イネの粒長・粒幅に関する生長解析

中 元 朋 実・長 戸 康 郎*

(東京大学農学部附属農場)

昭和 62 年 4 月 15 日受理

要 旨：米粒の大きさや形がどのように決定されるかを明らかにするために、粒大および粒形の異なる栽培稲 6 品種と野生稲 1 系統を用い、粒の生長解析を行った。

粒は初期から急速に生長し、やがて急激に生長を停止した。粒長および粒の生育にともなう相対増加速度の変化は、ロジスティック生長とは異なったものであった。また粒長と粒幅の相対生長もロジスティック生長の場合にみられるような直線関係を示さなかった。このように粒は、穎や胚と異なった非ロジスティックな生長をすることが明らかになった。

最終粒長は、その 60 から 70% の長さに達した時期に見られる最大増加速度と密接に関係していた。一方粒幅は、最大増加速度との間に相関関係は認められず、増加期間との間に高い相関を示した。このように粒大を規定するパラメータはその生長方向により異なっていた。また栽培稲では、最終的な粒幅/粒長値が生長途中における粒幅/粒長値の最小値との間に高い相関を示した。野生稲では生育後期における粒の肥大が見られなかった。

以上の結果から、粒の生長は、穎や胚の生長とは異なって、ロジスティック型の生長を示さないこと、また最終粒長や粒幅（粒大）あるいは粒幅/粒長値（粒形）はその生長途中において予測可能であることが明らかになった。

キーワード：イネ，生長解析，粒形，粒長，粒幅。

Growth Analysis on the Grain Length and Width in Rice : Tomomi NAKAMOTO and Yasuo NAGATO
(*Experimental Farm, Faculty of Agriculture, the University of Tokyo, Midori-cho 1-1, Tanashi-shi, Tokyo 188, Japan*)

Abstract : Grain size and shape are important traits in rice. However, it is not yet been fully understood how the grain size or shape is determined during plant development. In the present study, we analyzed the growth of rice grain in detail, using five cultivated strains (*O. sativa*) and one wild strain (*O. rufipogon* = *perennis*).

The growth of rice grain was characterized by the initiation of rapid growth immediately after flowering and the abrupt cessation of the growth at maturing stage, suggesting a non-logistic growth. Also, relative growth rates in length and width and the allometric growth between length and width showed a non-logistic nature of growth.

The final grain length correlated well with the maximal growth rate in length. But the final grain width was closely related to the growth period, not to the maximal growth rate. This shows that the grain size is controlled by different parameters, depending on the direction of the growth.

In the cultivated strains, the minimal ratio of grain width to length, which was attained on the second to fourth day after flowering, correlated with the final ratio. Therefore, a final grain shape can be estimated by the minimal ratio.

These results show that rice grain has a non-logistic and unique mode of growth not observed in the growth of glume or embryo.

Key words : grain length, grain shape, grain width, growth analysis, rice.

米粒の大きさおよび形は農業上重要な形質であり発生学的^{2,12)}、生理学的^{7,11)}あるいは遺伝学的^{9,10)}な研究が行われている。また、胚乳の発育に関しても詳細な観察がなされている¹⁾。しかしながら、米粒の大きさや形の決定機構に関しては、生理学的にも遺伝学的にも不明な点が多い。日本型、インド型いずれの品種においても、粒長、粒幅、粒厚の決定時期にずれが見られるが⁴⁾、それぞれの決定が発育過程のどのような要因によりなされているかについて

は明らかでない。また、実際の品種においては穎と粒の大きさおよび形がなぜ一致しているのか、穎の大きさと粒大の一方のみを変更する遺伝子が存在するのかなどは明らかでない。

本研究は、発生学的観点から粒大・粒形の決定過程について検討を試みたものである。粒大および粒形の決定機構を明らかにする上で有効な方法は、粒の生長過程の詳細な解析であると考えられる。それは、植物が「積み重ね体制」³⁾ になっているため、大きさや形の変化が生長を媒介にして行われること

* 現在 東北大学農学部。

や、生長には何らかの規則性を認めうると考えられることによる。

また、粒の生長においては、穎が物理的制限要因になっている可能性が考えられる。すでに著者らは、穎の生長過程の解析を行い⁹⁾、穎はロジスティック生長をすること、穎長の品種間差は最大増加速度の差と対応していること、および穎の形は生長に関わる様々なパラメータにより影響されることを明らかにした。粒の生長過程と穎の生長過程を比較検討することにより、粒と穎の生長様式の差異や粒の生長に対する穎の影響が明らかになる面があると考えられる。

