

## イネの節間伸長における葉鞘の役割\*

高 橋 清

(東北大学農学部)

1991年7月31日受理

**要 旨:** 水稻品種ササニシキを用い、節間伸長に対する葉鞘の働きを検討した。第2節間(穂首節間の1つ下の節間)の伸長開始期に、葉鞘切除、代替物による被覆、あるいは植物生長調節物質(PGRs)処理を行い、第2節間や第1節間の伸長に及ぼす影響を調べた。

第2葉鞘切除の影響は、切除程度が大きいほど大きかった。全体切除では、節間の伸長はほぼ完全に抑制された。この抑制は、AF(アルミホイル)やWF(ラップフィルム)等の被覆処理では、影響をうけなかった。しかし、ジベレリン(GA<sub>3</sub>)処理により、無処理区の伸長の30%程度の伸長が見られた。一方、部分切除の影響は、葉鞘長と同程度の長さのAF被覆あるいはWFとの2重被覆によってほぼ完全に解消された。第1葉鞘の部分切除の影響は、葉鞘切除部と同程度の長さのWF被覆で、ほぼ解消された。また、葉鞘の切除程度が小さい場合は、穂のAFやWFの被覆によっても葉鞘切除の影響が解消された。さらに、葉鞘と穂の同時部分切除による第2節間の伸長抑制は、GA<sub>3</sub>処理で解消された。その他のPGRsの作用は明瞭ではなかった。

以上の結果から、葉鞘は節間基部の伸長部位を包むことによって、節間の伸長反応性を保持する働きがあること、また、第1葉鞘では穂を包むことによって、穂のジベレリンなどの生成を高め、節間の伸長を維持する働きがあること、などが示唆された。

**キーワード:** イネ、茎伸長、ジベレリン、植物生長調節物質、葉鞘。

**Role of the Leaf Sheath in Elongation of the Internodes of Rice Plants:** Kiyoshi TAKAHASHI (*Faculty of Agriculture, Tohoku University, Aobaku, Sendai 981, Japan*)

**Abstract:** The main aim of this paper is to present how the leaf sheath concerns internode elongation in rice, using the japonica cultivar Sasanishiki. Leaf sheaths were removed at the beginning of the rapid elongation of the second internode, namely, the booting stage. Removal of a whole leaf sheath induced a marked growth inhibition of the first and second internodes. This inhibiting effect caused by the complete removal of the leaf sheath was just partly recovered only gibberellin A<sub>3</sub> was applied. On the other hand, the effects of partial removal of the leaf sheaths are reversed by covering the internode itself or the whole panicle with aluminium foil or wrap film. These results suggest that the leaf sheath may act as a protective cover with regard to environmental stress in the young internodes and may help the tissue of the second internodes to retain the ability to respond to the endogenous gibberellin. The leaf sheath, especially that of the first leaf (flag leaf), may also stimulate the elongation of the first and second internodes through the enhancement of endogenous gibberellin production in the young panicles that are covered with these leaf sheaths.

**Key words:** Gibberellin, Leaf sheath, Plant growth regulators, Rice, Stem elongation.

イネ科植物の茎は節間分裂組織を有するが、同時に節間基部(節間分裂組織の部位)を包む葉鞘をも併せ持つ<sup>2)</sup>。このことは、イネ科植物では、葉鞘が節間に対して何らかの役割を果していることを示唆している。

まず、葉鞘は節間基部の柔らかい伸長部位を機械的に支持する働きを持つと考えられる。一方、葉鞘による巻き付けが、節間の太さや横断面の形に影響を及ぼす可能性も考えられる。これらの点については、イネを用いて、ある程度、検討がなされている<sup>18)</sup>。

次に、節間伸長に必要な栄養物質や植物ホルモンなどの供給源としての葉鞘の役割が考えられる。す

で、炭水化物の供給源としての役割については、イネを用いて多くの研究がなされているが<sup>3)</sup>、植物ホルモンの供給源としての役割については、イネでは、まだ十分な検討がなされていない。

もう一つの可能性は、葉鞘が節間の周囲の微気象を好適条件に維持する役割である。例えば、リードカナリグラスの若い葉は、それを包んでいる葉鞘から抽出すると、その伸長速度が減少する。これは、光の組成が、葉鞘の内と外とで異なるためであると推定されている<sup>1)</sup>。イネでは、これらの点について、まだ十分な検討はなされていない。

以上のように、イネの節間伸長における葉鞘の役割については、機械的支持や炭水化物の供給源としての役割を除けば、まだ不明な点が多い。しかし、

\* 本研究の一部は、第179回講演会(1985年10月)および第187回講演会(1989年4月)において発表。

葉鞘が節間伸長において重要な役割を果たしていることは疑い得ない。そこで、本研究では、イネの節間伸長における葉鞘の働きを明らかにするため、以下の実験を行った。

その結果、2, 3の新しい知見を得たのでここに報告する。

## 材料と方法

**材料:** 水稻品種ササニシキを供試した。実験は、第1実験から第8実験までの8種類の実験を行った。各実験の処理内容は、実験結果と照合できるようにそれぞれの実験結果の項に記す。ここでは、それぞれの実験に共通する栽培法と調査法を記す。

種子を消毒した後、水田土壌を詰めた1/5000 a フグナーポットに、円形に20粒播種した。ポットあたり8-8-8化成8gを基肥として与えた。すべての分けつを切除し主茎1本立てとした。

