

ワケギのりん茎形成・休眠と アブシジン酸との関係

野菜茶業研究所生育生理研究室 山崎 博子

1. はじめに

ワケギは古くから日本で栽培されてきた野菜であり、軟らかい肉質、新鮮な色、特有の香りを持つことから、酢味噌和え（ぬた）の材料あるいは薬味として珍重されている。ネギを母親に、シャロットを花粉親に持つ1代雑種であるワケギは不稔であり（田代，1984），りん茎によって繁殖する。主に長日条件で形成が誘導されるりん茎は休眠性を有するため，りん茎が形成されてから通常の栄養生長を再開するまでには一定の期間が必要となる。りん茎形成は次期の栽培における種球を獲得するための重要な現象である一方，葉菜として利用されるワケギにとっては商品価値を低下させる現象でもある。自然条件において，ワケギは4月中旬～5月上旬にりん茎を形成するが，りん茎形成後の初夏および夏期における生産は，収穫後間もない休眠状態のりん茎を種球として利用する必要があること，および高温長日の栽培条件のため，萌芽後短期間でりん茎が形成されるなどの理由から困難であり，りん茎形成および休眠はワケギの周年生産を妨げる要因となっている。

アブシジン酸（ABA）はもともとカバノキ属樹木の休眠芽を誘導する物質として発見され，その後，多くの植物の休眠現象との関連が検討されてきた。アラビドプシスなどの草本植物の種子休眠にABAが関与することを示す証拠は，

これまでに多数得られているが（Karssenら，1983；Neilら，1986；Le Page-Degivry・Garello，1992）。りん茎などの栄養繁殖器官の休眠制御におけるABAの関与は十分に証明されていない。著者はワケギのりん茎形成・休眠の生理機構の解明を目的とした研究を行ってきた。ここでは，ワケギの休眠およびりん茎形成におけるABAの役割について，これまでに得られた結果を紹介したい。

2. 休眠と内生ABA濃度の関係

栄養繁殖器官の休眠状態とABA濃度の関係については，グラジオラス，球根アイリス，タマネギ，ジャガイモなどで，休眠が深い時期にABA濃度が高い傾向が示されているが（塚本，1973；Isenbergら，1974；Suttle，1995）。これらのいくつかは機器分析の発達以前に得られた結果であり，定量の信頼性は十分に高いとはいえない。また，休眠状態の変化をデータとして示していない報告も多い。一般に，日本においてワケギは夏期をりん茎の状態で過ごし，秋に萌芽し，翌春に生長した地上部の葉鞘基部に新たなりん茎を形成するという生活周期を示す。著者らは，このような生活周期における葉鞘基部のABA濃度の変化を，りん茎発達程度および休眠状態の変化と並行して調査した（Yamazakiら，1995）。これらの試験において，りん茎発達程

