総 説

光 発 芽 の 生 理

藤 伊 正*

Tadashi FUJII: Physiology of Light-Germination

I) 光発芽の定義

種子の発芽現象を解明するにあたって、われわれはまず“発芽”の正確な概念を持ち合わせていなければならない。発芽現象の始動と見なされる最初の過程は、ある場合には受精 (fertilization) の段階にまでさかのぼって考慮しなければならない場合もあるかもしれない。しかし種子は植物体中でももっとも水分の少ない部分であり、そのままの状態ではおよそ生長も発育もできず、いわば休眠の状態に置かれていると考えることができる。普通、種子の発芽に本質的に必要な外部要因として考えられるものは水分の供給であり、一定量の水が外部から与えられなければ、たとえ如何なる条件が充されていても種子は発芽し得ない。吸水により初めて種子が発芽し得る体制におかれたと考えれば、われわれは発芽現象の最初の過程 (initial stage) を種子の吸水 (imbibition) に求めることができよう。この基礎的条件の上に立ち、さらに適切な外部条件が与えられれば、胚は発育が促がされ、遂に種皮を破って生長を続けるようになる。この過程をわれわれは発芽と呼ぶ¹⁾。したがって発芽現象の最終過程 (final stage) は胚が種皮を破る時期にあると定義することができる。

胚の生長を促す外部環境の一要因として光の関与を考えると、光が発芽を完了するための十分な力を胚の生長に与えるならば、その発芽現象は光発芽と呼ばれ、逆に光の関与が胚の生長を不活性化するものであれば、その発芽現象は暗発芽と呼ばれる。もちろん胚の生長を促す諸要因はその他にも、水分、

温度、化学物質など様々であり、これらの諸要因に対する種皮や胚の反応が種子の遺伝的、あるいは生理的な相違によって異なる点に、種子発芽の変異が生じてくると考えることができる。種子発芽における光関与の問題一つを取り上げても、今まで、その研究の一つ一つがかえって発芽現象の解明に一層の複雑さを加えてゆくかのような感をもたらししていたことは否めない事実であろう。

著者はここに光発芽現象に関する総説を書くにあたって、ただいたずらにこれら研究のすべてを引用することは避け、光発芽研究における生理学的研究の歴史をひもとき、それらの研究にできるだけ機械的、科学的な、しかも統一的な解釈を与えながら今後の研究問題のいくつかを提起することを企てた。

光機作と物質代謝との問題に関しての研究は現在皆無に等しく、したがってこの問題に関しては別の機会にゆずることをお断りする。

II) 光感性の変異

1. 種 (species) による変異

従来、種子の発芽に必要な外部要因としてあげられていたものは、水、温度、酸素の三つの要素があり、光の関与はほとんど考えられていなかった。最初に種子発芽における光関与の問題を取り上げたのは、古く 1860 年の Caspary の仕事にさかのぼる。

確かに、日常われわれの取扱っている園芸、農作用の種子の多くは、光、暗、いずれの条件の下でもよく発芽し、光が発芽の決定的な要因にはなっていない。しかし今日一般には、光発芽種子の方が暗発芽種子よりもはるかに多く、野外種子の大部分が多少の差はあるにせよ光発芽の傾向を持っていることが知られている。Kinzel²⁾ はドイツ産の野外種子 964

* 東京教育大学理学部植物教室 Botanical Institute, Faculty of Science, Tokyo University of Education, Otsuka, Tokyo, Japan.

種のうち、70% が光発芽種子であり、27% が暗発芽種子、残りの3% が光条件下でも暗中でも同じように発芽するものであることを示し、Kasahara³⁾ は日本産の野外種子 116 種のうち 62% が光発芽種子であることを示している。Crocker⁴⁾ はこれらの光感性種子の中に、比較的短時間の光照射によって発芽の促がされるものと、少なくとも 1 日以上長時間光照射を発芽に必要とするものなど、その程度に様々な差のあることを明らかにした。

種の相違に基づく光感性の変異に関する研究は、その後、数限りなく報告されているが、これらのいわゆる分類学的研究は、様々な種子の光依存性の程度を再確認し、さらに細かく研究して種に基づく光依存性の程度を 5 つの type に分類した石川の報告⁵⁾ により終止符を打たれたとも考えることができる。石川は、従来報告されていた①光照射によって発芽のおさえられるもの⁶⁻⁸⁾ ②短時間の光照射によって発芽するもの⁹⁻¹⁵⁾ ③長時間の連続照射の下でのみ発芽するもの⁶⁻¹⁵⁾ の他に ④ *Nigella* 種子のようにその発芽過程の中に光照射によって抑制される過程と促進される過程とを含むもの¹⁸⁾ および ⑤ *Epilobium* 種子のように、本来発芽に長時間の光照射を必要とする種子ではあるが、かならずしも長時間の連続光照射を与えなくとも、短時間の光照射を一定の間隔をおいて間歇的に数回与えることにより、連続照射によるよりもはるかに少ない光量で、同率の発芽を促がすことのできるもの^{16,17)} などをおあげ、各々異なった生理的背景に基づくものであることを推論した。

