

# 環境ストレスと植物の生態成長 — 発芽・発根過程にみられるアレロパシー —

大矢 智幸\*・倉重 秀昭\*\*・川口 聡\*\*\*  
岡部 弘高†・甲斐 昌一†

## Allelopathy in Germination Process in Red Bean

Tomoyuki OHYA, Hideaki KURASHIGE, Satoshi KAWAGUCHI,  
Hirotaka OKABE and Shoichi KAI

(Received December 21, 1998)

**Abstract:** The pattern formation due to the allelopathy of red bean seeds placed in lattice fashion was studied during their germination. The germination dynamics and final pattern were strongly affected by diffusion rates of cultivation mediums. The effect of phytohormones (gibberellin (GA3), abscisic acid (ABA) and indole acetic acid (IAA)) which were externally applied was also studied. The following results were obtained. 1) As the diffusion rate is smaller, the average length of roots becomes longer. 2) The grouping growth was observed. 3) ABA showed growth suppression near the injection point but far from the point rather worked as enhancement of their growth.

**Keywords:** Allelopathy, Pattern formation, Phytohormone, Diffusion rate

### 1. はじめに

クルミの木陰でトマトがよく育たないことや<sup>1)</sup>、アカマツの下には雑草が生えにくいことなどは<sup>2)</sup>、根や葉から分泌される特定の化学物質のために引き起こされており、そのような現象を他感作用 (*Allelopathy*) という。また、このような特定の化学物質に限らずとも、植物は生長に伴って根から糖や有機酸などの様々な化学物質を分泌し<sup>2)3)</sup>、多かれ少なかれ互いに影響を及ぼし合って生長している。このように、植物が集団で生長する場合、その生長ダイナミクスは個体とは異なったものになる。この他感作用は植物の栄養生長期に顕著に見られるもので、発芽・発根期には、このような多様な化学物質の分泌は行われず、より簡単なメカニズムで相互作用していると推測される。特に、発芽・発根期の集団生長では植物ホルモンの拡散を通して生じる個体間相互作用が、大きな役割を果たして

いると考えている。この考えを基に、著者らは基本的な実験によって反応拡散系の数理的モデルを構築し、そのモデルによって実際の集団成長を理解しようと試みている。このような集団生長パターンを決定しているメカニズムが解明できれば、例えば、最大収量を生む種子配列パターンの決定や、最適な肥料の散布法、また生育差を最小に押さえた栽培など、より細かな生長コントロールが可能となり、これから遺伝子工学で開発されるであろう機能性植物の最適育成や露地栽培、ハウス栽培のみならず、近年注目されている植物工場や林業、砂防といった分野への技術転用も期待される。

このような観点から、著者らはこれまで、植物の生長 (アズキ種子の根の伸長) とそれに伴って放出される生物フォトン放射の関係<sup>4)</sup>、またそれらに対する植物ホルモンの効果を研究し、その結果、植物の生長がロジスティック方程式に従うことや、ホルモンの分泌が時間的に変動することなどを明らかにした<sup>5)</sup>。それと同時に集団生長に関して、1) 拡散の効果を制御できる培地中で植物を生育し、その生長ダイナミクスを調べ、なんらかの化学物質の拡散が植物間の相互作用を伝える媒体になっていることを確認し、さらに2) 植物ホルモンを空間的に定点投与して拡散させたときに、

平成10年12月21日受理

\* 応用物理学専攻博士課程

\*\* 応用物理学専攻修士課程

\*\*\* 環境システム科学研究センター

† エネルギー量子工学専攻

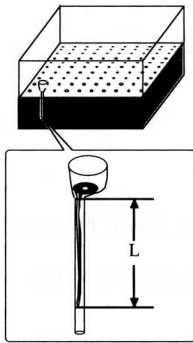


図-1 2次元配列の種子生育槽。  
12時間毎に根の長さ(L)を計測する。

植物の生長パターンがどのように変化して行くのかを実験的に調べることも同時に行った。今回、それら集団生長の実験の結果から我々がこれまでの研究<sup>6)7)</sup>では見い出せなかった新しい知見が得られたので、それらの実験結果ならびに定性的ではあるが新しいモデルについて報告する。