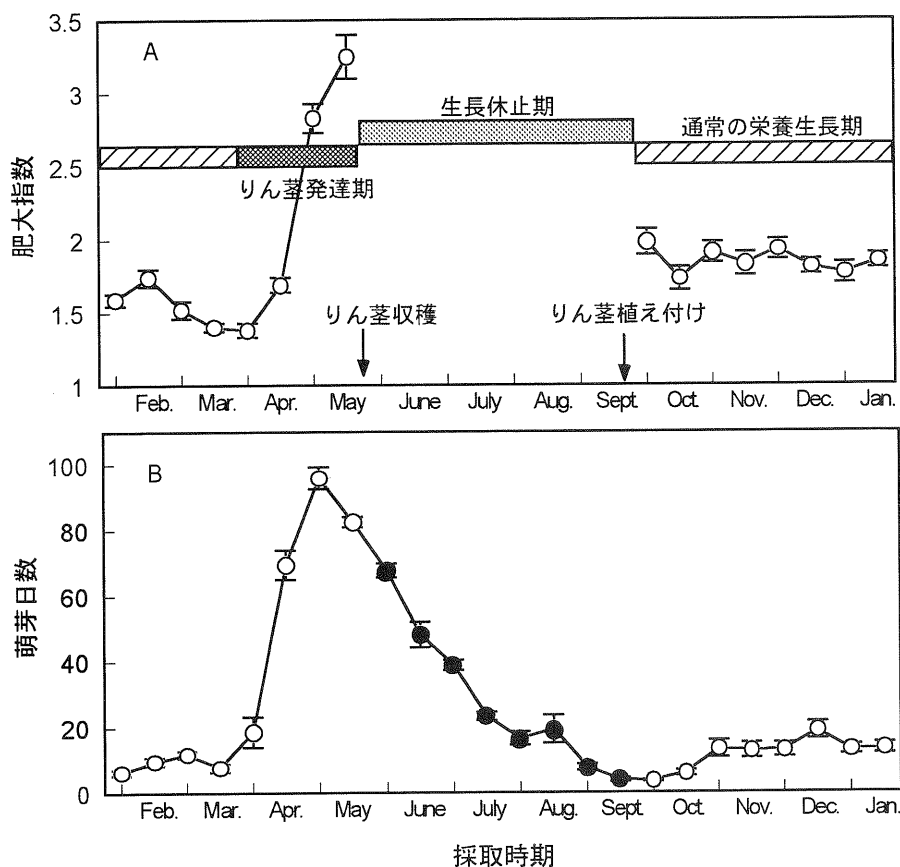


図-1 ワケギのりん茎発達(A)および休眠状態(B)の周年変化。りん茎発達および休眠状態の程度は、それぞれ肥大指数および萌芽日数によって評価した。○は圃場栽培期間、●はりん茎貯蔵期間を示す。縦線は標準誤差 (n=10, 肥大指数; n=16, 萌芽日数)。

度は、葉鞘基部の最大径を最小径で割った値である肥大指数で評価した。また、葉鞘上部と根を切除して植え付けた葉鞘基部に新葉の萌芽がみられるまでの所要日数を萌芽日数とし、これを休眠程度の指標とした。

ワケギの肥大指数は4月上旬から5月中旬にかけての急速に上昇し、この時期以外の肥大指数は2.0以下の低い値で推移した(図-1A)。肥大指数の変化から、ワケギの生活周期は、通常の栄養生長期(りん茎の植え付け~4月1日)。りん茎発達期〔4月1日~りん茎収穫(5月22日)〕およびりん茎形成後の生長休止期〔りん茎収穫(5月22日)~りん茎植え付け(9月17

日)〕に分けることができた。萌芽日数は4月1日から増加し、5月1日に最も長くなり、りん茎貯蔵期に漸減した(図-1B)。従って、ワケギは4月上旬に休眠状態に入り、5月上旬に最も深い休眠状態となった後、8月上旬頃までに徐々に休眠から覚醒すると考えられた。

ABA濃度はりん茎の発達とほぼ並行して上昇し、収穫直後に最高となり、その後のりん茎貯蔵期には、低下の傾向を示した(図-2)。萌芽日数のピーク(5月1日)とABA濃度のピーク(6月1日)には1か月のタイムラグが認められたが、ABA濃度の上昇期および低下期の大部分は、それぞれ萌芽日数の増加期および減少

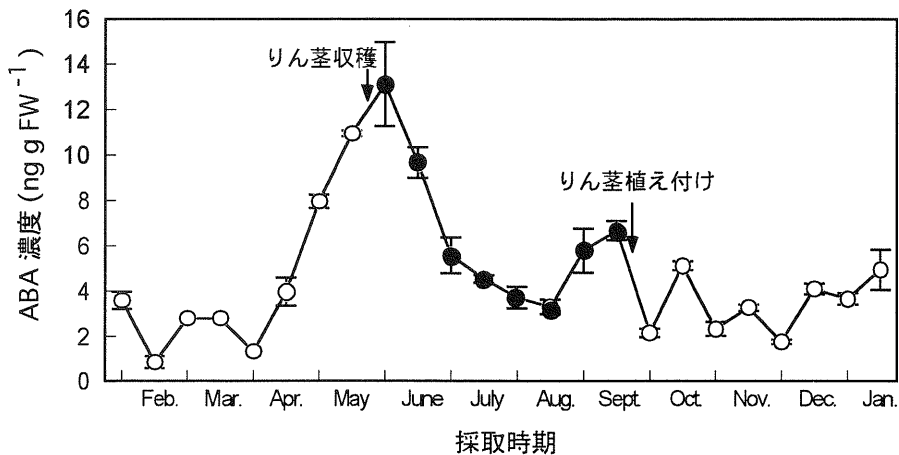


図-2 ワケギ葉鞘基部のABA濃度の周年変化。○は圃場栽培期間、●はりん茎貯蔵期間を示す。縦線は標準誤差 (n=3)。

期に相当し、休眠状態と葉鞘基部のABA濃度には密接な関係が認められた。同様の調査を品種を変えて行った試験でも、これと類似の結果が得られた (Yamazakiら, 2001)。

次に、ワケギポット苗をガラス室内の日長を制御した条件で育て、休眠状態とABA濃度の関

係を調査した (Yamazakiら, 1999a)。この試験では、葉鞘基部全体だけでなく、休眠との関連がより強いと推定される葉鞘基部内部の芽のABAも分析した。その結果、りん茎形成誘導条件 (長日) で生育させたワケギでは、葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度は、休眠が深くな

