作物の器官形成と組織分化における形態と機能

前 田 英 三
(名古屋大学農学部)

Structure and Function in Organogenesis and Tissue Differentiation of Crop Plants

Eizo MAEDA
(Faculty of Agriculture, Nagoya University, Nagoya, Japan)

種子、塊根または塊茎から発育した作物は、生長し光合成を営み、栄養器官を肥大させるか、または花芽を分化し種実をつける。作物の発育は、生長点の分裂細胞が、それぞれ異なった生理機能をもつ細胞集団に分化して完成する。細胞は分化過程で、機能に対応した構造を形成する。

作物の発育に伴う形態と機能に関する研究は、すでに極めて多くの成果が得られており、全体を取り上げるのは容易でない。ここでは、筆者が今日までに関係した課題を中心に述べる。おもに作物の地上部について、作物体の発育と器官形成に関して記載する。異なった著者によっては、異なった内容が展開されるだろう。

I. 葉位と葉構造

イネ・ムギの葉身形態は、第1葉から止葉まで葉位

ABA: abscisic acid,
2,4-D: 2,4-dichlorophenoxyacetic acid,
2,4-DB: 2,6-dichlorobenzonitrile,
Figaron: ethyl 5-chloro-3(1H)-indazolylacetate,
GA: gibberellin, GA₃,
HMI: 3-hydroxy-5-methylisoxazole,
IAA: indole-3-acetic acid,
IBA: indole-3-butyric acid,
IU: 2-ethyl-3-methoxycarbonyl-1-(p-tolylcarbamoyl) isourea,
KN: kinetin,
NAA: 1-naphthaleneacetic acid,
TA: 4-ethoxy-1-(p-tolyl)-s-triazine-2,6(1H,3H)-dione,
TIBA: 2,3,5-triiodobenzoic acid,
ZA: zeatin.

別に確実に変化する¹²⁵⁾。ある種の双子葉植物のよう
な、顕著な異形葉的発育(heteroblastic development)
は示さないが、注意して観察すれば、葉構造は葉位別
に異なる。

葉身長は葉位と共に増加し、止葉の数葉前で最高と
なり、その後、止葉にかけて減少する。葉身長は平均
細胞長と細胞数の積で構成される。コムギの葉身表皮
細胞について見ると(第1図)、細胞数は葉位につれ
て増加するが、細胞長は第5葉位と第6葉位で長く、
これより低位葉でも高位葉でも短い。低位葉の場合、
その葉身の生長期が低温条件であったために、細胞長
が短いといえる。高位葉の場合、高温条件下で葉身が
生長したにもかかわらず細胞長が短いのは、細胞壁の
肥厚や特殊な厚壁細胞の形成によると考えられる⁴⁴⁾。

葉身の先端、中央および基部につき細胞長を測定す
ると、第5葉位と第6葉位で、基部の細胞が著しく長
い。高位葉で平均細胞長が短いのは、葉身基部付近の
細胞が伸長しないためである。気孔付近の細胞は長く
ならないので、細胞長の短いのは、気孔分布密度の上
昇とも深く係わる。イネでも、上位葉ほど気孔密度が
高い¹²⁵⁾。イネ第2葉身の表皮細胞の長さは、向基的
に増加する³⁹⁾。以上の結果から、イネ・ムギの葉身は
第2図のような、葉位別および先端から基部にかけて
の生理的機能をもつと考えられる。低位葉では、葉身
全体が伸長的機能を持ち、先端部に気孔密度が高い。
高位葉では葉身全体に気孔密度が高く、細胞壁の肥厚
した細胞が多い。このような生理的特徴は、表皮細胞
の観察にもとづいているが、葉肉細胞の特質も、表皮
細胞の構造に反映していると考えて良いのではない
か。イネの高位葉は低位葉にくらべて葉肉が厚く、有
腕柵状細胞の突起が多い⁹⁾。

第1図 コムギ葉身表皮の細胞長と細胞数の葉位別変化⁴⁴⁾。左縦軸：葉身長 cm—○—, 右縦軸：細胞長 μm —●—, 細胞数—×—, 横軸：葉位。

徒長現象は、寡照環境下で生育したイネ・ムギで見られるが、定量的に表現されていない。上記の考察から先端と基部の細胞長の差異に注目し、差異の顕著なものを徒長葉としてはどうか。気温条件、施肥条件に適合した細胞長という概念を提起したい。冬作物の高位葉と夏作物の低位葉の比較も興味深い。

葉鞘の伸長は、イネ第2葉の場合、主として葉鞘基部から2 mmの範囲で生じる。GA またはトリアジン誘導体であるTAの単独処理で、葉鞘基部から4 mmのあいだが著しく伸長する。TAとGAを一緒に処理した場合、基部から12 mmまでに伸長帯が広がり、とくに基部から2 mmの部分で伸長が著しい。この葉鞘部の伸長は、細胞数と細胞長が共に増加することによる。伸長域の細胞で微小管は、細胞壁に沿って細胞の伸長軸に対し直角に走向するが、十分に伸長を完了した部域で、微小管の走向は一定しない⁹⁶⁾。

TAは暗条件で生育したイネ中胚軸の長さを増し、GAとのあいだに相乗効果を示す。このとき中胚軸の伸長は、細胞数の増加による⁹¹⁾。イネ苗の伸長に関し、イソ尿素系化合物IUはGAと相乗作用を示すが、IUはイネ体内で環状構造をもつTAに転換し、活性を発現すると推測されている。IUやTAの相乗作用は、イネ・ヒエで認められるが、ムギ・トウモロコシ・レタス・キウリでは認められない^{90, 95)}。イネ葉鞘の伸長は、緑色光または青色光で増加する⁵⁾。

葉身幅は、イネ・ムギの高位葉になると増加する。葉身長と葉身幅の増加は、光合成面積を増大させる。葉身内を走向する維管束間の距離は大体一定しているので、走向維管束の多いとき葉身幅が広い。維管束には大維管束と小維管束とがあり、大維管束間に数本の

小維管束が走る。小維管束は合体し、葉身基部付近で大維管束間に1本ずつとなる。葉鞘では大小維管束が交互に並んで走向する。

葉鞘の着生部では小維管束が茎の辺周部維管束環に合体し、大維管束は辺周部維管束環に生じた割れ目(gap)から茎の中央にはいる^{48, 50)}。すなわち葉身幅を増加させるためには、(1) 大維管束間の小維管束数を増やし、(2) 大維管束数を増加させる必要がある。大維管束数の増加は、辺周部維管束環の割れ目の増加を伴う。結局、辺周部維管束環の周を大きくしなければならない。

