エンドウの分枝性に関する研究 (第6報)

分枝の発生に関連する生理学的, 解剖学的変化について

中 村 英 司

(滋賀県立短期大学農業部)

Studies on the branching in *Pisum sativum* L. VI. Physiological and anatomical aspects of branch development

E. NAKAMURA

Faculty of Agriculture, Junior College of Shiga Prefecture, Kusatsu, Shiga

Summary

In this study, physiological and anatomical aspects of branch development in pea plants were investigated. The results may be summarized as follows.

(1) Young pea plants were decapitated above the 4th node and lanolin paste containing IAA, GA or both IAA and GA (each 0.01% or 0.1%) were smeared on the stumps. IAA inhibited bud elongation perfectly, while GA stimulated it. When IAA was applied in parallel, this effect of GA was greatly diminished but not perfectly nullified.

(2) IAA and GA in lanolin paste at 0.1% were applied directly to the lateral buds of intact plants. GA measurably promoted the overall growth of the treated plant, but no bud elongation was verified. In contrast, IAA stimulated the elongation of the lateral bud, though slightly.

(3) GA and TIBA in lanolin paste at 0.1% or 1.0% were smeared to the apical region of the intact young plant. GA increased greatly the stem growth, but exerted no influence on bud elongation. On the other hand, TIBA promoted conspicuously the bud growth, not affecting the stem elongation.

(4) These experiments seem to indicate the following points. Firstly, bud elongation is closely associated with activity of endogenous or externally applied auxin. Secondly, bud apex should not be suppressed in auxin production when it grows out. Sufficient supply or production of auxin would be a prerequisite for bud elongation.

(5) In order to examine effects of external factors on auxin content in the stem, young plants were exposed to long- or short-day, and the content of diffusible auxin in the basal internodes was measured after 10 days. The plants grown under long-day condition had exceedingly more auxin

than those exposed to short-day.

Some plants were sprayed with 30ppm solution of TIBA to the foliage, and after 48 hours the content of auxin was measured. It was proved that TIBA reduced considerably the level of auxin at the basal region of the stem.

Plants were shaded with double layers of cheese-cloth and effects of shading on auxin content was examined. No apparent influence of light intensity was recognized on the auxin content in basal internodes.

These results confirmed that external factors exerted remarkable influences on the content of endogenous auxin in pea plants.

(6) Using radioactive phosphorus, effects of daylength, temperature, and TIBA on the distribution of nutrients were investigated. Young plants were exposed to short-day and low night temperature in one case and to long-day and high temperature in another. Further, some plants were smeared with TIBA-lanolin paste to the 4th internode under long-day and high temperature condition. The treatments were continued for 4 days and the plants were supplied with radioactive solution for the last 2 days.

Under long-day and high temperature condition, the progressive increase in the amount of isotope in the stem toward the top was very steep. However, the increase was gradual, and a considerable accumulation of isotope was found in the basal internodes under short-day and low night temperature condition and by TIBA application.

Throughout these cases, this pattern of nutrient distribution was established far earlier before actual bud elongation.

(7) Effects of daylength and temperature on the nutrient distribution in adult plants were tested.

Under high temperature and long-day condition, radioactive phosphorus was distributed densely in

1966年11月2日受理

本研究の一部は昭和40年度園芸学会春季大会にて発表

the "upper branch zone". In contrast, the amount of the isotope in the middle and lower internodes was conspicuously small.

(8) In order to examine anatomical changes in the stem following decapitation, time course of the development of vascular connections was traced at 24-hour intervals. A remarkable development of vascular supply to the lateral bud took place within 24 hours after decapitation, though no visible elongation was observed in the bud. Vascular development in the branch traces 48 hours after decapitation was conspicuous, and at this time the

bud reached 5mm in length.

(9) Taken as a whole, the above results appear to indicate that external factors and treatments such as daylength, temperature, TIBA and GA application all give rise initially to a change of auxin activity in the plant. This change then affects the transport of nutrients in some way, and buds begin to grow out at the region where sufficient nutrients are available for them. Associating with these concepts, a discussion was developed on the mechanism of branch production in pea plants by presenting a working hypothesis.

著者らはエンドウの分枝性に関する研究を続けてきたが、今までの追求はすべて分枝の発生状況という、いわば形態的な面に限られていた。これは本研究が農学の立場から行なわれたものであるから当然のことであつたが、しかし種々の外界条件に反応する際の作物の体内におこる諸変化を追求することも農学の一つの立場と思われる。なぜなら、このような追求、すなわち、外界条件に対する作物の反応を生理学的に研究することは、栽培すなわち作物の生長と发育を制御する条件をつくり出すことのために有益な材料を提供するであろうからである。本研究は分枝の発生に関連すると思われる2, 3の過程をこのような意味で生理学的に追求したものである。

なお、それらの追求の結果から、エンドウにおける分枝発生の機作に関し、一つの作業仮説を設定し得たので付記する。

本研究においても、全体にわたつて京都大学教授・塚本洋太郎博士より助言をいただいた。深謝申しあげる。

実験方法および結果

実験 I. IAA, GA および TIBA のラノリン・ペースト処理に対するエンドウ幼植物の反応

著者らによる先の報告(中村ら, 1962 a, b, 1963, 1964)で, GA や TIBA が分枝の発生に大きな影響を与えることが明らかになつたが、これらの物質、さらに一般に分枝発生に密接な関連をもつとされる IAA が分枝発生にどのように作用しているかという問題にもつと接近するため、エンドウ幼植物を用い、これらの生長調節物質をラノリンに混じて局所処理を行なつた。実験はすべて4月にガラス室内で行なわれ、使用品種は滋賀改良白花1号(GW)である。種子は5,000分の1のワグナー・ポットにまかれ、1ポット3株に間引いたものを、1処理4ポット(12株)使用した。肥培にはハイボネックスを用いた。

