

## 水稻幼植物の節間の伸長に及ぼす植物生長調節物質の影響

高 橋 清・Peter B. KAUFMAN\*

(東北大学農学部・\*University of Michigan)

1991 年 2 月 15 日受理

**要 旨:** イネの節間伸長制御機構に関する研究の一環として、光条件下の水稻幼植物の第 2 節間を対象に以下の実験を行った。供試材料は、日本型水稻品種ササニシキおよびインド型浮稲品種 Leb Mue Nahng 111 (LMN) および Habiganj Aman VIII (HA) である。種子を消毒後、各種生長調節物質を含む試験液に置床し、30°C、連続照明条件下で 14 日間培養した。結果の概要は次の通りである。

(1) 日本型イネでは、ジベレリン  $A_3$  ( $GA_3$ ) 単独処理の場合、 $10^{-3}$  M 程度の高濃度の処理でのみ、第 2 節間の伸長が誘起された。一方、低濃度  $GA_3$  ( $10^{-5}$  M~ $10^{-6}$  M) 処理はトリアジノン (TA)、あるいは、アブシジン酸 (ABA)+エチレン (ET)、あるいはポリエチレングリコール (PEG) との共存下で、節間伸長をもたらした。他方、浮稲では、低濃度  $GA_3$  ( $10^{-5}$  M~ $10^{-6}$  M) の単独処理により節間が伸長した。また、浮稲品種 HA では、 $GA_3$  を含まない ABA+ET の併用処理でも伸長した。(2) 第 2 節間の伸長に対して、 $GA_3$  および ET は促進的に作用したが、ブラシノライド (BR) やベンジルアデニン (BA) は抑制的に作用した。インドール酢酸 (IAA) は、効果を示さなかった。ABA は、品種や  $GA_3$  の処理濃度によって、促進あるいは抑制のいずれかの作用を示した。(3) 鞘葉や中茎では、BR 処理による顕著な伸長促進効果が見られたが、第 2 葉鞘、第 2 葉身、第 2 節間では、 $GA_3$  による促進効果が見られた。一方、ABA は葉鞘や葉身の顕著な伸長抑制をもたらした。

**キーワード:** イネ、浮稲、ジベレリン、生長調節、生長調節物質、節間伸長、第 2 節間、ブラシノライド。

**Regulation of Internodal Elongation of Rice Seedlings by Plant Growth Regulators:** Kiyoshi TAKAHASHI and Peter B. KAUFMAN\* (*Faculty of Agriculture, Tohoku University, Sendai, 981 Japan; \*University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109-1048 U.S.A.*)

**Abstract:** We investigated the role of each plant hormone in the internodal elongation of rice seedlings using japonica rice cultivar 'Sasanishiki', and deepwater rice cultivar 'Leb Mue Nahng 111, and 'Habiganj Aman VIII'. Rice seedlings were grown in the light conditions at 30°C and applied with various plant growth regulators: abscisic acid (ABA), benzyl-adenine (BA), brassinolide (BR), ethylene (ET), gibberellin- $A_3$  ( $GA_3$ ), indole-3-acetic acid (IAA) and triazinone (TA).

(1) Among the seven growth regulators, only  $GA_3$  induced internode elongation when applied alone. In japonica rice, the elongation was not induced when applied with low level of  $GA_3$  ( $10^{-5}$  M~ $10^{-6}$  M). The elongation, however, was induced by  $GA_3$  ( $10^{-5}$  M~ $10^{-6}$  M) in the presence of polyethylene glycol (PEG) or TA (gibberellin synergist). In the deepwater rice, low level of  $GA_3$  ( $10^{-5}$  M~ $10^{-6}$  M) induced the elongation. (2)  $GA_3$  or BR stimulated the coleoptile growth.  $GA_3$ , BR or IAA promoted the mesocotyl growth.  $GA_3$  promoted the leaf growth.  $GA_3$  and ET stimulated the internode elongation but the BR or BA inhibited the internode growth. ABA produced both an inhibition and a promotion of the internode growth. This may be due to the stage dependent response of the internode to ABA. These results may suggest that the regulation mechanism of the internode growth may include both organ-specific steps and the common process to other organs.

**Key words:** Brassinolide, Deepwater rice, Gibberellin, Growth regulation, Growth regulators, Internode elongation, Rice, Second internode.