## 2. 実 験

幼初期における根の生長は胚乳からの養分でのみまかなわれているため、養分の取り合いといった競合の効果を排除できる。そして、暗室下では胚乳の養分を使い切った時点で種子は生長を止める。これらを念頭に実験的な詳細を以下に述べる。

### 2.1 試料

本研究では試料として大納言秋アズキ(学名 *Phaseolus angularis* 中原採取場産)を採用した。また、種子間の個体差をできるだけ小さくするため、3000個の中から標準偏差内の重量を持つ種子を測定に用いた。種子は温度35℃、湿度95%で24時間給水(給水終了時を以後の生長の基点(0時)としている)させた後、温度28℃、湿度82%で生育させた。給水終了時から24時間経過後、発芽を確認した種子のみ生育バットから集団生育槽(図-1)へ移した。

### 2.2 生育条件

拡散の係数、個体間相互作用距離、ホルモン投与効果をそれぞれパラメータとして生育し、12時間ごとに根の長さ(L)を計測した。この際の生育条件は表-1

表-1 生育条件。

番号	配置	縦の間隔	横の間隔	培地	ホルモン投与(中央に12時間毎)
1	10×10	20mm	20mm	純水(攪拌)	無し
2	10×10	20mm	20mm	静水	無し
3	10×10	20mm	20mm	0.6%寡糖	無し
4	10×10	30mm	20mm	0.6%寡糖	無し
5	1×15	-	17mm	0.6%寡糖	無し
6	1×15	-	17mm	0.6%寡糖	ABA10 <sup>-6</sup> M 3ml
7	1×15	-	17mm	0.6%寡糖	IAA10 <sup>-6</sup> M 3ml
8	10×10	20mm	20mm	0.6%寡糖	GA10 <sup>-6</sup> M 3ml
9	10×10	20mm	20mm	0.6%寡糖	ABA10 <sup>-6</sup> M 3ml
10	10×10	20mm	20mm	0.6%寡糖	IAA10 <sup>-6</sup> M 3ml

に示している。なお、生育は全て暗黒下、温度(28℃)、湿度(82%)の条件で、また測定時も光合成が起こらない暗緑色光下で行っている。

## 3. 結果と考察

### 3.1 拡散の効果

#### (a) 結果

図-2は拡散条件を変えて得られた生長パターンである。a, b, cはそれぞれ、生育条件1, 2, 3に対応している。拡散速度が遅くなる(拡散速度  $D_1 > D_2 > D_3$ )につれて成長の良い(根の長い)種子がクラスターをつくる傾向が強くなっている。各条件下における平均長  $L_i$  は  $L_1 < L_2 < L_3$  の順に大きくなった。なお、根の成長の時間発展を見ると、2~3個の小規模なクラスターが発生し、それらが結合して、最終的なパターンが形成された。生育条件4の様に種子間隔の縦方向を1.5倍に変えて(縦:30mm 横:20mm)同様の実験を行うと、クラスターは格子間距離の狭い方に比較的強く形成される傾向が観測された(図-3)。

#### (b) 考察

実験結果から得られる事実として、拡散速度が遅いほどクラスター化する傾向が見られる。またその傾向は種子間距離が狭くなると強くなる。この現象は生長促進物質と生長阻害物質の拡散を考える上で次のように推論できる。

生長促進物質の作用について考えると、促進物質の

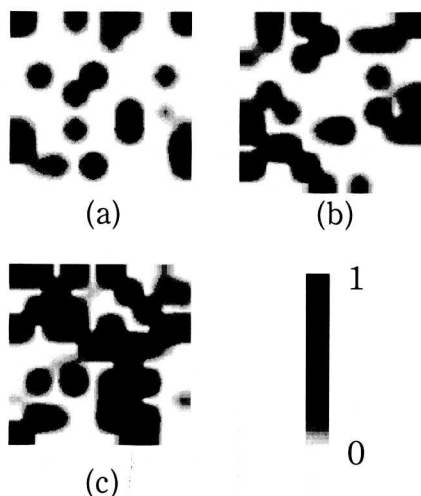


図-2 拡散条件による生長パターンの変化。  
a : 攪拌, b : 静水, c : 寒天培地 (0.6%) に対応している。暗色部が生長の良いところ (根が長い) を表している。

