

荷重処理による数種マメ科作物芽ばえの伸長抑制、 肥大および内部形態の変化*

鄭 紹 輝・陳 日 斗**・井 之 上 準

(九州大学農学部・**韓国順天大学校農科大学)

1993年1月28日受理

要 旨:下胚軸伸長型のマメ科8種作物を供試して、25°C暗黒条件下で芽ばえが長さ3cmに達した時に、覆土を完全に除去し、芽ばえの頂端部(hookの頂部)から2mm間隔に墨で印を付け、再び覆土した後、一部の芽ばえには、その頂端部に軽く接触するように「ストッパー」で荷重をかけた。荷重処理開始48時間後に、芽ばえの伸長抑制および下胚軸肥大の程度を調査するとともに、芽ばえの頂端部および最も肥大した部位の縦断および横断切片を作成し、皮層、維管束および髄組織の厚さ、および各組織の柔細胞の大きさを測定した。その結果、無処理区に比較して、芽ばえの伸長抑制の程度は作物によってやや異なったが、頂端部から4mmまでの部位で伸長抑制が最も大きく、基部に近い部位ほど小さかった。一方、伸長が抑制された部位では肥大が起こったが、概して、その程度は伸長抑制の程度が大きい作物・部位ほど大きいようであった。なお、縦断および横断切片についての調査結果から、荷重処理によって引き起こされた芽ばえの伸長抑制および肥大は、下胚軸を構成する皮層および髄組織の細胞分裂が影響を受けたことによるものではなく、個々の細胞の伸長抑制および肥大によるものであった。

キーワード:荷重、下胚軸、出芽、マメ科作物、芽ばえ。

Elongation Inhibition, Stem Enlargement, and Histological Stem Changes Caused by Vertical Load in Several Epigeal Leguminous Crops: Shao-Hui ZHENG, Il-Doo JIN** and Jun INOUYE (Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812, Japan; **Agricultural College, Sunchon National University, Sunchon 540-742, Korea)

Abstract: Eight epigeal leguminous crops were used as materials: Soybean (*Glycine max* Merr.), kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.), hyacinth bean (*Lablab purpureus* Sweet.), cowpea (*Vigna unguiculata* Walp.), mung bean (*V. radiata* R. Wilczek), black gram (*V. mungo* Hepper), moth bean (*V. aconitifolius* Marechal), and peanut (*Arachis hypogaea* L.). When seedlings had grown to 3 cm in height in soil with 13% moisture by volume at 25°C, covering soil was removed and marks with India ink were put on the seedlings at 2-mm intervals from the top of plumular hooks downward. After the seedlings were covered with soil again up to the top of plumules, a stopper, for vertical load treatment, was placed on the top of each plumule. These procedures were performed quickly under dim green light to minimize confounding factors. Forty-eight hours after the beginning of treatment, hypocotyl length and stem thickness were measured, and the stems were examined histologically (longitudinal and cross-sectional) using a microtome technique. In all crops tested, hypocotyl elongation was inhibited by vertical load treatment, and the inhibition was the largest from the top of the plumular hook down 4 mm in each seedling. Elongation inhibition was the greatest (ca. 66%) in the cowpea and the smallest (ca. 21%) in the peanut. Furthermore, in each seedling whose elongation was inhibited, stem thickness increased. Stem thickness was found to correlate positively with elongation inhibition in each crop ($r=0.621^* \sim 0.907^{***}$). The results suggest that elongation inhibition and stem enlargement of seedlings may be caused by elongation inhibition and enlargement of cells in the cortex and in pith tissues of seedlings.

Key words: Emergence, Hypocotyl, Leguminous crops, Seedlings, Vertical load.