第3図では周を平面に図示した。辺周部維管束環の周(c)を長くするために、茎の周(b)を大きくする必要がある。茎の周の拡大が、葉内の大維管束数を増やす。葉内を走向する大維管束数は数本から十数本であり、葉位で異なる。節間伸長期の稈に加わる全大維管束数は、各葉位の葉内大維管束数の和である。節間伸長期の葉数を5~6枚とし、この時期の葉内本数を十数本とすれば、合計50~100本程度の大維管束が、辺周部維管束環の割れ目を通して稈の中央にはいる。したがって止葉の着生部の稈には、その数だけ大維管束が存在するはずである。しかし大維管束は相互に合体し連絡し、数を減ずる。この連絡により葉位の異なった葉のあいだで、転流物質の受け渡しができる。節間伸長期の茎の周は、葉位が進んでも増加せず、むしろ減少する。辺周部維管束環の割れ目の数は、葉位によりほとんど変化しない。節間伸長期の異なった葉位の葉身大維管束は茎内で連絡し、葉身で合成された糖質を、種子形成のために枝梗内維管束に供給する。

一穂粒数は、穂首下大維管束数と密接な関係にあり⁵⁸⁾、節間伸長開始期の茎内大維管束数、換言すれば節間伸長開始期にある葉位の葉内大維管束数に関係する。伸長開始期の葉身内大維管束数の増加は、この時期までに、茎の周がどの程度顕著に増大するかに係わる。子葉鞘節の周(a)から節間伸長開始期の茎の周(b)までの時間当りの増加率を高め、持続する必要がある。

茎頂基部に出現した葉原基をP₁とし、以下をP₂, P₃, P₄と呼ぶと、大維管束の分化はP₂で始まりP₃で次第に葉縁に及び葉縁での分化はP₄で完了する¹²⁴⁾。

茎頂基部の直径はイネの発育初期に増加傾向が著しく、中期から後期にかけて弱まり、止葉形成のとき再び急激に増加する。成熟葉の葉身幅の差異は、茎頂基部の直径に対応する。葉原基の横方向の拡がり、茎

第2図 イネ・ムギ葉身の先端と基部および葉位別に見た各部域の機能的特徴（左から右に葉位の増加を示し、上下に葉の上下部位を示して、全葉位と葉のすべての部分の位置を略図とした）。a：低位葉の葉身先端，b：低位葉の葉身基部，c：高位葉の葉身先端，d：高位葉の葉身基部，縦線：伸長生長の卓越部域（細胞伸長に伴う生理作用が優勢で，表皮細胞の長さが環境条件で大きく左右される部分），横線：気孔分布の卓越部域（単位面積当りの気孔数が多く，ガス代謝が活発で，光合成作用が旺盛であると思われる部分），斜線：厚壁細胞の卓越部域（細胞壁合成がさかんで，細胞伸長が抑制される部分）。

頂基部の直径が大きいほど著しい¹²⁵⁾。

残存分裂組織が茎頂の周囲に存在し，その活性が茎の直径を大きくし茎の周を大きくする。この組織の活性が，幼葉基部の周（d）を茎の周（b）を超過して増大させ，次の葉位の茎の周を大きくするのに役立つ⁸²⁾。

サゴヤシでも植付直後の吸枝は，幹立ちするまでの数年間，主として幹の直径増大を確保するために，肥大生長を行う⁶¹⁾。トウモロコシ葉跡条の前維管束分化は，中肋の場合，茎中の維管束から求頂的に連続分化して葉内にはいる。中肋以外のものは求基的に分化し，母軸内の維管束に接続する。トウモロコシの茎軸内には，相互に直接連絡しない二系統の維管束，すな

第3図 イネ・ムギ稈茎の肥大と大維管束数との関係。I：葉，II：大維管束，III：小維管束，IV：節間伸長基部，V：辺周部維管束環，VI：短縮基部，VII：小維管束と辺周部維管束環との合体，a：子葉鞘節の周，b：伸長節間の周，c：辺周部維管束環の周，d：葉原基の基部の周，e：茎頂基部の周。

わち最辺周部維管束と合成維管束が二環となって走向し，すべての側生器官の維管束は，この二環に連結する⁴⁰⁾。イネの短縮茎でも，同様な二環構造が存在する⁴⁸⁾。

II. 葉構造の種間差と葉緑体

イネ科植物の葉肉組織は，通常，柵状組織と海綿状組織に分化しない。葉肉細胞の配列には，種間差異がある。葉身内の維管束に，導管と篩管が含まれる。

通導連絡組織がイネの葉の大維管束と小維管束のあいだと，小維管束間にあり，小維管束の大部分は先端と基部が盲端に終る¹²³⁾。イネ第2葉身では，隣接する維管束間の結合脈の分布が中央部で多い。大維管束・小維管束・結合脈の各全長は，全維管束長のそれぞれ約26%，55%，19%である³⁹⁾。葉身における光合成産物の長距離転流は，維管束内の篩管や結合脈などで行なわれる。

維管束鞘は、一層または二層となって維管束を取り囲む。一層の維管束鞘の場合、または二層の場合は外側の維管束鞘で、細胞が大きく細胞壁が薄い。内側の維管束鞘細胞は小さく、内側と放射方向の壁が厚い。この維管束鞘をメストーム鞘 (mestome sheath)、内皮 (endodermis) または inner sheath と言う。

厚壁繊維 (sclerenchyma fiber) が維管束の向軸側と背軸側の表皮に接して発達する。イネの葉のステレオーム (stereome) が発達すると、葉肉組織への給水力が増大し、発達不良の場合は気孔から維管束までの距離が短くなり、気孔が開きやすいと考えられている⁹⁷⁾。

イネの葉身先端部の葉縁に、直径が著しく大きい導管節がある。この導管節は維管束鞘に囲まれず、溢流の見られる位置に対応している⁸⁴⁾。このような導管節の構造および横走維管束鞘の有無、維管束鞘のスベリン層、転送細胞の存在、ダイズで見られる paraveinal 細胞¹⁷⁾などは、葉肉細胞と通導系とのあいだの短距離転流に、重要な役割を演じる¹⁰⁾。

葉身の解剖型 (leaf blade anatomy) は、イネ科植物で6種に分けられる¹⁴⁾。(1) pooid 型: 良く発達したメストーム鞘を、薄壁で葉緑体を含む柔組織鞘 (parenchyma sheath) が囲む。(2) bambusoid 型: 通常、メストーム鞘と柔組織鞘がある。柔組織鞘は厚壁で葉緑体を含む。葉緑組織 (mesophyll chlorenchyma) は有腕細胞からなる。(3) arundinoid 型: 薄壁のメストーム鞘細胞がある。柔組織鞘は大型細胞からなり葉緑体をもたない。(4) panicoid 型: メストーム鞘をもつ種と、もたない種とがある。柔組織鞘は大きな細胞からなり、でんぷん粒を含むものと含まないものがある。(5) aristidoid 型: *Aristida* 属ではメストーム鞘がなく、二層の厚壁柔組織鞘がある。二層とも色素体を含み内側の細胞は外側の細胞より大きい。(6) chloridoid 型: 色素体をもった一層の柔組織鞘からなる。大維管束にはメストーム鞘もある。

クランツ細胞 (Kranz cell) は、でんぷん粒を含む特殊な柔組織鞘細胞である¹⁴⁾。葉身構造の chloridoid 型、aristidoid 型に見られ、panicoid 型、arundinoid 型にも、この細胞をもつ属がある。この細胞は厚壁で多くの原形質連絡をもつ。クランツ細胞が維管束と平行に長く伸長する種類と、維管束に垂直に長く伸長する種類とがある。クランツ細胞の存在する葉をもつ種は C₄ 光合成機能をもつ。

