

総説

バイオマスエネルギー生産に向けたイネ草丈の制御

廣津直樹・柏木孝幸・円由香・石丸健

(農業生物資源研究所)

要旨：米生産の副産物である稲わらは、生産コストが低く食糧生産との競合がないことから、我が国におけるバイオエタノール資源として適している。イネにおいては草丈を高めることが、稲わら（バイオマス）量の増加に向けた主要なターゲットとなる。本総説では、近年の遺伝生理学の進展により得られてきた新たな知見をもとに、稲わらのバイオマス増産に向けた草丈研究の方向性をジベレリン、ショ糖リン酸合成酵素（SPS）および窒素による制御の観点から示す。加えて草丈に関する量的形質遺伝子座（QTL）解析と準同質遺伝子系統（NIL）の集積によるバイオマス増産に向けた改良について論じる。

キーワード：イネ、乾物生産、草丈、伸長、バイオマス。

はじめに

バイオマス由来のエタノール（バイオエタノール）は燃焼時に放出される CO_2 が大気中の CO_2 総量に影響を与えないカーボンニュートラルな燃料であり、地球温暖化対策の切り札として注目されている。2007年2月のバイオマス・ニッポン総合戦略推進会議による工程表によると、現在約30キロリットル/年にすぎないバイオエタノールの生産量を、2030年までに600万キロリットル/年に増産する目標が示されている（バイオマス・ニッポン総合戦略推進会議 2007）。バイオエタノールの生産には、サトウキビ、ソルガム等の資源作物に加え、イネを利用することが計画されている。イネを利用したバイオエタノール生産では、収穫物である米を原料とする方法と副産物であるイネ茎葉部（稲わら）等を原料とする方法の2通りが想定される。生産コストを低く抑え、かつ食糧生産との競合を避けることがバイオエタノール生産の大前提であることから考えると、現在未利用の稲わら等を利用しバイオエタノールの生産を行うことが望ましい。バイオマス・ニッポン総合戦略推進会議（2007）においても、稲わらが今後5年間で利用に向けて実用化すべきバイオマス資源であるとされている。イネでは、草丈の高さが稲わらのバイオマス量を支配する最大の要因である。現在まで、イネの草丈は古くから研究対象とされ数多くの知見が集積している。加えて近年のゲノム研究および分子遺伝学の進展に伴い新たな知見が得られてきている。本総説では、バイオマス資源としての稲わら利用を前提に、草丈の制御要因とバイオマスの生産性向上に向けたイネ草丈の人為的制御の方向性について、近年の研究成果を中心に論じる。

1. バイオマス資源としてのイネ

(1) イネにおけるバイオマス利用の方向性

資源作物としてエタノール生産専用のイネを栽培することは、生産コストの増加と食糧生産との競合を引き起こす可能性がある。一方で、イネ栽培の副産物である稲わらは、現在約8割が農業廃棄物としてすき込み・焼却されており、生産コストが低く食糧生産と競合しない。そのため近年作出されてきている畜産用飼料イネと根本的に戦略が異なる。バイオマス資源として稲わらの利用を前提とした場合、米の安定供給および現在の生産体系の維持が必要であり、現在の米の品質・生産量を維持したままでバイオマス（稲わら）生産量を増加させることが望まれる。

(2) バイオエタノール生産増に向けた品種改良の方向性

2006年度の我が国における水稻の品種別収穫量によると、1位はコシヒカリで全収穫量の37.4%を占め2位の「ひとめぼれ」の9.8%に4倍近い差をつけている（農林水産省大臣官房統計部 2006）。私達が行ったインターネット調査の結果、お米を購入する際にコシヒカリを選ぶ人の割合が全体の48%であり〔通常米（精米）を購入する300人による意見集約結果〕、コシヒカリの圧倒的な人気を示している。また、近年作出される新品種のほとんどがコシヒカリを育種母本としており（岩田 1995）、品種別収穫量上位の品種は全てコシヒカリ系列である。これらの状況から判断して、高バイオマスイネの育種においてもコシヒカリを遺伝的バックグラウンドとしてバイオマスの改良を行うことが望ましい。

イネでは草丈がバイオマス量を決定する。草丈が高くなることは、栽培における最も重要な障害である倒伏の危険性を高めるため（Kono 1995）、草丈を下げる方向に育種が進められてきた。そのためバイオマス量の増加に向けて育種方針を180度転換する必要がある。

2. バイオマスエネルギー生産の観点からみた草丈

複数の植物種において、草丈とバイオマス量の間に高い正の相関が有ることが報告されている (Niklas and Enquist 2001). イネにおいても、草丈とバイオマスの指標である乾物生産能力の関係は古くから研究されてきた. 武田ら (1983) は長稈の旧品種 (平均稈長は 107.6 cm) と短稈の近代品種 (平均稈長は 76.5 cm) の乾物生産量を比較し、長稈品種ほど出穂前の乾物生産量が大きい傾向があることを見いだした. さらに、この乾物生産量の差が、草丈の違いによる葉面積密度の差に起因することを明らかにした. 黒田ら (1989) は、長稈品種は葉面積密度が低く、個体群内への CO₂ 拡散効率が改善することにより、乾物生産量が大きいことを実証した. これらの結果から草丈の増加は、茎葉の量の増加に加え、群落光合成ひいては乾物生産能力を高めると考えられる.

