

天水田の早魃と根系の遺伝的改良

鴨下 顕彦

東京大学大学院農学生命科学研究科附属農場

要旨：世界に 3600 万 ha 広がる天水田での平均収量は 2.3t/ha と低く、その主要な原因の 1 つは早魃である。国際稲作研究所では、早魃による収量低下を、イネの耐乾性の遺伝的な改善によって減少させようとしてきた。飛躍的に生産性を改善した耐乾性品種はいまだに育成されていないが、早魃環境の特性化、耐乾性形質の確定、選抜方法の確立のため研究が蓄積されてきて、生産性の漸進的向上・安定化が期待されている。最近の根系に関わる研究では、早魃時の水吸収が土壌深層での根の伸長に関係することがポット試験で示され、天水田のように根の下方への成長が抑制される環境でも、深根性が耐乾性の改善に関与し得ることが示唆された。一方、深根性と根の太さを、耐乾性を改善する形質の候補として、量的遺伝子座 (QTL) の解析が、複数の遺伝集団で異なる栽培環境下で行われてきた。そこでは、乾燥ストレスのない状態でも、気温や日射の違いによって、根の形態に関する多くの QTL の位置が異なり、QTL 解析で表現型を調べる環境条件の設定が重要であることが示された。しかし、少数ではあるが、異なる環境でも繰り返し検出された QTL もあった。また、3 つ以上の遺伝集団に共通して、染色体上の近似位置に検出された QTL もかなりの数あり、遺伝的背景にはよらない深根性や根の太さの QTL があることが分かった。現在、DNA マーカーによる根系の遺伝的改良が進められている。

キーワード：イネ、深根性、耐乾性、天水田稲作、量的遺伝子座 (QTL)

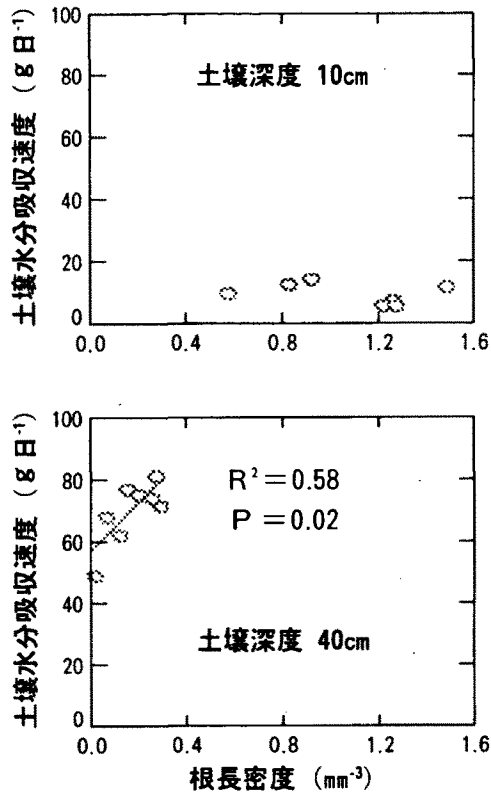
1. はじめに

灌漑設備のない天水田での稲作の面積は世界全体で約 3600 万 ha で、平均収量は 2.3t/ha (1991 年度) (IRRI, 1997) である。この広大な面積の中の生産力の向上と安定を図るために、国際稲作研究所では、天水田地域の各国の拠点研究機関との研究ネットワークを作り、各地域の特性に応じた研究・技術開発を進展させている。同時に、先進諸国とも研究協力を強めて、そこでの優れた研究技術を活用している。本稿では、天水田稲作地域で生産性の低下を招いている最も深刻な問題の 1 つである早魃 (Widawsky and O'Toole, 1990) について取り上げる。筆者は既に天水田での早魃への適応性の遺伝的改良について、簡単なレビューを行ってきた (鴨下, 1999; Kamoshita et al., 1999a)。また、最近の天水田での早魃に対する研究については、国際稲作研究所のプログラムレポート (IRRI, 1999: <http://IRRIwww/IRRIHome/98ProgramReport/98programreport.htm>) や、Field Crops

Research の特集 (第 64 巻 1-210 ページ, <http://www.elsevier.co.jp/inca/publications/store/5/0/3/3/0/8/>) で見ることが出来る。本稿では、それらを簡単に要約して、更に筆者自身関わった、根系に関する 2 つの研究を、特に量的形質の遺伝子座 (quantitative trait loci, QTL) の解析の最新の成果を含めて紹介する。

2. 早魃の研究の概要

これまでは、早魃の問題解決のために、耐乾性の遺伝的改良に大きな労力が割かれてきた。その中では、①早魃環境の特性化 (environment characterization)、②耐乾性形質の確定 (drought resistant traits)、③選抜方法の確立 (screening)、という 3 つの研究課題を挙げる事が出来る。まず第 1 に、天水田の早魃と一口に言っても、その期間や強度や稲の生育のどの時期に起こるかが多様である。だから、環境の特性化は、天水田で遺伝的な改良を考える場合、特に必要となる研究課題であ



