



Title	イネの分げつ矮性突然変異体における分げつの発育
Author(s)	大西, 一光; ONISHI, Kazumitsu; 高牟禮, 逸朗 他
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 30, 37-45
Issue Date	1997-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/13433
Type	departmental bulletin paper
File Information	30_p37-45.pdf



イネの分げつ矮性突然変異体における分げつの発育

大西 一光・高牟禮 逸朗

(北海道大学農学部植物育種学講座)

(1997年1月21日受理)

緒 言

イネは、植物体が置かれた環境下で分げつの発育を制御することによって、主稈と分げつから成る個体のシュート系¹⁾を形成する。イネの分げつに関しては、その農業上の重要性からさまざまな研究がなされており、発育や形態、遺伝的変異、環境に対する反応等については少なからぬ知見が得られている。

イネのシュートの発育は極めて規則正しい秩序を保ちつつ進行し、この秩序はシュートを構成する葉、茎、根、分げつ芽の諸器官の間および個体内のシュート間で認められる²⁾。分げつの発育については片山による同伸葉、同伸分げつの理論³⁾を始めとし、発育の秩序から理論的な分げつ体系(分枝の経路)⁴⁾や分げつ数の増加パターン⁵⁾、茎葉形態の構造的関係^{6,7)}を構築する試みがなされてきた。

実際のイネのシュート系形成においては、シュート系の構造やシュート数に見られる遺伝子型と環境の相互作用に依存した非常に高い可塑性が重要であると考えられる。シュート系の形成は、個々のシュートの発育の集合であり、その可塑性を特徴づける最も大きな発育の変化は分げつの休眠と無効化によると考えられる。イネにおける分げつの発育は、休眠と無効化によって抑制され、休眠は分げつ芽が伸長せず葉鞘内から出現しないこと、無効化は出現した分げつが出穂せずに発育を停止する現象として定義される。

イネにおける個体内のシュート系の動態は、実際の発育を発育の秩序をもとに仮定した理論的な発育からの様々な要因による変化として見ることで、環境や遺伝子型による差異をより正確にとら

えることが可能となった^{8,9)}。しかし、イネにおいて分げつの発育制御に関わる機構はほとんど明らかにされておらず、さまざまな環境下での分げつの発育を理解し、分げつ発育の差異を遺伝的にとらえるためには、その機構を明らかにする必要があると考えられる。

イネにおいては50種以上の矮性遺伝子が報告されているが¹⁰⁾、その内分げつ矮性突然変異体は、著しい穂数(分げつ数)の増加を伴うことから、これらの分げつ矮性遺伝子は分げつの発育制御に関わっていると考えられる。したがって、本研究では分げつ矮性遺伝子の作用を明確にし、分げつの発育制御の機構を明らかにすることを目的として、「しおかり」を遺伝的背景として育成された5種の準同質遺伝子系統¹¹⁾および「しおかり」を供試して、分げつ発育の差異について比較検討を行った。

材料および方法

北海道の栽培品種「しおかり」および「しおかり」を反復親として戻し交配により分げつ矮性遺伝子を導入した5種の準同質遺伝子系統を材料として供試した(Table 1)。ID-3の分げつ矮性には、*d-3*、*d-4*、*d-5*の3重劣性遺伝子が関与し、ID-10、ID-14、ID-17、ID-27の各分げつ矮性にはそれぞれ*d-10*、*d-14*、*d-17*、*d-27*の単純劣性遺伝子が関与している。1995年5月27日に各系統の催芽種子を3リットルポットに4粒ずつ直播し、その後1ポット1個体に間引きし、1系統当たり8個体とした。施肥は全量基肥で窒素に換算してポット当たり0.8gの水準とし、ビニールハウス内で育成した。各系統について、主稈葉数、主稈出穂日および1次分げつの出現節位を記録し

Table 1. Four characteristics of Shiokari and five near isogenic lines of Shiokari for tillering dwarf genes

