

重力に対するイネ地上部の生長反応の解析

—葉枕・ラミナジョイントの反応及び葉鞘のねじれについて—

古沢健太郎・高橋 清・星川 清 親

(東北大学農学部)

1995年1月31日受理

要 旨: イネの倒伏後の草姿の回復機構を調べるため、それに関与するとみられる葉枕やラミナジョイント(LJ)の屈曲、葉鞘のねじれについて調査を行った。実験材料は水稻品種ササニシキである。第1実験では、イネをポットごと横転処理し、LJと葉枕の屈曲反応を経時的に調査した。横転によってLJおよび葉枕の屈曲角度が増加した。横転から直立へ戻した処理区において、葉枕の屈曲角度は減少したが、LJの屈曲角度は元に戻らなかった。第2実験では、横転処理した個体の葉鞘部のねじれについて、その発生部位とその後の経過を調査した。その結果、葉鞘は中央付近から上部では下向きに、基部側は上向きにねじれることが示された。第3実験では、葉鞘のねじれを起こす物理的要因を調査した。まず、葉身の剪葉あるいは葉身への加重処理をした結果、加重処理でねじれの程度が大きく、葉身重がねじれの程度に影響を与えることが示された。次に、直立状態のイネの葉身に横向きに力を加えた場合は、力を除くとねじれの角度は減少した。第4実験では、温度処理がねじれに与える影響を調査した。その結果、低温区では葉鞘のねじれの程度が小さく、葉鞘のねじれは温度の影響を受ける生理的反応であることが示唆された。なお、葉鞘基部(葉枕)-中央部-先端部(LJ)は、イネ地上部の重力に対する1つの反応単位として捉えることが妥当であるとの結論を得た。
キーワード: イネ, *Oryza sativa* L., 重力反応, ねじれ, 葉鞘, 葉枕, ラミナジョイント。

Analysis of Gravity-induced Growth Response of Shoot in Rice (*Oryza sativa* L.)—Response of leaf pulvinus, lamina joint and torsion of leaf sheath—: Kentarou FURUSAWA, Kiyoshi TAKAHASHI and Kiyochika HOSHIKAWA (*Faculty of Agriculture, Tohoku University, Sendai 981, Japan*)

Abstract: Plants were grown in pots containing soil. Every tiller was cut off when it emerged and only the main shoots were allowed to grow. **Exp. 1.** Plants in pots were artificially placed horizontally and the bending degree of lamina joints and pulvini was investigated. The artificial placement in the horizontal direction increased the bending degree of lamina joint and pulvini. In the treatment in which pots were placed horizontally and then turned upright, the bending degree of pulvini was decreased, but that of lamina joint was not changed. **Exp. 2.** The response direction of the torsion in the leaf sheath of rice placed horizontally was downward at a portion from the top to the center, while it was upward from the center to the bottom. **Exp. 3.** The leaf blade was partly removed or added weight. The results suggested that the leaf blade weight influenced the degree of torsion. When the weight of the leaf blade which was set sideways was released, the degree of torsion decreased. **Exp. 4.** In the temperature treatment, the low temperature decreased the torsion of the leaf sheath. This result suggested that the torsion of leaf sheath physiologically influenced by the temperature. It seems that the unit of “pulvinus=leaf sheath=lamina joint” was a response to gravity.

Key words: Gravity response, Lamina joint, Leaf pulvinus, Leaf sheath, *Oryza sativa* L., Rice, Torsion.

イネの倒伏は、国内、国外を問わず穀実収量の減少や、品質の低下をもたらすことが知られている。日本の水稻においては、登熟期の穂の重みや台風などの風雨によるなびき倒伏や挫折倒伏が見られる。一方、東南アジアの洪水常襲地帯で栽培される浮稲は、雨期の水量が多い時期には、浮力によってその姿勢を維持できるが、乾期になって水量が減ると、その大きな体を支えきれなくなり倒伏してしまう。倒伏したイネは、いわゆる茎の基部（正確には葉鞘葉枕）で屈曲が起こり、植物体を立ち上がらせる機

構を備えていることが知られている。この起きあがり能力は、浮稲栽培では重要な能力として認識されており、kneeing ability と呼ばれている¹⁾。

このような倒伏後の草姿の起き上がり反応は、植物体が草姿をよりよい受光態勢に持っていこうとする能動的な反応といえる。この起きあがりを調節する器官は、水稻の場合葉鞘基部の葉枕であることが見い出されており、その様々な性質が解明されている^{2,12,13)}。