C₄ 光合成機能をもつ植物、C₄ 植物は 18 科にまたがる 196 属以上で認められる。カヤツリグサ科 (Cy-

peraceae) では Scirpeae 連、Cypereae 連、Rhynchospora 連で、C₄ 植物と C₃ 植物が混在している。Rhynchospora (イヌノハナヒゲ) 属では、北オーストラリア地域で C₄ 植物が多い。この C₄ 植物の内側維管束鞘細胞は、でんぷん粒をもつ葉緑体を含み大きい。葉緑体は外側維管束鞘細胞にもある。この属の C₃ 植物の内側維管束鞘はメストーム鞘となり葉緑体を含まないが、外側は、でんぷん粒を含まない葉緑体をもつ葉緑鞘となる。Cyperus 型ではメストーム鞘が葉肉細胞に接する特殊な構造となっている¹⁰⁶⁾。

C₃ 植物であるイネ、ヨシ (*Phragmites communis*)、C₄ 植物であるバミューダグラス (*Cynodon dactylon*) の維管束鞘細胞は、葉の発育初期に多量のでんぷん粒を含む。でんぷん粒を集積するイネ科植物 (でんぷん葉植物) の維管束鞘葉緑体は、光合成特性の差異に関係なく葉の発育に伴って貯蔵でんぷんを集積する。このでんぷん粒は葉の生長と共に分解し糖質の給源となる。他のイネ科植物では C₃、C₄ の光合成代謝系の相異にかかわらず、葉肉葉緑体・維管束鞘葉緑体共に、でんぷん粒の形成は極めて少ない⁷⁵⁾。C₃ 植物の維管束鞘には葉緑体がないとの考えもあるが、電顕観察では、すべての維管束鞘に葉緑体が見られる。

シンクとソースのあいだに、維管束鞘が存在する。生長期の葉の維管束鞘は、炭酸固定産物を長距離輸送し、その供給源 (source) となる維管束と、流入先 (sink) である葉組織の中間に位置する。イネの葉肉葉緑体と維管束鞘葉緑体は成熟葉で同じ構造を示すが、生長期の葉では異なる。両者共に葉の生長初期、他の器官から転流してきた炭水化物を濃縮し、でんぷん粒として一時貯蔵する。でんぷん粒は葉が生長し細胞が大きくなり、壁が肥厚する時期に消失する。しかし維管束鞘葉緑体は葉肉葉緑体よりも多量のでんぷんを集積し、葉の生長中期まで、でんぷん粒を保有する。維管束鞘葉緑体は、葉の生長に必要な糖質の主要な供給源である。でんぷん粒が消失したのち、強光下で成熟葉が大量の光合成産物を生産すると、維管束鞘は再び多量のでんぷん粒を一時貯留し、維管束を經由して他の器官に糖質を供給する⁷³⁾。

色素体は多形性である。原色素体 (proplastid) は組織分化につれ異なった型の色素体に分化する。イネの葉の色素体は、原形質をもつすべての細胞で認められる。その形は組織によって異なるが、組織内では同じである。成熟した導管のように原形質のないものでは、色素体がない。でんぷん粒は孔辺細胞・メストーム細胞・篩管細胞・表皮細胞でも見られる。孔辺細胞

胞の色素体は大きなでんぷん粒と、わずかなグラナをもつ。篩管伴細胞の色素体は球形で内部構造が発達しない。篩管伴細胞では、だ円形で、わずかにラメラが発達する⁷⁴⁾。

色素変異体は、光合成の研究や光依存性除草剤の作用機構の研究に用いられる。農林8号由来のイネ色素変異体における色素体の微細構造は、色素の欠陥に伴ってグラナラメラの減少、グラナの消失、ラメラの消失という変化を示す。キサンサには正常個体とほぼ同量のカロチノイドが含まれる。変異体の色素体は貯蔵でんぷんの蓄積機能をもつ。維管束鞘色素体は、とくに多量のでんぷんを蓄積する。でんぷん粒はラメラなどの膜系に密着して存在するが、CM-53 (albina) の場合のみ基質内に形成される。

正常葉緑体の発達過程を変異体の色素体微細構造と比較して再構成すると、第4図のようになる。内部がほとんど無構造の原色素体 (a) は、やがて内部にでんぷん粒と簡単なラメラを形成する (b)。ラメラは発達し (c) 簡単なグラナを形成する (d)。グラナの重なり部分が広がって大型のグラナとなり (e)、その後グラナの直径が減少し層が厚くなり、成熟した葉緑体 (f) となる。各種の色素変異体の色素体は、それぞれの段階で発育が停止した葉緑体と考えることができる。その発育段階は遺伝的に支配されている⁷²⁾。

光要求性除草剤であるオキサジアゾン系をタイヌビエに処理すると、葉緑体の崩壊に先立ち細胞質と核が著しく変化する。とくに維管束細胞は顕著に破壊される³³⁾。公害物質であるオゾンと二酸化硫黄は、葉緑体に著しい害作用を与える。オゾンはハウレンソウのチラコイドを膨潤させ、次にゴルジ体・小胞体・核膜な

第4図 イネ葉緑体の発達障害による変異色素体の出現⁷²⁾。CM-53: 膜系の断片が少量あり基質は希薄である, CM-35: 長軸の一端に好オスミウム性顆粒が集合し、その内側にプロラメラ体状の膜の集合と空隙があり、基質は希薄である, CM-213: グラナが見られず、ラメラに多くの孔がある, CM-123: グラナが未発達で直径が小さい, MGS-859: グラナを構成するグラナラメラ数が少ない, a~f: 正常葉緑体の発達段階, S: でんぷん粒。

どを膨潤させる。二酸化硫黄では基質が膨潤し、のちにチラコイドに被害が現われる^{77,78)}。

III. 葉の配位と運動

イネ科植物の葉鞘基部に、葉鞘関節⁴¹⁾(葉枕, sheath joint, pulvinus または Gelenk³⁾)があり、厚壁組織(sclerenchyma)に代って厚角組織(collenchyma)が存在する¹³⁾。イネ科植物には、イネ・ムギのように中空節間(hollow internode)で sheath pulvinus をもつものと非中空節間(solid internode)で稈茎関節(culm pulvinus)をもつものがある^{6,7)}。これらの関節は、葉の運動組織であり重力刺激に反応する。

重力感受性が、この組織にない系統は横臥型(lazy type)と呼ばれる。この系統のイネは、苗のとき正常に生長するが、分けつ期になると稈が倒れ横に生長し、出穂直前の上位節で再び稈が垂直に立つ²⁸⁾。トウモロコシにも、このような系統(a-geotropic form)がある¹¹³⁾。この植物の稈を水平にしても、関節の上半分と下半分でオーキシン量に差が生じない¹¹⁴⁾。コムギの関節を水平に置くと、下側の細胞が伸長し稈が背地性を示す。IAA・NAA・2,4-D を処理すると関節の上下の細胞が伸長し、TIBA では両側の細胞伸長が抑制され、共に背地性を示さない⁴³⁾。オオムギの茎の背地性屈曲反応は高温条件で顕著で、刺激後、直ちに反応が開始する¹⁶⁾。