処理開始時の個体の生育ステージは、すべての実験で同一とした。すなわち、前報<sup>12)</sup>で述べた方法を用い、第1葉<sup>1)</sup>と第2葉の間の葉耳間長を指標にして、第2節間長が3~4 cmの均一な個体を選び、実験に供した。処理開始時の正確な節間長が必要な場合は、前報<sup>12)</sup>に記した透過光を利用する方法で、節間長を非破壊的に測定した。

出穂後、節間の伸長が完全に終了した時点で、植物体を採取した。採取後、節間長、葉鞘長、その他

の必要な項目について、調査を行った。

## 結果と考察

穂を直接包む第1葉鞘とその下位の第2葉鞘では実験結果が異なったので、第1葉鞘と第2葉鞘に分けて、結果を記載する。

### 1. 節間伸長における第2葉鞘の役割

#### (1) 第2葉鞘の切除程度と節間長との関係(第1実験)

本実験では、第2葉鞘を種々の程度に切除し、第2節間の伸長に及ぼす影響を検討した。

第2葉鞘の部分切除処理は、次の7段階とした。予備試験の結果から、特に影響が大きいと考えられる葉鞘基部の約6 cmの部分について詳しく検討した。葉鞘残部の長さは、それぞれ、0, 0.6, 1.25, 2.3, 2.5, 3.0, 4.2, 6.0, および17.5 cmとした。

実験結果は、第1図に示した。第2葉鞘切除の影響は、第2節間長に強くあらわれた。葉鞘切除による節間長の短縮は、切除程度が大きいほど大であった。切除後の葉鞘長が0~5 cmの範囲で短縮程度が大きく、5 cm以上では比較的小さかった。

一般に、節間分裂組織が節間基部の数 mm以内に位置すること、その上部に細胞伸長が旺盛な区域が存在すること<sup>5)</sup>からすれば、0~5 cm部位での葉鞘切除の影響は、節間基部をとりまく微気象の変化が分裂組織や伸長部位に直接影響している可能性が強い。

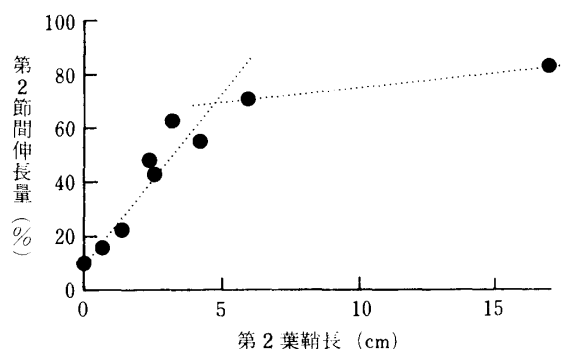
次に、5 cm以上葉鞘基部が残っている場合は、細胞分裂部位や伸長部位への直接的な影響は少ないと考えられる。むしろ第2節間の上部にある第1節や第1葉鞘が、第2葉鞘から露出する時期が早まる結果、それらの内部で生じる生理的変化が第2節間の伸長活性に影響を及ぼした可能性が強い。

なお、第1節間の長さは、第2葉鞘長の長さに関わらず、いずれの区でも無処理個体の値とほぼ同じであった。

以上の結果から、節間とそれを直接包んでいる葉鞘との間には、密接な相互関係があり、葉鞘長が短いと節間も短縮することが示された。

#### (2) 第2葉鞘全体切除と切除部の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響(第2実験)

本実験では、第2葉鞘全体を切除後、稈部を種々の代替物で被覆し、それぞれの効果を調べた。代替物としては、アルミホイル(AF)とラップフィルム



第1図 第2葉鞘切除処理が第2節間の伸長に及ぼす影響(第1実験)。

第2節間の伸長量(%)は、次式によって求めた。

(処理区の伸長量/無処理区の伸長量) × 100。

ただし、それぞれの伸長量は、最終長-処理開始時の長さによって求めた。

注 1) 本実験では止葉を第1葉として、その1枚下の葉を第2葉、同様に求基的に第n葉と呼ぶことにする。節間は穂首節間を第1節間とし、求基的に第n節間と呼ぶ。

第1表 第2葉鞘全体切除処理と切除部の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響(第2実験).

処理区	処理内容	第2節間の伸長量 <sup>1)</sup>
A	第2葉鞘切除, 20 cm アルミホイル被覆	5.7 mm a <sup>2)</sup>
B	〃, 20 cm ラップフィルム被覆	7.0 mm a
C	〃, 無被覆	4.0 mm a
D	無処理	144.0 mm b

1) 次式から算出した: 最終長-処理開始時の長さ.

2) 異符号の場合, 縦列の平均値の間に5%レベルで有意差があることを示す.

第2表 第2葉鞘部分切除と切除部の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響(第3実験).