3. 草丈を決定する要因

(1) ジベレリンによる制御

植物ホルモンのジベレリン (GA) が細胞伸長や細胞の分裂活性に関与することは古くから知られてきた (清水 1965, 高橋ら 1972). 近年の分子遺伝学の進展に伴い、半矮性および矮性をもたらす遺伝子として GA およびブラシノステロイド (BR) の合成系やシグナル伝達に関与する遺伝子が特定されてきた. 緑の革命をもたらした半矮性遺伝子 *sd1* が GA の生合成に関与する酵素の 1 つである GA20 酸化酵素 (*GA20ox-2*) をコードすることが明らかにされた (Monna ら 2002, Sasaki ら 2002, Spielmeier ら 2002). *GA20ox-2* 遺伝子が壊れることで GA の生合成が抑制され、その結果茎葉および節間の伸長が小さく草丈が低く抑えられる. また、GA の受容やシグナル伝達に関わる遺伝子として *GID1* (Ueguchi-Tanaka ら 2005) および *GID2* (Gomi ら 2004) が、BR の合成に関わる遺伝子として *D2* (Hong ら 2003) や *D11* (Tanabe ら 2005) が特定された. このような矮性および半矮性に関与する遺伝子を用いた短稈化に関しては、芦刈・松岡 (2003) により総説としてまとめられている.

矮性および半矮性に比べ、草丈の増加に関する報告は著しく少ない. Oikawa ら (2004) は、草丈が約 2 倍に伸長する変異体 B142 の分子遺伝学的解析から、原因遺伝子が GA 生合成に関与する *OsGA20ox1* であり、この変異体では内在性 GA 量が増加していた. また、最上位節間が異常に伸長することにより草丈が伸長する *eui* 変異体は、GA の過剰蓄積が原因であった (Zhu ら 2006). このように GA 量が増加する変異体は草丈、特に節間が著しく徒長する. しかしながら、このような徒長による草丈増加が乾物重および乾物生産の増加をもたらすのか明らかではなく、今後の解析が待たれる.

(2) ショ糖リン酸合成酵素 (SPS) による制御

ショ糖リン酸合成酵素 (sucrose-phosphate synthase,

SPS, EC 2.4.1.14) は、植物の葉におけるショ糖合成系を律速するキーエンザイムである (小野・石丸 2006). イネにおいて SPS 活性と生育初期における葉身の伸長速度間に正の相関関係にあることが報告されている (Seneweera ら 1995). 私達の研究グループは、日本晴とカサラス間で見いだされた第 1 染色体上に存在する草丈を増加させる量的形質遺伝子座 (quantitative trait locus; QTL) が SPS 遺伝子 (*OsSPS1*) と一致することを明らかにした (Ishimaru ら 2004). これはホルモン関連以外で草丈に関与する遺伝子として初めて単離されたものである. *OsSPS1* を含む領域を含む染色体領域をカサラス型に置き換えた日本晴準同質遺伝子系統は、同一施肥条件下において、栄養成長期を通して常に高い草丈を示し、個体の乾物生産量も高い値を示した (石丸ら 未発表データ). SPS による草丈増加は乾物生産の増加を伴うことから、SPS はバイオマスの増加に向けた主要なターゲットであると考えられる.

(3) 窒素による制御

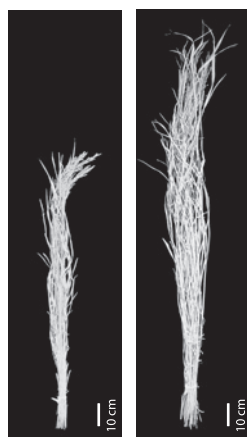
窒素肥料の投与により草丈が大きくなることは古くから知られており、施肥体系による生育の制御法が確立されてきた (Matsushima 1995). 窒素は無機栄養素の中で最も要求量が高く不足しやすい元素であり、その濃度は個葉の光合成速度 (Makino ら 1994) および葉面積 (Akita 1995) を通して群落レベルの光合成能力を決定する. しかしながら、過剰な施肥は倒伏や受光体勢の悪化などをもたらすため、必ずしも乾物生産の増加に結びつかない (Tanaka ら 1966). また、バイオマス増産のために窒素肥料を高投入することは、コストや米の食味への影響の観点から避けるべきである. 今後、窒素の吸収性、利用効率並びに分配を制御する要因を明らかにすることが、バイオマス増産に向けた重要な研究テーマになると考えられる.

