

## 水稲における倒伏抵抗性多収品種の特性の解明と強稈性に関わる形質のゲノム解析

大川泰一郎（東京農工大学大学院農学研究院）

世界ではコメの需要量が大きく増加を続け、一方、わが国ではコメの生産コストの低減が強く求められている。このような中で、単位面積当たり収穫量（以下、収量）を今後大きく高めていくことが重要である。これまでの水稲の品種改良では、草型が改良され、多肥条件でも倒伏しない多数の短稈品種が育成されて、収量向上が実現されてきた。しかし、このような短稈品種の乾物生産能力には限界があるため、バイオマス生産量を大きくし、かつ、収量も向上させる、という新しい品種改良の方向を見出す必要のあることが近年指摘されている。

大川泰一郎氏は、長稈性に着目して水稲多収品種の高い乾物生産能力を支える性質と長稈多収品種に不可欠な倒伏抵抗性に関わる稈の性質を解明した。さらに、近年急速に進歩しているゲノム解析手法を取り入れて、これらの成果を基礎に強稈性に関わる遺伝子座と遺伝子を同定するなど、極めて先駆的な知見を得た。研究業績の内容は以下のように要約される。

### 1. 多収品種の光合成特性の生理学的解明

老化過程における光合成速度の減少は登熟期の個体群純同化率、ひいては個体群成長速度に大きく影響する。氏は、主茎と分げつ茎の光合成速度の違いに着目して研究を実施し、分げつ茎は主茎に比較して、登熟期の老化による光合成速度の減少が大きく、主茎と分げつ茎の減少の違いには品種間差があることを見いだした。また、長稈穂重型の多収品種台農 67 号は、分げつ茎の光合成速度が主茎と同様に長期間高く維持され、このことが本品種の登熟期間中の乾物生産を高めている要因の一つであることを明らかにした（業績 2）。

ついで、老化過程における光合成速度の減少程度の異なる要因を、光合成速度の減少程度が小さい多収性品種アケノホシを用いて検討した。その結果、アケノホシは、幼穂形成期から登熟期間中にかけて窒素の吸収蓄積量が多く、かつ、吸収蓄積された窒素の葉身への分配が大きいことによって、登熟期間中も Rubisco 含量を高く保って高い光合成速度を維持すること、また、アケノホシの葉身への窒素分配が高いことには、根から地上部に送られる植物ホルモンのサイトカイニン量が多いことが関係していること（業績 7, 8）、さらに、サイトカイニンは Rubisco 遺伝子の転写活性を高めて *rbcLmRNA* と *rbcSmRNA* 量を増加させることを明らかにした（業績 8）。

### 2. 長稈性品種の乾物生産特性の解明と倒伏抵抗性品種の強稈特性の解明

$C_3$  植物である水稲の光合成速度は大気  $CO_2$  濃度条件では常に  $CO_2$  濃度律速の状態にあり、また、晴天日の日中には個体群内の  $CO_2$  濃度は大きく減少する。氏は長稈穂重型多収品種台農 67 号を用いて、長稈性品種は単位空間に占める葉面積を表す葉面積密度が小さいことによって、個体群内の  $CO_2$  濃度が日中高く維持されることから、登熟期の個体群純同化率を大きくし、個体群成長速度を大きくする重要な要因であることを明らかにし、倒伏しなければ、長稈品種が乾物生産に有利であることを示した（業績 1）。

長稈穂重型品種の物質生産上有利な特徴を利用するためには、倒伏抵抗性を備えていることが不可欠である。そこで、まず、倒伏抵抗性の異なる多くの品種を用いて倒伏抵抗性に関わる性質を挫折強度に着目して比較、解析し、挫折強度の大きい品種では、①稈基部の断面係数が大きいこと、②曲げ応力が大きいこと、そして、③葉鞘による稈の補強程度が大きいことの 3 つの性質が挫折強度を大きくしていることを明らかにした（業績 3）。併せて、曲げ応力の品種間差をもたらす主な要因は、稈の単位体積当たりのリグニン密度であること、葉鞘の補強程度は葉の老化と密接に関係していること、および、稈の断面係数と曲げ応力は地上部の環境条件によっても影響を受け、その程度にも品種間差があることを明らかにした（業績 4, 5（業績 1~5 で 1996 年に日本作物学会研究奨励賞受賞））。

### 3. 強稈性多収品種の育成とその特性の解明

稈基部の挫折時モーメントが著しく異なる品種、中国 117 号およびコシヒカリを用いて、倒伏抵抗性に関与する形質の遺伝的特徴を解析し、断面係数は 2 つ以上の遺伝子が関与する量的形質であること、および遺伝率が比較的大きいことから選抜の可能性のある形質であることを見出した（業績 6）。また、中国 117 号とコシヒカリを交配して得られた  $F_2$  個体の中から、断面係数が中国 117 号と同程度に大きく、併せて曲げ応力がコシヒカリと同程度に大きい個体を数個体見出し、これらの自殖系統の中から、少げつ性で長稈の高バイオマス品種リーフスター（水稲農林 413 号、品種登録：第 18764 号（2008））を育成した。そして、リーフスターを用いて、個体群葉面積密度が小さくなる長稈性によって高い乾物生産をあげうることを実証した。さらに、リーフスターは断面係数と曲げ応力がともに大きいことによって稈基部の挫折時モーメントが現在知られている水稲品種の中で最