処理区	処理内容	第1節間長(cm) <sup>2)</sup>	第2節間長(cm) <sup>2)</sup>
A	葉鞘部分切除, 20 cm AF 被覆	30.1 a <sup>3)</sup>	14.3 c <sup>3)</sup>
B	〃, 10 cm AF 〃	31.3 a	9.8 bc
C	〃, 20 cm WF 〃	29.5 a	9.8 b
D	〃, 10 cm WF 〃	28.4 a	9.1 ab
E	〃, 20 cm AF・WF 〃	31.3 a	13.9 c
F	〃, 無被覆	27.9 a	7.4 a
G	無処理	29.6 a	13.4 c

1) AF: アルミホイル, WF: ラップフィルム. 2) 最終長.

3) 異符号の場合, 縦列の平均値の間に5%レベルで有意差があることを示す.

(WF) の2種類とした. 以下の4区を設けた.

A区: 第2葉鞘の切除部を, 第2葉鞘とほぼ同じ長さのAFで被覆した. 遮光処理となる. B区: 第2葉鞘とほぼ同じ長さのWFで被覆した. 空気湿度等が保持される. C区: 第2葉鞘全体を切除後, そのまま放置した. D区: 切除あるいは被覆等の処理は一切行わなかった.

結果は, 第1表に示した. 第2葉鞘を基部まで完全に切除した場合(C区), 第2節間の伸長量はわずか4 mmであり, 著しい伸長抑制が認められた. この抑制に対して, 葉鞘の代替物としてAF(A区)あるいはWF(B区)を被覆しても, 有意な促進効果は認められなかった.

本実験のように, 基部まで完全に葉鞘を切除した場合は, 不可逆的な反応が起り, 種々の処理効果がマスクされてしまった可能性がある. 従って, 葉鞘基部を残して, 再度, 代替物の効果について検討する必要があると考える.

### (3) 第2葉鞘部分切除と切除部の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響(第3実験)

本実験では, 前項の実験結果をもとに, 第2葉鞘上部を切除し, 代替物による被覆の効果を再検討した. 次のA-Gの7処理区を設けた. A区: 第2葉鞘基部を6 cm残して切除した. 以下, 第2葉鞘部分

切除と記す. 切除前の第2葉鞘長は, 約22 cmであった. 切除後, 20 cm長のAFを, 第2葉鞘の代わりに巻き付け, その下端を葉鞘残部の上端部にガムテープで固定した. 葉鞘残部とAF下部は, 1 cm程度重複させた. B区: 第2葉鞘部分切除後, 10 cm長のAFをA区と同様の方法で葉鞘に取り付けた. C区: 第2葉鞘部分切除後, 20 cm長のWFを葉鞘に取り付けた. D区: 第2葉鞘部分切除後, 10 cm長のWFを, 葉鞘に取り付けた. E区: 第2葉鞘部分切除後, 20 cm長のWFとAFを2重に巻き付けた. F区: 第2葉鞘を切除し, そのまま放置した. G区: 切除および被覆等の処理は, 一切行わなかった.

結果は, 第2表に示した. まず, 第2節間への影響をみると, 第2葉鞘の部分切除(F区)により第2節間長は無処理区(G区)の約1/2に短縮した. これに20 cmのAFを被覆する(A区)と, 無処理区(G区)の節間長と同程度まで回復した. 10 cm AF被覆(B区)でも節間長の増加が認められたが, その量はわずかであった. 一方, WF被覆(C, D区)ではAF(A, B区)に比べて被覆による節間長の増加量は小さかった. 20 cm長のAFとWFの2重被覆処理(E区)では, 20 cm AF被覆(A区)と同様, 無処理区(G区)と同程度の伸長が認められた.

第3表 第2葉鞘の縦裂開処理と復元処理が節間伸長に及ぼす影響 (第4実験)。

処理区	処理内容	第2節間の伸長量 <sup>1)</sup>
A	第2葉鞘縦裂開処理	24.9 mm a <sup>2)</sup>
B	第2葉鞘縦裂開後、復元処理	40.3 mm a
C	無処理	144.0 mm b

1) 次式から算出した：最終長－処理開始時の長さ。

2) 異符号の場合、縦列の平均値の間に5%レベルで有意差があることを示す。

第4表 第2葉鞘全体切除と切除後の植物生長調節物質処理が節間伸長に及ぼす影響 (第5実験)。

処理区	処理内容 <sup>1)</sup>	第1節間の伸び(cm) <sup>2)</sup>	2節間の伸び(cm) <sup>2)</sup>
A	0.1% ABA	19.8 a <sup>3)</sup>	0.4 a <sup>3)</sup>
B	0.1% BA	20.9 a	0.5 a
C	0.1% BR	19.9 a	0.6 a
D	0.2% ET	21.4 a	0.6 a
E	0.1% GA <sub>3</sub>	22.9 a	2.6 b
F	0.3% IAA	21.6 a	0.5 a
G	ラノリンのみ	20.5 a	0.6 a
H	無処理	23.2 a	9.0 c

