イネ小穂の貫生化に関する研究

第7報 貫生形態の変化におよぼす GA および NAA の影響*

武岡 洋治・清水 正治・畔柳千枝子

(名古屋大学農学部)

昭和 51 年 4 月 30 日受理

水稻の人為突然変異系統を温室内で周年栽培すると、季節により小穂の貫生形態が著しく変化することは、先の研究¹⁴⁾で明らかにされた。すなわち、高温または適温と短日進行的な日長の下では小穂反覆型 (S 型) の貫生体が多く発生したが、低温で長日化が進む日長になると栄養体型 (L 型) 貫生体が多くなり、S 型卓越期から L 型卓越期への転換期つまり低温で短日条件下では雌性増強型 (P 型) 貫生体が顕著に増加した。

その場合、温度と日長の変化にともなう体内オーキシン・レベルの高まりが貫生形態を変化させる 1 要因ではないかと考えられた。

本実験は、花芽形成に対する低温と日長とくに長日条件の作用を代替しうることが知られているジベレリン酸 (GA₃)^{5,6,15)}、およびナフタレン酢酸 (NAA) を夏期に与えることにより、冬期に多く発生する P 型ないし L 型貫生体の発生誘発を目的として行なわれたもので、その結果の概要は以下の通りである。

材料および方法

実験に供試した材料は、前報¹⁴⁾と同様筆者らが数年来温室で土耕による周年栽培をしている品種レイメイの X 線突然変異系統であり、1973 年 6 月 7 日 1/5000 a 土づめワグナーポットに 3 本ずつ移植した。GA 区、NAA 区および GA・NAA 区を処理区として設け、7 月 27 日、土壌 1 kg に対する濃度が GA は 50 ppm、NAA は 25 ppm となるように、GA 500 ppm および NAA 200 ppm の溶液を各区 3 ポットずつにそれぞれ施与した。別に無処理区を設けて対照区とし、8 月、11 月および 12 月に計 3 回小穂を採取して貫生形態の季節的变化を追試した。材料の採取時期と調査した小穂の個数は第 1 表の通りである。

小穂は各時期、各処理区とも採取後ただちにチェンバレンのフォルマリン・酢酸・アルコール混合液 (FAA) で固定して保存し、材料の採取が終了した 12 月に全試料を実体解剖顕微鏡により解剖した。

* 第 159 回講演会 (昭和 50 年 4 月) において発表

Table 1. Date of sampling and the number of spikelets investigated.

Date of sampling	Number of spikelets
I Untreated plot	
1) 18 th—22 nd in August	392
2) 1 st in November	223
3) 26 th in December	92
II Treated plots	
1) 18 th—22 nd in August	
(1) GA	330
(2) NAA	190
(3) GA・NAA	149
Total	1376

結 果

無処理区における貫生形態の季節的变化

S 型、P 型および L 型の各貫生体について、採取時期毎に発生率 (調査した小穂数に対する百分率) を求めると、S 型貫生体は 8 月には 38.6% であったが、11 月には 1.4% に激減し、12 月には全く認められなかった (第 1 図)。他方、P 型貫生体は S 型貫生体とは対照的に、8 月には 24.7% であったが 11 月には 30.5% に増え、12 月にはさらに 43.2% に増えた (第 2 図)。また、L 型貫生体も 8 月には 12.5% であったのに対し、11 月には 24.6%、12 月には 19.5% と、いずれも 8 月に比べて増加していた (第 3 図)。1 小穂中の雄ずい数を調べた結果が第 4 図であるが、この図に見られるように 8 月採取区では平均 3.1 本であったが、11 月採取区では 1.9 本に減少し、12 月採取区ではさらに 1.5 本に減少していた。

貫生形態におよぼす GA および NAA 処理の影響

処理区はいずれも 7 月に処理し 8 月に採取したが、S 型貫生体の発生率は、NAA 区は 13.2%、GA 区は 3.0%、GA・NAA 区は 4.6% となり、無処理区の 38.6% に比べていずれも著しく減少していた (第 5 図)。一方 P 型貫生体は、第 6 図に示したように各処理区とも無処理区に比べて著しく増加し、無処理区の発生

Fig. 1. Seasonal change of the development of spikelet type proliferation in spikelets of the mutant.

Fig. 2. Seasonal change of the development of pistil type proliferation in spikelets of the mutant.

