

学 位 論 文 題 名

Developmental schedules of rice individuals
under changing in environments

(変動環境下におけるイネ個体の発育スケジュール)

学位論文内容の要旨

選抜や自然選択は個体間の表現型の差異に働き、集団の遺伝的構成を変化させる。多くの適応形質や農業の有用形質は典型的な量的遺伝を示す。近年の量的形質座(QTLs)の解析は、量的遺伝の複雑性を示すのみならず、メンデル遺伝に従う一つの QTL 領域でさえも表現型に変異を生じる事実を強く再認識させている。環境変動の影響を大きく受ける量的形質の遺伝子型表現の理解を深めるには、一つの遺伝子型についての表現型の変異要因をこの間にある発育過程に求める必要がある。発育過程に関わる変異性には、ふるくから表現型可塑性、発育不安定性および、これらをなんらかのかたちで統御するキャナライゼーションの 3 つの作用系が関与しているとされる。発生過程のごく短く複雑な形態変化を伴う動物では、成体の形態変異からこの 3 つの作用系が推論されてきた。一方、植物は未分化な細胞を茎頂に維持して発生を長く持続させ、その過程は単純な分節構造(ファイトマー)の反復生産によって特徴づけられている。もし開花・結実した状態を成体とみなすならば、その生長過程そのものの連続的な記述は、ファイトマー概念に基づく発育動態を意味する。そこで、典型的な量的遺伝を示すイネの開花期を表現型として採用し、この 3 つの作用系を発育過程のなかで動的に表現できるかを検討した。また、開花期に関する準同質遺伝子系統(NILs)を材料として使用することによって、これらの作用系と遺伝子型の関係を検討した。得られた結果は以下のように要約される。

1) イネ品種の栄養発育では初期の発育齢をのぞき、茎頂に 5 つの葉原基がつねに維持され、葉身の抽出開始と新たな葉原基形成が同調する。従って出葉間隔、すなわち葉間期は茎頂における内的要因を反映する。生育期間を遺伝的に変更させて、1 つのシュートの生活環を葉間期を用いて記述した。戻し親である台中 65 号の発育過程における葉間期の変動を統計学的に分析したところ、3 つの変曲点をもった 4 次の線型回帰式で説明できることがわかった。これを約 100 日ほどの開花期変異のある 10 の NILs に当てはめたところ、全て高い寄与率を示した。一般に、葉間期は発育進行に伴い増大し、栄養発育相の終わりに向けて減少した。しかしながら、回帰によって代表される葉間期の軌道には NILs 間に大きな変異が認められた。第二変曲点以降の葉間期の増大程度は生育期間の増大と相関する傾向にあるが、とりわけ、晩生の NILs では、その増大が著しい傾向にあった。また、この増大開始期は生殖発育の開始や温度とは無関係であった。イネの生活環の動態は 4 次回帰で代表されるような発育的制約(発育規格)を持ち、遺伝的変更による栄養発育の持続時間の変動は、その制約内での可能な発育変動から生じることが示唆された。

2) イネの葉齢は品種内できわめて高い同調性を示すことが知られている。積算葉間期を用いて栄養発育期の動態を調べたところ、戻し親と強感光性の全ての NILs で 2 次の線型回帰によって 1.00 に近い高い寄与率が得られた。寄与率を葉間期の場合と比較すると大幅な改善が認められ、これは個々の葉間期が微小変動することで、局所的な環境の発育過程への攪乱効果を吸収しているものと考えられた。このような表現型の集中性は、一種のキャナライゼーションによる内的緩衝作用の現れである。そこでこの緩衝能力の欠如＝発育不安定性として、両発育作用系の関係を検討した。残差分析を応用した発育不安定性の発育過程における変動は、生育期間全体に渡って振動を繰り返すサイクルをもち、その結果生育期間全体として低いレベルに抑えられていた。この発育不安定性の振動には、遺伝子型によって変異が認められた。NILs は一般的に戻し親や導入親より大きな振動を示し、また RILs 間では導入断片が細分化された場合に、顕著な振動を示した。これらのことは、戻し親ゲノムと導入親のゲノム断片に一種の不調和が生じた結果であることを示唆している。