窒素の同化・転流過程のキーエンザイムとして、グルタミン合成酵素 (GS) とグルタミン酸合成酵素 (GOGAT) が知られている (山谷 2003). GS と GOGAT は協調して働き、GS はアンモニウムイオンからグルタミンを生成する反応を、GOGAT はグルタミンからグルタミン酸を生成する反応を、それぞれ触媒する. 細胞質型 GS の欠損変異体イネでは、生育に顕著な低下が見られた (Tabuchi ら 2005). しかしながら、GS および GOGAT 遺伝子の制御により生育を増加させた例は報告されていない.

4. 草丈を制御する QTL の特定

(1) 収穫期の草丈を制御する QTL

草丈や収量関連形質のような農業上重要な形質のほとんどは複数の遺伝子の制御により決定される量的形質である. DNA マーカーを利用することで、QTL と呼ばれる量的形質に関連する遺伝子座を特定することが可能となった (Tanksley 1993, Ishimaru ら 2001). 草丈を制御する QTL に関して、既に多くの報告がなされている (Xiao ら 1998, Zhuang ら 1997, Ishimaru ら 2001, Li ら 2003, Zhang ら 2004).



コシヒカリ カサラス

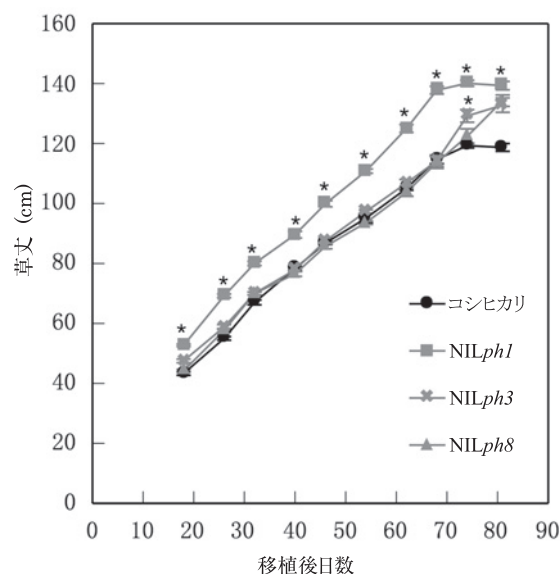
第1図 コシヒカリ（左）とカサラス（右）における収穫期のバイオマスの違い。スケールバーは10 cmを表す。

GRAMENE (<http://www.gramene.org/>) の QTL データベースには、2007 年 3 月の段階で草丈に関する QTL が 959 個登録されている。これら QTL 解析には複数の遺伝集団が用いられており、日本晴×カサラスや Azucena×IR64 などの japonica×indica のみならず indica×indica や indica×*Oryza rufipogon* といった様々な交雑系統が用いられている。959 個の中には QTL 領域の重複も見られるが、材料、測定方法、測定時期および用いた DNA マーカーの違いがあることから、領域の重複がただちに同一の遺伝的要因によるとは結論できない。

(2) イネの生長と QTL 解析

イネは下位葉から順に葉身および葉鞘を伸長させ、全体として出穂期の終わりまで連続した生長を続ける（星川 1989）。草丈は、伸長時期の異なる複数の器官の伸長の総和により決定されるため、生育時期毎に異なる因子が関与すると考えられる。しかしながら、ほとんどの研究では最終的な草丈をターゲットとして QTL 解析が進められてきた。私達の研究グループは、生育中期（移植後 50 日目）と収穫期（移植後 80 日目）の草丈に関する QTL の解析を行った（Ishimaru ら 2001）。その結果、生育中期と収穫期において異なる QTL が見いだされた。これらの結果は、生育時期毎に異なった QTL が関与していることを示している。草丈の遺伝的な制御要因を明らかにするには、どの QTL がどの時期にどの部位を伸長させる作用を持つのか詳細に明らかにする必要がある。しかし、草丈に関する QTL を生育時期別や部位別に分解し解析した例はなかった。

戻し交雑自殖系統群（backcross inbred lines; BILs）は QTL 解析に広く用いられている。BILs を用いた解析では近傍の DNA マーカーとの連鎖を利用して各 QTL の染色体上の位置と遺伝効果を統計的に推定できる（鵜飼 1999）。そのため見いだされた QTL の作用を明らかにするために、QTL の染色体領域のみがドナーの染色体に置換された準同質遺伝子系統（near-isogenic line; NIL）を作出し解析する必要がある。BILs を用いた QTL 解析の欠点を補うため、



