

水稻体に与えた IAA—C¹⁴ の移動・分布 に及ぼす重力の影響について

石 井 滋 規

(奈良教育大学農学教室)

(昭和44年5月31日受理)

Effects of Unilateral Gravitational Stimulation on the Transport and Distribution of Indoleacetic Acid-2-C¹⁴ Exogenously Applied to the Rice Plant

Shigeki ISHII

(Department of Agriculture, Nara University of Education, Nara, Japan)

(Received May 31, 1969)

The present experiment was planned to ascertain with radioactive indoleacetic acid applied exogenously whether or not the total free auxin contents in the stem of rice plant horizontally laid are more abundant than those in the vertical one, as well as whether or not the distribution is biased in the horizontal stem. As materials the rice plants which were at the stage of the commencement of internodal growth and had no tiller were employed. Following the pretreatment in which the plants were horizontally kept for an hour with the axis in such a manner that the midribs of leaves developing on both sides of the axis were located on the same horizontal plane, aqueous solution of indoleacetic acid-2-C¹⁴ was made to take in from the apical cut surface of the uppermost unfolded foliage leaf, i. e. the eighth leaf for three hours. Immediately after that one half of the materials and three hours after that the other half were each dissected in a cold room and stocked in a freezing box. Radioactivities detected in alcohol extracts of the dissections were compared to those of control plants in the erect position with the following results.

Considerably low radioactivities were recovered from the roots and matured leaves except the seventh leaf in both erect and horizontal plants. Although radioactivities were recovered most highly in amounts from the leaf to which the source had been applied, and much from the leaves above the emerging, it was noteworthy that the activity in the horizontal plant was higher on the former, and was lower on the latter than that in the vertical, respectively.

The radioactivity detected on the whole stem three hours after the cessation of application is much higher in the vertical than in the horizontal, though

that immediately after is somewhat higher in the latter than in the former. A tendency like this, three hours after the cessation, is also seen in comparison of the amount of radioactive substances extracted into alcohol from the dissected stem piece between the site just below the fourth leaf node and the site just below the eighth leaf node including the most part of elongating internodes. From the above it follows that in the stem either horizontally kept or vertically the average specific radioactivity is increased in amount with the passage of time, and the vertical one is rather superior to the horizontal in the rate of increase.

It was also found that the specific radioactivity of the upper half and the lower in the same horizontal stem piece showed a ratio of thirty-nine to sixty-one immediately after the finish of application and of thirty-two to sixty-eight three hours after, respectively.

These evidences seem to demonstrate that the unilateral pull of gravity decreases the rate of transport of auxins and exerts complicated influences upon the distribution of those and/or other substances involved in the formative and metabolic activities in the horizontal rice plant.

CHOLODNY (1926, '28) によって提唱された、主軸を水平にされた植物体内ではオーキシンの重力方向へ再分布するという仮説は、エンバクおよびトウモロコシの子葉鞘を材料とした DOLK (1930) の研究によって初めて実証され、その後も多数の研究者によりこれを裏付けする実験結果が報告されている。これに対し、水平位にある植物体に与えた外生的オーキシンも重力の影響を受けて、茎の下側により多く集まることをすでに DOLK (1930) も認めているが、最近では、GILLESPIE および THIMANN (1961, '63), GOLDSMITH および WILKINS (1964), LYON (1965) らが標識化合物を利用して、同様の事実を確認している。

一方、重力が植物体内のオーキシン生産に積極的な影響を及ぼすかどうかについては、NAVEZ および ROBINSON (1933) の報告をはじめとして多くは否定的な結果を示しているが、VAN OVERBEEK ら (1945) は直立位にあるシュガーケインに比し、屈地反応を示している茎の節直上部にある分裂組織帯ではオーキシン量が著しく増加することを見出している。