著者らは、水稻幼植物の第 2 節間を対象に、伸長制御機構について一連の研究を行ってきた。これまでの成果は、まとめてみると、次の通りである。

(1) イネの幼植物節間は、光に対して敏感で、短時間の光照射によって、その伸長が抑えられる<sup>8,9)</sup>。

(2) この光照射による伸長の抑制は、ジベレリン  $A_3$  ( $GA_3$ ) 処理によって解消される<sup>8,9)</sup>。

(3)  $GA_3$  以外の既知の植物ホルモンは、単独処

理では、伸長促進効果をまったく示さない<sup>11)</sup>。

(4) アブシジン酸 (ABA) 処理やエチレン (ET) 処理は、単独処理では効果がないが、 $GA_3$  との共存下で相乗的な促進効果を示す<sup>10)</sup>。

本研究では、水稻幼植物の第 2 節間の伸長制御機構について、これまでの成果をふまえて、以下の課題について検討した。

(1) 単独処理では効果が見られないベンジルアデニン (BA)、インドール酢酸 (IAA)、ブラシノライド (BR) などは、節間伸長を誘起する  $GA_3$ +

\* 大要は第 178 回講演会 (1984 年 10 月) において発表。

ABA+ET の併用処理に対して、どのような作用を示すか?

(2) ジベレリンと相乗作用を示すトリアジノン (TA) を加えた場合、日本型水稻ササニシキでも、低濃度  $GA_3$  処理によって第2節間の伸長が誘導されるか?

(3) 内生 ABA を高める処理、例えば、ポリエチレングリコール (PEG) による浸透圧調節 (水分ストレス) 処理は、外生 ABA 処理効果と同様に、低濃度  $GA_3$  との併用処理により、第2節間の伸長に対して相乗的な促進作用を示すか?

(4) インド型浮稲と日本型水稻を比較した場合、幼植物第2節間の伸長において、植物ホルモンに対する伸長反応にどのような差異があるか?

(5) 第2節間の伸長調節機構は、幼植物各器官に共通するものか、あるいは、異なるものか?

## 材料と方法

### 1. 材料

イネ (*Oryza sativa* L.) の日本型水稻品種 'ササニシキ'、インド型浮稲品種 'Habiganj Aman VIII' (HA) および 'Leb Mue Nahng 111' (LMN) を供試した。ただし、第1実験、第2実験および第4実験ではササニシキと LMN のみ供試した。

### 2. 培養条件

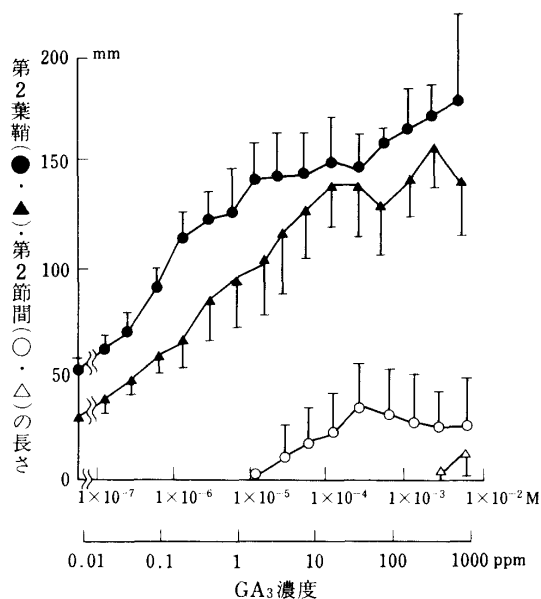
種子は、次亜塩素酸ナトリウム水溶液 (塩素濃度 0.5%) に 20 分浸漬後、塩素臭がなくなるまで、数回、水洗した。あらかじめ、試験液 2 ml を加え、ガーゼ 2 枚を敷いた管ビン (高さ 7.5 cm, 直径 3 cm) 内に 6 粒ずつ置床した。1 処理区あたり 3 つの管ビンを使用した。管ビンはアクリル箱内に入れて 30°C 恒温、連続照明条件下 (白色蛍光灯, 500 lx) で培養した。

### 3. 試験区の構成

以下のとおりである

**第1実験:**  $GA_3$  単独処理を行った。  $GA_3$  濃度は、1,000 ppm を最大濃度として、2 分の 1 に希釈していくシリーズ (15 段階) を設けた。これに 0 ppm  $GA_3$  (蒸留水) の無処理区を加え、合計 16 試験区とした。

**第2実験:** ABA, BA, BR, ET,  $GA_3$ , IAA, TA の 7 種類の植物生長調節物質 (PGRs) を用いた。BR は、まだ正式に植物ホルモンとして認められていないが、第6番目の植物ホルモンの可能性が高いといわれており<sup>5)</sup>、また、TA は、ジベレリンの作



