γ線を照射したチューリップの形態学的研究(第1報) 照射時期の影響について

松 原 尚 生

(東京都立アイソトープ総合研究所)

Morphological Investigations on the Tulip Plants Irradiated by Gamma Rays

I. Effects of the Time for Irradiation

Hisao MATSUBARA

Tokyo Metropolitan Isotope Research Center, Setagaya-ku, Tokyo

Summary

The present investigation was carried out in order to find out the effects of irradiation on the flower organ formation in tulip and to elucidate the mechanisms of the morphological changes anatomically.

The bulbs and plants of tulips at the various growing stages, from the early stage of the flower bud differentiation (July) to the late stage of appearance of flower bud (March) were irradiated with cobalt-60 gamma rays (Table 1, Fig. 1, 3). Dosages employed were 0.5, 1 and 3 krad at dose rates of 1.6×10^2 and 1.4×10^4 rad/hr (Table 2).

The results of the observation are as follows:

1. The remarkable retardations in the development of flower organs were observed by the irradiation at the stages during and immediately after the flower bud differentiation, whereas the retardations were slight at the stages of flower bud formation after the completion of the differentiation. Generally, the more serious retardations were found in the earlier stages (Fig. 4, 5, 7, 8).

2. The dwarfish plants with abnormal flower were obtained after the high does irradiation at the early stages of the differentiation, whereas the dwarfish plants with narrow petals were obtained by the irradiation at the stages after the completion of flower bud differentiation. The plants similar to the unirradiated in plant height and flower organs were observed even after the high does irradiation, at the stage of the appearance of flower bud.

3. The flower with the petals deformed or breaked was obtained by the high does irradiation at the stages during flower bud differentiation (Fig. 1, 8). At the stage IV, where the epidermis in the central part had differentiated and the epidermis in the marginal part was at the early stage of differentiation, the narrow petals without any breaks were induced by the high does irradiation (Table 6, Fig. 8). On the other hand, flowers having narrow petals were not observed in the plants given high does irradiation at the stages after the formation of epidermis of whole petal (Table 3, 4, 5, Fig. 8).

4. The feature in color change of a flower was also varied with the different stages irradiated (Fig. 8).

5. The bulbs and plants irradiated were also examined histologically. Comparisons between the observations on the tissues and organs at the times of irradiation and flowering, were made. In July, the inner bud was in the early stages of the flower organ differentiation and the meristematic tissues at shoot apex were so sensitive to irradiation that the necrosis of the growth point was induced after the high does irradiation (Fig. 5, 7). In some cases, however, the tissues in the growth point

1973 年 6 月 13 日 受理

本研究の一部は、昭和 39 年園芸学会春季大会において発表した。

Stage I

Stage II

Stage III

Stage IV

Stage VIII

Fig. 1. (図説は次ページ脚注)

Middle of Part A*   Middle of Part B*   Margin of Part B*
 Fig. 3. Abaxial epidermis of the outer petal, middle-late in Feb. (variety : Athleet, unirradiated).
 Note. Si : Initial cell of stoma, Sm : Mother cell of stoma, S : Stoma,
 G : Guard cell of stoma, * : See Fig. 2.

Stage I   Stage II   Stage III
 Fig. 5. Flower bud and flower organs of the irradiated at different stages, sampled in Mar. (variety : Mamasa, irradiation dose : 3 krad).

Stages in the figure indicate the stages of the development of flower bud and flower organ at irradiation time (see Fig. 1, Table 1). Left figure shows the irradiation damage of shoot apex. Middle figure shows deformed petals and stamens by the irradiation. Right figure shows slender petals induced by the irradiation.
 Note. S : Shoot apex, P : Petal, St : Stamen

could survive and differentiate, and developed to the abnormal flower (Fig. 8). In September, the flower bud was before the completion of petal form and the cell divisions were taking place actively. Therefore, abnormal cell divisions in the flower organ in the primordial state were induced by high dose irradiation and the tumorous organs were developed to necrosis (Fig. 5, 6, 7). From November to January, when dermatogen was completed, the flower bud organs were differentiated and the cells were multiplying slowly. The cells at these stages were inhibited their division but were not their enlargement by high dose irradiation, so that the plant could grow to flowering by the abnormal cell enlargement without the division (Fig. 8, 9, Table 6). In March, the flower bud was after the completion so that no changes of the cells in shape and in number were observed even by high dose irradiation. The flower form thus obtained were normal.

Distributions, sizes and shapes of the radiation-induced red spots in the central part and in the marginal part of the petals were variable by the irradiation at different stages (Fig. 8). The facts could be elucidated by the difference in the process of organ formation in the central part and in the marginal part of the petal. No red spots were observed in the irradiation at the stages after the completion of whole epidermis of flower petals, because there are no further cell divisions in the epidermis.

From the observations on the petal forms and on the cell forms of the irradiated, and on the red spots induced by irradiation, it is suggested that the formation of petals occur in two different processes.

