イネ小穂の貫生化に関する研究

第6報 土耕栽培による貫生体 (Propagule) の発育*

武岡 洋治・清水 正治・畔柳 千枝子**

(名古屋大学農学部)

これまでの報告^{5,7)}で、エチレンイミン突然変異系統 (品種秋晴) およびX線突然変異系統 (品種レイメイ) の穂に 幼苗と同じ形態をした貫生体 (propagule, 既報⁷⁾ ではこれを 幼苗状体と呼んだ) が発生することが明らかとなった。本報では、これらの貫生体を母穂から分離して移植した場合の発育の可能性とくに小穂の形態形成について観察した。つまり、出穂する小穂に分離以前の母穂に見られた貫生現象が現われるかどうか、稔実した場合にその種子を栽培して得られる翌代の小穂についてはどうかなどを観察することによって、母穂の小穂に現われた貫生現象が世代をこえてどのように発現するかを明らかにしようとした。

材料および方法

観察に供試した材料は、筆者らが数年前から温室内で周年栽培をしている人為突然変異系統のイネ (原品種はレイメイおよび秋晴) の穂に発生した貫生体であり、葉的形態をした穎が互生した葉条、および葉身と葉鞘に分化した葉が幼苗状体を形成しているものなどである。貫生体基部から約 1cm の一次枝梗の主軸部分を付けて穂から切り取り、湛水した 1/5000 アール土詰めポットに 1 個ずつ移植して温室内で栽培した。移植後 3 日目に複合化成肥料 2g を施与し、以後 4 週間おきに 1g ずつ追肥した。移植した貫生体の個数、移植期などは第 1 表のとおりである。

また、移植したもののうち秋晴変異系統の貫生体か

ら出穂し登熟して得られた種子を 1973 年 6 月 10 日に播種し、1/5000 アールポットで土耕栽培を行った。

なお、便宜上貫生体の各世代をつぎの記号で呼ぶこととする。

- I. 分離前の貫生体とその母穂の世代: P_0
- II. 移植した貫生体から出穂した小穂の世代: P_1
- III. P_1 の穂で稔実した種子を栽培して出穂した小穂の世代: P_1S_1

結 果

Photo 1 と photo 2 にそれぞれ品種秋晴とレイメイの変異系統の穂に発生した貫生体が表示されているが、移植した貫生体のうち活着して発育したものは秋晴変異系統で 2 個体、レイメイ変異系統で 1 個体であり、photo 3, 4 および 5 に見られるように活着した貫生体は約 3 カ月後に出穂したが、 P_1 小穂には table 2 に示されるようにそれぞれの P_0 母穂におけると同様な形態の変化が見られた。すなわち、秋晴変異系統では護穎の著しい伸長と維管束数の増加、雄ずい数の減少などが見られるとともに、枝状の突起、葉的穎で構成される栄養体ならびに小穂基部からの不定根の発生なども認められた。レイメイ変異系統においても外穎の著しい伸長と維管束数の増加、付加的穎の発生、雄ずい数の減少と雌ずいの増加、ならびに小穂型 (S 型) 貫生体の発生など母穂で見られた形態変化と同様の変化が認められた。

出穂後登熟させた一部の穂について稔実歩合を調べたところ、秋晴変異系統では 42.8% (調査小穂数 173)、レイメイ変異系統では 1% 以下 (同 112) であり、とくにレイメイ変異系統において著しく稔性が低下していた。また、秋晴変異系統の稔実種子につき護穎と外穎の長さを測定すると、photo 6 および fig. 1 に明らかなように、護穎の伸長と外穎の伸長との間に正の相関が認められた。これらの種子を長粒、中粒、短粒に類別し、1973 年 6 月 9 日 1/5000 アールポットに 3 粒ずつ播種して栽培し、9 月 7 日出穂後穂を採取して小穂 (P_1S_1 世代にあたる) の形態異常の有無を

第 1 表 移植した貫生体の個数および
移植期・出穂期

	移植貫生 体数	移植期	出穂期
秋晴変異系統	7	1973 年 2 月 2 日	1973 年 5 月 1 日
レイメイ変異系統	4	1973 年 2 月 26 日	1973 年 5 月 14 日

* 昭和 50 年 4 月 15 日受理

第 157 回講演会 (昭和 49 年 4 月) において発表

** 現在 日本植物調節剤研究協会

Table 2 Morphological abnormalities in spikelets of the P₁ plant*

Mutant Strain**	Number of spikelets investigated		Increased in number of veins		Additional glume	Decrease in number of stamens	Increase of pistils	Spikelet having only glumes	Spikelet having S-type proliferation	Rachilla like protrance	Spikelet having adventitious roots
	Empty glume	Lemma	Empty glume	Lemma							
Strain I	177 (100)	163 (92.1)	24 (13.6)	9 (5.1)	13 (7.3)	2 (1.2)	7 (4.0)	0 (0)	10 (5.6)	1 (0.6)	
Strain II	191 (100)	18 (9.4)	133 (69.6)	187 (97.9)	184 (96.3)	146 (76.4)	9 (4.7)	23 (12.4)	0 (0)	0 (0)	

* P₁ plant developed from the propagule transplanted in flooded soil.

