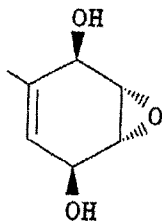


セオブロキシドによる塊茎・花芽形成誘導効果

旭川大学女子短期大学部* 吉原照彦

はじめに

植物の生活環は植物ホルモンを初めとする内生機能物質により制御されている。その現象の一つであるバレイショ塊茎形成のきっかけになる物質をバレイショ葉から単離し、その構造をツベロン酸(12-ヒドロキシジャスモン酸)グルコシドと決定した¹⁾。その後のツベロン酸の生合成研究の過程でセオブロキシドは発見された²⁾。セオブロキシドは糸状菌 *Lasiodiplodia theobromae* の代謝するシクロプロペン化合物で、その簡単な構造にかかわらずバレイショ塊茎形成誘導、アサガオ花芽形成誘導などに関係していることが明らかになった³⁾。



本稿では農業での利用を目的とした実験の結果について述べる。セオブロキシドの基礎研究については別の解説を参考にしていただきたい⁴⁾。

1. 環境要因とセオブロキシド

環境要因のうち、温度、日長について両者が制御された人工気象器内での実験について述べる。

1) 日長による制御

日長の変化によって誘導される植物の現象に花芽形成がある。短日植物はアサガオのようにいわゆる日が短くなって花芽形成を行いその後開花に至る。一方、日が長くなって花芽形成をおこなうホウレンソウは長日植物といわれる。そのいずれにも属しないのが中性植物である。日長は花芽形成のみならず貯蔵器官である塊茎形成も制御する。バレイショ、キクイモは短日条件で塊茎を形成する。

(1) バレイショ塊茎形成³⁾

発芽したバレイショ(品種:ダンシャク)からコルクボーラーで直径2cm、長さ2.5cmの1ヶの芽を含む円柱を切り出した。これをバーミキュライト2Lの入ったプラスチック植木鉢にいれ、25℃長日条件(明期14時間/暗期10時間, 14L/10D)で2週間育てた。その後1mM(142ppm)セオブロキシド溶液3mlを2日に1回、2週間葉面散布した。コントロールとして長日条件下(14L/10D)無処理のグループおよび塊茎形成誘導条件である短日条件(10L/14D)に移したグループに分けた。

*現在 セオブロキシド研究会
〒062-0034 札幌市豊平区西岡4条14丁目3-21
E-Mail:yosihara@chem.agr.hokudai.ac.jp

処理3週間後、塊茎を収穫した。その結果、長日条件では塊茎生成株は50%、生成塊茎は9個、総重量は1.6gに対し、セオブロキシドを散布するとそれぞれ93%、48個、26.2gになり非誘導日長条件下での塊茎形成の効果がみられた。しかし、その効果は短日処理にはおよばなかった。〔表－1〕

表－1 セオブロキシド葉面散布によるバレイショ塊茎形成効果
(品種：ダンシャク, 14鉢)

条件	塊茎形成 (%)	個数 (個)	総重量 (g)
長日, 無処理	50	9	1.6
長日, 処理	93	48	26.2
短日, 無処理	100	68	65.0

(2) アサガオ花芽形成³⁾

a 非誘導条件 (長日条件)

アサガオ (*Pharbitis nil*, 矮性品種：サンスマイル) 種子をピートモス / パーライト (2:1) 400mlの培土を用い、長日条件 (18L/6D) で33日間生育した。その後、1mM セオブロキシド溶液を葉面散布した区、長日条件で無散布の区及び短日条件 (10L/14D) に移した区の3区に分けた。各区20鉢を用いた。

