

## イネ分げつ茎の鉛直方向への屈曲反応の解析\*

高橋 清・大竹 博行

(東北大学農学部)

1992年4月28日受理

**要旨:** 分げつが鉛直方向へ姿勢の抑制を行う仕組みを解析するために、水稻品種ササニシキを用いて分げつ茎の各節の重力屈性反応の大きさについて検討を行った。第1実験、1/5000 a ワグネルポットにイネを1個体ずつ育て、11葉期と出穂後10日目に地上部を採取し、全分げつの各節位別の屈曲角度を調査した。一本の茎の中で最大の屈曲角度を示したのは、伸長茎部と非伸長茎部の境に位置する節(0位節)の葉枕であった。次いで、その1節下(-1)、1節上(+1)、2節下(-2)の順であった。1次分げつ茎では、下位節に発生する分げつで屈曲角度が大きく、上位分げつで小さかった。また、屈曲する節数も下位分げつで多かった。下位節からでる1次分げつは、新しい分げつの出現と生長によって、より外側に押されたものと推定される。第2実験、3.5-4.0葉期の苗を水田に移植した。栽植密度は、30×30 cmと30×15 cmの2段階、1株植え付け本数は1本と5本の2段階とした。出穂後40日目に地上部を採取し、全分げつの各節の屈曲角度を調査した。1本の茎の中で屈曲角度が最大であったのは0位節であった。次いで-1、+1、-2位節の順となり、第1実験の孤立個体の結果と全く同一の傾向が得られた。

これらの結果は、水稻ササニシキでは特定の部位(0位節とその付近の葉枕)が、分げつ茎の鉛直方向への姿勢の制御において重要な働きをしていることを示唆している。

**キーワード:** イネ、屈曲、ササニシキ、重力屈性、葉枕。

**Analysis on the Bending Response of Rice Tillers to the Upright Position:** Kiyoshi TAKAHASHI and Hiroyuki OTAKE (*Faculty of Agriculture, Tohoku University, Sendai 981, Japan*)

**Abstract:** We studied how the tiller axes move toward the upright position using one of the Japonica type rice Sasanishiki (*Oryza sativa* L.). In the first trials, each plant was grown in a pot. The tiller shoots were sampled at the 11th leaf-stage and at 10 days after the panicle heading. The curvature of each pulvinus was measured and indicated as a degree angle. Maximum angle of 28.4 degrees was found in the pulvinus position 0 located at the base of a lowest internode among elongated internodes in the tiller stem. Then, the curvature of each pulvinus at the position -1, +1 and -2 was 14.0, 12.7 and 10.9 degree angle, respectively. The curvature of the lower primary tillers of a main stem was greater than those of the upper tillers. The number of pulvini curved was also greater in the lower ones. This shows that pulvini of the lower primary tillers were successively responding to gravity more than one time and restored their shoots to the upright position. Almost the same results are obtained in the field experiment where the seedlings were transplanted at the rate one per hill and 5 per hill in both the space of 30×30 cm and 30×15 cm, respectively. In conclusion, it was found that the pulvini at and around the position 0 plays an important role to allow tiller axis to move into the upright position.

**Key words:** Curvature, Gravitropism, Pulvinus, Rice, Sasanishiki.

著者ら<sup>11)</sup>は、イネを人為的に横転して、その起き上がり能力を調査した結果、イネはそのほぼ一生を通じて起き上がり能力を保持していることを認めた。

このイネの重力屈性は、水田条件下に個体群でも、何らかの役割を果たしていると考えられる。

イネを1本植え疎植で育てた場合、分げつ盛期の個体は株もとが開張し、それぞれの分げつは、その基部でかなり斜めに倒れている。このように疎植の株では、周辺に空間があるため光合成器官は光が有効に利用できるように、初期の分げつが斜方に伸長する制御機構が働くものと思われる。しかし出穂期

には分げつの多くはほぼ鉛直方向に揃って立つように調節されている。このような茎の鉛直方向への姿勢の制御には、重力屈性が関与しているのではないかと推定される。

イネ科植物では、人為的に横転したり、あるいは自然に倒伏した場合、地上部は葉枕の働きによって鉛直方向へ姿勢を立て直すことが知られている<sup>1,2,3,4,6,7,11)</sup>。姿勢の制御に関与する葉枕の数は作物によって異なり、トウモロコシやソルガム等の大型作物で6~8個、コムギ、オオムギ、エンバクなどの小型作物では2~4個であるという<sup>6)</sup>。イネでは、前報<sup>11)</sup>で明らかにしたように7葉期から出穂期にかけて、3~5個の葉枕が関与しており、生育が進むにつれて少なくなる傾向があった。葉枕部の構造や生