(1) THIMANN ら(1933)は摘心したソラマメの頂部に IAA を与えると側芽の伸長がおこらないことを明らかにした。また KATO (1953) は同様な方法で与えた GA は決して側芽の伸長を抑制しないことをみた。そこで IAA と GA との同時施与がどのような影響を与えるかを知るために、発芽後4日めの幼植物を第4節上で摘心し、その切口にただちに IAA および GA を 0.01% または 0.1% 添加したラノリンを、それぞれ単独に、また同量混合して与えた。ラノリンは1日1回更新した。処理開始後4日めに、主枝の第2節と第3節における側芽の伸長を測定した結果を第1表と第1図に示す。

GA は単独で与えられると側芽の伸長を著しく促進するのがみられる。一方、IAA の側芽抑制効果は明らかであるが、IAA に GA を混用すると、この抑制作用が弱まることが分る。なお、GA の効果はその濃度が低くなると減少するのに対し、IAA は 0.1% でも 0.01% でも抑制力に変化がない。

(2) IAA を直接側芽に与えた場合の影響を明らかにするために実験を行なつた。発芽後8日めで本葉4~5枚の幼植物を用い、第2節の側芽の基部に IAA および GA の 0.1% ラノリン・ペーストを、それぞれ単独に、または混合して与えた。ラノリンは毎日交換し、処

Table 1. Effects of IAA and GA applied to the stumps of decapitated plants on bud development.

Treatment	Concentration (%)	Length of lateral bud(mm) on	
		2nd node	3rd node
Control	—	22	11
IAA	0.1	8	1
GA	0.1	37	25
IAA+GA	0.1, 0.1	13	6
IAA	0.01	5	1
GA	0.01	35	6
IAA+GA	0.01, 0.01	9	1

Fig. 1. Effects of IAA and GA applied to the stumps of decapitated plant on bud development. (Concentration: 0.1%)

理後6日目に主枝長および側芽長を測定した。結果は第2表と第2図に示す。

これらは次のようなことを示している。まず、主枝の基部の一つの側芽に局部的に与えられたにもかかわらず、GAはその植物体の主枝の伸長を著しく促進する。そして、このGAの作用は同時に与えられたIAAによって抑制される。次に、側芽に与えられたIAAは著しくはないが、確かにその芽の伸長を促がすのがみられ

Table 2. Effects of IAA and GA applied in lanolin paste at 0.1% to the lateral buds of intact plants.

Treatment	Stem length (cm)	Length of the 2nd lateral bud (mm)
Control	13.5	—
IAA	13.3	8
GA	20.8	—
IAA+GA	14.5	—

Fig. 2. Effects of IAA and GA in lanolin paste at 0.1% to the lateral buds of intact plants.

た。しかし、GAにはこのような作用はない。さらに第2図に明かなように、IAAが与えられた個体では、その主枝の第2節側芽のある側が局部的に epinasty をおこし、茎の特異的な屈曲がおこるのがみられる。これはIAAが横方向に移動しにくいことを示すものであろう。

(3) 次に intact の幼植物において、GAおよびTIBAのラノリン・ペーストの生長点処理がひきおこす作用を観察するために実験をした。発芽後10日、主枝上に第6節が現われた時、頂芽の未展開の葉およびその直下の短い節間にGA(0.1%および1.0%)またはTIBA(0.1%)のラノリン・ペーストを与えた。ペーストは毎日交換し、6日後に調査をした。その結果を第3表に示す。

Table 3. Effects of GA and TIBA applied in lanolin paste to the apical region of intact plants

Treatment	Concentration (%)	Stem length (cm)	Branch length (mm) at	
			1st node	2nd node
Control	—	14.5	—	—
GA	0.1	22.3	—	—
GA	1.0	20.9	—	—
TIBA	0.1	16.6	9	35

Intactの植物の頂部に与えられたGAは主枝の伸長をさかんにするが、側芽の伸長はひきおこさない。これは先の実験(1)で、摘心された植物の頂部に与えられたGAが側芽の伸長を著しく促がしたことと対照的である。一方、頂部に与えられたTIBAは終局的には主枝の伸長にはほとんど影響していないにもかかわらず、主枝の第1、第2節にある側芽を急速に伸長させているのが明らかである。

実験II. 外部要因が茎中の拡散オーキシン含量に与える影響

体内のオーキシンが側芽の伸長に重要な関係をもつことは周知の事実であるが、一方、著者らの今までの報告にみられるように、温度、光などの外部諸要因がエンドウの分枝発生にきわめて大きい影響をもつことから、これらの要因のもとで体内オーキシンの含量がどのように変動するかを問うことは大きな意味があると考えられる。しかし、一般にこのような自然の諸要因とオーキシン含量との関係を明らかにした実験は比較的すくないので、ここに若干の追求を行なつた。ここでは低節位分枝の発生に問題を限定し、これらの分枝の発生する部分、すなわち主枝の第2または第3節間における拡散性オー

キシンの含量を KONISHI (1956) の方法による標準アベナ屈曲テストで測定した。これらの節間を 4mm の長さに切断し、2×2×2mm の寒天ブロック上に 3h 接触させてオーキシンを拡散させた。得られた結果はすべてアベナ子葉鞘の屈曲角度で示してある。

(1) まずエンドウの幼植物において主枝の各部のオーキシン含量がどのようなものであるかを予備的に調査した。6月24日、戸外に種子をまき自然条件下で育て、7月18日、主枝上に第9節が現われ、草丈約20cmの

Fig. 3. Distribution of diffusible auxin in the stem of a young pea plant (in degree of curvature of *Avena coleoptile*).