表－2 セオブロキシド処理によるアサガオ (品種：サンスマイル) の花芽形成効果

条件	日数と花芽形成率
短日, 無処理	20日で100%
長日, 処理	20日で50% 33日で100%
長日, 無処理	77日で0%

その結果、短日条件に移すと20日で100%の株が花芽を形成した。長日条件下では77日経ても花芽は形成されなかったが、セオブロキシド処理により20日で50%、33日で100%の株が花芽を形成した。このことから、セオブロキシドは非誘導日長条件下でアサガオ花芽形成を誘導することが明らかになった〔表－2〕。

b 誘導条件 (短日条件)

アサガオ (*P. nil* 品種：ムラサキ) を長日条件 (18L/6D) 25℃に設定した人工気象器で生育した。播種33日後に6節と7節間の茎を切断し、短日条件 (10L/14D) に移した。1mM セオブロキシド溶液を実験終了の48日目まで隔日散布した。実験には各17鉢を用いた。

処理後25日目から46日までセオブロキシド処理の有無にかかわらず開花が見られた。セオブロキシド処理区では非処理区より早い時期に開花が観察されたが、後半37日目からその数は逆転した。合計花数は処理区で246個、無処理区で161個となりセオブロキシド処理により1.5倍になった。なお種子は処理区で120個、無処理区で80個得られた。以上のことから誘導条件下ではセオブロキシドはアサガオの花芽形成を早め、その数を増大する。その後の開花、種子結実までアサガオは正常に生育することが明らかになった〔表－3〕。

表－3 セオブロキシドによる誘導条件 (短日) でのアサガオ花芽形成効果 (品種：ムラサキ, 17鉢)

条件	処理後の日数と開花数						合計
	25～28	29～32	33～36	37～40	41～44	45～48	
処理	38	104	71	26	2	5	246
無処理	25	30	42	41	17	6	161

2) 温度による制御

バレイショ、アサガオなど一部の植物はその生活環を日長で制御されるが、ほとんどの植物は温度により大きく制御される。

(1) バレイショ塊茎形成

バレイショは低温植物であり塊茎形成には低温が必要である。非誘導条件である長日条件下でも15℃程度の温度を与えると塊茎を形成する。このことから、塊茎形成と温度の関係について調べた⁵⁾。発芽したバレイショからコルクボーラで円柱を切り出し、これをピートモス/パーライト(2:1)を培土に長日条件(18L/6D) 25℃で2週間育てた。その後、短日条件下[10L/14D]で温度を15, 20, 25, 30℃区にわけ生育した。

その結果、2週間後では低温である15℃で塊茎形成が見られた。4週間後は20℃, 25℃でも

塊茎形成がみられ塊茎数、総重量共に多くなった。しかし、30℃では塊茎形成、塊茎数、総重量は極端に落ちた〔表－4〕。このことから塊茎形成は低温(15℃)で始まるが、その後の塊茎肥大は20℃, 25℃で頻繁に行われ、一方、高温[30℃]下では塊茎形成はされにくい。

塊茎形成が誘導され難い高温下でのセオブロキシドの効果について調べた⁶⁾。バレイショ円柱を12鉢のポットエース培土に植え、まず、25℃に温度を設定し、長日条件(18L/6D)で育てた。ダンシャクは4週間、農林1号は2週間後、ストロンが形成されたので30℃の短日条件(10L/14D)に移した。隔日に2週間1, 5, 10mMセオブロキシド溶液を葉面散布した。セオブロキシド処理後5週間で収穫した。

その結果、ダンシャクでは無処理のときは塊茎形成率92%, 収量29.8gであるが5mMで100%の塊茎形成率を示し、収量も149.3gであった。また、1及び5mMでは平均塊茎重量も大であった。農林1号でも同様な結果となった。これらの結果セオブロキシドは塊茎が形成され難い高温下(30℃)でも塊茎形成を誘導し、その濃度はダンシャクで5mM, 農林1号で1mMが効果的であることが明らかになった〔表－5〕。

表－4 異なる温度でのバレイショ塊茎形成
(品種：ダンシャク, 4鉢, 短日条件, 4週間)

