

陸稲の生産性と根研究 —主に IRRI における耐干性に関わる根研究について—

近藤 始彦
農業研究センター

要旨: 国際稲研究所 (IRRI) における 1970 年代からの陸稲の耐干ばつ性と根に関する育種・生理分野における研究の流れ・成果を紹介するとともに、現在の研究上・技術上の問題点を考察した。IRRI での陸稲研究の第 1 期 (1970 年代～1980 年代前半) においては、耐干性遺伝資源の探索と形質の評価が広範に行われ、深根性の重要性和この形質の育種へ利用の可能性が示された。1980 年代後半から現在に至る第 2 期においては、第 1 期の成果を受けて、深根性の遺伝解析が進行中であり、マーカー選抜法の導入や、より厳密な深根形質の有効性評価が可能になることが期待される。一方、アジア他各地の現地試験での品種比較試験においては、収量や根の土層内の発達、環境要因ならびに、環境 x 遺伝 (品種) 要因により非常に強く影響されることが示されており、(1) 根深根性発現に及ぼす環境要因の解明、(2) 深根性以外の形質の評価、の重要性が示唆されている。陸稲の生産安定化における深根性の有効性は確立されているといえるが、各栽培地での有効な品種育成、土壌・栽培技術の確立には、今後さらに、異なる土壌・管理条件下における利用可能な遺伝変異内での深根性の効果の限界を見極めるとともに、ストレストイプごとの有効形質をより明確にしていくことが必要であると考えられる。特に稲の根の土壌乾燥に対する反応生態の解明が期待される。

キーワード: 環境要因 x 遺伝要因交互作用、国際稲研究所、深根性、耐干性、水吸収、陸稲

はじめに

作物の理想根系を描き出す試みの多くが、水利用効率や水ストレス下での生育の向上・安定化を目的としている。陸稲においても耐干性の改善が生産性安定のための重要な課題として捉えられ、今年設立 40 周年を迎えた国際稲研究所 IRRI で行われてきた稲の根研究のかなりの部分が耐干性と根の関係に向けられてきた。特に深い根という根系形態の有効性・遺伝様式の理解において、生理面と育種面で多くの成果を上げてきている。一方、水稲収量性の向上においては、多収品種の育成や、土壌・窒素肥料・栽培管理法の開発など IRRI での水稲研究が、各国の水稲生産に明確な貢献を残しているのに対し、IRRI の陸稲研究を基礎として、熱帯アジアの陸稲の実際の生産性改善に飛躍的なインパクトを及ぼした育種・栽培技術は少ないと言わざるをえない。現在の熱帯アジア陸稲の平均収量は 1.3 t/ha であり 1960 年以降でみて

も増加は非常に小さいと推定されている (IRRI, 1997)。研究・普及の場で生産性の向上・安定化達成の妨げになっている点をより明確にすることが必要であるが、陸稲の根研究についてもあてはまると思われる。本稿では、IRRI における陸稲生産性に関する研究の流れを、特に根と耐干性に注目して紹介するとともに、現在の根研究の方向、問題を筆者が IRRI 滞在中に得た知見から述べてみたい。後に述べるように IRRI での陸稲研究の重点・方向の変遷は、基礎研究から応用あるいは現地への成果の適用へ至るプロセスの例とも捉えられるので、この二つのフェーズを軸にして、研究の流れと問題の理解に努めたい。

IRRI 陸稲研究プログラム

熱帯アジアにおける稲栽培は水田が中心であることに変わりはないが、陸稲も長い歴史をもつ稲の栽培体系である。そこには、水田では

みられない稲の品種・生理特性を見出すことができ、研究の場においても水稲では得られない情報が集積されている。熱帯アジアの陸稲栽培面積は熱帯アジア地域全体としては1960年代より減少傾向にある。特に傾斜地での焼畑の強化による土壌損失が問題となり、政府が焼畑陸稲栽培を抑制する政策をとっている国も多い。しかし、陸稲は地域によっては依然主要な食料作物であり、それに付随する文化生活体系を形づくっている。陸稲は酸性土壌、低リン酸土壌でも比較的安定した生産性を持つ穀物作物であり、熱帯に広く分布する酸性土壌で栽培される穀物として重要である。また、湛水適応植物であるイネの畑条件下での生産性の向上を図る試みは、研究者の立場からは、稲の潜在能力を拡大するという意味で魅力的なテーマであり、水資源が近い将来稲生産の制限要因となることが予測される状況の下で、安定した米供給を続けるために解決すべき重要な熱帯アジア農業の鍵となるテーマでもあると考えられる。

IRRIはその使命に、稲栽培者の生活を向上することを掲げており、陸稲農家が経済・社会的恩恵を一般に受けにくい状況や、各国の稲研究機関の研究勢力は水稲に傾き陸稲にはなかなか力を入れにくいことも考慮されて、陸稲研究を天水田研究とともに比較的重要視している。IRRIの研究体制は専門部と生態系によって区分けされたプログラムが縦横に重ねられたマトリックスになっているが、陸稲プログラムと天水田プログラムには専門分野研究の総研究員の約10%、19% (1999) がそれぞれ配置されており、実際の陸稲栽培面積割合(全稲栽培地の約8-10%)や生産高(全稲生産量の約5%)に比較して多くが配分されている。専門別に見ても育種・農学・生理・病害・虫害・雑草・社会経済の多岐にわたっている。1990年頃より陸稲のプログラムとして専門間の繋がりも緊密になってきている。なお、IRRIでは陸稲の定義として、栽培期間中のほとんどの期間、土壌が水分で飽和していない、すなわち土壌が気相を含む条件下で栽培される稲とし、天水田と区別している。

