エンドウの分枝性に関する研究 (第5報)

主枝の節間伸長と分枝の発生との関係

中 村 英 司

(滋賀県立短期大学農業部)

E. NAKAMURA : Studies on the branching in *Pisum sativum* L.

V. Stem internode elongation and branch development

Summary

1. To elucidate possible relationship between branch development and elongation of related stem internodes, length of each internode of the main stem and length of branches were measured at regular intervals.

2. In general, each internode of the main stem except some basal ones continued its elongation for 6-8 days at higher temperatures and for 15-20 days at low temperatures. Before the termination of growth of an internode, the next new internode began to grow out. The internode elongation was more active in upper internodes than in lower ones.

3. In shaded plants and in plants treated with GA, elongation of upper internodes was very remarkable, but that of two or three basal internodes was only slightly affected by the treatment.

In these plants, development of lower branches was poor and their subsequent elongation was considerably arrested, in particular, after initiation of enhanced elongation in upper internodes.

4. In plants treated with TIBA, the stem internode elongation was perfectly arrested for 2-3 days. Then, despite the subsequent restoration of inter-

node growth, a remarkable elongation of lower branches was observed after this period of stem growth retardation.

5. It may be concluded from the data presented in this report that there is no morphological correlation between development of lower branches and elongation of relevant stem internodes. On the other hand, a marked influence of upper internode elongation on branch formation was confirmed. Plants with active elongation in upper internodes had poor branches at lower nodes and vigorous branches at upper nodes, whereas plants whose upper internode elongation was in some way suppressed had active development of lower branches and restricted production of upper branches.

6. It was revealed that, notwithstanding the almost perfect similarity in the pattern of internode growth between the control and TIBA-treated plants, elongation of branches was far more active in the latter. This means explicitly that some physiological processes are operating here other than simple morphological growth correlation.

前報までの結果 (中村ら, 1962 a, b, 1963, 1964) から, 日長, 生育温度, 種子低温処理, 光の強さなどがエンドウの分枝性に大きな影響力を持つことがわかり, またいくつかの生長調節物質の作用も明らかになった。ところで以上の実験では, これらの諸要因の作用はもっぱら発生する分枝の数, 長さおよび主枝上の分布位置という点で表現されている。しかし, 分枝はもともと植物の形態形成の問題であり, 分枝のいわば静的な状態だけではなく, その動的な様相も十分に検討されねばならない。換言すると, 外部要因に対するエンドウの形態的応答を時間的に追跡することも必要である。さらにまた, 分枝性は植物体における器官の交互作用の結果の一つであるから, 主枝の節間伸長と, それに伴う分枝性の変化を追求することも同様に必要であろう。

これらの点から以下の実験では, エンドウを種々の外界条件のもとで栽培し, 主枝の伸長を各節間ごとに時を追って測定し, またこれに伴う分枝発生の消長をも記録した。また1つの予備的な実験 (実験 I) では生長した主枝における各節間の伸びの一般的な様相を見るために, 種々の日長下に植物を育て, 収穫期に1回だけ節間長および分枝長の調査を行なってみた。

各実験を通じて, 用いられた品種はすべて GW 種である。

この研究を行なうにあたって, 京都大学教授・塚本洋太郎博士より種々の助言と励ましをたまわった。深謝するしだいである。

実験 I. 日長が主枝の節間伸長と分枝の伸長に与える影響

実験方法

1965年3月25日受理

10月15日、種子をガラス室内のポットにまきつけ、発芽直後の10月22日から日長処理を始めた。すべての植物を午前9時から午後5時まで8時間だけガラス室内の自然光線下におき、その後は4群に分けて、人工光を用いて、それぞれ異った時間のあいだ補光をした。すなわち、0、4、10 および 16 時間の補光を行ない、自然光と合わせてそれぞれ 8、12、18 および 24 時間の日長を作りだした。人工光は昼光色の蛍光灯 (80 W) と低光度の白熱灯 (10 W) とを組み合わせせたもので、ポットの地表面での照度は約 200lux であった。

すべての植物は1週間ごとに 0.1% のハイポネックス溶液を与えられた。調査は主枝上の第1果がふくらみ始めた1月15日に行なわれた。

実験結果

この結果を第1表および第1図に示した。これらは次のことを示している。

Table 1. Effects of various daylengths on the distribution and length of branches.