一方、著者らが観察した結果、水稻が倒伏した場合には、葉枕の屈曲による起きあがり以外にも、いくつかの反応が見られる。すなわち葉身の傾斜角度

* 本研究の要旨は、第197回講演会(1993年4月)、第198回講演会(1994年8月)において発表。

は大きく増大し、また葉鞘においては中肋の位置が大きくねじれてずれてしまう。このような一連の動きも、葉枕の動きと共に草姿の回復に大いに役立つものと見られる。他方、葉枕の屈曲や葉身傾斜角度の増大についてはすでに既応の報告があるが、葉鞘のねじれについては、報告例はほとんど見あたらない。

そこで、本研究では倒伏後に起こる諸反応、すなわち葉枕の屈曲、葉身傾斜角度の増大、葉鞘のねじれについてそれぞれの基本的性質を調査すると共に、それらが草姿の回復に与える影響を総合的に解析することにした。

第1実験では、ラミナジョイントの屈曲反応を調査し、葉枕の屈曲と比較検討した。

第2実験では、第1実験の際に観察された葉鞘のねじれについてその起こる部位を具体的に調査した。

第3, 4実験では、葉鞘のねじれに影響を与える要因について解析を行った。

その結果いくつかの基本的な事柄が明らかになったのでここに報告する。

材料と方法

1. 実験材料

水稻品種ササニシキを供試した。

2. 実験方法

第1実験：横転させたイネの草姿の回復過程の観察

本実験ではイネを横転させた後の草姿について、特にラミナジョイントと葉枕の屈曲反応を調査した。

栽培条件：本実験は東北大学農学部（仙台市青葉区）で行った。1993年5月17日に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いれ、あらかじめ30℃暗条件下で2日間培養し催芽した発芽粒を、ポットあたり6粒ずつ播種した。分けつはすべて除去して、主茎1本立てとした。

処理区は、対照区、横転処理、回復処理の3区を設けた。横転処理は、8.1葉期のイネをポットごと横転することによって処理した。回復処理は横転処理後4日後に横転をやめて元の直立状態に戻す処理である。対照区は、普通の直立状態のままおいたものである。各処理区あたり3ポット合計18個体を供試した。横転処理はガラス室内で行った。水分は覆土

が流れないように常に少量ずつポットの底にとりつけた給水口から与えた。なお、横転の方向は前報で報告した通りである³⁾。各処理区について処理開始後14日間にわたって毎日、同一個体の第8葉を対象としてラミナジョイントと葉枕の屈曲角度を測定した。

屈曲角度の測定法：ラミナジョイントの屈曲角度は、葉鞘と葉身のなす角度の補角とした。葉枕の屈曲角度は隣り合う節間同士のなす角度の補角とした。測定には分度器を用いた。

第2実験：ねじれの起こる部位とその経時変化

第1実験において横転処理したイネの中肋の位置を観察すると、葉鞘の縦軸の中央付近からねじれている様子が認められた。本実験では、この葉鞘のねじれの度合いを数値化し、グラフ化することを試みた。そしてどの付近からねじれが発生してどのように変化していくかを調査した。

栽培条件：1994年7月18日に、1/5000 a ワグネルポットに1粒ずつ催芽粒を播種した。分けつはすべて除去し、主茎1本立てとした。施肥は第1実験と同様に与えた。

処理方法：直立した13.1葉期の個体の第12葉鞘を中肋に沿って長軸方向に8等分し、印をつけて、それぞれの部位に、小さい棒状のもの（長さ約1.5 cm、幅約0.2 cmで非常に軽い）を、第1図に示すように、葉鞘中肋に対して垂直にアロンアルファで付着させた。

これらの個体を横転処理した直後に、第1図に示すように、地上部の長軸方向の延長線上（x方向）から観察した。棒の長軸の延長線と水平方向とのズレ（第1図右下）をねじれの角度としてとらえた。角度の測定は、処理当日、および、処理後2日おきに同一個体を対象に10日間行った。

