図 本館

イネにおける矮性遺伝子の形質発現に関する遺伝育種学的研究

北野英己

名古屋大学図書
和 915596

（目　　次）

（頁）

緒　　言 ―― 1

第1章　矮性突然変異系統，ふ系71号の生育と環境 ―― 10

第1節　生育温度および施肥条件が生育におよぼす影響 ―― 13

第2節　生育時期別温度処理が節間伸長におよぼす影響 ―― 43

第3節　N，P，K，3要素に対する節間の伸長反応 ―― 65

第2章　ふ系71号の形態形成におよぼす矮性遺伝子の影響 ―― 75

第1節　種子形質および胚形質の比較

—— 79

第2節　種々の生育段階における器官形成の特徴

—— 89

2-1　栄養生長期における頂端分裂組織，葉原基形成，および，非伸長節間の形成過程の比較

—— 94

2-2　生殖生長期における伸長節間の形成過程の比較

—— 100

2-3　伸長節間の形態形成と生育温度との関係について

—— 109

第3章　ふ系71号の形質発現におよぼす植物ホルモン（ジベレリン酸）の影響

—— 151

第1節　節間伸長におよぼすジベレリン酸（GA_3）の影響

—— 154

第２節　各生育段階の茎葉における内生GA様物質の存在 ―― 175

第３節　明・暗条件下における芽生器官の生長に対するGA_3処理の効果 ―― 188

総合考察 ―― 198

摘要 ―― 206

引用文献 ―― 212

謝辞 ―― 220

緒　　言

植物における遺伝的矮性は，耐倒伏性や耐肥性など，栽培上のいくつかの利点を有するため，作物の品種改良における有用な育種素材として最も注目されてきた形質の1つである（Hu et al. 1960，蓬原ら 1967，Futsuhara 1968，Hu 1973）。矮性変異は，自然あるいは人為的な突然変異の誘発によって比較的得易い形質であり，また，その形態的な特徴から変異体の識別が容易なこともあって古くから注目されてきた。そして，今日までに様々な種類の植物において，矮性遺伝子の発見と同定が進められてきた（Pelton 1964）。一般に，これらの遺伝的矮性は，形態的特徴から，Nanism と Brachysm の2群に大別されている（Cook 1915）。前者のタイプは，1つの遺伝子による多面発現の結果と考えられ，植物体全体が小型矮小化するもので，生育の初期から，種々の器官に矮化現象が認められ

る。これに対し，後者のタイプは，茎（節間）にのみ矮化が認められるもので，遺伝的影響が特定の形質，あるいは，限られた時期にのみ現われるためと考えられている。そのため，後者に属する矮性では，発育の特定段階に到らないと正常型と区別しにくい場合がある。また，育種における実用形質として利用価値の高いものは，このタイプに属する矮性が多い。しかし，多くの矮性変異において両者を厳密に区別することは困難で，矮性遺伝子には多少とも多面効果を表現するものが多いと考えられている。そのため，矮性遺伝子を育種素材として導入する場合には，これらの多面発現効果が収量形質におよぼす影響が問題となる場合が多い。人為突然変異などによって得られる矮性変異には，比較的少数の遺伝子が関与している場合がほとんどで，その多くは単一の遺伝子変異によるものである（Pelton 1964）。単一遺伝子変異に由来する矮性（Single gene dwarf）の場合は，生体

内の生長発育に関与する代謝過程の一部欠陥に起因する形質表現として理解される（後藤 1978）。そのため，得られた変異体を利用して，それらの遺伝関係や遺伝子の作用機作を順次明らかにしていくことによって，植物における生長発育の一般的機構を解明することにも役立つものと考えられる。

いっぽう，遺伝子発現は，植物の生育する環境条件によって大きく左右される場合がある。一般に，表現形質は遺伝子と環境の相互作用の結果として表わされる（Takahashi and Hosoi 1974）。特に植物では，同一遺伝子型が様々な自然環境の変化に対応して示す可塑性（Plastisty）の大きさが適応上重要な意味をもっていることが知られている（河野 1974）。従って，矮性遺伝子の育種的利用や，その作用機作を解明する場合にも，遺伝子発現におよぼす環境要因について詳細な検討を加えることは，高収量を可能にするための地域適応性や栽培条件の決定に役立つばかりで

なく，植物における生長発育の制御機構の本質を明らかにする上でも重要であると思われる。

我が国における最重要作物であるイネにおいても，矮性に関する研究の歴史は古く，中山（1948）によると，すでに1828年に矮性イネに関する記載（岩崎灌園，本草図譜）が見られるとのことである。また，イネの矮性形質がParell et al.（1922）によって初めて遺伝学的見地から取り上げられて以来，内外の研究者によって，極めて多数の矮性遺伝子の発見とその遺伝関係が調べられてきた（Nagao 1951, Nagao and Takahashi 1963）。そして，今日に到るまでに，自然あるいは人為突然変異を含めて約50種にのぼる矮性遺伝子の存在が確認されている（Kinoshita and Shinbashi 1982）。さらに，これらの矮性遺伝子のいくつかは，実際の育種にも応用され（蓬原ら 1967, Samoto 1975, Rutger et al. 1976），レイメイをはじめとするいくつかの品種が短

稈多収品種として食糧生産の向上に役立ってきた（鵜飼 1982, Gottschalk and Wolf 1983）。いっぽう，イネにおける矮性化の機構を明らかにする試みも進められている（Suge and Murakami 1968, Takahashi and Hosoi 1974, Suge 1975, 高橋 1977, Suge 1978, 菅 1979, 上島 1981, Kinoshita and Shinbashi 1982）。上島（1981）は，多数の矮性変異系統を用いて，それらの節間を構成する柔組織に注目し，細胞数，細胞長の変異について検討した。Kinoshita and Shinbashi（1982）は，これまでに同定されている多数の矮性遺伝子の同質系統（Isogenic line）を用いて，節間形質における形態変異と遺伝子作用の関係を明らかにした。また，高橋（1977）は，特異的に第2節間の伸長が抑制されるdm型（高橋・武田 1969）の矮性系統を用いて，形質表現を左右する外部環境条件との関連で，dm遺伝子の作用機作について生化学的な検討を加えている。さらに，菅（1979）は，トウ

モロコシにおいてPhinney（1961）によって明らかにされたジベレリン（GA）の代謝欠陥に由来する矮性変異の存在をイネでも確かめ，それらの遺伝様式や，GAの生合成経路との関連について詳細な検討を行っている。しかし，様々なレベルで得られたこれらの知見は，矮性現象の複雑さに比べて極めて断片的な段階に留まっており，今日に到るまで，イネにおける矮性現象一般を統一的に理解し得る研究成果は得られていないのが現状である。しかし，前述のように，単一遺伝子変異による矮性は，理論的には生体内の代謝過程の1経路に欠陥が生じたために，最終的な表現形質となって現われてくるものである（後藤 1978）と考えるならば，イネにおいても，これらの矮性遺伝子の作用機作を，形態，組織および器官，そして究極的には生理，生化学的なレベルに到るまで順次解明していくことによって矮性化の機構を，さらには生長発育の一般的な理解を得ることが可能であると考え

られる。

本論文では，以上のような考え方に立脚して，イネにおける多数の矮性変異体の中から興味ある1系統，水稲品種フジミノリに由来する矮性突然変異系統，ふ系71号を研究の対象として，その形質発現について詳細な検討を行った結果について報告する。ふ系71号は，原品種フジミノリの種子に^{60}Co，γ線を30kR照射した後代から選抜された極短稈の突然変異系統である（Futsuhara 1968）。本矮性系統は，フジミノリおよび同じくフジミノリから^{60}Co，γ線，20kR照射によって得られた短稈突然変異品種，レイメイとの相反交雑から，原品種に対して単因子劣性の矮性遺伝子を有すること，および，レイメイの半矮性遺伝子とは異なった遺伝子座に存在することが確かめられている（Futsuhara 1968）。また，ふ系71号は，他の多くの矮性系統と同様に，耐倒伏性にすぐれているが（蓬原 1969），収量性等に問題があり，直接的な品種として

の利用価値は小さい。しかし，交配母本としての利用には，水稲品種フジヒカリの育成などに例があり，間接的な育種素材としての価値は備えているものと思われる。ふ系71号は，通常の栽培においては，初期生育期間では原品種との間で顕著な形態的差異はほとんど認められず，最高分けつ期から幼穂分化期にかけて若干の草丈の短縮傾向が認められるようになる。そして，節間伸長期を通じて稈長が原品種の約50％程度に抑制されるという顕著な特徴を有することから，一般的には，矮性遺伝子の作用が茎形質に特異的に表現されると考えられるBrachysm型の矮性に属するものと思われる。しかし，渡辺（1969）は，藤坂と名古屋において，フジミノリ，レイメイとともにふ系71号を栽培して稈長を比較したところ，地域を異にすることによって矮性の表現程度にかなりの差異が存在することを指摘した。そこで，著者は，この3系統について，渡辺のデータおよび名古屋における数カ年に

わたる栽培記録から稈長の変動係数を求めたところ，フジミノリ，レイメイが，それぞれ12.4％，13.6％であったのに対し，ふ系71号では，16.8％と高い値を示した。そこで，ふ系71号の稈長が栽培環境の変動に対して示す変量の大きさに注目し，この原因を探るとともに，本系統の有する矮性遺伝子の作用機作を明らかにすることによって，イネにおける矮性現象の一般的理解を得るための基礎的な知見を得ることを目的として実験を計画した。

第1章　矮性突然変異系統，ふ系71号の生育と環境

植物のもつ特定形質は，それに関与する遺伝子の制御をうけながら，環境との対応関係のもとで最終的な表現形質となって現われてくる（高橋 1982）。そのため，表現形質を指標として，その形質に関与する遺伝子の遺伝関係や形質発現の問題を扱う場合，植物の生長，発育の過程を通じて影響をおよぼす環境について充分な注意を払う必要がある。遺伝子の形質発現におよぼす環境要因としては，温度，日長（光），水分，栄養条件など様々な場合が考えられるが，一般に，主働遺伝子（Major gene）が関与する場合は，これらの環境の影響は比較的うけにくいとされてきた。しかし，種々の植物において，多数の突然変異系統を利用した実験から主働遺伝子であっても，その発現に際して環境の影響を強くうける場合のあることが明らかにされている（

Gorter 1961, Pollock 1962, Yagil and Stebbins 1969, Westerman and Lawrence 1970, 1971, Gustafsson and Dormling 1972, Takahashi and Hosoi 1974, Carvin and Mcvety 1976)。高等植物を対象とした遺伝子と環境の相互作用に関する研究では，近年，各地に環境制御施設が設置されるようになり，この種の問題を詳細に扱うことが比較的容易となった。イネを対象とした研究においても，感温性，感光性をめぐる問題（Vergara et al. 1965, Samoto and Toriyama 1967, 細井 1981）をはじめとして，いくつかの分野において環境制御施設を利用して遺伝子の形質発現と環境の関係を探るための実験が進められている。しかし，イネにおける矮性遺伝子の形質発現と環境の問題に関しては，今日，総括的な研究が始められようとしているものの，1～2の例（Takahashi and Hosoi 1974）を除いて，これまでに得られた成果は極めて少いのが現状である。イネの矮性形質を支配す

る遺伝子には，微働遺伝子（Poly gene）の存在することも指摘されている（Futsuhara 1968，Rutger et al. 1976）が，その多くは主働遺伝子による形質表現であるものと考えられている。矮性突然変異系統，ふ系71号の矮性形質は，単因子劣性の主働遺伝子に支配されていると推定されている（Futsuhara 1968）が，前述のように，原品種などに比べて稈長の変動が相対的に大きいことは，この主働遺伝子の形質発現に何らかの環境因子が強く関与しているのではないかと推定された。そこで，本章ではふ系71号の形質発現の変動要因を明らかにするため，環境制御施設を利用して温度と施肥条件について検討を行った実験結果について報告する。

第1節　生育温度および施肥条件が生育におよぼす影響

高等植物の遺伝子の形質発現に生育温度が強く影響をおよぼす場合があることを指摘した例は，冬作物などに見られるバーナリゼーションの問題を除けば，オオムギ（Yagil and Stebbins 1969），コムギ（Canvin and Evans 1963, Canvin and Yao 1967），トウモロコシ（Cotton and Loan 1955），および，イネ（高橋 1974，木下・高井礼 1983）などに報告が見られる。本実験で対象としたふ系71号は，栽培環境を異にした場合，稈長の変動が大きいこと，および，藤坂（青森県）と名古屋（愛知県）では，名古屋で栽培したときの稈長がより短稈化する傾向が認められた（渡辺 1969）。そこで，ふ系71号は，名古屋のような相対的に平均気温の高い地域において矮性形質を強く表現するのではないかと考え，生育温度の違いがふ系71号の形質発

現におよぼす影響について，ファイトトロン施設を利用して実験的に確かめることにした。また，一般に草丈や稈長は，施肥量の多少によっても大きく変動することが知られているので，温度処理と合わせて施肥量の違いについても検討を行った。

材料および方法

本実験では，ふ系71号と原品種フジミノリ，およびフジミノリから得られた突然変異品種レイメイが比較のために用いられた（Fig. 1）。まず，1977年において，処理温度について3水準と施肥量について3水準の処理を組み合わせた合計9種類の処理区を設けた。また，対照区として屋外自然条件下で同一の施肥水準区を設けて，上記3系統を栽培した。温度処理には，名古屋大学農学部のファイトトロン施設を利用した。設定した温度条件に関してはTable 1に示した。施肥には，N. P. K.（成分比2：3：3）を含む化成肥料を用い，追肥の有無によって施肥水準の調整を行った（Table 2）。材料の育成は，土耕によるポット栽培とし，5000分の1アールワグナーポットを使用して，1ポットあたり4個体，3反復の合計12個体を1処理実験に供試した。なお，温度処理期間は，3葉期から

出穂開花期（節間伸長完了期）までとした。

つぎに，1978年において，ガラス室内に設置した小型のビニールハウス内で，加温により，昼間45°C一夜間30°Cの極高温環境を設け，ふ系71号およびフジミノリの2系統を用いて高温処理実験を行い，両系統の高温に対する形質反応を比較した。栽培条件は前年度と同様で，施肥量については，前年度実験区における最高施肥区（N．P．K．2.0区）に準じた。また，対照区としてガラス室内で温度処理以外同一条件の区を設けて栽培を行った。高温処理の期間は，5葉期，9葉期，および11葉期から出穂開花期までの3種類設けた。処理個体数は，前年度実験と同様，1処理区につき12個体（3ポット）を供試した。

Fig. 1. The original cultivar, Fujiminori (left), semi-dwarf mutant cultivar, Reimei (center), and dwarf mutant, Fukei 71 (right) grown under the normal condition.

Table 1. Temperature treatment conditions.

Kinds of temperature treatment	Daytime A.M. 6 : 00～ P.M. 6 : 00	Nighttime P.M. 6 : 00～ A.M. 6 : 00
High	30°C	25°C
Intermediate	23°C	18°C
Low	16°C	12°C
Control	Natural condition in Nagoya University	

Table 2. Amounts of fertilizer applied[1)]

Kinds of treatment	Basal dressing	1 st top dressing	2 nd top dressing	Total (g/pot)
NPK-1.0	0.8	—	—	0.8
NPK-1.5	0.8	0.4	—	1.2
NPK-2.0	0.8	0.4	0.4	1.6

1) : Chemical compound fertilizer (N:P:K=2:3:3) was used.

結　　果

(1)　19ﾇﾇ年度実験結果

本実験では，各温度処理区に対して3種類の施肥処理区を設けたが，温度に対する形質の反応様式においては，3系統間に施肥の違いによる有意な差異は認められなかった。そこで，説明の重複をさけるため，温度反応に関する説明では，主として最高施肥区（N. P. K. 2.0区）の結果を用いて行うことにする。

Fig. 2に，ファイトトロン高温区（30°C－25°C），中温区（23°C－18°C），および低温区（16°C－12°C）における草丈の伸長経過を示した。また，高温区のフジミノリとふ系71号についてのみ，各葉位における生長停止後の葉身長を測定した結果をFig. 3に示した。いずれの温度処理区においても，生育の初期においては，実験に供試した3系統間に有意な差異は認められなかった。しかし，生育が

進むにつれて，系統間差が顕著に認められるようになり，この傾向は高温区において最も著しかった。最終的な草丈の比較では，フジミノリとレイメイの間では，フジミノリがいずれの温度処理区においても有意に伸長しているのに対し，ふ系71号と他の2系統の間では，極めて特異的な関係が認められた。すなわち，ふ系71号は，高温区では他の2系統に比べ草丈が最も抑制される傾向を示したが，中温区ではレイメイと同程度の伸長を示した。さらに，低温区ではレイメイより有意に伸長が促進されて，フジミノリと同程度の草丈を示しており，温度の低下にともなって相対的な伸長の回復が認められた。このようなふ系71号の草丈の伸長に認められた特異的な温度反応をさらに詳しく調べるため，各温度処理区における伸長停止後の稈長，節間長，および穂長を測定した。Table 3にその測定結果を平均値で示す。なお，低温区では，出穂が極端に遅延し，200日以上経過しても出穂し

ない（止葉の葉鞘より穂の先端が抽出してこない）個体もかなりあったが，これらの個体を解剖して調査した結果，すべての個体で幼穂形成は見ろしていること，および，わずかではあるが，3系統とも同数の節間による節間伸長が認められた。Table 3より，草丈で示されたのと同様の特異的な温度反応がふ系71号の稈長においても顕著に認められた。フジミノリとレイメイは，生育温度の上昇にともなって長稈化する傾向を示し，いずれの温度区においても，フジミノリがレイメイより有意に長稈であった。これに対し，ふ系71号では，中温区において最も長稈化し，高温区および低温区の両温度処理区で著しい短稈化の傾向を示した。しかし，低温区では，3系統間の比較において，ふ系71号はレイメイより明らかに長稈化しており（Table 3），相対的にはフジミノリと同程度の伸長を示していた。また，高温区におけるふ系71号の短稈化に対しては，それを節間別に見ると，特に

第2節間以下の下位節間の伸長抑制が大きく寄与している傾向が認められた（Table 3）。つぎに，稈長と穂長について，発育の遅延傾向が著しく認められた低温区を除く他のすべての処理区における測定値を用いて，系統，温度，施肥の3要因について要因分析を行った（Table 4）。その結果，稈長，穂長とも主効果（系統；C，温度；T，施肥；F）に関しては高い有意性が認められた。これらのうち，稈長では系統による主効果が他の2要因による主効果に比べて著しく大きなF値を示したが，穂長ではこれと反対に最も小さな値であった。つぎに，交互作用に関しては，稈長では系統×温度（C×T）と温度×施肥（T×F）に，穂長では系統×温度（C×T）に有意性が認められたが，稈長におけるC×T交互作用は，他のいずれと比べても著しく大きなF値を示していた。また，この値は，温度，施肥の2つの主効果よりも大きかった。さらに，各処理区における測定値を用いて，

稈長と穂長の相関関係を求めたところ（Fig. 4），フジミノリとレイメイでは，温度，施肥に対する環境反応において，稈長と穂長の間に有意な正の相関が認められた。しかし，ふ系71号では，相関は全く認められず，本実験で設定した環境条件に対しては，上記2系統と異なり，稈長と穂長で反応の仕方が異なる傾向を示した。

各温度処理区における他の調査形質の測定結果に関しては，Table 5に要約した。これらの形質では，草丈，稈長で認められたような，ふ系71号の特異的な温度反応は認められなかった。

(2) 1978年度実験結果

ふ系71号およびフジミノリの両系統を，45℃～30℃の極高温条件のもとで処理期間を3段階に区分して温度処理を行ったところ，すべての温度処理区で両系統とも著しい草丈の伸長抑制が認められた。しかし，発育は比較

的正常に進み，途中で生長を停止し枯死する個体はほとんど無く，すべての個体で幼穂形成が完了されるのを認めた。各処理区における生育完了後の形質の測定結果をTable 6に示した。主稈葉数は，両系統とも，すべての処理区およびガラス室栽培の対照区の間で有意な差異は認められなかった。出穂期は，フジミノリでは処理区で対照区より若干遅延する傾向を示したが，処理区のすべての個体で完全に出穂が完了するのを認めた。これに対し，ふ系71号では，5葉期および9葉期処理開始区で，出穂が大幅に遅延する傾向を示し，このうち，半数の個体は100日以上経過しても止葉の葉鞘から穂が未抽出の状態であった。また，11葉期処理開始区においても，30%以上の個体が穂の未抽出の状態を示した。高温処理による稈長の伸長抑制は，前年度の実験と異なり，フジミノリにおいても顕著に認められた。しかし，伸長抑制率は，最も強く抑制された5葉期処理開始区（T_1区）において，

フジミノリが対照区の45%であったのに対し，ふ系71号では78%の抑制率を示し，明らかにふ系71号の節間伸長がフジミノリのそれよりこのような高温下でより強く抑制される傾向を示した。また，同様の傾向は，穂長に関しても認められた。すなわち，両系統とも，このような極高温条件下では穂の伸長も抑制されたが，その伸長抑制の度合は，ふ系71号がフジミノリに比べて明らかに大きな傾向を示した。

以上，2カ年にわたる実験で得られた結果をもとにして，ふ系71号の稈および穂の伸長に見られた温度反応の特徴をFig. 5に要約した。本図では，各温度処理区における両系統の稈長および穂長の絶対値を示すとともに，ふ系71号の両形質に対する矮性表現度の変動の様子を，フジミノリの伸長量に対する相対伸長率で示してある。このフジミノリに対するふ系71号の相対伸長率の値は，生育温度の上昇にともなって急激に低下する傾向を示し

た。また，稈長と穂長では，温度反応の仕方に差異の存在することも明らかとなった。つぎに，各温度区における節間長比の変動の様子をFig. 6に示した。これより，稈を構成する伸長節間の節間長比の変動パターンにおいても一定の傾向が存在することが明らかとなった。すなわち，両系統とも，生育温度の上昇にともなって，節間長比は，下位伸長型から上位伸長型へ移行したが，ふ系91号では，フジミノリに比べてこの傾向がより顕著であった。

Fig. 2. Plant heights of two mutants and their parent measured weekly under three different temperature conditions. (N.P.K.-2.0)

Fig. 3. Comparison of leaf blade lengths of main shoot between Fujiminori and Fukei 71 grown under the high temperature condition (30°C - 25°C).