温度(℃)	塊茎形成率(%)	塊茎数(個)	総重量(g)
15	100	11	10.67
20	100	13	28.73
25	100	13	26.88
30	75	7	5.55

表－5 セオブロキシドによる高温下(30℃)でのバレイショ塊茎形成効果(12鉢)

品種	濃度(mM)	塊茎形成率(%)	収量(g)	平均塊茎重量(g)
ダンシャク	0	92	29.8	1.71
	1	100	101.9	6.35
	5	100	149.3	6.83
	10	100	90.7	3.65
農林1号	0	50	8.9	1.48
	1	50	18.9	3.15
	5	92	38.2	2.39
	10	100	24.2	1.42

(2) アサガオ花芽形成

アサガオ（品種：ムラサキ）をピートモス / パーライトの混合培土に播種し、25℃で2週間長日条件で生育した。その後、短日条件に移し異なる濃度のセオブロキシド処理を行なった。各10ポットを用い3反復の実験を行った。14, 17, 19日目に花芽形成を観察した。30株中の花芽形成株を示す〔表-6〕。

その結果、温度が35℃であると無散布では花芽形成は行われない。しかし、5mM濃度では14日目で9株の花芽形成が、また17日目では30株中

27株に花芽形成が見られた。これらのことから、セオブロキシドは非誘導条件である高温[35℃]でもアサガオ花芽を形成することが明らかになった。

表-6 セオブロキシドによるアサガオ花芽形成株
(品種：ムラサキ、35℃、30株)

濃度 (mM)	処理後の日数 (日)		
	14	17	19
0	0	0	0
1	0	1	1
5	9	27	27
10	0	13	13

表-7 セオブロキシドによる圃場でのバレイショ塊茎形成効果 (1)

A. ダンシャク(60株)

条件	収穫塊茎	S	M	L	LL	計	収率(%)
処理	個	40	85	62	13	200	93.8
	g	2200	8100	9750	3110	23160	
無処理	個	53	86	56	17	212	
	g	3150	8500	9000	4050	24700	

B. メークイン(60株)

条件	収穫塊茎	S	M	L	LL	計	収率(%)
処理	個	84	108	87	25	304	108.9
	g	4400	11000	13800	6800	36000	
無処理	個	40	103	80	28	251	
	g	2100	11500	12600	6850	33050	

C. キタアカリ(120株)

条件	収穫塊茎	S	M	L	LL	計	収率(%)
処理	個	138	226	109	37	510	117.0
	g	7240	21750	17360	9170	55520	
無処理	個	135	201	102	23	461	
	g	7200	18850	15950	5450	47450	

2. バレイショ圃場実験

実験室レベルで得られた以上のデータを基に、圃場でのバレイショ増収実験をおこなった。

2006年度実験結果⁷⁾ (北海道札幌市)

4月1日にビート用紙筒にバレイショを植え付けハウス内で生育し、5月3日に圃場への移植を行った。1区の長さ5m、条間隔は75cm、株間隔は25cmで20株を植えた。100ppmセオプロキシド溶液を6月3日と11日に散布した。収穫は7月16日におこなった。規格はS:30-69g, M:70-129g, L:130-199, LL: 200g以上とした。ダンシャク〔早生〕、メークイン〔中生〕、キタアカリ〔早生〕の3品種を用いた。

ダンシャクの収率は無処理に比しては93.8%となり予想に反して減収になった(表-7A)。しかし、メークインでは108.9%となり(表-7B)、キタアカリの収量は117.0%(表-7C)で、増収に効果があった。

2008年度実験結果⁸⁾ (北海道美瑛町)

最適の収穫時期を明らかにするため収穫時期を変えた実験を行った。使用バレイショは2006年で収率の低かったダンシャクを用いた。面積1haの農場から土壌条件が同一と思われる土地4箇所を選んだ。5月3日に播種した。ストロンがすでに発生していることを確認し、6月8日に

