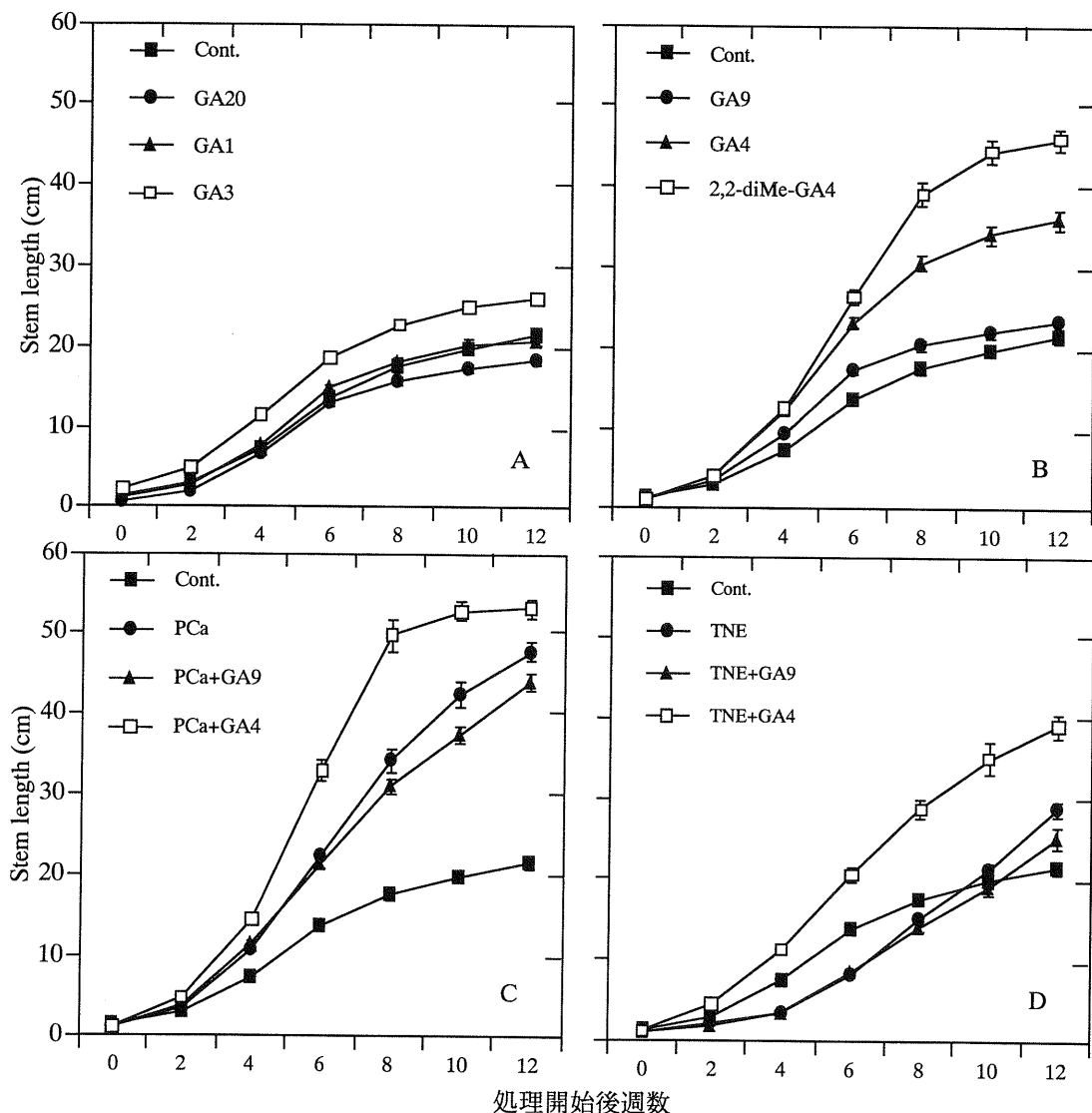


図-3 茎伸長に及ぼす数種GAおよび関連化合物の影響

数種アブラナ科植物では、生体内において13位の水酸化によるGA₁からGA₁への変換が確認されている^{28, 29, 30)}。このことは、GA₁はGA₁に変換後、活性を現す可能性を示唆する。しかし、ストックでは、13位の水酸化されていないGAが13位の水酸化されたGAよりも高い茎伸長活性を示した。この結果より、ストックの茎伸長を制御する主な活性型GAはGA₁であることが明らかになった。

