

## イネにおける植物成長調節物質の開発と利用

誌名	農林水産技術研究ジャーナル
ISSN	03879240
巻/号	117
掲載ページ	p. 9-16
発行年月	1988年7月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## イネにおける植物成長調節物質の開発と利用

坂 齊

### 1. はじめに

多くの高等植物は通常、種子の発芽・発根に始まり葉・茎・花などの諸器官が時間の経過とともに、段階的に分化し生長して再び種子を形成する時間軸の長いライフサイクルをもっている。そのプログラムは本来的にはすべて遺伝的に決まっているものの、温度・光・水・風・栄養状態などの外的要因が、分化・生長に係わる諸形質の発現に様々な影響を与える。そのために野外での植物は、環境要因の変動に依存した形態・機能を発揮することになり、生長の個体差あるいは地域間差が生ずることになる。

人類は、こうした環境要因を人為的にコントロールして目的とする植物の生理・生産機能を効率よく発揮させる試みを常に行ってきた。作物栽培における灌漑による土壤水分の調節、肥料の選定とその投与適期の設定による植物栄養条件の調節、ポリエチレン等マルチによる温度調節や炭酸ガス制御、日長制御など植物の生育特性にもとづいた環境制御事例は数多い。植物生理活性物質による調節・制御手法の開発や利用技術化研究も、近年大変盛んになってきた。こちらは、理想的には植物に直接働きかけて積極的に遺伝子発現を制御することにより、対照区をはるかに凌駕する必要部位の人為的増幅管

理を目的とするものといえる。しかし、生理活性物質の開発利用研究の現状をみると、一般作物分野では、耐倒伏性(風雨)、耐冷・暑性(温度)、耐水性(旱・湿性)、耐肥性(肥料・栄養)などストレス耐性を生理的に賦与して、異常環境などに起因する生長のマイナス面を最小限に留めることができる薬剤の開発に力点がおかれているとあってよい。このように、植物生理活性物質は、植物の生長・分化過程で生じる生理・生産機能を効率よく且つ最大限に発揮させ、優良形質の発現を増強して増収、品質の向上をねらうとともに、不良環境克服や低コスト化などの経済効果に結び付ける栽培技術上の道具とすることができる。

本項では、主に、イネの長いライフサイクルのうち発芽初期生育期と生殖生長期における登熟期の各々の成長制御剤の開発及び利用に関する現状とその展望を記載することにする。まずいいふるされていながら常に新しい夢を期待させる「作物のケミカルコントロール」の用語として頻繁にでてくる植物ホルモン、植物生理活性物質および成長調節剤の解説からはじめたい。なお、本文は筆者の拙文(文献7)を参考にして構成したことをお断りしておく。

### 2. 植物生理活性物質

表1に示すように、本項では植物生理活性物質を便宜上三つに分類した。識者によっては、三種類をまとめて植物生理活性物質と呼ぶこと

表1 植物生理活性物質の分類

種類	活性物質
植物ホルモン	オーキシシン (IAA, IBA, 2,4-Dなど) ジベレリン (GA <sub>1</sub> , GA <sub>2</sub> , GA <sub>3</sub> , ……GA <sub>74</sub> ) サイトカイニン (ゼアチン, カイネチン, BAなど) アブシジン酸 エチレン <ブラシノステロイド (24種)>
植物成長調節剤	植物ホルモン, ビタミン類, 殺菌剤, 除草剤, 抗ホルモン剤, その他 (注1)
生理活性物質	解毒剤, 他感物質, 抗生物質 殺雄剤, 除草剤, 殺菌剤 殺虫剤, 抗ホルモン剤 ビタミン類および分類される前段階の活性物質, その他 (注2)

- 注) 1 活性物質として掲げた植物ホルモン・殺菌剤などの薬剤の中から開発・登録されて成長調節剤になったものがあることを意味する  
2 本来各々の名称どうりの薬剤であるが、将来成長調節剤として開発される可能性のあるもの近年、天然生理活性物質として微生物その他から多数の有機化合物が分離・同定されている

