九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

天狗巣病桐樹の炭水化物転移作用阻害について

徳重, 陽山
九州大学農学部植物病理学教室

https://doi.org/10.15017/21376

出版情報：九州大學農學部學藝雜誌. 15 (3), pp.319-326, 1955-08. 九州大學農學部
バージョン：
権利関係：

天狗巣病桐樹の炭水化物転移作用阻害について*†

徳　重　陽　山

On the inhibition of translocation of carbohydrate in paulownia tree affected by witches'-broom

Yozan Tokushige

前　　言

バイラス病に罹つた植物は病葉の C/N 率に変化を来たし，黄化系及び葉捲系のバイラス病の場合は C/N 率が増大し，モザイク系のバイラス病では罹病葉の C/N 率が減少すると云うのは，バイラス病に関する既往生理実験の一致した結果である．就中，黄化病葉及び葉捲病葉の C/N 率増加はCの異常増加が主因であるらしく，此のCの異常増加の原因について種々実験観察が行われ論議がかわされてきた．

馬鈴薯葉捲病に関して，Quanjer (1913)[10]は罹病馬鈴薯に篩部壊死のあることを発見して，病葉に澱粉が蓄積する原因は篩部の壊死であると主張したが，Murphy (1923)[8,9]は篩部壊死の起る前に澱粉集積が見られると報じ，篩部の退化や壊死に因るものではなく葉細胞の酵素作用の変化によつて炭水化物の転移作用が阻害されていると考えた．Thung (1928)[13]は此の点について葉細胞の澱粉糖化酵素其の他について実験を行い病変を認め得ず，Murphy の説を否定しているが，篩部の転移作用阻止の直接原因ではないと云う点では両者の説は一致している．Barton-Wright (1932)[1]等は病葉身及び病葉柄中に蔗糖の存在が認められないと云う実験結果より，糖の転移形態である蔗糖の欠乏によつて転移阻害が起つているものとしたが，1933 年[2]に蔗糖の存在することを認め，転移阻害の原因を健病葉に於ける蔗糖形成過程の相違に帰した．然し 1941 年[3]には根本原因をN代謝の異常によるものと考えた．

甜菜黄化病に関しても同様に病葉中に澱粉の滞積する事実は早くから認められていたが，此の原因として Quanjer (1934)[11]は篩管の gummosis による閉塞を挙げている．別に Riemsdijk (1935)[12]は罹病植物の呼吸量の低下によつて葉中に澱粉が集積すると云う説を否定し，転移作用阻害による澱粉集積であるとした．Klinkenberg (1945)[7]は罹病甜菜の篩管に gummosis が起る前に病葉に澱粉滞積現象が起ることを示し，篩管の gummosis は第二次現象と見做したが，Clinch (1948)[5]等も同様な観察結果を発表した．此の病葉に於ける澱粉過剰滞積が転移作用の低下に基くものであるか何うかを実証する為に Watson (1951)[18]等は夜間に於ける健全葉及び病葉の炭水化物転移量（消失量）を測

---

* 九州大学農学部植物病理学研究室業績．

† 本研究にあたり種々御教示を賜つた吉井教授，佐藤教授，木場助教授に謝意を表する．

定した．その結果病葉の方が僅かながら健葉よりも転移作用の大であることが判り，病葉中の過剰澱粉集積現象は転移作用の低下によるものではなく，葉細胞の病変に基くものであろうと考察した．Bawden (1952)[4]は Watson 等の実験に対して，病葉に於ける過剰澱粉集積現象は光合成作用の昂進に基くものではないかと推論しているが，Watson 自身は罹病植物の同化率（N. A. R）の低下することから考察して，光合成作用の昂進は考えていないようである．

以上要するに葉捲病に罹つた馬鈴薯，黄化病に罹つた甜菜の各病葉中に多量の澱粉の滞積する事実と，葉柄及び茎等の篩部壊死或は篩管の gummosis 等の病変は確認されているが，病葉中の炭水化物滞積現象を転移作用低下の面より実証し且つ充分な解明を加え得たものはないようである．

天狗巣病桐樹に於ても病葉の澱粉滞積現象が認められるが，一方では光合成作用の低下[17]，呼吸作用の増加を起している．[14,15,16]本実験は健全桐樹と罹病桐樹の葉に於ける炭水化物の転移の消長を比較し，それによつて天狗巣罹病葉の澱粉滞積現象を説明しようとしたものである．