Table 3. Mean values of culm and panicle lengths of two mutants and their parent grown under four different conditions. (N.P.K.-2.0)

Cultivar	Temperature condition (℃)	Culm length (cm)	Internode length (cm)				Panicle length (cm)
			In. 1[1]	In. 2	In. 3	In. 4	
Fujiminori	Control	75.1	37.7	18.1	12.6	6.7	20.1
	30~25	82.4	38.3	20.7	14.4	9.0	21.2
	23~18	71.1	30.7	20.7	14.5	5.2	17.9
	16~12	22.9	6.3	6.2	6.8	3.6	7.7
Reimei	Control	64.9	31.7	16.5	10.8	5.9	18.7
	30~25	66.8	32.4	15.5	10.8	8.1	19.0
	23~18	57.4	27.4	14.8	10.9	4.3	17.1
	16~12	12.8	2.8	3.1	5.0	1.9	7.5
Fukei 71	Control	46.5	25.6	11.6	6.4	2.9	20.0
	30~25	45.9	27.5	9.8	5.5	3.1	19.3
	23~18	60.0	28.4	16.0	10.3	5.3	17.6
	16~12	24.0	5.2	6.3	8.5	4.0	7.8

1) : The uppermost internode.

Table 4. Analyses of variances of culm and panicle lengths.

	Culm length				Panicle length			
	D. F.	S. S.	M. S.	F.	D. F.	S. S.	M. S.	F.
Replication	2	51.70	25.85	5.98**	2	0.39	0.19	0.43
Cultivar (C)	2	8149.85	4074.92	943.27***	2	23.08	11.54	26.23***
Temperature (T)	2	501.21	250.60	58.09***	2	87.10	43.55	98.98***
Feritilization (F)	2	671.23	335.61	77.69***	2	140.47	70.24	159.64***
C×T	4	1808.95	452.24	104.69***	4	8.14	2.03	4.61**
C×F	4	36.33	9.08	2.10	4	1.20	0.30	0.68
T×F	4	130.15	32.54	7.53**	4	0.37	0.09	0.20
C×T×F	8	55.07	6.88	1.59	8	5.91	0.74	1.68
Error	52	224.80	4.32		52	23.08	0.44	

,* : Significant at 1 and 0.1% level, respectively.

Fig. 4. Relationships between culm length and panicle length of two mutants and their parent under nine different treatment conditions.

Table 5. Mean values of some other characters of two mutants and their parent grown under four different conditions.

Cultivar (line)	Temperature condition (°C)	Final leaf number	Duration to heading (day)	No. of panicles	No. of primary branches	No. of spikelets	Fertility (arcsin√%)
Fujiminori	Control	12.0	68.4	3.7	9.1	84.6	70.9
	30~25	12.1	66.5	3.3	10.2	86.1	70.6
	23~18	11.0	84.0	4.1	10.3	63.0	63.8
	16~12	12.8	200<	3.0	2.8	9.0	0
Reimei	Control	12.0	68.1	3.5	9.1	81.3	72.1
	30~25	12.0	65.3	3.0	9.4	67.4	60.9
	23~18	11.0	82.0	4.2	9.2	65.6	63.1
	16~12	12.0	200<	3.5	2.5	5.0	0
Fukei 71	Control	12.8	68.9	3.7	9.1	77.5	66.5
	30~25	12.3	66.7	3.2	8.9	77.0	56.4
	23~18	11.1	84.5	4.0	9.9	69.2	54.2
	16~12	12.2	200<	4.0	2.3	8.0	0

Table 6. Characters of Fujiminori and Fukei 71 subjected to very high temperature treatment at various developmental stages.

Cultivar (line)		Fujiminori				Fukei 71			
Treatment[1]		Control	T_1	T_2	T_3	Control	T_1	T_2	T_3
Final plant height (cm)		93.8	70.1	83.3	78.7	61.0	47.0	55.8	54.3
Culm length (cm)		71.0	38.8	44.6	44.6	30.4	6.8	9.4	16.4
Internode length (cm)	In. 1[2]	38.0	21.8	25.2	26.3	18.7	3.9	5.8	12.2
	In. 2	16.8	6.6	9.0	9.3	6.6	0.9	1.2	2.2
	In. 3	10.0	5.6	6.5	5.4	3.8	1.2	1.4	1.1
	In. 4	6.2	4.8	3.9	3.6	1.3	0.8	1.0	0.9
Panicle length (cm)		19.1	13.8	13.8	16.0	17.2	4.2	6.7	12.6
Duration to heading (day)[3]		65.4	66.6	68.9	66.9	65.4	81.2	74.2	65.6
Percent of panicles emerged from flag leaf sheath		100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	50.0	41.7	66.7
Final leaf number		13.0	13.0	12.9	13.0	13.0	13.0	13.5	13.1

1) : T_1, T_2 and T_3=The very high temperature treatments were performed from 5 th, 9 th and 11 th leaf-age stage respectively, to maturity.

2) : The uppermost internode.

3) : Excluding the plants which failed to produce panicle emerged from flag leaf sheath.

C; Culm, P; Panicle. F; Fujiminori, 71; Fukei 71.

Note, 1) The data of T_1 treatment in the 1978-experiment was used.

2) Relative values were estimated by the ratios of culm length and panicle length of Fukei 71 to the respective one of Fujiminori.

Fig. 5. Culm and panicle lengths of Fujiminori and Fukei 71 and their relative ratios.

Note : 1) Same to the note in Fig.5

Fig. 6. Relative ratios of internode lengths of Fujiminori and Fukei 71 grown under four different temperature conditions.

考　　察

以上の温度処理実験を通じて，ふ系71号の節間伸長における特異的な温度反応の存在が明らかとなった。一般に，植物の葉や茎の伸長生長に関しては，ある一定の温度領域においては，低温で伸長が抑制され，高温で伸長が促進される傾向をもつことが知られている。また，矮性遺伝子の発現が生育温度によって変更されることがなければ，いかなる温度条件下においても，正常型の表現形質との間に一定の生長量の差異が認められるものと考えられる。本実験においても，フジミノリとレイメイは，77年度の実験で設定した温度の範囲内（12°C～30°C）では，生育温度の上昇にともなって節間伸長が促進されるという一般的な傾向を示した。また，いずれの温度条件のもとでも，両系統の間には，伸長量に有意な差異が認められ，フジミノリの稈長に対してレイメイのそれは常に低い値を示した。レ

かレ，ふ系71号は，イネの生育温度としては不適と考えられる（23°C－18°C）区において，節間伸長が最も促進され，他の2系統が最大の稈長を示した（30°C－25°C）の高温下では，逆に絶対的な稈長の短縮が認められた。また，78年度の実験で設定した（45°C－30°C）の極高温下では，ふ系71号の短稈化現象は，さらに強まる傾向を示した。いっぽう，極端な生育遅延を示した極低温下（16°C－12°C）においても，フジミノリとレイメイの稈長には有意な差異が認められたが，ふ系71号とフジミノリの間では有意差は全く認められなかった。これらの実験結果は，ふ系71号の矮性遺伝子がレイメイのもつ矮性遺伝子とは異なり，その発現に際して生育温度に強く依存していることを示唆している。また，これら3系統における稈長の生育温度に対する変動様式の比較から，ふ系71号の節間伸長におよぼす矮性遺伝子の作用は，低温では発現せず，高温になるにしたがって発現が強められるものと推

定された。Pelton（1964）は，矮性に関する総説の中で，植物における矮性突然変異体は，正常型の親植物と比較して，種々の形態形質において温度反応を異にする場合のあることを報告している。Cotton and Loan（1955）によれば，トウモロコシにおける矮性突然変異系統"Pigmy-one"の種子根の伸長は，正常型よりも高温域まで生長率の低下がおこらないとした。また，Canvin and Evans（1963），Canvin and Yao（1967）は，コムギの矮性系統，dwarf-1，およびdwarf-2を用いて，これら2種類の矮性遺伝子の発現が生育温度に強く依存し，dwarf-1は16°C以下で，dwarf-2は21°C以下で生育させると矮化現象が認められるが，それ以上の温度で生育させると，正常型と同じ発育を示すことを報告した。さらに，高橋（1974）は，イネにおいてdm節間を発現する矮性遺伝子の形質発現は，高温処理によって抑えられ，正常な節間伸長を開始することを明らかにした。ふ系

ク1号の節間伸長に見られた温度反応は，上述の例がすべて相対的に高温下で伸長の回復，促進，あるいは，矮性遺伝子の発現が抑制されるのと対照的に，高温下でのみ，遺伝子の作用が強く表現されるところに大きな特徴があると思われる。

イネにおける矮性突然変異体には，様々な節間長比を示すものが知られている（高橋・武田 1969）。Morishima and Oka（1968）によれば，イネの突然変異系統間には，節間伸長において相対生長（Allometry）が存在しており，上位伸長型から下位伸長型に到るまで遺伝的に異なる様々なタイプが分布するとした。本実験で対象とした，ふ系ク1号とフジミノリの温度反応を節間長比の変動パターンで見た場合（Fig. 6），同一遺伝子型であっても，生育環境のちがいによって節間長比は大きく変動し，一種の"Phenocopy"的様相を示すことが明らかとなった。また，この変動パターンには一定の傾向があり，生育温度が

上昇するのにともなって，高橋・武田（1969）の分類による，nl type → N（フジミノリ），dn（ふ系71号）type → d6 type イと移行するのが認められた。これらの節間長比の変動様式が，他の正常稲や矮性変異系統にもあてはまるか否かについては不明であるが，本現象についてさらに詳細な検討を加えることは，イネにおける一般的な節間長比がいかなる発育経過のもとで決定されてくるのか，あるいは，節間長比を決定する遺伝子間の相互関係を明らかにする上で有用な知見を含んでいるものと思われる。

ふ系71号の各節間長および穂長の温度反応に見られた相異は，本矮性遺伝子の作用する時期，あるいは部位に特異性が存在することを反映しているものと思われる。すなわち，稈長と穂長，あるいは，稈を構成する節間においても，節位によって矮性遺伝子の作用力に差があることを示しており，また，生育温度を高くすることによって，遺伝子作用が強

化されると同時に，作用のおよぶ部位も拡大される傾向にあると考えられる。

以上の結果および考察から，ふ系71号が栽培地域を異にした場合に稈長が大きく変動する要因として，生育温度が強く関与していることが明らかとなった。

第2節　生育時期別温度処理が節間伸長におよぼす影響

前節においてふ系71号の矮性遺伝子が節間伸長におよぼす作用には，生育温度が大きく関与しており，特に高温条件下において節間伸長の抑制作用が強く現われることを明らかにした。しかし，これまでの実験では，全生育期間を通じて一定の温度条件下で処理を行った結果を基にしているため，ふ系71号の矮性遺伝子による節間の短縮が，単に長期間におよぶ高温処理の累積的な効果によって引きおこされるものなのか，あるいは，矮性遺伝子の発現時期や作用部位と関連して，発育過程の特定の時期における高温環境が，特異的に節間伸長の制御に関係しているかは不明であった。そこで，本節では，ふ系71号の矮性遺伝子による節間の伸長抑制作用に対して，発育過程のいかなる時期の高温処理が最も効果的に働くかを明らかにすることを目的とし

て行った実験結果について報告する。

材料および方法

ふ系71号およびフジミノりの幼苗を5000分の1アールワグナーポットによる土耕栽培で2.5葉期までガラス室内で育成し，ポットあたり生育の斉一な4個体を残して温度処理実験に供試した。温度処理には，前節の実験と同様，名古屋大学農学部のファイトトロン施設を利用した。処理方法は，Fig. 7に示したように，まず，両系統の生育期間を葉齢によって3段階に区分し，各々，第1期（栄養生長期），第2期（生殖生長前期），および，第3期（生殖生長後期，あるいは節間伸長期）とした。そして，2種類の温度処理区，すなわち，高温区（30°C－25°C）と低温区（23°C－18°C）を設けて，これらの両温度区間を各生育期間ごとに交互にポットを入れ替えることにより合計8種類の組み合わせの温度処理区を設定した。1処理区における供試個体数は12個体（3ポット）とした。温度処理は，高

温区，低温区とも2.5葉期から開始し，第1回目の処理温度の変更時期は，高温区のものでは8葉期，低温区のものでは7葉期とした。なお，この時期は，予備調査によって各温度処理区において幼穂形成が開始される直前の時期とほぼ一致することを確認した。また，第2回目の処理温度の変更時期は，主稈の（最終葉数－1）葉期とし，各温度処理区において，節間の急速な伸長がおこる時期と一致させた。第1期が高温区のものは11葉期，同じく低温区のものは10葉期がこの時期に相当した。

(1) ; First conversion time. (2) ; Second conversion time

* ; showing the leaf-age of the plant at the time of change from high to low temperature conditions, or vice versa.

Fig. 7. Diagram explaining the eight temperature conditions employed in the experimental treatments.

結　　果

処理温度（2水準）と生育期間（3水準）の組み合わせにより，合計8種類の異った温度処理を行った結果，ふ系71号の節間伸長は，フジミノリのそれに比べて，このような温度環境に対して極めて特異的な反応を示し，前節における実験結果と同様，生育温度に対する反応性が大きいことを示した。Fig. 8に各温度処理間における両系統の稈長（節間長），および穂長の変動の状態を示した。また，Table 7には各調査形質の測定値（平均値）および同一処理区における両系統間での有意差検定の結果を示した。さらに，Table 8には，稈長，各伸長節間長，および穂長の全処理間での変動係数の値を示した。これらの結果より，ふ系71号とフジミノリにおける稈長の変動パターンは大きく異っており，フジミノリは温度処理に対する稈長の変動は比較的小さく，変動係数は6.33であったのに対し，ふ系

71号では23.88と約4倍の値を示していた。また，これを節間別に比較した場合，フジミノリでは，すべての伸長節間において変動係数には大きな差異は認められなかったが，ふ系71号では，特に第2～4節間で大きな値を示しており，これらの節間において温度処理に対する変動が特に著しいことが明らかとなった。また，穂長に関しては，両系統ともフジミノリの稈長の場合と同程度の値を示しており，温度処理に対する反応も小さいことを示していた。ふ系71号の稈長は，特に第3期に高温下に置かれた区で短稈化が著しい傾向を示しており，これらの処理区における稈長は，全処理区の平均稈長より短稈化していた（Fig. 8，T_1～T_4）。そこで，各生育時期別の温度処理が，稈長，各節間長，および穂長におよぼす効果を統計的に明らかにするため，つぎのようにして要因分析を行った。まず，各処理区で得られた測定値のポットあたり平均値を用いて，系統間差，温度処理の効果，およ

び，系統と温度処理効果の交互作用の有無を確かめるため，分散分析を行った。この分析結果はTable 9に示した。これより，すべての形質で主効果（系統，温度処理）は有意な値を示した。交互作用（系統×温度処理）に関しては，穂長では有意性が認められなかったが，稈長および節間長では有意性が認められた。そこで，ふ系71号とフジミノリの稈長および節間長に対する温度処理効果の相違をさらに詳細に検討するため，系統別に直交表を用いて温度処理の効果を各生育時期別の温度処理の効果と，それらの間での交互作用の効果に分割してその有意性の有無について検討を行った。この分析結果は，Table 10に示した。これより，まず，稈長の時期別温度処理効果に関しては，フジミノリでは第2期における温度処理の効果のみが有意性を示したのに対し，ふ系71号では，これと対照的に第1期と第3期の2つの時期における温度処理効果について高い有意性が認められた。しか

し，この２つの時期における温度処理効果を比較した場合，第３期，すなわち節間伸長期の温度処理による効果（F値）が極めて大きな値を示しており，この時期における温度処理が，ふ系71号の稈長に対し最も大きな影響をおよぼしていることが明らかとなった。つぎに，時期別温度処理の効果を各節間別に比較した場合，フジミノリでは，第１，第２，および第４節間で特定の時期における温度処理の効果が有意性を示したが，これらの間には一定の傾向を見出すことはできなかった。しかし，ふ系71号では，第４節間を除くすべての節間で，稈長で示されたのと同様の傾向，すなわち，第１期と第３期の温度処理効果が有意な値を示し，しかも第３期の温度処理が第１期に比べて極めて大きな値を示していた。また，第２と第３節間が特にこの傾向を顕著に示しており，第１節間では，第１期と第３期の温度処理効果は第２および第３節間に比べて相対的に小さな値を示していた。いっぽ

う，各生育時期別の温度処理効果における交互作用についても，いくつかの組み合わせにおいて有意な値を示していた。そこで，ふ系71号とフジミノリの稈長に関して，温度処理の効果を第3期における温度処理の効果と，第3期の高温区，低温区に対する前処理効果に分割してそれらの有意性の有無について検討した（Table 11）。その結果，ふ系71号では前処理効果はいずれも有意性を示し，第3期が高温，低温のいずれの処理区においても前処理効果が存在することが明らかとなった。

Note. ---- ; Mean value of culm length in each line.
P ; Panicle
In. ; Internode number

Fig. 8. Comparison of culm elongation patterns between Fujiminori and Fukei 71 grown under eight different temperature conditions.

Table 7. Mean values of some characters in Fujiminori (F) and Fukei 71 (71) grown under eight different temperature conditions

Character	Line	T_1	T_2	T_3	T_4	T_5	T_6	T_7	T_8
Culm length (cm)	F	77.6	68.7	79.6	69.8	71.0	75.3	73.1	69.7
	71	37.6***	34.3***	42.2***	39.0***	47.4**	62.0	52.5***	65.0
1st internode length (cm)	F	37.6	31.2	38.2	33.0	33.4	30.8	33.1	29.8
	71	22.8***	22.4***	26.0**	24.5**	26.1**	25.5**	27.5***	27.8*
2nd internode length (cm)	F	18.9	18.5	22.5	21.3	20.5	21.3	23.0	22.3
	71	7.8***	4.8***	11.5**	10.2***	16.0	19.7	16.0	20.0
3rd internode length (cm)	F	11.7	13.0	12.9	10.5	9.9	12.3	11.7	12.2
	71	4.9**	3.7***	3.1***	2.8***	3.8**	13.2	7.9*	12.4
4th internode length (cm)	F	6.7	5.7	6.1	4.9	6.6	7.7	5.3	5.7
	71	1.9*	3.3	1.4***	1.5**	1.5**	2.8*	2.1***	4.8
Panicle length (cm)	F	21.3	19.6	19.9	18.3	19.7	18.1	19.9	17.6
	71	20.0	17.8*	19.5	18.6	18.6	16.9	18.8	16.7
Final plant height (cm)	F	102.5	90.8	107.1	92.6	98.1	95.3	94.4	89.0
	71	67.6***	65.9***	74.9***	69.4**	69.8***	78.3*	74.8***	85.4
Panicle number	F	2.5	3.3	3.0	3.0	2.9	3.3	3.6	2.8
	71	4.3**	4.3**	3.5	3.2	4.6*	4.2**	4.5	3.4*
Duration to heading (days)	F	58.9	63.3	68.2	72.9	65.7	76.5	68.3	84.7
	71	58.8	61.8	67.5	74.4	64.8	77.6	67.3	85.7
Final leaf number	F	11.8	11.6	11.0	11.0	11.6	11.3	11.5	11.0
	71	12.0	11.5	11.3	11.2	11.8	11.3	11.5	11.0

*, ** and *** : Significantly different from the original line at the 5, 1 and 0.1% levels, respectively.

Table 8. Coefficient of variation of culm, internodes and panicle in the main shoot of Fujiminori and Fukei 71 grown under eight different temperature conditions.