\* 大要は第192回講演会(1991年11月)において発表。

理的反応機構については、とくにエンバクやオオムギなどで研究が進められており、多くのことが明らかにされている<sup>4,6,7,8)</sup>。

しかし、前述のような横転や倒伏を伴わないイネについて、分げつ茎の鉛直方向への姿勢の制御を検討した例は極めて少ない。特に、この調節は特定の節位で起こるのかどうか、また、それは分げつの種類によって異なるのか、などといった問題については、未解明のままである。

そこで、本実験では、栽植密度および1株植え付け本数を異にする水田条件下の個体群のイネとポット栽培した孤立個体のイネを用いて、分げつ茎の鉛直方向への姿勢制御の仕組みについて検討を行った。また、ポット栽培したイネを用いて、分げつ茎が次第に立ち上がる、その途中経過をも調査した。

その結果、2, 3の興味ある知見を得たので、ここに報告する。

## 材料と方法

水稻品種ササニシキを用いて、以下の実験を行った。

### 第1実験 (孤立個体に関する実験)

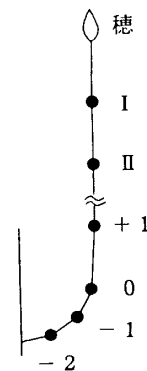
本実験は、東北大学農学部 (仙台市青葉区) で行った。1989年5月10日、1/5000 a ワグネルポットに化成肥料 (N:P:K=8:8:8) 8g を混入した水田土壌を入れ、あらかじめ30°C暗条件下に2日間培養した催芽籾を、ポットあたり2粒播種した。5月30日に間引きして1個体/ポットとした。毎週、新しく展開した葉に黒色油性ペンで、分げつの出現節位および分げつ茎上の葉位を書き込んだ。

11葉期 (7月25日) に10個体を、出穂後10日目 (9月5日) に10個体を、それぞれ採取した。各個体は主茎、1次分げつ、2次分げつ、3次分げつに分別し、各節間長と屈曲角度を測定した。

屈曲角度の測定方法は次の通りであった。非伸長茎部については茎部を屈曲面中央に平行に縦に2分して、その断面を複写し、隣接する節間の各々の節隔壁を中心間を結んだ線のなす角度の補角 (下位節間の延長となす角度) を分度器を用いて測定した。伸長茎部の縦断面も同様に複写して、隣接する節間同士のなす角度の補角を分度器を用いて測定した。これらの補角をもって屈曲角度とした。

### 第2実験 (個体群に関する実験)

本実験は、東北大学農学部構内の圃場 (1a水田) で行った。3.5~4.0葉期の苗を1990年5月11日に



第1図 節位の表示方法。

1: 止葉着生節をIとして、以下順次求差的にII, IIIとする。

2: 伸長節間 (5 mm 以上) と非伸長節間 (3 mm 以下) の境に位置する節を節位0としてその上位を+1, 下位を-1, -2とする。

移植した。栽植密度は、30×30 cm と 30×15 cm の2種類、1株植え付け本数は1本植えと5本植えの2種類とした。それらの組み合わせによる合計4処理区を設けた。施肥は全量基肥として化学肥料 (N:P:K=8:8:8) で75 kg/10 a を与えた。

出穂後40日 (9月19日) に、疎植区 (30×30 cm) については5個体、密植区 (30×15 cm) については10個体を、それぞれ採取した。採取後、主稈・分げつを含めてすべての茎の各節間長および各節の屈曲角度を第1実験に記載した方法で測定した。

## 結果と考察

### 1. 孤立個体での調査結果 (第1実験)

節位の表示は第1図に示すような2種類の方法を採用した。1つは止葉着生節をIとして以下順次求差的にII, IIIとする方法 (以下、これを表示法1と記載する) である。もう1つは伸長節間と非伸長節間の境に位置する節を、節位0として、その上位を+1, 下位を-1, -2とする方法 (以下、表示法2と記載する) である。

