

平成22年 5月28日現在

研究種目：基盤研究（B）
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18380011
 研究課題名（和文） フィールド環境への稲の発育応答～発育予測モデルとQTL解析の融合による解析の試み
 研究課題名（英文） Developmental response of rice to field environment - an analysis based on phenological model and QTL analyses
 研究代表者
 根本 圭介（NEMOTO KEISUKE）
 東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授
 研究者番号：40211461

研究成果の概要（和文）：作物の生育するフィールド環境は様々な環境要因が時々刻々と変化するため、フィールド環境に対して作物が示す発育応答（栄養成長や花芽分化、出穂など）は、制御環境下とは違って複雑かつ解析困難である。本研究では、農業気象学的なモデリング技術を量的遺伝子座（QTL）解析法と結びつけることにより、フィールドの気温や日長に対するイネの発育関連遺伝子の応答様式を解明する方法論を確立した。

研究成果の概要（英文）：Since crop plants are grown principally in uncontrolled field environments composed with various unstable environmental factors, their developmental responses (e.g., vegetative growth, floral initiation, heading, etc.) to the environments are difficult to analyze. In the present study a new approach is proposed in which photothermal responses of rice developmental genes to field environments are characterized based on phenological model and QTL information.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	6,200,000	1,860,000	8,060,000
2007年度	5,000,000	1,500,000	6,500,000
2008年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
年度			
総計	15,200,000	4,560,000	19,760,000

研究分野：

科研費の分科・細目：農学・作物学 雑草学

キーワード：イネ、QTL、発育モデル、出穂日

1. 研究開始当初の背景

作物の生育するフィールド環境は、様々な環境要因が時々刻々と変化する複雑系である。従って、フィールド環境に対して作物が示す発育応答（栄養成長や花芽分化、出穂など）もまた、制御環境下とは違って複雑かつ解析困難である。報告者は作物発育の制御機

構を、ゲノム情報を利用した遺伝学的なアプローチを主体に研究してきたが、その過程で“どうしたら、フィールド環境に対する複雑な発育応答を1個1個の遺伝子の働きに分割して解析できるだろうか？”という問題に突き当たった。本研究では“フィールド科学”と“ゲノム科学”の間のこうしたギャップを

埋めることを目指して、新たな方法論の確立を試みた。すなわち、農業気象学的なモデルリング技術を量的遺伝子座 (QTL) 解析法と結びつけることにより、フィールドの気温や日長に対する発育関連遺伝子の応答様式を解明する方法論を確立することを目指した。

2. 研究の目的

“フィールド環境に対して作物がどう応答するか?” という問題は、作物学における最重要課題の1つである。フィールド環境は複雑系であり、その問題解決にとってファイトトロンなどの制御環境による疑似実験は自ずと限界がある。かくして作物学では、フィールド環境下における作物の“生(なま)の挙動”を扱うための独自の方法論が開拓されてきた。その代表的な手法の1つが農業気象学的な発育予測モデル (以下、単に“発育モデル”と呼ぶ) を用いた解析である。この手法では、花芽分化や出穂といった発育現象の経過を、日長感受性や温度感受性のパラメータによって記述される関数 (発育モデル) として捉える。各パラメータの値は、圃場の発育データと日々の環境データにもとづいて決定される。この方法はフィールド環境下での発育を高精度にシミュレートできる優れた手法であり、現場の予察にも応用されてきた。しかしこの手法が真に今日的な解析手法となるためには、遺伝子レベルの解析へと繋がり得るような方法論上の改良を行うことが是非とも必要である。

この問題点を克服するために、本研究では新たなアプローチの確立を目指した。すなわち、1) 日々の気温や日長といったフィールド環境の影響を組み込んだ発育モデルのパラメータを算出した上で、2) そのパラメータを対象に QTL 解析を行い、個々の遺伝子の環境応答性を量的に解析するという試みである。この手法は報告者のグループが先ごろ予報的に提唱したものである。本研究では、これをたたき台として複雑系としてのフィールド環境への応答機構を解明する強力なアプローチとして完成させることを目的とした。本研究により、早晩性を支配する遺伝子が、具体的にどのフィールド環境要因に、どのような量的関係をもって応答しているか、といった諸問題が明らかになるとともに、農業気象モデルに基づいているため、実際の QTL の遺伝子型データから任意の環境下での品種の発育が予測可能となる。