筆者 (1964, '66, '67, '69a) は先に、主軸を水平方向に転換した水稻では、直立のものに比べて新根数が増加し、葉原基の分化速度と、生殖生長への転換期における節間の伸長速度もかえって促進される等の事実を見出し、これらに基づいて、水平茎では単にオーキシンが上・下両側に不等分布するのみではなく、その総量においても直立茎に優るのではなからうかと推測した。これに関連して筆者 (1969b) はすでに、水稻体に与えたオーキシンまたはアンチオーキシンが重力成形に及ぼす影響を観察したが、今回新たに、外生的に与えた放射性 IAA の水稻体内における移動・分布の状態から、その重力成形に与える内生的オーキシンの動態を間接的に探知せんとしてこの実験を行なった。

実験材料および方法

6 cm の素焼鉢に水稻農林17号を1個体ずつ育て、土面から5 cm までの苗の基部はアルミ箔で

包んで分けつの発生を抑えた。葉令8.5で節間伸長開始期にある斉一な個体を選び、枯死または黄変していた第3葉以下を取り除き、さらに第8葉から IAA を吸収させる目的で、この葉の先5 cm を切り落とした。ガラス室内の台上に1列に、半数の個体は直立のままとし、他は鉢ごと主軸が水平となるように固定した。各個体ごとに第8葉を静かに曲げて、外側をアルミ箔で包んでやや斜めに固定した小管びんの底に、葉の切口が接するまで差し込み、その位置で第8葉をセロテープで管びんに固定した (Fig. 1)。また水平区における葉の位置は、筆者の従来の実験方法と同じく、各葉の中肋が主軸とともに水平面上にあるようにした (石井, 1969a)。

水平区設定後1時間して (1968年10月19日正午), IAA 水溶液を個体(管びん)当り 0.5ml ずつ注入し、その後3時間本液中に葉の切口をつけておいた。放射性 IAA としては、ANDREAE ら (1961) の報告を参考にして、IAA-2-C¹⁴ (specific activity: 49mci/mmol) を用いた。供試液は IAA-

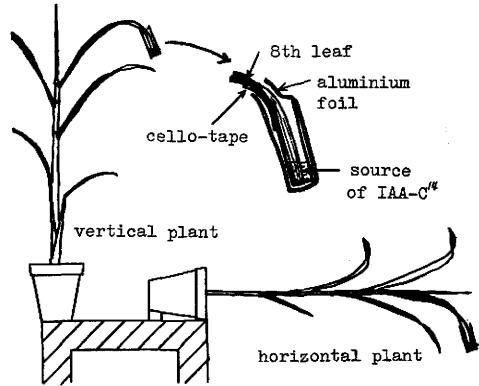
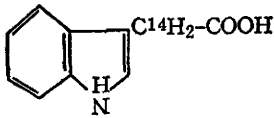


Fig. 1. Method applying IAA-C¹⁴ source to the cut surfaces of the eighth leaf in the vertical and horizontal rice plants.



2-C¹⁴ を 8.13 μmol (1.44 ppm), carrier として非標識 IAA を 135.14 μmol (23.92 ppm) 含み、IAA 全体の濃度は 143.27 μmol (25.36 ppm) であった。

3時間の IAA 供与後直ちに、直立・水平各区から10個体ずつ採取し、その後さらに3時間して再び10個体ずつ採取した。採取した材料の第8葉先端を数回水洗した後、根にからだ土をよく洗い落とし、ろ紙にて附着水を吸いとり、ポリエチレン袋に封じて4°Cの部屋に入れた。この低温室ですみやかに材料を部位別に分解して、5個体ごとに同一部位をまとめて管びんに封じ、-20°Cに貯蔵した。分解の時間を節約するために、第8葉の葉鞘基部12mmとその内側に含まれている第9葉以上の基部は基部に含ませることとし、この基部をFig. 2のごとく、第4葉節および第8葉節それぞれの直下で横断した後、さらに中央部の第4葉節～第8節間は両側にある各分けつ芽の中心を通る平面で縦割りし、都合4つの部位に分けた。なお、材料の採取時から分解時までの主軸の方向は、処理期間中のそれと一致するように留意した。

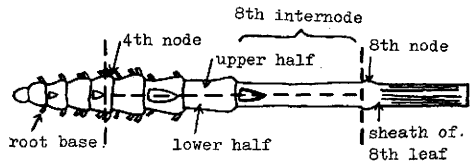


Fig. 2. Figure showing four parts of the horizontal stem dissected after sampling.

