

離層形成の制御機構

(カンキツにおける植物ホルモンの動態を中心に)

三重大学大学院生物資源学研究科 奥田 均

近年のウンシュウミカンの生産量は100万トン前後している。昭和30年代のピーク時の1/3以下である。このように生産量が低迷するなか、裏年なうえに天候不順だった平成18年度産ウンシュウミカンの価格は堅調に推移している事実と直面すると、価格決定における量の効果の重みが実感される。

生産調整も含めて結実管理の重要なパートナーである摘果剤にはこれまでNAA, エチクロゼート, エスレルなどが利用されてきた。いずれもオーキシシン, エチレンなどの植物ホルモン作用を期待したものであり、今後の開発もその延長線上にあるものと考えられる。そこで、本稿ではカンキツを対象にして植物ホルモンが離層形成を調節する機構に関して行われたこれまでの研究を整理した。

1. 離層の発達する過程

1) 離層の形成位置と落果の特徴

植物全体では離層が形成される部位は5箇所ある。葉では葉柄の基部、葉柄と葉身の境界、果実では果梗、果盤（果実と果梗の境界）、そして花柱の基部である。5つの離層は形成可能な時期が限定されるものもあれば、あまり限定されないものもある。果梗あるいは花柱の基部に形成される離層はその時期を逸すると決して形成されることはない。ハウスミカンで花柱脱

落期の夜間に暖房機が止まると花柱が落ちずに果実に残ったまま成長するのは、このことに象徴的な現象である。一方、果盤では離層は比較的形成されやすいため、収穫前落果がみられる場合がある。このような違いは離層周辺組織の木化度の違いと関連しているのかもしれない。

これら5つの離層のうち2つが落果に関わる。花柱脱落期を過ぎる頃、果梗内で離層が形成され一次落果が引き起こされる。この離層位置は周辺よりやや色が薄いことで識別できる。その後、この層は木化すると、もはやそこに離層は形成されることはない。ひきつづいて果盤内に離層が形成され、この離層によって二次の落果が引き起こされる（図-1）。その後、横径が約25mmを超えると落果はほぼ収束する。