出穂後10日目における主茎及び分げつの各節部の屈曲角度を第1表に示した。節位は表示法1によった。下線を付したものは表示法2における0位節に相当することを表している。

本実験では1次分げつが7本、2次分げつが16本、3次分げつが4本生じた。分げつの種類は、Mが主茎、T2, T3……Tnは、それぞれ2号分げつ、3号分げつ……n号分げつを示す。T2-Pは、T2のプロフィール節から出現した2次分げつを示す。T2-1

第1表 主茎および分げつ茎の各節部の屈曲角度(度)。

分げつ の種類	節 位											合計
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	
M	0	0	1	0	0	<u>2</u>	1	0	0	0		4
T2	0	0	1	1	15	<u>17</u>	13	13	11	7		78
T3	0	0	1	3	15	<u>29</u>	19	14	14	12		107
T4	0	1	1	2	7	<u>23</u>	11	10	11	20		86
T5	0	0	1	1	12	<u>22</u>	16	15	2			70
T6	0	0	0	0	10	<u>13</u>	8	8	19			57
T7	0	1	1	3	8	<u>20</u>	11	0				45
T8	0	0	0	4	<u>21</u>	1						26
T2-P	0	0	1	4	<u>25</u>	<u>28</u>	18	15	8	9	17	125
T2-1	0	0	0	0	<u>25</u>	<u>18</u>	14	10	15			83
T2-2	0	0	0	6	<u>33</u>	<u>24</u>	15	9				87
T2-3	0	0	0	4	<u>24</u>	<u>19</u>	16	15				77
T2-4	0	1	6	15	<u>11</u>	<u>28</u>	11					72
T2-5	0	0	0	8	<u>42</u>	<u>7</u>	7					64
T3-P	0	0	0	4	<u>16</u>	<u>22</u>	9	7				58
T3-1	0	0	1	2	12	<u>30</u>	15	13	10	12		94
T3-2	0	0	0	7	<u>31</u>	<u>24</u>	14	7	7			90
T3-3	0	0	2	4	<u>31</u>	<u>21</u>	12	16				85
T3-4	0	0	0	3	4	<u>37</u>	10					54
T4-1	0	0	0	2	10	<u>25</u>	15	9	12			73
T4-2	0	2	2	5	17	<u>26</u>	15	13				79
T4-3	0	0	0	3	<u>43</u>	<u>8</u>						54
T5-1	0	2	10	6	-5	<u>33</u>	6	10				62
T5-2	0	0	2	10	21	<u>25</u>						58
T2-P-2	0	0	2	10	<u>28</u>	<u>28</u>	23					95
T2-1-1	0	0	0	3	<u>20</u>	13	8					44
T2-1-2	0	0	3	16	<u>69</u>	25	4					117
T3-1-2	0	0	0	4	13	<u>59</u>	14					90

節位は止葉着生節をIとした。

Mは主茎，T2，T3，……Tnは，2号分げつ，3号分げつ，n号分げつの各1次分げつを示す。T2-PはT2のプロフィル節から出現した2次分げつ，T2-1はT2の第1節から出現した2次分げつ，Tn-mはn号分げつの第m節から出現した2次分げつを示す。T2-P-2はT2-Pの第2節から出現した3次分げつを，T2-1-1はT2-1の第1節から出現した3次分げつ，Tn-m-sはTn-mの第s節から出現した3次分げつを示す。表中の数字で下線を付したものは0位節に相当する。点線より左は伸長茎部，点線より右は非伸長茎部を示す。太字は最大屈曲反応を示した節位を表す。

第2表 孤立個体におけるすべての茎の屈曲角度の平均値(度)。

	節位			
	+1	0	-1	-2
屈曲角度	12.7 <sup>a</sup>	28.4 <sup>b</sup>	14.0 <sup>a</sup>	10.9 <sup>a</sup>