また、GA₁に比較し、2,2-diMe-GA₁が、GA₁比較しGA₃が高い伸長活性を示したことは、生体内において2β位水酸化能が高いことを示唆している。2,2-diMe-GA₁は炭素骨格の2位にMe基を2個有し、GA₃は炭素骨格の1位、2位の間に2重結合を有するため、それぞれGA₁およびGA₁の不活性化機構である2β位の水酸化が起こりにくく、それらに比較し高い活性を示すものと推察される。また、PCa処理により2β位の水

酸化を触媒する酵素反応を阻害することにより GA_4 の効果が高くなることも生体内において 2β 位水酸化能が高いことを示している。

開花特性について表-1および写真-1に示し

表-1 ‘晩麗’の開花に及ぼす数種GAsおよび関連化合物の影響

処理区	総葉数		花芽分化率(%)	出らい日数
	Flowering	Non flowering		
Control	—	109.2±1.8	0	—
GA_{20}	—	112.4±1.3	0	—
GA_1	—	109.1±2.0	0	—
GA_3	—	108.2±2.3	0	—
GA_9	—	113.3±2.0	0	—
GA_4	64.1±1.4	112.9±3.5	58.3(54.2)	60.5±1.9
2, 2-diMe- GA_4	61.5±1.7	—	100 (95.8)	51.6±2.0
PCa	68.7±2.5	102.0	95.8(87.5)	63.0±2.5
PCa+ GA_9	85.7±3.1	101.0	95.8(62.5)	72.9±2.7
PCa+ GA_9	54.3±1.6	—	100 (100)	46.4±1.2
TNE	79.4±1.8	—	100 (62.5)	73.8±2.2
TNE+ GA_9	86.1±2.8	92.0	95.8(39.1)	71.9±3.0
TNE+ GA_9	68.8±2.3	—	100 (79.2)	67.6±2.4

GAs, PCaおよびTNEは10回(2回/週)処理; それぞれ総処理量 $10\mu g$, $20\mu g$ および $100\mu g$
調査は最初の処理から90日後, (): 出らい率



写真-1 開花に及ぼす各種GA関連化合物処理の影響 (左より, 対照区, GA_4 処理区, GA_4 +PCa処理区, GA_4 +TNE処理区, 2, 2-diMe- GA_4 処理区)

た。対照区, GA_{20} , GA_1 , GA_3 および GA_9 処理区は処理開始後90日目まで花芽未分化であった。 GA_4 処理区では, 58%の個体が花芽分化し, その他の処理区ではほぼ全個体が花芽分化した。花芽発育段階は, PCa+ GA_4 処理区で最も進み, 次いで, 2, 2-diMe- GA_4 処理区, PCa処理区, TNE+ GA_4 処理区, TNE処理区, PCa+ GA_9 処理区, TNE+ GA_9 処理区の順であった。なお, GA_4 処理区で花芽分化した個体の花芽発育段階は2, 2-diMe-G

GA_4 処理区とほぼ同様であった。この結果は, 茎伸長と同様に花芽分化も内生 GA_4 含量により制御されることを示唆し, 本試験の条件下において, 2β 位の水酸化機能を制御し, 内生 GA_4 濃度

を高めることにより花芽分化を促進できることが示された。

5. トリネキサバックエチル (TNE) 処理濃度の影響³¹⁾

茎長の経時的变化について図-4に示した。高濃度 ($10\mu g \times 10$ 回) 処理の場合, 処理を行って

いる期間, 茎伸長が抑制され, ストックにおいては 3β 位の水酸化より上流の生合成段階を強く阻害している可能性が示唆された。また, 高濃度処理区の生育後半および中・低濃度 ($1\mu g \cdot 0.1\mu g \times 10$ 回) 処理区では, 茎伸長が促進され, 3β 位の水酸化阻害能が低く, 2β 位の水酸化の