第1図  $GA_3$  処理が水稻幼植物の第2節間および第2葉鞘の伸長に及ぼす影響。

▲: 第2葉鞘長 (ササニシキ), ●: 第2葉鞘長 (LMN), △: 第2節間長 (ササニシキ), ○: 第2節間長 (LMN)。

それぞれの符号のバーは、5% レベルでの最小有意差を示す。なお、便宜上、バーは片側にのみ付けた。第2節間については符号のないところは、伸長しなかったこと (1.0 mm 以下) を示す。

用を相乗的に高める作用があることが知られている<sup>7)</sup>。各試験液の濃度は、できるだけ生理的濃度に近い  $10^{-6}$  M とした。しかし、それぞれ予備試験の結果、IAA, TA, ET は伸長反応が  $10^{-6}$  M で明瞭ではなかったので  $10^{-5}$  M を用いた。また、予備試験の結果から有効な組合わせ処理を選び、併用処理区を設けた。これに無処理区を加えた合計 16 区の試験区とした。

**第3実験:**  $GA_3$  ( $4 \times 10^{-6}$  M), ABA ( $2 \times 10^{-6}$  M), ET ( $3.6 \times 10^{-3}$  M) の 3 種類の PGRs の組合わせ処理を行った。また、アクリル箱内のエチレン条件を 2 種類とした。一つは、活性炭をアクリル箱内に置いて、植物体から放出されるエチレングスを吸着させた。他方は、活性炭処理を行わなかった。合計 8 試験区とした。

**第4実験:** PEG (平均分子量 7,500) を用いて、17.2% ( $gg^{-1}$ ) PEG 水溶液および 0% PEG 水溶液を作成した。それぞれの水溶液を 3 つに分けて  $GA_3$  を加え、0 M,  $4 \times 10^{-6}$  M および  $2.8 \times 10^{-5}$  M  $GA_3$  に調整した。合計 6 試験区とした。

## 4. 調査

置床後14日目に植物体を採取し、中茎、鞘葉、第2節間、第2葉鞘、第2葉身のそれぞれの器官の長さを測定した。

## 結果と考察

1. 第1実験: GA<sub>3</sub> 単独処理が第2節間の伸長に及ぼす影響 (第1図)

ササニシキでは、1000 ppm ( $2.89 \times 10^{-3}$  M) 処理でのみ、第2節間の伸長が認められた。LMN の場合には、7.8 ppm ( $2.26 \times 10^{-5}$  M) 以上の濃度処理

で第2節間の伸長が認められた。また、LMN の節間長は、62.5 ppm ( $1.80 \times 10^{-4}$  M) までは濃度の上昇とともに増加したが、それ以上の濃度では、伸長量は一定となった。いずれの品種も、節間伸長の誘起には、第2葉鞘の場合と比べると、より高濃度のGA<sub>3</sub>を必要とした。

一方、第2葉鞘の伸長は、ササニシキも LMN も、 $10^{-7}$  M 程度で明かな促進反応を示し、 $10^{-3}$  M にいたるまで増加傾向を示した。GA<sub>3</sub> 濃度の上昇に伴う第2葉鞘長の増加率は、LMN とササニシキの両者で、ほぼ同じであった。しかし、詳しくみる

第1表 水稻幼植物の各器官の伸長に及ぼす植物生長調節物質の影響。(単位: mm)

