

樹木の根の生長と植物ホルモン

今村, 博之

近藤, 民雄

<https://doi.org/10.15017/10848>

出版情報 : 九州大学農学部演習林報告. 61, pp.165-178, 1989-11-15. 九州大学農学部附属演習林
バージョン :
権利関係 :



総 説

樹木の根の生長と植物ホルモン

今 村 博 之・近 藤 民 雄

Effects of Plant Hormones on the Root Growth of Woody Plants

Hiroyuki IMAMURA and Tamio KONDO

抄 録

根で作られる植物ホルモンは道管または仮道管を通る蒸散流にのり、あるいは師部の師管を満す師管液にとけて他の器官に運ばれ、それぞれ特有の生理現象を刺激する。このため根の植物ホルモンは根の生長に限らず、地上部の生長にもつよく関係する。

一般に植物ホルモンの研究は内生ホルモンの実態を究明する方向と、外生ホルモンが示す生理現象を究明する方向との、2つの方向から進められる。ここでは比較的最近の研究成果をとりまとめ、樹木の根の生長生理に、植物ホルモンがどのように関係するか、またその研究の現状はどうか、などの点を明らかにしようと考えた。このため3つに区分し、1) 内生ホルモンでは、あるがままの根における、あるがままの植物ホルモンの生理について、2) 外生ホルモンでは、投与ホルモンが示す生長現象について、3) 内生ホルモンと外生ホルモンでは、両者の生理の相互関係について、それぞれ記述した。

は じ め に

根は植物体を、その位置に固定すると共に生存に必要な水や、ミネラルを積極的に吸収し、これを地上部に送り出している。このような役割のほか、根は見落すことのできない、もう1つの役割をもっている。それは根が植物ホルモンの主要な生合成の場所となり、同時にそこで作られ、あるいは根以外の場所で作られる植物ホルモン、それぞれの生理作用発現の場所ともなっている点である。つまり根はシュートと共に植物ホルモンの主要な供給源であり、またシュートからの植物ホルモンの受け入れ器官ともなっている。根の生長問題で植物ホルモンが注目されるのは、林木の開花問題における植物ホルモンの場合(BONNET-MASIMBERT *et al.*, 1987)と同じように、根の生長に関する数多くの側面に植物ホルモンがふかく関係するからである。

ここでは樹木の根の生長と植物ホルモンとの関係について最近の研究成果のいくつかをとりまとめ、この方面の研究動向の現状の把握に役立てたいと考えた。植物ホルモンの研究は、ある特定の生理現象、たとえば形成層の活動開始といった現象をとり上げる場合、それがどんな植物ホルモンにより引き起こされ、制御されるかを知るために、通常2つの方向から進められる。1つは形成層領域について該当ホルモンを検索し、定量する方向から進められ、もう1つは予想される植物ホルモンを形成層領域に投与し、活動開始の有無

をチェックする方向から進められる。前者のホルモンは形成層領域に内在するので内生ホルモン、後者は外部から形成層領域に投与されるので外生ホルモンと呼ばれる。研究計画が適当であり、実験遂行に誤りがなければ内生ホルモンについての結果と、外生ホルモンからの結果とは当然合致すると予想される。しかし実際には必ずしも合致するとは限らない。とくにこのような傾向がみられるとして定性的に捕捉する場合はともかく、定量的な捕捉の場合には一致を期待することすら難しい。この不一致は基本的には植物ホルモンの生理に関する基礎知見が不十分なせいと考えられる。内生ホルモンについてみれば組織内で、その前駆物質、代謝産物あるいは複合体とどのような平衡状態に置かれているかが不明確であること、外生ホルモンについては組織での取り込み量およびその形態の検証が不十分なこと、などが上げられ、不一致の大きな原因とされる。

また一方では植物ホルモンの生理に関する観察や、知見が集積されていくにつれ、内生ホルモンでは組織での生体内転換が、外生ホルモンではさし穂の発根促進が、それぞれ特有の現象として顕在化されている。

ここでは樹木の根の生長と植物ホルモンとの関係を、1) 内生ホルモン、2) 外生ホルモン、および3) 内生ホルモンと外生ホルモンの3項目に区分し、記述することとした。なお関連の総説があるので併せ参照されたい (TORREY, 1976) (FELDMAN, 1984) (PILET *et al.*, 1987) (ROSS, 1983)。

1. 内生ホルモンについて

前述のように植物体内で生産され、通常その生成部位以外のところに運ばれ、そこで生長を制御するのが内生ホルモン、外部から投与され、生長制御を期待するものが外生ホルモンであり、前者としては天然ホルモンが、後者としては天然および合成ホルモンがそれぞれとり扱われる。

1.1. 存在とその生理作用

1976年頃には内生オーキシンは根の師部を求頂的に移動し、ジベレリンおよびサイトカイニンはそれぞれ根でつくられ、蒸散流と共に移動し、アブシジン酸、エチレンについてはその存在すら不明とされていた (TORREY, 1976)。その後根冠およびその後続組織にアブシジン酸が (PILET *et al.*, 1987a)、正常状態の根に少量のエチレンが (FELDMAN, 1984)、それぞれ確認されたので、現在植物ホルモンと呼ばれるものは、どれも根のなかに確認されている。根の先端も少量のオーキシンをつくるが、それは求基的に移動する傾向が小さい (DAVIES *et al.*, 1976)。また根に見出されるオーキシンの主な供給源はシュートとされ、それは中心柱を通して求頂的に移動するという (COUTTS, 1987)。オーキシンの移動経路としては中心柱を通る求頂的移動を主とし、皮層や表皮など表面に近い細胞層を通る求基的移動を副とする2つの経路があり、求頂的移動は根冠の中心部で求基的移動に切り換えられる (HASENSTEIN *et al.*, 1988)。またその求頂的移動には先端の分裂組織の活性、とくにそのオーキシン合成能がつよく関係するという (FELDMAN, 1981)。オーキシンの存在形態について遊離オーキシンと共に結合型オーキシンが知られ、結合型としては例えばミオイノシトールオーキシンのようなエステル型、あるいはアスパラギン酸オーキシンのよ