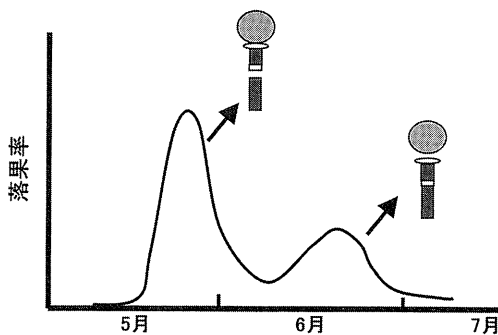


図-1 落果率の変化の例

2) 細胞レベルでみた離層の発達過程

落下に先行して形成される離層は図-2に示したような過程をたどって発達する。最初にみ

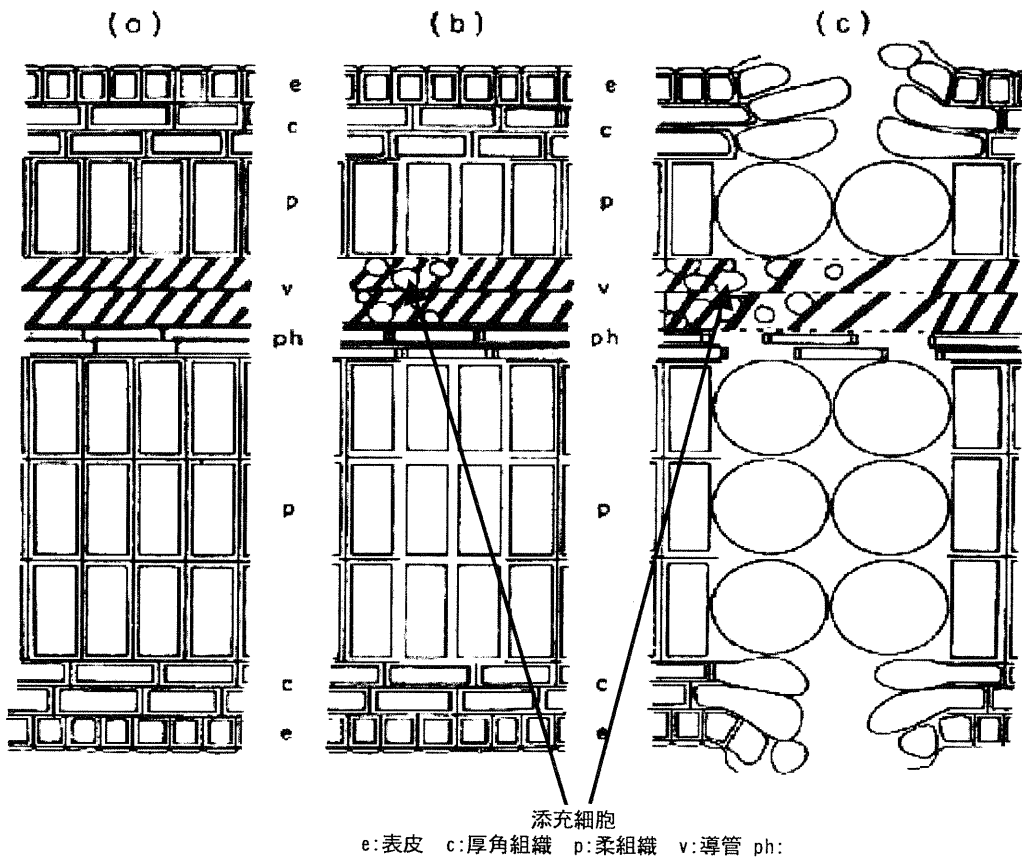


図-2 離層の発達過程(Sexton and Redshaw, 1981)

られる現象は数層にすぎない離層組織内の導管における添充細胞の発生と、引き続いて起きる篩管でのカロースの沈着である(b)。その結果、養水分の流れが悪くなり、これに呼応して加水分解酵素活性が高まる。そして、柔細胞の細胞壁(ミドルメラ)が加水分解されると、吸水により急速に肥大し、組織の崩壊に至る(c)。

2. 離層形成を促進する要因

1) 樹体要因と環境要因

樹は過剰に着果した果実を能動的に落果させる。また、環境要因(光不足、水ストレス、高温)はこれを促進することは周知の通りである。岡田・小中原(1985)は樹体要因・環境要因のいずれがウンシュウミカンの幼果の落果に影響

するか、一次と二次の生理落果それぞれについて解析した結果、一次落果には環境の影響は相対的に小さいこと、二次落果は気象条件などの環境要因が主に影響することを報告している。

落果の引き金を引く主役は異なるかもしれないものの、引き金をひかれた後に落果に向けた多段階の生理的な作用が連鎖しておこる結果、離層は形成されていくものと考えられる。この過程にはいくつもの図式が共存するものと思われる、過剰着果、水ストレス、高温により導かれる落果に適用される図式が必ずしも同じであるとは限らない。さらに、複数の図式がお互いに影響しながら同時に進行しているものと考えられ、各図式の解析を複雑にしていると思われる。

2) 生理的背景

以下にカンキツの落下に関して報告されている二つの図式について紹介する。一つは落果に関するものである。オーキシンの濃度勾配の維持が果実の保持に必要であり、その勾配がなんらかの刺激により乱されると落果が誘導されることを示唆している。もう一つは落葉に関するものである。落果と同様の機作であろう落葉が土壤乾燥により誘導されるまでをエチレン、ABAの協働作用として説明している。

