

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年4月10日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2012

課題番号：21380012

研究課題名（和文） イネのバイオマス向上のための新戦略  
 - 雑種強勢QTLの網羅的同定とピラミッド化

研究課題名（英文） A NEW STRATEGY FOR INCREASING BIOMASS PRODUCTION IN RICE  
 - IDENTIFICATION AND PYRAMIDING OF QTLs CONTROLLING HETEROISIS

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）： イネのバイオマス生産を向上させる基礎として、ジャポニカ稲とインディカ稲の間の雑種強勢に関わる量的形質遺伝子座の同定を試みた。ジャポニカとインディカの組換え近交系に両親を戻し交配を行ったマッピング集団から同定された収量構成要素とバイオマスのQTLはいずれも優性あるいは部分優勢であり、超優性を示したQTLは見られなかった。このことから、イネの雑種強勢は優性遺伝子の集積によるものであると考えられた。

研究成果の概要（英文）： To improve biomass production in rice, we identified quantitative trait loci (QTLs) controlling heterosis in japonica-indica hybrid rice. QTLs for biomass and yield components identified in our backcross populations (i.e., japonica x indica recombinant inbred lines backcrossed with the parents) were dominant or partial dominant, and no QTLs were overdominant. This result suggests that the accumulation of dominant and partial dominant genes is responsible for heterosis in hybrid rice.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	4,200,000	1,260,000	5,460,000
2010年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
2011年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
2012年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
年度			
総計	14,700,000	4,410,000	19,110,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：作物学・雑草学

キーワード：イネ、雑種強勢、QTL

### 1. 研究開始当初の背景

近年、各種作物の収量の伸び悩みに加えてエネルギー作物に対する社会的需要の世界的な高まりから、作物のバイオマス生産能力をいかに向上させるかという問題がとみに重要性を増してきている。実際、近代的な品種改良を経ても作物のバイオマスは一部の例外を除いて殆ど向上しなかったことから伺えるように、バイオマス生産能力の向上はきわめて困難な課題である。しかし、例外的

にバイオマス生産能力が顕著な向上を遂げた作物（トウモロコシなど）をみると、いずれも雑種強勢が大きく貢献している。バイオマス向上の鍵としての雑種強勢の重要性は、自殖性作物であるイネも例外ではない。ハイブリッドライスは中国による開発が目覚ましいが、その収量性はバイオマス生産能力の高さによって支えられている。

ハイブリッドライスの開発は我が国でも1980年代より試みられ、雄性不稔の利用な

ど育種法の面では大きな成果を挙げてきた。しかしながら、肝心の生産性に関しては、中国品種と肩を並べられるようなハイブリッド品種は未だ育成されるに至っていない。

前世紀の末よりイネの増収が停滞傾向を示すなか、ハイブリッドライスの改良には、イネの収量性向上の重要な鍵として大きな期待が寄せられている。また、実用品種の育成を離れても、ハイブリッドライス、とくにインディカとジャポニカ間のハイブリッドライスは、イネの増収のためにはどのような生理生態的特徴を集積させたらよいかという問題を究明するための重要な研究材料とされてきた。しかし、ハイブリッドライスにおいて作用している収量関連形質のQTLを同定し、その作用を作物学的に検討した研究事例はきわめて少ない。

## 2. 研究の目的

当研究室では上記の諸問題を解明するために、ハイブリッドライス用の交配組合せである熱研2号（ジャポニカ）×伽耶（インディカ）の交配組合せによる組換え近交系を育成してきたが、本研究ではこの集団を利用して、ハイブリッドライスの多収性に関わっていると考えられるQTLとその作用を検討するとともに、それらの結果から雑種強勢の機構を解析することを目的とした。

## 3. 研究の方法

雑種強勢に係わるQTLを解析するには、QTLがヘテロの状態（いいかえればハイブリッドの状態）にあるときの作用を把握する必要がある、そのためには特殊な解析用集団の利用が欠かせない。通常、QTL解析には解析用集団として「組換え近交系」（F<sub>2</sub>個体をそれぞれ

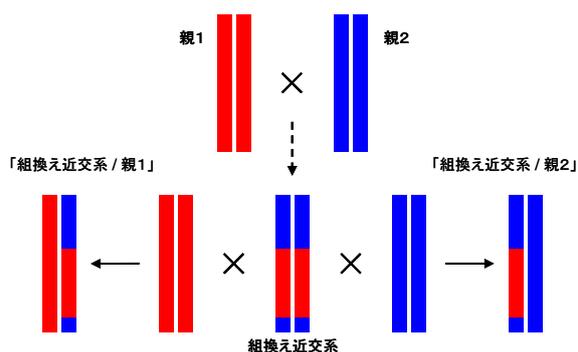


図1 用いたマッピング集団

れ数回自殖させた系統群）を用いるが、組換え近交系は大半の染色体領域がホモ化しているため、QTLがヘテロの状態となったときの作用が把握できない。組換え近交系ではなく、F<sub>2</sub>集団（あるいはF<sub>1</sub>に戻し交配して得られるBC<sub>1</sub>集団）を用いることによってヘテ

