

イネ幼植物における根の形態的及び生理的
形質に及ぼす半矮性遺伝子の影響

一井真比古・岡本 宏

EFFECT OF SEMIDWARFING GENE ON THE MORPHOLOGICAL AND
PHYSIOLOGICAL TRAITS OF ROOTS IN RICE SEEDLINGS

Masahiko ICHII and Hiroshi OKAMOTO

The experiment was conducted to evaluate the effect of semidwarfing gene on the morphological traits of roots and the nutrient uptake in rice, *Oryza sativa* L. Twelve semidwarf cultivars, nine normal cultivars and the near-isogenic lines of semidwarfing gene sd_1 were used. The morphological traits of roots including cell length and the uptakes of ammonium-N, nitrate-N, phosphorus and potassium (in nutrient $\text{mg}\cdot\text{plant wt g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) were determined by using 15-day-old seedlings. The results obtained are as follows: (1) Seedling height was significantly smaller in semidwarf cultivars compared with normal cultivars. On the other hand root number, roots weight, and ammonium-N, nitrate-N and phosphorus uptakes were remarkably higher in semidwarf than in normal cultivars. There is not much difference between the two cultivars in the length and the cell length of root. (2) SC4(sd_1sd_1) showed higher seedling height and root number than Norin No. 29(Sd_1Sd_1), though their genotypes were near-isogenic lines of semidwarfing gene sd_1 . The length, weight and cell length of roots, and the uptakes of four nutrients differed from the two genotypes. Ammonium-N and nitrate-N uptakes amount per plant, which were not different from nutrient uptake, in SC4, however, were significantly higher than those in Norin No. 29. (3) It can be concluded that semidwarfing gene have an action on the morphological traits of roots and that the nitrogen uptake amount per plant in rice seedlings as secondary effect.

半矮性遺伝子を持つ12品種及び持たない9品種、並びに農林29号とシラヌイの雑種後代に農林29号を連続戻し交雑して得られた半矮性遺伝子 sd_1 の準同質遺伝子系統のイネ (*Oryza sativa* L.) を供試した。それらを水耕培養し、播種後15日の幼植物における根の形態形質及び $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, P, K の吸収速度 ($\text{mg}\cdot\text{plant wt g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) を指標とする養分吸収能力を調べ、イネの根形質に及ぼす半矮性遺伝子の影響を明らかにしようとした。結果の概要は以下のとおりである。

(1) 半矮性遺伝子を持つ品種の草丈は持たない品種に比べ有意に小さいが、根数や根重は有意に多く、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 及び P 吸収速度も顕著に優れていた。しかしながら根長や根細胞長では両者に差が認められなかった。(2) 半矮性遺伝子 sd_1 の準同質遺伝子系統における特性を比較したところ、SC4(sd_1sd_1) の草丈は農林29号 (Sd_1Sd_1) より低く、根数は多かったが、根長、根重、根細胞長及びいずれの吸収速度においても両者はほぼ同じであった。しかしながら養分吸収能力とは異なる個体当たりの養分吸収量で見ると、SC4 の $\text{NH}_4^+\text{-N}$, 及び $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸収量は農林29号のそれらより有意に大きかった。(3) これらの結果から、半矮性遺伝子は幼植物の莖葉のみならず根の形態形質