種類による光の強さおよび照射時間などの相違は、元来一つの遺伝的特性に基づくものであって系統的に近い 1 科、あるいは 1 属の中の植物の種子は、厳密な平行関係は認められないにしても、類似の光依存性を示す場合のあることも興味ある問題である。しかしこれらの特性は、もちろん環境の諸条件や種子自体の生理状態によってもかなり変更される性質のものであり、この点に関しても、われわれは異なった光依存性を示す種子の発芽における生理的背景を明らかにしなければならない。

2. 浸漬時間および浸漬温度による変異

光感性種子の光に対する感応性は、種子の浸漬温度、および浸漬時間によってもいちじるしく変化を受ける¹⁸⁻²¹⁾。

浸漬時間の経過に伴う光感性の変化は、A) 光感度が浸漬 2 日間位で最高となり、その光感度が 8 日間以上も低下せずに継続するもの B) 光感度が浸漬日数 1~2 日で最高となるがすぐに低下し始め、6~8 日もすればほとんど光に対する感応性を消失してしまうもの C) 光感度の増加が非常に遅く、適温下においても光に感ずるようになるまでに 8 日間が必要なものなど様々であるが²¹⁾、いずれの場合にも浸漬時間の経過につれて一度高まった光感性が、再び低下し、遂には光に対する感応性を完全に失なうようになることが共通の現象であるといえる。

浸漬温度の相違と光感性の変化に関する研究もかなり多く、ある温度条件の下では光発芽種子が暗中でもかなり高い発芽率を示す場合のあることも知られている。レタスの種子は、10° で浸漬された場合には、光、暗の条件を問わず発芽し、20~25° で

第 1 表 レタス種子の発芽に及ぼす
浸漬温度の影響

浸 漬 温 度	発 芽 率	
	光	暗
10°	99.0	95.0
15°	99.0	78.0
20°	98.0	57.0
25°	1.0	0.0

Toole, E. H., 1959

は光条件の下でのみ発芽が誘起される。さらに 25° 以上で浸漬された場合には、光、暗のいずれにおいても発芽が抑制されることが知られている (第 1 表)²²⁾。また *Nemophila* の種子が 19° 以下では、光下および暗中いずれの条件下でも発芽するが、一方 26° 以上では発芽せず、21~22° の温度下では短日条件でのみ高い発芽率を示すことも報告されている²³⁾。もちろん、全般にわたって論ずることは不可能であるが、種子が比較的低い温度に浸漬された場合に光依存性の消失を来し、逆に植物の伸長生長に好適な比較的高い温度条件で浸漬された場合にのみ光依存性の増大をみるという共通性を多くの場合見出すことができる。生長は一面で物質代謝の結果であるから、一般の化学反応と同様に温度の上昇

に伴って盛んになるであろう。しかし一方温度の上昇は胚の生活物質の減少および変性を促がすものである。現在われわれは物質代謝に与える光の直接的作用については、何らの知識をも持ち合せていないけれども、光依存性に消長をもたらす種子内部の生理的背景が、これら二つの反応系の消長によって規制されるものであると考えることができる。

いずれにしてもこれらの事実はまた、光感性種子でも、光は発芽にとって不可欠のものではなく、温度を発芽にとって好適な状態におけば、暗中でも発芽し得ることを示すものであり、発芽時の光依存性が環境条件により左右され得るものであることをも示している。

本来、光化学反応それ自体は温度の影響を受けないものであることが知られている。しかし種子の発芽時における光と温度との相関性はさらに複雑であり、高温あるいは低温への変温が、光発芽種子の暗で発芽を促進する場合のあることも報告されている¹⁵⁾。*Lepidium* 種子の場合、その発芽は光発芽性を示すけれども、15° または 25° の恒温下ではたとえ十分に光が与えられても高い発芽率は保証できず、照射中、またはその前後に 15° から 25° への変温が行なわれると発芽率の上昇を来す²⁴⁾。一方 *Nastritium* の種子では恒温下ではいかなる温度条件でも発芽し得ないが、光照射後の低温が与えられると高い発芽率を示すことが報告されている²⁵⁾。これら数多い研究の中から導き出される事実は、“一般に光照射直後の反応は種子固有の狭温性を示す^{25, 26)}” ということであり、このことは今後の研究に興味ある問題を提起しているものといえる。

3. 後熟による変異

種子の胚の生理状態は既述のように発芽の過程で刻々変化するものであり、前章では光の起こす光化学的作用が発芽時の環境条件の相異により消長することを明らかにしてきた。この他にも種子の後熟が発芽時の光要求性に様々の変化を与えることも知られている²⁷⁾。採集後 6 カ月を経たカゼクサ種子の発芽は、短日性暗期の存在のもとでのみ高い発芽率を示し、連続光下ではいちじるしく抑制される。しかし後熟の進行は種子の生理状態に変化を与え、採集後 12 カ月では長日条件の下でのみ高い発芽率を示すようになる。さらに後熟が進むと、この長日性光

反応の発芽に対する光必要性は、しだいに減少し、14 カ月ではその発芽は浸漬 24 時間後に与えられた短時間の赤色光照射によって完全に誘起されるようになり、タバコ、レタスなどに見られると同様の光反応機作を持つようになる。さらに 16 カ月では、遂にその発芽はまったく光に依存せず暗中、光下の別なく高い発芽率を示し、いわゆる中性種子の発芽形態へと変化する (第 2 表)²⁸⁾。