3. 研究の方法

すでに述べたように本研究は、農業気象学的な発育モデルと QTL 解析法とを結びつけることにより、時々刻々と変化するダイナミックなフィールド環境に対する作物発育の応答性を量的に解析するアプローチを確立

しようとするものである。通常の QTL 解析では、出穂日 (あるいは到穂日数) を直接 QTL 解析にかけて早晩性遺伝子を同定するが、本手法では、フィールド環境 (日々の気温や日長など) の影響を組み込んだ発育モデルのパラメータを算出し、そのパラメータを対象に QTL 解析を行う。このような解析によっではじめて、フィールド条件下での早晩性遺伝子の環境応答性が、定量的に把握可能となる。このアプローチは先ごろ報告者らが予報的に報告したものが (Nakagawa, Yamagishi, Miyamoto, Motoyama, Yano and Nemoto, 2005, *Theoretical and Applied Genetics*, 110: 778-786)、ここではまず、この論文の内容を引用しながら本研究の理論的枠組みを説明する。

一般に農業気象学的な発育予測では、発芽や花芽分化、出穂などの発育イベントの経過にもとづいて“発育の進む速度 (発育速度)”を定義する。この“発育速度”と日々の温度・日長などのフィールド環境要因との間の関係を関数化し、それら関数のパラメータを作期移動試験などのデータを用いて決定すれば、気象の経過から到穂日数 (播種から出穂までの日数) を予測するモデルが完成する。これが、イネの出穂日予測などにも広く実用化されている“発育モデル”である。まず申請者らは第一段階として、温度感受性をあらかわすパラメータ、日長感受性をあらかわすパラメータおよび基本栄養生長性の長短に対応するパラメータの計3パラメータ (α , β , G) のみで花成の環境応答を精度高く記述できるような発育モデルを開発した。パラメータの数を最小限に抑えたのは、遺伝学的解析への適用を容易にするためである。つづく第二段階では、早晩性の遺伝がすでに精査されているマッピング集団である“日本晴×カサラス (インド産の在来品種) 組換え近交系”を圃場栽培して系統ごとに α , β , G の各パラメータを決定し、それらの QTL を同定した。同定された諸 QTL は予想どおり、早晩性に関する既知の遺伝子座のいずれかと一致した。そして、パラメータ QTL と早晩性遺伝子座の対応関係から、早晩性遺伝子の環境応答性 (感温性 / 感光性 / 基本栄養成長性) を定量的に推定することができた。また、近交系の各系統がそれぞれのパラメータ QTL に日本晴・カサラスいずれの遺伝子型をもつかを入力することにより、任意の気象条件下における各系統の出穂日を発育モデルから予測することもできた。

上記論文では東京大学附属農場という単一地点のデータしか利用できなかったが、本研究ではより汎用性の高いモデルの構築に向けて、多地点試験 (東京、宮城および石川) を実施した。解析材料についても“日本晴×カサラス 組換え近交系”のように感光性が

支配的要因となっている（換言すれば、メリハリの効いた結果を得やすい）集団でなく、感温性や基本栄養生長性に規定される度合いが強い集団（具体的には、報告者の育成した“アキヒカリ×IRAT109 組換え近交系”）を用いることとした。IRAT109を始めとする陸稲は耐干性向上の観点から、その早生化が重要な育種目標となっている。こうした技術的観点からも、その出穂制御の遺伝が解明されることの実用的意義はきわめて大きいと考えられた。

4. 研究成果

2006年に東京大学農学生命科学研究科附属多摩農場（東京都西東京市）、石川県立大学生物資源環境学部圃場（石川県石川郡野々市町）および宮城大学食産業学部圃場（仙台市太白区）の計3地点でアキヒカリ×IRAT109戻し交配由来組換え近交系106系統を、それぞれ2作期栽培した。いずれの地点でも1作期目は5月16日に、2作期目は6月20日に移植を行い、日々の最高・最低気温と日長を計測するとともに、すべての系統を対象に出穂日を記録した。なお、育苗は東京大学大学院農学生命科学研究科（東京都文京区）で一括して行った。4月24日（一作期目）あるいは5月29日（二作期目）に播種を行い、昼30度夜25度の自然光ガラス室で育苗した。

