ハッカ属植物の化学と生物学

清水 純夫 Sumio SHIMIZU

信州大学農学部農芸化学科

ヨーロッパでも東洋でも、ハッカはきわめて古くから知られており、多くの文献が残されている^(1,2)。日本におけるハッカの栽培は約150年前からといわれ⁽²⁾、1938年ごろの生産量はハッカ取おろし油で800トンを超えて世界最大のハッカ生産国となり、その天然メントールは世界市場を制覇した。1967年には、いったん200トンを超える生産を示したが、ブラジルにおける圧倒的な生産増加と合成メントールの急速な進展に伴い、高メントール含量を特色とする日本ハッカは、現在、生産量100トン以下に低迷している。

ハッカの研究といっても広汎な分野が山積しており、ここでは、化学というのは精油成分、テルペン類を中心とすることとし、生物学は分類、細胞遺伝などに関するものに限って筆を進めることとしたい。筆者は、もともと天然物化学の一分野として、ハッカ属成分の研究に入った。ところが、現在、世界の各地で栽培されているハッカはほとんど種間雑種であり、応用面との結びつきをもつ種間雑種成分の研究は、精油成分によるハッカ属の分類や、精油成分の異なる両親から得られる雑種の遺伝生化学など、基礎的な、しかも境界分野の研究に深い関係がある。

ハッカ属の植物は、一般に特有の香気を放ち、その成分であるメントールは早くから結晶状に得られていた。メントールの有機化学的研究、とくに異性体の立体構造については、系統的な研究がなされ、また精油中の微量香味成分やセスキテルペンなど、多くの成分の研究が数多く報告されている。これらについては多くの成書があ

り⁽³⁾、筆者も紹介を試みたこともあるので⁽⁴⁾、本稿ではメントールを主成分としない多数の野生ハッカも含めて紹介したい。

日本ハッカ (*Mentha arvensis* var. *piperascens* Mal.) は、高メントール系のハッカとして長く栽培されてきたが、現在は耐病性、高収油率の品種として、後述のように、日本ハッカにオランダハッカ (*M. spicata* var. *crispa* Benth.) を交雑させて得られる種間雑種に代わっている。日本ハッカには、(一) menthol を主成分とするもの以外に、(一) menthone, (+) pulegone, (一) piperitone oxide, piperitenone をそれぞれ主成分とする成分型があり、それぞれの香気はまったく異なっている。日本ハッカと同様に、*M. spicata*, *M. gentilis* (種間雑種ハッカの一種)、その他多くのハッカについても、それぞれに種々の成分型がある⁽⁴⁾。

このように化学成分型により植物の分類を行なう化学植物分類学⁽⁵⁾ (chemical plant taxonomy, chemotaxonomy, chemosystematics) は、ガスクロマトグラフィー、薄層クロマトグラフィー、ガスクロマトグラフィー-質量分析法、高速液体クロマトグラフィーなど、最近急速な進展がみられる機器分析法がとり入れられるようになった現在、新たな展開が期待される研究分野である⁽⁶⁾。

ハッカの場合、chemotaxonomyの研究を複雑にするのは、多くの天然の種間雑種が見いだされるからである。多くの種間の人工交雑によって池田が得た多数の雑種について、筆者はその精油成分を分析した。その結果につ

いては後述するが、精油成分の異なる両親の間の交雑は、当然テルペンの生合成の問題と関連して研究すべき分野である。

1. ハッカ属植物の分類とその系統

ハッカ属植物の分類については、多くの研究成果が発表されており、Briquet は2亜属 15 種に分けている。これらには多くの変種があるほか、化学成分の異なる多数の系が含まれている。また、種の間に自然交雑が起こりやすく、いったん交雑が起こると、その雑種は不稔であっても、地下茎で繁殖が可能であるため絶滅することがなく、多くの天然の種間雑種が存在することになる。したがって、ハッカ属の分類は、植物分類学の中でも錯雑して困難な分野の一つとされている。また、これらの染色体数や減数分裂の観察についても、Schürhoff 以来、内外の研究者により多くの研究が発表されたが、必ずしも一致した結果に達しなかった。ハッカ属の染色体数について、従来の研究に異論が多いのは、染色体が小さく、かつその数が多いことや、試料植物の鑑定そのものが困難であることなどがその原因と考えられている。ここでは、Briquet の分類と、その亜属と節の形態的な性質を表1に示しておく^(7,8)。