もあろうし、また狭義に生理活性物質をそのように呼ぶこともあろう。

周知のように、植物ホルモンは、その作用の特異性に基づいて現在のところ、オーキシシン類、ジベレリン類、サイトカイニン類、アブシジン酸、エチレンの5種類に分類されており、いずれも天然型が主体であるが、前三者にはそれぞれ有機合成ホルモンもいくつか含まれていて(表1)、且つ種類も多い。オーキシシンは2, 4-D, ナフタレン酢酸, インドール酪酸など合成型が圧倒的に多いが、天然型はIAA以外に新しく4-クロロインドール酪酸が見つかった。ジベレリンは現在74種類あるが、すべて天然型である。よく知られているGA<sub>3</sub>はイネには見つかっていない。サイトカイニンは、tRNA アンチコードンの3'末端近傍に組み込まれたものも含めてゼアチンなど20余種の天然型がある。まだ認知されてはいないが、第6の植物ホルモンと期待されているブラシノステロイドは24種が分離・同定されており、このうちイネにおける優占種はカスタステロンとドリコステロンである。これらの植物ホルモンは、いずれも植物の種、同一植物の生育ステージによ

って量的・質的に著しく変動する。イネを例にとると、どのホルモンも相対的には栄養生長期の茎葉部よりも生殖生長期の穂の部位で著しく多い。ホルモン量をみると、IAAのレベルが圧倒的に高く、サイトカイニンのその100倍前後であり、更にどの生育ステージにおいても他のどのホルモンよりも、量的に高いレベルを維持している。ジベレリンは、栄養生長期には、GA<sub>19</sub>, GA<sub>20</sub>, GA<sub>1</sub>, GA<sub>8</sub>などが優先型であるが、生殖生長期には、これにGA<sub>4</sub>, GA<sub>34</sub>等が加わる。サイトカイニンも、両生長期でt-ゼアチンの存在に顕著な差異がある。

ところで、この植物ホルモンは、3つ目の植物ホルモンのサイトカイニンが認知される少し前の1952年に、K.V. Thimannによって、「植物体内で生産され、その部位から他に移動して行って生長・分化などの生理機能を極く微量で調節・支配する有機化合物」と定義された。これと相前後する頃から植物ホルモンの研究は、基礎と応用に分極して急速に盛んになったが、いずれのホルモンについてもその生産部位や作用部位の完全な特定およびそこでの植物ホルモンの作用機構はいまもって充分解明されていると

はいえない。

植物ホルモンの作用機構の解明は、通常、これを外生的に投与することで生ずる植物側の反応の特異性と再現性によってはじまるが、この反応は、ホルモンの透過性、植物の生育ステージ、切片が無傷植物かによって異なり、また植物の種（検定植物）によっても大きく異なることから、各論研究として取り組む必要がある。こうしたことは、後出の成長調節剤にもあてはまり、農薬開発の難しさを示すものといえる。

表1中に分類した生理活性物質は、外生的に投与したときに植物あるいは動物に何らかの形態的、生理・生化学的变化・反応を引き起こすことでスクリーニングされた物質であって、ホルモン活性を示す必然性はない。本表にみるように、抗ホルモン剤、除草剤、抗生物質などのように生物の生長発育に阻害的に作用するものも入っている。動物分野で話題のプロスタグランディン、カルモデュリン、サイクリックAMP、オリゴサッカリン、活性ペプチド、ポリアミンなどの活性物質については植物分野での知見も集積されつつある。

こうした、植物ホルモンを含めた各種生理活性物質の中からスクリーニングされ、農薬登録されて作物の栽培体系の一環として組み込まれ、経済効果を生むようになった活性物質を植物成長調節剤と呼ぶ。表2の農薬登録薬剤をみると、一般作物でのその数の少なさにまず驚ろかされるが、作物の生育調節の主要なターゲットになっているのは当面、初期生育制御、倒伏制御、登熟制御の三分野であることがわかる。食用作物の栽培において、薬剤のこうした効能をうたうには、法規上農薬登録が必要であるが、それに向けて試験中の薬剤は、現在かなりの数にのぼっている。