表-8 セオプロキシドによる圃場でのバレイショ塊茎形成効果(2)
(品種:ダンシャク、20株)

収穫日	条件	収穫 塊茎	S	M	L	LL	合計	収率(%)
7月25日 (47日)	処理	個	77	46	4	0	127	101.3
		g	3790	4170	588	0	8548	
	無処理	個	74	52	2	0	128	
		g	3571	4582	285	0	8438	
8月4日 (57日)	処理	個	58	64	18	1	141	120.1
		g	2881	6028	2732	222	11863	
	無処理	個	69	51	11	0	131	
		g	3344	5001	1534	0	9879	
8月13日 (66日)	処理	個	62	61	20	2	145	108.2
		g	3061	5983	3133	456	12633	
	無処理	個	55	67	19	0	141	
		g	2629	6420	2631	0	11680	
8月22日 (75日)	処理	個	70	70	19	4	163	95.8
		g	3482	6771	2928	861	14042	
	無処理	個	67	68	25	4	164	
		g	3249	6534	3855	1026	14664	

表-9 セオプロキシドによる圃場でのバレイショ塊茎形成効果(3)
(品種:ダンシャク、20株、500ppm)

条件	収穫 塊茎	S	M	L	計	収率(%)
処理区	個	97	40	1	138	121.9
	g	4635	3548	139	8322	
無処理区	個	92	28	1	121	
	g	4163	2516	148	6827	

100ppmセオブロキシド水溶液10L/aを葉面散布した。収穫は7月25日, 8月4日, 8月13日, 8月22日に行った。各区から20株を抜き取り, その結果を表-8に示す。ただし, 8月22日には60株を調査し20株あたりの収量を示す。

その結果, 散布後66日まではセオブロキシド処理により収量は増大するが, バレイショの収穫期である8月22日には共に一定の収量に達していた。これらのことからセオブロキシドは早掘りのバレイショに効果ある可能性を示した。

2011年度実験結果〔北海道札幌市〕

2006年の実験結果によるとダンシャクの成績が不良であった。このため濃度を高めて圃場での効果を再度調べた。

5月23日に1区の長さ5m, 条間隔は75cm, 株間隔は30cmで15株を植えた。ストロンが生成し一部マイクロチューバーが生成していることを確認後, 6月24日に500ppm溶液を葉面裏表に散布した。すでに地上部が枯死した8月20日に収穫した(表-9)。

その結果, 未処理区に比較して121.9%の収率となった。このことからセオブロキシド濃度を高めることにより収量が増大する可能性を示した。

おわりに

短日条件で塊茎形成を誘導するバレイショにセオブロキシドを葉面散布すると非誘導条件である長日条件でも塊茎形成を誘導する。また, 低温で塊茎形成を誘導するバレイショに対して高温でも塊茎形成を誘導する。このことから農業での利用を目的に圃場実験を行ったところダンシャクの収率が120%まで増大することが明らかになった。この数値は, 散布方法(葉面, 塊茎), 散布時期, 収穫時期, 対象品種などを検討

することによりさらに高く, かつ安定したものになることが考えられる。また, 実験室レベルであるがセオブロキシドは高温下でのバレイショ塊茎形成を誘導する⁶⁾。このことは低緯度地帯でのバレイショ栽培を可能にするものである。

短日植物であるアサガオに対して葉面散布すると非誘導条件である長日条件で花芽を形成し開花した。また, 高温でも花芽形成を誘導することが可能であった。この効果はアサガオだけなのか, 短日植物に普遍的なのか, あるいは長日植物や中性植物にも効果があるのかはまだ不明である。

セオブロキシドによる塊茎形成・花芽形成誘導はリポキシゲナーゼを活性化することによりリノレン酸カスケード産物の量が高まり, これらにより両者がおきることが明らかになっている。この酵素の挙動を見ながら効率的な塊茎形成・花芽形成方法を発見することが考えられる⁹⁾。