表 1 ハッカ属の亜属と節

I. <i>Pulegium</i> (Miller) Lamk. et Dc. (腋性の花序, 高 pulegone 含量)			
節 1. <i>Audibertiae</i> Briq.			
	<i>M. Requienii</i> Benth.		2n=18
節 2. <i>Euplegia</i> Briq.			
	<i>M. Pulegium</i> L.		2n=48
	<i>M. Gattefossei</i> Maire		2n=48
II. <i>Menthastrum</i> Cossom & Germain			
節 1. <i>Spicatae</i> L. (細長い頂生の花序)			
節 2. <i>Capitatae</i> L. (球状または頭状の頂生の花序)			
節 3. <i>Verticillatae</i> L. (腋性の花序)			

池田は、ハッカ属種間の類縁関係や進化の過程を推定するためにゲノム分析を行なった^(7,9)。欧州にごく普通に野生している *M. rotundifolia* は、図1に示すように $2n=24$ であり、第II亜属中最も染色体数の少ない種の一つである。彼はこの種を基本種と考え、他種と交雑して種間雑種をつくって雑種の減数分裂を観察し、両親から由来した染色体の接合状況や雑種の稔性を調査して *M. rotundifolia* のゲノムと相手の種のゲノムとの異同を調べ、同様な方法でハッカ属の多くの種のゲノムをつぎつぎに決定していった。

生物の形質を規制する遺伝子 (gene) が、染色体上に座を占めていることは周知のとおりである。生物が完全な生活機能を営むために、必要にして最少の染色体数か

図 1 *Menthastrum* 亜属の推定系統樹 (池田, 小野, 1969)

ら構成された一組の染色体群をゲノムという。したがって、1ゲノム中には生物が生活機能を営むのに必要な最少限の遺伝子が含まれているわけである。倍数体でない生物においては、ゲノムは半数(n)染色体数と一致する。すなわち、配偶子は1ゲノム、体細胞は2ゲノムを有する。進化の途中で、ゲノムの倍化や異質ゲノムとの結合によって、倍数体の種が生ずることがある。その場合には、4倍体が4個の、6倍体は6個のゲノムをもつようになる。

ゲノム分析法の詳細は成書にゆずるが、図1はゲノム分析の結果から推定された系統樹⁽⁹⁾である。ハッカ属の第Ⅱ亜属は、RRをもつ2倍種(*M. spicata*, *M. rotundifolia*)から、8倍体の*M. arvensis*や*M. aquatica*にまで進化していったものと推定される。図1のR, S, J, Aなどはそれぞれ12本の染色体からなる独立のゲノムであり、SとS^c, RとR^a, AとA^q, JとJ₁はそれぞれ内容の似たゲノム、すなわち部門相同ゲノムである。同じゲノムや類似のゲノムを多くもつ種どうしは、互いに近縁であるといえる。

表1において、第Ⅱ亜属は形態から3つの節(Section)に大きく分けられているが、ゲノム分析の結果からみると、*Spicatae*が他の両節から孤立し、*Verticillatae*, *Capitatae*の両節は形態上の相違にもかかわらず近縁であり、日本に野生する*M. japonica*が*Spicatae*と他の両節を結びつける“かなめ”ともいべき種であることがわかる。さらに、*M. piperita* L. ($2n=72$ が多い)と*M. gentilis* L. ($2n=72$)はともに天然の種間雑種であって、前者は*M. aquatica* L. ($2n=96$)×*M. spicata* L. ($2n=48$)に、後者は*M. arvensis* ($2n=96$)×*M. spicata* ($2n=48$)に由来しているから、これらの類縁関係はおのずから明らかであろう^(4b)。

2. ハッカ属植物の精油成分

前述の池田らの研究によって染色体数、ゲノム構成の明らかにされた各種のハッカにつき、その精油主成分による成分系(chemical strains)で分類を試みたものが表2である⁽⁴⁾。フラボノイド、アルカロイドなどのように、植物の二次代謝生産物であるテルペン類はchemotaxonomyの対象としてとりあげられている。たとえば、モノテルペン類によるユーカリの分類がPenfoldらにより⁽¹⁰⁾、ジテルペン類による*Podcarpus*などの分類が