### 3. 初期成長制御剤

我が国のイネ栽培は技術的にほぼ完成した機械植栽培法の普及が目ざましく、その主流を占めるが、従来から試行されてきた直播栽培法も近年大きな注目を浴びるようになった。イナ作を取りまく諸情勢の中で、不断の改良が加えられつつある本技法がコスト低減に結びつく革新

表2 我が国の水田・畑作分野において農薬登録されている植物成長調節剤（1987年）

生理作用	農薬名(商品名)	対象作物	主要な成長調節効果
健苗作用	ヒドロキシイソキサゾール(タチガレエース) メトラキシール	イネ	ムレ苗防止・健苗育成
	イソプロチオラン (フジワン)	イネ	ムレ苗防止・健苗育成
	過酸化カルシウム** (カルパー)	イネ	発芽苗立ち安定
	ニコチン酸アミド (カケンタシン)	イネ	根の発育・活着促進
	メタスルホカルブ (カヤベスト)	イネ	ムレ苗防止・健苗育成
生長抑制作用*	クロルメコート (サイコセル, CCC)	麦類	伸長抑制
	イナベンフィド** (セリタード)	イネ	節間伸長抑制
	エテホン (エスレル)	麦類	伸長抑制
	ペンディメタリン (エキガゾール)	タバコ	腋芽抑制
登熟向上	ヒドロキシイソキサゾール(タチガレン)	イネ	低温登熟
	塩化コリン (サンキャッチ)	サツマイモ	増収
	[イソプロチオラン (フジワン)]	イネ	低温登熟]

注) \*：新規のイネ用倒伏軽減剤として、わい化剤のバクロプロラゾール(スマレクト)とウニコナゾール(S-327D)等も期待されている

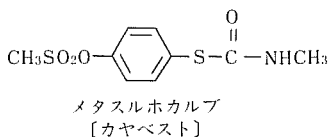
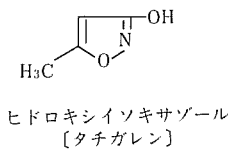
\*\*：単独のみならず、他剤との組合せ等による拡大登録もされている

的な栽培技法になりうるとの期待が高くなって  
いるからである。この直播栽培には、湛水直播  
と乾田直播の2種類があるが、前者は、東南ア  
ジア・欧米などで普及している芽出し直播と我  
が国で開発された過酸化カルシウム等発芽に必  
須な酸素供給資材で粉衣した種子を用いての湛  
水土中直播とに分けることができる。後者は通  
常、麦類の要領で乾田状態で播種する。いずれ  
も現実には、栽培生理上の問題を踏まえたうえ  
に、土壌・天候条件、栽培・作付条件あるいは  
経営上の問題などをクリアした地域でのみ取り  
入れられている。しかし、湛水土中直播イネ栽  
培法は、すでに試験段階が終り本格的な実用化  
に近づいており、21世紀イナ作の旗手といっ  
ても過言でない。

こうしたイネ栽培の現状を背景に、機械移植  
栽培はもとより、湛水土中直播栽培法等におい  
ても、より生産性、品質の安定、且つ向上をは  
かる手段として成長調節剤の利活用に関する実  
用化試験が数多く行われている。ムレ苗防止、  
根部活性増強、低温抵抗性向上、田植え時の活  
着促進などを目的とする薬剤の開発である。