** Strain I was induced by ethylene imine on the cultivar of Akibare.

Strain II was induced by X-ray irradiation on the cultivar of Reimei.

Table 3 Morphological abnormalities in spikelets of the P₁S₁ plant*.

Size of seed**	Number of spikelets investigated	Increase in number of veins in empty glume	Decrease in number of stamens	Increase of pistils	Spikelet having only glumes	Inverted spikelet
Long	212 (100)	211 (99.5)	23 (10.8)	9 (4.3)	13 (6.1)	3 (1.4)
Middle	186 (100)	186 (100)	25 (13.4)	13 (7.0)	9 (4.9)	0 (0)
Short	223 (100)	216 (96.9)	22 (9.9)	7 (3.1)	14 (6.3)	8 (3.6)
Total	621 (100)	613 (98.7)	70 (11.3)	29 (4.6)	36 (5.8)	11 (1.8)

* P₁S₁ plant developed from the seed of P₁ plant.

** Seed was obtained from the ear of mutant strain I induced by ethylene imine on the cultivar of Akibare.

Expanation of photos

Photo 1. Propagule of the mutant induced by ethylene imine on the cultivar of Akibare (strain I). ×0.8

Photo 2. propagule of the mutant induced by X-ray irradiation on the cultivar of Reimei (strain II). ×1.6

Photo 3. Propagule of the strain I just after transplanting in flooded soil. ×1

Photo 4. P₁ plant developed from the propagule of strain I transplanted in flooded soil. ×0.1

Photo 5. Close view of P₁ plant developed from propagule of strain I transplanted in flooded soil. Black arrow indicates an old leaf of the propagule. ×0.8

Photo 6. Seeds of different sizes obtained from P₁ plant of strain I. Upper row: relatively longer seeds. Middle row: seeds of more or less same size as that of the normal seeds of cultivar Akibare. But in this case the empty glume is more longer than the normal seeds. Lower row: relatively smaller seeds. ×6.8

Fig. 1 Correlation between empty glume and lemma in length of seeds obtained from P_1 plant of strain II

Note: P_1 plant means plants developed from propagules of the mutant induced by ethyleneimine on the cultivar of Akibare

調べた。その結果は table 3 に示されているが、ほぼすべての小穂で護穎の脈数が増加しており、約 11% の小穂で雄ずいの減少がみられ、約 5% の小穂が多子房、多柱頭など雌ずいの増加が認められた。また約 6% の小穂では生殖器官を欠失しており、まれではあるが小穂が倒立する例もみられた。以上の結果は長粒、中粒、短粒のいずれの区にも共通した傾向であり、播種時の種子の形状による差はみられなかった。また登熟させた穂について調べた稔実歩合も P_1 穂と同様に低く 28.2% であり、この傾向は播種時の種子の形状のいかににかかわらず全般に低かった。

考 察

供試した個体数はきわめて少ないが、穂に発生した貫生体を分離して湛水土壤に移植すると活着して発育し、穂を形成することが明らかとなった。しかも、この穂に分化する小穂 (P_1) に母穂の小穂 (P_0) で見られたと同様な形態の異常が認められたことは、これらの貫生体は母穂の小穂と同じ突然変異形質をもっていることを示している。とくに秋晴変異系統において、 P_1 小穂だけでなく $P_1 S_1$ 小穂にも P_0 小穂と同様な形態の異常が現われたことは、 P_0 母穂における貫生形質が貫生体の分離移植という一種の栄養繁殖によっても種子による繁殖によっても同様に遺伝していることを示すものであり、遺伝的にはほぼ固定した形質になっていることを示している。

種子作物であるイネにとって、このように種子形成の過程を経ずに直接幼植物を穂上に形成し、しかもこれらが発育して繁殖機能をもつということは、イネ本来の種子繁殖の様式からみればきわめて特異的であるといえよう。分けつも栄養繁殖の一種ではあるが、これは栄養生長期に葉の腋芽として発生するのに対し、貫生体はすでに生殖生長期に入った穂上において小穂に代って発生してくるのであって、分けつとは発育段階を異にし腋芽としての性格はもっていないと考えられる。引続き発表の予定であるが貫生体の大部分は各一次枝梗の頂端から発生しているのである。したがって、貫生体は同じ栄養繁殖の一種であっても分けつとは異質のものと考えらるべきである。