重力刺激をイネに与えると、葉身長と葉鞘長が減少し²⁵⁾、節間の髓の細胞数と細胞長は増加する²⁶⁾。また発根や分けつ芽の生長を促進するので、横臥栽培技術とも関係する。水平位のイネに IAA-¹⁴C を吸収させると、茎内の放射性 IAA 量が不均等となる²⁷⁾。イネ苗を横にすると、葉の基部が上方に屈曲し葉身が展開する。太くて丈夫な苗で、この反応が著しい³⁰⁾。葉身の展開は、葉身傾斜角度の増大となって現われる。この角度は、イネ苗を 20 度以上傾けたとき増加する⁵⁶⁾。

葉身傾斜角度は、イネの受光能率・品種生産力などの観点から注目される。受光態勢(草型)の良い品種として、葉身傾斜角度(葉鞘軸の延長面から葉身面までの角度)の少ない葉身の立った姿勢が選択され、栽培技術の目標とされた。脱粒性の稲穂を立毛のまま収穫籠にたたきつけていた時代や、穂刈り収穫法が一般的であった農耕時代や農耕地域では、葉身傾斜角度の大きな系統で作業能率が良いと思われる。また雑種強勢イネの育成品種として止葉が折れ曲る性質、すなわ

ち止葉の葉身傾斜の大きな系統が注目される⁴²⁾。したがって傾斜角度を任意に調節する技術が要請される。

圃場での葉身傾斜は、葉身の長さ・硬度などに影響されるが、葉身関節(屈曲部⁴¹⁾、カラー、葉節、葉身基部またはラミナジョイント(lamina joint)の向軸側の伸長に著しく支配される。移植1カ月後のイネの葉身傾斜速度は1日当り 1.3~1.6 度であり、矮性種で角度が大きい。Te-Tep の止葉は 4.1 度/日の速度で傾斜する⁶⁴⁾。短銀坊主の葉身角度は大きい。短銀坊主と綾錦の交配由来の三系 12 号では角度が小さい。このことは、短稈で葉身角度が小さく受光態勢の良い品種を育成しうる可能性を示している¹⁰³⁾。無葉舌稲では葉身関節が組織分化しないので、葉身基部での屈曲は生じない。

葉身傾斜はイネ馬鹿苗病の病徴である。GA や NAA でも、この角度が増加する。短銀坊主と矮稲 C では、個体当り 100 ng の brassinosteroid で葉身が傾斜する。IAA と NAA は、この物質と相乗作用を示すが、TIBA では阻害される¹⁰⁵⁾。

暗黒条件でイネの葉身角度が増大し、赤色光で抑制される⁴⁷⁾。赤色光を 400~1,000 erg/cm² で 30 秒間 2 回照射すると、角度が阻害される⁶⁷⁾。青色光で角度は著しく増加する。ラミナジョイントだけ青色光で照射しても、角度が増加する。すなわち傾光性(photonastic)反応を導く青色光の感受部は、ラミナジョイントにある¹⁸⁾。コムギでもラミナジョイントの向軸側の細胞伸長が反対側に優ることにより、葉身が屈曲する⁴¹⁾。コムギの葉身傾斜は青色光(430~480 nm)の 20 erg/cm²/sec で生じる^{35,36)}。コムギの光感受部位もラミナジョイントである³⁷⁾。

ラミナジョイントは、イネの重力刺激反応により生長運動を行い葉身を傾斜する。運動方向が刺激の方向にかかわらず一定しており、傾地性生長運動である。ラミナジョイントの細胞には大型でんぷん粒があり、重力刺激でこのアミロプラストが重力方向に動き、約 2 時間で移動を完了する。生長運動の閾値が 6~17 時間であるのに対して、この時間は著しく短い⁸⁹⁾。

イネ切断葉片でも、水平に置かれると葉身は一定方向に傾斜する。ラミナジョイントは重力の感受器官でも反応器官でもある⁴⁵⁾。イネの第2葉身のラミナジョイントは、縦に 7~10 個が並ぶ合計約 2,500 個の細胞からなる(高位葉では約 30,000 個)。同一葉片で 10 時間、経時的に角度変化を観察し得る。IAA 処理で毎時 5 度の速度で角度が増加するが、IAA を除くと速度が半減する。再び IAA を与えると、もとの速度

にもどる。毎時5度の速度で傾斜するとき、ラミナジョイントの向軸側細胞は、毎時4 μm の速度で伸長する。エンバク子葉鞘の表皮細胞は毎時50 μm 、コムギ根の表皮細胞は毎時15 μm 、エンバク葉の表皮下細胞では毎時4 μm 、コムギ葉鞘関節では毎時1 μm である⁶³⁾。

上述の知見から、イネ・ムギの葉身基部と葉鞘基部には、葉身や葉鞘の生長が完了し厚壁組織が分化したのち、再び細胞伸長を開始し得るような特殊な組織が分化すると言える。このことは、第2図に示した葉身基部方向に見られる細胞の伸長的性質が、特殊な伸長帯として残存することを意味する。

X線やガンマー線で葉身傾斜に障害が生じる。X線照射直後から6時間障害が続く、その後回復し24～48時間後に角度が増大する⁵¹⁾。IAA・NAA・カリで角度が増加し⁵¹⁾、IAAとGA間に相乗効果がある。KNとその誘導体⁵²⁾、actinomycin Dとpuromycin⁶⁵⁾、carbostyryl化合物^{109, 110)}、二価の陽イオンとくにカルシウム⁴⁶⁾などで阻害される。マニトールにより減少するので、角度は可逆的部分と非可逆的部分からなり浸透圧調節作用が働く⁵¹⁾。ラミナジョイントに対してIAAと相乗効果を示すイソキサゾール誘導体HMI(タチガレン)は、イネ苗の屈起力を増大させ、機械移植時に活着促進効果がある^{92, 93)}。屈起を阻害するmorphactinの作用はHMIで除き得ない^{94, 95)}。

生理活性物質の生物検定法として、イネの切断葉片が広く使用されている。この方法はrice lamina inclination test, rice lamina joint test, rice lamina joint bending bioassayなどと呼ばれる。

インダゾール酢酸の各種ハロゲン置換体の生理活性が、この方法で認められ、生育調節剤Figaronの研究に貢献している²⁹⁾。ステロイドラクトンであるBrassinolideは、0.0005 $\mu\text{g}/\text{ml}$ で活性がある^{107, 121)}。Brassinolide関連物質の化学構造と生理活性の関係が、この検定法で研究されている^{38, 89, 105, 120, 122)}。インゲンマメの種子¹²⁹⁾、フジマメの種子^{4, 127, 128)}、クロマツの花粉¹³⁰⁾、クリの茎葉・花芽・虫えい^{1, 2)}、ハクサイ、チャ¹⁾などから、この検定法に活性を示すステロイドラクトン類が発見されている。ガマにcastasteroneの存在が認められ¹⁰²⁾、クリから抽出されたcastasteroneは0.0001ppmで活性がある¹²⁶⁾。このような最近の研究は、一連の生理活性物質の発見に、新しい生物検定法の確立が先行することを示す事例と言える。

