

植調

第59巻
第8号

JAPR Journal

非ステロイド型ブラシノライド様活性化合物の発見と新しい活性評価系の構築 中川 好秋

高温が花や果実のアントシアニン着色に及ぼす影響 山岸 真澄

小笠原諸島父島の都道沿いにおける外来草本植物の分布と人為的攪乱が及ぼす影響

江口 碧・畑 憲治・沼田 真也



特設サイトをリニューアルしました!



見に来てね!



豆つぶ

撒き方
いろいろ!



- 使用前にはラベルをよく読んでください。
 - ラベルの記載以外には使用しないでください。
 - 本剤は小児の手の届く所には置かないでください。
 - 防除日誌を記帳しましょう。
- ®はクミアイ化学工業(株)の登録商標

JAグループ
農協 | 全農 | 経済連

自然に学び 自然を守る
クミアイ化学工業株式会社
本社:東京都台東区池之端1-4-26 〒110-8782 TEL.03-3822-5036
ホームページアドレス <https://www.kumiai-chem.co.jp>

クミカの
facebookは
こちら



雑草調査のプロに必携の 雑草図鑑

植調雑草大鑑

WEEDS OF JAPAN IN COLORS

浅井元朗 著

企画：公益財団法人 日本植物調節剤研究協会
B5判 360ページ 定価 10,560円(税込)
ISBN978-4-88137-182-4

ひとつの雑草種について種子、芽生え、幼植物、生育中期、成植物から花・果実までのすべてを明らかにした図鑑。研究者から農業関係者まで、雑草調査のプロにお役にたつ図鑑です。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL.03-3839-9160 FAX.03-3833-1665

<http://www.zennokyo.co.jp>



雑草防除に想うこと

公益財団法人日本植物調節剤研究協会 評議員
 日産化学株式会社 農業化学品事業部 企画開発部
 瀧井 新自

会社に入社して31年が過ぎた。入社当時研究所の最寄りの駅の改札口には駅員さんが立ち、定期を見せて通過、自動改札が無かった。私の使っていた沿線はボックス席が一般で、喫煙可能であったことから、今よりもずいぶんゆるい時間が流れていた。その流れのせいなのか、虫屋として入社したせいなのか、雑草の名前には疎かった。

そんな中、秋口に社員旅行で東北方面へ向かった。車窓にはセイタカアワダチソウが繁茂している草地在り、当時の上司が明治時代末期に園芸用に持ち込まれた帰化植物であることを教えてくれた。虫屋の私としては、天敵のグンバイムシやガ、うどんこ病が侵入し、日本個体群に打撃を与えたらしいとの話が興味を引いた。これが、自らきちんと雑草名を知った最初であった。

外来雑草の脅威としては最近では「ナガエツルノゲイトウ」、「オオバナミズキンバイ」の名前をネットニュースなどでよく見かける。繁殖力が強く、作物の生育を妨げ、収量が大幅に減少する場合がある。最悪の場合は収穫を断念する事例も報告されている。

それから私の経験の中で除草剤市場に大きなインパクトを与えたのは、1996年の遺伝子組み換え植物の商業栽培が開始されたことであった。メーカーに取っては大きなこれまでの研究の方向性を考えさせられる出来事であった。もう、新規除草剤は必要ではないのか。除草剤創製研究に対する悲壮感が担当者間で流れていたのを感じた。しかし、米国を例に挙げれば、抵抗性を獲得したオオホナガアオゲイトウが急速に蔓延した。現状は1996年当時、想像した世界にはならなかったし、引き続き化学農薬の果たす役割は大きいと言える。

また、時代は移り過ぎて来たが、依然として作物生産における雑草の問題は健在であるし、ある意味大きくなっているようにも感じる。オオホナガアオゲイトウの話が、遙か海の向こうの話と思っていたが、国内穀物輸入港を対象にした調査からは、本雑草が港で生育・定着していることが確認されているという。オオホナガアオゲイトウによる外来雑草という新たな課題が既に生じていることになるのかも知れない。

これに対して農薬メーカーは生産者がかかえる課題を解決

することが使命だと改めて思う。一方、新しい農薬原体をどんどん出せるわけでもなく、抵抗性ができれば発売当時の効果から落ちていくのが宿命である。そこでメーカー同士の協業あるいは、各県で指導される立場の試験場や、公的試験機関としての日本植物調節剤研究協会・日本植物防疫協会と意見交換して、現場がかかえる課題に合わせて既存製品を適用拡大し、新しい混合剤を開発して解決手段を提供することが大切になる。特に、水稲除草剤や箱剤（殺虫・殺菌剤）は、作業効率から、混合剤ニーズが高い。営業現場では競合メーカーであり、各社それぞれ自社の利益のために競いあっているが、生産者の課題解決という目線で他のメーカーと議論し、連携することも大切に思うことがある。

協会におかれては「研究と普及の両輪」を廻すために、単なる技術開発に留まらず、生産者との対話を通じた実証と改善のサイクルを実施されている。出前技術指導や現地試験などを通じて、研究者と生産者が共に課題を共有して、解決策を見出す取り組みは非常に価値があるものだと思う。この活動は何も作物生産現場だけに限らず、田畦畔、農道等の農耕地周辺、道路法面、鉄道沿線などを対象とした「緑地管理研究会」も開催されており、多種に渡る雑草問題に取り組まれていることに頭が下がる。

ある日何気なく見たテレビ番組で、ガマを採取して販売したら、売れるかどうかを検討する企画をやっていた。10本が3000円程度でネット販売されて、購入されているのに驚いた。なんでも生け花の世界では需要があるとのこと。ガマなんてその辺にと思ひ……。よく考えてみたら確かに私の自宅の周りではガマはみない。だから売れるのかと納得してしまったが、そんなに頻りに売買があるわけではないであろうが、人と人との間で拡散させてしまうことにはならないのだろうかとの疑問が残った。

雑草の問題はまだまだ続いていくのであろうし、その課題解決のために本会と我々メーカーが連携して果たすべき役割は大きいのだと思う。

非ステロイド型ブラシノライド様 活性化化合物の発見と新しい活性 評価系の構築

京都大学大学院農学研究科
中川 好秋

はじめに

動物学において、ホルモンは特定の器官(腺)で生産され血流によって標的に運ばれて微量で作用する物質と定義される。たとえば、昆虫における脱皮ホルモン(ステロイド)は前胸腺、幼若ホルモン(セスキテルペン)はアラタ体で合成されて分泌される。一方、植物においてホルモンの生合成器官はない。植物ホルモンとして最初に発見されたのはオーキシンで、1930年代中頃に Kögl と Thimann によって、人尿、酵母、カビなどから単離され、ホルモン活性はアベナ屈曲試験法によって評価された。その後、1938年には藪田貞治郎によってジベレリンAの結晶化が行われた。それ以外に、エチレン、サイトカイニン、アブシジン酸、ブラシノステロイド、ジャスモン酸、ストリゴラクトン、ペプチドホルモンなどが植物ホルモンとして登場している。植物ホルモンの研究は、わが国における農芸化学研究の始まりで(中川ら 2022)、植物ホルモンは農業における利用価値が高い。例えば合成オーキシンである2,4-Dは除草剤として、ジベレリンは種なしブドウの生産に、それ以外にもサイトカイニンが着果促進や肥大促進、エチレンは果実の成熟促進に実用されている。しかしながら、ブラシノステロイド様活性物質は未だに実用には至っていない。

ブラシノステロイドの研究は1970年代にアメリカ農務省の Michell と

Mandava らのグループによって精力的に行われ、セイヨウアブラナの花粉から、インゲン豆の第2節間の伸長を促進する物質としてブラッシンが発見された(Michellら 1970)。さらにそれから約10年後の1979年にブラッシンの化学構造が Grove らによって明らかにされ、ブラシノライド(Brassinolide; BL)と命名された(Groveら 1979)。ブラッシンが発見される前、わが国においても丸茂らがイネの葉を屈曲させる活性物質を分離し *Distylium factor* と命名した(Marumoら 1968)。残念ながら当時のわが国の分析技術ではその構造決定には至らなかったが、BLの化学構造が決定されると、丸茂は東大の森謙治(Mori 1980)、東工大の池川信夫ら(Ishiguroら 1980)に合成を依頼した。そして、BLとその類縁体が化学合成され、それらが低薬量で活性を示すことが示され、*Distylium factor* はBL同族体であることが明らかにされた。BLの発見の後、カスターステロン(castasterone: CS; Yokotaら 1982)をはじめ様々なBL様活性化化合物が単離構造決定(Fujioka 1999)、あるいは化学合成され(McMorris 1999)、これらBL様活性を示す化合物はブラシノステロイドと総称されるようになった。1992年に出版された“植物ホルモン入門”(増田芳雄 1992)では、ブラシノステロイドは第6番目の植物ホルモンであると記載されているが、BLが発見されてしばらくブラシノステロイドは植物の2次代謝物

で、植物ホルモンではないという意見もあった。しかし、1996年に、矮性形態を示しブラシノステロイド添加で形態回復を示す *det2* 変異体の原因遺伝子が、ブラシノステロイド生合成酵素であることが Chory らによって示された(Liら 1996)。また、同時期に、矮性形態を示しながらブラシノステロイド添加で形態回復しない *bril* 変異体が Clouse, Chory によって発見され、その原因遺伝子が1回膜貫通型の Ser/Thr キナーゼであることが Chory によって示された(Clouseら 1996; Li and Chory 1997)。これらの結果から、ブラシノステロイドは欠損すると植物に異常な矮性形態を示す物質であり、植物成長に不可欠な役割を果たしていることが示され、植物ホルモンとしての地位を獲得した。

ブラシノステロイドの作用としては、発芽促進、葉・茎・根の成長、果実形成の促進、植物の病害抵抗性の向上や環境ストレス耐性の向上などが知られていて、農業資材としての応用にも期待がかけられている。2021年、本誌において中野が『ブラシノステロイドのケミカルバイオロジー研究の農業への応用展開へ向けて』という解説記事を執筆し(中野 2021)、そこにおいて紹介されているが、筆者らは、ブラシノステロイドのステロイド骨格を簡単な構造で置き換えることに成功し NSBR1 と命名した(Sugiuraら 2017, 2018a, 2018b)。本稿では、NSBR1 発見に至る経緯を簡単に紹介し、最近筆者らが考案した新しい活性

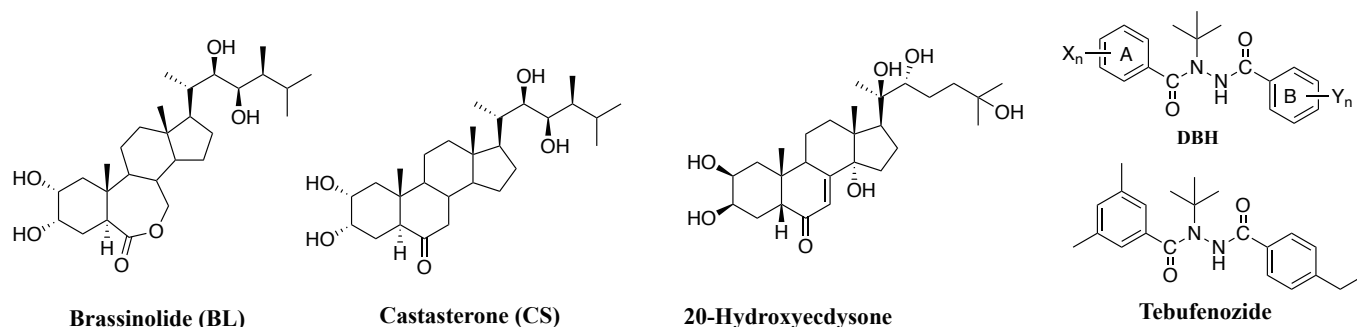


図-1 ブラシノステロイド、脱皮ホルモン、および脱皮ホルモン様活性化化合物の化学構造

評価系について解説する。20世紀にはランダムスクリーニングによって新規な化合物が発見されていたが、最近の新薬開発においては、計算化学の利用は必須で、医薬開発ではインシリコで候補化合物が選抜され、農業開発にもその技術の導入は始まっている。しかし、インシリコ技術がどれだけ進歩しても、選抜された化合物は合成され、その活性は評価されなくてはならず、できるだけ簡便で再現性よく活性を求めることのできる活性評価系はなくてはならない。特に、分子設計において計算化学的な手法が使われることから、活性が定量的に求められることが重要である。筆者らが新たに考案した活性評価系 (Nakagawa ら 2021) は簡便な方法で、定量的に活性を求めることのできる方法であることを合わせて紹介する。

1. 非ステロイド型 BL 様活性化化合物 NSBR1 発見までの経緯

筆者らは 1997 年にブラシノステロイドを非ステロイド構造で置き換える研究を始めた。そのきっかけとなったのは、昆虫のステロイドホルモン (脱皮ホルモン) がジベンゾイルヒドラジン (DBH) (図-1) という簡単な構造で置き換えられることが報告され (Wing 1988; Wing ら 1988), DBH 類の一つである tebufenozide が農業として実用化に至ったことで

ある。その頃は農業開発ではまだまだインシリコ技術は普及しておらず、どちらかというランダムスクリーニングであった。脱皮ホルモン (20-hydroxyecdysone) と BL の構造が平面的に似ていることから、筆者らはイネ葉身屈曲試験 (rice lamina inclination assay: RLIA) 法 (Wada ら 1981) を用いてジベンゾイルヒドラジンの活性を調べることから研究を始めたが、DBH 類にブラシノライド様活性は見い出されなかった (野津 1998)。その頃、すでにコンピュータ化学を使った合理的な分子設計が登場してきていたが、農業開発ではまだまだ一般的ではなく、新規な化合物を設計することはそれほど容易ではなく、筆者らはとりあえず研究所蔵の化合物の活性評価を行った。しかし、このようなランダムスクリーニングで BL 様化合物を見つけることは容易ではないと考え、ブラシノステロイド類の合成と構造活性相関研究を始めた。

その頃の筆者のメインテーマは昆虫のステロイドホルモンである脱皮ホルモンの活性化化合物の構造活性相関研究で、脱皮ホルモン活性発現にとってエクダイソンの側鎖構造が重要で、非ステロイド型脱皮ホルモンである DBH 類の一方のベンゾイル部が脱皮ホルモン類の側鎖構造に対応していることを報告していた (Nakagawa ら 1995)。脱皮ホルモン類では、側鎖構造が変化すると活性が大きく変わることから、

ブラシノステロイド類の構造活性相関研究においても、側鎖部分に着目した。側鎖部分の構造を容易に変換するため、植薄らはまずステロイド環と側鎖をエステル結合で連結した化合物を合成した (Uesusuki ら 2004)。しかし、合成したエステル誘導体の中で最も活性の高かった化合物でも BL の 1/1000 程度で、活性をそれ以上に高めることができなかった。そのような中、渡辺が博士論文研究で carbonylene 反応を使って castasterone 類を合成する方法を開発し (渡辺 2004, Watanabe ら 2004a), その頃大学院生であった山本は、その方法を使って 26,27-bisnorcastasterone 誘導体 (20S), その epimer (20R) と、さらに CH₃ 基のない (21,26,27-trisnorCS) を合成した (Yamamoto ら 2006)。さらに渡辺と山本は、様々な側鎖構造をもった castasterone 誘導体の合成を行った (Watanabe ら 2017)。このようにして合成された様々なステロイド化合物の活性は RLIA 法で定量的に求められた。

上述したように、筆者らはそれまで脱皮ホルモン類の構造活性相関研究を行っていたことから、ブラシノステロイドと脱皮ホルモンのハイブリッド構造について興味をもった。まず、castasterone の側鎖構造を脱皮ホルモン活性の高い ponasterone (PonA) の側鎖構造に置き換えた化合物 (CS/PonA) が合成され、顕著な脱皮ホル

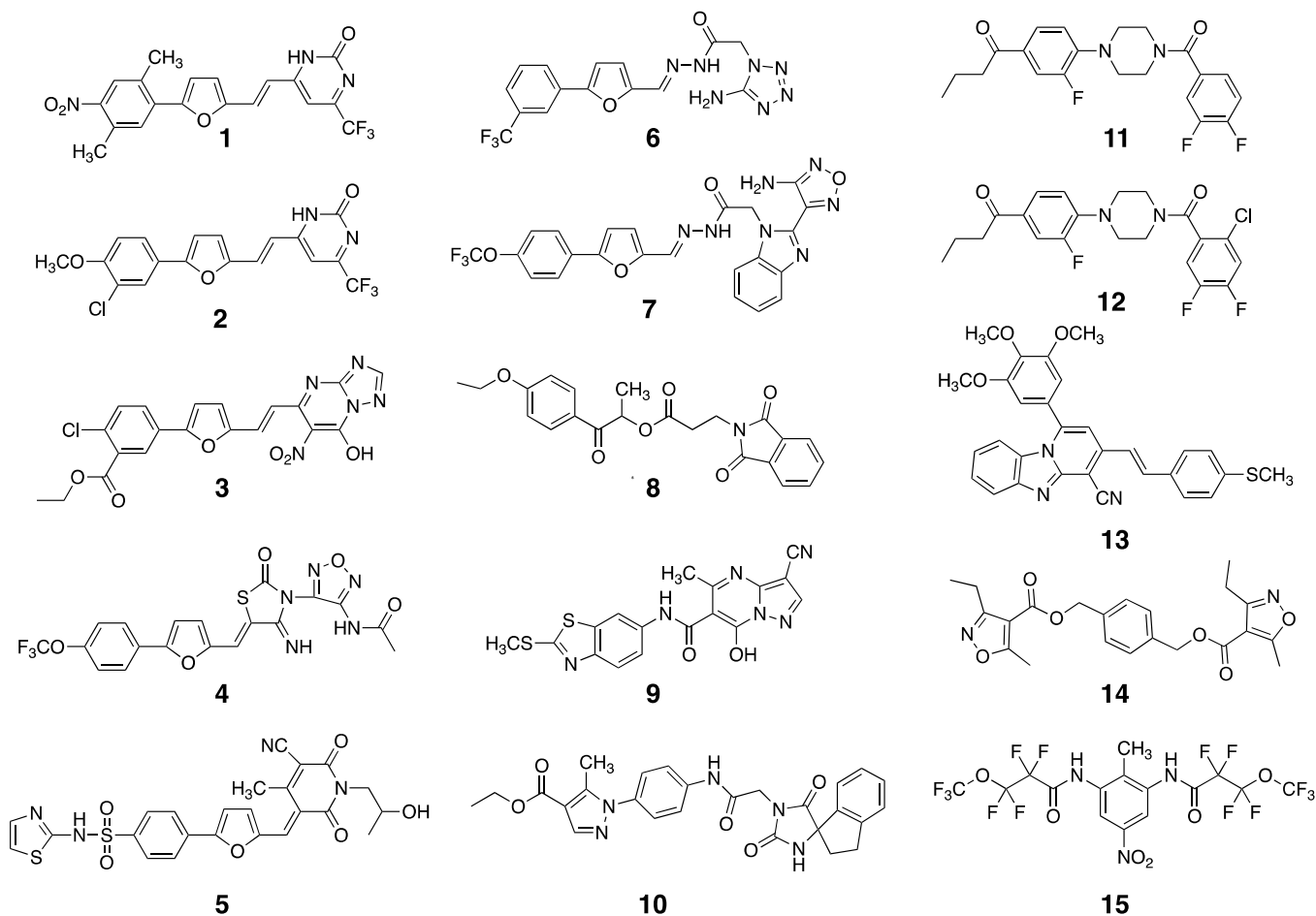


図-2 インシリコスクリーニングで選抜され、活性評価を行った化合物

モン様活性が認められた。(Watanabeら 2003; 2004b)。CS/PonAにおいて側鎖構造の立体化学が脱皮ホルモン活性にとって重要であることも示されたが、ブラシノライド様活性は認められなかった。さらに、このCS/PonAのステロール骨格部分についての構造活性相関を調べたところ、A/B環縮合が*trans*(ブラシノステロイド型)から*cis*(脱皮ホルモン型)に変わると、脱皮ホルモン活性が250倍上昇することが明らかになった(Araiら 2008)。

筆者らがブラシノステロイドの非ステロイド化を目指した研究を行っている頃、Andersenらが非ステロイド型BL様化合物を発表した(Andersenら 2001)。しかし、Andersenらによって合成された化合物は混合物であったことや生理活性評価に少し問題点

があった。その後、この化合物に関しては、立体選択的合成が行われたが(Backら 2004)、それらの生理活性に関する記載はなく、その後もこれらの化合物についての報告は行われなかった。筆者らの研究グループの瀧本は卒業研究でAndersenらの発表した化合物(ラセミ混合物)の合成を行い(瀧本 2012)、Cressを使った活性評価系(Sekimataら 2001, Nagataら 2001)で活性を調べたが、活性を見出すことはできなかった。その頃、BLの受容体BRIIの立体構造が(Sheら 2011; Hothornら 2011)、さらに2013年にBRIIと補助受容体SERK1との複合体の結晶構造が明らかにされた(Santiagoら 2013)。また、ちょうどその頃、インシリコスクリーニングのソフトウェアLigandScout

(Wolber and Langer 2005)の開発者であるLanger博士が、筆者らにLigandScoutを紹介してくれた。筆者らはLigandScoutを用いて、BRII/SERK1複合体の立体構造に対して、約500万化合物の化合物ライブラリーからスクリーニングを行って22個の化合物を選抜し、そのうちの15化合物(図-2)を購入しRLIA法を用いて活性評価を行った(Takimotoら 2016)。

残念ながら、購入した15個すべての化合物においてBL様活性は見出されなかったが、3つの化合物(1, 2, 14)がイネにおいてBLのアンタゴニスト活性を示した(Takimotoら 2016)。次に、同じ化合物セットについて、シロイヌナズナを使ってBL様活性を調べたところ、ホルモン活性は

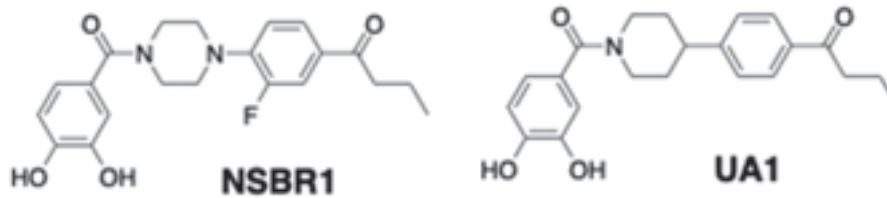


図-3 BL 様活性を持つ非ステロイド化合物

見出されなかったが、イネにおいて見つかったBLのアンタゴニストとは異なる化合物(11, 12)にアンタゴニスト活性が見いだされた(Sugiuraら2017)。化合物11と12の基本構造は同じで、ベンゼン環の置換基のみが異なるだけであった。BLに対して化合物11および12を重ね合わせると、ベンゾイル部の置換基3,4-F₂がBLのステロールA環の2,3-(OH)₂に対応していた。そこでベンゾイル部の置換基を3,4-(OH)₂に置換した化合物を合成し、シロイヌナズナで活性評価を行ったところ弱いがBL様活性が認められた。さらに、ブラシノステロイド応答遺伝子に関しても、BL処理と同じように応答し、アゴニストであることが証明され、非ステロイド型BL様活性物質をNSBR1(図-3)と

