

令和 3 年 6 月 4 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2020

課題番号：16K07566

研究課題名(和文) 登熟優先度調節系からのアプローチによるイネの高登熟、安定多収栽培の試み

研究課題名(英文) An attempt to construct stable and high yielding cultivation methods through the approach from the system controlling the filling priority of grains within the panicle in rice

研究代表者

中村 貞二 (NAKAMURA, Teiji)

東北大学・農学研究科・助手

研究者番号：70155844

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：イネはアブシジン酸(ABA)を介した登熟優先度調節系を持ち、低source/sink比では優先度が低い弱勢な穎果の初期成長が遅延、そして胚乳細胞数とデンプン合成能力の低下により登熟が悪化する。さらに登熟優先度調節の強さ(SCFP)には遺伝的差があり、弱い方が登熟が悪化しにくい。本研究では普及品種を用い、SCFPを低下させ、高登熟、安定多収となる栽培の構築を目指した。密植と低窒素により穂は小さくなったが、SCFPが低下し高登熟となった。しかし、密植は倒伏し易いので他の栽培法が望まれる。内生ABAが増加する水制限を登熟期に行った結果、SCFPは低下し、登熟と品質が向上し、その有効性が示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

世界人口の急増に対処するための重要作物であるイネでは、穂下部の穎果が弱勢で登熟優先度が低い。低日射下で、また多収を求め穎花数が多くなる栽培や育種を行うと、弱勢な穎果の登熟が悪化し収量は増加しない。この解決のために光合成つまりsource側の研究が多く行われたがsink側の研究は少ない。本研究ではsinkに本来備わった登熟優先度調節つまり生き残り戦略機構を栽培により制御した点、そして他の作物にも応用できる可能性が高い点に学術的意義がある。さらに、最近品質が重要視され、高品質栽培は必須となり、そのために収量を低く設定する場合もある。本研究は高収量と高品質の両方を目指すもので、社会的意義も大きい。

研究成果の概要(英文)：Aba scisic acid (ABA) controls the filling priority of grains within the panicle of rice, and there is the genetic difference in the strength to control the filling priority (SCFP). In cultivars or lines with strong SCFP, low source/sink condition reduce the grain filling and quality of inferior grains through delaying early grain growth, and decreasing endosperm cell number and starch synthesizing ability. In this work, by using popular cultivar, an attempt was done to construct stable and high yielding cultivation methods which decrease SCFP. Higher planting density or lower nitrogen application decreased the panicle size, and increased the percentage of grain filling and quality through weakening SCFP. However high density often enhances lodging. To resolve this problem, water restriction which is known to increase endogenous ABA was applied. The results indicated water restriction during grain filling is effective to decrease SCFP and increase grain filling and quality.

研究分野：作物学

キーワード：イネ 穎果 登熟 登熟優先度 品質 ABA 水制限 栽培

1. 研究開始当初の背景

世界の人口増に対処するための重要作物であるイネに関しては、穂の下部に着生する穎果が弱勢で、登熟優先度が低い。登熟期の低日射下で、あるいは多収性を求め面積当たりの穎花数が極端に多くなるような栽培や育種を行うと、弱勢な穎果の登熟が悪化し、収量は増加しないことが示されている。

著者は、登熟優先度が低い弱勢な穎果は、低 source/sink 比下では、デンプン蓄積期よりも、むしろ胚乳発達の初期段階すなわち開花から穎果の幅が初殻の幅の半分に達した段階（ステージ H）で成長の遅延を起こすこと、そしてこの初期成長の遅延は、胚乳細胞数の減少を通じて最終粒重を低下させることを示した。さらに最近、弱勢な穎果の初期成長の遅延は、最終粒重の低下だけでなく白未熟粒発生による品質低下も引き起こし、これらの原因は穎果の乾物蓄積期における炭水化物代謝関連酵素活性の低下、つまり穎果におけるデンプン合成の能力そのものの低下によることを示した。能力そのものが低下したために乾物蓄積期に高 source/sink 比にした場合でも登熟の回復はほとんど認められなかった。以上より、穎果の初期成長を遅延させないことが登熟にとって非常に重要であることが示された。