バレイショ塊茎形成とアサガオ花芽形成という全く関連性がないと思われる現象が同じメカニズムで誘導されることを, セオブロキシドによって明らかにしている。最近の報告¹⁰⁾によると, 開花を誘導する遺伝子をバレイショに導入したところ塊茎が形成されたという。これは塊茎形成と花芽形成が同じメカニズムで誘導される説を支持するものである。

また, 他の生物現象への関与として長日植物ホウレンソウの抽苔抑制効果¹⁰⁾, バレイショウイルス病抑制効果¹¹⁾, 植物病害抵抗性に効果あるファイトアレキシン¹²⁾生成が認められ, セオブロキシドは農業分野での幅広い利用が考えられている。

参考文献

- 1) T. Yoshihara, E-S A. Omer, H. Koshino, S. Sakamura, Y. Kikuta, and Y. Koda, Structure of a Tuber-inducing Stimulus from Potato Leaves (*Solanum tuberosum* L.), Agric. Biol. Chem., 53, 2835-2837 (1989).
- 2) K. Nakamori, H. Matsuura, T. Yoshihara, A. Ichihara, and Y. Koda, Potato Micro-tuber Inducing Substances from *Lasiodiplodia theobromae*, Phytochemistry, 35, 835-839 (1994).
- 3) T. Yoshihara, F. Ohmori, K. Nakamori, M. Amanuma, T. Tsutsumi, A. Ichihara, and H. Matsuura, Induction of Plant Tubers and Flower Buds under Noninducing Photoperiod Conditions by a Natural Product, Theobroxide, J. Plant Growth Regul., 19, 457-461 (2000).
- 4) 吉原照彦, 塊茎形成・花芽形成誘導物質セオブロキシドの開発と利用, 日本農業学会誌 35, 542-546 (2010).
- 5) K-H Nam, C. Minami, F. Kong, H. Matsuura, K. Takahashi and T. Yoshihara, Relation between environmental factors and the LOX activities upon potato tuber formation and flower-bud formation in morning glory, Plant Growth Regulation, 46, 253-260 (2005).
- 6) K-H Nam and T. Yoshihara, Theobroxide induces tubers in potato (*Solanum tuberosum* L.) and flower buds in morning glory (*Pharbitis nil*) under non-inductive high temperatures, Plant Growth Regul., 64, 311-315 (2011).
- 7) 吉原照彦, 村井信仁 セオブロキシドによるバレイショ増収に関する研究 旭川大学女子短期大学部紀要 38, 63-69 (2008).
- 8) 吉原照彦, 安村希文, 川島靖宏, セオブロキシドによるバレイショ増収に関する研究, 第3報 経時的効果 旭川大学女子短期大学部紀要 39, 37-40 (2009).
- 9) K.-H. Nam and T. Yoshihara, Evaluation of the theobroxide effect by the tracing of LOX activities in various plants, 旭川大学女子短期大学部紀要 40, 53-64 (2010).
- 10) C. Navarro, J. A. Abelenda, E. Cruz-Oro, C. A. Cuellar, S. Tamaaki, J. Silva, K. Shimamoto, and S. Prat, Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T, Nature, 478, 119-123 (2011).
- 11) F. Kong, X. Gao, K-H Nam, K. Takahashi, H. Matsuura, and T. Yoshihara, Inhibition of stem elongation in spinach by theobroxide, J. Plant Physiol. 163, 557-561 (2006).
- 12) T. Yoshihara, S-Y kim, K.-Y. Ryu, Effect of theobroxide treatment to inhibit the mosaic viral infection on potato leaves, 旭川大学女子短期大学部紀要 40, 47-52 (2010).
- 13) 吉原照彦, 片本こずゑ, 太田希岐, 朴善, 松浦英幸, セオブロキシド処理によるナス科植物 *Solanum abutiloides* のファイトアレキシン生成, 旭川大学女子短期大学部紀要 41, 27-32 (2011).