水ストレスと生産

水ストレスが熱帯アジアの陸稲生産をどれくらい制限・不安定化しているかを実験的・定量的に把握した例は少ない。水ストレスの影響は間接的に他の抑制要因(病害や雑草など)を増長している場合もあるので水ストレスの影響の把握は複雑になる。東インドでの陸稲の収量

ロスの25%が水関係要因に起因するとの推定もあるが(Widawsky and O'Toole, 1996)、陸稲生産の低水準性に関わる要因は社会的な要因を除いても雑草・病虫害・土壌物理化学的要因等様々であり、必ずしも耐干性の低さが生産性の第1の制限要因になっているとは限らないと思われる。例えばインド、フィリピン、タイの6陸稲栽培地で雑草・病虫害要因を最小限に管理した条件下で行った改良陸稲品種の収量試験結果によると、高レベルの窒素・リン酸の施肥により3-41%の増収効果があり、平均約3.0t/ha収量をあげることができた。土壌肥沃度が低い地域ではむしろ、養分投入や土壌管理による養分ストレス軽減も増収に有効な方策である。収量目標レベルが低い場合、早急な収量向上を目指すならば、耐干性に必ずしも第1プライオリティはない場合もある。耐干性の改善により一気に生産性停滞の問題が解決されると考えるのは誇張されすぎているであろう。その上でかつ、先の試験で窒素、リン酸を高レベルで投入して達成される収量と潜在収量とには少なくとも20%のギャップがあり、そのかなりの部分は水ストレスに直接・間接に関与する要因によるものと推定されることから、水ストレス軽減の重要性が示唆される。特にH.I.(収穫指数)や吸収窒素の利用効率の向上に水ストレスの軽減が不可欠であると考えられ(Kondo and Murty, 2000)、長期的にも短視的にも耐干性向上は育種・栽培両方面で重要な課題として認識される。

IRRIにおける耐干性研究

IRRIでのこれまでの陸稲研究は、研究者の顔ぶれだけでなく、研究内容・方向の違いから大きく2期に分けることができるとされる。1981年に開かれたシンポジウム Drought tolerance in crops with emphasis on rice と1998年に開かれたワークショップ Genetic improvement of rice for water-limited environment という2つの会議での議題が、2つの時期の育種・生理面での陸稲研究の性格・成果をかなり表しており、主にこの2つの会議で発表された成果から研究の進行を概観する。

第1期(1970年代~1980年代前半):初期のIRRIの成果としてあまりに有名な緑の革命の引き金となった穂数型低草丈の水稲多収品種の育成という水稲での成功に続いて、1970年代に入ると陸稲の収量性改善についてもさかんに研究勢力が振り向けられた。この時期の研究には、陸稲の生産性の限界

はどれくらいで、どこに制限要因があるのかを解明するという姿勢が読み取れる。耐干性は、生産性を規定する重要な要因と捉えられ、生理と育種の双方の陸稲研究のかなりが、耐干性の遺伝資源の探索や関連する形質の同定・解明に充てられた。1974年からは組織的な品種・系統交換評価が開始され (Chang, 1974), アジア以外の地域を含めた世界各地の素材が開拓・検定されるようになった。幅広い遺伝資源の検定・比較により、耐干性と思われる品種群が明らかにされ、品種間差に寄与する生理的機構や関連する形質が探索された。生理面での主な成果には以下がある。

1. 出穂期のストレスがもつとも収量に対する影響が大きい。(O' Toole, 1982). 品種の早生化や栽培時期の移動による回避は有効であり、またこの時期の耐干性を高めるのが最も有効であることを示した。
2. 葉の巻き方の程度や、下葉の枯れが、水ストレスに対する生育や収量反応と関連しており、選抜指標となる (Chang et al., 1979; IRRRI, 1971; Loresto et al., 1976; Loresto and Chang, 1981).
3. 葉の巻き方程度は、一般に葉の水ポテンシャルに関連する。
4. 不稔の増加・穂の抽出抑制は葉の水ポテンシャル低下に関係する (Cruz and O' Toole, 1984)
5. 葉の浸透圧調節能に品種間差があり (Steponkus et al., 1982), 高い調節能により葉の巻きを遅延する。(Hsiao et al., 1984).
6. 稲のクチクラ抵抗は他の畑作物 (ソルガム等) に比較して低く、遺伝変異がある (O' Toole and Cruz, 1983; Yoshida and Reyes, 1976). しかし、その遺伝様式は単純ではない。
7. 稲の根は畑作物に比較して浅い (Angus et al., 1983). さらに、深層での根密度には品種間差があり、特に陸稲品種で根密度が高い。

