

様 式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19（共通）

科学研究費助成事業

研究成果報告書



令和 元 年 5 月 27 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2015～2018

課題番号：15H04436

研究課題名（和文）日本水稻の重要遺伝子とは？

研究課題名（英文）Important agronomic genes in Japanese rice cultivars

研究代表者

山崎 将紀（Yamasaki, Masanori）

神戸大学・農学研究科・准教授

研究者番号：00432550

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 12,700,000 円

研究成果の概要（和文）：現在の日本水稻品種群の育成に貢献した遺伝子（重要遺伝子）と日本の各地に適応した遺伝子（適応遺伝子）を同定し、日本水稻育種の歴史ならびに地域や気候への適応性を遺伝子レベルで解明することを目的とする。日本水稻品種群144品種を全国6カ所で栽培して、各農業形質を測定し、全ゲノム配列を使ったゲノムワイドアソシエーション解析と、組換え自殖系統群を使ったQTL解析を行って関連する遺伝子を複数同定し、さらに重要遺伝子や適応遺伝子の区分ができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまでに、共通した水稻品種を材料に日本各地で栽培試験された事例が非常に少なく、研究組織内の研究分担者間の研究交流の活性化につながった。本研究成果によって、注目すべき重要遺伝子と適応遺伝子が絞り込まれたことによって、効率的な新品種育成が示された。今後の育種への指針を示しただけでなく、各品種の生育予測やゲノミックセレクションやこれから急速に普及していく人工知能研究にも利用できると考えられた。

研究成果の概要（英文）：This study aims at the identification of rice agronomic genes that contribute to the breeding of the present Japanese improved cultivars (important agronomic genes) and adapt to local cultivation (adaptation genes), and the clarification of the rice adaptation to local areas and climates and breeding history in gene level. We have cultivated and phenotyped a Japanese rice population composed of 144 cultivars in six locations throughout Japan. The genes important to agronomic traits and local-adaptation in Japan were identified by genome-wide association studies using the Japanese rice population and QTL analysis using recombinant inbred line populations.

研究分野：植物遺伝育種学

キーワード：日本水稻品種 遺伝学 育種学 重要遺伝子 適応遺伝子 ゲノムワイドアソシエーション解析 QTL解析

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19（共通）

## 1. 研究開始当初の背景

穀物を含む栽培植物は人間による様々な選抜をこれまで受けてきた。20 世紀以降の近代育種により、在来品種から改良品種が育成され、食糧の担い手として私達を支え続けている。アジア栽培イネ (*Oryza sativa*) は元来熱帯性の短日植物であるが、現在では北海道のような高緯度地域での栽培に適応した品種が育成されている。日本は南北に長いため、各地域の環境に適応したイネ品種が人工交配と選抜の過程を経て長期間かけて育成されてきた。従って、在来品種を使った育種過程で日本全国の品種育成に肝要かつ遺伝的に固定した遺伝子(重要遺伝子)と、日本各地域の環境に適応した遺伝子(適応遺伝子)が存在すると考えられる。従って、重要遺伝子ならびに適応遺伝子は一般に農業形質に関わり、その同定は日本イネ品種の更なる生産力向上を目指した遺伝子デザイン育種への足掛かりになる。日本各地に適応した対立遺伝子型の組合せの現状が明らかになると、将来に向けた主に2つの育種戦略が考えられる:(1)その最適な対立遺伝子型組合せを維持して、農業形質を改良する育種と(2)現状の組合せを改変して、より最適な対立遺伝子型の組合せを探索して多様性を広げる育種。また、育成過程で淘汰された、在来品種保有の優良対立遺伝子の再発見も期待できる。

## 2. 研究の目的

本研究は、現在の日本水稻品種群の育成に大きく貢献した遺伝子(重要遺伝子)と日本の各地に適応した遺伝子(適応遺伝子)を同定し、日本水稻育種の歴史ならびに地域や気候への適応性を遺伝子レベルで解明していくことを目的とする。現在日本各地で栽培されているイネ品種は、各環境に適応するように育成されてきた。各品種の表現形質は栽培地域や気候によって多様である。その変異を利用して、多様な日本水稻品種群を日本各地で栽培し、複数の農業形質を調査して各形質に関連する遺伝子を絞り込む。さらに交雑集団を使った遺伝解析や集団遺伝学的解析と系譜により遺伝子同定と歴史的な考察を行い、日本の地域環境に適応した対立遺伝子型の組合せを明らかにする。その結果、新品種育成に際して、対立遺伝子の最適な組合せを確保した上で表現形質の改良が可能であり、育種効率と新品種のパフォーマンス向上が可能となる。

