

イネ品種における1穂穎花数の決定過程と栽培環境への応答に関する形態・生理および遺伝的研究  
山岸順子（東京大学大学院農学生命科学研究科）

イネの収量は穂数や1穂穎花数といった収量を構成する要素によって決まるが、各要素の大きさはイネ品種によって大きく異なっており、収量の構成には顕著な品種間差異がある。特に、1950年代以降に近代的な育種によって開発されてきたイネ多収品種の持つ特徴には、大きな変化がある。それは、緑の革命に代表される短稈化にともなういわゆる茎数が多いが1穂穎花数は少ない穂数型から、1穂穎花数の多い穂重型への移行である。すなわち多収を目指す中で、収量を構成する要素の役割に変化がもたらされている。また、イネの栽培についてはより疎植な条件やエアロビックライスなどの畑条件での栽培が増加している。そのような状況の中で、山岸氏は、主としてジャポニカ品種を用いて収量形成過程の中で最も重要な形質の一つである1穂穎花数に着目し、形態的・生理的な解析および遺伝的な解析を行い、その決定過程の解明を行った。さらにその結果を応用し、栽植密度などの栽培管理条件や環境条件としての水ストレスが1穂穎花数に及ぼす影響について研究を行った。主要な研究成果は以下に要約される。

### 1. 1穂穎花数の決定に関わる形態的・生理的解析

国際イネ研究所で開発されたコアコレクションのジャポニカ品種57を含む計74品種を用いて、1穂穎花数を決める穂の枝梗の数や枝梗上の初数、穂長等の形質を用いて主成分分析を行った結果、1穂穎花数には大きな品種間差異があるが、その変異は連続的であり、得られた2つの主成分をもとにグループ分けすることは難しいことを示した（業績4）。そこで、1穂穎花数が植物体のどのような形態的形質と関係があるのかについて調査した。その結果、1穂穎花数と密接な関係にある茎葉形質は、穂長、上位3葉の葉幅、稈径であった。穂長以外は太さの形質であり、茎長、節間長、葉身長といった長さの形質とは関係が認められないことを明らかにした（業績1）。さらに1穂穎花数の異なる9品種を用いた結果、第1節間径と1穂穎花数との間の1次回帰式はほぼ一致すること、ジベレリン投与によって1穂穎花数を増加させた場合にもその関係は同様であることを示した（業績1, 2）。すなわち、両者の関係には品種間差異は認められなかった。このことは、幼穂分化期の茎頂の太さ（大きさ）が1穂穎花数を決めていることを示唆していることから、次に、止葉分化期および第1苞、第2苞の分化期における茎頂の大きさを求め、穂形質と比較した。その結果、茎頂の体積と分化1次枝梗数との間には正の相関関係が認められ、1次枝梗数の多い品種ほど茎頂の体積が大きいことを明らかにした（業績6）。また、ジベレリン投与による1穂穎花数の増加は、茎頂の体積の増加を伴っていることも示した（業績3）。さらに茎頂について、*in situ* ハイブリダイゼーション法により細胞分裂のS期にある細胞を可視化することによって細胞分裂活性を評価し、1穂穎花数との関係を調べた。その結果、細胞分裂活性と分化穎花数は正の相関関係にあることを明らかにした。すなわち、幼穂分化期初期（穎花分化期）の茎頂の大きさと細胞分裂活性が相まって分化1穂穎花数を決めていることが強く示唆された（業績6）。

### 2. 1穂穎花数および出穂前退化穎花に関わる遺伝的解析

1穂穎花数は、分化1次枝梗数と1次枝梗あたり分化穎花数の積で決まる分化1穂穎花数から、出穂までの間に退化する出穂前退化穎花数を差し引いたものである。出穂前退化は通常の生育条件でも起こることが知られているが、研究は限られていた。そこで、アキヒカリ×IRAT109戻し交雑由来組換え近交系を用いてQTL（量的形質遺伝子座）解析を行った。その結果、分化1穂穎花数のQTLと分化1次枝梗数のQTLが一致する領域をひとつ特定した。また、出穂前退化穎花数に関わる3つのQTLを世界で初めて検出したが、これは分化1穂穎花数や分化1次枝梗数、1次枝梗あたり分化穎花数とは異なる領域であった。したがって、穎花の分化過程と退化過程には直接的な関係はないこと、加えて出穂前退化には遺伝的要因が関わっていることを結論づけた（業績5）。

### 3. 1穂穎花数の栽培条件や環境条件への応答

前述の1および2に関する研究を基礎に、収量形成に関わる穎花数決定について、水田における栽植密度の違いや畑栽培のイネにおける水ストレスへの応答について研究を展開した。