第 2 表 カゼクサ種子の発芽における後熟と光依存性、あるいは光周性との関係

後 熟 (採集後の経過月数)	光 依 存 性	光周性
0	休 眠	休 眠
6.....	↓	↓.....
	短 日 型*	短日性
12.....	↓	↓.....
	嫌光過程の消失	
	↓	
	長時間照射型	
14	↓	
	要光性の減少	長日性
	↓	
	瞬間照射型	
16.....	↓	↓.....
	光依存性の消失	
	↓	
	不 感 光 型	中 性

* 発芽過程の中に嫌光性過程と好光性過程とを持つものに短日型と名付けた。

従来、暗発芽種子として知られているクロタネソウも、その後熟の不完全な段階においては光発芽性を示し¹⁸⁾、同じく暗発芽種子として知られているイヌビユが、後熟の初期段階ではやはり光発芽性を持つことが明らかにされている。これに反して Gardner は、ピロウドモウズイカの種子の光感性は種子の生存中保持されることなどを示しており、その他の研究からも後熟に伴う種子内部の生理的变化の複雑性が暗示される。

これら様々の変異の原因はまだ不明であるが、後熟の進んだカゼクサの種子が光依存性を消失してゆくにつれ種皮の水分透過性の増大を来すようになるという事実は、これら変異の一面を暗示するものといえよう²⁹⁾。

いずれにしても浸漬温度、および後熟段階の相違

によって光依存性が変化するという事実は、種子の光依存性がある程度遺伝的な要素によって決定されるとはいえ、“光発芽”、“暗発芽”などの名称は、種子固有の名称として用いるべきものではなく、種子のその発芽時の生理的狀態に対して名付けられるべき名称であることを示しているといえる。

後熟と光依存性との複雑な関係を直視している限りにおいて、われわれは、このことに統一的な解釈を与えることは不可能であろう。しかしながら、カゼクサ種子に見られた光依存性の変異の可能性を一般化して考慮するならば、後熟に伴う種子内部の生理的变化を解明することが、同時に“光発芽”、および“暗発芽”の生理的背景を明らかにすることともなるであろう。

一方種子の保存中に後熟に伴う光依存性の変化の原因が生ずるものであるならば、当然種子保存中の乾湿、温度などの諸条件、および硫酸、アルコール、アセトンおよび冷湿 (stratification) などの前処理が同様に発芽時の光依存性に変化を与えることは明らかなことである。

III) Phytochrome の関与

近代発芽生理における光関与の研究は、Flintら^{30~32)}による作用スペクトルの研究を足場とした一連の研究^{22, 33~37)}に始まったといえる。種子の発芽は光発芽種子も、暗発芽種子も、phytochrome^{38~45)}の関与に基づく同一の基礎的光機作により統御されることが明らかにされ、近赤外部 (7350 Å) の発芽抑制作用と、赤色部 (6550 Å) の発芽促進作用とが光発芽種子について確立された。この両波長の光の発芽に与える作用は可逆的であり、赤色光と近赤外光とを交互に与えるとその両作用は、そのつど打消され、最後に与えられた光の処理によって発芽行動が決定されることになる (第3表)。その後この両波長の光を吸収する phytochrome の分離、純化などが行なわれ、漸次その性質が解明されるに至った。この phytochrome それ自体についての研究をさらに押し進めてゆくことは、発芽生理学上重要な、しかも不可欠の問題であることは否めない事実であろう。しかしこのようにして光関与の基礎的機作の概略が明らかにされつつある現在、われわれは次にこの phytochrome によって直接触媒される代謝機構についての研究を進めなければならない。

第3表 エゾギンギンの種子発芽に見られる光可逆性

光 処 理	発 芽 率
R	81.0
R—FR	4.5
R—FR—R	54.5
R—FR—R—FR	3.5
R—FR—R—FR—R	65.0
R—FR—R—FR—R—FR	3.5
R—FR—R—FR—R—FR—R	72.5

R: 赤色光
FR: 近赤外光

この問題に対しての研究は現在皆無に等しいが、この発芽現象において観察された基礎的光機作が、ただ発芽現象ばかりでなしに、花芽形成における光周性反応を始めとする光形態形成過程に共通のものであるという事実は (第4表)、発芽現象を他の形態形成過程との関連の上に理解し得ることを示すものであり、今後の研究に光明を与えたものといえる。

第4表 Phytochrome により支配される光形態形成

$\begin{matrix} & \text{red} & \\ P_{660} & \xrightarrow{\hspace{1cm}} & P_{730} \\ & \text{darkness} & \\ & \text{far-red} & \end{matrix}$	leaf expansion (46-48)
	hypocotyl hook unbending (49)
	chlorophyll formation (50)
	anthocyanin formation (51-53)
	phosphate metabolism (54)
	seed germination (22, 33-37)
	flowering (55-64)
	internode elongation (46, 47, 65, 66)
	mesocotyl elongation (47)
	hypocotyl elongation (47)

IV) 種子発芽における光周性

種子発芽における光周性の研究は、種子と同様の機構を持つ林木の萌芽が花芽形成における光周性と類似の光周反応によって制御されているという事実に基づき、当然種子の発芽にも光周反応が認められるであろうとの予想に始まった^{67, 68)}。時を同じくし