Line \ Character	Culm	In.1	In.2	In.3	In.4	Panicle
Fujiminori	6.33	9.16	7.84	9.29	14.65	6.29
Fukei 71	23.88	7.84	41.90	65.16	48.80	6.34

Table 9. Analyses of variance for culm, internodes and panicle lengths of Fujiminori and Fukei 71 responding to temperature treatments.

		D.F.	S.S.	M.S.	F
Culm	Replication	2	20.92	10.46	1.32
	Line (L)	1	7872.00	7872.00	996.22 * * *
	Temperature (T)	7	1491.34	213.05	26.96 * * *
	L X T	7	1605.57	229.37	29.03 * * *
	Error	30	237.06	7.90	
In. 1	Replication	2	2.11	1.06	0.73
	Line (L)	1	756.84	756.84	525.22 * * *
	Temperature (T)	7	123.17	17.60	12.21 * * *
	L X T	7	161.23	23.03	15.98 * * *
	Error	30	43.23	1.44	
In. 2	Replication	2	1.13	0.57	0.27
	Line (L)	1	741.64	731.64	347.29 * * *
	Temperature (T)	7	485.17	69.31	32.90 * * *
	L X T	7	220.56	31.51	14.96 * * *
	Error	30	63.20	2.11	
In. 3	Replication	2	3.53	1.77	1.31
	Line (L)	1	337.61	337.61	250.03 * * *
	Temperature (T)	7	224.27	32.04	23.73 * * *
	L X T	7	173.43	24.78	18.35 * * *
	Error	30	40.51	1.35	
In. 4	Replication	2	0.10	0.05	0.07
	Line (L)	1	159.87	159.87	204.20 * * *
	Temperature (T)	7	22.50	3.21	4.11 * *
	L X T	7	23.49	3.36	4.29 * *
	Error	30	19.46	0.79	
Panicle	Replication	2	0.08	0.04	0.10
	Line (L)	1	10.45	10.45	24.58 * * *
	Temperature (T)	7	54.58	7.80	18.34 * * *
	L X T	7	4.33	0.62	1.45
	Error	30	12.75	0.42	

* * and * * * ; Significant at the 1 and 0.1 % levels, respectively.

Table 10. Analyses of variance For culm and internode lengths of Fujiminori and Fukei 71 responding to temperature treatments.

			Fujiminori			Fukei 71		
		D.F.	S.S.	M.S.	F	S.S.	M.S.	F
	Replication	2	17.54	8.77	1.26	37.35	18.68	2.47
	Temperature	7	343.56	49.08	7.07 **	2753.36	393.34	51.98 ***
	1st (1)	1	6.00	6.00	0.86	501.42	501.42	66.26 ***
	2nd (2)	1	187.04	187.04	26.96***	1.00	1.00	0.13
Culm	3rd (3)	1	15.68	15.68	2.26	2047.95	2047.95	270.63 ***
	1 X 2	1	27.52	27.52	3.97	1.55	1.55	0.21
	2 X 3	1	87.40	87.40	12.60 **	80.30	80.30	10.61 **
	1 X 3	1	1.93	1.93	0.28	119.26	119.26	15.75 **
	1X2X3	1	17.34	17.34	2.50	1.87	1.87	0.25
	Error	14	97.14	6.94		105.94	7.57	
	Replication	2	1.11	0.56	0.52	5.38	2.69	1.57
	Temperature	7	195.11	27.87	26.14***	89.30	12.76	7.47***
	1st (1)	1	4.42	4.42	4.15	13.05	13.05	7.64 *
	2nd (2)	1	62.40	62.40	58.52***	0.26	0.26	0.15
In. 1	3rd (3)	1	62.40	62.40	58.52***	40.30	40.30	23.58***
	1 X 2	1	0.15	0.15	0.14	0.51	0.51	0.30
	2 X 3	1	39.27	39.27	36.83***	16.50	16.50	9.66 **
	1 X 3	1	25.01	25.01	23.45***	15.52	15.52	9.08 **
	1X2X3	1	1.45	1.45	1.36	3.15	3.15	1.85
	Error	14	14.93	1.07		23.92	1.71	
	Replication	2	3.01	1.51	1.05	4.17	2.08	0.79
	Temperature	7	58.49	8.36	5.84 **	647.24	92.46	34.88***
	1st (1)	1	16.34	16.34	11.41 **	106.68	106.68	40.24***
	2nd (2)	1	1.50	1.50	1.04	5.80	5.80	2.19
In. 2	3rd (3)	1	13.20	13.20	9.22 **	524.54	524.54	197.86***
	1 X 2	1	2.04	2.04	1.43	1.04	1.04	0.53
	2 X 3	1	9.88	9.88	6.90 *	7.48	7.48	2.82
	1 X 3	1	15.36	15.36	10.73 **	0.60	0.60	0.23
	1X2X3	1	0.17	0.17	0.12	0.74	0.74	0.28
	Error	14	20.04	1.43		37.10	2.65	

Table 10. continued

			Fujiminori				Fukei 71			
		D.F.	S.S.	M.S.	F		S.S.	M.S.	F	
	Replication	2	2.86	1.42	1.29		1.24	0.62	0.47	
	Temperature	7	24.25	3.46	3.13	*	373.45	53.35	40.49	***
	1st (1)	1	0.84	0.84	0.76		48.17	48.17	36.56	***
	2nd (2)	1	0.15	0.15	0.14		1.13	1.13	0.86	
In. 3	3rd (3)	1	1.45	1.45	1.31		193.80	193.80	147.09	***
	1 X 2	1	11.34	11.34	10.25	**	6.00	6.00	4.55	
	2 X 3	1	2.87	2.87	2.59		8.40	8.40	6.38	*
	1 X 3	1	6.51	6.51	5.88	*	103.34	103.34	78.43	***
	1X2X3	1	1.08	1.08	0.98		12.62	12.62	9.57	**
	Error	14	15.50	1.11			18.45	1.32		
	Replication	2	0.30	0.15	0.15		0.89	0.45	1.37	
	Temperature	7	16.44	2.35	2.38		29.55	4.22	13.03	***
	1st (1)	1	0.00	0.00	0.00		1.17	1.17	3.61	
	2nd (2)	1	11.34	11.34	11.48	**	6.51	6.51	20.33	***
In. 4	3rd (3)	1	1.45	1.45	1.47		3.76	3.76	11.74	**
	1 X 2	1	0.35	0.35	0.35		0.00	0.00	0.01	
	2 X 3	1	0.35	0.35	0.35		0.35	0.35	1.09	
	1 X 3	1	2.87	2.87	2.90		14.88	14.88	46.49	***
	1X2X3	1	0.07	0.07	0.07		2.87	2.87	8.97	**
	Error	14	13.84	0.99			4.53	0.32		

*,**and *** ; Significant at the 5, 1 and 0.1% levels, respectively.

1st, 2nd and 3rd means the temperature effect of vegetative, early reproductive and lator reproductive stage, respectively.

Table 11. Analyses of variance for culm length of Fujiminori and Fukei 71 responding to temperature treatments.

Factor \ Line	(Fujiminori)				(Fukei 71)			
	D. F.	S. S.	M. S.	F	D. F.	S. S.	M. S.	F
Replication	2	17.54	8.77	1.26	2	37.35	18.68	2.47
Temperature effect	7	343.56	49.08	7.07**	7	2753.36	393.34	51.98***
Temperature effect in the 3rd period	1	15.68	15.68	2.26	1	2047.95	2047.95	270.63***
Pretreatment effect(1) (- - H)	3	273.10	91.03	13.12***	3	97.50	32.50	4.29*
Pretreatment effect(2) (- - L)	3	54.78	18.26	2.63	3	607.91	202.64	26.78***
Error	14	97.14	6.94		14	105.94	7.57	

Note. (1) : Temperature effect before high temperature treatment in the third period.
(2) : Temperature effect before low temperature treatment in the third period.
*, ** and *** : Significant at the 5, 1 and 0.1% levels, respectively.

考　　察

一般に，植物における遺伝子の形質発現が，環境要因によって変更をうける場合，遺伝子作用によって対象とする形質が形態表現に到る過程のいかなる発育段階において特定の環境条件が変更をもたらす要因となるかを明らかにすることは，その遺伝子の作用機作を生理・生化学的に解明する上で極めて有用な知見を含んでいるものと思われる。これらの環境要因の中でも，生育温度が特定の遺伝形質において遺伝子の形質発現に重大な変更をもたらすことを報告した例は，イネのような禾本科植物では極めて少い。Yagil and Stebbins (1969) は，オオムギの三叉芒遺伝子の形質発現が，低温条件下で変更をうけることを明らかにし，第4葉期より10日間低温処理（4.5℃）することによって，小穂の外穎（芒）は正常型と同じような発育に復帰し，いわゆる"Phenocopy"が得られることを報告した。

Mahon and Carvin (1972c) によれば，コムギの品種間交雑の後代から得られた“grass clump dwarf”と呼ばれる遺伝的矮性の1つで，Type 1 (dwarf-1) と名づけられた矮性系統は，低温下で矮性発現を行うが，幼苗期に16°Cの温度条件でわずか12時間処理することによって矮化現象がおこることを明らかにし，また，矮化に先立って生長点近傍の分裂組織に異常が現われることを報告した。いっぽう，高橋 (1974) および，Takahashi and Hosoi (1974) は，イネの dm 遺伝子の作用と温度環境の関係について詳細な検討を行い，幼穂形成直後から数日間にわたる高温処理 (30°C − 28°C) が dm 遺伝子の作用を抑制するのに最も効果的であることを明らかにした。以上の3つの報告は，対象とする植物の種類も形質も異なり，また，遺伝子作用に対する温度の影響の仕方も様々であるが，いずれの実験においても，発育過程と温度感応性の間に特定の関係が認められることを指摘している点で共通

性がある。本研究で対象としているふ系71号の場合も，生育時期別温度処理の実験結果から，節間伸長の抑制には，生殖生長後期，すなわち節間伸長期における高温条件が最も効果的であり，発育ステージによって高温に対する感応性に差異の存在することが明らかとなった。しかし，栄養生長期の温度処理の効果も，節間伸長期の処理効果に比べれば小さいが，節間伸長の抑制に対して有効であることを示していた。これは，ふ系71号の矮性遺伝子は，その作用が最も顕著に現われる節間伸長期より以前からすでに発現しており，また，その作用力は単に節間伸長期の温度によってのみ制御されているのではないという可能性を示唆しているものと考えられる。このことは，稈長において，節間伸長期の温度処理効果と，その前処理効果を比較することによって推定が可能と考えられる（Fig. 8，Table 11）。いま，ふ系71号における矮性遺伝子の作用は，本章の第1節の実験で推定した

ように，高温で強く表現され，低温でその作用が抑えられるものと仮定すると，節間伸長期を低温に置いた個体は，前処理効果が全く存在しないと考えるならば，いずれも全生育期間を低温区に置いた個体（T_8）の稈長に近づくはずであるが，結果はこれと異なり，栄養生長期を高温条件下で経過させた処理区（T_5，T_7）は，いずれもかなりの短稈化を示すことが観察された。これは，少くとも栄養生長期における高温条件下で，遺伝子作用により何らかの節間伸長「抑制物質」が生産されており，これが節間伸長期を低温下に置かれた個体においても有効に抑制作用を示すことができると考えるならば，一応の説明が可能であると思われる。また，節間伸長期が高温下に置かれた個体は，前処理のいかんにかかわらず短稈化の傾向が著しいという現象も，ふ素71号が高温条件下に置かれることによってはじめて遺伝子作用による「抑制物質」の生産が開始されると考えることによって説明

が可能とも思われる。しかし，これらの仮説に対しては，生殖生長前期の温度処理の効果がほとんど認められないことや，生育温度という環境因子は，植物体の生育全般にかかわる代謝系に対しても強く影響をおよぼすものと考えられることから，いくつかの矛盾も生ずることになる。これらの点に関して，今後さらに個々の節間形質の形成過程を充分に考慮した上で，より厳密な温度処理実験を行うことにより，本矮性遺伝子の作用機作と温度の関係を明らかにする必要があると思われる。

第3節　N，P，K，3要素に対する節間の伸長反応

イネの節間伸長が施肥水準の違いによって大きく変動することは一般によく知られた事実であるが，矮性稲は長稈品種に比べて多肥による稈の徒長がおこりにくく，これが耐倒伏性，多収性を示す要因の1つであると考えられている。本実験で対象としているふ系71号についても，圃場実験から多肥条件に対する耐倒伏性にすぐれていることが明らかにされている（蓬原 1969）。また，第1節における実験結果から，ふ系71号の温度反応の特異性は，施肥量の多少によって大きく変化することはないことを明らかにし，高温下における稈の伸長抑制作用と，施肥の多少による稈長の変動は，一応独立した現象であることを推定した。そこで，本節ではふ系71号の節間伸長におよぼす施肥の効果について，さらに別の角度からとらえ，N，P，K，の3要

素の各成分が，単独，あるいは複合して節間伸長に影響をおよぼす可能性について検討を行うことにした。

材料および方法

ふ系71号およびフジミノリの2系統を，5000分の1アールワグナーポットを用いて，ポットあたり4個体，各区3ポット，合計12個体を1処理区につき供試した。供試材料は，夏期にガラス室内で土耕栽培した。施肥条件の設定は，硫安（N），過りン酸石灰（P）および塩化カリウム（K）を用いて，N，P，K各単独施肥，NとP，PとK，NとKの複合施肥，およびN，P，Kの複合施肥と無肥料区の合計8種類の施肥区を設けた。施肥量は，ポットあたり各成分で0.6gを基肥と追肥の2回に分けて施用した。そして生育完了後に主稈を採取し，稈長その他の形質調査を行った。

結果および考察

各処理区における稈長（節間長）および穂長の測定結果をFig.9に示した。これらの処理間における稈長の変動係数は，フジミノリでは，18.66であったのに対し，ふ系71号では，15.69で，フジミノリに比べて小さな値を示した。つぎに，稈長および穂長の測定値のポットあたり平均値を用いて分散分析を行った結果（Table 12）では，系統と施肥の主効果は両形質とも有意な値を示したが，稈長においてのみ，交互作用について有意性が認められた。そこで，フジミノリとふ系71号の稈長に対して，異なった肥料反応の存在が予想されたため，各系統ごとに施肥効果をケつのN，P，Kの各主効果とそれらの間での交互作用に分割して有意性について検討を行った（Table 13）。その結果，フジミノリではNの単独効果とN×P×K交互作用について有意性が認められたが，ふ系71号では，P×

K交互作用を除くすべての主効果およびそれらの交互作用について有意性が検出された。以上の実験結果から，ふ系71号のN，P，K3要素に対する節間伸長の肥料反応では，温度反応に見られたような特異的な現象は認められなかったが，ふ系71号はフジミノリに比べて施肥効果による稈長の変動が比較的小さいこと，および，フジミノリでは稈長の変動は主としてNの多少によって決定されるが，ふ系71号では，稈長の変動要因については，Nの他にP，Kおよびそれらの複合効果も無視できない可能性のあることが推定された。

つぎに，各処理区における両系統の稈長に対する節間長比については，Fig.10に示した。いずれの施肥区においても，ふ系71号ではフジミノリに比べて第1節間の占める割合が大きく，相対的に上位伸長型の節間比を示していたが，このような節間長比に関しては両系統とも施肥条件の違いによって大きな変動は認められず，施肥条件の相違によっては温度

反応に認められたような節間長比の変化はおこらないことが明らかとなった。

以上の結果から，ふ系71号の節間伸長におよぼす施肥効果に関しては，多くの矮性稲で知られているように，Nに対する反応性が相対的に小さいことの他に，PやK，およびN，P，K間の相互作用も影響を与える可能性が示されたが，これらの現象と，ふ系71号の矮性遺伝子の作用性の間に直接的な関係が存在するか否かについては今後の研究で明らかにしていきたい。

Fig. 9. Culm internode and panicle lengths of Fujiminori and Fukei 71 grown under 8 different fertilizer conditions.

Table 12. Analyses of variance for culm and panicle lengths of main shoot of Fujiminori and Fukei 71 grown under 8 different fertilizer conditions.

		Culm			Panicle		
	D.F.	S.S.	M.S.	F	S.S.	M.S.	F
Replication	2	14.70	9.87	2.02	0.15	0.07	0.13
Line (L)	1	11888.11	11888.11	2429.32***	7.44	7.44	13.55***
Fertilization (F)	7	2953.70	421.96	86.23***	665.53	95.08	173.05***
L X F	7	607.04	86.72	17.72***	9.77	1.40	2.54
Error	30	146.81	4.89		16.48	0.55	

*** ; Significant at the 0.1 % level.

Table 13. Analyses of variance for culm length of Fujiminori and Fukei 71 grown under 8 different fertilizer conditions.

		Fujiminori			Fukei 71		
	D.F.	S.S.	M.S.	F	S.S.	M.S.	F
Replication	2	14.71	7.35	1.03	6.55	3.28	1.02
Fertilization	7	3008.39	429.77	59.94***	552.35	78.91	24.59***
N	1	2943.74	2943.74	410.59***	442.04	442.04	137.76***
P	1	5.04	5.04	0.70	16.34	16.34	5.09 *
K	1	4.51	4.51	0.63	30.38	30.38	9.47 **
N X P	1	8.17	8.17	1.14	17.68	17.68	5.51 *
P X K	1	3.08	3.08	0.43	1.82	1.82	0.57
N X K	1	4.34	4.34	0.60	21.28	21.28	6.63 *
NXPXK	1	39.53	39.53	5.51 *	22.82	22.82	7.11 *
Error	14	100.37	7.17		44.92	3.21	

*, ** and ***; Significant at the 5, 1 and 0.1 % levels, respectively.

Fig. 10. Relative internode lengths of Fujiminori and Fukei 71 grown under 8 different fertilizer conditions.

第2章　ふ系71号の形態形成におよぼす矮性遺伝子の影響

イネにおける節間伸長は，通常の栽培条件下では，栄養生長期後期から生殖生長期にかけて一定の発育段階を経過した後に開始される現象である。また，この節間の伸長機構には様々な遺伝的要因が関与しており，その関与の仕方によって，節間の伸長様式には種々の遺伝的変異が存在することが明らかにされている。武田・高橋（1972）によれば，イネにおける節間伸長の開始される時期は，主稈葉数によって異なり，15葉以下の葉数を示すものでは，栄養生長から生殖生長への転換，すなわち，幼穂形成が節間伸長開始の前提条件となるが，15葉以上になると，節間伸長は幼穂形成と無関係におこるとした。そして，北方型の早生品種が前者に，南方型の晩生品種が後者に属するとした。また，節間長や，節間長比に関しても極めて多様な遺伝的変異

が存在することが明らかにされており，矮性稲は，これらの変異形質の組み合わせによって種々のタイプに分類することが可能である（高橋・武田 1969, Kawai and Narahari 1971）。いっぽう，イネにおける節間の形成および伸長機構に関する研究も今日までに多数の研究者によって報告されている（佐藤 1952，嵐・江口 1954，嵐・和田 1955，Kaufman 1959, 1960，細田・岩崎 1960，八柳・竹内 1960，川原ら 1968，末次 1968）。しかし，これらの報告は，節間の形態形成過程を1～2の正常品種を対象として解剖学的あるいは組織学的な側面から検討したものが多い。矮性に関する遺伝学的研究をはじめとする多くの知見から，イネの節間の形態形成ならびに節間の伸長機構に関しては，多くの遺伝的要因が関与していることを考慮するならば，節間の形成およびその伸長に関する形態形成論的研究の成果に加え，この問題に関して，多くの矮性突然変異系統間での比較検

討を中心とした発育遺伝学的な視点からの研究が必要であると思われる。いっぽう，矮性遺伝子の多くは，節間形質に対する作用と同時に，いくつかの他の形質に対しても多面的に作用をおよぼすことが明らかにされており，遺伝子作用の時期と部位を明らかにすることは，矮性遺伝子の発現機構を探る上で極めて重要である。したがって，矮性遺伝子の一般的な発現機構を明らかにするには，単に節間伸長の場面だけでなく，イネにおける発育過程の様々な場面でおこる器官形成などの形態形成過程にも注目した検討が必要である。前章において，ふ系71号の矮性遺伝子は，特に節間伸長に対して顕著な影響をおよぼし，また，その作用は，生育温度に強く依存していることを明らかにした。さらに，その温度反応の特徴から，この矮性遺伝子の作用は節間伸長期の高温によって最も強く働くことを明らかにした。しかし，栄養生長期の高温処理によっても，節間伸長の抑制が認められるこ

とから，本矮性遺伝子の発現時期に関しては，節間伸長が開始される以前の栄養生長期において，すでに遺伝子発現が行われている可能性の存在することを示した。そこで，本章ではふ系71号の矮性遺伝子の作用機作を明らかにする目的の1つとして，ふ系71号の形態形成過程のいかなる時期，あるいは部位において遺伝的影響が出現し，これがどのような経過をたどって節間伸長の抑制という形質表現に到るかについて，主として細胞組織学的な見地から検討を行った結果について報告する。

第1節　種子形質および胚形質の比較

イネの種子形質に対する矮性遺伝子の作用性に関しては，矮性遺伝子の作用時期および作用部位の問題と関連していくつかの報告がある（中山　1937，上島・岩井　1982）。それによると，矮性稲の中には，大黒稲のように明らかに種子の形態的差異が明瞭に区別されるものの他に，粒型に関しては，正常型とほとんど区別のつかないものまで存在している。また，休眠胚の各器官に対しても，胚形成の段階ですでに矮化の傾向が認められるものとそうでないものとが存在することが知られている。そこで，本実験で対象としているふ系71号に関しても，休眠種子の段階において種子の形態および種子胚の器官形成に対して，矮性遺伝子の作用が認められるか否かについて検討を行う必要があると考え，以下の実験を行った。

材料および方法

ふ系71号およびフジミノリをファイトトロンの高温区（30°C－25°C），および低温区（23°C－18°C）の2種類の温度条件下でポット栽培した。そして，各温度区において出穂開花後40日以上経過した個体を採取し，主稈上の穂における1次枝梗の先端に着生した種子を対象として形質の調査を行った。調査形質は，まず，不稔あるいは稔実の悪い種子は除いて，籾の100粒重，粒長，粒幅，粒厚について測定した。つづいて除穎した玄米を5°Cの蒸留水中に2日以上浸漬して充分吸水させた後，凍結ミクロトームを用いて胚の縦断切片を作製し，サフラニン染色を行った。そして，Fig.11に示した部位について解剖顕微鏡下でその長さを測定した。また，樹脂（JB-4）包埋法による厚さ4～6μmの切片を作製して，ファーストグリーンとヘマトキシレンの二重染色を行った後，これらを用いて胚の各器官

について，細胞組織学的な観察を行った。

a : Embryo length

b : Coleoptile length

c : Coleoptile breadth

Fig. 11. Explanative illustration of measured parts of embryo characters of Fujiminori and Fukei 71.