命名した(Sugiuraら2017, 2018a, 2018b; Nakagawaら2018)。NSBR1についてRLIA法を用いてイネに対してもBL様活性を調べたところ、薬量-応答がみられ、ED₅₀を790 pmol/plantと決定することができた(Sugiuraら2017)。しかしBLのED₅₀は0.025 pmol/plantで、NSBR1の活性の強さはBLの1/30000以下と弱いものであった。NSBR1の発見のあと、伊丹らは、NSBR1の基本骨格であるピペラジン環の一つのNをCに置換したUA1(図-3)にepiBLと同程度の活性を報告している(Itamiら2024)。

NSBR1発見後、筆者らのグループはNSBR1の類縁体を合成し、シロイヌナズナを使って活性評価を行った(Takimotoら2022)。図-4に示した

ように、最大濃度(10 μM)においてNSBR1処理区よりも胚軸が有意に伸長したのもあったが、BL(1 μM)処理で見られるような顕著な促進効果は確認できず、化合物間での活性差を定量的に議論することはできなかった。また、RLIAにおいてこれらの化合物のED₅₀値を求めることはできなかった。実験者が変わったことによつてNSBR1類縁化合物に活性が得られなかったのは技術的な問題があったかも知れないが、NSBR1のホルモン活性は弱く、再現性よくED₅₀値を求めることができなかったと思われる。インシリコスクリーニングで見つかる化合物、いわゆる”ヒット”は活性が低いことが多く、そのような活性の低いヒットでも見落とすことのない簡便で再現性のある活性評価系は重要である。

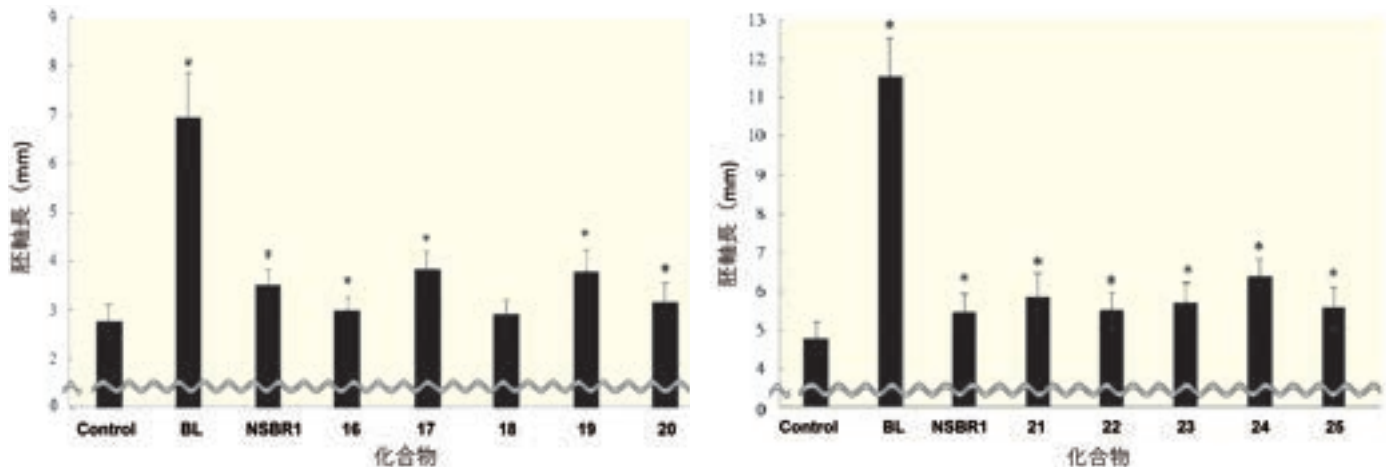
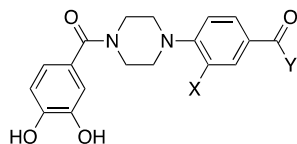


図-4 NSBR1 類縁体のシロイヌナズナ胚軸伸長活性 (Takimotoら2022に掲載されている図を修正)



16 - 20 Y=Pr; X=H, OH, Cl, CH₃, OCH₃

21 - 25 X=F; Y=Bu, secBu, iBu, -CH₂CH₂-cPent

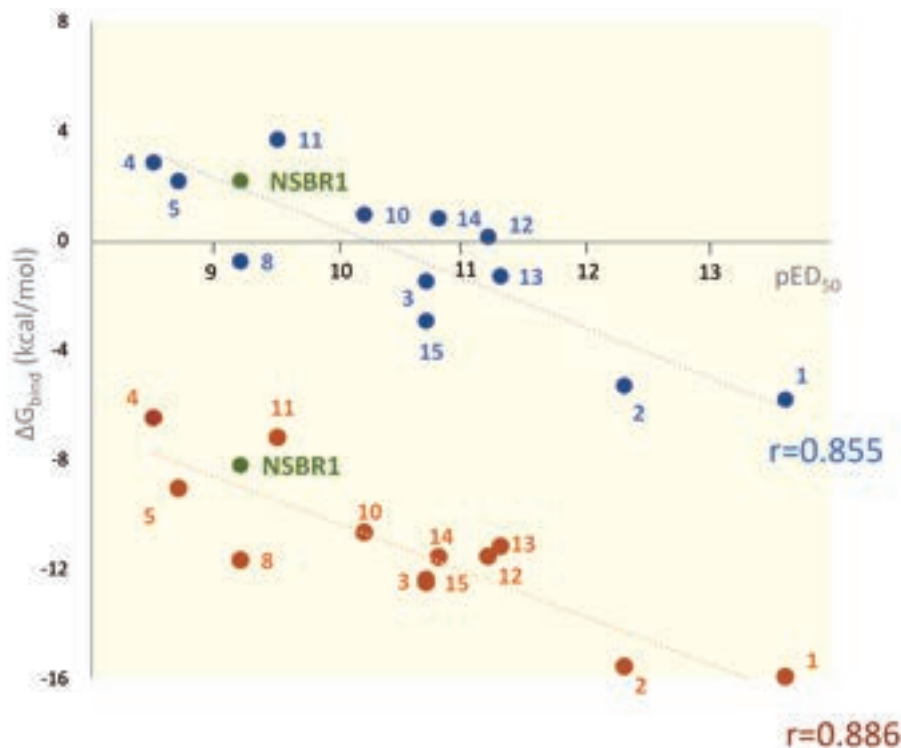


図-5 結合自由エネルギー差 (ΔG_{bind}) とホルモン活性の関係
(内部誘電率 1 (青)あるいは 2(橙)を用いて ΔG_{bind} を計算)

2. ブラシノステロイド類のインシリコ解析

インシリコスクリーニングを行うにあたり、ファーマコフォアの構築を行ったが、その際にブラシノステロイドの構造活性相関の結果を活用した。先に示したように、筆者らの研究グループでは BL や CS 類縁体を合成し活性を RLIA 法によって pED_{50} 値として定量的に求めていた (Uesusuki ら 2004; Watanabe ら 2004b; 2017)。筆者らは、これらブラシノステロイド類の受容体に対する結合自由エネルギーを計算によって求め、 pED_{50} 値との関係を調べることにした。受容体に化合物をドッキングさせて、分子動力学 (Molecular Dynamics: MD) を行ったのち、結合自由エネルギー (G_{bind}) を MMPBSA (Molecular Mechanics Poisson-Boltzmann Surface Area) 法を用いて計算し、それぞれの化合物

についてリガンドが結合していない受容体とのエネルギー差 (ΔG_{bind}) を求めた。MMPBSA 法では、Poisson-Boltzmann 方程式で電荷分布が計算され、溶媒の影響が正確に得られ高精度の解析に適している。この方法は、一つのリガンド-タンパク質複合体の解析や水の影響が重要な場合に適していると言われている。

RLIA 法を用いて求めたブラシノステロイド類の pED_{50} と ΔG_{bind} との関係を調べたところ、図-5 に示したように両者の間に直線関係が得られた。この結果から明らかなように、 ΔG_{bind} が小さい (受容体結合が強くなる) ほど活性が高くなることが示された。また、今回発見した NSBR1 もブラシノステロイド類で得られた pED_{50} と ΔG_{bind} との関係で説明できることがわかり、BL 様化合物の分子設計に ΔG_{bind} の計算が有用であることが示された (Watanabe ら 2017)。図-4 に 2 つの直線関係が示されているのは、内部誘

電率 internal dielectric constant (ϵ_{in}) の設定値の違いによる。MMPBSA による ΔG_{bind} の計算において最初は $\epsilon_{\text{in}}=1$ を用いたが、活性の弱い化合物に関して、 ΔG_{bind} の値が正となったことで、内部誘電率を 2 に変更して再計算を行った (Nishikawa ら 2023)。 $\epsilon_{\text{in}}=2$ を用いると、活性が得られたすべての化合物の ΔG_{bind} は負の値となり、 $\epsilon_{\text{in}}=2$ を用いる方が妥当であると考えられた。

MMPBSA 計算には時間がかかることから、水分子の効果を近似的に取り入れる方法として MMGBSA (Molecular Mechanics - Generalized Born Surface Area) 法が考案されている。MMGBSA 計算における溶媒効果の精度は MMPBSA 計算に比べて若干劣るものの、計算が軽く迅速であるため、大規模な計算を行うインシリコスクリーニングには適していると考えられている。MMGBSA で計算した ΔG_{bind} でも生理活性との間に直線関係にあ

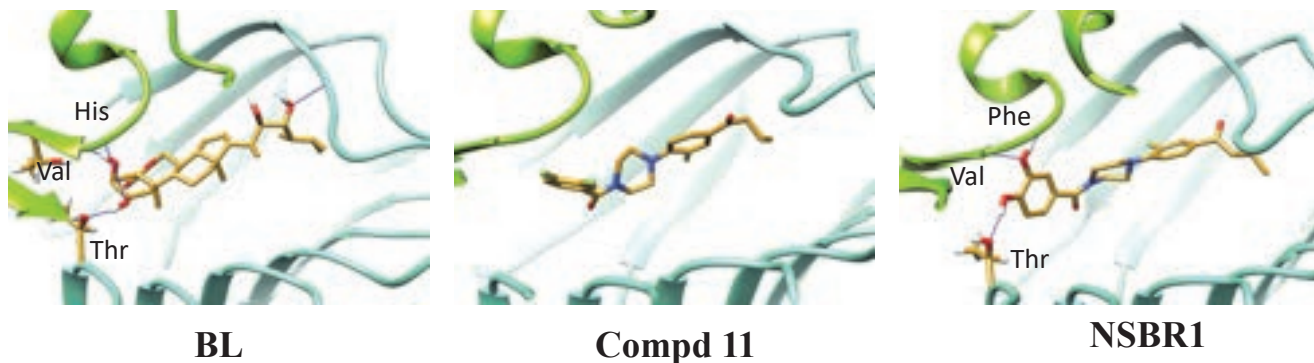


図-6 ブラシノステロイド受容体とリガンド分子の相互作用

ることがわかった (Nishikawa ら 2023)。また、筆者らはリガンド分子とブラシノステロイド受容体複合体 (BR11/SERK1) との相互作用様式を調べた (図-6)。その結果、BLではステロール A 環部の 2,3-(OH)₂ が受容体のアミノ酸残基 (His, Val, Thr) と水素結合しているが、インシリコスクリーニングで見出された BL アンタゴニスト 11 では水素結合は認められなかった。しかし、化合物 11 の 3,4-F₂ を 3,4-(OH)₂ に変換し BL 様活性をもつ NSBR1 においては、3,4-(OH)₂ 置換基と受容体の間に水素結合が観察された。

3. ブラシノステロイドの新しい活性評価系

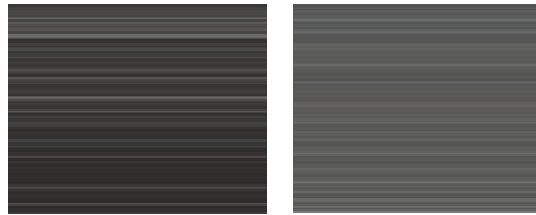
筆者らが考案した新しい活性評価系を解説する前に、これまでに BL に特異的な評価系として用いられてきた手法について簡単に解説する。RLIA 法 (Maeda 1965; 前田・坂 1968) はもともとオーキシンの活性評価系として名古屋大学の前田によって考案されたものであるが、後に和田らがブラシノステロイドに特異的な評価法として発表した (Wada ら 1981)。和田の考案した RLIA 法は『7 日間暗所 30°C で生育させたイネ幼苗から弱赤色光下で第 2 葉身基部 (ラミナジョイント) を中心として葉身および葉鞘各 1cm を

含む切片を切り取り、同一温度暗室中で蒸留水に 24 時間浸漬する。そして一定量の試料を含む 2.5mM のマレイン酸カリウム水溶液 1mL を入れたサンプル瓶に幼苗切片を 10 本ずつ入れて 30°C 暗室に放置。48 時間後に切片を取り出して葉身と葉鞘の成す角度を分度器で測定する。』というものであった。和田らの方法を用いると、BL は 1ng/ml という極めて低い濃度においても、葉身を 150° まで屈曲させた。森らによって合成された homoBL (森ら 1981) も 5ng/ml で 150° の葉身傾斜角度を示した。一方、オーキシンであるインドール酢酸処理では、50 μg/ml という高い濃度においても屈曲角度は 124° にしか達せず、その活性は BL の 1/100,000 と評価された。ジベレリンは 100 μg/ml でも弱い活性しか示さなかった。また、和田らは小麦を使ってより簡単にブラシノステロイド類の活性評価を行える検定法も発表している (Wada ら 1985)。Mitchell らは、ブラッシンはインゲンの節間を伸長させるとともにその上部を著しく肥大させることを報告したが (Michell ら 1970)、顕微鏡観察において、節間基部の細胞が縦方向に約 2 倍伸長し、節間上部では細胞分裂が顕著に促進されていることを発見した。丸茂と和田は、総説において、『ジベレリンもインゲンのテストにおいて、節間伸長を著しく促進するが細胞分裂の促進はみ

られず、細胞伸長と分裂をともに促進する 2 重作用は BL の示す極めて特異的な生理作用と言えそうである』と言及している (丸茂・和田 1981)。この総説の最後に、『今後、オーキシン、ジベレリン、サイトカイニン、アブジジン酸、エチレンに次いで新 6 番目の植物ホルモンになり得るか大変興味深いところである』と締めくくられ、当時は植物ホルモンとしては認知されていなかったことがわかる。

BL 生合成阻害剤である brassinazole が浅見らによって発見され (Asami ら 2000; 2001)、人為的に矮性を誘導することが可能となった。筆者らはシロイヌナズナ、クレスに対して brassinazole 処理を行って矮化を誘導し BL の活性評価を行った。しかし、これらの活性評価系は、筆者らのインシリコスクリーニングで用いる生物検定系として適したものとは言えなかった。また、RLIA 法を用いて NSBR1 の活性を定量的に求めたが、活性を再現性よく求めることができず、NSBR1 を発表したことに不安がつきまとった。そのことがきっかけとなり、再現性よく誰でも簡単にブラシノステロイド類の活性を評価できる系はないかと考えて、以下に示すブラシノステロイドの新たな活性評価系の構築に行き着いた。

最初は、イネ発芽種子を用いて BL による胚軸伸長促進を調べて活性を



Control Brassinolide

図-7 イネの根における螺旋誘導

定量化することを考えた。すなわち、発芽種子を、BLを含む水溶液に入れて、暗所で48時間インキュベートすると、胚軸が伸長しBLの濃度上昇とともに胚軸伸長が促進されることがわかった (Nakagawaら 2021)。しかし、対照区との差はせいぜい数ミリ程度で、活性の定量化には煩雑さが残り、迅速な活性評価法ではないと判断した (Nakagawaら 2021)。ところが、実験中にブラシノライドで処理した発芽種子の根が螺旋を形成することに気がついて (図-7)、螺旋誘導を活性の指標に用いることができないかと考えた。螺旋の形状はBLの濃度とともに変化するため、50% 効果濃度 (EC₅₀) として求めることは難しく、どのようにして定量化するかが問題となった。濃度を下げていくと、螺旋を形成しないが、かなり低い濃度においても根が

湾曲し、明らかにコントロールとは違うことがわかった。そこで、湾曲する最小効果濃度 (minimum effective concentration [M]: MEC) を求めることにした。50 mL 容ビーカーに2 mLの水を入れ、そこにBLのエタノール溶液 (200 nM, 2 nM) を5, 10, 20, 30 μ Lとピペットマンで加えて、様々な濃度のBL水溶液を作成して、発芽種子を入れた。MECをできるだけ精度良く決定するために、BLの処理濃度幅を狭く調整した。図-8に示したように 3×10^{-11} Mの処理濃度において用いた種子数の半分以上の種子の根に湾曲が認められたことから、それをMECとし、その逆対数 (pMEC=10.5) をBLの活性値とした。これを4回繰り返して平均値 10.5 ± 0.23 (n=4) を求めた。

次に、様々なブラシノステロイド

についてpMECを求め、先にRLIA法で求めたpED₅₀値との関係を調べたところ、図-9に示すように両者の間に良好な直線関係が認められた (Nishikawaら 2023)。

一方、オーキシンのインドール-3-酢酸 (5×10^{-5} M) やジベレリン GA₃ (5×10^{-6} M) 処理区においては、根に螺旋誘導は見られなかった (Nakagawaら 2021)。ジベレリンの濃度をさらに10倍高めた 5×10^{-5} M 処理区では根の伸長が阻害された。このように、根における螺旋誘導はブラシノステロイド特異的であった。また、図-7や図-8に示したように、対照区でも、根が若干湾曲していることが観察されることがあるため、必ず対照区を設置した。対照区における湾曲の原因は、ビーカーの壁に接して曲がる物理的なものと、内在のBLによることが考え

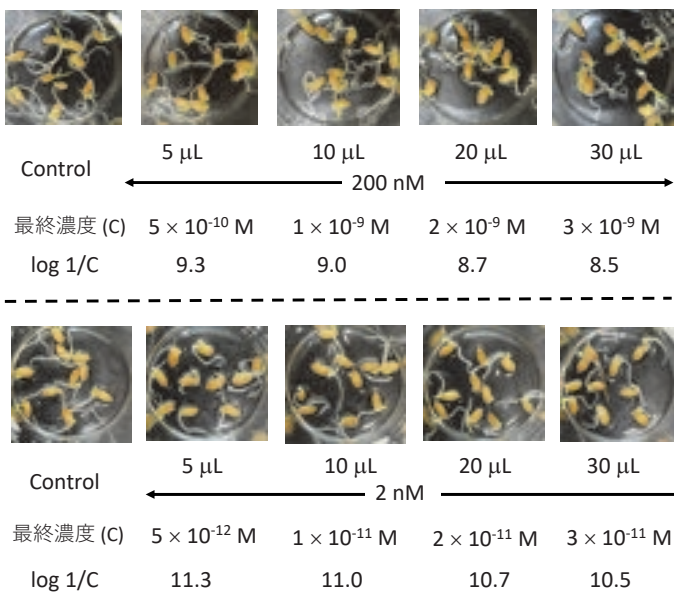


図-8 根に螺旋誘導を引き起こすBLの濃度応答

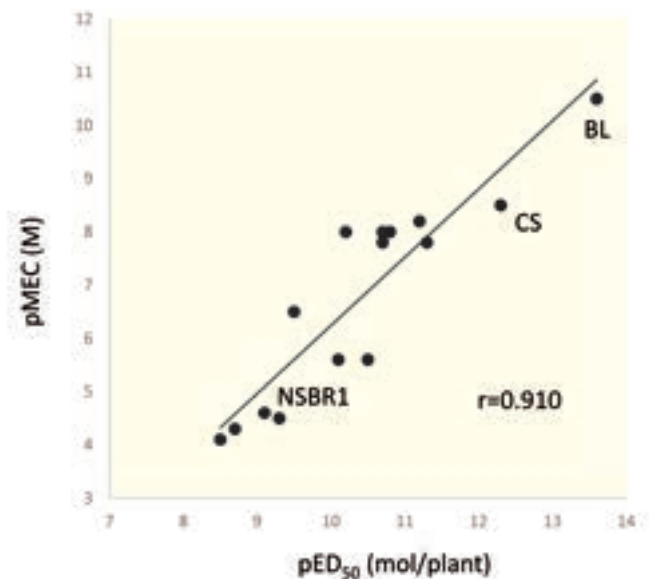


図-9 pMEC (螺旋誘導) と pED₅₀ (RLIA) の関係



図-10 根に螺旋誘導を引き起こすBLの濃度応答

られた。内在のBLによるものかどうかは、発芽種子をブラシノライド生合成阻害剤 brassinazol で処理することで確かめた。図-10に示したように、brassinazol (Asamiら 2001) で処理すると根はまっすぐ伸長することが確認された。

発芽種子における螺旋誘導の観察は、非常に簡単で短時間で行うことができ、さらに活性を定量的に求めることが可能で、インシリコスクリーニングにおいて用いる活性評価系としてすぐれたものであることが示された。筆者らのグループが発見した NSBR1 は、 $2.5 \times 10^{-4} \text{M}$ の処理濃度において、半数以上の種子の根に螺旋誘導を引き起こした(図-11)。また、ブラシノステロイド類で得られた pMEC と pED₅₀ の直線関係で NSBR1 も関係づけることができた。活性が弱く RLIA で活性を求めることができなかったブラシノステロイド類 (Uesusukiら 2004) についても、確実に螺旋誘導が引き起こされ、BL 様活性化化合物であることが確認された。

おわりに

筆者は、半世紀近く前に京都大学農学研究科農業化学講座で本格的に研究を始めた。修士論文のタイトルは『ニカメイチュウ (*Chilo suppressalis*) 皮膚組織培養系における昆虫成育阻害物質のクチクル形成阻害活性』(中川 1981) であった。すなわち、様々なキチン合成阻害剤の活性をニカメ

