

緒言

花は日本の文化・生活に深く根付いている。それは感情表現の手段でもあれば、空間を創造する手段でもあり、花の色や香りのない生活は、もはや日本では想像し難い。心の豊かさやゆとりが重視される昨今、花きで生活空間をデザインするといった、より生活に密着した、より創造的な花きの楽しみ方が今後一層活発になると思われる。

バラは花きの中で現在世界で最も生産量が多く、国内でもキク、カーネーションについで3番目に生産量が多い(農林水産省「花き生産出荷統計」, 2012)。世界・日本の花き産業において重要な地位を占めているため、バラの消費量が産業全体に与える影響も大きいといえる。バラは紀元前から栽培されていたといわれ、有史以来、人類に最もなじみ深い植物の1つである。薬用、香料植物として利用され始め、やがて観賞用としても栽培されるようになり園芸作物として発展してきた。バラ属野生種は北半球のみに約150種が自生する。これまで育成されてきた品種は数万ともいわれているが、現在栽培されている主要な4系統のバラの育種に関わってきたのは、その内8-20種と考えられている(Bendahmane et al., 2013)。主要な4系統のバラとは、大輪一輪咲きのハイブリッドティー、中輪房咲きのフロリバンダ、つる性のクライミング、小輪咲きでわい性のミニチュアである。現在の切り花品種としては、従来の高芯剣弁咲きだけでなく、丸弁カップ咲きやクォーター咲きのオールドローズの花型、一重咲きの品種まで、多彩になってきている(上田, 2007)。

日本における切り花の消費量は1997年を境に減少傾向に転じ、現在も微減し続けている。一方で、マレーシア、コロンビア、中国などから、カーネーション、キク、バラを中心とした切り花の輸入は増加しており、2012年には国内流通量の25%に達した(農林水産省「花き生産出荷統計」, 2012)。輸入切り花は安い人件費に加え、広大な圃

場で大規模に生産されるため、低価格で安定した供給を実現している。また近年では、生産技術の向上と収穫後の品質管理の徹底による品質の改善も著しく、国内産切り花との品質格差も縮まりつつある。このように切り花の輸入は今後も増加していくことが確実な状況にあり、国産の切り花は輸入切り花とのすみ分けが必要になると思われる。国内生産者は、輸入切り花に比較して国内産切り花の生産品目が多いことや、消費者ニーズのくみ取りやすさ、また流通までの時間の短さといった長所を活用することで切り花の生産・消費構造の変化に対応していくことが求められている。

切り花の品質は、色、長さやボリュームなどの草姿、みずみずしさ、あるいは香りといった要素からなる外的品質と、これらの品質の持続期間によって決まる日持ち性からなっている（流通システム研究センター、2006）。ところが、卸売市場での価格決定の際には、市場や買参人が求める外的品質が重視されてきたことから、外的品質の向上が重視され、実際に消費される際に問題となる日持ち性はあまり注目されていなかった。近年では、切り花需要は業務用から家庭消費へのシフトが起こっており、消費者は色などの外的品質だけでなく、日持ち性を重視しているということがわかっている（花き産業振興方針検討会、2009）。従って、消費者の求める日持ちの良い切り花の供給と、切り花の品質保持技術の開発を推進することが必要である。しかし、切り花は農家から販売業者を経て一般消費者の手に渡るまでに相当の日数を要するため、その間に老化が進行してしまう。そのためほとんどの切り花は、一般消費者によって購入された後、概ね約1週間で観賞期間を終えてしまい、長期間楽しむことは難しいのが現状である。また切り花の主要品目であるバラ切り花は、つぼみの状態から開花に至らないものや、水揚げ不良によりベントネックを起こすものが現れ、樹上についたままの花に比べ鑑賞期間が短くなることもある。

切り花の寿命を短くする要因として、エチレンの発生による器官の老化・脱離・萎凋、菌の繁殖による導管の閉塞（水上げ不良）、浸透圧調節物質や呼吸基質として働く糖質の不足などが指摘されている。植物ホルモンの一つであるエチレンの発生は多くの切り花の老化に関与していることから、切り花の開花過程におけるエチレンの生成や、エチレンの作用の阻害による老化の抑制を目指した研究が数多く行われている。エチレンは、アミノ酸の一つであるメチオニンより、S-アデノシルメチオニン（SAM）合成酵素、1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸（ACC）合成酵素（ACS）、ACC 酸化酵素（ACO）の一連の酵素の作用により生合成される（Kende, 1993; Yang and Hoffman, 1984）。エチレンに対する感受性は花きの種類により著しい差がある。例えば、カーネーションでは 0.6 $\mu\text{L/L}$ のエチレンで処理すると 12 時間後には萎れが認められるが（Wu et al., 1991）、バラでは 1 $\mu\text{L/L}$ のエチレンで処理した場合、花弁の離脱が起こるまでに 2 日以上かかることが報告されている（Ichimura et al., 2005）。一方、キクでは 1 $\mu\text{L/L}$ のエチレンで 10 日間以上処理しても花の老化に対する影響は認められない（Doi et al., 2003）。一般的に切り花においてもエチレン感受性型の花では、老化にともないエチレン生成は著しく増加する。また、カンパニュラなど多くの花きにおいて、受粉によりエチレン生成が著しく促進され花弁の萎凋や離脱といった老化が進行することが知られている（Kato et al., 2002）。このように、多くの花きにおいてエチレンが老化現象の主因であるとみなされている。