Strain	Tillering dwarf gene	No. of back-crosses	Panicle number	Culm length of main stem (cm)	Leaf number on main stem	Days to heading of main stem
Shiokari			18.9±2.0*	75.5±4.2	11.1±0.3	73.8±1.2
ID-3	<i>d-3, d-4, d-5</i>	5	109.2±16.6	28.3±1.3	11.2±0.4	74.8±1.5
ID-10	<i>d-10</i>	9	100.5±7.1	32.4±1.7	12.0±0	81.4±1.1
ID-14	<i>d-14</i>	10	135.5±14.0	29.7±2.6	12.4±0.5	83.4±1.6
ID-17	<i>d-17</i>	8	100.5±13.3	38.5±2.5	12.1±0.3	80.8±0.7
ID-27	<i>d-27</i>	9	96.5±7.0	41.9±3.0	12.0±0	80.4±1.0

*Mean±S.D.

た。また、登熟後株上げし、穂数、稈長を調査した。なお、ID-3の調査個体は生育不良個体を除き最終的には6個体となった。さらに、「しおかり」およびID-17の各系統4個体については、通常出現しにくく出現しても弱勢とされる主稈第1葉節およびプロフィル(前葉)節由来の分げつを除くすべての分げつについて、播種後30日より出現日、出葉および出穂日を記録した。

分げつの表記は後藤・星川の方法⁵⁾に従った。つまり、主稈の不完全葉を第1葉とし、分げつを表すTの後に分げつの出現した節位を付けて表記した。すなわち、便宜上各葉の葉腋を節とみなし、T2は主稈第2葉節(第2葉葉腋)から出現した1次分げつを、T21はT2の第1葉節(第1葉葉腋)から出現した2次分げつを表している。

結 果

まず、「しおかり」と5種の分げつ矮性系統について、穂数、主稈の稈長、葉数および到穂日数の比較を行った(Table 1)。穂数に関して、「しおかり」は19本を示したのに対して、5種の分げつ矮性系統では5倍以上に増加し、中でもID-14は135本で最も多く、他の分げつ矮性系統でもすべて100本近くになった。主稈稈長については、各分げつ矮性系統では「しおかり」の半分前後の短稈を示した。主稈葉数は、「しおかり」とID-3が等しく約11葉を示し、他の4種の分げつ矮性系統では1葉増加して約12葉を示した。供試した6系統間では出葉速度に大きな差異は認められず、主稈葉数が1葉増加した4種の分げつ矮性系統の出

穂は「しおかり」とID-3より7~10日遅くなった。5種の分げつ矮性系統間には各形質で差が見られたものの、すべての系統は多分げつで矮性の類似した草型を示した。すなわち、分げつ矮性系統では、「しおかり」に比べ各シュートのサイズは著しく小さく、主稈は比較的大きな茎葉や穂を有していたが、非常に茎葉が細く数個の穎花のみを着生する小さな穂の分げつも多数存在していた(Fig. 1)。

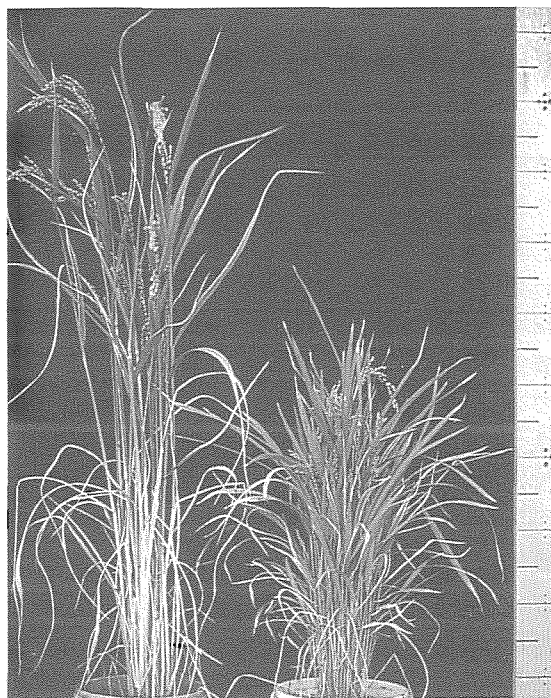
**Fig. 1.** Comparison of plant types between Shiokari (left) and ID-17 (right).

