

新梢伸長の制御 — 生理活性物質による頂芽優勢の制御 —

独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構本部
総合企画調整部 企画調整室 主任研究員 伊東明子

1. 頂芽優勢とは

頂芽優勢とは、相関抑制 (correlative inhibition: 植物体の一部の器官や組織の成長が、他の部分の成長と関連して抑制される現象) の一種で、植物に頂芽と側芽(「腋芽」とも言う)が存在する場合、頂芽は旺盛に生育するが、側芽は成長が抑制されて「休眠」する現象を言う。側芽の休眠は、頂芽を取り除く(摘心)と解除される。また、頂芽がついていても、その成長が環境の変化や分裂組織の老化などによって停止すると、側芽は成長を開始する。

2. 頂芽優勢を制御する植物ホルモン

頂芽優勢を制御する植物ホルモンについては、一年生植物について多く研究されている。頂芽を取り除くと側芽が成長するが、その切り口にオーキシンを塗布すると頂芽があっても側芽の成長が抑えられる。一方、植物の側芽に直接サイトカイニンを塗布すると、頂芽があってもその側芽が伸長する。そこで、頂芽優勢はオーキシンとサイトカイニンのバランスで決定され、オーキシンを多量に産出している頂芽がなくなるとサイトカイニンの量が相対的に多くなり、その結果頂芽優勢が打破されると考えられている。このことは、一年生植物の突然変異体の解析からも裏付けられる。例えば、オーキシンに対する反応性が高い *axr3* 突然変異体では、頂芽

優勢が強まり分枝が減少するが、逆に、オーキシンに対する反応性が失われた *axr1* 突然変異体は頂芽優勢が弱まり分子が増える(Leyser, 1997)。一方、サイトカイニンを多量に生産する *amp1* は多くの分枝が発生する(Chaudhury et al., 1993)。また、オーキシン生合成を過剰にした組換え体 (*iaaH*, *iaaM*) では分枝が減少し(Sitbon et al., 1992)、逆にサイトカイニン生合成を過剰にした組換え体 (*ipt*) では分枝が増加する(Medford et al., 1989)。

一方、*Lupinus angustifolius* の側芽において、植物ホルモン(オーキシン、サイトカイニン、アブシジン酸)含量と伸長速度を比較すると、伸長速度はそれぞれ単独の植物ホルモン濃度とより、サイトカイニン/オーキシン比と高く相関した(Emery et al., 1998)。また、オーキシン生合成が過剰の組換え体とサイトカイニン生合成が過剰の組換え体をかけ合わせ、両方の産出が過剰の個体を作出すると、頂芽優勢は両親の中間となった(Klee and Estelle, 1991)。これらの結果は、頂芽優勢の制御にはオーキシンやサイトカイニン単独の濃度よりもその比が重要であることを示している。

頂芽優勢の制御に重要と考えられているこれら2種の植物ホルモンであるが、サイトカイニンの生合成がオーキシンによって制御されていることを示す実験成果が最近提示された。森ら

(2007)のグループにより、エンドウマメ茎組織から摘心によって発現が誘導される遺伝子群が単離されたが、その中にはサイトカイニン生合成の鍵酵素であるイソペンテニル基転移酵素をコードする遺伝子が含まれていた。さらに、この遺伝子の発現は、オーキシン含量の低下によって誘導された。つまり、頂芽の切除により茎内のオーキシン含量が減少すると、この減少に応答して茎でのサイトカイニンが増加し、側芽に運搬されて芽の伸長を誘導する、というスキームが考えられる。頂芽切除後に側芽に供給されるサイトカイニンは、その芽の近傍の茎で生合成されており、その芽の成長開始に深く関わっているものと考えられる。

3. 永年生植物における頂芽優勢

温帯に生育する木本植物などの永年生植物では、側芽の形成から成長開始(萌芽)の間に休眠を経由するため、萌芽の制御機構は一年生植物よりも複雑である。さらに、生活環が長い、組換え体作出が困難であるなど、実験上の不利もあり、頂芽優勢に関する研究は一年生植物に比べて非常に遅れている。しかし、永年生植物には一年生植物とは異なる頂芽優勢現象が見られる。ここでは温帯果樹を中心に、永年生植物の「頂芽優勢」についてこれまでの知見を整理して紹介する。

