

水稻の個葉光合成速度の品種間差に関わる形質のゲノム解析
安達俊輔（独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構作物研究所）

イネの乾物生産、収量を今後大きく増加させるためには、個体群を構成している個葉の光合成速度を大きく向上させることが不可欠である。近年のイネゲノム研究の進展により、収量に関わる重要な生理・形態的形質についても、多様な DNA マーカーを用いて量的形質遺伝子座 (QTL) の推定を行うことが可能となり、育種効率の大幅な向上が期待されている。しかしながら、複雑なプロセスからなる光合成速度の向上を目指したゲノム解析はほとんど行われてこなかった。

最近、圃場に生育する作物の光合成速度の測定技術が大きく進歩するとともに、いろいろなイネ品種を用いた遺伝解析が展開され、そのための材料の開発が行われるようになった。このような時代背景のもと、安達氏は、光合成速度の大きく異なるインド型多収性品種と日本型品種に着目して、光合成速度の QTL 解析とその作用機構の解明にいち早く取り組み、光合成速度の向上に関わる遺伝子座の一部とその機能を明らかにした。研究業績の内容は、以下のように要約される。

1. 個葉光合成速度に関わる要因の品種間差異

インド型多収性品種ハバタキ、タカナリと日本型品種ササニシキ、コシヒカリの間で光合成速度の大きく異なる実態を、蒸散速度が小さい午前に測定される最大光合成速度と光合成速度の日中低下に着目して解析した。そして、インド型多収性品種は日本型品種に比較して、①穂ばらみ期以降に根の窒素吸収能力が高くなることによって葉の窒素含量が高く、個葉の最大光合成速度が高くなること、および②穂ばらみ期以降、根の量が著しく大きくなり根の水伝導度（吸水能力）が高くなることによって、蒸散速度が大きくなる日中においても高い光合成速度を維持することを明らかにした。加えて、根の水伝導度が大きいことが、日中の光合成速度の維持のみならず、午前の最大光合成速度を高めていることを明らかにした（業績 1, 5）。

2. 最大光合成速度に関わる遺伝子座の推定とその作用機能の解明

次いで、最大光合成速度を指標として、ササニシキとハバタキの染色体断片置換系統群 (CSSLs) およびコシヒカリとハバタキの交雑後代系統を用いて、ハバタキ対立遺伝子がササニシキやコシヒカリに対して最大光合成速度を高める遺伝子座を第 4, 5, 8, 11 染色体上に推定した（業績 3）。

併せて、ササニシキとハバタキの CSSLs を用いて最大光合成速度や日中の光合成速度の維持に重要な根の水伝導度に関わる QTL 解析を行い、ハバタキ対立遺伝子がササニシキに対して水伝導度を高める遺伝子座を第 4 染色体上に推定し、この QTL は根の量を増加させることを明らかにした（業績 2）。

さらに、第 4 および第 8 染色体のハバタキ染色体領域をそれぞれ約 2.7, 約 1.5 Mb まで狭めたコシヒカリ遺伝背景の準同質遺伝子系統 (NIL) を作出し、第 4 染色体の QTL は葉の窒素含量と根の水伝導度を高める作用があること、第 8 染色体の QTL は根の水伝導度を高める作用があることを明らかにした。そして、第 4 染色体の当該遺伝子座は根の表面積を増加すること、第 8 染色体の当該遺伝子座は根の表面積あたりの水伝導度を増加することによって、それぞれ根の水伝導度を高めていることを明らかにした（業績 4）。

3. 個葉の光合成速度を高める遺伝子座の集積効果

第 4 および第 8 染色体の光合成速度を高める QTL を集積させたコシヒカリ遺伝背景系統（集積系統）は、各 QTL の生理的作用機構を併せ持ち、集積系統の最大光合成速度は単独 QTL を有する系統に比べて高く、しかもハバタキとほぼ等しい値を示すという集積効果があることを明らかにした。光合成速度は複雑な過程からなる量的形質であるものの、本結果は、鍵となる少数の遺伝子を導入することにより光合成速度を大幅に改良することが可能であることを示唆している（業績 7）。