(2) 次に、日長が主枝の基部節間におけるオーキシン含量にどのように影響するかを検討した。9月25日、戸外に種子をまき、その後20日から日長処理を開始した。長日区(LD区)では秋の自然生長を白熱灯を用いて補光して合計16hとなるようにした。一方、自然日長下に放置されたものを短日区(SD区)とした。オーキシンの測定は日長処理開始後10日めの10月26日に行なつた。この時長日区の植物体は約20~21cm、短日区のそれは16~17cmの草丈であつた。結果は第4表のとおりである。

この表が示すように、長日下におかれた植物は短日下におかれたものよりも、はるかに多くのオーキシンを主

枝基部節間に持つていることがわかる。
(3) 著者らの研究によつて TIBA がエンドウの低節位分枝の発生を促がすことが明らかになつていので、TIBA を散布した植物体におけるオーキシンの含量を測定した。

数字の示すように、オーキシンは主枝の頂部に最も多く、下方にゆくにつれて次第に減少してゆく。頂部のオーキシン含量は IAA, 0.1ppm の濃度にほぼ匹敵する。

Table 4. Effects of daylength on auxin content in basal internodes of the stem.

Photoperiod	Auxin content (degree of curvature of <i>Avena coleoptile</i>)
SD	2.75 ± 1.46
LD	12.95 ± 2.98
IAA, 0.1 ppm	13.18 ± 1.78
IAA, 0.2 ppm	29.11 ± 2.42

枝基部節間に持つていることがわかる。

(3) 著者らの研究によつて TIBA がエンドウの低節位分枝の発生を促がすことが明らかになつていので、TIBA を散布した植物体におけるオーキシンの含量を測定した。

10月4日、戸外に種子をまき、10月30日、草丈が10~11cmの時、30ppmのTIBA水溶液を植物体全体に散布した。散布48h後の11月1日、オーキシンの定量を行なつた。その結果を第5表に示す。

Table 5. Effects of spray of TIBA on auxin content in basal internodes of the stem.

Treatment	Auxin content (degree of curvature of <i>Avena coleoptile</i>)
Control	9.70 ± 1.51
TIBA	3.05 ± 1.23
IAA, 0.1 ppm	12.60 ± 0.84
IAA, 0.2 ppm	28.43 ± 1.24

この表の示すように、TIBA で処理した個体では主枝の基部におけるオーキシン含量は非常に少ない。

(4) 光の強さはエンドウの分枝性に大きな関係もち、低光度の光は低節位分枝の発生を抑える。そこで遮光された場合のオーキシン含量の変化を調査した。

11月2日、ガラス室内に種子をまき、発芽直後からポットの半数(10鉢)にかんれいしや(タイジン・テトロロン #300)を2重に被覆した。11月16日、オーキシンの測定をしたが、遮光区では主枝の第2節間が徒長し著しく細くなつたので測定形料の容積を均一化するため、節間を対照区2.5mm、遮光区5.0mmの長さに切りとつて材料とした。測定結果は第6表のようである。

Table 6. Effects of shading on auxin content in basal internodes of the stem.

Treatment	Auxin content (degree of curvature of <i>Avena coleoptile</i>)
Control	4.52 ± 1.44
Shaded	5.30 ± 1.96
IAA, 0.1 ppm	14.20 ± 1.56
IAA, 0.2 ppm	24.57 ± 2.21

この結果からみると、遮光によるオーキシンの変化はほとんどみられないようである。この実験では発芽直後から測定時まで遮光をつづけており、遮光区における主枝の徒長は著しいものがあつた。この急速な伸長に伴うオーキシンの消費も考えねばならないであろう。

実験 III. 外部要因および生長調節物質が茎でのリン酸の転流に与える影響

オーキシンがエンドウの側芽の伸長にきわめて重要な関係をもつことは既に明らかであるが、一方、植物体内でさかんな分裂組織をもつ部分や器官、すなわちオーキシンの生産がさかんであると考えられる部分や器官、たとえば生長点、若い果実などに向けて、葉からの同化産物や根からの無機物質などが活発に転流してゆくことが知られている。この点から、外部要因や外から与えた生長調節物質が側芽の伸長に影響を与える場合、そこには体内養分の転流や配分が関係しているのではないかと考えられる。この考えに立つて行なつた著者の実験 (NAKAMURA, 1964) によつて摘心したエンドウ幼植物に与えられた IAA が、リン酸の転流に大きな影響を与えることが明らかになった。そこでさらに、この点に関し外部要因の影響についても検討するために以下の実験を行なつた。

Table 7. Effects of daylength, temperature and TIBA on the distribution of radioactive phosphorus in the stem. (cpm/6 plants)

Treatment	Internode number on the stem from base to top										Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
LD. HT	1210	555	817	1030	1210	1829	2422	2632	2727	2675	17109
SD. LT	964	399	588	639	773	1079	1314	1149	332	644	7881
TIBA	1658	595	729	824	842	929	1117	1234	1109	1196	10233

Fig. 4. Effects of daylength, temperature and TIBA on the distribution of radioactive phosphorus in the stem.

Fig. 5. Effects of daylength, temperature and TIBA on the distribution of radioactive phosphorus in the plant. From left to right, LD, SD, and TIBA in LD.

(1) 6月4日、石英砂を満したポットに種子をまき、ガラス室内で発芽させた。6月22日、主枝上に11節が現われた時、次のような処理を開始した。すなわち、短日低温区 (SD・LT区)

では昼間8hをガラス室内におき、夜間16h、10～12℃の恒温低温器にうつした。長日・高温区 (LD・HT区) では6月のガラス室内の自然気温と自然日長のもとで栽培をつづけた。室内の昼間および夜間の気温はそれぞれ、24～27℃および20～22℃であつた。さらに第3のTIBA区では、この長日・高温区と同じ条件においた植物に対し、0.5%のTIBAを含むラノリン・ペーストを主枝の第4節間に与えた。このラノリンは毎日更新した。

これらの処理は4日間つづけられ、その最後の2日間に各植物に根からリン酸の放射性同位元素 ($H_3^{32}PO_4$) が与えられた。1ポット (約3l) に対し80μc/lの放射能をもつリン酸の溶液500ccがそそがれた。1ポットには6個体の幼植物が植えられた。