分解貯蔵された材料をとり出して生体重を測定した後、常温下で細断、少量の海砂および80%エタノールを加えて磨碎し、毎分3,500回転以上でアルコール可溶成分と不可溶成分とに遠心分離した。遠心分離を

3回以上くり返して得た一定容量のアルコール抽出液から1 ml を試料皿にとり、アンモニア水を加えて液体成分を完全に蒸発させた後、windowless gas flow counter で放射能を測定した。以下に示す各部位の比放射能 (cpm/gram of fresh weight) は2点の試料について得られた値の

平均値で、1点の試料は5個体ごとに同部を一括したものである。

実 験 結 果

直立・水平両区とも、第1回目(以下0時間後という)および第2回目(以下3時間後という)の採取材料を通じて、全植物体のアルコール可溶成分として回収された放射能は、初めに水溶液として与えたもの(管びん当り約199,000 cpm)の70%に達したが、その96~97%は第8葉から回収された(Table 1)。第8葉におけるこの極端に高い値は供試水溶液をこの葉の切口から吸収させたことと、材料採取後冷蔵までの操作を急いで、供試液に直接触れていた葉先を十分洗滌できなかったことに基づく。

Table 1. Percentage of total radioactivity recovered from the alcohol extracts of the organs in a rice plant applied IAA-C¹⁴ source, which had the original radioactivity of about 199×10^3 cpm, to the eighth leaf during the preceding three hours.

sampling time	direction of the axis	whole plant		eighth leaf	
		cpm	% to original	cpm	% to whole plant
immediately after	vertical	140,084	70.4	135,407	96.7
	horizontal	143,022	71.9	139,426	97.5
three hours after	vertical	141,182	70.9	134,966	95.6
	horizontal	138,068	69.4	133,971	97.1

Table 2,3 および Fig. 3,4 は0時間後および3時間後の材料について求めた水稲体各部位の比放射能を示すが、先ず一見して、両区ともに第8葉とは逆に、根および第6葉以下の葉における値はきわめて低く、これらの部位に対する IAA の移動量のごく少ないことが推定される。またこれらの部位では両区間に明らかな差を認め難い。

第8葉に隣接する第7葉と第9葉以上の葉群は0時間後にはともに1,000 cpm以上の比放射能を示し、とくに第7葉においてその値が大であるが、3時間後には第7葉の比較放射能は激減し、逆に第9葉以上の葉群では増加する。またこの部位における比放射能は明らかに直立区において水平区よりも高く、ただ3時間後の第7葉でのみ水平区がわずかに高い値を示している。

Table 2. Specific radioactivities (cpm/g. fr. wt.) recovered from the alcohol extracts of roots and a single leaf in a rice plant applied IAA-C¹⁴ source to the eighth leaf during the preceding three hours.

sampling time	direction of the axis	roots	leaf in order					
			4	5	6	7	8	9 and above
immediately after	vertical	141	-295	119	365	5,076	332,695	2,361
	horizontal	62	168	165	191	3,399	345,113	1,189
three hours after	vertical	133	-210	162	127	439	323,659	3,886
	horizontal	49	100	149	175	576	334,927	2,763