## 3. 研究の方法

本研究では、前述の目的を達成するために、日本全国を網羅する計6箇所栽培される日本水稻品種群の応答、つまり複数の農業形質を4カ年測定し、高温や冷害等の気候変動と地域変動を考慮する。各形質データを使った複数の遺伝学的解析(ゲノムワイドアソシエーション解析(Genome-wide association studies: GWAS)、交雑分離集団による遺伝解析、日本水稻品種の系譜や集団遺伝学的解析)により、日本水稻の育成に肝要であった遺伝子(重要遺伝子)ならびに特定の地域に適応した遺伝子(適応遺伝子)を同定する。さらに、これらの重要遺伝子や適応遺伝子を利用した新品種開発の可能性を探る。以上の結果から、これからの日本水稻育種について考察する。

(1) 日本水稻育種の歴史上重要で作付け上位および育成母本として利用されている多様な日本水稻品種集団 144 品種を供試する。日本の計5試験地で栽培される各品種の複数の農業形質(到穂日数など)を計測する。各品種の全ゲノム配列が決定ならびに DNA 多型を明らかにし各農業形質の GWAS を行い、候補となる重要遺伝子ならびに適応遺伝子を決定していく。本集団は在来品種と育成品種を含んでいるため、全試験地で関連が検出された場合は「重要遺伝子」の候補となる。一方、特定の試験地で関連が検出された場合は「適応遺伝子」の候補となる。

(2) 交雑分離集団を使った遺伝解析を行う。神戸大学は、日本で最も栽培されている「コシヒカリ」を母本とし多様な日本水稻品種を交雑した組換え自殖系統群(Recombinant inbred lines (RILs), 29 組合せ、合計 3,567 系統)が完成している。その一部を日本各地で栽培して、複数の農業形質を測定して QTL (Quantitative trait locus) 解析を行い、GWAS の結果と比較する。

(3) 候補となった遺伝子を遺伝的多様性の減少を指標にした中立性検定(Coalescent simulation と Multilocus HKA (Hudson-Kreitman-Aguadé) 検定)で、遺伝的多様性の減少を指標にして重要遺伝子ならびに適応遺伝子を検証する。育種による選抜の影響を受けた遺伝子はその多様性が激減し、それ

に対して中立遺伝子は多様性を維持している。各品種の系譜情報より各対立遺伝子の由来や経緯を明らかにし、人為選抜ならびに地域環境適応性について考察する。

#### 4. 研究成果

(1) 日本水稻品種集団 144 品種の農業形質を4年間収集し、各品種の全ゲノム配列が決定され、約29万箇所の DNA 多型が明らかになった。到穂日数、稈長、穂長、穂数について複数の関連が検出された。4カ年の GWAS 結果検出ピークに相違があったことから、栽培条件または気象条件の差異が強く示唆された。多くが既存の遺伝子であることも確認されたが、その一方で2つの新規の農業形質遺伝子の同定に成功した。以上のように日本水稻品種集団を用いた GWAS は候補遺伝子の迅速な絞り込みに有効であった。さらにその他の形質についても調査と GWAS を実施して遺伝子を同定するパイプラインが確立したと言える。また、農業形質の調査の効率化のために、さらに ICT 化が進んできた。

(2) 交雑集団を使った QTL 解析によって、GWAS の結果と比較しながら関与する QTL または遺伝子を検証でき、重要遺伝子または適応遺伝子の同定が可能になってきた。

(3) 遺伝的多様性の減少を指標にした中立性検定により、重要遺伝子ならびに適応遺伝子に区別ができた。各品種の系譜情報と各品種の全ゲノム配列データより各対立遺伝子の由来や経緯が解明された。今後の稲育種と地域適応性について考察できた。