Daylength (horu)	Nodal position	No. of branches	Branch length (cm)	
			Mean	Maximum
8	Upper	6.33	2.65	13.10
	Lower	4.50	13.28	39.00
12	Upper	5.00	10.99	37.00
	Lower	1.00	0.37	0.60
18	Upper	5.25	11.85	43.00
	Lower	—	—	—
24	Upper	5.88	13.77	40.00
	Lower	0.25	0.50	0.60

Fig. 1. Effects of various daylengths on internode elongation in the main stem and branch development.

(1) 主枝の基部に近い、いくつかの節間の伸長は、日長のちがいによってはほとんど影響されない。ここは好適条件のもとでは低節位分枝を発生する部分であつて、8時間の短日下でも、

24時間の全日長下でも、この部分の節間の長さはほとんど変わらない。しかし、第5節間より以上になると、節間の伸長は日長によつて大きく左右される。そして、いわゆる高節位分枝の発生する茎の部分の節間では、その伸長に対する日長の影響はきわめて著しい。

(2) 8時間の短日下で育てられた植物では、長く強い低節位分枝が発生している。しかし、18時間および24時間の長日下におかれたものでは低節位分枝が見られない。上にのべたように、低節位分枝の発生すべき部分の節間の長さは日長によつて影響をうけないのであるから、低節位分枝の発生と主枝の低節位節間の伸長との間には形態的な意味での交互作用はないことが明らかである。

一方、低節位分枝の発生と主枝の高節位節間の伸長との間には明らかな関連を認めることができる。すなわち高節位節間の伸長のさかんな植物では必ず低節位分枝の発生が抑えられている。

(3) この実験では、発生する高節位分枝の数は日長によつてあまり影響をうけていない。しかし、その伸長は長日下の方が短日下よりもはるかに著しい。そして先にみたように、主枝の高節位節間の伸長は長日下においてきわめてさかんである。このことは、高節位分枝の伸長は主枝の高節位節間のさかんな伸長によつて促進されることを示しており、反対に、高節位節間の伸長が抑制されるような条件下では高節位分枝の伸長も抑えられている。すなわち、主枝の高節位節間の伸長と高節位分枝の伸長との間には明らかな交互作用が認められる。

実験 II. 光の強さを変えた場合における主枝の節間伸長および分枝の伸長の時間的追跡

実験方法

11月2日、ガラス室内の20個のポットに種子をまきつけ、11月9日より半数のポットに対して寒冷紗2枚を用いてしや光処理を開始した。すべての植物は秋から冬にかけての自然日長下におかれ、ハイポネックス溶液が肥料として与えられた。節間長および分枝長の測定は11月15日から2月14日まで10日おきに14回行なわれた。

実験結果

測定の結果は第2～4図に示すとおりである。この結果は次のように解釈される。

(1) 種子の地上萌芽後から約5日のあいだに、主枝の最初の3～4節間の伸長は完成する。そして、11月と12月のガラス室内の温度はエンドウの生育にとつて好適であつたにもかかわらず、これらの節間の伸長はき

Fig. 2. Time course of internode elongation in the main stem and branch elongation in the shaded plants.

Fig. 3. Time course of internode elongation in the main stem and branch elongation in the control plants.

Fig. 4. Effects of shading on stem and branch elongation.

