

持続可能な社会の発展と植物

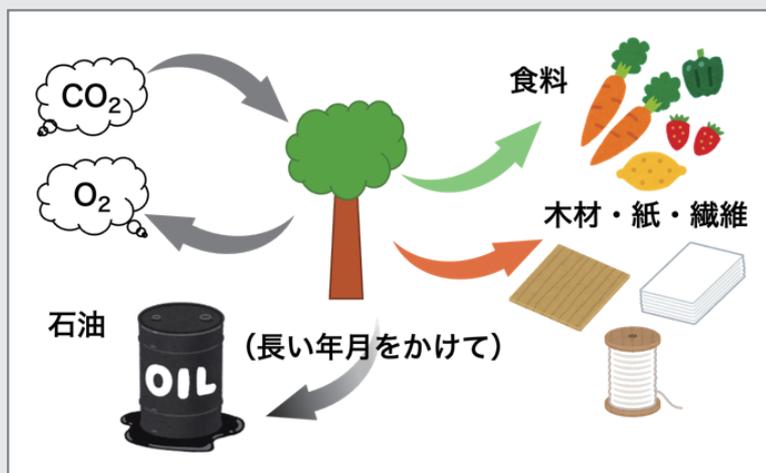
— 植物ホルモンと植物の化学制御の話 —

東京理科大学 理学部第一部 応用化学科 准教授 福井 康祐

■ はじめに：私たちの生活と植物

私たちの身の周りを改めて見てみると、実に様々なものが植物に由来していることに気がきます。まず、私たちの生存に不可欠な「酸素」。これは太古の地球環境に適応した光合成細菌（シアノバクテリア）や植物が光合成を続けてきた結果、地球の大気組成が変化したと言われています。植物由来の素材もたくさんあります。家や家具などを作る木材はもちろんのこと、植物繊維を加工して作られる紙類、衣類の原料でもある麻や綿。それだけでなく、様々なプラスチックや化学製品の基になっている石油も、太古の植物が地中で変性して出来たものと考えられています【図1】。そして、なんとと言っても私たちの食べるものは、基本的にすべて植物によって賄われています。果物や、野菜、米や麦などの穀物はそれ自体が植物ですし、食肉も、主に植物由来の餌を与えられて育てられた家畜が屠殺されたのち加工されています。このように、人が生産するいわゆる農産物は、植物の栽培が基本となっています。魚介類についても、海や河川で植物プランクトンや藻類を餌にする動物を採取したり、さらにそのような小さな動物を捕食する動物を人が獲ったりすることで食卓に並びます。このように、植物は人類に栽培されることで人類社会を支えているだけでなく、地球上の食物連鎖の底を支えることによって、多様な生物

の生存を可能にしていると言えます。私たち人類をはじめ、多くの生物は他の生物を摂取することで栄養を獲得し生存していますが、そのような生物のことを「従属栄養生物」と言います。一方で、植物や光合成細菌のように、二酸化炭素や無機栄養を環境から取り込んで、自らに必要な物質を作り出すことができる生物を「独立栄養生物」と言います。私たち従属栄養生物は、独立栄養生物が太陽からの光エネルギーを使い二酸化炭素を固定化して作り出す、糖などの物質を利用することによって、初めて生きていけるのです。以上のことから、植物が私たちの生活・生存にとって必要不可欠な存在であることに納得していただけるかと思えます。筆者は、人類を含む地球上の生命にとって植物がどれほど大きな存在であるかに気付いた時、植物を対象として研究していくことを心に決めました。また、自力では移動できない植物が地球上の多様な環境に適応し、極寒のツンドラ気候から乾燥した砂漠気候、果ては水中や海中にまで繁栄している事実と、それを可能にする能力にも興味を抱いています。その能力の一端に、植物が環境を感知して自身の代謝や成長などの生理応答を制御する一つの重要な仕組みである、「植物ホルモン」と呼ばれる化学物質があります。本稿では、植物と植物ホルモンを中心とした化学物質について紹介しながら、筆者の研究についても解説させていただきます。