エチレンによる花弁の萎凋や離脱といった老化現象を防ぎ、花の品質保持に高い効果があるのがエチレン作用阻害剤である。これまでの研究により数多くのエチレン作用阻害剤が開発され、チオ硫酸銀錯塩（STS）や 1-メチルシクロプロペン（1-MCP）などは切り花の品質保持剤として実用化されている。また、カーネーションではエチレンに感受性の低い系統の育成や、遺伝子組み換え技術を用いたエチレン生合成や感受性に関与

する遺伝子の発現制御による、鑑賞期間の延長を目指した研究も行われている (Onozaki et al., 2008; Savin et al., 1995)。

以上のように、切り花品質向上を目指した数多くの試みが行われてきたが、これらの切り花の生理機構に関する研究は主に老化の遅延に視点を置いてなされてきた。しかしながら、バラのようにつぼみから開花する過程に観賞価値がある花では、老化よりむしろ開花機構に関する研究が重要であると思われる (市村, 2000)。

多くの花において開花とは、花卉が成長して背軸側に反り返る現象である。花卉における細胞分裂はつぼみの初期の段階で終わり、それ以降の成長は花卉の個々の細胞が肥大することに起因する。そのため、多くの花では向軸側と背軸側の細胞の肥大に差が生じることで花卉は反転し開花にいたる。バラ花卉においても、細胞の構造や強度などが変化することで向軸側と背軸側の表皮細胞の成長量に差が生じ、その結果花卉が反転すると考えられている (Yamada et al., 2009a; 高橋, 2008)。また細胞肥大は、細胞内の液胞に糖などの溶質が蓄積して細胞外に対する細胞内の浸透圧が上昇するとともに細胞を囲う細胞壁の伸展性が上昇することで、細胞内に水が流入して起こると考えられている。切り花においても、収穫後の開花のしやすさはつぼみに含まれる可溶性糖含量と相関が見られ、つぼみの段階で糖含量の高い品種では収穫後に糖処理をしなくても大きく開花するが、糖含量の低い品種では糖を与えないと開花が十分に進まずに停止してしまう (Ichimura et al., 2005)。これは、糖が開花に大きく影響を与えていることを示す顕著な例と言える。バラ花卉においてはこれまでの研究で、液胞への糖の蓄積に糖代謝酵素であるインベルターゼが、細胞壁の伸展性には細胞壁タンパク質であるエクспанシンやエンド型キシログルカン転移酵素/加水分解酵素 (XTH) が関与していることが示されている (Yamada et al., 2007a; Yamada et al., 2009b; 伊藤, 2008; 高橋, 2008; 藤谷, 2008)。

高等植物は主に、ソース器官である成葉に存在する葉肉細胞において光合成により二酸化炭素を同化している。ソース器官で合成された光合成産物はスクロースなどの安定な糖の形で維管束の師管を通り、花、果実、根などのシンク器官へと運ばれ、成長のために利用・貯蔵される。この時にシンク器官の細胞内外でスクロースが積極的に分解されることによって、シンク器官の貯蔵細胞と維管束（主に師管）との間でスクロース濃度勾配が維持され、スクロースの転流が促される。つまりシンク器官でスクロースの代謝を活発に行わせることは、それら器官におけるシンク能力を高め、糖の蓄積を促進することにつながる。同時に、貯蔵細胞の液胞内では二糖類であるスクロース 1 分子を分解することで 2 分子の単糖を産生し、効率的に浸透圧を上昇させることで、水の吸収による細胞の肥大成長を促進すると考えられている。また光合成はシンク能力によって制御されており、光合成環境が良好でも、シンク器官へのアンローディングが制限されて十分な転流が行われないと光合成は抑制される。例えば、転流が抑制されて葉における糖の濃度が上昇すると、光合成関連遺伝子の発現が抑制されることがわかっている (Rolland et al., 2002)。したがって、シンク器官での転流糖の代謝を円滑に行わせることは、シンク能力を向上させ、高い光合成能を引き出すことにも寄与することになる。シンク器官に運ばれた転流糖は、グルコースやフルクトースといったヘキソースに変換されたり、再びスクロースに再合成されたりした後、主に液胞内に蓄積する。これらは浸透圧調節物質や呼吸基質として利用されるほかにも、多様な遺伝子の発現を制御するシグナルとしての働きも担っていることが知られている (Koch, 1996; Rolland et al., 2002; Smeekens, 2000)。このように、転流糖の代謝は植物の成長において重要な意義を持つ。

本研究では特に転流糖であるスクロースの代謝に着目し、開花における糖代謝の役割

を明らかにすることを目的とした。また切り花の観賞価値を高めるため、光などの外的な刺激により切り花の開花を制御することも検討した。

第1章では、花弁中の糖代謝酵素の役割を明らかにするため、樹上と切り花の開花過程における花弁中の糖含量と酸性インベルターゼ活性の変化を調べた。さらに、切り花の花弁成長の制御を目的とし、切り花に植物ホルモンを処理して開花と花弁中の糖代謝に与える影響を解析した。第2章では、切り花に与えた糖の輸送経路を明らかにすることを目的とし、 ^{14}C でラベルされたグルコースの花弁や葉への取り込み実験を行った。第3章ではバラの「開花リズム」に注目した。開花リズムのメカニズムの解析と、光環境による切り花の開花制御を目的とし、日長や光の波長が開花リズムに与える影響を調べた。