作物の生長および発育の化学的制御

農林省農業技術研究所 山 田 登

Noboru YAMADA: Chemical Control of Plant Growth and Development

最近の植物生理学における顕著な動向の一つは、植物の発芽、休眠、生長、発育、開花、成熟など、生長と発育の諸過程がいかなる物質によつて支配されているか、そしてまたそれを支配することができるかという問題について多くの研究がなされ、いちじるしい進展が行なわれていることである。この問題は今を去る 35 年前の WENT による生長ホルモンの発見、KöGLら(1933, 1934)によるオーキシンおよびヘテロオーキシンの発見に端を発し、生長の生理に関しては今日までに急速な発展をみた。その過程で、最初の除草剤 2, 4-D の発見があり、これが最近における除草剤研究の発展に対する重大な契機となったことは周知のとおりである。

しかしながら、作物栽培の技術としてこれら植物の生長と発育に關与する諸物質を活用して、生長と発育とを人為的に制御し、栽培上の見地から望ましい生育相に規正したり、あるいは各種の災害から積極的に作物を保護しようとする立場での研究ははなはだ立ちおくれていると思われる。もちろん、そのような実例が今までになかったわけではなく、断片的な事例としては、水稻の倒伏防止を目的とする 2, 4-D や α -naphthalene acetic acid の利用、ジベレリンによるブドウの種子なし果実の生産や、シクラメンなど花卉の開花促進、MH によるタバコの腋芽抑制、あるいは果樹栽培における摘果剤の利用など、すでに実用化された技術も少なくない。

従来の作物栽培技術では、集約的な、あるいは篤農的な肥培管理や水管理によつて作物の生育を望ましい方向に導くように努力が払われてきた。肥料にしる、水にしる、それらは化学物質であるから、肥料や水のかけ引きによる作物の生育調節も、化学的制御 (chemical control) の一つにはちがいない。しかし、ここで問題にしようとする化学的制御とは、生長と発育の生理機構に關与し、それを支配する物質、いわば広い意味の生長調節物質 (growth regulator) の活用である。肥培管理や水管理によるやり方には限度があり、しかも常に可能であるとは限らない。例えば窒素肥料を加減して生長を調節することは従来の技術で、寒地では施用の重点を基肥において初期生育の促進をはかり、暖地では追肥に重点を移すことによつて旺盛な初期生育を抑え、過繁茂を防いでいる。しかし施肥法による生育の調節には限度がある。と

いうのは、施肥量をさらに減ずれば、生長量は小さくなり、過繁茂や倒伏から逃れることができようが、しかしそれでは収量を高めることができないからである。作物体内の窒素濃度は低下せしめないで、しかも生長量を抑え、あるいは節間伸長を抑制することが望ましいわけで、ここに生長調節物質の活躍する場面がある。以下若干の問題について論述を試みたい。

1. 生長の化学的制御

WENT (1928) がイネ科植物幼芽鞘の屈光現象を起こさせる活性物質を寒天片内に集めることに成功して、アベナ屈曲試験法を創案したのち、KöGL 一派は活性物質の単離および構造決定への努力を行ない、1933 年、人尿からオーキシン a、トウモロコシ油からオーキシン b を発見し、またその後、尿やある種の菌の培養液からアベナテストに強く作用する物質を分離したが、それはすでに知られていた β -インドール酢酸 (IAA) に外ならないことが分つた。当時はこの物質は植物体内のオーキシンとは考えられず、その作用がオーキシンに似ているだけであるとの意味で hetero-auxin と名付けられた。ところがその後の研究に伴ない、オーキシン a および b は植物体に生産されるものでないと考えられるに至り、hetero-auxin と名付けられた IAA そのものこそが実は天然に植物体内で生産される真のオーキシンであると確認された。他方、インドール酪酸、 α -ナフタレン酪酸など多数の合成物質がオーキシン作用をもつことが漸次明らかにされ、これらは合成ホルモンと呼ばれている。今日、オーキシンと総称されるものは、IAA のほか、これらの合成ホルモンを含んでいる。