	ML	CL	21N	2LS	2LB
ササニシキ					
無処理区	—	9.0±0.9	—	31.3±2.4	15.1±1.1
TA : $6.25 \times 10^{-5}$ M	—	13.6±1.2	—	35.7±3.0	22.9±2.0
BR : $1.50 \times 10^{-6}$ M	—	26.1±4.1	—	25.4±3.5	12.8±5.1
GA <sub>3</sub> : $2.50 \times 10^{-6}$ M	—	9.9±1.3	—	87.6±12.5	21.3±2.8
ABA : $1.51 \times 10^{-6}$ M	—	9.2±2.2	—	20.2±3.3	11.2±2.3
ET : $1.72 \times 10^{-5}$ M	—	10.0±1.9	—	31.2±4.4	14.3±1.8
BA : $4.44 \times 10^{-6}$ M	—	9.2±1.3	—	29.0±3.6	15.0±1.7
IAA : $7.14 \times 10^{-5}$ M	—	9.2±1.3	—	30.1±1.7	14.8±1.1
TA+GA <sub>3</sub>	—	15.4±2.2	—	171.2±26.4	42.6±5.2
TA+ABA	—	10.4±1.4	—	29.9±1.9	15.8±2.7
GA <sub>3</sub> +ABA	—	10.7±1.1	—	34.8±5.2	17.1±3.6
TA+GA <sub>3</sub> +ABA	1.1±0.3	16.3±1.7	5.5±5.1	61.3±14.5	31.0±5.1
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+BR	2.9±1.5	41.3±7.8	—	34.6±37.8	29.6±19.0
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+ET	1.4±0.6	16.3±2.0	18.0±8.1	55.0±6.1	27.8±3.6
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+BA	—	14.4±1.3	—	74.6±13.4	25.9±7.8
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+IAA	—	14.9±1.8	5.3±4.8	64.3±10.2	29.6±4.0
LMN					
無処理区	—	8.2±0.8	—	50.0±4.1	36.0±2.8
TA : $6.25 \times 10^{-5}$ M	—	17.0±4.2	—	83.4±4.3	64.5±7.4
BR : $1.50 \times 10^{-6}$ M	—	20.6±2.0	—	41.6±4.0	31.1±6.8
GA <sub>3</sub> : $2.50 \times 10^{-6}$ M	—	10.8±1.6	—	115.6±12.3	55.9±5.2
ABA : $1.51 \times 10^{-6}$ M	—	6.1±0.5	—	28.3±1.8	18.0±3.5
ET : $1.72 \times 10^{-5}$ M	—	9.1±1.3	—	50.5±3.4	32.1±3.7
BA : $4.44 \times 10^{-6}$ M	—	9.2±1.3	—	35.5±4.8	29.7±2.4
IAA : $7.14 \times 10^{-5}$ M	—	8.2±1.9	—	49.7±3.2	33.9±2.7
TA+GA <sub>3</sub>	—	18.1±1.6	26.4±21.1	178.4±23.7	108.1±23.9
TA+ABA	—	10.6±3.5	—	44.3±2.7	38.6±6.9
GA <sub>3</sub> +ABA	—	8.7±0.6	8.8±5.0	49.1±5.0	28.7±4.6
TA+GA <sub>3</sub> +ABA	—	12.9±1.4	64.9±15.4	85.2±6.6	58.2±7.8
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+BR	4.5±1.9	36.1±5.2	10.0±7.2	67.3±15.6	65.8±11.7
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+ET	—	13.4±1.0	76.2±32.6	81.8±7.0	53.6±5.2
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+BA	—	15.3±1.2	26.6±13.3	83.9±12.2	53.4±13.1
TA+GA <sub>3</sub> +ABA+IAA	—	12.8±1.1	53.8±15.9	84.3±7.6	58.8±4.8

LMN: Leb Mue Nahng 111, ML: 中茎, CL: 鞘葉, 21N: 第2節間, 2LS: 第2葉鞘, 2LB: 第2葉身, TA: トリアジン, BR: ブラシノライド, GA<sub>3</sub>: ジベレリンA<sub>3</sub>, ABA: アブシジン酸, ET: エスレル, BA: ベンジルアデニン, IAA: インドール酢酸。

—: すべての個体で伸長が認められなかったことを示す (1.0 mm 以下)。

と、LMN で第2節間長が濃度の増加とともに増大する  $10^{-5}$  M から  $10^{-4}$  M の範囲では、第2葉鞘の長さは、ほぼ一定となった。第2節間長が最大となった  $1.8 \times 10^{-4}$  M (62.5 ppm) より高濃度域では、再び  $GA_3$  濃度の上昇にともなって、葉鞘長が増加した。すなわち、葉鞘の伸長と節間の伸長との間には相互作用があることが示唆された。

ところで、 $GA_3$  に対する感受性 (伸長反応性) は、主として第2葉鞘の伸長反応性を基準に比較されてきた<sup>2)</sup>。その理由は、 $GA_3$  に対する反応が比較的濃度で起こり、 $GA_3$  濃度に対して直線的に反応する濃度範囲が大きいことなどがあげられる。このことは、ジベレリンの生物検定法として用いられている理由でもある<sup>6)</sup>。その結果は、一般に、わい性イネなどのように第2葉鞘長が短いものが反応性が高く、インド型イネなどのような比較的第2葉鞘長が長いものは反応性が低いものとして扱われてきた<sup>2)</sup>。

しかし、本実験から明らかなように、 $GA_3$  濃度に対する第2葉鞘長の増加の勾配をみると LMN (インド型イネ) もササニシキ (日本型イネ) もほぼ同じに見える。一方、第2節間の伸長を見ると明らかに LMN の方がササニシキに比べて低濃度で反応している。

これらのことを考えあわせると、品種のジベレリン感受性は、従来の第2葉鞘の伸長を指標とする評

価にのみ依存しないで、改めて、種々の評価法によって見直す必要があると考える。特に、器官特異性があるので、器官の種類によって、ジベレリン感受性が異なる可能性があることを考慮する必要がある。

