

落葉果樹の花芽形成における生理活性物質の役割に関する研究

伊東明子（（独）農業・生物系特定産業技術研究機構本部）

akiko@affrc.go.jp

落葉果樹の花芽発達には、枝先端でのオーキシン産出と、オーキシン量をシグナルとした芽でのサイトカイニンの活性型への代謝が重要であることを解明する一方、本知見に基づくニホンナシの花芽着生促進技術を開発した。また、芽の糖分解酵素の活性が植物ホルモンの制御により周辺組織より高くなると芽の成長が活発になることを示し、植物ホルモンが芽の糖取り込み力を相対的に高めることで花芽着生を促進していることを明らかにした。

はじめに

果樹の安定生産には適度な着花量の確保が重要であるが、気象条件・栽培条件等によって年次変動が大きいのが現状であり、着花不安定が安定生産の大きな阻害要因となっている。栽培現場では十分な着花促進効果が得られる花芽着生制御技術の確立が求められているが、果樹の花芽形成に関しては、幼植物では花芽がつかない幼若性など研究を進めるにあたり困難な性質が多く、基礎的知見の蓄積に乏しい。落葉果樹の花芽は開花前年の夏に分化し、その後休眠までの約3ヶ月の間に発達・充実するが、花芽着生の多寡は花芽発達期間中の樹体の内的要因によって大きく左右される。そこで落葉果樹の花芽着生制御機構を花芽発達期間における芽の生理活性物質の動態から明らかにするとともに、その結果を基に生理活性物質の単独・複合処理による安定的な花芽形成制御技術を開発することを目的として研究を行った。

1. 新梢の花芽形成における植物ホルモンの役割

解析には、ニホンナシにおいてわが国で第1の生産高の品種‘幸水’を用いた。‘幸水’は、長果枝腋芽の花芽着生率が低く花芽着生不良が全国的に問題となっているが、長果枝伸長の停止期に枝を斜めに傾ける（誘引）と、葉腋に分化している芽（腋芽）の花芽着生率が増加する（図1）。芽及びその周辺組織における内生植物ホルモンの動態をELISA法、GC-MS法などの高精度微量成分分析法を用いて測定することにより¹⁾、誘引処理は新梢の頂・腋芽の花芽分化・発達を促進することによって花芽形成率を増加させること、また花芽分化・発達期における腋芽のオーキシン含量を減少させ、サイトカイニン含量を増加させることを明らかにした（図2）。

この結果を受け、新梢におけるオーキシンおよびサイトカイニンレベルの制御機構について検討した^{2,3)}。¹⁴C-IAAを新梢切片に処理し、その組織内能動移動速度を測定したが、誘引による効果に一定の傾向は認められなかった。一方、新梢中の拡散性オーキシン含量は誘引により減



図1 直立した新梢（左）を伸長中に斜めに傾ける（右）と翌春の花芽数が増加する。

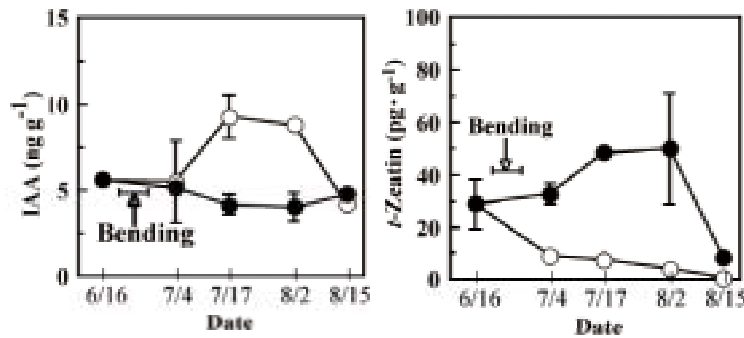


図2 新梢の誘引 (Bending) 処理が芽中の活性型オーキシン (インドール酢酸) 含量 (左) および活性型サイトカイニン (ゼアチン) 含量 (右) に及ぼす影響。● : 対照 (直立枝) ○ : 誘引枝。

少し、新梢先端部の組織では処理のわずか1日後に、新梢の基部でも処理7日後には減少が明らかとなった。また、供試部位にかかわらず、誘引期間が長くなるほど減少割合が大きくなった。以上の結果は、誘引はオーキシンの組織内移動速度ではなく、新梢先端でのオーキシン産出を減少させることにより新梢中を移行する拡散性オーキシンの含量を低下させていることを示すと考えられた。

また、新梢への抗オーキシン活性物質の処理は、腋芽の活性型サイトカイニンであるゼアチン含量の増加と、その前駆体であるイソペンテニルアデニンの減少をもたらした。つまり、誘引によりオーキシンの枝先端での産出量と枝中の移行量が減少すると、それがシグナルとなり腋芽でサイトカイニンの非活性型から活性型への変換が促進されるものと考えられた。サイトカイニンは腋芽の細胞分裂を活性化して芽の発達を促進し、その結果、花芽となる芽の割合を増加させると考えられた (図3)。