(1) 木本植物の同時枝

一年生植物では、頂芽が成熟して成長を停止したりあるいは頂芽を切除したりすると、ただちに側芽が萌芽するが、木本植物では通常、休眠現象が見られるため、芽は、形成されてから1年近くも萌芽しないままである。しかし、休眠期間においても、芽はリン片や花の器官など

を芽の内部に形成しながら、重量を増してゆく。多くの樹種において伸長中の頂芽を摘心すると側芽が萌芽する(Cline and Deppong, 1999)。また、リングでは、頂芽の伸長中にベンジルアデニン(合成サイトカイニン)を枝全体に処理すると側芽が萌芽・伸長して側枝となり、まるで鳥の羽毛のような樹の形になる。これは「フェザー(feather: 羽毛)」と呼ばれ、苗木生産に利用されている。一方、ポプラにオーキシン生合成に関わる遺伝子(*iaaM*と*iaaH*)を組み込み、内生オーキシン含量を高めると、野生型ポプラでは摘心により側芽の伸長が開始するのに対し、これら組換え体では摘心しても側芽の伸長がほとんど起こらなくなる(Tuominen et al., 1995)。これらの観察は、木本植物においても、草本植物と同様、オーキシン/サイトカイニン比によって側芽の伸長が制御されていることを示している。

また、特に頂芽を切除しなくても、頂芽の伸長と側芽の伸長が同時期に起こる場合がある。これを同時枝(sylleptic branching)という。対して、頂芽の伸長停止後(普通は冬季の休眠の後)に側芽が伸長してできる枝を先発枝(preoptic branching)という。同時枝は、多くの場合、旺盛に伸長している若い樹や枝で見られる。

同時枝発生の制御機構はほとんど研究されておらず、不明な点が多い。同時枝は、頂芽が節を形成する速度や節間を伸長させる速度が高いほど(Pfeiffer et al., 1998)、またその芽が形成された時点での樹の齢が若いほど(Tromp, 1996)多く発生する。通常、生育が旺盛な若い頂芽ほどオーキシンの産出も多いため、オーキシンが同時枝発生の抑制因子であるとは考えにくい。しかし、近年、ポプラにおいて、オーキシ

ンの感受性が高い個体では同時枝が発生しにくく、逆に感受性の低い個体では発生しやすいことが報告された (Cline and Kim, 2002)。これは、オーキシンの量ではなく、オーキシンのに対する感受性が同時枝発生を制御している可能性を示した最初の報告である。一方、Tromp (1996)は、地上部の成長が大きいと根の成長が抑制され、根の成長の抑制が今度は地上部の同時枝発生を抑制する方向に働くとの仮説を提唱し、そのシグナル物質がオーキシニンとサイトカイニンである可能性を示唆している。しかし、この仮説の検証はまだ十分といえず、今後、さらに詳細な検討が必要である。

(2) 側芽の発達制御

頂芽が着生したままの茎を傾けたり弓なりに曲げたりしても、頂芽優勢が打破され、側芽が成長を開始する。偽休眠（一般に「夏季休眠」とも呼ばれる）のため、萌芽がおこらない状態の

木本植物でも、枝を曲げると側芽でリン片形成などの分裂成長が促進される。ニホンナシでは、その結果、休眠までの生育期間中に花器官を完成できる側芽が増え、花の数が増加する (図-1)。著者らは、枝の伸長が止まる7月頃に枝を傾けると、枝中の移行性オーキシニン含量がそのわずか1日後には減少すること、また側芽中のサイトカイニン含量もオーキシニン減少の3日後には増加することを見いだした (Ito et al., 1999; 2001a)。一方、花器官の形成は7月頃から開始し、枝の先端から基部の芽に向かって求基的に進行していくが、花器官の完成までには数ヶ月程度かかる。つまり、枝を傾けると、オーキシニン/サイトカイニン比が急速に減少し、頂芽優勢が打破される。それにより、求基的に進行する花器官形成の開始時期と、その進行速度の両方が促進されるものと考えられる。

