

氏 名(本籍) 三 吉 一 光

学位の種類 農 学 博 士

学位記番号 農 博 第 355 号

学位授与年月日 昭和 62 年 3 月 25 日

学位授与の要件 学位規則第 5 条第 1 項該当

研究科専攻 東北大学大学院農学研究科  
(博士課程) 農 学 専 攻

学位論文題目 インド型および日本型イネ種子の発芽  
特性に関する比較生理学的研究

論文審査委員 (主 査)

教授 高橋 成人 教授 菅 洋

教授 星川 清親

# 論文内容要旨

アジアの栽培イネ (*Oryza sativa* L.) は諸形質について多様性に富んでいるが、大別すると、加藤が1930年に示したインド型および日本型の2つの亜種に区分しうる。

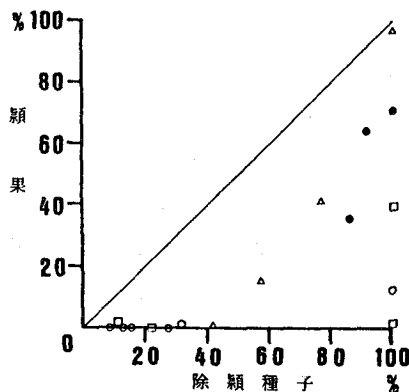
イネの休眠程度は品種や系統間で判別しうる遺伝的形質であり、一般には、インド型は休眠が強く、日本型では採種直後でも休眠はほとんど存在しないと認識されていた。

これまで、イネの休眠は包被組織の除去により解除されることが知られ、その典型的な例がインド型のイネについて報告されている。しかし、日本型イネでは、収穫期に穎果で休眠が認められない種子を除穎処理すると、かえって発芽が強く阻害されることを予備実験によって見出した。

本研究では、この除穎処理により示される両亜種の相反する発芽特性の違いについて、登熟過程を通じ以下の項目について比較生理学的研究を行った。① 播種後の酸素分圧に対する反応。② 異なる酸素分圧下におけるエチルアルコールの影響。③ 異なる酸素分圧下における各種ホルモン処理の影響。これらの結果にもとづきインド型および日本型、両亜種の発芽特性を規定する要因について検討を試みた。

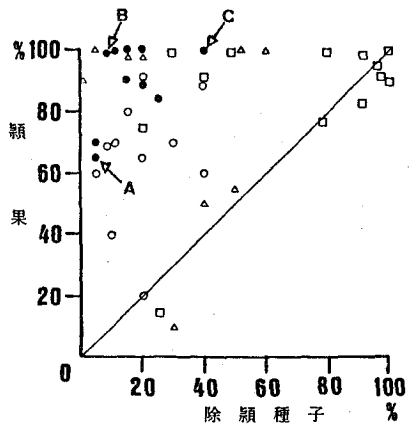
## I 両亜種の登熟過程における発芽特性の変化

インド型および日本型イネ約60品種を選び、採種直後に発芽試験を行った。その結果、インド型では除穎処理により発芽が促進され、日本型では逆に阻害された。しかし、両亜種内には遺伝的な休眠程度の差（発芽率で示される）に加えて登熟中の環境により誘発される変異も存在した（第1図、第2図）。