1) 略号は本文参照。

2) 処理開始後の伸長量：最終長－処理開始時の長さ。

3) 異符号の場合、縦列の平均値の間に5%レベルで有意差があることを示す。

以上をまとめると、葉鞘部分切除の影響は20 cm AF被覆処理によってほぼ解消することが認められた。WFとAFの効果と比較すると、AFの方が勝っていた。AFは光を透過しないのでAFによる遮光条件が節間伸長にプラスに働いていると推定される。これらのことは、第2葉鞘が、遮光や空気成分の維持などを通して、第2節間の伸長に影響を与えることを示唆している。第1節間長には第2葉鞘部分切除の影響は認められなかった。これは第1節間を直接包む第1葉鞘が無切除であったためと考えられる。

#### (4) 第2葉鞘の縦裂開処理と復元処理が節間伸長に及ぼす影響 (第4実験)

イネ科植物の節間は、例外なく、葉鞘によって包まれている<sup>2)</sup>。節間と葉鞘は、それぞれ別個の器官であるが、shootとしては、いわば「節間－葉鞘複合体」ともいえるべき構造を持っている。本実験では、[節間－葉鞘複合体]を破壊した場合、節間伸長にどのような影響を及ぼすかを検討した。

処理区は、次の4区である。A区：第2葉鞘を葉耳の所から基部まで縦に4つに裂き、第2節間から引き離して、そのままにしておいた。B区：A区と

同様の処理を行った後、裂開した第2葉鞘を、もう一度、第2節間に巻き付けた。C区：第2葉鞘全体を切除した。D区：いずれの処理も行わなかった。

結果は、第3表に示した。葉鞘を節間から引き離した場合(A区)は、第2節間の伸長は、無処理区(C区)の17.3%(24.9 mm)であった。これを節間の周りにもう1度巻き付けて、無傷個体に近い条件に戻した場合(B区)は、28.8%(40.3 mm)であった。

これらの結果は、[節間－葉鞘複合体]の構造が節間伸長にとって大きな役割を果たしていることを示している。また、この「節間－葉鞘複合体」は、いったん破壊されると回復しにくいことを示している。両区とも葉鞘を縦に裂いているので、葉鞘自体の損傷の影響も考えられるが、第1～3実験の結果からみると、葉鞘自体の損傷による伸長抑制はきわめて小さいと推定される。また第2葉鞘全体を切除した場合(第1表のC区)に比べて、[節間－葉鞘複合体]構造を破壊しただけの場合の方が第2節間の伸長量がかなり大きかったことは、第2葉鞘や第2葉身でつくられる物質の供給が節間伸長を促していることを示唆している。この物質の組成については、光合

第5表 第1葉鞘部分切除と切除部の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響  
(第6実験)。

処理区	処理内容 <sup>1)</sup>	第1節間長 <sup>2)</sup>	第2節間長 <sup>2)</sup>
A	第1葉鞘 1/2 切除, 無被覆	24.2 a <sup>3)</sup>	13.1 a <sup>3)</sup>
B	〃, 13 cm AF 被覆	31.5 bc	13.8 a
C	〃, 13 cm WF 被覆	29.1 b	14.2 a
D	無切除, 無被覆	34.0 c	17.2 b

1) AF: アルミホイル, WF: ラップフィルム。 2) 最終長。

3) 異符号の場合, 縦列の平均値の間に 5 % レベルで有意差があることを示す。

第6表 第1葉鞘部分切除により露出した幼穂の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響  
(第7実験)。

処理区	処理内容 <sup>1)</sup>	第1節間長 (cm) <sup>2)</sup>	第2節間長 (cm) <sup>2)</sup>
A	第1葉鞘 1/2 切除, 無被覆	24.2 b <sup>3)</sup>	13.1 b <sup>3)</sup>
B	〃, 穂 AF 被覆	30.3 c	14.1 bc
C	〃, 穂 WF 被覆	37.0 d	17.9 bc
D	第1葉鞘 3/4 切除, 無被覆	18.2 a	7.7 a
E	〃, 穂 AF 被覆	23.6 abcd	12.1 b
F	〃, 穂 WF 被覆	26.3 bc	14.3 bc
G	無切除, 無被覆	34.0 cd	17.2 c

1) AF: アルミホイル, WF: ラップフィルム。 2) 最終長。

3) 異符号の場合, 縦列の平均値の間に 5 % レベルで有意差があることを示す。

成産物や植物ホルモンの可能性が考えられる。この点は、次の第5実験で検討する。

#### (5) 第2葉鞘全体切除と切除後の植物生長調節物質処理が節間伸長に及ぼす影響 (第5実験)

イネの節間伸長に、種々の植物ホルモンが関与していることは、水稻幼植物を用いての実験<sup>13,16)</sup>である程度明らかにされている。本実験では、葉鞘全体切除個体に植物生長調節物質 (PGR<sub>s</sub>) を与えて、その回復程度を調べることににより、葉鞘切除の中身を生理的に推定しようとしたものである。