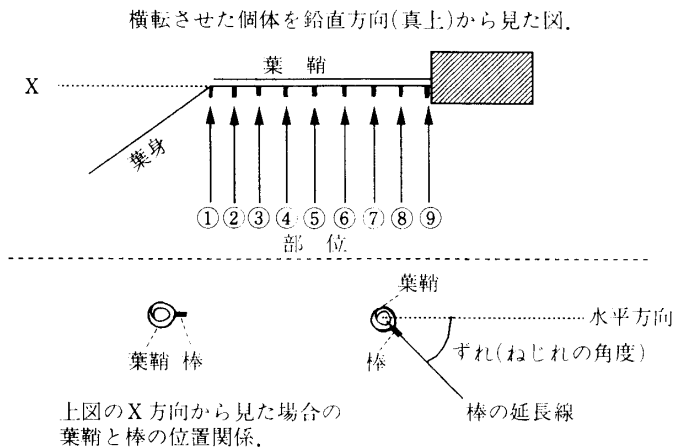
第3実験：ねじれが起きる物理的要因

（A）葉身の重さの影響

本実験は、横転時に起こる葉鞘のねじれが葉身の重さに影響を受けるのではないかと推測し、その確認のために行った。

栽培条件：1994年3月18日に1/5000 a ワグネルポットに、1粒ずつ催芽粒を播種した。分けつはすべて除去し、主茎1本立てとした。施肥は第1実験と同様にした。

処理方法：10.1葉期のイネを対照区、おもり区、1/2剪葉区、1/2剪葉区+おもり区の4区に分けた。おもりの加重及び剪葉は、第9葉身、第10葉身を対



第1図 第2実験における棒の付着位置とねじれの測定法。

象とした。おもり区は葉と同じ重さのおもりをつけたもの、1/2 剪葉+おもり区は1/2 剪葉した個体に葉身全体と同じ重さのおもりをつけたものである。葉の重さは同じ時期の10 個体の第9 葉身、第10 葉身を切り取って測り、その平均の重さ(第9 葉身0.15 g, 第10 葉身0.20 g)とした。おもりは、葉身長1/2 の位置にセロテープを巻き付けることによって処理した。それぞれ横転処理し、8 日後に第10 葉鞘のねじれの角度を測定した。各処理区に8 ポットを供試した。

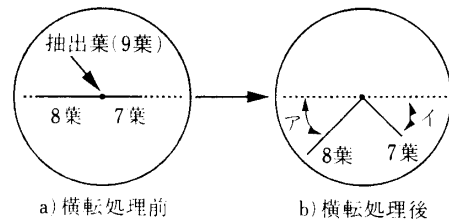
ねじれの角度の測定方法: ねじれの角度は次のように定義した。第2 図 a は、横転処理前に、主茎の長軸の延長線上から、すなわち、鉛直方向から茎葉を見た図で、中心が抽出葉の生長方向、左に8 葉右に7 葉が展開している様子を表している。この状態を横転処理して、同様に主茎の長軸の延長線上(横転したので水平方向)から茎葉を見たのがb 図である。

図のように横転処理により7 葉は時計方向に8 葉は反時計方向に葉鞘がねじれるため葉身の位置は処理前の位置よりずれる。このようなズレがつくる角度をねじれの角度とした。

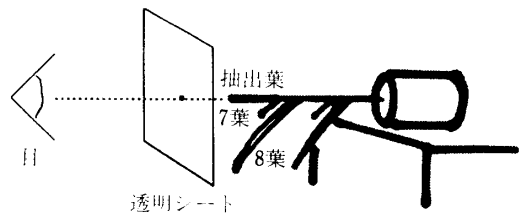
このねじれの角度の測定は、c 図のように横転処理したときポットの真正面から観察し、葉身の位置を透明なシートに書き写すことによって調査した。また処理前の水平位置より下にねじれた場合を+のねじれの角度、上にねじれた場合を-のねじれの角度として表現した。