## 2. 第2実験：植物生長調節物質処理が幼植物各器官の伸長に及ぼす影響 (第1表)

ササニシキにおける第2節間への影響を見ると、PGRs の単独処理は、いずれも第2節間の伸長を誘起するものはなかった。 $GA_3$  と ABA の併用処理でも  $GA_3$  濃度が低いため伸長は認められなかった。TA+ $GA_3$ +ABA の併用処理で伸長がみられ、これに、ET が加わることによってさらに伸長が促進された。ササニシキでは、 $GA_3$  単独処理では節間伸長が起こりにくく、 $GA_3$ +ABA+ET の共存下で節間伸長が起こるという前報の結果<sup>9)</sup>に一致した。本実験では  $GA_3$  濃度が低いので TA の存在を必要としたと考えられる。また、 $GA_3$ +ABA+ET に BR あるいは BA を加えると、伸長が抑制された。IAA は、効果を示さなかった。

一方、LMN の第2節間への影響を見ると、PGRs 単独処理は、いずれも第2節間の伸長を誘起するものはなかった。 $GA_3$ +TA あるいは  $GA_3$ +ABA の併用処理で伸長がみられ、TA+ $GA_3$ +ABA の併用処理でかなりの伸長を示した。これに、ET を加えると、更に伸長の増大が認められた

第2表 水稻幼植物の第2節間および第2葉鞘の伸長に及ぼす  $GA_3$ , ABA, ET 処理の影響。(単位: mm)

	第2節間		第2葉鞘	
	-ET	+ET	-ET	+ET
HA				
無処理区	—	—	59.1±10.5	68.3±17.6
$GA_3$ $4 \times 10^{-6}$ M	51.9±33.8	112.1±34.0	106.8±12.8	136.9±19.0
ABA $2 \times 10^{-6}$ M	—	7.9±4.8	42.8±5.2	28.5±6.7
$GA_3$ +ABA	23.2±12.0	80.1±19.3	56.3±6.9	39.1±7.2
LMN				
無処理区	—	—	45.5±4.3	55.3±9.8
$GA_3$ $4 \times 10^{-6}$ M	—	6.7±14.4	122.3±10.8	144.2±19.5
ABA $2 \times 10^{-6}$ M	—	—	30.7±1.9	26.9±6.4
$GA_3$ +ABA	14.0±8.1	31.9±9.9	63.3±10.5	41.4±4.3
ササニシキ				
無処理区	—	—	29.9±2.8	32.6±4.1
$GA_3$ $4 \times 10^{-6}$ M	—	—	92.1±10.3	106.7±15.6
ABA $2 \times 10^{-6}$ M	—	—	24.3±3.2	20.0±2.4
$GA_3$ +ABA	—	0.8±0.6	52.4±7.7	32.6±2.9

LMN: Leb Mue Nahng 111, HA: Habiganj Aman VIII, -ET: 活性炭でエチレン除去処理, +ET: 100 ppmC<sub>2</sub>H<sub>4</sub> 処理,  $GA_3$ : ジベレリン A<sub>3</sub>, ABA: アブシジン酸, —: すべての個体で伸長が認められなかったことを示す (1.0 mm 以下)。

が、有意差はなかった。一方、TA+GA<sub>3</sub>+ABAに、BRあるいはBAを加えると、明かな抑制作用が認められた。

以上、LMNとササニシキの両品種で、GA<sub>3</sub>+ABA+ETの併用処理によって、第2節間の伸長が誘起された。これは前報の結果<sup>9,10)</sup>と一致した。一方、今回の実験で、BRやBAは、GA<sub>3</sub>+ABA+ETによって誘起される節間伸長に対して、抑制作用を示すことが明らかにされた。しかし、その作用機構は、今のところ不明である。

次に、第2葉身および第2葉鞘への効果を見ると、前報<sup>10,11)</sup>同様に、GA<sub>3</sub>とTAの相乗的促進作用やABAの抑制作用が認められた。第1葉（ほぼ、葉鞘よりなる）の伸長反応は、第2葉鞘や第2葉身のものと、ほぼ同様であったのでデータの掲載は省略した。PGRsに対する伸長反応が、葉身と葉鞘で共通していることは、両者の伸長機構が共通していることを示唆している。一方、LMNは、ササニシキに較べて、TA単独処理に対する反応が高いことが認められた。TAは、GAsと相乗的に作用することによって効果を発現することが知られているので<sup>6)</sup>、LMNの内生ジベレリンレベルが、ササニシキに較べて、高いことを示唆している。