わめてわずかであつた。すなわち主枝の第1, 第2, 第3節間の長さはしや光区では4, 14 および 21mm, 対照区ではそれぞれ4, 11 および 17mm であつた。

(2) 主枝のはじめの3~4節間以後にあらわれる各節間は、それぞれ15~20日間その伸長をつづけ、ある節間の伸長が完了する少し前に、その上位の新節間の出現と伸長がおこる。

(3) 節間伸長に対するしや光の影響は、主枝の基部の数節間ではあまり著しくないが茎の上部においてはきわめて明らかである。すなわち高節位節間ではしや光によつてその伸長が著しく促進された。

(4) 1月および2月の低温にかかわらず、主枝の高節位節間(第15~20節間)の伸長はすみやかでさかんであつた。しや光区では、これらの節間長は10~15cmに達した。

(5) 低節位分枝の発現は、主枝の低節位分枝の伸

長がやんだ後におこる。一方、高節位分枝の発生は主枝の高節位節間がまだその伸長をつづけている間におこる。

(6) 低節位分枝も高節位分枝も、いつたん発生したのちは、その後の伸長は主枝の伸長がさかんな時期にさかんである。しかし、主枝の伸長がその最盛期をすぎた後でも、なおしばらくさかんな分枝の伸長がつづく。

(7) 主枝の高節位節間の伸長がさかんな植物(しや光区)では、低節位分枝の発生が抑えられ、反対に高節位分枝の伸長が促進される。この結果は実験Iのそれと一致する。

実験III. GAおよびTIBA処理における主枝の節間伸長および分枝の伸長の時間的追跡

実験方法

2月6日、ガラス室内のポットに播種されたエンドウの幼植物に対し、発芽直後の2月22日およびその6日後の2回にわたり、GAおよびTIBAの葉面散布が行われた。両者とも濃度は50ppmで、展着剤として0.02%のTween-20を加えた。

Fig. 5. Time course of internode elongation in the main stem and branch elongation in the plants treated with GA.

Fig. 7. Time course of internode elongation in the main stem and branch elongation in the control plants.

Fig. 6. Time course of internode elongation in the main stem and branch elongation in the plants treated with TIBA.

測定は2月24日から3月27日まで2日おきに行なった。

実験結果

測定結果をとりまとめると第5~7図のようになる。これらが示すことは次のようである。まず、主枝の第1節間の伸長はGAまたはTIBAによって影響されない。しかし、第2節間以降の伸長はこれらの生長調節物質によって大きな影響を受ける。ただし、1つの節間の伸長する期間(6~8日間)は処理によって変化をうけない。

この実験ではGAまたはTIBAの処理を2回くり返し行なった。主枝の節間伸長に対するこれら

の物質の影響は第2回目の散布ののち4~5日の間にもっとも顕著に見られた。すなわち、この期間においてGA処理個体の節間伸長はきわめてさかんであつたのに対しTIBAを与えられた植物では、その伸長は2~3日のあいだ抑制されるのが観察された。しかし、その後この抑制は急速に消失した。

次に、GAで処理された植物で、処理による節間伸長の促進がおこっている数日のあいだ、その低節位分枝は対照区やTIBA処理区の植物におけるほぼ同程度に伸長した。しかし、この数日間がすぎると分枝の伸長は急に停止し、その後これらの分枝の伸長はもはやおこらなかった。一方、無処理の対照区では、低節位分枝は主枝の伸長と歩調を合わせてゆるやかではあるが確実に伸長をつづけた。しかるに、TIBAを与えられた植物では、その主枝の伸長の様相は全体としてみると対照区のそれとほとんど差がないにもかかわらず、その分枝(低節位分枝)の伸長は対照区におけるよりもはるかに著しかった。

考 察

農学上の立場から植物を扱うときは、常にその植物が1つの統一された有機体であることを忘れることはできない。たとえ、1枚の葉が研究の対象となる場合でも、その葉は、その植物の形態的・生理的構成に欠くことのできない部分として扱われねばならない。その葉はその植物の他の部分や他の器官と形態的にも生理的にも深い交互作用を持ちつつ存在しているからである（CHAILAHYAN, 1956 : WARDLAW, 1952）。このように、分枝性を問題にする場合でも、分枝の発達とその他の器官や部分との間の形態的・生理的な関連というものは常に考慮されることが必要であろう。ことに分枝は主枝の葉えぎに着くものであり、主枝の節間の伸長はその葉えぎに生じている側芽の伸長と何らかの関係を持つと考えるべきであるから、この主枝の節間伸長にじゅうぶんな注意を払うのは当然のことである。しかし、一般に節間の伸長を生長の過程の1つとして取扱った研究は比較的少ない（THOMPSON *et al.*, 1964 : WHALEY, 1961）。さらに、分枝の発達と関連させて主枝節間の伸長を問題にした研究は、筆者の知れる限りでは全く見当たらない。