以上のうち、明確にストレス下での生育や葉の巻き程度に関係が見られたのは水吸収能と根系の深さであった。深い土壌層の高い根密度によりストレス下での水吸収を確保し、地上部植物体の水ポテンシャルを高く維持することが、ひとつの有効な戦略で

あると結論付けられた (Yoshida and Hasegawa, 1982). 土壌各層位の根密度と水吸収速度の関係が検証され (Hasegawa and Yoshida, 1982; Puckridge et al., 1983), 深根性 (ここでは深い冠根の多さ) の重要性が示された。当時、同一作物種内での耐干性の品種間差を根形態で明確に実証した数少ない例であり、貴重な知見であったと思われる。根形態形質の遺伝変異が広範に調べられ、長い冠根長と高草丈、少茎数など地上部形質との相関が表現形上で明らかにされ、これらは、分けつと冠根の発達の同調性との関係で説明された (Yoshida and Hasegawa, 1982). また、冠根長などの根形質が育種へ利用できる形質であることを確認するために、根形質についての遺伝様式が調べられ、冠根の太さや長さは、比較的狭義の遺伝率が高いが、太い根は親の組み合わせによっては劣勢対立遺伝子が関わっていることなどが報告された (Chang 1982; Ekanayake et al., 1985).

以上一連の深根性の有効性の検証でキーとなったのは熱帯ジャポニカの在来陸稲品種である。東南アジア各地でこの品種群が栽培されている。これらは、この品種群は一般に、穂数・モミ数が少なく収量性には劣るが、太い茎と深く太い冠根を持ち、またクチクラ抵抗が大きい、葉が厚いなど耐干性に有利と考えられる形質が見出された。高草丈や垂れた葉の草型は雑草競合性にも優れると理解された。各試験のチェックとして、これらの品種が用いられた。以上より第1期の研究は、在来陸稲品種に見られる耐干性に寄与する形質を評価し特徴づけるとともに、深根形質の育種への利用の可能性を確認するという成果を残した基礎的研究であったといえる。

この時期の成果より、熱帯ジャポニカ在来陸稲品種の深い冠根形質と、水稻にすでにとり入れられていたに近い中庸な穂数、収穫指数 H. I., 収量性をもつ地上部形質を組み合わせることで、陸稲の収量性の向上・安定化を図るというスキームが成り立った。根形質選抜の指標として 30 cm 以深の根重・地上部比などの指標が提示された。そこで問題となったのは深根性をどのように容易に選抜するかであり、根を掘る必要のない簡易な方法が探された。Aeroponic 栽培 (Loresto et al., 1993) や株引き抜き抵抗法 (O' Toole and Soemartono, 1981) な

どが試みられたが、それぞれ、手間や信頼度の問題から、選抜法としての普及するには至らなかった。

第2期 (1980年代後半～現在): 第2期の方向・目標は、第1期で得られた成果を基に、実際に品種育成を達成し、各栽培地での栽培法を確立するという、現地に適用できる品種の育種と栽培技術の開発であると捉えられる。現在もこの試みの途上にある。

第1期に明らかにされた深根性を育種に取り入れるための選抜法が引き続き行われた。除草剤を各深度に注入した時の感受性がその深度の根量を表しているとして、深根性選抜への適用が試みられた (Trebuil et al., 1996)。しかし、注入時の精度や土壌汚染の問題により、打ち切られている。一方、根形態形質を選抜・導入する方法としてマーカー選抜法 (MAS) の導入が試みられるようになった。根・地上部形態形質について、主に深根性のジャポニカ在来陸稲品種を親に用いた DHL や RI 集団で根形態形質の QTL 解析が進み、深根についての NIL の作成が試みられている。冠根の長さ・数に関する形質について、QTL による情報が集積されてきている (Campoux et al., 1995; Price et al., 1997, Price and Virk, 1997; Yadav et al., 1997)。これらの根形質について異なる集団においても共通の QTL も見出されてきている。また、これら根形質と葉巻き・枯れ・浸透圧調節など水ストレス下での地上部の反応を遺伝子地図上で重ね合わせる試みも進んでいる (Campoux et al., 1995; Courtois et al., 1999; Zhang et al., 1999)。MAS に関する研究の進展は、深根性形質の遺伝様式の解明や、深根形質と他の収量形質を組み合わせを効率化することに役立つだけでなく、従来、生理・形態面からアプローチされていた有用形質の同定に遺伝面からもアプローチできる可能性も期待される。

第2期の陸稲研究の第2の特徴は、耐干性研究を含めて、熱帯アジアの各陸稲栽培地での栽培試験や品種・育成系統の検定が系統的に行われることになったことである。IRRI の位置するラグナ州は低地土壌地帯であり、実際の陸稲栽培土壌と大きく異なる。各国の試験場も水田地帯に位置することが多く、陸稲地帯での現地試験の強化の必要性が指摘されていた (Chang, 1982)。陸稲