実験材料及び方法

昼間光合成作用によつて葉中に同化された炭水化物が夜間他の組織に転移した量及び他の用途に使用せられた量即ち夜間の消失量を以て転移量としたもので，日没前に採集した健葉及び病葉の炭水化物量から日の出前に採集した健葉及び病葉の炭水化物量を引いた差を以て転移作用を示すことにした．尚，この際炭水化物が主要な目的ではあるが，同時に同じ材料について全窒素，可溶性窒素，蛋白態窒素を定量した．

材料は1953年7月，8月，9月に3回，福岡県林業試験場の桐畑に植栽されている桐樹の頂葉より5葉目までの全葉を採集した．即ち晴天の日を選び健全桐樹及び天狗巣病桐樹から日没後及び翌朝の日の出前に各々採集し，採葉後直ちに 90° C の乾燥器で乾燥させ，粉砕機に掛けて粉末とし分析の試料とした．

全炭水化物量の定量は試料約 1 g を取り，秤量管に入れて 85° C で恒量とし，これを秤量し，この試料を 3 % HCl で加水分解し，溶液中の還元糖量を Bertrand 氏法により定量し，全炭水化物量を決定した．窒素の定量は試料約 2 g を取り，秤量管に入れて 85° C で恒量とし乾重を秤量し，全窒素は 20 cc 濃硫酸で3時間分解したものを Kjeldahl 氏法によつて定量し，可溶性窒素は 30° C の水 150 cc で1時間抽出した液を Kjeldahl 氏法で定量した．尚，蛋白態窒素量は全窒素量から可溶性窒素量を引き去つたものを以て蛋白態窒素量とした．

実 験 結 果

健全葉の分析の結果は第1表に示す通りである．

健全葉の全窒素量及び蛋白態窒素量は8月が最高で，可溶性窒素量は各月によつて余り変化しないようである．全炭水化物量は7月，8月，9月の順に増加するようである．

C/N 率も大体同様な傾向のようである（第1表）．

Table 1. Carbohydrate and nitrogen contens of healthy leaves presented by per cent of dry matter.

Sampling	Total nitrogen		Soluble nitrogen		Proteinic nitrogen		Total carbohydrate		C/N ratio	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
July	2.63	2.67	0.24	0.30	2.38	2.36	20.3	13.9	7.7	5.2
August	3.03	3.05	0.27	0.28	2.73	2.77	23.0	17.6	7.5	5.7
September	1.89	1.95	0.27	0.21	1.61	1.74	26.2	22.1	13.8	11.3
Mean	2.51	2.54	0.26	0.26	2.24	2.42	23.1	17.8	9.6	7.4

A : Semples taken before sunset. B : Samples taken before sunrise.

細病葉の分析結果は第2表に示す通りである.

Table 2. Carbohydrate and nitrogen contents of diseased leaves presented by per cent of dry matter.

Sampling	Total nitrogen		Soluble nitrogen		Proteinic nitrogen		Total carbohydrate		C/N ratio	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
July	1.73	2.00	0.22	0.19	1.51	1.81	29.7	22.2	17.1	11.1
August	1.84	2.20	0.23	0.23	1.61	1.97	32.7	26.7	17.7	12.1
September	1.47	1.70	0.20	0.18	1.27	1.52	41.8	35.4	28.4	20.8
Mean	1.68	1.98	0.21	0.20	1.46	1.76	34.7	28.1	21.0	14.6

病葉では全窒素量，可溶性窒素量，蛋白態窒素量は8月が最高で，全炭水化物量，C/N率も7月，8月，9月の順に増加する（第2表）．葉は老葉になる程炭水化物を多量に含有するようになるが，7月，8月，9月と次第に枝の生長が停止し，古い葉齢の葉が多くなる程炭水化物量は増える傾向を示している．

第1表の各数値を100とした場合，第2表の数値を還算すれば第3表に示す通りになる．

Table 3. C, N-contents of the diseased leaves presented by the per cent of each of the healthy.

Sampling	Total nitrogen		Soluble nitrogen		Proteinic nitrogen		Total carbohydrate		C/N ratio	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
July	65	74	91	63	63	76	146	159	220	210
August	60	72	85	82	58	71	142	151	230	217
September	77	87	85	85	78	87	159	160	205	184
Mean	67	77	87	76	66	78	149	156	218	203

第3表によれば各月とも病葉の全窒素量，可溶性窒素量，蛋白態窒素量等は減少し，炭水化物は増大している．病樹より夕方採集した材料（A）の窒素量は健全葉の 67% に減じ，早朝の材料（B）では 77% に減じ，減少率は夕方の材料の方がやや多いことを示し，7月，8月，9月の各月に於ても同様な傾向が認められる．蛋白態窒素量についても同様な傾向が認められ，夕方の材料では 66% 早朝の材料では 78% に減少している．然し可溶性窒素量については逆の傾向が認められ，夕方の材料では 87%，早朝の材料では 76% に減少している．炭水化物量については，夕方採集した材料では病葉の炭水化物は 149% に増加しており，早朝の材料では 156% を示した．

第1表及び第2表について夕方採集した材料の各分析結果から早朝採集した材料の分析結果を引き健病両葉の夜間消失量を示せば第4表の通りとなる．

Table 4. Decrease of N, C-contents of the diseased and the healthy leaves during night. (A-B of each of Table 1 and Table 2).

