

学 位 論 文 題 名

イネ科植物の生活史特性に関する發育形態学的比較研究

学位論文内容の要旨

イネ科植物には、イネやムギ類などの作物のほか牧草や芝草など農業上重要な多くの種が含まれる。種内や近縁種間にみられる繁殖様式や植物体制など生活史特性の変異は、植物の適応進化を考える上で重要であるとともに、作物における収量性や牧草における永続性、採種性など重要な農業形質と密接に関連すると推察される。本研究では、イネ科植物の生活史の差異を生活環における發育的变化として理解するため、種々の生活史特性と分げつ發育様式の分化に関する比較研究を行った。最初に、典型的な一年生と多年生を含み異なる生育習性を示す *Lolium* 属 3 種 (*L. perenne*, *L. multiflorum* および *L. temulentum*) を用いて、生活史特性の分化における分げつ發育の重要性に関して検討した。つぎに、イネ科植物の中にあつて分げつ体系の發育が最もよく解析されている栽培イネにおいて、分げつ矮性遺伝子 (*d17*) の作用による分げつ發育と種子生産性の変化を調査した。さらにこれらの知見に基づいて、*Lolium* 属植物における分げつ發育様式の変異とその適応的意義に関して詳細な比較研究を行った。

1. *Lolium* 属における生活史特性の分化と体制変異

Lolium 属 3 種 7 系統において、エネルギーの分配様式や種子生産性を含む生活史特性の変異を調査した。地上部乾物重に対する種子重の割合によって示される登熟期の生殖効率は、一年生の系統ほど高く、この連続変異は属内における繁殖様式に基づいた適応的分化を反映するものと考えられた。登熟期において、一年生の系統は多年生の系統に比べ出穂茎数は少ないが、高い出穂茎率（分げつ総数に対する出穂したもの割合）を示し、1 穂種子重の増加により高い生殖効率と種子生産を達成した。それに対して、多年生系統では一年生の系統に比べ出穂茎数は多いものの 1 穂種子重は減少し、種子生産を低下させた。また生存する無効分げつが多く出穂茎率は低くなり、生殖効率は低下した。これら形質群は生育習性と関連して連続的に変異した。生殖効率は、種子生産に関連する 17 形質の中で、出穂茎率と最も高い正の相関を示した。これらのことから、*Lolium* 属では生育習性の分化に関わる多くの生活史特性が、分げつ体系の發育的变化と密接に関連して変異することが示された。

2. イネをモデルとしたイネ科植物における分げつ体系の發育解析

栽培品種「しおかき」および「しおかき」を遺伝的背景として分げつ矮性遺伝子 (*d17*) を導入した分げつ矮性準同質遺伝子系統を供試し、分げつ發育様式と種子生産について比較した。分げつ矮性系統は「しおかき」に比べ顕著に穂数が増加し矮性の草型を示した。分げつの發育運命を分げつ体系における発生節位に基づき調査したところ、「しおかき」では發育後期に分げつ発生が停止し、高位節から発生した分げつで無効化が高頻度でみられた。一方、分げつ矮性系統では分げつ発生がより高位の節まで継続し、無効分げつは著しく減少した。これらのこと

から、正常型の示す發育後期における分げつ發育の強い抑制が、d17により解除されることが示唆された。しかしながら、「しおかり」の有効分げつはすべて高稔性を示したのに対して、分げつ矮性系統では高位節から発生した分げつは有効化するものの種子稔性は低下した。種子生産性を2種の肥料条件下で比較したところ、「しおかり」では両肥料条件下で高稔性を示したのに対して、分げつ矮性系統は「しおかり」に比べ肥料レベルの低下による穂数の減少程度は小さく、個体当たりの穎花数が増加したものの、無肥区での種子稔性と種子収量の低下の程度が大きくなった。これらの結果から、分げつ矮性系統では分げつの休眠や無効化を介した發育運命の可塑的調節能の低下により、種子生産効率が低下することが示唆された。すなわち、栽培イネでは、野生型対立遺伝子である D17 が分げつ發育制御を介して効率的な種子生産を行う上で重要な役割を持つことが示唆された。