第2図 コシヒカリ、NIL $ph1$ 、NIL $ph3$ および NIL $ph8$ における移植後の草丈の推移。*はコシヒカリに対して1%水準で有意差があることを示す。

新しい植物材料として染色体断片置換系統群（CSSLs）が作出されてきている。Ebitani ら（2005）はコシヒカリとカサラス間の CSSLs を作出した（種子は農業生物資源研究所イネゲノムリソースセンターから配布されている、<http://www.rgrc.dna.affrc.go.jp/jp/ineKKCSSL39.html>）。CSSLs の各系統は、コシヒカリの遺伝背景において原則として1ヶ所の染色体領域がカサラス由来の染色体に置換されており、各系統の置換染色体断片はそれぞれが重なり合い全染色体をカバーしている（Ebitani ら 2005）。CSSLs を用いることで、各系統をそのまま NIL と同様に利用することができ、確実に QTL を含む領域を特定することが可能となる。さらにそのまま育種の材料として使用することが可能である。

(3) 草丈を制御する QTL の時間的および部位別分解

コシヒカリとカサラスの収穫期における草丈はそれぞれ約 120 cm と約 180 cm である（第1図）。私達は、コシヒカリとカサラス間の CSSLs を用いて解析を行い、時期ごとに草丈の生長速度を制御している QTL を解析した（廣津ら 2007）。その結果から、QTL の作用する時期および部位が異なることを明らかにした。最終的な草丈を増加させる3つの QTL ($ph1$ 、 $ph3$ および $ph8$) はその領域がカサラス型になることで草丈を増加させる。これらの生育時期別の作用パターンはそれぞれ異なり、 $ph1$ は初期生育から草丈の生長を促進し、最終的に草丈を約 20% 増加させる。 $ph3$ および $ph8$ は、生育初期・中期は作用せず生育後半（播種後 68 日以降）に草丈を大きく伸長させる（第2図）。作用する部位にも違いが見られ、 $ph1$ が葉身・葉鞘をまんべんなく伸ばすのに比べ、 $ph3$ および $ph8$ は上部の葉身・葉鞘の伸長を増加させる。このように時期別および部位別作用する QTL を特定することにより、草丈決定の遺伝的制

御機構の全貌を明らかにすることができる。さらに、見いだした QTL を用いて草丈を時間別および部位別に制御することが可能になると考えられる。

5. 草丈と倒伏

(1) 近年の草型改良育種の方向性

倒伏はイネ栽培において最も重大な障害であり、コシヒカリのような穂重型品種では登熟期の穂重の増加に伴い湾曲型倒伏（以下倒伏と記す）が発生しやすい（Kono 1995）。草丈を下げる（短稈化）が、耐倒伏性の主要な育種ターゲットとされてきた。1960 年代の矮性、半矮性遺伝子の発見とその導入は、化学肥料の高投入による栽培法の確立と合わせて飛躍的な収量増をもたらした（Khush 1999）。この「緑の革命」の成功以来、今なお多くの多収品種が半矮性遺伝子を有している。しかしながら、上述のように短稈化は茎葉の量に加え個体群光合成ひいては乾物生産能力を低下させる。バイオマス増に向けて草丈を高めるためには、短稈化に換わるターゲットを用いて耐倒伏性を高める必要がある。