6月26日、すべての植物を掘りあげ、水洗のち主枝を各節間ごとに10個の部分に切断し、除葉灰化し、各節間の相対放射能を end-window 型の GM 計数管によつて測定した。得た結果は count/min の単位を用い、1区6個体の合計値としてあらわした(第7表および第4図)。また別の個体を用いてラジオ・オートグラフを撮影した。第5図がそれである。

これらは次のことを示す。すなわち、まず長日高温下では主枝の基部節間から頂部節間へと茎内のリン酸含量は次第に増加している。しかし、第1節間は第2~4節間よりもやや多くのリン酸を持っている。一方、短日・低夜温下では第2~7節間については長日高温区とはほぼ同じ様相を示すが、第1節間のリン酸含量はかなり多くなっている。また第8~10節間にいたると急激な含量の減少がみられる。

次に長日高温下で TIBA を第4節間に与えられた個体では、全体の様相は長日高温区のものに似ているが、リン酸分布の勾配はかなりゆるやかであり、また、最も特徴的なのは、その第1節間に大量のリン酸の集積がみられることであろう。これらを総合すると、短日低温という条件、および TIBA の処理によつて、茎の頂部へのリン酸の移動は抑制され、反対に茎の基部におけるリン酸の停滞・集積が促がされるということができよう。

なお、短日低温区および TIBA 処理区では、処理後5日めぐらいから主枝の基部節において低節位分枝の発生がみられたのに対し、長日高温区では分枝発生は全くおこらなかった。

(2) 著者らの実験によつて長日高温はエンドウ主枝の高節位における分枝の発生を促進することが明らかになっている。そこで、さきの低節位分枝の場合と同様に、無機養分の茎内の分布が高節位分枝の伸長にも関連している可能性があるのを、それを確かめるために次の実験を行なった。

5月14日、3l容のポットにパーミキュライトと川砂との等量混合物を満たし、これに種子をまいた。ポットをガラス室内におき、ハイポネックスを用いて肥培し、6月13日、主枝上に第16~17節が現われたところから

Table 8. Effects of daylength on the distribution of radioactive phosphorus in the stem of an adult plant (cpm/5 plants).

Treatment	Internode number on the stem from base to top							
	1—4	5, 6	7, 8	9, 10	11, 12	13, 14	15, 16	Total
LD	371	371	242	338	672	1037	1587	4609
SD	414	328	230	290	616	847	1700	4421

日長処理を開始した。すなわちポットの半数に遮光によつて8h日長を与え(短日区)、残りのポットは6月の自然日長下に放置した(長日区)。日長処理は6月19日まで1週間つづけられ、その最後の2日間に各植物は放射性リン酸を含む溶液を根部から与えた。処理方法や同位元素の量は実験(1)と同じである。ただし、1ポット2個体とし、長日区、短日区各々5ポットを供試した。6月20日、実験終了と同時に植物体を集め、除葉し、表に示すような区分で節間を切り分け灰化した後に各区分の放射能を測定した。結果は第8表のとおりである。

第8表にみられるように、この実験では日長処理は茎内リン酸の分布に影響を与えていない。長日下でも短日下でも主枝の第11~16節間にリン酸の濃密な分布がみられた。この部分は高節位分枝の発生する部位に完全に一致する。この実験は6月のガラス室内という高温下で行なわれたため、短日処理の影響が非常に弱められたと考えられる点がある。すなわち、放射能の測定を行わずに、日長処理をつづけつつ、その後も栽培した個体では、短日区でも長日区とはほとんど同様の高節位分枝の発生を示したのである。結局、この実験では高節位分枝を発生する条件下での体内無機養分の分布状況が明らかになつたといえよう。

実験IV. 分枝発生に関連する茎内維管束の変化

葉えきから側芽が伸びだすとき、その芽部での維管束の発達に伴うことは当然であろう。しかし、このような場合における維管束の発達についての観察はほとんど行なわれていない。もちろん、解剖学的変化それ自身を直ちにその部分での分枝発生と因果的に関係づけることは許されないであろうが、分枝発生の過程における維管束発達の様相を追求することは分枝発生の生理学的研究に大きな意味をもつものと考えられるので、次の実験を行なった。

エンドウの幼植物を6月の長日下で、やや光度の低い状態で低節位分枝の発生しにくいようにして栽培し、主枝上に第5節が現われた時、その第2節の直上で摘心した。この時から24hごとに数回にわたつて材料をとり、第2節付近における茎内維管束の変化を観察した。このために、材料を抱水クロラルの飽和水溶液中で20~30分煮沸したのち水洗し、これをフロログルシンおよび濃塩酸にひたすと木部細胞は試薬に反応して鮮紅色となる。この材料を用い、解剖顕微鏡のもとで表皮と周皮組織を除去しつつ木部

Fig. 6. The primary vascular system of the stem at the lower branch zone.

の発達状況を観察した。結果を第6～8図に示す。

まず第6図には主枝低節位における初生維管束系が示してある。図にみられるように、各節位における枝隙・葉隙 (gap) が明らかに認められる。この隙は柔細胞で埋められている。また各節位ではふたまたになった維管束から1対の細い枝跡 (branch trace) が側芽の方へ伸びているのが分る。この様相を模式図的に示したのが第7図である。gapは生育の最後まで柔細胞だけで占めら

Fig. 7. A schematic illustration of vascular connections at a node of a young pea stem.

Fig. 8. Diagrams showing the time course of vascular development at the 2nd nodes of intact and decapitated plants. The leaf traces are cleared away.