Sampling	Total nitrogen		Soluble nitrogen		Proteinic nitrogen		Total carbohydrate		C/N ratio	
	H	D	H	D	H	D	H	D	H	D
July	−0.04	−0.27	−0.06	+0.03	+0.02	−0.30	+6.4	+7.5	+2.5	+6.0
August	−0.03	−0.36	−0.01	−0.00	−0.04	−0.36	+5.4	+6.0	+1.8	+5.6
Septemper	−0.06	−0.23	+0.06	+0.02	−0.13	−0.25	+4.1	+6.4	+2.5	+7.6
Mean	−0.04	−0.28	−0.00	+0.01	−0.05	−0.30	+5.3	+6.6	+2.2	+6.4

H : Healthy leaves. D : Diseased leaves.

第4表よりすれば，炭水化物の夜間消失量は，病葉の方が常に 10～20% 多い．更に健病葉の各月に於ける炭水化物の夜間消失量は7月，8月，9月の順に次第に減少している．即ち，葉が古くなると転移作用が減じ葉中の炭水化物蓄積量が増える傾向を示している．此の事は真の炭水化物転移機能は転移した炭水化物の絶対量を以て表示するよりも寧ろ転移率（葉中から一定時間に転移した炭水化物量を始めに葉中に含有されていた炭水化物量で割つたもの）で示した方が転移機能を合理的に表わすものと思われる．

葉中の窒素成分については，全窒素は健病葉とも朝の方が増加し，増加の程度は病葉の方が遙かに大きく健葉の約7倍に相当する．可溶性窒素量については健葉の傾向は明瞭でないが，病葉では朝の方がやや減少しているようである．蛋白態窒素量については健葉病葉とも朝の方が増加しているが，増加の程度は病葉の方が遙かに大きく健葉の約6倍に達している．従つて夜間に於ける病葉中の窒素量異常増加は主に蛋白部分の増加によるものであり，新しい蛋白の合成が起つている事を暗示している．此等よりすれば，病葉中の夜間に於ける炭水化物消失量の一部は蛋白合成の組成並びにその過程に甚しく消費されるのではないかとの暗示を受ける．

考　　察

黄化系のバイラス病に罹つた植物の C/N 率は増大し，モザイク系のバイラス病に罹つ

た植物の C/N 率は減少する傾向が一般に認められているが，天狗巣病桐樹葉に於ては健全樹葉に比べて，第3表に示す通り全炭水化物量の増加と全窒素量の減少が起つており，病葉の C/N 率は健葉より常に高く此の点からすれば，天狗巣病は黄化系のバイラス病に属するものと思われる．

夜間における変化をみると，天狗巣病桐樹葉では健全樹葉に比べて全窒素量は夕方の材料に少く早朝の材料に多いのであつて特にそれは蛋白態窒素の増加によつて起つており，その程度は健全樹のそれに数倍する．即ち病葉では蛋白代謝のうち分解作用が昼間にはよけいに起り夜間には合成作用が増している結果を示しているようで，病葉中の蛋白代謝の攪乱を示しているものと推察される．

