接ぎ木の親和・不親和性

仁藤伸昌*

起源の異なる2つの植物体をつなぎ合わせて1個体とする接ぎ木は、身近でも見られるが、接ぎ木活着のメカニズムはよくわかっていない。接ぎ木活着過程には、異質細胞の接触、通導組織の分化と連絡、不親和性によって示される異質細胞の拒否など興味深い問題が含まれている。接ぎ木活着の際見られるいくつかの不思議な現象を指摘した。

接ぎ木について

接ぎ木とは、台木と穂木という起源の異なる2つの植物体を接ぎ合せて共生させ、目的とする新しい植物体を作り上げることである。台木は根の部分を担当し、穂木は芽または枝の部分をさし、園芸的には品種として扱われる部分である。接ぎ木された植物体の台木は根から吸収した養水分を穂木に送り、穂木は光合成産物を台木に送り、相互を維持しながら共生している。一般的な接ぎ木では、台木と穂木の2つの植物体の共生であるが、果樹類のような永年作物では新品種を急速に繁殖して栽培するために、高接ぎによる品種更新が行なわれ、3つの植物体の共生ということもある。たとえばリンゴでは、品種となる穂木が“ふじ”，中間台木がかつて栽培に用いられていた“紅玉”，そして台木はもとのマルバカイドウという組み合わせもある。この組み合わせでは、中間台木は幹としての役割をするだけでもとの品種の果実生産はしない。

果樹園芸において、接ぎ木は栄養繁殖の一方法であるが、台木が持つ性質または台木と穂木との相互関係を利用することにより、繁殖に加えて二次的効果を栽培に生かすことができる。わい性台木や強勢台木による樹勢の調節、病害虫抵抗性台木による病害虫の回避、耐乾性、耐湿性、耐寒性台木による環境適応性の改善などがこの例である。

果樹栽培における接ぎ木の歴史は非常に古く、ギリシャ時代の Theophrastus は紀元前 300 年代にすでに果樹類で接ぎ木が行なわれていたことを記載している。中国では 3,000 年前にカンキツ類で接ぎ木が行なわれていたという。わが国での接ぎ木は仏教の伝来に伴ったと推察され、今から約 1,100 年前に八重ザクラの接ぎ木が記録されている。

接ぎ木は繁殖の目的以外にも用いられている。トマト、スイカ、ナス、キュウリなどの果菜類の育苗では病害回避および環境適応性の改善のために接ぎ木が必須の作業となっている。サボテンのヒポタンは、茎全面に緋色を呈するために植物の生育にとって不可欠の葉緑体を欠くので、サンカクチュウに接ぎ木されて生存している。植物生理学の研究では接ぎ木実験は、ageing に関する物質および開花調節物質の存在を証明するための手法として重要な役割を果たしてきている。

接ぎ木は植物の生長と発達過程の一部に組み込まれたものではなく、特定の目的のために人為的に行なわれる手法であり、接ぎ木を植物の発芽、栄養生長、開花、結実および枯死という一連の生活史の中に位置づけることは困難である。すなわち、接ぎ木は園芸の実際栽培面においては一般的に行なわれているが、習熟した技術が必要であるために経験が先行し、接ぎ木に関する基礎的研究は非常に遅れている。

接ぎ木は起源を異にする2つの植物体を接着させ、1個体を作り出す技術であるから、接ぎ木時における両者の細胞の行動、接ぎ木部位における

Grafting Compatibility/Incompatibility of Higher Plants

* Nobumasa NITO, 佐賀大学農学部果樹園芸学研究室

図1■カンキツの茎頂接ぎ木の活着過程（仁藤原図）
 台木：カラタチ，穂木：ウンシュウミカン．矢印は接ぎ木部

通導組織の分化と連絡，接ぎ木完成後の共存関係などの問題が含まれ，生理学および生化学的に非常に興味深い問題を提供している．起源を異にする植物間の相互関係については，花粉と花の雌性器官や，病原菌と植物体との関係に関して活発な研究が進められ，関与する糖タンパク質および phytoxin などの物質の検討や，細胞と植物体が表示自己認識の機能についての考察も行なわれている．それに対し，接ぎ木は植物の栄養体を用いての相互関係を知る上で非常に良い実験モデルを提供しているにもかかわらず，基礎的研究は遅れている．

接ぎ木の活着過程

接ぎ木の完成に要する時間は，草本性植物と木本性植物，植物の age，接ぎ木方法，および接ぎ木時期によって異なるが，接ぎ木の完成に到る組織学的経過はほとんど同じである．すなわち，台木と穂木の接着，接ぎ木面におけるカルス細胞の