れており、これをさしはさんで主枝を縦に通る維管束と側芽に連続する維管束とが相対立したような形になっている。すなわち gap をさしはさんで、2つの軸（主軸と側軸）が対立した状況になっている。

次に第8図では摘心された植物の第2節の部分における維管束の変化を追跡した結果を示すが、ここで特に強調されねばならないのは摘心後24h以内に側芽への維管束が急速に発達することである。この発達は主枝の維管束の枝跡分岐部のあたりにみられる。そして摘心後48h以内に枝跡はますます発達し、同時に側芽もこのころ約5mm伸長する。一方、無摘心の対照区では48h後においても枝跡の発達は全くみられず、側芽の伸長もおこらない。72h後になると、摘心区では枝跡の発達はますますさかんで、ついに2本の枝跡は接着し葉跡とも一体となる。

考 察

植物の茎中でオーキシンは一般に根の方向にむけて移動することはよく知られている (JACOBS, 1952)。この方向性をもった動きは茎のもつ極性と深い関係があるとも考えられている (LOOMIS, 1953)。

さて、本研究の実験Iにおいて著者は摘心部位に与えたGAが下方の側芽の伸長をむしろ促進するのを見た。この促進作用はGAの茎中での自由な移動 (KATO, 1953; KUSE, 1961) と関係があるろうし、またGAが頂芽優勢には直接に関与しないことをも示すものであろう。一方、オーキシンの移動を抑制すると考えられてい

る TIBA (KUSE, 1953, 1961; LIBBERT, 1951; NIEDERGAANG-KAMIEN, 1955) を頂部に与えると主枝の伸長をおさえずに側芽の伸長を促すという事実(実験 I の 3) もオーキシンと側芽の伸長との関係を示すものである。さらに, GA を無摘心の植物の頂部に与えると摘心の場合と反対に側芽の伸長を著しくおさえること(実験 I の 3) は, GA が生長点のオーキシン生産をたかめ, その移動を促進するという考え(KURAISHI *et al.*, 1962) で説明できるであろう。すなわち, これらすべてのことにおいて, 側芽の伸長には頂芽で生産され下方に向けて移動するオーキシンが決定的な関係をもつことが明らかなのである。

ところで, THIMANN ら (1933, 1937) によると頂芽から下方に転流するオーキシンの濃度が側芽の伸長には高すぎる場合に頂芽優勢がおこるとしている。これはオーキシンの直接抑制説といわれるもので, その後広く受け入れられている。しかし, 著者らの行なつたいくつかの実験(中村ら, 1962a, b, 1963, 1964)において, エンドウ主枝の高節位における側芽の伸長は頂芽においてオーキシン生産が高まると考えられる時に最も活発であつたことを, このオーキシンの直接抑制説で説明することはやや困難であろう。高節位に存在する側芽は頂芽に近接しており, しかもこの場合最もよく伸長するのは頂芽に最も近い側芽であるからである。すなわち, この場合はオーキシンの生産部位に近ければ近いほど側芽はよく伸びるのである。さらに実験 I の 2 において, IAA を直接側芽に与えると側芽は抑制されず, むしろ若干ではあるが伸長するのがみられた。ALLSOPP (1957), KUSE (1961), および LIBBERT (1962) とも同様の結果を得ている。この際に考えることはいうまでもないことであるが側芽というものはそれ自身未発達で茎であり, それ故, 非常に微少であるがそれ自身の頂芽をもち, また非常に短かいけれどもそれ自身の軸をもっていることである。そして, 生長を一時的に停止している茎である側芽が伸長する場合に必要なのは, その内部におけるオーキシンの減少ではなくて, むしろオーキシンの増大であろうと思われる。すなわち, ある側芽が伸長を抑制されている場合は, 何らかの理由でその側芽の頂部における固有のオーキシン生産が抑制されているのであると考えることもできよう。

次に, 著者はエンドウの研究において外部要因が分枝の発生に大きな影響を与えることをみてきたが, 体内のオーキシンが分枝発生に関連している点から, 外部要因と体内オーキシン含量との関係を検討するために実験を行なつた(実験 II)。この結果, 短日, TIBA 処理など低

節位分枝の発生を促す条件は体内オーキシンの生産または移動を抑制することが明らかになつた。この際, 強調されるべき点は処理によるオーキシン・レベルの低下は処理後 2 日にして既に認められており, 一方測定部位近くの側芽の伸長開始は数日おくれで現われるということである。すなわち, 形態的な分枝の発現よりもかなり前に体内オーキシンの変動がおこっている。このオーキシンの変動と分枝の発生との間にある種の因果関係を想定することができるように思われる。体内オーキシン含量が外部要因によつて変化をうけるという実験はかなりある(GUSTAFSON, 1961; GUTTENBERG *et al.*, 1956; HILLMAN *et al.*, 1961; SCOTT *et al.*, 1962, 1963, WICKSON *et al.*, 1960)。しかし分枝との関連において行なわれたものは非常に少ない(LEOPOLD, 1949)。これらの実験結果においても, 長日, 高温, 低光度などの条件下では体内オーキシンの含量が高まることが明らかになっている。

ところで体内オーキシンの含量と分枝発生とが関係をもつことが明らかであるにもかかわらず, 先にのべたようにオーキシンによる側芽伸長の直接抑制という考え方に同調し得ないとする, 分枝発生とオーキシンとの関係をどのように考えたらよいかという問題がおこる。この点について著者は植物体内における養分の配分と分枝の発生との関係を検討するために実験を行なつた。器官の発生には, そこへの養分の供給が必ず関連しているであろうと考えたからである。

既に著者(NAKAMURA, 1964) はリン酸の放射性同位元素を用い, 摘心したエンドウ幼苗では根から吸収されたリン酸が主枝の基部節間に停滞し, 摘心部に IAA を与えると, この停滞がなくなり頂部節間にリン酸が多く移動するのを見た。その後, これと全く同様の結果を DAVIES ら (1965) が発表している。このことと関連して著者はさらに外部条件や TIBA のようなホルモンの処理と体内でのリン酸の動きを追求した。その結果, 低節位分枝の発生をひきおこすような条件(短日, TIBA 処理)下では主枝の低節位にリン酸が集積することが明らかになつた。さらにこの際, このようなリン酸の局部的集積はその部分における分枝の形態的な発生の時期よりもかなり早く生ずることが確かめられた。このことは養分の集積が分枝の発生と因果関係を持つ可能性を示すものである。