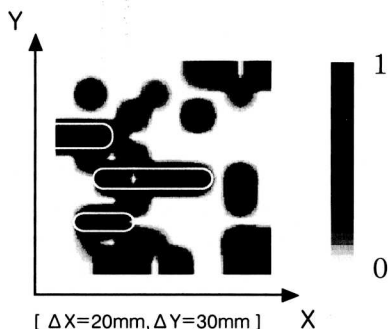


図-3 個体間相互作用距離を変えた (縦: 30mm 横: 20mm) ときに生じた生長パターン。

拡散は、それを分泌した種子内の促進物質濃度の低下と生育培地における促進物質濃度の相対的上昇を意味する。前者による成長阻害効果と後者による成長促進効果とのバランスで全体生長に対する効果が決まるものと考えられる。したがって、拡散が大きい場合には前者の効果が強く現れたが、後者の効果は促進物質が空間全体に希釈されたことにより弱められたと推測される。それに反して、拡散が小さい場合は前者の効果が抑えられ、後者の効果が強く現れたと考えられる。

特に、その効果は、種子間隔が小さいほど強く、その結果としてクラスター化が進んだと考えられる。

次に、生長阻害物質の作用について考えると、解釈は逆になる。すなわち、阻害物質の拡散は、それを分泌した種子内の阻害物質濃度の低下と、生育培地の阻害物質濃度の上昇も意味する。したがって、拡散が大きい場合には生長に有利に作用し、拡散が小さい場合生長に不利に働くことになる。これは実験結果に反するように感じられるが、これについては次の1)~3)の可能性が示唆される。すなわち、発芽・発根期においては、1) 種子から阻害物質はほとんど放出されない、2) 促進物質、阻害物質の失活時間に差が存在する、3) 促進・阻害物質に対する種子への効果が時間的に変動する、という推論である。

1)は上述した促進物質の効果のみが現れている状態である。2)に関しては、例えば、促進物質、阻害物質の失活時間が $t_A > t_I$  (ここで $t_A$ : 促進物質失活時間;  $t_I$ : 阻害物質失活時間である。)であるとすると、拡散が大きいと、失活する前に阻害物質が全体に行き渡り、結果として全体生長は悪くなる。また拡散が小さい場合、阻害物質は近接種子に到達する前に失活し、結果として失活時間の長い促進物質の効果が強く現れたと考えられる。このことは、我々が促進物質、阻害物質としてそれぞれ想定したジベレリン (GA)、アブシジン酸 (ABA) の失活時間の関係 $t_{GA} > t_{ABA}$  (ABAはGAに比べ速く失活する)とも一致する。最後に、3)に関して、この仮定の根拠として、例えば阻害物質による影響は時間的に変動すると思われる。すなわち、自分の生長が活発なときには種子は盛んに阻害物質を排出し、その量は他から拡散してくる量よりも非常に大きいと考えられる。また、自分が大量の物質を分泌している時期にはその物質に対する感受性も小さくなっていると思われる。そのため、その時期における種子は他者の影響を受けづらいと考えるのが妥当であろう。逆に、植物の生長が緩慢なときにはあまり分泌物を出しておらず、他者の影響を受けやすくなると考えられる。

このような仮定に基づくと、阻害物質が周囲に速く拡散されると、分泌物に対し敏感な時期にある種子が生長阻害の効果を強く受け、結果として全体の生長は悪くなり、また拡散が遅い場合には阻害物質が到達したときには種子がそれに対し敏感であった時期を過ぎってしまったため、生長阻害の効果をさほど受けず全体

の生長がよくなったと考えられる。

もちろん、このような議論は促進物質についても可能であり、全体的な生長促進の効果は促進物質と阻害物質との失活時間の差によって強められている可能性もある。しかし、このような定性的な議論のみでは促進物質と阻害物質がどのように種子の生長に働いているのかを決定することは現状では難しい。また、促進物質と阻害物質を測定から同定することも現在の技術ではほぼ不可能である。そこで我々は、今後、促進・阻害物質として働いている植物ホルモンについて得られた基礎的な成果をベースに計算機シミュレーションによってそのダイナミクスを明らかにする方法を考えている。