処理区は、7区とした。第2実験と同様に第2葉鞘全体を切除した後、切口とその周囲に各種 PGR<sub>s</sub> を含むラノリンを塗布した。PGR<sub>s</sub> の種類とラノリン中の濃度は以下の通りである。A区: 0.1% (gg<sup>-1</sup>, 以下同様) アブシジン酸 (ABA), B区: 0.1% ベンジルアデニン (BA), C区: 0.1% プラシノライド (BR), D区: 0.2% エスレル (ET), E区: 0.1% ジベレリン A<sub>3</sub> (GA<sub>3</sub>), F区: 0.3% インドール酢酸 (IAA), G区: ラノリンのみ、および、H区: 無処理の無傷個体である。

結果は、第4表に示した。第2節間の伸長に対して PGR<sub>s</sub> の中では、GA<sub>3</sub> 処理 (E区) だけが促進効果を示し、無傷個体の 28.9% の伸長が得られた。従って葉鞘切除による第2節間の伸長抑制の原因の一

部は、内生ジベレリンレベルの減少による可能性がある。

本実験で用いた6種の PGR<sub>s</sub> をイネ幼植物に処理した場合、単独処理で促進効果を示したのは、GA<sub>3</sub> だけであった<sup>13,16)</sup>。生育段階の異なる両者の実験で、同じ効果が得られたことは、イネの節間伸長に、ジベレリンが関与している可能性が高いことを示唆している。

一方、葉鞘全体を切除した場合、GA<sub>3</sub> 処理によっても無傷個体の伸長量の 30% 弱の伸長しか得られなかったが、その原因としては、処理したジベレリン量が充分にあったかどうかが問題となる。イネの内生ジベレリン含有量については、すでにいくつかの報告があるが<sup>7,9,10)</sup>、本実験で与えたジベレリンの量は、生理的活性型の GA<sub>3</sub> であり、内生ジベレリンレベルを上回るものであったと考えられる。したがって、本実験で与えたジベレリンレベルが節間伸長にとって不十分であったとは考えにくい。むしろ、内生ジベレリン以外の要因が制限因子となってジベレリンに対する節間の伸長反応性が低下したと考えられる。

以上、節間伸長における第2葉鞘の役割についてまとめてみる。第2葉鞘の働きとしては、第2節間を包むことによって、節間の周囲の微気象等の条件

第7表 第1葉鞘および幼穂の同時部分切除後の植物生長調節物質処理が節間伸長に及ぼす影響 (第8実験)。

処理区	処理内容 <sup>1)</sup>	第1節間の伸び(cm) <sup>2)</sup>	第2節間の伸び(cm) <sup>2)</sup>
A	0.1% ABA	4.6 b <sup>3)</sup>	9.3 bc <sup>3)</sup>
B	0.1% BA	5.7 bc	8.9 bc
C	0.1% BR	5.5 bc	9.6 abc
D	0.2% ET	1.6 a	6.1 a
E	0.1% GA <sub>3</sub>	14.0 d	18.8 d
F	0.3% IAA	8.0 c	8.6 abc
G	ラノリンのみ	6.7 bc	10.1 c
H	無処理	31.5 e	11.8 c

1) 略号は本文参照。

2) 処理開始後の伸長量：最終長－処理開始時の長さ。

3) 異符号の場合，縦列の平均値の間に5%レベルで有意差があることを示す。

を好適に保ちジベレリンに対する伸長反応性を維持することが考えられる。

## 2. 節間伸長における第1葉鞘の役割

### (1) 第1葉鞘部分切除と切除部の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響 (第6実験)

第2および第3実験の結果を参考に，第1葉鞘基部を残して葉鞘上部を切除し，アルミホイル (AF) およびラップフィルム (WF) を用いて，これら葉鞘の代替物による被覆効果を検討した。処理区は，以下の6区とした。

A区：第1葉鞘を全長の約半分 (12 cm) 残して切除した。B区：A区同様に葉鞘切除後，切除部を約13 cm 長の AF で被覆した。C区：A区同様に葉鞘切除後，切除部を約13 cm 長の WF で被覆した。D区：切除あるいは被覆等の処理は一切行わなかった。

実験結果は，第5表に示した。第1葉鞘を全長の約半分切除した場合 (A区)，第1節間の伸長は，無処理 (D区) のものに較べて30% 弱減少した。この減少は，切除部を AF (B区) あるいは WF (C区) で被覆するとほぼ解消された。

これらの結果は，第1葉鞘が遮光や空気組成の維持などの節間の微気象条件を好適に保つことによって節間の伸長を促していることを示唆している。

### (2) 第1葉鞘部分切除により露出した幼穂の被覆処理が節間伸長に及ぼす影響 (第7実験)

前項 (1) と同様に第2葉鞘を切除した後，露出した穂を AF と WF で被覆し，それぞれの効果を調べた。処理区は，以下の6区とした。

A区：第1葉鞘を全長の約半分 (12 cm) 残して切除した。B区：A区同様に葉鞘切除後，穂全体を AF

で被覆した。C区：A区同様に葉鞘切除後，穂全体を WF で被覆した。D区：第1葉鞘基部約1/4 (6 cm) を残して切除した。E区：D区同様に葉鞘切除後，穂を AF で被覆した。F区：D区同様に葉鞘切除後，穂を WF で被覆した。G区：切除あるいは被覆等の処理は一切行わなかった。