表2 ハッカ属植物の染色体数と chemical strains

- a) *M. rotundifolia* ($2n=24$): i) piperitenone oxide 系, ii) neoiso-isopulegol, piperitenone 系, iii) piperitone oxide, epoxymenthylacetate 系
- b) *M. candicans* ($2n=24$): i) sabinene hydrate 系
- c) *M. spicata* ($2n=24$): i) piperitenone oxide 系, ii) piperitone oxide 系, iii) menthone, piperitone 系, iv) dihydrocarvone 系
- d) *M. spicata* ($2n=48$): var. *viridis*, i) piperitenone oxide 系; ii) piperitone oxide 系, iii) piperitone 系, iv) pulegone 系; var. *longifolia*, i) piperitenone oxide 系, ii) piperitone 系, iii) carvone 系; var. *crispa*, i) piperitenone oxide 系, ii) pulegone 系, iii) carvone 系 ($2n=36$); var. *viridis*, i) carvone 系; var. *longifolia*, i) piperitone oxide 系, ii) carvone 系, iii) linalool 系
- e) *M. japonica* ($2n=48$): i) menthone, pulegone 系
- f) *M. arvensis* var. *agrestis* ($2n=72$): i) 3-octanone 系
- g) *M. arvensis* var. *praecox* ($2n=72$): i) pulegone, 3-octanol 系
- h) *M. arvensis* var. *piperascens* ($2n=96$): i) menthol 系, ii) menthone 系, iii) pulegone 系, iv) piperitone 系, v) piperitenone 系, vi) piperitone oxide 系
- i) *M. aquatica* ($2n=96$): i) linalool 系 (= *M. citrata*), ii) menthofuran 系, iii) iso-pinocamphone 系
- j) *M. gentilis* ($2n=72$, 天然の種間雑種): i) carvone 系, ii) menthol 系, iii) menthone 系, iv) pulegone, menthone 系, v) linalool, menthone 系, vi) pulegone, piperitone oxide 系, vii) piperitenone oxide, pulegone 系

Erdtman により、早くから研究されてきた⁽¹¹⁾。テルペン類は類似の構造の複雑な混合物であり、それぞれに数多くの立体異性体が知られているので、多数試料の比較分析には長期間の研究が必要な分野であった。Rudloff が述べているように⁽⁶⁾、植物成分のうち、モノテルペン、セスキテルペン類については、ガスクロマトグラフィーの進展により、chemotaxonomy の展開が期待される。

藤田は、主として精油を含む多くの植物について、chemotaxonomy に関する報告を行ってきた⁽¹²⁾が、単なる成分の検索の集積にとどまることなく、これらの成分をつなぐ生成様式を強調している^(12b)。

表2にみられるように、染色体数の多少にかかわらず、menthone, pulegone, piperitone oxide の主成分はしばしば見いだされる。したがって、単なる主成分の含量のみからでは、ハッカの系統や種についての推察はきわめて困難である。menthofuran は従来、*piperita* 油の特有成分として *arvensis* 油と区別されており、この成分は pulegone から *in vitro* に生成することが確かめられている⁽¹³⁾。pulegone は広く各種のハッカに見いだされるが、menthofuran 高含量のハッカには *aquatica* が知られている。*aquatica* には isopinocamphone 系も存在するが、menthofuran 系のものをえらんで men-

ione 系の *spicata* と交配して得られる F_1 の精油は、ミッチャムハッカ油に近い精油組成を示し⁽³⁰⁾、しかも *piperita* は *aquatica* と *spicata* との天然の種間雑種であるので^(4b,31)、menthofuran は成分の面で *aquatica* と *piperita* の関連を示すものといえよう。

3-Octanone を主成分とする欧州 *arvensis* は、後述のように、これを一方の親とする多くの F_1 の精油に 3-octanol が含まれ⁽¹⁴⁾、これは日本 *arvensis* にも少量見いだされており、両者の関連が C_8 成分生成経路を通して推定される。