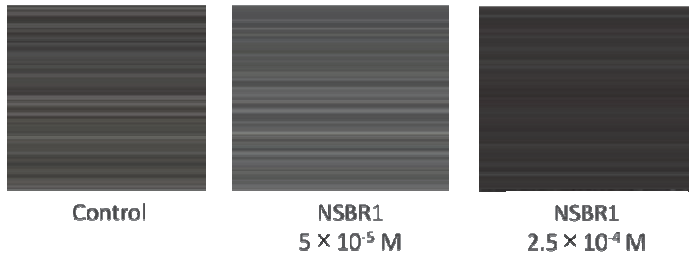


図-11 pMEC (螺旋誘導) と pED₅₀ (RLIA) の関係

イチユウの培養表皮を用いて定量的に測定することであった。筆者がブラシノステロイド研究を始めたのは、それから20年近く経った1997年であった。対象が昆虫から植物へ変わったが、どちらも分子設計に関連する研究であった。約半世紀に亘る分子設計の研究の軸は Hansch-Fujita によって考案された定量的構造活性相関 (Quantitative Structure-activity Relationship: QSAR) (Hansch and Fujita 1964; Fujitaら 1964) であった。研究を始めた頃”定量的”という言葉の重要性をあまり感じていなかったが、分子設計に計算化学的手法を導入していくにつれて、活性を”定量的”に扱うことの重要性を認識した。本稿で解説した新しいブラシノステロイドの活性評価系の構築においても、活性を定量的に求めることに拘った。最終的に活性を定量的に求めることができて、以前に RLIA 法で求めた活性と相関することを示すことができた。また、半世紀前に研究を始めた頃に関わったニカメイチュウの培養表皮系は、最初は顕微鏡で新しく形成されるクチクラの厚さを測定する方法であったが、活性を定量的に求めて QSAR 解析を行うことができた(中川 1981)。ただ、培養表皮系は、クリーンベンチ内でニカメイチュウの休眠幼虫を解剖して無菌培養するという非常に煩雑な方法で、その上、実験材料であるニカメイチュウを無菌的に飼育する必要があった。その後、この培養表皮を使って、脱皮ホルモン様活性測定にも利用した

が、実験材料の準備が大変で、つねに簡便な活性評価法を求め続け、昆虫培養細胞を使って簡単に脱皮ホルモン類の活性評価をできる系を構築した。実験対象が昆虫から植物へ変わったが、筆者が研究をはじめて半世紀後、簡便でその上再現性よく定量的に活性評価をできる系を構築することができた。ただ、昆虫のキチン合成阻害活性の測定には簡便な方法を見出すことができず、今でも従来の培養表皮系が必要である。最後に、ブラシノステロイドは、寒冷とか塩害などのストレス条件下で効果が認められるということで、期待されてきたが、他の植物ホルモンと同じようにブラシノステロイド様化合物が農業で実用化されることを期待している。

謝辞

植物化学調節の雑誌『植調』に執筆の機会を与えていただいた関係者の皆さまに感謝申し上げます。ブラシノステロイドの非ステロイド化を目指した研究を始めるにあたり貴重なご意見を頂き、またブラシノステロイド生合成阻害剤 brassinazol を恵与していただいた東京大学名誉教授の浅見忠男先生、共同研究でお世話になり、また本稿を精読していただきました京都大学生命科学研究科教授中野雄司先生に感謝申し上げます。また京都大学在職中、生物調節化学研究室の教授であった宮川恒先生およびブラシノステロイド研究に係わっていただいた学生の皆さまに心から御礼申し上げます。

文献

- Andersen, D. L. *et al.* 2001. Design, synthesis, and bioactivity of the first nonsteroidal mimetics of brassinolide. *J. Org. Chem.* 66, 7129-7141.
- Arai, H. *et al.* 2008. Synthesis of ponasterone A derivatives with various steroid skeleton moieties and evaluation of their binding to the ecdysone receptor of *Kc* cells. *Steroids* 73, 1452-1464.
- Asami, T. and Yoshida, S. 1999. Brassinosteroid biosynthesis inhibitors. *Trends Plant Sci.* 4, 348-353.
- Asami, T. *et al.* 2000. Characterization of brassinazole, a triazole-type brassinosteroid biosynthesis inhibitor. *Plant Physiol.* 123, 93-99.
- Back, T. G. *et al.* 2004. Enantioselective synthesis of the individual stereoisomers of a brassinolide mimetic. *Tetrahedron Asymm.* 15, 873-880.
- Clouse, S. D. *et al.* 1996. A brassinosteroid-insensitive mutant in *Arabidopsis thaliana* exhibit multiple defects in growth and development. *Plant Physiol.* 111, 671-678.
- Fujioka S. 1999. Natural occurrence of brassinosteroids in the plant kingdom in "Brassinosteroids" ed by Sakurai, S., Yokota, T., and Clouse, S. D. Brassinosteroids, Springer. pp. 21-45.
- Fujita, T. *et al.* 1964. A new substituent constant, π , derived from partition coefficients. *J. Am. Chem. Soc.* 86, 5175-5180.
- Grove, M. D. *et al.* 1979. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen. *Nature* 281, 216-217.
- Hansch, C. and Fujita, T. 1964. ρ - σ - π analysis. A method for the correlation of biological activity and chemical structure. *J. Am. Chem. Soc.* 86, 1616-1626.
- Hothorn, M. 2011. Structural basis of steroid hormone perception by the receptor kinase BRI1. *Nature* 474, 467-471.
- Ishiguro M. *et al.* 1980. Synthesis of brassinolide, a steroidal lactone with plant-growth promoting activity. *J. Chem. Soc. Chem. Commun.* 962-964.
- Itami, K. *et al.* 2024. Compound having brassinosteroid-like activity. WO2024/172156 A1.
- Kenji M. 1980. Synthesis of a brassinolide analog with high plant growth promoting activity. *Agric. Biol. Chem.* 44, 1211-1212.
- Li, J. *et al.* 1996. A role for brassinosteroids in light-dependent of *Arabidopsis*. *Science* 272, 398-401.
- Li, J. and Chory, J. 1997. A putative leucine-rich repeat receptor kinase involved in Brassinosteroid signal transduction. *Cell*, 90, 929-938.
- Maeda, E. 1965. Rate of lamina inclination in excised rice leaves. *Physiol. Plant.* 18, 813-827.
- 前田英三, 坂齊. 1968. イネ葉身傾斜速度の研究に関する新しい実験系の確立. 日本作物学会紀事. 37, 37-44.
- 丸茂晋吾, 和田弘次郎 1981. 新しい植物生長調節物質 Brassinolide. 植物の化学調節 16,1-10
- Marumo, S. *et al.* 1968. The presence of novel plant growth regulators in leaves of *Distylium racemosum* Sied. et Zucc. *Agric. Biol. Chem.* 32, 528-529.
- McMorris T. C. 1999. Chemical synthesis of brassinosteroids in "Brassinosteroids" ed by Sakurai, S, Yokota, T and Clouse S. D. (Springer), pp. 69-90.
- Mitchell, J. W. *et al.* 1970. Brassins - a new family of plant hormones from rape pollen. *Nature* 225, 1065-1066.
- Mori, K. 1980. Synthesis of a brassinolide analog with high plant growth promoting activity. *Agric. Biol. Chem.* 44, 1211-1212.
- 増田芳雄 1992 植物ホルモン入門. 東京. オーム社.
- Nagata, N. *et al.* 2001. Brassinazole, an inhibitor of brassinosteroid biosynthesis, inhibits development of secondary xylem in cress plants (*Lepidium sativum*). *Plant Cell Physiol.* 42, 1006-1011.
- 中川好秋 1981. ニカメイチュウ (*Chilo suppressalis*) 皮膚組織培養系における昆虫成育阻害物質のクチクル形成阻害活性 (修士論文). 京都大学. 京都.
- 中川好秋ら 2022. 20世紀末までの医薬・農業に関わる日本の有機化学の研究史. その4: 20世紀の農学系分野における傑出した有機化学者. 薬史学雑誌 57, 79-92.
- Nakagawa Y. *et al.* 1995. Three-dimensional quantitative structure-activity analysis of steroidal and dibenzoylhydrazine-type ecdysone agonists in "Classical and Three-Dimensional QSAR in Agrochemistry" (ACS Symp. Ser., 606) ed. By Hansch, C. and Fujita, T. (American Chemical Society), pp. 288-301.
- Nakagawa, Y. *et al.* 2018. Production of non-steroid compound having plant steroid hormone (brassinolide)-like activity. WO 2018/159827 A1.
- Nakagawa, Y. *et al.* 2021. Effects of brassinolide on the growing of rice plants. *J. Pestic. Sci.* 46, 274-277.
- 中野雄司 2021. ブラシノステロイドのケミカルバイオロジー研究の農業への応用展開に向けて. 植調 55, 193-197.
- Nishikawa, B. *et al.* 2023. Quantitative evaluation of the biological activity of various brassinosteroids using spiral root induction in rice seeds. *J. Pestic. Sci.* 48, 218-224.
- 野津喬 1998. 植物生長物質ブラシノステロイド類の定量的活性評価系の確立および新規活性物質の探索 (卒業論文). 京都大学. 京都.
- Santiago, J. *et al.* 2013. Molecular mechanism for plant steroid receptor activation by somatic embryogenesis co-receptor kinases. *Science* 341, 889-892.
- Sekimata, K. *et al.* 2001. A specific brassinosteroid biosynthesis inhibitor, Brz2001: evaluation of its effects on *Arabidopsis*, cress, tobacco and rice. *Planta* 213, 716-721.
- She, J. *et al.* 2011. Structural insight into brassinosteroid perception by BRI1. *Nature*, 474, 472-476
- Sugiura, A. *et al.* 2017. Discovery of a nonsteroidal brassinolide-like compound, NSBR1. *J. Pestic. Sci.* 42, 105-111.
- Sugiura, A. *et al.*, 2018a. Erratum to "Discovery of a nonsteroidal brassinolide-like compound, NSBR1 [J. Pestic. Sci., 42, 105-111 (2017)]". *J. Pestic. Sci.* 43, 55
- Sugiura, A. *et al.*, 2018b. Errata to "Discovery of a nonsteroidal brassinolide-like compound, NSBR1 [J. Pestic. Sci., 42, 105-111 (2017)]". *J. Pestic. Sci.* 43, 224.
- 瀧本征佑 2012. 非ステロイド型ブラシノステロイド様活性化合物の合成とホルモン活性の評価 (卒業論文). 京都大学. 京都.
- Takimoto, S. *et al.* 2016. In silico exploration for agonists/antagonists of brassinolide. *Bioorg. Med. Chem. Lett.* 26, 1709-1714.
- Takimoto, S. *et al.* 2022. Structure modification of nonsteroidal brassinolide-like compound, NSBR1. *Biosci. Biotech. Biochem.* 86, 1004-1012.
- Uesusuki, S. *et al.* 2004. Synthesis of brassinosteroids of varying acyl side chains and evaluation of their brassinolide-like activity. *Biosci. Biotech. Biochem.* 68, 1097-1105.
- Wada, K. *et al.* 1981. Brassinolide and homobrassinolide promotion of lamina inclination of rice seedlings. *Plant and Cell Physiol.* 22, 323-325.
- Wada, K. *et al.* 1985. A simple bioassay for brassinosteroids: A wheat leaf-unrolling test. *Agric. Biol. Chem.* 49, 2249-2251.
- Watanabe, B. *et al.* 2003. Synthesis of a castasterone/ponasterone hybrid compound and evaluation of its molting hormone-like activity. *J. Pestic. Sci.* 28, 188-193.
- Watanabe, B. *et al.* 2004a. A simple synthesis of 6-deoxoteasterone and its 20-epimer. *Tetrahedron Lett.* 45, 2767-2769.
- Watanabe, B. *et al.* 2004b. Stereoselective synthesis of (22R)- and (22S)-castasterone/ponasterone A hybrid compounds and evaluation of their molting hormone activity. *Steroids*, 69, 483-493.
- Watanabe, B. *et al.* 2017. Brassinolide-like activity of castasterone analogs with varied side chains against rice lamina inclination. *Bioorg. Med. Chem.* 25, 4566-4578.
- 渡辺文太 2004. Castasterone 側鎖の立体選択的構築と構造変換に関する研究 (博士論文). 京都大学. 京都
- Wing, K. D. 1988. RH5849, a nonsteroidal ecdysone agonist: Effects on *Drosophila* cell line. *Science* 241, 467-469.
- Wing, K. D. *et al.* 1988. RH5849, a nonsteroidal ecdysone agonist: Effects on larval *Lepidoptera*. *Science* 241, 470-472.
- Wolber, G. and Langer, T. 2005. LigandScout: 3-D pharmacophores derived from protein-bound ligands and their use as virtual screening filters. *J. Chem. Inf. Model.* 45, 160-169.
- Yamamoto, S. *et al.* 2006. Synthesis of 26,27-bisnorcastasterone analogs and analysis of conformation-activity relationship for brassinolide-like Activity. *Bioorg. Med. Chem.* 14, 1761-1770.
- Yokota, T. *et al.* 1982. Castasterone, a new phytosterol with plant-hormone potency, from chestnut insect gall. *Tetrahedron Lett.* 23, 1275-1278.

溝隠し（ミゾカクシ）・畦筵（アゼムシロ）

須藤 健一

キキョウ科ミゾカクシ属の小型の多年草。北海道から沖縄までの水田，湿地，畦などの湿り気のある所に普通に生育する。水田周辺の溝が隠れてしまうほどに生育することから「ミゾカクシ」といい，あるいは畦に筵を敷いたかのような群落を形成することから「アゼムシロ」ともいう。茎は細く，ランナー状に四方へと地を這う。地に着いた各節から根を下ろす。茎からは分枝が斜上する。背丈は10～20cmほど。この茎からの再生力は強く，短く切断されても再生してくる。葉は2列に互生しやや厚くて柔らかく，長さ2cmほど，幅3mm前後の長楕円形で，縁には鈍鋸歯がある。

6～10月頃，葉腋から長い花柄を伸ばし，径1cmほどの花を1個つける。合弁花の唇形花で先端が深く割れ，上唇が大きく左右に2裂し，下唇は3裂して反り返る。花弁は丸い花の片方を取り去ったように片側に広がる。中国では，片方だけ紫色の花を付けるので，片方の顔の意味で「^{ほんべんれん}半辺蓮」と呼ばれ，解毒などの薬用として用いられるが，全草にアルカロイドを含み誤食すると中毒を起こす。

左右に開いた上唇花弁の間は深くえぐれ，特徴的な蕊を持つ花の内部がよく見える。基部から伸びている筒状のものは雌蕊の花柱を5つの合着した雄蕊が包んだものである。雄性先熟で，初めは雄性期で花粉を出し，花粉をすべて出し終わると奥から雌蕊が顔を出し，残った花粉を未熟な雌蕊が押し出して雄性期が終わる。その後先端から雌蕊の柱頭が飛び出して雌性期になることで，自家受粉することを防いでいる。

雄性期の花柱を包んだ雄蕊の葯筒の先端にはかわいらしい毛が覗いていて，この毛が花粉媒介者の昆虫などによって押されると花粉が出てくる仕組みになっている。また，花弁は淡い紅紫色であるが基部には緑色の紋様があり，そこへ向けて裂片の中央に濃い紫色の蜜標が縦に走っている。それらが昆虫飛来の

ためのマーカーとなっていると考えられているが，そうすることで昆虫が着陸した花弁の裂片の真上に葯と雌蕊の柱頭が位置することになる。

花が終わると花柄は下垂し丸い根棒状の蒴果を付ける。蒴果は5～7mm程度，中に0.5mmほどの種子が数多く入っている。

このミゾカクシの花は小さな花ではあるが，左右に伸びた上唇と3つに分かれて反り返った下唇とが，空を飛ぶ鳥のように見える。小柄な鳥や紅紫色の鳥もいるだろうけれど，左右に広げた羽，3枚に分かれた尾羽などは，もう50年以上前になるが手塚治虫の漫画「火の鳥」を思い起こさせる。ミゾカクシの雄性期の葯筒は，火の鳥の首から頭にかけての部分に相当するのだが，頭の部分に当たる先端がやや色黒く，首のところから下は少し色が薄れ赤みを帯びてくる。雄性期の葯筒の先から覗いている毛は火の鳥のくちばしである。この花の姿は，まさに火の鳥が飛んでいく途中に首を伸ばして後ろを振り返り，別れを告げているように見えたりするのである。願わくは，この葯筒の色が白いか赤いかであればと思ったりするのである。



高温が花や果実のアントシアニン着色に及ぼす影響

北海道大学大学院農学研究院

山岸 真澄

はじめに

花や果実の色は消費者の購買意欲に強く影響する。そのためこれらの器官の色や模様の改良は園芸植物の育種事業における主要なテーマであり、生産においては光や温度などの条件を調節して着色を良くする栽培技術の開発が進められている。アントシアニンとは、花、果実、葉や茎などに蓄積する主要な色素の一つである。アントシアニンの生合成経路はよく研究されており、生合成にかかわる遺伝子は多くの植物で特定されている。これら生合成遺伝子の転写調節と転写後調節もよく調べられてきた。さらに、光、温度、水分、栄養、傷、病原体の感染などの生物学的および非生物的要因が、花や果実におけるアントシアニンの蓄積に及ぼす影響もよく調べられている(Naik *et al.* 2022; Naing and Kim 2021)。これらの要因の中で、高温は多くの植物でアントシアニン色素の蓄積を抑制する。地球規模の気候変動による気温の上昇が各地で進行している今日、高温がアントシアニンの生合成と蓄積に影響を与える分子メカニズムを理解することは、高温の栽培環境でも生産物の品質を維持し向上させるために不可欠である。本稿では、はじめにアントシアニン生合成の転写調節および転写後調節の概要を解説し、次に高温がアントシアニン生合成の調節経路をどのように変化させるのかについてレビューする。

高温は多くの場合アントシアニンの着色を抑制するが、いくつかの種の花器官で

は着色に影響しなかったり逆に促進したりすることがわかってきた。このような種は交雑育種の交雑親として有用であるし、温度によるアントシアニン着色の調節メカニズムを研究するための材料としても有用である。この記事の後半で紹介する。

1. アントシアニン生合成の転写および転写後調節

1-1. アントシアニン色素の役割と生合成経路

アントシアニンは、非生物学的および生物学的ストレスに対する耐性において様々な役割を果たし、その生合成は、低温、紫外線 (UV) -B、過剰な光、貧栄養、乾燥、塩分、重金属、害虫や病原体の攻撃によって活性化される。さらにアントシアニンは、花粉媒介者や種子散布者を呼び寄せる役割を果たしている (Davies *et al.* 2018; Ferreyra *et al.* 2021; Landi *et al.* 2015)。アントシアニン生合成経路とこれらの経路に関わる酵素は以下の通りである (Tanaka *et al.* 2008; Tohge *et al.* 2017)。マロニル CoA と *p*-クマル酸 CoA を前駆体として、カルコンシンターゼ (CHS)、カルコンイソメラーゼ、フラバノン 3-ヒドロキシラーゼ (F3H)、フラボノイド 3'-ヒドロキシラーゼ (F3'H)、フラボノイド -3', 5'-ヒドロキシラーゼ、ジヒドロフラボノール 4-レダクターゼ (DFR)、アントシアニンシンターゼ (ANS) などの生合成酵素を用いてアントシアニジンが生合成される。アントシアニジンに糖鎖が付加したのがアントシアニンで、ウリ

ジンニリン酸グルコース:フラボノイド (またはアントシアニジン) 3-O-グルコシルトランスフェラーゼ (UFGT) などの糖を付加する酵素によって生じる。糖鎖が付くと液胞に輸送されて貯蔵される。さらにアシル基によって修飾されるアントシアニンも多数存在する。

1-2. R2R3-MYB 転写因子はアントシアニン生合成を正に調節する

花や果実におけるアントシアニン生合成は、主に生合成遺伝子の転写のレベルで調節されている。この転写調節には、R2R3-MYB 転写因子、塩基性ヘリックス・ループ・ヘリックス (bHLH) 転写因子、および WD リピートタンパク質から構成される MYB-bHLH-WD リピート (MBW) 複合体が関与している (Lloyd *et al.* 2017; Xu *et al.* 2015)。R2R3-MYB 転写因子は N 末端に R2 と R3 の 2 つのリピートを持つ植物に特有の MYB 転写因子で、植物ならではの現象の調節に関わっている。そのうちサブグループ 6 の R2R3-MYB は活性化型の R2R3-MYB 転写因子で (以下、R2R3-MYB アクティベーターと記載する)、多くの種でアントシアニン生合成遺伝子の転写を促進してアントシアニン生合成を活発にする (表 -1)。サブグループ 5 の R2R3-MYB は多くの植物ではプロアントシアニジン (柿渋や種皮の茶色い色素) 生合成の調節に関与しているが、ラン科やイネ科の植物ではサブグループ 5 の R2R3-MYB がアントシアニン生合成を活性化し (Chiou and Yeh 2008)、ビルベリー、キウイフルーツ、リ

表-1 アントシアニン生合成遺伝子の転写を調節する R2R3-MYB アクティベーター, R2R3-MYB リプレッサー, R3-MYB¹⁾

| 種 | 転写因子 | 備考 |
|-------------------------|------------------------------------|------------------------|
| R2R3-MYBアクティベーター | | |
| サブグループ6 | | |
| シロイヌナズナ | PAP1, PAP2, AtMYB113, AtMYB114 | |
| リンゴ | MdMYBA/MdMYB1/MdMYB10 | MdMYB10は果肉も赤くする |
| リンゴ | MdMYB110a | 果皮と果肉を赤くする |
| オレンジ | Ruby1 | |
| ブドウ | VvMYBA1, VvMYBA2 | |
| ジャガイモ | SIAN1 | |
| ペチュニア | AN2 | |
| ペチュニア | DEEP PURPLE | Venationの形成 |
| ペチュニア | PURPLE HAZE | Bud-blushの形成 |
| Mimulus | Petal Lobe Anthocyanin (PELAN) | |
| Mimulus | NECTAR GUIDE ANTHOCYANIN (NEGAN) | 斑点形成 |
| キンギョソウ | ROSEA1, ROSEA2 | |
| キンギョソウ | VENOSA | Bud-blushの形成 |
| ユリ | LhMYB12 | |
| ユリ | LhMYBSPLATTER | しぶき斑点の形成 |
| リーガルユリ | LrMYB15 | Bud-blushの形成 |
| ユリ | LhMYB18 | 大きな斑点の形成 |
| ユリ | LhMYB19Long, LhMYB19Short | 突起斑点の着色, 刷毛目模様の形成 |
| サブグループ5 | | |
| トウモロコシ | C1, PL | |
| ビルベリー | VmMYBPA1 | |
| キウイフルーツ | MYBC1 | |
| リンゴ | MdMYBPA1 | |
| シンビジウム | CyMYB1 | |
| ファレノプシス | PeMYB2 | |
| ファレノプシス | PeMYB11 | 斑点形成 |
| ファレノプシス | PeMYB12 | Venationの形成 |
| R2R3-MYBリプレッサー | | |
| C2/EARモチーフをもつサブグループ | | |
| シロイヌナズナ | AtMYB3, AtMYB4, AtMYB6 | C2/EARモチーフ |
| チャノキ | CsMYBL2 | C2/EARモチーフ, TLLLFRモチーフ |
| ポプラ | PprMYB182, PprMYB165, PprMYB194 | C2/EARモチーフ, TLLLFRモチーフ |
| リンゴ | MdMYB16, MdMYB17 | C2/EARモチーフ |
| リンゴ | MdMYB111 | C2/EARモチーフ, TLLLFRモチーフ |
| モモ | PpMYB18 | C2/EARモチーフ |
| オレンジ | CsMYB3 | C2/EARモチーフ |
| ブドウ | VvMYBC2-L1, VvMYBC2-L2, VvMYBC2-L3 | C2/EARモチーフ, TLLLFRモチーフ |
| ブドウ | VvMYB114 | C2/EARモチーフ |
| イチゴ | FaMYB1 | C2/EARモチーフ |
| ペチュニア | PhMYB27 | C2/EARモチーフ |
| フリージア | FhMYB27 | C2/EARモチーフ, TLLLFRモチーフ |
| サブグループ22 | | |
| ジャガイモ | StMYB44-1, StMYB44-2 | C2/EARモチーフ |
| サブグループ7 | | |
| イエギク | CmMYB012 | 既知の転写抑制モチーフは見当たらない |
| R3-MYB | | |
| シロイヌナズナ | AtMYBL2 | C2/EARモチーフ, TLLLFRモチーフ |
| シロイヌナズナ | AtCAPRICE | |
| トマト | Atroviolacea | |
| lochroma | lIMYBL1 | C2/EARモチーフ |
| Mimulus | ROSE INTENSITY1 (ROI1) | |
| Mimulus | RED TONGUE (RTO) | 斑点形成 |
| リンドウ | GtMYB1R1, GtMYB1R9 | |
| ペチュニア | PhMYBx | |
| イエギク | CmMYB#7 | |
| ユリ | R3MYB1, R3MYB2 | C2/EARモチーフ |
| ムスカリ | MaMYBx | |
| フリージア | FhMYBx | |