Fig. 3. Seasonal change of the development of leafyshoot type proliferation in spikelets of the mutant.

率に対する比率は、GA 区は約 1.3 倍、NAA 区は約 2 倍、さらに GA・NAA 区は約 1.3 倍であった。L 型貫生体も P 型貫生体と同様各処理区で増加し、無処理区に対し、GA 区は約 5 倍、NAA 区は約 2.5 倍、および GA・NAA 区は約 4 倍の増加率であった（第 7 図）。また、1 小穂あたりの雄ずい数の減少傾向は、各処理区とくに GA 区および NAA 区で著しく促進され、無処理区では平均 3.1 本であったのに対し、GA 区では 2.0 本、NAA 区では 2.9 本、および GA・NAA 区では 2.1 本であった（第 8 図）。小穂基部からの不定根は、第 9 図に見られるようにいずれも 10% 以下の発生率ではあったが、GA・NAA 区および GA 区は無処理区に比べて増加する傾向を示していた。

考 察

本実験に供試した突然変異系統の小穂では、P 型や L 型の貫生体は夏期に少なく冬期に多く発生するので

Fig. 4. Seasonal change of the number in stamens per spikelet of the mutant.

あるが、GA または NAA を処理すると、夏期であってもこれらの貫生体は著しく誘発されることが、本研究により明らかにされた。

このことは、低温かつ短日、あるいは低温で次第に長くなる日長条件下で多く発生する P 型や L 型の貫生体が、GA または NAA 処理により、その発生に不適な高温で短日化が進む日長条件下でも多く発生することを示すものである。つまり、冬期の温度・日長条件が貫生化した小穂の生長点 (shoot apex) における形態形成に対して与える影響が、GA または NAA 処理によって代替されたといえ、貫生形態の変化少なくとも S 型から P 型ないし L 型への転換には、GA ないし NAA が何らかの形で関与しているといえよう。

体内のオーキシン含量がシベリン処理により増加することは、*Rhustyphina*⁹⁾、エンドウ¹⁰⁾、ヒマワリおよびエンドウ⁴⁾、*Impatiens balsamias*²⁾、ならびに *Brassica oleracea*¹⁾ など知られているが、この現象が水稻の場合にも当てはまるとするならば、本実験の結果は、GA ないし NAA の処理により体内のオーキシン含量が増大し、これが 1 要因となって P 型ないし L 型の貫生体を誘発したと考えられる。

本実験に似た結果は早青立ちに似た症状を示す罹病イネ (straight head) でも得られている。つまり、NUNES⁹⁾はこのイネに GA を施与することにより、

Fig. 5. Effect of GA and NAA on the development of spikelet type proliferation in spikelets of the mutant.

Fig. 6. Effect of GA and NAA on the development of pistil type proliferation in spikelets of the mutant.

Fig. 7. Effect of GA and NAA on the development of leafyshoot type proliferation in spikelets of the mutant.

高濃度ほど（最高 750 ppm）顕著に栄養体の構造をもつ貫生体が発生するとともに雌ずいの付加的発生が誘発されるが、雄ずいは逆に減少ないし消滅することを明らかにした。また、RESENDE¹¹⁾は、*Bryopyllum daigremontianum* の体内オーキシンのレベルが高くなったり、オーキシン処理濃度を高くすることにより、正常な花器官から栄養体の形状を示すものに至る連続的な形態変化を誘起し得ることから、生長促進物質と生長抑制物質の相対比率を高くすると花は雌性増強的傾向をもつものから栄養体的なものへ変化すると考察した。

これらの研究はいずれも、栄養的な貫生体の発生には体内のオーキシン・レベルの上昇が関与しているこ

Fig. 8. Effect of GA and NAA on the degeneration of stamens in spikelets of the mutant.

Fig. 9. Effect of GA and NAA on the differentiation of adventitious roots at basal portion of spikelets in the mutant.