結果および考察

Table 14に，種子（籾）における形質の測定結果を示した。高温区の100粒重に関しては，ふ系71号とフジミノリの間で有意差が認められ，高温によってふ系71号における種子の登熟がフジミノリより不良となる傾向を示した。しかし，低温区では差異が認められなかったことから，ふ系71号の矮性遺伝子の温度反応と何らかの関連が存在する可能性が示唆された。他の調査形質に関しては，いずれの温度処理区においても有意な差異は全く認められなかった。つぎに，両温度区における胚形質の測定結果と，胚の中央縦断面における茎頂近傍（高温区）の顕微鏡写真を，Table 15およびFig. 12に示した。これらの観察結果から，ふ系71号とフジミノリの間で，休眠胚の各形質に関して顕著な細胞組織学的な差異は全く認められなかった。また，種子の登熟に要する期間は高温区と低温区ではかなりの

差があるにもかかわらず，休眠胚の形状，大きさに関しては，両温度間でほとんど差異が認められないことから，これらの形質は温度に対して比較的安定しているものと考えられた。中山（1937）は，大黒型矮性稲と正常稲の種子胚の形状を比較した結果，全く差異が認められなかったことから，矮性遺伝子は胚形成の過程には顕著な作用をおよぼさないものと考えた。しかし，上島・岩井（1982）は，小丈玉錦と低脚烏仙の各矮性遺伝子を有する同質遺伝子系統群と原品種の間で胚の発育生長過程を詳細に比較検討した結果，これらの矮性系統では，胚の芽生器官に対しても有意な矮化傾向が認められることを明らかにした。本実験では，種子の形成過程に関する詳細な観察は行っていないが，胚における形質発現の最終段階を休眠胚の完成時期と考えるならば，この時期における胚の諸形質に差異が認められないことから，ふ系71号の矮性遺伝子は，胚形成に対してはあまり顕著な作用をお

よぼさないものと考えられた。

Table 14. Comparisons of some kernel characters between Fujiminori and Fukei 71 grown under different temperature conditions.

		Weight / 100 kernels (g)	Kernel length (mm)	Kernel breadth (mm)	Kernel thickness (mm)
30°C - 25°C	Fujiminori	2.34	7.10	3.25	2.19
	Fukei 71	2.16 **	7.22	3.22	2.13
23°C - 18°C	Fujiminori	2.34	7.30	3.25	2.25
	Fukei 71	2.37	7.26	3.29	2.24

** ; Significant at the 1 % level.

Table 15. Comparisons of seed embryo characters between Fujiminori and Fukei 71 grown under different temperature conditions.

		Embryo length (mm)		Coleoptile length (mm)		Coleoptile breadth (mm)	
30°C - 25°C	Fujiminori	2.22		0.84		0.52	
	Fukei 71	2.18	n.s.	0.89	n.s.	0.53	n.s.
23°C - 18°C	Fujiminori	2.16		0.82		0.52	
	Fukei 71	2.21	n.s.	0.83	n.s.	0.55	n.s.

Fig. 12. Longitudinal thin sections (4 μm) of shoot apex in seed embryo of Fujiminori (A) and Fukei 71 (B) grown under high temperature (30°C - 25°C) condition.

第2節　種々の生育段階における器官形成の特徴

本節では，栄養生長期から生殖生長期（節間伸長期）にかけて，種々の発育過程における茎葉器官の形態形成に関する問題を扱った。すなわち，ふ系71号とフジミノリの各発育段階における茎葉の縦・横断切片を用いて，光学顕微鏡による比較観察を行うことにより，ふ系71号における矮性遺伝子の作用性の問題を，細胞，組織のレベルで検討した結果について報告する。とくに，栄養生長期においては，茎頂（Shoot apex）の構造，葉原基（Leaf primodia）の分化と形成過程，さらに，主稈における節間（非伸長節間）の形成過程について，両系統間で比較観察を行った（2-1）。つぎに，生殖生長期については，主として伸長節間の形成過程の問題を中心にして検討を行った（2-2）。そして，最後に，2種類の異なった温度条件下で生育させた両

系統の伸長停止後の各節間について，節間内部の組織形態を数量的に比較することによって矮性遺伝子の作用と温度反応の関係について検討を加えた（２－３）。

材料および方法

ふ系71号およびフジミノリの両系統をガラス室内で5000分の1アールワグナーポットに直播し，幼苗が5葉期に達したころから出穂期に到る全期間を通じて，約5日の間隔で地上部を定期的に採取した。そして主稈のみを用いて，組織の必要な部分を適当な大きさに切り出してF.A.A.（ホルマリン：酢酸：70％アルコール＝1：1：18）で固定した。組織観察用のプレパラートの作製には，固定後の組織をブタノールシリーズで脱水後，パラフィン包埋法，または，JB－4樹脂による樹脂包埋法を用いて厚さ4～8μmの光学顕微鏡用切片を作製した。そして，デラフィールドのヘマトキシレン，あるいはサフラニンとファーストグリーンの二重染色を行って永久標本とした。また，生育途中の幼穂，節間長の測定などに関しては，これらの組織標本を用いることの他に，かなり生長したものに

ついては，解剖顕微鏡，あるいは肉眼による直接観察によって調査した。さらに，これと平行して，屋外の水田においても両系統を栽培し，同様の方法で採取，固定を行った後，JB-4樹脂切片を作製して補助的な組織観察に用いた。つぎに，ファイトトロンの高温区（30℃－25℃）と低温区（23℃－18℃）の2種類の異なった温度環境下で，両系統をポット栽培し，節間伸長が完全に停止した後，主稈の各節間を採取して外部形態ならびに節間内部の組織形態について調査を行った。

結　　果

調査個体の生育経過：本実験で用いたふ系71号とフジミノリの調査個体の生育経過については，これまでの実験と同様，両系統間に顕著な差異は認められなかった。ガラス室ポット栽培のものについては，両系統とも主稈葉数は12葉となり，その出葉間隔は約6日であった。Table 16に各採取時期における調査個体の発育の状態を，葉齢，および，頂端分裂組織（Apical meristem）における葉原基の分化葉数，あるいは，幼穂形成後の穂の発育段階で示した。ふ系71号とフジミノリの両系統とも，ガラス室ポット栽培のものでは8.2葉期（採取No. 5）を境にして頂端分裂組織において幼穂形成が認められ，この時期が栄養生長期から生殖生長期への発育相の転換点と考えられた。また，圃場栽培のものについては，すべての採取時期にわたって解剖学的な調査は行わなかったが，主稈葉数は両系統

とも14葉を示し，また，ガラス室ポット栽培区に比較して生育が若干遅れる傾向を示した。この圃場区についても葉齢から見た両系統における生育の差異は全く認められなかった。

2－1．栄養生長期における頂端分裂組織，葉原基形成，および，非伸長節間の形成過程の比較

ふ系71号とフジミノリの栄養生長期における採取時期別の地上部縦断切片，あるいは，横断切片を用いて，頂端分裂組織の構造，葉原基および節間形成の発育にともなう変化について両系統間で比較観察を行った。まず，頂端分裂組織の構造に関して，ふ系71号とフジミノリにおける中央縦断面の図を採取No.1（8葉原基分化期）のものについてFig.13に示した。これらの縦断図においては，茎頂（Shoot apex）におけるTunica－Corpus層の明瞭な区分と，茎頂基部における細胞分裂によって葉原基が分化する様子が示されている。

イネの茎頂におけるTunica層に関しては，生育が進むにつれて多層構造（1～3層）を示すとされている（清水 1958）が，本実験における観察の範囲（8葉原基分化期以後）では，栄養生長期全般を通じて明瞭な2層のTunica層が観察される場合が多かった。Tunicaおよび Corpusにおける細胞の形態，あるいは，それらを構成する分裂細胞数に関しては，両系統間に有意な差異は認められなかった。また，これと関連して，採取No.1からNo.5（Table 16）までの中央縦断切片を用いて，Fig. 14に示したような茎長の基部長と基部から頂端までの高さについて測定を行い，その結果を平均値を用いてFig. 15に示した。以上の結果より，栄養生長期における茎頂は，発育が進むにしたがい，高さと幅（容積）を増大させ，これを構成する細胞数も増加するという一般的な傾向を示したが，このような組織的変化に対して，ふ系91号とフジミノリの両系統間には顕著な差異は認められなかった。つ

ぎに，茎頂基部における葉原基の分化とその後の発育過程について比較観察を行った。両系統における幼葉の発育経過の状態をFig. 16に中央縦断図で示した。各葉位における葉原基の分化時期，および，分化直後の幼葉の発育過程では，両系統間で組織的な差異は全く認められなかった（Fig. 16－A～E，B～F）。しかし，幼葉における葉耳，葉舌などの組織分化が完了し，幼葉の急速伸長が開始されるころの葉鞘基部において，ふ系71号では，葉鞘内部の空隙形成の進行にともなってその周辺部の柔組織中に，フジミノリ（Fig. 16－G）とは明らかに様相が異なると思われる1～2の濃染をともなう異常分裂細胞が観察された（Fig. 16－H）。これらの細胞は葉鞘の基部についてのみしか観察されなかったが，この部分における異常細胞の発生位置や分布密度（出現頻度）に関しては一定の傾向は認められなかった。しかし，葉位別では，これらの異常細胞の発生は第5葉期以降の葉位におい

て最も顕著であった。それ以下の下位葉については，このような細胞はほとんど観察されなかった。

つぎに，栄養生長期における節間，すなわち，非伸長節間の形成過程について，両系統間で比較観察を行った。いわゆる節間（Internode）は，頂端分裂組織の直下に節横隔壁（Node）が形成されることにより節位が決定されるのにともなって，この節横隔壁とこれより1節位下の節横隔壁の間において部間生長がおこることによって形成されてくる。ただし，この時期には，二次的な節間分裂組織（Intercalary meristem）の分化はまだ認められない。Fig.17に，両系統の栄養生長期における節間の分化直後から生長が完了する時期までの節間の形成過程を中央縦断図で表わした。節間分化の初期においては，上下の節横隔壁に囲まれた茎部における柔組織の細胞分裂は，主に垂層分裂（Anticrinal cell division）によって主軸方向への細胞数を増

大させていくが，この時期には将来の髄腔（lacuna）形成部においても盛んな垂層分裂が認められる（Fig. 17－A，B）。しかし，この時期の節間形成部では，並層分裂（pericrinal cell division）も若干行われるため，後（2－2）に示すような伸長節間の形成過程に比べて縦方向の細胞列における連続性が乱れる傾向にある。さらに，節間形成が進行する過程で，節間周辺部において横走維管束の分化が認められるようになり，この時期には節間中央部における細胞の分裂活性が低下しはじめ，節間の基部から上部に向かって髄腔形成が始まる。そして，節間における細胞分裂が停止し成熟した状態が，Fig. 17－C および D に示したような形態である。このような非伸長節間の特徴は，節間の形成過程で明瞭な節間分裂組織の分化が認められないこと，および，節間の周辺部全体に横走維管束の走行が認められることなどである（川原ら 1968）が，このような特徴を有する節間は，が

ラス室ポット栽培のものについては，両系統とも上位から数えて第5～8節間に認められた。それより下位の節間については，基本的にはこれらの節間と同様な形成過程を示すものと考えられるが，髄腔形成が不完全か，あるいは全く認められない点で異なっていた（Fig. 17－E，F）。以上の観察結果は，ふ系71号とフジミノリの両系統にあてはまり，このような非伸長節間の基本的な形態形成過程で両系統間に顕著な差異は認められなかった。つぎに，ふ系71号とフジミノリについて，第5～7番目の非伸長節間における節間の生長過程を数量的に比較するため，各発育ステージにおける節間長と節間の横径について測定し，それを各節間ごとに図示したものが，Fig. 18である。この図から，両系統における節間の伸長，肥大生長の経過を比較した場合，特に節間長についてふ系71号の値がフジミノリに比べて常に長くなる傾向を示している点が注目された。

2－2. 生殖生長期における伸長節間の形成過程の比較

ふ系71号およびフジミノリの両系統とも，肉眼による観察結果から明らかに伸長節間と認められたのは，ガラス室ポット栽培区で上位4節間，屋外圃場区では上位5節間であった。そこで，これら上位4ないし5節間を観察の対象として，伸長節間の形成過程について比較検討を行った。まず，Fig. 19にガラス室ポット栽培区における採取No. 8の試料について，その中央縦断切片を用いて第3節間基部から上部の茎と幼穂の全体像を示した。この時期には，両系統とも第3節間における節間分裂組織が分裂最盛期の状態にあることを示している。また，上位4～5節間のうち，第3ないし第4節間の中央縦断あるいは横断切片を用いて，伸長節間の分化初期から節間伸長の急速伸長開始期に到るまでのいくつかの段階について，その特徴的な形態をFig. 20に示した。伸長節間における節間分裂組織が

明瞭に分化してくる以前の段階，すなわち，節間分化の初期過程では，上下の節横隔壁に囲まれた部分において，節横隔壁の細胞に比較してかなり大型の柔細胞が盛んに垂層分裂をくり返している状態が観察される（Fig. 20－1）。また，この時期には，若干の並層分裂も柔組織中に認められる。この時期における節間の組織形態は，組織全体の大きさを別にすれば，下位節位における非伸長節間の分化過程（Fig. 19，A，B）と比較しても極めて類似しており，節間分化の初期過程では，伸長節間も非伸長節間も基本的には同一の発生形態をとるものと思われる。また，この時期における節間の細胞分裂の様式や組織形態に関しては，両系統間で有意な差異は認められなかった。しかし，この時期を経過した後の節間の形成過程では，伸長節間と非伸長節間の間で，極めて異なった様相を呈するようになる。すなわち，非伸長節間では，節間における部間生長の過程で，節間周辺部に横走維

管束の分化がおこり，それに続いて柔組織で盛んであった垂層分裂も比較的短時間で停止し，細胞の肥大伸長によってわずかな節間伸長（多くは1～2mm以下）がおこる。いっぽう，伸長節間では，節間の分化に引き続いて新たに節間分裂組織が上下の節横隔壁（永久組織）にはさまれて分化してくる（Fig. 20－2）。そして，伸長節間では，節間分裂組織が分化した後はこの組織において分裂活性が高まるにつれて垂層分裂によって主軸方向への細胞数が増加しはじめるため，節間の容積は急激に増大する。また，この節間分裂組織が正常に機能する場合は，本組織における柔細胞の分裂様式は，ほぼ100％垂層分裂に限られ，主軸方向への細胞伸長もほとんどおこらないため，10～30μmの長さの斉一で偏平な形態を有する柔細胞の縦列がおこる（Fig. 20－4，A，および Fig. 20－5，C）。さらに，このような節間分裂組織から分化した柔細胞は，分裂の活性中心より上部の細胞にお

いて，また，これから遠ざかるほど成熟が早いため，柔細胞の伸長にともなって節間分裂組織の活性中心は相対的に節間基部へ押しやられる形となり，基部から先端に向かって求頂的に細胞長が増大する傾向を示すようになる（Fig. 20－4，A）。また，節間分裂組織の分化直後における分裂活性は，中心部も周辺部も同程度の活性を示しているが，節間の形成が進むにつれて，分裂活性は中心部から周辺部に向かって低下しはじめる傾向を示し，節間中心部における分裂活性は比較的短期間で低下し，細胞分裂を停止するため，周辺部の柔細胞が増殖，伸長する過程で節間中心部の柔組織は崩壊しこの部分に髄腔形成がおこる（Fig. 20－2）。以上のような伸長節間における節間分裂組織分化後の柔組織の形成過程は，フジミノリにおいて観察された結果をもとに述べたものであるが，このような節間の形態形成過程は，川原ら（1968）をはじめとする多くの研究者によって得られている知

見とほぼ一致しており，フジミノリではイネの正常系統における伸長節間の一般的な形成過程と同様な発育経過を示しているものと思われる。ところが，ふ系71号における伸長節間の形成過程をこれと比較すると，以下の点で極めて異なった発育経過を示していることが明らかとなった。すなわち，ふ系71号では，先にも述べたように，伸長節間が分化する初期過程では，フジミノリと比較して組織学的な差異はほとんど認められなかったが（Fig.20－1），これに続く節間分裂組織が形成される時期において，1縦断面あたり，1～数カ所の頻度で柔組織中に細胞周縁部（細胞壁，あるいは細胞間隙）の濃染をともなう不定形細胞が出現するのが観察された（Fig. 20－2，B）。これらのうち，特徴のある異常分裂像を示すいくつかの部位についてFig. 20－3に示した。さらに，この異常分裂細胞の出現する頻度は，節間の発育が進むにつれて増加する傾向を示し，初期においては，濃染される

異常部分は細胞の一部，あるいは近接する数細胞に限られていたものが，これらの細胞が増殖する過程でしだいに団塊状を呈するようになり，柔組織中における異常分裂細胞の占める割合は，節間分裂組織の分裂最盛期においては，周辺部の数層を除くほとんどすべての細胞列を占めるに到った（Fig. 20－4，B）。これらの異常細胞の分裂様式，あるいは，細胞の生長過程について検討を行った結果，濃染をともなう細胞の分裂は，正常な節間分裂組織（フジミノリ）における細胞分裂の様式と異なり，垂層分裂の他に，異常細胞の周辺部においてかなりの高頻度で並層分裂が認められること（Fig. 20－3，A），また，異常分裂細胞が集団化した部分においては，垂層，並層分裂の他に，方向性の無い不規則な分裂面が多数形成されるのが観察された（Fig. 20－5，B）。さらに，正常な節間分裂組織における細胞分裂の活性中心部では，細胞の肥大や伸長はほとんどおこらないため，比較的小

型で斉一な細胞列が観察されるが（Fig. 20－5, A），ふ系71号における節間分裂組織では，周辺部（表皮側）の比較的正常な細胞分裂が認められる細胞列と，それより内側に異常分裂が認められる細胞列がキメラ状に接しており，この異常細胞列においては，極端に肥大伸長した細胞が認められる場合も観察された（Fig. 20－5, B）。そこで，両系統の第4節間における分裂最盛期の節間分裂組織活性中心部縦断面を用いて各々600～700細胞について柔細胞の断面積を測定し，その頻度分布を求めた（Fig. 21）。その結果，フジミノリでは総数686細胞の平均細胞断面積は552 μm^2 で，最大でもこの3倍を越える細胞は観察されなかった。しかし，ふ系71号では総数656細胞の平均細胞断面積は700 μm^2 であったが，フジミノリに比べて極めて大きな分散を示し，最大細胞も5000 μm^2 を越える巨大細胞が観察された。また，これらの柔細胞中に存在する核（Nucleus）および仁（Nucle-

olus）の大きさについても明らかに系統間で差異が存在すると思われたため（Fig. 20－6），1縦断面においてこれらの細胞内器官が観察された柔細胞の中から任意に約30細胞を選んで核と仁の断面積を測定し，その分布状態をFig. 22に示した。その結果，フジミノリでは核の大きさにおいて70 μm²，および仁の大きさにおいて10 μm² を越える細胞は観察されなかったが，ふ系71号では，これより明らかに大きな核および仁を有する細胞が異常分裂細胞において多数観察された。なお，ふ系71号においても正常分裂が認められる部分の柔細胞に関しては，核および仁の大きさもフジミノリと同程度の値であった。また，これらの測定値を用いて核と仁の断面積について相関関係を確かめたところ，両系統とも有意な正の相関が得られた。しかし，核あるいは仁の大きさと柔細胞の大きさの間には一定の傾向は見い出せず，これらの結果から，ふ系71号における核および仁の巨大化と分裂異常との