第1図 土壌表層と深層で乾燥下での8品種の根長密度と土壌水分吸収の関係 (Kamoshita et al., 2000より改変)

る。現在、水利状態に注目して、天水田は5つのサブエコシステムに分けられているが (Mackill et al., 1996), 水田の高さの位置や地勢 (topography) や、降水パターンや、複数の品種の反応を利用して、特性化しようとする努力も続けられている (Wade et al., 1999)。第2に、収量性以外に、ストレス環境への適応性を示す形質が探索されてきた。O'Toole (1982) は、地上部、地下部、生殖器官について、耐乾性を改善し得る候補形質を列挙し、その生理的な根拠をまとめている。しかし、今だに、単独の形質だけで早魃下の収量を大幅に向上させることは示されていない (このため、遺伝子導入により耐乾性を改善する試みよりも、後述するように、マーカーにより、候補となる形質の量的遺伝子座を選抜していく方法が試みられてきた)。現在でも、耐乾性の形質として、浸透圧調整や、葉の水ポテンシャルや、根の土壌盤層貫入抵抗や、根の深さや太さなどの形質の効果が調べられている。また、天水田の場合、ストレス期間中に発現する適応形質だけでなく、ストレスが始まる前の作物体の状態や、ストレスからの回復の特性についても、その遺伝的な差を調べる必要があるが、これまではあまり調

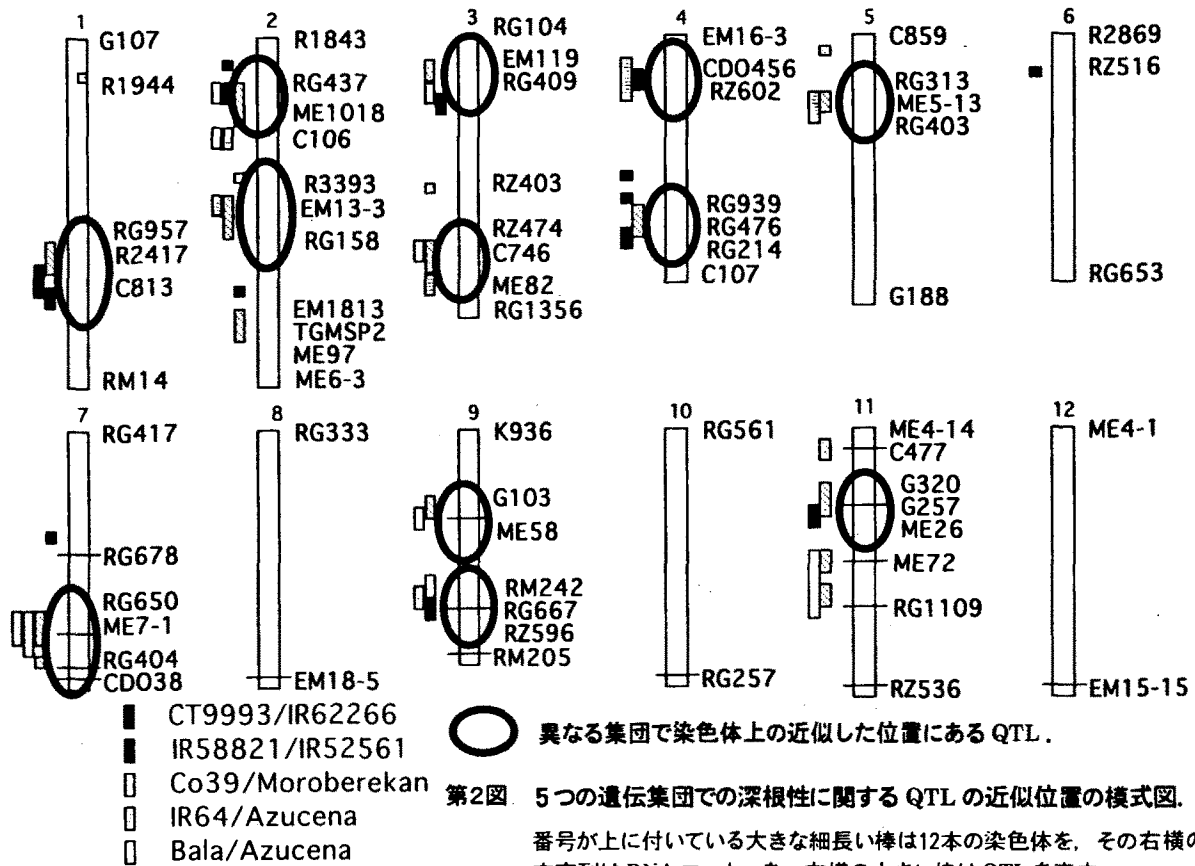
査されていない。第3に、耐乾性の遺伝的な差異を選抜する手法が必要である。多数の育種系統を迅速に選抜するために、葉の巻き程度や早魃スコアや赤外線による群落温度測定法が考案されてきた。地下部の形質を選抜する手法としては、根の引き抜き抵抗法が育種現場で行われているが、これは湛水状態でしか使えないし、また、土壌の物理的状态との相互作用があることが予想されている。この他に、ワックス層を貫入できる根の量による選抜法 (Yu et al., 1995) や、マーカーによる選抜法 (Mackill et al., 1999) が、現在検討されている。また、開花期や登熟期のストレスに対する選抜法も検討されつつある。