緒 言

植物体を構成する各器官の分化や発育の様相がよく知られている材料を用いて、生育時期別に放射線の照射を行ない、照射による形態の変化を検討することは、放射線の植物に対する作用機構の解明に役立つだけでなく、広く放射線育種や放射線の栽培への利用にも有益と考えられる。

これまで、チューリップに対する放射線照射の影響についての、育種上の報告や外部形態および生態の変化についての報告(5, 6, 7, 19, 21~27, 34, 36~38, 46)は多い。これらの報告にもかかわらず、なお未説明の問題が多く、特に、チューリップの各器官の形成に関するこれまでの諸研究と関連づけながら、放射線照射の影響について解析した報告は少ない(26, 30)。

一方、チューリップの花芽分化から、花らい形成までを7段階(33)、8段階(13)、10段階(43)とする各報告はあるが、それ以降の経過についての報告(26, 30)は少

ない。

また、照射時期の範囲も、その多くは7月~12月頃(5~7, 27, 34, 37)の間であり、それ以後での照射の影響についての報告は少ないようである。

本実験は、チューリップの花芽分化前(7月)から翌年の出らい(3月)までの間の八つの時期をえらび、 ^{60}Co γ 線を照射し、照射の影響が照射時期によりどのように異なるかを形態学的立場から明らかにする目的で行なった。

実験材料と方法

実験材料 富山県産の 'Athleet' (Mendel tulip), 'White Rock' (Cottage tulip), 'White Triumphator' (Lily flowering tulip), 'Mamasa' (Darwin tulip) および花卉に覆輪をもつた 'Weber' (Mendel tulip) の5品種の球周 10~12cm の良球を用いた。供試球根の含水量は、照射実験用に貯蔵中 50~60% の範囲にあり貯蔵中の温度は、冬期約 15°C, 夏期約 24°C の範囲とし

Fig. 1. Stages of the development of the flower bud and flower organ at irradiation time (variety: Weber). Date of irradiation is shown in Table 1.

Note. Stage I : Growing point raised and a high protuberance with broad at the top of growing point.
This is the initial stage of the primodium for the flower.

Stage II : Just after completion of the pistil differentiation.

Stage III : Early stage of the flower organ formation (the time in process of formation of the central portion in the petal).

Stage IV : Just before completion of the central portion in the petal (see Fig. 2).

Stage VIII : Young flower bud after completion of the flower organs.

S: Shoot apex (growing point), P: Petal, St: Stamen, Pi: Pistil

Table 1. Dates of irradiation and planting.

Experiment*	Stage**							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Exp. I	Irradiation Jul. 11 (1961)	Sep. 11 (1961)	Oct. 16 (1961)	Dec. 1 (1961)	Jan. 22*** (1962)	Feb. 5*** (1962)	Feb. 23*** (1962)	Mar. 23*** (1962)
Exp. II	Irradiation Nov. 27 (1962)	Nov. 2 (1961)	Dec. 6 (1961)	Mar. 27*** (1963)	Dec. 6 (1962)			

Note. * Exp. I: Jul. 1961—May 1962.

Exp. II: Nov. 1962—May 1963.

** Stage of the development of flower bud and flower organs at irradiation time.

Stage I—IV, VIII: See Fig. 1.

Stage V: Just after completion of Part A of petal (see Fig. 2).

Stage VI—VII: The time in process of formation of part B of petal (see Fig. 2).

*** Irradiation after planting.

Table 2. Irradiation dose rates and doses.

Dose rate (rad/hr)	Total dose (krad)	Stages when applied
16×10	0.5	I—IV
	1	IV—VIII
	3	I—IV, VIII
14×10 ³	3	I—IV

た。

照射方法 照射線源として、⁶⁰Co 約 2kCi を用い、線量率 1.6×10^2 rad/hr および 1.4×10^4 rad/hr で総線量 0.5, 1 および 3krad の照射を行なつた。照射時間が長いと、線量効果の他に生育相の差による照射の影響の違いが加わることが充分に考えられたので、照射は1日で終わるようにした。

照射時期 照射時期は、花芽分化と花らい形成に関する解剖所見およびこれまでの報告(13, 33, 43)をもとに、第1表の八つの時期とし、第2表のような組み合わせで行なつた。便宜上本報告では以後照射時期を Stage I, II, ……VIII と略記する。これら各照射時期の花芽、花器、花卉の状態を第3, 4表および第1, 2, 3図に示す。

Stage I: 花芽分化初期で従来の報告(13, 33, 43)の花芽分化第1段階から第2段階に相当する。**Stage II:** 従来示されている花芽分化の第8段階から第9段階(13, 43)の時期に相当し、花卉の形成初期である。**Stage III:** 花器の形態が完成し始めの頃で、花卉中央部分形成中(以後、花らい形成初期とよぶ)、ほぼ豊田(43)の花芽

Fig. 2. Outline of a petal form of the unirradiated tulip at flowering time.

Part A is the central part of petal(perianth).

Part B is the side parts of petal.

分化第10段階に相当する。本実験での解剖所見によれば、チューリップの花弁はその形成段階から、中央部分形成期 (Part A と略記する) と周辺部分形成期 (Part

Table 3. Dimensions of outer petal and number of cells in abaxial epidermis of outer petal (variety: Athleet).

Sampling time	Part A*		Part B (total)*	
	Length		Width	
	cm	No. of cells***	cm	No. of cells***
Late in Nov.	1.09	232	0.25	221
Late in Dec.	1.62	399	0.28	245
Early in Jan.	1.66	485	0.28	229
Late in Mar.	4.18	501	0.45	231
Middle in Apr.**	6.78	487	0.64	211

Note. * See Fig. 2. Width is indicated by the maximum width between apex and base of petal.

Width of Part B=Width of petal—Width of Part A.