茎部における放射能の分布状態は本実験の眼目であったが、これまでの分析結果に関する限り、

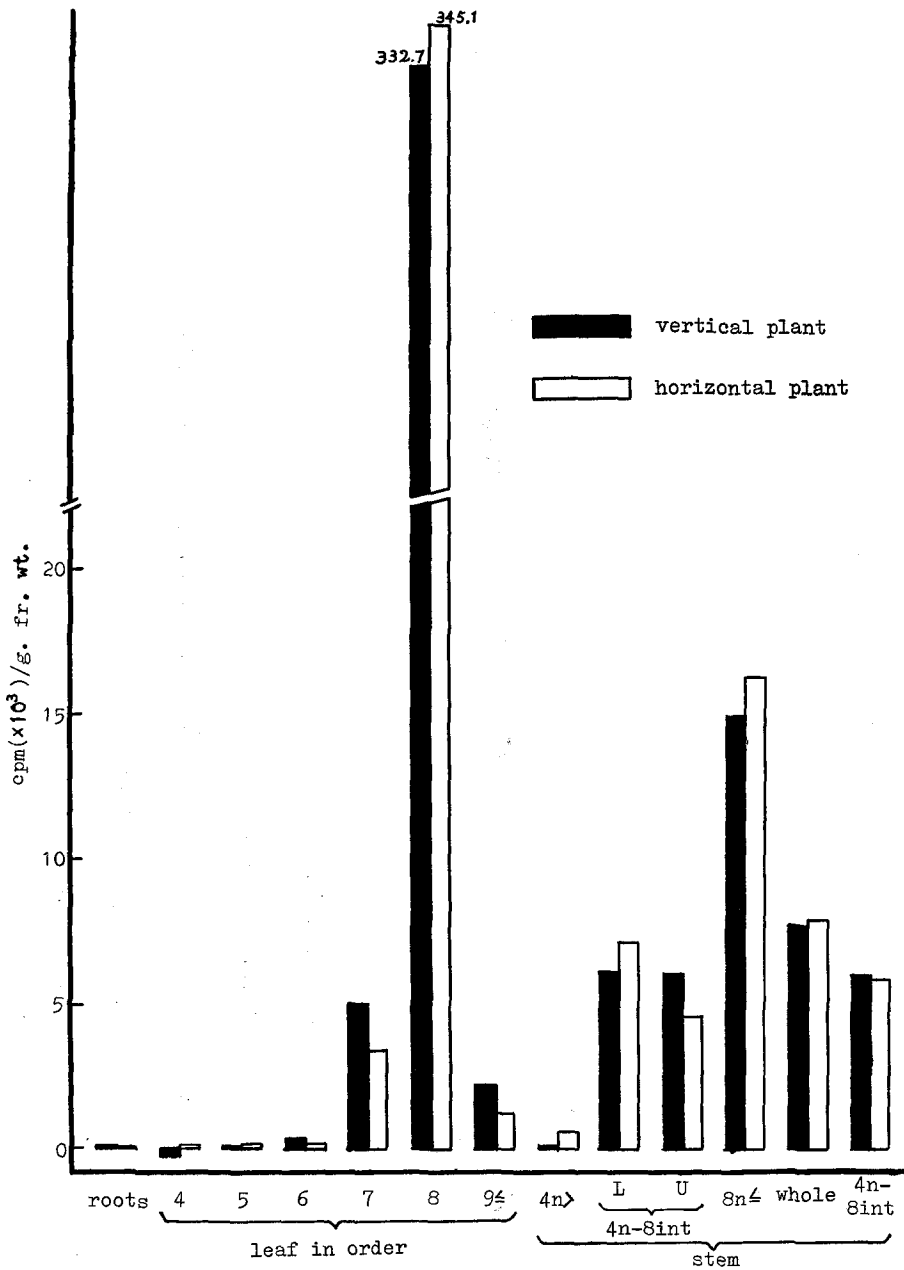


Fig. 3. Distribution of the specific radioactivities in alcohol extracts of the organs in a rice plant sampled immediately after IAA-C¹⁴ source, which was applied to the eighth leaf during the preceding three hours, was removed out.

Note: 9<, the 9th and above leaves; n, node; int, internode; 4n>, the stem lower than 4th node; 8n<, the stem above 8th node, but containing the basal portions of 8th leaf sheath and above; L, lower half of the stem from 4th node to 8th internode in the horizontal plant, and one half of the slivers in the vertical plant; U, upper half of that in the horizontal plant, and the other half of the slivers in the vertical.

Two groups at the right end show the average activities of whole stem and the stem piece containing 4th node to 8th internode.