(1) オーキシン濃度勾配と落果の関連

Addicott (1982) は、過去の研究を整理した結果に基づき落下におけるオーキシン濃度勾配説を提唱している。この説によると IAA 濃度が求基的に低下している状態のときには落下は起こらず、この勾配が乱されると落下が引き起こされると考えられている (図-3)。実際、カンキツ (清見) においても IAA の極性移動阻害剤である TIBA の処理位置を変えることで IAA の濃度勾配が変化する (図-4)。TIBA が離層の前 (果実側) に処理されると離層に IAA が蓄積するようになり果実から枝に向かった求基的な勾配が崩壊する。これに伴って、落果は促進された (図-5)。逆に、離層の後 (枝側) に処理されると離層での IAA の蓄積が起らないので求基的な勾配の崩壊は免れ、落果も抑制された (Okuda and Hirabayashi, 1998)。

また、ABA を処理した場合も同様に離層域で IAA が急増し、落果を促進する (Okuda, 1999)。そして、この処理により IAA が蓄積した離層を含む果梗からエチレンが発生していること、その後には落果は促進されることから、ABA 処理により離層に蓄積した IAA がエチレンを発生させ、その結果、落果が促進される可能性が示唆されている。この過程の最終段階にくるのはエチレンである。この他にもエチレ

ンは落下の主役の植物ホルモンとして登場する場合が多い。そこで、エチレンの役割について整理してみたい。

エチレンの作用

エチレンの落下への作用としてアンチオーキシンとしての働きがある。エチレンには (a) オーキシンの生合成の阻害や (b) 極性移動の選択的な阻害ならびに (c) アミノ酸やグルコースとの conjugate 形成を促進する作用を通じてオーキシンの落下抑制作用を阻害するものと考えられる。また、後述するように細胞壁の加水分解酵素の活性化にも関わっている。しかしながら、エチレン単独による落下促進作用は非常に弱く、その作用は ABA 存在下で顕著であることがワタ子葉由来のエキスプラントを使った実験で示されている (Suttle and Hulstrand, 1993: 高濃度エチレン下におかれたエキスプラントは 100% 落葉したのに対し、予め ABA の合成阻害剤である Norflurazon (NF) で処理された場合の落葉は 5% に過ぎなかった)。この結果は、エチレンの落下促進作用の前提条件に ABA の存在があることを示唆しており、上述の ABA 誘導による落果促進とも符合する。