マメ科作物の出芽は胚軸の伸長能力に大きく左右される。通常の覆土条件下では、胚軸の伸長速度が速い芽ばえほど速く出芽するが、芽ばえが土塊やクラストに遭遇した場合は、抽出力(伸長力)が強い芽ばえほど出芽できる可能性が大きいと考えられる。

著者らは前報^{3~5)}までにおいて、下胚軸伸長型のマメ科作物の芽ばえは、出芽中にある強さ以上の土壤抵抗を受けると、芽ばえの伸長が抑制されると同時に芽ばえからのエチレン発生量が増加し、発生し

たエチレンの作用で下胚軸が肥大し、その結果として抽出力が増大して出芽することを明らかにした。

本報では、土壤抵抗を受けて引き起こされた芽ばえの伸長抑制と肥大パターンの作物間差異、および伸長抑制と肥大が起こった下胚軸の組織切片を作成し、光学顕微鏡で観察を行った。

材料と方法

供試したマメ科作物は、前報⁴⁾におけると同じく下胚軸伸長型の8種であった。芽ばえの育成に供した土壤、使用したポットおよび育成方法は前報⁴⁾と

* 大要の一部は第193回講演会(1992年4月)において発表。

同じであった。芽ばえが長さ 3 cm に伸長した時に覆土を完全に除去し、それぞれの芽ばえの頂端部(ラッカセイ以外の作物では hook の頂部、ラッカセイでは子葉と下胚軸の接合部)より下方へ 2 mm おきに墨で印をつけ、再び覆土した後、一部は荷重処理に、一部(無処理区)はポットごとガラス管瓶(高さ: 25 cm、内径: 5.7 cm)に入れ、暗黒下で育成を続けた。荷重処理としては、芽ばえの上方への伸長を止めるように「ストップバー」を芽ばえの頂端部に軽く接触するようにかけた⁴⁾。

無処理区、荷重処理区とともに、実験開始 48 時間後に芽ばえを堀り取り、墨で印をつけた部位間の長さおよび各部位の長径と短径をノギスで計測した後、芽ばえの頂端部および最も肥大した部位を中心に切り取り、直ちに FAA で固定・保存した。数週間後、常法により縦断および横断のパラフィン連続切片を作成し、ヘマトキシリン、サフラニンおよびファストグリーンで三重染色して鏡検した。皮層、維管束、髓組織の厚さ、および柔細胞の大きさの測定にはマイクロメータを用いた。なお、いずれの実験においても、各区について 3~6 個体を供試し、細胞の大きさの測定には各組織の中央にある平均的な細胞を約 10 個供試した。