も高い強稈性を示すこと、茎葉部におけるでんぷん含量、可消化養分総量 (TDN) が高く飼料特性のよい性質を有していることなどを明らかにした (日本作物学会論文賞受賞)。

#### 4. 強稈性の遺伝子座と遺伝子の同定

これまでの研究を基礎に、そして DNA マーカーを用いた倒伏抵抗性品種の効率的育種を念頭に、強稈性の多収品種ハバタキとササニシキに由来する染色体断片置換系統群を用いて、ササニシキの遺伝背景でハバタキの対立遺伝子が断面係数を高めて、挫折時モーメントを大きくする量的形質遺伝子座領域を第 1 染色体と第 6 染色体 (それぞれ、*SCM1*, *SCM2*) に見出し、第 6 染色体におけるハバタキ *SCM2* の原因遺伝子が *APO1* であることを特定した。そして、ハバタキの *APO1* を日本晴に導入すると、茎が太くなることを確認し、*APO1* が茎の成長点における細胞分裂を促進し、茎を太くすることを明らかにした (業績 10)。併せて、ハバタキ *APO1* 遺伝子をもつコシヒカリ遺伝背景の同質遺伝子系統 (*NIL-SCM2*) はコシヒカリと比較して、倒伏抵抗性が大きいだけではなく、*APO1* 遺伝子の作用によって穎花数も多くなり、それに伴い収量も高くなることを明らかにした (業績 10)。本系統は現在品種登録出願中である。

以上のように、氏の一連の研究によって、登熟期における葉の老化速度の主茎と分けつ茎の品種間差、器官間の窒素分配に及ぼすサイトカイニンの役割とサイトカイニンの光合成鍵酵素の遺伝子発現に及ぼす影響が明らかにされ、従来十分に解明されてこなかった多収水稻品種の個葉光合成特性が明らかにされた。併せて、長稈品種がもつ乾物生産上の有利な性質と、今後さらに乾物生産を高めて収量を増加させていくために不可欠な倒伏抵抗性に関わる重要な性質およびその原因となる遺伝子が明らかにされた。氏の研究の大きな特徴は、水稻多収品種の重要な性質を、生理・生態学と形態学の視点から明らかにするとともに、遺伝的視点からもこれらの形質を解析して育成品種に取り込んだことにある。とくに倒伏抵抗性に関わる形質の遺伝に関しては、現在急速に進展しているゲノム科学をいち早く取り入れ、強稈形質の遺伝子座および原因遺伝子を同定し、同質遺伝子系統などを用いて遺伝子の作用機構を解明したことは特筆すべき成果である。以上の研究成果は、作物の乾物生産、収量の増加に大きく貢献するとともに、今後の作物学研究の新しい展開にとって重要な方向性を示したことにおいて、作物学の発展に貢献するところ極めて大と考える。よって、日本作物学会賞を授与するに十分値する研究業績と評価される。

#### 研究業績

1. 黒田栄喜・大川泰一郎・石原邦 1989. 草高の異なる水稻品種の乾物生産の相違とその要因の解析、とくに個体群内におけるガス拡散に着目して. 日作紀 58: 374-382.
2. 大川泰一郎・黒田栄喜・石原邦 1991. 水稻における主茎と分けつ茎の同伸葉の光合成速度の相違. 日作紀 60: 413-420.
3. 大川泰一郎・石原邦 1992. 水稻の耐倒伏性に関与する稈の物理的性質の品種間差異. 日作紀 61: 419-425.
4. 大川泰一郎・石原邦 1993. 水稻稈基部の曲げ応力に影響する細胞壁構成成分の品種間差異. 日作紀 62: 378-384.
5. 大川泰一郎・富所康広・石原邦 1993. 水稻における耐倒伏性に関係する性質の地上部環境条件による変化とその品種間差異. 日作紀 62: 525-533.
6. 大川泰一郎・石原邦 1997. 水稻における稈基部の挫折強度形質の遺伝的特徴—コシヒカリと中国 117 号との交配  $F_1 \sim F_3$  を用いて—. 日作紀 66: 603-609.
7. Ookawa, T., Naruoka, Y., Yamazaki, T., Suga, J. and Hirasawa, T. 2003. A comparison of the accumulation and partitioning of nitrogen in plants between two rice cultivars, Akenohoshi and Nipponbare, at the ripening stage. *Plant Production Science* 6: 172-178.
8. Ookawa, T., Naruoka, Y., Sayama, A. and Hirasawa, T. 2004. Cytokinin effects on ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase and nitrogen partitioning in rice during ripening. *Crop Science* 44: 2107-2115.
9. Ookawa, T., Yasuda, K., Seto, M., Sunaga, K., Kato, H., Sakai, M., Motobayashi, T., Tojo, S. and Hirasawa, T. 2010. Biomass production and lodging resistance in 'Leaf Star', a new long-culm rice forage cultivar. *Plant Production Science* 13: 58-66.
10. Ookawa, T., Hobo, T., Yano, M., Murata, K., Ando, T., Miura, H., Asano, K., Ochiai, Y., Ikeda, M., Nishitani, R., Ebitani, T., Ozaki, H., Angeles, E.R., Hirasawa, T. and Matusoka, M. 2010. New approach for rice improvement using a pleiotropic QTL gene for lodging resistance and yield. *Nature Communications* 1 :132 doi: 10.1038/ncomms1132.