

The growth regulation by ethylene in crop life cycle and its application for agricultural field

Hitoshi Saka and Hidekazu Kobayashi

Faculty of Agriculture, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

はじめに

現在、植物生理学分野で認知されている植物ホルモンは、生理的のみならず分子生物学的にも著しい研究展開を見せているブラシノステロイドを含めて6種類。オーキシン(主にIAA)は1800年代中葉のC.ダーウィン父子によるカナリークサヨシ・カラスムギ幼苗の屈光性研究に、ジベレリンは1920年代のイネの馬鹿苗病菌が産生するイネ徒長誘起物質の発見にそれぞれ端を発し、サイトカイニンは1950年代に実験途上に放置して古くなったDNA溶液中から、アブシジン酸は1960年代に棉果実の離層形成から、エチレンは今世紀はじめの照明ガスによるカーネーション花の眠り病の原因解明からそれぞれ研究が始まった。最も新しいブラシノステロイドは1970年代にセイヨウアブラナの花粉中の植物生理活性物質として特定された(Sakurai, A. et al 1999)。発見の大部分は、植物が特異的に発現する形態的・機能的現象が偶然的なヒントになってその地位を確保してきた。生きた植物体全体を十二分に観察し、適合した生物検定系を発想・利用したことが偉大な発見・確立に繋がった。

この中で、エチレンは、葉の上扁成長、果実成熟の促進、頂芽優勢の打破、性表現の変化、落葉・落花果の促進、花・野菜の老化促進、クロロフィル分解の促進等、栄養成長・花芽分化等の、植物種あるいはその生育ステージによる促進あるいは抑制等の多様な作用を発揮する。また、植物のライフサイクルにおける発芽時の土壌や成育時の風などの物理的負荷、傷・病害、低高温障害、乾燥・冠水(湛水)、薬剤処理等様々な外界との接触や異常環境下での生体防御機構(関沢等、1990)にストレスエチレン(Abeles, F. B. 1973)として大きな役割を演じている。

こうしたホルモンとしてのエチレンの作用生理研究をはじめ、生合成経路等の生理生化学・酵素学的研究は、ガスクロマトグラフィによる微量エチレンの定量が可能になった1960年代後半から一気に進み、ホルモンとしての認知されることになった

(Abeles, F. B. 1973)。なかでも、上記のカーネーションにおける役割に見るように、エチレンは果実・野菜・花き等の園芸作物の作用生理に深く関わって、その園芸的利用との関わりで発展してきたという特徴を持っている。一方、イネ科植物の成長・分化におけるエチレンの生理生化学研究やエチレンによる人為制御手法の開発などは、上記の園芸作物などに比べると十分な成果を上げているとは言い難い。

ここでは、演者らがこれまで行ってきたイネのエチレン生成の特性とその役割、並びにその農業的利用に関する研究知見を中心に披露し、植物成育・分化を人為的に制御する手法開発に資する端緒とともに、それによる近未来的に予想される世界的な食糧不足に対応する食糧作物の生産性向上に向けた技術開発の一助になればと考えている(Mann, C. C. 1999)。