このようないくつかの知見や考えをとりまとめると, 外部条件が分枝の発生に与える影響の過程を次のように想定することができる。すなわち, 植物体が外部条件に反応した場合, まずその体内のオーキシン含量またはそ

の転流に変化がおこり、次にこのオーキシン・レベルの増減が体内での養分の配分に変化を与えると考えるのである。一般に体内養分の移動に関係する要因は数多くあることは論をまたないが（CRAFTS, 1961; DOLOKHOV, 1957; 木村, 1963; KUZIN *et al.*, 1956）、種々の生長調節物質が体内の無機養分や同化産物の移動に影響を与えるという実験結果は近年ますますその数を増している（IAA については BORTHWICK *et al.*, 1937; MITCHEL *et al.*, 1937; MOLOTOVSKY *et al.*, 1958; POVOLOTSKAYA *et al.*, 1962; STUART, 1938. 2,4-D については OSBONE *et al.*, 1961; RAKITIN *et al.*, 1956. DNP については CHASSON *et al.*, 1956. TIBA については KESSLER *et al.*, 1958, GA については HALEVY *et al.* 1964; NANDA *et al.*, 1962. NAA については YAKUSHKINA, 1962 など）。ホルモンが養分の mobilizer となることの機作については現在ほとんど不明であるが、現象そのものは広く一般的なものといえよう。

ところで、著者らの実験で同一外部要因に対して低節位の側芽と高節位の側芽とが全く反対の反応を示すことが明らかになっているが、この反応のちがいを上のような考え方で説明すると次のようになる。すなわち、短日、低温、TIBA のような低節位分枝の発生を促がす要因は頂芽部でのオーキシン・レベルを引下げることによって養分の頂芽への移動を抑制し、低節位側芽が養分を利用しやすいようにする。一方、長日、高温、GA のような高節位分枝の発生を促がす要因は頂芽部でのオーキシン・レベルを高めることにより養分の頂芽部への移動を促進し、高節位側芽が養分を利用しやすいようにする。この場合、頂芽が最も多くの養分を利用しうわけであるが、高節位にある側芽も養分を十分に利用しうると考えることができる。何故なら、主枝の高節位節間が出現するまでにはその植物は十分な生長を遂げており、大量の養分が根から高節位にむけて供給されていて、ここでは頂芽とその下部に位置する花芽および側芽との間に養分の争奪はなく、むしろ養分を分けあっているものと考えられる。主枝の高節位節間に大量の養分が集積する状況は第8表に明らかである。

さて、主枝のある節間に停滞した養分は、そこに存在する側芽によつて利用されることになるが、この場合、養分は単に側芽での一般代謝に組みこまれるだけでなく、またその側芽の生長点におけるオーキシン生産のためにも用いられるであろう。SÖDING (1952) は十分な養分の供給がオーキシン生産を高めるのをみた。さらに VAN OVERBEEK (1938) の実験によると、主枝頂部の摘心後 12h 以内に側芽中のオーキシン含量が著しく高ま

っている。これらの事実と関連して実験Ⅳにおいて摘心後 24h 以内に側芽への維管束系が急速に増大するのがみられたが、JACOBS (1951, 1954, 1956) によると維管束の分化発達にはオーキシンが重要な役割を演じているのであり、このような側芽への維管束の急激な発達は主として側芽の生長点でのオーキシン生産の増大に起因するものと想像される。さらに、この維管束の発達は必然的に側芽への養分の供給を増大させることになり、ここに養分の供給、側芽でのオーキシンの生産、および維管束系の分化発達という3つの過程が連鎖反動的に進展して側芽は急速に伸び出すと考えることができる。

以上のことがらをとりまとめることにより、エンドウにおける分枝発生の過程に関し次のような作業仮説を提出したいと思う。

エンドウにおける分枝発生の過程

A. 低節位分枝 ① 摘心、短日、低温、TIBA などによる頂芽部でのオーキシン生産の低下 ② 主枝低節位での養分の停滞 ③ 低節位側芽への養分の供給	B. 高節位分枝 ① 長日、高温、GA などによる頂芽部でのオーキシン生産の増大 ② 主枝高節位での養分の集積 ③ 高節位側芽への養分の供給
- ④ 側芽への養分の供給により、側芽において次のようなサイクルが活発となり、その結果、側芽の伸長は加速度的に促進される

ところで、分枝の発生、すなわち側芽の伸長に関する研究には3つの領域がある。第1は生態学的研究であり、外部要因と分枝発生との関係を検討するもので農学上の立場から行なわれることが多い。第2は形態・解剖学的研究であり、側芽の発生と伸長の過程を追求する（DORMER, 1950; GARRISON, 1949, 1955; GIFFORD, 1951; GOURLEY, 1931; TUCKER, 1963）。しかし、これらは外部要因との関係を問題として含むことが少ない。第3は生理学的研究であり、その中心課題は頂芽優勢の問題である（AUDUS, 1959; CHAMPAGNAT, 1961; LOOMIS, 1953; SINNOT, 1960 などを参照）。そしてここでも外部要因が頂芽優勢という現象に与える影響にはほとんど考慮が払われないのが常である。しかしながら、植物の内部・外部の形態およびそこで行なわれる生理現象、すなわち、植物の構造と機能とに対し、植物をとりかこむ外部環境がどのような関係をもつかを明らかにすることは農学のきわめて重要な課題であると考えられる。MORELAND (1934) および FOSTER (1959) はこのような立場から植物の分枝発生を追求した研究者であ