1) Yamagishi 2024 を改変した

ングではサブグループ 5 の R2R3-MYB はアントシアニンとプロアントシアニジンの両方の生合成を活性化する (Lafferty *et al.* 2022; Peng *et al.* 2020; Wang *et al.* 2018)。これらの R2R3-MYB アクティベーターは, R3 リpeat内に bHLH タンパク質と相互作用するために必要なアミノ酸のモチーフ ([D/E]Lx2[R/K]x3Lx6Lx3R) を保存している。

MBW 複合体を構成する転写因子の中で, bHLH は通常器官表面の広範な領域で発現しているのに対し, R2R3-MYB アクティベーターはしばしば空間

的に限定された領域で発現する。この場合, アントシアニンは R2R3-MYB アクティベーターが発現している限られた領域でのみ生合成されるため, その結果着色は模様となって現れる (表 -1; Albert *et al.* 2011; Hsu *et al.* 2015; Shang *et al.* 2011; Yamagishi 2018; Yuan *et al.* 2014)。例えばペチュニアの AN2 (R2R3-MYB アクティベーター) は花卉全体で発現して花卉全体をピンク色にするが, DEEP PURPLE (R2R3-MYB アクティベーター) は花卉の脈 (維管束) に添って発現し, その結果

venation (脈) に添って着色してできる模様) が生じる。さらに PURPLE HAZE (R2R3-MYB アクティベーター) は蕾の時に光が直接当たる部位で発現し, その結果バッドブラッシュ (bud-blush) と呼ばれる模様を生じる (Albert *et al.* 2011; 2014)。ユリでは LhMYB12 は花卉全体でアントシアニン生合成を調節するが, LhMYB15 はバッドブラッシュを, LhMYBSPLATTER (R2R3-MYB アクティベーター) はしぶき斑点 (splatter) の模様を生む (Yamagishi *et al.* 2014; Yamagishi 2016)。

1-3. アントシアニン生合成を抑制する R2R3-MYB 転写因子

アントシアニン生合成遺伝子の転写を抑制する抑制型の R2R3-MYB 転写因子（以下、R2R3-MYB リプレッサーと記載する）も存在する (LaFountain and Yuan 2021; Ma and Constabel 2019)。C2/EAR モチーフをもつサブグループの R2R3-MYB リプレッサー（表-1）は、R3 リピート内に bHLH と相互作用するために必要なモチーフを保存し、転写抑制に関わる C2 モチーフ (DLNxxP または LxLxL, ethylene response factor-associated amphiphilic repression (EAR) モチーフとも呼ばれる) を C 末端側に持つ (Cavallini *et al.* 2015)。この C2/EAR モチーフに加えて、このサブグループの R2R3-MYB リプレッサーのおよそ半分は転写抑制に関わる TLLLFR モチーフも持っている (Ma *et al.* 2018; Zhao *et al.* 2023)。これらの R2R3-MYB リプレッサーは、bHLH および WD40 パートナーと MBW 複合体を形成するとき R2R3-MYB アクティベーターと競合するか、または転写抑制モチーフを用いてアントシアニン生合成遺伝子の発現を直接抑制するか、またはその両方によって生合成を抑制すると考えられている。さらに R2R3-MYB リプレッサーの多くは発現が R2R3-MYB アクティベーターによって活性化される。したがってこれらのリプレッサーは、アントシアニンの過剰な蓄積を防ぐために、R2R3-MYB アクティベーターの活性を減衰させる負の制御フィードバックに関与すると考

えられている (Huang *et al.* 2020; Li *et al.* 2020b; Zhou *et al.* 2019)。

R2R3-MYB リプレッサーで bHLH との相互作用に必要なモチーフを持たないものも知られている。例えばジャガイモの塊茎では、StMYB44-1 と StMYB44-2 が DFR プロモーターの活性を抑制し、アントシアニン生合成を抑制する。StMYB44-1 と StMYB44-2 は C2/EAR モチーフを持っているが、bHLH との相互作用に必要なモチーフは持っていない (Liu *et al.* 2019)。さらに、イエギクの CmMYB012 はフラボンシンターゼ、CHS、DFR、ANS、UFGT の発現を抑制することで、フラボンとアントシアニン両方の生合成を阻害する (Zhou *et al.* 2021)。

1-4. R3-MYB 転写因子もアントシアニン生合成を抑制する

R3-MYB は N 末端に R3 リピートだけを持つ MYB 転写因子で、そのいくつかはアントシアニン生合成を負に調節する (表-1)。これらの R3-MYB 転写因子は R3 リピート内に bHLH タンパク質と相互作用するのに必要なモチーフを保持しており、しばしば競合によって R2R3-MYB アクティベーターが bHLH と結合するのを阻害し、その結果アントシアニン生合成遺伝子の転写を受動的に抑制する (Albert *et al.* 2014; Colanero *et al.* 2018; Wang and Chen 2014)。さらに、シロイヌナズナの AtMYBL2 (R3-MYB) は TLLLFR と C2/EAR の転写抑制モチーフを持ち (Matsui *et al.* 2008)、同様にユリの LhR3MYB1 と LhR3MYB2 (Sakai *et al.* 2019) お

よび *Lochroma* の IIMYBL1 (Gates *et al.* 2018) は C 末端に C2/EAR モチーフを持っていることから、これらの R3-MYB はアントシアニン生合成に関わる遺伝子の発現を能動的に抑制していると考えられている。これらの R3-MYB 転写因子は、R2R3-MYB アクティベーターの発現上昇に伴って転写量が増加することより、アントシアニンの過剰な蓄積を防ぐためにアントシアニン生合成の微調整に関与していると考えられている。

R3-MYB 転写因子は時としてユニークな表現の色を作り出す。トマト果実の *Atroviolacea* (R3-MYB) (Colanero *et al.* 2018) と *Lochroma* 花弁の IIMYBL1 (R3-MYB) (Gates *et al.* 2018) はアントシアニン生合成を強く阻害し、アントシアニンが貯まらない果実や花弁を作る。ROSE INTENSITY1 (R3-MYB) は、ミムラス (*Mimulus*) 花弁において色の強度を決定する (Yuan *et al.* 2013)。さらに RED TONGUE (RTO, R3-MYB) と NECTAR GUIDE ANTHOCYANIN (NEGAN, R2R3-MYB アクティベーター) は、ミムラス花弁における斑点形成に関与している (Ding *et al.* 2020)。以下に斑点ができるメカニズムを概説する: RTO 遺伝子の発現は NEGAN によって活性化されるが、翻訳された RTO タンパク質はその細胞から周りの隣接する細胞へと拡散するので、RTO を翻訳している細胞では RTO は NEGAN を抑制しない。また NEGAN は NEGAN 自身の転写を促進するので、その細胞では NEGAN の活性はどんどん上昇してアントシアニ

ンの生合成が活発になる。一方で隣接する細胞では拡散してきた RTO が *NEGAN* を抑制するため、アントシアニン生合成は進まない。その結果アントシアニンが蓄積する細胞の周囲ではアントシアニンが蓄積しないため着色は花卉上に斑点の模様となって現れる。

1-5. アントシアニン生合成の転写後調節

アントシアニン生合成の調節にはマイクロ RNA (miRNA) も関与している。miRNA は核ゲノムから転写されてできる non-coding RNA (タンパク質をコードしていない RNA) の一つで、相補的な配列を持つ mRNA (標的 mRNA) を認識してその mRNA の発現を転写後に抑制する。マイクロ RNA828(miR828) と miR858 は、ブドウの果実でアントシアニン生合成を抑制する *VvMYB114* リプレッサーの働きを抑制するので、これらの miRNA が蓄積するとアントシアニンの生合成量が増える (Tirumalai *et al.* 2019)。同様にジャガイモの塊茎では miR828 はアントシアニン生合成の R2R3-MYB リプレッサーを標的としており、miR828 の蓄積量はジャガイモ塊茎における高いアントシアニン含有量と関連している (Bonar *et al.* 2018)。一方でユリの花では、miR828 は *LhMYB12* 転写因子 (R2R3-MYB アクティベーター) の発現を抑制するので、miR828 が蓄積するとアントシアニン生合成は抑えられる。ユリのバイカラーの品種では、miR828 は一枚の花被片の下半分に多く蓄積し上半分にはわずかしか蓄積しな

いため、上半分でだけアントシアニンが生合成されバイカラーの花被片が生じる (Yamagishi and Sakai 2020)。これらの植物では同じ miRNA がアントシアニン生合成の転写後調節に関わっているが、標的となっている転写因子の違いから、ブドウの果実とジャガイモの塊茎ではアントシアニン生合成を促進することになり、逆にユリの花卉では抑制することになり、起こっている現象は種間で多様である。

シロイヌナズナとリンゴの miR828 は異なる経路を介してアントシアニンの蓄積を負に調節している。シロイヌナズナでは、miR828 はまずトランス作用性の低分子干渉 RNA (trans-acting small interfering RNA) 遺伝子 4 (*TAS4*) の転写産物を切断して、低分子干渉 RNA (small interfering RNA, siRNA) である *TAS4-siR81(-)* を生成する。*TAS4-siR81(-)* はアントシアニン生合成を促進する *PAP1*, *PAP2*, および *MYB113* 遺伝子 (すべて R2R3-MYB アクティベーター) を転写後に抑制するので、miR828 は間接的にアントシアニン生合成を負に調節することになる (Rajagopalan *et al.* 2006)。リンゴでも miR828 が *TAS4* 転写産物を切断して *TAS4-siR81(-)* を生成する。シロイヌナズナと異なりリンゴの *TAS4-siR81(-)* は R2R3-MYB を標的とせず、代わりに主に低温の条件下で果実において機能する *MdbHLH3* 転写因子遺伝子を標的とする (Xie *et al.* 2012)。リンゴにおける miR828 の蓄積量は高温に応答して増加し、その結果 *MdbHLH3* の発現を抑制するので、アントシアニンの蓄積は高温で抑

制される (Zhang *et al.* 2020)。

Squamosa Promoter Binding Protein Like (SPL) 転写因子の一つ *AtSPL9* は、シロイヌナズナにおいてアントシアニン生合成遺伝子の発現を直接妨げ、加えて MBW 複合体を不安定にすることで、アントシアニン生合成を抑制する。*AtSPL9* 遺伝子の発現は、幼若相で多く蓄積する miR156 によって転写後に抑制される (Gou *et al.* 2011)。したがって miR156-SPL9 モジュールは、個体が幼若相のときに栄養器官にアントシアニンが多く蓄積することに深く関わっている。さらに miR156 の蓄積量は非生物的ストレスによって上昇するため、miR156-SPL9 モジュールはストレス条件下でアントシアニン色素の蓄積を促す (Cui *et al.* 2014)。ブルーベリーでは miR156 は果実発達の比較の後期の段階で蓄積し、miR156 認識部位を持つ *VcSPL12* 遺伝子の発現を抑制する。*VcSPL12* は *DFR* 遺伝子の発現を直接妨げ、果実のアントシアニン生合成を正に調節する *VcMYBPA1* (アクティベーター) の機能を抑制するため、ブルーベリーの miR156-SPL12 モジュールは果実の成熟後期にアントシアニン生合成を加速させる (Li *et al.* 2020a)。

色素生合成における転写後調節は、環境の変化や植物の成長に応じた色素蓄積の精密な調節に関与していると考えられている。明らかになった事例はまだ少ないが、今後の研究は色素蓄積の微調整についての私たちの理解を深めようとする期待される。

表-2 高温がアントシアニンの蓄積に及ぼす影響と主要なメカニズム¹⁾

| 種 | 器官 | 主要なメカニズム |
|------------------------------------|-----|-----------------------------------------------|
| 高温によって蓄積が抑制される植物 | | |
| シロイヌナズナ | 葉や茎 | R2R3-MYBリプレッサーとR3-MYBの活性化 |
| チャノキ | 葉 | CsMYBL2 (R2R3-MYBリプレッサー)の活性化 |
| リンゴ | 果実 | MdMYBA/MdMYB1/MdMYB10 (R2R3-MYBアクティベーター)の発現抑制 |
| クラブアップル (<i>Malus profusion</i>) | 果実 | アントシアニン生合成の抑制と分解の促進 |
| イチゴ | 果実 | FaMYB10 (R2R3-MYBアクティベーター)の発現抑制 |
| ブドウ | 果実 | アントシアニンの分解促進 |
| ブドウ'巨峰' | 果実 | VIMYBA2 (R2R3-MYBアクティベーター)の発現抑制 |
| ジャガイモ | 塊茎 | StAN1 (R2R3-MYBアクティベーター)とStbHLH1の発現抑制 |
| イエギク | 花 | CmMYB012 (R2R3-MYBリプレッサー)の活性化 |
| オリエンタルハイブリッドユリ | 花 | LhMYB12 (R2R3-MYBアクティベーター)の発現抑制 |
| シンビジウム | 花 | CyMYB1 (R2R3-MYBアクティベーター)の発現抑制 |
| 高温によって蓄積が促進される植物 | | |
| アジアティックハイブリッドユリ | 花 | LhMYB12 (R2R3-MYBアクティベーター)の発現促進 |

1) Yamagishi 2024 を改変した

2. 高温がアントシアニンの蓄積を抑制するメカニズム

2-1. R2R3-MYB アクティベーターの発現抑制が花や果実の色あせの主な原因である

高温は多くの植物種でアントシアニンの蓄積を抑制する (Man *et al.* 2015; Wang *et al.* 2016b; Zhang *et al.* 2019; Shi *et al.* 2022; Tan *et al.* 2023)。このような種では、高温下で R2R3-MYB アクティベーター遺伝子の発現がしばしば減少する (表-2)。例えばリンゴの *MdMYBA/MdMYB1/MdMYB10* (Lin-Wang *et al.* 2011)、イチゴの *FaMYB10* (Matsushita *et al.* 2016)、オリエンタルハイブリッドユリの *LhMYB12* (Lai *et al.* 2011)、シンビジウムの *CyMYB1* (Nakatsuka *et al.* 2019) は高温で発現量が低下し、その結果アントシアニンの生合成量が低下する。オリエンタルハイブリッドユリ品種‘マレロ’では、花の発達ステージ2と3のときに高温に遭遇すると花の着色不良が起こるが (図-1)、他のステージでは起こらない。ステージ2と3は本来 *LhMYB12* アクティベーターの発現が上昇して生合成が活発になるステージであるが、高温はこの発現を抑制する (Lai *et al.* 2011)。シンビジウムの花の花被片(3枚の萼片と2枚の側花弁)では、*CyMYB1* および *CybHLH2* ならび

に主要なアントシアニン生合成遺伝子の発現レベルが高温によって強く抑制され、生合成が抑制される (Nakatsuka *et al.* 2019)。このように R2R3-MYB アクティベーターの発現抑制は、高温でアントシアニンの蓄積が抑制される主要な原因の一つであると考えられる。

R2R3-MYB アクティベーターに加えて R2R3-MYB リプレッサーと R3-MYB も高温による生合成の抑制に関与している (表-2)。シロイヌナズナの葉や茎では、少なくとも3つの抑制因子、*AtMYB3* (R2R3-MYBリプレッサー)と*AtMYB6*(R2R3-MYBリプレッサー)と*AtMYBL2* (R3-MYB), の発現が高温によって活性化され、生合成が抑制される (Rowan *et al.* 2009)。同様に、チャノキ (*Camellia sinensis*) の *CsMYBL2* (R2R3-MYBリプレッサー) の発現は高温で上昇し、アントシアニン生合成を阻害する (Zhao *et al.* 2023)。紫色のジャガイモの塊茎では、熱ストレスが *StAN1* (R2R3-MYBアクティベーター)と*StbHLH1* の発現を低下させると同時に、*StMYB44-1* および *StMYB44-2* (R2R3-MYBリプレッサー) の発現を誘導し、その結果塊茎内に白い部分が生じる (Liu *et al.* 2019)。イエギク花被片のアントシアニン含有量は 35 °C で劇的に減少するが、*CmMYB012* (R2R3-MYBリプレッサー) は長期間の高温処理によって発現が強く誘導されアントシアニン生合成を阻害する (Zhou *et al.* 2021)。

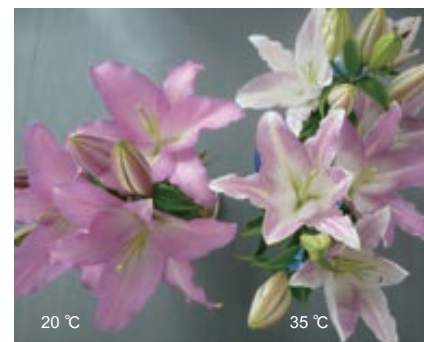


図-1 20°Cと35°Cで2日間栽培したオリエンタルハイブリッドユリ品種‘マレロ’詳しくは Lai *et al.* 2011 を参照

2-2. 葉と果実において MYB の発現に影響する上流の因子

アントシアニン生合成を制御する R2R3-MYB アクティベーター、R2R3-MYB リプレッサー、および R3-MYB の発現に影響する上流の因子は、シロイヌナズナの葉やリンゴなどの果実で評価されている (図-2)。これらの器官では、温度に加えて光(可視光と UV-B)もアントシアニン生合成に強く影響する。一般に高温はアントシアニンの蓄積を抑制するが、光は蓄積を促進する。この光と温度によるアントシアニン生合成の制御には CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1-ELONGATED HYPOCOTYL 5 (COP1-HY5) モジュールが深く関わっている。COP1-HY5 モジュールは光刺激を伝達して光形態形成に関わる因子として当初機能が調べられたが、その後温度刺激の伝達にも関わるということが明らかにされた。

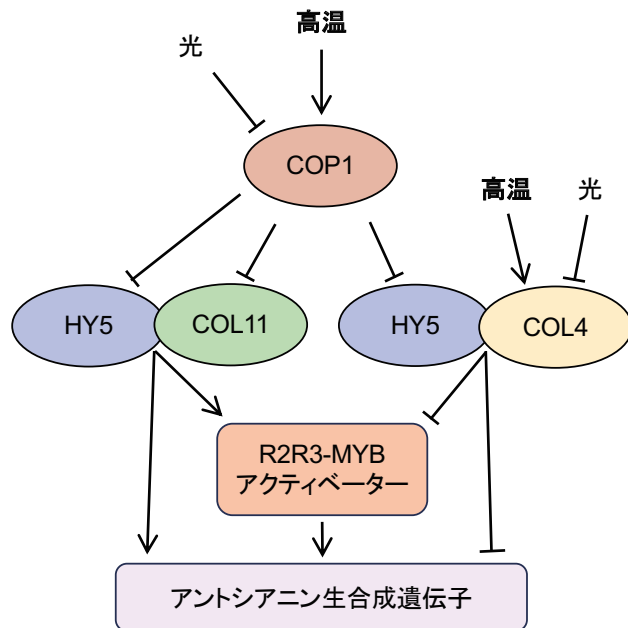


図-2 果実や葉と茎におけるアントシアニン生合成が高温によって抑制されるメカニズム。高温は COP1 や COL4 の活性を高め、光は低下させる。COL11 と HY5 の複合体はアントシアニン生合成を促進するが、COP1 は COL11 - HY5 複合体の働きを抑制する。COL4 は HY5 と複合体を作りアントシアニン生合成を抑制する。図中の矢印は促進、T 字の棒は抑制を表す。略語：COL, CONSTANS-Like；COP1, CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC 1；HY5, ELONGATED HYPOCOTYL 5

シロイヌナズナの AtHY5 は、*CHS* や *F3H* などの生合成遺伝子のプロモーターに直接結合することで (Shin *et al.* 2007), また *PAP1* (R2R3-MYB アクティベーター) の発現を上昇させることで (Shin *et al.* 2013), アントシアニン生合成を促進する。AtCOP1 タンパク質は AtHY5 タンパク質を分解することで AtHY5 の機能を抑制する (Gangappa and Botto 2016; Podolec and Ulm 2018)。光は、フィトクロム、クリプトクロム、UV RESISTANCE LOCUS 8 (UV 受容体タンパク質) などの光受容体を介して COP1 タンパク質を核から細胞質へと移行させ、これにより核内の COP1 タンパク質のレベルは減少するので、光が当たると AtHY5 の活性が上昇してアントシアニン生合成が活発になる。対照的に、高温は核内の COP1 タンパク質のレベルを高めるので、高温下では AtHY5 タンパク質の分解が進んでアントシアニン生合成量が少なくなる (Kim *et al.* 2017; Park *et al.* 2017; Xiao *et al.* 2022)。同時に、AtHY5 は miR858 を用いて *AtMYBL2*

(R3-MYB) の発現を抑制する。したがって高温下では *AtMYBL2* の発現量が増しアントシアニン生合成はさらに抑制される (Kim *et al.* 2017; Wang *et al.* 2016a)。

リンゴ (An *et al.* 2017; Peng *et al.* 2013), ナス (Jiang *et al.* 2016), ナシ (Tao *et al.* 2018) の果実、およびトマトの葉と果実 (Liu *et al.* 2018; Qiu *et al.* 2019) では、HY5 タンパク質が R2R3-MYB アクティベーターとアントシアニン生合成遺伝子の発現を高め、暗所では COP1 によって HY5 が負に調節されるので生合成が抑制される。このようにシロイヌナズナと似た COP1-HY5 モジュールの役割が明らかにされているが、温度との関連は分かっていない。

B-box (BBX) 転写因子は、CONSTANS-Like (COL) 転写因子としても知られ、タンパク質レベルで HY5 と相互作用して標的遺伝子の発現を調節する (図-2)。したがって BBX/COL は光形態形成とアントシアニン生合成において重要な役割を果たしてい

る。BBX/COL には HY5 と結合して標的遺伝子の発現を促進するものと抑制するものがある。シロイヌナズナでは AtBBX20, AtBBX21, AtBBX22 は標的遺伝子を活性化させるが、AtBBX24, AtBBX25, AtBBX32 が HY5 と相互作用すると HY5 の標的遺伝子の発現を抑制する (Bursch *et al.* 2020; Gangappa and Botto 2014; Xu *et al.* 2018)。

