

作物落粒性及其離層形成之探討

林雲康

摘 要

作物種子成熟時便自動脫落，有利於物種的繁衍及傳播。但落粒性在農業生產的角度來看，將帶來產量減少的影響。人類自開始栽培植物進行農業活動開始，就從落粒性(seed shattering)降低的方向進行馴化。而落粒性的發生與作物穗梗的離層(abscission zone)形成有關。離層形成導致的植物器官或果實種子的脫落(abscission)，一直是人們想要研究瞭解的現象。脫落是作物生長發育必然發生的過程，也會受到環境逆境影響而發生。脫落的過程受到植物荷爾蒙乙烯(ethylene)及生長素(auxin)之間的平衡調控，來決定何時在特定部位發生。許多作物低落粒性的發生，都是由於離層形成的消失或離層細胞分化減少所造成。

現今栽培的水稻大約是在 10,000 年前從野生稻經人為馴化而來(Doebley, 2006)。水稻種子的產量增加、株型的改變、種子大小形狀的改變、開花期的調整、生育期的調整以及落粒性的喪失都是水稻在人為馴化過程的重要改變。所以水稻栽培種與野生種間的落粒性差別很大。另外栽培種水稻的兩個亞種(*japonica* type 及 *indica* type)在落粒性的表現上也存在著明顯的差異。顯示落粒性是一項多基因控制的複雜性狀。利用落粒性差異甚大的品種雜交，可以分析水稻雜交後代與落粒性有關的基因分離情形，並研究這些與落粒性相關的基因在水稻染色體的分佈情況及基因的運作方式。

目前已知幾個與水稻落粒性相關的主要基因，包括 SHAT1, SH4 及 qSH1。SH4 促進 SHAT1 在離層的形成，SHAT1 維持 SH4 的離層形成作用，二者共同參與離層的形成。qSH1 作用在於修飾 SH4 和 SHAT1 表現。三者促進離層的形成，使作物產生落粒性。瞭解水稻落粒性相關基因的調控方式，有助於未來作物育種及栽培研究上，減少因落粒性造成的產量損失。

前 言

現今主要糧食作物，包括小麥、玉米、水稻等作物，經過長期馴化後，與其馴化前樣貌比較，不僅穀粒較大、較多、容易脫殼且食味口感較佳。最重要的改變是其落粒性的減少，使種子在採收前不致因落粒而造成減產。種子落粒性是野生植物散佈種子之重要性狀，也是影響作物產量的重要農藝性狀。許多穀類作物在長期栽培馴化過程中，朝向落粒性較低的方向改變，而落粒性與離層(abscission zone)的形成有直接關係。在中國找到距今 6000 年前，人類收穫的水稻穀粒，部份穀粒及小穗基部斷裂面不平整(形成不完整的離層)，相較之下，另一部分則具有平整光滑的斷面，表示當時人類栽培的水稻，已包含低落粒性品種，再不斷經由人為選拔淘汰，成為現今栽培的水稻品種。

內 容

脫落是植物演化過程中為適應環境變化而產生的現象。影響脫落的外在因子包括老化、光週期等；內在因子則包括水分逆境、病蟲害、臭氧等。而植物體內與脫落有關的訊息傳導物質包括乙烯及生長素，乙烯及生長素刺激離層細胞的發育分化。其中生長素延緩脫落，乙烯則會加速此一過程的進行。脫落發生前期離層細胞接受生長素的刺激發育分化，此時尚不對乙烯具敏感性，分化後的離層細胞較週圍一般細胞小且緊密，待離層細胞分化完成後，對乙烯具有敏感性，接受到乙烯的刺激便加速此一過程的進行，造成脫落(Taylor and Whitelaw, 2001)。脫落包含植物的葉、花等器官或果實及種子從植株本身分離的過程，野生植物藉由種子的掉落而散布，避免被動物攝食。但對於人類從事農業生產而言，種子在收穫前掉落將造成產量的損失。瞭解作物脫落發生的過程及調控模式將有助農業的發展。