材 料 と 方 法

粒大の異なる栽培稲5品種（Arborio, 房吉一大粒, むさしこがね, 日本晴一中粒, 大黒1号一小粒）および野生稲（*Oryza rufipogon*）の1系統（W 630）を用いた。これらを4月23日に播種し、6月4日に1/5000 a ポットに移植した。施肥量は化成肥料（12-18-16）をポット当たり3.3 g とした。すべての品種・系統について、同一日に開花した穎花に印をつけ、開花当日は11時（開花時）、17時、22時の3回、開花の翌日から7日目まで5時、11時、17時、23時に6時間おきに1日4回、開花後8日目、9日目、10日目、15日目および20日目は1日1回11時にサンプリングを行った。なお、野生稲の開花当日から開花後7日目のサンプリングは1日2回11時および23時であった。各品種とも、1回のサンプリングは3個体以上からランダム

に10粒ずつを採取した。

開花日は、Arborio 8月22日、房吉8月18日、むさしこがね8月24日、日本晴8月27日、大黒1号8月14日、*O. rufipogon* 8月7日であり、品種により開花日に約3週間のずれがみられた。生育期間中の気温により粒の生長は影響を受けると考えられるため、各品種・系統の生育期間中（開花当日から開花10日目まで）の日最高気温および日最低気温を測定した。各品種・系統の生育期間中の日最高気温および日最低気温の平均値には2.0°C（日最高気温）および1.2°C（日最低気温）の違いがみられたにすぎず、また極端に低温になることもなかったので、本実験においては粒の生長に対する気温の影響はほとんどなかったと思われる。

採取した粒の長さおよび幅を実体顕微鏡下で測定した。粒長は子房基部より花柱先端までの長さとし、粒幅は粒長と直角方向の最大幅とした。各品種・系統とも10粒の平均値をもって各時刻の測定値としたのであるが、粒長および粒幅の増加曲線にはサンプリングによる誤差とみられる変動がみられた。そこで、サンプリングによる誤差を小さくするために、以下の方法により移動平均を求め、各時刻での測定値を修正した。

$$S^i = (S^{i-2} + 2S^{i-1} + 3S^i + 2S^{i+1} + S^{i+2}) / 9$$

ここで、 S^i = i 回目のサンプル時における修正された粒長（幅）、 S^i = i 回目のサンプル時における粒長（幅）である。この修正された粒長および粒幅（以下では単に粒長、粒幅と呼ぶ）を用いて種々の解析を行った。

Fig. 1. Growth of rice grain in length (solid line) and in width (broken line).

Fig. 2. Relative growth rate in length (solid line) and in width (dotted line).

Fig. 3. Allometry between grain length and width.

結 果

1. 粒の生長様式

すべての品種において、粒長はロジスティック型の増加を示さず、開花・受精直後から急速に増加したのち、開花後4~5日目において急激に増加を停止した。また、粒幅の増加過程もロジスティック曲線に比べて直線に近いものであり、ロジスティック曲線はあてはまらなかった(第1図)。このように、粒はロジスティック型とは異なった特異的な生長を

示することが明らかになった。このような特異的な生長は、粒の本来のロジスティックな生長が穎により物理的に制限され急激に停止するために生じるのか、あるいは生長の初期から非ロジスティックなものであるのかを明らかにするために、粒長と粒幅の相対増加速度の経時変化および粒長と粒幅の相対生長を調べた。

粒長および粒幅の相対増加速度の経時変化を第2図に示した。粒長に関しては、Arborioを除く品種で、開花直後から増加を停止するまで相対増加速度

Table 1. Growth of rice grain in length.

	Final grain length (mm)	Growth period* (days)	Maximum growth rate (mm/day)	Days after flowering when grain shows maximum growth rate
Arborio	8.6	6.3	1.91	3.5
Fusayoshi	7.9	5.9	1.82	3.5
Nipponbare	6.1	4.3	1.44	2.8
Musashikogane	6.1	5.1	1.32	2.8
Daikoku No.1	3.3	4.6	0.82	1.3
<i>O. rufipogon</i>	6.7	5.0	1.67	3.0

* Growth period is defined by days between flowering and when grain length is 95% of the final grain length.

Table 2. Growth of rice grain in width.

	Final grain width (mm)	Growth period* (days)	Maximum growth rate (mm/day)	Days after flowering when grain shows maximum growth rate
Arborio	3.9	9.9	0.80	5.8
Fusayoshi	3.7	9.6	0.64	6.3
Nipponbare	3.4	8.2	0.63	4.5
Musashikogane	3.3	7.4	0.69	5.5
Daikoku No.1	3.4	8.2	0.92	4.8
<i>O. rufipogon</i>	2.5	6.6	0.59	3.5

* Growth period is defined by days between flowering and when grain width is 95% of the final grain width.