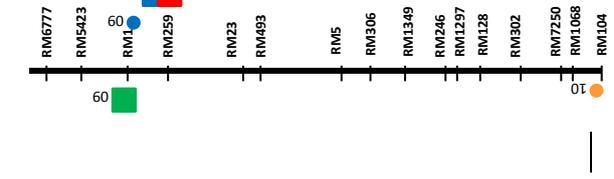
ロ状態でのQTLの作用を解析することは可能だが、これらの集団は個体ごとに遺伝子型が異なるため、個体群を作って収量を調査することができない。この問題を克服するために、本研究では組換え近交系に再度親を戻し交配した「組換え近交系 / 親」系統群を利用した。この集団は、ゲノムの約半分がヘテロ（ハイブリッドの状態）、残り半分の領域は戻し交配した親のホモとなっている系統のセットである（下図）。この「組換え近交系 / 親」系統群は、もとの組換え近交系に較べて出穂日のばらつきが小さく、また、日印交配の後代によく生じる「雑種弱勢」（雑種の自殖後代に、劣性の補足遺伝子の作用によって生じる、少げつや矮化などの奇形症状）が現れないといった利点も併せ持つ。

なお、通常はジャポニカとインディカを交配すると、F<sub>1</sub>を含めた後代に著しい不稔が生じる。この「雑種不稔」には多数の遺伝子座が関与しており制御がきわめて困難であるが、F<sub>1</sub>世代だけは例外的に少数の主導遺伝子（インドネシア在来品種に由来するS5遺伝子など）によって制御されているため不稔の緩和が可能である。熱研2号にはこのS5遺伝子が導入されていることから、遺伝的構造がF<sub>1</sub>と同等である「組換え近交系 / 熱研2号」と「組換え近交系 / 伽耶」はほぼ完全な稔性をもつ。このことは収量性のQTL解析にとって極めて有利である。

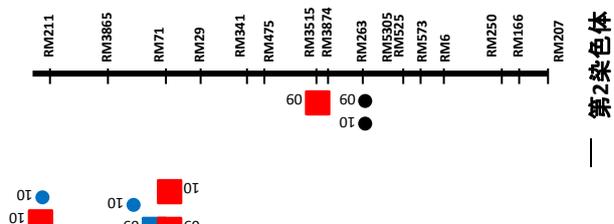
この2つの戻し交配集団（平成22年は加えて組換え近交系）を田無農場に個体群状態（1プロット4×6株）で3カ年にわたって栽培し、出穂日、地上部総乾物重、収量および収量構成要素（主茎穂重、穂数）を調査した。また、平成22年は最高分けつ期における地上部乾物重と茎数も調査した。

## 4. 研究成果

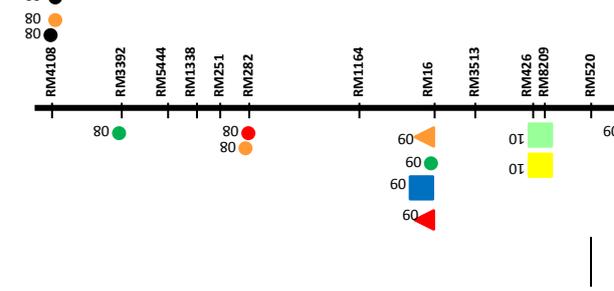
(1) “熱研2号×伽耶”戻し交配集団の育成と特徴：この“熱研2号×伽耶”戻し交配集団は、収量を解析するうえで有利な様々な特長をもっていた。イネの組換え近交系はしばしば出穂期が大きく分離する。”熱研2号×伽耶”組換え近交系も出穂期に37日近い幅があり、収量性の解析を行う上で支障となってきたが、戻し交配集団では出穂期の幅が19日の範囲に収まっていた。また、ジャポニカとインディカ間の組換え近交系では多くの系統に部分不稔が生じ、収量の解析の大きな支障となるが、日印のF<sub>1</sub>不稔を緩和する広親和性遺伝子S5を熱研2号が保有しているため、この戻し交配集団はすべての系統がほぼ正常な稔性を示した。組換え近交系の1割近くの系統で発現する雑種弱勢も、戻し交配集団では生じなかった。実際、収量の分布をみると、組換え近交系では収量の低い側に大きく歪んでいたが、戻し交配集団では