次に、鞘葉への影響を見ると、単独処理では、BRの促進効果が最も顕著であった。TAも促進作用を示した。また、TA+GA<sub>3</sub>+ABAにET、BA、IAA、BRを加えた場合、BR処理で顕著な促進効果を示した。従って、BRとTAの作用機構は、互いに異なると推定される。一方、中茎については、GA<sub>3</sub>とABAの存在下で、BRの促進効果が発現することが示された。

一般に、中茎は光条件下では伸長しないが、これらの併用処理で伸長が認められたことは興味深い。また、BRが鞘葉や中茎で顕著な促進作用を示したことは、BRが特に生長の初期段階の胚的器官に対して促進的効果を持つことを示唆するものかも知れない。この点は、今後の検討が必要であろう。

### 3. 第3実験: GA<sub>3</sub>, ABA, ET処理に対する第2節間および第2葉鞘の伸長反応の品種間差異 (第2表)

本実験では活性炭処理(-ET)を行ったが、アクリル箱内のエチレン濃度は、ガスクロマトグラフィー(FID検出器)の検出限界以下であった。

はじめに、第2節間の伸長について述べる。浮稲品種HAでは、GA<sub>3</sub>単独処理で伸長が認められ、

GA<sub>3</sub>+ETで最大の伸長を示した。また、ABA+ET処理でも伸長がみられた。一方、GA<sub>3</sub>やGA<sub>3</sub>+ETにABAが加わると、伸長は抑制された。

次に、浮稲品種LMNではGA<sub>3</sub>単独処理では第2節間の伸長はみられず、ABAあるいはETとの共存下でのみ、伸長がみられた。GA<sub>3</sub>+ABA+ETの併用処理で最大の伸長がみられた。

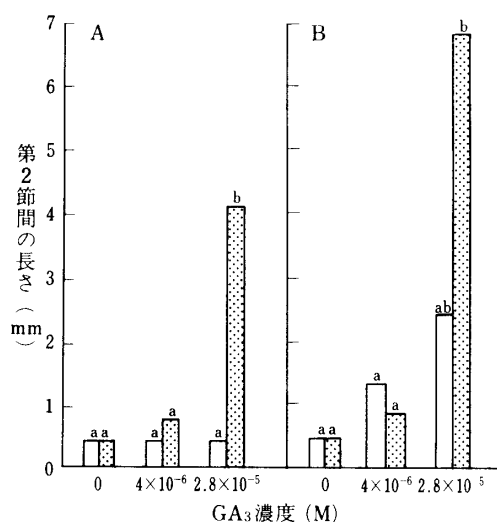
一方、日本型品種ササニシキでは、GA<sub>3</sub>単独、GA<sub>3</sub>とETあるいはABAとの併用処理でも伸長は見られなかった。そして、GA<sub>3</sub>+ABA+ETの併用処理でのみ伸長が認められた。

上述のように、浮稲品種HAでは、ABAとETの併用処理で節間伸長が認められたが、他の品種では、GA<sub>3</sub>の存在が必須条件であった。また、ササニシキやLMNでは、GA<sub>3</sub>+ABA+ETで、最大の伸長が得られていることから考えて、HAでは内生GAsレベルが高いため、ABA+ET処理で伸長したと考えるのが妥当であろう。

次に、ABAは、ササニシキやLMNではGA<sub>3</sub>の働きを助長したが、HAではGA<sub>3</sub>の作用をむしろ抑えることが認められた。ABAが、促進と抑制の両方向に働いている事実は、節間伸長が一つの過程ではなく、節間分裂組織の形成、細胞分裂、伸長、などの過程からなり、その中でどの過程に作用しているかによって異なることを示唆している。ひとつの推論としては、節間分裂組織の形成に対してはABAは促進作用、伸長過程に関しては抑制作用を示すことが考えられる。後述するように、ABAは、葉身や葉鞘の伸長に対しては、例外なく抑制的に作用している。促進作用がみられない理由は、葉鞘では分裂組織は常に分化しており、主として伸長過程にABAが作用するためと考えれば、統一的に解釈できる。この点については今後検討する予定である。

以上の結果を考察すると、節間伸長にはジベレリン(GAs)が、最も重要な役割を果たしていると考えられる。次いで、内生GAsレベルの低い品種では、さらにABAやETの存在が必要であることが示唆された。また、HAは、日本型イネに比べて、節間が比較的伸長しやすい体制にあると推定される。