2006 年 Li 等以高落粒性野生種 *O. nivara* 及栽培種 *O. sativa ssp. indica* 進行雜交，分析其 F2 族群，找到幾個與栽培種低落粒性有關的基因。其中 *sh4* 有較高遺傳變異，低落粒性為同質隱性組合(基因型為 *ss*)，F2 族群中落粒性高者至少具有一 *O. nivara* 基因(基因型為 *ns* 或 *nn*)。具有 *ns* 或 *nn* 基因型的 F2 個體，可輕易以手敲擊脫粒，而具 *ss* 基因型者，則不易脫粒(圖 1)。

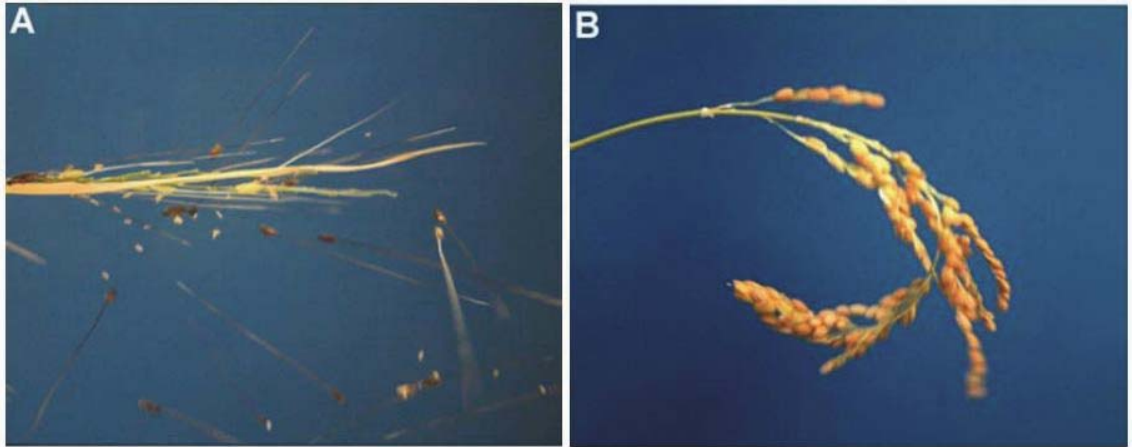


圖 1.水稻成熟收穫後，野生稻(A)及栽培種(B)種子脫落情形。(Li et al., 2006)

同年 Konishi 等以落粒性較高的秈稻 *Kasalath* (*indica* type)及低落粒性的粳稻 *Nipponbare* (*japonica* type)作為材料分析與水稻落粒性有關之 QTL (圖 2)，探討其在水稻染色體位置及遺傳表現。分析 *Kasalath* 及 *Nipponbare* 雜交後裔 F2 族群，與落粒性有關的 QTL 中以 *qSH1* 在族群落粒性變異所佔比例最高(圖 3)。以 *Nipponbare* 的近同源系(*qSH1* 區域為 *Kasalath* 染色體片段)探討 *qSH1* 表現情況。



圖 2.粳稻 *Nipponbare* (A)及秈稻 *Kasalath* (B)種子脫落情形。(Konishi et al., 2006)

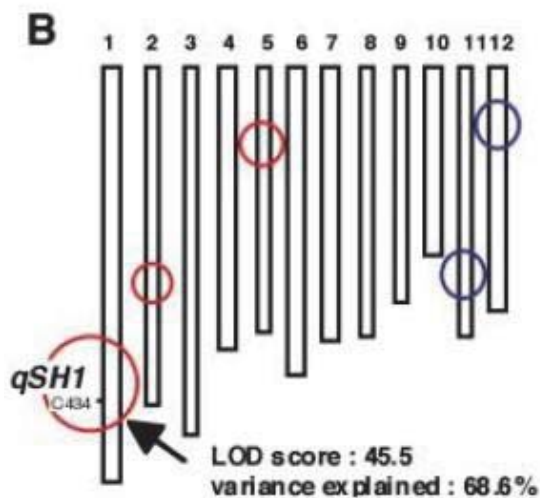


圖 3. 秈稻 Nipponbare 及秈稻 Kasalath 中與落粒性有關之 QTL 在水稻染色體分佈及其變異程度。(Konishi et al., 2006)