3. 最近の根系の研究

次に最近著者自身関わった国際稲作研究所での根系に関わる2つの研究を紹介する。

3. 1. 根系と水吸収

第1は、根系と水吸収のモデル実験で、ジャパン IRRI シャトルプロジェクトの研究として行われた。詳細は、Plant Production Science で報告されている (Azhiri-Sigari et al., 2000; Kamoshita et al., 2000; Wade et al., 2000)。従来、深根性は耐乾性に関係しているという経験的な憶測や陸稲栽培でのデータはあったが、根の下方への伸張が著しく制限される天水田の環境で、根系の違いが早魃下の水吸収に影響を及ぼしたことを実証するデータはなかった。また、再灌水に対するイネの回復反応も多く調べられていなかった。このモデル実験では、栄養成長期から幼穂分化期にかけての時期に、異なる期間と異なる強度の水ストレスをかけて、その後再灌水するポット実験を3つ行い、土壌乾燥中の根系の形態変化と水吸収と再灌水に対する根系の回復反応を調査した。材料としては、天水田地域でこれまで栽培されてきた代表的な品種と、マーカー選抜のプログラムの遺伝集団の親として選ばれた系統の8つを用いた。ポットの大きさは直径 20 cmで高さが 55 cmであった。土壌水分は、TDR (Time Domain Reflectometry) を用いて、深度 10 cm, 20 cm, 30 cm, 40 cmで、早魃期間中経時的に測定した。その結果、ローム土で緩やかに水ストレスが進行する場合には、土壌の乾燥に対する土壌深層 (40 cm) での根の伸長反応が品種間で異なり、そこでのわずかな根長密度の差が土壌深層からの水吸収に関係していることが示された (第1図)。また、再灌水に対する地上



部・地下部の反応も品種間で異なることが示された。

3. 2. 根系の QTL 解析

次に紹介するのは、国際稲作研究所で行われた、2つの集団の複数の環境での根系の変異と QTL を解析した実験と、これまでの文献のレビューである。この研究は、ロックフェラー財団による、イネの耐乾性をマーカー選抜によって改善するプロジェクトの一部である。浸透圧調節や根の土壌盤層貫入抵抗性についてはテキサス工科大学とイスラエルのボルカニセンターによって、圃場での成長や収量性についてはタイのウボン稲作研究所によって行われた。結果の一部は既に報告されており (Kamoshita et al., 1999b), 残りは現在投稿中である。上述のように、根系と耐乾性との関連が示唆されてきたにもかかわらず、根系が環境によって影響されやすい形質であり、更にその表現型での比較には掘り取り調査など多くの労力を必要とするために、根系の遺伝的な変異を選抜する方法が確立していなかった。しかしながら、最近、DNA マーカーの育種・遺伝学への利用の1つと

して、根系の QTL 解析が行われ、データが集積されてきた。国際稲作研究所で行った実験では、材料としては、CT9993 (ジャポニカ, 深根・太根) と IR62266 (インディカ, 浅根・高浸透圧調整) の交雑による倍加半数体 154 系統と、IR58821 (深根・太根) と IR52561 (浅根・高浸透圧調整) (共にインディカ) の交雑による F7 自殖組換体 166 系統の2つの集団を用い、それぞれ、日射と気温の異なる4つと2つの環境で栽培した。形質として、イネの根系の深根性を表すパラメーターとして、30 cm以下の深い根の重さ (深根重), その割合, 分けつ当りの深根重, 最も深い根の長さを測定・算出し、また、根の太さを表すパラメーターとして、根の直径を土壌表層と深さ 20 cmで測った。上述のモデル試験と同じ大きさのポットで、最大分けつ期 (播種後約 45 日) まで栽培した。連鎖地図は、倍加半数体は、RFLP, AFLP, MS を含む 315 マーカーで、自殖組換体は、RFLP と AFLP から成る 399 マーカーで、マップメーカーによってテキサス工科大学で作られた。QTL 解析は、QTL マッパーによって行い、LOD スコアが2以上のものを有意とした。結果として、