さてこれらオーキシンは第 1 表に示すように各種の生理作用を表わすことが知られているが、まだ作物の生長を積極的に促進させる目的をもつて技術化されたものはない。挿木の発根、とくに発根困難な木本類の発根促進 (インドール酪酸、インドール酪酸など)、落果防止 (ナフタレン酪酸、2, 4-D など)、水稻の倒伏防止 (2, 4-D など)、パインアップルの開花誘起 (ナフタレン酪酸、2, 4-D) などに利用されているが、生長そのものを顕著に促進するために実用化された例はない。

これに反して生長の抑制についてはかなり顕著な効果

第1表 オーキシンの生理作用とその応用

生 理 作 用	そ の 応 用
1. 細胞の伸長促進 屈光性 屈地性 細胞伸長	庭木果樹の若枝の屈曲 幼果落果促進による摘果
2. 細胞分裂促進 不定根形成 癒合組織形成 形成層活動促進 単為結果	挿木発根, 取木発根 接木の活着 種子なし果実, 着果促進
3. 抑制作用 離層形成抑制 腋芽生長抑制(頂芽優勢) 根や節間の生長抑制 開花抑制 塊茎萌芽抑制 塊根萌芽抑制 日長感化抑制	落果防止, 落葉抑制 水稻倒伏防止 開花抑制 } 塊茎, 塊根の貯蔵
4. その他 非渗透的吸水 花形成の促進 果実の成熟	

が知られている。たとえば筆者の研究室で水稻に α -ナフタレン酢酸(NAA)の500~1,000ppm水溶液を散布すると、散布当時に伸長中の諸器官の生長が顕著に抑えられて、草丈が低くなることがみられた(第1図)。また最近、BCB, CCC, B995, phosphon など、いわゆる生

対 照 区

NAA 1,000ppm 区

第1図 NAAの茎葉散布による水稻草丈の抑制(原図)

長抑制剤(growth retardant),あるいは矮化剤(dwarfing substance)とよばれる物質がつぎつぎに発見されている。BCB (bromocholine bromide すなわち 2-bromoethyl trimethylammonium bromide)とCCC (chlorocholine chloride すなわち 2-chloroethyl

trimethylammonium chloride) とはともに choline を基本骨格とする化合物で、トマト、小麦、タバコなど多くの植物の生長を抑制する作用があるが、その作用はジベレリンの伸長促進作用との間に拮抗現象を呈する。水稻に対しては CCC の方は顕著な生長抑制効果を表わさないが、BCB はより効果的である。しかし BCB は生長抑制効果を表わす濃度において水稻の下葉の枯上りを促進するので、実用化は困難であろう。B995 (N-dimethylam-

inosuccinamic acid) は COII (N-dimethylamino-maleamic acid) と同様に茎葉散布によつて多くの植物の生長を抑制する作用がある。アルファルフア、リンゴ苗、コスモス、アサガオ、落花生、大豆などの栄養生長を顕著に抑えるが、しかし量的な生長を抑えるだけで、葉の展開や、根の生長速度には影響がなく、また開花期、果実の大きさには影響がないとされている。開花、収量に影響しないで、栄養生長を抑えるので、密植栽培にして増収がはかれないか、あるいは飼料作物で茎に対する葉の割合が増加するような効果が期待できないかなどと考えられているが、まだ実証はない。本物質は植物体内で長期間残存し、次代の植物の栄養生長にまでその影響を及ぼすとの報告がある。すなわち馬鈴薯の塊茎分化前に本物質を散布したところ、その植物が生産した塊茎からの萌芽の生長が影響を受けて、抑制されたという。