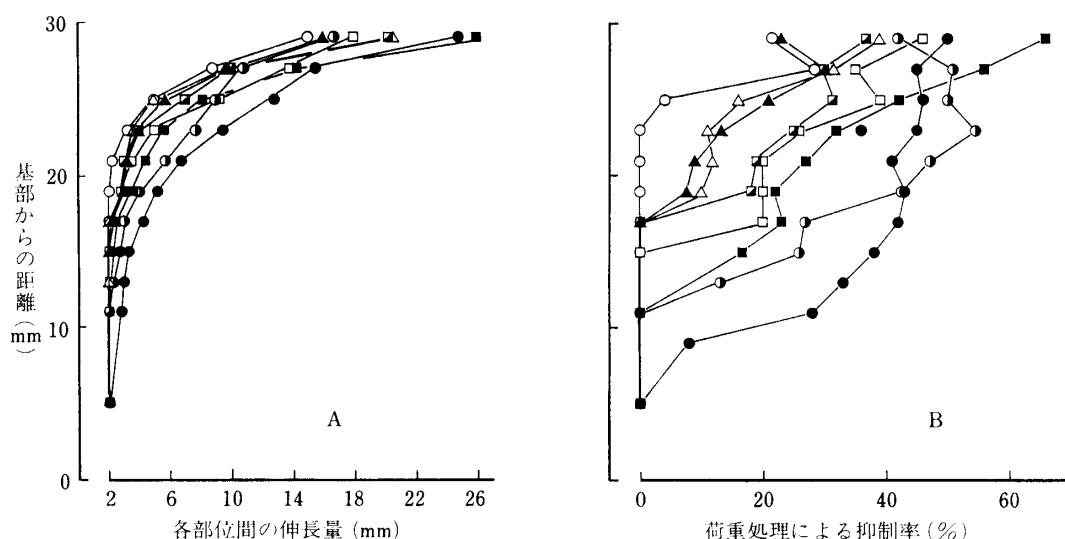
結果と考察

荷重処理による下胚軸の伸長抑制

まず、無処理区の芽ばえの伸長についてみれば(第

1 図 A)，実験開始時の芽ばえ(長さ: 3 cm)に比較して、実験開始 48 時間後の芽ばえの長さは、フジマメの約 6.3 倍からラッカセイの約 2.3 倍まで変異していたが、いずれの作物の芽ばえにおいても伸長量は頂端部(ラッカセイ以外の作物では hook の頂部、ラッカセイでは子葉と下胚軸の接合部)近傍で最も大きく、頂端部から離れるほど小さかった。すなわち、供試したすべての作物を通しては、実験開始時における芽ばえの頂端部近傍は 48 時間後には約 8~13 倍に、頂端部から 4~6 mm の部位は約 2.5~6 倍に伸長しており、リョクトウ、ケツルアズキ、モスピーンおよびダイズでは芽ばえのほぼ中央部付近(頂端部より 12~16 mm)まで、フジマメおよびササゲでは中央部よりやや下(18~20 mm)まで、インゲンマメでは基部近く(24~26 mm)まで伸長が認められた。なお、ラッカセイでは子葉と下胚軸の接合部から 8~10 mm の部位までしか伸長は認められなかつたが、この部位は実験開始時の芽ばえ下胚軸のほぼ中央部に相当している。

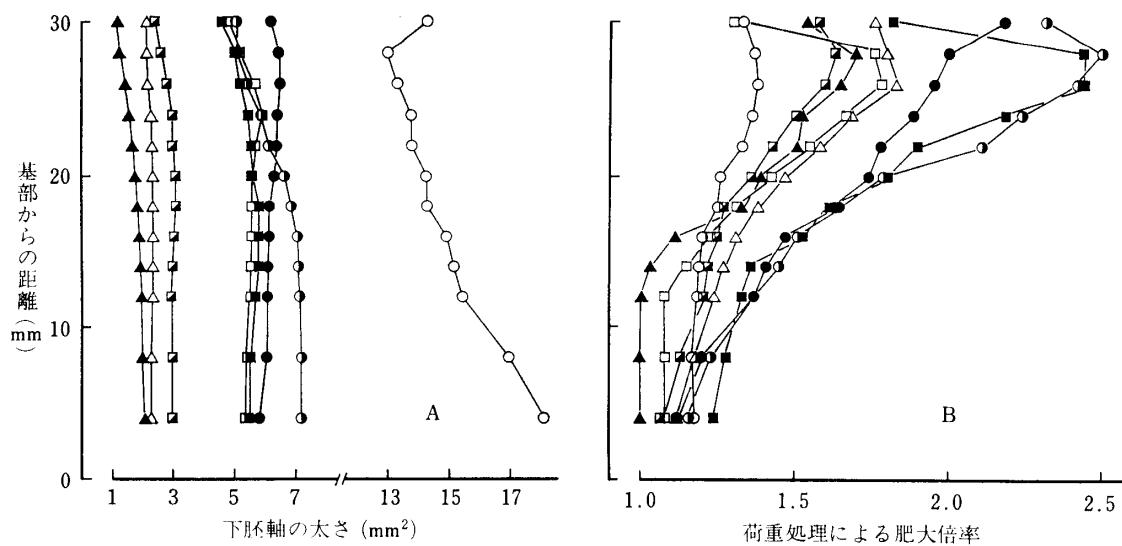
ところで、荷重処理を受けた芽ばえでは伸長抑制および下胚軸の肥大が起こり、さらに、芽ばえの伸長により下胚軸に屈曲が起こったが、作物によって屈曲が起こった部位や程度が異なったため、伸長抑制率(1—無処理区に対する荷重処理区の芽ばえの伸長倍率)は作物によって異なった(第 1 図 B)。伸長抑制率が最も大きかった部位は全作物とも芽ばえの頂端部から 4 mm までで、当該部位の伸長抑制率はサ



第 1 図 荷重処理開始 48 時間後における芽ばえ下胚軸の各部位の伸長。

A : 無処理区, B : 荷重処理区(無処理に対する伸長抑制率).

