

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年6月6日現在

機関番号：11201

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21380152

研究課題名（和文） イネの穂分化における感光・感温プロセスの解明とモデル化

研究課題名（英文） Photo-thermal responses of rice panicle initiation and their modeling

研究代表者

岡田 益己（OKADA MASUMI）

岩手大学・農学部・教授

研究者番号：10355274

研究成果の概要（和文）：水温（生長点温度）と日長時間を制御した処理実験で幼穂形成期を観察して、穂分化に及ぼす日長の増減と温度の相互を解析した。その結果、日長感応開始期は葉齢とは無関係で、出芽から約20日で感応を開始すること、14時間以上の長日条件でも日長時間が減少すると、穂分化が促進されること、同時に日長シグナル *Hd3a* の発現も高まること、穂分化を誘導する短日処理後の気温が穂分化の早晚に関係することなどの新知見を得た。

研究成果の概要（英文）：The time of flower evolution of rice was analyzed by observing panicle initiation in the experiments where water temperature and day length were controlled. We obtained the following new important findings; 1) photoperiod sensitivity was initiated simply by the number of days from germination and not related to a leaf age, 2) the decrease of day length promoted panicle initiation even under long day conditions, 3) the expression of flowering activator *Hd3a* was concurrently increased by the decrease of day length and 4) air temperature affected possibly panicle initiation after inductive short day treatment.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	6,300,000	1,890,000	8,190,000
2010年度	2,500,000	750,000	3,250,000
2011年度	3,100,000	930,000	4,030,000
年度			
年度			
総計	11,900,000	3,570,000	15,470,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：農業工学・農業環境工学

キーワード：発生・分化、イネ、日長感応、基本栄養生長、花成促進因子

1. 研究開始当初の背景

地球温暖化が進行したときに、南の品種を北に導入するという対策が考えられている。しかし北（高緯度）で気温が上昇しても、夏の日長時間は南に比べて長日であるため、温度の変化だけで品種の適応性を論ずることはできない。またイネの生長点には水温が作用し、日長シグナルを発現する葉茎には気温

が作用することから、温度の作用も一義的ではない。日長時間と温度の相互作用の解明が重要である。

一方、分子生物学的な研究の進展により、葉が日長変化を感知してシグナル伝達物質 FT を生成し、そのシグナルが生長点へと輸送され、さらに生長点では、FT を受容するための物質 FD が形成され、両物質が結合し

て初めて花芽が形成されることが明らかになった。葉に FT が生成されても、生長点に FD が生成されなければ花芽は分化しない。これは従来の基本栄養生長性の仕組みをうまく説明する。研究代表者らは、この知見を踏まえて、FD に関与する生長点の感温性と FT に関与する葉の感温・感光性を分離する実験系を確立した。数種のイネ品種を用いた実験から、①7～8葉齢期に基本栄養生長相が終わり、この時期の早晩は生長点温度すなわち水温に支配される、②短日条件下では基本栄養生長相終了後に速やかに穂が分化し、気温の作用を受けない、③基本栄養生長相終了直後に長日条件が続くと、その間は穂分化に気温が作用し、高気温ほど穂分化が促進されることなど、新しい知見を明らかにしてきた。

水稻栽培を極端に早い季節から始めても、播種期の差ほどには出穂が早まらないことは古くから知られていたが、これは基本栄養生長相が穂分化を抑制しているからだと考えられてきた。ところが温度を一定に保った自然日長温室内で通年にわたって作期移動しながらイネを栽培すると、冬から早春に播種した場合、出穂までの日数が極端に長くなるという報告があり、基本栄養生長だけではこの現象を説明できないことに、研究代表者が気づいた。すなわち温度一定の実験だから作期が異なっても基本栄養生長相は変化しないはずである。冬期はイネにとって十分に短日だから、夏期よりも出穂が遅延する理由が見つからない。

短日条件で穂分化を始めたイネを長日条件にさらすと穂分化が退化するという報告があることから、夏至前の日長時間が長くなる時期（日長に上り勾配）は、穂分化が抑制され、一方、夏至後の日長時間が短くなる時期（下り勾配）は分化が促進されると考えると、上の現象をうまく説明できる。この仮説が証明されると、植物花成の日長反応の研究にとって新しい知見となる。