B995 は 5,000~15,000ppm の濃度で水稻の茎葉に散布すると草丈を顕著に抑える効果がある(第2図)。また筆者らの実験では B995 の処理によつて起こるインゲンマメの生長抑制(節間短縮)はジベレリンによつてほぼ完全に回復し、B995 とジベレリンの作用は拮抗するとみられる。

Phosfon (2,4-dichlorobenzyl tributyl phosphonium chloride) は豆類、キク類、ペチュニア、リンゴ、

第2図 B 995 の茎葉散布による水稻草丈の抑制(原図)

コレウスなどの栄養生長を抑制する作用があるが、日長反応、温度に対する植物の反応には影響しないので、開花期は変わらず、生殖生長には影響しないと報ぜられている。茎葉散布ではクロロシスを起こすので、主として土壤に添加して利用するが、畑土では土中の残効持続期間が長く、雨で洗われないポット栽培の場合では1年以上も土中にその生長抑制効果が残る。大輪ギクなど花物の茎の徒長を防ぐ効果は顕著であるから、園芸では今後の利用が伸びよう。なお水稻に対しても、土壤処理によつて草丈の抑制に顕著な効果を示すことが分つた。このほか amo-1618 ((4-hydroxy-5-isopropyl-2-methyl phenyl) trimethyl ammonium chloride, 1-piperidine carboxylate) も菜豆、キク、サルビア、リマビーンなど数種の植物に対し生長抑制効果を示すが、phosfon よりも効果を示す植物の種類が少ないようである。

それ自身では生長物質としての働きをもたないか、あるいは極めて弱い働きしかもたないが、これをオーキシンとともに植物に与えると、オーキシンの作用に反対する働きを示す物質があり、しかもさらにオーキシンを加えるとその反対作用が軽減するという性質の物質を抗オーキシン(anti-auxin)とよぶ。本来オーキシンの多い組織にこのものを加えるとオーキシン欠乏とみられる現象たとえば頂芽優勢の減少とか、節間生長の減少とかが現われる。2,3,5-triiodobenzoic acid (TIBA), trans-cinnamic acid, 2,4-dichloroanisole, γ -phenylbutyric acid などがそれに属する。水稻体に 2,3,5-TIBA を散布すると、分げつ数が顕著に増加することが筆者らによつて認められているが、coumarin や trans-cin-

Phosfon

amic acid も同様に分げつ増加を誘起する。2,3,5-TIBA の場合には分げつ初期から中期にかけて 500~1,000ppm の濃度で茎葉散布すれば、草丈の抑制はほとんど起こらないが、分げつ数が明らかに増加する効果を示し(第3図),実用可能である。

第3図 TIBAの茎葉散布による水稻の分げつの増加(原図)

2,3,5-TIBA

2,4-Dichloroanisole

γ -Phenylbutyric acid

Coumarin

Trans-cinnamic acid

2. 開 花 の 調 節

植物の開花が日長によつて支配されることは周知のとおりであるが、この日長反応において日長に感ずるのは葉であり、花成は生長点(apical meristem)で起こるのであるから、葉から葉柄や茎を通つて芽までに何らかのシグナルが送られているにちがいない。このシグナルを

floral stimulus, floral hormone あるいは florigen とよび、多くの人はこのものをホルモン様の物質であろうと考えている。そんな物質が事実あるとすれば、それを分離同定することが最も直接的な証明となるが、今までのところまだそれは成功していない。