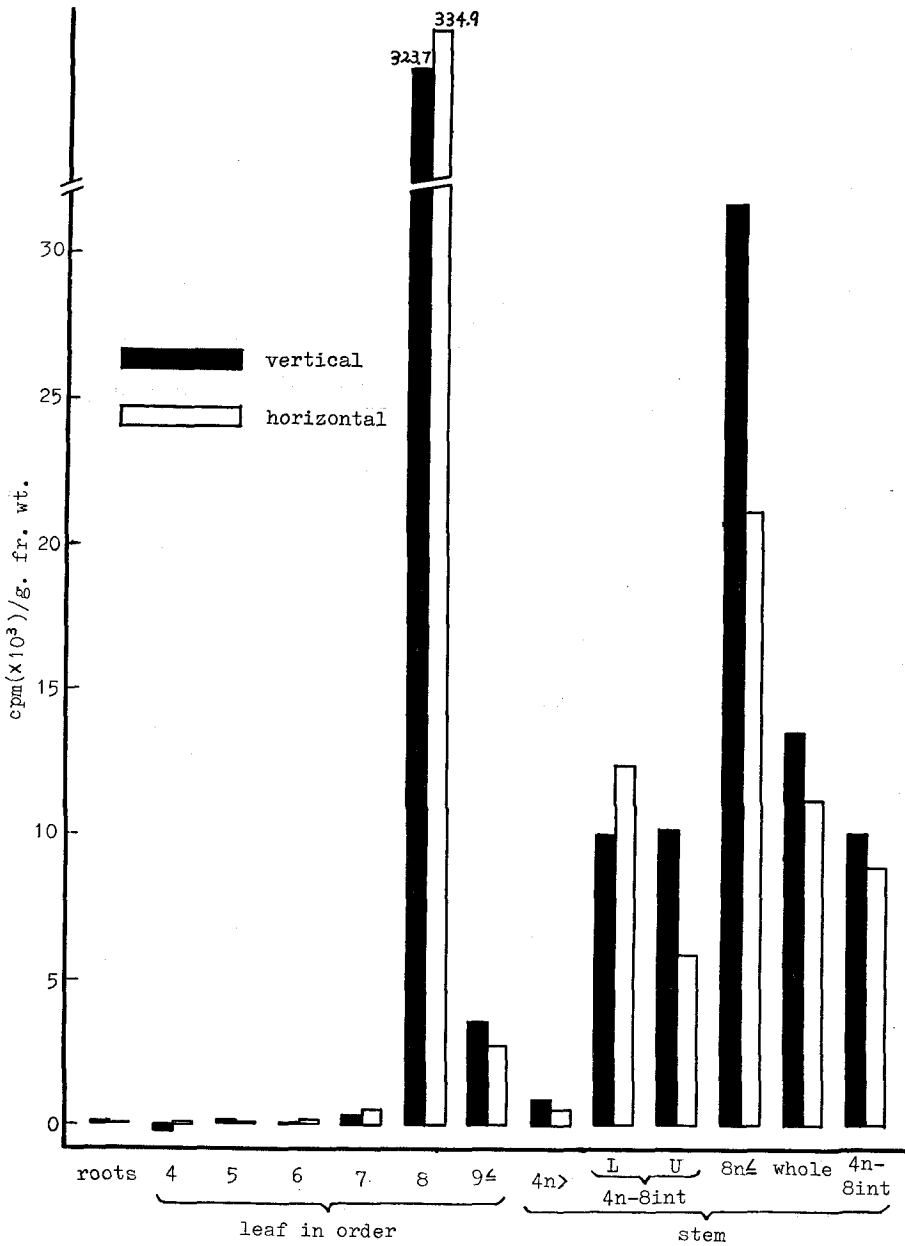


Fig. 4. Distribution of the specific radioactivities in alcohol extracts of the organs in a rice plant sampled three hours after IAA-C¹⁴ source, which was applied to the eighth leaf during the preceding three hours, was removed out.

Note: Symbols as in Fig. 3.