アルファベットの異なる区間で有意差ありを示す(ダンカンの新多重範囲検定法：P<0.01)。

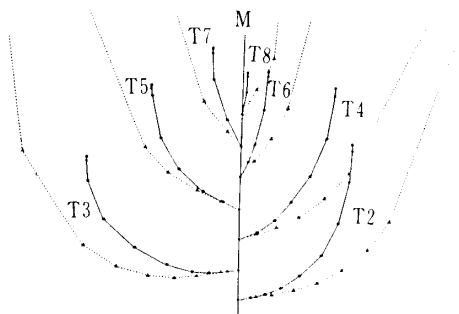
は，T2の第1節から出現した2次分げつを示す。以下同様である。

1次分げつでT2~T8のいずれにおいても非伸長茎部の屈曲が大きかった。一方，伸長茎部はその最下位節(0位節：下線を付したもの)を除いて小さな値であった。また，最大屈曲部位はいずれも0位節であった。

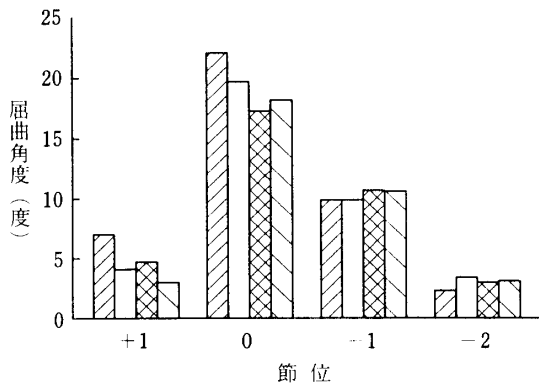
2次分げつにおいても，ほぼ同様の傾向が認めら

第3表 各処理区の1株茎数および1m<sup>2</sup>あたり茎数.

処理区	畝間・株間・1株本数	茎数 (本/株)	茎数 (本/m <sup>2</sup> )
1本植疎植区	cm cm 本 30・30・1	31.0	344.1
1本植標植区	30・15・1	18.7	415.5
5本植疎植区	30・30・5	38.5	427.8
5本植標植区	30・15・5	22.2	493.3



第2図 11葉期の出穂後10日目における1次分げつ茎の屈曲部位と屈曲程度の比較(模式図). 各1次分げつは便宜上同一平面上に表した. 実線:11葉期, 点線:出穂後10日目, M:主茎.



第3図 個体群における株内のすべての出穂茎の葉枕の屈曲角度の節位別平均値. 節位は第1図参照.  
 ▨: 畝間30 cm・株間30 cm・1本植え  
 □: 畝間30 cm・株間15 cm・1本植え  
 ▩: 畝間30 cm・株間30 cm・5本植え  
 ▤: 畝間30 cm・株間15 cm・5本植え

れた。ただし、最大屈曲部位は、大多数の2次分げつで0位節であったがT2-2, T2-3, T3-2, T3-3で+1位節, T3-Pで-1位節であった。

3次分げつの屈曲も、同様に非伸長茎部で大きく、伸長茎部はその最下位節を除いて小さな値であった。最大屈曲部位は、T2-P-2が-1位節であった他はすべて0位節であった。

このように、1次分げつ、2次分げつ、3次分げつ

のいずれにおいても、非伸長茎部での屈曲が大きく、伸長茎部ではその最下位節を除いてほとんど屈曲がみられなかった。最大屈曲部位は、すべての1次分げつとほとんどの2次分げつ、3次分げつで、伸長節間と非伸長節間の境に位置する0位節であった。

0位節を基準としたときの1個体のすべての茎の屈曲角度の平均を第2表に示した。すべての茎の屈曲角度の平均は、0位節、-1位節、+1位節、-2位節の順となり、0位節で有意に大きな値となった。

各節部の屈曲角度の合計は第1表に示すように、T2が78度、T3が107度であるのに対して、T7が45度、T8が26度となり、下位に位置する分げつほど大きな値であった。また、反応節間数はT2, T3が6個であるのに対し、T7が3個、T8が1個となり、下位の分げつほど多くの節部で屈曲する傾向が見られた。

次に屈曲の途中経過を調べるために、1次分げつに関して、11葉期と出穂後10日目の各節部の屈曲の状態を調査し、その結果を第2図に示した。なお、作図上、便宜的に主茎の節と節の間隔は一定とした。分げつの節間長は実際の測定値に基づいて表現した。

その結果、T3, T2のような下位の分げつは、主茎から離れて配置しており、一方、T7, T8のように上位の分げつは主茎に寄り添うように配置していた。また、11葉期に比べて、生育が進んだ出穂後10日目では、11葉期よりも主茎から離れて配置していた。