しかし、一般的に、chemical strains はハッカ属における種の内部のこまかい分類には役だが、種の系統までを推定することは困難であり、種の系統や進化の研究のためには、外部形態学、ゲノム分析を含む細胞核学的研究と、成分分析との協力によることがのぞまれる。ハッカ属には多くの種間雑種が存在し、成分系も menthone, carvone, pulegone, piperitone oxide が数多く主成分として見いだされ、成分のみでは雑種かどうかの判定はきわめて困難である。この場合でも、成分分析を行なう際に対象試料のみでなく、推定できる両親についての成分型と、さらにそれらの F_1 の成分の分析を併行して比較検討する方法によれば、細胞核学的知見と合わせて、系統の推定をより確実なものとすることができる。

通常、精油分析による chemotaxonomy は、開花始めの試料を用いて行なうが、採取時期が異なったり環境が変わったりすれば、種によっては成分の変動が当然予想される。表 2 の *rotundifolia* の iii) の系は、夏期の開花始めには主として piperitone oxide であり、epoxy-menthylacetate が前者とほぼ等量になるのは 10 月以降に得られる精油であった⁽¹⁵⁾。*candicans* の精油主成分は、ヘキサン抽出ではほとんど sabinene hydrate のみであるが、通常の水蒸気蒸留法の精油では、これの転位反応生成物、terpinen-ol-4 が混入してくる例が筆者らの研究で明らかになった⁽²⁹⁾。したがって、場合によっては蒸留法による精油成分を溶剤抽出したものと比較検討しなければならぬこともあるから、注意を要する。

3. ハッカ属の種間雑種の精油成分

テルペン類の生合成経路の研究には、 ^{14}C ラベル化合物によるトレーサー法が圧倒的に多く、ハッカ属植物を用いた報告は Banthorpe の総説⁽¹⁸⁾にまとめられている。

表 3 栽培ハッカ品種の変遷 (北海道農試)

品種名	品種 決定 年	10a当り 収油量 (kg)	収油 量の 比	脳分 (%)	育 成 法
あかまる	1924	3.12	100	46	日本ハッカの系統選抜
ほくしん	1938	3.37	108	58	日本ハッカの系統選抜
まんよう	1953	5.14	164	56	中国ハッカ×日本ハッカ
すずかぜ	1954	5.06	162	59	中国ハッカ×日本ハッカ
お お ば	1962	6.37	203	46	<i>M. spicata</i> × 日本ハッカ
ほうよう	1965	11.64	373	54	<i>M. spicata</i> (ドイツ系) × 日本ハッカ
あやなみ	1968	14.39	461	52	日本ハッカ (S1-1) × <i>M. spicata</i> var. <i>crispa</i>

生合成経路の研究法としては、この他に放射線処理などで精油成分が変化した変異種を用いる方法や、成分の異なる両親の間に種間雑種をつくり、その F_1 , F_2 などの精油成分を分析して生合成経路を考究する方法などがあり、最近までに後者の方法による報告がかなりある。トレーサー法による成果については後述し、ここでは種間雑種を用いた例を述べることにする。

筆者らも、日本ハッカの menthol 主成分のものと carvone 主成分の *spicata* とを組み合わせ、多くの F_1 をつくって精油分析を行なった。その結果、carvone 主成分のものが多く現われ、menthol 主成分の F_1 では、メントール含量 75% をこえ、耐病性も強く、育種上注目に価するものも見いだされた⁽¹⁶⁾。表 3 は、今日まで北海道で栽培された品種の変遷を北海道農試の笠野⁽¹⁷⁾ がまとめたもので、これによっても明らかのように、現在、日本ハッカ×*spicata* の F_1 として得られた新品種「あやなみ」は、収油量も以前の「あかまる」の 5 倍に近く、脳分も高いことが知られる。

この点について、米国の Murray は、carvone を主成分とするチリメンハッカ (*spicata* var. *crispa*, $2n=48$) の自殖により得られる多数の F_1 の精油型は、carvone, dihydrocarvone 系 (パラメンタン環の 2 位の酸化物) と pulegone, menthone 系 (パラメンタン環の 3 位の酸化物) との比が 3:1 に近いことから、メンデル性因子が関与する分離比にあたるものと考え、carvone 生成の gene C は pulegone などの生成に関与する gene c に対して優性であるとすれば説明できることを明らかにした⁽¹⁹⁾。筆者らも、carvone 主成分で日本に野生するオランダハッカ ($2n=48$, $2n=54$) の異なる系統間の交雑により得られる F_1 の精油型に、carvone 系以外に, *trans*-carveol 系, piperitenone oxide 系を見い