天狗巣病に罹病した桐樹葉に過剰の澱粉が滞積する事実は病葉の光合成作用が低下していると云う実験結果から，[17]其の原因は転移作用の低下によるものと思われる．然るに本実験に於ける夜間の炭水化物消失量は病葉 6.6 %，健葉 5.3 % で（第4表），これを全部転移作用の結果とすれば病葉の方がやや強く，一見病葉の炭水化物滞積現象と矛盾するようである．然し夜間の炭水化物の減少は直接全部が転移作用に依つて消失したものではなく，呼吸作用による減少と炭水化物から他の物質への転換をも含むものである．今病葉の呼吸作用の増大による炭水化物の過剰消費を無視し，炭水化物より他の物質特に蛋白質への転換を考えてみれば次の通りである．即ち病葉では夜間の炭水化物の減少と同時に顕著な蛋白態Nの増加が起つている．従つて，炭水化物の一部は蛋白質の組成として又は合成の過程に消費されている事は確かで，此の量を差引いた残部を転移した炭水化物と考えれば病葉では乾物当り 2.7 %，健葉では 4.6 % で病葉の転移作用は健葉の 58 % にしか当らない事になり，此の外に病樹での呼吸による炭水化物の消費の異常増大[14,15,16]や蛋白質合成に必要なエネルギーを考慮すれば病葉の転移作用のみに基く炭水化物の消失量は更に小さいものとなるであろう．故に夜間に於ける健病葉の転移作用比較に於ても病葉のそれはかなり低下しているものと見なければならない．一般に炭水化物の転移作用は Goodall (1946)[6]がトマトについて行つた実験によると，同化された全炭水化物中の約 3/4 は昼間に，残りの 1/4 が夜間に転移している．結局同化された糖濃度に比例して葉からの転移作用は起るものと考えられている．従つて健葉と同程度或はそれ以下の光合成作用しか持たない病葉であるにかかわらず，その中に過剰の糖及び澱粉の滞積を起している事の原因自体が何等かの意味で転移作用の低下を起因しているものと云い得るのであつて，転移作用能は転移した炭水化物の絶対量をもつて直接比較するよりも，前記の通り転移率（一定時間における消失量/当初存在した量）で比較した方が，其の機能としての比較には意味を有すると思う．今，桐樹天狗巣病葉の転移作用を転移率に換算してみると，病葉 0.19，健葉 0.23 で病葉での転移機能の低下を示している．Watson (1951, 1953)[18,19]等は黄化病に罹つた甜菜について詳細な研究を行つた結果，夜間に於ける炭水化物減少をそのまま直ちに転移作用とし，病葉 7.0 %，健葉 6.1 % で病葉は転移作用が増加していると認め，更に病葉の同化率（N. A. R.）の減少及び病葉の過剰炭水化物の滞積を確認している．此等の実験結果は一見矛盾した結果であるにかかわらず，三つの現象を同時に満足せしめるに足る理論を成立させる事が出来ず，次の如き仮説を提出している．即ち転移量は変らないが葉細胞の病変によつて，葉から物質が移動する際に或種の抵抗を生じ，病葉中の過剰炭

水化物の集積が起つているものではないか，或は病葉の同化物質は細胞内で転移作用に関係しない孤立した状態にあるために炭水化物の集積が起つているのではあるまいかと考察している．何れにしても不充分な説明であり，此等仮説の是非よりも夜間に於ける炭水化物の減少を直接転移作用と見做した処に考察の無理な点が存在するものと思う．筆者の云う転移率に換算してみると同氏の場合では病葉 0.38，健葉 0.52 で，機能として病葉の転移作用が低下していることが判る．

要するに桐樹天狗巣病葉の転移作用は真の炭水化物転移量（全炭水化物消失量－炭水化物の蛋白質組成への転換量）及び転移率から考えても相当減少しているものと決論される．この転移作用の低下は他の生理異常と相待つて天狗巣病罹病桐樹の饑餓状態を出現させ，環境状態の変化により結局罹病桐樹の枯死を招くものと思われる．病葉の転移作用低下の原因は究極の問題はバイラス蛋白の増殖による蛋白代謝異常に基くものであろうし，一歩進めて推論するならば，蛋白代謝異常から派生した特定物質（転移機能に関与する物質）の減少に因るものと考える．

摘　　要

本実験の目的は天狗巣病に罹つた桐樹の転移作用と健全桐樹の転移作用を比較して，罹病桐樹の饑餓状態出現の一因を知ろうとしたものである．実験は7月，8月，9月の3回に亘り行つたものであるが，日没前に健全及び罹病桐樹より採集した材料及び日の出前に採集した材料について乾重当りの全炭水化物，全窒素，可溶性窒素，蛋白態窒素を定量した．転移作用は日没前の葉中炭水化物量より，日の出前の炭水化物量を差引いた量，即ち夜間消失した炭水化物量をもつて一応転移作用と見做した．実験結果は次の通りである．

1. 病葉の炭水化物含有量は常に健葉よりも約 50 % 程度増加している．
2. 病葉の全窒素量は 70 %，可溶性窒素量は 80 %，蛋白態窒素量は 70 % 程度に減少している．
3. 病葉の C/N 率は健葉の約2倍程度大きい．
4. 夜間に於ける病葉の炭水化物消失量は平均 6.6 %，健葉は 5.3 % である．
5. 夜間に於ける全窒素増加百分率は健葉 0.04 %，病葉 0.28 %，可溶性窒素量は健葉は 0.00 %，病葉は －0.01 %，蛋白態窒素増加量は病葉 0.30 %，健葉 0.05 % であつた．