IV. 種子の形成と発芽

作物種子には、糖質・脂質・蛋白質・灰分などが含まれる。この成分は子葉・胚乳・胚などの細胞内に共存するが、細胞内では糖質はでんぷん粒、脂質は脂質粒、蛋白質は蛋白粒として、それぞれの区画(compartment)のなかに濃縮される。糖質・脂質・蛋白質などが生合成され貯蔵形態となる生化学反応は、相互に混合し競合しないように、それぞれの区画のなかで進行する。灰分は主に蛋白粒内のグロボイドとして蓄積される。グロボイドのより一般的な呼称として、多量のリンを含む性質から、含リン顆粒という用語を用いるのが適切である。含リン顆粒の構成物質は水溶性で、しかも硬い結晶構造となるので、顕微鏡観察が困難である。緩衝液の種類やpHを特定し溶出を少なくすれば、その含有物質の存在を認識できる¹¹⁶⁾。

種子の蛋白粒には二種類の封入体、グロボイドと蛋白結晶体がある。種子にはヒマのようにグロボイドと蛋白結晶体を含むもの、イネ科のようにグロボイドのみを含むもの、マメ科のように封入体を含まないものの三種があると言われていた。しかしマメ科種子でも固定包埋法を改良した結果、グロボイドの存在が認められている。種子蛋白粒の直径はブラジルナッツの35 μm から、コムギの1 μm 以下まで種々である。蛋白結晶体の直径は3～10 μm である。グロボイドは1～4 μm のものが多く、ブラジルナッツの15 μm からコムギの1 μm 以下まで変異が大きい¹¹⁷⁾。

種子組織の全リン含量とグロボイドの大きさには、正の対応関係がある。リン含量の多い種子と、その組織でグロボイドが多く、グロボイド数の少ないときグロボイドが大きい。イネ種子のグロボイドは大きく、蛋白粒の大部分を占め、基質蛋白がグロボイドの周囲にわずかに見られる場合も多い。種子の主要なリン酸化合物はフィチンであり、種子内全リン含量の6～9割はフィチン態リンである。単離したグロボイドにフィチンが多量に含まれることが知られている¹¹⁷⁾。

イネ科作物の胚盤細胞にはグロボイドが多く形も大きい。イネ胚盤細胞の蛋白粒一切片当りのグロボイド数は1～10個であり、直径は1～8 μm である。イネ科の糊粉層には、リン含有率の高いものと低いものがある。前者はイネ・エンバク・オオムギ・オーチャードグラス・コムギ・ライムギなどであり、後者にはアワ・キビ・シコクビエ・トウジンビエ・トウモロコシ・ハトムギ・ヒエ・モロコシなどが含まれる。前者を糊粉層型種子と呼び、後者を胚盤型種子と言う。蛋

第5図 登熟イネ種子における物質流入路の変化 (ZEE 1981¹³¹⁾). P: 篩管, PS: 有色帯細胞, V: 背部維管束, X: 導管, Z: 珠心突起, I: 出穂後0~8日, II: 同8~20日, III: 同20日以降, —→: apoplastic ルート,: symplastic ルート, 点: 脂質性物質の付着, 斜線: 壁内に沈澱物の出現, 波状帯: 細胞の退化.

白質や脂質の種子内分布に関しても、同様のことが言える¹¹⁸⁾. 野生のイネ科植物の種子は小さく、胚盤の占める割合が大きいから、その種子に含まれる蛋白質は栽培種よりも多い¹⁵⁾.

子実への物質流入経路に関し、イネ科作物で多くの研究がある³¹⁾. 流入物質は背部維管束から珠心突起を通ると考えられる. イネ・ムギでは背部維管束が子実の基部から頂部付近まで走向し、珠心突起も長く伸び長型となる. 珠心表皮が種皮と胚乳間にあり、物質流入に重要な役割を果たしている. トウモロコシ・ヒエでは、背部維管束と珠心突起が子実の基部付近にのみ存在し短型となる. 転送細胞が珠心突起に面した胚乳表層部にあり、物質流入路がイネ・ムギと異なる¹¹⁹⁾.

転送細胞が珠心突起に近接する胚乳表層部に見られる子実は、キビ亜科に多い. キビ亜科・スズメガヤ亜科・ダンチク亜科の子実は短型であり、タケ亜科のモウソウチクとイネ亜科のイネとマコモは長型である. ウシノケグサ亜科内には短型と長型が見られる. 子実の“へそ”の外部形態が線状の場合は長型であり、点状または、だ円状の場合は大部分短型である. イネ科植物では長型を示す植物種が古い時代に現われ、短型の種が新しく分化したと推測される¹¹⁹⁾.

流入経路の変化が種子形成に伴って生じる. 第5図¹³¹⁾のIは子実の登熟開始期であり、子実内に水分と乾物が急速に増加する. このとき胚乳組織が生長する. 原形質による (symplastic) 経路と、原形質によらない (apoplastic) 経路すなわち細胞壁を通る経路の

両者による流入が盛んである. IIでは子実内貯蔵物質の大部が蓄積され、子実の大きさが増加し続ける. 細胞壁による経路が縮小し、水分含量が低下し始める. 原形質による経路は働いており、子実の乾物重が増加し続ける. IIIでは種子の維管束系が壊滅し、両者の流入経路が止まる. 果皮やクチクラ層を通して水分が失われ、子実の水分が一定量に近づき完熟種子となる.

吸水発芽時のイネ胚は、分解された胚乳養分を胚盤上皮 (吸収層) から吸収し生長する. 胚乳貯蔵養分の分解は、胚盤上皮細胞に接した部分から始まり胚乳組織全体に広がる¹¹⁾. 発芽4日目のイネでは、胚盤の中央から先端に接した胚乳部ででんぷん層の3~4細胞層が消化され、中央から基部にかけては1細胞層のみ消化される. エンバクでは発芽につれ胚盤が伸長し、糊粉層とでんぷん層間に生長を続け、粒の先端近くに達する. 吸収細胞の長さは、この間2倍以上に伸長する¹²⁾. オオムギでも発芽に伴い胚盤表皮細胞の長さが2倍となり、細胞内に小胞体・ミトコンドリア・ゴルジ体などが増加し液胞が形成される⁵⁵⁾. コムギでは発芽中に胚盤にでんぷん粒が現われ、これが増加し、のちに減少する. 蛋白粒は加水分解され液胞となり、これが大きくなる¹⁰⁴⁾.