ところが、一方では開花に対するオーキシンの影響について実に多くの研究が行なわれてきた。その結果、短日植物では、短日処理によつて誘起される花成が IAA などのオーキシンを与えることによつて阻害されることが分つた。IAA のみならず NAA や 2,4-D でも、これを低濃度で連続的に与えると花成を阻害する。それに反して TIBA のごとき anti-auxin を加えると花芽分化が促進される。短日植物にとつては実は日長が短いということが必要なのではなくて、長い夜（暗黒）が必要であり、したがつてその長い夜の途中を光の照射によつて中断すると（ごく短時間）、植物は花をつけない。この際 anti-auxin を供給すれば、光条件は開花に不適当であるにもかかわらず植物は開花する。TIBA のほかに、2,4-dichloroanisole や 2,4-dichlorophenoxy-isobutyric acid などの anti-auxin も同様な効果を示す。これらのことは花成がオーキシン・レベルによつて影響されること、すなわち体内のオーキシン濃度が高いと花成に不適当であることを示している。他方、長日植物については低濃度のオーキシンを供給することによつて花成が促進されたという例が多く、とくに *Hyoscyamus* や *Silene* などについて、限界日長よりやや短かい日長のところで IAA を葉に供給すると、あたかも日長を長くしたと同じような効果を表わし、花成を促進する。いいかえれば、長日植物では花成に適当な長い日長下でオーキシンを与えると量的に花芽数を増すが、花成に不適当な短日下ではオーキシンを与えても効果はない。しかし、限界日長よりやや短かい日長下では IAA の供給を受けると花がつき、IAA を受けないものは栄養生長をつづけるということが分つた。オーキシンに対する以上のような長日植物、短日植物の反応のちがいは、本質的なものなのか、あるいは両種植物間で花成に適当なオーキシン濃度について差異があるためなのか、問題は複雑で、未解決である。また中性植物であるパインアップルは NAA や 2,4-D の散布によつて確実に開花すること有名であり、すでに実用化されて開花および収穫期の調節に利用されている。パインアップルの葉内には IAA が含まれており、エチレンで処理しても開花が起こるが、その際には正常な IAA の濃度が低下することが知られている。すなわちこの場合は体内の IAA 濃度が減少して開花が起こるのに、NAA や 2,4-D で処理しても開

花が起こるのは何故であるかという疑問が出てこよう。IAA はいかなる濃度で与えても開花誘起の効果はない。この一見相反する事実は次のように説明される。すなわちパインアップルでは IAA が高濃度にあると開花を阻害し、開花が起こるためには IAA の含量が低下せねばならぬが、この植物においては NAA その他の合成ホルモンが自然のオーキシン、IAA に対する拮抗物として働くからである。それはちょうど短日植物で TIBA が植物体内の自然のオーキシンの拮抗として開花を誘起する場合と同様であると考えられる。最近パインアップル体内で IAA の代謝的分解を促進することによつて開花を誘起する新しい物質 betahydroxyethylhydrazine (BOH) が出現した。

以上のようにオーキシンは花成に対して何らかの役割をなしていることにはちがいないが、それを利用して開花を調節しようとする段階には至らず、唯一の実用技術は上にのべたパインアップルの開花調節だけである。

ところが1956年に、Lang はジベレリンが、開花に不適当な長日下におかれた *Hyoscyamus* の開花を誘起することを発見した。18~20時間の日長（その下では普通には絶対に花成が行なわれない）下で毎日2 μ g のジベレリンを与えると処理植物の100%が花芽をつけ、果実をつける。この発見に基づいてその後多くの研究がなされ、ジベレリンは長日植物において開花を促進する効果がいちじるしいが、短日植物ではその効果がないことが示された。ある種の短日植物ではジベレリンはむしろ花成を阻害することがあり、またある種の短日植物では開花を誘起することはないが、花数を増すことはある。さらにジベレリンはすでに花芽の分化したものの開花を促進する作用があり、この作用はシクラメン、フリージャなどで実用化されているところである。

越冬性植物では低温によるパーナリゼーションを要求するが、ジベレリンは、ある程度、低温の代行をなすることも知られている。

短日植物は短かい日長が必要であるのではなくて、長い夜（暗黒）が必要であることはすでに述べた。ところがこの暗黒期間を低温に保つと花成が抑えられ、また植物体を炭水化物欠乏状態にしておいて（そうするには植物を暗黒に放置するが、数時間おきに光を与えて栄養状態に保つ）暗黒処理を与えても花成が抑えられる。その際、暗黒処理の前に短時間強光を与えると暗黒処理に反応する能力が回復するし、また蔗糖や Krebs's cycle の有機酸を供給すると、その強光処理に代わりうる。植物体内には phytochrome なる一種の色素が存在し、暗黒処理期間中にそれが赤色光（660m μ 附近）を吸収する形