これらの点から、主枝の節間伸長と分枝の発達との関係について実験が行なわれたが、得られた結果のうち次の諸点は特に注目されねばならない。

まず、低節位分枝の発生と主枝の低節位節間の伸長との間には交互作用的な関連はない。エンドウの主枝における第1, 第2, 第3節間は一般にひじょうに短かくまたその伸長は外部環境のちがいによつてあまり変化をうけない。しかし一方、主枝の高節位節間の伸長と低節位分枝の発生との間には密接な関連がある。すなわち、高節位節間がさかんに伸長する状態では低節位分枝の発生は著しく抑制される。反対に低節位分枝の発生を促がするような諸条件は高節位節間の伸長を抑制するものである。

次に高節位分枝の正常な伸長のためには、主枝の高節位節間のさかんな伸長活動が必要である。もしなんらかの条件によつて高節位節間の伸長が抑えられると、高節位分枝の発達は悪くなる。しかし本報にもみられるように、エンドウの主枝の高節位節間はかなり気温の低い条件下でも、その速度はゆるやかであるが結局はかなりの伸長を示すものであり、そのために高節位分枝の発生は低節位分枝の発生と比べて比較的安定している結果となる。このことは筆者らの前報までの結果においてもみられることであつて、そこでは、温度、日長、光の強弱、生長調節物質などの影響のもとにおいて、エンドウの低節位分枝の発生は決定的な作用をうけるが、高節位分枝の発生は極端な差を示さないことが明らかになつてい

る。しかしともあれ、このようにして、形態的にみるとエンドウにおける分枝の発生は、その主枝の高節位節間の伸長と深い関係をもつことがわかつた。

さて、前報までに筆者らは種々の外部要因がエンドウの分枝性に大きな影響を与えることを明らかにした。

それによると、低温、短日、強光および TIBA 処理は低節位分枝の発生を促がし高節位分枝の発生を抑える。これに対して、高温、長日、弱光および GA 処理は高節位における分枝の発生を促がし、低節位分枝の発生を抑制する。そしてこれらの場合、低温、短日などの要因に反応するエンドウ植物では一般に主枝伸長がおさえられ、反対に高温、長日などの要因のもとでは主枝伸長が促進されるのがみられている。今、これらの結果を本報の結果と照合させるならば、低温、短日などの要因は主枝の高節位節間の伸長を抑制し、高温、長日などの要因はそれを促進するものと考えられる。

一般的にいつて、分枝の発達という現象は植物における器官の交互作用の結果であるとみなすべきであるから CHAMPAGNAT, 1961 : SINNOT, 1960), 日長や温度という外部要因が分枝発生に与える影響も直接的なものでなく、本報の結果によつて考えうるように、主枝の節間の伸長に対する作用を通じておこると考えたい。そしてこのような形で生長の交互作用の様式こそ、植物の形態形成の全域にわたる広く一般的な筋道であるようにも思われる。

ところで、以上の諸点は現象をただ単に形態的にながめた場合の考察にすぎない。きわめて当然のことであるが、この主枝の節間伸長と分枝発生との2つの現象を内面的につなぐなんらかの過程が存在するにちがいない。そして、それはもちろんもはや形態的なものではなくて生理的な過程であろう。この考えはすでに本報の実験の結果と関連して生じてくるものである。すなわち、ここでは TIBA を散布した植物と無処理のものとの間に、その主枝の節間伸長の一般的な推移についてはほとんど差がないにもかかわらず、TIBA 処理によつて低節位分枝のきわめてさかんな発生がおこっているのである。この結果に対しては、形態的な交互作用としての説明は困難である。筆者らは、分枝発生に関与するいくつかの生理的な過程について目下研究を行なつてゐる。次報からは、それらの諸問題にふれることにする。

