

## 葉

以下の諸事実は、誘導的光周処理に応じて葉細胞内で特異的な高分子の代謝が開始されることを示唆する。

a) HESSの実験(1959) *Streptocarpus wendlandii* は、低温下で、ある期間短日処理されると花芽を分化する。処理期間中、葉の生長は停止する。この状態の葉に 2-thio-uracil (2-TU) を塗布すれば花成は阻止される。2-TU効果は、uracilの同時添加によって除かれる。短日処理中の葉では、タバコ・モザイク・ウイルスは増殖しえないが、添加された<sup>14</sup>C-2-TUは葉のRNA中にわずかに取り込まれる。短日処理終了後の葉の生長は、対照葉のそれと変わらず順調に進む。HESSによれば、これらの事実は「葉は、葉の生長に専らする“栄養RNA”と花成に寄与する“生殖RNA”の少くとも2種類のRNAを産する。後者は低温・短日条件下で生産されるが、葉中での前者<sup>(に對照)</sup>相対量はきわめて小さい。短日処理期間には“栄養RNA”の活動は事実上停止し、“生殖RNA”だけが代謝活性を示す。短日処理終了後は前者の活動が再開され、後者は無効になる」ことを示唆する。

b) COLLINS, SALISBURY & ROSSの实验(1963) *Xanthium pennsylvanicum* は、1回の誘導的暗期に感応して花芽を分化する。誘導過程は、時間的に継起する若干個の反応段階からなる。花成刺激の生産は、いわゆる計時段階に続く暗期において営まれる。計時段階は暗期開始後の約8.5時間で完了する。さて、花成刺激生産段階の葉に対してアミノ酸アナログ(ethionine, p-fluorophenylalanine)あるいは核酸抗代謝剤(benzimidazole, 2,6-diaminopurine)を添加すると花成は抑制される。これら阻害剤の効果は、対応する生理的アミノ酸(methionine, phenylalanine)およびRNA先駆体(onotic acid, uracil)の同時添加によってそれぞれ減殺される。阻害剤は直接それが芽に投与された場合はほとんど無効である。

c) *Xanthium*同様敏感な短日植物 *Pharbitis nil*の子葉は、光周条件に応じてその塩基組成を変えるRNA種を含有する(小島, 未発表)。すなわち、数サイクルの短日処理を施した葉のその組成 A:G:C:U = 24.3:30.7:27.1:17.9 に対し、対照葉のそれは 22.8:34.5:25.5:17.2(モル%)なる組成を示す。問題のRNA種は、Kirby法のフェノール層に含まれるものであり、SLS処理によって可溶化されない。Lemnaについて調べたところでは、この分画のRNAの代謝回転速度はきわめて高い。

さて、光周的誘導現象の中で、葉は少くともつぎの2つの重要な役割を分担すると考えられる: 1) 計時, 2) 花成刺激の生産。上述の如く、1) 2)は継起的過程であり、その意味では<sup>(相互に)</sup>直接に関連する過程と見られる。

長日植物 *Lemna gibba* Gr3 の臨界明期は 12 時間である。この植物を短日条件 (10 時間明 + 14 時間暗) から長日条件 (連続照射) に移すと、照射 48 時間 ("誘導期") で花成誘導が成立する。誘導期は植物体内の花成刺激の濃度が一定閾値に達するのに必要な時間であり、閾値を越えて蓄積された花成刺激の濃度が花成度 (花芽生産速度) を決定すると考えられる (梅村・井口・太田, 1963)。中島・梅村 (未発表) によれば、*L. gibba* には明暗感受性に関する大小 2 種のリズムが内在する: 長日条件の開始とともに、まず暗中断に対して敏感な 12 時間 (臨界明期の時間的長さとは一致することに注意)、続いて鈍感な 24 時間、計 36 時間を周期とする小リズムと、これに重複して、2 日毎に感受性の増減する 4 日周期の大リズムとが同時に出發する、という。葉を受光器とみなす立場からすれば、大小両リズムはいずれも葉の属性であると考えられるが、両者の関係については今のところなにも分っていない。