従来筆者が推論してきたことを裏付ける事実を見出すことができなかった。すなわち、IAA-C¹⁴ の供与直後には、第4節間以下と第8葉節以上の茎部において水平区の比放射能が直立区のそれより高いが、中央の第4葉節～第8節間の部位における平均比放射能は後者がむしろ前者よ

りやや大で、茎全体としてはわずかに水平区の比放射能が高くなっているにすぎない (Table 3 および Fig. 3)。さらに、3 時間後には茎部における比放射能は水平区の基部を除いて両区ともに著しく大となるが、直立区の増加度は水平区に優り、茎全体の平均値は前者が28%高くなる。とくに直立区の第8葉節以上の茎部における比放射能の増加が目立つが、茎の中央部においても水平区に比し平均11%高い値が得られた (Table 3 および Fig. 4)。

Table 3. Specific radioactivities (cpm/g. fr. wt.) recovered from the alcohol extracts of stem pieces in a rice plant applied IAA-C¹⁴ source to the eighth leaf during the preceding three hours.

sampling time	direction of the axis	sample	lower than 4th node	(A): 4th node to eighth internode		8th node and above	whole stem	average of (A)
				lower or one half	upper or the other half			
immediately after	vertical	1st sample	173	6,282	6,041	14,612	—	—
		2nd sample	110	5,948	6,043	15,258	—	—
		mean	142	6,115	6,042	14,935	7,584 (100)	6,079 (100)
		ratio	—	50.3	49.7	—	—	—
	horizontal	1st sample	536	7,803	4,859	16,413	—	—
		2nd sample	664	6,494	4,364	16,208	—	—
		mean	600	7,149	4,612	16,311	7,867 (104)	5,882 (97)
		ratio	—	60.8	39.2	—	—	—
three hours after	vertical	1st sample	729	10,295	9,607	32,618	—	—
		2nd sample	949	9,788	10,895	30,843	—	—
		mean	839	10,042	10,251	31,731	14,424 (100)	10,137 (100)
		ratio	—	49.5	50.5	—	—	—
	horizontal	1st sample	474	13,145	5,879	20,894	—	—
		2nd sample	607	11,696	5,937	21,473	—	—
		mean	541	12,421	5,908	21,184	11,238 (78)	8,974 (89)
		ratio	—	67.8	32.2	—	—	—

しかし、茎の主要部、すなわち中央部を縦割りにした半分を比較すると、直立区では0時間後、3時間後ともに両半側に約50%ずつの放射能分布を示すが、水平区ではそれぞれ下半分と上半分に61:39, 68:32の分布比を示し (Table 3)、特定葉から外生的に与えた IAA が、横位にある水稻の茎稈においても重力方向に不等分布することがほぼ確かめられた。しかもこの不等分布の傾向は、ある程度までは時間の経つほど強くなるものようである。

考 察

本実験ではいまだ、各部位から得られたアルコール抽出物に含まれる C¹⁴ が、給源と同一の IAA-2-C¹⁴ そのものの形で存在しているかどうかを確認していない。この点に関して、HERTEL (1962) はトウモロコシの子葉鞘切片に最大60分間 IAA-C¹⁴ を与えて、組織抽出液および基部に当たった寒天片への滲出液中に含まれる放射性物質はすべて IAA として存在することを確かめている。一方 LYON (1965) によれば、コリウスの分枝または主茎に与えた IAA-2-

C¹⁴ から、供与開始後17~48時間目に組織抽出液として回収される C¹⁴ のうち、60~85%はいぜんとして IAA 中に止まっているという。本実験においてアルコール抽出物として回収された C¹⁴ をすべて IAA 中のものと見なすことはできないが、一応、各部位における放射能の多少は外生的に与えた IAA の分布量と平行的な関係にあると見なすことができると考える。