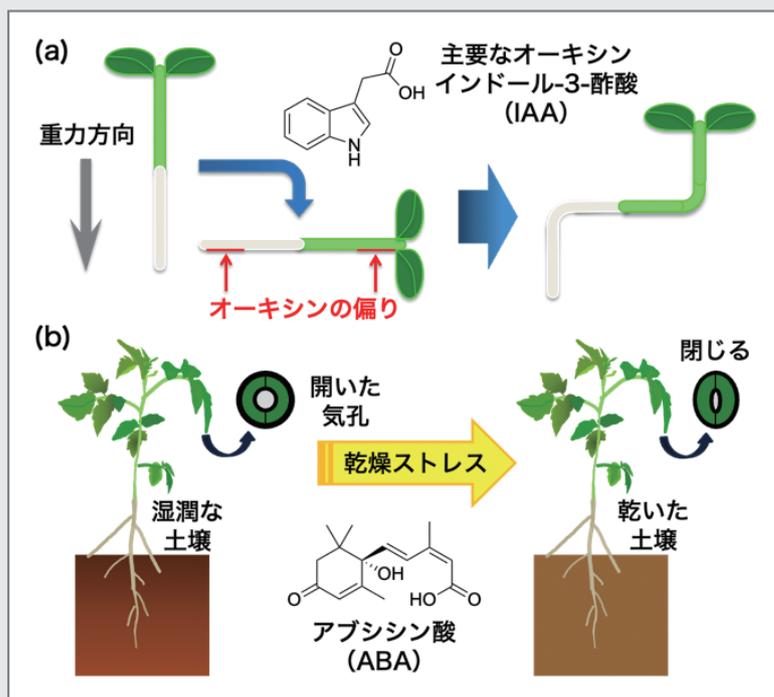


【図1】私たちの生活を支える植物に由来するもの

■ 植物の環境応答や成長を支える「植物ホルモン」

皆さんが「ホルモン」という言葉を聞くと、男性ホルモンや女性ホルモン、と言ったものを思い浮かべるのが一般的でしょうか。初めて「ホルモン」という概念が世に出たのは医学的な立場からであり、当初は血流を介して運ばれ、微量で特定の器官の機能を制御する物質と考えられていたようです。現在では、その定義を再検討する必要がありますと考えられているようですが、そ

これは余談として、「植物ホルモン」の場合もともと植物に血管系がないことから、動物のホルモンとは少し定義が異なります。現在の植物ホルモンの定義では、植物自身が作り出し、低濃度で自身の生理機能・情報伝達を調節する物質で、植物に普遍的に存在し、その化学的自体と生理作用が明らかにされた物質、と考えられています。言い換えると、どの植物にも存在する構造が明らかな化学物質で、微量で植物の成長や環境応答などを制御する機能を持つもの、と言えるでしょう。ご存じの通り、植物は自力ではほとんど移動することができません。そのため、自らの体の形や大きさ、代謝などの生理機能を制御して、自身が生息する環境に適応する能力が生存に不可欠になります。植物ホルモンは、植物が環境に応答・適応するために植物自身が作り出す、生体制御物質なのです。例えば、植物が重力の変化を感知すると、地上部（茎）は重力に逆らって、地下部（根）は重力方向に、それぞれ伸びていく性質があります【図2】。また、植物は光合成をするために日陰を避けて光の方へ曲がりたり伸びたりする性質を持ちます。このように、植物の伸長方向を制御するホルモンにオーキシンがあります。オーキシンはアミノ酸程度の大きさの分子ですが、細胞の分裂や伸長、分化に関わるため、植物の種子形成から、発芽して成長し、花を咲かせて種子を付けるまで、ほぼすべての生命現象に関わっていると考えられています。オーキシンのような単純な構造の分子が、どのように多様な生命現象の制御に関わっているのか、まだまだ謎は残っていますが、先ほどの伸長方向の制御では、オーキシンを能動的に輸送して偏りを作ること、茎や根の伸びる方向を制御していることが分かっています。環境応答に関わる植物ホルモンの例としてもう一つ、アブシシン酸を紹介します。植物は、「気孔」と呼ばれる小さな穴を表皮に持っており、特に葉の裏に多く存在することが知られています。そして、そこから光合成に必要な二酸化炭素を取り入れるとともに酸素を排出し、根から吸い上げた水を蒸気として発散させること（蒸散）で光によって蓄積する熱から身を守っています。この気孔は、必要に応じて開いたり閉じたりすることで、呼吸の程度や蒸散の程度を調節しており、植物は根からの水分供給が少なくなったり空気中の湿度が低いことを感知したりすると、能動