第1図 採種時におけるインド型除穎種子および穎果の播種15日後の発芽率

生態型  
○ Aus  
● Aman  
□ Boro  
△ Tjereh

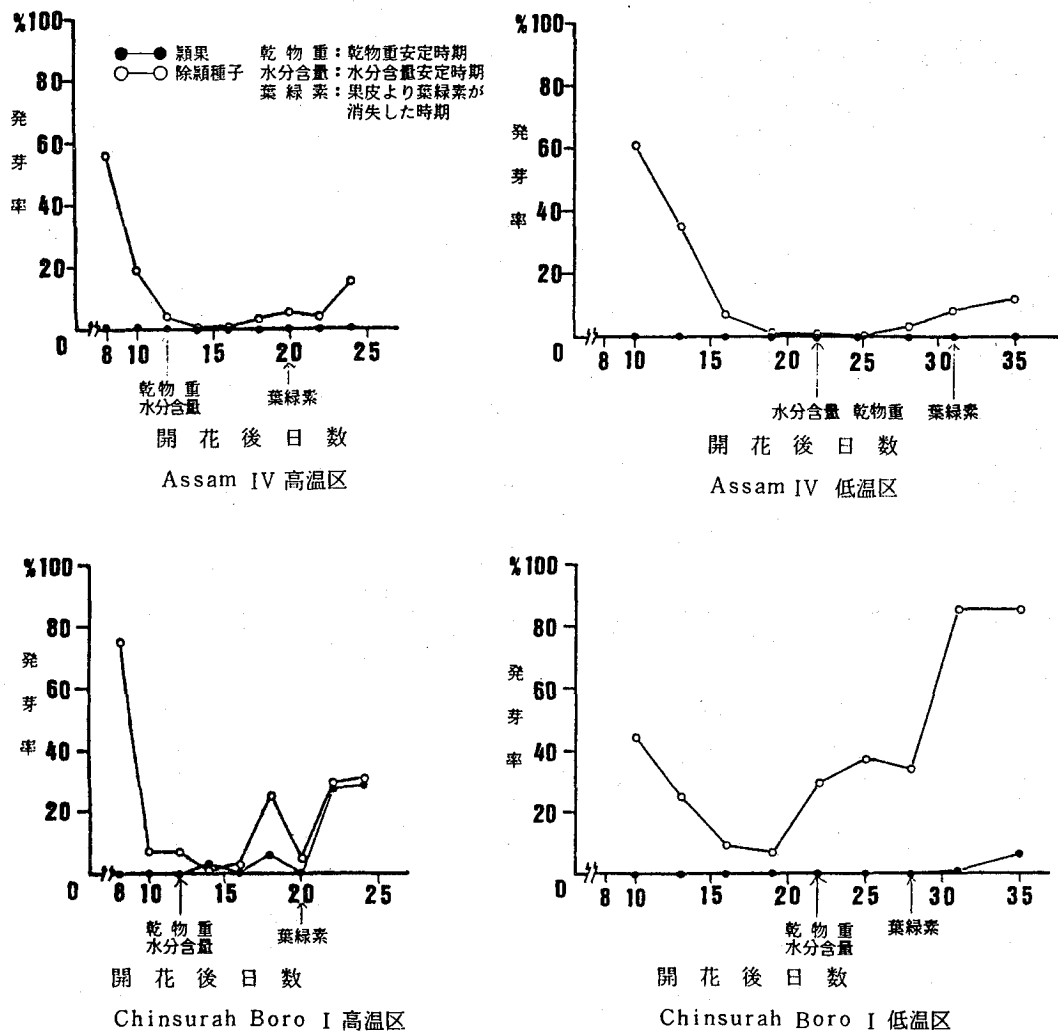


第2図 採種時における日本型除穎種子および穎果の播種15日後の発芽率

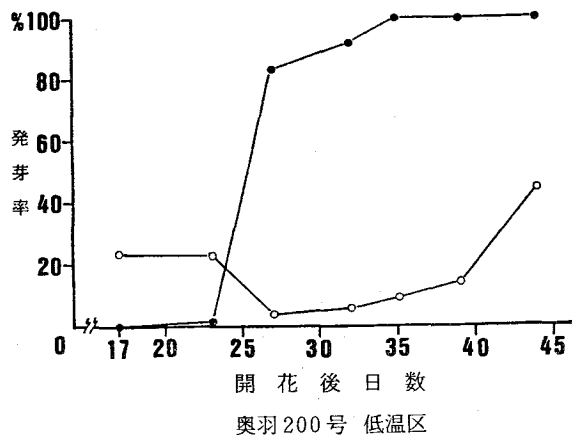
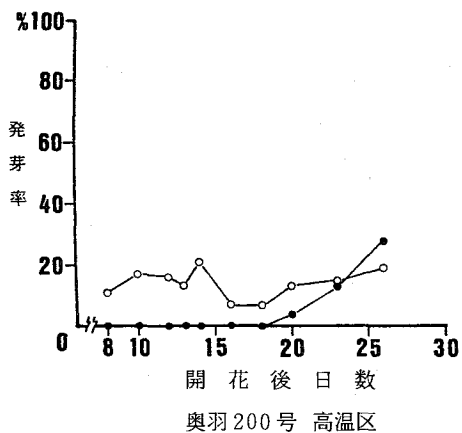
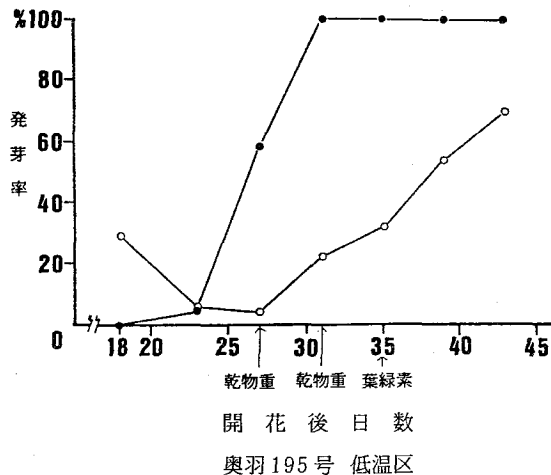
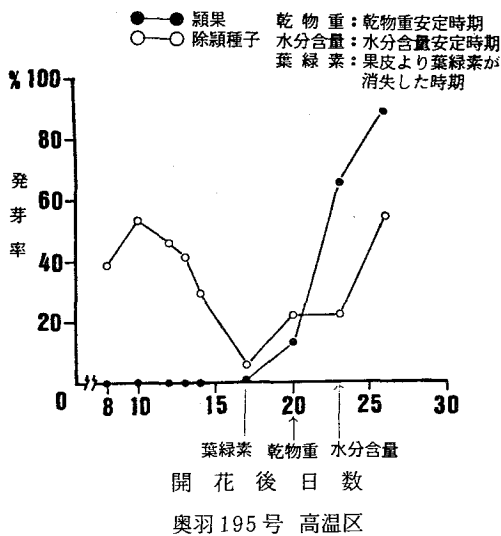
○ 日本稲 中生品種 開花日 8月11日~13日  
● 日本稲 晩生品種 開花日 8月17日~27日  
△ 日本稲 その他  
□ Bulu  
A 奥羽200号  
B ササニシキ  
C 奥羽195号

次に人工環境制御装置を用い、温度条件を規制し、高温および低温両条件下における登熟中の発芽特性の変化について、両亜種を比較検討した。

その結果、両亜種のいずれも、高温・低温条件下ともに初期段階では除穎種子でのみ発芽が認められ、次いで除穎種子および穎果ともに発芽が認められない状態となった。さらに開花後日数が経過すると、高温・低温両条件下ともに、インド型は除穎種子で発芽の促進が、また、日本型では逆に阻害が認められるようになった（第3図、第4図）。



第3図 低温および高温条件下におけるインド型の登熟中の発芽性の変化



第4図 低温および高温条件下における日本型の登熟中の発芽性の変化

更に、同一の採種規準、すなわち、種子の①乾物重が安定した時期、②水分含量が安定した時期③果皮および種皮より葉緑素が消失した時期、における穎果および除穎種子の発芽率は高温区のほうがより低く、環境条件により可塑的変異が生じた。

以上のように、発芽特性は亜種内で確認される遺伝的な変異が存在するが、また規制された環境

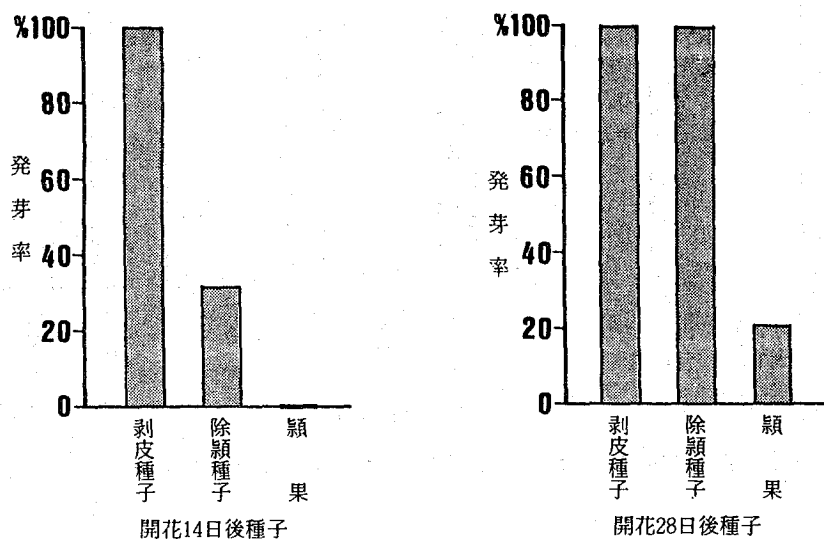
条件に対応して変異する。しかし、これらの変異はそれぞれの亜種の範囲内にみられる可塑的変異であり、遺伝的な形質として取り扱いうるものと判断された。