根および第6葉以下の葉において比放射能が著しく低いのは、この部位はすでに生長を全く終えているか、あるいは生長に適した IAA の濃度が低いために、自然 IAA—C¹⁴ の転流量も少なくなるものと考えられる。第7葉では0時間後の比放射能は3,000cpm以上あるにもかかわらず、3時間後にはわずかに500cpm前後に低下している。第7葉は IAA—C¹⁴ の給源たる第8葉と密接に維管束連絡をしているが(猪ノ坂, 1962)、このことと第7葉における比放射能の一時的な増加との間に何らかの関連があるものと考えられる。しかるに3時間後には直立・水平区ともに第7葉の比放射能は著しく低下し、逆に第9葉以上では増加している。これは、いったん第7葉に転流した IAA の多くが、第7葉と密接に維管束連絡をなし、かつ生長を盛んに行なっている部分、たとえば節間の伸長を行なっている茎の中央部や抽出中の第9葉などに再転流することを示唆するものであろう。ZAERR および MITCHELL (1967) はオーキシンの移動に際しての極性は生長の極性分布の結果であることを示唆しているが、上記の結果もその一つの現われと見られる。また0時間後の第7葉および第9葉以上と3時間後の第9葉以上における比放射能は水平区よりも直立区で高く、一方、第8葉に残存する比放射能はいずれの材料においても逆に水平区に高いことから、主軸を水平にされた水稻体における外生的オーキシンの移動は、向基的および向頂的いずれの方向においても直立の場合に劣るのではないかと考えられる。

茎全体における平均比放射能は、0時間後では水平区においてわずかに高いが、3時間後では逆に直立区が高く、とくに発根、節間伸長、あるいは屈地現象などの形態形成が盛んに行なわれる茎の中央部において、時間の経過につれて水平区の比放射能が直立区に比して低い値を示したことは意外である。1回の分析試料は各部位についてそれぞれ2点のみであるので、いまだ断言はできないが、少なくとも本実験結果は、水稻における種々の重力成形には、従来筆者(1966, '67, '69)が行なって来た推論以上に、複雑な機構が関わっていることを示唆している。

材料は異なるが、NAQVI および GORDON (1966) も水平位にあるトウモロコシの子葉鞘では、直立位のものよりオーキシンの転流量が減ずることを見出し、また PALMER および HALSALL (1969) はヒマワリで、若い茎切片の頂端部から吸収させた IAA—C¹⁴ が基端部の寒天片中に滲出する量は、切片自身の方向には関係なく、処理前すなわち切片を切り取る時の茎の方向に左右されることを見出している。そして前歴としての茎の方向を12時間以上水平に保った切片では、直立茎から切りとった切片に比し、基部の寒天片中に滲出する放射性物質の量が減少するという。一方では本実験において、carrier として与えた非標識 IAA が内生的オーキシンの再分布などと相関連しつつ、IAA—C¹⁴ の移動・分布に影響を及ぼす可能性も考えられるので、本実験の追試とともに、今後別の角度からの検討も必要である。

また直立・水平両区間の第4葉節以上の茎部における平均放射能の差が、IAA—C¹⁴ 供与開始後6時間目(同打ち切り後3時間目)において顕著となる事実は、水稻に同化された C¹⁴O₂ の6時間後におけるほぼ同部位の残存放射能が、直立区に比し水平区で著しく少ない事実(石井, 1968)と符合するように見えるが、その関係も今後検討すべき問題である。またアルコール抽出物として回収された放射性物質の分析と、沈澱物質の比放射能の検出およびその同定がなされることにより、外生的な IAA の水稻体内における消長とそれに及ぼす重力の影響との関係が明ら

かになるであろう。

なお、茎稈の中央部すなわち第4葉節～第8葉節間において、水平区では上半側よりも下半側の比放射能が優り、しかも0時間後よりも3時間後にその差が大となる事實は、従来主としてイネ科植物の子葉鞘を用いて実証されて来た、屈地性に関連するオーキシンの不等分布が、ほぼ完全な植物体の形で供試された水稻の茎稈部においても明らかに認められることを示している。

謝 辞

本実験の計画および実施に当って、種々ご指導と便宜を与えて頂いた京都大学農学部食糧科学研究科葛西善三郎教授・下川敬之教官、作物学教室長谷川浩教授・森脇勉教官、および植物栄養学教室山田康之助教授に深謝申し上げる。