る。

すべての形態形成の研究において記憶さるべきことは植物が一つの統一された全体性をもつものであるということであろう。植物をいくつかの異なる部分や器官または過程に分断して研究することは、そのもつとも重要な属性の一つである構造と機能との深い関連性をみのがす危険が生ずる (SINNOT, 1953; WARDLAW, 1952)。植物の全体性とは、一つの植物のすべての構造がすべての生理過程と関連を持ち、そしてこの際、構造は生理過程を限定し指向するが、同時に生理過程は構造に影響を与え変化を生ぜしめるという状況をさすのではなからうか。このような意味で GOEBEL (1908) の研究には関心をひくものがある。彼は植物の全体性を考慮しつつ行なつた多年の研究を通じて多くの知見を明らかにしたが、その中で側枝の伸長や抑制は主枝と側枝との間における養分を含めた代謝上の競合によるものであると説いた。この考えはその後 LOEB (1924) にうけつがれ、さらに MORELAND (1934), WENT (1936, 1938, 1939) および GREGORY と VEALE (1957) によつて支持された。そして著者もエンドウの分枝性に関する研究において、このような考え方に到達せざるを得なかつた。著者の考えによれば、頂芽優勢とは主軸の優勢であり、まず発芽直後の幼植物において形態的に現われる。すなわち、発芽した種子から伸びあがつてくる幼芽によつて必然的に頂芽優勢が始まるのである。この形態的優勢は内に生理的優勢を伴ない、その後の生長につれてますますこの傾向は強まるであろう。しかし、もしこの頂芽の生長力が何らかの理由によつて弱められた時、側芽の伸長がおこるのであつて、そのきつかけを作るのが、先に述べたオーキシンによつて制御を受ける養分の配分関係であると考えるのである。

栽培の最終目的は収穫物を得ることであるが、一般的にいつてこの収穫物は作物の形態形成の結果生じたものであり、器官の交互作用の影響をうけることが大きい。そして、この器官の交互作用には、上にのべた意味においてみるならば、作物体内での養分の配分および再配分が大きな役割りを演じている。この体内での養分の配分を種々の手段を用いて目的の方向にむけて制御することが栽培の生理学的側面であると考えられることもできよう。

摘 要

エンドウの分枝発生に関連し、主として幼植物を用いて 2, 3 の生理学的および解剖学的実験を行なつた。結果をとりまとめると次のようになる。

(1) 摘心した幼植物の頂部に IAA や GA のラノリン・ペースト (0.01% および 0.1%) を与えた場合、

IAA は従来の実験結果どおり側芽の伸長を完全に抑えたのに対し、GA はそれを著しく促進した。また GA と IAA とを同時に与えると IAA の側芽伸長抑制は弱められる。

(2) 摘心しない植物の頂部に GA (0.1% および 1.0%) を与えると、主枝の伸長はさかになるが側芽は伸びてこない。TIBA (0.1%) を与えると、主枝の伸長には影響を与えないが側芽はさかんに伸びだしてくる。

(3) IAA および GA (いずれも 0.1%) を無摘心の植物の側芽の基部に直接与えると、GA は主枝の伸長には大きな促進力を示すが側芽そのものの伸長をひきおこさない。一方、IAA は主枝の伸長に大きな影響を与えないが側芽を若干伸長させる。

(4) これらのことから、側芽の伸長には IAA が大きな関係をもつており、主枝中での IAA の生産の低下または転流の抑制が側芽の伸長を促すこと、しかし、側芽での IAA の増加はその伸長を抑制せず、むしろ促進することがうかがわれる。

(5) 外部要因が体内の IAA の消長に与える影響を追求した。その結果、短日下および TIBA 処理によつて拡散オーキシンの量は著しく低下した。しかし遮光によるオーキシン含量の変化はみられなかつた。

(6) リンの放射性同位元素を根から吸収させ、長日高温、短日低夜温および TIBA 処理による体内のリン酸の分布の様相を調査した。その結果、長日高温下ではリン酸は主枝の上部にゆくにつれて急激に増加している。これに対し、短日低夜温下および TIBA を処理した場合では主枝の基部に多くのリン酸が集積し、上方向へのリン酸の移動はゆるやかであつた。またこれらの様相は側芽の伸長開始よりもかなり以前に生起した。

かなり大きくなつた植物を用い、高温下で長日および短日処理を行ないつつ根から放射性のリンを与えた。放射性のリン酸はこのような外部要因のもとでは主枝の頂部から高節位分枝の発生する節間にかけて大量に集積し、それ以下の節間には非常に少なかつた。この実験ではその後短日下および長日下のすべての植物において多くの高節位分枝が発生した。

(7) 側芽の伸長に関連する内部構造の変化を追求するため、幼植物を摘心すると同時に体内の維管束系の変化を 24 h ごとに調査した。摘心後 24 h 以内に側芽に通ずる維管束が急激に発達するのがみられた。それにつづく 24 h のあいだにそれはさらに発達をつづけ、側芽も約 8mm 伸長した。

(8) 以上のことをとりまとめ、エンドウにおける分

枝の発生について一つの作業仮説を提出した。すなわち日長、温度などという外部要因や GA, TIBA のような生長調節物質はすべてまず体内のオーキシン含量に変化を与え、ついでこの変化は体内の養分の配分に変化をひきおこす。そして主枝中の養分が集積する部位にある側芽はその養分を利用して伸長をはじめると考える。たとえば長日高温下では主枝の頂芽部でのオーキシン生産がさかになり、養分もそこに多く移動し、この付近の側芽が伸長して高節位分枝を形成する。短日低温下では頂芽部でのオーキシン生産が低下して養分も主枝の下部に停滞するので、この付近の側芽が伸長して低節位分枝を形成する。そしてこのいずれの場合でも、養分がある側芽に利用可能となると側芽頂部でのオーキシン生産がさかになり、そこへの維管束の形成もさかとなり、側芽の生長は加速度的に促がされると考えるのである。