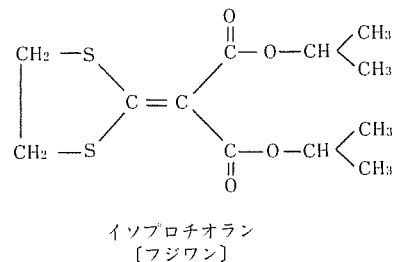
### 1) 殺菌剤由来の成長調節剤

これは、殺菌剤を開発する途上で発見され、  
成長調節剤としてすでに実用化されているもの、



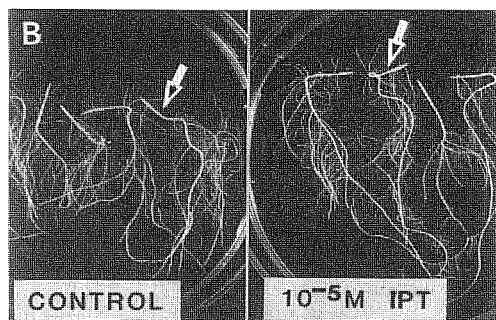
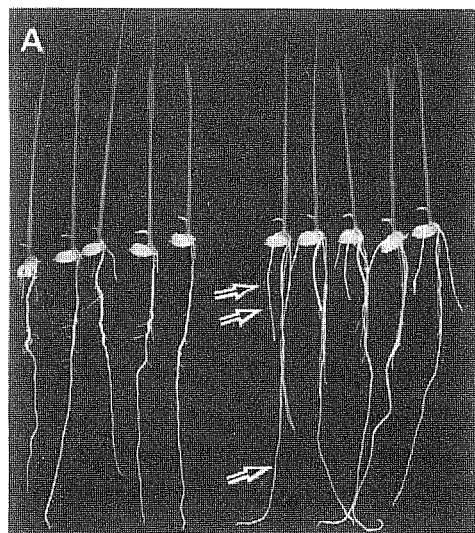
あるいは実用化に近い薬剤である。代表的なも  
のとして、ヒドロキシイソキサゾール(HIX)、  
イソプロチオラン(IPT)、メタスルホカルブ  
(MSC)(図1)や別項で論じられる新規矮化  
剤がある。これら3剤のうち、HIXは、機械  
移植苗を密植箱育苗法で調製する際、時として  
大問題になるムレ苗の防除の特効薬としてまず  
登場したもので、本剤の開発が、機械移植法の  
普及、安定化に大きく貢献したことは今更言う  
までもない。近年、HIXは湛水土中直播に用  
いる種籾のカルパー粉衣の際これに混合して使  
用され、発芽・出芽の促進に寄与している。M  
SCは幼苗期イネの根の伸長を著しく促進し、  
α-ナフチルアミン酸化力を高揚させ高いクロ  
ロフィル保持能を示してムレ苗防止機能も強い。

IPTは、初期生育時のイネの種子根の伸長  
を促進する。この作用は、常温下だけでなく、  
低温(16℃)下でも発揮され、その際には冠根  
の伸長促進も顕著となる(写真1-A)。この時、  
α-ナフチルアミン酸化力、酸性フォスファタ  
ーゼ活性の増大など根部機能の高まりが認めら  
れる。また、切り出した根端の培養を行うと、  
IPTによって伸長が顕著に促進される(写真  
1-B)ことから、この剤は茎葉部に影響され  
ることなく根部機能そのものの制御に役立つ



注) ( ) 商品名

図1 殺菌剤由来の成長調節剤の化学構造式



注) A;常法として、寒天上に種子(日本晴)を播き  
 16°Cの蛍光灯で栽培したもの  
 (↑):種子根(↑↑):冠根  
 左側:対照,右側:10<sup>-5</sup>M IPT IPT処理  
 B;3日間無菌的に育てたイネの根端(矢印)  
 1cmを切り取り修正White培地で  
 培養させたもの(25°C)

写真1 幼苗期イネの生長に対するイソプロ  
 チオラン(IPT)の影響

いること、また培養後期にみられる根部のリグニン化の抑制作用を示すことなども明らかになっている。さらに、茎葉部の生長は、根部に好影響を与えるIPTの濃度で、むしろ抑制気味(写真1-A)になるが、これには、IPTに依存したエチレン生成促進系が係っている。こうした幼苗期イネの茎葉生長をむしろ抑制し、根の活力高揚をもたらすIPTの特異な作用は、