根のQTLは環境による影響を強く受けること、すなわち、QTL解析をする環境を実際の品種が栽培される標的環境に合うようなものとして選定することが重要であることが示された。同時に少数ではあるが、異なる環境にも共通して検出されたQTLがあったので、これらのQTLは、根系の広範な環境への適応と関係しているものとして、マーカー選抜のために利用できる。この実験結果に、これまでの文献レビュー(Champoux et al., 1995; Price and Tomos, 1997; Yadav et al., 1997)を加えて、インディカ間の交雑による1つの集団と、インディカとジャポニカ間の交雑による4つの集団について、根系のQTLを比較することが出来るようになった。その結果、異なる集団間でも、かなりの数のQTLが染色体上の近くに位置することが示された(第2図)。

4. おわりに

現在、QTL解析をした遺伝集団の中から有望な系統について、その水分吸収や耐乾性や再灌水に対する回復の機構が調べられている。土壤乾燥時の根系の形態変化の品種間差が、水吸収や耐乾性と関係してくるのは、どのようなストレス環境下でなのか、更に検討を要する。また、深根性や根の太さのQTLを持つ系統を連続戻し交雑して、根系の形態の改良程度について評価し、マーカーによる根系の選抜の可能性も検討されている。天水田稲作研究の場合は、先述のコンソーシアムによる、地域性を考慮した研究が不可欠である。しかし同時に、根系の形態変化の経時的な観測、土壤水分や硬度の高精度な測定、圃場内の土壤や作物の分布の不均一性の評価など、装置や手法の開発によって研究が前身し得る領域があり、特にそのような分野での根系・根圏の研究者の貢献が期待されている。

引用文献

- Azhiri-Sigari, T., Yamauchi, A., Kamoshita, A. and Wade, L.J. 2000. Genotypic variation in response of rainFed lowland rice to drought and rewatering. II. Root growth. *Plant Prod. Sci.* 3: 180-188.
- Champoux, M.C., Wang, G., Sarkarung, S., Mackill, D.J., O'Toole, J.C., Huang, N., McCouch, S.R. 1995. Locating genes associated with root morphology and drought avoidance in rice via linkage to molecular markers. *Theor. Appl. Genet.* 90: 969-981.
- IRRI. 1997. Rice Almanac, 2nd ed., IRRI, Philippines. pp181.
- IRRI. 1999. Program Report For 1998. IRRI, Philippines.
- 鴨下 顕彦 1999. 根の研究と天水田稲作. 農及園 74: 298-304.
- Kamoshita, A., Wade, L.J., Yamauchi, A. 1999a. Prospect For crop-soil research For rainFed lowland rice improvement. In Horie, T. et al. eds., Proc. Int. Symp. "World Food Security and Crop Production Technologies For Tommorrow". pp217-220.
- Kamoshita, A., Wade, L.J., Siopongco, J., Sarkarung, S., Zhang, J., Ali, M.L., Pathan, M.S., Nguyen, H.T. 1999b. 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, Philippines. pp227-238.
- Kamoshita, A., Wade, L.J., Yamauchi, A. 2000. Genotypic variation in response of rainFed lowland rice to drought and rewatering. III. Water extraction during the drought period. *Plant Prod. Sci.* 3: 189-196.
- Mackill, D.J., CoFFman, W.R., Garrity, D.P. 1996. RainFed lowland rice improvement. IRRI, Philippines, pp211.
- Mackill, D.J., Nguyen, H.T., Zhang, J. 1999. Use of molecular markers in plant improvement programs For rainFed lowland rice. *Field Crops Research* 64: 177-185.
- O'Toole, J.C. 1982. Adaptation of rice to drought-prone environments. In Drought resistance in crops with emphasis on rice. IRRI, Philippines. pp195-213.
- Price, A.H., Tomos, A.D. 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.
- Wade, L.J., Fukai, S., Samson, B.K., Ali, A., Mazid, M.A. 1999. RainFed lowland rice: physical environment and cultivar requirements. *Field Crops Res.* 64: 3-12.
- Wade, L.J., Kamoshita, A., Yamauchi, A., Azhiri-Sigari, T. 2000. Genotypic variation in response of rainFed lowland rice to drought and rewatering. I. Growth and water use. *Plant Prod. Sci.* 3: 173-179.
- Widawsky, D.A., O'Toole, J.C. 1990. Prioritizing the rice biotechnology research agenda For Eastern India. The Rockefeller Foundation, New York.
- Yadav, R., Courtois, B., Huang, N., McLaren, G. 1997. Mapping genes controlling root morphology and root distribution in a doubled-haploid population of rice. *Theor. Appl. Genet.* 94: 619-632.
- Yu, L.X., Ray, J.D., O'Toole, J.C., Nguyen, H.T. 1995. Use of wax-petrolatum layers For screening rice root penetration. *Crop Sci.* 35: 684-687.