Table 2. Nodal positions of the uppermost and the lowermost primary tillers on main stem and percentages of nonproductive tillers of the uppermost primary tillers

Strain	Uppermost primary tiller		Lowermost primary tiller
	Nodal position*	Percentage of nonproductive tillers (%)	Nodal position
Shiokari	6.9±0.3**	62.5	2.0±0
ID-3	9.0±0	0	1.0±0
ID-10	9.4±0.5	12.5	1.0±0
ID-14	10.0±0	0	1.1±0.3
ID-17	9.4±0.5	0	1.0±0
ID-27	9.5±0.5	12.5	1.0±0

* The *n*th node represents the *n*th leaf axil.

** Mean±S.D.

次に、分げつ発育の差異を明らかにするため、個体内の母茎と籾分げつの関係をその基本的な構造である主稈と1次分げつにおいて比較した (Table 2)。「しおかり」では1節からは分げつが出現せず、2節から分げつの出現が見られたのに対して、ID-14の1個体を除くすべての分げつ矮性個体では1節から分げつが出現した。また、1次分げつの最高出現節位は「しおかり」で6節か7節であったのに対して、分げつ矮性系統では9節か10節であり、「しおかり」より2、3節高位まで1次分げつが出現した。分げつの出現は各系統の最低出現節位から最高出現節位まで連続しており、分げつ矮性系統では個体の発育のより後期にまで1次分げつの出現が続いたと考えられた。また、「しおかり」では非伸長節間基部のみから1次分げつが出現したが、分げつ矮性系統では伸長節間基部からも分げつが出現した。最高出現節位からの1次分げつの内、「しおかり」の7節からの分げつでは無効分げつが高頻度で見られた。一方、分げつ矮性系統ではID-10とID-27の10節からの各1茎が無効分げつとなったが、他はすべて有効分げつとなった。また、最高出現節位以外の節位で、7節以上の分げつはすべての系統で有効分げつとなり、一部に未調査の個体があるものの6節以下での無効分げつはID-10とID-27の1節

からの分げつで1茎ずつ見られたのみであった。

さらに、「しおかり」とID-17 (Fig. 1)については、高次分げつも含めた分げつ発育の詳細な差異を明らかにするために、T1およびプロフィール節に由来する分げつを除くすべての分げつの発育を比較した。まず、調査した分げつの中で籾分げつの出現が見られたすべての分げつを母茎として、同じ分げつ位の母茎で分げつの出現節位と母茎の止葉葉位を比較した (Fig. 2)。主稈で見られた差異は分げつを母茎としたときにも認められ、「しおかり」に比べID-17では母茎の止葉葉位が約1葉上がり、分げつの出現が1、2節高位まで見られた。また、「しおかり」で分げつの出現が見られなかった母茎においてもID-17では籾分げつが出現し、「しおかり」では3次分げつまでしか出現しなかったのに対し、ID-17では4次分げつまで出現した。「しおかり」においては、各母茎の分げつ出現節位の内高位の節から出現した分げつで無効分げつが高頻度で見られたが、ID-17ではすべてが出穂し、有効分げつとなった。

次に、「しおかり」とID-17の分げつの出現を時間を追って比較した (Fig. 3)。各母茎の出穂は「しおかり」では播種後75日前後となり、分げつの出現はその約15日前までに停止した。「しおかり」の各母茎において後期に出現した分げつ、すなわ