うな酸アミド型が知られている (NISSEN *et al.*, 1987). オーキシンの移動阻止剤とされる 3,5-ジヨード-4-ヒドロキシ安息香酸で処理すると根の伸びや、重力屈性反応が減少するから、求頂的に移動するオーキシンが根の生長や、重力屈性に重要な働きをするとされ (BEFFA *et al.*, 1987), また根冠を切除するとかえって生長が促進されることから、根冠で生長抑制物質がつくられ、それが求基的に移動すると予想され、その抑制物質の主体はアブシジン酸とされる。さらに根の生長および重力屈性反応の制御は主として求頂的に移動するオーキシンの伸長域における作用と、根冠でつくられ求基的に移動するアブシジン酸を含む生長抑制物質の作用との相互関係によるとされる (PILET *et al.*, 1981). 内生アブシジン酸の生理作用については根の生長制御のほか、根が経験する土壤中の水ストレスをシュートに伝達する役割および根に休眠期がみられる樹種では、その休眠に係する可能性が、それぞれ指摘されている (PILET *et al.*, 1987a). またアブシジン酸の起源としては葉および根の 2 つが上げられ、根ではイオンの取り込みに関係すると共に、根が水分を失うと急増するという (JOHNSON, 1987). トウモロコシの芽生えについて根の伸びの速さがちがう 1 群が取り上げられ、その伸長域のオーキシンおよびアブシジン酸が定量され、伸びの大小と内生ホルモン・レベルとの間に負の相関がみられる。つまり伸びのよい根にはオーキシンおよびアブシジン酸がともに少ないという (PILET *et al.*, 1987b). オーキシンとアブシジン酸との組織における共存については知られているが (LITTLE *et al.*, 1978), 生理作用が同一の傾向を示す点については知られていない。伸びのよい根に生長抑制物質のアブシジン酸が少ない点は理解しやすいが、生長促進物質のオーキシンが少ない点は理解しにくい。オーキシンもやはり生長抑制作用を示すことがあるだろうか、これらの点については後述する外生ホルモンの二重反応および内生ホルモンと外生ホルモンの項目を、それぞれ参照されたい。

形成層にはいくつかの内生ホルモンが見出され、そのうちサイトカイニン、ジベレリンおよびエチレンの前駆物質とされる ACC (1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸) の主な供給源は根とされる (LITTLE *et al.*, 1987). つぎ木のさい若い台木についだつぎ穂でみられる生長の活性化、いわゆる若返りには根でつくられ、つぎ穂に運び上げられるサイトカイニンおよびジベレリンがふかく関係するとされ、それにも拘わらず木本植物で外生サイトカイニンおよびジベレリンによって顕著な若返りがみられた例はないという (GREENWOOD, 1987). またオーキシンが根の原基形成を刺激することはよく知られているが (TORREY, 1976), 生じた原基の生長はシュートからのオーキシンと根からのサイトカイニンおよびジベレリンとのバランスによるという (COUTTS, 1987). 冬期のサトウカエデの根の内生サイトカイニン量には側根の新生が始まる 1 月に 1 つの大きなピークが、ついで開芽の 4 月にもう 1 つの小さなピークがそれぞれみられ、根の生長に関係するという (D-UMBROFF *et al.*, 1976). 前述のように正常状態の根に少量の内生エチレンがみられ、生成するエチレンが順調に系外に排出される場合には、そのエチレンは根の伸びを促進するが、重厚な粘土層に出会うなど生成エチレンの系外排出がむつかしくなり、そのため高濃度になる場合には根の伸びが抑制されるという (FELDMAN, 1984). また根のエチレンは水ポテンシャルの低下と共に減少し、そこに水の補給があるとエチレン生成が急上昇し、そのさい根の原基の新生および原基の根への生長が急速に進むという (JOHNSON, 1987). 一般に光は根の生長を抑制する。しかしエチレン生合成阻害剤とされるアミノオキシ酢酸、およ

びエチレン作用阻害剤とされる硝酸銀で、それぞれ処理すると光による伸びの抑制が部分的ではあるが、消去されるという (ELIASSON *et al.*, 1988). そうであれば光による生長抑制にエチレンがある程度関係していよう。

1.2. 内生ホルモンに影響する要因

内生ホルモンのレベルは生長の活発さに対応し、あるいは環境要因の変化に対応してかなり変動する。ここでは地上部の生長、切断傷害および各種ストレスなどの諸要因が内生ホルモンに与える影響をみてみたい。

Populus 属とか、*Euphorbia* 属では地表付近を横に走る根の不定芽から root sucker が立ちやすく、これは増殖にも利用される。しかし開花期には root sucker が立ちにくい。この時期は根および不定芽のオーキシシン・レベルがもっとも高く、この高レベルが立ちにくさの主因と考えられた (NISSEN *et al.*, 1987)。摘葉および摘芽すると根から供給される木部汁液中のサイトカイニン濃度が増し、同時に残された葉の老化がおくれる。これは摘葉や、摘芽が根におけるサイトカイニン合成を促進するためとされる (COLBERT *et al.*, 1981)。リンゴについてジベレリンの生合成阻害剤とされるパクロブツラゾルで処理すると、地上部の生長が抑えられ、根の生長が進む。これは同化産物の主な配分方向がパクロブツラゾル処理によりシュートから根に変えられるためという (WANG *et al.*, 1985)。つまり内生ジベレリンは同化産物の配分を根よりもむしろシュートの方に向けているが、ジベレリン合成が阻害されるので根に向け直されるとしている。パクロブツラゾル処理によるモモの根の生長促進の場合には、根の先端部の直径が増し、それは主に皮層柔細胞の大型化によるとされる (WILLIAMSON *et al.*, 1986)。*Quercus* 属の芽生えの主根の先端を切除すると、多数の側根が新生するようになる。切断後の内生オーキシシンおよびサイトカイニン活性をみると、両者とも切断後急増し、最高値に達し、のち減少するので、両ホルモンの急増が側根原基の形成に関係するとされた (CARLSON *et al.*, 1977)。これに関連してトウモロコシの組織培養のさい、やはり根の先端を切除すると側根原基の数が増すが、この場合には内生オーキシシンと原基の数との間に一定の関係がみられないという (GOLAZ *et al.*, 1987)。したがって内生オーキシシン濃度の増加が必ずしも側根原基の新生に直結するとは言えないようである。またエンドウの根の同様な切断実験の結果から、根の先端は内生サイトカイニンを合成し、そのサイトカイニンが側根原基の形成を抑制しており、先端を切除すると内生サイトカイニンの補給が断たれ、抑制が除かれ、側根原基の新生が促進されるともされている (WIGHTMAN *et al.*, 1980)。いずれにしても根の切断により内生ホルモンのレベルが変化し、それが引き金となり、側根原基の形成が誘導されると考えられる。