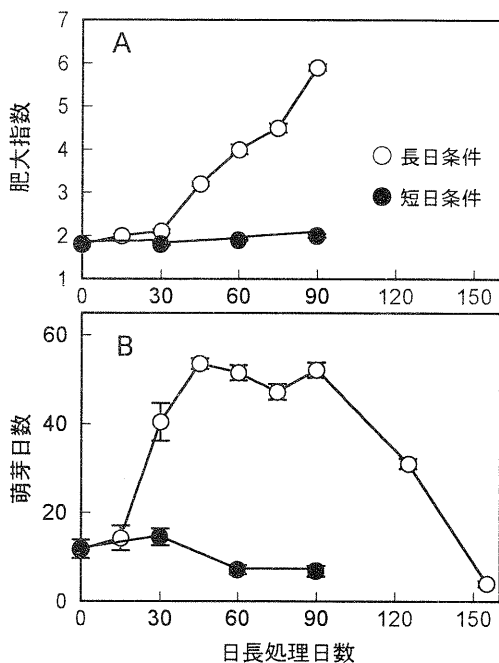


図-3 異なる日長条件下で育てたワケギの肥大指数 (A) および萌芽日数 (B) の変化。縦線は標準誤差 (n=8, 肥大指数; n=14, 萌芽日数)。

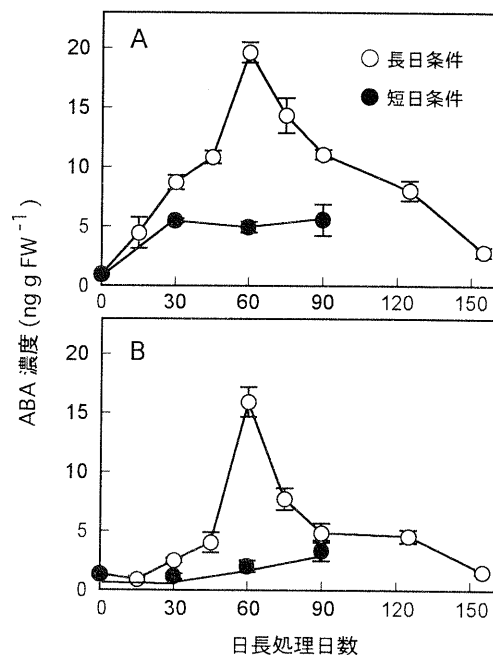


図-4 異なる日長条件下で育てたワケギの葉鞘基部全体 (A) および葉鞘基部内部の芽 (B) のABA濃度の変化。縦線は標準誤差 (n=3)。

る時期に上昇し、休眠の最も深い時期に最高となり、休眠覚醒期に低下した(図-3, 4)。りん茎形成非誘導条件下(短日)で生育させた場合には、葉鞘基部全体および内部の芽のABA濃度に大きな変化は認められず、その濃度は長日区に比べて低かった。前述のように、自然条件下でりん茎を形成したワケギでは、休眠の最深期はABA濃度のピークより1か月先行したが(図-2)、長日処理条件下での試験では、休眠の最深期とABA濃度のピークはほぼ一致した。

3. ABAおよびABA生合成阻害剤の処理が休眠に及ぼす影響

フルリドンはクロロシスを引き起こす除草剤の1種で、カロテノイド生合成経路におけるフィトエンからリコペンに至る不飽和化反応を阻害する(Sandmannら, 1992)。ABAは植物体中で主にカロテノイドを経由して合成されるため、フルリドンは植物の内生ABA濃度を低下させる作用をもつ(Moore・Smith, 1984)。これまでに、フルリドンを用いた実験によって、複数の植物種の休眠にABAが関係していることが示さ

れている(Le Page-Degivry・Garello, 1992; Kimら, 1994; Suttle・Hultstrand, 1994)。前述のように、ワケギの休眠状態と葉鞘基部のABA濃度には密接な関係が認められたので、休眠制御へのABAの関与をさらに明らかにするため、ABAおよびその生合成阻害剤フルリドンを用いた以下の試験を行った(Yamazakiら, 1999a)。