2. 研究の目的

日長の上り勾配と下り勾配で、日長反応が異なるかどうかを確認することが、本研究の目的である。そのためには、

- 1) 日長感応を開始する時期
- 2) 上り・下りに対する反応の差異
- 3) これらに及ぼす温度の作用

の三点の解明が重要なポイントとなる。

夏至前に穂分化しないあるいは分化が著しく遅れる原因が、単純に日長の増減にあると仮定しているが、日長の上り勾配時は基本栄養生長相が延伸する、すなわち生長点にシグナル受容体 (FD) が形成されない可能性もゼロではない。従って本研究では、日長の上り勾配時における短日感応の有無と基本栄

養生相の変動という二点（上の1と2）について、先ず実験的に確認する。これらは研究代表者が考案した水温処理と日長処理を組み合わせることにより、それぞれ分離評価することができる。夏至前の穂分化を抑制する原因が、上り勾配時には短日に感応しないことであれば、長日下あるいは上り勾配時に現れる気温の作用を定量的に評価する。基本栄養生長相の延伸が抑制の原因であれば、生長点温度（水温）以外に日長も基本栄養生長相の長短に関係することを示唆するので、日長の作用を明らかにする。これらの結果を整理して、穂分化のプロセスを説明するモデルを開発する。

3. 研究の方法

以下の各実験は、すべて温室内で実施し、日長時間は遮光装置と照明（白熱灯と蛍光灯）で制御し、照明による明期の光量子量は最低 $10\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を確保した。データロガーで気温と水温を計測し、水温は冷水器とヒーターで制御した。

(1) 日長感応開始期の特定

13.5時間日長の短日区と24時間日長の長日区に、水温20, 25, 30°Cに制御した区を設け、生長点が水に浸るよう約5cmの水深を維持した。これにより水温区ごとにイネの葉齢展開が一定となる。葉齢が5, 7, 9, 11, 13葉に達したときに、同じ水温処理区の長日区から短日区にポットを移動した。サンプルを順次解体して幼穂形成期 (PI) を特定した。品種にあきたこまちを使用した。

(2) 日長の上り勾配と下り勾配実験

出芽後18日から25日間かけて、日長時間を1時間延長または短縮する処理を行って、PIを調査した。1回目は13～14時間、2回目は13.5～14.5時間に増減し、その後12時間日長として、穂分化の誘導を試みた。出芽後18日までの日長は16時間とした。水温は25°C一定とした。品種には、あきたこまち、ひとめぼれ、コシヒカリ、日本晴を用いた。

(3) 日長の増減処理実験

14時間(14h)と16時間(16h)の日長区を設け、出芽後14日、21日、28日に処理区間でサンプルを移動した。出芽後35日に日長を12時間に短縮し、穂分化を誘導した後にPIを調査した。水温は25°C一定とした。品種には、あきたこまち、ひとめぼれ、コシヒカリ、日本晴を用いた。さらに同様の実験を繰り返し、移動処理ならびに12時間短日処理後に、葉を採取して日長シグナル Hd3a の発現を調査した。

4. 研究成果

(1) 日長感応開始期の特定

日長感応開始期以前に長日区から短日区に移動したサンプルは、PIに変化がなく、開

始期以降に移動したサンプルは、移動時期が遅れるほど PI が遅くなる。これにより日長感応期を特定できると考えた。

これまでの研究から日長感応開始期は葉齢で決まり、対象品種の場合、7~8葉期と予想した。しかし PI から推定した日長感応開始期の葉齢は、20~30°Cの水温処理区間で一定ではなかった。一方、いずれの水温処理区間でも出芽後 18~20 日で日長感応が開始した (図 1)。このことから日長感応開始期は、葉齢によって決まるのではなく、発芽あるいは出芽からの日数で決まることが分かった。

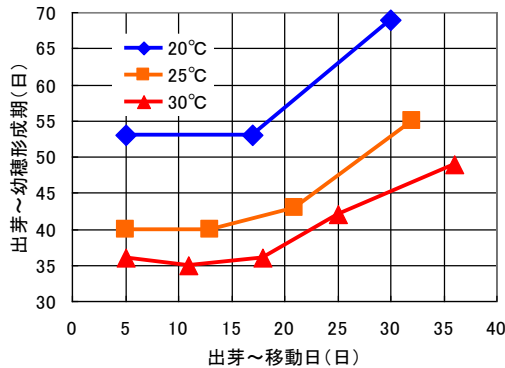


図 1. 出芽から長日区から短日区への移動までの日数と出芽から幼穂形成期までの日数の関係

なお図 1 で処理水温が低いほど、PI に達するまでの日数が増加した。このことは、出芽後 20 日程度で日長シグナル形成が始まるが、水温 (生長点温度) が低いと生長点における受容体の形成が遅れることを示唆している。生長点における受容体の分子生物学的な解析が、この検証のために重要な課題である。