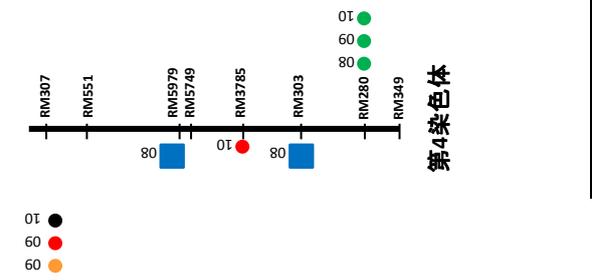
第1染色体



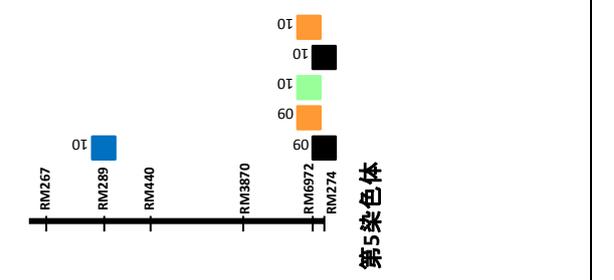
第2染色体



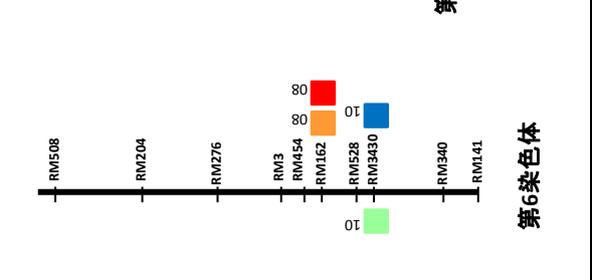
第3染色体



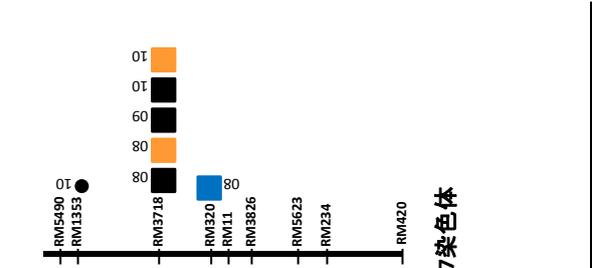
第4染色体



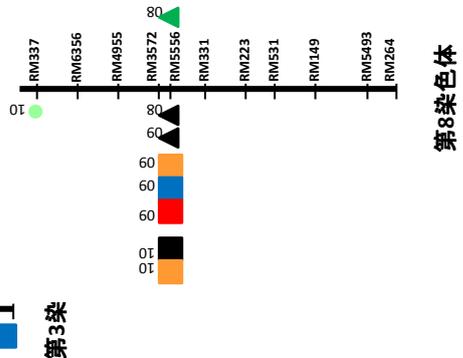
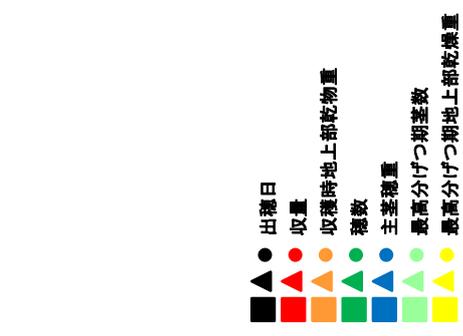
第5染色体