にも一定の作用を及ぼすこと並びに養分吸収能力ではなく個体の養分吸収量を二次的に増大させることが示唆される。

緒 言

植物体諸器官の長さを短縮させる効果をもつ半矮性遺伝子は多くの作物で利用され、イネにおいても多くの半矮性遺伝子が知られており^{(8),(9)}、それら相互の異同についても検討がなされている⁽⁷⁾。これらの半矮性遺伝子は耐倒伏性、耐肥性、生産性などの農業形質に望ましい発現をするため、育種的にも大きな価値があると考えられている。それゆえ半矮性遺伝子の形質発現に及ぼす効果が形態的及び生理的視点から研究されてきた。半矮性遺伝子は節間や子葉鞘を短くするが、それらは柔細胞数が少ないことによってもたらされていると考えられている^{(4),(5),(6),(10),(12)}。また半矮性遺伝子は体内オーキシン含量を低下させるとの報告⁽¹⁵⁾や半矮性遺伝子はジベレリンの代謝系にはあまり関与していないとの報告⁽¹¹⁾もある。これらの研究は地上部形質を対象にしたものであるが、地下部形質である根の生理機能を育種の立場から検討した研究例はあまり見当たらない。幼植物イネの養分吸収能力が生態型によって異なること⁽²⁾や顕著なヘテロシスを示すこと⁽³⁾は知られているが、養分吸収の遺伝機構や特定遺伝子の養分吸収への作用についてはほとんど明かにされていない。また多収性品種の育成に大きく貢献した半矮性遺伝子が根の形質発現にどのように影響するかを明らかにすることは、多収性のみならず、超多収性育種にとっても重要な指針を与えるものと思われる。

以上のような観点から、イネ幼植物における根の形態や生理機能、とりわけ養分吸収能力に及ぼす半矮性遺伝子の影響を明らかにしようとしたのが本研究のおもな目的である。なお、本研究に供試した半矮性遺伝子 sd_1 の準同質遺伝子系統は筑波大学農林学系菊地文雄教授より分譲いただいたものであり、ここに深謝の意を表す。

材料及び方法

イネ (*Oryza sativa* L.) の幼植物を実験に供し、実験を2つに分けて行った。まず半矮性遺伝子を持つ12品種 (シラヌイ、レイホウ、十石、レイメイ、低脚烏尖、統一、D24、D66、台中在来1号、M-9、M-101、IR8) 及び半矮性遺伝子を持たない9品種 (農林22号、農林29号、雷電、神力、若葉、鍋島、亀治、コシヒカリ、ササニシキ) を供試し、それらの形態及び養分吸収能力を後述のような方法に従って調査した。つぎに半矮性遺伝子の幼植物への影響をより詳細に検討するため、農林29号とシラヌイとの雑種後代に農林29号を連続戻し交雑することにより得られた半矮性遺伝子 sd_1 の準同質遺伝子系統及び半矮性遺伝子 sd_1 の供給親であるシラヌイの計3系統 (品種を含む) を供試し、先と同様にそれらの形態及び養分吸収能力を調査した。

幼植物養成及び特性調査の方法はいずれの実験においても同じであった。供試品種の種子を30°Cで発芽させ、播種後5日目にpH5.0に調整した脱イオン水の入っている試験管に1個体ずつ移植し、30°C、14時間日長 (5:00~19:00; 明, 19:00~5:00; 暗) の人工気象器内 (約8000 lux) に置いた。播種後11日目に栽培用水耕液 (91 μM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, 68 μM $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, 23 μM KNO_3 , 23 μM MKH_2PO_4 , 11 μM K_2SO_4 , 5 μM $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 及び 1 μM $\text{F}_2\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7 \cdot x\text{H}_2\text{O}$; pH 5.0) に交換した。播種後15日目には1品種当たり生育の健全な10個体を選び、吸収試験用水耕液 (栽培用水耕液の4倍の濃度) 30 ml の入った試験管に1個体ずつ再度移植し、前述の人工気象器内で養分吸収能力を評価するため24時間の吸収試験を行った。

養分吸収試験後、直ちに試験管内のアンモニア態窒素 ($\text{NH}_4\text{-N}$)、硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$)、リン (P) 及びカリウム

(K) 残存量を測定し, 初期量との差を吸収量とした。それらの吸収量を植物体重(茎葉及び根の乾物量)及び吸収時間で除した吸収速度 ($\text{mg} \cdot \text{plant wt g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) を個体毎に求めた。NH₄-N の定量にはネスラー試薬で発色させ 420 nm の吸光度を測るネスラー法を, NO₃-N の定量には水耕液の 220 nm 及び 270 nm の吸光度を測り, 両者の差から NO₃-N 量を求める紫外線吸光度法を, P の定量には, モリブデン酸アンモニウムで発色させ, 440 nm の吸光度を測るバナドモリブデン酸法を, K の定量には炎光法をそれぞれ用いた。