このように1次分げつは、生育の初期段階では主茎によりそうように配置しているが、生育が進むにつれてだいに離れていく様子がうかがえた。

2. 個体群での調査結果(第2実験)

栽植密度および1株植付け本数を異にする4種類の個体群について、それぞれの採取個体の主稈および分げつの全ての茎の各節の屈曲角度を測定した。その中で屈曲を示した+1, 0, -2位節の屈曲角度の平均値を第3図に示した。節位は表示法2で示した。

その結果、栽植密度、1株植え付け本数の違いにかかわらず、すべての茎の屈曲角度の平均は0位節が最も大きく、次いで-1位節、+1位節、-2位節の順であった。すなわち、第1実験の孤立個体で見られた傾向と全く一致する結果となった。

30×30 cmの1本植え疎植区の+1位節と0位節の屈曲角度が他の区に比べてわずかに大きな値を示したが、これは30×30 cmの1本植え疎植区では単位面積当たり茎数が、第3表に示すように、最も少ないことと関係があると思われる。

これは、一定面積あたりの茎数が小さいほど、分げつが外側におされて開く程度が大きくなることを意味しており、光を有効に利用するための適応現象のひとつと考えられる。

### 総合考察

本研究は、横転や倒伏を伴わないイネについて、とくに分げつ茎の鉛直方向への姿勢の制御の仕組みについて解析を試みたものであり、既応の研究成果を参考に以下考察を行なう。

まず、ポットに1個体だけ移植して育てた植物体と圃場試験における1本植え疎植区の植物体では、移植後の1-2カ月間、新しい分げつの出現と旺盛な生長が認められた。移植1カ月後には、株が開張し、下位節から出る分げつほど鉛直方向から大きくずれることが観察された。これは分げつ周辺の空間を積極的に埋め尽くし、光を有効に利用しようとする一種の適応現象と見られる。

一般に、維管束植物では、根茎やほふく茎は横屈地性 (diagravitropism) を示し、また、主軸から最初に生成する側芽や側根は傾斜屈地性 (plagiogravitropism) を示すことが知られている<sup>9,12)</sup>。イネの場合も下位節からの分げつは、傾斜屈地性を示しているともみることでもできよう。

しかし、密植区の株の開張程度が疎植区に較べてかなり小さいことを考えると、傾斜屈地性以外に株元の光環境も開張程度に関わっている可能性がある。

一方、浮稲を用いて幼植物期の主茎の切除処理を行った場合<sup>10)</sup>、切除しなかった下位節からの分げつは主茎にとって代わり、鉛直方向に旺盛な生長をすることを観察している。従って、分げつの傾斜屈地性は下位節からの分げつに特有のものというよりも、主茎の存在によっても影響をうけると考えられる。

以上の結果は、イネの下位節からの分げつの生長には傾斜屈地性とともに入環境や主茎の影響が加わっていると考えられる。他方、主茎では負の重力屈性反応能力が著しいが、分げつ、とくに下位節から出る分げつでは主茎とは異なり、生育初期の分げつ茎の負の重力屈性反応能力は小さく抑えられているとみられる。

次に、11葉期と出穂後10日目の分げつ茎の屈曲の様子を比較すると、分げつ茎の下部がより外側へ開いていることが認められる。

T2を例にとると、11葉期には、すでに分げつ基部は生長を停止してからかなり経過しているので、屈曲の原因としてはT2自体の生理的な反応の可能性は除外される。むしろ外からの物理的な要因と考えられる。そのひとつの可能性としては、傾斜屈性により、斜方に生長したT2分げつが、T4、T6、T8などの新しい分げつ茎の出現と生長によって主茎近くの間が占められる結果、より外側へ押されたものと推定される。

次に、ポット試験および異なる栽植密度で育てた圃場試験のいずれの個体においても、最大屈曲のみられた節位が、0位節であったことについて考察する。

0位節は伸長茎と非伸長茎との境にあたる節位であり、地表面より下方に位置している。一般に、伸長茎部と非伸長茎部では内部構造的に異なっており、伸長茎部の冠根は出根しないのが普通である<sup>9)</sup>。

従って、伸長茎部の基部(0位節)において冠根が土中に伸長し、茎がしっかりと固定され、その上に最大屈曲を示す0位節の調節運動により鉛直方向に伸長した茎部が位置することになり、力学的に安定した構造をとることになると考えられる。