引 用 文 献

- ANDREA, W. A., J. R. ROBINSON, and M. W. H. VAN YSSELSTEIN. 1961. Studies on 3-indoleacetic acid metabolism. VII. Metabolism of radioactive 3-indoleacetic acid by pea roots. *Plant Physiol.* **36** : 783—787.
- CHOLODNY, N. 1926. Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. wiss. Bot.* **65** : 447—459.
- CHOLODNY, N. 1928. Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. *Planta* **6** : 118—134.
- DOLK, H. E. 1930. Geotropie en Groeistof. Dissertation, Utrecht; English transl. by F. DOLK—HOEK and K. V. THIMANN, 1936. *Rec. Trav. Botan. Néerl.* **33** : 509—585.
- GILLESPIE, B. and K. V. THIMANN. 1961. The lateral transport of IAA—C¹⁴ in geotropism. *Experientia* **17** : 126—129.
- GILLESPIE, B. and K. V. THIMANN. 1963. Transport and distribution of auxin during tropistic response. I. The lateral migration of auxin in geotropism. *Plant Physiol.* **38** : 214—225.
- GOLDSMITH, M. H. and M. B. WILKINS. 1964. Movement of auxin in coleoptiles of *Zea mays* L. during geotropic stimulation. *Plant Physiol.* **39** : 151—162.
- HERTEL, R. 1962. Der Auxintransport in der Koleoptile von *Zea mays* L. Ph. D. Thesis. Ludwig—Maximilians Universität, München.
- 猪ノ坂正之. 1962. 稻の維管束の分化発達及び維管束による各器官の相互連絡と成育との関係についての研究. 宮崎大学農学部研究時報 **7** : 15—116.
- 石井滋規. 1964. 水稻苗の発根と分けつ芽の発育に及ぼす重力の影響 I. 奈良学芸大学紀要 自然科学 **12** : 69—77.
- 石井滋規. 1966. 水稻苗の発根と分けつ芽の発育に及ぼす重力の影響 II. 奈良学芸大学紀要 自然科学 **14** : 71—81.
- 石井滋規. 1967. 水稻の出葉と葉原基分化に及ぼす重力の影響. 奈良教育大学紀要 自然科学 **15** : 119—127.
- 石井滋規. 1968. 主軸の方向が水稻体内における C¹⁴ の移動分布に及ぼす影響. 近畿作物・育種談話会報 **13** : 53—57.
- 石井滋規. 1969a. 重力の刺激による水稻節間の異常伸長について. 奈良教育大学紀要 自然科学 **17** : 117—130.
- 石井滋規. 1969b. 水稻の根と葉の形態形成に及ぼす重力と生長調整物質の影響について. 近畿作物・育種談話会報 **14** : 61—66.
- LYON, C. J. 1965. Auxin transport in geotropic curvatures of a branched plant. *Plant Physiol.* **40** :

18—24.

- NAQVI, S. M. and S. A. GORDON, 1966. Auxin transport in *Zea mays* L. coleoptiles. I. Influence of gravity on the transport of indoleacetic acid-2-C¹⁴. *Plant Physiol.* **41** : 1113—1118.
- NAVEZ, A. E. and T. W. ROBINSON, 1933. Geotropic curvature of *Avena* coleoptiles. *J. gen. Physiol.* **16** : 133—145.
- PALMER, J. H. and D. M. HALSALL, 1969. Effect of transverse gravity stimulation, gibberellin and indoleacetic acid upon polar transport of IAAC¹⁴ in the stem of *Helianthus annuus*. *Physiol. Plantarum* **22** : 59—67.
- VAN OVERBEEK, J., G. DAVILA OLIVO, and E. M. SANTIAGO DE VÁZQUEZ, 1945. A rapid extraction method for free auxin and its application in geotropic reactions of bean seedlings and sugar cane nodes. *Botan. Gaz.* **106** : 440—451.
- ZAERR, J. B. and J. M. MITCHELL, 1967. Polar transport related to mobilization of plant constituents. *Plant Physiol.* **42** : 863—874.