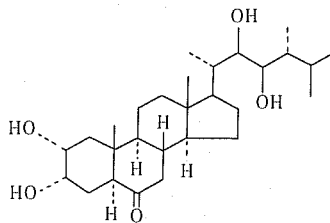
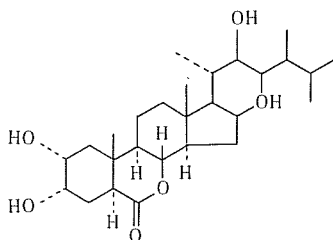
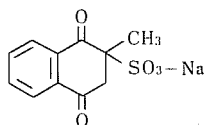
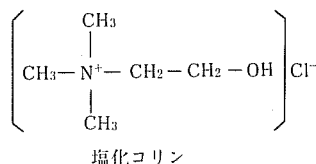
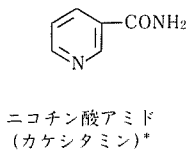
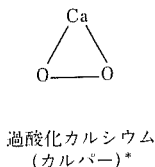
移植イネ育苗時のムレ苗防止に役立つとともに、積極的に苗質を向上させる主な要因になっているものと考えられる。

こうしたIPTの作用は、殺菌剤に由来する初期成長制御剤に共通するといえよう。いずれも土壌処理剤であるにもかかわらず、安定した効果を示すのは、根部からの吸収・移行がすみやかで、土壌微生物の影響を受けにくいことも一因であろう。しかし、こうした土壌処理剤については、今後とも、根および根圏微生物との三者間の相互作用について十分な検討が必要であろう。

## 2) 過酸化カルシウムおよびビタミン類等

過酸化カルシウム(カルパー、図2)の種子粉衣によるイネの湛水土中直播栽培は、還元に近い水田土中での出芽・苗立を可能にした画期的な手法であるが、この際のイネの初期生育は、播種時からの気温に左右されるなど不安な要因も多い。実験的には、この方法による最終的な収量性は、移植法に比肩し得ることが明らかになっているが、田面に播種された粉衣籾の発芽・苗立の見えは決して良くない。従って、暖地では徒長し、ころび苗になりやすい直播イネの地上部の生育を抑制し、寒地では低温発芽・苗立のよい、そしていずれも根部生育を促進するとともに緑化を促す薬剤の開発が急務になっている。現在、徒長防止用として各種矮化剤が、発芽促進剤としてジベレリン(GA<sub>3</sub>, GA<sub>4</sub>)あるいは後述するビタミン類の、過酸化カルシウム粉衣前の種子浸漬剤としての効能が試験されている。また過酸化カルシウム以外の種子粉衣剤の探索も行なわれており、さらに、HIX(タチガレエース)の過酸化カルシウムとの同時粉衣にみるように、新しい同時混用剤の開発も検討されている。

ビタミン類(ニコチン酸アミド、塩化コリン、ビタミンK<sub>3</sub>塩など、図2参照)は、前出の薬剤と同様、初期生育時の地上部と地下部とのバランスのとれたイネを育成する上で有望と考え



注) ( ) \* 商品名で2剤とも登録済み

図2 イネの初期成長制御剤としての過酸化カルシウム、ビタミン類およびブラシノステロイドの化学構造式

られているものである。海藻ホモジネートや微生物抽出物も同様な意図で試験されている。これらは、天然型かその類縁体で、殺菌剤由来の成長調節剤が有機合成品であるのと対照的である。初期生育のみならず登熟期も制御し得る剤としての可能性が試験されているブラシノステロイド(ブラシノライドとエピブラシノライド、図2)も天然型といえる。以上の薬剤は、冒頭で述べたように多少なりとも環境耐性、特に低温耐性を植物に賦与する面からの基礎および適用試験がはじまっている。しかし、天然型であることを反映してか、いずれも圃場試験では薬効が小さく、再現性にも問題があることから、これらの薬剤の構造、剤型、処理法など多面的