栽培地の土壌条件は水稲のそれらに比べ広い変異があり、現地での検定や結果の検証が不可欠であると認識されてきた。このため Upland rice research consortium (URRC) という IRRI と熱帯アジア各国の研究機関とが現地で共同試験を行う場としての共同研究システムが作られた。現在、インド、タイ、インドネシア、ベトナム、フィリピンがメンバー国となっており、さらに中国、ブラジル、ミャンマー、バングラデッシュ、が準メンバー国になっている。またラオスには、IRRI の陸稲担当アグロノミストが駐在している。この布陣により、異なる土壌・気象下の各地での品種・栽培技術の評価が行われている。耐干性に関しては、各地の陸稲栽培様式の大まかな分類を含め、気象・土壌の特徴付けや研究重点地域の選定も進められている (IRRI, 1998b)。現在、雨季乾期のはっきりしたインド、タイの陸稲地域で耐干性改善が重点研究項目となっている。ビハール州を中心としたインドはアジアの陸稲の最も大きな面積を占めているが、地形的に比較的斜度のない土地で、集約的な陸稲栽培への移行できる可能性がある。

余談的になるが、URRC などでは、農家の求めている陸稲の形質についての農家の意識調査や農民参加型育種 Farmers participatory breeding が行われている。その結果によると、地域によっては、農家の求めている陸稲の形質は必ずしも多収性ではなく、米の品質やワラの多さであることも報告されている。これらの結果は、陸稲生産高の頭打ちや、改良品種の普及の遅さには社会的要因も関与していることを示唆する。

遺伝 × 環境要因の重要性

上述の URRC 活動の中などで、在来陸稲品種・改良型品種 (16 品種) を用いたアジア各国とコートジボアール・コロンビアの栽培地 (13 試験地) での収量試験が行われている。その結果によると、収量の変動に対して環境要因 (ここでは土壌、気象、栽培管理) が品種効果よりずっと大きく、さらに品種効果は品種 × 環境交互作用よりも小さいという結果がでてくる。用いられた品種群の潜在的な最長冠根長 (水耕条件や均質な土壌を詰めたポット条件下で発現される) の違いは、必ずしも収量の安定性に大きな影響をもたらしていないようである。品

種 x 環境交互作用が大きいことは、各品種の有利な形質と環境との相互関係を明らかにする強い必要性を示唆している。品種 x 環境交互作用に関与する環境要因の解析が現在試みられている。このような結果は、深根性に注目して言えば、

1. 遺伝的要因に由来する深根性の発現に環境要因が強い影響がある。
2. ある環境では、深根性以外の根や地上部形質の効果、あるいはそれらの交互作用が深根性そのものより重要である。

ことを示唆する。これらのうちどちらが主体であるかの検証は現時点では完全ではない。深根性の品種間差の発現については、小規模な環境 x 品種試験 (3 試験地 x 12 品種) の結果でも、冠根数・太さは品種効果が大きいのにに対し、根長の深さ別分布は試験地の影響が大きく、先の収量試験での収量に対する環境効果と品種効果の影響と同様の傾向が見出されている。これらの結果は、少なくとも現在知られている深根性の遺伝変異内であれば、その発現には環境要因や遺伝 x 環境交互作用の影響が非常に大きいことを示唆する。根の伸長は土壌の影響を受けやすく、ある特定の品種ですべての土壌条件をカバーすることは不可能であることは当然であるが、現在の主な陸稲栽培地の土壌・気象条件範囲内に限っても、在来陸稲ジャポニカ品種群を含む同一あるいは極少数の品種がその深根性によって十分多くの地域で耐干性を発揮することには限界があると思われる。深根性の効果を最大化するには、各品種の根系の発達に土壌化学物理性への適応能力やその遺伝変異をより正確に把握する必要がある。これまでにリリースされた多く改良陸稲品種は在来品種に比較してやや穂数型であるものが多いが、在来品種に近い深い根をすでに持ち合わせている品種も多い。必ずしもこれは根を選抜指標として育成された結果ではなく、付随的に選抜された場合が多いと思われる。深根性の水吸収促進の有効性については、第 1 期において非常に浅い根系の水稲品種と深い在来陸稲の間の品種間比較では、明らかにされているが、より高位レベルの限られた変異内での有効性は、確認されていない。また、表層からの土壌乾燥の速度により当然根密度の垂直方向の最適分布は異なるであろうが、詳細は明らかでない。現在の品種群の深根性の変異範囲では、環境によって最適な品種が大きく異なる可能性は高い。また、地域・土壌によっては、土壌環境を変える方が、深根性の実現に現実的・効果的である場合も多いと考えられ

る。酸性土壌における Ca の溶脱を利用した土壌深層の酸性改良や (IRRI, 1997)、低肥沃度土壌での施肥による根発達への効果が調査されているが、これらの土壌・栽培管理により深い根系の形成が促進が観察されている。

他方、これも環境に関連してくるが、収量の安定化に、深根性が重要でない、あるいは一生育時期でみた根密度とは相関がない場合も多いと推測される。深根性があるかを左右するひとつの要因は、水ストレスのタイプの違いであると考えられる。水ストレスのタイプは多様である。陸稲は、一般には、圃場容水量より低い土壌水分下に栽培され、常に軽微な水ストレス下にあるともいえる。間歇的に表層のみが乾燥する場合、さらに、降雨のない時期が長く続く場合や水分保持力の非常に低い土壌で遭遇する 30 cm 以深まで土壌水分が大きく低下する強いストレスまでストレスのタイプは広範である。例えば、極端には非常に強いストレス下で現在利用可能な遺伝変異内での深根性では効果が無い場合も多いと思われる。その場合は、地上部での水利用に関わる形質が重要になろう。また、常に軽微なストレスがある条件下で有効な形質についても明らかでない点が多い。