形成と増殖，およびカルス中での通導組織の分化と連結である．

図1は，カンキツの茎頂接ぎ木の活着過程を示したものである．双方の形成層を接触させて接ぎ木された台木と穂木からは，まずカルスが発生し，カルスを挟んで双方が密着する（A）．カルスはさらに増殖を続け，接ぎ木部の空隙を埋め，互に入り組み固く抱合する．この段階でカルスの抱合により一応の活着はみられるが，結合も弱くわずかな力で離れる．その後，カルス中に通導組織が分化し（B），台木と穂木との形成層を連結して接ぎ木が完成する（C）．太さが異なる台木と穂木の組み合わせの接ぎ木では接ぎ木活着後接ぎ木部が偏心的生長をし，台木と穂木とが同じ太さになる．図2には接ぎ木活着部の外観を示した．台木の横に切り接ぎされた穂木（A）は接ぎ木完成時には同じ太さになり，台木と穂木とは同一植物体として完成する（B）．しかし，台木と穂木の組み合わせによっては何年か経った後に台木の生長

図 2 ■ 接ぎ木活着部の外観

台木：カラタチ，穂木：*Eremocitrus glauca*

図 3 ■ ウンシュウミカンの台勝ち(A)とブドウの台負け(B)

が穂木の生長を上回る台勝ち(図 3-A)や、穂木が台木の生長を上回る台負け(図 3-B)などの現象も見られる。このような生長をした樹でも果実生産は可能である。

Moore と Walker^(1,2) および Jeffree と Yeo-

図 4 ■ 接ぎ木後の経過時間と穂木に移動した ^{32}P

(庵原, 1966)

man⁽³⁾ は電子顕微鏡により、接ぎ木直後の細胞壁、細胞膜、細胞質、ゴルジ体などの変化を詳細に調査している。Moore は接ぎ木活着過程を 5 段階に分け、1) 切断面で台木と穂木とを区別する necrotic layer の形成、2) 細胞質の活性化によるゴルジ体の集積と台木と穂木の密着、3) 台木と穂木からのカルスの発生と necrotic layer の消失、4) 台木と穂木を連結する維管束系の分化、および 5) 接ぎ木の完成とした。Jeffree と Yeoman は接ぎ木直後の細胞膜が薄くなることに注目し、cell recognition (細胞の自己認識) の系が存在することを示唆している。

接ぎ木活着過程は、定量的にも調査されている。 ^{32}P を吸収させたツバキの台木に intact の穂木を接ぎ木した時の ^{32}P の穂木への移動は、接ぎ木活着の進行と平行関係にある(図 4)。

Moore⁽⁴⁾ はベンケイソウどうしの親和性の高い接ぎ木と、不親和の組み合わせであるベンケイソウ属とナス属の接ぎ木の活着部の物理的強度を比較している(図 5)。親和の組み合わせでは接ぎ木 20 日

図 5 ■ *Sedum/Sedum* (a) と *Sedum/Solanum* (b) の接ぎ木活着過程における接ぎ木部の引っ張り強度 (Moore, 1983)

intact の *Sedum* の茎の強度は $69.9 \pm 9 \text{ g/mm}^2$

後の強度は接ぎ木しなかった intact 茎の強度とほぼ同じになる。不親和の組み合わせで接ぎ木 5 日後に見られるわずかな強度の増加はカルスの抱合や、細胞壁形成のための前駆物質の重合が関係しているようである。しかし、この前駆物質の本体は明らかにされていない。

活着過程における問題点

接ぎ木は起源を異にする台木と穂木を人為的に 1 個体に作り上げるのであるから、活着過程には多くの興味深い問題が含まれている。

第一の問題点は、台木と穂木から発生したカルスが互いに接した時にどのように反応しているかである。接ぎ木直後には、台木と穂木接触面には双方が区別できるような necrotic layer と、デンプン粒の形成が観察されるが、活着の進行に伴い消失する。互いに接し、抱合したカルスの細胞壁は単に接しているだけなのか、細胞壁が溶解してひとつの細胞になっているのかは不明である。

抱合したカルス間の養水分の流通のメカニズムもよくわかっていない。接ぎ木面に可溶性成分だけを透過する膜を挟んでカルスの直接の接触を妨げても、台木からの養水分の供給により、穂木をかなり長時間生存させることはできる。このような状況でも台木と穂木から発生したカルスの中に独自に通導組織が分化することも確認されているが、当然のこととして接ぎ木の完成には到らない。