ミザクラのさし穂の発根の困難な品種と容易な品種とについて、組織培養のさい、それぞれのマイクロシュートを同一培地で co-culture を繰り返すと、困難なものの発根が改善される。これは発根の容易なものからジベレリン様物質が培地を通して困難なものに移行するせいとされ (RANZIT *et al.*, 1988a)、注目される。地中に伸びる根が衝突するなどの物理的ストレスを受けると、内生エチレンが急増し、そのため根が太く、短くなり、側根分岐帯が狭くなるとされ、また flooding などの嫌氣的ストレスを受けると根は短く、しかも根系が直線状となり、皮層内の細胞間隙が増え、このような変化は内生エチレン増大のせいとされている (FELDMAN, 1984)。

1.3. さし穂の内生ホルモンと発根

さし穂の発根がむつかしい場合には、しばしばオーキシン処理による促進が試みられる。この点については次の外生オーキシンの項で後述するが、ここではさし穂の内生オーキシンと発根との関係をみてみたい。

発根の困難なリングの品種と容易な品種とからのさし穂について、それぞれ合成オーキシンを含む6種類のオーキシン処理による発根促進が試みられ、容易な品種からのものではかなり効果があるが、困難なものでは効果が小さく、内生オーキシンが不足のための発根困難とは考えにくいとされた (DELARGY *et al.*, 1979)。照度の低い親木からのさし穂の発根は照度の高い親木からのものよりすぐれているのが一般とされる (HANSEN *et al.*, 1978)。その理由としてさし穂の内生オーキシンが低照度の親木からのものに多いからとされたり、あるいはむしろ内生オーキシンは少ないけれども、最初にてきる不定根が後続する不定根の新生を抑制し、その抑制力が低照度のものは弱いので、新生根の数が増えると考えられている (HANSEN, 1987)。また黄化さし穂の発根はいちじるしくすぐれているが、そのさいにも内生オーキシンは黄化处理により増加せず、発根促進の原因は別に求めねばならないとされる (BASSUK *et al.*, 1987)。インゲンマメの黄化胚軸さし穂についても、内生オーキシンの増加がみられず、発根促進の原因はむしろオーキシン処理に対する組織の感度の向上にあるのではないかとされる (KAWASE *et al.*, 1980)。いずれにしてもさし穂の内生オーキシンのレベルが発根の良否に直結するとは考えにくい。

さし穂の発根が困難な *Populus tremula* と容易な *P. x euramericana* とについて、発根の難易とサイトカイニン活性との関係が検討され、困難なものサイトカイニン活性は容易なものより高く、発根のさい活性はそれぞれ減少するが、その減少の割合は困難なものの方が小さく、しかも発根後の回復も小さいという。このため内生サイトカイニンは発根を抑制し、サイトカイニン・レベルの高いことが発根不良の原因ではないかとされた (OKORO *et al.*, 1978)。 *Populus* 属の雑種でやはり発根困難なもの、容易なものについて、それぞれ株立ちシュートの内生アブシジン酸と発根の難易との関係が検討された。その結果抽出物中のアブシジン酸は発根容易なものに多く、しかも両者について冬期のものの発根が良好で、夏期のものは不良であるが、内生アブシジン酸がやはり冬期のものに多く、夏期に少なくなり、発根の季節性と内生アブシジン酸の消長との間に正の相関が見られるという (BLAKE *et al.*, 1986)。

このような結果からすると、さし穂の発根の難易には内生ホルモンとしてオーキシンはもちろん、サイトカイニンおよびアブシジン酸がそれぞれつよく関係し、これら内生ホルモンの相互のバランスが大きな役割を演じていると考えられ、今後の重要な課題の1つであろう。

2. 外生ホルモンについて

外部から植物ホルモンを投与する目的としては2つが上げられる。1つは前述のように内生ホルモンの生理作用を外生ホルモンについての結果から類推しようとするもので、いわば内生ホルモンのミニチュアとも見做されよう。外生ホルモンからの結果は内生ホルモンの生理作用の推定に有効な場合が多いとしても、ストレートな類推は慎まねばならぬこ

とは前述の通りである。もう1つは現実的な問題としてさし穂の発根促進をねらい、定植後の活着率を高めようとするものである。ここでは前者については外生ホルモンの二重反応とし、後者についてはさし穂のオーキシン処理および組織の感度とし、3項目に分けて述べてみたい。

2.1. 外生ホルモンの二重反応

特定の植物ホルモンで処理するさい、2つあるいはそれ以上の生理的対応がしばしばみられ、この生理的対応を二重反応とか、三重反応とかと呼んでいる。生理的対応のちがいは投与ホルモン濃度のちがいか、処理の生理的段階のちがいかによるとされる。

TORREY は全ての植物ホルモンについて根の生長の促進あるいは抑制を決めるものは処理濃度であること、およびこのような生理的対応は可逆的であり、ホルモン処理を止めると、もとの生長を回復する場合が多いことの2点を強調している (TORREY, 1976)。