(B) 葉鞘を横倒ししないで葉身に力を加えた場合の葉鞘のねじれ

イネを横転処理した場合葉身が下向きに垂れ下がって葉鞘全体にねじれが生じるが、本実験はイネを直



上図のように処理前の状態からずれた角度をねじれの角度とする。例) 8 葉のねじれの角度…ア、7 葉のねじれの角度…イ。



c) ポットの真正面から観察し、ねじれの様子を透明なシートに書き移す。

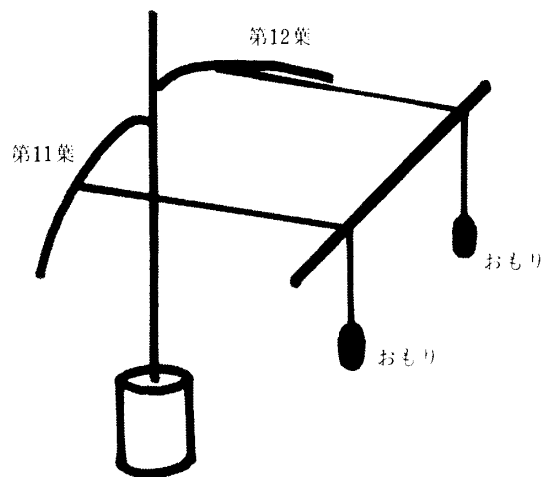
第2図 ねじれの測定法。

立したまま、葉身を横から糸で引いて葉身に横向きに力を加えた場合同様に葉鞘がねじれるかどうか調査した。

栽培条件: 第3 実験 (A) と同様とした。

処理方法: 12.1 葉期のイネの第11 葉、第12 葉に第3 図のようにおもりをつけて、横から力を加えた。おもりは葉身と同じ重さのセロテープを巻き付けることによって処理した。

ねじれの角度の測定法: 通常の状態では、隣り合う2 葉のなす角度はおよそ180 度である。これを横転処理すると、葉鞘全体がねじれることにより2 葉のなす角度は180 度以下となる。さらにねじれの程度が大きいくほどより小さい角度となる。つまり、2 葉のなす角度がねじれの程度を表す指標といえる。今回の実験では11 葉と12 葉のなす角度を測定するこ



第3図 葉鞘に対する水平方向からの力の加え方。

とでねじれの程度を把握することにした。

第4実験：温度処理がねじれに与える影響

ラミナジョイントや葉枕の屈曲が温度に影響を受けることは知られているが、葉鞘のねじれについては知られていない。そこで本実験では温度が葉鞘のねじれに与える影響を調査した。

栽培条件：1993年5月17日に1/5000 a ワグネルポットに1粒ずつ催芽粃を播種した。分けつはすべて除去し、主茎1本立てとした。施肥は第1実験と同様に与えた。

処理方法：9.1葉期のササニシキを、昼17°C夜12°C (17/12°C) と昼30°C夜25°C (30/25°C) のファイトロンにいて横転処理し、7日後にねじれの角度を測定した。

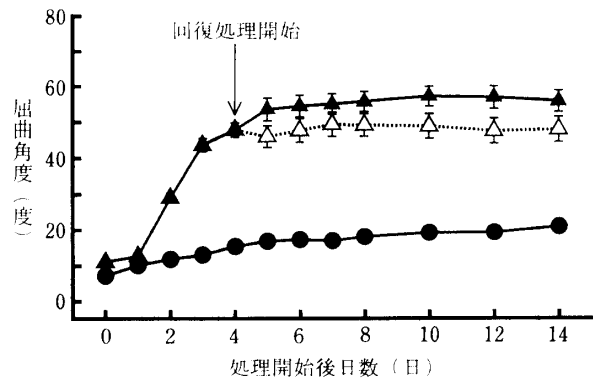
ねじれの角度の測定法：第3実験(A)の方法と同様とした。

結果と考察

1. 横転させたイネの草姿の回復過程の観察 (第1実験)

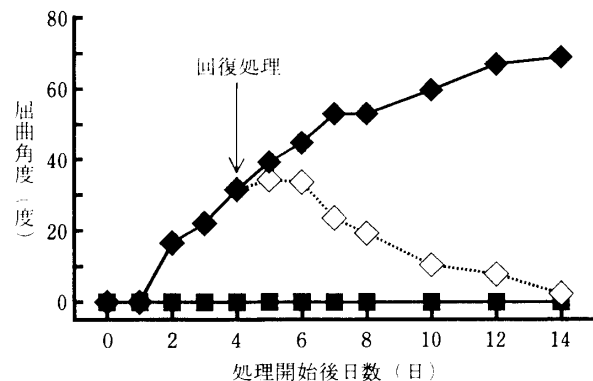
ラミナジョイントの屈曲反応の結果を第4図に示した。横転処理すると、ラミナジョイントの屈曲は増大し、およそ5日後に最大に達した。最大屈曲角度はおよそ60度であった。回復処理をした場合、ラミナジョイントの屈曲角度は減少せず、元の角度に戻らなかった。