この段階で最も興味深いことは、両者のカルスが接したり、または混じり合った時に、相互に及ぼす影響である。遺伝的に遠縁の組み合わせの接ぎ木を行なった場合、カルス形成は近縁の組み合わせに比べわずかであり、接ぎ木は完成しない。カルス形成が旺盛な草本性植物の接ぎ木では双方のカルスが接触し、しばらくは生長するが、それ以後の通導組織の分化と連結は起こらない。このような生長と分化の抑制の原因は明らかではないが、台木と穂木の養分要求性の差、台木によって形成される phytotoxin のような毒性物質、細胞の自己認識の機能などがあげられている。

第二の問題点は、通導組織の分化と連絡の機構

である。活着初期に“callus bridge”が形成され、その中通導組織が分化し、台木と穂木とを連結する。通導組織は台木と穂木の双方から形成されたカルス中に分化するが、通導組織分化の引き金となる物質や環境条件は不明である。オーキシンが接ぎ木部における通導組織の分化の主要因となっていることが示されている。穂木から発生したカルスには芽または葉で形成されたオーキシンが移動して通導組織の分化を促進するものと考えられるが、根の部分を担当する台木側から発生したカルス中通導組織を分化させるためのオーキシンがどのようにして供給されるかは明らかでない。今までのところ、接ぎ木活着過程における植物ホルモンの役割に関する研究は非常に少ない。

台木と穂木をつなぐ通導組織はどの細胞から作られたのか、どのようにして連結するのか、さらにどのようにして双方の相互関係を維持できるのかという問題についてはまったく不明である。植物生理学的に重要な問題を含んでいるものと考えられる。

接ぎ木不親和性

不親和性の定義は非常に漠然としている。一般的には接ぎ木後台木と穂木とが完全に活着して 1 個体の植物体となり、正常な生長と結実を長期間維持できるような組み合わせが親和であり、この条件を満たさない組み合わせを不親和としている。親和と不親和との間には明確な境界があるわけではなく、連続的な現象である。不親和性の程度は幅が広く、接ぎ木そのものが不可能であったり、接ぎ木はできるものの接ぎ木後の生長が異常であったり、不親和の兆候は明確に現われるが生長には何ら異常が認められないものなどがある。図 3 で示した台勝ちや台負けは接ぎ木の面からは不親和性を示しているが、実際栽培面からはまったく問題はない。わが国で栽培されているカラタチ台に接いだミカンはほとんどすべての樹が台勝ちを示しているので、極端な言い方をすれば、わが国のカンキツ産業は不親和性の上に成り立っていることになる。果樹のような永年作物では親和と不親和の境界はさらにあいまいで、接ぎ木後数年間は

正常に生長しても、30 年経った後に急に不親和性と認められることすらある。接ぎ木技術の発展や資材の開発などによって、従来接ぎ木が不可能で不親和と見なされていた組み合わせの接ぎ木が可能となり、本質的には親和であるという例もある。

不親和性の原因には遺伝的近縁関係、台木と穂木の養分吸収の差、生長特性の差、不十分なカルス形成、通導組織不分化および有毒物質の発生などがあげられているが、決定的な原因は明らかにされていない。⁷

不親和性が遺伝的に決定されることがある。すなわち、一般に台木と穂木とが植物分類学上近縁であるほど親和性は高い。同種内の接ぎ木で最も親和性が高く、同属異種の組み合わせでは親和性はやや劣り、異属間では特別な組み合わせ以外は親和性がない。科のレベルで異なる組み合わせでは活着すら見られない。例外もあり、カンキツ類 (*Citrus*) やキンカン (*Fortunella*) は属の異なるカラタチ (*Poncirus*) の台木に接ぎ木され、実際栽培が行なわれている。赤いサボテンのヒポタン (*Gymnocalycium*) は異属のサンカクチュウ (*Hylocereus*) に接ぎ木され、店頭を飾っている。

毒性物質の生成による不親和もある。マルメロの台木にナシを接ぎ木すると不親和の兆候を示す。マルメロが生成する prunasin が接ぎ木部を通過してナシの木部に入って分解され、シアン化水素酸となり、穂木の生長を低下させるのである⁽⁵⁾。アーモンド台にモモを接ぎ木した時にも同じ物質により不親和の兆候が現われる⁽⁶⁾。

接ぎ木不親和性は、最終的には通導組織の結合の成否にかかっている。Moore は親和性と不親和性の組み合わせの活着過程を詳細に比較検討し、カルス形成とカルスの抱合までは親和でも不親和の組み合わせでも見られることから、通導組織の形成と連結が親和と不親和を決定するとしている。また彼は、接ぎ木活着過程で通導組織の分化を制御する morphogen という物質を想定し、親和の組み合わせでは多量に生産され、不親和の組み合わせでは生産されないのではないかとしている。また、不親和の組み合わせにおいては phytotoxin の