野外種子の発芽が1日の照射時間によりいちじるしく影響を受けることが示され^{69,70)}, 漸次 *Hypericum*²⁰⁾, *Spiraea*²⁰⁾, *Betula*^{68,71)}, *Begonia*⁷²⁾ などは長日条件で, *Nemophila*²³⁾, *Tsuga*⁷³⁾, *Phacelia*⁸⁾, *Eragrostis*^{74,75)} などは短日条件の下でよく発芽することが明らかにされてきた。

今日, 光周現象はただ単に光照射の長短によってのみ理解されるべき問題ではなく, 光周反応における暗期過程がより重要な役割を持っていることが明らかにされてきた^{28,68,74)}. この暗期過程中に与えられた短時間の光照射の影響が, 光周反応の一つの特性として取り扱われるようになり, 長日種子では長い暗期中に照射された短時間の赤色光(光中断)が, その暗期の発芽抑制効果を取除き^{26,70~72)}, 短日種子では暗期の光中断が, 逆に発芽を抑制する^{74,75)}ことが明らかにされた。

従来, 短日性種子についての研究は, ほとんどなされていなかったが, 近年, 藤伊らはカゼクサ種子の発芽過程の中に短日性暗期反応の存在を確め, その生理的背景の幾つかを明らかにした(第1図)^{28,74~78)}. カゼクサ種子の発芽は浸漬後一定期間の暗期とそれに続く光期との存在によってのみ高い発芽率を示

第1図 カゼクサ種子の発芽過程の解析

す. この暗期の発芽促進効果は, 赤色光の光中断によるばかりでなく青色光および近赤外光の光中断によっても打消され^{74,75)}, この赤色光の光中断効果は, phytochrome の消失⁴⁵⁾と, phytochrome により触媒される反応との割合によって説明された⁷⁸⁾. さらにこの暗期反応は, 5-プロモウラシルの処理により特異的に抑制され⁷⁶⁾, 無気的条件下でも速かに進行すること⁷⁷⁾, また, 暗期中に与えられた赤色光による光中断の抑制効果が, カイネチンを始め一連のアデニン誘導体その他(アデニン, アデノシン, AMP, CMP, GMP) により回復されること⁷⁸⁾, など短日性種子の暗期過程に対する生理化学的研究への足場を与える段階にまで研究が進められてきている。

一方, 長日性種子についての研究は, かなり進められており, *Begonia*⁷²⁾ では限界日長を8時間にして1日に8時間以上の光照射が, 少なくとも3日以上与えられなければ発芽せず, 長い暗期の発芽抑制効果は短時間の赤色光による光中断によって取り除かれることが示された。

種子の発芽を問わず, 光形態形成過程においては, 光照射直後の反応が一般に狭温性を示し, 比較的低温に置かれた場合の方が光形態形成過程には有利であることが知られている. 藤伊らはこの光照射後の高温暗期の発芽抑制効果が, その高温暗期中に与えられた短時間の赤色光照射によって打消される^{25,26)}ことを示し, これが, 長日性の暗期反応と同一の機作を持つものであることを結論して, 長日性暗期の一面を明らかにした。

さらに興味ある問題は, 種子発芽において従来イワカバナを始め, 二, 三の種子にのみ特異的な光機作であると考えられていた間歇照射の影響⁷⁹⁾が, 今日では長日種子の光反応に共通な光機作であることが明らかにされたことであり(第2図), 長日性種子の光反応の解析に, 多くの暗示を与えたものといえる^{75,80)}. 後熟に伴ない, 光要求性が消失する場合にもこの間歇照射の最適暗期の長さは変化せずに, 十分な発芽を促がすための照射の回数が減少し, 遂には1回の光照射のみでも十分な発芽率を誘起するようになる²⁸⁾. このことは, 短時間の照射で発芽を完了するものと, 長時間の光照射を必要とする種子との生理的変差を暗示するものであり, 逆に短時間の光照射によって発芽の誘起される種子も, 実はそ

第2図 カゼクサ種子の発芽に及ぼす
間歇照射の影響

照射間隔 (時間)	間歇照射処理	発芽率
1		39.0
3		47.5
6		52.5
9		56.0
12		48.0
18		36.0
24		33.0

の光機作の上から見れば、長日性種子として取扱うべきものであることを示しているといえる²⁸⁾。

V) 種子の光依存性に及ぼす化学物質の影響

種子の光依存性に対して、種皮が重要な役割を示していることは明らかである。したがってこの種皮の性状を変え、水分、およびガスの透過性を増大せしめるような化学物質を与えることにより、種子の発芽時における光依存性の程度を変化させ得ることが十分に考えられる。硫酸、アルコールなどをその代表的なものとしてあげることができるが、これらの化学物質がただ種皮の性状に対してのみ、働きを持つものであるのかどうかは明らかではない。