葉枕の屈曲反応の結果を第5図に示した。葉枕は横転処理すると屈曲角度を増大させ、14日後では70度近くなり、イネをほぼ鉛直におきあがらせた。4日後に回復処理した場合、それまでに増大した屈曲角度が減少し始め、14日後には0度となり、普通の直



第4図 横転処理による第8葉のラミナジョイントの屈曲角度の経時変化 (8.1葉期)。

●：対照区 ▲：横転処理 △：回復処理
バーは5%レベルでの標準誤差を示す。バーの表示のないものは、記号のサイズよりも小さかったため図にあらわれていない。



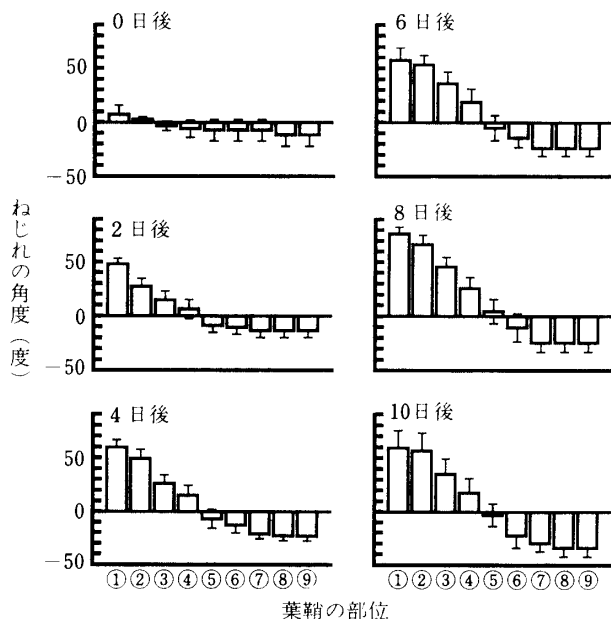
第5図 横転処理による第8葉鞘葉枕の屈曲角度の経時変化 (8.1葉期)。

■：対照区 ◆：横転処理 ◇：回復処理
標準誤差 (5%レベル) の表示は、記号のサイズよりも小さかったため図にはあらわれていない。

立状態となった。これより、葉枕には繰り返し与えられる重力刺激に対し反応して最終的には鉛直方向に姿勢を回復させる性質があることが確認された。

2. ねじれの起こる部位とその経時変化 (第2実験)

ねじれの部位別の反応結果を第6図に示した。横軸の番号が葉鞘での棒の位置を表しており、①が葉身側で⑨が基部側を示している。縦軸は棒と水平とのなす角度 (第1図右下参照) で、角度の正は下向きにずれたことを、負は上向きにずれたことを示している。処理2～10日後において、①～④までは下向きにねじれ、⑤～⑨は上向きにねじれていることが認められた。処理4日後以降は、同じねじれの様子が続いた。最終的には、下向きには最大約70度、



第6図 葉鞘の部位別のねじれの経時変化 (13.1 葉期).
葉鞘の部位: ①が葉身側, ⑨が基部側.
バーは5%レベルでの標準誤差を示す。

上向きには最大約40度ねじれた。

以上の結果より、葉鞘は中央付近から上部（葉身側）では下向きに、基部側は上向きにねじれることが示された。

3. ねじれが起こる物理的要因 (第3実験 A, B)

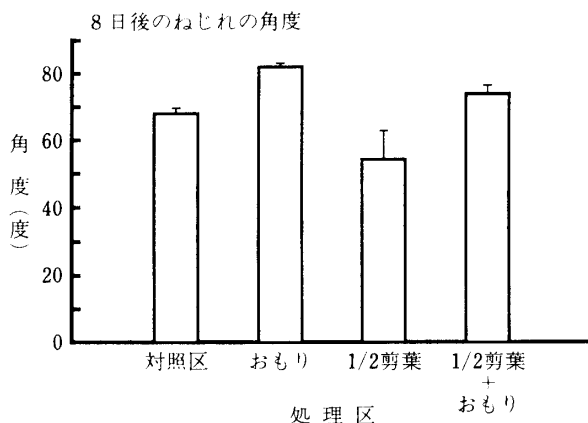
おもりの処理の結果を第7図に示した。対照区と比べ、おもり処理区はねじれの角度が増大した。また1/2剪葉+おもり区でも対照区と比べねじれの角度は増大した。したがって、葉身重の大きさは、ねじれの大きさにある程度影響することが示唆された。