○: ラッカセイ, ●: インゲンマメ, ◐: フジマメ, □: ダイズ, ■: ササゲ, □: リョクトウ,
△: ケツルアズキ, ▲: モスピーン.



第2図 荷重処理開始48時間後における芽ばえ下胚軸の各部位の肥大。
A:無処理区, B:荷重処理区(無処理に対する肥大倍率)。図中の記号は第1図と同じ。

ササゲで最も大きく(約66%), ラッカセイで最も小さかった(約21%). 各作物の無処理区において伸長量が最も大きかった部位についてみれば、伸長抑制率は無処理区において伸長量が大きい作物ほど大きかった($r=0.858^{**}$)が、芽ばえの部位別の伸長抑制率は作物によってかなり異なった。この原因は、屈曲が起こった部位⁴⁾や屈曲が起こった後の芽ばえの伸長量の違いによるものと考えられる。なお、ラッカセイを除く7種作物では、無処理区の芽ばえで伸長が認められた部位は全て荷重処理によって伸長抑制が認められたのに対し、ラッカセイでは無処理区で子葉と下胚軸の接合部から8—10 mmまで伸長が認められたが、荷重による伸長抑制は4—6 mmの部位でもほとんど認められなかった。

荷重処理による下胚軸の肥大

芽ばえ下胚軸の太さ(横断面積)は、無処理区においても、実験開始時に比較して48時間後は大きくなつたが、その程度は各部位においてほぼ同じであった。芽ばえの形態から大別すると(第2図A)，上部がやや太い(インゲンマメ、ダイズ)，中央部がやや太い(ササゲ)，中央部から基部が太い(フジマメ)，および上部から下部まで太さがほぼ同じ(ケツルアズキ、リョクトウ、モスピーン)，に分けられるようであった。なお、ラッカセイは基部ほど太かった。一方、荷重処理区の芽ばえは無処理区に比較して肥大したが、その肥大程度(無処理区比)は作物や部位によって異なつた(第2図B)。大別すると、肥大程度は頂端部が最も大きく、基部ほど小さい(インゲンマメ)，