さし穂の発根促進に使用されるオーキシンとしては IAA (インドール酢酸)、IBA (インドール酪酸) および NAA (ナフタリン酢酸) がもっとも多く、IAA よりも IBA や、NAA がすぐれる場合が多いという (たとえば SIMPSON, 1986)。Magnolia 属について根の先端を切除し、切口付近にできる不定根と、そこから基部にできる側根とに分けて検討された。切口付近にできる不定根の数は低濃度 IBA 投与の場合には増加するが、高濃度 IBA では減少するとされ、明らかに濃度差による二重反応がみられる。しかし基部にできる側根の数には変化がなく、これは IBA の拡散が切口付近に限定されるためとしている (PERKIN *et al.*, 1987)。モンテレマツの胚軸さし穂 (SMITH *et al.*, 1975) およびスコットマツのさし穂 (STROMQUIST *et al.*, 1980) について、それぞれ IBA 処理のさい、発根促進に最適濃度がみられ、それより低くても、高くても発根率は落ちるとされ、ロジポールマツのさし穂で NAA と IBA との等量混合液で処理する場合にも、やはり最適濃度が知られている (BOWEN, 1975)。オーキシンによる発根促進の二重反応については PILET の説明をみる事ができる (PILET, 1981)。それによると根の内生オーキシンには最適濃度が存在し、内生オーキシン濃度がそれより低いときは低濃度オーキシンが投与されると、内生オーキシン濃度がこの最適濃度に近づくから発根促進がみられ、高濃度オーキシンが投与されると、内生オーキシン濃度が最適濃度を越えるので発根抑制が進むというものである。このほかオーキシンによる抑制について、オーキシンが細胞質内の加水分解酵素を活性化し、そのため柔細胞の1次壁から特定のオリゴサッカリンが遊離し、このオリゴサッカリンが直接的に作用して抑制作用がもたらされるともされている (ALBERSHEIM *et al.*, 1985)。この場合にはオーキシンと生理的対応との間にオリゴサッカリンを介在させて抑制作用を説明しようとしてされている。

Populus 属の雑種のさし穂でアブシジン酸を投与すると、低濃度では発根率が増加し、高濃度で減少するとされ (BLAKE *et al.*, 1986)、シトカトウヒの発根さし穂を溶液栽培し、溶液中にアブシジン酸を投与すると根の伸びが止まり休眠に入るが、そのさい新生根よりも以前からの根が休眠に入りやすく、しかもアブシジン酸投与を止めると生長が回復するという (PHILIPSON *et al.*, 1979)。また外生アブシジン酸は通常根の伸びを抑制するが、低濃度では根の伸びを促進し、その促進への転換濃度は植物の種類によってちがうとされている (PILET *et al.*, 1987a)。

外生サイトカイニンおよびジベレリンについて *Ficus* 属のさし穂の場合をみてみたい (DAVIES *et al.*, 1980). オーキシシンと共存下のサイトカイニンは根の原基形成を抑制し, ジベレリンのオーキシシン共存下の作用は投与時期によってちがいが, 根の原基形成以前の投与では無効だが, 原基形成以後では生長を抑制するという (DAVIES *et al.*, 1980). またジベレリンは一般に不定根の形成を抑制するが, 形成の初期に低濃度として投与すると促進がみられ, それはジベレリンによる若返りと関係があるらしいとされる (ZIMMERMAN *et al.*, 1985). サイトカイニンの二重反応についてはエンドウの根でやはり低濃度促進, 高濃度抑制として観察されている (BOLLMARK *et al.*, 1986).

ダグラスファーの芽生えの根に土壤中のエチレンが所定濃度となるようにエチレン発生剤 (エテホン) を投与すると, 低濃度では側根形成が刺激され, 中程度の濃度では効果がみられず, 高濃度では側根形成が抑制される. このとき新生根の絶乾重量はエチレン濃度が高いほど増し, それと並行して地上部の絶乾重量が減るという (GRAHAM *et al.*, 1981). エチレン濃度が高くなると側根の数が減るにも拘らず絶乾重量が増すのは, 根の肥大生長が一段と進むため, このような肥大生長はエチレンの三重反応の1つとしてよく知られている (アーサー・トラウトン, 1987). Flooding に比較的つよいとされるポンドマツの芽生えの溶液栽培の結果から, 外生エチレンによる根の肥大生長およびそれに伴う組織の割裂は内鞘柔細胞の増加と大型化および細胞間隙の増大のせいとされ, それは内部通気を改善するための形態的適応と見做されている (TOPA *et al.*, 1988).

2.2. さし穂のオーキシシン処理

前述のようにさし穂の発根がむつかしい場合には, オーキシシン処理による促進が試みられる. さし穂の不定根形成は先ず根の原基ができ, ついでこの原基が生長して新根になるという順序で進み, そのさい生ずる原基のすべてが, そのまま新根に生長するとは限らない. 足踏みして原基のままにとどまるもの, ときには姿を消すものもみられる. これは根の原基形成と, 原基の根に向けての生長とが別々の植物ホルモンに関係するためとされる (ROSS *et al.*, 1983). モンテレマツの胚軸さし穂について原基形成の順序は活性中心が先ずみられ, ついで分裂様組織となり, それから原基形成といった3段階で進むとされ, オーキシシンは活性中心の始動と共に, 分裂様組織の出現に関係し, 原基形成以降には無関係とされる. またサイトカイニンについては前述の *Ficus* 属の場合と同じように分裂様組織の形成をつよく抑制し, 分裂様組織ができた後での投与は無効とされ, ジベレリンについては *Ficus* 属の場合とややちがいが分裂様組織の形成中であれば促進するが, その前後の投与では抑制するという (SMITH *et al.*, 1975).