水平方向から力を加えた場合の結果を第8図に示した。水平方向から葉身に力を加えると、第11葉身と第12葉身のなす角度は減少した。つまり2葉の葉鞘にねじれが生じたことを示している。しかし、8日後におもりを除去して水平方向からの力をなくし、次の日に2葉のなす角度を測定してみるとねじれはほとんど消失していた。

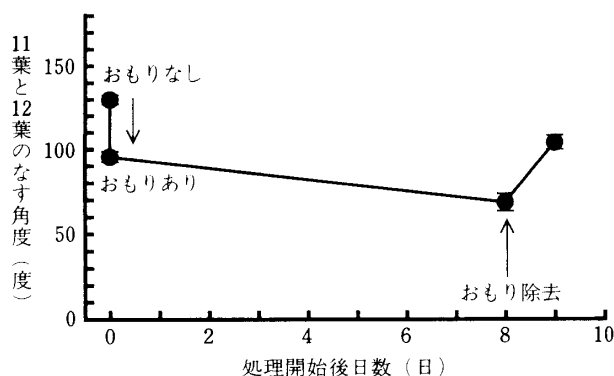
単に葉身に横から力を加えただけでは、加えた力を除くと葉鞘のねじれがもとに戻るから、このときのねじれが横転処理した時に見られるような葉鞘全体のねじれとは異なることが示された。

4. 温度処理がねじれに与える影響 (第4実験)

温度処理の結果を第9図に示した。17/12°Cより30/25°Cにおいて、ねじれの角度は増大した。これよ



第7図 剪葉およびおもり処理が第10葉鞘のねじれに与える影響 (10.1 葉期).
バーは5%レベルでの標準誤差を示す。



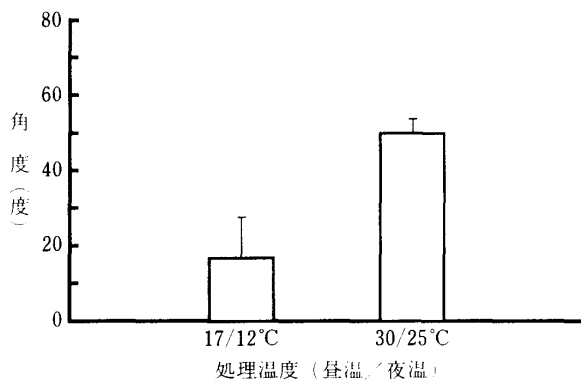
第8図 第11葉、第12葉に水平方向から力を加えた場合の2葉のなす角度の変化 (12.1 葉期).
バーは5%レベルでの標準誤差を示す。

り温度が低いとねじれの反応が進みにくくなると考えられる。このことから横転処理して葉鞘がねじれるとき、葉鞘内のねじれには生理的な反応が介在していることが示唆された。

