

研究種目：基盤研究（A）  
研究期間：2007～2009  
課題番号：19208003  
研究課題名（和文）作物生育モデルと遺伝モデルの連携による作物環境応答の生態遺伝的メカニズムの解明  
研究課題名（英文）Analysis of genetic mechanism determining the crop environmental response by coordinating crop growth model and genetic model  
研究代表者  
長谷川 利拡（HASEGAWA TOSHIHIRO）  
独立行政法人農業環境技術研究所・大気環境研究領域・上席研究員  
研究者番号：10228455

## 研究成果の概要（和文）：

作物の生育に及ぼす環境と遺伝的要因の影響はこれまで別々に解析されてきたが、気候変動条件に適した品種を開発するためには、環境に対する生育反応に及ぼす遺伝的要因を解明する手法が必要である。そこで、遺伝情報がわかっているイネ 174 系統を茨城、石川、福岡、沖縄、ベトナムで栽培し、出穂時期の環境応答に関わる遺伝的要因を作物生育モデルとの連携で探索する新しい方法で解析したところ、これまでの方法で個々の地点のデータの解析では検出できなかった遺伝子座を検出できる可能性が示された。

## 研究成果の概要（英文）：

The crop genotypes and environment interaction has long been a major field of the study in both breeding and crop physiology, and will become more important in the future under climate change. Up to now, the effects of genotypes and environments on crop phenotypes are analyzed rather independently, but should be analyzed more interactively. In this study, we grew 174 rice genotypes derived from Koshihikari/Kasalath whose genetic information is known at five sites that are widely different in their growth environments. We then analyzed environmental responses of heading stage with a new analytical method coupling crop growth model and genetic model. This proposed method detected specific regions of chromosomes that are linked to environmental responses of heading, some of which could not be detected with a conventional method using single-environment data, so can be used to bridge gaps between genes and environmental responses of the crop.

## 交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007 年度	6,700,000	2,010,000	8,710,000
2008 年度	7,800,000	2,340,000	10,140,000
2009 年度	7,800,000	2,340,000	10,140,000
総計	22,300,000	6,690,000	28,990,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：作物学

キーワード：発育生理学、遺伝学、モデル化、イネ、環境応答、早晩性

## 1. 研究開始当初の背景

作物の生育・収量の環境応答とその遺伝的変異のメカニズムは、作物学、育種学分野における最も重要な研究課題である。今後、環境の変化や異常気象の頻発が懸念される中、それらが作物生育に及ぼす影響を予測したり、適応のための品種開発を行ったりする上で、環境要因と遺伝的要因の相互作用の重要性はこれまで以上に高まるものと考えられる。しかしながら、環境要因と遺伝的要因は、これまでに作物学、育種学の各分野で個別に研究されてきた。

作物学分野では、環境要因が作物生産に及ぼす影響を実験的に解明したり、予測したりするための生育モデル開発が進められてきた。しかし、これまでの生育モデルでは、品種の違いは経験的に求めた品種固有値によって表されているに過ぎず、遺伝的な背景との関連は考慮されていない。一方、育種学分野では、遺伝子型の違いが生育に及ぼす影響を遺伝モデルで解析してきたが、環境要因については遺伝的要因以外の攪乱要因として取り扱われることが多く、環境変動による表現型への影響のメカニズムは十分に考慮されていない。また、限られた環境条件で得られた表現型の解析のみから、環境応答の本質的な違いを見出せないことがある。すなわち、作物生育の環境応答は、ある特定の環境で得られた結果ではなく、環境に対する応答曲線として捉える必要がある。

近年、Nakagawa et al (2005 Theor. Appl. Genet. 110:778-786)は、イネの出穂時期の環境応答について、作物生育モデルのパラメータをQTL解析することによって、温度や日長に対する応答についてQTLを検出した。しかしながら、モデルパラメータは比較的狭い環境条件から推定されたもので、頑健

性やパラメータ間の相互依存性などに問題がある。環境と遺伝子型の交互作用のメカニズム解明のためには、遺伝子座、さらには遺伝子ネットワークレベルでの応答を明示的に示すモデル開発が強く望まれる。