3) イネは、日長と温度環境によって大きく一つの生活環の持続量を変動させる。異なる日長・温度の環境条件下においた 6NILs の生活環の持続性変動を調べたところ、早生から晩生への NILs の開花迄日数の序列は、緯度の異なる 2 つの自然日長下と高温・長日制御条件で保存され、一方、高温・短日制御条件では、非感光性遺伝子が同一ならば、その序列は逆転した。ところが、低温下では、長日条件で感光性遺伝子が長日植物の感光性のように作用したり、短日条件で感光性に変更された。このように、開花迄日数の変異は温度と日長の組合せによって複雑多様化する。この発育的要因の一つに、感光性が強まるにつれ発育相転換の尺度がファイトマーの積み上げ数から日数に依存する傾向があることが示唆された。すなわち、4 つの異なる制御条件間で、弱感光性 NILs はファイトマーの積み上げ総数がほぼ一定であるのに対し、強感光性 NILs では出穂日の変動にあわせてファイトマーの積み上げ総数が変動した。制御条件下の葉間期の変動は、自然日長下と同様、全ての制御条件の NILs で 4 次の線型回帰によって説明される。温度は生育期間の全域に渡る葉間期に作用し、このことは、ファイトマーの積み上げ速度を温度が左右していることを意味する。一方、日長は生育期間の後半に作用し、長日条件ほどその時期の葉間期を増大していた。栄養発育期の持続性変異は、遺伝子型による感光性の程度とそれに関わる相転換のスケール、および葉間期と環境因子の相互作用の複雑な結びつきによる、と示唆された。

4) 草本類では、長いライフスパンにおける発育的振る舞いの記述が不足している。そこで過長日条件下(20 時間日長)で異なる栄養条件(高栄養・低栄養)設定し、弱感光性から強感光性までの 12NILs の発育的振る舞いを約 700 日間連日観察した。弱感光性の 6NILs では、葉間期の動態が自然日長下と類似した軌道を示し、全て出穂した。一方、強感光性の 6NILs では、NILs によって出穂するものとそうでないものがあったが、これは自然日長下の出穂遅延程度(感光性)とは関係がなく、むしろ導入親の違いによっていた。導入親がインディカ系統の場合、出穂は感光性の強さに従って起こる傾向があり、枯死した場合も枯死期はそれに従っていた。枯死したシュートの茎頂を観察したところ、ほぼ全てのシュートは生殖相へ移行していたが、感光性の強い NILs ほど穂形成初期の段階で枯死していた。導入親がアフリカ栽培イネである場合では、全く出穂せずに枯死した。また、導入親が多年生野生種である場合もほぼ出穂せず栄養発育を長期に渡り持続しようとする傾向があった。しかしながら栄養条件によって発育的振る舞いは大きく変更された。栽培イネが導入親である場合、低栄養条件で茎頂における生殖発育への移行ないし生殖発育の勢いを強め、高栄養条件で抑制する傾向が認められた。一方、多年生野生種が導入親の場合、栽培イネが導入

親の場合と反対の傾向が認められた。また出穂できた NIL 内では、局所的環境の影響が大きく、個体内、個体間で出穂の可否がばらついた。このような現象は通常作期のイネには認められないことから、長いライフスパンにおいては、環境や発育的文脈が遺伝子型表現に強い影響をもたらすものと考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 佐 野 芳 雄
副 査 教 授 島 本 義 也
副 査 教 授 三 上 哲 夫
副 査 教 授 岩 間 和 人

学 位 論 文 題 名

Developmental schedules of rice individuals under changing in environments

(変動環境下におけるイネ個体の発育スケジュール)

本論文は、135 ページからなる英文で、別に 4 編の参考論文が添えられている。

農業的に有用な形質や適応的形質の多くは、複数の遺伝要因とそれらの相互作用によってもたらされる量的遺伝を示す。環境の影響を大きく受ける量的形質の発現への理解を深めるには、遺伝子型と表現型を結びつける発育過程を理解する必要がある。発育過程に関わる変異性には、表現型可塑性・発育不安定性・キャナライゼーションの 3 つの作用系が関与する。植物は未分化な細胞を茎頂に維持して発育を継続し、その過程は単純な分節構造(ファイトマー)の反復によって特徴づけられる。生長過程の連続的な記述は、ファイトマー概念に基づく発育動態を意味する。本研究では、典型的な量的遺伝を示す開花期に関する 3 つの作用系をファイトマー概念によって動的に表現できるかを検討する目的で実験を行った。得られた結果は、以下のごとく要約される