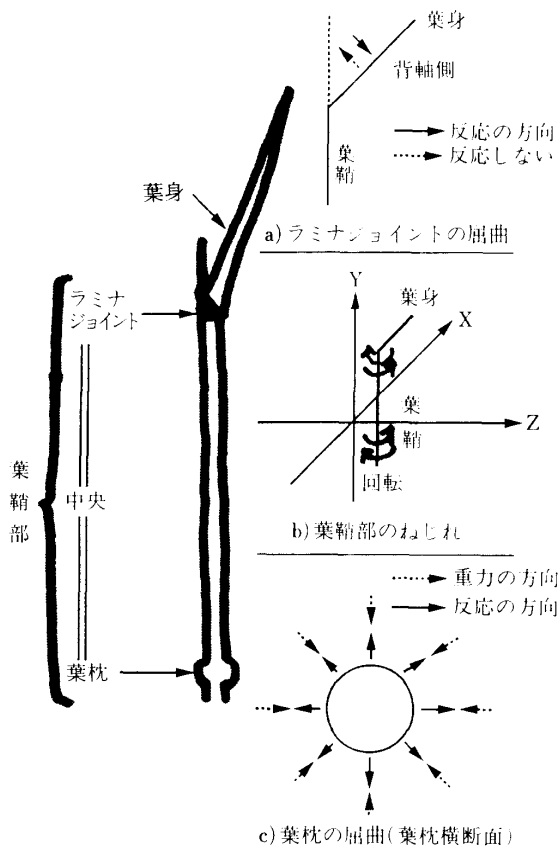
次に、以上の結果を総合的に考察する。

葉枕は一定期間繰り返し重力刺激に反応する。すなわち、葉枕に重力刺激を加えた場合の刺激側と反刺激側を交互に変えて屈曲を見ると、必ず刺激側となる方が伸長し反刺激側となる方は伸長せず屈曲が起こる¹⁴⁾。また葉枕は与えられる角度によって、その反応性を变化する。つまり葉枕は鉛直方向からの角度のブレを敏感に察知し、それによって草姿を鉛直方向に立て直す¹³⁾。この場合、葉枕は第10図cに示すように、どの方向に倒れた場合でも、重力を受けた方向に対してその反対方向に屈曲することができる能動的器官といえる。

第10図cは、葉枕の横断面を模式的に表したものである。葉枕は、葉鞘の基部にある。その上部の葉



第9図 温度処理が第9葉鞘のねじれに与える影響 (9.1葉期).
バーは5%レベルでの標準誤差を示す.



第10図 重力に対する反応系と各器官の反応.

鞘では、中肋側と反対側で内部構造が異なるが、葉枕では、模式図のように、それらの構造上の差異は、ほとんど見られない。また、葉枕の横断面に対して図の矢印（点線）のように重力が加わったとき、それと反対方向（実線）に屈曲する。例えば、真上から重力が加わっているときは、真上の方向に屈曲する。真横から重力を加えたときは、その重力の反対方向に屈曲する。すなわち、葉枕の場合、構造上の

理由によって屈曲の方向が制限されることはない。

一方、ラミナジョイントの屈曲反応では、横転した後草姿を元の直立状態に戻しても屈曲角度は増大したままであった(第4図)。つまりラミナジョイントの屈曲は葉身と葉鞘がつくる平面上において1方向(実線矢印)にしか起こらない(第10図a)。このことは、前田⁷⁾もラミナジョイントの構造が、明瞭な背腹性を示し、重力刺激に対して向軸側細胞長の増大を誘起しやすい構造であると述べている。すなわち、ラミナジョイントは葉枕と違い、重力に対して1方向にしか葉身を調節できない受動的な器官といえる。つまり、重力の刺激がどの方向から来た場合でも、構造上、屈曲反応の方向は、1方向に限られている。葉身と葉鞘のなす角度は、不可逆的な増大であり、一度、与えられた重力刺激に反応したら、角度が減少することはない。さらに、重力刺激が与えられた場合は、角度がさらに増大する。しかし、いずれにせよ、屈曲方向は、葉鞘の背軸側に葉身中肋と葉鞘を含む1平面上での角度の増大しか起こらない。葉枕では、横断面のどの方向から重力が加わるかによって屈曲方向が異なること、また、重力刺激が、ある方向から与えられ、次に、相反する方向から与えられた場合、屈曲角度が最初増加し、ついで、減少する。つまり、外観上、可逆的な屈曲反応を示す。

葉鞘のねじれについては、今までほとんど研究がなされておらず本実験において次のようなことが明らかにされた。第6図より、イネを横転処理した場合に起こる葉鞘のねじれの様子は、葉鞘の中央付近から葉身側の部分が下向きに、基部側の部分は上向きに中肋がねじれることが示された。このほぼ中央で葉鞘のねじれの向きが変わるのは、葉鞘全体が重力に対してバランスを保って反応していることを示している。つまり葉鞘全体が一体となって重力に対し1つの反応機構を形作っていることが示唆される。

第7図より、葉鞘のねじれは、葉身の重さが大きいほど下向きのねじれの程度が大きくなることから、葉身重の影響を受けることが認められた。このことは、横転処理したイネの最上位展開葉でねじれの程度が最も大きく、下位葉に行くほどねじれの程度は小さくなる傾向があることと一致する。ただし、最上位葉は、若い組織であるが故に、ねじれの程度が大きいという可能性も残される。