図 2 ハッカ属のモノテルペン類の生成様式

だした。後者は piperitenone に由来すると考えられるから、Murray の説 (carvone 方向と menthone 方向に分岐する因子が関与する) と大すじにおいては同様の結果になる⁽²¹⁾。

rotundifolia と carvone 主成分の *spicata* との交雑により得られたものでは、piperitenone oxide の出現頻度が高いので、oxide 類生成にはなお別の要因が関与しているのではないかと考えられる。図 2 は、ハッカ属にみられるテルペン類について、多くの研究者により出された生成経路^(18,18b)に、piperitenone oxide, 1,2-epoxy-menthyl acetate⁽¹⁵⁾, などの絶対構造の明らかになったものの生成についても推定して追加したものである。

一方、日本ハッカについて、岡山農試の中山ら⁽²⁰⁾が自殖あるいは交配により、一メンデル因子遺伝においては 3:1 に分離する結果を手がかりとして、精油生成に關与する遺伝子の推定を行なった。その要点は以下の通りである。

① menthol 系と menthone 系との交雑の F_1 はすべて menthol 系で、 F_2 で menthol 系と menthone 系とが 3:1 に分離する。

② menthone 系の自殖 S_1 が、menthone 系と pule-

gone, menthone 系に分離する。また、別の menthone 系 S_1 に menthone と piperitone を 3:1 に分離するものがある。

③ piperitenone を含まない pulegone-menthone 系の S_1 に piperitenone が現われる。

④ piperitone 系の S_1 に piperitenone 系を多含する系統が現われる。

⑤ piperitone 系の自殖 S_1 に piperitone 系と piperitone oxide を 3:1 に分離するものがある。

これらの結果は、ハッカ属精油成分の生成に關する諸実験にもとづいて提出された図 2 の主要モノテルペン類の生成経路と、矛盾するところはないと考えられる。

日本に野生するハッカであるヒメハッカ (*M. japonica*) の主要成分は、menthone, pulegone であり、これと日本ハッカとの交雑による人工種間雑種 ($2n=72$) を池田らが得たので、その精油成分を筆者らが分析し、i) menthone-menthol-pulegone 系 (36, 26, 21%), ii) pulegone-menthone 系 (57, 30%), iii) menthone 系 (86%) の 3 型に分類した⁽²²⁾。その後、東北、北関東の 8 県にわたって野生ハッカを調査したところ、[A] 型 (日本ハッカ, *arvensis*, $2n=96$) と [B] 型 ($2n=72$) の

表 4 3-Octanone 主成分欧州 *arvensis* を含む種間雑種の精油成分

種 間 雑 種	体染色体数	精 油 成 分 (%)
F ₁ (欧州 <i>arvensis</i> × 日本 <i>arvensis</i>)	2n=84	{ 3-octanol (34) menthone (60)
F ₁ (欧州 <i>arvensis</i> × <i>japonica</i>)	2n=60	{ 3-octanol (27) menthone (32) pulegone (30)
F ₁ (欧州 <i>arvensis</i> × <i>rotundifolia</i>)	2n=48	{ piperitenone oxide (41) (6系平均)
F ₁ (欧州 <i>arvensis</i> × <i>spicata</i> of <i>carvone</i>)	2n=60	{ 3-octanol (5~7) limonene (30~60) piperitenone oxide (30)
F ₁ (欧州 <i>arvensis</i> × <i>aquatica</i> of <i>isopinocampnone</i>)	2n=84	{ piperitenone oxide (59) piperitone oxide (17) menthofuran (22)
F ₁ (欧州 <i>arvensis</i> × <i>aquatica</i> of <i>menthofuran</i>)	2n=84	{ 3-octanol (29) cineole (19) menthofuran (48)
F ₁ (欧州 <i>arvensis</i> × <i>aquatica</i> of <i>menthofuran</i>)	2n=84	{ menthone (3) menthol (24)

