Chao-Hwa Hu: An X-ray induced panicle-degenerating mutant in rice.
(With English summary, p.23). Jap. Jour. Breed. Vol. 11, No. 1. 1961.

稲の X 線処理後代に見出された穂の退化突然変異について*

胡 兆 華

(台湾省立農学院)

植物の生育が一定の時期に達すると、栄養生長から生殖生長への移行が起る。稲ではこの点に関して、従来幾多の研究報告が発表されている。例えば早生種と晩生種との穂の发育過程の差異、それらの日長調節による出穂期の変化、冷害の原因考察のための細胞学的研究、最近更に稲の幼穂形成並びに发育に関する生理生態学的研究などにおいて、異なる条件下の穂の分化发育について、多くの知見が得られている(NOGUCHI, 1959~60; 清水, 1960; 村上, 1960)。しかしこれらの研究はいずれも正常に穂が分化发育する材料を用い、外的要因の影響を見ているが、内的要因の違った材料、言い換えれば、花芽の分化发育に関する遺伝組成の変化したものをを用いて、穂の分化发育を見ることは、今まで試みられていないようである。

筆者は 1956 年以来、稲の放射線による品種改良のため、台湾の代表的稲品種を X 線で照射し、多数の後代系統を調査したところ、自然の日照時間下では花芽を正常に形成しない変異体が分離する 1 系統を発見した。この変異体は穂となるべき部分が葉のかたまりになる。それはおそらく穂の分化发育に関する遺伝子の変化によると思われる。本文にはこの系統についての組織解剖学的観察とそれに短日処理を試みた結果を報告する。

I. 材料および方法

本文に用いた稲の突然変異体は、台湾の在来種第一期作性品種「柳州」の乾燥種子に 25kr の X 線照射した植物の第 3 代に多数の系統を育成したところ、その 1 系統に見出された。これらの系統は各 36 個体であつた。その突然変異系統の個体中正常の穂をつけたもの 27 個体、穂が退化して葉になつたものは 9 個体であつた(第 1 図)。この穂の退化した植物はそのまま無性繁殖をつづけた。また同様の退化植物はその系統の正常株の後代(X_4 , X_5)からも分離した。

* 本研究は中央研究院植物研究所 (Institute of Botany, Academia Sinica) 所長李先聞博士より研究の便宜を与えてくれた。また日本国立遺伝学研究所岡彦一博士の原稿御校閲に厚く感謝する。

* 1960 年 9 月 20 日受領

第 1 図 水稻「柳州」およびその穂退化変異体
Fig. 1. The "leafy head" mutant and normal plant

それらについて、外部形態および生長点の解剖的観察を行つた。正常株と退化変異体からそれら生長点を採取し、FARMER 氏液で固定、パラフィン切片、DELAFIELD 氏の Hematoxylin により染色、永久プレパラートをつくつて比較観察を行つた。また退化変異体に 10 時間の短日処理を行つて、穂の分化を観察した。

II. 観察結果

1. 退化変異体の分離比

すでに述べたように、この突然変異を分離する X_3 系統における 27:9 の分離比は 3:1 に適合し、穂の退化は単純劣性であることが暗示される。

X_3 の正常株 27 を全部採種し、 X_4 の栽培を行つた。1 株 1 系統として各系統につき 48 個体を栽培した。その中に穂の退化株を分離して来た系統は 24 であつて、残りの 3 系統は全く正常株の固定系統であつた。しかし退化株を出す系統の中で 3 系統だけ正常株:退化株の分離比が 3:1 に適合し、その他では退化株の数は少ない

方に傾き、48 個体の中に 1 個体のみ退化が出現した系統もあつた。

X_5 の栽培は X_4 に穂の退化変異体を分離して来た系統から任意に 16 正常株の種子をとり、 X_4 と同様に 1

Fig. 2. Length of internodes in "leafy head" mutant and normal plant.

第3図 稲の正常穂とその葉化した穂

A: 正常穂, B, C: 葉化穂 (BはAと同じ時, Cは稍伸びた時)

Fig. 3. Panicles of normal plant and mutant.

A: Normal plant. B and C: Leafy head mutant.