Persea 属の種子から発根促進物質として炭素数 17 の不飽和直鎖化合物 4 種類がとり出された. 不定根形成は成熟細胞の脱分化, 分裂促進, 原基形成の順序で進むとされ, これらの不飽和直鎖化合物は脱分化を促進し, オーキシシンはその後の分裂促進および原基形成を促進するという (RAIV *et al.*, 1986). ミザクラの組織培養で得られるマイクロシュートの発根のさい, 不定根形成は根のイニシャル形成, 原基形成および新根の出現の3段階に分けられ, オーキシシンはイニシャル形成には必要だが, 原基分化および新根の出現には無関係か, もしくは抑制的とされた (RANZIT *et al.* 1988b). さし穂のオーキシシン処理のさい, 処理時間が長引くと発根数が減るとされ (ELIASSON, 1981), とくに組織培養時のマイクロ

シュートの発根ではオーキシン処理を短時間で打ち切り、そのあとオーキシンを含まない培地に移している（たとえば QI-GUANG *et al.*, 1986）。このような結果からするとオーキシン処理は原基形成以前の生理的段階を刺激することが主体であり、原基形成以後の生理的段階については無関係か、もしくは抑制的に作用するといえよう。オーキシン処理の主体が原基形成以前の生理的段階の刺激にあるとして、その具体的な内容に触れてみたい。スモモの緑枝さし穂について IBA 処理と放射性同化産物のさし穂の基部への移動との関係が検討された（BREEN *et al.*, 1973）。基部にカルスができ始めるまでは無処理のものと同じで、カルスができ始めると処理さし穂の基部への同化産物の移動が顕著となり、同時に基部のデンプンの消失が進むという。インゲンマメのさし穂でもオーキシン処理のさい同化産物の基部への移動が認められ、同時に原基形成によるこの移動同化産物の消費が認められている（ALTMAN *et al.*, 1975）。このようにみえてくるとさし穂の基部への同化産物の移動と消費との同時促進がオーキシン処理の具体的内容といえよう。

Pistacia 属の成熟木からのさし穂は発根しにくく、IBA の投与量を多くしなければならぬ。発根しにくい原因を知ろうとして、さし穂から抽出されるオーキシン酸化酵素およびポリフェノール酸化酵素、それぞれの活性が検討された。老齡の発根しにくい親木からのさし穂ほどオーキシン酸化酵素の活性がたよよく、同時にポリフェノール酸化酵素の活性は弱く、このような酵素活性の変化が内生オーキシンの減少をもたらす、それが発根困難の原因らしいとされた。このとき IBA 処理するとポリフェノール酸化酵素の活性は変わらないが、オーキシン酸化酵素の活性は一時的に低下し、これが IBA 処理の内容らしいとされた（AL BARAZI *et al.*, 1984）。またミザクラ（RANZIT *et al.*, 1988b）、ブドウ（MATO *et al.*, 1988）およびクリ（MATO *et al.*, 1986）について、それぞれの組織培養で得られるマイクロシュートの IBA 処理のさい、ミザクラ、ブドウの場合にはペルオキシダーゼ活性の減少が、クリの場合にはオーキシン酸化酵素の活性低下が、それぞれ認められた。オーキシン酸化酵素の実体はある種のペルオキシダーゼとされている（勝見ら, 1983）。したがってオーキシン処理すると、オーキシン酸化酵素を含むペルオキシダーゼ活性が低下し、それが内生オーキシンの高レベルの維持に役立ち、ひいては発根促進をもたらすと理解される。このような酵素活性の変化がオーキシン処理のもう 1 つの具体的内容といえよう。

2.3. 組織のホルモンに対する感度

前述のようにさし穂の発根の良否は内生オーキシン・レベルの高低とかならずしも直結しない。オーキシンのほか内生サイトカイニンおよびアブシジン酸にそれぞれつよく規制され、これら内生ホルモンの相互バランスが大きなウエイトを持つと考えられる。それでは内生ホルモンの相互バランスに注目すれば、それで充分であろうか。そうとは考えにくい。

黄化さし穂の発根はすぐれているが、この発根のよさは内生オーキシンの増大によるよりも、むしろさし穂のオーキシンに対する感度の向上のせいらしいとされた（KAWASE *et al.*, 1980）。組織のオーキシンに対する感度はさし穂をとる時期につよく影響される。スコットマツの胚軸さし穂の発根は晩秋から初春にかけてとるものがすぐれ、夏のものが劣る。IBA 処理すると晩秋から初春のものでは著しく向上するが、夏のものは低いままであり、これはさし穂の感度に季節による差があるためとされた（HANSEN *et al.*, 1982）。つ

まりさし穂の発根は内生あるいは外生それぞれのホルモンのバランスと共に、組織の感度にも関係するものと考えられる。それではホルモンに対する組織の感度とは具体的にどのような内容のものであろうか、外生オーキシンについてみてみたい。

植物ホルモンは細胞内のレセプターに1度受けとめられ、それから作用すると仮定されている (LAVENDER *et al.*, 1987)。そうであればレセプターと植物ホルモンとの間の親和性の大小が当該ホルモンの生理作用の強弱につよく関係することとなり、生じた植物ホルモン・レセプター複合体のレベルの高低が感度の目安と見做されよう (たとえば BROCK *et al.*, 1988)。ムングマメのさし穂の不定根形成のさいにみられるインドール・アセチルアスパラギン酸は、その不定根形成時の挙動からして、このような植物ホルモン・レセプター複合体の1例と考えられ、その組織での消長が感度の経過を示すものとされる (NORCINI *et al.*, 1988)。前述のようにオーキシン処理により発根が促進されるさいオーキシン単独で処理するよりも、たとえばカテコールのようなフェノール類を併用すると発根がしばしば改善される。この場合併用するフェノール類を発根コファクター、併用による発根促進の大きさをコファクター活性と、それぞれ呼んでいる (BASSUK *et al.*, 1981) (HACKETT, 1970)。組織に発根コファクターが予め含まれる場合には、そのコファクター活性の強弱に応じて発根が促進されるから、この場合にはコファクター活性の強弱がそのまま感度の高低と見做されることになる。リンゴの熟枝さし穂の発根には季節性がみられ、一方さし穂の木部汁液について測定されるコファクター活性にやはり季節性がみられ、発根の季節性とコファクター活性のそれとはよく対応するという (BASSUK *et al.*, 1981)。この場合には明らかに木部汁液のコファクター活性がそのまま組織の感度の具体的指標と見做されよう。しかしミザクラおよび *Pistacia* 属のさし穂の発根と樹皮の抽出物について測定されるコファクター活性との関係が検討され、ミザクラでは必ずしも対応しないとされる (AL BARAZI, 1985)。感度とコファクター活性との関係についてなお検討を必要としよう。