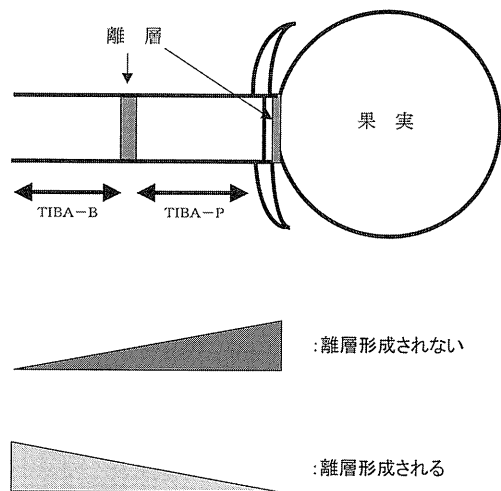


図-3 オーキシンの濃度勾配と落果

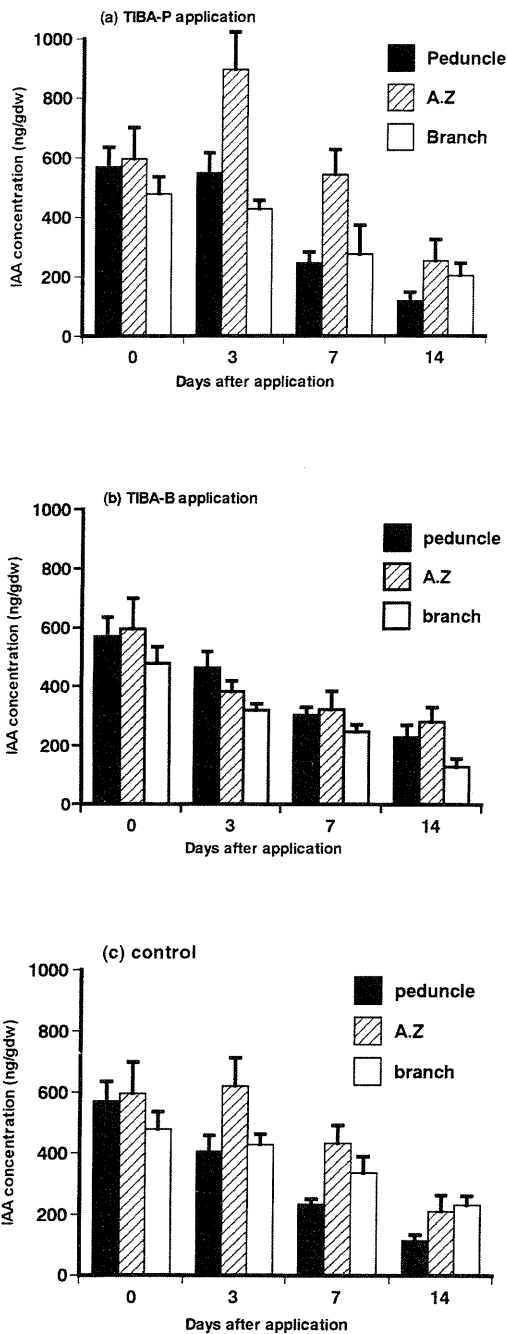


図-4 TIBAの処理位置とIAAの濃度勾配
TIBA-P処理: 図-3における離層より果実側の果梗に処理
TIBA-B処理: 図-3における離層より枝側の果梗に処理

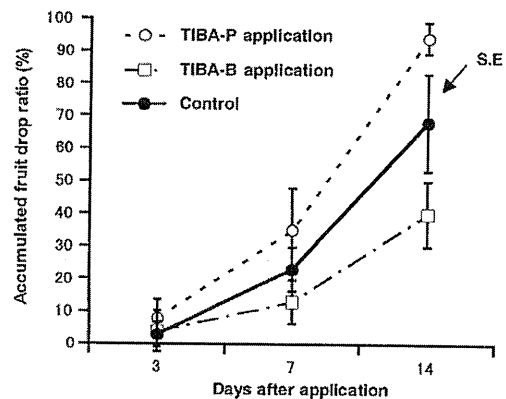


図-5 TIBAの処理位置による落果率の変化

(2) 水ストレスが誘導する落葉

Tudera and Primo-Millo. (1992), Gomezら (1996) はクレオパトラマンダリンを使って水ストレスが落葉を引き起こす過程を植物ホルモンレベルで説明している。

水ストレスによる落葉の特徴は、1) 落葉は水ストレス期間におこるのではなく、再灌水後に急速に発生する、2) 根の存在が不可欠である、の2点である。そこで、水ストレス期間と再灌水期間を時間軸に、作用が起こる葉とその作用の発現に不可欠な根を対象にして、葉、根中のエチレンとその前駆物質であるACC濃度が水ストレス期間ならびに再灌水後にどのように変化するか調査した。その結果、水ストレスは、根のACC蓄積を促し、そのACCが再灌水後に維管束系を通じて地上部に運ばれ、エチレンに酸化され、落葉を誘導するものと推測された。さらに、この図式で落葉誘導の道を開く根のACC蓄積にはABAの存在が不可欠なことがその合成阻害剤であるNF処理実験で確かめられている。これらの結果から水ストレスによる落葉は図-6のように要約されている。

3) 植物ホルモンによる加水分解酵素活性の調節

落果に関連する植物ホルモンの背景について

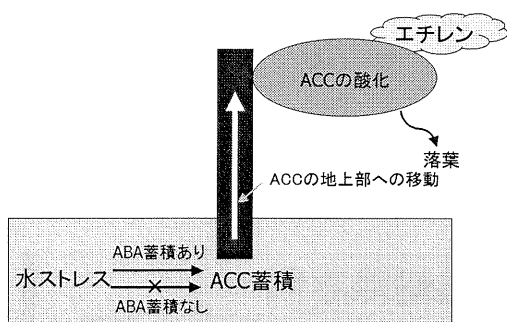


図-6 水ストレスが誘導する落葉の仕組み

述べてきたが、このような植物ホルモンの背景下で細胞壁が加水分解され、その後の吸水によって組織が破断されることは先に述べたとおりである。最後に、植物ホルモンと細胞壁の加水分解酵素の活性化に関する報告（70～80年代に多い）を簡単に整理しておく。