Fig. 4. Ratio of grain width to length.

—•—•—: Arborio, - - - - -: Fusayoshi,
 — — — —: Nipponbare, ······: Musashikogane,
 — — — —: Daikoku No.1, ······: *O. rufipogon*.

は急速に減少した。Arborio では開花後2日目まで相対増加速度が増加し、それ以降減少した。いずれ

Table 3. Shape of rice grain.

	Minimum value of grain width/length	Final value of grain width/length
Arborio	0.22	0.48
Fusayoshi	0.21	0.47
Nipponbare	0.26	0.56
Musashikogane	0.27	0.57
Daikoku No.1	0.38	1.03
<i>O. rufipogon</i>	0.26	0.38

もロジスティック生長の場合とは異なった生長パターンであった。粒幅に関しては全品種に共通に、開花後2~4日目にあけて相対増加速度は増加し、その後減少するというパターンがみられ、生長初期からロジスティック生長とは異なる変化がみられた。以上の結果、粒はその生育初期から非ロジスティックな生長することが明らかになった。

つぎに、粒長と粒幅の相対生長について調べた(第3図)。粒長と粒幅とがともにロジスティックな生長をする場合には、その相対生長は近似的に直線部分からなる関係を示すはずであるが、図からも明かなように、すべての品種において、生長の初期から直線関係は認められず曲線的な関係がえられた。

なお、この粒長と粒幅の相対生長に対し、指数関数、多項式などのあてはめを試みたが、いずれもよく適合しなかった。

以上のように、粒は生長の初期から、ロジスティック型とは異なった特異的な生長様式を示すことが明らかになった。

2. 粒大と生長に関するパラメータとの関係

粒大がその生長に関するパラメータとどのように関係しているかを明らかにするために、粒長、粒幅の最大増加速度および増加期間（開花後、最終の粒長、粒幅の95%に達するまでの期間）を調べた（第1, 2表）。粒長に関しては、最大増加速度と最終粒長との間には有意な相関関係（ $r=0.98$ ）がみられた（第1表）。最終粒長と増加期間とは必ずしも対応していなかったが、長粒である Arborio, 房吉は最大増加速度が大きいだけでなく、増加期間も長かった。したがって、粒長は、最大増加速度によって代表される増加速度の大きさにより規定されている面が強いが、さらに増加期間により影響される場合もあるということが出来る。一方、粒幅に関しては、最終粒幅は、増加期間との間に高い相関関係（ $r=0.93$ ）をみたが（第2表）、最大増加速度との間には対応がみられなかった。ただし、野生稻の粒は非常に細く、この場合は増加期間が短いだけでなく、最大増加速度も小さかった。

このように、粒長と粒幅は異なった生長のパラメータにより規定されていることが明らかになった。また、粒長に関しては、最大増加速度を示す時期はいずれの品種においても最終粒長の60~70%に達したときであり、すでにこの時期においては最終粒長をある程度予測しようとみられた。

3. 生長に伴う粒形の変化

前項において、最終粒長は生長の途上である程度予測可能であることを示したが、最終粒幅は増加期間に依存するため予測することが困難である。そこで、生長に伴い（粒幅/粒長値）がどのように変化するかを調べた（第4図）。

すべての品種において、最初粒長の増加が粒幅の増加を上回り、粒幅/粒長値は低下していくが、開花後2~4日目頃最小になり、その後上昇した。野生稻のみは生育後期における粒幅/粒長値の上昇程度が小さく、初期値とほぼ同じ値になって生長を停止した。一方、栽培品種においては、粒幅/粒長値は初期値にまで回復した後も上昇を続けた。この点で野生稻と栽培稻とは異なっていた。栽培品種にお

いては、最終の粒幅/粒長値は生育の途上における粒幅/粒長値の最小値と高い相関を示した（ $r=0.97$ ）（第3表）。したがって、栽培品種においては、開花後2~4日目にみられる粒幅/粒長値の最小値から最終的な粒形を予測しようとみられた。

また、第4図において、粒幅/粒長値が初期値と同じ値に回復するまでの曲線は、品種によらず、最小値を中心としてほぼ左右対称になっていた。このことは、粒の粒長方向および粒幅方向へのそれぞれの生長が独立に進行するのではなく、一定の規則性にしたがって進行することを示唆するものである。