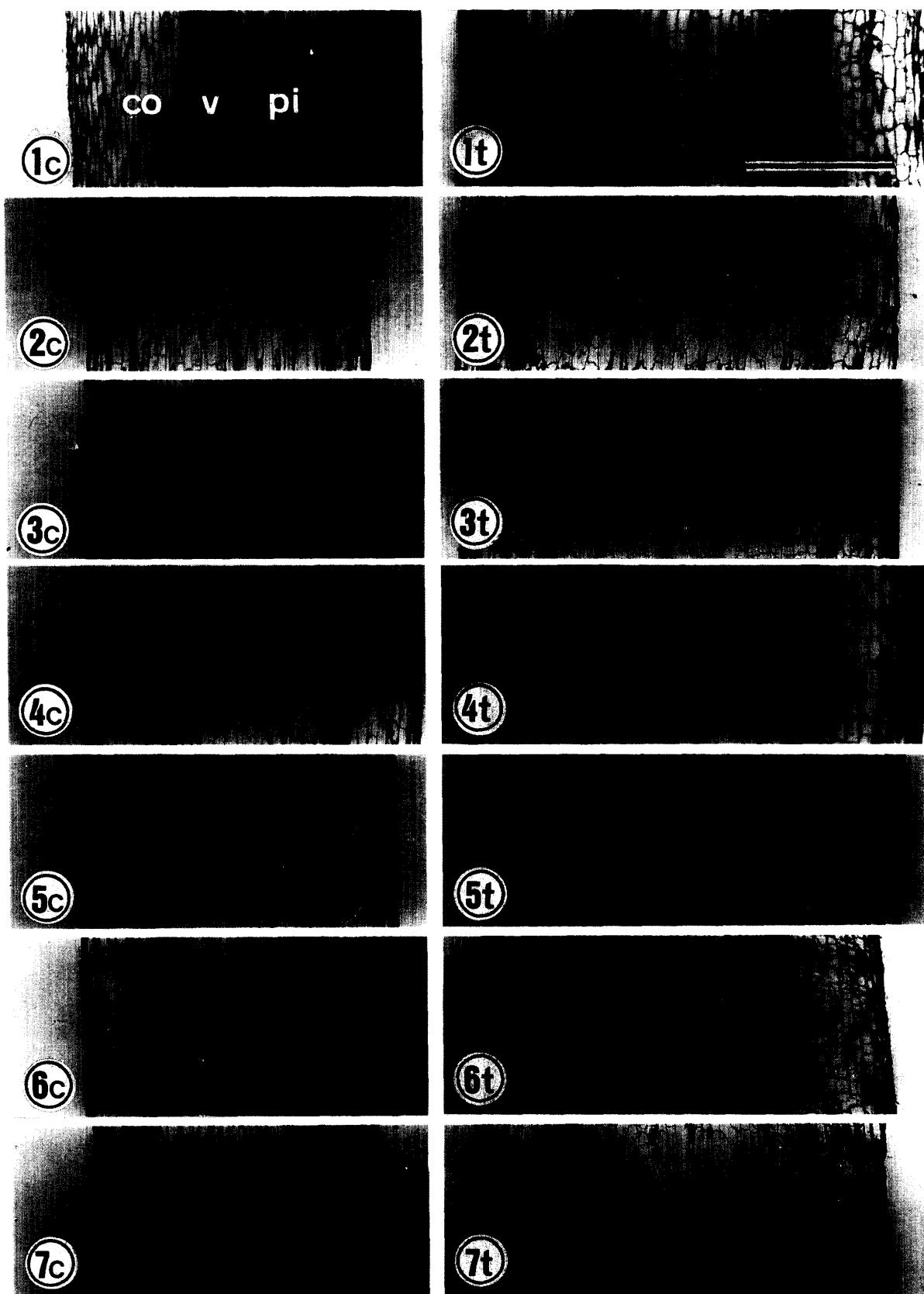
第1表 荷重処理区芽ばえにおける下胚軸各部位の伸長抑制率と肥大倍率の関係(荷重処理48時間)。

作物	相関係数 (n=11)
ラッカセイ	0.6205*
インゲンマメ	0.7998**
フジマメ	0.9071***
ダイズ	0.8635***
ササゲ	0.9006***
リョクトウ	0.8770***
ケツルアズキ	0.7765**
モスピーン	0.8623***

頂端部より2—4 mm下の部位が最も大きく、基部ほど小さい(フジマメ、ササゲ、ケツルアズキ、ダイズ、モスピーン、リョクトウ)，および上部ほど大きいが上部と下部の差がそれほど大きくなない(ラッカセイ)，に分けられるようであった。なお、ここに供試したマメ科作物の中で、フジマメ、ササゲおよびインゲンマメは上部の肥大程度が極めて大きく、頂端部より2—10 mmの部位についてみれば、1.7~2.5倍であった。なお、作物を通しては、荷重処理によって伸長抑制率が最大であった部位と肥大程度が最大となった部位はほぼ一致しており、さらに、いずれの作物においても両者の間には正の相関関係が認められた(第1表)。