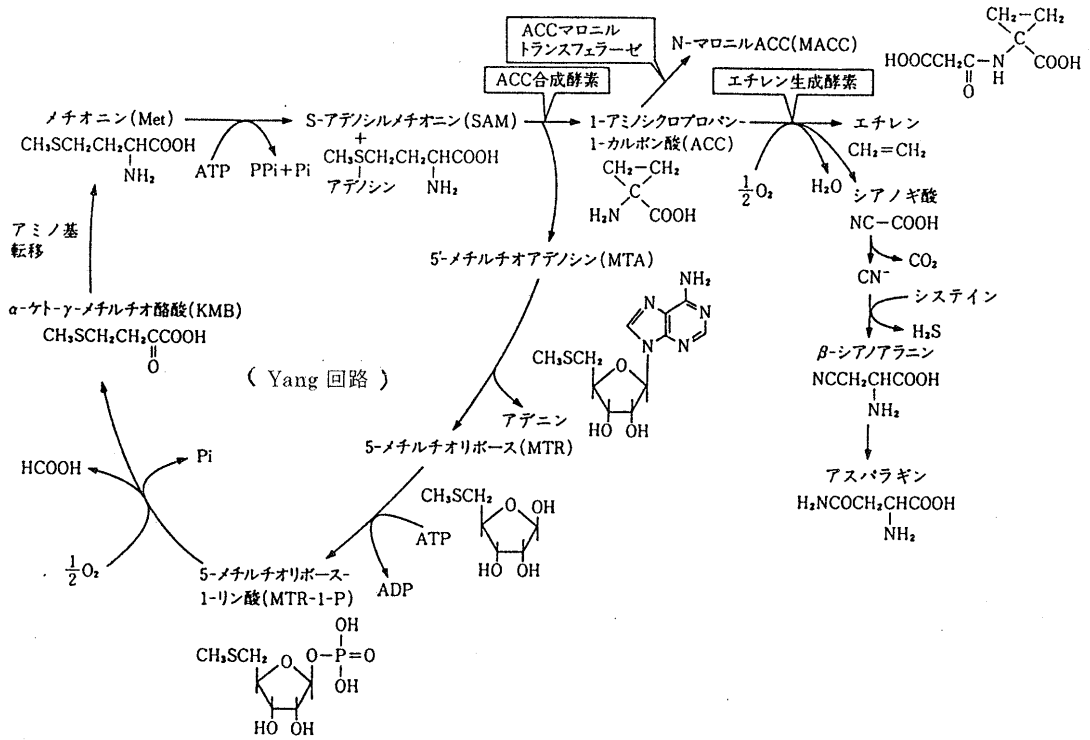


図1. エチレンの生合成経路とメチオニン救済経路 (Yang 回路)

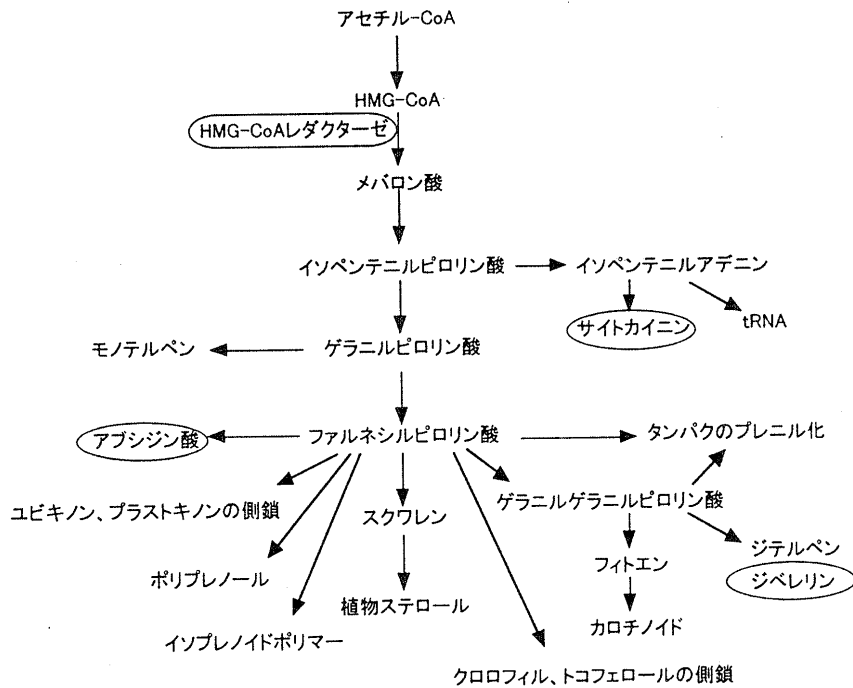


図2. 植物のメバロン酸を経由する各種ホルモンの生合成経路
 図には酢酸-メバロン酸経路における主な代謝産物を示し、
 そのうち植物ホルモンは丸印で囲ってある。ブラシノステロイドは、
 スクワレンを経由して生成するものと考えられる。

植物におけるエチレンの生合成経路

エチレンの直接的な前駆物質はアミノ酸一つのメチオニン (図1) で、オーキシンのそれは同じくトリプトファンである。この二種のホルモンの生合成経路がアミノ酸に端を発するのに対して、他のホルモンの前駆物質はアセチル Co-A を基点として生成する有機酸のメバロン酸であることは興味深い (図2)。ブラシノステロイドもこれに含まれるものと考えられる。これらは、ホルモンの生合成はもちろん、その作用生理をホルモンの相互の作用として捉えることができ、従来から、植物ホルモンは独立して生合成され作用するとされ、一方では単独のホルモン作用では説明しきれなかった多くの生理現象の解明が容易になる時代がほんの近くまでやってきた感じがする。

その中でエチレンは、その生合成経路が最も詳細に調べられている植物ホルモンである。概略的には、メチオニン→SAM→ACC→エチレンの経路であり、それぞれのステップはメチオニルアデノシル転移酵素、ACC合成酵素、ACC酸化酵素 (数年前まではエチレン合成酵素と呼ばれていた) がキー酵素として触媒する。この経路は一方向的にのみ進行するのではなく、SAMからACCが生成する際に5'メチルチオアデノシンも生成し、以降ATPの取り込みを介して再びメチオニンを生成するメチオニン救済回路 (Yang 回路) の存在が明らかになっている (兵藤等、1994)。これにより、成長・分化のホルモン制御に必須なエチレンの供給源としてのメチオニンは、常に再生産が可能であることを理解できる。近年はこうしたエチレン生成酵素群を、それぞれ遺伝子DNAとして操作し、その改変・修飾を通して植物体のあるいは諸器官の発生分化の生理・生化学を分子のレベルで理解し、農業的に利用する研究が活発化している。特に園芸作物関係で特記されるものが現出している。これに対して世界の主要食糧作物である稲、麦、トウモロコシなどの単子葉植物におけるエチレン研究の展開は、今その端緒がようやく切り開かれて始めたという状況である。

