

## 挿し木発根におけるサイトカイニンとジベレリンの影響を考える

河合義隆

三重大学生物資源学部附属農場

果樹の苗木生産の繁殖は、従来から栄養繁殖によってその多くを産出してきた。栄養繁殖は果樹の生産上、増殖率の増加、結実性・生産量の増加、生産力の維持、品質の均一性とその維持・向上などの意義があり、親と遺伝的に同一の個体を増殖したり、維持繁殖できる。そして、芽条突然変異などから優秀な果樹の品種が作り出されているがこの様な場面でも栄養繁殖が重要な役割を担っている。

栄養繁殖法には、挿し木、株分け、取り木、接ぎ木法があり、どれも親植物の体の一部から個体植物を作り出しているが、果樹では挿し木法と接ぎ木法が主に使用されている。接ぎ木は繁殖させる品種の穂を接いで苗木を生産する方法で果樹の繁殖に広く使用されているが、その台木の繁殖には利用できない。一方、挿し木ではその多くは枝葉を生み出す芽を有する枝条を用いて発根させる事により繁殖させており、技術的な面も比較的容易で、労力もかからない方法である。しかし、発根困難な樹種や品種があるので全ての果樹で挿し木法が利用できるわけではない。比較的枝条から発根しやすい性質を持つブドウ、イチジク、ザクロ、オリーブ、リンゴのマルバカイドウ等で行われているのが現状である。

さし木による発根が困難な樹種や品種は、組織培養などにおいても同様な傾向を示し、茎頂培養による苗木生産ができない。発根（不定根形成）の機構の解明は、果樹の繁殖の実用面にも大いにつながる成果であるので、私の研究室ではさし木での不定根形成のメカニズム並びに発根に影響する要因の探索・究明の研究を進めている。

発根は、植物ホルモンのオーキシンが中心的な役割を担っていることが解っており、オーキシンの生理作用の一つとして挙げられている。さし木では外側からオーキシンを施用することにより発根が促進することが多く認められており、オーキシンとさし木の発根に関する多くの研究がこれまで報告されている (Jackson, 1986; Gasper and Hofinger, 1988)。オーキシン以外の他の植物ホルモンも発根に関わっており、それらの作用などを明らかにしていくことは不定根形成のメカニズムの解明のアプローチになると思われる。本報告では、発根に対し抑制的な作用を示している植物ホルモンのサイトカイニンとジベレリンについて、私の研究室で行った実験を含めて発根との関係を述べてみたい。

### サイトカイニン

植物ホルモンの中でサイトカイニンは、典型的な発根抑制物質として見られている。これは、Skoog and Miller (1957) によって行われた組織培養の器官形成実験によるところが大きい。その報告から、オーキシン濃度が低くてサイトカイニン濃度が高い培地はシュートの生長には好適であるが、根の発育には阻害的であると言う見方が定説になってきた。さし木の場合も不定根形成について同様な傾向を述べている報告 (Meredith et al., 1970; Bridglall and Van Staden, 1984; Gur et al. 1986) がある。

挿し木の発根における外生サイトカイニンの影響については、上記の事からそれほど多くの研究は行われていないが、インゲンマメ (Humphries, 1960)、アメリカハナノキ (Bachelard and Stowe, 1963)、セキザイユカリ (Bachelard and Stowe, 1963)、リョクトウ (Chanfra et al., 1973)、ハタカラクサ (Delegher-Langohr, 1974)、エンドウ (Bollmark and Eliasson, 1986)、ラジャータマツ (Smith and Thorpe, 1975)、バラ (De Vries and Dubois, 1988) などで報告がある。これらの報告では、サイトカイニンは不定根形成に対し影響がみられないか抑制的である。一方、サイトカイニンが低濃度であれば発根を促進することがフェイジョア (Meredith et al., 1970) とエンドウ (Eriksen, 1974) で報告されているが、この様な報告は稀である。しかし、Skoog and Miller (1957) の組織培養の実験での不定根形成に適した培地は、低濃度のサイトカイニンと高濃度のオーキシンの組み合わせであることから、さし木の場合も不定根形成には同様な低濃度サイトカイニンと高濃度のオーキシン条件が必要であることが提唱されている。