** Flowering time.

*** Number of cells were measured along broadwise and lengthwise directions of a petal.

Bと略記する）に分けられる（第2図）．各照射時の花卉の状態，細胞数などを第3，4表および第3図に示す．これらの所見にもとづき，Stage IV以降の状態は次のように分けられる．

Stage IV：花卉のPart Aはほぼ形態的に完成しているが，細胞数はまだ開花時の細胞数に達していない．花卉のPart Bは数細胞層が形成された時期．Stage V：花卉のPart Aの細胞数，気孔数が開花時のそれに達した時期で，Part B形成がさらに進んだ時期．Stage VI，VII：花卉Part Bの細胞数，気孔数の完結途中の時期．Stage VIII：花卉Part Bの細胞数，気孔数も開花時のそれに達した時期．花卉以外の花器も小さいがほぼ開花時の花器と相似の形態を示す．よつて，以後，花らい完成期と称することにした．これは栽培上の出らい期に相当する．なお，植え付け時期の関係から，Stage IVまでは球根照射後，約24℃，暗黒乾燥貯蔵してから植え付け，Stage V以降ははち植えとし，れき耕装置内に埋め込み，茎葉の地上部展開に応じて取り出し，全植物に照射を行なつた．

栽培方法 照射による障害の著しいと予想されるStage I～IIIはStage IIIの照射終了後の11月上旬には場に植え付けた．Stage IV～VIIIは12月上旬には場および無加温のガラス室内のれき耕装置内に植え付けた．いずれも，環境の影響をしらべる目的で非照射の球根を同時に植え付けて比較し，充分に検討しうるようにした．

観察方法 照射時から出らいまでの照射により誘発された花器の形態および組織の異状について観察した．観察に供試した植物の開花時の生育状況の1例を第4図に示す．内部形態および組織の状態についての観察は亘理(45)の方法に従つて行なつた．すなわち，組織の固定はホルマリン：氷酢酸：70％アルコール10：5：85を

用いた．組織観察は生体または固定試料の表皮はく皮法，切片法（5～25μ），スンプ法を用いて行なつた．染色は鉄ヘマトキシリン，サフラニン，ファストグリーン三重染色を行なつた．なお，顕微鏡観察は，オリンパスECETr型顕微鏡で斜方反射光および透過光による方法とユニオン光学UMU・7Bi倒立顕微鏡で斜方反射光および垂直反射光による方法で行なつた．前者は主に顕微鏡写真撮影および通常の細胞の状態や細胞数の計測に，後者は表皮細胞の状態を生体のまま調査する場合に使用した．また，細胞数の計測には正確を期すために，コロニー自動計数装置を併用した．

調査個体数は1照射時期の1品種，1処理区当たり10～20個体とし，一部品種や一部処理区では反覆測定を行なつた．組織観察には同様に処理，栽培したものを1照射時期1品種，1処理区，1回の試料採取当たりそれぞれ5個体ずつを別に用意して供用した．

実験結果

花器の形態に対する照射の影響 高線量照射により開花しなかつたStage I～IIIの照射区の花器の解剖した結果を第5図に，開花時の花器および球根内芽の状態を第6，7図に示す．全般に，照射による障害は低線量率照射より高線量率照射で著しい傾向が認められた．

まず3月の解剖の結果ではStage Iで発芽しなかつたものは生長点の照射による破壊が認められ，Stage IIでは照射時より若干生育してはいるが，きれつを多数もち，腫状に肥厚した花器が認められ，Stage IIIでは異常に細長い花卉を有する花器が認められた（第5図）．しかし，Stage IVでは非照射区と照射区（3krad）との間にこのような顕著な形態上の差異は認められなかつた．

一方開花時の観察では，Stage IIで高線量照射をうけた花器はすべて照射により枯死し（第6図），その一部

Table 4. Stoma formation in various parts of abaxial epidermis of outer petal (variety : Athleet).

Date of sampling	Part A*			Part B*		
	Upper	Middle	Lower	Inner	Middle	Marginal
Middle in Oct.	—	—	—	—	—	—
Late in Nov. — Early in Dec.	— or ±	—	—	—	—	—
Middle in Dec. — Late in Dec.	± or +	± or +	—	—	—	—
Early in Jan. — Middle in Jan.	+	+	— or ±	— or ±	—	—
Early in Feb.	+	+	+	± or +	— or ±	—
Late in Feb.	+	+	+	+	± or +	—
Middle in Mar. — Late in Mar.	+	+	+	+	+	—
Middle in Apr.**	+	+	+	+	+	—

Note. * See Fig. 2. ** Flowering time.
+ Stomata and guard cells. ± Stomatal mother cells. — Not observed.

Fig. 4. Effects of irradiation doses at low dose rate at different stages of flower development on the emergence, flowering and flower stem length at flowering time of five varieties (irradiation dose rate: 1.6×10^2 rad/hr). Stages in the figure indicate the stage of development of flower bud and flower organ at the irradiation time (see Fig. 1, Table 1).

はかつ変化（第7図）している。Stage IIIの照射では、異常にわい性化した植物体に極めて細い針状花卉をもつた花らいが出たが、その後枯死し、完全な開花に至らなかった。この現象はいずれの品種でも認められた。

開花したものの発育途中および開花時の花器の状態を

第8図に示す。花卉の形、花色およびおしべ、めしべなど照射時期により、著しい違いを示した。すなわち低線量照射区（0.5krad）では、Stage Iの照射は花形に影響を及ぼさなかったが、Stage IIでは、著しい欠刻を有する花卉を生じた。Stage IIIになるとこの欠刻は小さくなり、Stage IV以降になると、この欠刻は全く認め

Stage II

Fig. 6. Flower organ at flowering time, killed with high dose irradiation (variety : Mamasa, irradiation dose : 3 krad, irradiation time : stage II).