ワケギポット苗に120日間の長日処理を行い、長日処理開始後、定期的に採取した葉鞘基部に対してABA水溶液(0~500 μ M)への24時間の浸漬処理を行った。その結果、5 μ MのABA処理は萌芽に影響しなかったが、50 μ Mの処理は長日処理60および120日後に採取された葉鞘基部に対して萌芽遅延効果を示し、500 μ Mの処理はいずれの時期の葉鞘基部に対しても萌芽を遅延させた(図-5)。この結果が示すように、ABAにはワケギりん茎の萌芽を抑制する作用が認められた。しかし、同時に、萌芽遅延効果を示したABA処理によって、葉鞘基部内部の芽のABA濃度は内生レベルより極めて高くなることも明らかになった。外から与えたABAの効果およびその効果の持続性が低いことはしばしば報告され、その原因として、組織内への吸収性の問題および吸収されたABAが組織あるいは細胞内において作用部位以外の場所に遍在する可能性などが指摘されている(Blumenfeld・Bukovac, 1972; Cummins, 1973)。

ワケギポット苗にフルリドン水溶液(0~125 μ M)を土壌処理した後、長日条件下で生育させると、25および125 μ Mのフルリドン処理は、植物体各部位の内生ABA濃度を低下させ(図-6)、長日条件下で形成されたりん茎の萌芽を早めた(図-7)。これらの結果は、ワケギの休眠獲得にABAが必要であることを示している。フルリドンには葉のクロロシスを引き起こす作

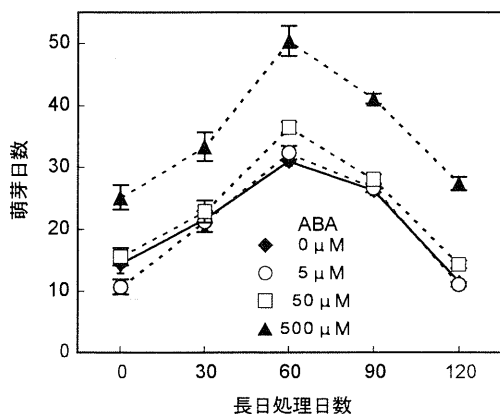


図-5 ABA処理および採取時期が葉鞘基部の萌芽に及ぼす影響。0~120日間長日条件下で育てたワケギ葉鞘基部を濃度0~500 μ MのABA溶液に浸漬した後、萌芽日数を調査した。縦線は標準誤差(n=28)。

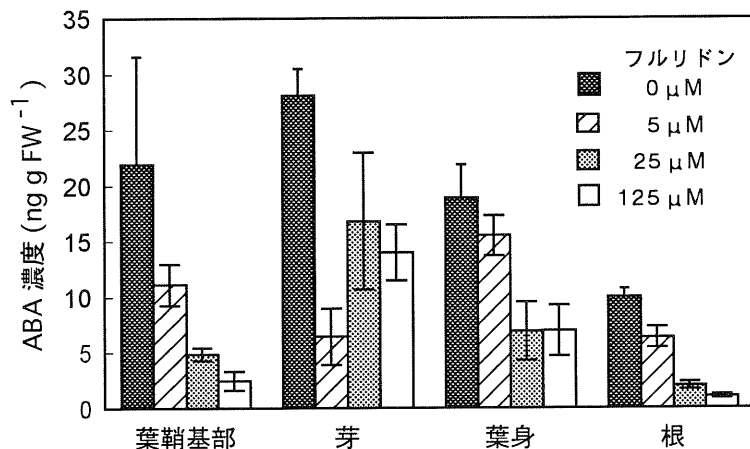


図-6 フルリドン処理がワケギの内生ABA濃度に及ぼす影響。フルリドン処理24日後に各部位を採取した。縦線は標準誤差(n=3)。

4. 休眠性の品種間差と アブシジン酸の関係

一般的なワケギ品種は休眠をもつが、ほとんど休眠をもたない品種もある。休眠性の異なる品種間の比較は、休眠制御におけるABAの役割解明に有効と考えられたので、休眠性および非休眠性品種のABA濃度およびABA処理に対する反応を調査し

用があり、本試験では、25 μM以上のフルリドン処理によって新葉にクロロシスが発生し、これが原因と考えられる葉鞘基部生体重の減少がみられた(データ略)。しかし、フルリドン処理は、“りん葉”(りん茎形成時に特異的に分化する葉身がほとんど伸長しない肥厚した葉)の分化には影響しなかったこと(データ略)、およびタマネギやニンニクでは、りん茎の大きさは休眠程度には影響しないこと(緒方, 1952; 高樹, 1979)などから、フルリドン処理による葉鞘基部生体重の減少は同処理による萌芽促進作用に直接関係しないと考えられた。