単子葉植物と双子葉植物のエチレン生成特性

一般に、植物体、組織・器官から内生的に生成するエチレン量は、双子葉植物でよりも単子葉で低い。whole plantでの絶対的な比較は難しいが、単子葉植物のそれは、双子葉のその1/5~1/20程度で、かなり小さいと考えられる。今、脱分化したカルス組織 (10⁻⁵M2, 4-Dを含む修正 Murashige & Skoog 培地で培養) でのエチレン生成を比較してみると、単子葉カルスでは、双子葉のその1/5-1/20程度である。オーキシンはエチレン生成を促進するので、培地中のオーキシン (2, 4-D) 濃度を上げると、双子葉カルスからのエチレン生成は著しく高揚し、一定濃度以上になるとカルスが致死するが、単子葉のエチレン生成は双子葉カルスが致死する濃度以上の2, 4-Dの存在下でも大きな変動は見られず、カルスの生長量にも大きな変化がない。なお、同じ単子葉植物であってもトウモロコシ、サトウキビなどはイネ、ヒエなどよりもエチレン生成能は幾分大きく、双子葉のそれとの中間に位置するように見える。単子葉植物と双子葉植物との2, 4-D感受性の違いをエチレンを媒介にしてみると興味深い。

イネのエチレン生成特性

植物葉からのエチレン生成は、光の有無によって顕著に変動することが知られている (Kao, C. H. and S. F. Yang 1982, 1983, Saka, H. et al 1992, Crodzinski, B. et al. 1982, 1983, Corbineau, F. et al. 1995) が、多くの場合暗条件下で促進が見られ、光は阻害的である。イネ幼苗でのそれも、通常は暗条件下で促進され、明条件下では抑制される (C. H. Kao and S. F. Yang 1982, 同 1993)。しかし、もう少し詳細に成育時期を追って調べてみると、従属栄養状態にある2葉期、3葉期及びそれ以降では葉からのエチレン生成の光応答が大きく異なる (小林・坂 未発表)。2葉期の葉身は光で促進さ

れ、3葉期の葉身は明暗での変動が著しく明瞭でないが、4葉期以降では明らかに光抑制（つまり、暗促進）が起こる。

ここで、イネのライフサイクルの後半、つまり、止葉を抽出し、出穂・開花し成熟するステージのイネを見てみよう。こうした生殖成長期の止葉（以下第2、3葉も同様）の葉身のエチレン生成を見ると暗黒下で著しく促進される(Saka, H. et al, 1992)。この時、イネの開花直前から穂の硬実期位まで成育ステージを追って、且つ、時期別に諸器官を葉身、葉鞘、稈、穂に分割して切り取り、それぞれ個別にエチレン生成を調べて見ると、葉身は、常に暗条件で促進されるが、葉鞘、稈、穂は反対に明条件で促進されることが判明した。特に興味深いのは穂で、受精前及び受精御数日の間は、葉身的な挙動（つまり、暗促進）をするが、穎果に澱粉などの高分子物質を集積し始めると、乳熟期後期までは、エチレン生成の光促進が高揚する。雄性不稔系統のイネにおいては、穂といえども葉身的なエチレン生成特性を示した。上記の従属栄養状態にあるイネ2葉期の葉身は澱粉の保有量が多いことを考え合わせると、澱粉等の高分子物質の存在とエチレン生成の光応答がタイアップしているように見える。なお、エチレン生成の、穂での光促進と葉身（止葉）における暗促進は、エチレン生成の日変化（李等 1981）と関係があるかも知れない。

外生エチレンに対するイネの反応の特性

植物の発芽、成熟、老化、各種ストレス、あるいはホルモンなどは、エチレン生合成系のうち、主にACC合成酵素とACC酸化酵素を誘導・活性化してエチレンの生成を著しく高揚させるが、この生成エチレンは、植物種によっては自己触媒的に両酵素活性を一層促進したり、別の場面では自己阻害してエチレンの生成を抑制する一方で、シグナル伝達系に関与して植物のライフサイクルを見事に制御している。