酸の影響が、同一濃度でも種類によってその作用に差がみられ、光感性種子であるオオアカバナ、ピロウドモウズイカとエゾミゾハギなどで、 $\text{HCl} > \text{HNO}_3 > \text{H}_2\text{SO}_4 > \text{CH}_3\text{COOH} > \text{C}_2\text{H}_4(\text{COOH})_2 > \text{H}_3\text{PO}_4$ の順で暗中発芽を促進し、これが大体シヨ糖転化度と一致すること、また、*Picea* の種子でアルコールに浸すとすぐにカタラーゼ活性の増加を見ることなどは、これらの化学物質が種皮だけに影響するものでないことを暗示している。この他、種々の硝酸塩^{81~83)}、クマリン、チオ尿素⁸³⁾などが光発芽種子の光依存性に変化を与えることも知られている。

この数年来、植物の形態形成を左右するホルモン類として、ジベレリン^{84~86)}とカイニン⁸⁷⁾の二つの化学物質のグループが、光形態形成過程を促進することが明らかにされ^{84, 91, 92)}、ついで高等植物中にも

ジベレリン様物質^{84, 91, 92)}、およびカイニン様物質⁹³⁾が見出されるに至り、これが植物の形態形成ホルモンとして働くものであるとの仮説が立てられるに至った。

光発芽種子の発芽に及ぼすジベレリンの影響も、Lona の研究⁹⁴⁾以来、種々の種子について検討され^{95~103)}、ついで種々の種子中からもジベレリン様物質が見出された¹⁰²⁾。ジベレリンにはある場合には、光発芽種子の暗中発芽を促進させ¹⁰³⁾、また、ある場合には、光の存在の下でのみ効果を示し、長日性種子の発芽に必要な限界日長を減少させる働きがある^{72, 104~106)}。さらに暗発芽種子に対しては、赤色光の発芽抑制効果を打消す働きのあることも示されている¹⁰¹⁾。

種子の光依存性に対するカイニン類の影響についても、ジベレリンにおけると同様のことが観察される。カイネチンも一般には、光の存在下でのみ赤色光と協働的な働きを持ち、種子の光感性を高めるが^{90, 103)}、ある場合には光発芽種子の暗中発芽を促がす場合のあることも知られており¹⁰⁷⁾、さらに短日性種子の暗期中に与えられた赤色光光中断の発芽抑制効果を打消す働きのあることも明らかにされた⁷⁸⁾。

以上の事実は、ただ一元的にジベレリンやカイネチンが光の直接の代役であると考えたり、光反応の機作をこれらホルモン類の増減のレベルで論じようとするということにも、まだ多くの困難のあることを示している。

しかしジベレリンとカイネチンとが、互いに異なった生理的意味を持つことは明らかであり¹⁰⁸⁾、Habber とその共同研究者達によって行なわれた一連の研究^{109~112)}により、ジベレリンは種子発芽の際の細胞の伸長に直接的な影響を与え、その結果として細胞分裂を誘起し、一方カイネチンは、さらに細胞分裂をも積極的に加速する働きを持つことが明らかにされた。

VI) 酸素供給と光依存性および内生的発芽抑制物質の増減

胚が生長し発芽するには、当然そのエネルギーを呼吸に求めなければならない。しかし種子の発芽能力と QO_2 との関係はまだ明らかではなく、発芽能力の大きい種子が必ずしも呼吸が大であるとは限らない²⁹⁾。また、種子が発芽に際して常に有気(酸素)

呼吸に依存するとは限らず、無気呼吸に依存する場合のあることも知られている^{77,113)}。無気呼吸は元来植物にとって特別に異例的なものではなく、むしろ酸素が自由に供給されている条件の下でも行なわれる正常の現象であるともいえよう。エンドウ、トウモロコシ、ヒマワリ、コムギなどでは少なくとも発芽の初期には、呼吸は大部分この無気呼吸の方法で行なわれている¹¹⁴⁾。一般に有気呼吸への依存と、無気呼吸への依存は種皮を通しての酸素の供給が大であるか否かによって決定されるといえる。したがって種皮に傷をつけたり²⁹⁾、除皮¹¹⁵⁾などの手段により酸素透過性を改善するか、あるいは水中に沈めたりして、外部要因としての酸素の分圧を変化させることが、この無気呼吸と有気呼吸への依存の balance を変化させ、種子の発芽能力に変化を与えるものと考えることができる。

種子発芽における光依存性と呼吸に関する研究は皆無に等しく、むしろ光と呼吸とは無関係であるとさえ考えられていた。横浜らは²⁹⁾、後熟が進行し、その発芽に光依存性を失なったカゼクサの種子²⁸⁾を低酸素分圧下におくことにより、再びその種子発芽に光依存性を再現させることのできることを示し(第5表)、また、種皮の穴あけによって光依存性の消失した(光、暗を問わず発芽し得る)種子を水中

に沈めたり、あるいは外部要因としての酸素分圧を低下させたりすることにより、再び種子の発芽に光依存性の生ずることを明らかにした。

彼らは、生長活性と酸素供給量との対比が、種子内部に生じる無氣的、および有氣的代謝の割合を決定し、その割合の変化が種子の光依存性の程度を決定するものであることを示し、さらに無氣的代謝系の進行が大であるときにのみ発芽における光依存性が増大するものであることを推論した。