図1に、各地点と各作期における出穂日のQTLを示した。QTLの座位は地点・作期を問わず共通しており地点や作期に特異的なQTLは見いだされなかったが、それぞれのQTLの遺伝効果は地点・作期によって大きく異なっていたことから、それらQTLと栽培環境との間には強い交互作用が存在していることが伺われた。

続いて、出穂までの毎日の気温と日長をもとに発育モデルを報告者らの方法(Nakagawa, Yamagishi, Miyamoto, Motoyama, Yano and Nemoto, 2005, Theoretical and Applied Genetics, 110: 778-786)に従って構築した。当初、モデルの推定精度は期待したほど高くなかったが、詳細な検討の結果、モデル構築に用いた気温と、かたや実際の水温との間の差異に無視できない地点間差が存在している（とくに、地下水を利用している東京大学農場の水田において、気温と水温の差異が問題となることが明らかとなった）ことがわかり、この補正を加えることによってモデルの推定精度を向上させることができた。このモデルから、組換え近交系の各系統の温度感受性をあらわすパラメータ（パラメータ α , β , G ）、日長感受性をあらわすパラメータ（パラメータ β ）および基本栄養生長性の長短に対応するパラメータ（パラメータ G ）の計3パラメータを得た。

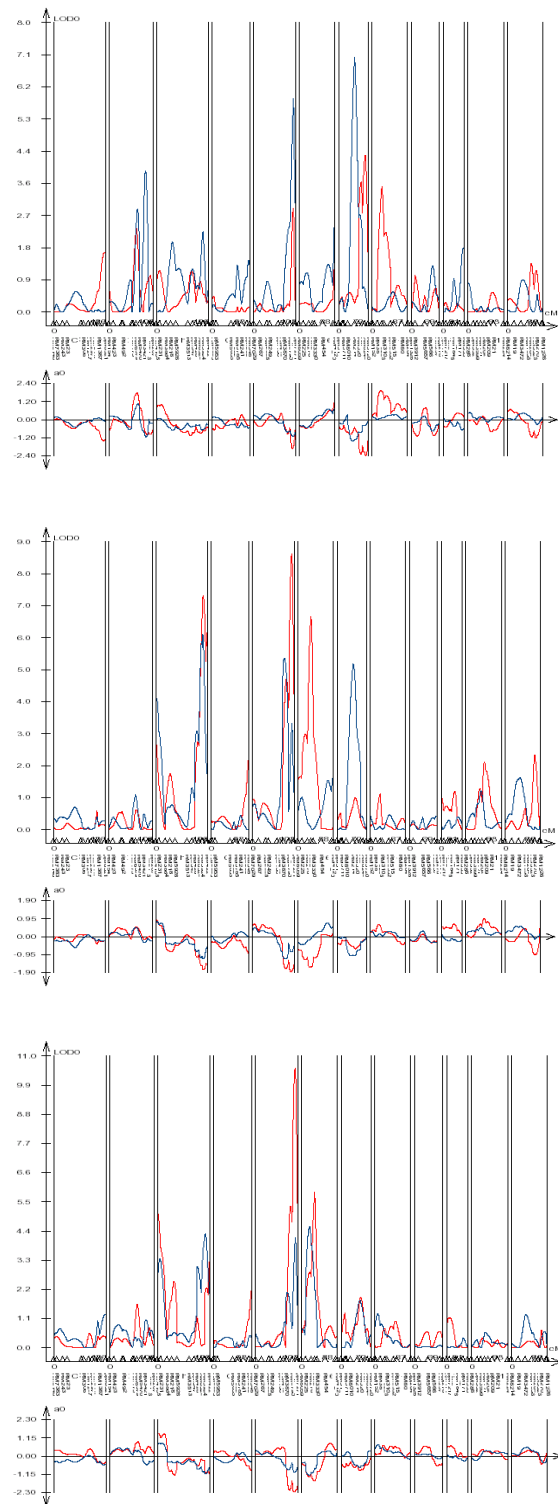


図1 西東京（上段）、石川（中段）および宮城（下段）における出穂日のQTL。赤と青はそれぞれ4月移植区と5月移植区を表す。上段・中段・下段とも、LOD曲線（上半分）および相加効果曲線（下半分）の組み合わせで遺伝効果を示す。相加効果はアキヒカリの対立遺伝子の作用を正の方向として示す。