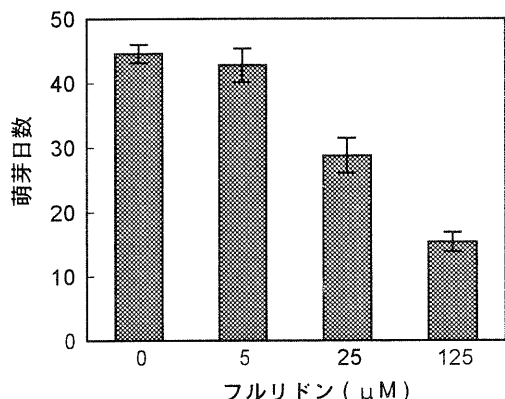


図-7 フルリドン処理が葉鞘基部の萌芽に及ぼす影響。フルリドン処理をしたワケギポット苗を長日条件下で38日間育てた後、葉鞘基部を採取して、萌芽日数を調査した。縦線は標準誤差(n=14)。

た(Yamazakiら, 1999b)。

りん茎発達期およびりん茎貯蔵期における‘木原晩生1号’(休眠性)および‘宜野座’(非休眠性)の休眠状態および葉鞘基部ABA濃度の変化を図-8に示した。‘木原晩生1号’では、萌芽日数のピーク(5月1日)とABA濃度のピーク(6月1日)には1か月のタイムラグが認め

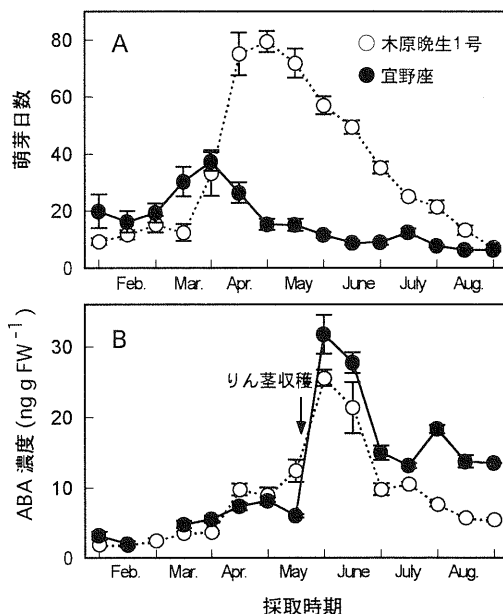


図-8 休眠性の異なるワケギ2品種の萌芽日数(A)および葉鞘基部のABA濃度(B)の季節変化。縦線は標準誤差(n=16, 萌芽日数; n=3, ABA濃度)。

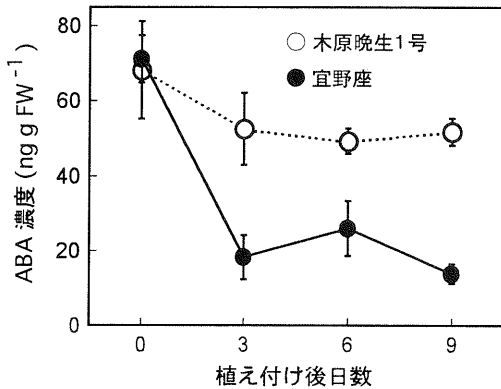


図-9 休眠性の異なるワケギ2品種のりん茎植え付け後のABA濃度の変化。縦線は標準誤差(n=3)。

られたが、ABA濃度の上昇期および低下期の大部分は、それぞれ萌芽日数の増加期および減少期に相当し、休眠状態と葉鞘基部のABA濃度には密接な関係が認められた。一方、'宜野座'は'木原晩生1号'に比べて一時的な浅い休眠しかもたなかったが、両品種のABA濃度の変化には大きな違いはなく、'宜野座'の葉鞘基部中のABA濃度は休眠状態と関連した変化を示さなかった。

'木原晩生1号'の休眠期に両品種のりん茎をバーミキュライトに植え付けると、りん茎内部の芽のABA濃度は、'木原晩生1号'では植え付け後ほとんど変化しなかったのに対して、植え付け後約7日で萌芽した'宜野座'では、植え付け3日後までに低下し、その後、低いレベルを保った(図-9)。従って、萌芽に適当な水分条件が与えられた場合のABA濃度の変化が、両品種

の萌芽の早晚に関係している可能性が考えられた。休眠状態にある'木原晩生1号'のりん茎においても、減圧下で強制的に吸水させることによって、りん茎中のABA濃度が低下し、萌芽が早まることが報告されている(Kuraishiら, 1989)。

'木原晩生1号'の休眠期および休眠覚醒期に両品種のりん茎をABA溶液へ浸漬処理をした結果、同処理はいずれの品種に対しても萌芽遅延効果を示した。しかし、萌芽遅延に有効なABA濃度は、'宜野座'より'木原晩生1号'の方が、また、'木原晩生1号'では、休眠覚醒期より