アントシアニン生合成の調節に関与する BBX/COL タンパク質は、リンゴ、ナシ、ブドウでも特定されている (An *et al.* 2019; An *et al.* 2020; Bai *et al.* 2019a; 2019b; Fang *et al.* 2019b; Liu *et al.* 2023)。AtBBX22 のホモログであるリンゴの MdCOL11 は *MdMYBA/MdMYB1/MdMYB10* アクティベーターの転写を直接刺激する。注目すべきは、UV-B は *MdCOL11* の発現を促進する一方で高温はその発現を抑制することである (Bai *et al.* 2014)。さらに AtBBX24 のホモログであるリンゴの *MdCOL4* は、MdCOL4-MdHY5 二量体を形成して、*ANS*, *UFGT*, および *MdMYBA/MdMYB1/MdMYB10* 遺伝子の発現を抑制する。*MdCOL4* 遺伝子の発現は高温によって誘導されるため、*MdCOL4* は高温によるアントシアニン生合成の抑制に関与している (Fang *et al.* 2019a)。以上のように光と高温は広範な果実や葉において、COP1-HY5 モジュールや BBX/COL といった共通する因子を介して標的遺伝子の発現を調節することで、アントシアニン生合成に影響を与える。

2-3. 花において R2R3-MYB 転写因子の発現に影響する上流因子

花器官でも、光によって誘導されるアントシアニン生合成に COP1-HY5 モジュールが関わっていることがバラ (*Rosa hybrida*) で明らかにされている。RhHY5 タンパク質のレベルは明条件で増加するが、暗条件では減少する。RhHY5 はバラ品種‘ブルゴーニュアイスバーグ’の花弁で *RhCHS*, *RhF3'H*, *RhANS*, *RhGT1 (UFGT)*, および *RhMYB114a* アクティベーターの発現を活性化し、*RhMYB3b* リプレッサーの発現を抑制する (Yan *et al.* 2023)。しかしながら高温が RhHY5 の機能に影響するかどうかについては評価されていない。私たちの知る限り、これは花のアントシアニン生合成における HY5 の役割を実証した最初の報告である。しかしこのような報告はバラ以外では見当たらず、R2R3-MYB アクティベーターの上流で働く因子の解析は葉や果実と比較して限られている。ではなぜ花では上流の因子が分かっていないのだろうか？

光はリンゴなどの果実の着色に強い影響を与え、暗所で果実を肥大させるとアントシアニンの蓄積は強く抑制され、しばしば果実は白くなる (Bai *et al.* 2019b; Fang *et al.* 2019a; Jiang *et al.* 2016; Li *et al.* 2020c)。一方で花におけるアントシアニンの着色に及ぼす光の影響は果実や葉ほど顕著でなく、完全に暗い条件で栽培しても花は着色する。このことから多くの花では、COP1-HY5 モジュールは R2R3-MYB 転写因子の調

節に直接関わっていない可能性が予測される。例外は bud-blush (蕾の時に光が直接当たった部位で色素が蓄積してできる模様) の形成で、このときのアントシアニン生合成は光に強く依存している。bud-blush を制御するペチュニアの *PURPLE HAZE* やユリの *LrMYB15* (いずれも R2R3-MYB アクティベーター) の発現は光によって誘導される (Albert *et al.* 2011; 2014; Yamagishi 2016)。上述のバラでは 5 つの R2R3-MYB アクティベーターが特定されており、そのうち *RhMYB114a* の発現は光の影響を受けるが (Yan *et al.* 2023)、バラの花における主要なアクティベーターであり花弁で強く発現している *RhMYB113a* の発現は光の影響を受けないため、バラを暗所で育ててもかなりの量のアントシアニンが花弁に蓄積する (Yan *et al.* 2023)。単一の植物種は多様な色素沈着パターンを作り出すために複数の R2R3-MYB アクティベーターを持つことが多く、バラの *RhMYB113a* は花全体の着色に、*RhMYB114a* は bud-blush の模様形成に関与していると推測され、*RhMYB113a* は HY5 の影響を受けない可能性が考えられる。しかしこの仮説を確認するためにさらなる研究が必要である。

このように花のアントシアニン生合成では R2R3-MYB 転写因子の調節に COP1-HY5 モジュールはあまり関わっていないことが予測される。葉や果実と異なり、花では未知のルートを用いて温度刺激が伝達されていることを示唆している。今後、このような上流因子を解明するためのさらなる研究が必要である。

2-4. 一部の果実の着色不良はアントシアニン色素の能動的な分解によって起こる

高温による分解の促進が着色の低下に関わるケースも報告されている。ブドウの‘巨峰’では高温によって *VIMYBA2* (R2R3-MYB アクティベーター) の発現が抑制されて生合成が低下する (Ryu *et al.* 2020) が、多くの品種のブドウ果実では高温がアントシアニン生合成に及ぼす影響は他の種の果実ほど顕著でなく、むしろアントシアニンの分解が高温で進み、高温でアントシアニンの蓄積量が低下する主要な原因となっている (Mori *et al.* 2007; Pastore *et al.* 2017)。クラス III ペルオキシダーゼは液胞に貯まっているアントシアニンの能動的な分解に関与しており (Zipor *et al.* 2015)、その活性はブドウの果実で高温によって著しく増加する (Movahed *et al.* 2016)。同様に、プラム (*Prunus salicina*) の果実でもクラス III ペルオキシダーゼ活性の増加が高温下でのアントシアニン蓄積量の低下に関わっている (Niu *et al.* 2017)。クラブアップル (*Malus profusion*) の果実では高温環境で、MpMYB10 アクティベーターの抑制と MpMYB15 リプレッサーの促進によるアントシアニン生合成の抑制に加えてクラス III ペルオキシダーゼの活性化による分解の促進が起こる (Rehman *et al.* 2017)。アントシアニン色素の能動的な分解が高温によって促進される事例は花器官ではまだ報告されていないと思われる。

3. 高温でもアントシアニンの蓄積量が減少しない園芸植物

3-1. アジアティックハイブリッドユリでは高温で花の色が濃くなる

高温は多くの花や果実でアントシアニンの蓄積を抑制するが、高温でもアントシアニンの蓄積量に影響がでない、あるいは逆に蓄積が促進される事例が報告されている。アジアティックハイブリッドユリ (*Lilium* spp.) の花では 20 °C で栽培した場合よりも 35 °C で栽培した方がアントシアニンの色が濃くなる (図-3, Yamagishi 2022; 2024)。通常高温は R2R3-MYB アクティベーターの発現を抑制するが、アジアティックハイブリッドユリの *LhMYB12* アクティベーターの転写量は高温によって上昇し、その結果アントシアニン生合成遺伝子の発現量も増加する。

同じユリでもオリエンタルハイブリッドユリでは他の多くの植物種と同様、高温で *LhMYB12* アクティベーターの発現抑制が起こり色は薄くなる (Lai *et al.* 2011)。この違いはどこから生ずるのであろうか? アジアティックハイブリッドユリとオリエンタルハイブリッドユリは *Lilium* 属の異なる節 (セクション) の野生の種から種間交雑によって育成されており、遺伝的には遠縁である。両者の *LhMYB12* のゲノムの塩基配列を比較すると、開始コドンより下流の配列 (2つのイントロンと 3' 非翻訳領域を含む) はアジアティックハイブリッドユリとオリエンタルハイブリッドユリ

でよく似ているが、上流の配列 (プロモーター領域の配列) は著しく異なっている (Yamagishi 2021)。この違いが温度に対する応答の違いになっていると予測される。今後両プロモーターの機能を比較解析すれば、温度に应答するシスエレメントの特定や上流の制御因子 (トランスエレメント) の解明が進み、高温による着色抑制を解決するための糸口が掴めるかもしれない。

3-2. シンビジウムではアントシアニン色素の蓄積に高温耐性が認められる

シンビジウムでも興味深い報告がなされている。シンビジウムの花は花被片 (萼片と側花弁), 唇弁, ずい柱からなる。花被片のアントシアニン蓄積量は高温によって著しく抑制されるが、唇弁とずい柱の蓄積量は温度の影響を受けにくく、高温と低温で差が小さい。唇弁におけるアントシアニンの生合成遺伝子や R2R3-MYB アクティベーター遺伝子の発現レベルは高温で減少するものの、それでもそのレベルは花被片における低温下での発現レベルと同じかそれよりも高い。このようにシンビジウムでは、花被片、唇弁、ずい柱が高温に対して異なる反応を示す (Nakatsuka *et al.* 2019)。花被片と唇弁を比較検討して温度に対する違いの原因を明らかにできれば、高温による着色抑制を回避するための手掛かりが得られると期待される。

おわりに

地球の至るところで気温の上昇が進む

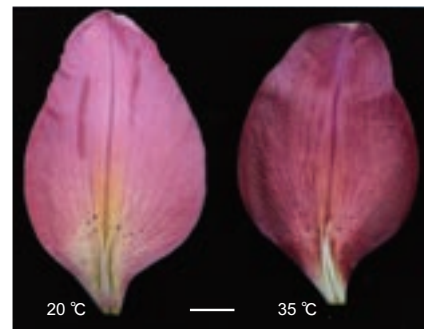


図-3 20°Cと35°Cで栽培したアジアティックハイブリッドユリ品種‘トロント’。横棒は1cmを表す。詳細は Yamagishi 2022 を参照

中、高温がアントシアニン生合成を抑制する分子メカニズムを解明することは重要な研究テーマである。高温条件下では多くの花や果実で、R2R3-MYB アクティベーターの発現抑制および R2R3-MYB リプレッサーと R3-MYB 転写因子の発現増加が観察される。果実や葉では光と温度がアントシアニン生合成に影響し、ここでは COP1-HY5 モジュールと BBX/COL 転写因子が光と温度の刺激を伝達して MYB 転写因子やアントシアニン生合成遺伝子の発現を制御していることが明らかになってきた。一方花では R2R3-MYB 転写因子を調節する上流の経路の理解が不十分で、このことが花のアントシアニン蓄積が高温によって抑制されるメカニズムの理解を制限している。COP1-HY5 モジュールは多くの場合花では調節に関与していないと予測され、それに代わる調節機構の解明が必要である。

さらに、シンビジウムの花被片と唇弁、およびオリエンタルハイブリッドユリとアジアティックハイブリッドユリの花被片では、温度に対して異なる応答を示すことが分かってきた。これらの材料を比較して違いの原因を明らかにできれば、R2R3-MYB 転写因子を調節する上流の経路が解明できるかもしれないし、その成果は高温の影響を回避できる品種の育成や栽培技術の開発につながると期待される。

参考文献

- Albert, N. W. *et al.* 2014. A conserved network of transcriptional activators and repressors regulates anthocyanin pigmentation in eudicots. *Plant Cell*. 26, 962–980.
- Albert, N. W. *et al.* 2011. Members of an R2R3-MYB transcription factor family in *Petunia* are developmentally and environmentally regulated to control complex floral and vegetative pigmentation patterning. *Plant J.* 65, 771–784.
- An, J. *et al.* 2017. The bZIP transcription factor MdHY5 regulates anthocyanin accumulation and nitrate assimilation in apple. *Hortic. Res.* 4, 17023.
- An, J. *et al.* 2019. MdBBX22 regulates UV-B-induced anthocyanin biosynthesis through regulating the function of MdHY5 and is targeted by MdbT2 for 26S proteasome-mediated degradation. *Plant Biotech. J.* 17, 2231–2233.
- An, J. *et al.* 2020. An apple b-box protein MdBBX37 modulates anthocyanin biosynthesis and hypocotyl elongation synergistically with MdMYBs and MdHY5. *Plant Cell Physiol.* 61, 130–143.
- Bai, S. *et al.* 2014. An apple B-box protein, MdCOL11, is involved in UV-B- and temperature-induced anthocyanin biosynthesis. *Planta* 240, 1051–1062.
- Bai, S. *et al.* 2019a. BBX16, a B-box protein, positively regulates light-induced anthocyanin accumulation by activating MYB10 in red pear. *Plant Biotechnol. J.* 17, 1985–1997.
- Bai, S. *et al.* 2019b. Two B-box proteins, PpBBX18 and PpBBX21, antagonistically regulate anthocyanin biosynthesis via competitive association with *Pyrus pyrifolia* ELONGATED HYPOCOTYL 5 in the peel of pear fruit. *Plant J.* 100, 1208–1223.
- Bonar, N. *et al.* 2018. Potato miR828 is associated with purple tuber skin and flesh color. *Front. Plant Sci.* 9, 1742.
- Bursch, K. *et al.* 2020. Identification of BBX proteins as rate-limiting cofactors of HY5. *Nat. Plant* 6, 921–928.
- Cavallini, E. *et al.* 2015. The phenylpropanoid pathway is controlled at different branches by a set of R2R3-MYB C2 repressors in grapevine. *Plant Physiol.* 167, 1448–1470.
- Chiou, C. Y. and Yeh, K. W. 2008. Differential expression of *MYB* gene (*OgMYB1*) determines color patterning in floral tissue of *Oncidium* Gower Ramsey. *Plant Mol Biol.* 66, 379–388.
- Colanero, S. *et al.* 2018. The *atroviolacea* gene encodes an R3-MYB protein repressing anthocyanin synthesis in tomato plants. *Front. Plant Sci.* 9, 1–17.
- Cui, L. *et al.* 2014. The miR156-SPL9-DFR pathway coordinates the relationship between development and abiotic stress tolerance in plants. *Plant J.* 80, 1108–1117.
- Davies, K. *et al.* 2018. Functions of flavonoid and betalain pigments in abiotic stress tolerance in plants. *Annu. Plant Rev.* Online 1, 1–41.
- Ding, B. *et al.* 2020. Two MYB proteins in a self-organizing activator-inhibitor system produce spotted pigmentation patterns. *Current Biol.* 30, 802–814.
- Fang, H. *et al.* 2019a. MdCOL4 interaction mediates crosstalk between UV-B and high temperature to control fruit coloration in apple. *Plant Cell Physiol.* 60, 1055–1066.
- Fang, H. *et al.* 2019b. The B-box zinc finger protein MdBBX20 integrates anthocyanin accumulation in response to ultraviolet radiation and low temperature. *Plant Cell Environ.* 42, 2090–2104.
- Ferreira, M. L. F. *et al.* 2021. Recent advances on the roles of flavonoids as plant protective molecules after UV and high light exposure. *Physiol. Plant.* 173, 736–749.
- Gangappa, S. N. and Botto, J. F. 2014. The BBX family of plant transcription factors. *Trends Plant Sci.* 19, 460–470.
- Gangappa, S. N. and Botto, J. F. 2016. The multifaceted roles of HY5 in plant growth and development. *Mol. Plant* 9, 1353–1365.
- Gates, D. J. *et al.* 2018. A novel R3 MYB transcriptional repressor associated with the loss of floral pigmentation in *Ipomoea*. *New Phytol.* 217, 1346–1356.
- Gou, J. *et al.* 2011. Negative regulation of anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis by a miR156-targeted SPL transcription factor. *Plant Cell* 23, 1512–1522.
- Hsu, C. *et al.* 2015. Three R2R3-MYB transcription factors regulate distinct floral pigmentation patterning in *Phalaenopsis* spp. *Plant Physiol.* 168, 175–191.
- Huang, D. *et al.* 2020. *CsMYB3* and *CsRUBY1* form an ‘activator-and-repressor’ loop for the regulation of anthocyanin biosynthesis in citrus. *Plant Cell Physiol.* 61, 318–330.
- Jiang, M. *et al.* 2016. Novel insight into the mechanism underlying light-controlled anthocyanin accumulation in eggplant (*Solanum melongena* L.). *Plant Sci.* 249, 46–58.
- Kim, S. *et al.* 2017. High ambient temperature represses anthocyanin biosynthesis through degradation of HY5. *Front. Plant Sci.* 8, 1787.
- LaFountain, A. M. and Yuan, Y. 2021. Repressors of anthocyanin biosynthesis. *New Phytol.* 231, 933–949.
- Lafferty, D. J. *et al.* 2022. Hierarchical regulation of MYBPA1 by anthocyanin- and proanthocyanidin-related MYB proteins is conserved in *Vaccinium* species. *J. Exp. Bot.* 73, 1344–1356.
- Lai, Y. *et al.* 2011. Elevated temperature inhibits anthocyanin biosynthesis in the tepals of an Oriental hybrid lily via the suppression of *LhMYB12* transcription. *Sci Hortic.* 132, 59–65.
- Landi, M. *et al.* 2015. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environ. Exp. Bot.* 119, 4–17.
- Li, X. *et al.* 2020a. A blueberry MIR156a-SPL12 module coordinates the accumulation of chlorophylls and anthocyanins during fruit ripening. *J. Exp. Bot.* 71, 5976–5989.
- Li, Y. *et al.* 2020b. MYB repressors and MBW activation complex collaborate to fine-tune flower coloration in *Freesia hybrida*. *Commun. Biol.* 3, 1–14.
- Li, Y. *et al.* 2020c. FvbHHLH9 functions as a positive regulator of anthocyanin biosynthesis by forming a HY5-bHHLH9 transcription complex in strawberry fruits. *Plant Cell Physiol.* 61, 826–837.
- Lin-Wang, K. *et al.* 2011. High temperature reduces apple fruit colour via modulation of the anthocyanin regulatory complex. *Plant Cell Environ.* 34, 1176–1190.
- Liu, C. *et al.* 2018. The bZip transcription factor HY5 mediates CRY1a-induced anthocyanin biosynthesis in tomato. *Plant Cell Environ.* 41, 1762–1775.
- Liu, Y. *et al.* 2019. StMYB44 negatively regulates anthocyanin biosynthesis at high temperatures in tuber flesh of potato. *J. Exp. Bot.* 70, 3809–3824.
- Liu, W. *et al.* 2023. VvBBX44 and VvMYBA1 form a regulatory feedback loop to balance anthocyanin biosynthesis in grape. *Hort. Res.* 10, uhad176.
- Lloyd, A. *et al.* 2017. Advances in the MYB-bHLH-WD repeat (MBW) pigment regulatory model: addition of a WRKY factor and co-option of an anthocyanin MYB for betalain regulation. *Plant Cell Physiol.* 58, 1431–1441.
- Ma, D. and Constabel, C. P. 2019. MYB repressors as regulators of phenylpropanoid metabolism in plants. *Trends Plant Sci.* 24, 275–289.
- Ma, D. *et al.* 2018. Two R2R3-MYB proteins are broad repressors of flavonoid and phenylpropanoid metabolism in poplar. *Plant J.* 96, 949–965.
- Man, Y. *et al.* 2015. High-temperature inhibition of biosynthesis and transportation of anthocyanins results in the poor red coloration in red-fleshed *Actinidia chinensis*. *Physiol. Plant.* 153, 565–583.
- Matsui, K. *et al.* 2008. AtMYB12, a protein with a single MYB domain, acts as a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis. *Plant J.* 55, 954–967.
- Matsushita, K. *et al.* 2016. The effect of high air temperature on anthocyanin concentration and the expressions of its biosynthetic genes in strawberry ‘Sachinoka’. *Environ. Control Biol.* 54, 101–107.
- Mori, K. *et al.* 2007. Loss of anthocyanins in red-wine grape under high temperature. *J. Exp. Bot.* 58, 1935–1945.
- Movahed, N. *et al.* 2016. The grapevine VviPrx31 peroxidase as a candidate gene involved in anthocyanin degradation in ripening berries under high temperature. *J. Plant Res.* 129, 513–526.
- Naik, J. *et al.* 2022. Molecular components associated with the regulation of flavonoid biosynthesis. *Plant Sci.* 317, 111196.
- Naing, A. H. and Kim, C. K. 2021. Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: their role in tolerance to abiotic stresses. *Physiol. Plant.* 172, 1711–1723.
- Nakatsuka, T. *et al.* 2019. Floral organ- and temperature-dependent regulation of anthocyanin biosynthesis in *Cymbidium* hybrid flowers. *Plant Sci.* 287, 110173.
- Niu, J. *et al.* 2017. Anthocyanin concentration