第2葉鞘長への影響を見ると、GA<sub>3</sub>処理は、例外なく伸長を促進した。一方、ABAは、例外なく伸長を抑制した。その抑制作用は、GA<sub>3</sub>との共存下でとくに顕著であった。次にETの作用は、GA<sub>3</sub>



第2図 水稻幼植物の第2節間の伸長に及ぼすGA<sub>3</sub>とPEGの併用処理の影響。

A: ササニシキ, B: LMN

□: 0% PEG 処理, ■: 17.2% (w/w) PEG 処理。

棒グラフ上の a, b, の各符号は, 異符合同で, 有意差 (5% レベル) があることを示す。

との共存下では促進作用を示したが, ABA が存在する条件下では抑制作用を示した。これは ET が単独で効果を示すというよりも, ET は GA<sub>3</sub> や ABA の作用を強めることによって効果を表わしていることを示唆している。

以上の結果は, 前報<sup>10,11)</sup>でも指摘しているが, 節間の伸長機構は, 葉の伸長機構と共通の部分とともに, 異なる部分もあることを示唆している。

#### 4. 第4実験: PEG 処理による水ストレスが第2節間の伸長に及ぼす影響 (第2図)

PEG 処理は, 周囲の水溶液の浸透圧を高くすることによって吸水を抑えるため植物体に水ストレスをもたらすといわれる<sup>3)</sup>。本実験で用いた 17.2% PEG 水溶液は, 水ポテンシャルで  $-5.0 \times 10^5 \text{ Pa}$  に相当する。

日本型水稻品種ササニシキおよび浮稲品種 LMN のいずれにおいても GA<sub>3</sub> と PEG との併用処理は, 第2節間の著しい伸長をもたらした。PEG 処理は, 植物体に水欠乏をもたらすので内生 ABA レベルが上昇すると考えられる<sup>15)</sup>。Terao ら<sup>13)</sup>は, マニトール処理をすると暗条件下の中茎伸長が促進されることをみているが, これは内生 ABA の増大によるものと推察している。本実験でも, PEG 処理は, 内生 ABA の増大をもたらした, それが GA<sub>3</sub> と相乗的に作用した結果, 第2節間の伸長を誘起したもの

と推定される。

最後に, 水稻幼植物節間の伸長制御機構について考察を加える。

これまでは植物の生長における植物ホルモンの役割を論ずる場合, 植物体内に含まれる内生量を問題にすることが多かった。しかし, 最近, 植物体の植物ホルモンに対する感受性が, 生長により重要な役割を果たしているとの認識がある<sup>14)</sup>。

著者も, この指摘は重要であると考えている。本報告の主旨ではないので, 詳しいことは省くが, 以下のような理由による。内生量は, 合成, 移入, 結合体からの分離といった諸要因と, 分解, 移出, 利用, 結合体の生成といった諸要因の差によって決まるものであること, さらに, 真に生長と関係があるのは, 作用点における生理的活性型の量であると考えられること, などである。従って, 通常, 測定される植物体全体あるいは器官や組織あたりの内生量は, それほど大きな生理的意義を持つものではないと考える。

一方, 植物ホルモンに対する植物体の反応を見ることは, 植物体の体制がどの方向に働き易いかを示す一つの指標であると考えている。例えば, 低濃度のジベレリンで伸長するということは, 内生 GAs レベルが高ければ, 容易に伸長する体制にあることを示すものであると考えている。この「体制」は, 内生量に較べて, より安定した指標であると考えている。

このような観点から, 本実験の結果を, 改めてまとめるとともに, 今後の課題について述べることにする。

第1に, 日本型イネの幼植物節間は, 光条件下においては, 高濃度 GA<sub>3</sub> でのみ伸長が誘起されるので, 極めて伸長しにくい体制にあると考えられる。一方, ABA や ET, あるいは TA, あるいは水ストレスとの組合わせ処理で節間が伸長したことは, ジベレリン反応性が, 体内の他の生長調節物質の影響を受けることを示している。暗条件下では, 日本型イネでも容易に節間が伸長する。暗条件下では, 節間伸長の体制が整っていると考えられる。その機構としては, 暗条件下における GAs と相乗的に作用する未知の PGRs の生成などが考えられる。

一方, 光条件下での節間伸長の誘起に対して, BR やサイトカイニン (CKs) は抑制的に作用することが示唆された。発芽や生長現象では促進要因と抑制要因の両者のバランスによって調節されている

といわれているが<sup>9)</sup>、節間伸長においても両者が関与していることが示唆された。従って、暗条件下では抑制要因が減少する可能性もある。

これらの可能性については、今後、検討する必要がある。

第2に、浮稲品種は比較的節間が伸長しやすい体制にあり、特に HA ではかなり働きやすいことが示された。これまでインド型イネは第2葉鞘の伸長反応を基準にジベレリン反応性が低いとされてきたが、少なくとも節間の反応性は高いとみられる。