### 3.2 外生ホルモンの効果

#### (a) 結果

(1次元)1次元状に種子を配した場合の結果を図-4(1)に示す。図中の×印に測定毎にホルモンを投与した。横軸は種子の位置、縦軸は経過時間(最終時間168時)、濃淡が根の長さを表している。同様の実験を5~6回行い、それらを加算した結果を示す(図-4(2))。ABA投与の場合、投与点はまったく生長していないが、その少し離れた近辺ではホルモンを投与しない場合に比べて生長が促進されている。一方、ホルモン無投与のサンプルはホルモン投与に比べて空間的な偏りが小さい。オーキシシン(IAA)ではホルモン無投与のものと有為な差は認められなかった。なお、ホルモン無し、ABA、IAA投与のすべてにおいて端の生長が悪いのが観測された。

(2次元)クラスター化がより強調されると期待される2次元配置の結果が図-5である。ジベレリン(GA)を投与した場合、ホルモン無投与の場合に比べ、比較的生長の良い種子(根長が15mm以上-図中に輝点で示す)が多く、一様に生長が促進されている。また、アブジシン酸(ABA)を投与した場合、投与点の種子はまったく生長しないが、そのまわりは生長が促進される。この結果、生長のよい種子の総数はホルモン無投与に比べて増え、総平均として生長が良くなっている。これに対して、オーキシシン(IAA)を投与した場合、ホルモン無投与と比べて有為な差は観測されなかった。また、これら3種のホルモンに対して、生長の良かった種子の平均長を比較するとABAが若干成長

速度を速めていることが認められた(図-6)。

#### (b) 考察

GAには通常マイクロフィブリルの配向をそろえ細胞をスリムにし、結果として伸長(生長)に促進的に作用する働きがあるとされている<sup>9)</sup>。一方、ABAにはGAにより発現される蛋白質分解酵素の発現を阻害し、生長に阻害的に作用する働きのあることが知られている<sup>8)10)</sup>。また、実際にそれらを個々のサンプルに投与した場合には、GAでは濃度上昇に伴い生長に促進的に、ABAの場合であれば生長に阻害的に作用することがこれまでの研究から明らかになっている<sup>5)</sup>。しかしながら、集団に対して投与した場合には、GAでは確かに全体の生長が促進され単体と同様の結果を得たが、ABAでは作用の異なることが今回の実験より示された。つまり、投与点では生長に阻害的に作用し、これに関しては単体への投与と同じ結果となるが、その周囲では生長が促進され、集団全体で見ると生長に有利に作用するということである。

まず、それぞれの平均長を比較してみると、ABAが生長速度を速めているほか、ホルモン無し、IAA、GA投与したもの間に大きな違いは見られない。このことから外生ホルモンは投与点から距離を置いたところに到達しなかったか、あるいは到達したとしても極微量で生長曲線を変化させるほどの濃度ではなかったことが示唆される。しかし一方で、投与したホルモンは非常に高濃度であるため、投与点ならびにその近傍では大きな影響を与えている。よって、ホルモン投与により生じたパターンの大きな変化はホルモンが個々の種子に直接作用したと考えるよりは、むしろホルモンの作用を受けた一部の種子が周りの種子に影響を及ぼした結果生じたという間接的な効果と考えられる。このような生長パターンの変化は、単にホルモンの促進、阻害作用という単純な効果のみで取り扱うのは困難である。

今回の実験においてアズキを集団で生育させたとき、168時間後に観測された生長結果は種子間の相互作用とは無関係に種子を播種した時点でそれぞれの種子の個性から生まれたのではないかという疑問が生まれる。たとえば、花壇に植えたヒマワリの種が同じ日に一斉に芽を出し、日毎に同じだけ伸長し、同じ日に花を咲かし枯れるということはない。植物はたとえ同一品種であっても、生長が良いものもあれば悪いものも存在