養分吸収試験終了後, 幼植物の草丈, 茎葉重(乾物重), 根長(最大根長), 根数, 根重(乾物重)及び根細胞長を個体別に調査した。なお根細胞長とは根先端からおよそ 5 cm の皮層細胞の長さである。

結果及び考察

半矮性遺伝子を持つ品種群及び持たない品種群における幼植物の形態的特性や養分吸収能力の指標である主要養分要素の吸収速度を示したのが表 1 である。播種後 15 日目の幼植物であるにも拘らず, 半矮性遺伝子を持つ品種の草丈は持たない品種に比べ有意に低かった。しかしながら茎葉重では両者の差が認められなかった。一方地下部の形質である根数及び根重では半矮性遺伝子を持つ品種は持たない品種より有意に多かった。しかしながら根長では両者の間に差はなく, 根細胞長も半矮性遺伝子を持つ品種が短い傾向を示すものの, その差は有意でなかった。養分要素のうち NH₄-N, NO₃-N 及び P の吸収速度では半矮性遺伝子を持つ品種は持たない品種より有意にすぐれていたが, K の吸収速度では両者の間に差はなかった。これらの結果は, 半矮性遺伝子が草丈のみならず根の形態や機能に関する形質にも幼植物の段階で発現していることを示唆している。

形質発現は特定遺伝子の作用のみによって決まるのではなく, 数多くのその他の遺伝子, 即ち遺伝的背景によっても形質発現が大きく影響されることはよく知られている。たとえば両品種(群)間に認められた差異を単に問題の対立遺伝子の差に基づくものと考えて結論したり, 論議を進めたりすることは危険であると⁽¹⁴⁾言われている。したがって特定遺伝子の作用を明確に知るには, 特定遺伝子だけが異なり遺伝的背景の等質な, いわゆる同質遺伝子系統を用いることが望ましい^{(9),(13)}。

半矮性遺伝子の作用を明確にするため, 半矮性遺伝子のひとつである sd₁ の準同質遺伝子系統及び sd₁ の供給親

Table 1 Nutrient uptake and morphological characteristics in semidwarf rice seedlings.

	Number of cultivars	Plant height (cm)	Shoot weight (mg)	Root length (cm)	Number of roots	Roots weight (mg)	Root cell length ($\times 10^{-3}$ mm)	Uptake ($\times 10^{-2}$ mg·plant wt g ⁻¹ ·h ⁻¹)			
								NH ₄ -N	NO ₃ -N	P	K
Semidwarf cultivars (sd)	12	12.6	14.7	9.4	12.3	5.98	83.0	40.4	13.3	8.41	31.0
Normal cultivars (SD)	9	14.1	14.6	9.1	10.7	5.12	84.9	35.4	11.6	6.96	33.6
sd-SD		-1.5*	0.1 _{NS}	0.3 _{NS}	1.6**	0.86*	-1.9 _{NS}	5.0**	1.7*	1.45**	-2.6 _{NS}

*, **: Significant at 5 and 1% level, respectively. NS: Non significant.

であるシラヌイの幼植物における形態的特性や養分吸収能力の指標である吸収速度を示したのが表 2 である。準同質遺伝子系統として対をなす SC4 は, シラヌイから供給された sd₁ をホモに持ち, 農林 29 号をその遺伝的背景とする系統である。SC4 の草丈は農林 29 号に比べて有意に低かった。しかしながら茎葉重では両者の差は認められなかった。地下部の形質である根長や根重においても両者の差は認められなかったが, 根数では SC4 が農林 29 号より短い傾向があるものの, 有意でなかった。また NH₄-N, NO₃-N, P 及び K のいずれの吸収速度においても SC4 と農林 29 号との差は認められなかった。

Table 2. Nutrient uptake and morphological characteristics in rice seedlings of near-isogenic line of semidwarfing gene *sd₁*.