## 2. 研究の目的

本研究は、イネを対象に、既存品種の長期栽培試験や、遺伝解析材料の多環境試験を作物生育モデルと遺伝モデルを有機的に連携させて、作物の環境応答特性の遺伝的メカニズムを解明することを目的とする。全国で実施されてきた既存品種の長期栽培試験については、イネの成長能力（物質生産能力）を支配する形質のうち、地域によってその効果が異なる形質と広域に有効な形質を明らかにする。一方、遺伝解析材料の環境応答では、大気CO<sub>2</sub>濃度、温度、日長、水分条件の影響に関するデータを人工気象室や圃場実験で収集し、作物生育モデルを用いた解析に資する。本報告においては、特に大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇に対する栄養成長応答、気温・日長に対する出穂時期の応答について、作物モデルとQTL解析を組み合わせた新たな解析手法とその有効性を示す。

## 3. 研究の方法

### (1) 既存の栽培試験データベースを利用した環境応答性の評価

水稻については、全国各地で作況試験や奨励品種決定試験が、長年にわたり実施されてきた。そのため、主要品種についてはすでにさまざまな環境における生育・収量データが蓄積されている。これらは、年々の作況変動の解析や、新品種の特長検査のために用いられてきたが、気象環境データと作物モデルを組み合わせることで、品種の環境適応性の解析にも有効に活用できるものと考えら

れる。そこで、本研究では、過去の奨励品種決定試験データと既存の作物モデルを用いて、異なる環境に対して有効な形質を評価した。用いたモデルは、温暖化や大気CO<sub>2</sub>濃度の上昇が水稻の生育・収量に及ぼす影響を窒素管理の違いも考慮して評価するもので、土壌および施肥による窒素供給と日射、気温、湿度、CO<sub>2</sub>濃度などの気象要素から日々の成長量を算出する。これを全国8地点の気象官署（旭川、秋田、水戸、富山、松本、島根、佐賀、鹿児島）のデータを用いて1991～2003年の13カ年について生育・収量のシミュレーションを行い、近隣の農業試験場で実施された水稻奨励品種決定基本調査の実測収量等と比較した。また、成長を左右すると考えられる主要形質について各地で感度解析を行い、形質の効果の地域性・広域性を検討した。

(2) 分離集団を用いた環境応答性の遺伝解析  
イネの環境応答性に関する遺伝子座を明らかにするために、分離集団として、コシヒカリ/Kasalath戻し交配自殖系統群 (BIL) 174系統と親系統を用いた。これは、農業生物資源研究所イネゲノムリソースセンターから提供されたもので (Ma JF et al 2002. Plant Cell Physiol. 43:652-659)、次の2実験に供試した。

#### ① 人工気象室を用いたCO<sub>2</sub>応答実験

温暖化の原因であるCO<sub>2</sub>は、様々な対策が講じられたとしても増加を続けることが予測されている。その増加は、主として光合成を介して植物の成長に影響するため、その遺伝的変異とメカニズム解明は、作物の気候変動への適応を進める上で重要であるが、これまで十分に解析されていない。そこで、農業環境技術研究所内の自然光型人工気象室（クライマトロン、4×2×2m）2機を使用し、680ppmと380ppmの2水準のCO<sub>2</sub>濃度でコシヒカリ/KasalathのBIL、174系統を栽培した。播種から約2週間後に草丈、葉齢、乾物重を測定した。

なお、気温は昼32℃、夜22℃とした。

#### ② 多環境に対する出穂特性の遺伝解析

コシヒカリ/Kasalath戻し交配自殖系統群 (BIL) 174系統と親系統をつくば市(4作期)、石川県野々市、福岡市、石垣市、ベトナム (2地点) にて栽培試験を行い、到穂日数の調査および気温・水温などの環境計測を行った。以上のデータについて、従来法によるQTL解析を実施した。さらに、作物生育モデルを組み合わせた新たなQTL解析法を開発し、従来法との比較を通じてその有効性を検証した。