胚盤の機能は、発芽に際して胚乳貯蔵物質を分解し、分解生産物を吸収移動することにある. イネの胚盤細胞内の蛋白粒は、吸水12時間後に肥大し36時間後には小液胞状となる. 多くのでんぷん粒が36時間後に見られ96時間後には減少する. 胚乳でんぷんの

分解産物である糖質は胚盤に吸収され、一部はそこででんぷん粒として一時的に貯留される。残りは胚盤維管束を通して移行し、幼芽・幼根の発育に利用される。胚盤細胞の細胞核と仁は24時間後に肥大し、仁の直径は2 μ m となり仁液泡が出現する¹¹⁵⁾。

V. 脱分化と再分化

イネ種子に高濃度の2,4-Dを与えると、正常に発芽せず、胚盤吸収細胞・中胚軸・幼根などからカルスを形成する。子葉鞘や葉鞘基部の維管束付近からもカルスが生じる。使用する器官の令が進むと、高濃度の2,4-Dが必要となる¹⁹⁾。葉鞘切片からも不定根が生じ、その発生はカルス誘導と部分的に共通した現象と考えられる²⁰⁾。

胚盤の異常肥大と胚乳の消化遅延が、2,4-D培地に置かれたイネ種子で認められる。胚盤上皮細胞と中胚軸細胞が異常増殖し、カルスを形成する。中胚軸のカルス化は、幼根に通じる中心柱の最外層付近の細胞が分裂して生じる。2,4-D濃度が低い場合、中胚軸から不定根原基に類似した組織が発生する⁸⁶⁾。2,4-D培地上のイネ種子では、胚盤上皮細胞の胚乳養分吸収機能が減退し、発芽からカルス化すなわち脱分化の方向に代謝機能が切りかえられる。

イネの切断根は側根原基を形成し、側根の中心柱を分化するが、2,4-D培地ではカルス原基を生じ中心柱が分化しない。根原基とカルス原基では、細胞壁などの性質が異なる⁸⁷⁾。セルロース合成阻害剤である2,6-DBが根原基数とカルス原基数を増加させ、カルスの生長を促進したことから、細胞壁組成が細胞の分化と脱分化に関係すると示唆された⁸⁹⁾。

培養カルスは体制化せずに増殖を続けるが、多くの形態的に異なった細胞が含まれ⁹⁾、また組織構造も変化する。イネカルスの構造は生長につれ5段階に変化する。(1)カルス表面に小さな分裂組織塊が発生する。(2)周縁分裂組織と内部柔組織が分化する。(3)周縁分裂組織に内接して表層下分裂組織が発生する。(4)周縁分裂細胞が液胞化し周縁柔組織を形成する。(5)表層下分裂細胞が液胞化しカルスの生長が止まる。なお4と5の段階で、カルスに中心柱状の構造が見られる。表層下分裂組織の一部が分裂活性を高め、根端分裂組織状の構造を生じることがある。このことからイネカルスの生長は、不定根の性質を体制化する過程と行うことができる⁸¹⁾。

2,4-D-1-¹⁴Cを含む培地でイネカルスを培養すると、放射能の多くは80%エタノール抽出区分にあり、

脱炭酸による分解は極めて少ない。この抽出区分に含まれる2,4-D誘導体は2,4-Dアスパラギン酸複合体でなく、グルコース複合体と考えられる。イネとヒエのカルスには、二種の2,4-D誘導体AとBがある。タバコではBのみが見られ、Aは認められない。80%エタノール抽出区分内の遊離2,4-D量はヒエで最も多く、イネ・タバコの順に少ない。このことは、各種カルスの2,4-D要求性を反映している²¹⁾。

IAA-1-¹⁴Cを含む培地で培養したイネカルスで、大部分の放射能は80%エタノール抽出区分に、また15%が気相中に存在した。エタノール抽出区分はIAA誘導体となっており、エンドウの場合と同じくIAAアスパラギン複合体である。遊離のIAAは低濃度でのみ存在する。以上の結果からイネカルスの生長には、IAAでなく2,4-Dが要求される²¹⁾。

イネカルスには、すくなくとも三種のサイトカイニン物質が含まれる。主なものはZAである。カルス内のサイトカイニン濃度は 10^{-7} M 2,4-D培地より 10^{-8} Mの場合で高い。イネカルスの誘導と生長にKNを必要としないのは、カルス内のサイトカイニン濃度が高いためと思われる²⁴⁾。

カルス組織の特徴は、培地の2,4-D濃度に影響される。低濃度でカルス組織は硬質(compact)になり、褐変部分が多くなる。高濃度の2,4-D培地で、根原基状構造を導く分裂細胞群を生じたカルスが、低濃度の2,4-D培地に移されたとき、カルスの褐変部付近に根を形成する。茎葉形成は 10^{-7} M 2,4-D培地で生じる⁸⁴⁾。器官形成は硬質カルスで多い²²⁾。

茎葉形成はKN濃度の増加で促進され、移植後10~14日経過すると肉眼で見えるようになる。概して培地に近接したカルス周辺部に、多くの茎葉が認められる。形成された茎葉の30~50%が白色葉である⁹⁹⁾。KN培地ではカルス内に分化した管束系に沿って、でんぷん粒があるが、GA培地では、でんぷん粒が少ない。茎葉形成は9代以上継代したカルスで認められない⁶⁶⁾。

イネカルスのアミラーゼは10本のアイソザイムに分離される¹⁰⁰⁾。カルスからの茎葉分化過程でアルファアミラーゼと、そのアイソザイム・酸性フォスファターゼ・リボスクレアーゼ・カタラーゼなどの活性が増大する¹⁰¹⁾。

継代培養が続くとカルスは軟質(friable)となる。このようなカルスは硬質カルスより緑色部域と茎葉の出現が少ない。緑色部域には小さな緑色スポットが集まり、そのクロロフィル組成は緑色葉と異ならない。

低濃度の 2,4-D と高濃度の KN を含む培地で、カルス組織は硬質となる。2,4-D 培地のカルスは 2,4-D を取り込んでおり、カルスを分化培地に移したとき、カルス内の 2,4-D が分化培地にもち込まれるので、この 2,4-D 濃度の影響を考慮しなければならない²²⁾。2,4-D と ABA を含む前培地で培養したカルスを KN 培地に移すと、著しい茎葉分化が見られる²³⁾。ABA が高い花芽形成促進効果を示すのに対して ZA が、ほぼ完全に花芽形成を抑制した場合が報告されているので¹¹⁾、今後 ABA とサイトカイニンの相互作用が注目される。

イネの胚乳組織からカルスが形成され、このカルスから植物体が生じた⁸⁴⁾。

茎葉の発生以前にカルス塊上に肉眼で識別し得るような外部形態変化を観察し、茎葉形成過程に沿って、その変化を追跡することができる。外部形態変化を、乾燥・緑色・突起・緑色突起・白色・白色緑色・緑色葉・白色葉の 7 領域に区別した。これらの特徴をもつ領域は、一つの領域から他の領域に変化し、またときには褐変し消滅する。主な変化は、乾燥から緑色または突起、さらに緑色突起から緑色葉への移行である。これらの外部形態変化は、茎葉の発生に必要な植物ホルモンなどの物質に対するカルスの要求性の変化を、反映していると思われる⁸⁰⁾。

組織学的変化が分化培地に移したカルスに生じる。最初、培地に接していないカルス表面に、放射方向の細胞列が出現する。これに続いて小塊・前形成層・維管束系の形成、放射細胞列を覆う原表皮状の細胞層・緑色部に生じる毛茸・乾燥部域における前形成層と維管束系を伴う小突起の形成、先端に毛状体を形成する葉原基状構造の発生などがある。最後に、茎頂が葉原基状構造を含む領域に生じる。約 15 日前後で茎頂形成が完了する。茎頂形成以前に葉状体の見られる例は、*Populus nigra*, *Taraxacum officinale* などにある。茎頂形成は、分化した細胞が脱分化を完了した結果と言える。イネカルスでは meristemoid の形成が見られない⁸²⁾。