また、葉や芽を含む枝全体にオーキシニン活性阻害剤を処理すると、側芽の活性型サイトカイ

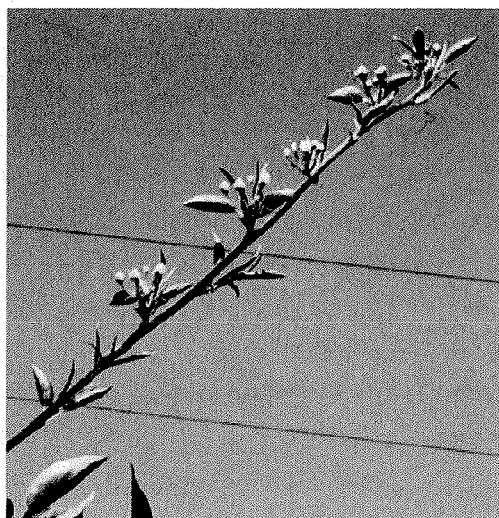
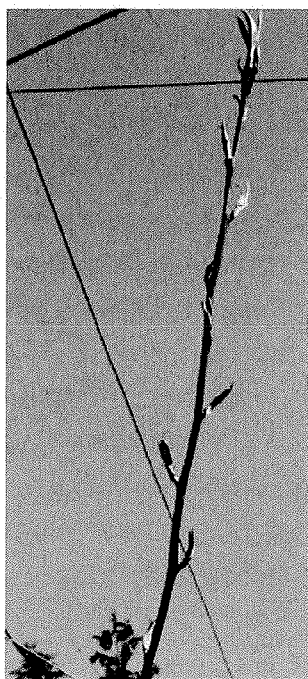


図-1 直立しているニホンナシ「幸水」枝(左)を斜めに傾ける(右)と、一枝あたりの花の数が増加する。

ニンが増加する一方でその前駆体の含量が減少した (Ito et al., 2001b)。つまり、枝内を移動するオーキシシンが減少すると、それがシグナルとなって側芽のサイトカイニン生合成が活発となり、活性型サイトカイニン含量が増加するものと考えられる。実験植物において、オーキシシンがサイトカイニンの生合成を制御していることがすでに明らかとなっているが、オーキシシンの作用点が根であるか、あるいは芽近傍の組織であるかが大いに論じられてきた経緯がある。われわれは、傾けた枝から根までの距離は数m以上にもなり、傾けた枝におけるオーキシシン産出減少のシグナルがいちど根を経由してから枝に伝達されるとは考えにくいこととあわせ、少なくともニホンナシなどの木本植物においては、オーキシシン作用点は芽近傍の組織であろうと考えている。

また、繁森らは、ニホンナシにおいて直立した枝と斜めに傾けた枝において、それらの側芽に含まれる成分をHPLCを用いて比較した結果、斜めに傾けた枝の先端側の側芽で顕著に増加している物質を見出し、その物質の単離に成功した (繁森ら, 2003)。二次元NMRおよびMS等のデータに基づいて、本化合物の構造解析を行ったところ、3,5-di-O-caffeoyl-quinic acidであることが明らかとなった。本物質の生理作用は現在検討中であるが、頂芽優勢の打破および花芽形成の誘導の制御に関わっている可能性が強く示唆されている。今後の研究の進展に期待したい。