Note. P : Petal, St : Stamen

られなくなつた。いつぼう、1kradの照射ではStage IVでも花弁に小さな欠刻が認められるが、Stage V以降はこの欠刻は認められなかつた(第8図)。さらに高線量照射区(3krad)について見ると、Stage Iの照射では、異常な奇形花弁、異常に細長い形の花弁および部分的に赤色化したり、帯緑化した咲き分け花弁などが認められた(第8図) Stage II, IIIの照射では、先に示した通り(第4図)、開花しなかつた。Stage IVの照射では、斉一にわい性した植物体に花弁の長さは非照射区と変わらないが幅が著しく狭い花弁(21~26, 31)が100%発現した。このものの花型は極端な開倒円すい型(16)に似ている。Stage V以降は花弁Part Bの形成が進むにしたがつて(第3表, 第1, 3図)次第に花弁の幅も広くなり、Part Bの完成後のStage VIIIの照射では、3kradの照射を行なつた場合でも、非照射と同じ草だけで(第4図)、花弁の形も非照射の場合と全く同じであつた(第8図)。おしべとめしべに対する照射の影響を比較すると、Stage V以降の照射では影響はほとんど認められなかつたが、それ以前では、Stage IV<III<IIの順に著しい影響をうけ、欠損や奇形が多数見られた(第8図)。なお、同一照射時期内では、分化の遅いめしべがもつとも著しい影響をうけた。

照射による花色の変化 Stage Iの低線量照射区

Stage I

Stage II

Fig. 7. Longitudinal sections of the bulbs at flowering time of the irradiated with 3 krad (variety : White Triumphator).

Stages in the figure indicate the stages of the development of flower bud and flower organ at the irradiation time (see Table 1). The arrows indicate the browning of flower organ by the irradiation.

では、花色の変化は認められなかつたが、高線量照射区の‘White Triumphator’で花型が小さく、しかも花弁半分が黄色の咲き分け花が、‘Weber’では花弁半分が赤色の咲き分け花が見られた。Stage II以降の照射では、このような咲き分け花は全く見られなかつた。一方低線量照射区についてみると Stage IIのすべての花弁、すなわち Part A 部分に小型の赤色の縦しま(縞)、Part B 部分に大きな赤色のしまがみられた(第8図)。Stage IIIになると、この赤色のしまの大きさは小さくなり、赤色のはん点は逆に多くなつた。Stage IVになると、赤はんはいよいよ小さく、また数も増大し、しかも赤色しまは Part B にのみ分布するようになった。Stage Vでは、Part A の赤はん数は著しく減少し、Part A 部分の表皮細胞数の完成した後の Stage VI以降の照射では、Part A に赤はんは全く認められなくなり、Part B にのみ赤はんが分布するようになり、また、その数も次第に減少した。Part B の完成された Stage VIIIの照射では、たとえ高線量照射でも花弁に赤はんは全く認められないようになった(第8図)。品種により程度の

Stage	0.5krad		1krad		3krad	
	InMar.	At flowering time	InMar.	At flowering time	InMar.	At flowering time
I			—	—	—	
II			—	—		NO flowering
III			—	—		NO flowering
IV			—			
V			—		—	
VI	—	—	—		—	—
VII			—		—	—
VIII	—	—				

unirradiated
(at flowering time)

Fig. 8. A diagram showing the petal forms, radiation induced red spots and stripes of outer petal, and a stamen and a pistil of the tulip irradiated at different stages (see Table 1).

Note. (1) Sampled in Mar. or at flowering time.

(2) Irradiation dose: 0.5, 1 and 3 krad.

差はあるが、以上のような傾向は供試品種のすべてについて認められた。

顕微鏡観察によると、上述の大きな赤色のしま1個は数十個の細胞から、また小さな赤はん1個は1～数個の細胞から構成されていた。高線量照射区で、やや大きな赤はんの中には、可視的に大は1個の赤はんのようにみえても拡大して観察すると、変化をうけない細胞が1～2個赤はんに介在し、2～3個の小赤はん群に区別しなければならない場合がかなり多く見られた。

要するに、早い時期の照射では、多数の細胞からなる赤色はんや赤色じまが、遅い時期の照射では、少数の

細胞からなる赤色はんや赤色じまが見られた。これら、照射により誘発された赤色はんや赤色じまの色調は品種によつて異なっており、‘Mamasa’は濃赤色、‘White Triumphator’はやや濃い赤色、‘Athleet’と‘Weber’および‘White Rock’は淡赤色であつた。これらはペーパークロマトグラフィーおよび顕微分光装置(10)で検討の結果、すべてアントシアン系色素であつた。なお、上記品種はいずれも一花卉当たり数個程度の極めて小さい赤はんが自然の非照射花卉でも認められた。

花卉表皮系組織に対する照射の影響 第9図は Stage II～IV の高線量照射区 (3krad) の3月下旬

の花弁の背軸側の表皮細胞の状態を、Part A について観察した1例である。Stage II は花弁形成開始初期に当たるが、この時期に照射を受けた花弁表皮細胞は、3月下旬（普通では花らい完成直後）にはその配列方向が不規則であり、しかも、細胞の形や大きさも色々で極端な分裂異常が行なわれた形跡を示していた。これに反しStage III, IV の照射区では非照射区と細胞の配列は同様で、細胞長軸方向と花弁縦軸方向とは平行していた。しかし、細胞の大きさはStage III の照射区でかなり不規則であり、非照射区に比し、異常伸長と肥厚を示し、またStage IV の照射区では、非照射区の約2倍程度異常伸長を示していた。

気孔分化前のStage II, III の高線量照射区では、気孔は全く見られなかったが、気孔分化の開始されるStage IV の高線量照射では、わずかであるが異常な未分化の気孔母細胞と認められる細胞が出現した(第9図)。さらにStage V 以降の高線量照射では、照射時期が遅くなるにしたがつてPart A で花弁先端部より基部に向かって正常気孔が認められるようになり、Stage VIII の高線量照射では、非照射と全く同じ正常気孔がPart B でも認められるに至った(第5表)。このように、照射時の気孔の状態(第4表)と開花時の高線量区の気孔の異常との間には明らかな対応が認められた。