タバコカルスでも、器官形成に伴って、でんぷん粒を集積する¹¹²⁾。GA は器官形成を阻害する⁷⁹⁾。タバコカルスを茎葉分化培地に移すと、まず (1) サフラニン染色性物質を切断面に集積する。次に (2) 細胞列が発生し、でんぷん粒が出現する。(3) リグニン化した仮導管をもつ nodule がカルスの上部に見られる。(4) 培地に向かって形成された突起内に、でんぷん粒の顕著な集積が生じる。(5) この突起内に

meristemoid が生じる。(6) meristemoid 間に、でんぷん粒をもった柔細胞がある。(7) meristemoid と連なった細胞列が生じる。(8) この細胞列が突起表面の茎頂が出現する領域に達する。(9) 不定芽が、この突起上に生じる。(10) その後、不定芽はカルスの側面および上部に生じる⁶⁵⁾。

VI. おわりに

作物の茎葉発育と無菌培養による器官形成に関して、筆者の今日までの報文を中心に記載した。今後、新知見が得られるたびに、批判と再検討の対象となり得るものでありたいと思う。すでに葉構造⁵⁹⁾、葉緑体^{62,76)}、葉の配位とラミナジョイント^{49,50,57)}、培養^{53,59)}、脱分化と再分化^{60,62,69,70,71)}に関し総説を記した。それぞれの詳細は、これらを参照されたい。最後に、第 5 図の転載を承諾された徐 是雄香港大学教授 (S.Y. ZEE) に感謝します。

引用文献

1. ABE, H. et al 1983. Experimentia **39**: 351—353.
2. ARIMA, M. et al 1984. Phytochem. **23**: 1587—1591.
3. ARSLAN, N. and T.A. BENNET-CLARK 1960. J. Exptl. Bot. **11**: 1—12.
4. BABA, J. et al 1983. Agric. Biol. Chem. **47**: 659—661.
5. 卜蔵建治 1967. 植物雑 **80**: 272—278.
6. BROWN, W.V. et al 1959. Southwest Naturalist **4**: 115—125.
7. BROWN, W.V. et al 1959. Southwest Naturalist **4**: 126—133.
8. ブッチャー, D.N.・D.S. イングラム (前田英三訳) 1984. 植物組織培養, 第 2 刷 朝倉書店, 23—25.
9. 長南信雄 1967. 日作紀 **36**: 291—296.
10. 長南信雄 1979. 農業技術 **34**: 149—155.
11. 檀上 勉 1951. 水稻の育苗, 佐々木喬監修総合作物学, 食用作物篇, 稲作の部 地球出版, 181.
12. 檀上 勉 1966. 宮崎大農研究時報 **12**: 155—208.
13. ESAU, K. 1965. Plant Anatomy 2nd ed. Wiley & Toppan, 689.
14. GOULD, F.W. and R.B. SHAW 1983. Grass Systematics 2nd ed. Texas A & M Univ. Press, 39—51.
15. ハーラン, ジャック R. (熊田恭一・前田英三訳) 1984. 作物の進化と農業・食糧, 学会出版センター, 125.
16. 北条良夫・小田桂三郎 1965. 日作紀 **33**: 297—300.
17. 池田 武・佐藤 庚 1981. 日作紀 **50**: 409—410.

18. INADA, K. 1969. *Plant & Cell Physiol.* **10**: 845—854.
19. 井上 貢・前田英三 1976. *日作紀* **45**: 545—557.
20. 井上 貢・前田英三 1977. *日作紀* **46**: 319—320.
21. 井上 貢・前田英三 1979. *日作紀* **48**: 1—9.
22. INOUE, M. and E. MAEDA, 1980. *Japan. Jour. Crop Sci.* **49**: 167—174.
23. INOUE, M. and E. MAEDA, 1981. *Japan. Jour. Crop Sci.* **50**: 318—322.
24. INOUE, M. et al 1979. *Plant & Cell Physiol.* **20**: 917—924.
25. 石井滋規 1967. *奈良教育大紀要(自然)* **15**: 119—127.
26. 石井滋規 1969. *奈良教育大紀要(自然)* **17**: 117—130.
27. 石井滋規 1978. *奈良教育大紀要(自然)* **27**: 115—142.
28. JENKIN, W. J. and C. R. ADAIR 1938. *J. Heredity* **29**: 315—318.
29. 禰泰雄・平井康市 1982. *植物の化学調節* **17**: 65—70.
30. 片山 佃 1940. *農及園* **15**: 1047—1050.
31. 川原治之助 1979. *農業技術* **34**: 534—539.
32. 川原治之助ら 1968. *日作紀* **37**: 372—383.
33. 河村雄司ら 1976. *日作紀* **45**: 538—544.
34. 川田信一郎・山崎耕宇 1963. *日作紀* **31**: 332—336.
35. KIMURA, K. 1974. *Berichte, Ohara Inst. landwirt. Biol. Okayama Univ.* **14**: 47—56.
36. KIMURA, K. 1975. *Berichte, Ohara Inst. landwirt. Biol. Okayama Univ.* **16**: 129—133.
37. KIMURA, K. 1975. *Berichte, Ohara Inst. landwirt. Biol. Okayama Univ.* **16**: 135—146.
38. KONDO, M. and K. MORI 1983. *Agric. Biol. Chem.* **47**: 97—102.
39. KONO, Y. et al 1982. *Japan. Jour. Crop Sci.* **51**: 445—454.
40. 熊沢正夫 1958. *植物雑* **71**: 117—124.
41. 熊沢正夫 1979. *植物器官学*, 裳華房, 202.
42. 栗原真・上田洋一 1984. *謎のコメが日本を狙う*, 日本放送出版, 190.
43. MAEDA, E. 1958. *J. Exptl. Bot.* **9**: 343—349.
44. MAEDA, E. 1959. *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan* **27**: 451—457.
45. MAEDA, E. 1960. *Physiol. Plant.* **13**: 204—213.
46. MAEDA, E. 1960. *Naturwissenschaften* **47**: 91.
47. 前田英三 1962. *日作紀* **31**: 49—54.
48. MAEDA, E. 1962. *Proc. Soc. Crop Plant Develop., Fac. Agri. Nagoya Univ.* **1**: 1—28.
49. 前田英三 1963. *雑草研究* **2**: 113—118.
50. 前田英三 1964. *植物生理* **4**: 118—123.
51. MAEDA, E. 1965. *Physiol. Plant.* **18**: 813—827.
52. MAEDA, E. 1965. *Plant & Cell Physiol.* **6**: 653—660.
53. 前田英三 1966. *蛋白質・核酸・酵素* **11**: 1160—1165.
54. 前田英三 1968. *日作紀* **37**: 51—58.
55. 前田英三 1968. *育種雑* **18**: 327—332.
56. 前田英三 1970. *日作紀* **39**: 192—199.
57. 前田英三 1970. *植物の化学調節* **5**: 67—72.
58. 前田英三 1972. *日作紀* **41**: 269—283.
59. 前田英三 1979. *水稻茎葉の構造と發育*, 清水正治編著, *作物の形態形成論* 養賢堂, 28—38 & 62—63.
60. MAEDA, E. 1980. *Japan Agr. Res. Quart. (JARQ)* **14**: 4—8 & 123—130.
61. 前田英三 1982. *熱帯農業* **26**: 169—186.
62. 前田英三・三宅 博 1979. *生物科学* **31**: 79—86.
63. 前田英三・坂齊 1968. *日作紀* **37**: 37—44.
64. 前田英三・坂齊 1968. *日作紀* **37**: 45—50.
65. 前田英三・坂齊 1970. *日作紀* **39**: 279—286.
66. 前田英三・坂齊 1973. *日作紀* **42**: 442—453.
67. 前田英三・杉浦紹雄 1969. *日作紀* **38**: 615—621.
68. MAEDA, E. and T. A. THORPE 1979. *In Vitro* **15**: 415—424.
69. 前田英三ら 1976. *細胞* **8**: 49—59.
70. 前田英三ら 1977. *組織培養* **3**: 7—16.
71. MAEDA, E. et al 1982. *Regulatory mechanism of shoot formation in rice callus in "Tissue culture of economically important plants" edited by A. N. Rao, Natl. Univ. Singapore, 1—6.*
72. 三宅 博 1978. *名古屋大学農学研究科博士論文*
73. MIYAKE, H. and E. MAEDA, 1976. *Can. J. Bot.* **54**: 556—565.
74. MIYAKE, H. and E. MAEDA, 1976. *Ann. Bot.* **40**: 1131—1138.
75. MIYAKE, H. and E. MAEDA 1978. *Can. J. Bot.* **56**: 880—882.
76. 三宅博・前田英三 1979. *農業技術* **34**: 390—394.
77. 三宅博ら 1981. *国立公害研報告* **28**: 47—85.
78. MIYAKE, H. et al 1984. *New Phytol.* **96**: 215—228.
79. MURASHIGE, T. 1964. *Physiol. Plant.* **17**: 636—643.
80. 中野 寛・前田英三 1974. *日作紀* **43**: 151—160.
81. 中野 寛・前田英三 1974. *日作紀* **43**: 345—353.
82. NAKANO, H. and E. MAEDA 1976. *Z. Pflanzenphysiol.* **93**: 449—458.
83. 中野 寛・前田英三 1978. *日作紀* **47**: 262—266.
84. NAKANO, H. et al 1975. *Z. Pflanzenphysiol.* **76**: 444—449.
85. NIEUWENDORP, P. J. and M. C. Buys 1964. *Acta*