な検討が今後とも必要であろう。

#### 4. 登熟生理とその制御

一般に植物における栄養生長から生殖生長への転換の遺伝的プログラムは、日長・温度・水分などの環境ストレスの係わり方に応じて発現し進行する。イネのライフサイクルは発芽から収穫までの通常5~6カ月であるが、花芽形成を起点にした開花、種実形成までの生殖生長期間における形態形成とこれに介在する内部機能の動的生理・生化学の側面からの研究は、材料としての扱いにくさもあって断片的で不明な点が多い。ここでは、主に光合成産物の移動に関

する栽培生理研究事例を取り上げ、生殖生長期のケミカルコントロールの視点を明確にしたい。

### 1) 光合成産物と受精

栄養・生殖の両生長期のいずれにおいても、イネの主たる光合成器官（ソース）は葉身である。栄養生長期の葉鞘、生殖生長期の葉鞘、稈、内外穎もそれぞれ光合成を行うとはいうものの、むしろ光合成産物の蓄積器官（シンク）の役割を果たしている場合が多い。特に、生殖生長期のイネでは、葉身での光合成固定産物は葉鞘→稈（枝梗も含む）→内外穎を経て受精後の穎花内の子房に急激に流入して蓄積し、果実としての玄米を発達させる。つまり、この時期にはイネは最終的なシンクとしての穂の発達を円滑に進行させるために、また、時として起こる低温・寡照・乾燥などの不良天候に備えて、これら諸器官を固定産物の一時的な貯蔵器官として動員し、一見回りくどい輸送システムを取り入れているものと考えられる。

ところで、この子房に流入する全光合成固定産物の60—90%は開花・受精後に固定されたもので、それ以前に葉鞘や稈に蓄えられていた産物の子房への移動量は、おおむね30%程度かそれ以下といわれる。また、これを賄う葉身は、止葉を含む上位3葉で大部分を占め、それより下位の葉での固定産物は、むしろ下位節や根の代謝機能の維持・高揚に寄与するとされる。

ここで注目したいのは、生殖生長期の光合成固定産物の移動である。これには、受精パフォーマンスが深く関わっている。というのは、たとえ花が咲いたとしても何らかの要因で受精がうまく行なわれないと、通常、稈や内外穎まで送られてきた固定産物の子房への移動は全くなくて、“しいな”となる。したがって、一方で、アポミクシス現象のイネの育種研究への導入が狙上にのぼっているが、光合成固定産物の子房への移動・集積という側面を取り上げただけでも、受精の意義の重要性を強調できよう。

### 2) 登熟向上剤

世界のサトウキビ栽培地帯では増糖を目的と

して薬剤が用いられ、ヨーロッパでは、小麦用矮化剤が増収剤として1970年代から使用されており、これに yield enhancer という用語があげられている。しかし、現在のところ、真の意味で登熟向上剤とか増収剤とかいわれるものは見当たらず、言葉だけが先行しているようである。

我が国で農薬登録されている登熟向上剤の2剤（表2）をみてみよう。塩化コリンはサツマイモ増収剤として、ヒドロキシイソキサゾール（HIX）は、イソプロチオラン（IPT）などととも本来初期成長制御剤としてすでに登録済みのもの（表2）であるが、特に低温下でのイネの登熟を促進するという条件付きでの登熟向上剤である。天候の推移によって薬効の変動がみられることになる。