荷重処理による芽ばえ下胚軸の伸長抑制と細胞の伸長抑制および肥大

それぞれの作物の芽ばえにおいて、荷重処理によって肥大程度が最大であった部位の下胚軸と皮層細



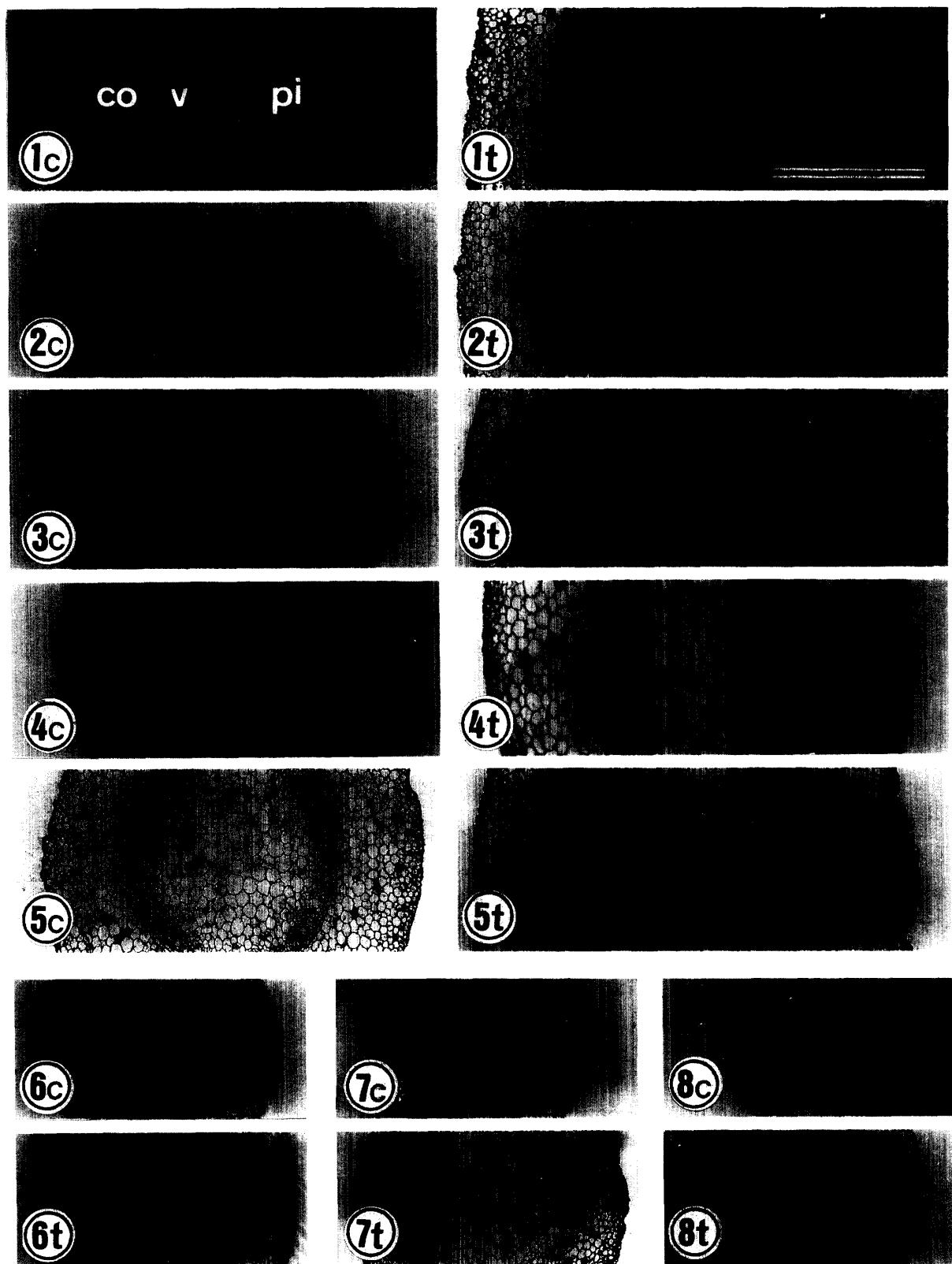
第3図 荷重処理開始48時間後における芽ばえ下胚軸の内部組織の変化(縦断面).