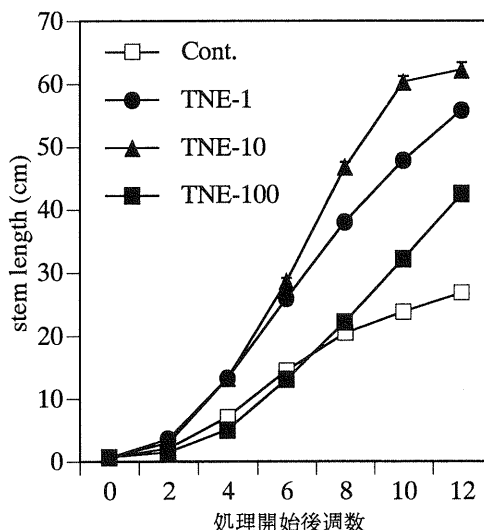


図-4 茎伸長に及ぼすTNE処理濃度の影響

みを阻害している可能性が推察された。内生GAの定量結果を表-2に示した。この結果は、前

した。対照区および低濃度処理区（1個体を除く）は、試験打ち切り時では花芽未分化であっ

表-2 内生GA濃度(ng g^{-1} fresh weight)に及ぼすTNE処理濃度の影響

処理区	GA濃度(ng g^{-1} fresh weight)					
	GA ₂₄	GA ₉	GA ₄	GA ₃₄	GA ₂₀	GA ₁
(first analysis)						
control	—	1.18	0.60	2.68	0.08	0.06
TNE-low	—	0.82	2.05	2.56	0.06	0.50
TNE-high	—	6.45	0.21	0.80	0.25	0.06
(second analysis)						
Control	1.15	1.48	0.89	3.04	0.08	0.05
TNE-low	0.53	0.59	1.82	2.43	0.04	0.03
TNE-high	5.33	6.84	0.38	0.60	0.20	N.D.

TNEは6回(2回/週)処理；0.6(low)あるいは60(high) $\mu\text{g}/\text{個体}$

述の推察を支持し、高濃度（10 $\mu\text{g}/\text{回}$ ）処理の場合、GA₂₄、GA₉濃度が著しく高くなり、GA₄、GA₃₄濃度が低くなったことから3 β 位の水酸化のみならず20位の酸化も阻害していることが明らかになった。また、低濃度（0.1 $\mu\text{g}/\text{回}$ ）処理の場合、GA₂₄、GA₉濃度が低く、一方、GA₄濃度が高くなり、かつ、GA₃₄濃度は低くなる傾向がみられたことから20位の酸化および3 β 位の水酸化は阻害せず、2 β 位の水酸化が阻害されることが示された。最近、2位の酸化酵素遺伝子をコードするcDNAがクローニングされ、GA₁からGA₃₄のみならずGA₃₄からGA₃₄-cataboliteへの変換（2位の酸化）も触媒することが示された³²⁾。TNE低濃度処理によりGA₃₄濃度がそれ程下がらなかったのは、GA₄からGA₃₄への変換と共にGA₃₄からGA₃₄-cataboliteへの変換が阻害され、GA₃₄が蓄積するためであると推察される。

開花特性について表-3および写真-2に示

表-3 ‘晩麗’の開花に及ぼすTNE処理濃度の影響

処理区	総葉数		花芽分化率(%)	出らい日数
	Flowering	Non flowering		
Control	—	113.3 $\pm$ 2.28	0	—
TNE-1	86.0	108.8 $\pm$ 1.70	8.3(0)	—
TNE-10	62.4 $\pm$ 1.04	—	100 (100)	54.6 $\pm$ 1.19
TNE-100	78.2 $\pm$ 1.59	—	100 (100)	77.1 $\pm$ 1.89