間に何らかの関係が存在することが推定されたが，細胞の巨大化と核および仁の巨大化との関係については，一定の傾向は明らかにできなかった。つぎに，節間の柔細胞の生長過程における細胞壁，および，離生細胞間隙（Schizogenous intercellular space）の形成の仕方について両系統間で比較を行ったところ（Fig. 23），フジミノリでは細胞壁は薄く，離生細胞間隙の形成も正常におこり，この部分における染色性はほとんど認められないが，ふ系71号の節間柔組織における異常分裂部分では，細胞壁の肥厚化と離生細胞間隙中に濃染をともなう物質（リグニン様物質）が沈着するのが観察された。

つぎに，ガラス室ポット栽培区の調査個体を用いて，第1から第4節間の伸長様式について両系統間で比較を行った。ここでは特に各節間の分化直後から節間長が1～5cm程度に伸長するまでの期間について，節間長と節間の直径について計測を行い，平均値を用

いて両形質の伸長の推移をFig. 24に示した。これより，両系統とも節間が分化した後の節間伸長は，上位節間ほど急速に進む傾向を示していたが，各調査時点での節間長を両系統間で比較すると，特に第3，第4節間においては，生長の初期過程でフジミノリに比べてふ系71号の節間長が有意に長くなる傾向を示した。しかし，発育の途中で両系統間で節間の伸長速度に逆転がおこり，以後フジミノリの節間長がふ系71号に比べて有意に増大し，その差は生育が進むにつれて拡大する傾向を示した。また，節間の直径に関しては，初期においては両系統間で顕著な差異は認められなかったが，生育が進むにつれてフジミノリの直径がふ系71号に比べて明らかに増大する傾向を示した。

2－3．伸長節間の形態形成と生育温度との関係について

ふ系71号およびフジミノリをファイトトロ

ン高温区（30℃－25℃），および低温区（23℃－18℃）でポット栽培し，節間伸長完了後に個体を採取して調査を行った。調査時点での両系統の個体全体の温度反応の状態，および，それらの伸長節間の一部（第2，第3，および第4節間）をFig.25に示した。また，各温度区における節間長，および，節間中央部の直径について主稈を用いて測定し，その結果をTable 17に示した。つぎに，各節間中央部とそれより上部，基部の3部位についてパラフィン包埋法，あるいはJB－4樹脂包埋法によって節間の縦・横断切片を作製し，これを用いてFig.26に示したような節間の壁厚，柔細胞長および幅をはじめとする7形質について測定を行い，その結果を同じくTable 17に平均値で示した。なお，節間を構成する縦列細胞数については，（節間長／平均細胞長）から計算によってもとめた。これらの結果から，高温区におけるふ系71号の節間形質については，フジミノリのそれと比較して明ら

かにいくつかの点で異なった傾向を示していた。すなわち，ふ系71号では，いずれの節間においてもフジミノリに比べて節間長および直径が有意に短縮する傾向を有していたが，壁厚については逆に肥厚化する傾向を示していた。また，各節間の柔細胞に関しては，細胞長の平均値では第1節間を除いて両系統の間に有意な差異は認められなかったが，細胞幅については短縮する傾向を示し，第3節間を除いて平均値間の有意差もフジミノリとの間で5％水準で認められた。さらに節間長と柔細胞の平均細胞長から求めた各節間あたりの縦列細胞数は，ふ系71号が明らかに減少する傾向を示し，逆に横方向の細胞数は明らかに増加する傾向を示した。これらの観察結果から，高温下のふ系71号における節間の短縮化は，これを数量的に見た場合，主軸方向への細胞分裂数の減少に起因し，また，逆に節間壁の肥厚化は，横方向への細胞分裂数の増加によって引き起こされることが明らかとな

った。なお，各節間横断面における大，小維管束数については，両系統間で有意な差異は認められなかった。つぎに，低温区におけるふ系71号の節間形質に関しては，高温区で顕著な差異を示したいずれの形質についても，差異が消失するか，あるいは小さくなる傾向を示し，相対的にフジミノリの節間形質と極めて類似した形態を示すことが明らかとなった。以上のような観察に用いた節間の縦・横断面のうち，第3節間のものについてはFig. 27に示した。

Table 16. Developmental stages on the main shoot of Fujiminori and Fukei 71 at every sampling time.

Sample No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Date (1978)	6.30	7.3	7.8	7.12	7.16	7.21	7.27	7.31	8.2	8.4	8.8	8.11
Leaf-age of main shoot	5.0	5.5	6.5	7.5	8.2	8.5	9.0	10.0	11.3	11.5	12.0	12.0
Developmental phase of shoot apex	A					B			C			
	8	9	10	11	12	I~IV	IV~XI	XII~	5.0~ 10.0	20~ 50	120~ 150	170~

Note. A ; No. of emerged leaf primodium at the shoot apical meristem.

B ; Stages of panicle development, according to Matushima's work (1967).

C ; Panicle length (mm).

50 μm

Fig. 13. Longitudinal thin sections (6 μm) of shoot apical meristem of Fujiminori (A) and Fukei 71 (B) at a vegetative growth stage.

Fig. 14. Explanative illustration of measured parts in the shoot apex of Fujiminori and Fukei 71.

Fig. 15. Basal width and height of shoot apex in Fujiminori and Fukei 71 at some vegetative growth periods.

200 μm

Fig. 16. Growth and development of leaf primodia in Fujiminori (A,C,E,G) and Fukei 71 (B,D,F,H).

Fig. 16. Continued.

Note : C and D , In.7. E and F , In.10.

500 μm

Fig. 17. Development of lower internodes (In.7 and In.10) in Fujiminori (A,C,E) and Fukei 71 (B,D,F).

Fig. 18. Lower internode lengths and widths of Fujiminori and Fukei 71 at some different growth stages.

im : intercalary meristem

Fig. 19. Longitudinal sections of panicle and internodes (In.1 ~ 3) of Fujiminori (left) and Fukei 71 (right) at a reproductive stage.

Fig. 20. Histological and cytological characteristics of parenchyma cell formation by intercalary meristem (im) in the upper internodes (In.3-In.4) of Fujiminori and Fukei 71.

200 μm

Fig. 20-1. The initial development of upper internode (In.4) in Fujiminori (A) and Fukei 71 (B).

A : Fujiminori

B : Fukei 71

500 μm

Fig. 20-2. The differentiation of intercalary meristem (im) and development of some abnormal cell divisions and formations in the parenchyma of 4th internode.

← : Periclinal division

⌐¬ : 50 μm

Fig. 20-3. Longitudinal (A, B and C) and transverse (D) sections of abnormal parenchyma cells in the intercalary meristem of Fukei 71.

Fig. 20-4. Longitudinal sections of 4th internode of Fujiminori (A) and Fukei 71 (B) at the time of rapid culm elongation stage.

Fig. 20-5. Transverse (A, B) and longitudinal (C, D) sections of the parenchyma developing most actively in the 4th internode of Fujiminori (A, C) and Fukei 71 (B, D).

Fig. 20-6. Comparison of nucleus and nucleolus size in the parenchyma cell between Fujiminori (A,B,C) and Fukei 71 (D,E).

Fig. 21. Distributions of parenchyma cell size (μm^2) in the longitudinal section of intercalary meristem in 4th internode of Fujiminori and Fukei 71.

Fig. 22. Distributions of nucleus and nucleolus size (μm^2) in parenchyma cells of Fujiminori and Fukei 71.

← :Schizogenous intercellular space

⌐¬ = 20 μm

Fig. 23. Transverse sections of growing (A, B) and matured (C, D) parenchyma cells of Fujiminori (A, C) and Fukei 71 (B, D).

Fig. 24. Upper internode (In.1 ~ In.4) lengths and widths of Fujiminori and Fukei 71 at some growth stages.

Note. 1. (H) : (30°C - 25°C) (L) : (23°C - 18°C)

2. F : Fujiminori 71 : Fukei 71

3. Each group of internode (In.) in plate C showing In.2 (left), In.3 (center) and In.4 (right).

Fig. 25. Typical examples of mature plants (A), naked culm (B) and some internodes (C) of Fujiminori and Fukei 71 grown under high and low temperature conditions.

Fig. 26. Explanative illustration of measured parts of elongated internodes in Fujiminori and Fukei 71 grown under two different temperature conditions.

Table 17. Comparisons of morphological and histological characters of internodes betweem Fujiminori (F) and Fukei 71 (71) grown under high and low temperature conditions

		High temperature (30°C-25°C)				Low temperature (23°C-18°C)			
		Internode				Internode			
Character	Line	In. 1	In. 2	In. 3	In. 4	In. 1	In. 2	In. 3.	In4
Internode length (cm)	F	38. 3	20. 7	14. 4	9. 4	30. 7	20. 7	14. 4	5. 4
	71	27. 5***	9. 8***	5. 5***	3. 1***	28. 4	16. 0	10. 3	5. 4
Outer diameter (10^{-1} cm)	F	1. 81	3. 28	3. 71	4. 05	1. 62	3. 31	4. 03	4. 60
	71	1. 56*	2. 31***	2. 75**	3. 11***	1. 69	3. 11	3. 93	4. 67
Thickness of culm width (10^{-2} cm)	F	3. 47	3. 85	3. 77	5. 47	3. 52	4. 48	4. 68	6. 81
	71	4. 21	5. 88**	6. 35**	7. 24*	3. 93	4. 71	5. 38*	7. 22
Transverse cell width (μm)	F	31. 5	29. 6	30. 5	33. 4	26. 2	35. 9	32. 8	33. 8
	71	22. 9*	22. 9*	27. 2	26. 7*	28. 6	33. 1	32. 8	30. 8
Longitudinal cell length (μm)	F	84. 1	107. 6	100. 8	108. 7	87. 3	113. 5	94. 5	98. 8
	71	121. 7***	112. 3	86. 0	108. 3	102. 4**	104. 6	98. 1	109. 1
Transverse cell number	F	10. 8	11. 2	12. 4	15. 4	11. 2	11. 2	13. 6	18. 0
	71	15. 2*	21. 4***	20. 3***	20. 3**	11. 2	12. 4	15. 4*	19. 2
Longitudinal cell number	F	4647	1980	1638	1024	3560	1955	1529	682
	71	2525*	1041**	793**	326***	3300	1705	1098***	563
No. of inner vascular bundles	F	9. 6	26. 2	27. 8	27. 6	9. 8	28. 6	27. 4	31. 0
	71	8. 6	25. 6	27. 4	28. 0	9. 8	26. 8	26. 0	29. 8
No. of outer vascular bundles	F	16. 8	23. 4	24. 6	24. 8	16. 0	24. 2	24. 6	25. 2
	71	13. 8	22. 4	24. 8	24. 0	16. 2	23. 0	23. 8	24. 8

*, ** and *** : Significantly different from the original line at the 5, 1 and 0. 1% levels, respectively.

Note. 1. A and E : Fujiminori (30°C - 25°C)
B and F : Fukei 71 (30°C - 25°C)
C and G : Fujiminori (23°C - 18°C)
D and H : Fukei 71 (23°C - 18°C)

2. ⌊⌋ = 100 μm

Fig. 27. Transverse (A - D) and longitudinal (E - H) sections (5 μm) of 3rd internode of Fujiminori and Fukei 71 grown under high and low temperature conditions.

考　　察

植物が発育過程で示す様々な器官形成に対して，矮性遺伝子が細胞・組織のレベルでいかなる影響をもたらすかについては，これまでに多数の植物について報告がある。これらのうち，イネ科植物を対象としたものでは，頂端分裂組織や茎葉の柔組織，あるいは表皮組織に注目した研究が多い。茎頂における頂端分裂組織に対する矮性遺伝子の作用性に関しては，トウモロコシの1変異系統，pigmy-1では，茎頂における細胞分裂が抑制されるために正常型に比べて茎頂が小さくなる傾向のあることが明らかにされている（Im. 1959）が，このような報告例はあまり多くはなく，一般的には矮性遺伝子の多くは頂端分裂組織の分裂活性にはあまり影響はおよぼさないものと考えられている。しかし，節間が分化した後の本組織における細胞分裂，あるいは，細胞の伸長に対する矮性遺伝子の作用例は極

めて多い。これらのうち，矮性化（節間の短縮）の細胞組織学的な原因については，①節間における分裂細胞数が少ないことに起因する場合（Phinney 1940, 1942, Nilson et al. 1957, 上島 1981），②分裂した細胞の伸長が抑制されることに起因する場合（Nilson et al. 1957, Chawdhry and Allan 1966a, b, Takahashi and Hosoi 1974），および，③それらの両方が原因である場合（Hansen 1957）などの報告があり，矮性遺伝子の種類によってその作用の仕方は異なるものと考えられる。

イネにおける矮性遺伝子の作用性に関して，このような細胞組織学的な観点から研究が進められている例は極めて少い（上島 1981）。Takahashi and Hosoi（1974）は，イネのdm型節間比（第2節間非伸長）を示す矮性遺伝子の作用機作に関連して，第2節間の柔組織における細胞数および細胞長について，本組織の分化直後より継続的な測定を行った結果，細胞の分裂数には大きな差異はないが，分化

した細胞の伸長が本矮性遺伝子によって抑制されるために，節間伸長がほとんどおこらないことを明らかにした。また，上島（1981）は，多数の矮性稲およびそれらの原品種を用いて，各節間の柔組織における細胞長と細胞数について調査を行い，正常稲との比較から矮性稲の多くは細胞長よりも細胞の分裂数が抑制されるために短稈化がおこるものとした。そして，節間における細胞分裂の制御に関しては，節間分裂組織（Intercalary meristem）が関係しており，矮性遺伝子の多くは，この分裂組織の分化と形成，および，その分裂活性に対して様々な形で影響をおよぼしているものと推定した。しかし，上述の2つの報告のいずれにおいても，節間分裂組織そのものの形態形成過程についての詳しい観察結果については報告されていないため，個々の矮性遺伝子が本組織の形態形成に対していかなる形で影響をおよぼすのかは明らかにされていない。

矮性遺伝子の細胞・組織レベルでの作用に関して，これまでに明らかにされた以上のような知見を参考にして，本実験から得られた結果を基にしてふ系71号の矮性遺伝子の作用性とその特徴について，以下において検討を進めることにする。まず，茎葉各器官の形成過程から見た本矮性遺伝子の作用部位と作用時期に関して，本章における観察結果から栄養生長期における茎頂，葉原基形成，および，非伸長節間の形成過程に関しては，遺伝的影響は存在しないか，あるいは極めて小さい（細胞・組織のレベルでは表現されない）ことが推定される。しかし，栄養生長期においても，後位葉（5葉期以降）の形成過程においては，とくに，葉耳，葉舌分化以降の葉鞘部における部間生長の過程で，低頻度ではあるが，フジミノリの組織中には認められないような細胞周縁部の濃染をともなう不規則な形態をした異常細胞が出現するのが観察された（Fig. 16, H）。このような異常細胞は，節

間伸長が開始される以前の節位における葉鞘から出現することから，本矮性遺伝子は，第1章の温度処理の実験から推定したように，栄養生長期においてもすでに何らかの遺伝子発現が行われているものと思われる。しかし，柔組織中におけるこのような細胞の出現と，第1章のFig. 3に示したような葉位別葉身長における系統間差，すなわち，ふ系71号の葉身長が後位葉においてフジミノリのそれより有意に短縮する現象との間に明確な対応関係が存在するか否かについては不明である。このような異常分裂，あるいは，細胞の異常生長が原因で細胞の分裂活性を抑制することを介して形態的な差異となって表現されてくることも考えられるが，葉身部の形成過程も含めて詳細な観察を行っていないため，この点に関しては，今後さらに検討を進める必要がある。しかし，本矮性遺伝子の作用に関して，最も顕著な影響が認められたのは，生殖生長期における伸長節間の形成過程において

であった。すなわち，伸長節間の形成過程では，節間分裂組織が明瞭に分化してくるまでの段階は，基本的には非伸長節間の形成過程と類似しており，この時期における細胞組織学的な観察結果からはふ系71号とフジミノリの間には顕著な差異は認められなかった。しかし，節間分裂組織の分化が明瞭に認められるころになると，ふ系71号では，葉鞘の柔組織で認められたのと類似した細胞周縁部の濃染をともなう不規則な形態を有する異常分裂細胞が本組織中に出現してくる。これは，初期においてはその出現頻度は低く，節間の1縦断面あたり1～数カ所であった。また，それらの異常細胞の出現部位，あるいは，それらの位置関係については，節間の外周部ではほとんど観察されないことを除けば，一定の傾向は認められない。葉鞘の柔組織における異常分裂細胞の観察結果からは，このような細胞の出現頻度は極めて低い状態のままで成熟する傾向を示したが，これに対し伸長節間

における柔細胞の異常分裂は，節間分裂組織の分裂活性が高まるにつれてその頻度も増加し，節間分裂組織の分裂最盛期には，周辺部を除くほとんどすべての細胞列で分裂異常が観察されるようになる点で異なっている。このようなふ系71号の節間分裂組織における柔細胞の特徴を，フジミノリのそれとの対比で整理するとTable 18のように要約される。これから，フジミノリをはじめとする正常な節間分裂組織では，細胞の分裂と伸長が本組織内で極めて整然と制御されており，とくに分裂活性中心部の組織においては細胞の伸長量は極くわずかで，細胞長が約30μm程度に達すると，新たに垂層分裂がおこり，主軸方向へ細胞数の増加をくり返すのに対し，ふ系71号における節間分裂組織においては，このような細胞の分裂と伸長に関する制御機構に欠陥があるものと考えられ，その結果，本組織中において方向性のない分裂面が形成されたり，あるいは，一般的には，節間分裂組織の活性

中心より上部（伸長帯）においておこるはずの細胞の肥大伸長が開始されたりすることがおこっているものと考えられる。ふ系71号の節間分裂組織における柔細胞の分裂および伸長様式について，さらに詳細に検討を行うと，このような異常分裂がおこる前兆として，分裂能力を有する柔細胞の細胞壁を含む周縁部において，細胞の伸長生長を阻害するような機構が形成されてくる可能性が考えられる。これは，イマトキシレニによって濃染される物質がこれに関係していると思われることと以外，現段階では全く不明であるが，このような濃染部を中心として隣接する細胞において分裂面が放射状に形成されている像がたびたび観察される（Fig. 20－3, B）。正常な柔細胞の縦断面が極めて斉一な長方形の形態を示すのは，垂層分裂後における各細胞が，Fig. 28, A に模式的に示したように，細胞の縦方向と横方向の伸長が上下，左右で各々等価におこるためと考えられるが，ふ系71号における

濃染部を含む細胞では，この部分の伸長が抑制されることにより，Fig. 28，Bに示したような経過を通じて細胞の形状が不規則になることが考えられる。また，このような異常分裂が組織中の1カ所においておこると，その周辺部の細胞に対しても，とくに分裂面の形成に対してその方向性を変更させるような作用が働く可能性も考えられる。Fig. 20－3，CDは，そのような傾向を最も端的に表現している像である。ここでは，濃染部を中心として，周辺部の細胞にくもの巣状に分裂面が形成されている状態を示している。つぎに，ふ系71号の節間分裂組織中に出現する5000 μm² を越えるような巨大細胞の形成機構に関しては，Fig. 28，Cに示したように，正常な節間の形成過程における髄腔形成部付近で認められるような分裂活性の低下した細胞がそれに隣接する細胞列における細胞数の増加と伸長に影響されて，"受動的"に上下に引き伸ばされることにより大型化する場合とは異なっ

ているものと思われる。このような細胞では，細胞質はほとんど認められず，細胞自体の生理活性は低下しているものと考えられ，また，ある一定の限界（細胞長で100～200 μm）を越えると細胞の崩壊がおこる（川原ら 1968）。しかし，ふ系71号における巨大細胞は，位置的にも髄腔形成部より数列内側の細胞列で形成される場合が多く，また，細胞長が100μmを越える細胞においても，フジミノリに比べて細胞質に富み，核および仁も巨大化する傾向が認められることから，このような大型細胞においても生理活性は極めて高いことが考えられる。したがって，ふ系71号の節間分裂組織における巨大細胞の形成は，周囲の細胞の増加および伸長に影響された結果として生ずるのではなく，むしろ細胞内の生理的要因によって分裂を停止し，積極的に肥大伸長を行っているものと考えられる。

さらに，ふ系71号の温度反応と上述のような異常分裂細胞の出現との関係については，

高温条件下でふ系71号の節間が短縮する場合についてのみ，節間における柔組織の細胞に異常な形状が認められること，および，高温下のふ系71号における節間の主軸方向の細胞数は，同条件下のフジミノリ，あるいは，低温下のふ系71号のそれと比較しても明らかに減少していることなどから，本系統の節間柔組織の形成過程において，量的には，垂層分裂による細胞数の増加が抑制されることによって節間の短縮がおこるものと考えられる。また，高温下のふ系71号で節間の横方向の細胞（列）数が有意に増加するのは，節間分裂組織における柔細胞の増殖過程で並層分裂の頻度がフジミノリに比べて高いという観察結果と一致する。

以上の結果および考察から，ふ系71号の矮性化の原因として，節間分裂組織における正常な機能の喪失が考えられるとともに，本組織での細胞分裂および分裂後の細胞伸長等の制御に関して矮性遺伝子の作用が関与してい

ることが明らかとなった。ふ系71号の節間分裂組織における異常分裂細胞の出現の原因とその形成機構のより詳細な解明については，今後，組織化学的，あるいは，生理生化学的なアプローチが必要であると考えられる。

Table 18. Comparisons of internodal intercalary meristem between Fujiminori and Fukei 71.