私の研究室でブドウの挿し木を用いてベンジルアミノプリン (BAP) の浸漬処理を行ったところ、

100ppmの溶液濃度で極度に発根は抑制された。しかし、1ppmと10ppmの濃度では対照区より少しよい発根率を示し、発根の抑制は見られなかった(第1表)。不定根形成に低濃度のサイトカイニンが必要であるがは今後さらに調査する必要がある。そして、高濃度のベンジルアミノプリンの浸漬処理は、発根部位の内生インドール酢酸(IAA)の量を挿し木後30日まで直線的に増加させた(第1図)。タバコのカルス(Syono and Furuya, 1972)やマメの実生の生長点(Jain et al., 1969)にサイトカイニンを処理すると同様に内生のオーキシンが増えることが報告されている。発根部位のオーキシンが高まることは発根促進が働くように思えるが、対照区のオーキシンと比べるとオーキシン量が非常に高いので、不定根形成が起こる生理的な作用が壊れたことによりブドウのさし木の発根が抑制されたと考えられる。つまり、サイトカイニンとオーキシンのバランス関係が取れなくなり、不定根形成のための細胞分裂が起こらなかった。しかし、第2表に示すように根の始原体ができる時期と推定しているさし木後10日目にベンジルアミノプリンを処理しても発根は見られず、発根のステージを根の始原体形成期と始原体の生長期にわけた場合でも高濃度のサイトカイニンは両ステージにわたって発根を抑制していた。

サイトカイニンには適当な濃度のオーキシンの存在下で細胞分裂を促進する生理作用があるので、低濃度のサイトカイニンは根の始原体形成開始にはプラスに働くと考えられる。また、発根部位ではなく、サイトカイニンの葉面散布は不定根の形成を促進するという報告(Bachelard and Stowe, 1963)

第1表 ブドウの挿し木の発根に及ぼすサイトカイニン(BAP)濃度の影響

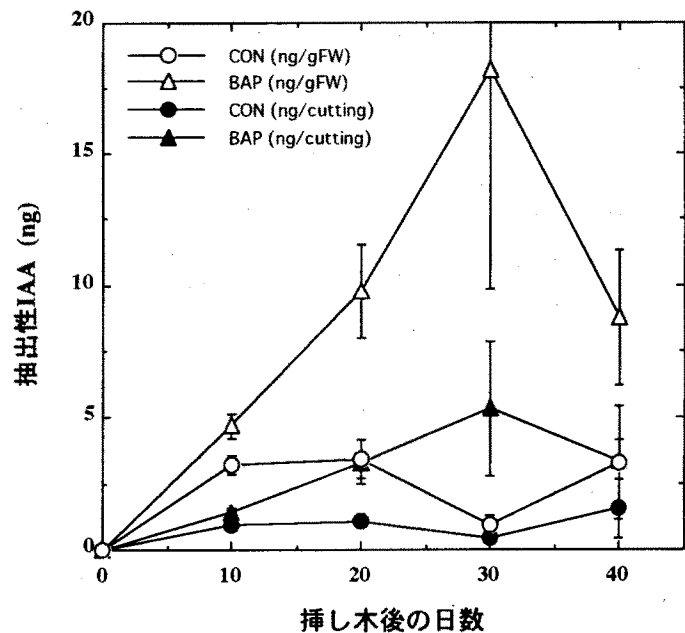
濃度 (ppm)	発根率 (%)	平均発根数	平均最大根長 (cm)
0	65	1.9 ± 0.2	4.3 ± 0.5
1	74	1.9 ± 0.3	4.4 ± 0.5
10	72	2.6 ± 0.3	3.7 ± 0.4
100	6	0.1 ± 0.1	0.4 ± 0.2

(±標準誤差)

第2表 挿し木後0、5、10日のサイトカイニン(100ppm BAP)の浸漬処理がブドウの挿し木の発根に及ぼす影響

処理日	発根率 (%)	平均発根数	平均最大根長 (cm)
0	0	0	0
5	0	0	0
10	0	0	0
無処理区	90	5.5 ± 0.5	3.8 ± 0.4

(±標準誤差)



第1図 ブドウの挿し木における発根部位の抽出性IAAの変動に及ぼすサイトカイニン(BAP)の影響 (Kawai, 1997)

があるので、処理濃度、処理部位、さし木の種類、さし木の時期などについてサイトカニンを検討することはさし木の発根改善につながるかもしれない。一方、サイトカニンが不定根形成を抑制する作用をさらに詳細に生理学的にまたは生化学的に解析することは不定根形成の機構解明のためのアプローチになる得ると考えている。