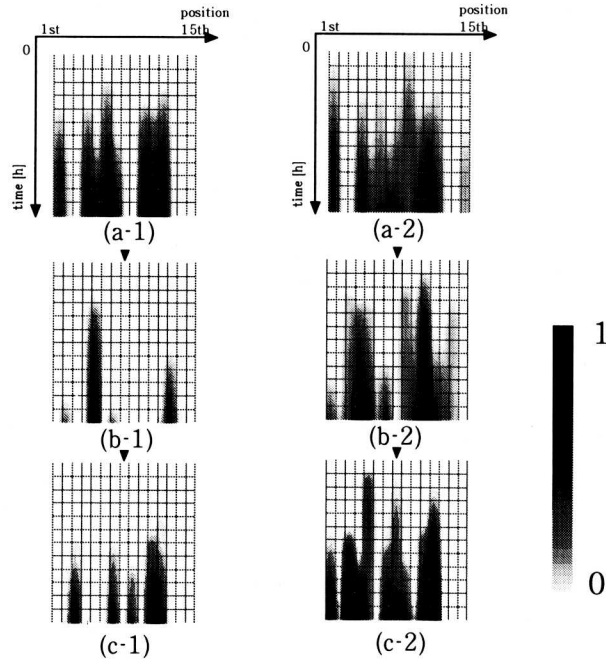


図-4 ホルモン投与による生長パターンの変化(1次元).  
 a : ホルモン無投与, b : ABA  $1 \times 10^{-4}$  M, c : IAA  $1 \times 10^{-6}$  M,  
 それぞれの濃度のホルモンを測定毎(12時間毎)に3mlずつ定点(▼の位置)投与した. 縦軸は時間, 横軸は位置, 濃淡が根の長さ(暗いほど根が長い), 図の添え字(-1, -2)はそれぞれ1回の実験結果, 数回の実験結果の総和を表している. なお生育培地にはすべて寒天(0.6%)を使用した.

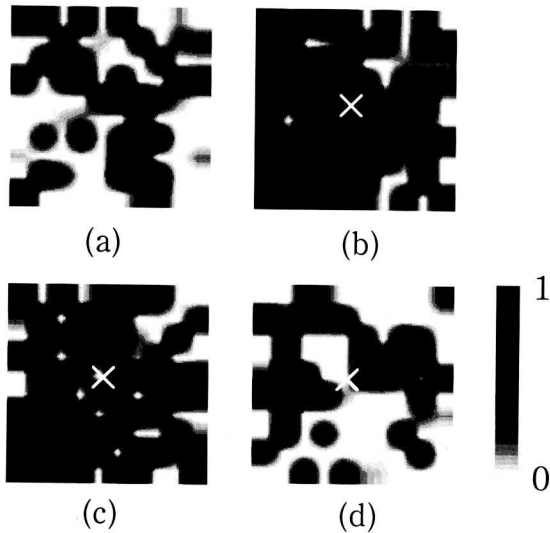


図-5 ホルモン投与による生長パターンの変化(2次元).  
 a : ホルモン無投与, b : GA  $1 \times 10^{-4}$  M, c : ABA  $1 \times 10^{-4}$  M, d : IAA  $1 \times 10^{-6}$  M  
 それぞれの濃度のホルモンを測定毎(12時間毎)に3mlずつ定点(×の位置)投与した. 濃淡が根の長さ(暗いほど根が長い)を表している. なお生育培地にはすべて寒天(0.6%)を使用した.

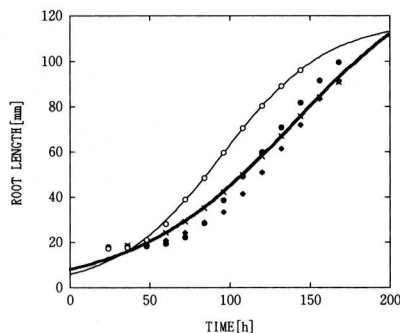


図-6 平均長に対するホルモンの影響. 記号はそれぞれ×: ホルモン無し, ●: GA, ○: ABA, ◆: IAAを表す.

し, そこには不均一な生長のパターンが生じるのが普通である.

それら生長のパターンは土中における養分の偏りや日照, 降水量や温度の変化など外的条件の違いによるものもあろう. 今回の実験を行った系では種子の重さをできるだけ同じにし, なおかつ外的条件をコントロールし, さらに発芽・発根期の生長を選ぶことで競合の効果を排除した. しかし, このような条件でも生長に差を生じた. そこで我々は, クラスター化に代表されるような生長パターンが, 本来個性の違いから生まれ植物ホルモンを介した他者との相互作用により増幅される一種の不安定現象ではないかと考えている. 実際, 植物ホルモンの投与によりそれらの生長パターンが大きく変動することは, 何らかの形でホルモンがパターンの形成に関与していることを示唆している.