	Fujiminori	Fukei 71
1. Mode of cell division	Anticlinal division (about 100 %)	Anticlinal + periclinal or random division
2. Cell elongation	Normally regulated (Cell length range 10 ~ 30 μm)	Irregular elongation (Cell length range 10 ~ 200 μm)
3. Cell form and size	Uniformal size (about 550 μm²)	Uniformal size + abnormal cell form and size (about 550 ~ 5000 μm²)
4. Nucleus and Nucleolus size	Small	Large

A Fujiminori (normal).

B Fukei 71 (abnormal).

C Formation of large cell in the margin of central lacuna.

Fig. 28. Schematic diagrams, illustrating the change of cell size and shape in the deveoping intercalary meristem of Fujiminori and Fukei 71, and the large cell formation in the margin of central lacuna.

第3章　ふ系71号の形質発現におよぼす植物ホルモン（ジベレリン酸）の影響

近年，植物における発育生長と植物ホルモンの関係が注目されるようになり，このような分野において，矮性変異系統が，矮性遺伝子の作用機作の問題とも関連して多く利用されるようになった。矮性発現の生理的機構には様々な原因が存在するものと考えられるが，とくに節間伸長のような軸性生長に関与する要因としては，生活維持にとって不可欠と考えられる基本的な代謝過程の欠陥よりも，植物ホルモンの合成能，あるいは利用形態といったような，分化した組織における細胞の分裂，生長の調節機構における遺伝的欠陥などに由来するものが考えられている（後藤 1978）。事実，トウモロコシをはじめとするいくつかの植物種において，ホルモン代謝に直接関与すると考えられる矮性遺伝子が発見さ

れて以来，植物における矮性発現とホルモン代謝の関係に注目した研究は，矮性の生理的機構を探る上で極めて有用な知見を提出しつつある（Phinney 1956, 1961, Suge and Murakami 1968, Kuraishi 1974, Suge 1975, 1978）。このような，植物ホルモンの代謝過程の欠陥に由来する矮性変異では，外部からホルモンを投与することによって正常型の植物の生長に復帰させることが可能であることが知られている。とくに，ジベレリン（GA）投与は，Brian and Hemming（1955）によって矮性エンドウの茎伸長に有効であることが最初に確かめられて以来，多くの矮性植物において茎葉の伸長回復に効果のあることが確認されている。イネにおいても，いくつかの矮性突然変異系統では，GA処理によって茎葉の伸長回復がおこり，正常型と同じような形態に復帰させ得ることが知られている（新橋ら 1975，村上 1976，蓬原 1976）。しかし，GAに対する反応性には，矮性系統間で

大きな差異が存在することも明らかにされており，このような外部からのホルモン投与に対する反応性の違いは，植物ホルモンの合成とその利用形態における遺伝的な差異を表現したものとして注目される。

前章において，ふ系71号は節間分裂組織の分化にともなって，この組織において柔細胞の分裂異常を引きおこし，その後の節間形成が正常におこなわれないために矮性化がおこることを明らかにした。そこで，このような節間の形成異常と植物ホルモンの関係を調べることによって，本矮性遺伝子の生理的作用機作を探る上で1つの手掛りが得られるものと考え，いくつかの実験を行った。現在までに明らかにされている植物ホルモンについては，ジベレリンの他に，オーキシン，サイトカイニン，アブシジン酸，エチレンの5種類の存在が知られているが，本章では主としてジベレリン（GA_3）を対象として行った実験結果について報告する。

第1節　節間伸長におよぼすジベレリン酸（GA_3）の影響

植物ホルモンの一種であるジベレリン（GA）は，広範な植物においてその存在が確かめられており（村上　1965），茎葉の伸長促進作用をはじめとする様々な生理作用を有することが明らかにされている。また，生体内に存在するGA様物質には，植物の種類によって構造やその存在量に差異のあることが知られており（高橋　1981），イネにおいてもGA_{19}をはじめとする数種のGA様物質の存在が確かめられている（Kurogochi et al. 1978）。現在までに50種以上知られているGA様物質のうち，GA_3は，イネのバカ苗病菌（Gibberella fujikuroi）から最初に抽出，同定されたGAの1つであるが，その後の研究によって多くの植物においても，生体内に同一物質が存在することが明らかにされている。イネではGA_3の存在は明らかではないが，しかし，

外部からGA_3を処理することによって，茎葉の著しい伸長促進作用を示すことや，原体を比較的安価に入手することが可能なこともあって，イネに対するGA反応を調べる目的のために今日までGA_3が広く使用されている。また，GA_3に対する反応性は，イネの系統によって大きく異なっており，反応の仕方によっていくつかのタイプに分類されている。そこで，本節では，通常環境下および温度制御環境下のもとで生育中のふ系71号に対して，いくつかのGA_3処理を行い，その反応性を原品種との間で比較することによって，本系統の矮性遺伝子の作用機作との関連を明らかにすることを目的として実験を行った結果について報告する。

材料および方法

ふ系71号およびフジミノリの浸漬種子を，5000分の1アールワグナーポットに播種し，幼苗が3葉期に達したころ，生育の斉一な4個体を残して処理材料に供した。また，GA_3の各処理実験には1処理区につき3ポット（12個体）を用いた。

ジベレリン（GA_3）処理：GA_3の処理は，微量のTween 20を含む水溶液を葉面散布することにより行った。散布量は，いずれの実験区においても，1回の処理につきポットあたり5mlとし，週2回の間隔で継続的に処理を行った。

実験1．GA_3散布量の増減に対する両系統の反応性（濃度反応）を比較するため，処理濃度を変えることによって全生育期間に投与するGA_3の総量について3水準の処理区を設けた（Table 19）。そして両系統とも第4葉期から出穂開花期までGA_3の継続的処理を実

施した。なお，各処理区とも生育が進むにしたがい処理濃度を高めた。

実験2．つぎに，両系統の生育期間を栄養生長期と生殖生長期に区分し，各期間ごとにGA_3処理を実施して（Table 20），処理期間の違いが両系統の節間伸長におよぼす影響について調査した。

なお，上記2つの実験については，ガラス室内で行い，栽培期間はこの地域における慣行栽培の時期に準じた。

実験3．さらに第1章において明らかにしたふ系71号の節間伸長の温度反応とGA_3の処理効果との関係を探る目的で，ファイトトロンの高温区（昼間30°C－夜間25°C）および低温区（23°C－18°C）で両系統をポット栽培し，GA_3の継続的処理を実施して節間伸長に与える影響を調査した。GA_3の処理方法については，Table 19の低濃度区に準じた。

以上の実験において，各処理個体は出穂開花後に採取し，稈長，穂長，各節間長，穂数，

および主稈葉数などの形質調査を行った。また，GA_3 処理によって新たに誘起された節間を含む各伸長節間について，JB－4樹脂包埋法によって厚さ5μmの切片を作製し，節間を構成する柔組織（Parenchyma）の形態的特徴について顕微鏡観察を行った。

Table 19. Concentrations and amounts of GA_3 applied in each growth period of Fujiminori and Fukei 71 in Experiment 1.

Growth period(Leaf age) / Treatments		4——7	7——9	9——Heading	Total (mg)/plant
Low concentration (LC)	(p. p. m.)	10	20	40	
	(mg)	0. 038	0. 075	0. 450	0. 563
Middle concentration (MC)	(p. p. m.)	20	40	100	
	(mg)	0. 063	0. 125	1. 125	1. 313
High concentration (HC)	(p. p. m.)	40	100	300	
	(mg)	0. 130	0. 275	3. 375	3. 755

Table 20. GA_3 treatments in Experiment 2.

Growth period(Leaf age) / Treatments	Vegetative (6——9)	Reproductive (9—Heading)
V	+	−
R	−	+
V + R	+	+

Note : +, GA_3 treatment.
−, Non treatment.

結　　果

実験1．GA_3 処理は4葉期より開始したが，Fig．29に示したように，いずれの GA_3 濃度の処理区においても草丈の伸長促進効果が認められた。しかし，生育後期の草丈に関して，フジミノリでは各処理間で顕著な濃度反応が認められたのに対して，ふ系71号ではこのような傾向は全く認められなかった。主稈葉数については，無処理区が両系統とも平均13葉であったのに対し，いずれの GA_3 処理区でも平均1葉程度の増加が認められた。いっぽう，出穂期に関しては，処理区と無処理区との間で有意な差異は認められなかった。穂数は，処理区が無処理区に比較して減少する傾向を示した。これら3形質の GA_3 に対する反応性に関しては，ふ系71号とフジミノリの間に顕著な差異は認められなかった。稈長および節間長の測定結果はFig，30に示した。稈長では GA_3 処理によって両系統とも無処理区に比較

して有意な伸長促進が認められた。しかし，無処理区に対する伸長促進率（処理区の稈長－無処理区の稈長／無処理区の稈長×100）では，フジミノリが最大81％（HC区）であるのに対し，ふ系71号では42％（LC区）で明らかにふ系71号が低い値を示した。また，フジミノリでは顕著な濃度反応を示し，処理濃度が高くなるにつれて稈長の伸長促進も増大する傾向を示した。しかし，ふ系71号では，このような傾向は全く認められなかった。伸長節間数については，無処理区が平均5節間であるのに対し，GA_3処理区では，いずれも7～8節間が伸長し，著しい増加傾向を示した。このような伸長節間数の増加傾向に関しては，両系統の間に有意な差異は認められなかった。GA_3処理による稈長の伸長促進については，このような伸長節間数の増加とそれらの伸長による寄与が大きかった。しかし，GA_3によって新たに誘起された下位節間においても，上位節間と同様，フジミノリと比較

して，ふ系71号の節間長が明らかに短縮される傾向を示した（Fig．30）。

実験2．生育時期別のGA_3処理に対する稈長および節間長の反応結果をFig．31に示した。両系統とも，栄養生長期処理（V），全生育期処理（V＋R）区で無処理区に比較して1～2節間の伸長節間数の増加が認められた。しかし，生殖生長期処理（R）区では，伸長節間数の増加は認められなかった。稈長の伸長促進は，（V＋R）区が最も顕著であったが，フジミノリでは（R）区でもかなりの伸長促進効果を認めたのに対し，ふ系71号では，この時期におけるGA_3処理による稈長の伸長促進効果は全く認められなかった。

実験3．ファイトトロンの高温区（30°C－25°C），および低温区（23°C－18°C）におけるGA_3処理に対する稈長および節間長の反応結果をFig．32に示した。高温区では，実験1の結果と同様，無処理区に対するGA_3処理区の稈長の伸長促進率は，フジミノリが61％，

ふ系71号が34％で，明らかにふ系71号のほうが低い値を示した。これに対し，低温区では，GA_3 による稈長の伸長促進率は，フジミノリが79％，ふ系71号が60％の値を示し，ふ系71号は無処理区で長稈化するとともに，GA_3 に対する反応性も高温区に比較して高くなり，相対的に GA_3 に対する反応性がフジミノリのそれに近づく傾向を示した。

節間柔組織の観察：以上の実験において，栄養生長期 GA_3 処理によって新たに誘起された両系統の下位節間（第6～8節間）について，その柔組織（Parenchyma）の顕微鏡観察を行った。Fig. 33に，第6節間中央部縦断面における柔組織の形態を示した。これより，フジミノリでは，GA_3 処理によって新たに誘起された節間においても，通常の生育過程で認められた伸長節間の柔組織と同様，比較的斉一な柔細胞列が観察された（Fig. 33-A）。しかし，ふ系71号では，第2章において明らかにした場合と同様，このような下位節間に

おいても明らかに柔細胞の形態，配列に異常が認められ（Fig. 33－B），GA3によって新たに誘起された伸長節間においても矮性遺伝子の作用が，その節間の形態形成に関与している可能性が示された。このような傾向は，これより下位の節間についても同様に認められた。

Fig. 29. Effect of GA_3 treatments composed of three different concentrations on the growth of plant in Fujiminori and Fukei 71. ($^{z)}$ see Table 19)

I: Standard error of culm length.

Fig. 30. Effect of GA_3 treatment composed of three different concentrations on the elongation of culm internodes in Fujiminori and Fukei 71.

I ; Standard error of culm length.

Fig. 31. Effect of GA_3 treatments in the different growth period on the elongation of culm internodes in Fujiminori and Fukei 71.

C ; Control. T ; GA_3 treatment.

F ; Fujiminori. 71 ; Fukei 71.

I ; Standard error of culm length.

Fig. 32. Effect of GA_3 treatment on the elongation of culm internodes in Fujiminori and Fukei 71 grown under two different temperature conditions.

= 100 μm

Fig. 33. Morphology of parenchyma cells of the 6th internode (In. 6) elongated by GA_3 treatment in Fujiminori (A) and Fukei 71 (B).

考　　察

矮性稲のジベレリン（GA_3）反応については，対象形質および処理方法は異にするが，鎌田・岸本（1960），永松ら（1964），Harada and Vergara（1972），上島（1972），蓬原（1976），Srivastava et al.（1979），松永ら（1981）によって詳細に調べられている。これらの報告から，矮性稲には，GA_3 処理によって完全に正常型と同じ形態に復帰するものから，GA_3 に対してほとんど反応性を示さないものまで様々なタイプが存在することが知られている。本実験で対象としたふ系71号は，草丈の反応（Fig. 29）に見られるように，栄養生長期の葉器官に対する反応性は，原品種と同程度に大きいが，節間形質に対する伸長促進効果は極めて小さいことが明らかとなった。GA_3 処理による節間伸長の誘起効果に関しては，高橋ら（1972）によって，正常品種（ササニシキ）を用いて詳細な検討

がなされている。それによると，栄養生長期のGA_3処理では，n葉期を処理開始期とすると，$n+2$葉節直下の節間から節間伸長の開始がおこるとしている。本実験において，4葉期よりGA_3処理を開始した区においては，両系統とも上位から数えて8番目の節間，すなわち，下位から数えて第7節間から顕著な節間伸長が認められた。これは，高橋らの報告と比較して1節位だけ遅れていることになるが，葉齢の調査方法や，処理濃度および処理条件の違いなどによって多少の変動が認められる（高橋ら 1972）ことを考慮すると，両系統におけるGA_3処理による節間伸長の誘起効果に関しては，高橋らの結果とほぼ一致するものと考えられる。したがって，ふ系71号の矮性遺伝子は，GA_3によるこのような節間伸長の誘起効果に関しては，関与していないものと推定される。しかし，GA_3処理によって新たに誘起された各伸長節間の節間長に関しては，ふ系71号は，フジミノリのそれに

比較して，明らかに短縮されており（Fig. 30），また，それらの節間内部の組織形態も大きく異なっており（Fig. 33），その形態的特徴は通常の伸長節間で認められる柔組織の細胞と極めて類似していた。したがって，ふ系71号の矮性遺伝子は，これらの節間の伸長現象における形質発現に対しては強く関与しているものと思われる。また，GA_3処理と生育温度を組み合わせた実験において，ふ系71号のGA_3処理に対する節間伸長の反応性が，低温下で回復する傾向を示したことから，本矮性遺伝子の作用は，高温下で強く現われ，低温下では抑制されるというこれまでの結果をGA_3に対する反応性の上からも確認されたものと考えられる。以上の実験結果，および考察から，ふ系71号における矮性遺伝子の節間伸長に対する抑制作用は，外部から投与したGA_3によっては変更されないことが明らかとなった。さらに，GA_3あるいは他の要因によって，ふ系71号における節間伸長が栄養生長期であ

っても，一旦，誘起されると，その節間の形成および伸長過程において，本矮性遺伝子が上位節間に対するのと同様に作用することが示唆された。このことは，本矮性遺伝子の作用機作を，作用時期，部位の点から明らかにする上で有用な知見を含んでいるものと考えられる。

第2節　各生育段階の茎葉における内生GA様物質の存在

一般に，植物の茎葉のGAに対する反応性は，生体内におけるGAの生合成，あるいはその利用に関する代謝と密接な関係にあると考えられる。今日までに，トウモロコシをはじめとするいくつかの植物種において，明らかにGAの生合成過程に遺伝的ブロックが働き，活性のあるGAの生産が阻害されることによって矮性化がおこると考えられる突然変異体が発見されている（Phinney 1961, Suge and Murakami 1968）。また，これらの矮性突然変異体に含まれるGA様物質の種類や含量についての同定も進められている。イネにおいても，正常稲やいくつかの矮性系統を用いて内生GA様物質の種類と含量について比較検討がなされている。そして，正常稲と矮性系統の間でのGA含量の比較から，矮性稲には，GA含量が正常品種と変わらな

いもの，正常品種より少いもの，そして，GA様物質が全く検出されないものの3種のタイプが存在することが明らかにされている（村上 1981）。いっぽう，生体内で生産されるGA様物質の種類と含量は，生長発育の過程で大きく変動することも明らかにされている（Kurogochi et al. 1979）。そこで，本節では矮性稲の形質発現とGAの関係について今日までに得られているいくつかの知見を参考にして，ふ系71号の矮性遺伝子の作用機作とGAの関係をさらに詳細に検討することを目的として，ふ系71号の生育過程における茎葉から内生GA様物質の検出を試みた結果について報告する。

材料および方法

ふ系71号およびフジミノリを3.5葉期までガラス室内で育苗し，その後，屋外の小型水田に10cm×10cmの間隔で1個体ずつ移植し，慣行栽培を行った。そして，個体ごとに葉齢を調査しながら各生育時期におけるGA抽出用材料を育成した。GA様物質の抽出および生物検定による同定については，村上（1968），高橋（1969）およびMurakami（1970）の方法を参考に行った。なお，抽出物の分離展開用の薄層としてシリカゲルスポットフィルム（東京化成工業K.K.製S197）を使用し，展開用の溶媒として，イソプロピルエーテル：酢酸（95：5）を用いた。検定植物には，主として短銀坊主を用い，浸漬法（Ogawa 1963，村上 1965）によってアッセイを行ったが，一部にこれと平行して点摘法（村上 1968）も試みた。また，矮稲-Cを用いた生物検定も一部で試み，短銀坊主のそれと比較した。GA

様物質の抽出材料には，すべて主稈のみを使用し，それらの採取時期，採取部位，および1回の抽出に供試した生体重については，Table 21に要約した。また，14葉期（穂ばらみ期）の材料に関しては，地上部を葉身（上位5葉），稈（穂首以下の節間を含む），および穂（穂首より上部）の3部位に分離して抽出を行った。

Table 21. Preparation of plant materials for the extraction of gibberellin-like substances.

Sample number	Sampling time (Leaf age)	Part of extracted plants	Fujiminori		Fukei 71	
			Fresh weight (g)	Number of main shoot	Fresh weight (g)	Number of main shoot
No. 1	4	Shoot	40	370	40	370
No. 2	7	Shoot	100	100	100	100
No. 3	10	Shoot	70	20	65	20
No. 4	11	Shoot	70	12	60	12
No. 5—1	14	Leaf brades	65	20	60	20
No. 5—2	14	Internodes	65	20	60	40
No. 5—3	14	Panicle	60	40	60	40

結　　果

生育時期別に5段階に区分して抽出したGA様物質の生物検定（短銀坊主，浸漬法による）の結果をFig. 34に示した。これより，ふ系71号とフジミノリの両系統のすべての時期における抽出物からGA様物質の生理活性が認められた。4葉期（No. 1）のフジミノリで，Rf中央部に弱い生理活性が認められたほかは，すべての抽出区でRf 0.1～0.2の部位に強い活性が検出された。また，生育が進むにつれてRf 0.4～0.5付近に強い伸長阻害効果も認められた。さらに，これらの抽出物のうち，10葉期（No. 3）と14葉期（No. 5－2）のものについて，短銀坊主および矮稲-Cを用いて点滴法による生物検定を試みた結果をFig. 35に示した。これより，短銀坊主を用いたものについては，Fig. 34の結果と同様，Rf 0.1～0.2の付近に強い生理活性が検出された。また，浸漬法ではRf中央部に認められた伸長阻害効果は，点滴

法では認められなかった。これに対し，矮稲-Cを用いたものについては，いずれのRf値においてもほとんど生理活性が検出されなかった。なお，既知濃度のGA_3処理に対しては，短銀坊主，矮稲-Cのいずれも反応を示しており，矮稲-Cにおいて生理活性が認められなかったのは処理操作の誤りによるものではないと考えられた。

Fig. 34. Histograms showing GA activity of acidic ethyl acetate fraction from Fujiminori and Fukei 71 at various growth stages after thinlayer chromatographic separation. The dwarf rice, Tangin-bozu was surved as the assay plant.