さらに、この初期成長の遅延は、光合成産物の不足によるのではなく、植物ホルモンのアブジジン酸 (ABA) レベルの低下により生ずることを明らかにした。つまり ABA は穎果の成長促進要因として働き、穂内の穎果の登熟優先度調節を行っており、イネにとっては積極的な成長制御で、強勢な穎果を優先的に登熟させて子孫を確実に残すという生き残り戦略とも考えられる。

一方、この登熟優先度調節の強さには遺伝的多様性があり、登熟優先度の調節が弱く、低 source/sink 比下でも弱勢な穎果の初期成長が遅延しにくいイネの方が、遅延し易いイネすなわち登熟優先度の調節が強いイネ（ほとんどのイネ）よりも、特に弱勢な穎果の登熟が悪化せず、収量の低下も少なく優れていることを示した。登熟優先度調節が弱く穂内の穎果が一斉に登熟すると、同化物競合が激しく、むしろ登熟は悪化すると予想されたが、結果は反対で、登熟は悪化しにくかった。

以上より、sink 側のデンプン合成能力の低下を防ぐことにより、弱勢な穎果の登熟向上が見込まれる。また、前述したように穎果の初期成長の遅延は乾物蓄積期における sink 能そのものを低下させるために source 能が高くとも登熟が向上しない。したがって、光合成産物供給を高めることももちろん重要ではあるが、まずは sink 側の改良、つまり登熟優先度調節の強さを弱くし、弱勢な穎果の初期成長の遅延を抑え、胚乳細胞数、デンプン合成・蓄積能力が低下しないようにする必要がある。遺伝的多様性を利用した品種の開発も重要であるが、食味など品質を考えるとかなりの時間を要する。そこで現在普及している品種を用い栽培による登熟向上が求められる。

2. 研究の目的

一般的な普及品種の「ひとめぼれ」を用い、登熟優先度調節の強さが低下し、高登熟・高品質となる栽培法の構築を考えた。最初に、今までポット試験により特定の穂上位置の穎果で評価してきた登熟優先度調節の強さを、穂全体、群落レベルで評価する方法を確立する。次に、一般に弱勢である二次枝梗着生穎果に注目し、これらの穂全体に占める割合を栽培によって変化、つまり穂相を変化させ、登熟優先度調節の強さを圃場レベルで評価し、それらと登熟・収量との関係を解析する。また、登熟優先度調節の強さを弱めるための栽培として、穎果の ABA レベルを上昇させる栽培を行う。これらの基礎的知見から高登熟、安定多収のための栽培を構築し、その実証を試みる。そのために、次のような実験を行った。

(1) 登熟優先度調節の強さを評価する方法の確立

これまででは、弱勢な穎果の初期成長を穎果ごとに毎日調査し、遮光や剪葉処理（低 source/sink 比）によりどの程度遅延するかで登熟優先度調節の強さを表してきたが、圃場では困難である。そこで、出穂後一定期間（10～20 日程度）経過した穂をサンプルし、一穂内の穎果のすべての発達程度を調査して、ある発達段階に達した穎果の割合から登熟優先度調節の強さを表す方法を確立する。

(2) 穎花数の確保の仕方が登熟優先度調節の強さに及ぼす影響

栽培技術として、穎花数の確保の仕方に注目して選定する。最近の多収育種では穂重型つまり一穂穎花数で確保するのが一般的である。一穂穎花数で確保した場合には二次枝梗着生穎果の割合が増加し、一次枝梗着生穎果の割合が減少する。二次枝梗着生穎果の方が一次枝梗着生穎果よりも弱勢であるので登熟優先度調節の点からすると不利、一方、穂数型では反対に二次枝梗着生穎果の割合が減少するので、有利と考えられる。しかし、登熟優先度調節には受光体勢も影響すると考えられ、結果の予想は難しく、圃場実験で明らかにすることが必要である。以上の点を踏まえ、穎花数の確保の仕方（穂重型、穂数型）に関する技術として栽植密度と施肥法を選定した。これらの技術を(1)で得られた方法で登熟優先度調節の強さを調査、また登熟（登熟歩合、最終粒重、品質）と収量を調査し、穎花数の確保の仕方による違いを明らかにする。