一方、細胞の配列がすでに決定された段階のStage III およびIV に高線量照射した区の花弁表皮細胞数を3月上旬に調べた。その1例を第6表に示す。この結果をみると、Stage III, IV とともに、照射により細胞分裂が阻止されていた。特に、Stage III の高線量区では、Part B は全く形成されていなかった。また、Stage III とIV の高線量照射区を比較すると、Stage III は花弁Part A の縦、横方向とも細胞数が非照射区にくらべて少ないが、Stage IV になると横方向の細胞数は増加し、非照射区と同じで、縦方向の細胞数だけが少なくなっていた。

考 察

発育中の生体照射では、照射時期やそのときの植物体の含水量により照射の影響の現われ方や放射線感受性が違うことが一般的な現象として観察されている(11, 29, 42, 44)。本実験の結果でも、照射時期により現われる影響はいろいろであつたが、全般的にみて生育についての結果(第4図)、茎葉や花器についての結果(第5図、第6, 7, 8図、第6表)および花弁表皮組織についての結果(第9図)などから明かなように、照射の影響は、Stage II, III で最も著しく、次いでStage I, IV, V, ……VIII の順に小さくなる傾向がみられた。これを、照射時の花芽および花器の形成の程度(第1, 3図、第1

3, 4表)と照射による花器の異常の程度(第5, 6, 7, 8, 9図)から分けると、照射の影響の現われ方は質的に三つの型に分けられる。すなわち、花芽分化初期(Stage I)の照射の影響、花芽分化中から花らい形成初期(Stage II, III)の照射の影響および花らい形成中から出らいまで(Stage IV から VIII)の照射の影響である。Stage I から Stage III までの照射では、照射時期が遅いほど照射の影響は強く現われている。この点は、従来の7月～10月の間に照射を行なつたMyodo(34)、小幡ら(19, 37, 38)の結果と一致する。しかし、花らい形成中の花弁Part A の細胞数がほぼ完結する頃(Stage IV)以降の照射では、逆に、照射時期が早いほど照射の影響が著しくなっている。

さて、被照射体の含水量と放射線の感受性との関係は重要な問題として取り扱われており、種子照射などで多数の報告がある(1, 2, 3, 20, 35, 40)。これらの報告のうち、イネ、ムギなどの種子照射では、放射線感受性は含水量15～20%で低く、それより含水量が多くなつても少なくなつても放射線感受性が増大し、生育障害が著しくなり、さらに含水量が5～6%以下、または25以上になると、放射線の感受性の増加は再びゆるやかになるとされている。他の種子でも、程度は若干異なるが同様の傾向がある。生育中の植物体について、放射線感受性と含水量との関係はあまり明らかでない。本実験では、Stage I～IV の球根照射に関する限り、この期間の水分の損失は極めてわずかであり、含水量の変動による感受性の変化は極めて小さいものと推察される。Stage V 以降は、水耕中の多水分の植物体を照射している。したがつて、上記の報告からすれば、Stage V 以降で障害がより大きく現われるはずであるが、本実験の結果は逆に小さかつた。

照射時の温度も放射線感受性を支配する要因として知られている(9, 28, 29, 36)。多くの場合、照射の影響は低温下の照射で著しい傾向を示している。本実験は、室温での照射であるが、Stage I, II の照射時の温度よりStage IV, V のそれは若干低かつた。もし、上記の“温度効果”が大きいものであれば照射の影響はStage I, II<IV, V でなければならない。しかし、実験の結果は逆にStage I<II>IV>Vであつた。このことは、チューリップの場合、照射時の温度の影響はほとんどないか、あつても極めて小さいものであることを示している。

放射線による障害を論ずる場合、照射後から植え付けまでの貯蔵中(この間も、球根内芽の生育は進んでいる)の“回復”または逆方向の“障害促進”の効果も考慮しなければならない。従来から、乾燥種子では照射後、貯

Fig. 9. Camera lucida drawings of the cells at a middle part in the Part A of abaxial epidermis of outer petal (variety : Mamasa, sampled late in Mar., Part A : see Fig. 2). Stages in the figure indicate the developmental stages of flower bud and flower organ at the irradiation time (see Fig. 1, Table 1). Neither stoma nor guard cell are observed in the epidermis of the irradiated tulips. The cells in irradiated tulips are irregular and abnormally elongated.
Note. Sm : Mother cell of stoma, S : Stoma, G : Guard cell of stoma

Table 5. Effects of irradiation at different stages* on the formation of stoma in outer petal at flowering time (variety : Athleet, Mamasa, White Triumphater).

	Irradiation time	Part A**			Part B**		
		Upper	Middle	Lower	Inner	Middle	Marginal
Unirradiated		+++	+	+	+	+	-
Irradiated (3 krad)	Late in Nov. — Early in Dec.	±	-	-	-	-	-
	Early in Jan. — Middle in Jan.	+	+	+ or ±	-	-	-
	Late in Mar.	+	+	+	+	+	-

Not .e* See Fig. 1.   ** See Fig. 2.   *** See footnote of Table 4.

Table 6. Effects of irradiation at different stages* on the petal size and number of cells in abaxial epidermis of outer petal, late in Mar. (variety : Mamasa).

Stage*	Petal size**		Number of cells***		
	Length** (cm)	Width** (cm)	Part A**		Part B**
			Length**	Width**	Width**
Unirradiated	2.60	1.65	423	243	252
Irradiated (3 krad)	1.44	0.31	75	145	0
	2.08	0.50	214	230	33

Note. * See Fig. 1.   ** See Fig. 2.
*** Number of cells arranged along broadwise and lengthwise directions of petal.