#### 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計7件)

1. Goda, T., H. Teramura, M. Suehiro, K. Kanamaru, H. Kawaguchi, C. Ogino, A. Kondo, M. Yamasaki (2016) Natural variation in the glucose content of dilute sulfuric acid-pretreated rice straw liquid hydrolysates: implications for bioethanol production. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 80: 863–869. doi: 10.1080/09168451.2015.1136882
2. Onogi, A., O. Ideta, T. Yoshioka, K. Ebana, M. Yamasaki, H. Iwata (2016) Uncovering a nuisance influence of phenological traits using a nonlinear structural equation: application to days to heading and culm length in Asian cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *Plos One* 11 (2): e0148609. doi: 10.1371/journal.pone.0148609
3. Yano, K., E. Yamamoto, K. Aya, H. Takeuchi, P. Lo, L. Hu, M. Yamasaki, S. Yoshida, H. Kitano, K. Hirano, and M. Matsuoka (2016) Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new genes influencing agronomic traits in rice. *Nature Genetics* 48: 927–934. doi: 10.1038/ng.3596.
4. Okada, S., M. Suehiro, K. Ebana, K. Hori, A. Onogi, H. Iwata and M. Yamasaki (2017) Genetic dissection of grain traits in Yamadanishiki, an excellent sake-brewing rice cultivar. *Theoretical and Applied Genetics* 130: 2567–2585. doi: 10.1007/s00122-017-2977-2.
5. Okada, S., A. Onogi, K. Iijima, K. Hori, H. Iwata, W. Yokoyama, M. Suehiro and M. Yamasaki (2018) Identification of QTLs for rice grain size using a novel set of chromosomal segment substitution lines derived from Yamadanishiki in the genetic background of Koshihikari. *Breeding Science* 68: 210–218. doi: org/10.1270/jsbbs.17112.
6. Okada, S., M. Sasaki and M. Yamasaki (2018) A novel rice QTL *qOPW11* associated with panicle weight affects panicle and plant architecture. *Rice* 11: 53. doi: org/10.1186/s12284-018-0246-x.
7. Yabe S., H. Yoshida, H. Kajiyama-Kanegae, M. Yamasaki, H. Iwata, K. Ebana, T. Hayashi and H. Nakagawa (2018) Description of grain weight distribution leading to genomic selection for grain-filling characteristics in rice. *PLOS One* 13 (11): e0207627. doi: org/10.1371/journal.pone.0207627

〔学会発表〕(計38件)

1. 合田 喬、稲わらのバイオリファイナリー関連形質における遺伝解析、日本育種学会第128回大会、

(2015)

2. 青池 亨、遺伝子ベース作物モデルで未知環境における後代集団の出穂を予測する、日本育種学会第128回大会、(2015)
3. 竹内秀征、GWAS 解析を用いたイネ農業関連遺伝子の単離、日本育種学会第129回大会、(2016)
4. 前田道弘、日本水稻 Nested Association Mapping 集団による農業形質の遺伝解析、日本育種学会第129回大会、(2016)
5. 岡田聡史、「コシヒカリ」を遺伝的背景とした「山田錦」染色体部分置換系統の育成と QTL の検証、日本育種学会第129回大会、(2016)
6. 山崎将紀、日本水稻品種群を使った農業形質の遺伝解析、日本育種学会第129回大会、(2016)
7. 戸田悠介、イネのバイオマスと収量を予測する:作物モデルとゲノム予測モデルを融合した新しいモデル、日本育種学会第129回大会、(2016)
8. 堀智明、マルチタスクガウス過程によるブラックボックスモデリングを用いた出穂予測モデルの構築、日本育種学会第129回大会、(2016)
9. 和田卓也、日本型水稻品種の炊飯物性値に関するゲノムワイドアソシエーション解析、日本育種学会第130回大会、(2016)
10. 矢部志央理、日本水稻品種群を用いた粒重分布の特徴的記述と品種間差の解析、日本育種学会第130回大会、(2016)
11. 戸田悠介、イネの異なる作期における成長パターンと収量関連形質の遺伝解析、日本育種学会第130回大会、(2016)
12. 小梶裕之、日本イネ品種群を用いたリン欠乏応答性根伸長に関わる QTL の探索、近畿作物・育種研究会第 182 回例会、(2016)
13. 山崎将紀、ゲノムワイドアソシエーション解析の工夫や準備すること、第11回ムギ類研究会・第8回中国地域育種談話会、(2016)
14. Yano, K., Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new influencing agronomic traits in rice. Plant & Animal Genomes XXV Conference、(2017)
15. Yamasaki, M., Genome-wide association study using whole-genome sequencing rapidly identifies new influencing agronomic traits in rice. 59<sup>th</sup> Annual Maize Genetics Conference、(2017)
16. 堀清純、日本水稻遺伝資源における炊飯米の食味関連形質のゲノムワイドアソシエーション解析、日本育種学会第131回大会、(2017)
17. 藤田楓加、無肥料水田で栽培したイネ穂数の遺伝解析、日本育種学会第131回大会、(2017)
18. 渡辺翔、UAV リモートセンシングで計測された植物の時系列成長とそのゲノムワイド多型との関連、日本育種学会第131回大会、(2017)
19. 矢部志央理、日本水稻品種群における粒重分布と穂構造の関係、日本育種学会第131回大会、(2017)
20. 矢部志央理、登熟向上を目指した日本水稻品種群における粒重分布のゲノムワイド予測、日本育種学会第132回大会、(2017)
21. 田中凌慧、最適計画法に基づくゲノミック予測のための多環境試験計画、日本育種学会第132回大会、(2017)
22. 濱崎甲資、全ゲノム GWAS は集団構造によらず原因 SNP を見つけられるか:従来の方法との比較、日本育種学会第132回大会、(2017)
23. 山崎将紀、食資源教育研究センターにおける研究と活動の紹介。兵庫バイオインダストリー研究会第 100 回定例会、(2018)
24. 矢部志央理、日本水稻品種における粒重分布の環境に対する変化の品種間差の解析、日本育種学会第133回大会、(2018)
25. 戸田悠介、異なる環境における作物生長の統合的解析に向けて:生育モデルを通じたイネ生長形質の遺伝解析、日本育種学会第133回大会、(2018)
26. 矢部志央理、水稻品種における穂構造記述法の提案、日本作物学会第245回大会、(2018)