(3) 登熟期の水制限が登熟優先度調節の強さ、登熟特性に及ぼす影響

これまでのポット実験で明らかにしてきたように、イネ穎果の初期成長遅延は内生 ABA の低下により生じ、ABA は穎果の成長促進要因として働いていることが示された。そこで登熟優先度調節を弱くする手段としての ABA に着目し、内生 ABA レベルを増加すると考えられる軽度の水ストレス（水制限）処理が登熟優先度調節の強さ、登熟特性に及ぼす影響を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 登熟優先度調節の強さを評価する方法の確立

ポット実験

暗黒下 32 条件下で催芽した「ひとめぼれ」の種子を 1/5000 a ワグネルポットに円形 20 粒播きし、24/19（昼/夜温）の自然光条件のファイトトロン内で土耕栽培した。基肥として播種直前に N 200mg、P₂O₅ 50mg、K₂O 75mg を液肥で施与し、畑状態で栽培した。第 5 葉期から湛水し、10 日ごとに基肥と同じ量の液肥を出穂直前まで施与した。なお、前もってポットのゴム栓をはずし、水を数回注いでポット内の土を水洗いした後に施与した。出現した分げつは数日間隔で除去し、主茎のみを生育させた。なお、出穂直前から 27/20 とした。

出穂から寒冷紗によりおよそ 75% の光をカットする遮光区と無遮光区を設けた。出穂後 7、14、21 日の穂について、穂内全ての穎果の成長を透視法で調査し、ステージ H 未満の穎果の割合（%）を登熟優先度調節の強さとした。この値が小さいほど穎果の初期成長の遅延が少なく、穂内の穎果がそろって登熟することになる。

圃場実験

「ひとめぼれ」を東北大学圃場で標準栽培し、出穂直前から寒冷紗により 50% の光をカットする遮光区を設けた。出穂後 14 日の穂について、ポット実験と同様に登熟優先度調節の強さを調査した。なお、栽培年は異なるが、出穂後 14 日に加えて 15、16 日の穂についても、さらにステージ T（穎果が籾殻の先端に達した段階）を基準とした場合の登熟優先度調節の強さも調査した。

(2) 圃場での穎花数の確保の仕方が登熟優先度調節の強さに及ぼす影響

「ひとめぼれ」を東北大学圃場で栽培した。基肥として緩効性肥料を 4kg 窒素/10 a、堆肥を 3kg 窒素/10a を施用した。栽植密度は 30×30、30×15、30×10 cm（条間×株間）の 3 区（疎植、標植、密植）を設け、中苗 3 本植えとした。それぞれの栽植密度について幼穂形成期に硫酸を 1kg 窒素/10a（標肥）または 3kg 窒素/10a（多肥）追肥する区、また出穂直前より収穫まで寒冷紗により 50% の光をカットする遮光区、さらに出穂直前に 90×60 cm（条間×株間）に間引き、さらに 1 株あたり 4 穂となるように間引いた孤立穂区を設けた。

出穂後 16 日の穂をサンプルし、穂内全ての穎果の成長を透視法で調査し、ステージ H 未満の穎果の割合（%）すなわち登熟優先度調節の強さを比較した。成熟時に穂をサンプルし、登熟歩合、整粒歩合（目視による）を穂上位置（1 次枝梗、2 次枝梗着生穎果）別に調査した。

(3) 登熟期の水制限が登熟優先度調節の強さ、登熟特性に及ぼす影響

ポット実験

3-(1)- と同様に「ひとめぼれ」をファイトトロン内でポット栽培した。出穂から寒冷紗により 75% の光をカットする遮光区と無遮光区、開花後（出穂後 6 日）からポットの水を落とし土表面が乾き始めたら灌水する畑条件区と湛水区、これらを組み合わせると計 4 つの処理区を設けた。なお、湛水区では数日に 1 回 5 時間程度、ポットの水を落とし、その後湛水に戻した。出穂後 14 日の穂について、全ての穎果の成長を透視法で調査し、ステージ H 未満の穎果の割合（%）を穂上位置別に求め、登熟優先度調節の強さとした。また、成熟した穂について、穂上位置別に登熟歩合、整粒歩合（目視）、千粒重（水分 15%）を調査した。