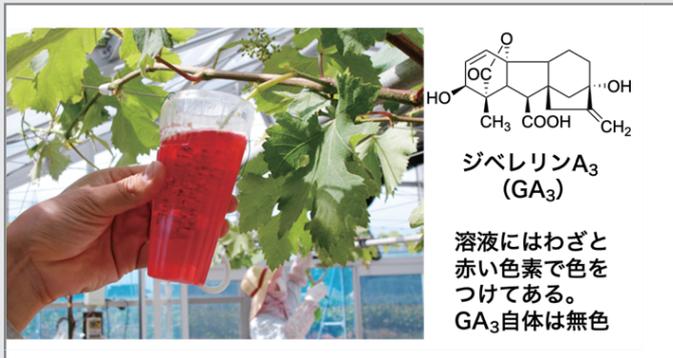


【図2】 植物ホルモンによる環境応答の例。(a) オーキシンによる重力応答。地上部と地下部で高濃度のオーキシンに対する挙動が異なる。(b) アブシシン酸による乾燥ストレス応答。葉でアブシシン酸が作られ、気孔が閉じる。

的に気孔を閉じて水分の漏出を防ぎます【図2】。この時に、植物が気孔を閉じるための情報伝達物質として作り出すホルモンがアブシシン酸であり、気孔を閉じる指令以外にも、成長の抑制など植物が乾燥に耐えられるように生体機能を制御する情報を伝達します。これらの例のように、植物は自身の機能を調節する分子を巧みに用いて、環境や状況の変化に機敏に適応して生きているのです。そして、近年の研究によってその働く仕組みがより深く理解できるようになってきています。

■「植物ホルモン」の農業への応用

植物の生理機能や成長を制御する植物ホルモンに対する理解が深まったことから、農業への応用も行われています。最近、市販されているブドウの割合として、種無しブドウが以前よりも多く出回っていると感じませんか？昔はデラウェア以外あまり見かけませんでしたが、最近ではシャインマスカットをはじめ、巨峰やピオーネなど様々な品種が種無しで売られています。実は、この種無しブドウを作る際にも植物ホルモンが使われています。種子植物は通常、受粉すると種子を作るとともに周りの果実を肥大成長させますが、この受粉後に果実が肥大成長していく過程に、植物ホルモンが関わっていることが分かっています。ブドウの場



【図3】ブドウの花をジベレリン溶液に浸けているところ。種無しブドウを作るには、一房ずつ、異なる時期に2回処理する必要がある。右は市販されているGA₃の構造式。ジベレリンは構造類縁体が多様なため、番号によって識別されている。写真は下記ページより引用
https://www.maff.go.jp/j/pr/aff/1905_06/spe1_05.html

合には、ジベレリンという植物ホルモンを処理すると受粉しなくとも果実が肥大成長することが分かっており、私たちが食べやすさから好んで食べる種無しブドウを作るために、実はブドウ農家さんたちは一房一房、丁寧にジベレリン処理をしているのです【図3】。種無しブドウは元から種がつかない品種を育てているのではなく、その多くは農家さんの労働によって作られているので、今度種無しブドウを食べる時にはそこに思いを馳せてみて欲しいと思います。さて、このように受粉せずとも果実が肥大成長することを「単為結果」や「単為結実」と言いますが、実はトマトにもこの技術が使われています。ミニトマトは比較的実が付きやすいのですが、大玉のトマトは栽培環境の影響を受けやすく、着果が不安定なことがあります。そのような時にはオーキシンを含む薬剤を吹き付けることで、着果率を向上させ、収穫を安定させることができます。トマトの場合にはオーキシンを処理すると、受粉しなくても実が肥大成長するので、オーキシン処理されたトマトは種が少なく、ゼリー状の組織が少ないことがあります。これも、今後トマトを食べるときに注目して欲しいことのひとつです。ここで、先のブドウはジベレリンで単為結果したのにトマトはジベレリンではしないのか？と、疑問に思う方がいるかもしれません。実は、基本的な植物ホルモンの役割（ジベレリンであれば細胞の伸長や肥大）は植物種にかかわらず共通しているのですが、花が咲いたり、実が大きくなったりといった生物的イベントの引き金になるホルモンは、種ごとに異なる場合があります。このほかにも、果実の成熟を促進するエチレンは輸入くだもの追熟に利用されています。バナナやアボカドを未熟な硬い状態で輸入することで、害虫の侵入や果実の劣化を防ぎ、国

