

主論文の要約

Regulation of flowering time and root development through water management and its application to breeding for cold stress escape in rice

(水管理によるイネの出穂および根系発育の制御と冷害回避育種への応用)

名古屋大学大学院生命農学研究科
植物生産科学専攻
生物遺伝情報研究室
長谷川 友美

世界的に米の消費量は年々増加し続けており、特にアフリカ地域における増加率は他の地域に比べて著しく高い。しかし、サブサハラアフリカの多くの国ではコメの需要増加に対して国内生産が追いつかず、コメの増産が喫緊の課題となっている。ケニア最大の灌漑稲作地域であるムエア地区を含む東アフリカの標高が高い地域では、雨季の直後である6月～7月に冷涼期となるため、気温の低下による冷害が問題となる。冷温の年次変動(時期・強度・期間)は激しく、深刻な冷温年には耐冷性系統でさえも収量を著しく低下させ、甚大な被害が生じる。そのため、ケニアでのコメ増産を図るには、耐冷性向上など遺伝的な改良に加え、深刻な冷温を回避する新たな解決策が必要不可欠である。イネは出穂前の穂ばらみ期が冷温に最も弱く不稔が生じるため、冷害危険期とされている。一方、その前後の時期に同程度の冷温を与えても稔実率に大きな低下は見られない。このことから、ケニア高冷地稲作において、シビアな冷温年は冷害危険期に冷温期が被らないよう、冷害を回避することが重要となる。加えて、ケニア最大の灌漑稲作地帯であるムエアにおいても水不足に陥るシーズンがあり、安定生産を目指す上では、冷害とともに乾燥ストレスをも考慮した対策が必要となる。

一般に、シビアな乾燥ストレスは出穂を遅延させるが、この場合は劇的な減収を伴うこととなる。これに対して、先行研究により湛水と軽度の乾燥を繰り返す節水栽培技術である間断灌漑法(Alternative wetting and drying, AWD)により、出穂遅延が可能となる系統が存在することが判明した。しかし、本系統では変異遺伝子の多面発現による悪影響が認められ、実際の育種利用は困難であった。そこで本研究の第2章では、イネの冷害危険期の冷温期からの回避を目指し、AWD下にて出穂変動を示すが、他の形質には悪影響が見られない系統の選抜を試みた。一方、AWD下では軽微な乾燥ストレスが生じるとともに、土壌の好気と嫌気状態の繰り返しが根系発育を妨げ、その結果として減収となる場合が報告されている。そこで第3章では、新規に作出・選抜した根系発達の良い *outstanding rooting1*

(*our1*)変異体の有用性をケニアの AWD 圃場で評価し、続く第 4 章では、その優れた根系発達を制御するメカニズムの解明を試みた。さらに最終章では、これら冷害回避技術を構成する各要素の有用性を、遺伝資源と栽培技術の両視点から総合的に検証した。

第 2 章では、野生稲および栽培イネの染色体断片を持つ染色体断片置換系統群 (Chromosome Segment Substitution Line, CSSL) を含む約 300 系統を AWD 圃場で栽培し、出穂期を調査した。その結果、日本での AWD 圃場下において 16 日間出穂が遅延する系統を、またケニアでの AWD 圃場下において 9 日間出穂が遅延する系統が見出された。これら選抜系統の地上部生育に遺伝的な悪影響は確認されなかったため、AWD による冷害回避を目指す上での育種材料として有望だと考えられた。一方、AWD の開始時期が異なると同一系統において出穂期が変動したため、選抜系統において出穂期の遅延を誘導するには、少なくとも出穂 30 日より前に地下水位を低下させることが必要であった。加えて、AWD の強度や期間、時期を精査することで出穂遅延を最大限誘導できる AWD 条件を見出すことが可能であることが示唆された。一般に、シビアな乾燥ストレスは出穂を遅延させるが、日本およびケニアの AWD による軽微な乾燥ストレス下では、大多数の系統で出穂が早まる傾向が確認された。節間長および穂長を経時的に計測した結果、最終的な出穂時の節間長および穂長には栽培条件下の違いによる差は見られなかった。また、両栽培環境下において節間および穂の伸長速度に差は確認されなかった一方、AWD により幼穂分化が促進され、湛水下と比べ節間および穂が早く伸長を開始した。さらに、AWD 下では湛水下よりも早い時期に花成促進遺伝子の発現が誘導されていた。この結果から、大多数の系統では AWD により花成誘導が促進され、出穂期が早まったと考えられた。