- depends on the counterbalance between its synthesis and degradation in plum fruit at high temperature. *Sci. Rep.* 7, 7684.
- Park, Y. *et al.* 2017. COP1 conveys warm temperature information to hypocotyl thermomorphogenesis. *New Phytol.* 215, 269–280.
- Pastore, C. *et al.* 2017. Whole plant temperature manipulation affects flavonoid metabolism and the transcriptome of grapevine berries. *Front. Plant Sci.* 8, 929.
- Peng, T. *et al.* 2013. Screening of UV-B-induced genes from apple peels by SSH: possible involvement of MdCOP1-mediated signaling cascade genes in anthocyanin accumulation. *Physiol. Plant.* 148, 432–444.
- Peng, Y. *et al.* 2020. The proanthocyanin-related transcription factors MYBC1 and WRKY44 regulate branch points in the kiwifruit anthocyanin pathway. *Sci. Rep.* 10, 14161.
- Podolec, R. and Ulm, R. 2018. Photoreceptor-mediated regulation of the COP1/SPA E3 ubiquitin ligase. *Curr. Opin. Plant Biol.* 45, 18–25.
- Qiu, Z. *et al.* 2019. Identification of candidate HY5-dependent and -independent regulators of anthocyanin biosynthesis in tomato. *Plant Cell Physiol.* 60, 643–656.
- Rajagopalan, R. *et al.* 2006. A diverse and evolutionarily fluid set of microRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev.* 20, 3407–3425.
- Rehman, R. N. U. *et al.* 2017. High temperature induced anthocyanin inhibition and active degradation in *Malus profusion*. *Front. Plant Sci.* 8, 1401.
- Rowan, D.D. *et al.* 2009. Environmental regulation of leaf colour in red 35S:PAP1 *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* 182, 102–115.
- Ryu, S. *et al.* 2020. High temperature at veraison inhibits anthocyanin biosynthesis in berry skins during ripening in 'Kyoho' grapevines. *Plant Physiol. Biochem.* 157, 219–228.
- Sakai, M. *et al.* 2019. Repression of anthocyanin biosynthesis by R3-MYB transcription factors in lily (*Lilium* spp.). *Plant Cell Rep.* 38, 609–622.
- Shang, Y. *et al.* 2011. The molecular basis for venation patterning of pigmentation and its effect on pollinator attraction in flowers of *Antirrhinum*. *New Phytol.* 189, 602–615.
- Shi, Z. *et al.* 2022. Transcriptome analysis reveals chrysanthemum flower discoloration under high-temperature stress. *Front. Plant Sci.* 13, 1003635.
- Shin, J. *et al.* 2007. PIF3 regulates anthocyanin biosynthesis in an HY5-dependent manner with both factors directly binding anthocyanin biosynthetic gene promoters in *Arabidopsis*. *Plant J.* 49, 981–994.
- Shin, D. *et al.* 2013. HY5 regulates anthocyanin biosynthesis by inducing the transcriptional activation of the MYB75/PAP1 transcription factor in *Arabidopsis*. *FEBS Lett.* 587, 1543–1547.
- Tan, Y. *et al.* 2023. High temperature inhibited the accumulation of anthocyanin by promoting ABA catabolism in sweet cherry fruits. *Front. Plant Sci.* 14, 1079292.
- Tanaka, Y. *et al.* 2008. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *Plant J.* 54, 733–749.
- Tao, R. *et al.* 2018. The blue light signal transduction pathway is involved in anthocyanin accumulation in 'Red Zaosu' pear. *Planta* 248, 37–48.
- Tirumalai, V. *et al.* 2019. MiR828 and MiR858 regulate VvMYB114 to promote anthocyanin and flavonol accumulation in grapes. *J. Exp. Bot.* 70, 4775–4792.
- Tohge, T. *et al.* 2017. Current understanding of the pathways of flavonoid biosynthesis in model and crop plants. *J. Exp. Bot.* 68, 4013–4028.
- Wang, S. and Chen, G. 2014. Regulation of cell fate determination by single-repeat R3 MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.* 5, 133.
- Wang, Y. *et al.* 2016a. Repression of MYBL2 by both microRNA858a and HY5 leads to the activation of anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis*. *Mol. Plant* 9, 1395–1405.
- Wang, N. *et al.* 2016b. Synergistic effects of light and temperature on anthocyanin biosynthesis in callus cultures of red-fleshed apple (*Malus sieversii* f. *niedzwetzkyana*). *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 127, 217–227.
- Wang, N. *et al.* 2018. The proanthocyanidin-specific transcription factor MdMYBPA1 initiates anthocyanin synthesis under low-temperature conditions in red-fleshed apples. *Plant J.* 96, 39–55.
- Xiao, Y. *et al.* 2022. HY5: A pivotal regulator of light-dependent development in higher plants. *Front. Plant Sci.* 12, 800989.
- Xie, X. *et al.* 2012. The bHLH transcription factor MdbHLH3 promotes anthocyanin accumulation and fruit colouration in response to low temperature in apples. *Plant Cell Environ.* 35, 1884–1897.
- Xu, W. *et al.* 2015. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB-bHLH-WDR complexes. *Trends Plant Sci.* 20, 176–185.
- Xu, D. *et al.* 2018. The B-Box domain protein BBX21 promotes photomorphogenesis. *Plant Physiol.* 176, 2365–2375.
- Yamagishi, M. 2016. A novel R2R3-MYB transcription factor regulates light-mediated floral and vegetative anthocyanin pigmentation patterns in *Lilium regale*. *Mol. Breed.* 36, 3.
- Yamagishi, M. 2018. Involvement of a LhMYB18 transcription factor in large anthocyanin spot formation on the flower tepals of the Asiatic hybrid lily (*Lilium* spp.) cultivar 'Grand Cru'. *Mol. Breed.* 38, 60.
- Yamagishi, M. 2021. High promoter sequence variation in subgroup 6 members of R2R3-MYB genes is involved in different floral anthocyanin color patterns in *Lilium* spp. *Mol. Genet. Genomics* 296, 1005–1015.
- Yamagishi, M. 2022. High temperature enhances anthocyanin coloration in Asiatic hybrid lily flowers via upregulation of the MYB12 positive regulator. *Hort. Plant J.* 8, 769–776.
- Yamagishi, M. 2024. Mechanisms by which high temperatures suppress anthocyanin coloration in flowers and fruits, and discovery of floricultural crops that exhibit high-temperature-tolerant flower pigmentation. *Hort. J.* 93, 203–215.
- Yamagishi, M. and Sakai, M. 2020. The microRNA828/MYB12 module mediates bicolor pattern development in Asiatic hybrid lily (*Lilium* spp.) flowers. *Front. Plant Sci.* 11, 590791.
- Yamagishi, M. *et al.* 2014. The novel allele of the LhMYB12 gene is involved in splatter-type spot formation on the flower tepals of Asiatic hybrid lilies (*Lilium* spp.). *New Phytol.* 201, 1009–1020.
- Yan, Y. *et al.* 2023. Light-mediated anthocyanin biosynthesis in rose petals involves a balanced regulatory module comprising transcription factors RhHY5, RhMYB114a, and RhMYB3b. *J. Exp. Bot.* 74, 5783–5804.
- Yuan, Y. *et al.* 2014. Transcriptional control of floral anthocyanin pigmentation in monkeyflowers (*Mimulus*). *New Phytol.* 204, 1013–1027.
- Yuan, Y. *et al.* 2013. Genetic dissection of a major anthocyanin QTL contributing to pollinator-mediated reproductive isolation between sister species of *Mimulus*. *Genetics* 194, 255–263.
- Zhang, S. *et al.* 2019. Transcriptome analysis revealed expression of genes related to anthocyanin biosynthesis in eggplant (*Solanum melongena* L.) under high-temperature stress. *BMC Plant Biol.* 19, 387.
- Zhang, B. *et al.* 2020. Mdm-miR828 participates in the feedback loop to regulate anthocyanin accumulation in apple peel. *Front. Plant Sci.* 11, 608109.
- Zhao, X. *et al.* 2023. CsMYBL2 homologs modulate the light and temperature stress-regulated anthocyanin and catechins biosynthesis in tea plants (*Camellia sinensis*). *Plant J.* 115, 1051–1070.
- Zhou, H. *et al.* 2019. Activator-type R2R3-MYB genes induce a repressor-type R2R3-MYB gene to balance anthocyanin and proanthocyanidin accumulation. *New Phytol.* 221, 1919–1934.
- Zhou, L. *et al.* 2021. A novel transcription factor CmMYB012 inhibits flavone and anthocyanin biosynthesis in response to high temperatures in chrysanthemum. *Hort. Res.* 8, 248.
- Zipor, G. *et al.* 2015. In planta anthocyanin degradation by a vacuolar class III peroxidase in *Brunfelsia calycina* flowers. *New Phytol.* 205, 653–665.

小笠原諸島父島の都道沿いにおける外来草本植物の分布と人為的攪乱が及ぼす影響

東京都立大学 都市環境科学研究科
江口 碧
日本大学 商学部,
東京都立大学 理学研究科
畑 憲治
東京都立大学 都市環境科学研究科
沼田 真也

はじめに

海洋島の島嶼生態系は固有種が多く、独自性が高いため、多くの観光客にとって魅力的である。一方で、外来生物の侵入に対して非常に脆弱である (Leclerc *et al.* 2018; Pyšek *et al.* 2012)。そのため、島嶼生態系における人為的攪乱は外来植物の侵入や拡散のリスクをさらに高める (Gardener and Grenier 2011; González *et al.* 2008; Usher 1988)。特に道路の建設

や利用による環境の変化は外来種の定着を助けるだけでなく、外来種の移動の容易さによって拡散経路にもなりうる (Trombulak and Frissell 2000)。また、観光客の衣服や車両に付着した外来植物の種子は、移動の過程で島内に運ばれるため (Pickering and Mount 2010)、駐車場の建設等によって周辺環境が変化することも外来生物の侵入の機会を増やす原因となる (Jesson *et al.* 2000; Pickering *et al.* 2007)。そのため、道路が外来種の分布に与える影響は大きいと考えられる

が、特に海洋島における道路が外来植物の侵入や在来植生に与える影響については十分な研究が行われていないのが現状である (Arévalo *et al.* 2005)。

父島における外来植物侵入の現状と課題

父島（東京都小笠原村）は小笠原諸島で最大の島である。19世紀に入植者が居住し、1945年からはアメリカ合衆国に占領され、1968年に日本へ返還された。世界遺産登録以前、父



図-1 東京都道 240 号父島循環線（地図中白線）沿いの調査地点。左側は種多様性を示し、右側は出現した 16 種の外来草本植物の分布を示す。(Eguchi *et al.* 2024 を改変)

表-1 出現が確認された16種の外来草本植物の出現地点数と生活史特性 (Eguchi *et al.* 2024 を改変)

| 学名 | 和名 | 科名 | 出現 地点数 | 種子 散布 | 埋土種子 | 生育 |
|--------------------------------------------------|---------------|---------|-----------|----------|------|---------------|
| <i>Stachytarpheta urticifolia</i> (Salisb.) Sims | チリメンナガボソウ | クマツヅラ科 | 399 | 風 | 不明 | 多年草 |
| <i>Bidens pilosa</i> L. | タチアワユキセンダングサ | キク科 | 235 | 動物 | あり | 一年草 |
| <i>Euphorbia pilulifera</i> L. | シマニシキソウ | トウダイグサ科 | 231 | 重力 | あり | 一年草 |
| <i>Kalanchoe pinnata</i> (Lam.) Pers. | セイロンベンケイ | ベンケイソウ科 | 169 | 風 | なし | 多年草 |
| <i>Tridax procumbens</i> (L.) L. | コトブキギク | キク科 | 145 | 風 | 不明 | 多年生 |
| <i>Youngia japonica</i> (L.) DC. | オニタビラコ | キク科 | 93 | 風 | あり | 一年草または 多年草 |
| <i>Vernonia cinerea</i> (L.) Less. | コバナムラサキムカシヨモギ | キク科 | 80 | 動物 | あり | 一年草または 多年草 |
| <i>Euphorbia chamaesyce</i> L. | ハイニシキソウ | トウダイグサ科 | 75 | 重力 | あり | 一年草 |
| <i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers. | セイバンモロコシ | イネ科 | 56 | 風 | あり | 多年草 |
| <i>Lantana camara</i> L. | シチヘンゲ | クマツヅラ科 | 52 | 動物 | 不明 | 多年草 |
| <i>Chloris barbata</i> Sw. | シマヒゲシバ | イネ科 | 49 | 風 | 不明 | 一年草または 多年草 |
| <i>Cyperus alternifolius</i> L. | シュロガヤツリ | カヤツリグサ科 | 37 | 水流 | あり | 多年草 |
| <i>Paspalum orbiculare</i> G.Forst. | スズメノコビエ | イネ科 | 27 | 風 | 不明 | 多年草 |
| <i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. ex DC. | ウスベニニガナ | キク科 | 21 | 風 | あり | 一年草 |
| <i>Paspalum dilatatum</i> Poir. | シマスズメノヒエ | イネ科 | 14 | 風 | 不明 | 多年草 |
| <i>Rivina humilis</i> L. | ジュズサンゴ | ヤマゴボウ科 | 6 | 動物 | なし | 多年草 |

島への年間訪問者数はおおむね1万人から3万人で推移していたが、登録後の2011年以降は約3万人から4万人に増加した(川浪2016)。

観光活動を含む人間活動の増加は小笠原諸島の自然環境に対する懸念となっている(国土交通省2018)。草本植物に関しては、1992年に小笠原諸島で191種が確認され、そのうち100種が外来種であった(榎本1993)。父島では、これらのうち74種の外来種が確認されている。また、チガヤ(*Imperata cylindrica* var. *koenigii*)は1980年以降、在来の海岸植生に侵入し、優占群落を形成していることが報告されている(石田・轍2019)。

父島の道路は、島民の生活だけでなく観光活動にも利用されている。観光客はトレッキング等のために車を利用することが多く、こうした活動に伴って外来植物種が島内に拡散する可能性

がある。しかし、小笠原諸島における外来植物種に関する情報は、保護区内に生息する数種の侵略的本種種に限られており、道路沿いにおける外来草本種の分布は十分に把握されていない(川上2019)。

そこで本研究では、父島における外来草本植物の侵入が、人為的攪乱、特に自動車による分散とどのように関係しているかを明らかにすることを目的とした。

外来草本植物の分布調査方法

調査は東京都道240号父島循環線沿いで実施した(図-1)。3m×1mのプロットを約15m間隔で設置し、各プロット内で観察された外来草本種の種名を記録した。小笠原諸島では開花期がおおむね春から秋にかけてであることから(安部ら2004)、調査は

2017年9月に実施した。その後、観察された外来草本種について、種子散布様式や種子特性、生活史特性等、植物の形質に関する情報を整理した。

分布調査の結果

合計679地点で20種の外来草本植物を確認し、7科16種を同定した(表-1)。これら16種は25年前の父島での草本植物種調査(榎本1993)でも記録されており、侵入初期段階ではなく、すでに定着していることが示唆される。各プロットにおける外来種数は0~9種で、平均は約2.5種であった。最も多く確認されたのは、チリメンナガボソウ(*Stachytarpheta urticifolia*, 399地点)、タチアワユキセンダングサ(*Bidens pilosa*, 235地点)、シマニシキソウ(*Euphorbia pilulifera*, 231地点)であった。科ごとには、キク科が

表-2 一般化線形混合モデルの結果：a. 外来草本種の種多様性, b. 外来草本種の出現の有無と3つの説明変数との関係 (Eguchi *et al.* 2024 を改変)

***p < 0.001; **p < 0.01; *p < 0.05; .p < 0.1, n.s. 有意ではない

a.

| | cf. | SE | χ^2 | |
|----------|----------|--------|----------|------|
| 駐車場からの距離 | -0.00020 | 0.0001 | 2.15 | n.s. |
| 住宅地からの距離 | 0.00003 | 0.0001 | 0.30 | n.s. |
| 標高 | -0.00170 | 0.0006 | 7.23 | ** |

b.

| 和名 | 地点数 | 駐車場からの距離 | | | 住宅地からの距離 | | | | 標高 | | | | |
|---------------|-----|----------|--------|----------|----------|---------|----------|-------|------|----------|--------|-------|------|
| | | cf. | SE | χ^2 | cf. | SE | χ^2 | cf. | SE | χ^2 | | | |
| チリメンナガボソウ | 399 | -0.0008 | 0.0005 | 3.27 | . | -0.0001 | 0.0003 | 0.13 | n.s. | 0.0181 | 0.0030 | 36.20 | *** |
| タチアワユキセンダングサ | 235 | 0.0001 | 0.0004 | 0.03 | n.s. | 0.0001 | 0.0002 | 0.32 | n.s. | -0.0044 | 0.0020 | 4.89 | * |
| シマニシキソウ | 231 | -0.0017 | 0.0006 | 7.60 | ** | -0.0004 | 0.0002 | 3.18 | . | -0.0048 | 0.0023 | 4.15 | * |
| セイロンベンケイ | 169 | 0.0010 | 0.0005 | 4.81 | * | 0.0004 | 0.0003 | 1.72 | n.s. | -0.0010 | 0.0025 | 0.16 | n.s. |
| コトブキギク | 145 | -0.0023 | 0.0010 | 5.51 | * | -0.0010 | 0.0002 | 19.25 | *** | -0.0006 | 0.0023 | 0.06 | n.s. |
| オニタビラコ | 93 | 0.0006 | 0.0006 | 1.26 | n.s. | 0.0008 | 0.0004 | 5.20 | * | -0.0015 | 0.0030 | 0.27 | n.s. |
| コバナムラサキムカシヨモギ | 80 | -0.0022 | 0.0012 | 3.14 | . | 0.0002 | 0.0003 | 0.57 | n.s. | -0.0151 | 0.0037 | 16.56 | *** |
| ハイニシキソウ | 75 | -0.0016 | 0.0009 | 3.00 | . | -0.0001 | 0.0003 | 0.21 | n.s. | 0.0007 | 0.0040 | 0.03 | n.s. |
| セイバンモロコシ | 56 | -0.0005 | 0.0010 | 0.23 | n.s. | 0.0007 | 0.0003 | 5.34 | * | -0.0254 | 0.0059 | 18.79 | *** |
| シチヘンゲ | 52 | -0.0030 | 0.0016 | 3.32 | . | 0.0024 | 0.0018 | 1.80 | n.s. | -0.0204 | 0.0106 | 3.70 | . |
| シマヒゲシバ | 49 | 0.0019 | 0.0011 | 2.76 | . | -0.0007 | 0.0002 | 7.43 | ** | -0.0173 | 0.0043 | 16.01 | *** |
| シュロガヤツリ | 37 | 0.0015 | 0.0007 | 0.03 | * | 0.0019 | 0.0006 | 0.00 | ** | -0.0136 | 0.0053 | 6.43 | * |
| スズメノコビエ | 27 | -0.0007 | 0.0011 | 0.33 | n.s. | 0.0001 | 0.0002 | 0.15 | n.s. | -0.0060 | 0.0029 | 4.16 | * |
| ウスベニニガナ | 21 | -0.0031 | 0.0015 | 4.04 | * | 0.0005 | 0.0006 | 0.68 | n.s. | 0.0116 | 0.0044 | 6.99 | ** |
| シマスズメノヒエ | 14 | -0.0025 | 0.0021 | 1.41 | n.s. | -0.0004 | 0.0005 | 0.69 | n.s. | 0.0037 | 0.0040 | 0.87 | n.s. |
| ジュズサンゴ | 6 | -0.0032 | 0.0050 | 0.40 | n.s. | 0.0054 | 0.0050 | 1.16 | n.s. | 0.0051 | 0.0250 | 0.04 | n.s. |

最も多く5種、次いでイネ科が4種であった。

種ごとに分布パターンや高頻度で出現する地域には差があった(図-1)。チリメンナガボソウ、タチアワユキセンダングサ、シマニシキソウ、セイロンベンケイ (*Kalanchoe pinnata*) は調査地域全体に分布していたが、系統や種子散布・休眠特性に共通点は見られなかった。また、同定された16種のうち7種(チリメンナガボソウ、タチアワユキセンダングサ、セ

イロンベンケイ、セイバンモロコシ (*Sorghum halepense*)、シュロガヤツリ (*Cyperus alternifolius*)、シマスズメノヒエ (*Paspalum dilatatum*)、ジュズサンゴ (*Rivina humilis*) は、日本における侵入性外来種リストに含まれている(環境省 & 農林水産省 2015)。そのほか、シチヘンゲ (*Lantana camara*) は調査地域の北側斜面に分布し、ジュズサンゴは南側の低地河川沿いに集中していた。

種多様性に影響を与える要因

本研究では、道路沿いにおける外来植物の種多様性に対して、人為的攪乱の指標である「駐車場からの距離」、「住宅地からの距離」、環境指標である「標高」の3つの要因が与える影響について一般化線形混合モデルを用いて評価した。その結果、「駐車場及び住宅地からの距離」は種多様性(出現種数)に有意な影響を示さなかったもの

の、「標高」は種多様性に有意な負の影響を与えていた。そのため、父島における外来草本植物の種多様性の空間分布を説明する要因として標高が関与している可能性が示される(表-2a)。標高と種多様性との有意な相関は、既往研究でも指摘されている(Karki *et al.* 2023; Pauchard and Alaback 2004; Tassin and Rivière 2003)。標高は一般に高湿度、乾燥ストレス、低温ストレスといった環境要因と関連しており、これらの一部が標高上昇に伴う外来種の多様性低下の要因として議論されてきた(Alexander *et al.* 2011; Arévalo *et al.* 2005)。そのため、環境要因が父島における外来種の多様性の空間様式を部分的に説明している可能性があるが、実際にどのように影響しているかについてはさらなる検討が必要である。

一方、低標高域では一般的に農地利用や都市開発などの人為的攪乱が有意に影響するため(Pauchard *et al.* 2009)、標高は微気候だけでなく土地利用とも関連している可能性がある(Pauchard and Alaback 2004)。しかし本研究では、人為的攪乱の指標として用いた駐車場や住宅地からの距離と種多様性との間には有意な関係は認められず(表-2a)、人為的影響が対象種群における種多様性に単純には反映されないと考えられる。

分布に影響を与える要因

各種の在不在に対して、人為的攪乱要因と環境要因が外来種の出現に与え

る影響について、一般化線形混合モデルで評価した。その結果、各種の出現では駐車場からの距離が7種で負の影響を示していたことから、駐車場からの距離は外来種の在不在に対して影響する可能性が示唆される(表-2b)。既往研究では、交通量や攪乱強度の高い場所ほど道路沿いにおける外来植物の侵入が促進されることが報告されている(Lemke *et al.* 2021)。一般に、乗降に伴って種子が局所的に散布されやすい駐車場は、父島におけるこれら7種の外来草本植物にとっても分布経路上の重要なノードとなっている可能性がある。道路が外来植物の侵入や種子散布の回廊として機能することは広く知られているが(Lippe and Kowarik 2007; Vicente *et al.* 2014)、本研究の結果は、道路ネットワークにおける外来草本植物の分布を理解する上で、駐車場の位置を考慮することも重要であることを示唆している。

また、駐車場からの距離が負の影響を示した7種のうち3種において、住宅地からの距離がその出現に対して負の影響を与えていた(表-2b)。そのうち2種は駐車場と住宅地の両方からの距離で負の影響を受けていた。しかし、住宅地は港に近接しているため多くの外来種の侵入経路となり得るものの、より多くの種が住宅地よりも駐車場からの距離の影響を受けていた。このことから、父島における外来草本植物の分布については、住宅地からの距離よりも駐車場からの距離の方が有効な指標となる可能性がある。

さらに、本研究では駐車場や住宅地からの距離、標高によって有意な影響を受けた植物種に共通する形質は確認されなかった。したがって、本研究で扱わなかった植物の形質が分布に影響している可能性があり、植物形質と分布との関係についてさらなる研究が必要である。

おわりに

高い固有性をもつ島嶼生態系を適正かつ持続的に利用していくために、外来草本植物の分布や定着について理解することは重要である。本研究では、対象とした16種のうち、7種については、駐車場が外来種拡散の主要な拠点として機能している可能性が示唆された。したがって、駐車場周辺での重点的な除草管理や島全体での洗車プロトコルの導入が、外来種の拡散抑制に有効であると考えられる。また、標高が道路沿いにおける外来草本植物の種多様性を説明する重要な要因であることが示されたものの、植物の生態や形質との間に明瞭な関係性は見られなかった。そのため、これらの外来草本植物の定着が駐車場のような拠点的な場所とどのように結びつくのかについては、さらなる研究が必要である。なお、本稿は2024年にWeed Biology and Managementに発表した原著論文(Eguchi *et al.* 2024)をもとにした解説である。

謝辞

本研究の実施にあたり、調査の許可をいただいた東京都小笠原支庁および環境省に感謝申し上げます。また、研究計画に関して貴重な助言をいただいた可知直毅博士、草本種の同定にご協力いただいた加藤英寿博士、現地調査を支援いただいた松永香織氏に心より感謝申し上げます。本研究は、東京都立大学小笠原フィールド研究施設を利用して実施されました。

引用文献

- 安部哲人ら 2004. 小笠原諸島の植物の開花期に関する観察資料. 森林総合研究所研究報告 3, 249-257
- Alexander JM *et al.* 2011. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108, 656-661.
- Arévalo JR *et al.* 2005. Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 7, 185-202.
- Eguchi A. *et al.* 2024. Distributions of exotic herbaceous species along a roadside on Chichijima, the Ogasawara Islands, and their relationship with human disturbance. *Weed Biology and Management* 24(3), 89-131.
- 榎本敬 1993. 小笠原諸島, 父島, 母島の雑草と帰化植物. 小笠原研究 16, 3-17.
- Gardener MR and Grenier C 2011. Linking Livelihoods and Conservation: Challenges Facing the Galápagos Islands. In G. Baldacchino & D. Niles (Eds.), *Island Futures: Conservation and Development Across the Asia-Pacific Region*. Springer Japan, pp.73-85
- González JA *et al.* 2008. Rethinking the Galapagos Islands as a complex social-ecological system: implications for conservation and management. *Ecol Soc* 13, 13.
- 石田弘明・轍慎太郎 2019. 小笠原諸島父島の海浜に分布する国内外来種チガヤの優占群落. *人と自然* 30, 101-108.
- Jesson L *et al.* 2000. The importance of dispersal, disturbance, and competition for exotic plant invasions in Arthur's Pass National Park, New Zealand. *N Z J Bot* 38, 451-468.
- Karki D *et al.* 2023. Diversity and distribution of invasive alien plant species along elevation gradient in Makawanpur district, central Nepal. *J Ecol Environ* 47, 75-84
- 川上和人 2019. 小笠原諸島における攪乱の歴史と外来生物が鳥類に与える影響. *日本鳥学会誌* 68, 237-262.
- 川浪朋恵 2016. 小笠原諸島における世界遺産登録前後の観光客の変容. *地理学評論 Series A* 89, 118-135.
- 国土交通省 2018. 第92回小笠原諸島振興開発審議会 配布資料. https://www.mlit.go.jp/policy/shingikai/kokudoseisaku12_sg_000116.html
- Leclerc C *et al.* 2018. Insular threat associations within taxa worldwide. *Sci Rep* 8, 6393.
- Lemke A *et al.* 2021. Interaction of traffic intensity and habitat features shape invasion dynamics of an invasive alien species (*Ambrosia artemisiifolia*) in a regional road network. *NeoBiota* 64, 155-175.
- Lippe M and Kowarik I 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conserv Biol* 21, 986-996.
- Pauchard A and Alaback PB 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conserv Biol* 18, 238-248.
- Pauchard A *et al.* 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Front Ecol Environ* 7, 479-486.
- Pickering CM *et al.* 2007. Indirect Impacts of Nature Based Tourism and Recreation: The Association Between Infrastructure and the Diversity of Exotic Plants in Kosciuszko National Park, Australia. *J Ecotourism* 6, 146-157.
- Pickering C and Mount A 2010. Do tourists disperse weed seed? A global review of unintentional human-mediated terrestrial seed dispersal on clothing, vehicles and horses. *J Sustain Tourism* 18, 239-256.
- Pyšek P 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob Change Biol* 18, 1725-1737.
- Tassin J and Rivière JN 2003. Species richness altitudinal gradient of invasive plants on Reunion Island (Mascareigne archipelago, Indian Ocean). *RevÉcol (La Terre Vie)* 58, 257-270.
- Trombulak SC and Frissell CA 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conserv Biol*, 14, 18-30.
- Usher MB 1988. Biological invasions of nature reserves: A search for generalisations. *Biol Conserv* 44, 119-135.
- Vicente JR *et al.* 2014. Environment and dispersal paths override life strategies and residence time in determining regional patterns of invasion by alien plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 16, 1-10.
- 環境省・農林水産省 2015. 生態系被害防止外来種リスト. <https://www.env.go.jp/nature/intro/2outline/iaslist.html>.