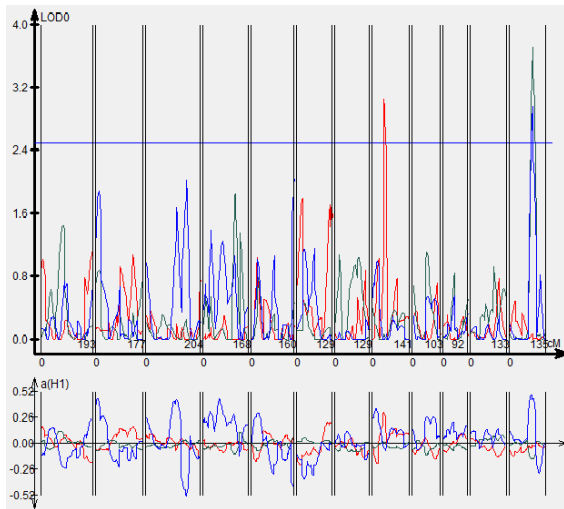


図2 発育モデルのパラメータ α (赤)、パラメータ β (青) およびパラメータG (緑) の QTL。LOD 曲線 (上半分) および相加効果曲線 (下半分) の組み合わせで遺伝効果を示す。相加効果はアキヒカリの対立遺伝子の作用を正の方向として示す。

このように、発育モデルから推定した個々の組換え近交系の発育パラメータを QTL 解析にかけることにより、温度感受性や日長感受性といった発育応答性を制御する QTL をマッピングすることを試みた。この方法により、これまでは単純に出穂日の QTL としてしか認識されてこなかった染色体領域が、温度感受性や日長感受性といった異なる環境応答性に分類された。こうした結果は、本方法が早晩性遺伝子の環境応答性 (感温性 / 感光性 / 基本栄養成長性) を定量的に推定するうえで有効であることを示すものである。また、本課題の採択後に、本課題の展開版というべき科学研究費課題が別の研究グループによって申請され採択されていることから、我々の研究のインパクトの大きさをうかがい知ることができよう。

ただし、今回の解析で多地点試験を行った結果としていくつかの検討課題も浮上してきた。パラメータの QTL の結果、単純に出穂日を対象に行った QTL 解析では微小な LOD ピークしか認められなかった染色体領域に有意な QTL が検出された。第 8 染色体のパラメータ α (感温性) や第 12 染色体のパラメータ β (感光性) の QTL がこうした例である。これらの QTL は、通常の QTL 解析では検出が困難な出穂日 QTL が、環境応答性という切り口から明瞭に認識された結果とも考えられるが、逆に、単純に出穂日を対象に解析して同定した QTL 領域に有意なパラメータ QTL が

見いだされない場合も少なくなかった。これは、今回検出されたパラメータ QTL の多くは作用力の小さな QTL としてしか評価されなかったことに起因している。その理由としてまず考えられることは、パラメータの推定精度の不足である。この点を改善するうえで、多地点試験の結果に基づいたパラメータを QTL 解析にかける場合はより多くの地点と作期を設定することが有効であろうと考えられる。また、今回、水温と気温の差が極端に大きかった東京大学農場のデータを対象に温度に補正を加えることによってモデルの精度の向上を図ったが、それ以外にも水温と気温の差の地域格差に起因する系統誤差がなお存在している可能性も否定できない。この点については、今回のようにモデル構築に気温を用いるのではなく、直接水温を測定することも有効であろう。さらに、出穂期に影響を与える他の生理的要因や環境要因 (たとえば、体内窒素濃度あるいは地力など) の影響をモデルに組み込んでいく工夫の必要も重要であろう。こうした点に関する改良はいずれも今後の検討課題であり、継続して検討を加えていきたい。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔図書〕 (計 1 件)

- ① 根本圭介・秋田重誠 環境適応性・環境耐性の遺伝的改良—栽培学とゲノム科学の融合によるアプローチ— 地球環境と作物(巽 二郎編)博友社、2007、pp.67-78.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

根本 圭介 (NEMOTO KEISUKE)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授

研究者番号：40211461

(2) 研究分担者

中川 博視 (NAKAGAWA HIROSHI)

石川県立大学・生物資源環境学部・準教授
研究者番号：90207738

(H19→20：連携研究者)

中園 幹生 (NAKAZONO MIKIO)

東京大学・大学院農学生命科学研究科・準教授

研究者番号：70282697

(H19→20：連携研究者)