実際、エチレン処理はシグナル伝達系を通して、植物の成育に著しい生理・生化学的、形態的な変化を与える。低濃度（1 PPM程度）のエチレン処理で、双子葉植物の発芽成長は著しく抑制されるが、単子葉植物のその抑制程度は低い(太田、1980)。なかでもイネのような水生・半水生植物の場合は特異的に伸長成長の促進が見られる(菅、1990)。これらは、前述の双子葉植物・単子葉植物の2, 4-D感受性に比することが出来よう。

イネ科植物における成長・分化の人為制御

エンドウ (hypogeal)・ダイズ(epigeal)等の双子葉植物 (Bewley, J. D. and M. Black, 1994)の発芽種子を暗所でエチレン処理すると、芽生えは、1) 胚軸と根の伸長阻害、2) 胚軸部分の肥大、3) 茎頂部の水平方向への屈曲のトリプル応答

(triplet response)を引き起こすことが古くから知られていた。この応答は 極微量のエチレンで引き起こされるので、ガスクロマトグラフィ以前はもとより、現在も簡易なバイオアッセイ系として用いられる。イネなどの単子葉植物にも高濃度エチレンで1)、2)等が生じることを利用して、麦類の倒伏軽減剤として利用されている。その際は、気体のエチレンではなく、エチレン発生剤、あるいはエチレンの前駆物質のメチオニンが利用される(太田、1980)。しかし、園芸作物・果樹などでの花の萎ちよう制御(兵藤等、1995)、果実類の熟期促進(禿、1992)、エチレン関連遺伝子操作による野菜(トマト・メロンなど)の品質改善等農業の現場における大きな寄与(永田、1996、江面、1999)に比べると、その数は極めて少ない。

エチレンおよびその関連物質(あるいは特異な現象)の農業的利用開発に向けては、今後とも、上記に見るイネのライフサイクルにおけるエチレン生成特性やイネに見られる外生エチレン応答の生理的特性など、双子葉植物における応答とは異なる特異な機能を分子生物的手法も導入してより詳細に暴き出し、解析する必要がある。また、そ

の際、単子葉植物とエチレンのシグナル伝達系解析が進んでいる双子葉植物との比較生理・生化学研究も重要であろう。

引用文献

- Abeles, F. B. 1973. Ethylene in Plant Biology. p. 87-102. Academic Press New York
- Bewley, J. D. and M. Black 1994. Seeds(2nd Edition)-Physiology of development and germination. p. 191-195. Plenum Press, New York
- Crodzinski, B. et al. 1982. Ethylene release from leaves of *Xanthium strumarium* L. and *Zea mays* L. . J. Exp. Bot. 33:344-354.
- Crodzinski, B. et al. 1983. Light stimulation of ethylene release from leaves of *Gomphrena globoza* L. . Plant Physiol. 71:588-593.
- Corbineau, F. et al. 1995. The effect of light quality on ethylene production in leaves of oat seedlings. Environmental and Experimental Bot. 35:227-233.
- 江面 浩 1999. 遺伝子組み換えを利用したメロン果実の日持ち性制御. 植物の化学調節 34:75-84.
- 兵藤 宏等 1994. エチレン生合成研究の最近の進歩. エチレン生合成におけるACC酸化酵素の生理的役割とその酵素学的性質. 農業および園芸69:335-340.
- 兵藤 宏等 1995. エチレンの生成と作用における金属イオンの役割と重要性. 農業および園芸 70:1253-1256.
- 禿 泰雄 1992. 果実類の熟期促進剤エテホンの作用性と利用. 植調26:439-444.
- Kao, C. H. and S. F. Yang. 1982. Light inhibition of the conversion of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene in leaves is mediated through carbon dioxide. Planta 155:262-266.
- Kao, C. H. and S. F. Yang. 1983. Role of ethylene on the senescence of detached rice leaves. Plant Physiol. 73:881-885.
- 李 文熙等 1981. 水稻に対するエチレンの生理作用に関する研究. 第3報 葉身および穂のエチレン生成の日変化. 日作紀50:396-400.
- Mann, C. C. 1999. Crop Scientists seek a new revolution. Science283:310-314.
- 永田雅靖 1996. 遺伝子操作によるトマト果実の成熟制御. 農業及び園芸 71:675-679.
- 太田保夫 1980. 植物の一生とエチレンー植物界の魔法使いー. 東海大学出版会.
- Saka, H. et al. 1992. Fluctuation of ethylene production in excised panicles and flagleaf blades during grain ripening in rice(*Oryza sativa* L.). Japan. J. Crop Sci. 61 :285-291.
- Sakurai, A. et al. 1999. Brassinosteroids. p. 1-20. Springer Press, Tokyo
- 関沢等 1990. 植物病での誘導宿主防御機構としてのエチレンーイネいもち病を例としてー. 植物の化学調節 25:108-113.
- 菅 洋 1990. エチレン. イネ学大成 第2巻生理編 (松尾等編)p. 144-147 . 農文協. 東京.