Nipponbare 的近同源系(near isogenetic line, NIL)在種子小穗梗上形成完整的離層，其落粒性較 Kasalath 及 Nipponbare 高，Nipponbare 無離層形成。顯示 qSH1 區域基因變異導致 Nipponbare 無法形成離層，而 Kasalath 中 qSH1 區域的基因片段使得 Nipponbare 再度恢復落粒性。

爲了再進一步探討與水稻落粒性相關之基因間關係，Zhou 等(2012)藉由回交將易落粒性親本的第 4 條染色體導入栽培種親本中，建構了 CSSL (chromosome segment substitution line)，稱之 SL4。SL4 的易落粒特性跟具有易落粒基因 SH4 的野生稻及 qSH1 的秈稻相同。接著再將 SL4 的種子以鈷 60 的放射線進行誘變，並篩選分離 T1 族群中具有低落粒性的後裔做研究。這些變異先命名爲 *shat1* 及 *shat2*。在電子顯微鏡下觀察野生種水稻與 *shat1*、*shat2* 等突變品系之穗梗離層形成及穀粒脫落後之斷面。發現 *shat1* 及 *shat2* 突變後導致離層形成受影響，其穀粒脫形成之斷面較粗糙，而野生種之斷面相較下較平滑。顯示野生種水稻因離層之形成，造成種子脫落後之平滑斷面，而 *shat1* 及 *shat2* 等利用放射線誘變之水稻，因離層之形成受到影響，造成種子脫落後形成粗糙之斷面。實際測量各水稻品種及品系穀粒之抗張強度(BTS, breaking tensile strength)，結果顯示誘變後之 *shat1* 及 *shat2* 之水稻品系落粒性較野生種水稻低。

shat1 及 *shat2* 經分析係位於水稻第 4 條染色體上。*shat1* 經序列比對後，與 APETALA2 轉錄因子相似，SHAT1 對水稻離層發育屬正向調節作用。*shat2* 經序列比對後，與 SH4 及 2006 年 Li 等發現之 *sh4* 相似，僅發生變異之位置、方式不同，故學者定名為 *sh4-2*。為瞭解 SH4、SHAT1、qSH1 在水稻不同生育時期表現情形，Zhou 等以數個不同落粒性的水稻品系(包含誘變產生低落粒性者)進行比較。以原位雜交(in Situ Hybridization)方式觀察 SH4、SHAT1、qSH1 在各水稻品種或品系間於小穗發育時段(stage of spikelet development)之表現情況，並將結果整理如表 1。小穗發育時段由雄蕊發育至花粉及卵形成為止，共分 4 個時段，Sp6 為雄蕊形成階段；Sp7 為雌蕊形成階段；Sp8e 為花粉及卵形成前期；Sp8l 為花粉及卵形成後期。與離層形成相關之基因在水稻小穗發育階段開始表現。

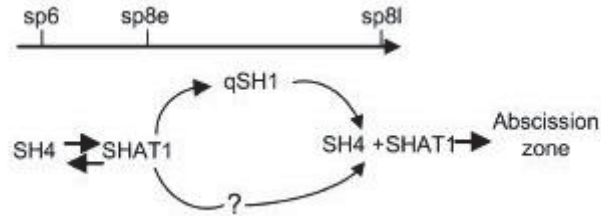
表 1. 水稻各種不同品系，其 SH4、SHAT1、qSH1 等與離層表現相關之基因及其落粒性的表現情形。(Zhou et al., 2012)