### 4. 研究成果

#### (1) 既存の栽培試験データベースを利用した環境応答性の評価

使用した作物モデルは、466～695 gm<sup>-2</sup>に及ぶ8地点の実測収量の地域間差異を、二乗平均平方根誤差 (RMSE) 41g m<sup>-2</sup>の精度で再現したことから、本モデルは広範な環境条件で得られた水稻収量の変動要因の再解析に有効な手段となることが示唆された。そこで、成長速度に関連する5つの形質に着目し、感度解析を通じてそれらの重要性を調査した。その結果、草型や葉の展開速度に関する形質の効果は、地域間で異なること、穂からの窒素要求量を抑えてソース能力を高く保つ形質は、地域にかかわらず成長への影響が大きいことがわかった。また、気孔コンダクタンスの増加の効果も、いずれの地域においても認められたが、日射量の高い松本において高い傾向にあった。このように成長に関わる形質でも、その作用によって地域依存性が生じるものと広域適用性が高いものがあることが明らかになった。

#### (2) 分離集団を用いた環境応答性の遺伝解析

##### ① 人工気象室を用いたCO<sub>2</sub>応答実験

各CO<sub>2</sub>濃度条件において、葉齢、草丈、乾物重といった生育形質には極めて大きな系統間変異が認められ、それぞれの形質につい

て2~3のQTLが検出された。また、CO<sub>2</sub>濃度処理への乾物生産の応答(外気CO<sub>2</sub>濃度に対する高CO<sub>2</sub>の増加率)についても、-25~56%にも及ぶ系統間差が認められ、高CO<sub>2</sub>への応答を左右するQTLが第7染色体上に1つ検出された。本実験で対象としたのは、幼植物に対する応答のみではあったが、高CO<sub>2</sub>条件に応答する遺伝子座については、今後生育期間を通して作用するかについて、検証する必要がある。

## ② 多環境に対する出穂特性の遺伝解析

コシヒカリ/Kasalath戻し交配自殖系統群(BIL)174系統と親系統をつくばからベトナムまでの9環境(つくばの4作期を含む)で試験栽培したところ、到穂日数は地点間、系統間で大きく異なった(図1)。また、各地の到穂日数の頻度分布も大きく変化し、環境条件によって品種の早晩性ランクが逆転するものも珍しくなかった(図2)。各環境で得られた系統間差を用いて、従来の方法でQTL解析を実施したところ、これまで知られているQTLも検出されたが、環境によって得られるQTLが異なったり、同じ位置に現れたQTLでも作用方向が逆になったりするものも存在した。このことは1環境で得られたQTLが、作物の環境応答の1側面しか捉えられないことを示す良い例である。

出穂までの発育速度(到穂日数の逆数)を気温と日長の関数で表し、そのパラメータを新たな形質としてQTL解析を実施することによって、単に到穂日数のQTLではなく、感温性、感光性など発育環境応答と具体的に関連する形質の遺伝解析が可能になる。本研究で気温と日長の影響に線形性を仮定したものと、より現実的に両関数を非線形で表したものを比較したところ、非線形モデルの方が高いQTL検出力を示すことがわかった。また、発育モデルのパラメータとQTLを同時に推定