1) イネの葉鞘内部の茎頂には 5 つの葉原基が常に維持されつつ成長し、葉身の抽出開始と新たな葉原基形成が同調するので、出葉間隔は茎頂における内的要因を反映する。生育期間の異なる準同質遺伝子系統(NILs)を用いて、シュートの生活環を葉間期を用いて記述したところ、10 系統全てにおいて 3 つの変曲点をもった 4 次の線型回帰式で良く説明できることが判った。第二変曲点以降の葉間期の増大程度は生育期間の増大と相関したが、とりわけ、晩生の NILs では、その増大が大きかった。この増大開始期は生殖発育の開始や温度とは無関係であった。イネの生活環の動態は 4 次回帰で代表されるような発育的制約(発育規格)を持ち、遺伝的変更による栄養発育の持続時間の変動は、その制約内での発育変動として捉えられた。

2) 栄養発育期の積算葉間期は、2 次回帰によって説明できる。2 次回帰

分析における残差を発育不安定性と定義して NILs を比較したところ、積算葉間期は不安定性が高低繰り返すサイクルを示し、生育全体として 2 次回帰で良く説明された。このことは、個々の葉間期が微少変動することで、発育過程の攪乱が吸収されることを意味する。この現象は、キャナライゼーションによる内的緩衝作用の現れであり、この発育不安定性の振動には、系統間で顕著な差異が認められた。生物はゲノム内に調和のとれた遺伝子セットを保有しており、セットが破壊されると発育不安定が高まることが示唆された。

3) 準同質遺伝子系統の比較から、開花迄日数は温度と日長の組合せによって大きく変化することが判った。この理由の一つは、感光性が高い程発育相転換の尺度がファイトマーの積み上げ数から日数に依存するためであると考えられた。すなわち、弱感光性 NILs では、ファイトマーの積み上げ総数が 4 つの異なる制御条件下ではほぼ一定であるのに対し、強感光性 NILs では、出穂日の変動にあわせてファイトマーの積み上げ総数が変動した。制御条件下の葉間期の変動は、自然日長下と同様、全て 4 次の線型回帰によって説明された。温度は全生育期間の葉間期に作用し、温度がファイトマーの積み上げ速度を左右していた。他方、日長は生育期間の後半に作用し、長日条件ほど葉間期を増大した。栄養発育期の持続は、感光性の程度・相転換に加え葉間期と環境要因の相互作用を含めた複雑な結果であると考えられた。

4) 草本類では、長いライフスパンにおける発育的振る舞いの記述が不足している。そこで過長日条件下(20 時間日長)で異なる栄養条件(高栄養・低栄養)を設定し、弱感光性から強感光性までの 12NILs の発育過程を約 700 日間連日観察した。弱感光性の 6NILs では、葉間期の動態が自然日長下と類似した軌道を示し、全て出穂した。一方、強感光性の 6NILs では、導入親がインディカ系統の場合、出穂または枯死は感光性の程度に従って起こる傾向があった。枯死した茎頂を観察したところ、ほぼ全ての茎頂は生殖相へ移行していたが、感光性の強い NILs ほど穂形成初期の段階で枯死していた。導入親がアフリカ栽培イネである場合では、全く出穂せずに枯死した。また、導入親が多年生野生種である場合もほぼ出穂せず栄養発育が長期に渡り持続した。

栄養条件によっても茎頂の発育は大きく変更され、栽培イネが導入親である場合、低栄養条件で生殖発育への移行が促進され、高栄養条件で抑制される傾向が認められた。一方、多年生野生種が導入親の場合、反対の傾向が認められた。このような現象は、それぞれの系統がもつ長い進化的経路の違いを反映するものと考えられた。

以上のように、栽培イネの発育過程における基本骨格の解析手法を開発できたことは、生活環の遺伝的制御を行う上に重要な知見を与えるものである。この成果は、学術的・実用的に高く評価される。よって審査員一同は、伊藤勇樹が博士(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。