2種の存在が明らかとなり、このうち[B]型は *arvensis* と *japonica* の天然の種間雑種であることを、外部形態による観察と細胞学的な性状により推定した。さらに、野生の[B]型の精油型は、人工種間雑種の3精油型とほぼ同様であることがわかった。このような天然種間雑種が存在することは、東北地方に古くから生育していた[A]型の野生 *arvensis* のなかの高メントール系が、日本ハッカの先祖につらなるものと筆者らが推定する理由の一つである⁽²²⁾。

表2の成分系のうち、*arvensis* で 3-octanone を約90%含有する系統をあげたが、これは欧州に見いだされた 2n=72 の系である。表4に示すように、この欧州 *arvensis* と他のハッカとの交雑により得られる F₁ の精油に、3-octanol がしばしば見いだされることから、C₈成分の遺伝性が強いものと推定され⁽¹⁴⁾、図2に acetyl CoA から C₈成分の経路を加えた。また、isopinocampnone 主成分の *aquatica* と他のハッカとの F₁ の精油に、limonene、 β -pinene などの高含量系統がしばしば見いだされるなどから、isopinocampnone に至る経路を図2のように推定した。

4. ハッカの油腺とテルペン生合成

ハッカ属におけるテルペン類の生合成について、¹⁴Cラベル化合物のとり込み実験により、次のような生合成経路がわかった^(13,29)。mevalonic acid (MVA) → isopentenyl pyrophosphate (IPP) → dimethylallyl

pyrophosphate (DMAPP) を経て neryl pyrophosphate または geranyl pyrophosphate に至り、前者は閉環してモノテルペン類に、後者はセスキテルペン類などになる。最近、Loomis は、*piperita* の2葉付の切茎を用い、MVA-2-¹⁴C の場合はモノテルペン部へのとり込み率は低い、セスキテルペン部には、0.33%⁽²⁴⁾、¹⁴CO₂、glucose-U-¹⁴C の場合にはモノテルペン部に 0.38% などとよくとり込まれることを見いだした。

この実験でとり込まれた ¹⁴C ラベル化合物は、モノテルペンとしては pulegone を、セスキテルペンとしては caryophyllene をそれぞれ分取し、その酸化分解物の検索から分子中の ¹⁴C の位置をしらべたところ、pulegone においても、caryophyllene においても、¹⁴C-IPP が選択的にとり込まれていることを示していた。つまり、¹⁴C を含まない内部の DMAPP 源があり、それに由来する DMAPP が、外から与えられた ¹⁴C を含む IPP と反応し、テルペン生成に至るものであろうと推定された⁽²⁴⁾。

¹⁴C-MVA のモノテルペン部へのとり込みは、ハッカにおいてきわめて低いことが、compartmentalization 効果*として知られていた⁽²⁷⁾。その説明として、細胞膜の透過性によると考えることもできるが、さらに進んで、葉緑体で光合成の行なわれる部位と、テルペン生成の行なわれる部位との関連を考えれば、¹⁴CO₂ に由来する光合成物は、とり込みに有効ではあるが、外部から

* 異なった部位に異なった生合成経路が局在化することにより起こる異常性。

図 3 日本ハッカの油腺（腺鱗）構造

1. 冠部細胞 2. 柄部細胞（3層よりなる） 3. 基部細胞 4. 葉肉組織中の油滴 5. 油胞細胞（点線の部分、破れて油滴はない） 6. 葉の表皮 7. 柵状組織（池田長守原図）⁽²⁾

加えた MVA-2-¹⁴C は、テルペン生成の部位に到達し難いであろうと考えられるのである。一方、トリテルペンは、*piperita* においても MVA-2-¹⁴C が単時間内にとり込まれて、¹⁴C の位置がイソプレン則に従って入った squalene が生成する。これは4時間くらいで急速に減少するとともに、トリテルペン類、sitosterol などの生成に向かうことが知られており⁽²⁵⁾、同様の結果が、spearmint のカルスを用いる実験⁽²⁶⁾ でも報告されている。

バラの花弁では、MVA-2-¹⁴C が geraniol, nerol などのテルペンアルコールとそのβ配糖体によくとり込まれることが知られている⁽²³⁾。Amelunxen は、バラの花弁の精油生成部位が、隣接細胞の解糖系からのエネルギー供給を受けやすく、また外部の空気にふれやすい構造であることを、その組織の電顕観察から述べている⁽²⁴⁾。