第 3 章では、AWD による収量低下を優れた根系発達により軽減することを目指し、*our1* 変異体の原因遺伝子が根系、地上部生育、収量に与える影響を検証した。ポットおよびケニア圃場の栽培試験に共通して、*our1* 遺伝子は AWD 下で総根長を増加させ、特に細い側根の伸長を促していた。太い冠根ではなく細い側根を増加させたことにより、総根長は増加した一方、根重に変化は見られなかった。この結果より、*our1* 遺伝子はより少ないエネルギー消費で優れた根系を形成していると考えられた。地上部生育に関しては、最高分けつ期の高い地上部乾物重、出穂期以降の高い成長率、登熟期の穂重の増加への貢献が示唆された。湛水下では出穂期以降の地上部乾物増加量に遺伝子間で差はなかったが、AWD 下においては *our1* 遺伝子が有意に高い増加量を示した。この顕著な成長率は高く維持された出穂期以降の光合成能力が寄与していると推測された。ポットを用いて根の水吸収力を評価した結果、AWD 下において高い水吸収力が確認され、特に乾燥後の再灌水期間に顕著に機能することが認められた。収量構成要素を解析した結果、収量は穂数および粒数と非常に高い正の相関を持つことが示され、*our1* 遺伝子による AWD 下での収量維持には、高く維持されたこれらの穂形質が貢献したと示唆された。以上の結果より、*our1* 遺伝子は AWD 下で生育後期まで水吸収能力の高い側根発達を促すことで水吸収能力を高く維持し、地上部生育および収量に貢献したと考えられた。

our1 変異体の根系形質の有用性が確認されたため、第 4 章では優れた根系発達を制御するメカニズムの解明を試みた。*our1* 変異体の根系では、種子根長が増加する一方、側根密度が減少する。これらは先行研究により単離されたオーキシン信号伝達が抑制された変異体と共通して見られる特徴であり、*our1* 変異体におけるオーキシンの関与が示唆された。そこで、本変異体の重力屈性を調べた結果、野生型に比べ重力応答能が低下する傾向が見られた。本変異体ではオーキシニングナルの顕著な低下が確認された一方、オーキシン含量には野生型と比べ有意な差は見られなかった。また、オーキシン誘導性遺伝子の発現量が *our1* 変異体で低下し、オーキシンにより発現が抑制される遺伝子の発現量が増加していた。加えて、本変異体では個々の細胞長が野生型と比べ 2 倍近く伸長していたことから、細胞伸長に関与するオーキシン応答性遺伝子の発現を制御することで、伸長を促すことが推測された。そこで、本変異体の原因遺伝子の単離を試みた結果、*bZIP* 遺伝子ファミリーに属する遺伝子の機能欠損に起因することが判明した。以上のことから、本変異体では *bZIP* 型転写因子の変異によるオーキシン信号伝達の抑制を通して、根系発育を促していると考えられた。

以上より、本研究では、1) AWD 下にて出穂遅延が誘導される系統の選抜に成功し、また、2) AWD 下での生育阻害回避における *our1* 変異遺伝子の有用性を実証するとともに、3) *our1* 変異体の優れた根系発達がオーキシニングナルの抑制に起因することを明らかにした。これら 3 要素は本研究で提唱した冷害回避技術を構成する各要素であり、1) と 2) はケニアの圃場レベルにて実証し、3) に関しては、さらなる根系改良に有益な情報となり得ることから、新技術としての各要素の有用性が確認された。遺伝資源の面からは、AWD 下にて出穂遅延が誘導される系統、および同環境下において収量維持に貢献する *our1* 変異遺伝子を特定したことで、冷害回避技術の有望材料となることが期待される。さらに、栽培技術の面からは、AWD 処理の開始時期によって出穂期が変動することや AWD の土壌水分状態により根の水吸収量が変化することが明らかとなり、遺伝資源の能力を最大限発揮させる AWD 条件の特定が可能であることが示唆された。本研究により検証した新技術のケニア高冷地稲作への活用方法は、1) マイルドな冷温年には出穂後に AWD を開始することにより出穂期に影響を与えず節水効果が期待され、2) シビアな冷温年には冷害危険期に冷温期が被らないよう出穂期の 30 日より前から AWD を開始することで節水と出穂遅延の両立を実現する。以上のことより、AWD により出穂遅延を誘導することでケニア高冷地の冷害を回避し、同時に根系改良により収量を維持することで、米安定生産を可能にする冷害回避技術確立の可能性が示された。