3. 内生ホルモンと外生ホルモン

さきに内生ホルモンについての結果と、外生ホルモンからの結果とは必ずしも合致しないとした。この点についていまま少し踏み込んでみたい。前述のようにクリのミクロシュートの発根のさい、オーキシン処理すると、オーキシン酸化酵素の活性が抑えられ、同時にオーキシン・プロテクターが増大し、結果として内生オーキシンの高レベルが維持されたとした (MATO *et al.*, 1986)。また *Pistacia* 属のさし穂のオーキシン処理でもオーキシン酸化酵素活性の一時的低下が見られ (AL BARAZI *et al.*, 1984)、やはり高い内生オーキシン・レベルが示唆されている。いずれも外生オーキシンにより、内生オーキシンの高レベルが維持され、それが発根の促進につながるとするもので、いわば外生オーキシンと内生オーキシンとが正の相関をもつと見做されよう。しかし一方では前述のように内生オーキシンの高レベルが必ずしも発根につながるとはいえない。前述の通りリンゴのさし穂の発根困難は内生オーキシン不足とは関係なしとされ (DELARGY *et al.*, 1979)、トウモロコシの根で側根原基の数と内生オーキシン量との相関も認められず (GOLAZ *et al.*, 1987)、またヤナギのさし穂について発根の直前に、かえって内生オーキシンが減少するとされている (斎藤ら, 1960)。このような結果からすると外生オーキシンによる処理がストレイトに

内生オーキシンのレベルに影響を与え、それが発根に直接反映しているとは考えにくい。つまり外生オーキシンの処理効果は処理後組織内で進む、いくつかの生理的対応を経たのち始めて内生オーキシン・レベルに影響を与え、その2次的結果として発根促進がみられるものと理解される。そうであれば中間の生理的過程がちがう場合には、同じ外生ホルモン処理でも内生ホルモン・レベルに差がみられてもよいように思われる。実際にもつぎのような例が知られている。ACCからエチレンが生ずるさい、 Ca^{2+} が投与されるとエチレン発生が抑制される。リングの果実の柔組織には内生ACCが含まれており、投与される Ca^{2+} 濃度が高い場合には内生ACCおよび外生ACCともに発生エチレンは減少する。しかし濃度が低い場合には外生ACCでは減少するが、内生ACCではかえって増加し、これはACC複合体から遊離ACCへの生体内転換が進むためとされている(CHEVERRY *et al.*, 1988)。

リングで発根のよい品種と、そうでない品種とについて、組織培養のさいマイクロシュートの発根時の内生オーキシンと外生オーキシンの関係が検討された(WELANDER *et al.*, 1987)。発根のよい品種のマイクロシュートの内生オーキシンはもっとも少なく、適当な発根に必要な外生オーキシン量はもっとも多いという。この場合の内生オーキシンは発根を抑制すると予想され、これは原基形成の段階よりも、むしろ原基の根への生長の段階に内生オーキシンがつよく関係し、そのための発根抑制と理解される。外生オーキシンでは発根促進がみられているから、内生オーキシンの発根抑制作用とは対照的である。この場合には外生オーキシンが主として原基形成を、内生オーキシンが主として原基の根への生長を、それぞれ促進したものと考えられる。

内生オーキシンと根の生長との間の負の相関については、すでにトウモロコシの芽生えで認められているが(PILET *et al.*, 1987b)、この場合にも内生ホルモンと外生ホルモンとの根の生長に及ぼす影響が比較されている。根の伸びの速度とホルモン濃度との関係について、両者は定性的にはよく似ているが、定量的には差がみられ、内生ホルモンでは直線関係が、外生ホルモンでは曲線関係が、それぞれ認められ、しかも内生ホルモンによる伸びの速度が外生ホルモンによるものより、かなり小さいとされている。内生ホルモンと外生ホルモンとの関係については、ひきつづき多くの検討が必要であろう。

4. 結 び

根の生長について植物ホルモンが関係するところは決して少なくない。不定根形成についてみれば根のイニシャルの出現、原基形成、原基から根への生長と、それぞれの段階に特定の内生ホルモン、あるいはその組み合わせが、それぞれ関係し合っている。多くの努力にも拘らず内生ホルモンと、その生理的対応との関係が明確にされたものは極めて少ない。新しい分析技術の進歩と、オリゴサッカリンなど新分野の開拓と相まって1段の進歩がつよく期待される。