要 約

(1) エンドウにおける分枝の発生と主枝の節間伸長との間の関係を明らかにするために、種々の条件のもとで主枝の各節間の伸長を一定の時間をおいて連続的に測定し、この結果と分枝の発生とを比較検討した。

(2) 一般に、基部の2, 3の節間を除いて、主枝の各節間は気温の高い場合は6~8日、低温のときには15~20日のあいだ伸長をつづける。そして1つの節間の伸長が停止するしばらく前に、その上部に次の新しい節間が現われてくる。なお主枝の低節位や中節位の節間よりも高節位節間の方がその伸長の程度が大きい。

(3) しや光をされた場合、また GA 処理を受けた場合、主枝の高節位節間の伸長促進はきわめて著しいが、主枝の基部の数節間の伸長は処理によつてほとんど影響をうけない。

しや光および GA 処理をうけた植物では低節位分枝の発生は弱く、またわずかに発生した分枝のその後の伸長はひじょうに抑制される。この抑制は主枝の高節位節間の伸長がさかになったときがもつとも著しい。

(4) TIBA を与えられた植物では、処理の直後2~3日間だけ主枝の伸長は一時的に停滞する。その後、主枝伸長は正常にもどるが、これと同時に低節位分枝の著しい伸長がおこる。

(5) 低節位分枝の発生と主枝の低節位節間の伸長との間には形態的な意味での交互作用はない。しかるに、主枝の高節位節間の伸長と分枝の発生との間には明らかな交互作用がみうけられる。すなわち、高節位節間の伸長がさかんな場合には低節位分枝の発生は弱く、これに反して高節位分枝の発生はさかになる。また高節位節間の伸長が抑制されるような条件下では低節位分枝の発生が促進され、高節位分枝の発生は抑制される。

(6) TIBA 処理をうけた植物と無処理の植物との間において、その主枝伸長の一般的様相にはほとんど差がないにもかかわらず、低節位分枝の発生は処理をうけた

ものにひじょうに多い。このことは、分枝の発生には単に形態的な意味での生長の交互作用ではなくて、なんらかの生理的な過程が関与していることを明示するものといえよう。

引用文献

1. CHAILAHYA, N. H. M. 1956. Ontogenesis and wholeness of plant organism. (In Russian) Bot. Journ. 41: 478~509.
2. CHAMPAGNAT, F. 1961. Dominance apicale. Tropismes, épinastie. Handb. Pflanzenphysiol. 14: 872~908.
3. 中村英司・服部安一・音野秀幸: 1962 a. エンドウの分枝性に関する研究(第1報). 日長および種子低温処理が分枝性におよぼす影響. 園学雑. 31: 64~72.
4. ———. ———. ———. 1962 b. エンドウの分枝性に関する研究(第2報). 摘心および生長調節物質が分枝に及ぼす影響. 園学雑. 31: 213~222.
5. ———. 浅平 端. 1963. エンドウの分枝性に関する研究(第3報). 生育温度が分枝に及ぼす影響. 園学雑. 32: 205~210.
6. ———. 音野秀幸. 1964. エンドウの分枝性に関する研究(第4報). 光の強弱が分枝に及ぼす影響. 園学雑. 33: 110~116.
7. SINNOT, E. W. 1960. Plant morphogenesis. (McGraw Hill Co. 650 p)
8. THOMPSON, N. P. and C. HEIMSCH. 1964. Stem anatomy and aspects of development in tomato. Am. J. Bot. 51: 7~19.
9. WARDLAW, C. W. 1952. Phylogeny and morphogenesis. (MacMillan Co. 536 p)
10. WHALEY, W. G. 1961. Growth as a general process. Handb. Pflanzenphysiol. 14: 71~112.