光発芽種子として知られるチンヤの種皮を除皮すると、光に無関係に発芽するようになるという事実¹¹⁵⁾も、この推論を裏付けるものといえるだろう。

一方、酸素の他の役割として、種子内部に含まれる発芽抑制物質を酸化不活性化し、それにより種子の光依存性を消失せしめるという報告がある^{68,116,117)}。暗発芽種子として知られる *Phacelia* の種子では、光により生成され、光の下でのみ活性を持つ発芽抑制物質が酸化により不活性化され、光の抑制効果を失ない¹¹⁷⁾、*Betula* の種子では果皮に含まれ、胚に光依存性を与えている発芽抑制物質が、酸素により不活性化されることなどが報告されている⁶⁸⁾。

Avena fatua の種子では、種子内部に含まれる発芽抑制物質が、無氣的環境におかれた場合に増量することが示されている¹¹⁸⁾。このことは発芽抑制物質が、無氣的代謝の結果として生成されるものであることを示し、さらに種子が無氣的状態におかれた場合にのみ、その発芽に光の照射が必要であるという事実を考えれば、この生成された発芽抑制物質が、光により不活性化されると考えることも可能であろう。

一方 Ikuma らが、レタスの種子で光により種皮を溶かす酵素が分泌され、ために胚に対する種皮の機械的抑圧が取除かれることを報告しているのも興味ある問題であろう¹¹⁹⁾。

第5表 カゼクサ種子の発芽に及ぼす
酸素の影響

空気と窒素の混合比 空 気 (%)	発 芽 率	
	光	暗
100	84.0	80.0
50	91.0	85.0
25	68.0	17.0
10	11.0	0.0

引 用 文 献

1) Koller, D., Mayer, A. M., Poljakoff-Mayber, A., and Klein, S., Ann. Rev. Plant Physiol. 13:437 (1962). 2) Kinzel, W., Frost and Licht, Neue Tabellen, (Engen Ulmer, Stuttgart, 1926). 3) Kasahara, Y., Agr. and Hort. 15:1815 (1940). 4) Crocker, W., Biological Effects of Radiation II. 791 (1963). 5) Isikawa, S., Jap. Jour. Botany 18:105 (1962). 6) Lehmann, E., Ber. deut. botan. Ges. 27:476 (1909). 7) Meischke, D., Jahrb. Wiss. Botan. 83:359 (1936). 8) Resühr, B., Planta 30:471 (1939). 9) Lehmann, E., Ber.