他方、各種の核酸抗代謝剤の発育に及ぼす影響が調査されたが、得られた結果は、発育の質 (frond 生産か、花芽生産か) が、DNA → RNA → 蛋白と流される遺伝情報の質によって決定されるとの想定と符合する (梅村・太田, 未発表)。彼等によれば、たとえば、 $10^{-7.6} M$  5-fluorodeoxyuridine (5-FDU) は、DNA 増殖を前提として管束される "生殖 DNA" の活性化 (後述の ZEEVAART, 1962 参照) と、 $10^{-6.0} M$  2-TU は、"生殖 DNA" が "生殖 RNA" へと転写される段階を阻止することによって生殖生長 (花芽生産) を選択的に抑制する、という。興味深いことに、2-TU に対する *L. gibba* の感受性は上記の大リズムに従って上下するが、5-FDU に対するそれには格別の周期的変化は認められない。2-TU に対する感受性のピークは photophile 性のピークと時間的に合致する; 5-FDU に対する感受性は "誘導期" <sup>(連続)</sup> に最大であり、以後漸減して 8-9 日目には一定値に落ち着く (梅村, 未発表)。

2-TU に対する感受性変化に小リズムが存在するか否かはまだ明らかにしていないが、ともかくも、元葉に内在すると見られる大リズムと同一歩調のリズムが認められることからすると、2-TU の作用領域は芽であるよりは葉である可能性が大きい。とすれば、2-TU によってその生産の妨害される "生殖 RNA" は、HESS 流の、葉で生産される RNA としなくてはなるまい。葉の "生殖 RNA" の役割として考えられるのは 1) 花成刺激生産酵素系の合成指令を下す、あるいは 2) 花成刺激そのものとなる、の 2 つであろうが、この問題に立ち入るだけの資料をわねわねはまだ持ちあわせない。前記 a) - c) の諸事実は上の 2 つの可能性のいずれとも矛盾しない。

リズム、特に小リズムが *L. gibba* Gr3 における花成誘導 (臨界明期および誘導期の時間的長さ) を決定する要因であることを示唆する若干の事実がある。しかし、長日条件下の花成度には周期的変化が見出されないから、リズムが花成度を決定しているとは考えられない。ちなみに、2-TU 阻害について認められたリズムは、葉における "生殖 RNA" 生産の速度が周期的に花芽生産の律速因子となることを意味するものであり、花成度に周期的変化の <sup>(認められ)</sup> ないことと必ずしも矛盾しないだろう。

花成刺激合成の作業が葉の生理学的年齢 (代謝型) と密接に関連するだろうことは当然予測される (たとえば太田, 1964 参照)。同時に、この作業が上記の如く遺

伝的統御下に置かれているものならば、ここで一義的な過程は光周条件による DNA 付着でなくてはなるまい。たとえばフライトクロームの介在する光化学的な DNA 付着現象などが検討されなくてはなるまい。

5-FDU 効果に周期性が認められない理由としてはつぎの2つが考えられる：  
 1) 5-FDU の作用領域は、2-TU のそれとは逆に、葉であるよりもむしろ芽ではないか。そして芽にはリズムは内在しないのではないか。5-FDU によってその活性化が阻止されると考えられる“生殖 DNA”は、芽で管される花芽生産の指令源であって、葉における花成刺激合成系の生産につながる情報源ではあるまい。  
 2) 5-FDU は *L. gibba* の計時装置と狂わすのではないか。もしも2)の説明が正しければ、計時装置は DNA 増殖と前提として始めて機能するものということになる。葉の計時能力は果たして DNA 増殖あるいは細胞分裂と不即不離の關係にあるか。さかんに展開(葉面積拡大)中の葉がしばしば高い計時能力を示すといわれるが、面積増大は DNA 増殖と解されるべきかどうか。これに関連して *Gonyaulax polyedra* の発光、光合成能に見られる日周性変化が、既成 DNA を primer とする伝令 RNA 生産と共役するとの主張 (KARAHASHIAN & HASTINGS, 1962), が注意される。前述の如く 5-FDU の阻害効果が誘導<sup>(通後)</sup>期に於て最大であるという事実も、2) よりも 1) の可能性を支持する。

### 芽

核酸代謝との関連において試みられた花芽誘導機構の解析は、従来ほとんどもっぱら花成刺激受容後の芽の行動に限られた感がある。前項で述べられた諸事実はこれが明かな行きすぎであることを教える。しかし、芽における形態分化(花芽生産)の初発過程としての化学的分化、すなわち花成に寄与する特異蛋白出現、が核酸代謝と密接に關係するであろうことは充分予測され、また実際その予測と裏づける事実も少くない。代表的実験例をあげてみよう。これらはすべて抗代謝剤による花成のケミカル・コントロールの試みであり、誘導に伴って芽細胞に出現することの期待される特異高分子が直接検出された例はまだない。

a) SALISBURY & BONNER の実験(1960), BONNER & ZEEVAART の実験(1962)