Burmeister と von Guttenberg⁽²⁸⁾ によれば、*piperita* の精油は嫌氣的な過程で生成され、葉部の裏面にある油腺（図3）に貯蔵される。貯蔵部位は腺鱗と腺毛の2つに分けられ、低濃度酸素の環境に適応するためと考えられている。腺鱗は腺毛より形が大きく、精油量も多い。

精油中にとり込まれた¹⁴C成分の消長をしらべると、活発な代謝が行なわれており、光合成と呼吸に深い関連があるのではないかと最近の研究が示している。Amelunxen の電顕による *piperita* の研究によれ

ば、その油腺の構造は、バラの場合と対照的で、解糖作用によるエネルギーの供給から孤立した部位にあり、しかも嫌氣的な状況にあるという⁽²⁴⁾。この構造は、*piperita* における compartmentalization の原因と結びつけられる。Loomis はさらに、MVA-2-¹⁴C のセスキテルペン部へのとり込みが、蔗糖を添加した場合、無添加のものに比較して約3倍近い増加があることを報告⁽²⁴⁾しており、上記の考えを支持するものであろう。彼はさらに、同じハッカで光と温度の効果を検討し、昼間14時間、25°C で夜が低温（8°C）のときは menthone 含量が高いが、夜が高温（25°C）になると呼吸が活発になり、その結果 menthofuran, pulegone が高まることなどを報告した^(18b)。

いずれにしても、油腺中に貯蔵成分として考えられてきた種々のテルペン類は、その変動が活発であり、光合成、呼吸などとの関連がきわめて密接であることがしだいに明らかになってきた。しかし、この研究に用いられたハッカは、還元が進んだと考えられる menthol を含む *piperita* であること、ハッカ属は前述の通り、menthofuran 主成分の *aquatica* や piperitenone oxide 主成分の *rotundifolia* などがあり、後者は時期別でも、葉位別でも、その oxide 含量には著しい変動がみられないことなどの問題がある。このような酸化物と考えられる成分を主成分（90%近い）とするハッカは、*piperita* と同様の嫌氣的状況でテルペン生成を行なうのかどうか、その油腺の構造と機能はどのようなものであるのかなど、精油生成機構における基本的問題の解明にも役立つのではないかと期待される。

なお、図2に示した経路について、Bourbott, Croteau, Shine, Loomis は 6th International Congress of Essential Oils (Sanfransisco, Sept. 9th, 1974) において、cell free extract により neryl-PP から α-terpineol を経て terpinolene, limonene が生成すると報告した。

本稿執筆にあたり、ハッカ属の分類、染色体数、ゲノム分析など、種々の御教示を受けた池田長守博士に厚くお礼申し上げます。

文 献

- 1) E. Guenther: "The Essential Oils" III, D. van Nostrand, 1949, p.586, p.641, p.658.
- 2) 池田長守: "薄荷・除虫菊", 養賢堂, 昭 27, p.45.
- 3) J.L. Simonsen: "The Terpenes", Vol. I, Cambridge Univ. Press 1953, p.230; Rodd's Chem. of Carbon Compounds, Elsevier, II-B, 1968, p.184.
- 4a) 清水純夫: 化学, 22, 67 (1966).