Fig. 35. Comparison of histograms showing GA activity from two kinds of extraction (No.3 and No.5-2) of Fujiminori and Fukei 71 between Tangin-bozu (T) and Waito-C (WC) assay.

考　　察

矮性稲におけるGA含量とGA_3に対する茎葉の反応性との関連で，上島（1972）は，①GA含量が少く，GA_3に対する反応性が高いもの，②GA含量が多くGA_3に対する反応性も高いもの，③GA含量が少く，GA_3に対する反応性も低いものの3種のタイプに矮性稲は分類されるとした。①のタイプに属する矮性稲は，最近，イネにおける耐倒伏性や耐肥性の問題を内生GAの生産性と関連させて育種学的な検討が進められる中で，IR－8をはじめとするインド型の半矮性多収品種に多く見られるもので，多窒素条件下で栽培しても内生GAの生産性が高くならないために徒長がおこらず，耐倒伏性によりすぐれていることで注目されてきている（松永ら 1981）。本実験で対象としているふ系71号は，第1節におけるGA_3に対する反応性と，本節におけるGA様物質の検出の結果から，幼苗期から

栄養生長期にかけては，GA_3 に対する反応性は原品種フジミノリと同様，比較的高い値を示し，また，この時期における内生 GA 様物質の含量もフジミノリと同程度含まれることから，上島の分類による②のタイプに属するものと考えられる。しかし，ふ系71号における矮性遺伝子の作用が顕著に認められる時期（節間伸長期），あるいは部位（節間）を考慮して反応性を問題にするならば，ふ系71号は，上島のいういずれのタイプにも属さず，GA 含量は比較的多いが，GA_3 に対する反応性は低いタイプであると考えられる。ふ系71号およびフジミノリの両系統から検出された GA 様物質の種類と性質に関して，本実験における生物検定の結果から推定することは困難であるが，矮稲-C を用いた生物検定では生理活性がほとんど検出されなかったことから，短銀坊主を用いた生物検定で Rf 0.1 ～ 0.2 付近に検出された強い生理活性を示す GA 様物質の主要なものは，C_{20} に属する GA である可能

性が考えられる（Murakami 1970）。また，正常稲（日本晴）に含まれるGA様物質については，Kurogochi et al.（1979）によって，その主要なものはそれ自体としては生理活性の低いC_{20}に属するGA_{19}であることが明らかにされており，イネでは，GA_{19}から活性型のC_{19}のタイプに属するGA（GA_1）に必要なだけ転換されることによって種々の生理作用を引きおこすものと考えられている。このGA_{19}は，矮稲-Cに対してはほとんど生理活性を示さないことが確認されており，これらの知見からふ系71号とフジミノリに含まれるGA様物質の主要なものもGA_{19}である可能性が考えられる。いずれにしても，本実験の結果より，栄養生長期から生殖生長期のどの時期においてもふ系71号とフジミノリの間では同程度のGA様物質が存在することが確かめられたことから，本矮性遺伝子は，生体内におけるGA合成の代謝系に直接関与している可能性は極めて少いものと推定された。また，本

矮性遺伝子の節間形質に対する伸長抑制作用は，外部より投与したGA_3によっては変更されないことから，本矮性遺伝子は，活性型のGAが生理作用を示す段階で何らかの阻害効果をもっているか，あるいは，GAの生理作用とは全く無関係の代謝系に対して遺伝的ブロックが働いているものと考えられる。

第3節　明・暗条件下における芽生器官の生長に対するGA_3処理の効果

第1節におけるGA_3処理実験において，ふ系71号の節間形質に対する矮性遺伝子の作用は，栄養生長期であっても，GA_3を与えることによって，節間伸長が一旦誘起されるならば，節間の形成およびその伸長過程で抑制効果を示すことを明らかにした。このことは，第1章および第2章の実験結果を合わせて考慮すると，ふ系71号の矮性遺伝子は，生殖生長期における通常の伸長節間が発育する場面になって初めて作動を開始するのではなく，発育過程のかなり広範な時期にわたって常に何らかの遺伝子発現をおこなっている可能性を示しているものと思われる。しかし，通常環境下における発芽および生育の初期過程における地上部形質では，外部形態的，あるいは組織的な側面での顕著な差異は，フジミノ

りとの間ではほとんど発見されなかった。このことは，ふ系71号における矮性遺伝子の発現が，発育の初期においては，その遺伝子産物によって形質発現の変更がおこらないか，あるいは，この時期には実際に遺伝子発現がおこっていないかのいずれかであると思われる。第2章における茎葉の形態形成過程を細胞組織学的に検討した結果から，ふ系71号の遺伝子作用は，とくに部間分裂組織（Intercalary meristem）の生長過程に対して強く影響をおよぼすことが明らかとなった。また，第1章や本章の第1節におけるふ系71号の節間伸長の温度反応の結果は，本矮性遺伝子による形質発現が生育温度との対応関係によっておこることを示している。いっぽう，発芽直後の幼苗における節間形質は，通常の環境下においては伸長現象を示さないが，とくにメソコテルなどの芽生器官は，種子を深播したり，あるいは高温湿潤条件の暗黒下で発芽させると，日本型のイネにおいても伸長

現象を示す場合のあることが多くの研究者によって報告されている（Anayama and Inoue 1969）。また，メソコチルをはじめとする芽生器官の伸長促進に対しては，ジベレリンをはじめとする各種の植物ホルモンの効果も大きいことが知られている（Wada and Takahashi 1968，高橋・佐藤 1972，高橋・和田 1972，菅 1979）。そこで，本節では，ふ系71号の芽生器官の生長過程に注目して，それらの伸長現象におよぼす GA_3 処理の効果を原品種の反応と比較することによって，この時期における本矮性遺伝子の作用性の有無について検討を行った結果について報告する。

材料および方法

ふ系71号およびフジミノリの完熟種子を塩水選（$d=1.30$）した後，70％アルコールで3分間前処理を行い，つぎに10％アニチホルミン溶液で20分間殺菌した。そして，バーミキュライトを入れた深さ10cmの小型バットに，両系統の種子を交互に1列ずつ約1cmの間隔で播種し，種子上1cmの高さまで同様のバーミキュライトで被覆した。つぎに，1，5および10ppmの各濃度のGA_3溶液と，対照区として蒸留水を用いて各バットの培地が完全に浸潤する程度に溶液を加えた。以上のような方法で調整した両系統を，各処理区につき2反復で，30℃，3500Luxの照明下と，同一温度の暗黒条件下で育苗した。そして，このような条件下で14日間生育させた後，伸長した芽生器官の形質調査を行いGA_3に対する反応性を両系統間で比較した。

結果および考察

本実験における調査時点での生育段階は，明・暗いずれの条件下においても，第3葉が抽出した状態を示しており，この傾向に関しては，両系統間に差異は認められなかった。Fig. 36に，各条件下における両系統の芽生器官の測定結果を示した。まず草丈の伸長反応（Fig. 36－A）に関しては，明条件下では両系統ともGA_3処理によって顕著な濃度反応を示したが，暗条件下ではGA_3の処理効果は相対的にふさかった。また，両条件下のGA_3に対する反応性に関して，本形質ではふ系71号とフジミノリの間に有意な差異は認められなかった。つぎに，これを葉形質（子葉鞘長，第1不完全葉長，第2葉鞘および第2葉身長）と節間形質（メソコチル長および第2節間長）に区分して各形質のGA_3に対する反応を比較した（Fig. 36－B～G）。これより，葉形質に関しては，明・暗両条件下における各器

官の伸長性や，GA_3処理に対する反応性について，両系統間で顕著な差異あるいは一定の傾向は認められなかったが，メソコテル長と第2節間長（ここでいう第2節間とは，第1不完全葉節と第2葉節の間の節間をさしている）の伸長性に関しては，両系統間で極めて顕著な差異の存在することが認められた。すなわち，ふ系71号とフジミノリの両系統とも，明条件下では無処理区およびGA_3処理区のいずれにおいてもメソコテルおよび第2節間の伸長は認められなかったが，暗条件下においては，メソコテルではGA_3処理区が，第2節間では無処理区とGA_3処理区において顕著な伸長現象が認められ，しかも，同一処理条件下の両形質の伸長量では，ふ系71号がフジミノリに比べて常に30%～50%程度短くなる傾向を示していた。これは，これまでの実験結果と同様，ふ系71号における節間形質の伸長現象に関して，このような特殊な環境条件下においても，本矮性遺伝子が何らかの抑制作

用をおよぼしていることを示唆しているものと考えられる。イネをはじめとする禾本科植物のメソコチルに関しては，系統発生的に見てこれを茎形質と見るか否かについては，諸説の存在するところであるが（粉川・田村 1976），本実験における GA_3 処理に対する反応を両系統間で比較した結果からは，節間形質と同様，メソコチルにおいても GA_3 あるいは他の要因によって伸長が一旦誘起されれば，ふ系71号の矮性遺伝子の作用がおよぶものと考えられる。また，第2節間については，本実験結果から暗条件を設定するだけで比較的容易に伸長が開始される形質であることが明らかとなったが，このような現象は他にも報告が認められることから（高橋・輪田 1972），イネにおける一般的な現象であると考えられる。また，このような暗黒条件下で生育期間をさらに延長させれば，これより1節上位の第3節間でも伸長が開始されることを認めているが，いっぽう，第1節間，すなわち子葉

鞘節と第1不完全葉節との間の節間については，伸長を認めたという報告は極めて少い。本実験においても，第1節間が伸長した個体は1個体も出現しなかった。しかし，いくつかの突然変異系統を用いた実験でこの第1節間が暗黒条件下で比較的容易に伸長することを認めているので（著者，未発表），少くとも，このような暗黒条件下における各節間の伸長性に関しては，第1節間も含めて系統，品種によって遺伝子作用に差異が存在することが考えられる。ふ系71号のメソコテルと第2節間の伸長に認められたこのような相対的な抑制効果が，通常の栽培条件下で示す節間の伸長抑制効果と同一の機構によるものか否かについては，今後これらの器官の形成過程における組織学的な観察も含めてさらに詳細な実験により明らかにしていく必要がある。以上の実験結果および考察から，ふ系71号の矮性遺伝子は発芽直後の芽生器官の発育に対しても作用性を示すことが可能であることが

明らかとなった。

Fig. 36. Effects of GA_3 treatment on the organ elongation of Fujiminori and Fukei 71 seedlings under light (3500 lux) or dark condition.

総合考察

イネにおける矮性突然変異系統，ふ系71号の有する矮性遺伝子の形質発現の問題を，(1)形質発現におよぼす環境の影響．(2)形質発現の形態形成的側面．(3)形質発現とジベレリン（GA_3）の関係の3つの側面から検討を行った結果，本矮性遺伝子の作用性は，これまでの多数の高等植物における矮性に関する報告例とは極めて異なった特徴を有することが明らかとなった。まず，(1)の環境反応の問題に関しては，ふ系71号の節間形質に対する遺伝子作用は，生育温度に大きく依存しており，高温条件下では節間伸長が強く抑制されるが，低温条件下では相対的に遺伝子作用が抑えられて原品種フジミノリの生育パターンに近づくという，定方向の環境変異を示す点である。矮性稲の節間伸長と温度の関係について，厳密な検討がなされている報告は極めて少いが，高温条件によって節間伸長の回復がおこり，

正常型の生育に近づくとされる例は，福家（1930），木下・高牟礼（1983）等の報告に見られる。また，イネにおいて特殊な節間長比を示すdm遺伝子も，高温によって発現が抑えられ，正常な節間伸長を開始することが明らかにされている（高橋 1974，Takahashi and Hosoi 1974）。これらのイネの温度反応に関する報告と比較しても，ふ系71号の温度反応は全く逆の現象を示しており，本矮性遺伝子の作用が極めて特異的であることが推定される。さらに，他の植物において遺伝子発現が生育温度の影響をうける例として，コムギの雑種矮性（grass-clump dwarf）におけるCanvin and Yao（1967）の報告や，矮性形質とは異なるが，オオムギにおけるYagil and Stebbins（1969）の三叉芒遺伝子の形質発現などの報告がある。また，これらのうち，grass-clump dwarf（Mahon and Canvin 1971a，1971b，1971c，Canvin and Mcvetty 1976）や，三叉芒（Stebbins and Yagil 1966，1969）

などについては，これらの遺伝子発現に起因する組織，細胞および生理，代謝レベルでの変動についてかなり詳細に調べられている。しかし，いずれの場合においても，生育温度によっていかにして遺伝子発現が調節されてるのか，あるいは，温度変化に感応する最初のレセプターが何であるか等については明らかにされていない。高等植物におけるこのような外部環境因子（温度）による遺伝子発現の制御機構が，広範な種類の植物において，あるいは，形態形成の様々な場面で存在していることは，極めて興味のある問題と考えられるが，これらの現象については現在のところ不明な点が多い。つぎに，(2)の形質発現と形態形成の問題に関しては，ふ系71号の伸長節間の形成過程を詳細に検討した結果，本系統の節間伸長の特異性が，上島（1982）が指摘したような，矮性稲の短稈化の原因として単に節間分裂組織の分裂活性の量的な抑制によるものだけではなく，本分裂組織の形態形

成そのものの異常に起因するという点で，極めて特徴的であると考えられる。しかし，多くの矮性稲を対象とした節間分裂組織に関する詳細な細胞組織学的研究が極めて少いため，このような例が他の矮性稲においても存在するのか，あるいは，他の矮性遺伝子の作用との比較で検討を進めることは困難である。正常なイネにおける伸長節間の形成過程で，節間分裂組織における細胞の分裂と生長が整然と制御されていることは本実験で指摘するまでもなく，これまでにイネをはじめとする多くの未本科植物を対象とした研究で明らかにされているが，このような制御機構に関して遺伝学的なアプローチが極めて重要であるにもかかわらず，現在までのところほとんどなされていない。ふ素刈号で観察された節間分裂組織における細胞分裂および伸長に見られた特異的な現象は，今後，この問題を実験的に解明していくうえで有効に役立つものと考えられる。つぎに，(3)の形質発現におよぼす

GA_3 の影響を検討した結果からは，多くの矮性稲で得られているような GA_3 による伸長節間における伸長回復現象は基本的には認められない点である。これは，ふ系71号の節間伸長に対する矮性遺伝子の形質発現が GA_3 によって変更されないことを示している。また，栄養生長期における GA_3 処理によって，ふ系71号の非伸長節間が伸長を開始する現象は，原品種フジミノリと同様に認められることから，本矮性遺伝子は初期における節間伸長の誘起作用には関与していないものと考えられる。しかし，GA_3 処理によって，一旦非伸長節間が伸長節間に転換されると，その後における節間の形成および伸長現象に対しては，通常の伸長節間で見られたのと同様な節間伸長の抑制および細胞の形態異常が認められた。これは，第2章における節間分裂組織の形成過程の観察結果，すなわち，本組織の形成の初期過程では細胞の分裂異常は全く認められないが，発育が進み，分裂活性が高まるにつ

れて異常分裂細胞の出現頻度が急増してくるという観察結果とうまく対応している。以上のような結果から，本矮性遺伝子の作用は，節間形質に対するdm遺伝子のように，発現時期，あるいは部位がイネの発育過程で厳密に制御されているのではなく，栄養生長期であっても，節間伸長を誘起させる条件さえ与えられれば，その後の節間における形質発現に対して常に影響をおよぼすことが可能であることを示しているものと考えられる。また，発芽直後の幼苗における暗黒下の節間伸長や，メソコテルのGA_3に対する伸長反応の結果（第3章，第3節）も，これを示唆しているものと思われる。このように，ふ系71号の矮性遺伝子が環境条件によってその器官形成に対する形質発現の作用力を大きく異にすることは，今後この遺伝子の作用機構を，生理，生化学的なレベルで解明していく上で特に注意を要する点であるが，逆に，特定の環境条件を与えることによって，この遺伝子の発現が

イネの生活環における節間伸長期という，極限られた時期だけでなく，発芽初期における幼苗においても検出されることが可能であるならば，より効率的に作用機作の解明を進めることができるものと考えられる。

つぎに，ふ系71号の矮性遺伝子の遺伝関係，および，他の遺伝子との相互作用の問題に関しては，Futsuhara（1968）によって原品種フジミノリ，および，これに由来する短稈品種レイメイとの間で対立関係が調べられて以来，この矮性遺伝子の遺伝様式についてはわずかの報告（蓬原・北野 1977，北野・蓬原 1981）があるのみで，現段階では，他の遺伝子との連鎖関係の存在，あるいは，座上染色体の位置については全く不明である。また，今日までに発見された多数のイネ矮性遺伝子のうち，我が国で原品種との対立関係などが確認されている41種の矮性遺伝子について，イネ遺伝子小委員会（1983）によって整理が進められているが，このうち，ふ系71号の矮

性遺伝子も含めて11種の遺伝子については，染色体上の座位が未決定の状態である。今後，これらの遺伝子とともに，本矮性遺伝子の染色体上の座位を明らかにする仕事を進めると同時に，個々の矮性遺伝子の作用機作との関連を明らかにすることによって，イネにおける矮性現象一般に対する本矮性遺伝子の機能と役割について検討を進める必要があると考えられる。

摘　　要

イネにおける矮性突然変異系統，ふ系71号の形質発現の特徴を，原品種フジミノリのそれと比較することによって明らかにし，矮性遺伝子の節間形質に対する作用機作を解明するための基礎的な知見を得ることを目的として実験を行った。得られた主な結果はつぎの通りである。

(1)．ふ系71号の節間伸長に見られる地域変動性，あるいは，環境変異の主な原因として，ファイトトロンを用いた実験を行った結果，生育温度が大きく関与していることが明らかとなった。そして，ふ系71号の節間伸長は，高温条件下で伸長が著しく抑制され，また，低温下では相対的に原品種フジミノリの生長に近づく傾向を示した。

(2)．このような節間伸長の温度反応と，温度の感応時期の関係を明らかにするため，両系統を，栄養生長期，生殖生長前期，および

生殖生長後期（節間伸長期）に区分して異なった温度処理を行った結果，ふ系71号の節間伸長の抑制には，節間伸長期の高温処理が最も顕著に影響をおよぼすことが明らかとなった。しかし，栄養生長期の高温も有効に節間伸長の抑制作用を示すことから，本矮性遺伝子は，栄養生長期においてすでに何らかの発現が行われているものと推定された。

(3). ふ系71号の矮性遺伝子の作用機作の問題を細胞組織学的に検討を行ったところ，通常の栽培環境下におけるふ系71号では，栄養生長期から生殖生長期の器官形成過程において，茎頂（Shoot apex）の構造，頂端分裂組織における葉原基の発生および生長の初期過程と，非伸長節間の形成過程については，原品種フジミノリとの間に顕著な差異は認められなかったが，とくに5葉期以降の葉鞘の形成後期と伸長節間の形成過程における柔組織の細胞に極めて特異的な異常形態が観察された。

(4). とくに，伸長節間における節間分裂組織（Internodal intercalary meristem）による柔細胞の増殖，伸長過程を両系統間で詳細に比較検討した結果，フジミノリでは，本組織における細胞の分裂様式はほぼ100％垂層分裂に限られ，また，分裂活性中心部では細胞の伸長生長はわずかで，節間中に分裂帯（基部）と伸長帯（上部）の機能分化が極めて整然と存在するのに対し，ふ系71号では，細胞の分裂面の形成異常と細胞の異常生長が本組織の分裂活性中心部において認められた。このことから，ふ系71号の伸長節間の短縮は，この節間分裂組織における細胞分裂と伸長の遺伝的制御機構に欠陥が生じているためにおこるものと推定された。

(5). ふ系71号の節間伸長と植物ホルモンの関係を探る目的の1つとして，ジベレリン（GA）に注目して検討を行った。ふ系71号における内生GA様物質の含量は，生育過程全般を通じてフジミノリとの間に有意な差異は認

められなかった。このことから，ふ系71号では，他のいくつかの矮性系統で知られているようなGAの生合成系に遺伝的欠陥が生じているものとは異なっていることが明らかとなった。しかし，GA_3を外部から投与することによって，節間伸長に対する反応性をフジミノリとの間で比較したところ，フジミノリではGA_3に対する反応性が極めて高いのに対して，ふ系71号ではGA_3処理によって伸長節間の伸長回復はほとんどおこらなかった。また，栄養生長期におけるGA_3処理によって，非伸長節間の節間伸長誘起効果はフジミノリと同様にふ系71号でも認められるが，しかし，GA_3によって新たに誘起された節間についても，明らかにふ系71号の伸長が抑制される傾向にあった。また，これらの節間の内部形態も伸長節間のそれと同様の特徴を有することから，ふ系71号の節間に対する遺伝子作用は，GA_3によって変更されないことが明らかになると同時に，一旦節間伸長が誘起されれば栄養生

長期においても遺伝子作用が認められることが示された。

(6). 芽生器官の生長過程についてもふ系71号の矮性遺伝子の作用が認められるか否かについて検討を行ったところ，暗黒条件下のメリコチルや節間の伸長過程，および GA_3 処理によるそれらの伸長促進効果についてもフジミノリとの間に有意な差異が認められ，明らかに伸長の抑制効果が示された。このことから，本矮性遺伝子は，発芽直後においてもすでに発現しているか，あるいはそれが可能であるものと推定された。

以上の結果から，ふ系71号の有する矮性遺伝子は，イネの生活環におけるかなり広範な時期において常に発現しているか，あるいは，作動が可能であることが明らかになった。また，本矮性遺伝子，あるいは遺伝子産物の作用性は生育温度に大きく依存し，相対的に高温条件下で作用が強化され，低温下ではその作用性はほとんど消失すること，および，高

温下あるいは通常栽培環境下での茎葉器官に対する作用は，部位および発育ステージによって異なり，中でも，節間分裂組織などの部間生長に関与する組織に対してその作用が強く表現されることが明らかとなった。

引用文献

1) Abbe, E. C. and B. O. Phinney 1940. The effect of the gene d_1 on the developmental pattern and cellular constitution of the stem in maize. Amer. J. Bot. 27, 1s.