実験結果は，第6表に示した。第1葉鞘を全長の約半分残した場合 (A区)，第1節間の伸長は，無処理のもの (G区) に較べて約10 cm 減少した。この減少は，穂を AF で被覆する (B区) とほぼ解消された。WF 被覆 (C区) では，むしろ，約3 cm の増加となった。

一方，第1葉鞘を全長の約1/4 残した場合 (D区) は，葉鞘切除区の第1節間長は，無処理 (G区) のものに比べて約16 cm 減少した。穂の AF 被覆 (E区) および WF 被覆 (F区) は，それぞれ，5.4 cm および8.1 cm の増加をもたらした。しかし，その長さは無処理 (G区) の伸長量には及ばなかった。第2節間も第1節間とほぼ同様の傾向を示した。

次に，AF と WF の効果を比較すると，WF の方が AF にまさる傾向が認められた。実験の過程で観察された事であるが，第1葉鞘の中から穂を取り出すと，穂の表面が濡れていることが多かった。葉鞘で包まれる内部の相対湿度は，100% に近いと推定された。WF は空気湿度を保持するうえで有効であり，葉鞘には相対湿度を高く維持する役割も含まれると推定される。他方，第1葉鞘の場合，AF の効果は WF よりも劣った。葉鞘による遮光は，伸長促進の主たる要因とはなっていないことを示唆している。

以上の結果をまとめると，葉鞘切除処理は，人為

的に出穂を早め、穂にとって不良な環境を作り出し、穂における植物ホルモンの生成を阻害するなどして第1節間（穂首節間）の伸長抑制をもたらしているものと推定された。すなわち、第1葉鞘の役割としては、穂を被覆することが大きいと推定される。

### (3) 第1葉鞘および幼穂の同時部分切除後の植物生長調節物質処理が節間伸長に及ぼす影響（第8実験）

第1葉鞘の基部から、4—5 cmの高さで、内部に包まれている幼穂を含めて切除した。次いで、穂および葉鞘の切断面に、各種 PGR<sub>s</sub> を含むラノリンを塗布した。試験区の構成、供試した PGR<sub>s</sub> の種類および濃度は第5実験と同一であった。

実験結果は、第7表に示した。第1葉鞘および幼穂を同時に部分切除した場合（G区）、第1節間長は、無処理（H区）のそれに較べて、約80%減少した。

各種 PGR<sub>s</sub> の影響は、種類によって異なり、促進あるいは抑制作用を示した。ETは、第1節間および第2節間の両者で、抑制作用を示した。GA<sub>3</sub>は、両節間とも促進傾向を示した。ところでGA<sub>3</sub>処理区の第2節間長は、無処理区の節間長をかなり上回った。しかし、第1節間では、完全には回復しなかった。

本実験の場合、第2葉鞘は切除されておらず、第2節間自体が露出するというような直接的影響はうけていないので、第2節間の伸長抑制は穂切除の影響によると考えられる。穂切除による伸長抑制が、GA<sub>3</sub>処理で完全に回復したことは、穂の主たる役割は、内生ジベレリンの供給にあることを示唆している。

一方、第1節間の場合、第1葉鞘が切除されているので、穂切除の影響とともに第1節間自体も直接影響を受けることになる。そのため、GA<sub>3</sub>処理でも、第1節間の伸長抑制が完全には回復しなかったと推定される。

## 総 合 考 察

イネの節間伸長における葉鞘の役割について考察する前に、葉鞘と密接な関係にある葉身および穂の働きについて、これまでの報告をもとにまとめてみる。

本実験のような処理法では、葉鞘のみを切除することは不可能である。葉鞘切除は、不可避免的に葉身切除を伴う。葉身は光合成産物の主たる供給源であ

るから、まず、葉身の有無が、節間伸長にどの程度関与しているかが問題となる。

前報<sup>14)</sup>で述べたように、節間伸長に対する葉身切除の影響はごくわずかであった。一方、イネの穂ばらみ期の茎切片を連続照明条件および連続暗条件下で培養した場合、両者の伸長に、ほとんど差がなかった<sup>12)</sup>。また、蔗糖や無機成分の添加の影響もわずかであった<sup>12)</sup>。したがって、節間伸長に必要な光合成産物の要求量はかなり低いと推定された。しかし、細胞壁などの構成には光合成産物を必要とするので、葉身切除による光合成産物の不足分は下位節間や葉鞘に蓄積されていた貯蔵養分の移入によって、補われたと見るのが妥当であろう<sup>3)</sup>。

一方、いくつかの植物において、葉が茎の伸長に必要な生長調節物質や特殊な生長因子を生産し供給しているとする報告がある<sup>10)</sup>。しかし、本実験の結果をみてもそうであるが、イネでは葉身が節間伸長に必要な生長因子や生長調節物質の主たる供給源となっている可能性は小さい。