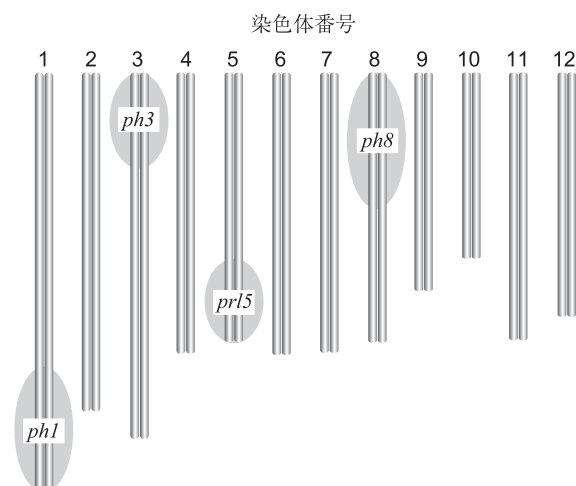
(2) 耐倒伏性の改良

「強稈化」と「植物体下部の支持力増」が短稈化に換わる新たな耐倒伏性のターゲットであることが明らかにされている [イネの倒伏に関しては、私達の総説（柏木ら 2007）をご覧ください]。実際に、稈の物理的性質を高めることにより、長稈であっても極めて耐倒伏性の高い飼料イネ「リーフスター」が育成されている（大川 2006, 大川ら 2006）。私達は、日本晴とカサラス間の BILs を用いて QTL 解析を行い、日本晴に対して下位部の支持力を高める QTL (*prl5*) を特定した（Kashiwagi and Ishimaru 2004）。この QTL を含む染色体領域をカサラスに置き換えた NIL は、顕著な耐倒伏性を示すことを確認している（Kashiwagi and Ishimaru 2004, Kashiwagi ら 2006）。また、*prl5* がコシヒカリでも機能することを確認している（柏木ら 未発表データ）。バイオマス増に向け草丈を高めることは、重心の位置を高くするだけでなく、風の当たる面積を増加させ倒伏の危険性を高める。そのためイネのバイオマス生産性の改良においては、「稈の物理的性質」もしくは「下位部の支持力」をターゲットした耐倒伏性の改良を並行して行う必要がある。

6. バイオマス増に向けたイネ改良の方向性

(1) QTL の集積

ゲノム研究の成果を活用して極矮小化した染色体領域もしくは 1 遺伝子のみを含む領域を遺伝学的手法により導入し、目的の特性のみ改良する「ゲノム育種法」が美濃部らより提示された（美濃部ら 2003）。実際に、目的とする形質以外はコシヒカリと同じ遺伝的バックグラウンドをもつ同質遺伝子系統の作出が進められ、半矮性遺伝子を導入した短稈コシヒカリ「コシヒカリつくば SD1 号」やいもち



第3図 イネ染色体上に模式的に表したバイオマス生産に利用できる QTL。

病抵抗性遺伝子を導入した新潟県の「コシヒカリ新潟 BL 系統」等が作出され、既に流通している。また、同質遺伝子系統同士を交配することにより、QTL を集積させ複数の特性を改良することができる。この手法は、「ピラミディング」と呼ばれ、新しい育種法として注目されている（Servin ら 2004）。

バイオマス生産を増加させるためには、草丈と耐倒伏性に関与する QTL をピラミディングしていくことによりコシヒカリを改良する方向性が考えられる。例えば、私達が見いだした初期生育増加 (*ph1*)、生育後期の葉身・葉鞘の伸長 (*ph3* および *ph8*) 並びに下位部の支持力強化 (*prl5*) の各 QTL の染色体領域を矮小化した後、集積していくことで、「食味はコシヒカリのままで、生育全般において茎葉の生長並びにバイオマス生産量が高くかつ倒伏しにくい」という理想的なバイオマスイネの作出が可能であると推測される（第3図）。

(2) 新たな遺伝資源の探索

カサラスはインドのアッサム地方原産の野生種である。このカサラスから、草丈を増加させる QTL (Ishimaru ら 2001)、下部の支持力を増加させる QTL (Kashiwagi and Ishimaru 2004)、千粒重や登熟歩合を増加させる QTL (Ishimaru 2003, Ishimaru ら 2005) および複数の出穂期に関する QTL (Yamamoto ら 2000) 等の農業上重要な多くの QTLs が見いだされている。しかしながら、カサラスの稈長は約 120 cm であり、バイオマス増産の観点からカサラスのみを遺伝資源とすることには限界がある。

農業生物資源ジーンバンク (<http://www.gene.affrc.go.jp/>) では、約 3 万点の世界各地のイネを保存している。その中には、例えば稈長の変異の幅が 15 cm～394 cm の品種が含まれている。遺伝資源の中から優れた遺伝子を見つけ出しコシヒカリの改良に用いることで、バイオマスを飛躍的に改良することができると考えられる。近年、約 3 万点のイネから対立遺伝子の多様性を 90% カバーする 69 品種が選

定され、世界イネコアコレクションとして公開・配布された (Kojima ら 2005, http://www.gene.affrc.go.jp/plant/core_collections-wrc01.html). この世界イネコアコレクションの中には、草丈が 200 cm 近くに達するものなど様々な表現型のイネが含まれている。カサラス以外にも農業生物資源研究所のイネゲノムリソースセンターにおいて、ノナボクラやハバタキ等のインディカ品種とコシヒカリ間の遺伝解析材料を配布している (<http://www.rgrc.dna.affrc.go.jp/jp/stock.html>). さらにコアコレクションに選定された品種とコシヒカリとの染色体部分置換系統群も作成中である。これらの新たな遺伝資源から、草丈に関与する QTL、遺伝子の特定並びに制御機構の解明を進めていくことが、コシヒカリのみならずイネ全体のバイオマス増産に向けた重要な研究テーマになると考えられる。