2) ———— and ———— 1942. The action of the gene d_1 in the ontogeny of the stem in maize. Genetics 27, 129.

3) Anayama, T. and J. Inoue 1969. Effect of high temperature-treatment of seed on mesocotyl elongation in Japonica rice. Proc. Crop Sci. Japan 38, 168 - 171.

4) 嵐嘉一・江口宏 1954. 水稲の稈の発育経過及び健全・秋落型水稲間の稈内貯蔵澱粉消長の比較 日作紀 23, 169 - 173

5) ————・新田英雄 1955 水稲及び禾本科植物に於ける通気系としての稈の崩潰間隙に関する研究 日作紀 24, 78 - 81

6) Brian, P. W. and H. G. Hemming 1955. The effect of gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. Physiol. Plantrum 8, 669 - 681.

7) Canvin, D. T. and L. E. Evans 1963. Note on a method of inducing seed production in dwarf wheat plants. Can. J. Plant Sci. 43, 419 - 421.

8) ———— and Y. Yao 1967. Effect of temperature on the growth of wheat. I. Marquillo, Kenya Farmer, and two dwarf progeny. Can. J. Bot. 45, 757 - 772.

9) ———— and P. B. E. Mcvety 1976. Hybrid grass-clump dwarfness in wheat. Physiology and genetics. Euphytica 25, 471 - 483.

10) Chowdhry, A. R. and R. E. Allan 1969a. Culm length and differential development of three foliar leaves of near-isogenic wheat lines. Crop Sci. 6, 28 - 31.

11) ———— and ———— 1969b. Culm length and differential development of the coleoptile, root, and subcrown internode of near-isogenic wheat lines. Crop Sci. 6, 49 - 51.

12) Cook, O. F. 1915. Brachysm, a hereditary deformity of cotton and other plants. J. Agr. Res. 3, 387 - 399.

13) Cotton, T. D. and C. Loan 1955. The relation between temperature and the expression of the gene pigmy-1 in the growth of the primary root of seedling maize. Proc. Minn. Acad. Sci. 23, 61 - 63.

14) 蓬原雄三・鳥山国士・角田公正 1967. 放射線による水稲新品種レイメイの育成 育雑 17, 13－18.

15) Futsuhara, Y. 1968. Breeding of a new variety Reimei by gamma-ray irradiation. Gamma Field Symp. 7, 87 - 109.

16) 蓬原雄三 1969. レイメイの育成 遺伝 23, 44－48.

17) ―――― 1976. 水稲における矮性遺伝子の発現様式およびそれに及ぼすジベレリンの影響. 矮性遺伝子の遺伝育種学的研究(昭和48-50年度文部省科学研究総合研究A) 61－74

18) ―――― ・北野英巳 1977 水稲の短稈突然変異に関する育種学的研究 IV. 稈長のダイアレル分析 育雑 27, 別冊2, 24－25.

19) 福家豊 1930. 水稲稈長に関する一相対形質の生態的変異 吉川教授在職25年記念「生物学論集」

20) Gorter, C. J. 1961. Dwarfism of peas and the action of gibberellic acid. Physiol. Plantrum 14, 332 - 343.

21) 後藤伸治 1978. 植物における遺伝的矮性の発現機構－その生理的側面－ 生物科学 30, 135－142.

22) Gottschalk, W. and G. Wolff 1983. The alteration of the shoot system by means of mutations. in Monographs on theoretical and applied genetics 7, Induced mutations in plant breeding. Springer-Verlag Berlin Heidelberg Newyork. 46 - 47.

23) Gustafsson, A. and I. Dormling 1972. Dominance and overdominance in phytotron analysis of monohybrid barley. Hereditas 70, 185 - 216.

24) Hansen, A. 1957. The expression of the gene dwarf-1 during the development of the seedling shoot in maize. Amer. J. Bot. 44, 381 - 390.

25) Harada, J. and B. S. Vergara 1972. Growth pattern of tall and short lines of rice and their response to gibberellin. Ann. Bot. 36, 571 - 577.

26) 細田友雄・岩崎文雄 1960. 水稲の幼穂形成と節間伸長との関係および稲麦の形成過程上の差異 日作紀 29, 15－17

27) 細井徳夫 1981. 気象要因による水稲生育の変動性に関する研究 V. 日本の主要水稲品種の感温性, 感光性, 基本栄養生長性と出穂日数の制御要因の地域的特徴 育雑 31, 239－250.

28) Hu, C. H., W. T. Chang, T. S. Weng and H. W. Li 1960. The utilization of X-ray radiation for rice improvement. Bot. Bull. Acad. Sinica 1, 109 - 116.

29) ———— 1973. Evaluation of breeding semidwarf rice by induced mutation and hybridization. Euphytica 22, 562 - 574.

30) Im, H. B. 1959. The rate of leaf initiation in pigmy-1, a mutant of maize, and concominant changes in shoot apex size. Seoul Univ. J., Biol. and Agr. Ser. 9, 93 - 107.

31) イネ遺伝子記号小委員会 1983. イネ遺伝子記号の標準化 I. 育雑 33, 346 - 350.

32) 鎌田慶子・岸本修 1960. ジベレリンが矮性型水稲の稈長に及ぼす影響について. 育雑 10, 204.

33) 上島脩志 1972 イネ矮性遺伝子の発現機構に関する考察. I ジベレリン酸に対する反応と体内ジベレリン様物質の存在について. 神大農研報 10, 177 - 182.

34) ———— 1981. イネの矮性遺伝子の発現機構に関する考察. II 節間柔組織の細胞分裂と細胞伸長に及ぼす矮性遺伝子の作用 育雑 31, 302 - 315

35) ————・岩井正志 1982 イネ種子胚の生長に及ぼす矮性遺伝子の効果 育雑 32, 別冊2. 254 - 255.

36) Kaufman, P. B. 1959. Development of the shoot of Oryza sativa L. III. Early stages in histogenesis of the adventitious root. Phytomoph. 9, 382 - 404.

37) ———— 1960. Quantitative studies on stem development in rice (Oryza sativa L.). Indian J. Agr. Sci. 30, 233 - 249.

38) 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.

39) Kawai, T. and P. Narahari 1971. Pattern of reduction of internode lengths and change of some other characters in short-culm mutants in rice. Indian J. Genet. Plant Breed. 31, 421 - 441.

40) 河野昭一 1974. 植物の変異性とその特性. 植物の進化生物学II 種の分化と適応. 三省堂, 東京. 147 - 200.

41) Kinoshita, T. and N. Shinbashi 1982. Inheritance of dwarf genes and their character expression in the isogenic background. Japan. J. Breed. 32, 219 - 231.

42) 木下俊郎・高申礼逸朗 1983. イネの少分げつ変異体の遺伝と温度反応 育雑 33, 別冊2, 248 - 249.

43) 北野英己・蓬原雄三 1981. 水稲の短稈突然変異に関する育種学的研究 X. 秋晴密穂突然変異系統 x ふ系71号の雑種系統における形質発現 育雑 31, 別冊1, 123 - 124.

44) 粉川 昭平・田村 道夫 1976 植物の系統と進化 日本放送出版会, 東京.

45) Kuraishi, S. 1974. Biogenesis of auxin in the coleoptile of a semi-brachytic barley, uzu. P. C. P. 15, 295 - 306.

46) Kurogochi, S., N. Murofushi, Y. Ota and N. Takahashi 1978. Gibberellins and inhibitors in the rice plant. Agr. Biol. Chem. 42, 207 - 208.

47) ———, ———, ——— and ——— 1979. Identification of gibberellins in the rice plant and quantitative changes of gibberellin A_{19} throughout its life cycle. Planta 146, 185 - 191.

48) Mahon, J. D. and D. T. Canvin 1972a. Low temperature effects on growth and physiology specific to a "grass-clump" dwarf wheat hybrid. Can. J. Bot. 50, 253 - 261.

49) ——— and ——— 1972b. Low temperature induced metabolic changes in the shoot meristematic region of Marquillo x Kenya Farmer wheat dwarf 1 plants. Can. J. Bot. 50, 285 - 293.

50) ——— and ——— 1972c. Cytological and histological changes induced by cold temperature in the young shoots of Marquillo x Kenya Farmer dwarf 1. Can. J. Bot. 50, 403 - 408.

51) 松永和久・丸山清明・池橋 宏 1981. イネ半矮性品種のジベレリン反応. 育雑 31, 別冊 1, 140 - 141.

52) Morishima, H. and H. Oka 1968. Analysis of genetic variations in plant type of rice. III. Variations in general size and allometric pattern among mutant lines. Japan J. Genetics 43, 181 - 189.

53) 村上 浩 1965. 植物界におけるジベレリンの分布 植物生理 4, 189 - 204.

54) ——— 1968. ジベレリンの新しいイネ幼苗テスト"点摘法"およびそのイネ, アサガオ抽出物への適用 植雑 81, 33 - 43.

55) Murakami, Y. 1970. New rice seedling test for gibberellins-Microdrop method. JARQ 5, 5 - 9.

56) 村上 浩 1976. イネの矮性突然変異体(dw)とジベレリンとの関係 日本植物生理学会 1976年度年会および第17回シンポジウム講演要旨集 146.

57) ——— 1981. ジベレリンの生理作用. 田村三郎・加藤弁三郎編, 奇蹟の植物ホルモン－ジベレリンの科学と応用－. 研成社, 東京, 141 - 173.

58) 永松土巳・大村武・続 泉治 1964. 矮性稲に対するジベレリンの影響 育雑 14, 別冊1, 199-200.

59) Nagao, S. 1951. Genetic analysis and linkage relationship of characters in rice. Advances in Genet. 4, 181 - 212.

60) ——— and M. Takahashi 1963. Trial construction of twelve linkage growps in Japanese rice. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 53, 72 - 130.

61) 中山 包 1937. 矮性ゲンに依る水稲器官の成長抑制に就て(予報). 遺雑 13, 196 - 199.

62) ——— 1948. 矮性. 生物学文庫7, 稲の突然変異 力書房, 東京, 35 - 50.

63) Nilson, E. B., V. A. Johnson and C. O. Gardner 1957. Parenchyma and epidermal cell length in relation to plant height and culm internode length in winter wheat. Bot. Gaz. 119, 38 - 43.

64) Ogawa, Y. 1963. Studies on the conditions for gibberellin assay using rice seedling. Plant and Cell Physiol. 4, 227 - 237.

65) Parnell, F. R., Ayyanger, G. N. R., Ramiah, K. and C. R. S. Ayyanger 1922. The inheritance of characters in rice II. Dept. Agr. Ind. Mem. Bot. Ser. 11, 185 - 208.

66) Pelton, J. S. 1964. Genetic and morphogenetic studies of angiosperm single-gene dwarfs. Bot. Rev. 30, 479 - 512.

67) Phinney, B. O. 1956. Growth response of single-gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 42, 185 - 189.

68) ——— 1961. Dwarfing genes in Zea mays and their relation to the gibberellins. in Plant Growth Regulation, R. E. Klein, (ed.) Iowa State Univ. Press, 489 - 501.

69) Pollok, B. M. 1962. Temperature control of physiological dwarfing in peach seedlings. Plant Physiol. 37, 190 - 197.

70) Rutger, J. N., M. L. Peterson, C. H. Hu and W. F. Lehman 1976. Induction of useful short stature and early maturing mutants in two Japonica rice cultivars. Crop Sci. 16, 631 - 635.

71) Samoto, S. and K. Toriyama 1967. Studies on the breeding of non-seasonal short duration rice varieties, with special reference to heading characters of Japanese varieties. Bull. Chugoku Agr. Exp. Sta. A, 14, 147 - 166.

72) ——— 1975. Short stature mutants induced by gamma-ray irradiation to the Japanese rice variety Koshihikari. Gamma Field Symp. 14, 11 - 23.

73) 佐藤 庚 1952. 水稲主稈における葉及び節間の伸長生長について(予報). 日作紀 21, 75－76.

74) 清水正治 1958. 健全田及び老朽化水田に於ける水稲の Vegetative Shoot Apex 及び Inflorescence Apex の構造と生理 日作紀 27, 210－214.

75) 新橋登・木下俊郎・高橋萬右衛門 1975. 「豊穂矮性」及び「短銀坊主矮性」に関与する遺伝子がジベレリン代謝に与える影響(予報). 稲の交雑に関する研究, 第LXIII報. 北大農邦文紀要 9, 201－207.

76) Srivastava, C. P., Y. Singh, P. S. Bhatnagar, R. M. Singh, B. D. Singh and R. B. Singh 1979. Effect of exogenous GA_3 on height, internode number and internode length of tall and dwarf strains of rice. Indian J. Agr. Sci. 49, 785 - 789.

77) Stebbins, G. L. and E. Yagil 1966. The morphogenetic effects of the hooded gene in barley. I. The course of development in hooded and awned genotypes. Genetics 54, 727 - 741.

78) 末次勲 1968 水稲の節間伸長開始期に関する研究, 茎の形態形成上の発育段階 日作紀 37, 489－498.

79) Suge, H. and Y. Murakami 1968. Occurrence of a rice mutant deficient in gibberellin- like substances. P. C. P. 9, 411 - 414.

80) ――― 1975. Complementary genes for height inheritance in relation to gibberellin production in rice plants. Japan J. Genet. 50, 121 - 131.

81) ――― 1978. The genetic control of gibberellin production in rice. Japan J. Genet. 53, 199 - 207.

82) 菅洋 1979. 生長の制御. 作物の発育生理, 養賢堂, 東京, 39－176.

83) 高橋清・佐藤庚 1972. 稲における中茎の伸長機構に関する研究. 第1報. 中茎生長と地上部生長の相互関係に及ぼすアブサイシン酸の影響 日作紀 41, 426－430.

84) ―――・輪田潔 1972. 水稲節間の伸長機構に関する研究. 第1報. 幼植物第2節間の伸長に及ぼす光およびジベレリン酸の影響 日作紀 41, 431－436.

85) ―――・佐藤庚・輪田潔 1972. 水稲節間の伸長機構に関する研究. 第4報. ジベレリン酸の節間伸長誘起効果 日作紀 41, 449－453.

86) 高橋萬右衛門・武田和義 1969. 稲の交雑に関する研究 第XXXVII報. 節間長比の型による水稲品種の群別 北大農邦文紀要 7, 32-43.

87) 高橋信孝 1969. ジベレリン類の単離と同定 田村三郎編, ジベレリン, 東京大学出版会, 東京 47.

88) ―――― 1981. ジベレリンの化学と生化学 田村三郎・加藤辨三郎編, 奇蹟の植物ホルモン-ジベレリンの科学と応用-研成社, 東京, 75-126.

89) Takahashi, N. and N. Hosoi 1974. Regulation of internode elongation in rice plants with special reference to the interrelation of gene action and environment. in Mechanisms of regulation of plant growth. R. L. Bieleski, A. R. Ferguson and M. M. Cresswell (ed.) Bull. 12, The Royal Soc. New Zealand, Wellington. 625 - 630.

90) 高橋成人 1974. イネ節間の伸長機構：所謂矮性稲のdm型節間長比を支配するd1遺伝子の発現と環境. 育雑24, 別冊1, 48-49.

91) ―――― 1977. 遺伝子の形質発現と環境－dm遺伝子の行動とIAA oxidase活性－ 育雑 27, 別冊2. 116-117.

92) ―――― 1982. 遺伝子の形質発現と環境適応. 科学全書3. イネの生物学. 大月書店, 東京 180-186.

93) 武田和義・高橋萬右衛門 1972. イネの器官生長に関する研究. I. 主稈葉数と伸長節間数との関係（稲の交雑に関する研究 第XLVIII報） 育雑 22, 25-32.

94) 鵜飼保雄 1982. 突然変異利用による日本および世界の育成品種 育雑 32, 188-192.

95) Vergara, B. S., S. Puranabhauung and R. Lilis 1965. Factors determing the growth duration of rice varieties. Phyton 22, 177 - 185.

96) Wada, K. and K. Takahashi 1968. Studies on the growth response of the rice plant to exogenous gibberellic acid. I. Response of the Japonica rice seedlings to applied gibberellic acid under light and dark conditions. Tohoku J. Agr. Res. 19, 153 - 165.

97) 渡辺利通 1969 水稲の矮稈突然変異に関する遺伝・育種学的研究 名古屋大学農学研究科 修士論文 No. 226.

98) Westerman, J. M. and M. J. Lawrence 1970. Genotype-environment interaction and developmental regulation in Arabidopsis thaliana. I. Inbred lines : Description. Hered. 25, 609 - 627.

99) ———— and ———— 1971. Genotype-environment interaction and developmental regulation in Arabidopsis thaliana. III. Inbred lines : analysis of response to photoperiod. Hered. 26, 373 - 382.

100) Yagil, E. and G. L. Stebbins 1969. The morphogenetic effects of the hooded gene in barley. II. Cytological and environmental factors affecting gene expression. Genetics 62, 307 - 319.

101) 八柳三郎・竹内徳猪 1960. 水稲品種の生態に関する研究 IV. 節間伸長に関する二三の考察 日作紀 29, 82 - 84.

謝　　辞

本研究を推進するにあたり，終始一貫して御指導および助言をしていただいた名古屋大学農学部，栽培原論及び育種学研究室の蓬原雄三教授に対して心から感謝致します。また，名古屋大学名誉教授，清水正治先生をはじめ，同研究室の武岡洋治助教授，服部一三助手，和田富吉博士からは，本論文をまとめるにあたり数々の貴重な御助言をいただいたことに対し心から感謝の意を表します。

報　文　目　録

1. Kitano, H. and Y. Futsuhara 1981. Character expression of induced dwarf mutants in rice. I. Effects of temperature on culm elongation in the dwarf mutant line, Fukei No. 71. Japan. J. Breed. 31, 9 – 18.

2. Kitano, H. and Y. Futsuhara 1982. Character expression of induced dwarf mutants in rice. II. Morphological and histological observations on the effects of temperature on culm elongation in the dwarf mutant, Fukei No. 71. Japan. J. Breed. 32, 146 - 154.

3. 北野英巳・蓬原雄三・中田豊美 1983. イネにおける矮性突然変異の形質発現 III. ふ系71号の節間伸長に対するジベレリン酸(GA_3)の影響と内生ジベレリン様物質の存在. 育雑. 33, 138 – 147.

参考論文目録

1. Futsuhara, Y., S. Kondo, H. Kitano and M. Mii 1979. Genetical studies on dense and lax panicles in rice. I. Character expression and mode of lax panicle rice. Japan. J. Breed. 29, 151 - 158.

2. Futsuhara, Y., S. Kondo and H. Kitano 1979. Genetical studies on dense and lax panicles in rice. II. Character expression and mode of inheritance of dense panicle rice. Japan. J. Breed. 29, 239 - 247.

3. Okamoto, K., H. Kitano and T. Akazawa 1980. Biosynthesis and excretion of hydrolases in germinating cereal seeds. Plant and Cell Physiol. 21, 201 - 204. (Short communication)