4. インド型多収性品種を大きく上回る高い最大光合成速度を示す水稻の要因解析

タカナリとコシヒカリの交雑後代固定系統の中から、大気 CO₂ 濃度条件ではタカナリの最大光合成速度を大きく上回り、C4 植物のトウモロコシに匹敵する高い光合成速度を示し、飽和 CO₂ 濃度条件においてもタカナリの光合成速度を大きく上回る超越分離系統（高光合成系統）を見出した。この高い光合成速度を Farquhar のモデルに基づいて解析し、高光合成系統が高い光合成速度を示す要因を、リブローズ -1,5- ニリン酸 (RuBP) カルボキシレーション律速の状態では葉肉伝導度が大きいことに、また、RuBP の再生速度律速の状態では電子伝達速度が大きいことにあることを明らかにした。さらに、高光合成系統の葉肉伝導度が大きいことには、葉肉細胞が小さく、葉肉細胞の有腕突起がよく発達しているというコシヒカリの特徴と葉が厚いというタカナリの特徴を合わせもち、細胞間隙に面している葉緑体表面積が大きくなることによって、細胞間隙から葉緑体への CO₂ 拡散効率の促進が関わることを明らかにした（業績 6）。

以上の研究成果は、DNA マーカーを利用して光合成速度の低い日本型品種の光合成速度を高めるだけでなく、日本型品種のもつ対立遺伝子がインド型多収性品種の光合成速度を高めるとともに、乾物生産や収量の一層高い品種を育成することが可能であることを示唆している。このような将来展望を具体的に示した個葉光合成の遺伝子座に関する研究は、極めて先駆的であり、その重要性からイネの光合成、多収性の研究に大きなインパクトを与えるものと高く評価できる。今後、本研究はイネの個葉光合成速度を高める遺伝子の同定、光合成速度を高めるための DNA マーカーを利用した育種戦略の構築へと大きく進展していくものと期待される。よって、本業績は日本作物学会研究奨励賞に十分値するものと判断される。

研究業績

1. 浅沼俊輔・二戸奈央子・大川泰一郎・平沢正 2008. 水稻品種ササニシキとハバタキの収量、乾物生産とこれに関わる生理生態的性質の比較. 日作紀 77: 474-480.
2. Adachi, S., Tsuru, Y., Kondo, M., Yamamoto, T., Arai-Sanoh, Y., Ando, T., Ookawa, T., Yano, M. and Hirasawa, T. 2010. Characterization of a rice variety with high hydraulic conductance and identification of the chromosome region responsible using chromosome segment substitution lines. Ann. Bot. 106: 803-811.
3. Adachi, S., Nito, N., Kondo, M., Yamamoto, T., Arai-Sanoh, Y., Ando, T., Ookawa, T., Yano, M. and Hirasawa, T. 2011. Identification of chromosomal regions controlling the leaf photosynthetic rate in rice by using a progeny from *japonica* and high-yielding *indica*

varieties. Plant Prod. Sci. 14: 118-127.

4. Adachi, S., Tsuru, Y., Nito, N., Murata, K., Yamamoto, T., Ebitani, T., Ookawa, T. and Hirasawa, T. 2011. Identification and characterization of genomic regions on chromosomes 4 and 8 that control the rate of photosynthesis in rice leaves. J. Exp. Bot. 62: 1927-1938.
5. Taylaran, R.D., Adachi, S., Ookawa, T., Usuda, H. and Hirasawa, T. 2011. Hydraulic conductance as well as nitrogen accumulation plays a role in the higher rate of leaf photosynthesis of the most productive variety of rice in Japan. J. Exp. Bot. 62: 4067-4077.
6. Adachi, S., Nakae, T., Uchida, M., Soda, K., Takai, T., Oi, T., Yamamoto, T., Ookawa, T., Miyake, H., Yano, M. and Hirasawa, T. 2013. The mesophyll anatomy enhancing CO₂ diffusion is a key trait for improving rice photosynthesis. J. Exp. Bot. 64: 1061-1072.
7. Adachi, S., Baptista, L.Z., Sueyoshi, T., Murata, K., Yamamoto, T., Ebitani, T., Ookawa, T. and Hirasawa, T. 2014. Introgression of two chromosome regions for leaf photosynthesis from an *indica* rice into the genetic background of a *japonica* rice. J. Exp. Bot. 65: 2049-2056.