(3) 頂生新梢と側生新梢

枝のなかの芽の位置により、休眠明け後の芽の生育は大きく異なる。これまで、伸長している枝の先端の芽を頂芽、頂芽が伸長しながら形

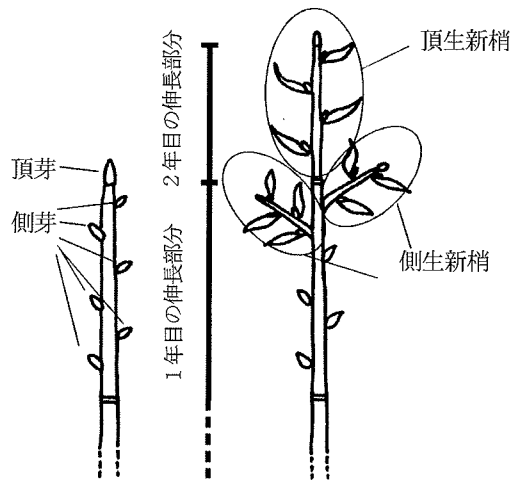


図-2 頂芽と側芽、および頂生新梢と側生新梢の関係。頂芽・側芽は一本の枝の中の位置関係を表す。それに対し、頂生新梢と側生新梢は、それぞれ前年に伸長した枝の頂芽と側芽が伸長してできた枝全体を指す。そのため、頂生新梢・側生新梢にも、それぞれ頂芽と側芽がある。

成される芽を側芽、と呼んだが、それらとの混同を避けるため、枝内の最も先端側の芽が伸長してできる枝を頂生新梢、それより基部に位置する芽が伸長してできる枝を側生新梢と呼ぶ (図-2)。

休眠明け後の芽は、そのすべてが伸長して枝になるのではなく、一部はそのまま成長を休止し、潜芽となる。また前年枝を休眠中に摘心すると、摘心の位置が低いほど頂生新梢の生育は旺盛となるが、新梢の発生本数は減少する。これもおそらく相関成長の一つであろうと考えられるが、その制御機構については明らかでない。ただし、摘心によって芽の数が減少するため、芽の間で限られた資源 (養分や植物ホルモンなどの生理活性物質) を分配する際に余裕ができ、残った芽の初期生育が旺盛になることもその一因であろうと想像される。

Cline (2000) は, white ash, green ash,

red oak の3種の樹を供試し、頂生新梢から運搬されるオーキシシンが側生新梢の伸長を抑制していることを明らかにした。また、頂生新梢の生育が非常に旺盛で、逆に側生新梢はほとんど伸長しないカラムナーリングは、一般的なリングに比べてオーキシシン含量が高く、頂生新梢による相関抑制が強まった形態と考えられている。

(4) 成長停止後の器官(古い器官)からの相関抑制

旺盛に伸長している枝では頂部を切除するだけで側芽が萌芽するが、ある時期を境に、頂部だけでなく葉も切除しなければ萌芽がおこらなくなる。また、さらに時期が進むと、芽近傍の枝組織からも抑制を受けるため、芽を枝から切り出さないと萌芽しなくなる。一年生植物では若く旺盛に成長している器官によってのみ萌芽が抑制されるが、永年生植物においては、このように成熟した器官(頂部や葉、リン片、枝など)によっても萌芽が抑制される。

木本植物では、成熟した頂部もオーキシシン・サイトカイニンを紹介して側芽の成長を抑制する。全摘葉したリングの枝は、頂部を切除すると側芽が萌芽するが、頂部の切り口にオーキシシンを処理すると萌芽が抑制される。また、側芽に直接サイトカイニンを処理しても萌芽する(Wang et al., 1994)。

一方、葉が萌芽を抑制する機構はこれまでほとんど研究されてこなかった。最近、永年生草本である *Euphorbia esula* を材料にした一連の研究報告により、その制御機構の一端が明らかになってきた。*E. esula* は、根に着生している芽(根生芽)を萌出させて栄養繁殖する。根生芽は通常、休眠状態にあり、地上部が枯死したりすると萌芽する。この植物では、根生芽の萌芽が地上部分裂組織(頂芽および側芽)と葉によ