通常の場合イネはその生活環の中で減数分裂による $2n$ 相から n 相への転換、重複受精による $2n$ 相への復帰ならびに胚乳の $3n$ 化など一連の核相の交代を行なうが、貫生体ではこれらの過程が省略されて減数分裂以前の $2n$ 世代から直接幼植物の $2n$ 世代へと移行するのである。この幼植物の染色体が n 相でないという確認はまだ得ていないが、既報⁹⁾ で明らかにされたようにこれらの貫生体は小穂軸生長点の頂端生長により発生し、その際生殖器官はほとんど全て欠失してしまっているのであって、花粉や卵細胞を分化する意味の複相から単相への転換は起っていないと考えられる。

一般に植物は藻類のような下等植物から菌苔類およびシダ植物を経て種子植物へと進化するにつれて、配偶体の時代 (n 相) が短縮して孢子体の時代 ($2n$ 相) が長くなり、種子植物では n 相の配偶体が $2n$ 相の孢子体の中に寄生する形となって、核相の交代は明瞭であっても世代の交代という点からみれば有性世代が不完全になっているといわれる²⁾。

このように n 相が短縮して有性世代が退化するのが植物における繁殖様式の進化の方向であるとするならば、本実験の貫生体のように有性世代を完全に省略し $2n$ 相のみで生活環を完結する繁殖様式は、種子植物における有性世代の退化の傾向をさらに進めたものといえよう。

イネ科植物の花序に発生する貫生体を栽培してその形態形成を観察した例は、これまでに筆者らが知る限り Galinat ら¹⁾ 以外には見当たらない。彼らはトウモロコシ品種コネチカットスウィートコーンの自然系に 15 時間以上の長日処理を施すことによって、雄花の花序に多数の側芽と不定根原基をともなった小植物 (plantlet) が発生することを観察したが、この小植物を通常の培養液で培養すると短期間で側根が分化し、

これを土壤に移植すると栄養生長を続け、4~8節をもつものでは1m以上にまで發育して、雄穂の末端部分から得られた小植物では小形の成熟体が得られている。

しかしながら、Galinat¹⁾の実験ではこの成熟体の花序に再び小植物が発生するかどうか、種子の形成はどうか、その種子から發育する翌代の花序に形態変化が現われるかどうかなどの点は全く触れられておらず、本実験のように貫生体の翌代にまでわたって發育を追跡していない。

本実験で観察したイネは兩変異系統とも不稔性はきわめて高く種子繁殖の能力は著しく低下しているが、すでに明らかなように⁸⁾ 貫生化の傾向はイネの種子繁殖にとってきわめて不利な低温で長日に向う日長条件下で一層進むのである。一般に植物は自然環境の変動に適応するために、その環境条件に最適な遺伝子型を急速に繁殖させるか集団内の遺伝的変異を起こすかしてみずからの繁殖率を維持しようとする、そのために有性繁殖と無性繁殖、アポミクシスと有性繁殖、ならびに他殖と自殖などの組み合わせが広く植物界に分布し、なかでもアポミクシスと有性繁殖と無性繁殖の混合は1つの最も進歩した繁殖体系であろうといわれている^{3), 4)} が、これらの知見をあわせ考えるならば、貫生体による栄養繁殖の発達はこの種子繁殖能力の低下を補う役割を果していると考えられ、種子繁殖に不利な環境に対する1つの適応の現われとも考えられる。

以上のように、本変異系統のイネは貫生体による有性世代の省略というきわめて大きな変化の様相を現わすが、イネのもつ形態形成ならびに繁殖様式のあらゆる可能性をひき出しこれを栽培目的に活用してゆく上で、本変異系統のイネはいくつかの重要な問題と示唆を提供しているようにおもわれる。

初めに述べたように本実験では供試した貫生体の数も少く、実験規模も予備実験の域にとどまった。変異系統だけでなく正常系統のイネについても貫生体を多数発生させる条件を探索するのが現在の課題であるが、この点すでに前報⁹⁾の実験結果から低温で長日に向う日長条件が栄養体貫生を誘発する条件であることが推定されているので、これにもとづき実験を行ない一応の結果を得ている。改めて報告したい。

摘 要

1. 水稻品種秋晴およびレイメイの人為突然変異系統の穂に発生した貫生体と湛水土壌に移植してその後

の發育と小穂の形態形成を観察し、繁殖様式の面から貫生発達の意義を考察した。

2. 移植した貫生体のうち秋晴変異系統で2個体、レイメイ変異系統で1個体が活着しかつ出穂した。

3. 秋晴変異系統の小穂では護穎の著しい伸長と維管束数の増加、雄ずいの減少、枝状の突起、葉的穎で構成される葉条ならびに小穂基部からの不定根の発生などが、またレイメイ変異系統では外穎の著しい伸長と維管束数の増加、穎の付加的発生ならびに雄ずいの減少と雌ずいの増加などがそれぞれ観察され、いずれの変異系統においても各母穂小穂におけると同様な形態変化が認められた。