## II 両亜種の登熟過程における種子の発芽特性を規定する要因解析

### i) 種々の酸素分圧下における発芽の特異性

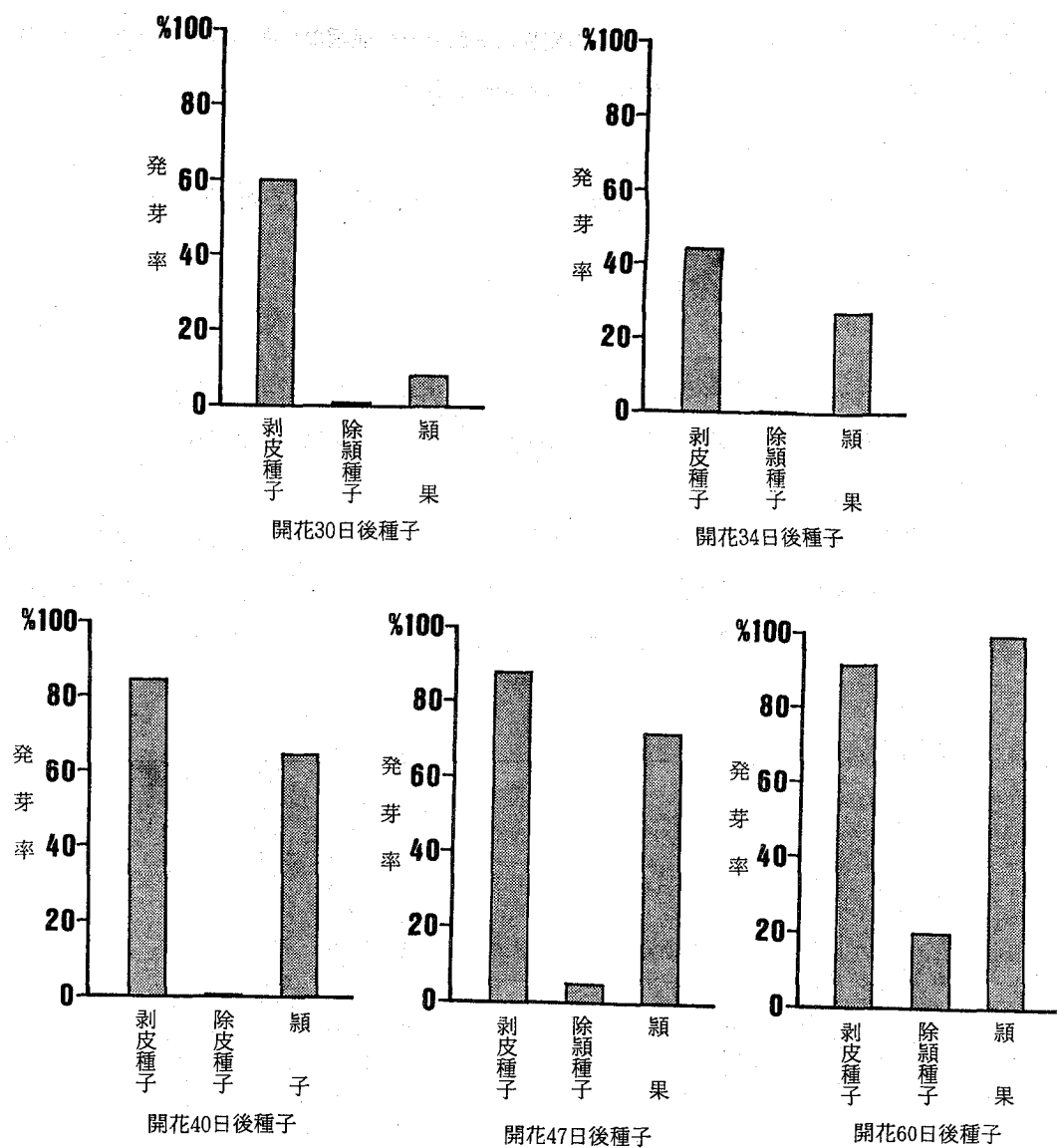
インド型は開花14日、28日後の2回また、日本型は開花30日、34日、40日、47日、および60日後の5回採種したものをを用い、登熟中における除穎および剥皮処理（果皮および種皮の除去）の影響について比較した。

インド型では、穎果における発芽率の大小如何に拘らず、除穎処理により発芽は促進された。さらに、除穎処理に加え、果皮と種皮を除去する剥皮処理を行った場合、より発芽速度が促され、かつ発芽率も高まり、その発芽促進の効果は相加的であった（第5図）。



第5図 包被組織の除去がインド型イネAssam IV種子に及ぼす影響  
播種10日後

一方、日本型では、供試した登熟過程のいずれの種子においても、除穎処理により発芽が強く阻害された。しかし、剥皮処理を行うと、穎果での発芽率が低い種子（開花30日後）をはじめ、除穎処理により常に発芽が抑制される種子のいずれでも発芽阻害は解除された（第6図）。

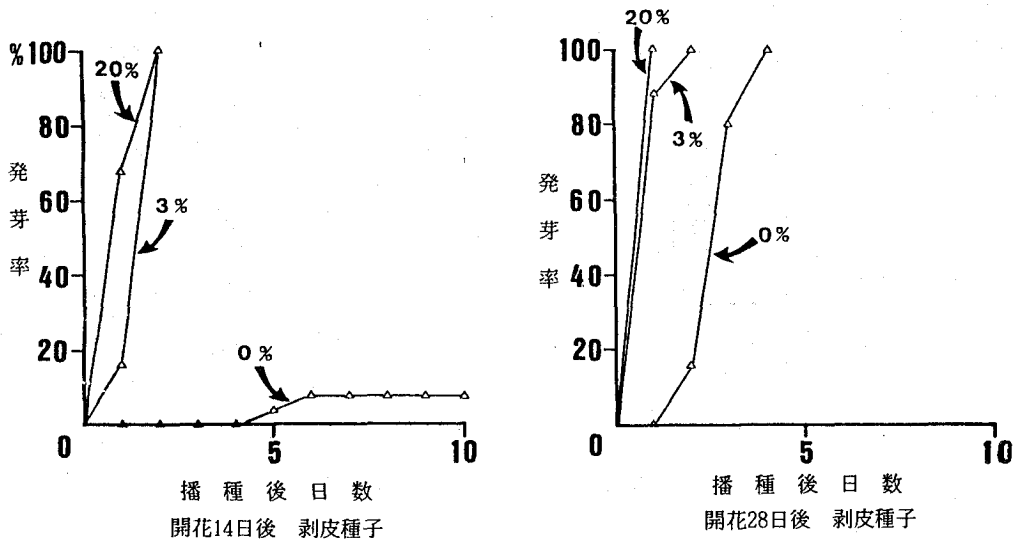


第6図 包被組織の除去が日本型イネ ササニシキ種子に及ぼす影響

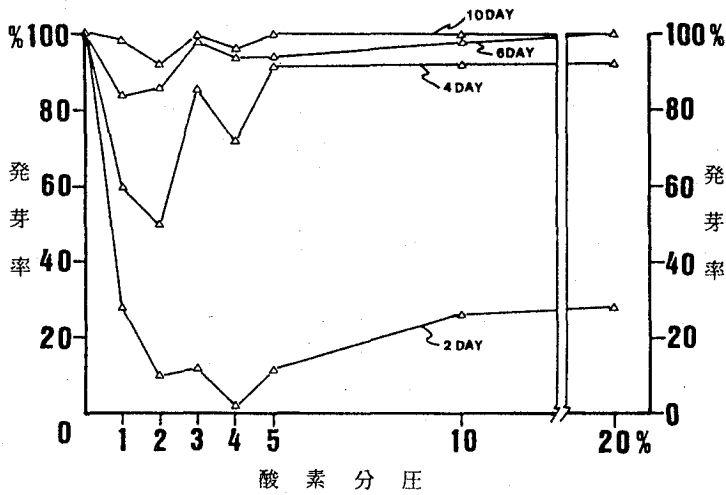
播種10日後

次に、果皮および種皮の持つ「機械的抑止力」と「酸素供給の制限」の2つの可能性を除去するため剥皮種子を用い、酸素分圧に対する反応を調べた。その結果、インド型では、酸素分圧の上昇にともない発芽促進効果が増大した(第7図)。一方、日本型では、0%酸素分圧下において、発芽は速やかに起きたが、1~5%酸素分圧下で発芽が遅延した。さらに、酸素分圧を高め20%にすると、0%酸素分圧区に次いで速やかに発芽し、特定の低酸素分圧下でのみ発芽抑制の生じることが