株1系統として栽培した。その中に正常:退化 3:1 に分離するのが4系統, 正常株ばかりのものが5系統, 残りの7系統では, 退化株は分離したが, 期待数の1/4より少なかった。その原因は不明である。退化株を分離する親個体の稔実率は正常であつた。

2. 退化変異体の外部形態

正常個体と変異個体とは幼苗期には区別が困難である。しかし本葉第4, 5枚目頃になると, 変異体の方は稍低く, 葉身も細いことが認められる。正常個体が10枚の葉をつけるとき, 変異体の葉数は15~16枚に達し, 正常個体は第15枚が止葉となるが, 変異体の最後の葉は第21または22枚目である。変異個体は正常個体より稈長が低く分蘖数が少なく, 茎が太く節は多くなり, 節間の長さは短い。地際の伸長しない節間は両者とも10位であるが, 地上の節数は正常個体の5節に対し変異個体は11節であつた。地上部の節間の長さを図で示すと第2図の如くである。変異体の節間の長さは各節略同様であつて, 平均約5cmである。

正常個体の出穂と同時に, 変異体は穂に相当する葉片の集合体を抽出する(第3図)。その長さは正常の穂と略等しく, 苞葉に相当する葉の中に包まれて, その中に約10枚程の葉片が数えられる。正常個体は出穂後伸長を停止するに対し, 変異体は苞葉内の節間伸長を続け,

対生葉をつけて, また枝分れをする(第3図, 第4図G)。その頂端は再び小葉片に包まれた葉芽を連生し, 小穂花の内外穎および護穎の変形したもののように思われるが, 剣葉の前後節も分枝を伸出して, その先端はやがて穂の退化した始原体の分化が見られる(第4図F, G)。

3. 変異体の解剖学的観察

正常個体では穂の分化は第11~12葉の後に続く。変異体では第17~18葉頃に, 特徴ある生長点の分化が見られた。両者の生長点の分化を比較すると, 変異体における穂の始原体に相当する部分の発生は次の4階段に分つことができる(秋元・戸部 1939の附図参照)。

(1) 穂始原体の分化前期 生長点において剣葉の始原体の分化から苞葉の増加するまでの時期である。生長点の円錐体は正常個体と殆ど区別ができない。ただ正常個体のものはその後稍丸みを帯びるに対し, 変異体のものは多少尖つていようである。

剣葉が伸長し苞葉の分化時期に入ると, 円錐体のわきに小さい突起が見られ, 苞葉始原体の分化が行われることは正常個体とは変らないが, 正常

Fig. 4. Developmental stages of panicle primordia of leafy head mutant. A-B: Preliminary stage, C-D: First stage, E: Second stage, F-G: Third stage.

- A: Differentiation of boot leaf primordia ($\times 150$).
- B: Multiplication of bract leaf primordia ($\times 150$).
- C: Early stage of differentiation of first branch primordia ($\times 100$).
- D: Late stage of differentiation of first branch primordia ($\times 100$).
- E: Leaves growing on branches ($\times 50$).
- F: Differentiation of primordia of the third order. On both sides of the primordium, two growing point of new tillers are also seen ($\times 20$).
- G: A main branch completed. At the top of branchlets, the differentiation of leaf bud of the third order is seen in the same manner as the spikelet differentiation in normal plants ($\times 30$).
- H: Showing the order of leaves and buds in a branch ($\times 50$).

個体の苞葉はその後退化してしまうのは普通であるに対し、変異体はそのまま葉として発達する。なお第4図Bには生長点の円錐体の腹部に小突起が見られる。正常個体の穂の第一次枝梗の始原体に相当する分化である。

(2) 枝芽の分化時期 正常個体の穂の第一次枝梗始原体の分化に相当する時期である。変異体では円錐体の枝分れが起る。第4図Cにおける円錐体の腹部に丸みの帯びた小突起はそれであるが、その両わきにある尖つたものは苞葉である。もう一つ変異体の特色として指摘しうるのは、変異体の生長部位は幅が広く、正常個体は細長い。なお円錐体の上にある鎌状のものは剣葉の特徴を示している。

変異体の枝分れした生長点はやがて2~3個の小形円錐体を形成する(第4図D)。正常個体ではこの時期に特徴のある塔形の穂始原体を示す。

(3) 第二次葉芽の分化時期 正常個体の第二次枝梗の分化に相当する時期である。変異体では分枝した円錐体の基部に小突起が見られ、間もなく葉を形成する。第4図Fでは第二次葉芽の分化は完成し、同時に円錐体の先端に更に第三次葉芽の分化が始まる。なおこの図は退化穂の両わきの葉腋からも、急激に伸び出した分枝の先端にも退化穂に相当する円錐体の転化が見られる。