(2) 日長の上り勾配と下り勾配実験

2 回の勾配実験では、いずれの品種も 12 時間の短日処理前後に PI に達するという予想外の結果が得られた。PI から穂分化が誘導された時期を推定すると、勾配実験の開始期すなわち 16 時間から 13~14.5 時間に日長を変更させた時期に当たることが分かった。つまり勾配実験開始期の日長の急減に反応して、穂が分化したと考えられた。

(3) 日長の増減処理実験

(2) の結果から、14 時間以上の長日条件でも日長が減少すると穂分化が誘発されることが示唆されたので、14h と 16h 処理区間でサンプルを移動して、その影響を見ることとした。

図 2 は、移動しないサンプルと 14h から 16h または 16h から 14h に移動したサンプルについて、出芽から PI までの日数を模式的に示したものである。この品種日本晴の場合、14h と 16h 一定の処理区では、PI まで日数がいず

れも 49 日と変化がなかった。すなわち 12 時間の短日誘導処理前の日長時間が 14 時間以上だと、この品種にとって長日であり、14h でも 16h でも促進作用がないことを示す。一方、誘導処理前に 16h→14h に日長を短縮すると、その時期にかかわらず日長一定の処理に比べて PI が 2 日早まった。これに対して 14h→16h に日長を延長すると PI が 2 日遅くなった。他の 3 品種でもほぼ同様の傾向が得られた。すなわち 14 時間以上の長日条件であっても、日長時間が短くなると穂分化を促進する働きがあり、逆に日長時間が長くなると穂分化を抑制する働きがあると考えられる。このような作用はこれまで報告がなく、植物の日長感応に関する新しい知見であるとともに、この作用が本研究の背景で述べた夏至前と夏至後の日長感応の違いを説明する有力なキーだと考える。

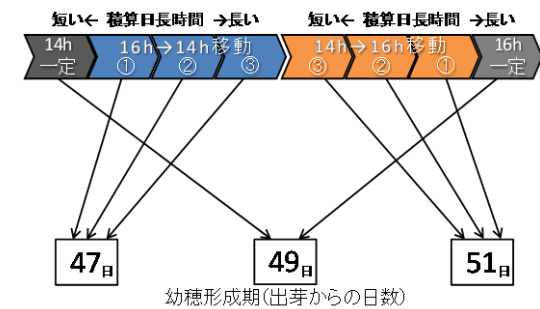


図 2. 日長間移動処理と幼穂形成期の関係 (品種: 日本晴)

①, ②, ③は移動日で、それぞれ出芽後 14, 21, 28 日

同様の処理を行った別の実験で日長シグナルに関わる遺伝子 *Hd3a* を観察したところ、日長の短縮処理区の発現量が、他の処理区に比べて明らかに大きかった (図 3)。このように顕著な結果はコシヒカリと日本晴の一部でしか観察されていないため、再確認の必要があるが、上の新知見を裏付ける貴重なデータが得られた。

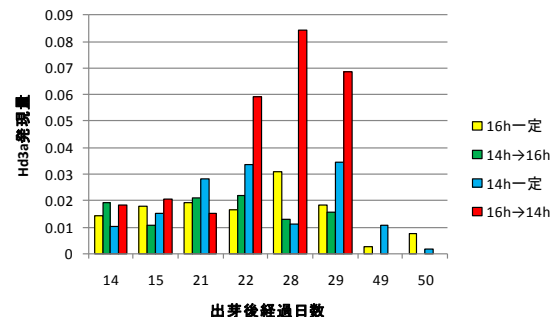


図 3. 日長間移動処理に伴う *Hd3a* の発現

(4) 穂分化に及ぼす気温の影響

研究代表者のこれまでの研究から、短日条件では気温が穂分化に影響しないという結

果が得られていた。しかし気温が異なる作期で繰り返し実施した日長処理実験の結果を整理すると、12時間の短日誘導処理からPIまでの日数が気温によって変化することが判明した。

図4に16h一定区のサンプルを短日処理したときの結果を示す(14hも同様の結果)。横軸の平均気温の違いは、作期の違いによって生じている。本実験ではいずれの作期においても水温を25°C一定に制御しているため、

(1)で考察した生長点における受容体の形成(基本栄養生長)の遅れが、作期間の日数差をもたらしたとは考えにくい。気温が低いと葉における日長シグナルの形成が抑制されるか、あるいは日長シグナルの生長点への移行が抑制される可能性が考えられる。日長感応の新しいメカニズムを示唆する結果が得られたので、今後、分子生物学的な解析を踏まえて確認する必要がある。