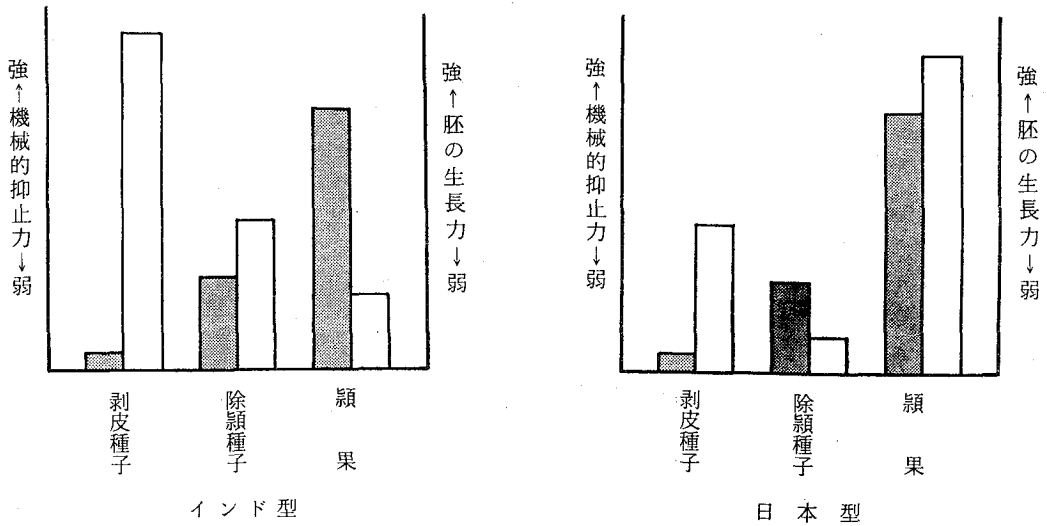
明らかとなった（第8図）。



第7図 0, 3, および20%酸素分圧下における Assam IV 剥皮種子の発芽  
播種10日後



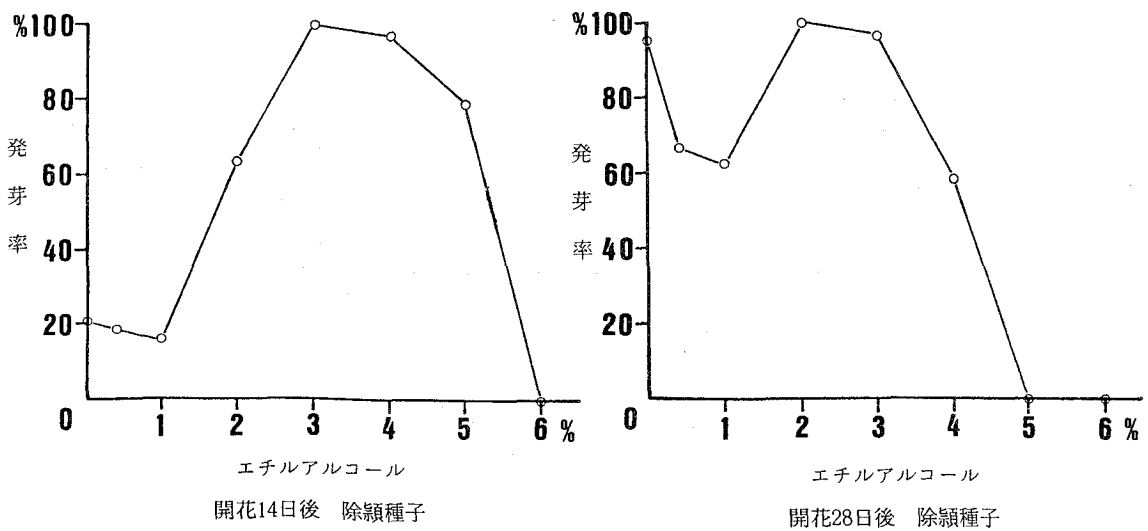
第8図 種々の酸素分圧下における開花60日後の  
ササニシキ剥皮種子の発芽について



第9図 両亜種における包被組織の除去と発芽について

ii) 異なる酸素分圧下における除穎種子の発芽に及ぼすエチルアルコールの影響

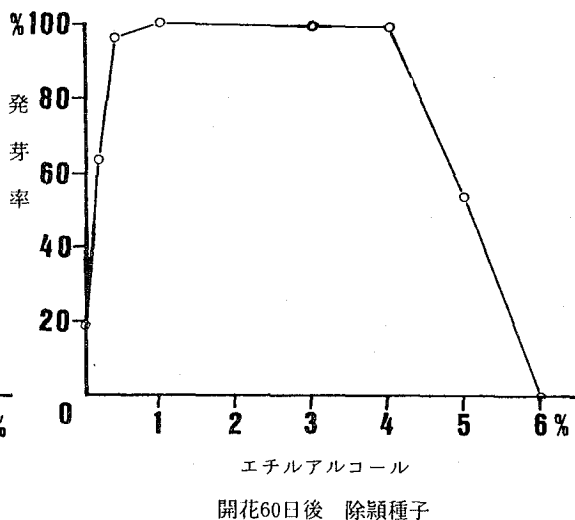
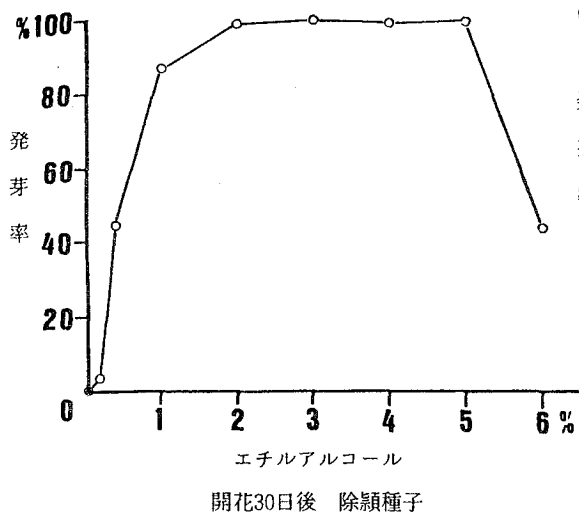
インド型は開花14日、21日、および28日後、また、日本型では開花30日および60日後の除穎種子を用い、好気条件下におけるエチルアルコールの影響について調べた。発芽が促進される濃度域は、種子の登熟に伴って次第に低下した。インド型の開花14日後の種子では3~4%であったが、開花28日後の種子においては2~3%に変化し、また、日本型は開花30日後の種子で2~5%であったが、開花60日後の種子になると1~4%に低下した(第10図、第11図)。