り別々に抑制されていることが明らかとなった(Horvath, 1999; Horvath and Anderson, 2002)。分裂組織による抑制は、オーキシシン移行阻害剤の処理によって回避されたが、葉からの抑制はオーキシシン移行阻害剤では回避できず、ジベレリンによって回避できた。葉の抑制を担う物質の本体は、現在のところ不明である。しかし、①成熟葉が一定以上の枚数あると抑制がおこる、②抑制がおこるために光と二酸化炭素が必要である、③フィトクロームが関与していると考えられることから、光合成産物の糖である可能性が示唆されている(Anderson et al., 2001)。

(5) 自発休眠と偽休眠

冬季の休眠の深さは、加温開始から萌芽までにかかる日数の逆数で表されることが多い。休眠の深さは、自発休眠に先立っておこる偽休眠期間中の芽の状態に強く影響を受ける。たとえば、頂芽は側芽よりも自発休眠が深い、逆に休眠からさめるのも早い。同様に、枝を水平に倒したり、曲げたりして頂芽優勢を弱めると、萌芽しやすくなる(Crabbe and Barnola, 1996)。

また、芽の休眠の深さは時期によって異なる。秋の休眠導入期には休眠が比較的浅く、萌芽しやすいが、冬の初め頃には休眠の最深期を迎え、加温してもほとんど萌芽しなくなる。その後は低温遭遇時間が長くなるに伴い、休眠が浅く萌芽しやすくなる。この傾向はどの芽でも同じだが、休眠の深浅の幅が、枝の先端側の芽では大きく、逆に基部側の芽では小さいため、時期によって萌芽のしやすい芽の位置が変化する(Crabbe and Barnola, 1996)。

また、芽の上に枝組織がついている場合は、ついていない場合に比較して萌芽が遅くなる。こ

れは、自発休眠中の芽が枝による相関抑制を受けているためである。枝による萌芽抑制効果は、芽の直上で枝を環状剥皮すると失われる。さらに、休眠中の芽が萌芽するまでの日数は、植物成長調節剤であるプロマリン（サイトカイニン剤とジベレリンの混合剤）の処理によって短くなることも報告されている（Cook et al., 1998; 2000）。

4. 木本植物における「頂芽優勢」現象の今後 —まとめにかえて—

木本植物の「頂芽優勢」は、多様な要因が複雑に絡み合って制御されており、それらの要因を切り離して考えることが困難であったため、これまで、制御機構の核心にはなかなか踏み込めずにいた。しかし、ポプラ属に関しては、現在アメリカでゲノムプロジェクトが進行中であり、木本植物におけるモデル植物としての地位を確立しつつある。ゲノム解読が完遂した暁には、詳細な解析が可能となるであろう。また、ポプラでは遺伝子導入による形質転換体の作出も比較的容易に行える。シロイヌナズナのサイクリン関連遺伝子をGUS遺伝子に連結してポプラに導入した植物では、成長制御刺激に反応した細胞分裂の開始をGUS活性により細胞レベルですばやく検出することができる。摘心による側芽の成長促進や、冬の休眠期における芽の成長活性の変化も本植物で検出できることが報告された（Rohde et al., 1997）。一方、ポプラのみならず、果樹を含めた多くの木本植物で、様々な表現型を示す個体の収集とその解析がすでに開始されている（Arora et al., 2003）。これらの新たな手法により、頂芽優勢現象が新たな光の下で再検討され、制御機構の解明に少しでも近づくことが期待される。