### ジベレリン

植物ホルモンのジベレリンは、さし木の不定根形成を抑制することが多くの植物種で観察されている。Hansen (1988) は、外生ジベレリンのさし木発根への影響の文献をまとめ、概して外生ジベレリンの濃度が $10^{-6}M$ 以上になると発根に対して抑制作用が出てくると述べている。しかし、いくらかの植物や特定の環境下で発根促進が見られる文献や同じ植物種で発根促進と抑制の文献があり、ジベレリンの影響についてはよく調べる必要がある。

サイトカニンと同様にブドウのさし木について、外生のジベレリンの影響を調べてみた。挿し木時に100ppmのジベレリン(GA<sub>3</sub>)を浸漬処理すると明らかに発根が抑制された(第3表)。そして、ジベレリンの浸漬処理をさし木後に行うと発根率が上がった。さし木後10日での処理は無処理区に近い発根率を示しており、ジベレリンは根の始原体の形成を抑えるが、その後の始原体の成長には影響しないと推定された。Hartmannら(1990)は高濃度ジベレリンによるさし木の発根抑制は、分化した莖組織が分裂組織状態に変換する初期の細胞分裂をジベレリンが直接抑える働きによるものとしている。ブドウの結果はこのことを支持している。

ジベレリンは、多くの生理的な作用の中でオーキシンと相反する作用を示すことがある(Brian et al., 1955)。不定根形成でもオーキシンは促進的に作用するのに対し、抑制的な作用が見られた。サイトカニンと同様にジベレリン溶液に浸漬処理したブドウのさし木の発根部位のオーキシンの変動を表しているのが第2図である。ジベレリンはサイトカニンと異なり、発根部位のオーキシン量には影響しなかった。このことから、ジベレリンはオーキシンの生産等に作用して不定根形成を抑制しているのではなく、オーキシンと拮抗的な作用を持っていると考えられる。

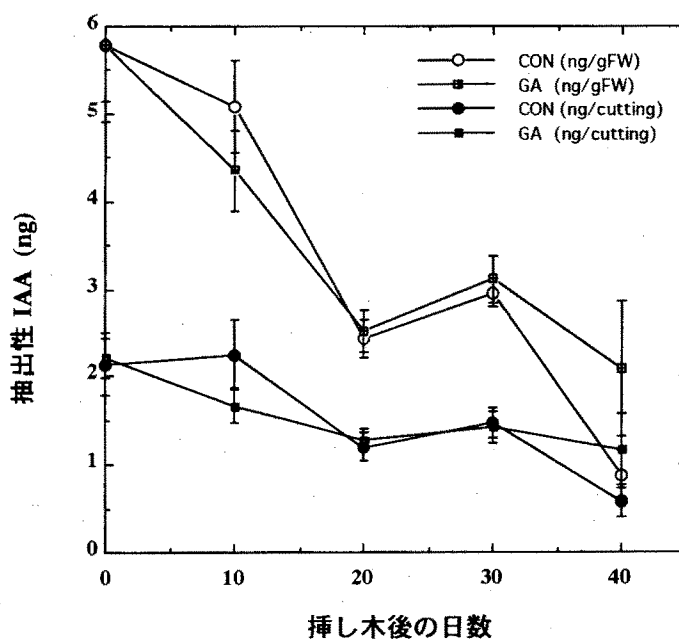
### まとめ

サイトカニンもジベレリンも高濃度で与えるとさし木の発根に抑制的な作用を示す。低濃度のサイトカニンは不定根形成に必要であると見られ、不定根形成に関わりが深いために逆にジベレリンに比べて発根の抑制が明白

第3表 挿し木後0、5、10日のジベレリン(100ppm GA<sub>3</sub>)の浸漬処理がブドウの挿し木の発根に及ぼす影響

処理日	発根率 (%)	平均発根数	平均最大根長 (cm)
0	4	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
5	14	0.3 ± 0.1	0.2 ± 0.1
10	88	2.4 ± 0.2	4.7 ± 0.5
無処理区	98	7.0 ± 0.5	7.8 ± 1.2

(±標準誤差)



第2図 ブドウの挿し木における発根部位の抽出性IAAの変動に及ぼすジベレリン(GA)の影響 (Kawai, 1997)