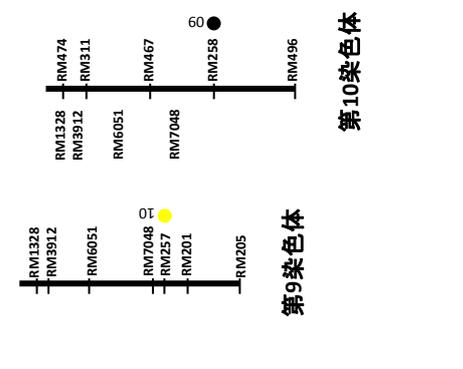
第6染色体



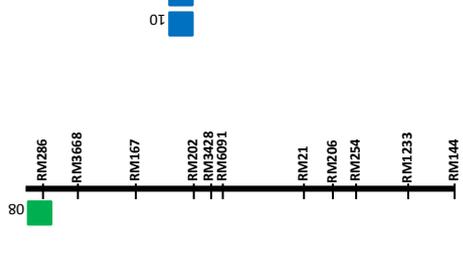
第7染色体



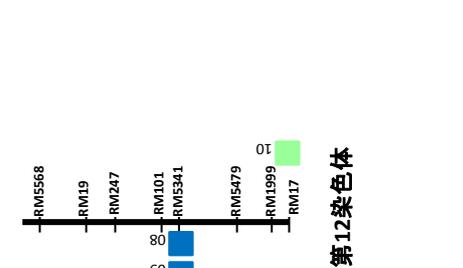
第8染色体



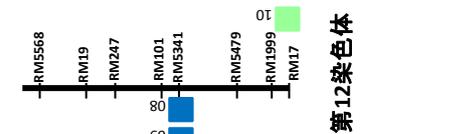
第9染色体



第10染色体



第11染色体



第12染色体

図2 検出されたQTLの染色体上の位置。染色体の左側には熱研2号のアリルが形質値を増加させていたQTL、右側には伽耶のアリルが形質値を増加させていたQTLを示す。■は優性、▲は部分優性、●は劣性のアリルを示す。添え字は試験年次の違いを示す。

こうした歪みがなかったばかりでなく、F1を凌ぐ収量を示す系統も見られた。また、染色体のヘテロ領域の比率の高低が、収量や地上部総乾物重に対して影響を与えていなかったことも、QTL解析にとって都合が良かった。

(2) “熱研2号×伽耶”戻し交配集団における収量関連形質のQTL：戻し交配集団2集団で、3年間を通じて測定した出穂日、登熟期の地上部乾物重、収量、株当たり穂数、穂重(平均穂重および主茎穂重)を対象にQTL解析を行った。気象条件は年によって大きく異なったが、組換え近交系/熱研2号と伽耶(組換え近交系/伽耶)のそれぞれの集団で、多くのQTLが年次を超えて同定された。

穂数のQTLは計7個、穂重のQTLは計12個が見出された。穂重のQTLのうち、第1染色体の長腕と第6染色体のQTLはそれぞれ、GN1(?)とApo1と同一遺伝子であると考えられた。収量のQTLは計10個が見出された。収量のQTLは穂重のQTLと重なるものが少なくなかったが、穂数QTLと重なることは希であった。これは、穂数のQTLは相反する向きに小さな穂重のQTLを伴っていることが多く、収量への両者の効果が相殺されているためと見られた。一方、穂数や穂重の有意なQTLと重ならない収量QTLも見出されたが、これらは特定の収量構成要素よりも全般的な乾物成長を通して収量に寄与しているものと考えられた。さらに、収量のQTLの一部は出穂期のQTLと重なったが、最高分けつ期のQTLと照合した結果、遅い出穂が総乾物重の増大をもたらす場合だけでなく、旺盛な栄養成長が結果として出穂の遅延をもたらす場合もあると考えられた。

(3) 雑種強勢の遺伝的機構：雑種強勢は作物の収量向上に重要であるが、雑種強勢の機構そのものについては未だほとんど分かっていない。遺伝学的原因としては、超優勢(ヘテロ接合が正対立遺伝子のホモ接合よりも遺伝子型値が高い現象)、優性遺伝子の集積、エピスタシスなどが想定されてきたが、この点について検討を行った。

F1個体の多収性に関わるQTLは、上述の収量のQTLのうち、ヘテロ接合時に収量を押上げるQTLであると考えられる。このような収量QTLとして、第1染色体長腕(穂重に関与)、第2染色体長腕(穂重に関与)、第3染

色体長腕(全般的な乾物生産に関与)、第6染色体長腕(穂重に関与)などがあった。ただし、これらのQTLの効果は単純な優性効果であり、ヘテロが熱研2号ホモ及び伽耶ホモの双方より大きな効果を示す、すなわち超優性を示したQTLは見られなかった。なお、熱研2号型あるいは伽耶型のホモが有利となる収量QTLも相当数存在したことは重要である。このことは、ヘテロ領域の比率が高い系統と低い系統の間で収量に明らかな差違が認められなかったこととも符号する。

以上のように、ハイブリッドライスの多収性に関わるQTLは主として穂重性や全般的な乾物成長に関わっていると同時に、それらは優性効果の集積を通して収量に寄与しているものと推察された。優性遺伝子はヘテロに限らず、ホモの状態でもその効果を発揮することから、ヘテロシスに関わるQTLの効果は純系品種に固定し得る、言い換えればハイブリッドライスの長所は自殖品種の改良に応用できると予想される。

## 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)

〔雑誌論文〕(計0件) なし

〔学会発表〕(計1件)

1. 根本圭介・山岸順子・山岸徹、QTLをとおして見たイネ窒素利用効率の生理生態的意義。日本作物学会講演会2010年3月30日 宇都宮大学

〔図書〕(計1件)

1. 根本圭介、作物の遺伝資源を掘り起こす、東京大学出版会、アジアの生物資源環境学、2013(印刷中)

〔産業財産権〕なし

## 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 なし

### (3) 連携研究者 なし