そこで, 生長パターンの形成に各種子の生長の時間差が関わっていると考え, 各種子間の生長速度の差あるいは分泌物に対する感受性の時間的変化を考慮に入れる必要がある. 例えばGAの場合, 投与効果を受けた一部の種子がホルモンの作用により阻害物質に抗する作用を強めたか, またはそれらが本来分泌するはずであった阻害物質の働きがホルモンにより打ち消されたことで, 全体生長に有利に作用したという可能性がある. また, ABAの場合であれば, 感受率が時間的に変動するという知見が実験から得られており, 1) それら感受率の時間的なバラツキが間引きに似た現象を引き起こす, 2) それらが作用した一部の種子において養分輸送が阻害され, その結果その部分の生長速度が周りから遅れる形となったため, 本来それらが分泌するはずであった阻害物の効果をその周りの種子が受けずに済

み, 全体の生長に有利に作用した, 3) トウモロコシでは成長率の高い種子根の生長が低濃度のABAにより促進されると言う報告もあることから<sup>11)</sup>, 投与点から距離をおいた種子が同様な低濃度ABAの促進効果を受けた, などの可能性が考えられる. ところで, 今回の実験でIAAに関して特に大きな変化は観測されなかったが, これはIAAが前にあげた仮定のような作用を持たないか, もしくは先に失活してしまったため顕著な変化が観測されなかったものと考えられる.

### 3.3 集団生長の方程式

以上で明らかのように, 定性的な議論だけではダイナミクスを明らかにするのは難しい. 我々はこれまで, 根の生長がロジスティック方程式で記述されること, またその方程式を特徴づけている2係数はホルモン濃度の関数であること, ホルモンは主として養分輸送阻害係数に作用することをふまえ, GAを生長促進物質, ABAを生長阻害物質とし, 反応拡散系として集団生長のモデル方程式を提案し数値実験を行ってきた. しかしながら, そこではホルモン感受率の時間的変化といった新しい因子が入っていなかったためにその計算からはABAに観測されたような生長促進的なパターンを得ることはできなかった. しかし, ホルモン感受率が発芽初期と十分成長した植物とでは大きく違うであろうという推測は十分妥当であり, 今後, それらの効果も合わせてこの式のパラメータを実験結果にフィットさせることを試みる予定である. そして, この観点からさらに実験とシミュレーションとの両面にわたった定量的議論を進める予定である.

#### 4. ま と め

今回は特にホルモンの効果を顕著に見るため、ホルモンを外生的に投与する実験を行った。その結果、生長パターンが大きく変わり、ホルモンがパターン形成の相互作用に関与していることが示唆された。しかし、植物が実際に生体内で合成するホルモンの量がそれよりもはるかに微量であると考えられる上に、自然界の植生パターンは、ここで取り上げた相互作用の他に、養分や日照などの奪い合いによる競合効果、さらに、種の違いや同種間においても個体差といった効果などが複雑に絡んでくる。それらが自然生長下ではどのような比重で関わっているのか、実験室内におけるよく制御された基礎実験によって明らかにして行き、それらが集団としてどのように作用し、自らの生育環境を構築して行くのかを解明する予定である。

#### 5. 謝 辞

本研究は文部省科学研究費補助金萌芽的研究(2)課

題番号09878108の一部として行ったものである。

#### 参 考 文 献

- 1) C. J. Soderquist: *J. Chem. Acad. Edu.*, **50** (1973) 782-783.
- 2) E. L. Rice: *Allelopathy*, *Academic Press Inc.*, (1984).
- 3) H. Börner: *Bot. Rev.*, **26**(1960)393-424.
- 4) S. Kai, T. Mitani, M. Fujikawa: *Physica A*, **210** (1994) 391-402.
- 5) S. Kai, T. Ohya, K. Moriya, T. Fujimoto: *Jpn. J. Appl. Phys.*, **34** (1995) 6530-38.
- 6) T. Ohya, H. Kurashige and S. Kai: *Model. Chem.*, **153** (1998) 371-380.
- 7) T. Ohya and S. Kai: *Proc. 11th Sympo. Bio. Physiol. Eng.*,(1996)157-160.
- 8) J. A. D. Zeevaart and R. A. Creelman: *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **39**(1988) 439-73.
- 9) P. F. Wareing and I. D. J. Phillips: *Growth & Differentiation in Plants* 3rd Edition, *Pergamon Press Ltd.*, (1981).
- 10) D. C. Walton: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **31** (1980) 453-89.
- 11) P. E. Pilet and M. Saugy: *Plant. Physiol.*, **83** (1987) 33-38.