水管理以外は同じ実験を年を変えて行った。遮光区と無遮光区それぞれに於いて、ポットの土壌のマトリクスポテンシャルが -15、-25、-35kPa に達した段階で灌水する 3 つの水制限処理と常時湛水とした区を設け、穂上位置（上位 1 次枝梗、下位 1 次枝梗、上位 2 次枝梗、下位 2 次枝梗着生穎果）別に登熟優先度調節の強さ、登熟歩合、整粒歩合、千粒重を調査した。

圃場実験

「ひとめぼれ」を 3-(2) と同じ圃場、施肥体系、栽植密度で栽培し、出穂後 6 日目に水田の水を落とし、土壌のマトリクスポテンシャルが -25kPa に達した段階で湛水とした。その後、同様な水制限処理を成熟期まで繰り返し行った。3-(2) と同じように穂上位置別に登熟優先度調節の強さ、登熟歩合、整粒歩合、千粒重を調査した。

4. 研究成果

(1) 登熟優先度調節の強さを評価する方法の確立

ポット実験

本実験では、登熟優先度調節の強さを表すスコアとして、穂全体の穎果におけるステージ H 未満の穎果の割合（%）を設定した。この値は無遮光区、遮光区ともに出穂後日数が増加するにしたがい増加したが、無遮光区と遮光区で最も差がついたのは出穂後 14 日であった。出穂後 7 日では開花後間もない穎果がほとんどであるため、遮光区、無遮光区とも非常に小さな値を示し、その差もわずかであった。出穂後 21 日では無遮光区ではほとんどの穂が 100 を示したことから、出穂後 14 日から 21 日の間に穂内のほとんどの穎果がステージ H に達したことが示された。したがって、登熟優先度調節の強さを表すスコアとして、出穂後 14 日付近のステージ H 未満の穎果の割合（%）を用いるのが良いことが示された。

圃場実験

出穂後 14 日で判断した穂全体の穎果におけるステージ H 未満の穎果の割合(%) (登熟優先度調節の強さを示すスコア)は無遮光区が遮光区よりも有意に小さかった。しかし、その値はポット実験と比較して小さかった。この理由としてポット実験は圃場よりも登熟に適した温度(昼/夜温 27/20)であること、さらに圃場では群落における相互遮蔽が生じるために無遮光でもある程度遮光された条件であることが考えられた。

以上のように、圃場では穎果の成長がポット実験よりも遅延したので、出穂後 15、16 日の登熟優先度調節の強さを求めたところ、スコアは全体的にわずかに増加したが 14 日とほぼ同じであった。さらに、ステージ H よりも前の段階であるステージ T を基準とした場合も、スコアは全体的に大きくなり、ステージ H 同様、無遮光区が遮光区よりも小さかった。しかし有意性はステージ H を基準にした方が大であった。以上より、ポット実験同様圃場実験においても登熟優先度調節の強さを表すスコアとして、出穂後 14 日付近におけるステージ H 未満の穎果の割合(%)を用いるのが良いことが示された。

(2)圃場での穎花数の確保の仕方が登熟優先度調節の強さに及ぼす影響

栽植密度が疎になるほど穂が大きく一穂穎花数が増加し 2 次枝梗穎花数の割合も増加した。幼穂形成期の多窒素追肥によりすべての栽植密度で同様な効果が得られたが、その程度は栽植密度ほど大きくなかった。

登熟優先度調節の強さは疎植ほど大きく、幼穂形成期の多窒素追肥によりすべての栽植密度で増加し、穂の大きさ(一穂穎花数)と正の相関を示した。これは穂が大きいくほど 2 次枝梗着生穎果の初期成長が遅延したため、すなわち登熟優先度調節の強さが増加したためであった。また、遮光によりすべての栽植密度で登熟優先度調節の強さが増加した。無遮光下の孤立穂の登熟優先度調節の強さは、栽植密度による差は見られず、非常に小さい値となった。つまり登熟優先度調節は弱く、ほとんどの穎果がそろって成長した。孤立穂は遮光下でも登熟優先度調節の強さは 10 以下で、無遮光よりもわずかに大きい程度であった。無遮光下の群落の登熟優先度調節の強さは 20 前後を示したことから、群落は相互遮蔽により 50%以上の光が遮られた条件となっていることが示された。