深さ以外の根形質

これまでの研究の多くは、冠根の長さ・深さに注目してきているが、各ストレスタイプ下で求められる他の根形質についてもさらに明確にする必要がある。稲の根は土壌物理的抵抗に感受性で伸長を阻害されやすいと考えられている。実際の陸稲土壌でも、物理的要因によって品種の潜在能力が発現できない場合、冠根の深さ以外の形質が重要になってくるであろう。鋤床層など硬い層が浅い深度に存在する天水田では、冠根の貫通力の耐干性への寄与が注目されており (Wade, 1999)、貫通力に関しての品種差異の解明や QTL 解析も進行している (Kamoshita et al., 1999; Ray et al., 1996)。

冠根の長さとともに、冠根の太さは、軸方向の水移動に対する抵抗の軽減から注目されてきている。太さの遺伝変異は環境を通して非常に安定していることもあり、品種間差は明確に捉えられ、また、導管径を増すことによる軸抵抗軽減の効果は理論的には指摘されてきている。太い根は、軸抵抗だけでなく、上述のような貫通力の強さや、壁組織に違いなどに由来する乾燥下での水吸収活性維持など他のメカニズムによって水吸収維持へ寄与する可能性もある。

冠根の太さとポテンシャルや葉巻き程度の相関がある場合も報告されているが、これらは、冠根の長さの場合と同様、極端な品種間の比較でのみ観察されている。冠根の太さは個体レベルでのストレス下での生育と必ずしも相関は見出されない場合も多く (Yambao et al., 1992)、形質の有効性は確認されていない。

多くの畑作物で、表層からの土壌乾燥が、深い土層層位での根の形態的発達を誘起し、水吸収を確保することが知られている。稲では、畑土壌水分範囲内で、土壌乾燥に遭遇した場合に冠根の伸長が促進されたり深くなった例やその反応が起こる土壌水ポテンシャル域についてのデータは少なく、むしろ根量の低下が多くの場合認められている。湛水条件と好気条件が交互する天水田においても、土壌水分の急激な変化に対する根の形態的な反応の生育安定化への寄与が示唆されている (Ingram et al., 1994)。根での浸透圧調節が、土壌乾燥下での伸長維持や生長促進に寄与することがトウモロコシなどで報告されている (Matyssek et al., 1991; Ober and Sharp, 1994) が、稲では、乾燥に対する形態的な反応や水吸収能の変化、それらの品種間差異は明らかでない。稲は土壌乾燥の際の地上部の気孔反応・水ポテンシャル低下が速いことが指摘されているが、これら地上部の反応に関わる根の土壌水分感知機構や、根発達の促進に必要な根への同化物質の転流などをコントロールする根と地上部とのコミュニケーション機構が解明されていくことが期待される。

土壌各層位からの水吸収速度は、一般に根長あるいは表面積に規定されることが確認されているが、表層から土壌が乾燥していく場合、この関係は複雑になる。下層では表層の水吸収低下を補償するように水吸収速度が増加することが知られ、水移動に対する軸方向の抵抗その他によって説明しようとされてきた (長谷川, 1981; Gardner, 1991)。陸稲では、ストレスのかなり早い時期から、深層の根の水吸収が低下し、見かけ上、根の水移動に対する抵抗が高まるようである。水ストレス下において表層からの水吸収が低下した場合の深層の根の水吸収速度の限界やそれを規定する要因については明らかでない点が多い。乾燥にともなって伸長する冠根や、総根長の 90% 程度を占め水分の多くの部分を直接吸収すると考えられる側根の水吸収力をより明らかにすることが望まれる。また、根の水吸収能力のダイナミズムについては、生殖生長期との関係も重要な点と思われる。稲の根は一般に生殖生長期に入ると形態的発達、特

に冠根の発生・伸長は少なくなり、出穂期以降は根量は減少する。陸稲においても根長、根重は出穂期以降急激に減少した (IRRI, 1998)。このような根生長の停滞・減少は登熟が進む地上部との基質の競合などで説明されている。形態的な減少だけでなく、生殖生長期以降、根では能動的水吸収能や通気圧の低下 (平沢ら, 1983; 黒田・玖村, 1990) でみられているように、生理面でも大きな変化が起きていると考えられる。不稔の感受性の高い開花期における、根の水吸収能力の変化と、根から葉、穂への水の流れについての生理面での理解が、開花期の水ストレスへの高感受性の原因解明に必要であろう。

地上部の形質

上述のように、水ストレスのタイプや土壌条件によっては地上部形質が耐干性に重要になると考えられる。ここでは、詳細は省略するが、以下のような地上部形質の効果が稲においても検討されている。