第10図 種々の濃度のエチルアルコールがAssam IV除穎種子の発芽に及ぼす影響

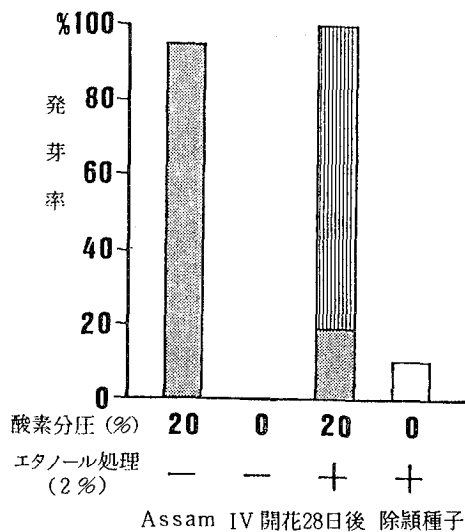
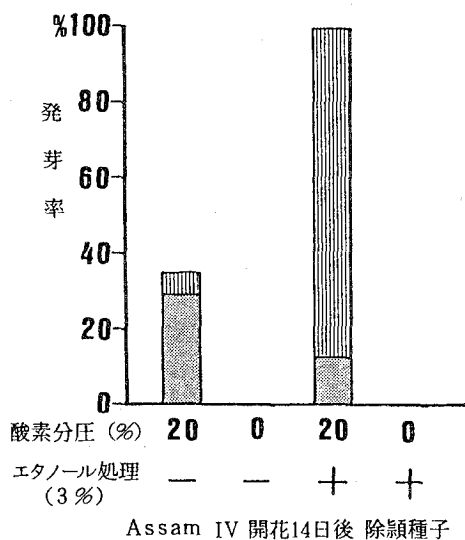
播種10日後





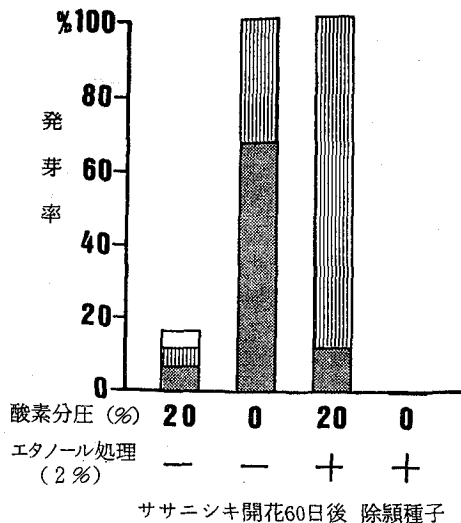
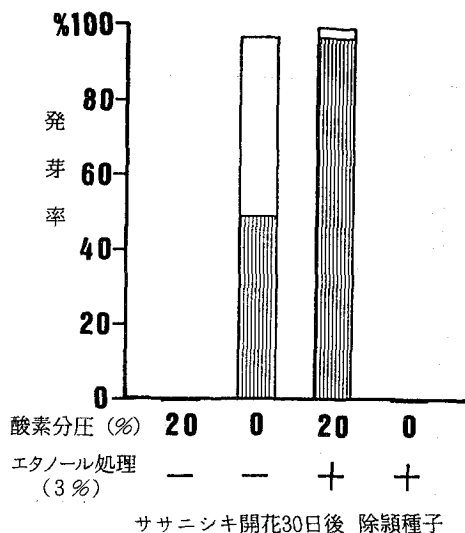
第11図 種々の濃度のエチルアルコールがササニシキ除穎種子の発芽に及ぼす影響

しかし、嫌気条件下において、インド型では、エチルアルコールによる促進作用はほとんどなく開花28日後の一部の種子で発芽が認められたのみであった（第12図）。一方、日本型でも、発芽の阻害が起こり、エタノール処理による発芽促進は全く認められなくなった（第13図、第1表）。



第12図 エチルアルコールが嫌気 (0% O<sub>2</sub>) および好気条件 (20% O<sub>2</sub>) において Assam IV 除穎種子に及ぼす影響

播種後日数  
 1-3  
 4-6  
 7-10



第13図 エチルアルコールが嫌気 (0% O<sub>2</sub>) および好気条件 (20% O<sub>2</sub>) においてササニシキ除穎種子に及ぼす影響

播種後日数  
 ■ 1-3  
 ▨ 4-6  
 □ 7-10

第1表 エチルアルコールが嫌気 (0% O<sub>2</sub>) および好気 (20% O<sub>2</sub>) 条件下において登熟各期の除穎種子に及ぼす影響

| 品種      | 開花後日数 | 酸素分圧 % |         |      |     |         |      |
|---------|-------|--------|---------|------|-----|---------|------|
|         |       | 0      |         |      | 20  |         |      |
|         |       | 無処理    | エタノール処理 | 差    | 無処理 | エタノール処理 | 差    |
| AssamIV | 14    | 0      | 0       | 0    | 35  | 100     | +65  |
|         | 18    | 0      | 11      | +11  | 96  | 100     | +4   |
| ササニシキ   | 30    | 95     | 0       | -95  | 0   | 100     | +100 |
|         | 60    | 100    | 0       | -100 | 17  | 100     | +83  |

iii) 植物ホルモンの影響

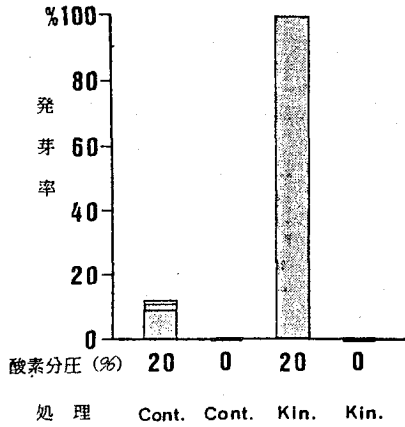
ホルモンの影響を調べるため、尚亜種の登熟過程の除穎種子を用いた。

カイネチンの影響:

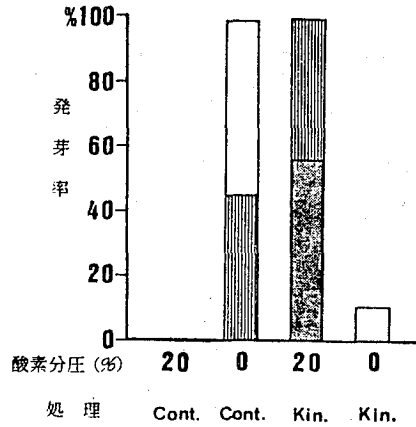
尚亜種のいずれの種子に対しても、好気条件下において顕著な発芽促進効果を示した。しかし、嫌気条件下においては発芽促進効果はなく、日本型においては発芽の阻害すら認められた (第14図、第2表)。

第2表 カイネチンが嫌気 (0% O<sub>2</sub>) および好気 (20% O<sub>2</sub>) 条件下において登熟各期のインド型および日本型イネ除穎種子の発に及ぼす影響

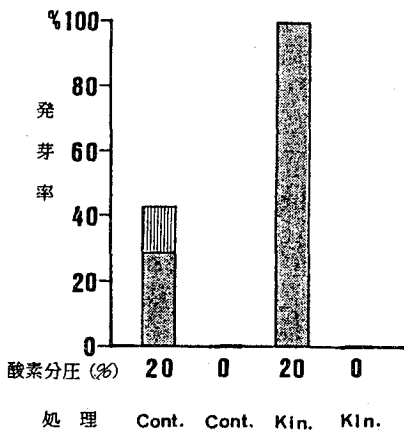
| 品種         | 開花後日数 | 酸素分圧 % |    |     |     |     |      |
|------------|-------|--------|----|-----|-----|-----|------|
|            |       | 0      |    |     | 20  |     |      |
|            |       | 無処理    | 処理 | 差   | 無処理 | 処理  | 差    |
| Surjamukhi | 28    | 0      | 0  | 0   | 17  | 100 | +83  |
| AssamIV    | 14    | 1      | 0  | -1  | 43  | 100 | +57  |
|            | 28    | 1      | 0  | -1  | 100 | 100 | 0    |
| ササニシキ      | 30    | 100    | 10 | -90 | 0   | 100 | +100 |
|            | 60    | 100    | 96 | -4  | 24  | 100 | +76  |