態 (P_{660}) になる。暗期の中間で短時間光を照射して暗期を中断すると、暗黒処理の花成効果はなくなるが、その作用は実は赤色光の働きによつて起こるもので、 P_{660} が赤色光によつて赤外線に近い $730m\mu$ の光 (far-red) を吸収する形態 P_{730} に変化してしまうからである。赤色光で暗期を中断したのち far-red 光線を照射すると P_{730} は直ちにもとの P_{660} に変わり、光で暗期が中断されたにもかかわらず、連続して暗黒処理を受けたと同様に花成が起こる。すなわち、赤色光により暗期の中断された影響は far-red の照射で完全に回復するのである。かくて、 P_{660} の形態にあることが開花を導く反応の進行

に必要なのである。

また開花を誘起するに必要な最低暗期 (限界夜長) は植物の種類によつてきまつているが、同一植物でもコバルトイオンを与えるとそれが数時間も長くなり、それにシステインやグルタチオンを与えたとともに回復する。さらに暗期に呼吸作用におけるアンカップラーである 2,4-dinitrophenol (DNP) を与えると花成は阻害されるから florigen の合成のために高エネルギー磷酸 ($\sim PO_4$) が要求されていることが分る。しかしアミノ酸類は開花誘起に影響を示さないので florigen 合成には蛋白合成は含まれていないと思われるが、ethionine は花成を抑え、その阻害は methionine で回復するから、methionine によるメチル化反応が何らかの役割を果していると考えられる。また 5-fluorouracil, 5-fluoro-deoxyuridine は開花を強く抑えるが、その阻害は DNA (デスオキシリボ核酸) の前駆物質である thymidine, thymidylic acid や deoxyuridine によつて完全に回復するから、花成反応には DNA の増殖が関与していることが明かである。すなわち florigen が生成されると、それはまず DNA の増殖を誘起し、その間に開花遺伝子が活性化されると考えられる。かくして開花の機作は結局、核酸代謝の問題に求めなければならないであろう。

富田 (1959, 1960, 1961) はライ麦種子のバーナリゼイション処理の間に水に拡散してくる物質が、バーナリゼイション処理を受けていないライ麦などの出穂を誘起することを発見し、その活性物質は uridylic acid であること、そしてバーナリゼイションを受けていない冬小麦の第 3~4 葉を uridylic acid で処理すると実際に開花が起こり、主稈葉数が減少することを認めた。また

田島ら (1954) はバーナリゼイションを受けていない大根を完全暗黒下に育て、それに RNA を供給すると開花が誘起されるが、RNA を供給されない植物は開花しないことを認め、他方輪田 (1958) その他はバーナリゼイションを必要としない植物においても各種の核酸物質がその開花を促進することを示したが、核酸の antimetabolite

第4図 Uracil による小麦の出穂促進 (原図)

である thiouracil や 8-azaguanine は開花を阻害する。第4図に示すのは、筆者の研究室で、部分的にバーナリゼイションを与えた小麦の胚に核酸物質を供給した実験の結果の一例で、uracil の供給によつて出穂が顕著に促進されている。

3. 老化の防止

1955年、deoxyribonucleic acid (DNA) の高圧加熱分解物中に、細胞の分裂を促進する一種の物質があることが発見され、細胞分裂 cytokinesis を意味して kine-tin と名付けられた。その化学構造は下に示すように、aminopurine すなわち adenine を主要構成成分としてい

る。それと構造の相似たものに 6-benzylaminopurine があり、これらをカイニン (kinins) と総称するが、kinetin も 6-benzylaminopurine もまだ植物体に自然に存在するとは認められていない。カイニンは単に細胞分裂を促進する以外に、いろいろな生理作用をもつことが明らかにされてきた。すなわち、トマトの根の生長を調節したり、切断された葉身片の拡大生長を起こした