(4) 第三次葉芽の分化時期 分枝した生長点の先端に第三次葉芽、または枝分れの始原体が分化する。正常個体ではこの時期に枝梗の發育は完全となり、穎花の始原体が分化し始め、穂の形を完全に形成する。しかし変異体では分枝した枝の先端は更に分枝し続け、且つ急激に伸長する。第4図Gの中央主枝に正常個体の枝梗に相当する分枝が9つまで数えられる。その先端には穎花に相当する葉芽の分化が見られた。しかしこれらは穎花とならず、再び葉、芽(生長点、後枝となる)を繰返す。従つて稲の退化花序の生長は無限に続けられる。

更に変異体の第一次分枝を拡大してその構造を見ると、第4図Hの示したように、一番左側の巨大な棒状のものは剣葉に相当するもので、すぐその内側にある葉は苞葉と思われ、次の2枚即ち枝の基部の葉を第一空穎と第二空穎(護穎)に仮定すれば、その内側にある葉は外穎、丸く黒く染つた芽は穎花の退化した部分(内穎および花器)に相当するもののようである。続いて第4葉の内側にも芽の分化が見られる。第5葉以下では芽の分化は開始していない。

Fig. 5. A flower bearing panicle developed at the top of leafy head mutant due to 10 hours short-day treatment (indicated by arrows).

4. 短日処理による花芽分化の促進

退化穂変異体に短日処理を行うと正常個体のように花芽分化するかどうかを知るため、すでに退化穂を抽出した変異体を用いて10時間（午前7時30分から午後5時30分まで）の短日処理を試みた。その結果、第5図のように退化穂の先端から、正常の穎花をつけた穂が抽出した。原品種は第一期作性（不感光性）であるに拘らず、その自然日照時間（台中地方では最短約11時間30分）では穂を形成しない突然変異体において、10時間の短日が退化穂を正常の穂に転化させることが確められた。

III. 論 議

植物の開花結実の機構については、古くから光週律と、温度の影響、たとえばバーナリゼーションが知られている。これらはいずれも外界条件に対する反応であるがこれらの反応を起す内部の条件についてはよく判っていない。成熟に伴うC/N率の変化、また花芽の分化に関するある種のホルモンなどが考えられているが、研究者によつて見解が異なり、実験結果もまちまちで、その作用の機作は明らかでない。このような問題を究明するのに、花芽を分化しない変異体は一つのよい材料である。

筆者の発見した稲の穂の退化変異体は、台湾在来種第一期作性品種から見出されたものであつて、原品種は日

長に対して不感受性である。変異体は自然日照および温度条件における周年栽培を通じて、正常の穎花發育を示さなかつた。しかし、正常個体と同じ時期に生長点の円錐体の変化が見られ、穂の始原体の分化に類似する過程の転換が見られた。従つて穂の退化は外部の環境、日照、温度または栄養によるのではなく、内部の原因によつて起つたことは明かである。前述のように、この変異体は単純劣性であつて、変異体と同じ系統に分離する正常個体は、種々の形態ならびに稔実率がすべて正常である。従つてその劣性遺伝子は穂の退化を起すものであり、それに対立する優性遺伝子は穂の形成に必要なものであることが判る。

組織解剖学的觀察を見ると、変異体における穂の發育は殆ど穂の完成する一步前まで続くが、穎花の形成はできない。稲は全体として短日植物であり、今まで知られたように、9~10時間の日照は花芽の分化と出穂の促進に最も効果的である。村上（1960）の報告によると、稲を短日処理した直後、生長点円錐体には多糖類の蓄積が一時抑制され、それと幼穂の分化促進との間にはなんらか関係があると推察される。そしてこの現象には生長物質、或は生長抑制物質が関係しているかも知れないという。筆者の材料が短日処理によつて正常の穂を形成した結果から推察すると、花芽分化物質は、自然日照下では十分に形成されず、或は活潑に働けない。そして生長物質（葉を形成する物質）がいつでも生長点に蓄積するために、穂が分化せず、穂は葉に変形してしまう。ところが一旦短日環境下におかれると、生長物質の蓄積は抑えられ、穂分化物質が活潑に作用するので、直ちに正常の穂を發生すると思われる。この点から見ると、退化穂変異体は、穂を形成する働きを持つ遺伝子の変化により、その遺伝子によつて作られる酵素または穂形成に必要なホルモ物質が正常量以下に変化したのであろう。また、退化穂変異体における節数の増加は、節に最も多く多糖類を検出した村上（1960）の結果から察すると、生長点における多糖類の過大な蓄積のためではないかと思われる。