以上、節間伸長に対する葉鞘切除の効果は、主に葉鞘自体の切除によるものと考えて差し支えないと結論される。

次に、本実験で用いた穂ばらみ期の材料では、葉鞘の中に幼穂が存在する。一般に、イネ科植物では、穂と節間伸長との間に密接な関係がある<sup>6)</sup>。イネでも、葉鞘に包まれる幼穂を切除すると節間の伸長が著しく抑えられ、穂の活性と節間伸長との間に密接な関係があることが報告されている<sup>14)</sup>。

Koningら<sup>6)</sup>は、エンバクを用いて、穂ばらみ期の第2節間の伸長を対象に各器官の切除実験を行っている。その結果、第2節間の伸長は穂の切除処理で最も顕著に抑制されたが、この抑制はジベレリン処理で回復したことを報告している。また、同一時期の各器官の内生ジベレリン含量を測定すると<sup>4)</sup>、穂で最も高いことを認めた。これらのことから、第2節間の伸長は、主に穂で生成されるジベレリンによって調節されていると推論した<sup>4,6)</sup>。

イネの場合も、穂の内生ジベレリン含有量が著しく高いこと<sup>7,9)</sup>を考えると、穂切除による節間の伸長抑制は、穂で生成されるジベレリンの供給量の制限による可能性が高いと推定される。

以下、葉鞘の役割について、第1葉鞘と第2葉鞘に分けて考察する。

### 1. 第2葉鞘の役割について

葉鞘基部（約5 cm以下）を切除すると、その中に

包まれている節間の伸長が著しく抑制された。この抑制は、種々の被覆処理によっては解消されなかった。本報では省略したが、葉鞘切除後、深水処理、引っ張り処理などを試みたがいずれも効果はみられなかった<sup>15)</sup>。

他方、充分なジベレリンを処理しても無処理区の節間長の30%程度の伸長しか見られなかった。このことは、葉鞘基部切除によってジベレリンに対する節間の伸長反応性が減少したことを示唆している。葉鞘とくに葉鞘基部は節間分裂組織や伸長部位を包むことによって微気象や空気組成を節間伸長に好適に保つものと推定された。

次に、葉鞘上部(約5 cm以上)の切除の影響は、比較的小さかった。また、葉鞘基部を切除した場合の抑制と異なり、アルミホイルやラップフィルム被覆処理によって抑制が解消された。この場合、節間分裂組織や伸長部位は、葉鞘残部によって包まれており、露出していない。従って、節間上部あるいはその上に位置する器官の露出が節間伸長に影響を及ぼしたと考えられる。第2節間自体の上部は伸長を終了しており、第2節間の中でも最も老化している部分である。従って、第2節間上部の露出が第2節間自体の伸長に影響したとは考え難い。より若い上部の器官、例えば、幼穂を含む第1葉鞘あるいは第1節の露出が、体内の生理的变化をもたらし、第2節間の伸長抑制をもたらしたものと推定された。

一方、葉鞘を切除せずに、縦に裂いて、節間から引き離し、もう一度巻き付けた場合でも無処理区の30%程度の伸長しか得られなかった。この場合、葉鞘や節間自体の構造の破壊は比較的小さかったと考えられる。それにも関わらず大きな抑制効果が存在したことは、節間の周りを葉鞘が包むという「節間-葉鞘複合体」構造が節間伸長にとって重要な意義を持つものと考えられる。

## 2. 第1葉鞘の役割について

第1葉鞘の切除は、第1節間および第2節間の伸長に大きな影響を及ぼすことが認められた。この第1葉鞘切除の抑制効果は、ラップフィルムあるいはアルミホイル等で、葉鞘の切除部を被覆するか、あるいは、穂を被覆することによって解消された。また、ジベレリン処理によってもほぼ解消された。ただし、葉鞘切除部が全長の3/4を超えるような場合は、その抑制効果は被覆処理あるいはジベレリン処理でも完全には解消されなかった。これは、第2葉鞘の項でのべたように葉鞘基部に囲まれている節間

分裂組織や細胞の伸長部位が直接外気に露出する結果起こるものであり、内生ジベレリンの量的問題よりもむしろジベレリンに対する伸長反応性の問題であると考えられる。しかし、これは葉鞘切除が全長の3/4を超えるような極端な処理で起こることであって、第1葉鞘の主たる役割は穂の被覆にあると推定される。

以上の結果から、第1葉(止葉)の葉鞘は、穂を被覆することによって、穂の節間伸長促進物質の生成を維持し、節間伸長を促していると推定された。また、促進物質としてはジベレリンである可能性が高いことが示唆された。

前述のように、Koning ら<sup>6)</sup>はすでにエンバクを用いて、第2節間の伸長は穂などで生成されるジベレリンによって調節されていると結論している<sup>4,6)</sup>。しかし、Koning ら<sup>6)</sup>の実験では、葉鞘切除処理や被覆処理は行っていない。従って、本実験で得られたような葉鞘の役割については言及していない。しかし、エンバクでも、第1葉鞘がイネと同様の調節機構を通じて節間伸長を調節している可能性は高いと思われる。