（本説は、「植物の知恵 化学と生物学からのアプローチ」（大学教育出版）の第3章第4節「永年生植物における頂芽優勢」を加筆・修正したものである）

文献

- Anderson, J. V., Chao, W. S. and Horvath, D. P. 2001. *Weed Sci.* 49: 581-589.
- Arora, R., Rowland, L. J. and Tanino, K. 2003. *HortScience* 38: 911-921.
- Chaudhury, A. M., Letham, S., Craig, S. and Dennis, E. S. 1993. *Plant J.* 4: 907-916.
- Cline, M. G. 2000. *Amer. J. Bot.* 87: 182-190.
- Cline, M. G. and Deppong, D. O. 1999. *J. Plant Physiol.* 155: 350-356.
- Cline, M. G. and Kim, D. I. 2002. *Ann. Bot.* 90: 417-421.
- Cook, N. C., Rabe, E., Keulemans, J. and Jacobs, G. 1998. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123: 30-34.
- Cook, N. C., Verhaegen, K., Keulemans, J. and Jacobs, G. 2000. *South African J. Plant Soil* 17: 108-112.
- Crabbe, J. and Barnola, P. 1996. A new conceptual approach to bud dormancy in woody plants, p. 83-113. In G. A. Lang, ed. *Plant dormancy: physiology, biochemistry and molecular biology*. CAB INTERNATIONAL, Wallingford, UK.
- Emery, R. J. N., Longnecker, N. E. and Atkins, C. A. 1998. *J. Exp. Bot.* 49: 555-562.
- Horvath, D. P. 1999. *Weed Sci.* 47: 544-550.
- Horvath, D. P. and Anderson, J. V. 2002. *Weed Sci.* 50: 227-231.
- Ito, A., Hayama, H. and Yoshioka, H. 2001.

- Plant Growth Regul. 34: 151-158.
- Ito, A., Hayama, H., Kashimura, Y. and Yoshioka, H. 2001. Scientia Hort. 87: 199-205.
- Ito, A., Yaegaki, H., Hayama, H., Kusaba, S., Yamaguchi, I. and Yoshioka, H. 1999. HortScience 34: 1224-1228.
- Klee, H. J. and Estelle, M. 1991. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 42: 529-551.
- Leyser, O. 1997. Auxin: Physiol. Plant. 100: 407-414.
- Medford, J. I., Horgan, R., El-Sawi, Z. and Klee, H. J. 1989. Plant Cell 1: 403-413.
- 森 仁志 2007. 第3章 3. 頂芽優勢, 腋芽促進の機構。「園芸生理学 分子生物学とバイオテクノロジー」(山木昭平編, 文永堂)。38-48.
- Petracek, P. D. and Silverman, F. P. 2003. HortScience 38: 937-942.
- Pfeiffer, J. K., Pages, L., Genard, M. and Serra, V. 1998. Acta Hort. 465: 145-154.
- Rohde, A., Montagu, M. V., Inze, D. and Boerjan, W. 1997. Planta 201: 43-52.
- 繁森英幸, 山田小須弥, 長谷川宏司, 中島江理, 小林美由紀, 伊東明子. 2003. 第45回天然有機化合物討論会講演要旨集: 713-718.
- Sitbon, F., Hennion, S., Sundberg, B., Little, C. H. A., Olsson, O. and Sandberg, G. 1992. Plant Physiol. 99: 1062-1069.
- Tromp, J. 1996. Ann. Bot. 77: 63-70.
- Tuominen, H., Sitbon, F., Jacobsson, C., Sandberg, G., Olsson, O. and Sundberg, B. 1995. Plant Physiol. 109: 1179-1189.
- Wang, S. Y., Faust, M. and Line, M. J. 1994. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119: 1215-1221.

この草はなんだろう? 手軽に調べたい。

三二雑草図鑑

——耕地雑草ハンドブック——

廣田伸七／著

A5判 定価2,200円+税

新装版

原色 芽ばえとたね 図鑑

浅野 貞夫／著

A4判 定価9,000円+税

耕地には主要なものだけで150種を超える雑草が生えてきます。これら雑草の防除の第一歩は草を知ることです。本書は、農耕地や樹園地などによく見られる雑草500種を収録し、主要種は、幼植物・生育中期・成植物と生育段階を追った写真を掲載。また、似た草の見分け方を記載した、身近な植物を調べるための最適な図鑑です。

芽ばえの姿はどうなんだろう。本書は、植物の芽ばえのようすを克明に表した精密図版と、種・成植物の写真を組み合わせた植物の一生図鑑です。成植物のみの図鑑と異なり、芽ばえのようすから紹介しているため、植生などの調査にたいへん役に立つとの声が寄せられています。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL.03-3833-1821 FAX.03-3833-1665