なお、本研究に述べた変異体の他に、筆者は中務（1942）が報告したのと同様の、枝梗の發育は正常で穎花が分化しない突然変異をも放射線処理稲の第2代に見出した。また、筆者は稲の中性子（Thermal neutron）25時間処理の第2代に、馬鹿苗が全個体に發病した系統を苗代で見出した。その他の系統は全く馬鹿苗病に罹つていなかった。これらの2系統はおそらくジベレリンを異常に生産する突然変異によるものではないかと思われる。植物の分化や發育はすべて特定の物質によつて支

配され、遺伝子はそれらの物質の生産に関与すると仮定すると、本研究において指摘された穂退化遺伝子に対立する正常遺伝子は、穂の形成を支配する物質の一つを作るものであると考えられる。もしその物質を抽出できれば、ジベレリンのように、種々の研究上ならびに実用上の応用場面が開拓されるのであろう。

IV. 摘 要

台湾に栽培される水稻在来種第一期作性品種「柳州」の乾燥種子にX線25kr照射し、その後代系統を多数育成したところ、第3代系統の1つに穂が葉片に変化する変異体を発見した。その外部形態、穂始原体の解剖学的観察、および穂分化促進手段としての短日処理を行った。次の事実が見出された。

1. 穂の退化変異体は正常個体に比べて稍矮生、葉数は増加し、分蘖は少く、茎の先端が分枝し、穂となるべき始原体が葉片と転化した。
2. この変異体は正常に対して単純劣性であった。
3. 変異体の穂始原体の分化は正常個体と同時期に始まり、正常穂の分化に類似する順序に枝と葉の芽が発生

する。

4. 変異体を10時間の短日処理を行うと、正常の穂を分化する。

引用文献

- 1) 秋元真次郎・戸荏義次(1939)：水稻に於ける挿秧期の早晩に依る穂の形成の品種間差異，日作紀事 11 (1)：168～184.
- 2) 村上寛一(1960)：稲の幼穂分化・發育に伴う生長円錐の形態及び生理的变化の研究，I．感光性品種の短日処理による多糖類の分布とその変化，育種雑 10 (2)：75～80.
- 3) 中務哲男(1942)：穎花を有しない畸形稲，農及園 17 (10)：1285～1286.
- 4) NOGUCHI, Y. (1959～60)：Studies on the control of flower bud formation by temperature and daylength in rice. I-V. Jap. Jour. Breed. 8 (4)：247～254, 9 (1)：33～40, 9 (4)：206～211, 10 (2)：101～106.
- 5) 清水正治(1960)：窒素，磷酸，加里が水稻幼穂分化並びに出穂期におよぼす影響，育種雑 10(1)：52～60.

Summary

The mutant strain called in this paper "leafy head" was found among the third generation lines of an Indica variety "Liew-chew" treated with X-rays. The mutant plants tended to be dwarf, and had a larger number of internodes per stem, shorter internodes, smaller number of tillers and shorter leaves than the normal ones. They produced at the top of the stems many branches with small leaves, simultaneously with the heading of normal plants; the clump of leaves thus corresponds to a panicle.

The original plant of this mutant appeared in an X_3 line consisting of 36 plants. Of the 36, 27 were normal and 9 were the mutant, giving a good fitness to the 3:1 ratio. However, observing the segregation ratio for two generations using the offspring of normal plants, deviations from the 3:1 ratio due to a reduction of mutants were found in many lines. The normal plants in those lines had a high fertility.

From anatomical observations of panicle primordia, the course of development of the leafy heads was divided into four stages, preliminary, first, second

and third. At the preliminary stage, the growing point changes to a shoot apex, while some difference from that of normal plants is found as soon as the boot leaf primordium develops; the number of shoot primordia, possibly corresponding to bract leaves, is larger than that in normal plants. In the first stage, two to three branches develop in the same manner as the differentiation of first rachis primordia in normal plants. In the second stage, many leaf buds develop from the branches, and in the third stage, several shoots are produced again at the top of the branches. No flower primordia are formed.

The leafy heads continually grow under the natural environments of Taichung. However, after a short-day treatment (10 hours), the plants developed normal panicles. It may be assumed that the mutant has a recessive gene whose dominant allelomorph is necessary for panicle development, and cannot produce a sufficient amount of some hormone-like substance required for flower initiation, but shortdays may increase the production of the substance.