おわりに

本総説では、近年の分子遺伝学、遺伝生理学の研究で得られた知見を中心にイネの草丈を制御する要因並びにその人為的な改変に向けた方向性を論じた。上記の通り草丈に関しては既に多くの知見が得られている。しかしながら、実際にバイオマスを高めていくためには、さらなる研究が必要な点も数多くある。加えて草丈を高めることはイネ栽培の最大の障害である倒伏の危険性を高めるため、耐倒伏性もバイオマス増産に向けた重要な研究課題となると考えられる。今後、作物学、遺伝育種学、植物生理学において「草丈」が古くて新しい研究ターゲットとなると考えられる。

引用文献

- Akita, S. 1995. Dry matter production of rice plant. In Matsuo T., K. Kumazawa, R. Ishii., K. Ishihara and H. Hirata eds., Science of the rice plant. Vol 2. Physiology. Food and Agriculture Policy Research Center. Tokyo. 648 – 690.
- 芦刈基行・松岡信 2003. 短稈を科学する. 農業技術 58 : 12 – 16.
- バイオマス・ニッポン総合戦略推進会議 2007. 国産バイオ燃料の大幅な生産拡大. http://www.maff.go.jp/www/press/2007/20070227press_1b.pdf. Last updated 27 February 2007.
- Ebitani, T., Y. Takeuchi, Y. Nonoue, T. Yamamoto, K. Takeuchi and M. Yano 2005. Construction and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of *indica* rice cultivar 'Kasalath' in a genetic background of *japonica* elite cultivar 'Koshihikari'. Breed. Sci. 55 : 65 – 73.
- Gomi, K., A. Sasaki, H. Itoh, M. Ueguchi-Tanaka, M. Ashikari, H. Kitano and M. Matsuoka 2004. GID2, an F-box subunit of the SCF E3 complex, specifically interact with phosphorylated SLR1 protein and regulates the gibberellin-dependent degradation of SLR1 in rice. Plant J. 37 : 626 – 634.
- 廣津直樹・柏木孝幸・円由香・石丸健 2007. 草丈伸長に関する染色体領域の組み合わせによるイネ草丈の最適化. 日作紀 76(別1号) : 242 – 243.
- Hong, Z., M. Ueguchi-Tanaka, K. Umemura, S. Uozu, S. Fujioka, S. Takatsuto, S. Yoshida, M. Ashikari, H. Kitano and M. Matsuoka 2003. A rice brassinosteroid-deficient mutant, *ebisu dwarf (d2)*, is caused by a loss of function of a new member of cytochrome P450. Plant Cell 15 : 2900 – 2910.
- 星川清親 1989. 解剖図説イネの生長. 農山漁村文化協会, 東京 112 – 113.
- Ishimaru, K., M. Yano, N. Aoki, K. Ono, T. Hirose, S. Y. Lin, L. Monna, T. Sasaki and R. Ohsugi 2001. Toward the mapping of physiological and agronomic characters on a rice function map : QTL analysis and comparison between QTLs and expressed sequence tags. Theor. Appl. Genet. 102 : 793 – 800.
- Ishimaru, K. 2003. Identification of a locus increasing rice yield and physiological analysis of its function. Plant Physiol. 133 : 1083 – 1090.
- Ishimaru, K., K. Ono and T. Kashiwagi 2004. Identification of a new gene controlling plant height in rice using the candidate-gene strategy. Planta 218 : 388 – 395.
- Ishimaru, K., T. Kashiwagi, N. Hirotsu and Y. Madoka 2005. Identification and physiological analyses of a locus for rice yield potential across the genetic background. J. Exp. Bot. 56 : 2745 – 2753.
- 岩田忠寿 1995. 第2節 稲作上の位置づけ. 日本作物学会北陸支部・北陸育種談話会編. コシヒカリ. 農山漁村文化協会, 東京, 11 – 38.
- Kashiwagi, T. and K. Ishimaru 2004. Identification and functional analysis of a locus for improvement of lodging resistance in rice. Plant Physiol. 134 : 676 – 683.
- Kashiwagi, T., Y. Madoka, N. Hirotsu and K. Ishimaru 2006. Locus *prl5* improves lodging resistance of rice by delaying senescence and increasing carbohydrate reaccumulation. Plant Physiol. Biochem. 44 : 152 – 157.
- 柏木孝幸・廣津直樹・円由香・大川泰一郎・石丸健 2007. イネの湾曲型倒伏に対する抵抗性の付与. 日作紀 76 : 1 – 9.
- Khush, G. S. 1999. Green revolution : preparing for the 21 st century. Genome 42 : 646 – 655.
- Kojima, Y., K. Ebana, S. Fukuoka, T. Nagamine and M. Kawase 2005. Development of an RFLP-based rice diversity research set of germplasm. Breed. Sci. 55 : 431 – 440.
- Kono, M. 1995. Physiological aspect of lodging. In Matsuo T., K. Kumazawa, R. Ishii., K. Ishihara and H. Hirata eds., Science of the rice plant. Vol 2. Physiology. Food and Agriculture Policy Research Center. Tokyo. 971 – 982.
- 黒田栄喜・大川泰一郎・石原邦 1989. 草高の異なる水稻品種の乾物生産の相違とその要因の解析, とくに個体群内におけるガス拡散に着目して. 日作紀 58 : 374 – 382.
- Li, Z. K., S. B. Yu, H. R. Lafitte, N. Huang, B. Courtois, S. Hittalmani, C. H. M. Vijayakumar, J. Y. Zhuang, K. L. Zheng, V. P. Singh, J. S. Sidhu, S. Srivantaneeyakul and G. S. Khush 2003. QTL × environment interactions in rice. I. Heading date and plant height. Theor. Appl. Genet. 108 : 141 – 153.
- Matsushima, S. 1995. Physiology of high yielding rice plants from the viewpoint of yield components., In Matsuo T., Kumazawa K, Ishii R., Ishihara K. and Hirata H. (Eds.), Science of the rice plant, vol. 2, physiology. Food and Agriculture Policy Research Center. Tokyo. 737 – 766.
- Makino, A., H. Nakano and T. Mae 1994. Responses of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase, cytochrome f, and sucrose synthesis