内でエチレン処理による追熟を行うことで、食すのに適した熟れ具合で食卓に届けることができるようになりました。これらの例のように、植物ホルモンは農作物の品質を向上させたり、ロスを少なくすることに役立っています。

■ 種子の生存戦略

植物ホルモンに関する研究で、現在筆者が着目しているのは種子の発芽の制御です。種子は、植物が生息範囲を広げることに貢献した一種の移動手段と捉えることができ、子孫の遺伝子を時空間的に遠くへ運ぶことができます。また、私たちが主食にしているお米や小麦、とうもろこしなどの穀物は、本来は植物の種子です。これら穀物種子は、発芽とその後の成長に必要なエネルギーをデンプンとして貯め込んでいるため、私たちが食すことで糖として吸収し、エネルギーにすることができます。そんな種子ですが、どうすれば発芽させることができるのでしょうか？ おそらく、皆さんが小学生の時に理科の実験で体験したと思うのですが、朝顔や、ミニトマトの種子、大豆に水を吸わせて、温かいところに何日か置いておくと発芽してきたのを覚えているでしょうか？ 私たちの身の回りの多くの種子は、吸水をきっかけにして発芽し始めます。ところが、中には発芽するための環境条件が必要な植物もいるのです。例えば、アブラナ科の植物である「シロイヌナズナ」という植物では、吸水させた種子を低温（実験室では4度の冷蔵庫）で数日置くことで、ようやく発芽するものがあります。さらに地球上には、より厳密に発芽を制御している植物もいます。植物の根に寄生する「ストライガ」と呼ばれる種類の根寄生植物は、宿主の植物に寄生できなければ自分では生きていくことができません。そのため、宿主のいないところで発芽してしまっただけ枯れるのを待つ運命になってしまいます。彼らは、種子の近くに宿主の植物がいなければ、いくら水を吸っても発芽には至らず、宿主の存在を感知して初めて発芽する能力を進化の過程で獲得しました。ストライガは吸水したのち、宿主の植物が根から放出する「ストリゴラクトン」と呼ばれる物質を感知すると発芽を開始します。そして、宿主の根に取り付くと寄生を成立させて栄養分を吸い取るようになります。余談ですが、実は植物は根から様々な化学物質を放出していて、根圏（根のこの周り）の微生物の種類や割合に影響を与えたり、周りの植物に影響を与えたりしていることが少しずつ

分かってきました。また、地上部からも様々な揮発性の物質が放出されていることは昔から知られていましたが、最近ではその揮発性物質を介して、周りの生物にどのように影響を与えているか、詳細が分かってきています¹⁾。このように、植物が周りの生物とコミュニケーションを取るために

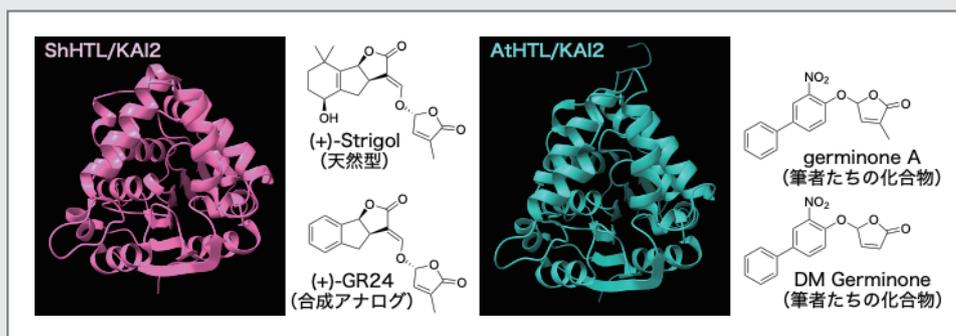
多様な化学物質を利用しており、その正体がどのような化合物で、どのようなメカニズムで働いているのか、について、最新の研究でその実体に迫りつつあります。ストリゴラクトンについても、本来、植物と共生して水や土壌栄養の吸収を助けるAM菌（アーバスキュラー菌根菌）を呼び込むために、植物が根から放出する物質であることが分かっています。つまり、宿主の植物が放出する分子を、ストライガは巧みに自身の発芽シグナルとして利用して、効率よく寄生を成立させているのだと考えられます。