2024 年産における水稲高温耐性品種の作付状況

記録的な夏の高温が毎年続くなか、水稲では高温にあっても玄米品質「白未熟粒の発生」や収量が低下しにくい高温耐性品種の作付けが拡大している。2024 年産米（うるち玄米）の全国平均の1等比率は75.9%に対して、高温耐性品種では80.2%と一般品種よりも高い値を示している。

農林水産省の調べでは、2024 年の高温耐性品種の作付けは、前年産から3県増加の42 府県（北海道、岩手県、東京都、奈良県、沖縄県を除く）から作付けの報告があり、全国の作付面積は206,457haと20 万 ha を超え、2020 年の152,324ha の1.36 倍に増えている。その結果、全国の主食用米の作付面積に占める高温耐性品種の作付割合は2015 年の6.2%から2020

年の11.2%、そして2024 年には16.4%へと毎年拡大を続けている。

表-1 に、高温耐性品種の作付割合の高い上位15 の府県を示した。トップは佐賀県で「さがびより」、「夢しずく」、「にじのきらめき」の作付けが56.3%と過半を超えている。次いで、長崎県47.4%、福井県46.1%、島根県44.7%と4 割台を占めている。

表-2 に、作付面積の多い高温耐性品種を示した。最も多い品種は「きぬむすめ」の22,980ha（島根県、岡山県、鳥取県）、次いで「こしいぶき」の18,400ha（新潟県）、「つや姫」の17,966ha（山形県、宮城県、島根県）、「とちぎの星」の12,017ha、「ふさこがね」の11,400haと続いている。（K.O）

表-1 主食用米に占める高温耐性品種の都道府県作付面積割合（%）

| 府県 | 割合 | 主な高温耐性品種名 |
|-----|------|--------------------------|
| 佐賀 | 56.3 | さがびより、夢しずく、にじのきらめき |
| 長崎 | 47.4 | なつほのか、にこまる、つや姫 |
| 福井 | 46.1 | ハナエチゼン、あきさかり、いちほまれ |
| 島根 | 44.7 | きぬむすめ、つや姫 |
| 鳥取 | 39.3 | きぬむすめ、星空舞 |
| 和歌山 | 35.4 | きぬむすめ、にじのきらめき、にこまる、つや姫 |
| 石川 | 33.8 | ゆめみづほ、ひやくまん穀 |
| 静岡 | 33.0 | きぬむすめ、にこまる、にじのきらめき |
| 千葉 | 32.7 | ふさこがね、ふさおとめ |
| 徳島 | 30.4 | あきさかり、ハナエチゼン、にじのきらめき |
| 山形 | 30.0 | つや姫、雪若丸 |
| 新潟 | 29.1 | こしいぶき、新之助、ゆきん子舞、にじのきらめき |
| 香川 | 27.8 | あきさかり、おいでまい、にこまる、にじのきらめき |
| 埼玉 | 26.2 | 彩のきずな、えみほころ |
| 富山 | 26.1 | てんたかく、富富富、てんこもり |
| 全国 | 16.4 | |

表-2 高温耐性品種の作付面積（ha）

| 品種名 | 作付面積 | 作付け上位3都道府県 |
|---------|---------|------------|
| きぬむすめ | 22,980 | 島根、岡山、鳥取 |
| こしいぶき | 18,400 | 新潟 |
| つや姫 | 17,996 | 山形、宮城、島根 |
| とちぎの星 | 12,017 | 栃木 |
| ふさこがね | 11,400 | 千葉 |
| あきさかり | 9,170 | 広島、徳島、福井 |
| にこまる | 8,242 | 長崎、岡山、愛媛 |
| 彩のきずな | 7,400 | 埼玉 |
| さがびより | 6,760 | 佐賀 |
| 元気づくし | 6,360 | 福岡 |
| ハナエチゼン | 6,335 | 福井、徳島 |
| なつほのか | 6,207 | 大分、長崎、鹿児島 |
| はれわたり | 6,044 | 青森 |
| にじのきらめき | 5,602 | 茨城、静岡、新潟 |
| 雪若丸 | 5,550 | 山形 |
| 全国計 | 206,457 | |

ワサビを浸けた液は青色か？ 黄褐色か？

ふじのくに地球環境史ミュージアム 准教授

早川 宗志

植物標本の種類には、押し葉標本、液浸標本、果実標本、プレパレート標本などがある。最も一般的な植物標本は、押し葉標本（さく葉標本とも呼ばれる）である。押し葉標本は、形が平面でコンパクトに収納できるため、容易に取り出し・並べ替え・観察・保管ができることや、適切な温湿度管理と防虫管理を継続すれば、長期保存ができる点で優れている（近田ら 2014, 新谷ら 2018）。他方、「軟らかい組織がつぶれてしまうという欠点があり、大きな植物を小さな台紙に押し込めることにも無理がある」（近田ら 2014）。

液浸標本は、エタノールやホルマリンなどに浸された標本である。「ラン科やショウガ科など柔らかで複雑な花の構造を、生きていたときの形で立体的に保存すること」ができる（新谷ら 2018）。液を時々追加することや、密閉容器を必要とするので保存スペースを広くとることが必要である（近田ら 2014, 石田・高野 2024）。

液浸標本では、「最初に入れた液は日がたつと色がしみ出てきたなく」なる（本田・矢野 1977）。このため液浸標本では、「色が抜けてしまうので、あらかじめ写真を撮って記録」すること（大西ら 2018）が推奨されている。これは、有機溶剤であるエタノールやホルマリンへと標本から色素などが溶け出ししてしまうからである。植物標本に限らず、液浸標本では色素が溶け出すことで標

本が退色してしまうことは避けられない（図-1）。実際、クモ類・多足類の液浸標本においても、「標本個体がつも色素の脱色が起こるため、長く保管するほど生体時にみられる斑紋や色がなくなり淡色化する。そのため色彩の劣化した古い標本では見た目が生体と大きく異なる場合が多い」（奥村 2025）と記述されている。少し変わった事例では、イセエビの液浸標本では、殻からアスタキサンチンの色素が溶け出すのか赤褐色の液となる（図-2）。当館の来館者からも、「なぜこの魚の液浸標本の液は茶色（汚い色・黄褐色）なのか？」という趣旨の質問をしばしば受ける。その際は、「液に浸された魚から出汁が出ているので無色の液が黄褐色に変わっていくんですよ」と比喩的に説明をしている。

さて、この液浸標本の液は、日が経つと濃淡の差はあるが、黄褐色になる。他方、ワサビの液浸標本だけは、美しい青色となる（図-3）。この青色の液浸標本を初めて見た際には大変驚いた。それは、液浸標本の液は“黄褐色”という固定観念が覆った瞬間であったからだ。ワサビ農家の玄関には、ワサビの根茎が液浸標本として飾られていることがある。いずれのワサビの液浸標本も鮮やかな青色の液体に浸されており、見た目も美しい。

農家さんから「ワサビを浸けるだけだよ」とうかがい、早速にワサビをエタノールに浸けて実践してみた（図-4A）。



図-1 ホルマリンに浸けられた魚類の液浸標本（ふじのくに地球環境史ミュージアム展示室3）



図-2 ホルマリンに浸けられたイセエビ（写真左）の液浸標本（ふじのくに地球環境史ミュージアム展示室3）



図-3 液が青色のワサビの液浸標本（静岡県農林技術研究所伊豆農業研究センター所蔵）

すると結果は、液が“黄褐色”の液浸標本ができあがった(図-4B)。なぜだろう。。なぜ、私がやると黄褐色になるのだろうか？世の中は思い通りにいかないことばかりである。

2019年の夏に、「ワサビ栽培がはぐくむ恵み」展という企画展を実施した。青色の液浸標本は展示品としても大層見栄えがよいだろうと算段をしていた。しかしながら、液が黄褐色となった自作のワサビの液浸標本は展示で披露される機会を失い、代わりに、借用してきた鮮やかな青色のワサビの液浸標本を展示することとなった(図-5)。

余談であるが、ワサビ農家の玄関に飾ってあるワサビには雑種強勢による非常に大きい根茎を持つものもある。しかし、根茎の肥大に辛み成分の蓄積が追い付いていないため、結果として濃度希釈を起こして辛み成分の蓄積は少ないものが多いそうだ。1～2年をかけて少しずつ大きくなったワサビが辛みと風味も強いようである。

最後にワサビの栽培の歴史とわさび田の生物多様性についても、紹介しておきたい。

アブラナ科のワサビは日本に固有の多年草で、野生条件下においては清涼な溪流環境に生育している。静岡県内の多くのワサビ農家に取り入れている水わさび栽培は、伝承によると今から400年以上前に現在の静岡市葵区有東木地区において始まったとされている(木苗ら2006)。

水わさび栽培は、山地の斜面と豊富な湧水を活用し、農薬や肥料をほとんど使わない、豊かな生態系を育む自然と共生した持続可能な栽培方法である。水わさび栽培は、畑で栽培される畑わさびと比較して高品質な根茎が生産可能であることから、本わさびとして流通している。静岡県の水わさび栽培は、栽培面積、産出額ともに日本一位であり、静岡県を代表する重要な特産品となっている。2018年3月9日に「静岡水わさびの伝統栽培」は国際連合食糧農業機関(FAO)によって世界農業遺産に認定されている。静岡県内2地区に

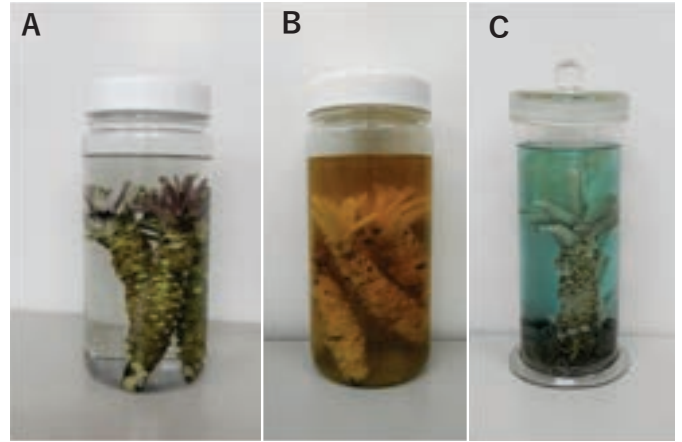


図-4 ワサビの液浸標本。A：エタノールに浸けた直後（2018年10月27日撮影）。B：7年経過後（2025年10月15日撮影；図-4Aと同一）。C：液が青色の液浸標本（図-3と同一）



図-5 「ワサビ栽培がはぐくむ恵み」展の展示品(2019年8月26日撮影)

おけるわさび田の動物相調査では、5門8綱26目160科407種の動物（底生生物と陸上昆虫類等）が確認されている(吉成ら2020)。

参考文献

- 本田正次・矢野佐 1977. 植物の観察と標本の作り方. ニュー・サイエンス社, 99pp.
- 石田惣・高野温子 2024. 4.3 液浸標本. 高野温子・三橋弘宗(編) 自然史博物館の資料と保存. pp. 67-69. 朝倉書店.
- 木苗直秀ら 2006. ワサビのすべて—日本古来の香辛料を科学する—. 学会出版センター, 東京, 203pp.
- 近田文弘ら 2014. 維管束植物. 松浦啓一(編) 標本学 第2版 自然史標本の収集と管理. pp. 115-133. 東海大学出版.
- 奥村賢一 2025. クモ類・多足類. 国立科学博物館(監修) 自然史標本の作り方. pp. 66-69. 朝倉書店.
- 大西亘ら 2018. 植物誌をつくろう!～『神奈川植物誌2018』のできるまでとこれから～. 神奈川県立生命の星・地球博物館, 83pp.
- 新谷直子ら 2018. 藤川和美・堀清鷹(編) 身近な植物シリーズ・番外編 押し葉標本をつくろう!ガイドブック. 公益財団法人高知県牧野記念財団, 20pp.
- 吉成暁ら 2020. 静岡県のわさび田における底生生物および陸上昆虫類等生物相. 東海自然誌(13), 39-64.

大阪関西万博は10月13日に6ヶ月間の開催期間を経て閉じられたが、本誌の読者もさまざまなベクトルの方向で関わりを持っていたことであろう。しかしながら、その万博で7月22日遺伝学の祖メンデル(Gregor Johann Mendel, 1822-1884)を記念したメンデル・デーが催されたことは、メディアにもほとんど登場していないのでご存じないのではないだろうか。筆者はこの企画にチェコ共和国のNPOの依頼で関わったので、その顛末を紹介したい。

その会場は万博会場の入場口からしたら奥にあたる大阪湾に面して設けられている人工池の近くのチェコ・パヴィリオンであった。そのパヴィリオンはチェコ産のトウヒ材を用いたCLT工法で作られた円筒状の建物であった(図-1)。建物の周辺部に展示場が設けられているので、それを螺旋状に登りながら展示物を見学する構造になっていた。その内側に講演会場が設けられており、100人は収容できるということであるので、あたかも茶碗をひっくり返した構造といえようか。

メンデル・デー

講演会は7月22日に行われたが、この日はメンデルの

203回目の誕生日にあたるので遺伝学の創始者を讃えたものである。講演会はその日の午後4時から開かれ、講演は英語でなされ、それは直ちにAIで日本語に訳され、スクリーンに表示された。そのような企画であることは前日に知った。第一番目の講演は筆者で、「メンデルブドウの行方」であり、二番手はチェコ共和国マサリク大学副学長ポスピシロヴァ(Š.Pospisilová)教授の「メンデルの遺伝子解析」であった。休憩を置いて、三番手はオスロ大学ステンセス(N.C. Stenseth)教授であり、「メンデルとダーウィン」について講演された。それらの要旨を略述すると以下のとおりである。

メンデルブドウについては、実は本「植物の不思議」シリーズの4回目に紹介しているので(長田2016, より詳しくはそちらを参照いただくとして、要点のみを述べる。メンデルはエンドウの交配の研究で遺伝法則を発見したが、ブドウなどの果樹育種も行っており、セント・トーマス修道院にはメンデルブドウがあった。メンデル法則が再発見されて後の1910年に、法則再発見者の一人ツェルマック(E. Tschermak)の提案で大理石のメンデル像が設立され、メンデルを讃える記念の会が催された。その際、日本の植物学



図-1 チェコ・パヴィリオン
PLT工法とは辺材と心材を組み合わせる機械的強度を強化した材で全てチェコ産のトウヒを用いて作成された。



図-2 メンデルブドウ
小石川植物園のメンデルブドウは1914年以来育成している。



図-3 講演者とアウグスチヌス派修道士
メンデル・デーの三人の講演者 (N.C. Stenseth: 左から2人目, Š. Pospisilová : 右から3人目, 筆者: 右2人目) と参加されたアウグスチヌス派修道士 (右端の人はチェコから参加)。三村徹郎博士撮影。



図-4 メンデル自筆原稿
1866年のメンデル論文の自筆原稿は1911年に発見されたが、その第1ページ左上には別刷りオーダー数40部と記されている。

者は基金を寄付したので、そのお礼として取りまとめにあたった東京大学理学部三好学教授が1913年に世界視察旅行の途次に修道院を訪問された折に、メンデルブドウは贈られた。それはシベリア鉄道経由で翌年届けられ、以来東京大学小石川植物園で育成している(図-2)。ところが、元のメンデルブドウは第二次世界大戦後のソ連の影響下で、正統遺伝学を否定するルイセンコの似非学問の跋扈の下途絶えた。1989年にチェコスロバキアが民主化された後に先方の強い希望で送り返した。筆者はそれが根づいているのを1999年のプラハでのEMBOメンバーズ会議の後確認した。この不思議なストーリーに日本が関わっているという思いがけないつながりに会場から共感の声があった。

二番手はメンデルの遺伝子解析で、ブルノ市中央墓地にはアウグスチヌス派の修道院長の墓地があるが、そこでの遺体群からメンデルの遺体が同定された。その遺体からDNAを単離し、その遺伝子配列を決定し、その解析が行われた。メンデルが1884年に亡くなった時、高血圧、腎臓病を患っていたが、それらの特徴は遺伝子的にも確かめられた。注目すべきは、これに際してアウグスチヌス派修道院も協力してマサリク大学において行われたことで、これを反映して講演会場には同派の修道士がチェコより参加された(図-3)。

三番手は、現代生物学の基本である、ダーウィンの進化論とメンデルの遺伝学との関係を説いたものである。確かに優れた自然観察からダーウィンは進化学説を提出したが、その遺伝機構に関してはいわゆるブレンド説を唱えたので、それは誤りであった。これはメンデルの発見した遺伝機構の解析から導き出される粒子説により正さるべきことを述べたも

ので、その統合により生命現象が理解できる。さらに、ノルウェー出身の生物学者エルトン (C. Elton) による環境の要因を加味することにより環境との調和が図れ、今日的課題である地球のSDGsに貢献しようという内容であった。この報告は別にアメリカの科学アカデミー誌 (PNAS) に詳しく紹介されているので、より詳細を知りたいという方はそちらを参照されたい (Stenseth *et al.* 2022)。

特記すべきは、このようなほとんど学会での学術講演とほとんど異なる3時間に及ぶ講演会に一般参加者も多く参加し、熱心に聞き、質問もあったことである。ただ、参加者から「講演した人は学者ですか」と尋ねられたり、サインを求められたのは珍しい体験であった。万博といえば巨大構造物とエンタテインメントと云う要素が強いのと思われ、今回も木造の巨大リングの存続の是非が話題となっていたが、そこで学術的要素の強い講演があり、しかもその内容はかなり専門的な話題であるにもかかわらず、多くの聴衆を集めたことは注目すべきであろう。

ナショナルデー

実は、未だお伝えすることはあり、メンデル・デーに続いて、7月24日はチェコ・ナショナル・デーが開催された。そこではチェコ共和国パヴェル (P. Pavel) 大統領が参加されたが、それにあわせてメンデルの1866年の著名な論文のメンデル手書きの原本(図-4)が展示されたのである。この原本の発見の経緯も驚くべき出来事が伴っている。発見されたのは1911年で、最初のメンデル伝の著者イルティス (H. Iltis) は修道院の廃棄すべき紙束の底に見つけた。その後き

わめて貴重な学術資料として銀行の金庫に保管されていたが、ドイツと枢軸国の敗戦に伴い、進出してきたソ連赤軍が金庫を開けたところ空っぽで、その後長く行方が不明であった。1980年代になってドイツへ追われたメンデルの係累が保管していることが明らかになった。その後、修道院が所有権を主張したことから、チェコ政府とドイツバーデン・ビュルッテンベルク州政府との外交交渉により、修道院へ帰属することになったのは2014年である。その原本が展示されたのであるから、現代生物学の最も重要な資料の提示といえよう。なお、このイルティスは、ナチスの台頭によりユダヤ系であることと政治的主張からアメリカへ亡命しており、その彼の持参したメンデル関連の資料はイリノイ大学図書館にあることを筆者は2015年に確認している。また、その文書の

価値はオーガナイザーのふと漏らした、文書の輸送にとつもない保険金が掛けられたということからも推察できよう。

近年大国によるエゴとみられる行為が世界に広げられているが、チェコ共和国を挙げてこのような学術的行為が展開されたことは、小国といえどもその世界遺産を世界へ向けて展示して、文化的貢献を主張していることには大いに価値ありありというべきであろうと申して、本稿を閉じる。

文献

長田敏行 2016. 植調 49, 338-329.

N.C. Stenseth, L. Anderson, H.E. Hoekstra 2022. Gregor Johann Mendel and development of modern evolutionary biology. PNAS 119, e2201327119.