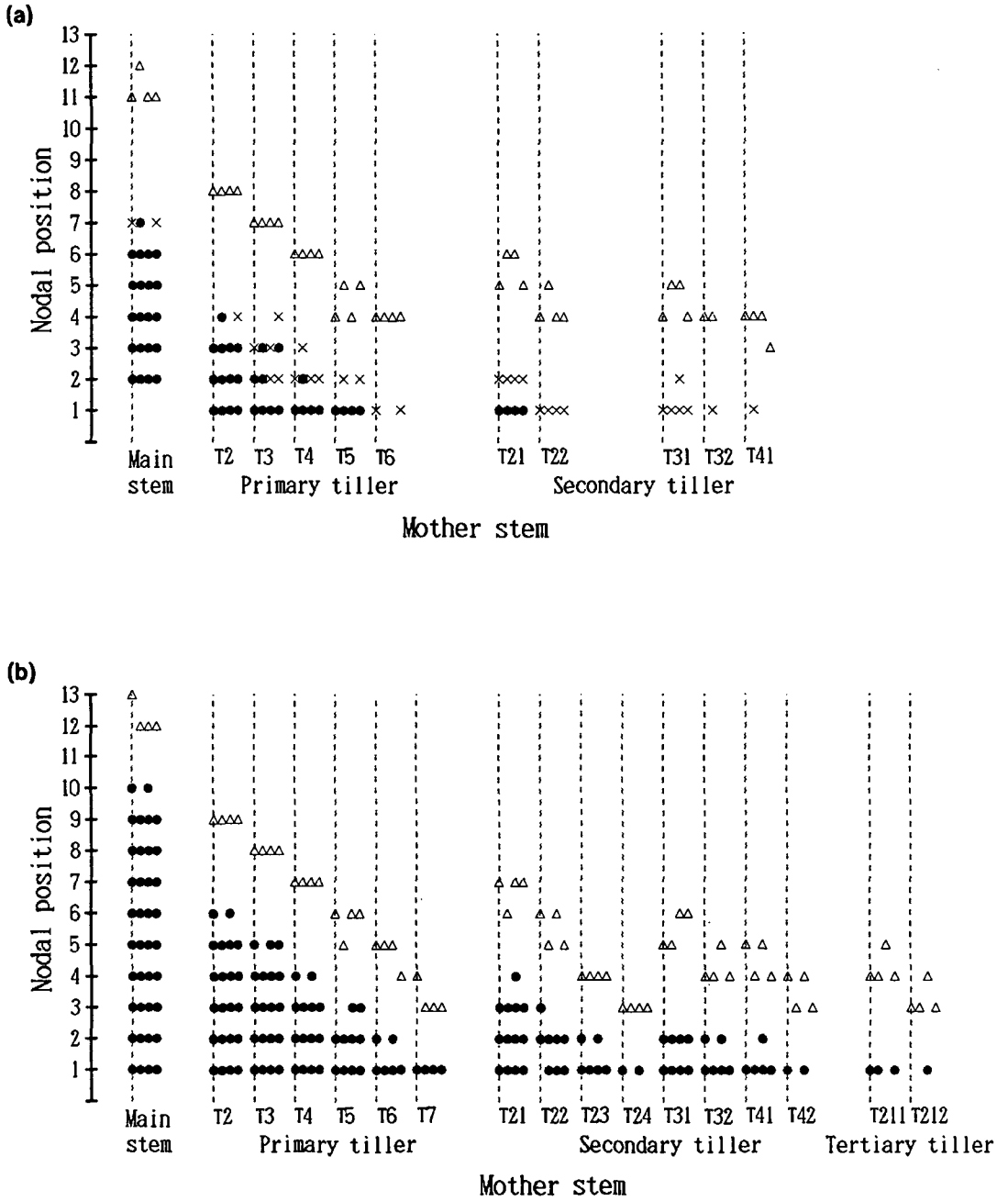
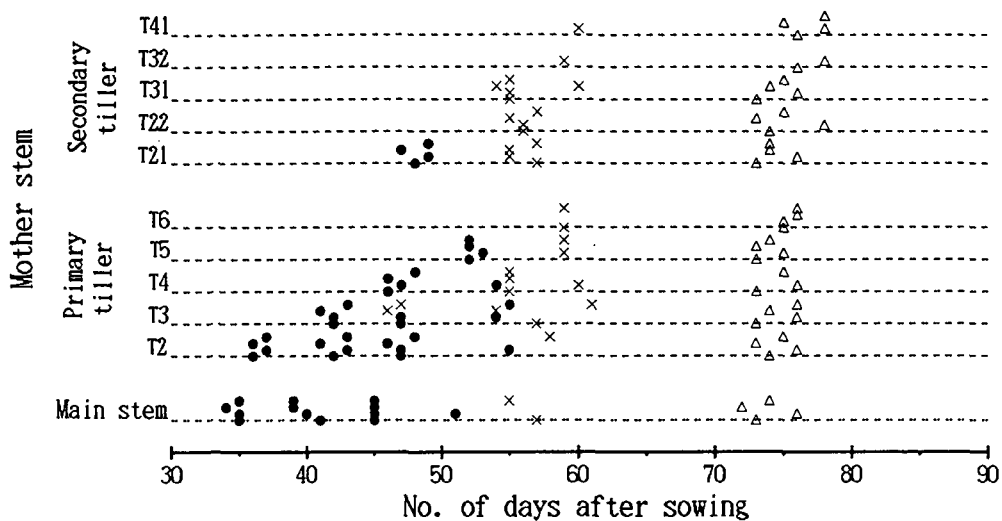