ストライガのように極端な発芽制御システムは特例としても、野外の植物にとって発芽する場所やタイミングを制御することは実は生死に直結する重要な問題です。というのも、植物は動物と違って移動することができません。発芽した場所で、発芽した瞬間から生き残りをかけた戦いが始まります。そのため、季節や場所など植物自身にとって生育・生存に有利な環境を感知して発芽することが、健康に成長し子孫を残すことに有利に働きます。

筆者は現在、この種子の発芽制御メカニズムに興味を持って研究しています。

■ 化合物を使った発芽の制御

発芽の制御ができると、どのような良いことがあるでしょうか？ 例えば穀物種子は、吸水をきっかけに発芽へ向かってしまうとデンプンの分解が始まってしまうため、商品価値がなくなってしまいます。実際に、日本や東南アジアなどの湿度の高い地域では、小麦やイネが穂についたまま発芽する穂発芽と呼ばれる現象があり、収量や品質の低下の一因になっています。また、日本以外の大規模な農場では、作物の種子は直播がほとんどであり、苗を作付けすることは非常に稀です。そのため、種子の発芽率を100%に近づけ、種



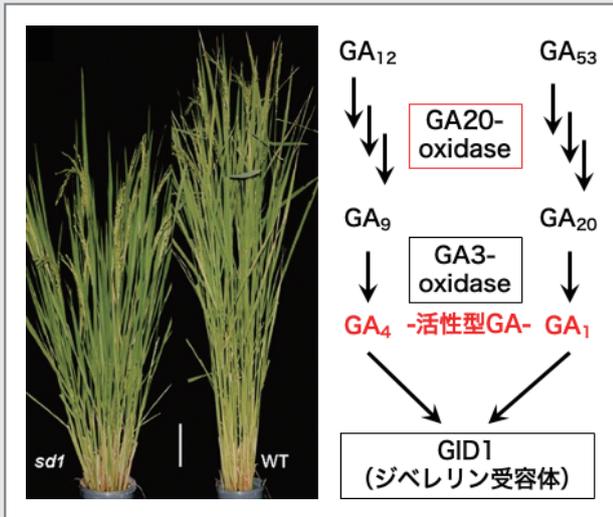
【図4】左から、ストライガのストリゴラクトン受容体、天然ストリゴラクトンと合成アナログ、シロイヌナズナのHTL/KAI2受容体、筆者たちが創製した受容体を活性化する化合物。

子利用効率を上げることができれば、作付けに使う種子の無駄が省けます。また、計画通りに作付けすることも可能になります。このように、種子を発芽させたくない時には発芽させず、発芽させたい時だけ発芽させる技術が利用可能になれば、農業上多くの利点があると期待されます。ここで、先ほどのストライガを思い出してください。ストライガは吸水しただけでは発芽せず、ストリゴラクトンによって発芽を開始する能力を持っています。筆者は、このストライガの発芽制御メカニズムに着目し、発芽に関する研究を行っています【図4】。その一つが、発芽誘導剤の開発です。ストライガはHTL/KAI2受容体タンパク質という受容体でストリゴラクトンを受容することが分かっています²⁾。そして、このHTL/KAI2受容体と同様のタンパク質は植物全般に備わっていることが明らかとなっています。しかしながら、植物種によって、化合物が結合する部分の受容体の構造が異なるため、すべての植物がストリゴラクトンで発芽するわけではありません。むしろストリゴラクトンで発芽する能力はストライガなど一部の植物が後から獲得した能力と考えられています。そこで、筆者は様々な植物のHTL/KAI2受容体に結合する化合物を有機合成によって作り出し、高効率で種子の発芽を誘導できる化合物の開発を行っています。

合成した化合物がどこまで広く植物の種子を発芽させられるかは今後確かめていかなければいけません。筆者たちの化合物が様々な植物の種子発芽を誘導できれば、種子にまつわる多くの農業上の課題を解決できるのではないかと期待しています³⁾。

■ 「緑の革命」と植物ホルモン

1940年代から1960年代にかけて、世界的に穀物の収量が爆発的に増加した「緑の革命」と呼ばれる



【図5】左からイネのジベレリン生合成変異体 *sd1* と野生型 WT、そしてジベレリンの情報伝達経路。 *sd1* はイネの緑の革命品種の原因遺伝子変異体。ジベレリンの生合成酵素 GA20-oxidase が欠損しているため活性型 GA の量が少なくなり、半矮性を示す。写真は下記論文 Figure 2b より引用一部改変。Yang and Hwa, Heredity 101, 396-404 (2008)。