なお個々の樹種名について属名、common nameの和名、および果樹では園芸用語など、それぞれ便宜的に使用した点をお断わりしたい。

引用文献

- AL BARAZI, Z. and SCHWABE, W. W. (1984): The possible involvement of polyphenoloxidase and the auxin-oxidase system in root formation and development in cuttings of *Pistacia vera*. J. Hort. Sci. **59**: 453~461
- AL BARAZI, Z. and SCHWABE, W. W. (1985): Studies on possible internal factors involved in determining ease of rooting in cuttings of *Pistacia vera* and *Prunus avium*. J. Hort. Sci. **60**: 349~445
- ALBERSHEIM, P. and DAVILL, A. G. (1985): Oligosaccharins. Sci. Amer. **253**(3): 44~50
- ALTMAN, A. and WAREING, P. F. (1975): The effect of IAA on sugar accumulation and basipetal transport of ¹⁴C-labelled assimilates in relation to root formation in *Phaseolus vulgaris* cuttings. Physiol. Plant. **33**: 32~38
- アーサー・トラウトン著, 広田秀憲訳 (1987): 作物の根. 学会出版センター, 東京: 146
- BASSUK, N. L. and HOWARD, B. H. (1981): A positive correlation between endogenous root-inducing cofactor activity in vacuum-extracted sap and seasonal changes in rooting of M. 26 winter apple cuttings. J. Hort. Sci. **56**: 301~312
- BASSUK, N. L., HUNTER, L. D. and HOWARD, B. H. (1981): The apparent involvement of polyphenol oxidase and phloridin in the production of apple rooting cofactors. J. Hort. Sci. **56**: 313~322
- BASSUK, N. L. and MAYNARD, B. (1987): Stockplant etiolation. HortSci. **22**: 749~751
- BEFFA, M., MARTIN, H. D. and PILET, P. E. (1987): A comparison between 3, 5-diiodo-4-hydroxybenzoic acid and 2, 3, 5-triiodobenzoic acid. I. Effects on growth and gravireaction of maize roots. Physiol. Plant. **71**: 30~36
- BLAKE, T. J. and ATKINSON, S. M. (1986): The physiological role of ABA in the rooting of poplar and aspen stump sprouts. Physiol. Plant. **67**: 638~643
- BOLLMARK, M. and ELIASSON, L. (1986): Effect of exogenous cytokinins on root formation in pea cuttings. Physiol. Plant. **68**: 662~666
- BONNET-MASIMBERT, M. and ZAERR, J. B. (1987): The role of plant growth regulators in promotion of flowering. Plant Growth Regulation **6**: 13~35
- BOWEN, M. R., HOWARTH, J. and LONGMAN, K. A. (1975): Effect of auxins and other factors on the rooting of *Pinus contorta* cuttings. Ann. Bot. **39**: 647~656
- BROCK, T. G. and KAUFMAN, P. B. (1988): Altered growth response to exogenous auxin and gibberellic acid by gravistimulation in pulvini of *Avena sativa*. Plant Physiol. **87**: 130~133
- CARLON, W. C. and LARSON, M. H. (1977): Changes in auxin and cytokinin activity in roots of red oak seedlings during lateral root formation. Physiol. Plant. **41**: 162~166
- CHEVERRY, J. L., POULIQUEN, J., LE GUYADER, H. and MARCELLIN, P. (1988): Calcium regulation of exogenous and endogenous ACC bioconversion to ethylene. Physiol. Plant. **74**: 53~57
- COLBERT, K. A. and BEVER, J. E. (1981): Effect of disbudding on root cytokinin export and leaf senescence to tomato and tobacco. J. exp. Bot. **32**: 121~127
- COUTTS, M. P. (1987): Developmental processes in tree root systems. Can. J. For. Res **17**: 761~767
- DAVIES, P. J., DORO, J. A. and TARBOX, A. W. (1976): The movement and physiological effect of IAA following point applications to root tips of *Zea mays*. Physiol. Plant. **36**: 333~337
- DAVIES, F. T. and JOINER, J. N. (1980): Growth regulator effects on adventitious root formation

- in leaf cuttings of juvenile and mature *Ficus pumila*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **105** : 91~95
- DELAGY, J. A. and WRIGHT, C. E. (1979) : Root formation in cuttings of apple in relation to auxin application and to etiolation. New Phytol. **82** : 341~347
- DUMBROFF, E. B. and BROWN, D. C. W. (1976) : Cytokinin and inhibition activity in roots and stems of sugar maple seedlings through the dormant season. Can. J. Bot. **54** : 191~197
- ELIASSON, L. (1981) : Factors affecting the inhibitory effect of IAA on root formation in pea cuttings. Physiol. Plant. **51** : 23~26
- ELIASSON, L. and BOLLMARK, M. (1988) : Ethylene as a possible mediator of light-induced inhibition of root growth. Physiol. Plant. **72** : 605~609
- FELDMAN, L. J. (1981) : Effect of auxin on acropetal auxin transport in roots of corn. Plant Physiol. **67** : 278~281
- FELDMAN, L. J. (1984) : Regulation of root development. Ann. Rev. Plant Physiol. **35** : 223~242
- GOLAZ, F. and PILET, P. E. (1987) : Root primordia and endogenous auxin in maize roots cultured *in vitro*. Physiol. Plant. **70** : 389~393
- GRAHAM, J. H. and LINDERMAN, R. G. (1981) : Effect of ethylene on root growth, ectomycorrhiza formation and *Fusarium* infection of Douglas-fir. Can. J. Bot. **59** : 149~151
- GREENWOOD, M. S. (1987) : Rejuvenation of forest trees. Plant Growth Regulation. **6** : 1~12
- HACKETT, W. P. (1970) : The influence of auxin, catechol and methanolic tissue extracts on root initiation in aseptically cultured shoot apices of the juvenile and adult forms of *Hedera helix*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **95** : 398~402
- HANSEN, J. (1987) : Stockplant lighting and adventitious root formation. HortSci. **22** : 746~749
- HANSEN, J. and ERNSTSEN, A. (1982) : Seasonal Changes in adventitious root formation in hypocotyl cuttings of *Pinus sylvestris* : Influence of photoperiod during stockplant growth and of IBA treatment of cuttings. Physiol. Plant. **54** : 99~106
- HANSEN, J., STRONQUIST, L. H. and ERICSSON, A. (1978) : Influence of the irradiance on carbohydrate content and rooting of cuttings of pine seedlings. Plant Physiol. **61** : 975~979
- HASENSTEIN, K. H. and EVANS, M. L. (1988) : Effects of cations on hormone transport in primary roots of *Zea mays*. Plant Physiol. **86** : 890~894
- JOHNSON, J. D. (1987) : Stress physiology of forest trees: the role of plant growth regulators. Plant Growth Regulation **6** : 193~215
- 勝見充行, 増田芳雄篇 (1983) : 実験生物学講座 (15) 植物生理学 (1), 丸善, 東京, 312
- KAWASE, M. and MATSUI, H. (1980) : Role of auxin in root primordium formation in etiolated bean stems. J. Amer. Soc. Hort. Sci. **105** : 898~902
- LAVENDER, D. P. and SLIM, S. N. (1987) : The role of plant growth regulators in dormancy in forest trees. Plant Growth Regulation **6** : 171~191
- LITTLE, C. H. A., HEALD, J. K. and BROWNING, G. (1978) : Identification of IAA and ABA in the cambial regions of *Picea sitchensis* by combined chromatography-mass spectrometry. Planta **139** : 133~138
- LITTLE, C. H. A. and SAVIDGE, R. A. (1987) : The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. Plant Growth Regulation. **6** : 137~169
- MATO, M. C., RUA, M. L. and FERRO, E. (1988) : Changes in level of peroxidases and phenolics during root formation in *Vitis* cultured *in vitro*. Physiol. Plant. **72** : 84~88
- MATO, M. C. and VIEITEZ, A. M. (1986) : Changes in auxin protectors and IAA oxidases during the rooting of chestnut shoots *in vitro*. Physiol. Plant. **66** : 491~494