Strain	Genotype	Signals at AZs				BTS Value (g)
		Sp6	Sp7	Sp8e	Sp8l	
<i>shat1 sh4-2</i>	<i>shat1</i>	-	-	-	-	101 ± 8.7 (Nonshattering)
	<i>sh4-2</i>	-	-	-	-	
	qSH1	-	-	-	-	
<i>sh4-2</i>	SHAT1	-	-	-	-	105 ± 6.5 (Nonshattering)
	<i>sh4-2</i>	-	-	-	-	
	qSH1	-	-	-	-	
<i>shat1</i>	<i>shat1</i>	-	-	-	-	100 ± 9.5 (Nonshattering)
	SH4	+	+	+	-	
	qSH1	-	-	-	-	
Nipponbare	SHAT1	-	-	+	-	109 ± 4.0 (Nonshattering)
	<i>sh4-1</i>	+	+	+	-	
	qsh1	-	-	-	-	
N52	SHAT1	-	-	+	++	37 ± 5.3 (Reduced shattering)
	<i>sh4-1</i>	+	+	+	+	
	qSH1	-	-	+	+	
GLA4	SHAT1	-	-	+	++	29 ± 1.7 (Reduced shattering)
	<i>sh4-1</i>	+	+	+	+	
	qSH1	-	-	+	+	
Wild type	SHAT1	-	-	+	++	0 (Easy shattering)
	SH4	+	+	+	+	
	qSH1	-	-	+	+	

The plant materials and their genotypes for the three genes are indicated. The expression signals of the three genes detected using in situ hybridization during different spikelet developmental stages are shown. The corresponding BST values were measured when the seeds were fully ripened and are indicated by average ± SD. Sp8e, early stage sp8; Sp8l, late stage sp8; -, no signal; +, intermediate signal; ++, strong signal.

透過分析表一的觀察結果，Zhou 等推斷 SHAT1 及 SH4 促使水稻在小穗發育早期開始形成離層，而後 qSH1 維繫 SHAT1 及 SH4 的表現，使離層完成整個分化

的過程(圖 4)。透過對水稻離層發育相關基因調節模式之研究，有助未來進一步探討各種環境及遺傳因子對落粒性的影響。



圖四、水稻離層發育相關基因之調節模式。(Zhou et al., 2012)

結 語

水稻在經過人為馴化選育後，目前水稻栽培種的落粒性相較野生種已大幅降低。與水稻落粒性有關基因經過近幾年研究，除了這些基因在水稻基因組的位置及基因序列外，這些基因彼此間的關係都已漸漸明朗。未來水稻育種若面臨落粒性的問題，應能更有效的解決。

落粒性是植物繁衍後代必要的特性，作物落粒性的降低是作物經突變後再經由人為選拔的結果。其他作物在面臨落粒性的問題時，必須思考作物生育特性，決定合適的策略以解決落粒性的問題。

參考文獻

1. Li C., A. Zhou, T. Sang. 2006. Rice domestication by reducing shattering. *Science*. 311: 1936-1939.
2. Fuller D. Q. and R. Allaby. 2009. Seed dispersal and crop domestication: shattering, germination and seasonality in evolution under cultivation. *Annual Plant Reviews*. 38: 238-295.
3. Taylor J. E. and C. A. Whitelaw. 2001. Signals in abscission. *New Phytologist*. 151: 323-339.
4. Doebley J. 2006. Unfallen grains: How ancient farmers turned weeds into crops. *Science*. 312: 1318-1319.

5. Itoh J. I., K. I. Nonomura, K. Ikeda, S. Yamaki, Y. Inukai, H. Yamagishi, H. Kitano and Y. Nagato. 2005. Rice plant development: from zygote to spikelet. *Plant Cell Physiol.* 46(1): 23-47.
6. Tanno K. I. and G. Willcox. 2006. How fast was wild wheat domesticated? *Science.* 311: 1886.
7. Sexton R. 1982. Cell biology of abscission. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 133-162.
8. Konishi S., T. Izawa, S. Y. Lin, K. Ebana, Y. Fukuta, T. Sasaki, M. Yano. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science.* 312: 1392-1396.
9. Zhou Y., D. F. Lu, C. Y. Li, J. H. Luo, B. F. Zhu, J. J. Zhu, Y. Y. Shanguan, Z. Wang, T. Sang, B. Zhou, and B. Han. 2012. Genetic control of seed shattering in rice by the APETALA2 transcription factor *SHATTERING ABORTION1*. *The Plant Cell.* 24: 1034-1048.
10. Lin Z. W., M. E. Griffith, X. Li, Z. F. Zhu, L. B. Tan, Y. C. Fu, W. X. Zhang, X. K. Wang, D. X. Xie, C. Q. Sun. 2007. Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.). *Planta.* 226: 11-20.