とを示唆している。

清水ら¹²⁾は、これまでに行なってきたイネの花序とくに小穂の形態形成におよぼすいくつかの物理・化学的処理の影響に関する一連の研究結果から、次のような結論を得ている。つまり、ジベレリンは一貫して側生器官の分化を助長してその数を増加させるが、オーキシンはこれに対して抑制的に作用する。性表現の面ではオーキシンは一貫して雌性増強的に作用するが、ジベレリンはオーキシンとの関係で変化し、何らかの形でオーキシン・レベルが高まるような条件では、オーキシン作用を助長するような、またはオーキシンレベルを高める作用を示し、雌性増強的な結果をきたす。

本変異系統のイネが無処理の正常系統イネに比べて相対的にオーキシン・レベルが高い状態にあると仮

定するならば、GA と NAA とがともに雌性増強型の貫生体を多発させた本実験結果も、清水らの研究結果と同じ生理的背景をもつものとして理解することができ。

ただし、GA と NAA の併用区におけるP型およびL型貫生体と、雄ずい数の減少傾向については、それぞれの単用の場合を加算した程には促進されておらず、両生長物質の単純な相加的效果は現われていない。しかしながら、小穂基部からの不定根の発生についてはその効果が認められるので、あるいは分化を促すオーキシンレベルの適量域が不定根の発生と貫生体の転換ならびに雄ずいの退化とで異なるとも考えられる。

この点は、処理濃度を変えるなど、さらに検討する必要がある。

貫生の発達に関する生理的要因としては、以上のほかに、ホルモン物質の不足に起因するとするもの¹⁶⁾、花分化物質と葉分化物質の2種類の形態形成物質を想定し、葉分化物質の相対的な高まりによるとするもの^{3,12)}、などがある。例えば、WYCHERLEY¹⁶⁾は、*Cynosurus cristatus* ほか数種のイネ科植物に日長・温度処理をして得た結果から、花成誘導ホルモン (flowering inducing hormone F) は、花成に不適な日長期間中に破壊されるなどの理由で減少し、その結果正常な小穂が形成されずに各種の貫生形態が発生すると考察した。また、胡³⁾は水稲在来品種「柳州」のX線突然変異系統に leafy head と呼ばれる葉化した穂が発生することを見出し、これに短日処理を施すことにより、再び正常な穂を形成させることに成功した。胡はその生理的背景について次のように考察した。花芽分化物質の形成は自然日照下では不活発であり、生長点では生長物質 (葉形成物質) がいつまでも蓄積するために穂が分化せず、穂が葉に変形した。ところが短日環境下におかれると、生長物質の蓄積が抑えられて穂分化物質が活性化するために、正常に穂が形成された。そして、退化穂変異体は、穂を形成する遺伝子の変化により、その遺伝子によって作られる酵素、または穂形成に必要なホルモン物質が正常量以下に低化した。

さらに、島田¹²⁾は、シソとオナモミに対して日長条件を調整することにより生殖生長に入っていた植物が栄養生長へ逆転復帰することを認め、切替日長条件下で展開される生長相の転換は、与えられた日長条件に依存して生成され、共存する花分化物質と葉分化物質の量的関係の推移によって変化すると考察した。

貫生発達の原因が果して花成ホルモン (花分化ホルモン) の不足によるのか、あるいはオーキシン・レベルの上昇によるのかの判断は、このホルモンの実体が現在なお未知でありオーキシンの作用機構も不明な点が多いといわれる⁷⁾ 現状では、困難である。花成ホルモンにしてもオーキシンレベルにしても、生長点における複雑な代謝過程の中で動的に作用しているであろうと考えるならば、いずれが主因であるかを解明するよりも、これらの物質が作用する生理的背景を明らかにする方がより重要であろうと思われる。

摘 要

1. 水稲品種レイメイのX線突然変異系統を用い、小穂型 (S型) 貫生体が多発する夏期にGAまたは (および) NAA を施与することにより、雌ずい型 (P型) ないし葉条型 (L型) 貫生体の発生を誘発する目的で本実験を行なった。
2. 本変異系統の無処理区において、P型貫生体の発生増加、ならびに1小穂当り雄ずい数の減少が8月から12月にかけて一層顕著になることが再確認された。
3. 処理区とくにGA区において、P型およびL型の貫生体はともに大幅に増加し、GAないしNAAの処理が、貫生形態の変化に対し、低温に短日または長日進行的条件が加わった場合と同様の効果を与えることを示した。
4. 1小穂当り雄ずい数の減少も、各処理区とも無処理区より一層顕著であり、雄性器官の退化の面においてもGAないしNAAは短日または長日化条件プラス低温と同様の作用を発揮することが認められた。
5. 小穂基部からの不定根の発生も、低率ながらとくにGA・NAA併用処理により増加し、体内オーキシンの増加が不定根の発生に対しても促進的に作用することを示した。
6. GAないしNAAが、貫生形態の変化に対して短日または長日化条件プラス低温の代替性をもつことから、P型貫生体およびL型貫生体の発生にはオーキシン・レベルの上昇が要因として作用していることが認められ、雄ずいの退化と不定根の発生の面からこのことが示唆された。

引用文献

1. ANDERSON, A. S. and R. M. MUIR 1969. Gibberellin induced changes in diffusible auxins from savoy cabbage. *Physiol. Plant.* **22**: 354—363.