Fig. 2. Nodal positions of tiller emergence and flag leaf on each mother stem.
 (a) Shiokari, (b) ID-17.
 The dots represent tillers and flag leaves of individual plants.
 ● : Productive tiller, × : Nonproductive tiller, △ : Flag leaf.

(a)



(b)

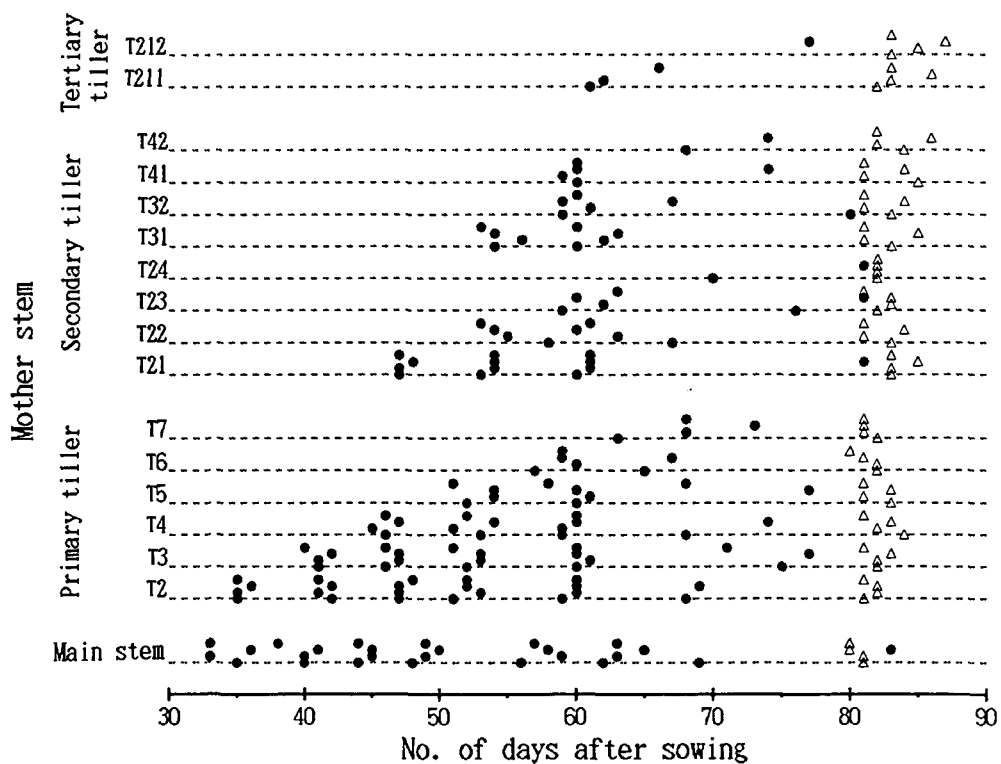


Fig. 3. Days to tiller emergence on each mother stems and days to heading of mother stems.

(a) Shiokari, (b) ID-17.

The dots represent tillers and mother stems of individual plants.

●, × : Tiller emergence of productive and nonproductive tillers, respectively.

△ : Heading of mother stem.

Table 3. Percentages of nonproductive tillers of Shiokari and ID-17

Strain	No. of emerged tillers	No. of productive tillers	Percentage of nonproductive tillers (%)
Shiokari	21.8±1.8*	13.8±1.9	36.9±5.4
ID-17	42.0±4.7	42.0±4.7	0

* Mean±S.D.

Note: The data were shown excluding tillers derived from T1 (the tiller on 1st node of main stem) and prophyll node.