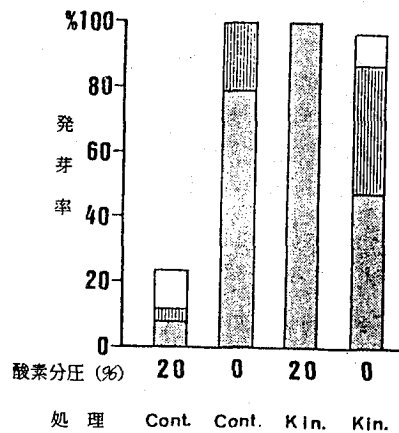
Surjamukhi 開花28日後 除穎種子



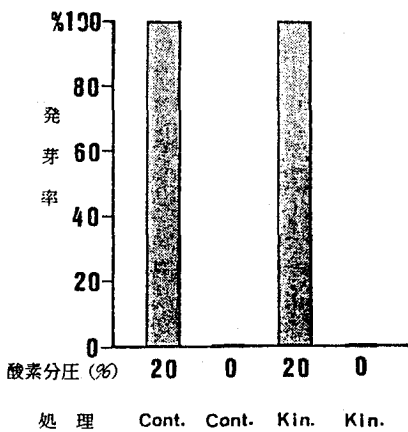
ササニシキ開花30日後 除穎種子



Assam IV 開花14日後 除穎種子



ササニシキ開花60日後 除穎種子



Assam IV 開花28日後 除穎種子

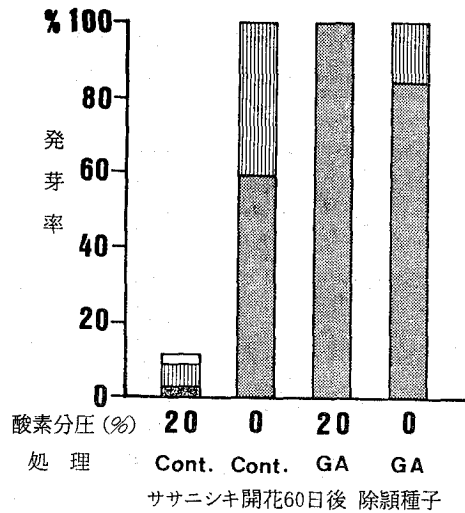
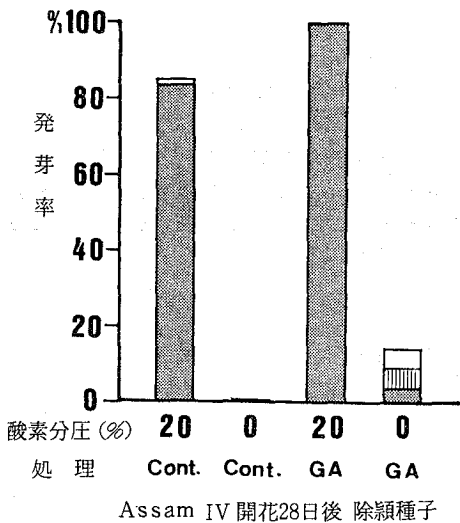
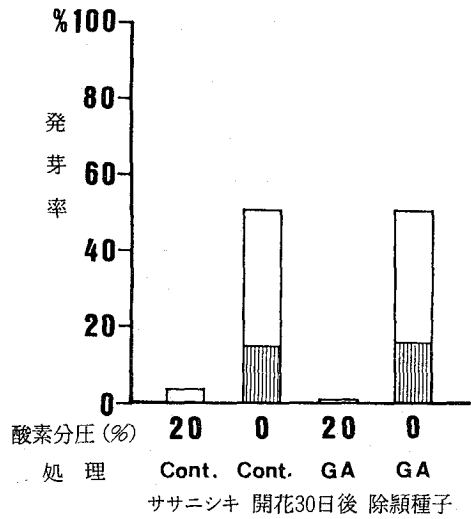
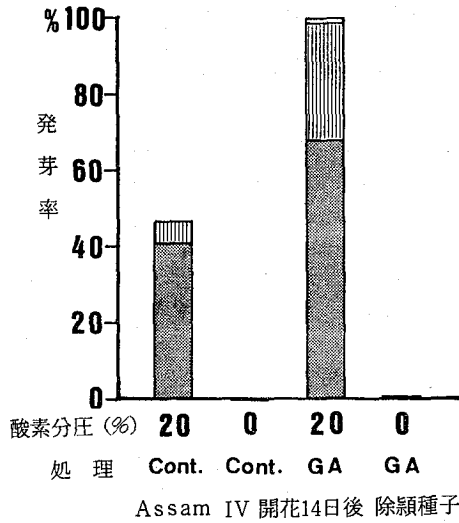
第14図 カイネチンが嫌気 (0% O<sub>2</sub>) および好気 (20% O<sub>2</sub>) 条件下において登熟各期のインド型および日本型イネ除穎種子の発芽に及ぼす影響

播種後日数

- 1 - 3
- ▨ 4 - 6
- 7 - 10

ジベレリンの影響：

本ホルモンは両亜種ともに、開花後日数のより経過し登熟過程の進行した種子、換言すれば休眠の弱い種子の発芽を好気条件下で促進した。しかし、休眠の強い場合には発芽促進効果は認められなかった。また、嫌気条件下でも、サイトカイニン<sup>シ</sup>とは異なり阻害効果はなく、発芽速度を速め、最終発芽率を高めた（第15図、第3表）。



第15図 GAが嫌気(0% O<sub>2</sub>)および好気(20% O<sub>2</sub>)条件下において登熟各期のインド型および日本型イネ除穎種子の発芽に及ぼす影響

播種後日数  
 1-3  
 4-6  
 7-10

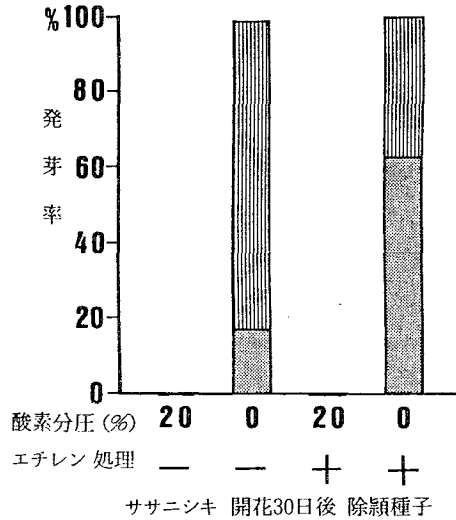
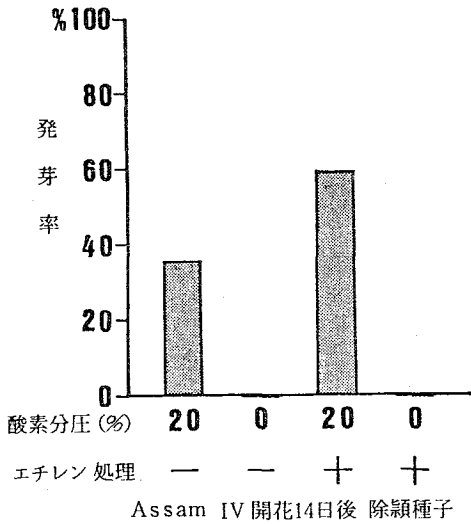
第3表