考 察

穎や胚の生長がロジスティック曲線にしたがう^{5,6)}のに対し、粒はその生育の初期から穎や胚と異なる特異的な生長をすることが明らかになった（第1, 2, 3図）。植物における多くの生長現象がロジスティックのようなシグモイド曲線を示すなかで、米粒が特異な生長を行うことは興味深い。米粒では、生育初期からの生長が急激に停止する点が特徴的である。また生育中の粒長方向への生長と粒幅方向への生長との関係も特異なものとなっている。この特異性は、胚乳自体の発育の特性を反映したものであるのか、粒が子房、胚乳、胚という異なった組織等から構成されていることによるものであるのか、あるいは全く別の要因によるものであるのかは明らかでない。

さらに、最終粒長の品種間差が開花後2~4日目に見られる粒長の最大増加速度と対応していること（第1表）、また粒形（粒幅/粒長値）の品種間差が生育中における粒幅/粒長値の最小値と対応していた（第3表）ことは、粒大や粒形が粒の生育途中において予測可能であり、穎により制限されているのではなく、粒自身の特性として決っている側面が強いことを意味していると考えられる。このように、一般の栽培品種においては、穎と粒の大きさを支配する遺伝的要因が異なっているとしても、通常の生育条件下では穎と粒の大きさが調和することにより両者の大きさが一致していると考えられる。粒大や粒形はそれぞれの品種に特有な遺伝的に安定な形質であり、くびれ米を多発する品種は穎と粒が遺伝的にアンバランスな状態にあると考えられる⁷⁾。

本研究において、栽培品種とともに野生稻を1系統供試した。野生稻の生育期間が非常に短いことを除けば、粒の生長曲線や相対増加速度の変化のパタ

ーンに野生稻と栽培稻を区別する特徴を見いだすことはできなかった(第1, 2, 3図). 唯一, 生育の後期における粒幅/粒長値の変化のパターンだけが異なっていた(第4図). 供試試料のなかでは野生稻は極端に細長いため, 生育後期における粒形の変化の差異が栽培稻と野生稻の差であるか否かは, 本実験結果だけからでは判断できない. 栽培品種の中には野生稻と同程度に細長い品種もあるので, そのような品種を加えて調査する必要がある.

本実験においては, 品種に対する気温の影響はほとんどなかったと考えられるが, 一般には低温になるほど粒の生長は遅延する. しかしながら粒大や粒形は, 気温の影響を受けることが少なく比較的安定した形質であると考えられる. したがって, 粒が低温による生長の遅延を受けたような場合にも, 最終的には品種特有の粒大や粒形が実現されるようにさまざまな調節機構が働いていると思われる. このような環境条件の変動に対して, 品種特有の形質を発現するように働く調節機構を解明することもまた, 粒大や粒形の決定機構を明らかにする上で重要と考える.

引用文献

1. 星川清親 1967. 米の胚乳発達に関する組織形態学的研究. 第1報 胚乳細胞組織の形成過程について.
2. Matsuda, K. 1929. On the development of rice kernels. *Nōgakkaihō* 314: 1—35.
3. 前川文夫 1969. 植物の進化を探る. 岩波書店, 東京.
4. Nagato, K. and F.M. Chaudhry 1969. A comparative study of ripening process and kernel development in Japonica and Indica rice. *Proc. Crop. Sci. Soc. Japan* 38: 425—433.
5. Nagato, Y. 1978. Analyses on the growth of embryo in some Gramineae. *Japan. J. Breed.* 28: 97—105.
6. 中元朋実・稲永 忍・長戸康郎 1987. イネの穎の生長パターンの解析. *日作紀* 56: 149—155.
7. 徐 錫・太田保夫 1982. 水稻の登熟に及ぼす粃殻の役割. 第1報 登熟過程における粃殻の無機成分の動態. *日作紀* 51: 97—104.
8. 武田和義 1982. 小粒性主働遺伝子によるくびれ米の発生. VI. イネにおける穎と子房の相互関係. *育雑* 32: 353—364.
9. ———・斎藤健一 1980. イネの粒大を支配する主働遺伝子. *育雑*. 30: 280—282.
10. ———・高橋萬右衛門 1972. イネの穎と子房の大きさの相対的關係. III. 分離集団で観察された遺伝的關係 (稲の交雑に関する研究第LI報). *育雑* 22: 67—74.
11. 武田友四郎・丸田 宏 1965. 作物の瓦斯代謝に関する研究. IV. 水稻の登熟期における種々の同化器官の稔実への貢献のしかた. *日作紀* 24: 181—184.
12. 内田重義 1922. 米粒の發育について. *札幌農林学報* 59: 1—23.