2025 年度茶園関係 除草剤・生育調節剤試験判定結果

公益財団法人日本植物調節剤研究協会 技術部

2025 年度茶園関係除草剤・生育調節剤試験成績検討会は、
2025 年 9 月 17 日（水）に Microsoft Teams を用いた Web
会議において開催された。

計 23 名の参集を得て、除草剤 3 薬剤（3 点）について、試
験成績の報告と検討が行われた。

その判定結果については、次の表に示す通りである。

この検討会には、試験場関係者 8 名、委託関係者 7 ほか、

2025 年度茶園関係除草剤・生育調節剤試験 判定結果

A. 除草剤

| 薬剤名 有効成分および 含有率(%) [委託者] | 作物名 | ねらい | 判定 | 判定内容 |
|-------------------------------------------------------------------------|-----|---------------------------------------------------------|----|-----------------|
| 1. NC-666 乳 ギザロホップエチル:3.5% [日産化学] | 茶 | 茶における生育期のイネ科雑草を対象とした 茎葉処理(畦間)による適用性の検討(2年目) | 継 | 継) ・効果・葉害の確認 |
| 2. NFH-131 液 (HEMRS-195) グリホサートイソプロピル アミン塩:41% [ニューファム] | 茶 | 茶における生育期の一年生雑草を対象とした 茶の茎葉処理(畦間)における適用性の検討(3 年目) | 継 | 継) ・効果・葉害の確認 |
| 3. NP-55 乳 セトキシジム:20% [日本曹達] | 茶 | 生育期(6葉期まで)の一年生イネ科雑草を対 象とした茎葉処理(全面)による適用性の検討 (2年目) | 継 | 継) ・効果・葉害の確認 |

協会だより

人事異動等

2025年10月31日付

退職 研究所管理部 池端 泰宏

研究会等

●第32回農業レギュラトリーサイエンス研究会

テーマ：「みどりの食料システム戦略を機会にこれからの規制の科学を考える」

日時：2025年11月25日（火）12:45～19:15（情報交換会含む）

場所：北とびあ つつじホール（東京都北区王子1丁目11-1）

内容：「みどりの食料システム戦略・再評価における農業規制のその後」宇井 伸一（農林水産省 消費・安全局農産安全管理課）

「土壌くん蒸剤の効果を上げつつ使用量を低減する手法について」小原 裕三（農研機構）

「農業の有害性評価における定量的構造活性相関（QSAR）の利用について」林 多恵（化学物質評価研究機構）

「グリホサートの安全性」原田 孝則（残留農業研究所）

「PFASの正しい理解に向けて」唐木 英明（東京大学）

情報交換会

参加費：講演会 正会員4,000円、非会員6,000円

情報交換会 6,000円

申込み：下記開催案内サイトでご確認ください。

(<https://pssj2.jp/committee/regulatory/regula32.html>)

【締切：11月17日（月）】

●第28回農業バイオサイエンス研究会シンポジウム

日時：2025年11月28日（金）13:30～16:30

場所：近畿大学 農学部 新教室棟311教室（奈良県奈良市中町3327-204）

内容：「植物ホルモン×土壌シグナルの同時最適化：作物性能を上げる最前線」謝 肖男（宇都宮大学 バイオサイエンス教育研究センター）

「植物のGH18キチナーゼ様XIPによる病原菌キシラナーゼ阻害の分子機構」大沼 貴之（近畿大学 農学部）

「植物の香りを介した生物間相互作用を農業に展開する」塩尻 かおり（龍谷大学 農学部）

「“植物に寄生する病原菌”に寄生する菌寄生菌：生物防除における三つ巴の戦い」飯田 祐一郎（摂南大学 農学部）

参加費：無料

申込み：下記開催案内サイトでご確認ください。

(<https://pssj2.jp/committee/regulatory/regula32.html>)

【締切：11月26日（水）】

●令和7年度日本学術会議公開シンポジウム

テーマ：「今求められる水田の地力向上と病害虫・雑草防除を考える」

日時：2025年11月29日（土）13:00～17:00

場所：Zoomによるオンライン配信

内容：「水田の地力の特性とその情勢および課題」

西田 瑞彦（東北大学 大学院農学研究科）

「温暖化に伴い発生が拡大する病害に対する抵抗性品種・育種素材の開発」溝淵 律子（農研機構 作物研究部門）

「イネカメムシ問題の顕在化と対策」石島 力（農研機構 中日本農業研究センター）

「イネの複合病虫害抵抗性機構の解明と強化」

森 昌樹（農研機構 生物機能利用研究部門）

「水稲乾田直播栽培における雑草防除の取り組みと課題」赤坂 舞子（宇都宮大学 雑草管理教育研究センター）

「イネの安定生産に向けて農業が果たす役割-持続可能な害虫防除技術の開発-」坂本 えみ子(住友化学株式会社 アグロ&ライフソリューション研究所)

参加費：無料

参加申込み・問合せ：松本 宏

(E-mail:hmatsu@biol.tsukuba.ac.jp)

【締切：11月22日(土)】

詳細：下記開催案内サイトでご確認ください。

(<https://drive.google.com/file/d/1nyeYbPUk0VCJyzzU5kpBHpoZ8LU3PBF7/view?usp=sharing>)

■ 除草カタログ 公開中



植調協会はWebサイト「除草カタログ」を公開しました。
(<https://joso-catalog.japr.or.jp/>)

除草カタログは、難防除雑草や外来雑草など様々な問題雑草ごとに、有効とされた除草剤の処理時期・処理方法や各種技術と組み合わせた防除体系など、防除に役立つ情報を分かりやすくまとめて発信するとともに、全国各地で実践された問題雑草の防除レポートを掲載して、ユーザーの皆様へ情報共有していただくWebサイトです。問題雑草で困っている農家の方々や技術普及関係者の皆様に少しでも早くご活用いただきたいと考え、現時点では掲載草種数等が少ない状態ですが、試験運用を開始しています。今後も掲載情報を充実させてまいりますので、ぜひご活用ください。

公益財団法人日本植物調節剤研究協会
技術部企画課

植調第59巻 第8号

- 発行 2025年11月25日
- 編集・発行 公益財団法人日本植物調節剤研究協会
東京都台東区台東1丁目26番6号
TEL 03-3832-4188 FAX 03-3833-1807
- 発行人 大谷 敏郎
- 印刷 (有)ネットワン

© Japan Association for Advancement of Phyto-Regulators (JAPR) 2025
掲載記事・論文の無断転載および複写を禁止します。転載を希望される場合は当協会宛にお知らせ願います。

取 扱 株式会社全国農村教育協会
〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6 (植調会館)
TEL 03-3833-1821

Quality & Safety

食の安全と環境保護に配慮した製品を提供し、
安定した食料生産に貢献してまいります。

株式会社エス・ディー・エス バイオテックが開発した有効成分を含有する水稲除草剤

グッドラック500グラム粒剤/フロアブル/ジャンボ/150FG (ベンゾピシクロン)

アピロファースト1キロ粒剤 (ベンゾピシクロン)

ダンクショットフロアブル/ジャンボSD/200SD粒剤 (ベンゾピシクロン/カフェンストロール)

イザナギ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボSD/200SD粒剤 (ベンゾピシクロン)

イネヒーロー1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ/エアー粒剤 (ダイムロン)

ウィードコア1キロ粒剤/ジャンボSD/200SD粒剤 (ベンゾピシクロン)

ラオウ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ (ダイムロン)

カイシMF1キロ粒剤 (ベンゾピシクロン)

バットウZ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ (ベンゾピシクロン)

アシュラ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ/400FG (ベンゾピシクロン)

天空1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ/エアー粒剤 (ベンゾピシクロン)

ゲバード1キロ粒剤/ジャンボ/エアー粒剤 (ベンゾピシクロン/ダイムロン)

レプラス1キロ粒剤/ジャンボ/エアー粒剤 (ダイムロン)

ホットコンビフロアブル (ベンゾピシクロン/テニルクロール)

アネシス1キロ粒剤 (ベンゾピシクロン)

ジャイロ1キロ粒剤/フロアブル (ベンゾピシクロン)

テッケン/ニトウリュウ1キロ粒剤/ジャンボ (ベンゾピシクロン)

ベンケイ1キロ粒剤/豆つぶ250/ジャンボ (ベンゾピシクロン)

銀河1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ (ダイムロン)



軽量・少量自己拡散製剤 Swift Dynamic製剤 (SD製剤) の製品

Swift Dynamic

イザナギジャンボSD
イザナギ200SD粒剤



ウィードコアジャンボSD
ウィードコア200SD粒剤



ダンクショットジャンボSD
ダンクショット200SD粒剤





オモダカ



ホタルイ



コナギ



イボクサ

サイラ®とは 「サイラ/CYRA」は有効成分の一般名：シクロピリモレート (Cyclopyrimorate) 由来の原体ブランド名です。

サイラは、新規の作用機構を有する除草剤有効成分です。オモダカ、コナギ、ホタルイ等を含む広葉雑草やカヤツリグサ科雑草に有効で、雑草の根部・茎葉基部から吸収され、新葉に白化作用を引き起こし枯死させます。新規作用機構を有することから、抵抗性雑草の対策にも有効です。また、同じ白化作用を有する4-HPPD阻害剤(テフリルトリオン、ベンゾビシクロン等)と相性が良く、混合することで飛躍的な相乗効果を示します。

除草剤分類

33

除草剤の作用機構分類(HRAC)においても新規コード33 (作用機構:HST阻害)で掲載され、注目されています。

新規有効成分サイラ配合製品ラインナップ

水稲用一発処理除草剤

シエイソウル®

1キロ粒剤・フロアブル・シジャンボ

シヤスタ®

1キロ粒剤・フロアブル・シジャンボ・400FG

ワサウエポン®

1キロ粒剤・フロアブル・シジャンボ・400FG

ウルテモZ

1キロ粒剤・フロアブル・シジャンボ・350FG

グッドラック®

500グラム粒剤・フロアブル・シジャンボ・150FG

イネケーン®

1キロ粒剤・シジャンボ

水稲用中・後期処理除草剤

バイスコープ®

1キロ粒剤

ルナカロス®

1キロ粒剤

ソニックブームZ

1キロ粒剤

ガンカロスZ

1キロ粒剤

ソニックブーム®

シジャンボ

ガンカロス®

シジャンボ



三井化学クロップ&ライフ
ソリューション株式会社
東京都中央区日本橋 1-19-1 日本橋ダイヤビルディング



®を付した商標は三井化学クロップ&ライフソリューション(株)の登録商標です。

書籍広告

2冊の拙著の紹介

- ・既存の専門書にはない特徴
(全頁に図表を掲載。用語を系統別にカラー化。読者の理解を助けます)
- ・29,880冊の拙著を購入された方からの拙著内に記載のEメールアドレスを介した質問には、お答えします。
申込用Eメールアドレス：
hormone.hort.synergy@gmail.com
- ・2026年3月31日まで、**著者割引の40%引きセール**（著者に直接注文）。
著者：^{*}新潟大学農学部園芸学研究室
名誉教授・児島清秀・博士（農学・学術）



「園芸作物の植物ホルモンの生理-植物ホルモンの超微量な世界-」第2版

- ・A4版 39頁
- ・園芸学・植物生理学の研究者・学生のための植物ホルモンの教科書
- ・内容例： 根と果実内の IAA 極性移動
- ・出版社：パプファン株式会社
- ・発売日：2025年2月6日
- ・定価の購入：アマゾンサイト
- ・定価 5,478円
著者割引のセール（著者に直接注文）
40%引きで税込3,300円

「主要な園芸作物（花・果実・栄養器官）の網羅的内生植物ホルモン：植物ホルモンの初心者用の詳細な分析マニュアル」

LC-MS 使用による植物ホルモンの網羅的分析は著者が開発した世界でオンリーワンの技術。個別の研究室で実施可能。

本文内容

- ・内生植物ホルモンのデータ集：4次元の変動（横断面、縦断面、経時変化）。園芸学・植物生理学の研究者・学生用
- ・学生の失敗の対策を26年間、改善してマニュアルを完成。
- ・高校の化学さえ学習していない本研究室の学部生の卒論研究（植物ホルモンの網羅的分析）を可能にした。
さらに英文化して国際学会誌などに受理され、一つの章にもなっている。
- ・興味を深める関連のエピソードも紹介

マニュアルの例

1. 溶媒抽出の基本的情報

水から酢酸エチルへの移行

- ・GA₄ (98%)、GA₁ (85%)
- ・CKs (pH3.0の条件下)
tZ (4.7%)、iP (60%)

水からブタノールへの移行

- ・iP は GA 画分の 40% × 98% = 39.2%
- ・tZ (86%)

2. HPLC の分離の基本的特性

- ・注入時に溶媒（エタノール）が多いほど、試料のピークの幅（ピーク開始とピーク終了）が広がる。水の量はピーク幅に影響しない。

3. 次の内容の理由などの説明

- ・カラムオープンの設定温度は 33℃
- ・溶離液はエタノール、無色透明の瓶
- ・HPLC の分取時の標品のエタノール量
- ・カラム保存時にエタノールが蒸発。
- ・高額で検出感度が低いために大量に B 注入する GA 標品の節約方法。
- ・GA 分析は順相ジメチルではなく、高耐久性の標準的な逆相カラム。
- ・変性を最低限にする休憩の取り方。
- ・内標の最適な添加のステップ。
- ・ジャスモン酸類も同時分析する方法
- ・初級者・中級者・上級者別の説明。

4. 付録 14 項目の研究環境の問題への私見

- 例：選択と集中；研究資材などの強制廃棄
- *アマゾンサイトでは目次などの19ページまで無料で立ち読み可能。

・A4版 121頁

- ISBN-13 : 978-4802088329
- ・出版社：パプファン株式会社
- ・発売日：2025年2月6日初版発行
- ・定価の購入：アマゾンサイト
定価：49,800円（税込）
著者割引のセール（著者に直接注文）
40%引きで税込29,880円

協友アグリ®の省力化技術

FG

FG剤で田んぼの除草が変わる。



詳しくはこちら



協友アグリ FG剤 検索

水稲用一発処理除草剤 FG剤ラインナップ

アツパレZ

バッチリLX

アットカZ

アッシュ

先陣

サラブレッドGO

その他もラインナップたくさん ▶▶ オイカゼZ ガツトZ サラブレッドKAI ジェイフレンド バッチリ

- 使用前にはラベルをよく読んでください。
- ラベルの記載以外には使用しないでください。
- 本剤は小児の手の届く所には置かないでください。
- 空袋は圃場などに放置せず、適切に処理してください。



協友アグリ株式会社 〒103-0016 東京都中央区日本橋小網町6-1

お問い合わせ <https://www.kyoyu-agri.co.jp/contact/>

®は協友アグリ(株)の登録商標です。

このアプリで
一気に問題解決!!

見つけて
AI診断・AI予測で
作物の問題を診断・早期発見

調べて
豊富なデータベースから
問題を検索・確認

対処する
問題に最適な農薬を紹介

スマートフォン用アプリ

レイミーのAI病害虫雑草診断

農作物に被害を及ぼす病害虫や雑草を写真からAIが診断し、
有効な薬剤情報を提供する、スマートフォン用の防除支援ツールです。

無料!
※ダウンロード料

※画面は開発中のものにつき、実際の仕様とは異なる場合があります。

■本アプリケーションで使用されているAI診断学習モデルは(株)NTTデータCCSと日本農業(株)の共同開発です。

■本システムは農林水産省の農業界と経済界の連携による生産性向上モデル農業確立実証事業「防除支援システム研究会(H30~R1)」の成果を社会実装したものです。

開発

NICHINO
日本農業株式会社

NTT data 株式会社 NTTデータ CCS

アプリの無料ダウンロードはこちら

日本農業 ホームページから

検索

参加

日産化学株式会社

日本曹達株式会社

日本化成株式会社

イシハラ イスパー・エスバイotech

MBC 丸和バイオケミカル株式会社

豊かな稔りに貢献する 石原の水稲用除草剤



ランコトリオンナトリウム塩がSU抵抗性雑草に効く!

- ・3.5葉期までのノビエに優れた効果
- ・SU抵抗性雑草に優れた効果
- ・無人航空機による散布も可能(1キロ粒剤)



ノビエ3.5葉期、高葉齢のSU抵抗性雑草にも優れた効き目

ゼンイチ MX 1キロ粒剤 / ジャンボ

フルパグ MX 1キロ粒剤 / ジャンボ

スガイチ A 1キロ粒剤

ヒエケツパ A 1キロ粒剤

フルチヤージ ジャンボ

フルイニガ ジャンボ

タイズドリ 1キロ粒剤

乾田直播専用 **ハードパンチ** DF

石原バイオサイエンスのホームページはこちら▶



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

ISK 石原産業株式会社

販売 ISK 石原バイオサイエンス株式会社

ホームページ アドレス
<https://ibj.iskweb.co.jp>

好評発売中



陸生から水生まで、カメムシの全分野を網羅

カメムシ博士入門

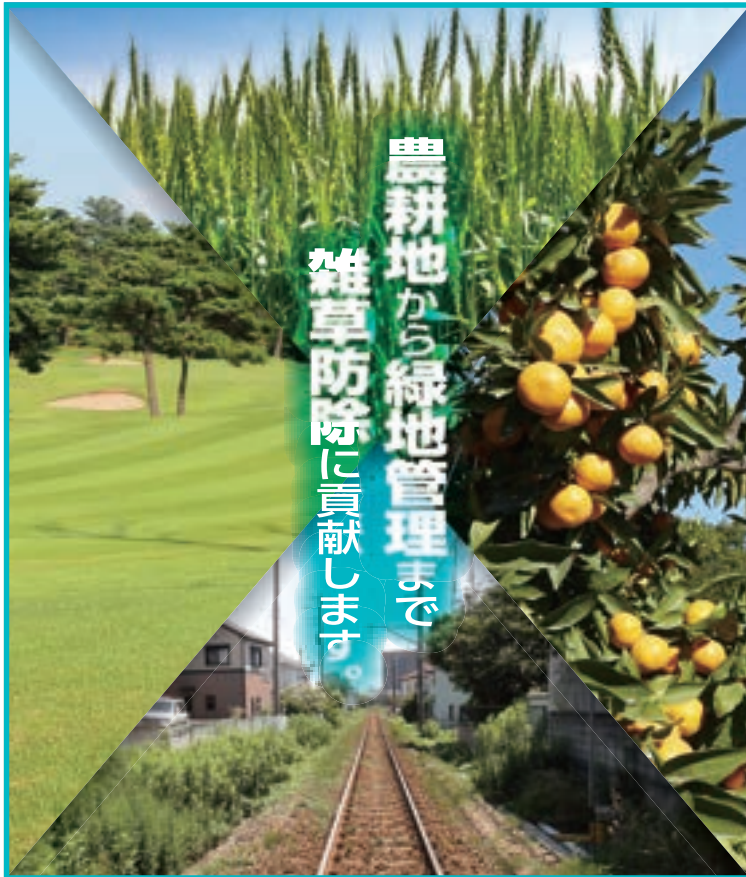
安永智秀 前原諭 石川忠 高井幹夫 著 B5 212ページ 本体2,770円+税

- ◆日本原色カメムシ図鑑(陸生カメムシ類)一全3巻を発行してきた全農教が、読者の「より入門的な図鑑を」との声に応じてお届けするカメムシの基本図鑑。
- ◆数ある昆虫群のなかでカメムシのいちばんの特徴は「圧倒的な多様性」です。
 - 陸生から水生まで、生息環境の多様性
 - 肉食から植物食、菌食まで食性の多様性
 - 微小種から巨大種まで形態の多様性
 - 農業害虫、不快害虫から天敵まで人間との関係の多様性
- ◆本書はカメムシの分類から生態まで、採集から同定まで、カメムシの基本をすべて網羅し、多様性に富んだカメムシを理解するのに不可欠な入門書です。

第1章 カメムシの形とくらし 第2章 カメムシを探す
第3章 いろいろなカメムシ 第4章 カメムシ博士をめざして
(付)もっと知りたいカメムシの世界

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
TEL.03-3839-9160 FAX.03-3833-1665



畑作向け除草剤

アタックショット[®] 丸和 乳剤
ロックス[®]

ムキレンジャー[®] 乳剤

果樹向け除草剤

シンバー[®] **ゾーバー**[®]

芝生向け除草剤

アトラクティブ[®] **ユニホップ**[®]
サベルDE **ハーレイDE**

緑地管理用除草剤

ハイバーX[®] 粒剤 **パワーボンバー**[®]

除草剤専用展着剤

サファゾットWK 丸和 **サファゾット30**

MBC 丸和バイオケミカル株式会社

〒101-0041 東京都千代田区神田須田町2-19-23
TEL03-5296-2311 <https://www.mbc-g.co.jp>

シダにはシダの**識別ポイント**があります。

シダ識別入門図鑑

谷城勝弘・村田威夫・木村研一 著

A5変型判 264頁 本体3,850円(税込) ISBN978-4-88137-205-0

シダ植物の識別ポイントの見方を習得しよう。

葉の形質には個体差があるため識別ポイントの確認はかかせません。

〈6つのポイント〉 根 葉 茎 鱗片と毛 孢子嚢・孢子嚢群・包膜 孢子

- 約300種掲載(27科244種 48雑種)。
- 高度な識別・同定が可能(種ごとに孢子嚢群の拡大写真(成熟前・成熟後)・検索表(第4部))。
- コラムも充実28テーマ。見方のヒントになるはず。
- 持ち歩きに便利。タテ長コンパクトサイズ。

2024年
12月発売



全農教出版サイトはコチラから



(株)全国農村教育協会 出版部 〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6

TEL 03-3839-9160

FAX 03-3833-1655

mail hon@zennokyo.co.jp

第59巻 第8号 目次

- 1 巻頭言 雑草防除に想うこと
瀧井 新自
- 2 非ステロイド型ブラシノライド様活性化合物の発見と新しい活性評価系の構築
中川 好秋
 - 11 〔田畑の草種〕^{くさくさ} 溝隠し(ミゾカクシ)・畦筵(アゼムシロ)
須藤 健一
- 12 高温が花や果実のアントシアニン着色に及ぼす影響
山岸 真澄
- 22 小笠原諸島父島の都道沿いにおける外来草本植物の分布と人為的攪乱が及ぼす影響
江口 碧・畑 憲治・沼田 真也
 - 27 〔統計データから〕2024年産における水稻高温耐性品種の作付状況
- 28 〔連載〕標本は語る 第16回 ワサビを浸けた液は青色か? 黄褐色か?
早川 宗志
- 30 〔連載〕植物の不思議を訪ねる旅 第44回 EXPO大阪メンデル・デー
長田 敏行
- 33 〔判定結果〕2025年度茶園関係除草剤・生育調節剤試験判定結果
(公財)日本植物調節剤研究協会 技術部
- 34 広場

No.127

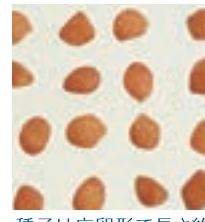
表紙写真 〔ミゾカクシ〕



別名アゼムシロ。畦畔や湿地、湿った芝地などに生育するキキョウ科の多年草。茎が地表を這って広がる様子が和名、別名の由来。地表を這った茎上方の葉腋から長さ約2cmの花柄を出し、唇型の花をつける。(写真は©浅井元朗, ©全農教)



越冬茎からの萌芽。



種子は広卵形で長さ約0.6mm。



花冠は白色で淡紫紅色を帯び、長さ約1cm。下唇は3裂。



蒴果は倒円錐状のこん棒形、長さ5~7mm。