蔵期間が短くても生育に対する“貯蔵効果”による障害促進の影響が著しいのに対し、湿った種子では照射後の貯蔵による障害の増加は小さいことが知られている(4)。本実験の場合、球根は含水量も多いので、いわゆる“貯蔵効果”は小さいと推定される。もし“貯蔵効果”があるとすれば、同時に植え付けた Stage I~III について生育などの障害の大きさは Stage I>II>III になるはずである。逆に、照射後、貯蔵中に“回復”があるとすれば、障害の程度は Stage I<II<III になるはずである。しかし、実験の結果は Stage I<III<II の順に大きくなっている(第4, 8図)。このことは“貯蔵効果”が多少関与しているとしても、照射時の生育相の違いが障害の程度とより以上密接に関係していることを示すものと解釈される。

次に、植え付け時期の影響を考慮しなければならない。この問題は Stage I~III の群と Stage IV の群との比較で明らかである(第4図)。一般的な傾向はこれまでの報告(8, 12, 26, 30, 31)と同様に、非照射区については、早植えの Stage III のほうが Stage IV より生育は良好であった。しかし、生育障害の程度は Stage IV の照射よりも Stage III の照射で著しい(第4, 8図)。このことは植え付け時期の差よりも、照射時の生育相の差が大きいことを示すものである。

以上の諸考察からも分るように、チューリップにおける照射時期の影響の主な原因は生育相の差によると考えてよいので、この方向から、さらに照射の影響について考察を試みることにする。

花 弁 の 形 態 に 対 す る 照 射 の 影 響 Stage I の高線量照射で放射線感受性の高い生長点(29, 32, 41)の多くが破壊(第5, 7図)されたにもかかわらず、異常であるがごく少数開花をみた(第4, 8図)。しかし、Stage II, III では、全く開花しなかつた。このことから、分化初期の生長点は、放射線感受性は高いが、同時に回復能力もすぐれていることを示すものと考えられる。

次に、Stage II は花芽分化完了後であるが花弁の組織はまだ未熟なため放射線感受性はいぜんとして高い。そのため、低線量照射でも、花弁の先端分裂組織や周辺分裂組織が障害をうけやすく、異常分裂のためきれつ花を生ずる(第5, 8図)。この傾向は高線量照射でより著しい。しかも、照射により直ちに致死するのではなく開花時に至つて枯死していた(第6, 7図)。このことは、細胞が照射により直ちに致死するものでないことを示している。類似の現象はタマネギに対する放射線照射による内芽の枯死でも示されている(39)。Stage III になると、花弁形成も進み組織としての体制も出来上る頃なの

で、低線量照射ではきれつ花の程度は小さくなり、高線量照射でも完全な開花には至らないが、照射時のままの形で発育しただけの針状花弁が見られるようになる(第5, 9図, 第6表)。Stage IV の頃になると、放射線感受性はさらに低くなり、低線量照射ではきれつ花弁は認められず、1krad で若干小さなきれつが見られる程度となり、高線量照射で照射時と相似の、主に Part A だけからなる“細弁花”(25, 26, 31)が見られる(第8図)。Stage V 以降は高線量照射したものの開花時の花弁の形は、照射時の花弁の形と相似で、花弁の表皮を構成する細胞数の完結した Stage VIII では、照射したものの花形に全く変化を認めなかつた(第8図)。このように、Stage III~Stage VIII の過程を通じて、この時期に高線量照射を受けた最後の分裂段階にある細胞では細胞分裂は阻害されるが、細胞の異常伸長を行なうことが示された(第9図, 第6表)。

照 射 に よ る 花 色 の 変 化 照射により誘発される花弁の赤色はん(色調は品種により異なる)の様相は照射時期が早いほど、花弁完成までの細胞分裂回数が多いのでしま状はんが多く、照射時期が遅いほどそれが少なくなるので、色はんの数は多くなるが色はんの大きさは小さく、したがって、それを構成する細胞数も少なくなる傾向がみられた(第3, 6表, 第8図)。これと類似の現象はすでにキンギョ草でも指摘されている。すなわち、開花前20~40日の間に X 線 1krad を照射し、その開花時の花弁の突然変異によるはん点数と大きさを調べたところ上と全く一致する結果がえられた(42)。本実験で特に面白いと思われたのは花弁の Part A と B 部分(第2図)で赤はんの分布の様相が全く異なっていたことである(第8図)。花弁 Part A の表皮系組織完成(細胞数の完結を指す)後(Stage VI 以降)の照射では Part A にははんは認められないし、また、Part B 表皮系組織完成後の3月頃の分裂しなくなった永存組織(18)に対する照射では全く赤はんは認められない。これらの事実から花弁の Part A が先に完成し、Part B が後で完成することが明らかである。

以上の諸結果についての考察から、チューリップでは花芽分化完了後も、花弁は未完成で完成は出らい期までかかることおよびチューリップ花弁の形成はまず Part A 部分、次で Part B 部分と2段に起こっていることが明らかになった。

また、第4, 5表の結果から、照射時の気孔の状態と開花時の照射区の異常気孔との間にも、対応が認められた。このことは、チューリップ花弁の気孔の分化が11月下旬~12月上旬頃から開始されることを示す。

以上のことがらを総括すると、照射時期や照射線量、線量率が適当ならば、植物各器官形成の研究の一手段として放射線の利用は有益であることが示唆される。

摘 要

植物体を構成する各器官の分化や発育の様相がよく知られているチューリップを材料とし、放射線の照射による影響を明らかにすることを目的として、花芽分化初期（7月）から出らい期（3月）までの時期を選び ^{60}Co γ 線を照射し、その影響を検討し、以下の結果を得た。