TNEは10回(2回/週)処理；それぞれ総処理量1 μg 、10 μg および100 μg 調査は最初の処理から90日後、()：出らい個体率

た。その他の処理区では全個体が花芽分化した。花芽発育段階は、高濃度処理区に比較し中濃度処理区で促進した。花芽分化した個体の開花節位は、中濃度処理区において高濃度処理区よりも低くなった。

このように低濃度処理区では茎伸長が促進されるものの

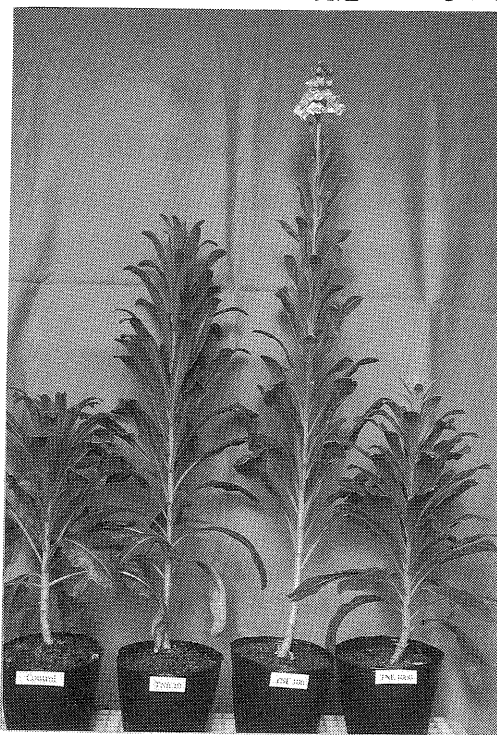


写真-2 開花に及ぼすTNE処理濃度の影響
(左より、対照区、1 μg 処理区、10 μg 処理区、100 μg 処理区)

花芽分化は促進されず、高、中濃度処理区で花芽分化が促進されたことは、低濃度では処理後2 β 位の水酸化が阻害されるものの、その持続効果は短く、生育後半には薬剤活性が低下し、

2 β 位の水酸化が進み、内生GA濃度が高、中濃度処理区に比較し低くなったためと推察される。

6. まとめ

上述のようにストックの茎伸長および花芽分化に対する主な活性型GAはGA₄であり、その合成および代謝機能の調節は生育制御の重要な役割を担っていることが明らかになった。また、花芽分化は活性型GA含量のみで決定されるのではなく、花芽分化のために必要な活性型GAに対する感受性あるいは反応性の発達が必要であることが推察された。さらに、我々のこれまでの試験から花芽分化に必要な低温要求と活性型GAに対する感受性あるいは反応性の発達の密接な関連が示唆されており、この点について、今後、さらに検討したいと考えている。

本研究で得られた知見を活用し、極早生から晩生の品種を供試し、PCa処理の実用場面への適用の可能性を検討した。その結果、夏まき作型において圃場条件下でのPCa処理による開花調節が可能であることが実証できた³³⁾。今回行った試験の処理条件・時期においては、開花促進効果、切り花品質の点から判断してPCa-10ppm処理が最も適当であると判断された。高品質の極早生品種が育成されている現在、本剤による開花調節は特に現在の極早生品種にはない特徴のある形質(花色等)をもつ早生から中生の品種への適用が有効と考えられる。なお、各地域での栽培や他の作型への適用については、その地域に適応した処理方法の検討が必要である。