1. **不稔の耐性**：水ストレスによる H. I. の低下は、収量に最も大きな影響を及ぼす。登熟歩合の低下は、登熟期の転流よりも不稔の増加によるところが大きい。不稔は花粉の異常に関係する (Ekanayake et al., 1989) ことが見出されているが、不稔と根の水吸収能や葉の水ポテンシャルとの関係、その品種間差が調べられている。
2. **気孔反応・水利用効率**：ジャポニカ陸稲品種群はインディカ水稻品種群に比べ気孔の開度が低く、TUE (蒸散効率) が高いことが見出されており、¹³C の分別にも差が認められている (Dingkuhn et al., 1991)。しかし、長期の乾物生産に対する水利用効率にはこれまで明確な品種間差は認められていない。気孔開度が小さいことは、短期的なストレス下では蒸散の抑制の抑制につながり、軽微なストレス条件下での CO₂ 同化速度へ負の効果がなければ、有利な特性と考えられる。気孔反応の生育・生存への効果を短期的・長期的ストレス下で評価する必要がある。
3. **浸透圧調整**：葉の浸透圧調節能はソルガムなど他作物では乾燥条件下での収量の品種間差異に関係していることが報告され (Ludlow et al., 1990) 遺伝解析も進められている。稲でも以前に考えられていたより大きい品種間変異が報告されている (Lilley and Ludlow, 1996)。水稻で伝統

陸稲品種水吸収より浸透圧調節能が高い傾向があるのは、根の葉への水供給能の低さと関連しているとの考えもあり、浸透圧調節能の有効性が発揮される条件の解明が進められている。

4. **クチクラ抵抗**：すでに見出されている稲のクチクラ抵抗の遺伝変異が、緑葉やポテンシャルの維持の品種間差へ寄与するかが、検討されている。

根系改良における MAS の利用と可能性

MAS によって、在来ジャポニカ陸稲品種群のもつ深根性を、他の形質と組み合わせた素材をより効率よく作成することが可能になることが期待される。異なる集団で共通して見出された冠根長に関わる QTL に注目した NIL の作成が進行中である (Shen et al., 1999)。このような根形質についての NIL を用いることにより、異なるストレス下や土壌条件下での根形質の厳密な評価が可能になることが期待される。また、冠根の深さと分けつ性の関連は形態発達学的には説明されてきたが、遺伝面からも解明されつつある。在来ジャポニカ陸稲品種群の深根性は高い R/S や太い根などの根形質を多くの品種が伴っていたが、異なるタイプで冠根が長い品種も他の品種群には見出されており、多様な深根性の遺伝的背景が解明され、組み合わせられれば深根性の有効性がより広い土壌条件に拡大されるかもしれない。

一方、1998 年のワークショップでは MAS の進展における課題も指摘されている (Rafitte, 1999)。根や地上部形質についての正確な QTL 分析のために必要なマッピング集団を、異なったしかし明確化された環境条件で評価したデータは不足している。特に圃場条件で水条件をコントロールできる試験地が不足しているため、試験間で水条件と土壌条件の違いが絡み合い、形質の有効性や QTL の解析を困難にしている。また、QTL の精度やマーカーの不足、異なる集団に共通したマップの不完備などが、MAS の進展を妨げる要因として挙げられている。

根研究と耐干性研究の技術上の問題

MAS による根系形態形質の選抜が容易になると仮定しても、上述のような土壌・水分条件変化に対する根の反応・生態の理解を深めるには、簡易な根生育測定法が不可欠である。筆者らも、圃場での根量の測定は人海戦術にたよっていたが、簡易な根測定方法の欠如が、ストレス下での根の生態解明を困難にしている。根の水吸収

をより詳細に測定する方法の開発も有効な根形質の解明においてキーになると思われる。これまで土壌からの水吸収速度や量は、土壌水分の変化や個葉の蒸散量から推定されている。土壌中の根の各部位での水吸収や体内での水分動態を把握することができれば、今後、根の水吸収活性や生態の理解は多いに高まるであろう。

陸稲根研究の方向

稲を含む作物生産と根の水・養分吸収能力や戦略に関わる情報は断片的には数多くが集積されているが、それらが、実際に育種・栽培管理に活用された事例はそれほど多くはない。熱帯陸稲における根系の形態的な大きさ、特に冠根の深層への発達と根域の拡大による水吸収改善への寄与は、確立された形質とっていいと思われる。これまで、この形質を選抜する方法の欠如により、品種選抜の実用的な形質とはなっていなかったが、今後、この形質の品種への取り込みが MAS により効率化・実用化されることが期待される。日本の陸稲においても外国稲の深根性を取り入れることにより耐干性品種の育成に成功している (平澤ら, 1998)。深根性と各環境や地域のニーズに適した形質を併せ持つ多様な系統の育成が加速されれば、収量性の安定化は促進されると期待されている。多い降雨の供給は、水ストレスの軽減に必要であるが同時に、土壌あるいは施肥された窒素由来の硝酸の溶脱を促進し、窒素吸収効率を低める原因にもなりうる。湿潤年に高い水供給による陸稲の収量増加効果を窒素吸収が抑制していることも観察されている。より深い根域は、下方へ移動する硝酸態窒素の吸収においても有利であると考えられる。