に現れたと思われる。その観点からすれば、さし木の発根の機構を解明するにはオーキシンばかりでなく、サイトカイニンにももっと目を向けるべきと考える。植物ホルモンは植物の生理作用に互いに入り組んで作用していることが多く複雑に見えるが、一つ一つ整理していくことによりその全容が明らかになると思っている。そして、不定根形成の機構についても近い将来その全容が見えてくることを期待している。

#### 引用文献

- Bacehlard, E.P. and B.B. Stowe. 1963. Rooting of cuttings of *Acer rubrum* L. and *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. *Aust. J. Biol. Sci.* 16:751-767.
- Bollmark, M. and L. Eliasson. 1986. Effects of exogenous cytokinins on root formation in pea cuttings. *Physiol. Plnat.* 68:662-666.
- Brian, P.W., H.G. Hemming and M. Radley. 1955. A Physiological comparison of gibberellic acid with some auxins. *Physiol. Plant.* 8:899-912.
- Bridglall, S.S. and J. Van Staden. 1984. Effect of auxin on rooting and endogenous cytokinin levels in leaf cuttings of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Plant Physiol.* 117:287-292.
- Chandra, G.R., J.F. Worley, L.E. Gregory and H.D. Clark. 1973. Effect of 6-benzyladenine on the initiation of adventitious roots on mung bean hypocotyl. *Plant Cell Physiol.* 14:1209-1212.
- Delegher-Langohr, V. 1974. In fluence of five growth substsnces on root formation from by cuttings of *Zebrina pendula*. *Bull. soc. Royal Bot. Belg.* 107:73-89.
- De Vries, D.P. and L.A.M. Dubois. 1988. The effect of BAP and IBA on sprouting and adventitious root formation of 'Amanda' rose single-node softwood cuttings. *Scientia Hortic.* 34:115-121.
- Eriksen, E.N. 1974. Root formation in pea cuttings. III. The influence of cytokinin at different developmental stages. *Physiol. Plant.* 30:163-167.
- Gasper, T. and H. Hofinger. 1988. Auxin metabolism during adventitious rooting. p.117-131. In:T.D. Davis, B.E. Haissig and N. Sankhla (eds.). *Adventitious Root Formation in Cuttings*, Dioscorides Press. Portland, Oregon.
- Gur, A., A. Altman, R. Stern and B. Wolowitz. 1986. Improving rooting and survival of softwood peach cuttings. *Scientia Hortic.* 30:97-108
- Hansen, J. 1988. Influence of gibberellins on adventitious root formation. p.162-173. In:T.D. Davis, B.E. Haissig and N. Sankhla (eds.). *Adventitious Root Formation in Cuttings*, Dioscorides Press. Portland, Oregon.
- Hartmann, H.T., D.E. Kester and F.T. Davies, Jr. 1990. Anatomical and Physiological Basis of propagation by cuttings. p.199-255. In:H.T. Hartmann, D.E. Kester and F.T. Davies, Jr. (eds.). *Plant Propagation, Principles and Practices*. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Humphries, E.C. 1960. Inhibition of root development on petioles and hypocotyls of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris*) by kinetin. *Physiol. Plnat.* 13:659-663.
- Jackson, M.B. 1986. *New Root Formation in Plants and Cutting* p.265. Martinus Nijhoff Pub., Dordrecht/Boston/Lancaster.
- Jain, M. L., P.G. Kadkade and P. Huysse. 1969. The effect of growth regulatory chemicals on abscission and IAA-oxidizing enzyme system of dwarf bean seedlings. *Physiol. Plant.* 51:399-401.
- Kawai, Y. 1997. Effects of exogenous BAP, GA3, and ABA on endogenous auxin and rooting of grapevine hardwood cuttings. *J. Japan. Soc. Hort. Soc.*

66:93-98.

- Meredth, W.C., J.N. Joiner and R.H. Biggs. 1970. Influences of indole-3-acetic acid and kinetin on rooting and indole metabolism of *Feijoa sellowiana*. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 95:49-52
- Skoog, F. and C.O. Miller. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro*. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11:118-131.
- Smith, D.R. and T.A. Thorpe. 1975. Root initiation in cuttings of *Pinus radiata* seedlings. I. Developmental sequence. *J. Exp. Bot.* 26: 184-192.
- Syono, K. and T. Furuya. 1972. Effects of cytokinins on the auxin requirement and auxin content of tobacco calluses. *Plant Cell Physiol.* 13:843-856.

Title: Comments on the effect of cytokinin and gibberellin in rooting of cuttings

Author: Yoshitaka KAWAI