出来事がありました。これには、いくつかの要因があったと分析されていますが、一つはハーバー・ボッシュ法によって空気中の窒素ガスからアンモニアが化学合成できるようになり、窒素肥料を大量に供給できるようになったこと。もう一つは、農業機械が普及し、耕作が大規模化されるようになったこと。そして、イネ、コムギ、トウモロコシの大規模な品種改良が行われたこと。これら三つが主な要因と考えられています。この、イネとコムギの品種改良に、実は植物ホルモンが関わっていたことが後になって明らかになりました。緑の革命以前には、イネやコムギの収量に対する窒素肥料の効果というのが、一定以上は見られていませんでした。というのも、与えた窒素肥料に対して穂が増えることを期待していたのですが、実際は草丈が伸びる方に与えた栄養が使われ、収量の増加にはあまり結び付かなかったのです。そこで品種改良のきっかけとなったのが、草丈が伸びにくいと穂の大きさは変わらない半矮性と呼ばれる性質の品種でした。半矮性の品種では、与えた窒素肥料が草丈の伸長に使われず、期待通りに収量の増加に結びつきました。そして、この半矮性の原因となった遺伝子が、実は植物ホルモンであるジベレリンの生合成遺伝子や情報伝達因子の遺伝子だったのです。これらの遺伝子の不具合によってジベレリンの機能が弱められた結果、半矮性品種では草丈が伸びにくくなっていたのだと考えられています

【図5】.

このように、植物ホルモンの研究は、世界的な作物生産量の増加や生産のあり方に大きなインパクトを与える可能性を秘めています。

■ 作物という「不自然」な植物

人類が狩猟採集の暮らしから農耕牧畜の暮らしに次第に移り変わってきた結果、現代の私たちの食事の大部分は農業生産によって支えられるようになりました。考古学的知見から、約一万年あたりから人類の農耕牧畜が広まったと考えられているようですが、農作物として利用されてきた植物は、その頃から継続して人類に飼われ続けてきました。植物を「飼う」という表現があまりしっくりこない方もおられるかもしれませんが、ここでは人類によって栽培され、採種され、植え継がれてきたという意味で使っています。この過程で、人類が利用する植物の多くについて、人類にとって都合の良い形質（姿形や、病気への抵抗性など生理的な特徴）を示すものが選抜されてきたと考えられます。例えば、農作物で言えばより美味しいもの、収量が多いもの、見た目が整っているもの、など、人類にとって好ましいものが意識的に選抜されてきたと考えられます。生物の遺伝子には、紫外線や放射線、複製のミスなど様々な要因によって、生きていてだけで変異が生じます。野生では、それらの変異の蓄積によって生じる形質の変化が環境に対する適応というかたちでフィルターにかけられ、その形質が後の世代に残り続けると、元の集団とは異なる形質の集団が形成されます。人類による選抜では、このような自然発生的な突然変異を人為的に選抜するだけでなく、すでに存在していた異なる形質の植物同士の掛け合わせによる品種改良も行われてきました。その結果として、人類に飼われてきた植物たちは野生の植物（元は雑草に近かったもの）とはかけ離れた植物になっていると考えられます。そのため、雑草が生い茂る何も管理しない原っぱに作物を植えた場合には、多くの場合、人に管理された畑や田んぼと同じような品質・収量で作物を収穫することは難しくなっています。つまり、作物植物とは犬や猫と同じように、野生の生き物が人類と共に歩みながら、作られてきたものなのです。誤解を恐れずに言いますと、農業生産というものはとても人間的なものであり、決して自然からの恵みではないのです。それは、人類の経験と知恵が詰まったものなのです。