ち Fig. 2 で示した各母茎の分げつ出現節位の内高位の節からの分げつでは、無効分げつとなったものが多く見られ、これらの分げつでは1, 2葉の出葉後、発育が停止した。一方、ID-17では各母茎の出穂は播種後80~85日となり、分げつの出現は後期に大きく減少し、「分げつ出現の規則性」(抽出中の葉より3節下の葉の葉腋から分げつが出現する)から遅れる分げつが多いもの、出穂期まで分げつの出現が続いた。また、ID-17では出現したすべての分げつが出穂し、有効分げつとなった。

以上の「しおかり」とID-17の分げつの発育調査からT1およびプロフィル節に由来する分げつを除くすべての分げつについて無効分げつの割合を比較すると、「しおかり」では約37%の分げつが無効分げつとなったのに対して、ID-17ではすべて有効分げつとなった(Table 3)。また、これらの分げつ以外のT1とプロフィル節に由来する分げつは「しおかり」で全穂数の内の約4分の1の5本であったのに対し、ID-17では約60%の60本であった。

考 察

本実験では、「しおかり」と分げつ矮性系統の間に主稈葉数(節数)、到穂日数および出葉速度に関して大きな差異は認められなかった。また、分げつ矮性系統においても「しおかり」と同様に「分げつ出現の規則性」は正常に保たれていた。したがって、「しおかり」と分げつ矮性系統の分げつ数と穂数の差異は、分げつの発育の差異に基づくと考えられた。5種の分げつ矮性系統はすべて類似した草型であり、1次分げつの発育はすべて同様の傾向を示した。ID-17以外の分げつ矮性系統で

は、1次分げつの出現節位のみ調査であったが、「しおかり」とID-17において高次分げつを含めた調査を行ったところ、1次分げつの発育によって個体全体の分げつの発育を推定することが可能であったことから、5種の分げつ矮性系統はすべて同様な分げつ発育の傾向を示すと考えられた。

主稈の第1葉節からの1次分げつ(T1)は陸稲品種ではかなりの頻度で出現するとの報告があるが¹²⁾、通常出現しにくく、同一品種内でも個体間差のあることが知られている。分げつ矮性系統では「しおかり」で見られなかったT1の出現が全系統で安定してみられたことから、T1の出現が促進されたと考えられた。また、ID-17では「しおかり」に比べ全穂数の内T1およびプロフィル節に由来する分げつの割合が高かった。正確な調査は行っていないが、ID-17ではT1と同様に通常出現率が低く、出現しても弱勢とされるプロフィル節から分げつが多数出現し、有効分げつとなったと考えられた。

調査した各母茎上での分げつの出現は、T1やプロフィル節からの分げつを除くと、「しおかり」と分げつ矮性系統とともに下位節から連続してみられた。個体の発育の後期には、「しおかり」では休眠により分げつ出現が抑制され停止したが、分げつ矮性系統ではさらに後期にまで分げつの出現が続き、「しおかり」よりも高節位、高次の分げつが出現した。分げつ数は個体の発育初期から分げつが連続して出現したとき指数関数的に増加することから、分げつ矮性系統において分げつ出現が個体の発育のより後期にまで続くことが分げつ数の著しい増加をもたらしたと考えられた。

また、個体の発育後期において、調査した分げ

つの内「しおかり」では1, 2葉が出葉後、発育が停止し、無効化した分げつが多数見られたが、ID-17ではすべて出穂し有効分げつとなった。一般品種の実際の栽培では、基肥料の増加によって分げつ数は増加するが、有効茎歩合は低下する傾向が知られている¹³⁾。分げつの無効化(有効茎歩合)について遺伝子型間で比較した報告例は少ないが、半矮性準同質遺伝子系統は多窒素条件下で正常型系統より分げつ数、穂数が増加したが、有効茎歩合は正常型系統より低いことが報告されている¹⁴⁾。本実験は栽培条件が限られており、また全茎を対象とした比較ではないが、ID-17では分げつ数は「しおかり」より著しく増加したが、無効分げつは見られず、遺伝子型で分げつの無効化の様相が大きく異なることが示された。