- deut. bot. Ges. **42**:55 (1924). 10) Roa, L., *Jahrb. wiss. Bot.* **64**:249 (1925). 11) Maier, W., *Jahrb. wiss. Bot.* **77**:321 (1932). 12) Flint, L. H., *Science* **80**:38 (1934). 13) Borthwick, H. A., *Ohio Jour. Sci.* **57**:357 (1957). 14) Isikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **66**:37 (1953). 15) Isikawa, S., and Fujii, T., *Plant and Cell Physiol.* **2**:51 (1961). 16) Isikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **68**:173 (1955). 17) Toole, E. H., Toole, V. K., Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., and Downs, R. J., *Plant Physiol.* **33**: Supplement 23 (1958). 18) Isikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **70**:264 (1957). 19) Isikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **65**:257 (1952). 20) Isikawa, S., and Shimogawara, G., *Jour. Jap. Forest Soc.* **36**:485 (1955). 21) Isikawa, S., and Oohusa, T., *Jour. Jap. Bot.* **37**:374 (1962). 22) Toole, E. H., Toole, V. K., Hendricks, S. B., and Borthwick, H. A., *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* **22**:196 (1957). 23) Wareing, P. F., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals* 73 (Withrow, R. B., publ. No. 55, Amer. Ass. Advanc. Sci., Washington, D. C., 1959). 24) Toole, E. H., Toole, V. K., Borthwick, H. A., and Hendricks, S. B., *Plant Physiol.* **30**:473 (1955). 25) Fujii, T., and Isikawa, S., *Plant and Cell Physiol.* **2**:77 (1961). 26) Fujii, T., and Isikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **74**:414 (1961). 27) Toole, E. H., Hendricks, S. B., and Toole, V. K., *Ann. Rev. Plant Physiol.* **7**:249 (1956). 28) Fujii, T., and Ishikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **75**:296 (1962). 29) Yokohama, Y., and Fujii, T., *Abstracts of Papers Presented at the 5th Symposium of the Japanese Society of Plant Physiologists (Tokyo)* 1 (1964). 30) Flint, L. H., *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* **8**:1 (1936). 31) —, and McAlister, E. D., *Smithsonian Misc. Collec.* **94**:1 (1935). 32) —, and —, *ibid.* **96**:1 (1937). 33) Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., Parker, M. W., Toole, E. H., and Toole, V. K., *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* **38**:929 (1952). 34) Toole, E. H., Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., and Toole, V. K., *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.* **18**:267 (1953). 35) Evenari, M., and Neumann, G., *Bull. Res. Council Israel* **3**:136 (1953). 36) —, —, and Stein, G., *Nature* **172**:452 (1953). 37) Toole, E. H., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals* 89 (Withrow, R. B., Ed., Amer. Ass. Advanc. Sci., Washington, D. C., 1959). 38) Butler, W. L., Norris, H. H., Siegelman, H. W., and Hendricks, S. B., *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* **45**:1703 (1959). 39) Birth, G. S., *Agric. Engineering* **41**:432 (1960). 40) Butler, W. L., Hendricks, S. B., and Siegelman, H. W., *Plant Physiol. (Suppl.)* **35**:xxxii (1960). 41) Hendricks, S. B., *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **25**:245 (1960). 42) Siegelman, H. W., Firer, E. M., Butler, W. L., and Hendricks, S. B., *Plant Physiol. (Suppl.)* **36**:xiii (1961). 43) —, —, —, and —, *ibid.* **37**:xxvii (1962). 44) Bonner, B. A., *ibid.* xxvii (1962). 45) Butler, W. L., Lane, H. C., and Siegelman, H. W., *Plant Physiol.* **38**:314 (1963). 46) Parker, M. W., Hendricks, S. B., Borthwick, H. A., and Went, F. W., *Amer. Jour. Bot.* **36**:194 (1949). 47) Downs, R. J., *Plant Physiol.* **30**:468 (1955). 48) Virgin, H., *Physiol. Plant.* **15**:380 (1962). 49) Withrow, R. B., Klein, W. H., and Elstad, V., *Plant Physiol.* **32**:453 (1957). 50) Virgin, H., *Physiol. Plant.* **14**:439 (1961). 51) Siegelman, H. W., and Hendricks, S. B., *Plant Physiol.* **32**:393 (1957). 52) Downs, R. J., and Siegelman, H. W., *ibid.* **38**:25 (1963). 53) Siegelman, H. W., and Hendricks, S. B., *ibid.* **33**:185 (1958). 54) Surrey, K., and Gordon, S. A., *ibid.* **37**:327 (1962). 55) Bünning, E., and Mohr, H., *Naturwiss.* **42**:212 (1955). 56) Virgin, H., *Bot. Not., Lund* **111**:257 (1958). 57) Liverman, J. L., *Radiat. Res. Suppl.* **2**:133 (1960). 58) Mohr, H., *Proc. 3rd Intern. Congr. Photobiology, Copenhagen*, 44 (1960). 59) —, *Ann. Rev. Plant Physiol.* **13**:465 (1962). 60) Withrow, R. B., Ed., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*, publ. No. 55, Amer. Ass. Advanc. Sci., Washington, D. C. (1959). 61) Parker, M. W., Hendricks, S. B., Borthwick, H. A., and Scully, N. J., *Bot. Gaz.* **108**:1 (1946). 62) Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., and Parker, M. W., *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* **38**:929 (1952). 63) —, —, and —, *Bot. Gaz.* **110**:103 (1948). 64) Parker, M. W., Hendricks, S. B., and Borthwick, H. A., *ibid.* **111**:242 (1950). 65) Goodwin, R. H., and Owens, O. v H., *Bull. Torr. Bot. Club* **75**:18 (1948). 66) Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., and Parker, M. W., *Bot. Gaz.* **113**:95 (1951). 67) Black, M., and Wareing, P. F., *Nature* **174**:705 (1954). 68) —, and —, *Physiol. Plant.* **8**:300 (1955). 69) Isikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **67**:51 (1954). 70) Bünning, E., Chaudrhi, I. I., and Zain ul Abidin, *Ber. deut. bot. Ges.* **68**:41