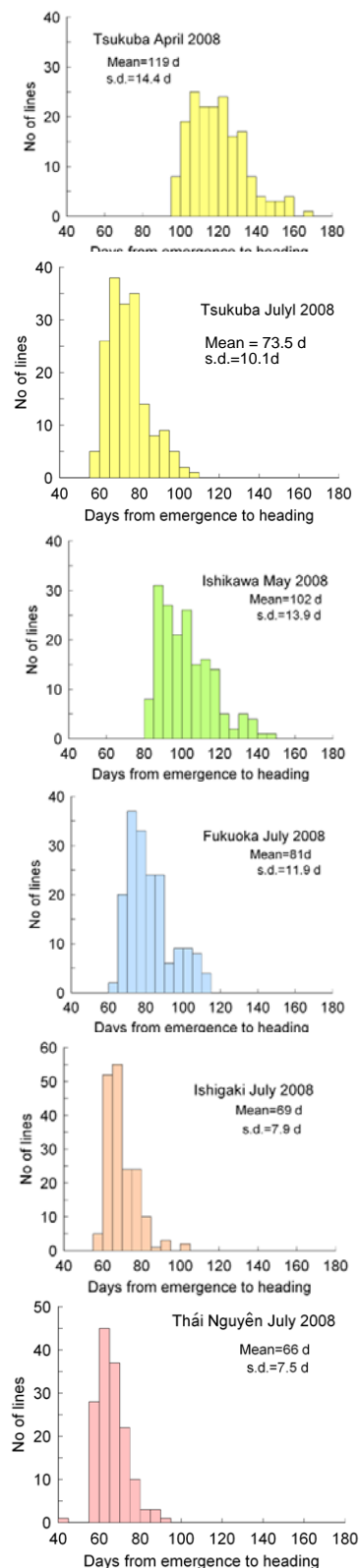


図1. コシヒカリ/Kasalath 戻し交雑育種系174系統の出芽~出穂日数の分布。9環境のうち、6環境の分布データを表示。

する方法を新たに開発した。以上のような広範な環境で得られた生育データ、発育モデルおよび新たなQTL法の組み合わせによって、これまで単一の環境だけでは得られなかったQTLの検出や、検出されたQTLの解釈や重要性の吟味が可能になるものと考えられた。

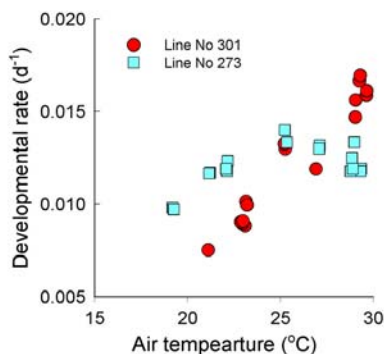


図2. 発育速度（出穂までの日数の逆数）と生育期間中の平均気温との関係。対照的な環境応答を示す2系統を例示。

[雑誌論文] (計6件)

- ① Matsuo, N. K. Ozawa., and T. Mochizuki, Physiological and morphological traits related to water use by three rice (*Oryza sativa* L.) genotypes grown under aerobic rice systems, 査読有, 2010 in press.
- ② Matsuo, N., and Mochizuki T., Growth and yield of six rice cultivars under three water-saving cultivations. *Plant Production Science*, 査読有, 12, 2009, 514-525
- ③ Matsuo, N., Mochizuki, T., Genotypic differences in root traits of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings grown under different soil environments, *Plant Root*, 査読有, 3, 2009, 16-25
- ④ Shimono, H., Okada M, Yamakawa Y, Nakamura H, Kobayashi K, Hasegawa T. Genotypic variation in rice yield enhancement by elevated CO<sub>2</sub> relates to growth before heading, and not to maturity group, *Journal of Experimental Botany*, 査読有, 60, 2009, 523-532
- ⑤ Matsuo, N., Genotypic differences in root hydraulic conductance of rice (*Oryza sativa* L.) in response to water

regimes, *Plant and Soil* 査読有, 316, 2008, 25-34,

- ⑥ Hayashi, T., A Bayesian method for simultaneously detecting mendelian and imprinted quantitative trait loci in experimental crosses of outbred species, *Genetics*, 査読有, 2008, 178, 527, 538.

[学会発表] (計10件)