これらのことは、また、自然の出穂条件でも、出穂による穂をとりまく環境の変化が、第1節間の伸長制御の主たる要因となっている可能性を示唆している。

これに関連して、第1葉鞘の役割について若干の考察を加えておく。生殖生長期に伸長する節間は、節位の上昇とともに等比級数的に伸長し、穂首節間が最も長くなる<sup>17)</sup>。最上位の穂首節間が最長節間となる特性は、もし第1葉鞘から穂が抽出しなければ種子拡散や他家受粉にとってきわめて不利になるので、繁殖のための適応形態と考えられている<sup>17)</sup>。そのためにも第1葉鞘の中で穂がとどまることのないように、穂が抽出するまで第1節間の伸長が継続されるような機構が備わっているとしても不思議ではない。前述のように、この時期の内生ジベレリンの主たる生成場所は穂(厳密には、葯)である<sup>7,8,9)</sup>。しかも、その生成が開花期にピークを示し、開花後急激に低下すること<sup>8)</sup>が知られている。このことは、受精完了が節間伸長促進物質の供給終了を意味することになり、興味深い。葯のジベレリンが、節間へ移動しているという直接の証拠はまだないが、本実験の結果は、これらの機構が存在する可能性を強く示唆している。一方では、出穂による伸長抑制物質の生成も可能性としては残る。今後、これらの点を更に



検討する必要があると考える。

なお、葉鞘基部は節間分裂組織や伸長部位の微気象条件を好適に保つ働きがあると推定したが、微気象条件の中でどの要因が最も節間伸長に深くかかわっているかはまだ不明である。これも今後の検討課題である。

**謝辞:** 研究の実施にあたり多大のご協力をいただいた本研究室の大友健二技官に感謝の意を表します。

### 引用文献

1. Begg, J.E. and M.J. Wright 1962. Growth and development of leaves from intercalary meristem in *Phalaris arundinaceae* L. *Nature* 194: 1097—1098.
2. Fisher, J.B. and J.C. French 1976. The occurrence of intercalary and uninterrupted meristems in the internodes of tropical monocotyledons. *Am. J. Bot.* 63: 510—525.
3. 石塚喜明・田中 明 1963. 水稻の栄養生理. 養賢堂, 東京. 126—137.
4. Kaufman, P.B., N.S. Gosheh, L. Nakosteen, R.P. Pharis, R.C. Durley and W. Morf 1976. Analysis of native gibberellins in the internode, nodes, leaves, and inflorescence of developing *Avena* plants. *Plant Physiol.* 58: 131—134.
5. 川原治之助・長南信雄・和田 清 1968. 稲の形態形成に関する研究 第3報 葉, 穂, 稈の伸長の相互関係および稈の分裂組織について 日作紀 37: 372—383.
6. Koning, R., A. Tkaczuk, P.B. Kaufman, R.P. Pharis and W. Morf 1977. Regulation of internodal extension in *Avena* shoots by the inflorescence, nodes, leaves, and intercalary meristem. *Physiol. Plant.* 40: 119—124.
7. Kuroguchi, S., N. Murohushi, T. Ota and N. Takahashi 1979. Identification of gibberellins in the rice plant and quantitative changes of gibberellin A<sub>19</sub> throughout its life cycle. *Planta* 146: 185—191.
8. Murakami, Y. 1983. Endogenous gibberellin in the panicle of rice plants determined by the rice seedling bioassay. *JARQ* 17: 149—153.
9. Osada, A., H. Suge, S. Shibukawa and I. Noguchi 1973. Changes of endogenous gibberellin in rice plant as affected by growth stage and different growth condition. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 42: 41—45.
10. Sachs, R.M. 1965. Stem elongation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 16: 73—96.
11. 高橋 清 1980. 水稻地上部の内生ジベレリンおよび生長抑制物質の部位別比較について 日作紀 49(別2): 165—166.
12. ———・P.B. カオフマン・大友 健二 1984. 水稻節間の伸長機構に関する研究 第5報 茎切片を用いた伸長試験法. 日作東北支部会報 27: 33—36.
13. ———・——— 1984. 水稻節間の伸長機構に関する研究. 第6報 幼植物節間の植物ホルモンによる生長制御. 日作紀 53(別2): 158—159.
14. ——— 1985. 水稻節間の伸長機構に関する研究. 第9報 第1(穂首)および第2節間の伸長に対する各器官の働き. 日作紀 54(別1): 192—193.
15. ——— 1989. 水稻節間の伸長機構に関する研究. 第2葉鞘の働きについて. 日作紀 58(別1): 150—151.
16. ———・A.M. Mazaredo・A. Aguilar・B.S. Vergara 1989. イネの節間伸長機構に関する研究—幼植物節間でのモデル試験. 日作紀 58(別2): 189—190.
17. 武田和義・高橋萬右衛門 1973. イネの器官生長に関する研究. II. 伸長節間数と節間長との関係. 育雑 23: 7—14.
18. Wang, S. 1991. Internode characters related to lodging in the rice plant. *Diss. Thesis (Fac. Agric., Tohoku Univ.)* 1—130.