- 4b) 清水純夫：化学と生物，3，73 (1965).
- 5) IUPAC：Chem. of Natural Products，4，Chemical Taxonomy，1966，p.169.
- 6) E. von Rudloff：“Recent Advances in Phytochemistry”，North-Holland Pub. Co.，1969，p.127.
- 7) 池田長守：‘細胞遺伝学的方法による薄荷属植物の育種学的研究’，岡山大学学位論文，1961.
- 8) M. J. Murray *et al.*： *J. Heredity*，62，363 (1971).
- 9) 池田長守，小野清六：育種学雑誌，19，357 (1969).
- 10) R. Hegnauer：“Chemotaxonomie der Pflanzen”，Birkhäuser Verlag，Bd.V，1969，p.167.
- 11) M. Florkin & H. S. Mason：“Comparative Biochemistry”，III-A，Academic Press，1962，p.615.
- 12a) M. Florkin & H. S. Mason：“Comparative Biochemistry”，III-A，Academic Press，1962，p.624.
- 12b) 藤田安二：生物科学，24，80 (1972).
- 13) D. V. Banthorpe *et al.*： *Chem. Reviews*：72，115 (1972).
- 14) 清水純夫，池田長守，上田博夫，星野和美：農化，36，913 (1962).
- 15) H. Shibata & S. Shimizu： *Agr. Biol. Chem.*，37，2675 (1973)；長沢 徹，梅本和泰：農化，48，39 (1974).
- 16) 池田長守，清水純夫：香料，58，25 (1960).
- 17) 笠野秀雄：北農，41，3 (1974)；‘大型機を中心とするハッカ栽培技術体系’，北農 (特集号)，1971.
- 18a) M. J. Murray： *Genetics*，45，925 (1960)；“Rodd’s Chem. of Carbon Compounds” II-E，1971，p.74.
- 18b) W. D. Loomis：“Terpenoids in Plant”，(ed.) Prindham，Academic Press，p.59.
- 19) D. V. Banthorpe *et al.*： *Chem. Rev.*，72，119，123 (1972).
- 20) 中山孟郎，松川正行，安藤昭一：暖地ハッカに関する研究，農林水産技術会議，1971，p.52.
- 21) S. Shimizu： *J. Fac. Agr.*， *Shinshu Univ.*，9，73 (1972).
- 22) 清水純夫，池田長守：香料，67，17 (1972)；池田長守，清水純夫，唐沢伝英，折笠常弘：育種学雑誌，18，273 (1968)；岡山大学学術報告，36，1 (1970)；37，1 (1971).
- 23) M. J. O. Francis：“Aspects of Terpenoid Chemistry and Biochemistry”，(ed.) T. W. Goodwin，Academic Press，1971，p.35.
- 24) W. D. Loomis：“Recent Advances in Phytochemistry”，Vol. 6，Academic Press，1973，p.147.
- 25) R. Croteau & W. D. Loomis： *Phytochem.*，12，1957 (1973).
- 26) 菅隆幸ら：第 17 回香料テルペン精油化学に関する討論会要旨集，104 (1973).
- 27) 野副重男訳：“ビューロック，天然有機化合物の生合成”，広川書店，1967，p.76.
- 28) J. Burmeister & H. von Guttenberg： *Planta Med.*，8，1 (1960)；W. D. Loomis：“Recent Advances in Phytochemistry”，Vol. 6，Academic Press，1973，p.180.
- 29) 清水純夫，唐沢伝英：第 12 回香料テルペン精油化学に関する討論会要旨集，28 (1968).
- 30) M. J. Murray *et al.*： *Can. J. Genet. Cytol.*，14，13 (1972).
- 31) 宇渡清六，清水純夫，池田長守：岡山大学農学部学術報告，20，1 (1962).

今日の話題

細胞壁の力学的性質

——応力緩和とヘミセルロース——

マカラスムギの幼葉鞘を暗所で育てると，約 1cm の長さになるまでは細胞分裂がおこって細胞が増えるが，その後細胞分裂はおこらないで伸長し，約 6cm の長さにまで達する。この段階では，細胞浸透圧によって単に細胞外から水を吸いこんで伸長する。このため，植物の細胞では大きい液胞とよばれる水のタンクが発達している。このような水ぶくれともいべき植物細胞の生長においては，細胞壁が大きい役割をはたしている。つまり，細胞の吸水生長は細胞壁がのびることによって行なわれる。

周知のように，植物ホルモンのひとつであるオーキシンは，細胞の伸長を誘導する。その際，オーキシン処理によって細胞壁がゆるむことが知られている。また，細胞の浸透圧がオーキシン処理によって高まっているという証拠はなく，細胞の伸長生長は細胞壁がゆるむことにその原因があると考えられる。

1930年代から，細胞壁のゆるみを測定する方法が各種考案されてきた。例をあげると，茎切片などの両端をひっぱる方法，切片を水平に保って一端を固定し，もう一端におもりをかけて曲がりかたを測定する方法，あるいは外からひっぱったりおもりをかけたりせずに，外部溶液の浸透圧を上げることによって細胞が内部から細胞壁を押す力を減少させ，これによって細胞壁の力学的性質を測定しようとする原形質分離法などがあった。これらの方法では“弾性”および“塑性”とよばれる値が得られた。“弾性”は，細胞壁が細胞内から力をうけるとき