	Genotype	Donor	Background	Plant height (cm)	Shoot weight (mg)	Root length (cm)	Number of roots	Roots weight (mg)	Root cell length (x10 ⁻² mm)
Norin No. 29	<i>Sd₁Sd₁</i>	—	Norin No. 29	12.4 b	12.0 a	9.3 a	12.2 b	5.13 a	91.5 a
Shiranui	<i>sd₁sd₁</i>	—	Shiranui	12.7 b	15.0 b	7.9 b	12.0 b	6.00 a	89.5 a

	Genotype	Donor	Background	Uptake(x10 ⁻² mg·plant wt g ⁻¹ ·h ⁻¹)			
				NH ₄ ⁺ -N	NO ₃ ⁻ -N	P	K
SC4	<i>sd₁sd₁</i>	Shiranui	Norin No. 29	32.3 a	12.3 a	5.50 a	22.8 a
Norin No. 29	<i>Sd₁Sd₁</i>	—	Norin No. 29	31.8 a	12.3 a	5.13 a b	24.4 a
Shiranui	<i>sd₁sd₁</i>	—	Shiranui	34.5 a	13.7 a	4.31 b	25.4 a

The means with the same letter are not significantly different from one another at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

半矮性遺伝子を持つ品種群と持たない品種群とを比較した表1の結果では、草丈や根数、根重をはじめ、NH₄⁺-N、NO₃⁻-N及びP吸収速度においても両品種群間の差が有意であった。しかしながら半矮性遺伝子 *sd₁* の準同質遺伝子系統を用いた表2の結果では、*sd₁sd₁*であるSC4の草丈及び根数は*Sd₁Sd₁*である農林29号のそれらと有意に異なったが、それ以外の形質では両者の間に差が認められなかった。特にいずれの養分要素の吸収速度においても両者の間に差はなく、表1の結果とは大いに異なるものとなった。これらの結果は、特定遺伝子の作用を検討するためには同質遺伝子系統の供試が重要であることを改めて認識させるとともに、望ましい形質発現を得るためには特定遺伝子の作用のみならずその遺伝的背景にも充分留意すべきであることを示唆している。

Table 3 The amount of nutrient uptake in rice seedlings of near-isogenic line of semidwarfing gene *sd₁*.

	Genotype	Donor	Background	Uptake amount (mg·plant ⁻¹ ·day ⁻¹)			
				NH ₄ ⁺ -N	NO ₃ ⁻ -N	P	K
SC4	<i>sd₁sd₁</i>	Shiranui	Norin No. 29	143.7 b	54.7 b	24.5 a	101.5 a
Norin No. 29	<i>Sd₁Sd₁</i>	—	Norin No. 29	130.7 a	50.6 a	21.1 a	100.3 a
Shiranui	<i>sd₁sd₁</i>	—	Shiranui	173.9 c	69.0 a	21.7 a	128.0 b

The means with the same letter are not significantly different from one another at 5% level, according to Duncan's Multiple Range Test.

養分吸収能力の指標である主要養分要素の吸収速度や形態的特性を半矮性遺伝子 *sd₁* の準同質遺伝子系統と比較した(表2)ところ、半矮性遺伝子 *sd₁* は養分吸収能力に直接的な影響を及ぼさないが、幼植物の草丈を小さくし、根数を増やす作用を示した。これらの事実を考え併せると、半矮性遺伝子 *sd₁* が幼植物の養分吸収に二次的に影響しているのかもしれない。そこで半矮性遺伝子 *sd₁* に関する準同質遺伝子系統の幼植物における個体当たりの養分吸収量を示したのが表3である。P及びKの個体当たり吸収量においてはSC4と農林29号との間で差が認められなかったが、NH₄⁺-N及びNO₃⁻-Nの個体当たり吸収量ではSC4は農林29号より有意に大きかった。Total-N(NH₄⁺-NとNO₃⁻-Nの和)でみると、SC4は農林29号より1日当たり17mgの窒素を多く吸収し、SC4の窒素吸収量が農林29号より10%近く多いことを示している。これらの事実から、半矮性遺伝子は養分吸収能力に直接的な作用を現わさないが、幼植物の茎葉や根の生理活性に作用し、二次的に個体当たり窒素吸収量を増やすことが示唆される。