2. BASTIN, M. 1967. Auxin and gibberellin interactions in morphogenesis. *Planta (Berl.)* **73**: 243—249.
3. 胡 兆華 1961. 稲のX線処理後代に見出された穂の退化突然変異について. 育種 **11**: 19—23.
4. KURAISHI, S. and R. M. MUIR 1962. Increase in diffusible auxin after treatment with gibberellin. *Science* **137**: 760—761.
5. LANG, A. 1956. Gibberellin and flower formation. *Naturwiss.* **43**: 544.
6. MARTH, P. C., W. V. AUDIA and J. W. MITCHEL 1956. Effects of gibberellic acid on growth and development of plants of various genera and species. *Bot. Gaz.* **118**: 106—111.
7. 増田芳雄・勝見允行・今関英雅 1971. 植物ホルモン. 朝倉書店 東京. 93.
8. NITSCH, J. P. 1957. Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **70**: 512—525.
9. NUNES, M. A. 1963—1964. Sex expression abnormalities in rice plants suffering from "Straight-head". *Portugaliae Acta Biologica.* **8**: 285—300.
10. PHILLIPS, I. D. J., A. J. VLITOS and H. CUTLER 1959. The influence of gibberellic acid upon the endogenous growth substances of the Alaska pea. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* **20**: 111—120.
11. RESENDE, F. 1967. General principles of sexual and asexual reproduction and life cycles. *Encyclopedia Plant Physiol.* **18**: 551—596.
12. 島田恒治 1962. 植物生長相の逆転に関する研究. 佐賀大学彙報 **15**: 1—90.
13. 清水正治・武岡洋治・久野勝治 1968. イネの花序とくに小穂の形態形成について. 五島善秋編, 植物花成の制御. 養賢堂 東京. 195—222.
14. 武岡洋治・清水正治・畔柳千枝子 1974. イネ小穂の貫生化に関する研究. 第5報 X線突然変異系統における貫生形態の季節的变化. 日作紀 **43**: 523—530.
15. WITTEW, S. H. and M. J. BUKOVAC 1957. Gibberellin effects on temperature and photoperiodic requirements for flowering of some plants. *Science* **126**: 30—31.
16. WYCHERLEY, P. R. 1953. Vegetative proliferation of floral spikelets in British grasses. *Ann. Bot. NS* **18**: 119—127.

Vegetative Proliferations of Floral Spikelets in *Oryza sativa* L.

VII. Effects of GA and NAA on the type of proliferations which differentiated in rice mutant induced by X-ray irradiation

Yoji TAKEOKA, Masaharu SHIMIZU and Chieko KUROYANAGI

(Faculty of Agriculture, Nagoya University, Chikusa, Nagoya 464)

Summary

This study was carried out with a view to inducing the development of pistil type (P-type) or leafyshoot type (L-type) proliferation in the mutant strain of rice plant grown in GA and/or NAA treated soil in summer when spikelet type (S-type) one was more frequently developed than that of the other types.

It was observed that during summer time mutant rice plant treated with GA and/or NAA produced more number of P-type and L-type proliferations than the untreated ones whereas the production of S-type proliferation was decreased more than that of the untreated mutants. This meant that during summer production of P-type and L-type proliferations in the mutant rice plant would be possible through the treatment with GA and/or NAA.

From the fact mentioned above, it was made obvious that GA and/or NAA, by increasing the auxin contents in the treated mutant, would counteract the influence of summer environment which was responsible for the production of S-type proliferation and would produce favourable environment within the treated mutants for the production of P-type and L-type proliferations which would have been done by winter and early spring environment only.

It was also observed that the treated mutant produced more number of adventitious roots at the base of the spikelets than that found in untreated ones.

The untreated mutant, producing more number of P-type proliferation and less number of stamens in the spikelets during August to December, reconfirmed the results of the previous study.