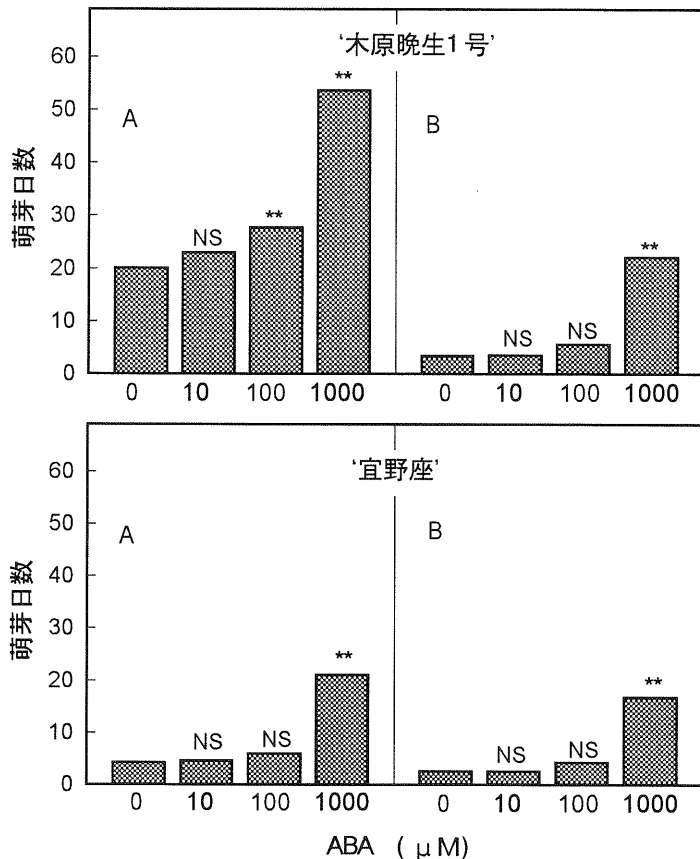


図-10 ABA処理および処理時期が休眠性の異なる2品種の萌芽に及ぼす影響。5月31日(A, 休眠期)および7月21日(B, 休眠覚醒期)にりん茎を濃度0~1000 μMのABA溶液に浸漬し、その後の萌芽を調査した。NSおよび**はDunnettの検定で0 μM区に対して、それぞれ有意差なしおよび1%レベルで有意差あり。

休眠期の方が低かった (図-10)。コムギの穎果発達期における胚のABAレベルには難発芽性品種と易発芽性品種間で大きな差はみられないが、難発芽性品種では易発芽性品種より低濃度のABA処理によって胚の発芽が抑制されることが報告されている (Walker-Simmons, 1987)。この結果は、種子発達過程における休眠の制御には内生ABAの量的な変化だけでなく、ABAに対する感受性の変化も影響することを示している。ABAに対する感受性が休眠状態によって異なることは多くの植物で報告されている (Corbineauら, 1991; Wangら, 1995)。本試験でも、ABAに対するワケギの感受性は、品種や休眠状態によって変化する結果が得られたことから、ワケギの休眠制御にはABAの量的な変化に加えて、ABAに対する感受性の変化も関係している可能性が考えられた。

5. りん茎形成におけるアブシジン酸の役割

複数の植物においてABAが休眠器官の形成を誘導する働きをもつことが報告されている (Kimら, 1994; Smartら, 1995)。ワケギのりん茎形成に付随して起こる休眠現象の制御にはABAが重要な役割を果たしていることが示されたが、りん茎形成の誘導に対するABAの関与については明らかではない。そこで、りん茎形成に対するABAの影響を調べるため、りん茎形成非誘導条件下 (短日) で生育させたワケギに対して、処理方法・濃度の異なる複数のABA処理を施した。これらの処理によって、葉鞘基部のABA濃度は通常の内生濃度よりも上昇したが、いずれの処理にも葉鞘基部の肥大あるいはりん葉の分化を促進する作用は認められなかった (データ略)。

6. おわりに

休眠状態と内生ABA濃度の関係、ABA処理の休眠への影響、および内生ABA濃度を強制的に低下させた場合の休眠への影響の3点から、ワケギの休眠制御におけるABAの関与を検討した。その結果、休眠状態と葉鞘基部のABA濃度との間には密接な関係が認められ、りん茎へのABA処理は萌芽を遅延した。さらに、フルリドン処理によって内生ABA濃度が低下したワケギでは、休眠の獲得が阻害されることも明らかとなった。これらの結果は、ワケギの休眠制御へのABAの関与を強く示唆するものである。一部の試験では、休眠制御にはABAの量的な変化に加えて、ABAに対する感受性の変化も関係している可能性が示された。一方、フルリドン処理による内生ABA濃度の低下はりん葉の分化には影響しなかったこと、およびりん茎形成非誘導条件下でのABA処理には葉鞘基部の肥大およびりん葉の分化を促進する作用は認められなかったことから、りん茎形成の誘導におけるABAの関与は小さいと考えられた。