罹病葉の C/N 率が高い事より，桐樹天狗巣病が黄化系のバイラス病に属するものと考察し，病葉の真の炭水化物転移量（炭水化物全消失量－新蛋白質の合成のための必要量）は健葉のそれより遙に低く，病葉の転移率（炭水化物消失量/最初葉中に存在していた全炭水化物）も健全葉のそれより遙かに小さい故に病葉の転移作用が減退していると考察し，この転移作用減退が病葉中の高い炭水化物滞積現象を出現させ，天狗巣病桐樹の饑餓状態を促進させる一因であろうと結論した．

引 用 文 献

1. Barton-Wright, E. and A. McBain : Trans. Soc. Edin., 57, 309～349, 1932.
2. ―――――― and ―――― : Ann. Appl. Biol., 20, 526～548, 1933.
3. ―――――― and ―――― : ――――――, 28, 229 ～237, 1941.

4. Bawden, F. C. and N. W. Pirie : Ann. Rev. Plant Physiology, 3, 171～188, 1952.
5. Clinch, P. E. M. and J. B. Loughnane : Sci. Proc. R. Dublin Soc., 24, 307～318, 1948.
6. Goodall, D. W. : Ann. Botany, 10, 304～328, 1946.
7. Llinkenberg, C. H. : Meded. Inst. Suikerbiet, Bergen-o-Z., 2, 33～65, 1954.
8. Murphy, P. A. : Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., 17, 163～184,1923.
9. ———— : Jour. Dept. Agric. Ireland, 23, 20～34, 1923.
10. Quanjer, H. M. : Meded. Rijhs Hoogere Land-, Tuin en Boschboush. [Wageningen] 6, 41～80, 1913.
11. ———— : Tijdschr. Plziekt., 40, 201～214, 1934.
12. Riemsdijk, J. K. : Tijschr. Plziekt., 41, 317～329, 1935.
13. Thung, T. H. : Tijschr. Plziekt., 34, 1～74, 1928.
14. 徳重陽山：九州大学演習林報告, 19, 71～82, 1951.
15. ———：九州大学農学部学芸雑誌, 12, 309～314, 1952.
16. ———：————, 12, 315～319, 1952.
17. ———：————, 15, 297～302, 1955.
18. Watson, M. A. and D. J. Watson : Ann. Appl. Biol., 38, 276～288, 1951.
19. ———— and ————：————, 40, 1～37, 1953.

Résumé

The purpose of this study was to find the cause of starvation of paulownia tree affected by witches'-broom, and compared the rate of translocation of carbohydrates from the leaves of healthy tree with that from the leaves of the witches'-broom infected tree. Upper 5 leaves of each of healthy and diseased trees collected at the time just before sunset (A) and at the time before sunrise (B) of the successive days, were dried and prepared for the analysis. Samples were collected at three successive months from July to September. Total carbohydrates (starch and sugars), water soluble-, proteinic-, and total nitrogen were measured. The results were as follows.

1. The amount of the total carbohydrates of the diseased leaves was 50 per cent greater than that of the healthy.
2. The diseased leaves had about 70 per cent total nitrogen, about 80 per cent soluble nitrogen, and about 70 per cent proteinic nitrogen against each 100 per cent of the healthy.
3. C/N ratio of the diseased leaves was twice as much as the healthy.
4. The loss of total carbohydrates from the diseased leaves during night was 6.6 per cent and that of the healthy was 5.3 per cent.
5. The increase of total nitrogen during night was 0.04 per cent in the healthy and 0.28 per cent in the diseased leaves, and that of proteinic nitrogen was 0.05 per cent in the healthy and 0.3 per cent in the diseased leaves, while

the change of soluble nitrogen contens during night was negligible in both of the healthy and the diseased leaves.

Witches'-broom disease of paulownia which belonged to the viruses of the yellow group, contained much higher contents of carbohydrates and showed higher C/N ratio in the leaves of the diseased trees, although accompanied by their declined photosynthetic power.

Net translocated carbohydrate quantities (apparent loss of carbohydrate contents-loss of the same during protein synthesis) from diseased leaves during night was much lower than that of the healthy and "the translocation ratio" —— loss of cabohydrate contents from leaves/whole carbohydrates contained in the leaves at the beginning —— was also much lower than that of the healthy.

It was concluded that the declined translocation power of the diseased leaves was the cause of excess carbohydrate contents in them and in turn accelerated the starvation of the diseased shoots or whole plant.

Laboratory of Plant Pathology,
Faculty of Agriculture,
Kyushu University