以上本実験で得られた結果から、「しおかり」では主稈第1葉節やプロフィル節からの分げつの発育が抑制され、特に個体の発育の後期に休眠と無効化により分げつの発育が大きく抑制されることが示された。一方、分げつ矮性系統は「しおかり」に比べ個体の発育を通して分げつ発育が抑制されにくく、このことが分げつ数と穂数の著しい増加の原因であると考えられた。

松島は、様々な品種、栽培環境における穂数の成立過程を解析した結果、最高分げつ期(分げつ出現の停止期)が幼穂分化期と無関係であること、また最高分げつ期付近になると出葉や幼穂の発育が停滞する分げつが生じ、それらの分げつは無効分げつとなることを明かにした¹⁵⁾。これらの結果は本実験の「しおかり」で得られた結果と同様に、シュート系形成後期において分げつ発育の強い抑制が見られたことを示している。個体の発育はそれ自体によって、分げつの発育に影響する個体の外的および内的な様々な要因を変化させるが、分げつ数の増加によるシュート密度の増加は、分げつの休眠と無効化による発育の抑制に大きく関わっていると考えられる。分げつ矮性系統は初期から「しおかり」より分げつ数が多く、シュート密度は高いと考えられたが、分げつの発育抑制は「しおかり」で抑制が見られた時期より後期まで見られなかった。また、限られた空間に生育できる植

物の密度はサイズと負の相関関係を持つことが知られており、分げつ矮性系統ではシュートのサイズが大きく減少していた。したがって、分げつ矮性遺伝子の作用の持つ意味は、分げつの発育とシュートのサイズを変化させ、個体が非常に高密度のシュート系を形成することを可能にしたことと考えられる。

数種のイネ科牧草においては、分げつの出現がフィトクロームを介して植物群落内の赤色光(R)と近赤外光(FR)の比(R/FR)の低下によって抑制されることが明かとなり、植物群落形成過程のR/FRの変化を感知することで分げつの出現が調節されていると考えられている^{16,17)}。イネにおいてはこれらのイネ科牧草で見られたような分げつの発育制御に関わる機構等は明らかになっていない。分げつ矮性系統ではイネの分げつの発育を理解する上で重要な休眠と無効化の様相が正常型と大きく異なることから、これらの突然変異体の解析により分げつの発育制御を含めたシュート系形成の機構を明らかにすることが期待される。

摘 要

分げつ矮性突然変異体は、著しい穂数(分げつ数)の増加と矮性を示し、劣性遺伝子の関与が明らかにされている。本研究では、分げつ矮性突然変異体と正常型間の分げつ性の差異を明らかにするために、正常型品種「しおかり」および「しおかり」に分げつ矮性遺伝子を導入した5種の準同質遺伝子系統を供試して、分げつの発育を比較調査した。5種の分げつ矮性準同質遺伝子系統ID-3, ID-10, ID-14, ID-17およびID-27はそれぞれ*d-3, 4, 5*(3重劣性遺伝子)、*d-10, d-14, d-17*および*d-27*を有している。5種の分げつ矮性系統は類似した草型を示し、「しおかり」に比べ5倍以上の穂数を有し、主稈稈長は約半分を示した。全系統の1次分げつの出現節位と「しおかり」とID-17におけるT1(主稈第1葉節からの分げつ)およびプロフィル(前葉)節に由来する分げつを除くすべての分げつの発育を調査した。分げつ矮性系統では、「しおかり」では休眠した主稈第1葉節から分げつが出現し、また分げつの出現

が「しおかり」に比べ発育のより後期にまで続き、さらに無効分けつの頻度は「しおかり」より低かった。以上のことから、分けつ矮性系統では、個体の発育を通して、分けつの発育が抑制されにくいことが、分けつ数、穂数の著しい増加の原因であると推定された。