登熟歩合は 2 次枝梗着生穎果で低く、穂の大きさと登熟優先度調節の強さとは負の関係となった。したがって、穂が小さい方が登熟優先度調節は弱く、登熟には有利であることが示され、多収を得るためには、栽培により穂数型のイネにする必要があるが、倒伏などの危険性が生じてくる。そこで穂が大きくても登熟優先度調節が強くなる方法を開発することが必要となる。

(3)登熟期の水制限が登熟優先度調節の強さ、登熟特性に及ぼす影響

ポット実験

穂全体の登熟優先度調節の強さは、無遮光下では畑、湛水条件に関係なく小さい値を示し、穂内の穎果は比較的一斉に登熟したことが示された。しかし遮光下では登熟優先度調節の強さは増加し、その程度は畑条件下より湛水条件下で大きかった。つまり遮光下においてのみ畑条件による登熟優先度調節の強さの低減効果が示された。この低減効果は 1 次枝梗着生穎果では見られず、2 次枝梗、中でも下位 2 次枝梗着生穎果で強かった。

穂全体の登熟歩合は無遮光下では畑、湛水条件にかかわらず非常に高い値を示した。遮光下では両条件下で低下したが、その程度は湛水条件よりも畑条件の方が小さく、畑条件による登熟歩合の向上効果が認められた。この登熟歩合の変化は主に下位 2 次枝梗着生穎果の変化によるものであった。穂全体と穂上位置別の整粒歩合は登熟歩合における傾向とほぼ同様となり、登熟優先度調節の強さと登熟歩合または整粒歩合の間に有意な負の相関関係が認められた。

以上より、開花後の畑条件は低日射(低 source/sink 比)下で、主に下位 2 次枝梗着生穎果の初期成長を促進することにより、穂全体の登熟優先度調節の強さを低下させ、登熟、品質を向上させることが示された。

畑条件を土壌のマトリクスポテンシャルが -15、-25、-35kPa に達した段階で灌水する 3 つの水管理に置き換えて同様な実験を行った結果、-25kPa 区で全く同じ傾向の結果が得られた。登熟優先度の強さを低下させ、高登熟・品質を得るためには、-25kPa 程度まで土壌のマトリクスポテンシャルを低下させる水制限処理が有効であることが示された。なお、-15kPa は湛水区とほぼ同じ結果となり、効果は認められなかった。-35kPa ではわずかではあるが不稔が生じ、出穂 30 日以降に挫折倒伏する個体が生じた。

圃場実験

7 月の例年になく極端な低日照のため、一穂穎花数の追肥による増加や栽植密度による違いが小さかった。さらに徒長により登熟後半に倒伏した区が生じた。また、前年度までに暗渠の上に初穀を投入する排水対策等を行ったが、その効果は小さく、水制限処理に問題が生じた。処理がなされ、倒伏しなかった疎植区についてのみ調べた結果、処理による登熟優先度調節の強さの低下と登熟の向上が認められた。しかし、その程度は本研究で行った何回かのポット実験の結果より小さかった。出穂後 3 週間の極端な高日照が処理の効果を小さくしたと考えられた。

ポット、圃場の両実験結果より、ポテンシャルが -25kPa に達した段階で灌水する水制限処理(田干し)が、登熟優先度調節の強さを低下させ、登熟歩合と品質を向上させる有用な栽培法であり、とくに穂が大きい、また日射が少なく登熟が悪化しやすい場合に有効であることが示された。しかし、圃場の排水が極端に悪かったために、密植での水制限処理の効果、処理の期間など本研究期間中に検討することができなかつたので、今後の課題となってしまった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 0件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 中村 貞二	4. 巻 62
2. 論文標題 開花後の畑条件が水稻の登熟優先度調節に及ぼす影響	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本作物学会東北支部会報	6. 最初と最後の頁 19-20
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 中村 貞二
2. 発表標題 開花後の畑条件が水稻の登熟優先度調節に及ぼす影響
3. 学会等名 日本作物学会東北支部会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------