1. 照射時期によつて、生育段階が異なるので、その影響の現われる様相は多種多様であるが、概して、照射時期が早い生育段階の若いもののほど放射線感受性が高い傾向を示した。

2. 照射時と開花時の花器の形態学的比較検討から、照射の影響は分化中の段階のものでもつとも著しく、分化完了後の段階のものでもつとも少なかった。

3. 花卉の原基状態の組織のように、活発に増殖中の細胞は高線量照射により異常分裂を引き起こした後には死を起こしていたが、分化完了後のゆるやかな増殖中の細胞（組織形成中の細胞）は高線量照射で細胞分裂は阻害されるが、細胞は異常伸長生長を行なつて生存することが明らかになった。

4. 照射による障害の回復力は照射後の花らい状態や花卉組織の状態などの観察結果から、器官未分化の組織で大きい傾向が認められた。

5. 細弁化したチューリップは花芽分化完了後の花卉両翼部分の形成初期の高線量照射で現われた。

6. 照射による花卉の形態学上の諸変化および照射により誘発された赤はんの分布の様相やそれを構成する細胞の状態などの関係から、チューリップの花弁は先端分裂組織や周辺分裂組織で形成されるが、12月頃までは主として Part A（花卉中央部分）が、11月頃から3月頃までは Part B（花卉両翼部分）が作られることがほぼ明らかになった。

7. 照射による気孔の異常の程度などから、チューリップ花卉の気孔の分化は、11月下旬～12月上旬頃から始まることがほぼ明らかになった。

謝 辞 本実験を行なうに際し、東京都立アイソトープ総合研究所長 故飯塚義助博士、同生物部長 岡 充博士より種々御指導、御助言を戴き、また報告のとりまとめに際し有益なる御教示を賜わつた東京大学教授杉山直儀博士、同松尾孝嶺博士、同川田信一郎博士、同山口彦之博士、チューリップ一般について有益な御教示を賜わつた富山県農業試験場礪波園芸分場、分場長豊田篤治博士ならびに供試材料の厳選について御協力下された富

山県チューリップ球根農業協同組合故水野豊造氏始め関係諸氏、および、実験遂行に御協力戴いた東京都立アイソトープ総合研究所の関係諸氏に対し深謝の意を表する。

引用文献

1. CALDECOTT, R.S. 1954. Inverse relationship between the water content of seeds and their sensitivity to X-rays. *Science* 120: 809—810.
2. ———. 1955. Effects of ionizing radiations on seeds of barley. *Radiation Research* 2: 339—350.
3. ———. 1955. Effects of hydration on X-ray sensitivity in *Hordium*. *Radiation Research* 3: 316—330.
4. CURTIS, H.J., N. DELIHAS, R.S. CALDECOTT, and C.F. KONZAK. 1958. Modification of radiation damage in dormant seed by storage. *Radiation Research* 8: 526—534.
5. DEMOL, W.E. 1937. The influence of X-ray treatment on flower bulbs (hyacinths and tulips). *Philips Technical Review* 2: 321—328.
6. ———. van O. LOOSDRECHT. 1953. Tweeëlei methoden ter verkrijging van knopmutaties bij tulpen door röntgenbestraling. *Natuurw. Tijdschr.* 35: 3—23.
7. ———. 1953. Die Röntgenbestrahlung van Tulpenzwiebeln und ihr modifizierender Einfluss auf die schon vorhandenen Organe, sowie auf diejenigen, welche noch nicht geformt sind. *Angew. Botan.* 27: 143—144.
8. 萩屋 薫. 1962. 花卉球根栽培法 [7]. 植え付け (I) 1 植え付け時期. 農及園. 37: 1706—1708.
9. HALEVY, A. H., and J. SHORB. 1965. The effects of gamma irradiation and storage temperature on the growth, flowering and bulb yield of Wedgewood iris. *Radiation Botany* 5: 29—37.
10. 林 孝三. 1954. 植物色素実験法. [内田 亨・上野益三・岡田弥一郎・篠遠喜人・沼野井春雄・堀川芳雄・三輪知雄・吉井義次監修] 生物学実験法講座 (IV・C). pp. 50—64. 中山書店.
11. HERMELIN, T. 1959. Acute γ -irradiation and barley development. *Kungl. Lantbrukögskülans. Ann.* 25: 327—339.
12. 穂坂 八郎. 1939. チューリップの経済的栽培 [2]. 農及園. 14: 2367—2372.
13. ———. 1939. チューリップの経済的栽培 [3]. 農及園. 14: 2571—2580.
14. ———. 1956. チューリップの花芽分化前の温度処理が花芽分化完成に及ぼす影響. 園芸学会昭和 31 年春季大会発表要旨. pp. 37.
15. ———. 1956. チューリップの花芽分化前の温