ここでは、我が国における登熟向上剤の研究開発の一端を知る意味で、筆者らが係ってきたIPTの状況を紹介する。HIXと同様、初期成長制御剤であるIPTの登熟向上剤としての試験を開始した動機は、低温障害が多発するような比較的高冷地の水田地帯で、穂首イモチ病防除を目的として出穂2週間位前に灌注処理すると、イモチ病防除によるだけでは説明のつかない増収がみられたり、収穫後のイネ株から再生する“ひこばえ”の生育促進がみられたりすると、の農業現場での見聞が引き金になったとされる。実験は、ポットによる円型20粒播きの主茎1本仕立てのイネ栽培を全天候型グローブチャンバーで実施し、IPTの処理時期、処理薬量、収量調査法を数年にわたって検討した。その結果、出穂20日～10日前（これ以外では薬効の発現が弱い）に400g/a（12%フジワシ粒剤）前後を処理することで、HIXと同様、低温下での登熟が向上することが明らかになった。次のステップとしての適用性試験も、ほぼ平行的に全国の国公立試験場で実施されている。これによって穂首イモチ病防除をあわせ、一石二鳥の効果が期待されよう。IPTによる登熟向上の機構のひとつは、穂の枝梗別穀重をはじめ、



上位葉の葉鞘・稈内デンブシ量あるいは $^{14}\text{C}\text{O}_2$ のトレーサー試験による同化 $^{14}\text{C}$ 物質の経時的推移の検討を通して、これまでのところ、同化産物の受精後の転流促進によるものと結論づけた。一方でこの剤は、基本的には、HIX、MSCなどと同様根部の活力増進剤であることを考えると、IPTの出穂前処理は、新根発生や根部機能の活性を含む根の活力を増進することで、地上部の生育制御にも寄与しているものと推察される。

ところで、近年、これら以外にも登熟向上剤を目指して、多くの薬剤が新たにイネ・ムギ類をはじめ、バレイショ、コンニャク、テンサイなど特用換金作物についても試験されはじめている。ブラシノステロイド、パクロブトラゾール、ウニコナゾール、セリタドなどの倒伏軽減剤などである（詳細は文献6、7を参照のこと）。しかし、先述したように花芽形成、開花、受精、貯蔵物質の集積など、機構の解明の重要性が指摘されながら、ブラックボックスにした状態での試験であるため苦勞が多い。作物のライフサイクル、特に後半の生殖生長の機構解明研究の早急な展開に期待したい。

## 5. おわりに

バイオテクノロジーが21世紀に向けての革新技術といわれるなかで、作物の生長制御という生理活性物質の利用技術は、薬剤の有効性がはっきりすれば農業への適用が比較的容易なことから、来世紀をまたない即戦力技術としての期

待が一段と大きい。そのためには、くり返すまでもなく植物の生長・分化の基礎機構の解明が極めて重要で、そのなかにこそ制御すべき新機能とそのため簡易な指標を発見することになろう。また分極化してしまっている植物生理活性物質研究の基礎と応用分野の合体、共同歩調体制の確立が今問われているともいえよう。

最後に、自然と人類との調和の取れた作物生産における化学制御のありかたを常に考えておくことの重要性をも付け加えておきたい。

(農業生物資源研究所 生理活性物質研究室長)

### 参考文献

- 1) 山田 登：作物のケミカルコントロール—生長と発育の化学的制御—，農業技術協会，1966.
- 2) 小川正己・太田保夫：3-ヒドロキシ-5-メチルイソキサゾールの植物生育調節作用について，農技研報D27：103-137，1976.
- 3) Nickell, L.G. (Ed.): Plant Growth Regulators, Springer-Verlag, 1982.
- 4) Witter, S.H.: Agriculture in the Twenty-First Century, Ed., by J.W. Rosenblum, John Wiley & Sons, p.337-367, 1983.
- 5) 高橋信孝：人類の生存と植物生産，田村三郎・高橋信孝編，東京大学出版会，p.245-260，1984.
- 6) 太田保夫：生物に学ぶ農薬の創製，日本農芸化学会編集 (No.9)，ソフトサイエンス社，p.101-124，1987.
- 7) 大塚 隆・坂 斉：植物におけるイソプロチオランの生長調節作用，第1報，イネの初期生育における根の生長に対するイソプロチオランの生理作用，日作紀 56，p.571-576，1987.
- 8) 坂 斉：第4節，植物調節剤の利用の実際，第1項，一般作物への利用，岡田・坂・玉木共編「バイオ農薬・生育調節剤開発利用マニュアル」エル・アイ・シー社，1987.