- ① 程 為国・酒井英光・林 武司・長谷川利弘, イネ育苗期における二酸化炭素濃度上昇の応答に関するQTLsの検出, 日本作物学会第229回講演会, 2010年3月30日, 宇都宮大学農学部
- ② Hasegawa, T. Nakagawa H. Mochizuki T., Modeling the environmental response of crop and its genotypic Variation, 農研機構国際シンポジウム「育種の新パラダイム 高効率育種のためのゲノム情報・遺伝資源の戦略的活用」, 2009年12月4日
- ③ Ohsawa, R., S. Minagawa, Y. Okumoto, Quantitative assessment of Soybean plant shape during growth development based on sequential image analysis, *International Symposium of Biological Shape Analysis*, 2009.6, 4, Tsukuba.
- ④ 長谷川利弘, 高CO<sub>2</sub>濃度、温暖化環境における作物生産、日本農業気象学会 2009年全国大会、2009, 3月25日~27日、郡山市民交流プラザ, 福島県農業総合センター
- ⑤ 中川博視, 作物生産性を決めるのは遺伝子か、環境か?, 日本作物学会・日本育種学会, 2009年3月27日, つくば
- ⑥ 住谷真理子, ダイズとツルマメの浸透交雑の可能性に関する調査 3. 野生種との競合条件下における適応関連形質のQTL解析、日本育種学会、2008 10月11日, 滋賀県立大学
- ⑦ 中川博視, 発育パラメータを用いた水稻品種の発育特性の分類、日本作物学会、2008 9月24日、神戸大学
- ⑧ Hasegawa T., Predicting climate change impacts on rice agriculture, ICSC2008 5th International Crop Science Congress & Exhibition, 2008年4月13~18日, 済州島 大韓民国
- ⑨ Matsuo N, Effect of water-saving irrigation on yield, water productivity and water status in rice (*Oryza sativa* L.), The 5th International Crop Science Congress

and Exhibition, 2008年4月13~18日,  
濟州島、大韓民国

- ⑩ 松尾直樹、Aerobic rice 栽培におけるイネ (*Oryza sativa* L.) の反応性の品種間差異. 1. 気孔コンダクタンスおよび葉の含水率、日本作物学会、2008年3月27日、農林水産技術会議事務局筑波事務所
- ⑪ 松尾直樹、Aerobic rice 栽培におけるイネ (*Oryza sativa* L.) の反応性の品種間差異. 2. 根長密度および通導コンダクタンス、日本作物学会、2008年3月27日、農林水産技術会議事務局筑波事務所
- ⑫ Hasegawa T., Rice modeling issues—from climate change perspectives—, International Symposium on Crop Modeling and Decision Support, ISCMDS-2008 International Symposium on Crop Modeling and Decision Support, 2008年3月19~22日 南京農業大学、中国
- ⑬ 長谷川利拡、日本における水稲の収量ポテンシャルの推定-生育モデルからのアプローチ、日本作物学会、2007年9月27日、金沢大学角間キャンパス
- ⑭ 長谷川利拡、日本の水稲収量の地域間差異の生育モデルを用いた解析、日本作物学会、2007年9月27日、金沢大学角間キャンパス
- ⑮ Iwata, H. Bayesian multilocus association mapping on ordinal and censored traits and its application to the analysis of genetic variation among *Oryza sativa* L. germplasms, The 3<sup>rd</sup> International Conference of Quantitative Genetics, 2007年8月19~24日 浙江大学、杭州、中国

[図書] (計2件)

- ① 長谷川利拡、第2章 気候変化がイネを中心とした作物栽培に及ぼす影響と適応策、シリーズ 21世紀の農学 「地球温暖化問題への農学の挑戦」 日本農学会編、(株)養賢堂、2009、27-47
- ② 中川博視、地球温暖化で作物の生育はどうなるのかーコメとムギ、「地球温暖化と農業ー地域の食料生産はどうなるのか」、渡邊紹裕編、昭和堂、2008、117-160

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

長谷川利拡 (HASEGAWA TOSHIHIRO)  
独立行政法人農業環境技術研究所・大気環境研究領域・上席研究員  
研究者番号：10228455

### (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・准教授  
研究者番号：90207738  
望月 俊宏 (MOCHIZUKI TOSHIHIRO)  
九州大学大学院・農学研究院・准教授  
研究者番号：60239572  
岩田 洋佳 (IWATA HIROYOSHI)  
独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構中央農業総合研究センター・データマイニング研究チーム・主任研究員  
研究者番号：00355489  
大澤 良 (OHSAWA RYO)  
筑波大学・生命環境科学研究科・准教授  
研究者番号：80211788  
林 武司 (HAYASHI TAKESHI)  
独立行政法人農業生物資源研究所・動物科学研究領域・主任研究員  
研究者番号：70370674  
二宮 正士 (NIMOMIYA SEISHI)  
独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構中央農業総合研究センター・研究管理監  
研究者番号：90355488