他方、深根性導入による耐干性向上については、その効果が有効である土壌・水分条件の許容範囲や効果の大きさの見極めも、きわめて重要であると考えられる。現在知られている範囲での陸稲品種群の冠根長の遺伝的差異は環境変異に比べて大きくはなく、全ての条件でも安定した有利性を持つ深根性品種は存在しない。根形態の発現における遺伝 x 環境要因の解明は、大きな課題である。育種の面では、現地での系統評価と育種の強化によりこの課題はある程度回避できる。しかし、育種の効率化や結果の総合化のためには、根の土壌乾燥に対する反応・生態とその遺伝変異の解明が進めることが不可欠である。また、現在の改良品種・在来品種間の異なる環境下での収量安定性・深根性の変異幅がかなり限られていることは、深根性以外の形

質の集積がより高いレベルでの収量安定性には必要であることを示唆する。

IRRI などでのこれまでの陸稲の根研究による根と耐干性に関する知識や育種素材の蓄積が、今後実際の生産へのインパクトを及ぼすことが期待される。湛水適応作物である稲の畑条件下での生産拡大の可能性を理解する興味深いテーマであり、根についての生理と育種の共同作業が極めて重要な分野であるといえる。

参考文献

- Angus, J.F.S., Hasegawa, S., Hsiao, T.C., Liboon, S.P., Zandstra, H.G. 1983. The water balance of post-monsoonal dryland crops. *J. Agric. Sci.* 101: 699-710.
- Champoux, M.C., Wang, G., Sarkarung, S., Mackil, D.J., O'Toole, J.C., Huang, N., McCouch, S.R. 1995. Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice viz linkage to molecular makers. *Theor. Appl. Genet.* 90: 969-981.
- Chang, T.T., Loresto, G.C., O'Toole, J.C., Amenta-Soto, J.L. 1982. Strategy and methodology of breeding rice for drought-prone areas. In *Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice*. IRRI, Los Baños, pp217-244.
- Chang, T.T., Loresto, G.C., Tagumpay, O. 1974. Screening rice germplasm for drought resistance. *SABRAO J.* 6: 9-16.
- Courtois, B., McLaren, G., Sinha, P.K., Prasad, K., Yadav, R., Shen, L. 2000. Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice. *Mol. Breed.* 6: 55-66.
- Cruz, R.T., O'Toole, J.C. 1984. Dryland rice response to an irrigation gradient at flowering stage. *Agron J.* 76: 178-182.
- Dingkuhn, M., Farquhar, G.H., De Datta, S.K., O'Toole, J.C. 1991. Discrimination of 13C among upland rices having different water use efficiencies. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 1123-1131.
- Ekanayake, I.J., O'Toole, J.C., Garrity, D.P., Masajo, T.M. 1985. Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. *Crop Sci.* 25: 927-933.
- Ekanayake, I.J., De Datta, S.K., Steponkus, P.L. 1989. Spikelet sterility and flowering response to rice to water stress at anthesis. *Ann. Bot.* 63: 257-264.
- Gardner, W.R. 1991. Modeling water uptake by roots. *Irri. Sci.* 12: 109-114.
- 長谷川周一 1981. 陸稲の土壌水分吸収モデル. 土壌の物理性 44: 14-22.
- Hasegawa, S., Yoshida, S. 1982. Water uptake by dryland rice root system during soil drying cycle. *Soil Sci. Plant Nutri.* 28: 191-204.
- 平沢正, 荒木俊光, 松田永一, 石原邦 1983. 水稲葉身基部の出液速度について 日作紀 52: 574-581.
- 平澤秀雄, 根本博, 須賀立夫, 石原正敏, 平山雅生賢, 岡本和之, 宮本勝 1998. 高度耐干性・極食味陸稲品種「ゆめのはたもち」の育成. 育種学雑誌 48: 415-419.
- Hsiao, T.C., O'Toole, J.C., Yambao, E.B., Turner, N.C. 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol.* 75: 338-341.
- Ingram, K.T., Bueno, O.S., Namuco, E.B., Yambao, E.B., Beyrouthy, C.A. 1994. Rice root traits for drought resistance and their genetic variation. In Kirk, G.J.D. ed., *Rice Root*. IRRI, Los Baños. pp67-77.
- IRRI 1971. Annual report for 1970. IRRI, Los Baños. pp165
- IRRI 1997. Rice almanac. IRRI, WARDA, CIAT.
- IRRI 1997. Program report for 1996. IRRI, Los Baños. pp50-51.
- IRRI 1998a. Program report for 1997. IRRI, Los Baños. pp54-58.
- IRRI 1998b. The IRRI Upland Rice Research Program: directions and achievements. IRRI Discussion paper series no. 25. IRRI, Los Baños.
- Kamoshita, A., Wade, L.J., Sioppongco, J., Zhang, J., Ali, M.L., Pathan, M.S., Nguyen, H.T. 1999. Analysis of two rice populations for constitutive root system morphology and preliminary QTL analysis. In Ito, O. et al. eds., *Genetic Improvement of Rice for Water-limited Environments*. IRRI, Los Baños. pp227-238.
- 黒田栄喜, 玖村敦彦 1990. 水稲個葉の光合成速度における新旧品種間差異 第2報 気孔伝導度における品種間差異の生理学的基礎. 日作紀 59: 293-297.
- Kondo, M., Murty, M.V.R. 2000. Evaluation of nutrient stress on productivity of upland