最後に、伸長茎部の屈曲反応について考察する。イネの伸長茎部の葉枕は形態的によく発達しており、重力に対して極めて感受性が高いことが認められている<sup>11)</sup>。本実験では、伸長茎部の葉枕は屈曲を示さなかったが、これは重力刺激を受けなかったことを必ずしも意味しない。何故なら、葉枕の屈曲反応は1回限りでなく重力刺激が加わるたびに屈曲することが知られており、重力刺激がちょうど逆方向に反復して起こった場合、屈曲反応は相殺され、見かけ上屈曲は見られないことになるからである<sup>2)</sup>。

これを確かめるためには、屈曲角度ではなく、葉枕の縦方向の長さを調べる必要がある。屈曲は起こらなくとも伸長が増加していれば、両方向への重力

刺激が加わったものと推定される。そこで予備実験において止葉節の葉枕の縦方向の長さを測定したところ、出穂期に較べて稔実期のものの方がより長いことが認められた。葉枕は一旦形態的に完成すると、その後は伸長しないという仮定が正しければ、稔実期間中の止葉節の葉枕の伸長は、重力刺激によって引き起こされたものである可能性が高い。しかし、この点については仮定の検討がまだ不充分であるので、今後の課題として指摘するにとどめる。

最後に、本研究の結果から、今後の研究課題として考えられるものを示すと次の通りである。

0位節およびその周辺の葉枕の組織学的検討およびそれらの葉枕の屈曲反応の品種間差異の検討、0位節およびその周辺の葉枕の屈曲程度と出穂期あるいは稔実期の草姿との関係、さらに、1本の茎の起き上がり反応における複数の葉枕の関与の仕方などがあげられる。

**謝辞:** 本実験の実施にあたり、多大の協力をいただいた本研究室の大友健二技官および当時の専攻学生庄子和博氏（現、電力中央研究所研究員）に感謝いたします。

#### 引用文献

1. Arslan, N. and T. Bennet-Clark 1960. Geotropic behaviour of grass nodes. *J. Exp. Bot.* 11: 1-12.
2. Brock, T.G. and P.B. Kaufman 1990. Movement in grass shoots. In *The Pulvinus: Motor Organ Leaf Movement*. (Eds.) R.L. Satter et al, Amer. Soc. Plant Physiologists, Rockville, U.S.A., 59-71.
3. 壇上 勉 1949. 禾穀類の倒伏に関する研究. 第1報 麦類の背地性について. *日作紀* 18: 147-149.
4. Dayanandan, P., H.V. Herard and P.B. Kaufman 1977. Structure of gravity-sensitive sheath and internodal pulvini in grass shoots. *Am. J. Bot.* 64: 1189-1199.
5. 原田二郎・山崎耕字 1990. 根の形態と発育. 松尾孝嶺他編, 稲学大成 (形態編). 農文協, 東京. 99.
6. Kaufman, P.B. and P. Dayanandan 1984. Hormonal regulation of the gravitropic response in pulvini of grass shoots. In *Hormonal Regulation of Plant Growth and Development*. Vol. I (Ed.) S. S. Purohit, Agro Botanical Publishers, Bikaner, India, 369-385.
7. ———, I. Song and R.P. Pharis 1985. Gravity perception and response mechanism in gravire-sponding cereal grass shoots. In *Hormonal Regulation of Plant Growth and Development*. Vol. II (Ed.) S.S. Purohit, Agro Botanic. Publ., Bikaner, India, 189-200.
8. ———, T.G. Brock, I. Song, Y.B. Rho and N.S. Ghosheh 1987. How cereal grass shoots perceive and respond to gravity. *Am. J. Bot.* 74: 1446-1457.
9. スタイルズ, W・コッキング, A.C, 1969. 植物生理学入門下. 倉石 晋・西成典子, 1973. 東京大学出版会, 東京. 462-463.
10. 高橋 清 1991. 浮稲における主茎と一次分げつの伸長最低節間節位の比較. *日作紀* 60: 400-406.
11. ———, 大竹博行・星川清親 1992. イネの主茎の重力屈性の生育時期による変化. *日作紀* 61: 623-628.
12. Thimann, K.V. 1977. *Hormone Action in the Whole Life of Plants*. Univ. Massachusettes Press, Amherst, 94-95.