- Bot. Neerl. **13**: 559—565.
86. 西村繁夫・前田英三 1977. 日作紀 **46**: 275—285.
87. NISHIMURA, S. and E. MAEDA 1982. Japan. Jour. Crop Sci. **51**: 553—560.
88. NISHIMURA, S. and E. MAEDA 1984. Japan. Jour. Crop Sci. **53**: 109—112.
89. OKA, K. and K. MORI 1983. Agric. Biol. Chem. **47**: 89—95.
90. 小川正巳 1981. 植物の化学調節 **16**: 149—157.
91. OGAWA, M. and H. KITAMURA 1980. Planta **147**: 495—499.
92. 小川正巳・太田保夫 1974. 日作紀 **43**: 278—282.
93. 小川正巳・太田保夫 1975. 化学と生物 **13**: 404—408.
94. 小川正巳・太田保夫 1976. 農技研報 D **27**: 103—137.
95. OGAWA, M. et al 1983. J. Plant Growth Regul. **2**: 129—135.
96. OGAWA, M. et al 1980. J. Exptl. Bot. **31**: 533—544.
97. 小野寺二郎 1940. 日作紀 **12**: 141—150.
98. Ota, Y. and M. OGAWA 1974. Plant Growth Substances 1973. Hirokawa Pub. Co. 494—503.
99. 坂齊・前田英三 1969. 日作紀 **38**: 668—674.
100. 坂齊・前田英三 1973. 日作紀 **42**: 307—314.
101. 坂齊・前田英三 1974. 日作紀 **43**: 207—218.
102. SCHNEIDER, J.A. et al 1983. Tetrahedron Letters **24**: 3859—3860.
103. 菅洋 1979. 作物の発育生理, 養賢堂, 83.
104. SWIFT, J.G. and T.P. O' BRIEN 1972. Aust. J. Biol. Sci. **25**: 469—486.
105. TAKATSUTO, S. et al 1983. Phytochem. **22**: 1393—1397.
106. TAKEDA, T. et al 1980. Bot. Mag. **93**: 55—65.
107. 竹松哲夫ら 1983. 植物の化学調節 **18**: 38—54.
108. TAKENO, K. and R.P. PHARIS 1982. Plant & Cell Physiol. **23**: 1275—1281.
109. TANIGUCHI, M. and Y. SATOMURA 1972. Agric. Biol. Chem. **36**: 2169—2175.
110. TANIGUCHI, M. et al 1976. Phytochem. **15**: 29—31.
111. 谷本静史 1984. 植物組織培養 **1**: 28—29.
112. THORPE, T.A. and T. MURASHIGE 1968. Science **160**: 421—422.
113. VAN OVERBEEK, J. 1936. J. Heredity **27**: 63—96.
114. VAN OVERBEEK, J. 1938. J. Heredity **29**: 339—341.
115. 和田富吉・前田英三 1976. 日作紀 **45**: 582—590.
116. 和田富吉・前田英三 1979. 日作紀 **48**: 206—213.
117. 和田富吉・前田英三 1980. 日作紀 **49**: 51—57.
118. 和田富吉・前田英三 1980. 日作紀 **49**: 475—481.
119. 和田富吉・前田英三 1981. 日作紀 **50**: 199—209.
120. WADA, K. and S. MARUMO 1981. Agric. Biol. Chem. **45**: 2579—2585.
121. WADA, K. et al 1981. Plant & Cell Physiol. **22**: 323—325.
122. WADA, K. et al 1983. Agric. Biol. Chem. **47**: 1139—1141.
123. 山崎耕宇 1961. 日作紀 **29**: 400—403.
124. 山崎耕宇 1963. 日作紀 **31**: 371—378.
125. 山崎耕宇 1963. 日作紀 **32**: 81—88.
126. YOKOTA, T. et al 1982. Tetrahedron Letters **23**: 1275—1278.
127. YOKOTA, T. et al 1982. Tetrahedron Letters **23**: 4965—4966.
128. YOKOTA, T. et al 1983. Agric. Biol. Chem. **47**: 1409—1411.
129. YOKOTA, T. et al 1983. Agric. Biol. Chem. **47**: 2149—2151.
130. YOKOTA, T. et al 1983. Agric. Biol. Chem. **47**: 2419—2420.
131. ZEE, S.Y. 1981. Wheat and Rice Plants, Cosmos Books LTD. 54—56.