- rice in tropical Asia. Jap. J. Tropical Agr. 44 Extra issue 1: 107-108.
- Lilley, Ludlow 1996. Expression of osmotic adjustment and desiccation tolerance in diverse rice lines. Filed Crops Res. 48: 185-197.
- Loresto, G.C., Zhang, W., Chaudhary, Chang, T.T. 1983. Aeroponic technique for screening the drought avoidance mechanism of rice genotypes by root characters. Garcia de Orta Ser. Estud. Agron. 10: 77-82.
- Loresto, G.C., Chang, T.T., Tagumpay, O. 1976. Field evaluation and breeding for drought resistance. Philip. J. Crop Sci. 1: 36-39.
- Loresto, G.C., Chang, T.T. 1981. Decimal sowing systems for drought reactions and recovery ability in screening nurseries of rice. Int. Rice. Res. Newsl. 6: 9-10.
- Ludlow, M.M., Sabramaria, F.J., Fukai, S. 1990. Contribution of osmotic adjustment to grain yield of *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions II. Water stress after anthesis. Aust. J. Agri. Res. 41: 67-78.
- Matyssek, R., Tang, A.C., Boyer, J.S. 1991. Plants can grow on internal water. Plant Cell Environ. 14: 925-930.
- Zhang, J., Zheng, H.G., Ali, M.L., Tripathy Aarti, A., Pathan, M.S., Sarial, A.K., Robin, S., Thanh Nguyen, T., Babu, R.C., Nguyen, B.D., Sarkarung, S., Blum, A., Nguyen, H.T. 1999. Progress on the molecular mapping of osmotic adjustment and root traits in rice. In Ito, O. et al. eds., Genetic Improvement of Rice for Water-limited Environments. IRRI, Los Baños. pp307-318.
- Ober, E.S., Sharp, R.E. 1994. Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potentials. I. Requirement for increased levels of abscisic acid. Plant Physiol. 105: 981-987.
- O'Toole, J.C., Cruz, R.T. 1983. Genetic variation in epicuticular wax in rice. Crop Sci. 23: 392-394.
- O'Toole, J.C., Soemartono 1981. Evaluation of a simple technique for characterizing rice root system in relation to drought resistance. Euphytica 30: 283-290.
- O'Toole J.C. 1982. Adaptation of rice to drought-prone environments. In Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice. IRRI, Los Baños. pp 195-213.
- Price, A.H., Virk, D.S. 1997. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) II. Mapping quantitative trait loci using molecular markers. Theor. Appl. Genet. 95: 143-152.
- Price, A.H., Tomos, A.D., Virk, D.S. 1997. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) I. A hydroponic screen. Theor. Appl. Genet. 95: 132-142.
- Puckridge, D.W., O'Toole, J.C. 1983. Dry matter and grain production of rice, using line source sprinkler in drought studies. Field Crop Res. 3: 303-319.
- Raffite, R 1999. Genetic improvement of rice for water-limited environments: constraints and research opportunities. In Ito, O. et al. eds., Genetic Improvement of Rice for Water-limited Environments. IRRI, Los Baños. pp347-353.
- Ray, J.D., Yu, L., McCouch, M.C., Wang, G., Nguyen, H.T. 1996. Mapping quantitative trait loci associated with root penetration ability in rice (*Oryza sativa* L.) Theor. Appl. Genet. 92: 627-636.
- Shen, L., Coutois, B., McNally, K., McCouch, S., Li, Z. 1999. Developing near-isogenic lines for IR64 introgressed with QTLs for deeper and thicker roots through marker-aided selection. In Ito, O. et al. eds., Genetic Improvement of Rice for Water-limited Environments. IRRI, Los Baños. pp275-292.
- Steponkus, P.L., Shahan, K.W., Cutler, J.M. 1982. Osmotic adjustment in rice. In Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice. IRRI, Los Baños. pp191-194.
- Trebuil, G., Courtois, B., Herrera W. 1996. Assessment of upland rice rooting depth: does the herbicide injection technique work? J. Agron. Crop Sci. 177: 85-93.
- Wade L.J. 1999. Critical characteristics of rainfed rice environments and implications for rice improvement. In Ito, O. et al. eds., Genetic Improvement of Rice for Water-limited Environments. IRRI, Los Baños. pp1-10.
- Widawsky, D.A., O'Toole, J.C. 1996. Prioritizing the rice research agenda for

- eastern India. In Rice Reserarch in Asia : Progress and priorities. IRRI, Los Baños. pp109-129.
- Yambao, E.G., Ingram, K.T., Real, J.G. 1992. Root xylem influence on the water relations and drought resistance of rice. J. Exp. Bot. 43: 925-932.
- Yadav, R., Courtois, B., Huang, N., McLaren, G. 1997. Mapping genes controlling root morphology and root distribution in a double-haploid population of rice. Theor. Appl. Genet. 94: 619-632.
- Yoshida, S., Hasegawa, S. 1982. The rice root system: its development and function. In Drought Resistance in Crops with Emphasis on Rice. IRRI, Los Baños. pp 97-114.
- Yoshida, S., Reyes, E. de los 1976. Leaf cuticular resistance of rice varieties. Soil Sci. Plant Nutri. 22: 95-98.