*Xanthium pennsylvanicum* に対し16時間暗期を1回与えると、活発に分裂中の芽が花芽となる。暗期初期に、5-fluorouracil (5-FU、<sup>(この場合は)</sup>5-FDU と同様の機構で thymidine 合成を阻止する; 同時に 5-FDU とは異なり RNA 塩基の合成をも阻止する) を葉面に塗布すると、著しい花成阻害が起る。临界暗期(8.5 時間)経過後の塗布は効果がない。临界暗期の時間的長さは 5-FU によって影響されない。5-FU の阻害効果は、葉物を葉に加えるよりも直接芽に塗布した場合著しい。5-FU 効果は、临界暗期内に加えられた orotic acid によって除去されるが、thymidine によっては除去されない。葉に添加された  $^{14}\text{C}$ -5-FU および  $^{14}\text{C}$ -orotic acid の一部はいずれも速かに芽に移動する。5-FU は、芽が暗期中に管する RNA および DNA 合成を若干阻害するが、RNA への  $^{14}\text{C}$ -5-FU 取りこみ速度(RNA 合成速度)は暗期を通じて一定であり、DNA への取りこみは見られない。以上の事実は、暗期前半(临界暗期)と後半とでそれ

それ異質のRNAが、芽で、合成されること、これが芽の管を花芽分化の前提条件となると考えれば理解される。

著者等は、葉における核酸代謝は花成誘導と関係あるまいと主張するが、彼等の示した事実の中にはこの可能性を積極的に否定するものはない。のみならず、著者の一人は別の場所で、芽に加えられた5-FUの一部が葉に移動する事実、葉に5-FUをばえて花成を阻止した場合、芽のRNA合成は影響されなくて葉のそれが低下せしめられる事実、を注意して、葉における核酸代謝を無視できないことを反告している(SALISBURY, 1963)。

b) ZEEVAARTの実験(1962) *Pharbitis nil*の花成も *Xanthium*の場合と同様に5-FUによって阻止される。ただし *Xanthium*の場合とは異なり、16時間暗期終了後かなり長時間経過してから添加された5-FUも有効であり、しかもRNA先駆体(uridine, cytidine)には5-FU阻害除去作用はなく、DNA先駆体(thymidine, deoxyuridine)には除去作用が認められる。おもしろいことに、5-FDU(前述の如くDNA増殖阻害剤であり、同時に細胞分裂抑制作用ともあらず)は花成を阻止するが、colchicine(DNA増殖には影響を及ぼさないで細胞分裂を抑制する)には花成抑制効果はない。5-FDUによる花成阻害もthymidineによって除かれるが、*Xanthium*の場合とは異なり、暗期開始時に与えられた5-FUの効果は暗期終了時のthymidine投与によって打ち消される。以上の諸事実に基づき著者は、花成刺激が花芽分化のtrigger役を果たさうするためには、芽でDNAが増殖しつつあることが必要であると結論した。

同じく5-FUの効果としようべながら、*Xanthium*と *Pharbitis*とで異質の結論が導かれたように見えるが、あるいは、少くとも短日植物では、一般に、花芽分化開始の条件として1) 臨界暗期において、芽で、特異RNAが合成されること、2) 花成刺激到着時に、芽で、DNAが増殖しつつあること、の2つが必要なのかも知れない; そして、1), 2)のいずれが花芽分化過程の律速因子となるか、またはいずれが5-FUに対してより大なる感受性を示すかは、植物種の特異性の向題であるのかも知れない。ただし、上述の如く、実験a)から結論1)を導くことには異論がありうる。さらに、臨界暗期と芽が識別して、その期間だけ撹擾する特異RNA合成を管む、との主張は、芽にもまた葉のもつと考えられるものと同質の計時装置が内蔵されると想定し難いことなどの難点がある。これに対して、結論2)は、休眠芽は花成刺激に反応しえないこと、活発な分裂組織のみが花成しうること、などの周知の事実を徴して納得しやすい。