一般に、浮稲は苗の時代に干ばつにあうため水ストレスに対する抵抗性が強いものが選抜されている。一方、水ストレスを受けると、通常、植物体の内生 ABA レベルが上昇し、気孔を閉じ、生長を抑制して水ストレスに対して耐えることが知られている<sup>1)</sup>。従って、浮稲では、内生 ABA の生成系がよく発達しており、第2節間が伸長しやすい性質と、内生 ABA の生成系とが相互に関係しているのかも知れない。この点は、今後の検討課題である。

第3に、ABA は、節間伸長に対して促進作用と抑制作用の両面をもっていた。これは節間の発育ステージによって ABA の作用の方向がことなる可能性のあることを示唆している。このことは、前述したように、内生 PGRs の量よりも、植物体の体制が、生長を決める上で、より重要な場合があることを示唆している。今後、この点を確認する必要がある。

第4に、幼植物各器官の伸長を比較すると、鞘葉や中茎では、BR 処理で顕著な促進作用が認められたが、他の器官では促進作用は見られなかった。一方、第2葉鞘、第2葉身、第2節間では、GA<sub>3</sub> による促進作用が顕著であった。他方、ABA は葉鞘や葉身で抑制作用を示した。以上のように、幼植物各器官を、PGRs に対する反応性から大別すると、(1) 胚的器官である中茎や鞘葉、(2) 葉身と葉鞘、(3) 節間の3群に分かれる。これらの結果は、各器官の伸長機構には、それぞれの器官に特異的な部分と共通する部分の両方があることを示唆している。

**謝辞:** 本実験の実施にあたり、種子を分譲いただいた農水省熱帯農業研究センター浜村邦夫博士に深く感謝致します。

## 引用文献

1. Davies, W.J. and T.A. Mansfield 1983. The role of abscisic acid in drought avoidance. In *Absciscic Acid*, (Ed.) F.T. Adicott, Praeger Publishers, New York. 237—268.
2. 原田二郎・輪田 潔 1968. 水稻幼植物におけるジベレリン反応の品種間差異. 農及園 43: 1743—1744.
3. Janes, B.E. 1961. Use of polyethylene glycol as a solvent to increase the osmotic pressure of nutrient solution in studies on the physiology of water in plants. *Plant Physiol. suppl.* 36: xxiv.
4. Khan, A.A. 1971. Cytokinins: permissive role in seed germination. *Science* 171: 853—859.
5. 丸茂晋吾 1983. 新植物生長物質ブラシノライド. 日本農芸化学会編, 生物の生活と生理活性物質. 朝倉書店, 東京. 102—134.
6. 村上 浩 1989. 生物検定・ジベレリン. 植物化学調節学会編, 植物化学調節実験法. 全国農村教育協会, 東京. 30—37.
7. Ogawa, M., T. Matsui and J. Tobitsuka 1978. Synergistic interaction of gibberellic acid and triazinone derivatives in the promotion of rice shoot growth. *Phytochemistry* 17: 343—350.
8. 高橋 清・輪田 潔 1972. 水稻節間の伸長機構に関する研究. 第1報 幼植物第2節間の伸長に及ぼす光およびジベレリン酸の影響. 日作紀 41: 431—436.
9. ———・佐藤 庚・輪田 潔 1972. ———第2報 幼植物第2節間の内部形態に及ぼす光およびジベレリン酸の影響. 日作紀 41: 437—442.
10. ———・———・——— 1974. 生長調節物質による水稻幼植物の節間と葉の伸長の抑制. 日作紀 43: 127—128.
11. ——— and P.B. Kaufman 1983. Growth regulation of rice seedlings. *Proc. Plant Growth Regulator Soc. America* 10: 229—234.
12. ——— 1988. Hormonal regulation of internode elongation in rice shoots. *Proc. Intl. Deepwater Rice Workshop 1987 (IRRI)* 245—255.
13. Terao, H. and J. Inouye 1980. Effect of low water potential of the culture medium on mesocotyl elongation of rice seedlings. *Plant Cell Physiol.* 21: 1661—1666.
14. Trewavas, A. 1981. How do plant growth substances act? *Plant Cell Environ.* 4: 203—228.
15. Wright, S.T.C. 1977. The relationships between leaf water potential ( $\Psi$  leaf) and the levels of abscisic acid and ethylene in excised leaves. *Planta* 134: 183—189.