1-5: 下胚軸の最も肥大した部位, 6-7: 下胚軸の頂端部.

c: 無処理区, t: 荷重処理区. 1. ラッカセイ, 2. インゲンマメ, 3. フジマメ, 4. ダイズ, 5. ササゲ, 6. ダイズ, 7. フジマメ. co: 皮層, pi: 髓, v: 維管束, 横棒は1mm.

胞および髄細胞の伸長抑制についてみれば(第2表、第3図), 下胚軸と両細胞の伸長抑制率はほぼ同程度

であった。すなわち、この部位における下胚軸の伸長抑制率は21.4~52.0%であったのに対し、皮層細



第4図 荷重処理開始48時間後における芽ばえ下胚軸の最も肥大した部位の内部組織の変化(横断面)。
c:無処理区, t:荷重処理区。1. ラッカセイ, 2. インゲンマメ, 3. フジマメ, 4. ダイズ, 5. ササゲ, 6. リョクトウ, 7. ケツルアズキ, 8. モスピーン, co:皮層, pi:髄, v:維管束, 横棒は1mm。

胞の伸長抑制率は24.7~51.0%，髓細胞の伸長抑制率は23.9~52.6%であった。また、芽ばえの伸長抑制率が大きかったササゲとフジマメおよび中位であったダイズにおいては、それぞれの作物の芽ばえで伸長抑制率が最も大きかった頂端部近傍部位の皮層細胞および髓細胞の伸長抑制率は、芽ばえの伸長抑制率とほぼ同じであった。

これらの結果から、ここで供試したマメ科作物においては、荷重処理によって引き起こされた芽ばえの伸長抑制は、細胞分裂が抑制されたために起こったのではなく、細胞の伸長が抑制されたために起こったものと推測される。なお、伸長抑制率はインゲンマメ、フジマメおよびササゲでは約50%，ラッカセイでは約20%，ダイズなど他の4種作物では27~39%であった。

一方、荷重処理を受けた各作物の芽ばえ下胚軸では、無処理個体に比べて皮層、維管束および髓組織がそれぞれ肥厚していたが、表皮細胞、皮層の外側の2~3層の細胞および維管束細胞の大きさは無処

理区とほぼ同じで、皮層の内側および髓組織の細胞が著しく肥大していた(第4図)。全作物を通してみると、下胚軸の肥大程度は1.2~1.6倍であったのに對し、皮層組織の肥厚程度は1.2~1.9倍、髓組織は1.1~1.5倍、維管束組織は1.1~1.4倍で、平均すると、肥厚程度が最も大きかった組織は皮層、ついで髓、維管束の順であった(第3表)。なお、ラッカセイ、フジマメ、ササゲおよびモスピーンでは皮層の肥厚程度が大きく、インゲンマメ、ダイズおよびリョククトウでは髓の肥厚程度が大きかった。一方、皮層および髓組織の細胞層数は組織が厚い作物ほど多い傾向にあったが、いずれの作物においても、無処理区と荷重処理区の芽ばえの両組織の細胞層数に有意な差異は認められなかった。従って、荷重処理によって下胚軸が肥大したのは、皮層組織と髓組織における個々の細胞の肥大によるものと示唆された。

ところで、Goeschl et al.¹¹によれば、荷重処理によって引き起こされたエンドウ芽ばえの上胚軸の伸長抑制および肥大の程度は、柔組織細胞(paren-

第2表 無処理区に対する荷重処理区の芽ばえ下胚軸各組織の細胞の伸長抑制率(%)。

作物	下胚軸の長さ ¹⁾ (mm)			皮層細胞の長さ ²⁾ (μm)			髓細胞の長さ ²⁾ (μm)		
	T	C	P(%)	T	C	P(%)	T	C	P(%)
ラッカセイ	11	14	21.4	189	251	24.7	153	201	23.9
インゲンマメ	12	25	52.0	175	357	51.0	205	395	48.1
フジマメ	10	20	50.0	131	261	49.8	120	253	52.6
ダイズ	14	23	39.1	147	247	40.5	172	290	40.7
ササゲ	11	22	50.0	131	255	48.6	146	280	47.9
リョククトウ	12	17	29.4	176	246	28.5	190	273	30.4
ケツルアズキ	11	16	31.3	162	229	29.3	184	283	35.0
モスピーン	11	15	26.7	170	238	28.6	198	263	24.7