3. *Lolium* 属における生育習性の連続変異と分げつ發育様式の分化

前章までの結果から、イネ科植物では分げつ發育様式が生活史特性の分化において重要な適応的意義を持つことが示唆されたため、*Lolium* 属 3 種 7 系統を用いて分げつ發育様式を比較した。本実験で供試した *Lolium* 属植物においても、イネの場合と同様、分げつの發育運命は母茎における発生節位に依存して変化した。すなわち、母茎と分げつは、分げつが生じた節から数えてほぼ同数のファイトマーを形成した後に花芽を分化させた。しかしながら、多年生的系統では母茎に比べて分げつが形成するファイトマー数が増加する傾向にあった。一年生を除く 5 系統では、登熟後に休眠芽と無効分げつの生長が促進されるが、多年生的系統ほど無効分げつの寄与が高かった。登熟後の再生分げつの發育運命は生育習性の違いによって著しく異なっていた。一年生的系統では母茎と分げつ間でファイトマー数の関係を維持しつつ穂を形成するのに対して、多年生的系統の分げつは栄養生長へと転換した。これらの結果は、分げつの發育運命の変換が *Lolium* 属の適応的変化に重要な役割を持つことを示唆する。

4. *Lolium* 属における生育習性に基づいた分げつ發育戦略

生育習性に関連した分げつ發育戦略をより詳細に解析するため、多年生系統 (*L. perenne* cv. Ruanui) と一年生的系統 (*L. multiflorum* cv. Progrow) の 2 系統における分げつ發育を制御環境下において比較した。穂揃い後 2 週目にすべての穂を切除し、再生を促進したところ、一年生的系統は再生後も母茎と分げつ間でファイトマー数の関係を維持しつつ出穂を継続するのに対して、多年生系統の大半の再生分げつは栄養生長へと転換した。一年生的系統では出穂後無効分げつの枯死が進行し、再生は休眠芽から新たに発生する分げつに大きく依存しており、大半の休眠芽は再生前にすでに花芽を形成していた。一方、多年生系統では再生において無効分げつの寄与が高く、無効化する分げつは出穂の進行に伴って出葉速度が低下するものの、穂切除により生長が促進された。一年生的系統では再び再生を促進させた場合でも、再生分げつは母茎上での発生節位に依存して花芽形成を継続するのに対して、多年生系統の再生分げつは花芽形成を促進する長日条件下においても栄養生長を続け、春化处理により再び花芽を形成した。これらの結果から、*Lolium* 属では生育習性の差異に基づく異なる發育的戦略が、發育過程における分げつの發育運命制御機構の変更により成立していることが示された。

以上の結果から、*Lolium* 属と栽培イネにおいて分げつ体系の發育様式はエネルギー分配様式や種子生産性など適応的・農業的に重要な生活史特性と密接に関連しており、生活史の差異が分げつ体系の發育的变化として捉えられることが示された。このような發育形態学的視点に基

づく比較により分けつ発育様式の多様性とその適応的意義を理解することは、植物の適応進化を理解する上で重要なだけでなく、栽培イネ科植物の生育予測や形質の育種的改変の基礎として有用な知見を提供するものと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 中 嶋 博
副 査 教 授 喜久田 嘉 郎
副 査 教 授 佐 野 芳 雄
副 査 教 授 高 橋 英 樹 (総合博物館)

学 位 論 文 題 名

イネ科植物の生活史特性に関する発育形態学的比較研究

本論文は、図 20, 表 16, 引用文献 133 を含み、6 章からなる総頁数 111 の和文論文である。別に参考論文 2 編が添えられている。

植物の生活史は様々な形質の変異を組み合わせることで成立しており、生活史の多様性を理解するためには、個々の生活史特性の適応的意義を明確にすることが重要である。イネ科植物には農業上重要な多くの種が含まれ、繁殖様式や種子生産性などの生活史特性は、植物の適応進化を考える上で重要であるとともに、作物や牧草における収量性や永続性などの農業形質と密接に関連すると推察される。本研究は、生活史特性の変異を生活環における発育的变化として捉えることにより形質の適応的・農業的意義を理解することを目的として、数種のイネ科植物において生活史特性と分げつ発育様式に関する比較研究を行ったものであり、得られた主な結果は以下の通りである。