GAが嫌気(0% O<sub>2</sub>)および好気(20% O<sub>2</sub>)条件下において登熟各期のインド型および日本型イネ除穎種子の発芽に及ぼす影響

| 品<br>種     | 開<br>花<br>後<br>日<br>数 | 酸 素 分 圧 % |     |     |     |     |         |
|------------|-----------------------|-----------|-----|-----|-----|-----|---------|
|            |                       | 0         |     |     | 20  |     |         |
|            |                       | 無処理       | 処理  | 差   | 無処理 | 処理  | 差       |
| Surjamukhi | 28                    |           |     |     | 5   | 29  | +24 (%) |
| Assam IV   | 14                    | 0         | 1   | -1  | 42  | 100 | +58     |
|            | 28                    | 1         | 15  | +14 | 85  | 100 | +15     |
| ササニシキ      | 30                    | 50        | 50  | 0   | 5   | 1   | -4      |
|            | 60                    | 100       | 100 | 0   | 12  | 100 | +88     |

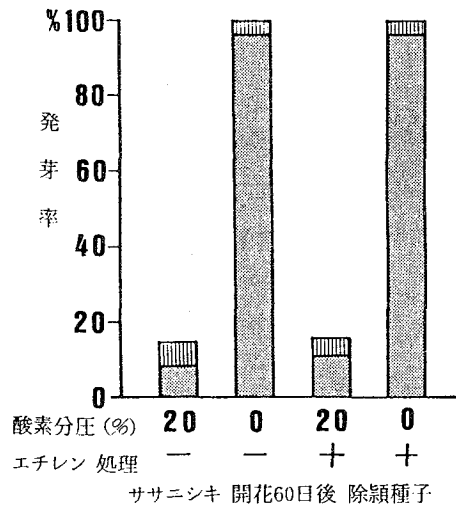
エチレンの影響:

エチレンは両亜種とも発芽を速め、かつ発芽率を増大させたが、嫌気条件下でのインド型、あるいは、好気条件下での日本型のような、発芽がより抑制される条件下での発芽促進効果は認められなかった(第16図、第4表)。



第16図 エチレンが嫌気(0% O<sub>2</sub>)および好気(20% O<sub>2</sub>)条件下においてインド型および日本型イネ除穎種子の発芽に及ぼす影響

播種後日数  
 1-4  
 5-10



第4表 エチレンが嫌気(0%O<sub>2</sub>)  
および好気(20%O<sub>2</sub>)条  
件下において登熟各期のイ  
ンド型および日本型イネ除  
穎種子の発芽に及ぼす影響

| 品<br>種   | 開<br>花<br>後<br>日<br>数 | 酸 素 分 圧 % |     |    |     |     |     |
|----------|-----------------------|-----------|-----|----|-----|-----|-----|
|          |                       | 0         |     |    | 20  |     |     |
|          |                       | 無処理       | 処 理 | 差  | 無処理 | 処 理 | 差   |
| Assam IV | 14                    | 0         | 0   | 0  | 35  | 60  | +25 |
| ササニシキ    | 30                    | 99        | 100 | +1 | 0   | 0   | 0   |
|          | 60                    | 100       | 100 | 0  | 14  | 16  | +2  |

アブジジン酸の影響：

アブジジン酸については日本型イネを用い前処理(2日間)および連続処理を行ないその効果を調べたが、いずれの場合も発芽促進効果はなく、阻害効果のみ認められた。

## 総 合 考 察

本研究は、採種時に日本型イネに認められた除穎処理による発芽阻害現象に着目し、両亜種の発芽特性について比較生理学的検討を行ったものである。

両亜種にはそれぞれ特徴的な発芽性が認められたが、亜種内には遺伝的な品種間差も存在した。また、登熟中の温度条件は、この発芽特性に亜種の範囲内で可塑的な変異を誘起し、高温条件下において、より休眠の強い種子が得られた。この可塑的変異が生じるパターンは以下のように考察される。高低温度条件下にみられる各品種の登熟中の発芽特性の変化パターンは、亜種特有のものであるが、高温区での発芽性の変化は、低温区よりも登熟の早い時期に認められる。しかし、採種基準に達する時期が高温区ではより一層早まり、採種時に発芽特性の変化が初期段階にとどまることの原因となりより低い発芽率を示す種子が生じたものと考えられる。

従来、包被組織は、胚への酸素供給を制限することが報告されている。採種時に、インド型では除穎処理により発芽が促進され、日本型では反対に阻害される現象は、一見インド型ではより好気的条件下で、そして日本型ではより嫌気条件下でそれぞれ発芽が促進されると考えられた。

事実、剥皮種子を用いると、インド型では剥皮種子、除穎種子（玄米）、穎果の順で発芽促進効果が高かった。しかし、日本型では剥皮種子、穎果、ついで除穎種子の順であり、日本型では単に胚への酸素供給量の多寡によりこの発芽阻害と促進現象とを一義的に説明できないことが判明した。

次に剥皮種子を用いた実験より、日本型では、1～5%酸素のような低酸素分圧域で発芽遅延が認められた。これは、発酵解消点が1～5%酸素の低酸素分圧域に存在したためと推定される。そのため0%酸素分圧下では嫌気代謝により、また20%酸素分圧下では好気代謝により発芽が誘導されたと考えられる。しかし、1～5%酸素分圧下では嫌気代謝から、好気代謝への転換を示す条件下にあり、発芽に必要なエネルギーあるいは物質を獲得するための代謝活性が不十分なため発芽の阻害が生じたと考えられる。

一方、除穎種子の場合には、種皮と果皮の存在によって胚への酸素供給が一部制限され、種子内酸素分圧は低下しており、胚の成長が抑制される外囲環境となり、胚は種皮と果皮の持つ「機械的抑止力」を打ち破るほどの推力を得ることができず不発芽になったものと推定できる。

一方、インド型の開花14日後の剥皮種子は0%酸素分圧下において発芽が認められないことから、除穎種子の発芽は一義的に好気代謝により誘導されたと考えられる。開花28日後の剥皮種子は0%酸素分圧下でも発芽が可能のため、除穎種子の発芽には好気代謝に加え嫌気代謝も関与している可能性が推定される。

エタノールはアルコール発酵と解糖系およびクレブス回路に影響することが考えられている。エタノール処理は、インド型の除穎種子に対し、好気条件下（20%酸素分圧）では、最終的にはクレブス回路の活性化を通じ発芽を促進したものと考えられる。しかし、嫌気条件下（0%酸素分圧）では、クレブス回路の作動が抑制されたものと推考される。また、インド型では、アルコール発酵系による発芽に必要なエネルギーを得ることができぬため開花28日後の一部の種子以外は不発芽となったと推定される。