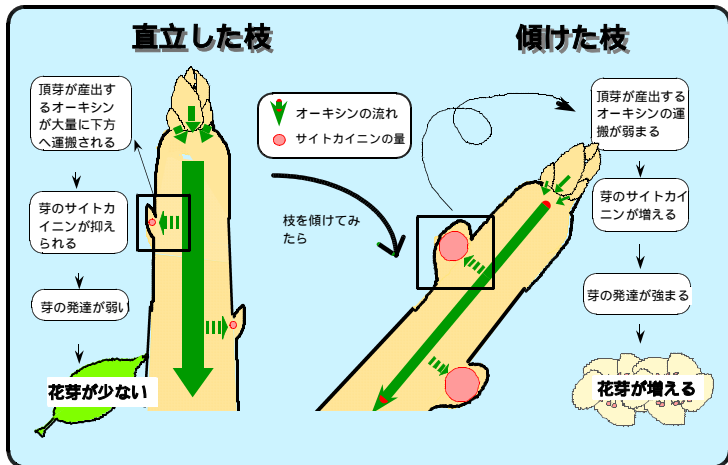


図3 オーキシン・サイトカイニンによるニホンナシ新梢の花芽着生率制御機構 (模式図)。

2. 植物ホルモン活性物質による新梢の花芽着生率の制御技術

上述の成果を基に、抗オーキシン活性物質およびサイトカイニン活性物質の処理による‘幸水’の花芽着生向上技術を提案した (表1)。さらに、抗オーキシン活性物質、ジベレリン、抗ジベレリン活性物質、サイトカイニン活性物質、アブシジン酸を供試し、花芽形成に及ぼす影響を2カ年にわたって検討した結果⁴⁾、これらの物質の効果が散布時期によって変動することを明らかにした。ジベレリンは、新梢伸長中に処理すると花芽形成数を減少させるが、伸長停止後の処理は逆に花芽数を増加させたことから、ジベレリンの効果は生育ステージ依存性であると考えられた。一方、抗オーキシン活性物質やサイトカイニン活性物質、アブシジン酸は、花芽形成数を増加させる効果に樹の生育ステージの違いが認められず、生育ステージに依存しない機構で花芽形成を促進すると考えられた。

表1 7月上旬の誘引、MH(抗オーキシン活性物質) 散布及びBA(サイトカイニン活性物質) 散布処理がニホンナシ‘幸水’新梢の花芽着生数に及ぼす影響。

処理	花芽数
対照 (無処理) 区	2.4 a
誘引処理区	10.4 b
MH散布処理区	12.1 b
BA散布処理区	14.0 b

3. 新梢の花芽形成における器官間競合

以上の結果から、ニホンナシ新梢の花芽形成は、新梢先端など、芽とそれ以外の器官との競合あるいは優・劣性関係の影響を強く受けるものと考えられた。この点を明らかにするために、糖代謝活性を指標に芽およびその周辺器官間の有機物競合を定量化しようと試みた^{5,6,7)}。一般的に植物はスクロースを転流糖とするが、主要な温帯果樹のほとんどが属するバラ科の木本植物はソルビトールとスクロースの両方を転流糖としている。生育期の芽に遮光処理を施し、植物体内糖含量を極端に低下させると、花芽形成期間中の芽の重量増加速度が芽中のソルビトール含量と強い正の相関を示し、糖供給が芽の成長の律速要因となっていることが示された。一方、芽及びその周辺器官間の糖取込み力の指標となるソルビトール及びスクロースの異化（分解）活性について花芽形成の多寡が異なる2品種（‘長十郎’および‘幸水’）を供試して調査したところ、花芽形成期の芽においてはソルビトール代謝酵素であるNAD依存型ソルビトール脱水素酵素およびスクロース代謝酵素である酸性インペルターゼの活性が糖の取込みの鍵酵素となっており、これら酵素の活性と芽の成長速度が強く正に相関していることが明らかとなった（図4）。現在、これら酵素の活性制御におけるサイトカニンをはじめとする各種の植物ホルモンの役割を検討中である。これまでの研究成果より、環境や内的要因の変化に応答して植物ホルモン含量が変化し、この制御により芽の糖取込み力が高くなると花芽形成期の芽の成長が良好となり、ひいては花芽着生量が増加すると考えられる。また、本研究の過程でソルビトール脱水素酵素についてバラ科果樹の芽特有の遺伝子のアイソフォームを単離したが、それらの発現解析の結果も本結論と一致した⁸⁾。