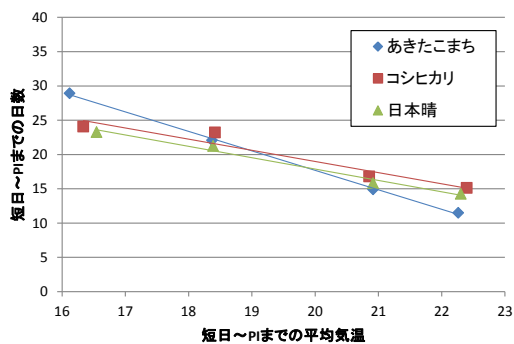


図4. 短日処理からPIまでの日数とその間の平均気温との関係(16h一定区)

(5) 考察

以上の結果をまとめると、供試したイネ品種の日長感応プロセスに関して、次のような構造のモデルを想定することができる。

- ①温度条件に関わらず出芽後約20日で日長感応(日長シグナルの形成)を始める。
- ②シグナルが形成されても水温が低いと実際の穂分化は遅れる。この遅れは生長点における受容体形成の遅れによると予想される。
- ③日長時間が同じであっても、日長が短縮する期間(下り勾配)では穂分化が促進され、日長が延長する期間(上り勾配)では穂分化が抑制される。このことが夏至前の短日に感応しにくい理由と考えられる。
- ④短日で穂分化が誘導されても、その後の気温が低いと実際の分化が遅れる。

以上のシナリオは生態的な観察結果から導いたものである。このプロセスを検証するために、生態的な観察とあわせて遺伝子発現やタンパクの形成を確認する研究が、次の課題として重要である。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計5件)

- ①Ishikawa R, Aoki M, Kurotani K-I, Yokoi S, Shinomura T, Takano M and Shimamoto K, Phytochrome B regulates Heading date 1 (Hd1)-mediated expression of rice florigen Hd3a and critical day length in rice. *Molecular Genetic and Genomics*, 査読有, Vol.285,2011, 461-470.
- ②Sameshima R, Hamasaki T, Nemoto M, Kumagai E, Ohno H, Wakiyama Y, Maruyama A and Ozawa K, Open-field day-length-extension experiment to assess the effect of global warming on crop growth. *Journal of Agricultural Meteorology*, 査読有, Vol.67, 2011, 307-312.
- ③Ishii, A, Kuroda, E and Shimono, H, Effect of high water temperature during vegetative growth on rice growth and yield under a cool climate. *Fiel Crops Research*, 査読有, Vol.121, 2011, 88-95.
- ④岡田益己, 塩見泰平、イネ穂分化における基本栄養生長相の評価。東北の農業気象、査読無、Vol.54, 2010, 26-27.

[学会発表] (計6件)

- ①Yokoi S, Crosstalk between photoperiodic flowering and stress signaling in plants. 2012.2.15, Plant Reproduction for Food 2012, University of Melbourne (Australia) .
- ②岡田益己, 加藤史之, 有賀秀陽, 横井修司, 松嶋卯月, 庄野浩資, 鮫島良次, 日長の増減がイネの穂分化に及ぼす影響. 2011.11.7, 平成23年度日本農業気象学会東北支部大会、山形テルサ(山形県) .
- ③岡田益己, 加藤史之, 有賀秀陽, 横井修司, 鮫島良次, イネ穂分化に及ぼす日長変化の影響. 2011.3.17, 日本農業気象学会2011年全国大会、鹿児島大学(鹿児島県) .
- ④小沢 聖, 高橋正史, 後藤慎吉, 岡田益己, 濱崎孝弘, 水稻の7葉期以前の日長感応. 2011.3.16, 日本農業気象学会2011年全国大会、鹿児島大学(鹿児島県) .

6. 研究組織

(1) 研究代表者

岡田 益己 (OKADA MASUMI)

岩手大学・農学部・教授

研究者番号：10355274

(2) 研究分担者

鮫島 良次 (SAMESHIMA RYOJI)
農業・食品産業技術総合研究機構・東北農業研究センター・上席研究員
研究者番号：70355452

(3) 研究分担者

下野 裕之 (SHIMONO HIROYUKI)
岩手大学・農学部・准教授
研究者番号：70451490

(4) 研究分担者

横井 修司 (YOKOI SHUJI)
岩手大学・農学部・准教授
研究者番号：80346311