半矮性遺伝子の作用を根形質に限って考えてみると、半矮性遺伝子 *sd₁* が根長や根細胞長を抑制せず、根数を増やすことを本実験の結果は示している。一方、幼植物の根細胞長を短くする矮性遺伝子は見出されていない⁽⁶⁾が、幼

植物の草丈, 根長及び根数を抑制する矮性遺伝子やそのいずれかのみを抑制する矮性遺伝子が認められている⁽¹⁾。これらの事実は, 半矮性遺伝子の根に及ぼす影響及び発現様式がその遺伝子の種類によって異なることを示唆している。また半矮性遺伝子 *sd₁* が幼植物で活発な発根力を示すことから, 半矮性遺伝子は根に一定の作用を発現することが推察されるが, その発現期間は明らかでなく, 分けつ期以降の根形質に半矮性遺伝子がどのように作用するかはほとんど明らかにされていない。そこで半矮性遺伝子の根形質に及ぼす作用をイネの一生を通じて明らかにすることが半矮性遺伝子の利用や多収性育種にとって重要であると考えられる。

引用文献

- (1) 蓮原雄三, 谷口真美子, 阿部利徳: イネ半矮性遺伝子の発根力に及ぼす影響, 育雑, **33**(別2), 258-259, (1983)
- (2) 一井眞比古, 津村英男: イネ幼植物における無機養分吸収速度の生態種(型)間変異, 日作紀, **58**, 7-12, (1989)
- (3) 一井眞比古, 中村雅彦: F₁ イネ幼植物の養分吸収におけるヘテロシス, 日作紀, **59**, 140-145, (1990)
- (4) 上島修志: イネの矮性遺伝子の発現機構に関する考察. I. 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, (1981)
- (5) 上島修志, 永井耕介: ジベレリン酸処理が矮性稲の節間長及び節間柔細胞の長さにと数に及ぼす影響, 神大大学院自然科学研究科紀要, **2B**, 15-24, (1984)
- (6) 上島修志: イネの矮性遺伝子が諸組織の細胞分裂と細胞伸長に及ぼす影響. 昭和58年度科学研究補助金(一般研究C)研究成果報告書(課題番号57560005), 1-33, (1984)
- (7) 菊地文雄, 板倉登, 池橋宏, 横尾政雄, 中根晃, 丸山清明: 短稈・多収水稻品種の半矮性に関する遺伝子分析, 農技研報, **D36**, 125-146, (1985)
- (8) 木下俊郎, 高橋萬右衛門, 森宏一, 新橋登: 3種の矮性稲の形質表現とその遺伝——稲の交雑に関する研究 第LXI報——北大農附属農場報告, **19**, 64-75, (1974)
- (9) KINOSHITA, T. and N. SINBASHI: Identification of dwarf genes and their character expression in the isogenic background, Japan J. Breed., **32**, 219-231, (1982)
- (10) KITANO, H. and Y. FUTSUHARA: Character expression of induced dwarf mutants in rice. I. 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, (1982)
- (11) 北野英巳, 蓮原雄三, 中田豊美: イネにおける矮性突然変異の形質発現 I. ふ系71号の節間伸長に対するジベレリン酸(GA₃)の影響と内生ジベレリン様物質の存在, 育雑, **33**, 138-147, (1983)
- (12) 中山包: 稲の矮性の発現に関する遺伝生理学的研究, 信州大文理学紀要, **4**, 1-32, (1954)
- (13) OKA, H. I. and K. H. TAI: The use of isogenic lines in breeding and genetic research, A review with special reference to experiments in rice, SABRAO J., **10**, 130-142, (1978)
- (14) 高橋隆平: 自殖性作物における同質遺伝子系統の利用と育成方法に関する考察, 育雑, **25**, 369-372, (1975)
- (15) 続栄治, 永松土巳, 大村武: 矮性稲の遺伝学的ならびに生理学的研究. I. 矮性稲に対するオーキシンの影響, 九大農芸学雑誌, **25**, 129-137, (1971)

(1989年11月15日受理)