- NISSEN, S. J. and FOLEY, M. E. (1987): *Euphorbia escula* L. root and root bud IAA levels at three phenologic stages. *Plant Physiol.* **84**: 287~290
- NORCINI, J. G. and HENSEN, C. W. (1988): Changes in the level of [¹⁴C]-IAA and [¹⁴C]-IAA acetylaspargic acid during root formation in mung bean cuttings. *Plant Physiol.* **86**: 1236~1239
- OKORO, O. O. and GRACE, J. (1978): The physiology of rooting *Populus* cuttings. II. Cytokinin activity in leafless hardwood cuttings. *Physiol. Plant.* **44**: 167~170
- PERKINS, L. M. and KLING, G. J. (1987): Root regeneration in *Magnolia* x *Soulangiana* and *M. X' Betty'* in response to auxin applications. *HortSci.* **22**: 889~891
- PHILIPSON, J. J. and COUTTS, M. P. (1979): The induction of root dormancy in *Picea sitchensis* by abscisic acid. *J. exp. Bot.* **30**: 371~380
- PILET, P. E. and BARLOW, P. W. (1987a): The role of ABA in root growth and gravireaction: a critical review. *Plant Growth Regulation* **6**: 217~265
- PILET, P. E. and ELLIOTT, M. C. (1981): Some aspects of the control of root growth and georeaction: the involvement of IAA and ABA. *Plant Physiol.* **67**: 1047~1050
- PILET, P. E. and SAUGY, M. (1987b): Effect of root growth of endogenous and applied IAA and ABA. *Plant Physiol.* **83**: 33~38
- QI-GUANG, Y., READ, P. E., FELDMAN, C. D. and HOSIER, M. A. (1986): Effect of cytokinin, IBA and rooting regime on Chinese chestnut *in vitro*. *HortSci.* **21**: 133~134
- RAIV, M., BECKER, D. and SAHALI, Y. (1986): The chemical identification of root promoters extracted from avocado tissues. *Plant Growth Regulation* **4**: 371~374
- RANZIT, M. and KESTER, D. E. (1988a): Micropropagation of cherry rootstocks II. Invigoration and enhanced rooting of '46-1 Mazzard' by co-culture with 'Colt'. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **113**: 150~154
- RANZIT, M., KESTER, D. E. and POLITO, V. S. (1988b): Micropropagation of cherry rootstocks III. Correlations between anatomical and physiological parameters and root initiation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **113**: 155~159
- ROSS, S. D., PHARIS, R. P. and BINDER, W. D. (1983): Growth regulators and conifers: their physiology and potential uses in forestry, in 'Plant Growth Regulating Chemicals'. Vol. II (NICHEL, L. G. ed.) CRC Press. Boca Raton: 35~78
- 斉藤雄一・小笠原隆三 (1960). ヤナギのさし木の発根と生長物質の消長について, 日林誌 **42**: 331~334
- SIMPSON, D. G. (1986): Auxin stimulates lateral root formation of container-grown interior Douglas-fir seedlings. *Can. J. For. Res.* **16**: 1135~1139
- SMITH, D. R. and THORPE, T. A. (1975): Root initiation in cuttings of *Pinus radiata* seedlings II. Growth regulation interactions. *J. exp. Bot.* **26**: 193~202
- STROMQUIST, L. and HANSEN, J. (1980): Effect of auxin and irradiance on the rooting of *Pinus sylvestris*. *Physiol. Plant.* **49**: 346~350
- TOPA, M. A. and MCLEOD, K. W. (1988): Promotion of aerenchyma formation in *Pinus serotina* seedlings by ethylene. *Can. J. For. Res.* **18**: 276~280
- TORREY, J. G. (1976): Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **27**: 435~459
- TREVAWAS, A. (1981): How do plant growth substances work? *Plant, Cell and Environment* **4**: 203~228
- WANG, S. Y., BYUN, J. K. and STEFFENS, G. L. (1985): Controlling plant growth via the gibberel-

- lin biosynthesis system. II. Biochemical and physiological alterations in apple seedlings. *Physiol. Plant.* **63** : 169~175
- WELANDER, M. and SNYGG, J. O. (1987) : Effect of applied and endogenous auxin on callus and root formation of *in vitro* shoots of the apple rootstocks M26 and A2. *Ann. Bot.* **59** : 439~443
- WIGHTMAN, F., SCHNEIDER, E. A. and THIMAN, K. V. (1980) : Hormonal factors controlling the initiation and development of lateral roots. II. Effect of exogenous growth factors on lateral root formation in pea roots. *Physiol. Plant.* **49** : 304~314
- WILLIAMSON, J. G., COSTON, D. C. and GRIMES, L. W. (1986) : Growth responses of peach roots and shoots to soil and foliar-applied paclobutrazol. *HortSci.* **21** : 1001~1003
- ZIMMERMAN, R. H., HACKETT, W. P. and PHARIS, R. P. (1985) : Hormonal aspects of phase change and precocious flowering, in 'Encyclopedia of plant physiology' Vol. II. (PHARIS, R. P. and REID, D. M., ed.). Springer Verlag, Berlin : 80~112

Summary

Phytohormones biosynthesized in roots of vascular plants are transported to other organs with the transpiration streams through vessels or tracheides, or with the sap ascent in sieve tubes, and then they show their characteristic actions to plant growth. Therefore, the phytohormones produced in roots strongly affect the growth of aerial parts as well as that of roots.

The study of phytohormones generally is carried out in the two lines ; one is the investigation of the actual conditions of endogenous hormones, and the other is the investigation of the physiological reactions induced by exogenous hormones.

In this paper, relatively recent studies are summarized and discussed to clarify the phytohormone effects on the growth and vital functions of tree roots. This paper is divided into three sections and the topics as follows are described ; 1) The physiology of endogenous hormones in roots under native or intact conditions. 2) The physiological phenomena induced by administrations of exogenous hormones. 3) The physiological interactions induced by both endo- and exo-genous hormones.