27. Fekih, R., Japanese NAM population and the high-throughput phenotyping for quantifying traits of interest. 16<sup>th</sup> International Symposium on Rice Functional Genomics, (2018)
28. 中川博視、日本水稲 143 品種の出穂期予測モデルのパラメータ決定、日本作物学会第246回大会、(2018)
29. 濱崎甲資、ゲノムワイドアソシエーション研究 (GWAS) のための最適な解析集団はどのように選ぶべきか: イネ遺伝資源の全ゲノム配列を用いたシミュレーション研究、日本育種学会第134回大会、(2018)
30. 戸田悠介、近似ベイズ計算 (ABC) を用いた複数遺伝子型の作物成長モデルパラメータの推定、日本育種学会第134回大会、(2018)
31. 矢部志央理、日本水稲品種の出穂データを用いたエピスタシスを考慮した GWAS 結果に基づく環境分類、日本育種学会第134回大会、(2018)
32. Yabe, S., Island-model genomic selection for long-term improvement in rice breeding. AgMIP, IRC2018, (2018)
33. Nakagawa, H., Diverse environmental responses of flowering in Japanese rice cultivars revealed through a phenology model analysis. International Rice Congress: IRC2018, (2018)
34. Yabe, S., Genome-wide association study for panicle structure in Japanese rice varieties. Plant & Animal Genome XXVII Conference, (2019)
35. 矢部志央理、イネの穂構造と粒重分布の関係の遺伝統計学的推定、日本作物学会第246回大会、(2019)
36. 矢部志央理、イネの穂構造と粒重分布の遺伝子型と環境の交互作用を考慮したゲノミック予測、日本育種学会第135回大会、(2019)
37. 橋本康史、低リン水田で栽培したイネの、収量関連形質のゲノム解析、日本育種学会第135回大会、(2019)
38. 石丸陽平、GRAS-Di 技術を用いた日本水稲組換え自殖系統群の連鎖地図作成、日本育種学会第135回大会、(2019)

〔図書〕(計 1件)

山崎将紀 (2016) 「植物学の百科事典」日本植物学会編・日本育種学会編集協力 第8章「植物学の応用: 農業」「QTL 解析」丸善出版 ISBN978-4-621-30038-1

〔産業財産権〕

○出願状況(計 0件)

○取得状況(計 0件)

〔その他〕

ホームページ等 <http://www2.kobe-u.ac.jp/~yamamasa/index.html>

## 6. 研究組織

### (1)研究分担者

研究分担者氏名: 梶 亮太

ローマ字氏名: Ryota Kaji

所属研究機関名: 国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 北海道農業研究センター

部局名: 作物開発研究領域水稲育種グループ

職名: グループ長

研究者番号(8桁): 40414809

研究分担者氏名: 横上 晴郁

ローマ字氏名:Narifumi Yokogami

所属研究機関名:国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 東北農業研究センター

部局名:水田作研究領域水稻育種グループ

職名:主任研究員

研究者番号(8桁):10355307

研究分担者氏名:前田 英郎

ローマ字氏名:Hideo Maeda

所属研究機関名:国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 中央農業研究センター

部局名:作物開発研究領域稲育種グループ

職名:グループ長

研究者番号(8桁):40442751

研究分担者氏名:出田 収

ローマ字氏名:Osamu Ideta

所属研究機関名:国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 西日本農業研究センター

部局名:水田作研究領域水稻育種グループ

職名:グループ長

研究者番号(8桁):40414651

研究分担者氏名:片岡 知守

ローマ字氏名:Tomomori Kataoka

所属研究機関名:国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構 九州沖縄農業研究センター

部局名:水田作研究領域稲育種グループ

職名:主任研究員

研究者番号(8桁):20355308

(2)研究協力者 なし

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。