タマネギでは実体は不明であるがりん茎形成を誘導する物質 “bulbing hormone” および/または抑制する物質 “anti-bulbing hormone” が存在し、これらがりん茎形成を制御するという考えが示されている (Heath・Holdsworth, 1948; Mita・Shibaoka, 1984)。本試験の結果では、ABAがワケギのbulbing hormoneであるという可能性は否定された。また、タマネギでは、インドール酢酸、エチレン、ジャスモン酸などについてもbulbing hormoneの可能性が検討されてきたが、いずれの物質についてもその可能性は否定されている (加藤, 1965; 寺分, 1967; Levy・Kedar, 1970; Lercari, 1983; Nojiriら, 1992)。ジャガイモの塊茎形成誘導物質として、

ツベロン酸が発見されたように (吉原・幸田, 1989)。ワケギやタマネギにbulbing hormoneが存在するとすれば, その物質は既存の植物ホルモンではなく, 未知の物質である可能性が高いと思われる。

引用文献

- Blumenfeld, A. and M. J. Bukovac. 1972. Cuticular penetration of abscisic acid. *Planta* 107: 261-268.
- Corbineau, A., A. Poljakoff-Mayber and D. Come. 1991. Responsiveness to abscisic acid of embryos of dormant oat (*Avena sativa*) seeds. Involvement of ABA-inducible proteins. *Physiol. Plant.* 83: 1-6.
- Cummins, W.R. 1973. The metabolism of abscisic acid in relation to its reversible action on stomata in leaves of *Hordeum vulgare* L. *Planta* 114: 159-167.
- Heath, O. V. and M. Holdsworth. 1948. Morphogenic factors as exemplified by the onion plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 2: 326-350.
- Isenberg, F.M.R., T.H. Thomas, M. Pendergrass and M. Abdel-Rahman. 1974. Hormone and histological differences between normal and maleic hydrazide treated onions stored over winter. *Acta Hort.* 38: 95-125.
- Karssen, C.M., D.L.C. Brinkhorst-Van der Swan, A.E. Breekland and M. Koorneef. 1983. Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Planta* 157: 158-165.
- 加藤徹, 1965, タマネギの球の形成肥大および休眠に関する生理学的研究. 第5報, 球の形成肥大と炭水化物, チッ素およびAuxin代謝との関係, 園学雑, 34: 187-195.
- Kim, K.-S., E. Davelaar and G.-J. De Klerk. 1994. Absciscic acid controls dormancy development and bulb formation in lily plantlets regenerated in vitro. *Physiol. Plant.* 90: 59-64.
- Kuraishi, S., D. Yamashita, N. Sakurai and S. Hasegawa. 1989. Changes of abscisic acid and auxin as related to dormancy breaking of *Allium wakegi* bulblets by vacuum infiltration and BA treatment. *J. Plant Growth Regul.* 8: 3-9.
- Le Page-Degivry, M.-T. and G. Garelo. 1992. In situ abscisic acid synthesis. A requirement for induction of embryo dormancy in *Helianthus annuus*. *Plant Physiol.* 98: 1386-1390.
- Lercari, B. 1983. The role of ethylene in photoperiodic control of bulbing in *Allium cepa*. *Physiol. Plant.* 59: 647-650.
- Levy, D. and N. Kedar. 1970. Effect of ethrel on growth and bulb initiation in onion. *HortScience* 5: 80-82.
- Mita, T. and H. Shibaoka. 1984. Effects of S-3307, an inhibitor of gibberellin biosynthesis, on swelling of leaf sheath cells and on the arrangement of cortical microtubules in onion seedlings. *Plant Cell Physiol.* 28: 1531-1539.
- Moore, R. and J. D. Smith. 1984. Growth, graviresponsiveness and abscisic-acid content of *Zea mays* seedlings treated with