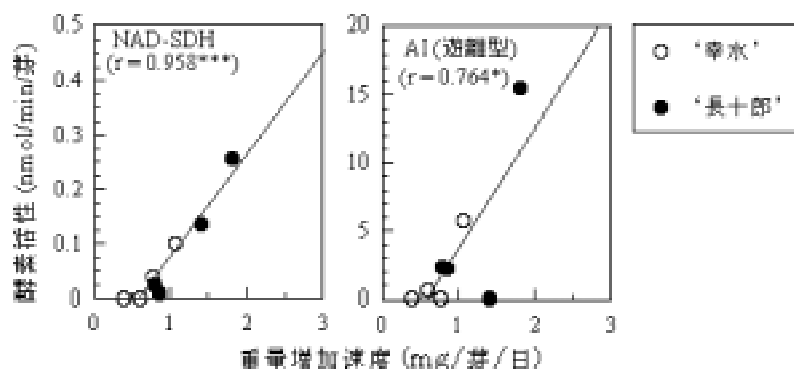


図4 ニホンナシ芽の生育期におけるNAD依存型ソルビトール脱水素酵素（左）および遊離型酸性インペルターゼ（右）の活性と成長速度の関係。

おわりに

落葉果樹の花芽形成を向上させる技術は各地の篤農家の努力によりその土地土地に合わせて工夫され、改善が図られてきていたが、その効果は一定ではなく、これら技術の科学的裏付けが求められていたところである。本研究の最終的な目標は花芽着生向上技術を作り上げることであったが、その過程において花芽着生制御機構を明らかにし、これら技術の科学的根拠についてその一部なりとも示せたと考えている。今後は天候不順が花芽形成に及ぼす影響とその作用機作などについても研究を進めていきたい。また一方、永年作物の果樹に関しては、実験植物としての扱いの難しさから、芽休眠、幼若性など栽培上問題とされる果樹特有の形質の制御機構について大きな進展が認められないままであると感じられる。今後はこれまでの知見を生かし、花芽形成を初め、休眠など茎頂分裂組織の相転換の制御機構について、環境や内的要因との関連を明らかにしてゆきたいと考えている。

謝辞

一連の研究は農業・生物系特定産業技術研究機構果樹研究所生理機能部栽培生理研究室で行われました。本研究の遂行に当たり、共同研究者として多くの実験へご協力と貴重なご助言を頂いた吉岡博

人氏、羽山裕子氏、櫻村芳記氏、八重垣英明氏、草場新之助氏、また植物ホルモンの定量に当たり抗体の作成をご教授頂いた東京大学の山口五十磨氏に厚くお礼申し上げます。圃場試験においては果樹研究所業務科の方々にご支援頂きました。さらに、研究の取りまとめにあたり京都大学の杉浦明氏には種々のご指導とご高配を頂きました。また、園芸学会の諸先生や、研究所の多くの皆様にも暖かい激励と貴重なご助言を頂きました。ここに記して心よりお礼申し上げます。

引用・関連文献

- 1) Ito A., Yaegaki H., Hayama H., Kusaba S., Yamaguchi I. and Yoshioka H. (1999) Bending shoots stimulates flowering and influences hormone levels in lateral buds of Japanese pear. *HortScience* 34:1224-1228.
- 2) Ito A., Hayama H. and Yoshioka H. (2001) The effect of shoot-bending on the amount of diffusible indole-3-acetic acid and its transport in shoots of Japanese pear. *Plant Growth Regulat.* 34:151-158.
- 3) Ito A., Hayama H., Kashimura Y. and Yoshioka H. (2001) Effect of maleic hydrazide on endogenous cytokinin contents in lateral buds, and its possible role in flower bud formation on the Japanese pear shoot. *Scientia Hort.* 87:199-205.
- 4) Ito A., Hayama H. and Yoshioka H. (2000) Effects of plant growth regulators and their time of application on flower bud formation of Japanese pear 'Kosui'. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 69:529-535.
- 5) Ito A., Hayama H. and Kashimura Y. (2002) Sugar metabolism in buds during flower bud formation: A comparison of two Japanese pear [*Pyrus pyrifolia* (Burm.) Nak.] cultivars possessing different flowering habits. *Scientia Hort.* 96:163-175.
- 6) Ito A., Hayama H. and Kashimura Y. (2003) Sugar metabolism in spur bud during flower bud formation: A comparison between exposed and shaded buds of Japanese pear [*Pyrus pyrifolia* (Burm.) Nak.] 'Kosui'. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 72:253-261.
- 7) Ito A., Yoshioka H., Hayama H. and Kashimura Y. (2004) Reorientation of shoots to the horizontal position influences the sugar metabolism of lateral buds and shoot internodes in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* (Burm.) Nak.). *J. Hort. Sci. & Biotech.* 79:416-422.
- 8) Ito A., Hayama H. and Kashimura Y. (2005) Partial cloning and expression analysis of genes encoding NAD⁺-dependent sorbitol dehydrogenase in pear bud during flower bud formation. *Scientia Hort.* 103:413-420.
- 9) 伊東明子 (2001) 農業技術体系 3 巻 < 追録第 16 号・2001 年 > 花芽分化を左右する要因、農文協、東京、技 72 の 6-14 .
- 10) 伊東明子 (2005) 植物の知恵 化学と生物学からのアプローチ 第 3 章第 4 節 永年生植物における頂芽優勢、大学教育出版、東京、41-48 .

A study on the roles of plant hormones in the regulation of flower bud formation in deciduous tree plants.
Akiko Ito (National Institute of Fruit Tree Science (Present address: National Agriculture and Bio-oriented
Research Organization))

akiko@affrc.go.jp