細胞壁はペクチンとセルロースで構成されており、ペクチンを加水分解するポリガラクトクロナーゼはオーキシンで活性が低下する（Goren et al., 1977; Huberman and Goren, 1979）。また、もうひとつの成分であるセルロースを分解するセルラーゼ、とくに離層形成に携わる細胞間隙に存在するセルラーゼはエチレンやABAで活性が増加し（Rasmussen, 1973; Sagee et al., 1980）、逆にオーキシンにより抑制される（Zur and Goren, 1977）。エチレンとABAが離層形成促進においてより直接的であることはこのことからよくわかる。

おわりに

以上は、自然落下あるいは何らかの刺激により落下がもたらされる複数の図式のほんの一部にしか過ぎない。今後も、まだ多くの異なる図式の存在が明らかになるであろうし、また既知の図式の補強・訂正もあるだろう。近年、落果の研究においても分子レベルの取り組みが盛ん

になされ、一方で植物ホルモンレベルでの研究蓄積も徐々にではあるが進んできている。離層形成を促す刺激の遺伝子レベルでの解釈から離層の物理的な破断に至る離層形成の全過程において研究が協調して進展し、これらの成果が統合されることが理解の躍進に重要である。

本稿は、植調33巻12号（1999年）ならびに今月の農業3月号（2001年）に掲載された内容を基に修正・加筆したものである。

引用文献

- 1) Addicott, F.T. 1982. Abscission. University of California Press, Berkeley.
- 2) Gomez-Cadenas, A.R. Tadeo, M. Talon and E. Primo-Milo. 1996. Plant Physiol. 112: 401-408.
- 3) Goren, R., M. Huberman and M.J. Jaffe. 1977. Proc. Inter. Soc. Citriculture. 2: 677-683.
- 4) Huberman, M. and R. Goren. 1979, F. Physiol. Plant. 45: 189-196.
- 5) 岡田正道, 小中原実. 1985. 静岡柑試報. 21: 1-8.
- 6) Okuda, H. and T. Hirabayashi. 1998. J. Hort. Sci. and Biotechnology. 73: 618-621.
- 7) Okuda, H. 1999. J. Hort. Sci. and Biotechnology. 74: 422-425.
- 8) Rasmussen, G. K. 1973. Plant physiol. 51: 626-628.
- 9) Sagee, O., R. Goren and J. Riov. 1980. Plant Physiol. 66: 750-753.
- 10) Sexton, R. and A.J. Redshaw. 1981. Ann. Bot. 48: 745-756.
- 11) Suttle, J.C. and J.F. Hulstrand. 1993.

- Plant Physiol.101: 641-646. 13) Zur, A. and R.Goren. 1977. Scientia.
 12) Tudera, D. and E. Primo-Millo. 1992. Hort.7: 237-248.
 Plant Physiol.100: 131-137.

水田初・中期一発処理除草剤

オーガス®

フロアブル



新発売

抵抗性雑草防除の本命!!

★ 日産化学工業株式会社
 〒101-0054 東京都千代田区神田錦町3-7-1 (興和一橋ビル) 03(3296)8141
<http://www.nissan-nouyaku.net/>

牧草・毒草・雑草図鑑

定価 2,940円
 (本体2,800円+税5%)

編著：清水矩宏・宮崎茂・森田弘彦・廣田伸七

B6判 288頁 カラー写真 800点

牧草・飼料作物80種、雑草180種、有毒植物40種を収録した畜産のための植物図鑑

発行／社団法人 畜産技術協会

販売／全国農村教育協会 電話 03-3839-9160 FAX 03-3839-9172