- fluridone. *Planta* 162: 342-344.
- Neil, S. J., R. Horgan and A. D. Parry. 1986. The carotenoid and abscisic acid content of viviparous kernels and seedlings of *Zea mays* L. *Planta* 169: 87-96.
- Nojiri, H., H. Yamane, H. Seto, I. Yamaguchi, N. Murofushi, T. Yoshihara and H. Shibaoka. 1992. Qualitative and quantitative analysis of endogenous jasmonic acid in bulbing and non-bulbing onion plants. *Plant Cell Physiol.* 33: 1225-1231.
- 緒方邦安, 1952. 生鮮農産食品の貯蔵に関する研究, 第4報, 葱頭の貯蔵に関する研究, II. 葱頭鱗茎の大小と貯蔵性並びに貯蔵期間中に於ける代謝作用, *園学雑*, 21: 29-36.
- Smart, C. C., A. I. Fleming, K. Chaloupkova and D. E. Hanke. 1995. The physiological role of abscisic acid in eliciting turion morphogenesis. *Plant Physiol.* 108: 623-632.
- Sandmann, G., S. Kowalczyk-Schröder, H. M. Tatlor and P. Berger. 1992. Quantitative structure-activity relationship of fluridone derivatives with phytoene desaturase. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 42: 1-6.
- Suttle J. C. 1995. Postharvest changes in endogenous ABA levels and ABA metabolism in relation to dormancy in potato tubers. *Physiol. Plant.* 95: 233-240.
- Suttle J. C. and J. F. Hultstrand 1994. Role of endogenous abscisic acid in potato microtuber dormancy. *Plant Physiol.* 105: 891-896.
- 高樹英明. 1979. ニンニクの球形成と休眠に関する研究. *山形大学紀要 (農学)* 8: 507-599.
- 田代洋丞. 1984. ワケギの起源に関する細胞遺伝学的研究. *佐賀大農彙*. 56: 1-63.
- 寺分元一. 1967, タマネギの鱗茎形成に関する研究. 第3報. 葉鞘基部の肥大に及ぼす植物生長調節物質の影響. *園学雑*. 36: 306-314.
- 塚本洋太郎. 1973. 球根作物の休眠問題. *植物の化学調節* 8: 21-30.
- Walker-Simmons, M. 1987. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivars. *Plant Physiol.* 84: 61-66.
- Wang, M., S. Heimovaara-Dijkstra and B. Van Duijn. 1995. Modulation of germination of embryos isolated from dormant and non-dormant barley grains by manipulation of endogenous abscisic acid. *Planta* 195: 586-592.
- Yamazaki, H., T. Nishijima and M. Koshioka. 1995. Changes in abscisic acid content and water status in bulbs of *Allium wakegi* Araki throughout the year. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 64: 589-598.
- Yamazaki, H., T. Nishijima, Y. Yamato, M. Koshioka and M. Miura. 1999a. Involvement of abscisic acid (ABA) in bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki. I. Endogenous levels of ABA in relation to bulb dormancy and effects of exogenous ABA and fluridone. *Plant Growth Regul.* 29: 189-194.
- Yamazaki, H., T. Nishijima, Y. Yamato, M. Hamano, M. Koshioka and M. Miura. 1999b. Involvement of abscisic acid in bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki. II. A comparison between dormant and nondormant cul-

tivars. Plant Growth Regul. 29: 195-200.
Yamazaki, H., T. Nishijima, M. Koshioka
and M. Miura. 2001. Gibberellins do not
act against abscisic acid in the regula-

tion of bulb dormancy of *Allium wakegi*
Araki. Plant Growth Regul. (In press).
吉原照彦・幸田泰則. 1989. バレイショ塊茎形
成物質の生理と化学. 化学と生物 27: 53-58.

これから コレ!



ラウンドアップ ハイロード

**スギナも
根まで
枯らす**

**雨に
強い**

**使い方、
高い安全性は
今までどおり**

効果アップのひみつ

新・特許製剤により、活性成分の吸収量をアップ。吸収の速さもアップしたので、これまでと同じ使い方でも、むすかしい雑草にもよく効きます。さらに、散布後の雨にも強くなりました。

散布後3時間以上たったら大丈夫!

きちんと枯らすポイント

ラウンドアップハイロードは、一年生雑草には100倍、多年生雑草には50倍、スギナには25倍で散布してください。

●ラベルの記載以外には使用しないでください。●使用前にはラベルをよく読んでください。●本剤は小児の手の届く所には置かないでください。

日本モンサント株式会社 〒108-0073 東京都港区三田3-13-16 三田43森ビル

⑤:モンサントカンパニー登録商標

日本帰化植物写真図鑑

清水矩宏・森田弘彦・廣田伸七／編著 B6判 548頁 本体価格4,300円

●帰化植物630余種を1,700余点のカラー写真で紹介。飼料作物畑の雑草害と対策も解説

全国農村教育協会
http://www.zennokyo.co.jp

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL03-3833-1821 FAX03-3833-1665