- enzymes in rice leaves to leaf nitrogen and their relationships to photosynthesis. *Plant Physiol.* 105 : 173–179.
- 美濃部侑三・門奈理佐・王子軒 2003. ゲノム育種 ポストゲノムシーケンス時代のイネ育種技術. 蛋白質 核酸 酵素 48 : 252–257.
- Monna, L., N. Kitazawa, R. Yoshino, J. Suzuki, H. Masuda, Y. Maehara, M. Tanji, M. Sato, S. Nasu and Y. Minobe 2002. Positional cloning of rice semidwarfing gene, *sd-1* : rice "green revolution gene" encodes a mutant enzyme involved in gibberellin synthesis. *DNA Res.* 9 : 11–17.
- Niklas, K. J. and B. J. Enquist 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98 : 2922–2927.
- 農林水産省大臣官房統計部 2006. 平成18年産水稻の品種別収穫量 <http://www.maff.go.jp/toukei/sokuhou/data/suitou-hinshubetsu2006/suitou-hinshubetsu2006.pdf> (2007/7/24 閲覧).
- Oikawa, T., M. Koshioka, K. Kojima, H. Yoshida and M. Kawata 2004. A role of *OsGA20ox1*, encoding an isoform of gibberellin 20-oxidase, for regulation of plant stature in rice. *Plant Mol. Biol.* 55 : 687–700.
- 大川泰一郎 2006. 耐倒伏性極強の水稲長稈品種の育成過程および水稻育種における作物学の果たす役割. *ブレインテクノニュース* 114 : 23–27.
- 大川泰一郎・加藤浩・坂井真・石原邦・平沢正 2006. 耐倒伏性極強の飼料用水稲長稈新品種リーフスターの育成とその稈の特性. *日作紀* 75(別1号) : 180–181.
- 小野清美・石丸健 2006. 植物におけるショ糖合成のキーエンザイム, ショ糖リン酸合成酵素の機能と制御. *日作紀* 75 : 241–248.
- Sasaki, A., M. Ashikari, M. Ueguchi-Tanaka, H. Itoh, A. Nishimura, D. Swapan, K. Ishiyama, T. Saito, M. Kobayashi, G. S. Khush, H. Kitano and M. Matsuoka 2002. Green revolution : a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature* 416 : 701–702.
- Seneweera, S. P., A. S. Basra, E. W. Barlow and J. P. Conroy 1995. Diurnal regulation of leaf blade elongation in rice by CO₂. Is it related to sucrose-phosphate synthase activity? *Plant Physiol.* 108 : 1471–1477.
- Servin, B., O. C. Martin, M. Mezard and F. Hospital 2004. Toward a theory of marker-assisted gene pyramiding. *Genetics* 168 : 513–523.
- 清水正治 1965. 水稻の形態形成におよぼすジベレリンの影響. 第1報 生育時期別処理の影響. *日作紀* 33 : 379–387.
- Spielmeier, W., M. H. Ellis and P. M. Chandler 2002. Semidwarf (*sd-1*), "green revolution" rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99 : 9043–9048.
- Tabuchi, M., K. Sugiyama, K. Ishiyama, E. Inoue, T. Sato, H. Takahashi and T. Yamaya 2005. Severe reduction in growth rate and grain filling of rice mutants lacking OsGS1; 1, a cytosolic glutamine synthetase1. *Plant J.* 42 : 641–651.
- 武田友四郎・岡三徳・縣和一 1983. 暖地における水稻品種の物質生産に関する研究. 第1報 明治期以降の新旧品種の乾物生産特性. *日作紀* 52 : 299–306.
- 高橋清・佐藤庚・輪田潔 1972. 水稻節間の伸長機構に関する研究. 第4報. ジベレリン酸の節間伸長誘導効果. *日作紀* 41 : 449–453.
- Tanabe, S., M. Ashikari, S. Fujioka, S. Takatsuto, S. Yoshida, M. Yano, A. Yoshimura, H. Kitano, M. Matsuoka, Y. Fujisawa, H. Kato and Y. Iwasaki 2005. A novel cytochrome P450 is implicated in brassinosteroid biosynthesis via the characterization of a rice dwarf mutant, *dwarf11*, with reduced seed length. *Plant Cell* 17 : 776–790.
- Tanaka, A., K. Kawano and J. Yamaguchi 1966. Photosynthesis, respiration and plant type of the tropical rice plant. *IRRI Tech. Bull.* 7 : 1–46.