第8図より、葉身に横から力を加えた場合には、

横転処理した際に生じるような葉鞘全体のねじれは認められなかった。つまり葉鞘のねじれは、葉鞘自体が重力刺激にさらされないと生じないことが考えられ、葉枕やラミナジョイントと同じ重力刺激による反応ということができる。横転処理などの重力刺激を受けた際葉鞘全体でそれを知覚し、すぐ葉鞘全体のねじれの反応を誘導するような内部機構となつていてと考えられる。

また、第9図より温度が低いと葉鞘のねじれの反応が進みにくいことが認められた。このことは、葉枕⁴⁾やラミナジョイント⁶⁾の屈曲反応にも認められている。さらに葉枕の反応には、オーキシンが介在し²⁾、ラミナジョイントの反応にもオーキシンとジベレリンが影響することが報告されている^{8,9,10,11)}。これらのことから葉鞘の内部機構にも重力を受けてねじれの反応を起こす一連の生理的反応系が存在すると考えられる。

ねじれの反応の方向性を考えると、重力を受ける時葉鞘の中肋の葉身側は重力方向に向かうことから、葉鞘のねじれは重力に対して正の反応を起こすといえる。ラミナジョイントは第10図aに示すように、第10図bで言えばxy平面でしか屈曲できない。しかし、葉鞘のねじれによってy軸の回転が加わり、その結果、葉身はx, y, zの3次元空間で位置を調節することが可能になると考えられる。

片山⁵⁾は、苗(置床後4日目)の基部を固定しておく、苗は2枚の葉を腕代わりに屈曲させ、これを支柱にして起き上がると述べている。この場合も葉鞘のねじれが積極的な役割を果たしていくものと推定される。このようにラミナジョイントの屈曲と葉鞘のねじれは単に重力に受動的に反応しているのではなく、総合的に葉枕による草姿の起きあがりを助けていることが示された。

以上の結果をまとめると、1本の葉鞘の基部(葉枕)-中央部-先端部(ラミナジョイント)はそれぞれ互いに独立して反応するが、同時に、1つの複合単位

として反応し、1本の茎を鉛直方向に回復するものと理解される。

引用文献

1. Catling, D. 1992. Rice in Deep Water. MacMillan Press, London. 194.
2. Dayanadan, P. and P.B. Kaufman 1984. Analysis and significance of gravity-induced asymmetric growth in the grass leaf-sheath pulvinus. Ann. Bot. 53: 29-44.
3. 古沢健太郎・高橋 清・星川清親 1994. イネの横転処理に伴う葉身、葉鞘の屈曲及びねじれの解析. 日作紀 63(別1): 220-221.
4. Kaufman, P.B. and I. Song 1988. Hormones and the orientations of growth. In Davies, P.J. ed., Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 357-392.
5. 片山 佃 1940. 横たへた稲苗の屈起現象(豫報). 農及園 15: 1047-1050.
6. E. Maeda 1960. Geotropic reaction of excised rice leaves. Physiol. Plant. 13: 204-213.
7. 前田英三 1961. 作物の葉形成機構に関する研究 第2報 水稻の葉身基部の解剖的研究. 日作紀 29: 234-239.
8. ——— 1962. ——— 第3報 水稻苗における葉身基部の伸長に対する gibberellin の影響. 日作紀 31: 49-53.
9. ——— 1962. ——— 第4報 水稻の葉身基部における生長物質の存在. 日作紀 31: 55-60.
10. ——— 1963. 水稻の葉身基部に対する Gibberellin および Auxin 濃度の影響. 日作紀 31: 342-346.
11. ——— 1970. ラミナ・ジョイント・テストとイネの葉身傾斜. 植化調 5: 67-72.
12. 大竹博行・高橋 清 1992. イネ主茎の重力屈性の生育時期による変化. 日作紀 61: 623-628.
13. ———・——— 1993. イネの伸長茎部における各葉枕の重力屈性反応と葉枕間の相互作用. 日作紀 62: 81-87.
14. Wright, M. and D.J. Osborne 1977. Gravity-regulation of cell elongation in nodes of the grass *Echinochloa colonum*. Biochem. Physiol. Pflanzen 171S: 479-492.