参考文献

- 1) Hedden, P. and Y. Kamiya. (1997) *Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 48: 431-460.
- 2) Pharis, R. P. and R. W. King. (1985) *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36: 517-568.
- 3) Zeevaart, J.A.D. (1983) In: Crozier, A. (Ed), *The biochemistry and physiology of gibberellins*. Vol. 2. p.333-374. Praeger Scientific, New York.
- 4) Post, K. (1934) *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 33: 631.
- 5) Heide, O. M. (1963) *J. Hort. Sci.* 38: 4-14.
- 6) Kohl, H. C. (1958) *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 72: 481-484.
- 7) Poech, G. H. and A. Lourie. (1935) *Ohio Agr. Exp. Sta. Bul.* 33: 649-652.
- 8) Post, K. (1942) *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Bul.* 787: 1-70.
- 9) 坂西義洋・福住久代. (1968) *園学雑.* 37: 357-367.
- 10) 藤田政良. (1975) *和歌山農研報.* 5:11-19.
- 11) 藤田政良. (1978a) *園学雑.* 47: 209-216.
- 12) 藤田政良・西谷年生. (1978b) *園学雑.* 47: 217-226.
- 13) 藤田政良・西谷年生. (1979a) *園学雑.* 48: 213-223.
- 14) Lindstrom, R. S. et al. (1957) *Mich. Agr. Expt. Sta. Quart. Bul.* 39: 673-681.
- 15) 香川 彰. (1958) *岐阜大農研報.* 9:21-31.
- 16) 藤田政良・西谷年生. (1978c) *和歌山農研報.* 6:19-26.
- 17) Hisamatsu, T. et al. (1998) *Phytochemistry* 47: 3-6.
- 18) Phinney, B. O. and R.C. Spray. (1982). In: P. F. Wareing (Ed), *Plant growth substances*. p.101-110. Academic Press, London.

- 19) Nakayama, M. et al. (1991) J. Plant Growth Regul. 10: 115-119.
- 20) Nakayama, M. et al. (1995) Biosci. Biotech. Biochem. 59: 1121-1125.
- 21) Nishijima, T. et al. (1997) Plant Growth Regul. 21: 207-214.
- 22) Adams, R. et al. (1992). In: Karssen, C. M. et al. (Eds), Progress in plant growth regulation. p.818-827. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 23) Griggs, D. L. et al. (1991) Phytochemistry 30: 2513-2517.
- 24) Junttila, O. et al. (1997) Aust. J. Plant Physiol. 24: 359-369.
- 25) Nakayama, I. et al. (1990a) Plant Cell Physiol. 31: 195-200.
- 26) Nakayama, I. et al. (1990b) Plant Cell Physiol. 31: 1183-1190.
- 27) Hisamatsu, T. et al. (1999) Plant. 審査中
- 28) Koshioka, M. et al. (1995) Phytochemistry 38: 359-363.
- 29) Rood, S. B. and P. Hedden. (1994) Plant Growth Regul. 15: 241-246.
- 30) Zeevaart, J. A. D. and M. Talon. (1992) In: Karssen, C. M. et al. (Eds), Progress in plant growth regulation. p.34-42. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- 31) Hisamatsu, T. et al. (1999) Acta Hort. 印刷中
- 32) Thomas, S. G. et al. (1999) Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 96: 4698-4703.
- 33) Hisamatsu, T. et al. (1999) J. Japan Hort. Sci. 68: 540-545.



アグレボ (AgrEvo) は、"Agriculture (農業)" と "Evolution (進化・発展)" が結びついてきた名前です。

作物にやさしく、
スギナも枯らす。



速くて、しっかり。
パスタ

●作物にやさしいパスタ
パスタは作物体の他の部分に移行して影響が出たり、後にまで影響することはほとんどありません。
※パスタは非選択性ですので、作物の莖葉に飛散するとかかった場所に薬害を生じますので注意してください。

●なんでも枯らすパスタ
パスタはほとんどすべての雑草に効果できめん。スギナ、ツユクサなどの問題雑草にも優れた効果を発揮します。

●速く効く、長く効くパスタ
パスタは速く効いて、しかも長く効く。
く速くく長くという両方で満足できます。

●使いやすいパスタ
パスタは普通物、魚毒性はA類相当(原体)です。また、土壌微生物によりすばやく分解されるので、土や環境に影響の少ない除草剤です。

⑧: ドイツ ヘキスト社の登録商標

パスタ普及会 日本農薬(株)/日産化学工業(株)〈事務局〉アグレボ ジャパン(株) 〒107-0052 東京都港区赤坂4-10-33