■ 作物生産を支える化合物

上で述べたように、作物は非常に人為的に作られた植物であり、それらを栽培する農地もまた人為的に管理された不自然な土地と言えます。農作物に日光がたくさん当たるように、農地の周りには日射を遮る高い木などはなく、土は耕され、肥料が撒かれ、水はけがよくなるように畝が作られているのが一般的な畑の特徴です。このような環境で、ポテンシャルが最大限発揮されると、作物は高品質・高収量で収穫されると考えられます。しかしながら、人が労力をかけて管理してさえ、作物の栽培の障害になるものがあります。もちろん、一番影響があるのは天候ですが、こればかりは人類の技術ではどうにもなりません。二番目に影響があるのが、他の生物（雑草、植食性の虫や獣、植物病原菌など）による影響です。農地は植物にとって都合の良い環境となっているので、農作物以外の雑草にとっても天国のようなところですよ。そして、往々にして雑草の方が早く成長するので、対策を取らなければ作物よりも雑草が生い茂り、肥料や日光をより多く吸収されてしまうこととなります。また、特定の植物だけが密集して植えてあるので、それを食べる虫や獣にとってもご飯の山に見えるはずですよ。同様に、それは植物に感染する菌にとっても都合の良い場所でしょう。それらから作物を守るために、実は一役買っているものが「農薬」なのです。農薬に対する世間一般のイメージは、健康を害する可能性のある不安を掻き立てるもの、と言ったところでしょうか。ラウドマイノリティかも知れませんが、無農薬や有機農法によって生産された作物が高い付加価値を持つと考えられ、農薬は体に悪いと思われるように感じます。実際に、講義で農薬の話をしていても、学生の農薬に対する印象が良いことは稀です。その理由の筆者なりの考察ですが、戦後に化学農薬が広まったのち、農薬の誤飲や不慮の事故による暴露が原因で発生した死亡事故が新聞や雑誌で記事になり、一般的に農薬は怖いものだという意識が刷り込まれたのでは無いかと考えています。確かに、化学農薬の黎明期では水銀やリンを含むものなど、人に対する健康リスクの大きいものも使われていたようです。しかしながら、近年の日本では国が定めた試験をクリアしなければそもそも農薬として登録して売り出すこと自体ができませんし、その試験の中で動物試験や土壌への残留、水棲生物への影響も評価されています。様々な化学物質のリスクが評価され、整理されてきた昨今、農薬への過度な嫌悪感は過去の

遺物にしても良いのではないかと、筆者は思っています。もちろん、直接体に取り込むものですので、化学物質に過敏な人やアレルギーを示す人が一定数いるのは事実ですが、それは医薬品や、そもそも食品自体についても言えることであり、原理的にゼロにはできません。用法用量を守って正しく使う限りでは、健康リスクは微々たるものであり、農業生産への利益の方が圧倒的に高いと言えます。

■ おわりに：化学と植物と未来と農業について

国連で採択されたSDGsからも分かるように、これからの人類社会は地球環境との共生を前提に持続可能な発展を目指していく方向になるでしょう。そして、それを可能にするために人間社会のあり方を見直すとともに、植物との付き合い方を考えることもまた必要なのではないかと筆者は思います。第二次世界大戦後の1950年頃は、地球の人口は25億人程度だったと見積もられていますが、その後1987年までに倍の50億人に増加しています。この理由は医療の発達や公衆衛生の普及など、様々な理由が考えられますが、倍増した人類が食べていけるだけの食料が生産できたことは紛れもない事実です。この裏には、緑の革命があり、化学農薬の普及があり、農業生産の目覚ましい技術革新がありました。一方、21世紀はここまで、情報化の革新が社会を激変させてきました。しかしながら、いくら情報化社会になろうと、私たちが食べていかなければ生きていけないことには変わりありません。80億を超える人類の食を支え、地球環境と共存し、豊かさを作り続けていける社会の基盤となるのは、植物との付き合いの長い農業なのではないかと思えます。その上で、化学の立場から植物に働きかけることによって、これまでの農業生産を少しでも効率よく、また環境負荷を小さくできるように、筆者の関連する研究分野が少しでも役に立つことを期待しています。

参考文献

- 1) Yoneyama K., *et al.* (2010), Strigolactones as germination stimulants for root parasitic plants, *Plant Cell Physiol.*, 51, 1095-1103. doi: 10.1093/pcp/pcq055.
- 2) Fukui K., *et al.* (2017), A Taylor-Made Design of Phenoxymethoxy-Type Strigolactone Mimic, *Front Plant Sci.*, 8; 936. doi: 10.3389/fpls.2017.00936.
- 3) Fukui K., *et al.* (2019), Synthetic agonist of HTL/KAI2 shows potent stimulating activity for Arabidopsis seed germination, *Bioorg Med Chem Lett.*, 29, 2487-2492. doi: 10.1016/j.bmcl.2019.07.018.