一方、日本型イネの発芽阻害を示す除穎種子では20%酸素分圧下において、エタノール処理により発芽が誘導された。これは、胚がより嫌気条件に置かれた生理状態となり、日本型イネの特徴としての嫌気代謝の活性化により発芽が誘起されたと考えられる。すなわち、発酵解消点が高い酸素分圧域へ移動したためと理解される。

なお、嫌気条件下では生体内で生成されるアルコールに加え、過剰のアルコールが集積し、発芽促進の限界を越え障害を受けたものと推察される。

また、エタノール処理の効果は、登熟の進行とともに濃度域が変化するが、登熟に伴う代謝系の変動に関連性をもつものであろう。

また、サイトカイニン、ジベレリンおよびエチレンにより発芽促進効果が認められた。しかし、気相や種子の状態などの条件により、それぞれ異なった反応を示した。各ホルモンの、代謝系に及ぼす影響も同一ではないと考えられる。

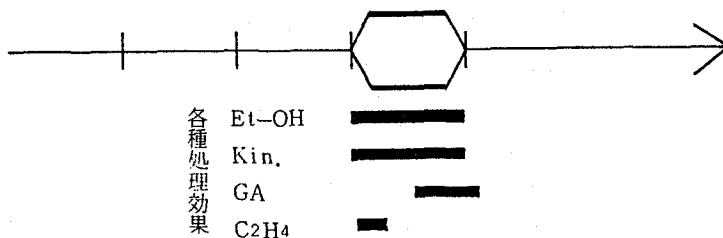
また、カイネチンは両亜種に対し、エタノールに似た発芽促進効果を持ち、エタノール処理と同様の機構により発芽を誘導している可能性も考えられる。しかし、嫌気・好気両条件下でのカイネチン処理による発芽特性の類似性のみでは、その機構の共通性を論ずるに充分とは言い難い。今後は、カイネチンおよびエタノール両処理の関連性を明らかにし発芽促進機構についての解析が必要と考える。

亜種の分化は種々な環境条件による淘汰圧によるものといえる。種子の発芽現象の場合、とくに土壤の水分条件と発芽特性とは強く関係するものと推察される。とくに、本研究で問題とした亜種間に認められる発芽特性の差異は、培地の水分条件と密接な関係を持つ嫌気・好气的環境に対する反応の違いとして理解される。発芽現象は特定環境条件下によっては幼植物の生育さらには、その後のイネの生活環境における成長と発育を規制することが知られており、酸素分圧が、イネの発芽期の反応性の違いとして生態種成立の淘汰圧となりえた可能性は充分にあると考える。





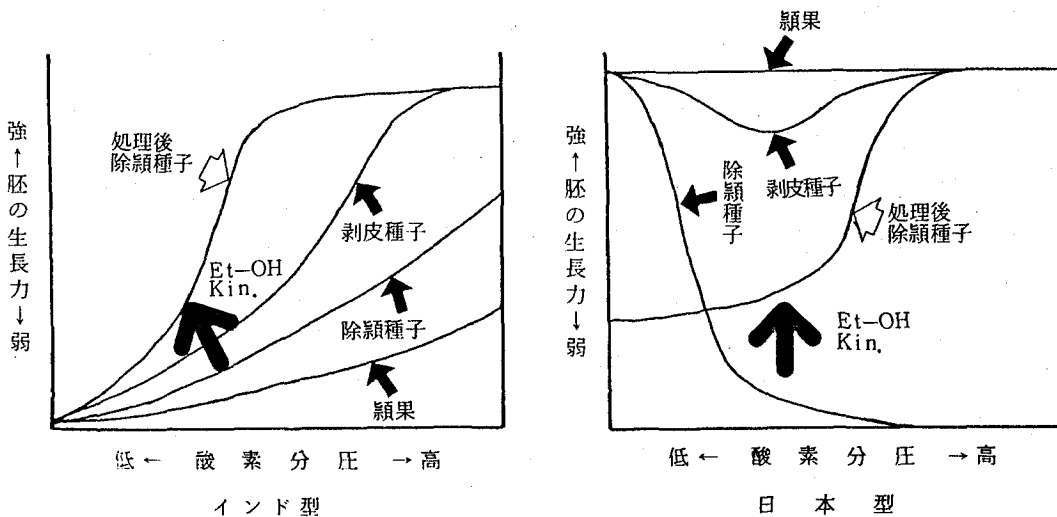
| 種子   | 登熟期  |      |      |      |      |      | 後熟期  |      |      |   |
|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|---|
|      | 第1段階 |      | 第2段階 |      | 第3段階 |      | 後熟前期 |      | 後熟後期 |   |
|      | I, J | I, J | I, J | I, J | I, J | I, J | I, J | I, J | I, J |   |
| 穎果   | -    | -    | -    | -    | -    | +    | ±    | +    | +    | + |
| 除穎種子 | +    | +    | -    | -    | +    | -    | +    | ±    | +    | + |



第17図 両品種の登熟および後熟過程における発芽性の変化

I: インド型

J: 日本型



第18図 登熟期(第3段階)における胚の生長力と気相の酸素分圧との関係

## 審 査 結 果 の 要 旨

アジアの栽培イネ (*Oryza sativa* L.) は諸形質について多様性に富んでいるが、大別すると、加藤が1930年に示したインド型および日本型の2つの亜種に区別しうる。イネの休眠程度は品種や系統間で判別しうる遺伝的形質であり、一般には、インド型は休眠が強く、日本型では採種直後でも休眠はほとんど存在しないと認識されていた。

これまで、イネの休眠は包被組織の除去により解除されることが知られ、その典型的な例がインド型のイネについて報告されている。しかし、日本型イネでは、収穫期に穎果で休眠が認められない種子を除穎処理すると、かえって発芽が強く阻害されることを予備実験によって見出した。

本研究では、この除穎処理により示される両亜種の相反する発芽特性の違いについて、登熟過程を通じ以下の項目について比較生理学的研究を行った。①播種後の酸素分圧に対する反応。②異なる酸素分圧下におけるエチルアルコールの影響。③異なる酸素分圧における各種ホルモン処理の影響。これらの結果にもとづきインド型及び日本型、両亜種の発芽特性を規定する要因について検討を試みた。

まず (I) 両亜種の登熟過程における発芽特性の変化を調べ、両亜種内には遺伝的な休眠程度の差(発芽率で示される)に加えて登熟中の環境により誘発される変異の存在を認めた。次いで (II) 両亜種の登熟過程における種子の発芽特性を規定する要因解析を行い、①種々酸素分圧下における発芽の特異性、②異なる酸素分圧下における除穎種子の発芽に及ぼすエチルアルコールの影響、および③植物ホルモンの影響を追究した結果、イネ種子の播種時に認められる特異性として、日本イネでは嫌気および好氣的条件下において発芽が可能であることに比べ、インド型イネは、好氣的条件をより強く要求する特徴のあることを明らかにした。この事実は、酸素分圧の違いがイネの発芽期の反応性の違いとして生態種成立の淘汰圧となりえた可能性を示すことを指摘するものである。

以上の結果は、イネの系統分化および栽培植物の進化を論ずる上で極めて重要な知見を与えたものであり、審査員一同は著者を農学博士の学位を授与するに値するものと判定した。