1) 芽ばえ下胚軸の頂端部より2~6 mm下の部位間の48時間後の伸長量。

2) 芽ばえ下胚軸の頂端部より4mm下の部位の細胞の長さ。

T:荷重処理; C:無処理; P:荷重処理による伸長抑制率($P = (1 - T/C) \times 100$)。

第3表 無処理区に対する荷重処理区の芽ばえ下胚軸の最も肥大した部位における各組織の肥厚倍率。

作物	下胚軸の直径(mm)			皮層の厚さ(mm)			髓の直径(mm)			維管束の厚さ(μm)		
	T	C	T/C	T	C	T/C	T	C	T/C	T	C	T/C
ラッカセイ	5.09	4.05	1.26	1.38	1.10	1.25	1.77	1.55	1.14	225	193	1.17
インゲンマメ	3.53	2.55	1.38	0.49	0.38	1.29	2.27	1.59	1.43	125	92	1.36
フジマメ	3.74	2.41	1.55	0.66	0.34	1.94	2.29	1.52	1.51	124	97	1.28
ダイズ	2.95	2.18	1.35	0.73	0.55	1.33	1.18	0.83	1.42	138	121	1.14
ササゲ	3.49	2.29	1.52	0.69	0.41	1.68	1.82	1.25	1.46	146	111	1.32
リョククトウ	2.00	1.66	1.20	0.39	0.33	1.18	1.05	0.83	1.27	79	72	1.10
ケツルアズキ	1.96	1.47	1.33	0.36	0.28	1.29	1.11	0.85	1.31	77	63	1.22
モスピーン	1.51	1.23	1.23	0.43	0.33	1.30	0.52	0.46	1.13	75	71	1.06

T:荷重処理; C:無処理。

chyma cell)の伸長抑制および肥大の程度とよく一致したと報告しており, kolp et al.²⁾によれば, 鎮圧した覆土条件下でコムギの鞘葉が太くなる程度は, 柔組織細胞の肥大程度と相関があると報告している。

本実験において, 下胚軸の伸長抑制率が皮層細胞や髓細胞の伸長抑制率とほぼ一致し, 下胚軸全体の肥大程度が皮層細胞や髓細胞の肥大程度とほぼ一致したことから, 荷重処理によって引き起こされたマメ科作物芽ばえの伸長抑制および肥大は, 細胞分裂が影響を受けたことによるのではなく, 主に皮層および髓組織の個々の細胞の伸長抑制, 肥大によることを示しており, Goeschl et al. および kolp et al. がエンドウやコムギで得た結果とほぼ類似していた。

謝辞: 本論文の作成に当たり有益な助言を頂いた本学部の吉田智彦博士に感謝の意を表します。

引用文献

1. Goeschl, J.D., L. Rappaport and H.K. Pratt 1966. Ethylene as a factor regulating the growth of pea epicotyls subjected to physical stress. *Plant Physiol.* 41: 877—884.
2. Kolp, B.J., D.G. Miller, G.A. Pratt and S-J Hwang 1967. Relation of coleoptile structure to coleoptile strength and seedling emergence under compacted soil conditions in six varieties of winter wheat. *Crop Sci.* 7: 413—417.
3. 鄭紹輝・井之上準 1989. ダイズ芽ばえの伸長に伴う抽出力, 胚軸の太さ, ならびにエチレン発生量の変化. 日作紀 58: 357—363.
4. ———・——— 1990. 数種下胚軸伸長型マメ科作物の芽ばえの抽出力, 下胚軸の肥大およびエチレン発生量の比較. 日作紀 59: 277—282.
5. ———・——— 1991. 数種下胚軸伸長型マメ科作物芽ばえの荷重に対する反応. 日作紀 60: 421—426.