- 度の高低が処理後の促成開花に及ぼす影響。園芸学会昭和 31 年春季大会発表要旨。pp. 37.
16. ————. 1965. チューリップの切り花栽培の理論と実際。〔戸定会編〕球根養成・切り花・鉢栽培の新技术（第2版）。pp. 86—119. 誠文堂新光社。
  17. HUME, E.P. 1937. Humidity studies on narcissus bulb storage. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 35 : 851—853.
  18. 猪野俊平. 1964. 植物組織学。pp. 243—386. 内田老鶴園新社。
  19. 片岸 正・小幡宗平. 1959. チューリップ球根に対する γ 線照射の影響について。園芸学会昭和34年秋季大会発表要旨。pp. 33.
  20. 河合 武・佐藤尚雄・清沢茂久. 1961植物種子照射における種子水分量および照射後、貯蔵の放射線障害に対する影響。文部省研究報告集録（放射線編）。昭 35 年総合研究。pp. 84. 日本学術振興会。
  21. 松原尚生・田部井雅枝・篠崎善治・飯塚義助. 1961. チューリップ球根に対する ^{60}Co - γ 線照射の草たけ、花形、花色に及ぼす影響について（第1報）。園芸学会昭和 36 年春季大会発表要旨。pp. 34.
  22. ————・———・射場章三・飯塚義助. 1962. チューリップ球根に対する ^{60}Co - γ 線照射の草たけ、花色、花形に及ぼす影響（第2報）。園芸学会昭和 37 年春季大会発表要旨。pp. 34.
  23. ————・射場章三・岡 充・飯塚義助. 1963. チューリップ球根に対する ^{60}Co - γ 線照射の影響（第3報）。細弁花の発現機構について。園芸学会昭和 38 年春季大会発表要旨。pp. 42.
  24. ————・———・———. 1964. チューリップ球根に対する ^{60}Co - γ 線照射の影響（第4報）。照射時期および線量率の影響。園芸学会昭和39年春季大会発表要旨。pp. 41.
  25. ————・———・———・飯塚義助. 1964. チューリップに対する γ 線照射の影響。第5報。線量および線量率の影響。Tokyo Metropolitan Isotope Research Center Annual Report 3 : 89—100.
  26. MATSUBARA, H., S. IBA, M. OKA, and G. MESHITSUKA. 1965. Effects of gamma-irradiation on tulip (II). Effects on various stages of the development. NSJ-Tr-53 Biology and Medicine. JAERI. Tokyo. 1—10.
  27. 松村清二・藤井太朗. 1959. 放射線による芽条変異の誘発。第3回日本アイソトープ会議報文集。1005—1008.
  28. ————. 1964. 有用突然変異の誘発と利用。〔松村清二・田島弥太郎編〕放射線遺伝学。pp. 481—555. 裳華房。
  29. 松尾孝嶺. 1964. 放射線農業生物学。pp. 38—65. 養賢堂。
  30. 飯塚義助・岡 充・松原尚生・射場章三. 1963. チューリップに対する γ 線照射の影響。第2報。照射時期の影響。Tokyo Metropolitan Isotope Center Annual Report 2 : 157—162.
  31. ————・———・———・———. 1963. チューリップに対する γ 線照射の影響。第3報。細弁花の発現機構について。Tokyo Metropolitan Isotope Center Annual Report 2 : 163—166.
  32. MIKSCH, J. P., A. H. SPARROW, and A. F. ROGERS. 1962. The effects of chronic gamma irradiation on the apical meristem and bud formation of *Taxus media*. Radiation Botany 2 : 125—129.
  33. MULDER, R., and I. LUYTEN. 1928. De periodieke ontwikkeling van de Darwintulip. Meded. No. 16 Lab. Plantenphysiol. Onderz. Wageningen, Holland. pp. 1—64.
  34. MYODO, H. 1952. Effects of X-rays upon tulip plants when irradiated in different developmental stages of floral organs. Jour. Fac. Agr. Hokkaido Univ. XLVIII : 359—382.
  35. MYTTENAERE, C., Ph. BOURDEW, G. HELCHE, and M. MASSET. 1965. Radiosensitivity of rice seed in relation to water content and free radicals. Radiation Botany 5 : 443—451.
  36. 根津光也. 1964. ガンマ線照射によるチューリップの芽条変異誘発に関する研究。V. 線量、分割照射、低温照射からみた、花色斑点の誘発機構について。遺伝学雑誌。39 : 440—446.
  37. OBATA, S., T. TOYODA, T. KATAGISHI, K. NISHII, S. IIDA, A. IROBE, T. SEKIGUCHI, E. KODAKI, and S. TAKAINE. 1960. Studies of the breeding of special plants in the cold districts utilizing radioisotopes. I Effects of γ -irradiation on tulip. Bull. Toyama Agr. Exp. Sta. Ser. 1 : 1—49.
  38. 小幡宗平・片岸 正・根津光也. 1962. チューリップに対するガンマ線照射の影響（放射線による芽条変異の誘発）。Radioisotopes 11 : 39—45.
  39. 緒方邦安・岩田 隆・茶珍和雄. 1959. γ 線照射によるタマネギの発芽抑制に関する研究。園学雑誌 28 : 143—148.
  40. OSBORN, T. S., A. O. LUNDEN, and M. J. CONSTANTIN. 1963. Radiosensitivity of seeds. III. Effects of preirradiation humidity and gamma ray dose on seeds from five botanical families. Radiation Botany 3 : 19—28.
  41. PRATT, C., J. EINEST, and M. AZHUR. 1959. Radiation damage in apple shoot apices. Amer. Jour. Bot. 46 : 537—544.
  42. SPARROW, A. H., R. L. CUANY, J. P. MIKSCH, and L. A. SCHAIRER. 1961. Some factors affecting the responses of plants to acute and chronic radiation exposures. Radiation Botany 1 : 10—34.
  43. 豊田篤治. 1972. チューリップ球根の営利栽培—その技術と経営—。pp. 1—12. 農業図書。
  44. WADA, K. 1962. Inhibition of flower initi-

- tion of *Pharbitis Nil* by gamma-irradiation.
Bot. Mag. Tokyo 75 : 483—484.
45. 亘理俊次. 1957. 植物組織実験法. [戸刈義次・松尾孝嶺・畑村又好・山田 登・原田登五郎・鈴木直治編] 作物試験法. pp. 189—225. 農業技術協会.
46. 柳沢宗男・根津光也・喜田健治. 1964. ガンマ線照射によるチューリップの芽条変異誘発に関する研究(花色変異体の誘発頻度について). 第6回日本アイソトープ会議報文集. pp. 638—639.