栽植密度は株あたりの穂数に影響を与えることが知られているため、まず穂数と1穂穎花数の関係を両形質の異なる5つの品種を用いて比較し、1穂穎花数の多い品種は概ね穂数が少ないこと、さらにそのような品種は個体内における1穂穎花数の変動係数が大きいことを明らかにした。次に栽植密度を変えて1穂穎花数と穂数の相互関係について調査した結果、いずれの品種においても、栽植密度が低いほど個体あたり穂数の増加と共に、平均分化1穂穎花数の増加が認められた。しかし1個体内の穂を比較すると、1穂穎花数の少ない穂では多い穂に比較して出穂前穎花退化率が高く、その傾向は、品種・年次・栽植密度に関わらず認められることを明らかにした。穎花生産効率（一穂分化穎花数/葉面積）は1穂穎花数が少ない穂の方が高いことから、1穂穎花数が少ない穂はその後の成長を保證できる穎花数よりも多くの穎花を分化し、その結果出穂前穎花退化率が高くなると考えられた。また、穎花生産効率には品種間差異が認められ、同じ葉面積で成長を保證できる穎花数が品種により異なることも明らかにした（業績10）。

また、畑栽培におけるイネ収量形成においては、水田での栽培に比べて水ストレスに起因すると考えられる1穂穎花数の減少が認められ、また、1穂穎花数の減少程度には品種間差異があることを明らかにした（業績7, 11）。特に生殖成長期の水ストレスが1穂穎花数に影響を与えることが考えられたため、生殖成長期をさらに細かく分けて水ストレスの影響を精査した。その結果、生殖成長初期においては分化穎花数の減少により、また減数分裂期を中心とした生殖成長中期から後期にかけては、出穂前退化穎花数の増加により、1穂穎花数の減少がもたらされることを明らかにした（業績7）。さらに2の研究と同様のアキヒカリ×IRAT109戻し交雑由来組換え近交系を用いてQTL解析を行った結果、穂形質について湿潤条件と水ストレス条件で異なる領域に特異的なQTLのクラスターが存在することを見いだした（業績9）。これらは水ストレス条件における栄養成長期の相対成長速度等に関するQTL（業績8）とも異なる領域であり、水ストレス条件で特異的に発現するQTLのクラスターが存在することを明らかにした。

以上の研究成果は、1穂穎花を分化穎花と出穂前退化穎花に分け、かつ、形態的・生理的および遺伝的解析を行うことにより、イネ、特にジャポニカ品種における収量形成の重要な要素のひとつである1穂穎花数の決定過程に関して、新規性の高い重要な知見を提供するものである。さらに近年疎植に向かっている水田でのイネ栽培、世界的に増加しつつある畑栽培における水欠乏の影響など、今後のイネ栽培における収量形成に関して示唆に富む先駆的研究であり、日本作物学会賞に相応しい業績と評価される。

## 研究業績

1. 山岸順子・矢島経雄・衛藤邦男・鈴木晴雄・稲永忍 1992. イネ品種における 1 穂穎花数と茎葉形質および幼穂分化期の生長点付近の大きさとの関係. 日本作物学会紀事 61 : 568-575.
2. 山岸順子・衛藤邦男・矢島経雄・鈴木晴雄・稲永忍 1994. イネ 1 穂穎花数に対するジベレリン (GA3) 投与効果の品種間差異. 日本作物学会記事 63 : 594-600.
3. Mu C. and Yamagishi J. (2001). Effects of Gibberellic acid application on panicle characteristics and size of shoot apex in the first bract differentiation stage in rice. *Plant Production Science* 4: 227-229.
4. Yamagishi, J., Nemoto, K. and Mu C. (2003). Diversity of the rachis-branching system in a panicle in japonica rice. *Plant Production Science* 6: 58-64.
5. Yamagishi, J., Miyamoto, N., Hirotsu, S., Laza, R., and Nemoto, K. (2004). QTLs for branching, floret formation and pre-flowering floret abortion of rice panicle in a temperate *japonica* × tropical japonica cross. *Theoretical Applied Genetics* 109: 1555-1561.
6. Mu, C., Nemoto, K., You, Z. and Yamagishi, J. (2005). Size and activity of shoot apical meristems as determinants of floret number in rice panicles. *Plant Production Science* 8: 51-59.
7. Kato, Y., Kamoshita, A. and Yamagishi, J. (2008). Pre-flowering abortion reduces spikelet number in upland rice (*Oryza sativa* L.) under water stress. *Crop Science* 48: 389-2395.
8. Kato, Y., Hirotsu, S., Nemoto, K. and Yamagishi, J. (2008). Identification of QTLs controlling rice drought tolerance at seedling stage in hydroponic culture. *Euphytica* 160: 423-430.
9. Kato, Y., Nemoto, K. and Yamagishi, J. (2009). QTL analysis of panicle morphology response to irrigation regime in aerobic rice culture. *Field Crops Research* 114: 295-303.
10. Zhang B. and Yamagishi, J. (2010). Response of spikelet number per panicle in rice cultivars to three transplanting densities. *Plant Production Science* 13: 279-288.
11. Okami, M., Kato, Y. and Yamagishi, J. (2013). Grain yield and leaf area growth of direct-seeded rice on flooded and aerobic soils in Japan. *Plant Production Science* 16: 276-279.