謝 辞

本論文の作成に当たり、北海道大学農学部教授佐野芳雄博士並びに東京大学農学部の根本圭介博士には有益な御助言を頂いた。ここに記して感謝の意を表する。

引用文献

1. 原襄：1. 植物の基本構造, 「植物形態学」: 5-11, 朝倉書店, 東京, 1994
2. NEMOTO, K., MORITA, S. and BABA, T.: Shoot and root development in rice related to the phyllochron. *Crop Sci.* **35**: 24-29. 1995
3. 片山佃：稲・麦の分蘖研究: 1-117, 養賢堂, 東京, 1951
4. 松葉捷也：イネの茎葉生育の規則性に関する発育形態学的研究。第2報 分けつの出現停止の規則性と最大分けつ数。日作紀 **57**: 599-607. 1988
5. 後藤雄佐・星川清親：水稻の分けつ性に関する研究。第2報 相対葉齢差と茎数の増加。日作紀 **57**: 685-691. 1988
6. 松葉捷也：イネの茎葉生育の規則性に関する発育形態学的研究。第3報 分けつの葉数決定の規則性。日作紀 **57**: 614-620. 1988
7. 松葉捷也：イネの茎葉生育の規則性に関する発育形態学的研究。第4報 分けつ体系における母茎・分けつの各生育型の構造的規則性。日作紀 **63**: 230-239. 1994
8. 後藤雄佐・星川清親：水稻の分けつ性に関する研究。第3報 分けつ性に及ぼす温度の影響。日作紀 **58**: 68-73. 1989
9. 後藤雄佐・星川清親：水稻の分けつ性に関する研究。第5報 茎数増加における品種間差異の解析。日作紀 **58**: 520-529. 1989
10. KIONSHITA, T.: Report of committee on gene symbolization, nomenclature and linkage groups. *Rice Genetics Newsletter* **12**: 9-153. 1995
11. KINOSHITA, T. and SHINBASHI, N.: Identification of dwarf genes and their character expression in isogenic background. *Japan. J. Breed.* **32**: 219-231. 1982
12. 原島重彦：幼植物の形態に就き水稻及陸稻の比較。日作紀 **8**: 192-210. 1936
13. 後藤雄佐・斎藤満保：個体群における水稻の分けつ性の解析。第1報 基肥窒素量を異にする圃場条件下での茎数増加様式。日作紀 **61**: 356-363. 1992
14. 夏宝森・花田毅一・菊池文雄：イネにおける半矮性遺伝子の形質発現に関する研究。第1報 窒素条件が形質発現に及ぼす影響。日作紀 **60**: 36-41. 1991
15. 松島省三：稲作の理論と技術: 1-302, 養賢堂, 東京, 1969
16. DEREGIBUS, V. A., SANCHEZ, R. A. and CASAL, J. J.: Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp.: *Plant Physiol.* **72**: 900-902. 1983
17. CASAL, J. J., SANCHEZ, R. A. and GIBSON, D.: The significance of changes in the red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering *Lolium multiflorum* Lam. *New Phytol.* **116**: 565-572. 1990

Tiller System Development of Tillering Dwarf Mutants in Rice

Kazumitsu ONISHI and Itsuro TAKAMURE

(Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan)

(Received January 21, 1997)

Summary

Tillering dwarf mutants, which express a remarkable increase of panicle number (tiller number) and dwarfness, are governed by recessive genes. In this study, to identify the difference in tiller system development between normal type and tillering dwarf mutants, a normal type cultivar, Shiokari, and five near isogenic lines of Shiokari for tillering dwarf genes, were used. The near isogenic lines, ID-3, ID-10, ID-14, ID-17 and ID-27 have tillering dwarf genes *d-3*, *4*, *5* (triplicate genes), *d-10*, *d-14*, *d-17* and *d-27*, respectively. The five tillering dwarf lines showed similar plant types, the panicle numbers increased five times more than that of Shiokari, and the main culm lengths decreased to about half that of Shiokari. We investigated nodal positions of primary tiller emergence for all lines and development of all tillers in Shiokari and ID-17 excluding tillers derived from T1 (the tiller from first leaf axil of main stem) and prophyll node (axil of prophyll on each tiller). T1 of Shiokari was dormant, while T1 emerged in tillering dwarf lines. In tillering dwarf lines, tiller emergence on each mother stem continued to the later developmental stage after tillering cessation in Shiokari, and the frequencies of nonproductive tillers were lower than that of Shiokari. These results suggested that a remarkable increase of tiller number and panicle number was induced by weak suppression of tiller development through the developmental stage in tillering dwarf lines.