1. *Lolium* 属における生活史特性の分化と体制変異

典型的な一年生と多年生を含み異なる生育習性を示す *Lolium* 属 3 種 (*L. perenne*, *L. multiflorum* および *L. temulentum*) 7 系統において、エネルギーの分配様式や種子生産性を含む生活史特性の変異を調査した。地上部乾物重に対する種子重の割合によって示される登熟期の生殖効率は、一年生の系統ほど高く、この連続変異は属内における繁殖様式に基づいた適応的分化を反映するものと考えられた。生殖効率は、種子生産に関連する 17 形質の中で、出穂茎率と最も高い正の相関を示した。これらのことから、*Lolium* 属では生育習性の分化に関わる多くの生活史特性が、分げつ体系の発育的变化と密接に関連して変異することを明らかにした。

2. イネをモデルとしたイネ科植物における分げつ体系の発育解析

栽培品種「しおかき」および「しおかき」を遺伝的背景として分げつ矮性遺伝子 (*d17*) を導入した分げつ矮性準同質遺伝子系統を供試し、分げつ発育様式と種子生産について比

較した。「しおかり」では發育後期に分げつ発生が停止し、高位節から発生した分げつで無効化が高頻度でみられたが、有効分げつはすべて高い稔性を示した。一方、分げつ矮性系統では分げつの発生がより高位の節まで継続し、無効分げつは著しく減少したが、高位節の有効分げつで種子稔性は低下した。また分げつ矮性系統は「しおかり」に比べ肥料レベルの低下による穂数の減少程度は小さかったが、種子稔性と種子収量の低下の程度は大きくなった。これらの結果から、分げつ矮性系統では休眠や無効化を介した分げつ發育の可塑的調節能の低下により、種子生産効率が低下することが示唆された。すなわち、栽培イネでは、野生型対立遺伝子である *D17* が分げつ發育制御を介して効率的な種子生産を行う上で重要な役割を持つことを明らかにした。

3. *Lolium* 属における生育習性の連続変異と分げつ發育様式の分化

分げつ發育様式が生活史特性の分化において重要な適応的意義を持つことが示唆されたため同じ 7 系統を用いて分げつ發育様式を調査した。*Lolium* 属植物においても、イネの場合と同様、母茎と分げつは、分げつが生じた節から数えてほぼ同数のファイトマーを形成した後に花芽を分化させた。登熟後の再生分げつの發育運命は生育習性の違いによって著しく異なっていた。すなわち、一年生的系統では再生後も出穂を継続するのに対して、多年生的系統の分げつは栄養生長へと転換することが明らかとなった。

4. *Lolium* 属における生育習性に基づいた分げつ發育戦略

多年生系統 (*L. perenne*) と一年生的系統 (*L. multiflorum*) の 2 系統における分げつ發育を制御環境下で比較した。穂揃い後 2 週目にすべての穂を切除し、再生を促進させたところ、一年生的系統は再生後も母茎と分げつ間でファイトマー数の関係を維持しつつ出穂するのに対して、多年生系統の大半の再生分げつは栄養生長へ転換することを見いだした。一年生的系統では出穂後無効分げつの枯死が進行し、再生はすでに花芽を分化した休眠芽から発生する分げつに大きく依存していた。一方、多年生系統では再生において無効分げつの寄与が高く、再生分げつは花芽形成を促進する長日条件下においても栄養生長を続け、春化处理により再び花芽を形成することが示された。これらの結果から、*Lolium* 属では生育習性の差異に基づく異なる發育的戦略が、分げつにおける發育運命制御機構の変更により成立していることを明らかにした。

以上のように、本論文はイネ科植物において生活史特性の変異を生活環における發育的变化として捉えることで、その適応的意義を明確にした。この成果は、植物の適応進化を理解する上で重要であるのみならず、栽培イネ科植物の生育予測や形質の育種的改変の基礎として有用な知見を提供するものであり、学術的・実用的に高く評価される。

よって審査員一同は、大西一光が博士（農学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。