ような物質が介在していることも予想している。一方、Yeoman らのグループは、接した細胞膜からタンパク質が放出され、compatibility complex という物質を形成し、その後の接ぎ木の完成に強く影響しているとし、接ぎ木の極く初期に細胞の自己認識の機能が存在し、接ぎ木の成否を決定するとしている。

今後の問題点

接ぎ木親和性は、英語では grafting compatibility という。文献検索で grafting と compatibility を key にすると、動物の皮膚移植や骨折の治療に関係するような項目が出てくる。花粉と雌ざいの親和、不親和の研究は活発に行なわれ、糖タンパク質やアミノ酸の関与が明らかにされてきている。それらの研究に比べ、接ぎ木に関しては多くの問題が未解決のまま残されている。園芸分野では普通に用いられる定着した技術であるが、基礎的研究はほとんど行なわれていないのが現状である。細胞の相互関係、組織分化、生長など発生学的にもまた生理学的にも興味深い問題が含まれている。

接ぎ木の研究を進める上での最も大きな障壁は、適当な実験モデルの系がないことである。接ぎ木技術の巧拙が接ぎ木の成否に影響し、研究の再現性を低くしている。特に筆者が扱っている永年性作物の果樹の接ぎ木では接ぎ木技術の訓練から始めなければならない。再現性の高い、扱い易い材料の検討が必要である。接ぎ木の名人が接いだ木は接ぎ木後の生長が早い、接ぎ木の下手な人が接ぐと活着はするが、その後の生長が悪くなかなか開花結実に到らない。

生長点を穂木として用いる茎頂接ぎ木の方法も開発され、接ぎ木の親和性、不親和性の研究に利用されている。接ぎ木の活着過程の初期の反応を再現するために試験管内で誘導したカルスを接ぎ木する方法も試みられている。今後の発展を期待している。

参考文献

文献の逐一の引用はしなかったが、いくつかの key となる文献をあげておいたので参考にされたい。

- 1) R. Moore & D. B. Walker : *Amer. J. Bot.*, 68, 820 (1981).
- 2) R. Moore & D. B. Walker : *Amer. J. Bot.*, 68, 831 (1981).
- 3) C. E. Jeffree & M. M. Yeoman : *New Phytol.*, 93, 491 (1983).
- 4) R. Moore : *Amer. J. Bot.*, 70, 226 (1983).
- 5) A. Gur, R. M. Samish & E. Lifshitz : *Hort. Res.*, 8, 113 (1968).
- 6) A. Gur & A. Blum : *Hort. Res.*, 13, 1 (1973).
- 7) R. Moore : *Ann. Bot.*, 53, 447 (1984).
- 8) R. Moore : *Amer. J. Bot.*, 71, 752 (1984).
- 9) R. Moore : *What's New in Plant Physiology*, 12, 13 (1981).

サイエンティスト ゲーム——成功への道

C.J. シンダーマン／山崎 昶 訳 四六・304頁・2000円

隠れたるベストセラーの翻訳。1990年代に向けてきびしい「科学」の世界で勝ち残るための基本的戦略と教訓を鋭く指摘。

「隠れたるベストセラーと呼ばれるものが、日本にも諸外国にもいろいろありますが、その中でもかなり毛色の変わったものとして諸学会の機関誌や科学畑の雑誌などの書評欄にしばしば取り上げられたものの一つが、サンディフックス臨海実験所長 C.J. シンダーマン教授のものされた本書です……。その昔『パーキンソンの法則』という面白い本の宣伝文句に「部下に読ませられぬ本」とありましたが、本書は逆に「教授や上役には読ませられぬ本」としての性格を持っているようで、これから科学の道に進む若き学徒や転機を迎えた科学者各位のための優れた教訓やガイドラインとなるものが、著者の長年の経験や調査に裏付けられた洒落なエピソードを含む13章にまとめられています。 (「訳者あとがき」より)

プロローグ

第1部 科学戦略家入門

- 1 著述者としての科学者
- 2 演技者としての科学者
- 3 大群衆を前にしての科学者
- 4 コンサートマスターとしての科学者
- 5 プロデューサー・ディレクターとしての科学者
- 6 交渉役としての科学者

第2部 科学の戦略家にとって兼合いの難しい問題

- 7 転機にある科学者——昇進、栄転、脱出

- 8 権力を握る科学者

- 9 惑える科学者——科学における倫理

第3部 科学の戦略家にとって特別に興味のある問題

- 10 科学の世界での女性と男性の役割の評価
- 11 官僚と官僚システムへの対抗策
- 12 外部の権力との付き合い方
- 13 企業の世界との関係

エピローグ

論文「掲載却下」が来たときはどうするか?

学会出版センター

113 東京都文京区本郷6-2-10 電話 03(814)2001 目録呈