文 献

1. AALLSOPP, A. 1956. J. Expt. Bot. 7 : 14—24.
2. AUDUS, L. J. 1959. J. Linn. Soc. Bot. 56 : 177—187.
3. BORTHWICK, H. A. *et al.* 1937. Bot. Gaz. 98 : 491—519.
4. CHAMPAGNAT, P. 1961. Handb. Pflanzenphysiol. XIV : 872—908.
5. CHASSON, R. *et al.* 1956. Plant Physiol. (Suppl.) 31 : vi.
6. CRAFTS, A. S. 1961. Translocation in plant. Holt, Rinehart and Winston, Inc. N. Y.
7. DAVIES, C. R. *et al.* 1965. Planta 65 : 139—156.
8. DOLOKHOV, V. L. 1957. Fiziol. Rast. 4 : 183—191.
9. DORMER, K. J. 1950. New Phytologist 49 : 36—39.
10. FOSTER, A. S. *et al.* 1959. Comparative morphology of vascular plants. Freeman and Co.
11. GARRISON, R. 1949. Am. J. Bot. 36 : 205—213.
12. ———. 1955. Am. J. Bot. 42 : 257—266.
13. GIFFORD, E. M. Jr. 1951. Am. J. Bot. 38 : 234—243.
14. GOEBEL, K. 1908. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Teubner Verlag.
15. GOURLEY, J. H. 1931. Bot. Gaz. 92 : 367—363.
16. GREGORY, F. G. *et al.* 1957. The biological action of growth substances. (Symposium Soc. Expt. Biol. 11) pp. 1—20.
17. GUSTAFSON, F. G. 1946. Plant Physiol. 21 : 49—62.
18. GUTTENBERG, H. V. *et al.* 1956. Planta 48 : 99—134.
19. HALEY, A. H. *et al.* 1964. Physiol. Plant. 17 : 49—62.
20. HILLMAN, W. S. *et al.* 1961. Handb. Pflanzenphysiol. XIV : 683—702.
21. JACOBS, W. P. 1951. Am. J. Bot. 38 : 307—310.
22. ———. 1952. Am. J. Bot. 39 : 301—309.
23. ———. 1954. Am. Naturalist 88 : 327—337.
24. ———. 1956. Am. Naturalist 90 : 163—169.
25. KATO, J. 1953. Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. 20 : 189—193.
26. KESSLER, B. *et al.* 1958. Plant Physiol. 33 : 70—72.
27. 木村 允. 1963. 生物科学 15 : 168—175.
28. KONISHI, M. 1956. Mem. Coll. Agr. Kyoto Univ. No. 75. p. 70.
29. KURAISHI, S. *et al.* 1962. Science 137 : 760—761.
30. KUSE, G. 1953. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B XX(3) : 207—215.
31. ———. 1961. Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B XXVIII(3) : 431—453.
32. KUZIN, A. M. *et al.* 1956. Fiziol. Rast. 3 : 121—124.
33. LEOPOLD, A. C. 1949. Am. J. Bot. 36 : 437—440.
34. LIBBERT, E. 1959. Planta 53 : 612—627.
35. ———. 1962. Physiol. Plant. 15 : 80—87.
36. LOEB, J. 1924. Regeneration from a physicochemical viewpoint. New York.
37. LOOMIS, W. E. 1953. Growth and differentiation in plants (a monograph of Am. Soc. Plant Physiol., Iowa State Coll. Press) pp. 197—217.
38. MITCHEL, J. W. *et al.* 1938. Bot. Gaz. 99 : 171—183.
39. MOROTOVSKY, G. K. *et al.* Fiziol. Rast. 5 : 37—41.
40. MORELAND, C. F. 1934. Mem. Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. 167.
41. 中村英司その他. 1962 a. 園学雑 31 : 64—72.
42. ———. 1962 b. ——— 31 : 29—38.
43. ———. 1963. ——— 32 : 57—62.
44. ———. 1964. ——— 33 : 18—24.
45. NAKAMURA, E. 1964. Plant and Cell Physiol. 5 : 521—524.
46. NANDA, K. K. 1962. Am. J. Bot. 49 : 334—341.
47. NIEDRGANG-KAMIEN, E. 1955. Plant Physiol. (Suppl.) 30 : v.
48. OSBONE, D. J. *et al.* 1961. Plant Growth Regulation (A symposium, Iowa State Univ. Press) pp. 329—340.
49. PEVOLOTSKAYA, K. L. *et al.* 1962. Fiziol. Rast. 9 : 303—308.
50. RAKITIN, Yu. V. *et al.* 1956. Fiziol. Rast. 3 : 297—306.
51. SCOTT, T. K. *et al.* 1962. Am. J. Bot. 49 : 1056—1063.
52. ———. ——— 1963. Am. J. Bot. 50 : 652—657.

-
53. SINNOT, E. W. 1960. Plant morphogenesis. (McGraw-Hill Co.)	160.
54. SÖDIOG, H. 1952. Die Wuchsstofflehre. Stuttgart.	60. WARDLAW, C. W. 1952. Phylogeny and morphogenesis. (MacMillan Co.)
55. STUART, N. W. 1938. Bot. Gaz. 100 : 298—311.	61. WENT, F. W. 1936. Biol. Zentrbl. 56 : 449—463.
56. THIMANN, K. V. <i>et al.</i> 1933. Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S. A.) 19 : 714—716.	62. ———. 1938. Plant Physiol. 13 : 55—80.
57. ———. 1937. Am. J. Bot. 24 : 407—412.	63. ———. 1939. Am. J. Bot. 26 : 190—117.
58. TUCKER, S. C. 1963. Am. J. Bot. 50 : 661—668.	64. WICKSON, M. <i>et al.</i> 1960. Physiol. Plant. 13 : 539—554.
59. Van OVERBEEK, J. 1938. Bot. Gaz. 100 : 133—	65. YAKUSHIKINA, N. I. 1962. Fiziol. Rast. 9 : 111
-