- Tanksley, S. D. 1993. Mapping polygenes. *Annu. Rev. Genet.* 27 : 205–233.
- Ueguchi-Tanaka, M., M. Ashikari, M. Nakajima, H. Itoh, E. Katoh, M. Kobayashi, T. Y. Chow, Y. I. Hsing, H. Kitano, I. Yamaguchi and M. Matsuoka 2005. *GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1* encodes a soluble receptor for gibberellin. *Nature* 437 : 693–698.
- 鵜飼保雄 1999. 量的形質とQTL解析. *日作紀* 68 : 179–186.
- Xiao, J., J. Li, S. Grandillo, S. N. Ahn, L. Yuan, S. D. Tanksley and S. R. McCouch 1998. Identification of trait-improving quantitative trait loci alleles from a wild rice relative, *Oryza rufipogon*. *Genetics* 150 : 899–909.
- Yamamoto, T., H. Lin, T. Sasaki and M. Yano 2000. Identification of heading date quantitative trait locus *Hd6* and characterization of its epistatic interactions with *Hd2* in rice using advanced backcross progeny. *Genetics* 154 : 885–891.
- 山谷知行 2003. イネにおける窒素転流のダイナミクスとQTL解析, 杉山達夫・水野 猛・長谷俊治・斉藤和季編, 植物の代謝コミュニケーション : 植物分子生理学の新展開. 共立出版, 東京, 2068–2074.
- Zhang, Z. H., P. P. Li, L. X. Wang, Z. L. Hu and Y. G. Zhu 2004. Genetic dissection of the relationships of biomass production and partitioning with yield and yield related traits in rice. *Plant Sci.* 167 : 1–8.
- Zhu, Y., T. Nomura, Y. Xu, Y. Zhang, Y. Peng, B. Mao, A. Hanada, H. Zhou, R. Wang, P. Li, X. Zhu, L. N. Mander, Y. Kamiya, S. Yamaguchi and Z. He 2006. *ELONGATED UPPERMOST INTERNODE* Encodes a cytochrome P450 monooxygenase that epoxidizes gibberellins in a novel deactivation reaction in rice. *Plant Cell* 18 : 442–456.
- Zhuang, J., H. X. Lin, J. Lu, H. R. Qian, S. Hittalmani, N. Huang and K. L. Zheng 1997. Analysis of QTL × environment interaction for yield components and plant height. *Theor. Appl. Genet.* 95 : 799–808.

Strategies to Improve Plant Height for the Production of Biomass Energy in Rice : Naoki HIROTSU, Takayuki KASHIWAGI, Yuka MADOKA and Ken ISHIMARU (*National Institute of Agrobiological Sciences, Tsukuba, Ibaraki 305-8602, Japan*)

Abstract : The Japanese Council for Promotion of Biomass Utilization decided to advance the production of ethanol from biomass resources, including rice straw as a secondary product of rice crop. Rice straw is suitable as a biomass resource because it does not conflict with crop production. In rice, the improvement of plant height is the main target for increasing productivity of rice straw as a biomass resource. In this review, we describe the strategies for improvement of plant height by regulating the level of gibberellin, sucrose-phosphate synthase and nitrogen. Furthermore, we describe the recent developments in the analysis of quantitative trait locus (QTL) for plant height and discuss the possibility of increasing the productivity of rice straw as a biomass resource by accumulation of near-isogenic lines (NILs) carrying QTLs.

Key words : Biomass, Dry matter production, Elongation, Plant height, Rice.