- (1955). 71) Vaartaja, O., *Can. Jour. Bot.* **34**:377 (1956). 72) Nagao, M., Esashi, Y., Tanaka, T., Kumagai, T., and Fukumoto, S., *Plant and Cell Physiol.* **1**:39 (1959). 73) Stearns, F., and Olson, J., *Amer. Jour. Botany* **45**:53 (1958). 74) Isikawa, S., Fujii, T., and Yokohama, Y., *Bot. Mag. Tokyo* **74**:14 (1961). 75) Fujii, T., *ibid.* **75**:56 (1962). 76) Fujii, T., *Plant and Cell Physiol.* **4**:277 (1963). 77) —, *ibid.* **4**:357 (1963). 78) —, and Suzuki, S., *Abstracts of Papers Presented at the 28th Annual Meeting of the Botanical Society of Japan* 101 (1963). 79) Isikawa, S., *Bot. Mag. Tokyo* **68**:173 (1955). 80) —, and Yokohama, Y., *ibid.* **75**:127 (1962). 81) Steinbauer, G. P., and Frank, P., *Proc. Assoc. Office Seed Analysts* **47**:158 (1957). 82) Lugo, H. L., *Amer. J. Botany* **42**:679 (1955). 83) Ota, T., *Sci. Repts. Fac. Agr. Ibaraki Univ.* **4**:15 (1956). 84) Stowe, B. B., and Yamaki, T., *Ann. Rev. Plant Physiol.* **8**:181 (1957). 85) Brian, P. W., *Biological Reviews* **34**:37 (1959). 86) —, *Journ. Linnean Soc. London, Botany* **56**:237 (1959). 87) Skoog, F., and Miller, C. O., *Symposia Soc. Exptl. Biol.* **11**:118 (1957). 88) Hillman, W. S., *Science* **126**:165 (1957). 89) Kahn, A., Gross, J. A., and Smith, D. E., *Science* **125**:645 (1957). 90) Miller, C. O., *Plant Physiol.* **31**:318 (1956). 91) Phinney, B. O., West, C. A., Ritzel, M., and Neely, P. M., *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* **43**:398 (1957). 92) Radley, M., *Nature* **178**:1070 (1956). 93) Danckwardt-Lillieström, C., *Physiol. Plant.* **10**:794 (1957). 94) Lona, F., *Ateneo parmense* **27**:641 (1956). 95) Ikuma, H., and Thimann, K. V., *Plant Physiol.* **35**:557 (1960). 96) Kahn, A., *ibid.* **33**:115 (1958). 97) —, *ibid.* **35**:333 (1960). 98) —, Gross, J. A., and Smith, D. E., *Science* **125**:645 (1957). 99) Poljakoff-Mayber, A., Evenari, M., and Neumann, G., *Bull. Research Council Israel*, 6D, 99 (1958). 100) Toole, V. K., and Cathey, H. M., *Plant Physiol.* **34** (Suppl.):16 (1959). 101) Rollin, P., *Bull. Soc. franç. physiol. végétale* **5**:24 (1959). 102) Phinney, B. O., and West, C. A., *Ann. Rev. Plant Physiol.* **11**:411 (1960). 103) Ogawara, K., and Ono, K., *Plant and Cell Physiol.* **2**:87 (1961). 104) Bünsow, R., and v Bredow, K., *Naturwiss.* **45**:95 (1958). 105) —, and —, *Biol. Zentr.* **77**:132 (1958). 106) Evenari, M., Neumann, G., Blumenthal-Goldschmidt, S., Mayer, A. M., and Poljakoff-Mayber, A., *Bull. Research Council Israel*, 6D, 56 (1958). 107) Miller, C. O., *Plant Physiol.* **33**:115 (1958). 108) Haber, A. H., and Tolbert, N. E., In *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals* 197 (Withrow, R. B., Ed., publ. No. 55, *Amer. Ass. Advanc. Sci.*, Washington, D. C., 1959). 109) —, and Luippold, M. J., *Intern. J. Radiation Biol.* **1**:317 (1959). 110) —, and —, *Plant Physiol.* **35**:168 (1960). 111) —, and —, *ibid.* **35**:486 (1960). 112) —, and —, *Physiol. Plant.* **13**:298 (1960). 113) Toyoda, K., *Bot. Mag. Tokyo* **76**:41 (1963). 114) Sakamura, T., *Plant Physiology* (Shōkabō, Tokyo, 1943). 115) Evenari, M., and Neumann, G., *Bull. Res. Council Israel* **2** (1952). 116) Wareing, P. E., and Foda, H. A., *Physiol. Plant.* **10**:266 (1957). 117) Rollin, P., *Rev. gén. Botan.* **65**:440 (1958). 118) Black, M., *Can. J. Botany* **37**:393 (1959). 119) Ikuma, H., and Thimann, K. V., *Plant and Cell Physiol.* **4**:169 (1963).

抄 録

窒素化合物の含量に対する β -インドール酢酸と 8-オキシキノリンの作用

P. E. Pilet et A. Belhanafi: Action comparée de l'acide β -indolyl-acétique et de la 8-hydroxyquinoléine sur la teneur en composés azotés des racines. *Physiol. Plantarum* **16**: 828-835 (1963).

8-オキシキノリン (8-HQ) は根の生長を阻害し、またオーキシン酸化系の活性を大きくする。一方、 β -インドール酢酸 (ABIA) のような天然オーキシン類も 8-HQ とは異なった仕方で根の生長を抑制する。著者らは、ABIA と 8-HQ との生化学的相互関係を明らかにする一つのアプローチとして、材料にレンズマメの芽生えの根を使って、窒素化合物—タンパク窒素 (NP) と可溶性窒素 (NS)—の含量に対するこれらの物質の作用を論じている。

ABIA 処理では生重量当たりの NP と NS のレベルは、コントロールに比して高い。8-HQ 処理では、NP レベルは高いが、NS レベルは、低濃度の 8-HQ で、わずかに低い。

根当りについては、ABIA 処理では、NP 量は、

ABIA の濃度が高くなるにつれ、増加し、NS 量は逆に減少する。8-HQ 処理では、 10^{-5} M の 8-HQ で NP 量、NS 量は共に増加し、 10^{-3} M で共に減少する。

このように、窒素化合物の含量に対する作用機構は、ABIA と 8-HQ とでは異なっている。NP と NS の量の変化をタンパクの合成と分解の活性の変化を示す一つの目安とすれば、根当りの含量で示されるように、ABIA 処理では、NS を使ってタンパクの合成が行なわれていることが示唆される。8-HQ 処理では、NS 量と NP 量が同一の増減傾向を示すから、合成と分解が平行しておこっていると考えられる。すなわち、 10^{-5} M 8-HQ では、合成、分解が共にコントロールに比して活発であり、 10^{-3} M 8-HQ では、逆に、共に抑えられている。このことは、低濃度の 8-HQ でオーキシン酸化系の活性が促進され、高濃度で阻害されるという Pilet の観察と矛盾しない。その他、アコニターゼ、ATP-アーゼ、チトクロームオキシダーゼなどに対するキレート剤の作用も、同一観点から、考察することが可能である。

他に、著者らは、ABIA と 8-HQ の処理による NS 量と NP 量の時間的経過についても報告している。
(諸橋征雄)