4. 兩変異系統とも穂の稔実歩合が著しく低下したが、秋晴変異系統の稔実種子では護穎の伸長の著しいものほど外穎も長くなる傾向が認められ、これらを播種して出穂した穂でも最初に貫生体を発生させた母株の小穂と同様の形態変化が認められた。

5. 移植第1代に得られた種子を栽培して出穂した小穂にも母株の小穂と同様な形態異常が現われたことから、母株小穂の貫生形質は遺伝的にかなり安定していると考えられた。

6. 種子作物であるイネにとって直接幼植物を穂上に形成し、しかもこれが繁殖能力をもつことは、イネ本来の繁殖能力からみてきわめて特異的であり、貫生体による繁殖様式は種子植物における世代の交代の進化の方向をより進めたものではないかと考えた。

7. 貫生体による繁殖様式はまた、環境の変動に対する一種の適応を示すものであり、種子による繁殖能力の低下を補う役割を果しているものと考えられた。

引用文献

1. GALINAT, W. C. and A. W. NAYLOR 1951. Relation of photoreperiod to inflorescence proliferation in *Zea mays* L. Amer. J. Bot. 33: 38—47.
2. 猪野俊平 1970. 植物組織学. 内田老鶴圃新社, 東京.
3. 松尾孝嶺 1974. 育種ハンドブック. 養賢堂, 東京.
4. 岡 彦一 1966. 生態と進化. 現代の生物学 9. 岩波書店, 東京.
5. 武岡洋治・清水正治 1973. イネ小穂の貫生化に関する研究. 第1報 X線突然変異系統の小穂における貫生の外部形態. 日作紀 42: 513—519.
6. ———— 1974. イネ小穂の貫生化に関する研究. 第2報 X線突然変異系統の小穂における貫生構造. 日作紀 42: 520—526.

7. ———— 1974. イネ小穂の貫生化に関する研究. 第3報 エチレンイミンによる突然変異系統の小穂にみられた貫生の外部形態. 日作紀 43: 252—260.
8. ———— 1974. イネ小穂の貫生化に関する研究. 第5報 X線突然変異系統における貫生形態の季節的变化. 日作紀 43: 523—530.

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

VI. Development of proliferated spikelets (propagules) by means of soil cultivation

Yoji TAKEOKA, Masaharu SHIMIZU and Chieko KUROYANAGI
(Faculty of Agriculture, Nagoya University, Nagoya)

Summary

The experiment was carried out to observe the development of proliferated spikelets (propagules) in rice cultivated in flooded soil and attempts were made to discuss the significance of the development of propagules in the propagation of rice.

The propagules used in the experiment were obtained from ears of two mutant strains (P_0), one induced by ethylene imine on the cultivar of Akibare (strain I) and the other induced by X-ray irradiation on the cultivar Reimei (strain II).

It was observed that three propagules, two from strain I and one from strain II, could produce roots and ears (P_1) when transplanted in flooded soil. And each of them produced spikelets with same kind of abnormalities as those in P_0 plants.

Abnormalities observed in case of strain I were as follows: 1) Successive initiation of leaf-like glumes forming a leafy shoot from the base of the spikelet, 2) Initiation of adventitious roots at the basal portion of spikelets, 3) Remarkable elongation of empty glumes having more veins than the normal ones, and 4) Initiation of rachilla-like protuberance in the stems.

In case of strain II abnormalities were, 1) Remarkable elongation of the lemma having more veins than the normal ones, 2) Additional initiation of glumes at the inner portion of lemma and palea, and 3) Production of more number of pistils and lower number of stamens than the normal ones.

Fertility of spikelets in P_1 were very poor in case of both strains, specially in case of strain II the spikelets were almost sterile. P_1S_1 plants developed from the seeds of P_1 plants in strain I had also the same morphological abnormalities in their spikelets as those of P_0 and P_1 . Therefore, it was considered that the mutant characteristics in the spikelets of P_0 were genetically fixed.

In respect of propagation of rice by propagules initiated on the ears, a very interesting point needs mentioning that the plants produced from the propagules encircled their life cycles by the diplont nuclear phase only omitting its sexual phase which is related to the formation of pollens and egg cells and their fertilization.

Considering the general tendency of the plant kingdom as a whole, the more the plant evolved the longer becomes the diplont nuclear phase in the life cycle shortening the haplont ones, the propagules seemed to be one of the progressive type of propagations in seed plant. It will also not be overemphasized to mention that the vegetative propagation of rice by propagules would obviously compensate the sterility of the spikelets.