Kinetin
(6-furfurylamino-2-pyrimidinone)

6-Benzylaminopurine

り、あるいは茎葉散布によつて葉菜類の生長をいちじるしく促進せしめる。また老化しつつある葉における葉緑素の分解を強く抑える作用がある。著者らの行なつた実験では、水稻葉身片を水に浮べて暗黒、20~32℃に4~5日放置すると葉緑素が分解し、葉片は黄色に変る。ところが水の代りに一定濃度の kinetin や benzylaminopurine 水溶液を用いると、葉緑素の分解が顕著に抑えられるので、緑色を保つ。この作用は切断した葉身片のみならず、水稻苗についても認められる。すなわち水稻苗、とくに熟苗をとり、これに水を散布したのちビニール袋に入れ、30~32℃暗黒下に数日放置すると苗全体が黄変するが、カイニンを散布しておけば緑色を保ち、また苗の発根力も高く維持せられることが示された。大災害などの場合、無災害地から残り苗を集めて災害地に輸送するような際、苗の黄変、老化を防ぐのに利用できよう。

Benzylaminopurine はまた、葉菜類の収穫前散布あるいは収穫後の浸漬によつてその貯蔵寿命を増し、水分の損失を抑えて生体重の低下を軽減し、緑色を維持する効果があり、しかもその効果は貯蔵温度が高いほど大きいことが示されている。その際、処理によつて呼吸の代謝経路には変化を与えないが、呼吸を抑制することによつて基質の消耗を少なくし、永く生存せしめるのであろうと考えられている。Broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) を用いた実験では kinetin もまた葉緑素分解を抑制するが、しかし同一濃度では benzylaminopurine

の方が効果が大きいという。

カイニンは以上のほか、葉片内の DNA 合成を促進するとか、チシャなどの光発芽種子に対して光の代用をするとか、IAA による芽の形成阻害に拮抗するとか、各種の生理作用をもつことが明らかにされつつある。

4. そ の 他

以上のほか、化学的制御の重要な場面として、種子の発芽促進と抑制、休眠の誘起と打破、塊根・塊茎の萌芽促進と抑制、穂発芽防止、登熟期間の調節、耐旱性、耐寒性などの生態的特性の増進、あるいは生産物の品質の調節などが考えられるが、ここでは紙数の関係上省略し、他の機会に譲りたい。

む す び

今後の作物栽培技術の方向は、機械化による労働生産性の向上にあるのは論をまたないが、それと並んで、もう一つの方向は各種の化学物質の活用によつて、病害虫や雑草の防除はいうまでもなく、さらに進んで作物そのものの生長と発育とを人為的にコントロールして行く技術の発展にあると考えられる。しかも、機械化とケミカル・コントロールとは両者が相補い、助け合つて技術の進展に貢献するものである。

一つの例を引くならば、アメリカの綿花栽培における機械摘採（機械化収穫）は、除葉剤の開発によつて成功したのである。機械で綿花を吸い取つて収穫する際に、葉が綿花とともに吸い取られて混入してしまい、それを取除くのは容易なことではなかつたし、またそれを収穫機の改良によつて解決するのも極めて困難であつたが、適当な薬品を用いて収穫直前にすべての葉を落してしまうことができるようになった。すなわちケミカル・コントロールによつて機械化が本格的に成功したのである。

はじめにのべたように、この分野はまだ若い。しかしその前途はまことに洋々たるものがあると思われる。物質の化学構造と、その生物学的活性との間には無限の可能性がひろがっている。この新しい分野を開拓するには植物の生長および発育に関する基礎的研究と、新しい活性物質の積極的、組織的な探索と、作物別の利用場面の開拓とが必要であり、今後の作物学に課せられた大きな課題であらう。